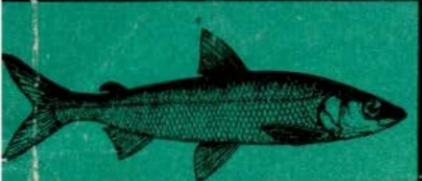
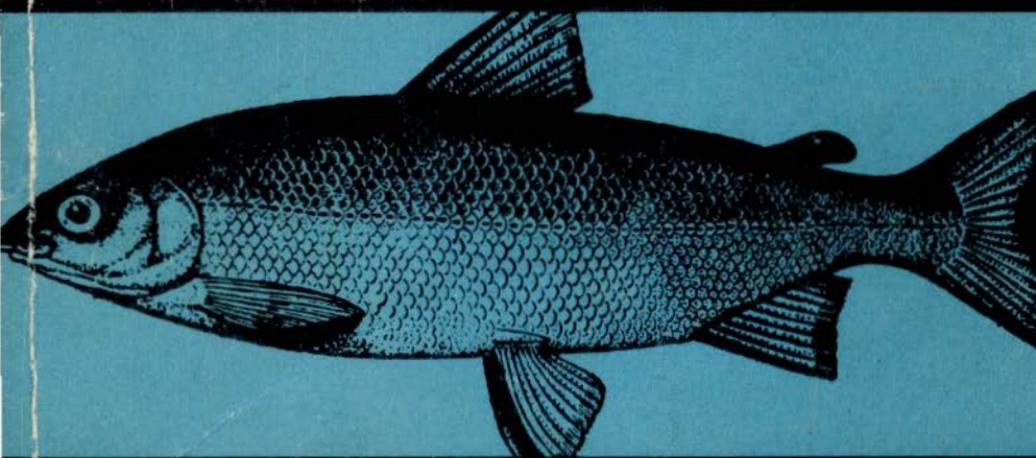
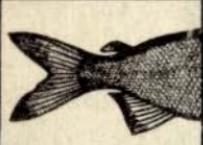
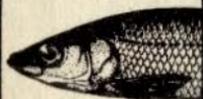
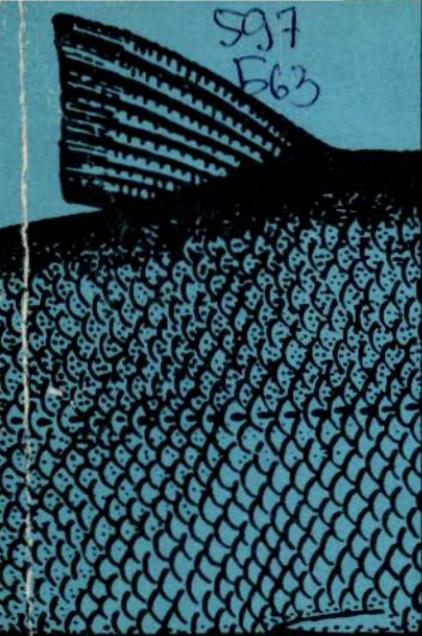


597
Б63

БИОЛОГИЯ СИГОВЫХ РЫБ



•НАУКА•

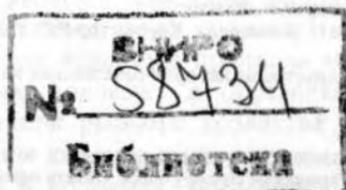
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

БИОЛОГИЯ СИГОВЫХ РЫБ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Ответственные редакторы:

доктор биологических наук Ю.С. РЕШЕТНИКОВ
кандидат биологических наук О.А. ПОПОВА



МОСКВА "НАУКА" 1988

В сборнике приведены материалы по биологическим ресурсам внутренних водоемов СССР с целью развития в них сигового хозяйства. В статьях рассматриваются вопросы филогении, систематики, расселения, питания, роста и воспроизводства, а также озерного рыбоводства и товарного выращивания.

Сборник рассчитан на специалистов, работающих в области рыбного хозяйства, ихтиологов и гидробиологов, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

Рецензенты:

доктора биологических наук *Б.В. Кошелев* и *М.В. Мина*

Научное издание

БИОЛОГИЯ СИГОВЫХ РЫБ

Утверждено к печати Институтом эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова Академии наук СССР

Редактор издательства *А.М. Гидалевич*. Художник *М.В. Версоцкая*
Художественный редактор *И.Н. Власик*
Технический редактор *Л.Н. Богданова*. Корректор *Р.Г. Ухина*

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 37257

Подписано к печати 25.03.88. Т — 00054. Формат 60 × 90 1/16
Бумага офсетная № 1. Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная
Усл.печл. 15,0. Усл.кр.-отт. 15,4. Уч.-издл. 19,5
Тираж 1100 экз. Тип. зак. 225. Цена 4 руб.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сиговые — ценные промысловые рыбы. В арктических и субарктических пресноводных водоемах сиговые рыбы дают основную долю ихтиопродукции. Естественно, обеспечение высокой рыбопродуктивности этих водоемов возможно только на основе изучения роли сиговых рыб в северных экосистемах и оценки общего энергетического баланса этих систем, что в конечном счете и определяет выход хозяйственно-ценного продукта.

Сиговых рыб часто используют в качестве объектов товарного рыболовства. Чаще других для этих целей используется пелядь. Это обусловлено тем, что, с одной стороны, из всех сиговых рыб пелядь наименее требовательна к кислороду и способна выносить высокую температуру воды. Поэтому она хорошо приживается и растет в мезотрофных водоемах, часто расположенных значительно южнее ее естественного ареала. С другой стороны, пелядь как типичный планктофаг наряду с ряпушкой получает наиболее благоприятные условия при современных процессах "культурного эвтрофирования" водоемов. За последние годы пелядь успешно вселена во многие водоемы СССР и стран Европы, активно используется как объект товарного выращивания и ее уловы в нашей стране возросли в 6 раз, причем в значительной мере за счет разведения в новых местах обитания. Этим вопросам посвящено несколько статей сборника. Известно, что при эвтрофировании водоемов происходят сукцессионные изменения в структуре рыбного населения и длиннопериодические формы заменяются формами мелкими, рано созревающими и короткоцикловыми. Вместе с тем не совсем ясны еще процессы мельчания пеляди при ее акклиматизации в новых водоемах и образования ею карликовых форм.

Ученые и специалисты рыбного хозяйства проделали большую работу по изучению биологии сиговых рыб в условиях резкого изменения экологической ситуации в водоемах. Исследованы сукцессионные изменения в структуре рыбной части сообщества северных озер и рек под влиянием антропогенного воздействия и дан экологический прогноз состояния сиговых рыб в отдельных водоемах. Достигнуты успехи в разработке методов экологического прогнозирования и математического моделирования. Создана имитационная модель популяции севанского сига, на которой успешно решались некоторые практические задачи, связанные с величиной вылова и поднятием уровня воды в Севане. Имеются успехи и в разработке модели байкальского омуля.

Детально изучены ранние стадии онтогенеза наиболее ценных видов сиговых рыб (пелядь, чир, ряпушка, сиг, муксун, омуль). Составлены

определительные таблицы для идентификации видов сиговых на стадии личинки и малька в полевых условиях.

В практику рыбохозяйственных исследований по сиговым рыбам все шире внедряются точные методы оценки запасов и определения норм вылова, пищевых отношений и обеспеченности рыб пищей, а также методов математического моделирования.

Успешно ведутся работы по генетике и селекции рыб. Сделаны обобщения по кариологии сиговых рыб и по использованию методов молекулярной гибридизации для решения спорных вопросов систематики и филогении.

За прошедшие годы удалось объединить усилия исследователей по изучению сиговых рыб для решения крупных народнохозяйственных задач. Следует признать достижением создание межинститутских и межведомственных коллективов для решения конкретных проблем. Регулярно с 1977 г. проводятся всесоюзные совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (1977, 1981, 1985 гг.), на которых подводятся итоги научных исследований и рыбохозяйственных изысканий.

В предлагаемом читателю сборнике нашли отражение актуальные вопросы науки и практики сигового хозяйства. В его составлении приняли участие сотрудники ИЭМЭЖ и других институтов Академии наук СССР, университетов и отраслевых рыбохозяйственных институтов. Решение любой научной проблемы должно учитывать запросы практики. Однако наука может оказать действенную помощь практике лишь путем новых теоретических разработок, обобщений и новых приемов анализа эмпирических данных. Исходя из этих соображений, для сборника отобраны статьи, в которых разрабатывается теоретическая основа принципиальных вопросов биологии сиговых рыб. Лишь серьезный теоретический анализ любой проблемы даст в дальнейшем должный практический эффект.

Судя по современным тенденциям в экологической науке, первоочередное внимание должно быть уделено укреплению связей науки и практики. Конкретные хозяйственные задачи должны выполняться на современном научном уровне. Рыбохозяйственные мероприятия должны базироваться на эколого-экономическом обосновании рационального использования запасов сиговых рыб, представляющих национальное богатство нашей страны.

Новое время ставит перед ихтиологами и новые задачи, из которых прежде всего следует отметить управление водными экосистемами и экологическое прогнозирование. Необходимо и в дальнейшем разрабатывать методы экологического прогнозирования и вопросы устойчивости северных экосистем к мощным и длительным внешним воздействиям в условиях хозяйственной деятельности человека.

Доктор биологических наук Ю.С. Решетников

1. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

УДК 597.553.2

СОВРЕМЕННЫЙ СТАТУС СИГОВЫХ РЫБ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИХ ЗАПАСОВ¹

Ю.С. Решетников

Реконструкция истории происхождения и расселения сиговых рыб затрудняется скудостью палеонтологических данных. О происхождении и расселении сиговых рыб писали многие авторы, высказывая часто противоположные точки зрения (Правдин, 1954; Дрягин и др., 1969; Пирожников и др., 1975; Шапошникова, 1976, 1977; Smith, 1957; Himberg, 1970; и др.). Наша точка зрения по этим вопросам изложена в серии статей (Решетников, 1975, 1979а, б, 1980, 1983). В настоящем сборнике обзор палеонтологических данных дается Е.К. Сычевской. Основная цель данной статьи — описать современное состояние сиговых рыб в наших водоемах и попытаться предвидеть их будущее. Для этого следует знать историю и основные тенденции, наблюдаемые в этой группе рыб в прошлом и настоящем. Поэтому именно с этих позиций возможного экологического прогноза проанализируем прошлое и настоящее сиговых рыб.

По скудным палеонтологическим данным трудно судить о "центре возникновения" сиговых рыб как группы в целом. Но эти данные позволяют утверждать, что происхождение подотряда лососевидных рыб (*Salmonoidei*) датируется верхним мелом — нижним эоценом. Достоверные находки сиговых рыб относятся к миоценовым отложениям (Штылько, 1934; , Сычевская, наст. сб.). Очевидно, сиговые и другие лососевые рыбы уже в начале третичного периода обитали в пресноводных водоемах Евразии и Америки.

На рис. 1 показаны наиболее вероятные, с нашей точки зрения, филогенетические отношения сиговых рыб. Скорее всего, раньше других от общего ствола сиговых отделился род вальков *Prosopium*. После отделения вальков произошло разделение собственно сигов на группу рыб с нижним ртом (подрод *Coregonus*) и группу рыб с конечно-верхним ртом (подрод *Leucichthys*). На основании морфологических данных и результатов анализа методом молекулярной гибридизации ДНК можно прийти к заключению, что род *Stenodus* сравнительно недавно отделился от ряпушек (Решетников, 1975, 1980, 1983; Медников и др., 1977). Мы полагаем, что сиговые рыбы как самостоятельная группа с харак-

¹ В основу статьи положен доклад на Третьем Всесоюзном совещании по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (Тюмень, 1985).

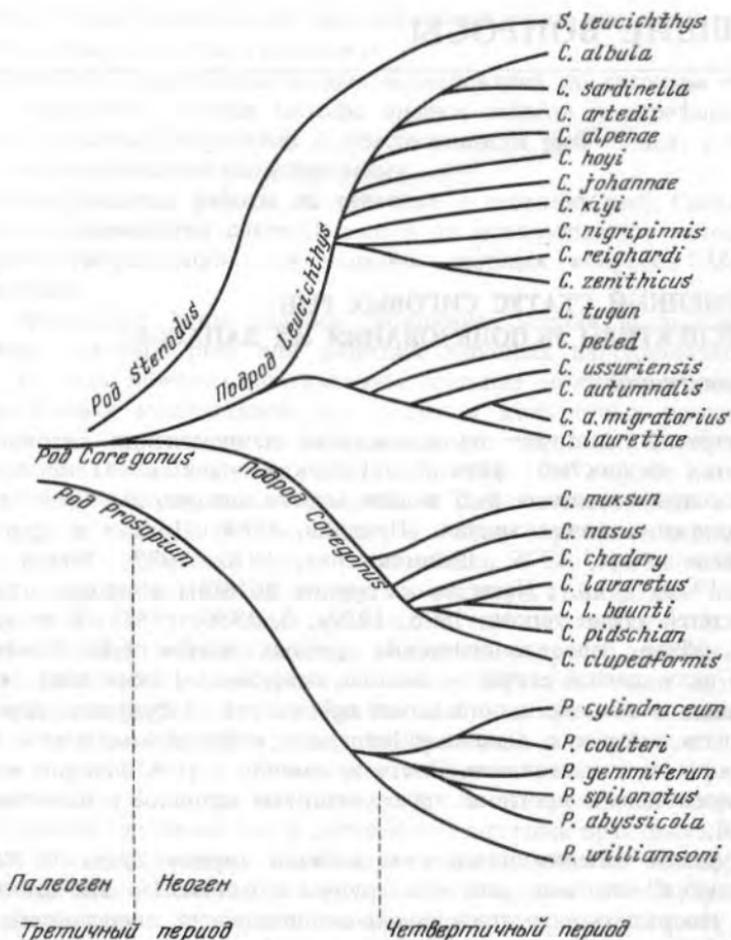


Рис. 1. Предполагаемые филогенетические связи сиговых рыб [по: (Решетников, 1977)]

терными признаками и с подразделением на современные роды существовала с середины третичного периода. Современные виды сиговых рыб, возможно, возникли в конце третичного периода.

Мы рассматриваем сиговых рыб как самостоятельное семейство Coregonidae в составе подотряда Salmonoidei отряда Salmoniformes (Решетников, 1980). Общепринято следующее деление семейства сиговых на роды и виды.

СЕМ. COREGONIDAE Core, 1872 – сиговые рыбы

Род *Prosopium* Milner, 1818 – вальки.

1. *P. abyssicola* (Snyder, 1919) – глубоководный валец.
2. *P. coulteri* (Eigenmann et Eigenmann, 1892) – карликовый валец, колумбийский валец, валец Культера.

3. *P. cylindraceum* (Pallas et Pennant, 1784) – валек, конек.
4. *P. gemmiferum* (Snyder, 1919) – ряпушковидный валек.
5. *P. spilonotus* (Snyder, 1919) – бонневильский валек.
6. *P. williamsoni* (Girard, 1856) – горный валек.

Род *Coregonus* Lacépède, 1804 – сиги, ряпушки.

Подрод *Coregonus* Lacépède, 1804 – собственно сиги.

7. *C. chadary* Dybowski, 1862 – сиг-хадары.
8. *C. clupeaformis* (Mitchill, 1818) – сельдевидный сиг.
9. *C. lavaretus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный сиг.
10. *C. muksun* (Pallas, 1814) – муксун.
11. *C. nasus* (Pallas, 1776) – чир.

Подрод *Leucichthys* Dybowski, 1874 – ряпушки, омули.

12. *C. autumnalis* (Pallas, 1776) – (ледовитоморский) омуль.
13. *C. canadensis* Scott, 1967 – канадский сиг.
14. *C. laurettae* Bean, 1882 – беринговоморский омуль.
15. *C. peled* (Gmelin, 1789) – пелядь.
16. *C. tugun* (Pallas, 1814) – тугун.
17. *C. ussuriensis* Berg, 1906 – амурский (уссурийский) сиг.
18. *C. albula* (Linnaeus, 1758) – европейская ряпушка.
19. *C. alpenae* (Koelz, 1924) – большеротая ряпушка.
20. *C. artedii* Lesueur, 1818 – ряпушка Артеди.
21. *C. hoyi* (Gill, 1872) – мичиганская ряпушка, ряпушка Хойи.
22. *C. johannae* (Wagner, 1910) – глубоководная ряпушка.
23. *C. kiyi* (Koelz, 1921) – ряпушка-кийи.
24. *C. nigripinnis* (Gill, 1872) – черноперая ряпушка.
25. *C. reighardi* (Koelz, 1924) – коротконосная ряпушка, ряпушка Рейхарда.
26. *C. sardinella* Valenciennes, 1848 – сибирская ряпушка.
27. *C. zenithicus* (Jordan et Evermann, 1909) – малоротая ряпушка.

Род *Stenodus* Richardson, 1836 – нельмы, белорыбицы.

28. *S. leucichthys* (Güldenstädt, 1772) – белорыбица, нельма.

Современные ареалы сиговых рыб во многом определялись историей четвертичного периода, в частности развитием водной сети в период последнего оледенения и таяния ледника (25–10 тыс. лет назад). Сегодня сиговые рыбы населяют практически все водоемы Циркумполярной зоогеографической подобласти. Они отсутствуют только в Гренландии. Северная граница обитания сиговых проходит по арктическому побережью и его островам, южная – по водоемам (60–50° с.ш.). В семействе насчитывается 28 видов. Из них 12 видов встречаются в водоемах нашей страны, среди них 5 являются эндемичными для СССР (Решетников, 1977, 1980; Himberg, 1970; Maitland, 1970; McPhail, Lindsey, 1970; Nikolsky, Reshetnikov, 1970; Scott, Crossman, 1973; Reshetnikov, 1975).

В настоящее время наибольшее количество видов вальков и ряпушек обитает в водоемах Северной Америки, где от каждого вселенца, вероятно, образовался целый "букет видов". Наибольшее число собственно сигов (подрод *Coregonus*) населяет водоемы Сибири (уссурийский сиг,



Рис. 2. Распределение различного числа видов сиговых рыб в водах Голарктики [по: (Решетников, 1983)]
Цифры на линиях — число видов

пелядь, тугун, омуль, муксун, сиг-хадары, чир). Лишь немногие из этих видов проникают недалеко за Уральский хребет (пелядь, чир, муксун, омуль) или на Американский континент (чир, ледовитоморский омуль). Широкое распространение имеют сиг и нельма. В недалеком прошлом почти во всех водоемах Сибири и Америки можно было встретить 5–7 видов сиговых. Максимальное число видов в современный период наблюдается в районе Великих озер Америки (10 видов), в бассейне Енисея (9 видов) и Оби (8 видов) (рис. 2). Если учесть, что еще полстолетия назад сиговые рыбы составляли здесь основу рыбного населения, возможно именно здесь находится "экологический оптимум" для сиговых рыб.

Вопросы о "центрах возникновения", "центрах расселения" и "центрах видообразования" рассматривались нами ранее (Решетников, 1983). Здесь же подчеркнем лишь одну мысль: современный ареал сиговых рыб охватывает не все водоемы, пригодные для их обитания. В силу разных исторических причин отдельные бассейны рек и озера оказались без сиговых рыб, хотя по гидрохимическим и температурным условиям они вполне отвечают требованиям сиговых (альпийские озера, Севан, озера Памира и Алтая и т.п.). Поэтому не случайно, что здесь эти рыбы успешно акклиматизировались и прижились, образовав популяции рыб с естественным воспроизводством. По этим же историческим причинам многие сибирские виды сиговых находят подходящие условия для обитания в водоемах Европы: пелядь, чир, муксун, омуль. Вполне понятно, что человек стремится расширить ареал обитания сиговых, который в недалеком историческом прошлом был ограничен каким-то естественным барьером. Так, пелядь успешно прижилась не только в водоемах Архангельской и Вологодской областей, но почти во всех водоемах Северо-Запада СССР, а также за рубежом: в южной Финляндии, Польше, ГДР, Чехословакии и Венгрии (Новоселов, 1984; Болотова, 1986; Новоселов, Решетников, наст. сб.).

Современная граница северного ареала сиговых определилась сравнительно недавно, после отступления последнего оледенения (Гросвальд, 1983). Большинство озер в этом регионе относятся к олиготрофному типу, остальные — к мезотрофному. Известно, что сукцессионные изменения в структуре рыбного населения озер под влиянием климатических факторов происходят медленно (Никольский, 1945; Лебедев, 1960; Цепкин, 1980; Решетников и др., 1982; Жаков, 1984). В историческом плане этим озерам предстоит пройти долгий путь от олиготрофных водоемов к эвтрофным. Эвтрофирование — это естественный процесс "старения" водоемов озерного типа, определяемый избытком биогенов и чрезмерной продукцией органического вещества. Однако в последние годы этот процесс под влиянием антропогенного фактора резко ускорился (Карр, 1979; Решетников и др., 1982; Цепкин, Соколов, 1986; и др.).

Настоящий период характеризуется все усиливающимся отрицательным влиянием хозяйственной деятельности человека на популяции сиговых рыб. Как правило, влияние антропогенного фактора и влияние "культурного эвтрофирования" водоемов отрицательно сказывается прежде всего на воспроизводстве сиговых рыб. По мере усиления эвтрофирования сиговые и лососевые рыбы заменяются окуневыми и карпо-

выми. Так, при увеличении трофического статуса озер предпочтение и наилучшие условия для выживания получают рыбы в следующей последовательности: лососевые → сиговые → корюшковые → окуневые → карповые.

С увеличением цветности воды, снижением ее прозрачности и повышением мутности имеется следующий ряд: лососевые → сиговые → карповые → окуневые → щуковые. С увеличением загрязненности экосистемы возрастает доля карповых рыб среди прочих членов сообщества (Решетников, 1979а, б, 1980, 1986; Colby et al., 1972; Grimaldi, Nümann, 1972; Hartmann, Nümann, 1977; Hamrin, 1979).

Механизм подобного явления связан с нарушением воспроизводства рыб. Например, наилучшие условия для роста и нагула сиговых имеются в эвтрофных озерах с высокой кормовой базой, но плохие кислородные условия в зимний период, усиленное заиление грунтов и донные заморы вызывают повышенную гибель икры сиговых в период длительной осенне-зимней инкубации. Щуковые, окуневые и карповые рыбы с ранневесенним нерестом и коротким сроком инкубации икры получают предпочтение в выживании при эвтрофировании водоема. Фактически в водоеме складывается новая экологическая ситуация, часто неблагоприятная для сиговых рыб.

Практически во всех озерах, реках и внутренних морях СССР изменяются гидрохимический режим, количество поступивших биогенов, что влечет за собой большие изменения в структуре всего сообщества начиная от бактерио-, фито- и зоопланктона и кончая рыбами. Замечено, что в структуре зоопланктона и в структуре рыбной части сообщества происходит замена длиннопериодических и крупных форм на формы мелкие, рано созревающие и короткоцикловые. В целом это ведет к повышению продукции (P), биомассы (B) и P/B -коэффициентов почти на всех звеньях трофической цепи. Как результат этого ценные промысловые рыбы с продолжительным жизненным циклом вытесняются малоценными видами с высокой скоростью воспроизводства и прироста продукции. Эта главная тенденция в современных водных экосистемах впервые отмечена в середине 50-х годов в странах Западной Европы и спустя 15–20 лет появилась у нас в стране.

В настоящее время эту тенденцию можно наблюдать во многих озерах европейской части СССР, причем в некоторых случаях сиговые рыбы находятся на грани исчезновения. Судя по результатам хозяйственного освоения малых и средних рек Крайнего Севера, изменения в структуре рыбного населения возникают уже в первые 10 лет (Попов, 1978; Тяптырянов, Решетников, 1986). Развитие горнорудной промышленности и нефтеразработок на реках Сибири неизбежно ведет к сокращению численности сиговых, причем в первую очередь за счет чрезмерного вылова. Это положение усугубляется высокой промысловой нагрузкой (гослов в сочетании с неучтенным выловом), который во многих водоемах страны приближается к максимальной возможной величине (Решетников, Титова, 1983).

70-е годы ставят перед экологами много глобальных проблем: перенос загрязнений воздушными массами на большие расстояния и "кислые" дожди, загрязнения океана и изменения в составе атмосферы, угроза ра-

диоактивного заражения планеты. Поэтому среди задач, стоящих перед ихтиологами, в первую очередь следует выделить две: управление водными экосистемами и экологическое прогнозирование.

Основная тенденция, проявляемая наиболее четко в водоемах Западной Европы, — это изменения в структуре рыбной части сообщества озер под влиянием атмосферных осадков. Вместе с осадками на большие расстояния переносятся фосфор, азот, сера (Шилькрот, 1975; Решетников и др., 1982; Павлов и др., 1985; и др.). Так называемые "кислые, или кислотные, дожди" возникают в результате перенесения воздушными массами сульфатов и нитритов из районов их выброса в атмосферу при сжигании ископаемого горючего. За счет этих "кислых дождей" сильно меняется рН воды в малых озерах. В слабоминерализованных озерах со слабыми буферными свойствами воды сдвиги рН воды в кислую сторону бывают настолько сильными, что они оказываются совершенно непригодными для обитания сиговых и лососевых рыб. В озерах с рН воды 4,5 и ниже практически рыба отсутствует (Jensen, Snekvik, 1972; Lindström, Anderson, 1982; Rahel, Magnuson, 1983).

Кислая реакция воды влияет прежде всего на воспроизводство рыб. Установлено, что низкие величины рН снижают плодовитость рыб и качество половых клеток, зачастую препятствуют нересту, ингибируют оплодотворяемость икры, препятствуют образованию перивителлинового пространства, изменяют рН перивителлиновой жидкости, тормозят рост и развитие эмбрионов и личинок, снижают их жизнестойкость (Билько, 1983). Специальными экспериментами показано, что при рН воды ниже 6,0 в период инкубации сиговой икры наблюдается ее повышенный отход и увеличение количества уродов (Лебедева, 1976). Обычно подкисление воды ведет к уменьшению числа видов рыб, и в самых крайних вариантах рыбное население малых озер может быть представлено всего одним—двумя видами (карась, щука, окунь). При рН воды 5,5 и ниже из озер исчезают окунь и щука. Чаще всего выпадение рыб из состава фауны происходит при нарушении воспроизводства, однако у других видов это связано с нарушением кальциевого равновесия. Кроме того, при рН воды 6,0—5,5 происходит выщелачивание из донных осадков токсичных для рыб металлов: алюминия, ртути, свинца, кадмия, олова, никеля и др. Часто они оказываются более опасными для рыб, чем низкий рН воды: так, многие рыбы, способные выжить при рН, равном 5,9, в присутствии алюминия погибают от повреждения жабр, вызываемых его токсическим действием. Ртуть при рН ниже 6,0 переходит в органическую форму, и в таком виде легко проникает в организм рыб, отравляя и их самих и тех, кто ими питается.

В водоемах Северной Европы и стран Балтийского бассейна сокращают свою численность минги, осетровые, лосось, кумжа, хариус и крупные сиги. Особенно тревожное положение с пресноводными рыбами наблюдается в странах Западной и Северной Европы и в Америке. Так, в ФРГ три вида рыб считаются окончательно исчезнувшими и 16 видов находятся под угрозой исчезновения. В Северной Америке за последние десятилетия не было данных о встрече 14 видов рыб, возможно, они исчезли окончательно (Павлов и др., 1985). В 1975 г. из 214 обследованных озер в Адирондакских горах США в 111 озерах рН воды был ниже 5,0

и в 82 озерах рыбы не найдено; повторное обследование, проведенное в 1979 г., показало, что число безрыбных озер возросло до 170. Рыба в озерах Норвегии исчезает с 50-х годов, и лишь в 60-х годах поняли, что причиной этого были кислые дожди. По сообщениям уже примерно в 10 000 озерах в Скандинавии из-за закисления воды пропала рыба, и еще примерно такому же количеству озер грозит та же участь (Беттен, 1985).

Естественно, в первую очередь страдают сиговые рыбы. Если раньше в Красной книге МСОП находилась белорыбца, то теперь в Красную книгу РСФСР (1983) и Красную книгу СССР (1984) внесен волховский сиг. В последние годы заметно возросла смертность сига Боденского озера, гибель его икры на нерестилищах достигает 92% (Braun, Quoz, 1981). Во многих озерах Польши резко ухудшились условия воспроизводства ряпушки и сига, гибель их икры на нерестилищах достигает 90–100%, и оба вида уже исчезли из озер, где они раньше были обычными.

Образно говоря, вчерашний день Западной Европы показывает, что может ожидать нас завтра, если не будут приняты охранные меры. Переходя к будущему сиговых рыб в наших водоемах, остановимся на общих принципах экологического прогнозирования.

Экологическое прогнозирование — это предсказание возможных изменений в структуре экосистем на основе наших знаний о связях между членами сообщества. Методы прогнозирования могут быть сгруппированы в три категории: экстраполяция, моделирование и экспертная оценка (Решетников, 1979а, 1984, 1986).

Метод эвристического прогнозирования, или экспертная оценка, часто применяется в том случае, когда исходные данные не поддаются формализации. Он основан на профессиональном опыте и интуиции, поэтому таит в себе элемент субъективности, но в сочетании с другими методами дает хорошие результаты. Этот метод основан на анализе современной структуры и современной фазы развития экосистемы, на анализе ее многолетних и вековых изменений в историческом аспекте. Здесь возможно использование как метода историко-экологических аналогий, так и метода математического моделирования. Самым слабым местом в экспертной оценке является прогноз возможных изменений в экосистеме при ее переходе с одного уровня на другой, когда не работают методы аналогий и экстраполяций. В экологии еще не разработана "теория катастроф", слабо разработаны вопросы устойчивости экосистемы и пока еще нет четких количественных показателей, по которым можно определить тот порог, после которого система уже не способна сохранить свою структуру. Применительно к сиговым рыбам это определение степени воздействия промысла или какого-либо другого фактора, когда катастрофически падает численность популяции. Теоретически мы не знаем тот минимальный порог численности, после которого следует срыв и популяция может исчезнуть. Известно, что численность белорыбцы *Stenodus leucichthys leucichthys* (Güldenstadt) упала до 2000 экз., а волховского сига *Coregonus lavaretus baeri* (Kessler) — до 200–300 половозрелых рыб, но популяции сумели вернуться к более высокой численности.

Следует подчеркнуть, что экологи не имеют большой практики в изучении катастрофических изменений численности в экосистемах. Приме-

ром тому могут служить изменения в озерах, связанные с эвтрофированием (так называемая "проблема синезеленых водорослей"), или сукцессии, связанные с созданием первых в стране водохранилищ. Невозможно было предсказать массовое расселение ротана в водоемах европейской части СССР, а также проникновение мелких массовых морских рыб вверх по Волге и заполнение ими водохранилищ. Правда, экологи сравнительно быстро перестраиваются, и достаточно одного сочетания, чтобы эти непредвиденные ранее явления были включены в круг исследований, осмыслены и учтены при составлении новых прогнозов. Теперь уже имеются общие представления об изменениях в экосистемах, связанные с эвтрофированием, постройкой плотин и созданием водохранилищ, с выпадением кислых дождей и т.п. И все же следует подчеркнуть, что экологический прогноз нового уникального явления таит в себе элемент непредсказуемости и определенный риск.

Общеизвестно, что даже резкие катастрофические изменения не бывают внезапными. Обычно им предшествуют более медленные изменения, хотя последние трудно заметить. Поэтому необходимо постоянное слежение за экосистемой (мониторинг). Практика показывает, что длительность наблюдений за водными экосистемами должна быть не менее 10 лет.

И тем не менее при всех недостатках на сегодня метод экспертной оценки является единственно надежным методом при экологическом прогнозе больших изменений в природе; он позволяет избежать грубых экологических просчетов и с известной долей вероятности предсказать возможные сукцессионные изменения в экосистемах.

Экологический прогноз на основании методов экспертной оценки включает следующие элементы:

определение пределов устойчивости популяций и видов к воздействию определенных факторов внешней среды;

описание современной структуры экосистемы и закономерностей ее изменения на основе историко-экологических аналогий, определение современной фазы динамики экосистемы и выявление аналогичных фаз в ее историческом развитии;

определение основных тенденций в экологических сукцессиях под влиянием того или иного фактора или группы факторов;

определение аспектов устойчивости целых экосистем к мощным и длительным внешним воздействиям, анализ на модели критических ситуаций, когда система уже не может сохранить свою структуру и функции.

На основании этих положений могут быть сформулированы и основные требования к исходным данным, необходимым для составления прогноза. Следует подчеркнуть, что конкретный прогноз эколога-ихтиолога будет зависеть от точности прогноза возможных изменений абиотических факторов; прогноз ихтиолога строится на основании прогнозов климатологов, гидрологов, гидрохимиков, гидробиологов и других исследователей. Методы экспертной оценки позволяют предсказать лишь качественные изменения в структуре экосистем, и лишь в исключительных случаях по отдельным хорошо изученным группам организмов возможны количественные оценки. В качестве примера сошлемся на наш прогноз по Севану с предсказанием возможных изменений рыбного

Изменения, свидетельствующие о неблагоприятном состоянии популяции сиговых рыб

Признак	Отмечено у сигов Савана
Изменения внешней морфологии	
Снижение высокотелости	+
Форма тела становится более прогонистой	+
Увеличиваются относительные размеры головы и плавников	-
Наблюдается асимметрия в счетных признаках	-
Возрастает изменчивость всех признаков, особенно меристических	-
Нарушения в числе лучей в <i>D, A, P</i> и <i>V</i>	-
Нарушения во внешнем виде плавников ("оплавленность" плавников)	-
Искривление позвоночника и срастание позвонков	-
Нарушение в чешуйном покрове ("ярошение чешуи")	-
Появление язвочек на теле	-
Изменения экологии	
Сокращение крупных и старшевозрастных групп в уловах	+
Большой разброс в темпе роста особей в пределах поколения	+
Снижение интенсивности питания и упитанности	+
Большой процент рыб с пустыми желудками в период нагула	+
Частичное голодание рыб	+
Гибель рыб	+
Нарушения строения внутренних органов	
Асимметрия гонад (одна больше другой)	+
Нормально развита только одна гонада, второй часто нет	+
Увеличение каждый год доли самок с невыметанной икрой	+
Массовая резорбция икры у самок	+
Высокий процент рыб, пропускающих нерест	+
Низкий процент оплодотворения икры	+
Большой отход икры во время инкубации	+
Изменения внешнего вида печени и селезенки	+
Печень может быть вильчатой или двулопастной	-
Массовое отложение солей в почках	-
В печени накапливаются вредные вещества	-
В мозгу рыб высокая концентрация ДДТ, ДДЕ и пр.	+
Мясо приобретает неприятный запах и вкус	-
Рыба становится не пригодной в пищу и опасной для здоровья человека	-
Отмечены случаи отравления рыбой	-

населения до 2000 г. в связи с тремя вариантами подъема уровня воды (Решетников, 1984).

На основании литературных данных и собственных наблюдений в таблице представлены признаки и показатели, свидетельствующие о неблагоприятном состоянии популяции сиговых рыб; возрастание количества этих рыб можно расценивать как угрожающее для данной популяции рыб.

В современных условиях сохранить популяции сиговых рыб в естественных водоемах возможно в том случае, если человек берет естественное воспроизводство в свои руки и эксплуатирует стада на научной основе. В качестве положительного примера укажем на восстановление стада бело-

рыбицы до промыслового уровня (17–20 тыс. экз.) в Волге. В настоящее время белорыбца не занесена даже в Красную книгу СССР.

В будущем следует ожидать внедрения комплексных методов управления бассейнами рек и крупных водоемов, приветствовать широкое развитие эколого-экономического обоснования всех работ, внедрения экологической экспертизы всех крупных строек и больших хозяйственных мероприятий. Точный экономический расчет должен быть при оценке того, что мы теряем и что приобретаем при проведении тех или других преобразований. Несомненно, следует ожидать создания безотходных и малоотходных технологических процессов, а также новой энергетики. Лишь при рациональном использовании биологических ресурсов и при широком развитии эколого-экономического обоснования проводимых хозяйственных мероприятий мы можем сохранить естественные популяции сиговых рыб и обеспечить молодью наши товарные хозяйства.

ЛИТЕРАТУРА

- Беттен Л. Погода в нашей жизни. М.: Мир, 1985. 223 с.
- Билько В.П. Влияние рН как экологического фактора на воспроизводство рыб // Теоретические основы аквакультуры: Тез. докл. I Всесоюз. симпоз., 2–4 февраля 1983. М.: МОИП, 1983. С. 88–90.
- Болотова Н.Л. Взаимоотношения рыб с кормовой базой малых озер, заселяемых сига́ми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 19 с.
- Гросвальд М.Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 216 с.
- Дрягин П.А., Пирожников П.Л., Покровский В.В. Полиморфизм сиговых рыб (Coregonidae) и его биологическое и рыбохозяйственное значение // Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 1. С. 14–25.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука, 1984. 143 с.
- Карр Д.Ф. История изменения видового состава рыб в Великих озерах // Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов. Л.: Наука, 1979. С. 177–203.
- Красная книга РСФСР: Животные. М.: Россельхозиздат, 1983. С. 381–382.
- Красная книга СССР. М.: Лес. пром-сть, 1984. Т. 1. С. 209–210.
- Лебедев В.Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. 402 с.
- Лебедева О.А. Рекомендации по совершенствованию биотехники воспроизводства сиговых рыб // Природа и хозяйственное использование озер Северо-Запада Русской равнины. Л.: Ленингр. пед. ин-т, 1976. С. 108–116.
- Медников Б.М., Решетников Ю.С., Шубина Е.А. Изучение родственных связей сиговых рыб методом молекулярной гибридизации ДНК // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 3. С. 329–341.
- Никольский Г.В. Краткий обзор ископаемой четвертичной фауны пресноводных рыб СССР // Изв. Всесоюз. географ. о-ва. 1945. № 5. С. 288–292.
- Новоселов А.П. Морфо-экологическая изменчивость печорской пеляди при акклиматизации ее в водоемах Северо-Запада СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.
- Новоселов А.П., Решетников Ю.С. Пелядь в новых местах обитания // Наст. сб.
- Павлов Д.С., Решетников Ю.С., Шатуновский М.И., Шилин Н.И. Редкие и исчезающие виды рыб СССР и принципы их включения в "Красную книгу" // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 1. С. 16–25.
- Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В.В. О таксономическом ранге и филогении сиговых (Coregonidae, Pisces) // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 5–17.
- Полов П.А. Морфо-экологическая и промысловая характеристика рыб бассейна Тана-

- мы как типичной реки Субарктики Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 16 с.
- Правдин И.Ф.* Сиги водоемов Карельской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
- Решетников Ю.С.* О систематическом положении сиговых рыб // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 11. С. 1656–1671.
- Решетников Ю.С.* Сложные вопросы таксономии сиговых рыб и проблемы зоогеографии // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 71–78.
- Решетников Ю.С.* Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979а. С. 5–12.
- Решетников Ю.С.* Сиговые рыбы в северных экосистемах // Вопр. ихтиологии. 1979б. Т. 19, вып. 3. С. 419–433.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю.С.* О числе видов, центрах возникновения и центрах расселения сиговых рыб // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 4–17.
- Решетников Ю.С.* Экологический прогноз по Севану на основании метода экспертной оценки // Лимнология горных водоемов. Ереван: Изд-во АН СССР, 1984. С. 251–253.
- Решетников Ю.С.* Синэкологический подход к динамике численности рыб // Динамика численности рыб. М.: Наука, 1986. С. 22–36.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П.* и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого озера. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Решетников Ю.С., Титова Г.Д.* О перспективных формах сигового хозяйства // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1983. С. 231–246.
- Тяптыргянов М.М., Решетников Ю.С.* Сукцессионные изменения в северных речных экосистемах: (На примере бассейна р. Хромы) // Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука, 1986. С. 147–154.
- Цепкин Е.А.* К истории возникновения и развития рыболовства в континентальных водоемах азиатской части СССР // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 6. С. 806–813.
- Цепкин Е.А., Соколов Л.И.* Влияние антропогенных факторов на фауну рыб континентальных водоемов СССР: (По археологическим и историческим материалам) // Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука, 1986. С. 37–42.
- Шапошникова Г.Х.* История расселения сигов рода *Coregonus* // Зоогеография и систематика рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 54–67.
- Шапошникова Г.Х.* История расселения сигов полиморфного вида и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 78–86.
- Шилькрот Г.С.* Причины антропогенного эвтрофирования водоемов // Итоги науки и техники. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М.: ВИНТИ, 1975. Т. 2. С. 61–99.
- Штылько Б.А.* Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири // Тр. Всесоюз. геол.-развед. упр. 1934. Вып. 359. С. 1–96.
- Braun E., Quoz H.* Beobachtungen über die Entwicklung des Blaufelchens (*Coregonus lavaretus wartmanni*) im Bodensee-Odersee // Schweiz. Ztschr. Hydrol. 1981. Bd. 43, N 1. S. 114–125.
- Colby P.J., Spangler G.S., Hurley D.A.* et al. Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes // J. Fish. Res. Board Canad. 1972. Vol. 29, N 6. P. 975–983.
- Grimaldi E., Nümann W.* The future of salmonid communities in the European subalpine lakes // Ibid. P. 931–936.
- Hamrin S.* Biomass of tench, perch, crucian carp and pike in the small eutrophic lake in Southern Sweden // NCE-Symp. Ecol. and Fish. Biol. Small Forest Lakes. Suvaskyla. 1979. P. 57–67.
- Hartmann J., Nümann W.* Percids of Lake Constance, a lake undergoing eutrophication // J. Fish. Res. Board Canad. 1977. Vol. 34, N 10. P. 1670–1677.
- Himberg K.-J.M.* A systematic and zoogeographic study of some North European coregonids // Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 219–250.

- Jensen K.W., Snekevik E. Low pH levels wipe out salmon and trout population in southernmost Norway // *Ambio*. 1972. Vol. 1, N 6. P. 223–225.
- Lindström T., Andersson G. Population ecology of salmonid populations on the verge of extinction in acid environments // *Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*. 1982. N 65. P. 81–95.
- Maitland P.S. The origin and present distribution of *Coregonus* in the British Isles // *Biology of Coregonid fishes*. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 99–114.
- McPhail J.D., Lindsey C.C. Freshwater fishes of Northwestern Canada and Alaska // *Bull. Fish. Res. Board Canada*. 1970. N 173. P. 1–381.
- Nikolsky G.V., Reshetnikov Yu.S. (Никольский Г.В., Решетников Ю.С.) Systematics of Coregonid fishes in the USSR: intraspecies variability and difficulties in taxonomy // *Biology of Coregonid fishes*. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 251–266.
- Rahel F. J., Magnuson J.J. Low pH and absence of fish special in naturally acidic Wisconsin lakes: inference for cultural acidification // *Canad. J. Fish. and Aquat. Sci.* 1983. Vol. 40, N 1. P. 3–9.
- Reshetnikov Yu.S. (Решетников Ю.С.) Changes in fish community of lake ecosystems in recent conditions // *Topical problems of ichthyology*. Brno. 1981. P. 113–118.
- Reshetnikov Yu.S. (Решетников Ю.С.) Relations between Coregonid fishes of the USSR and North America // *Rept. XIII Pacific Sci. Congr. Moscow*: Nauka, 1975. P. 1–18.
- Scott W.B., Crossman E.J. Freshwater fishes of Canada // *Bull. Fish. Res. Board Canad.* Ottawa, 1974. N 184. 966 p.
- Smith S.H. Evolution and distribution of the Coregonids // *J. Fish. Res. Board Canad.* 1957. Vol. 14, N 4. P. 599–604.

УДК 597.553.2

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СИГОВЫХ РЫБ В СВЕТЕ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ЛОСОСЕВИДНЫХ (SALMONOIDEA)

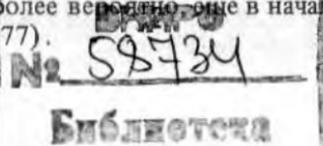
Е.К. Сычевская

Восстановление истории расселения сиговых рыб (сем. Coregonidae) сильно затруднено из-за скудности палеонтологических данных. В этих условиях основой для реконструкции зоогеографической истории этой группы являются обычно факты по распространению и экологии современных форм, а также данные палеогеографических реконструкций для отдельных этапов плейстоценового времени, с которым обычно связывают основные события в расселении Coregonidae (Правдин, 1954; Smith, 1957; Дрягин и др., 1969; Пирожников и др., 1975; Решетников, 1975, 1979, 1980, 1983; Шапошникова, 1976, 1977; Himberg, 1970). Главные выводы из такого анализа, проведенного различными авторами, можно свести к следующим.

1. Родной сиговых или, по крайней мере, рода *Coregonus* (включая подрод *Leucichthys*) является, вероятно, Северная Азия и, скорее всего, Восточная Сибирь. Для рода *Protosorium* весьма вероятно североамериканское происхождение.

2. Современное видовое разнообразие сиговых возникло в плейстоцене и связано с ледниковым похолоданием.

3. Родовой состав современных Coregonidae сложился либо в это же время (Smith, 1957) или, что более вероятно, еще в начале неогена (Шапошникова, 1976; Решетников, 1977).



Данные по неогеновым и плейстоценовым сиговым не прибавляют к этому ничего существенного. Род *Coregonus* впервые отмечается лишь в позднем плейстоцене восточных районов Северной Америки. Древнейшие находки рода *Prosopium* известны в миоцене Орегона и плиоцене Айдахо, где он представлен вымершим видом *P. prolixus* (Smith, 1975; Kimmel, 1975). Кроме того, из раннего плейстоцена запада Северной Америки известен *P. gemmiferum*, а из позднего плейстоцена — *P. spilonotus* (Smith, 1981).

Для Палеарктики сведения о неогеновых сиговых исчерпываются находками чешуи *Coregonidae* gen. indet. в миоцене Алтая и плиоцене Западной Сибири (Штылько, 1934; Сычевская, Девяткин, 1962). Присутствие корегонид отмечено также в нижнем—среднем миоцене Приморья (Сычевская, 1979). Встреченные здесь остатки принадлежат форме, близкой к *Stenodus*. Более древние остатки сиговых достоверно не известны¹ (рис. 1).

Такая же скудность ископаемых остатков типична и для остальных лососевидных. Как и в случае с *Coregonidae*, их неогеновые находки известны преимущественно с Северо-Американского континента, причем исключительно из его западных районов. Среди них можно назвать *Salmo cenoclope*, *S. esmeralda*, *Hucho* (*Palaeolox*) *larsoni* (миоцен Невады и Орегона), *Rhabdofario carinatum* (миоплиоцен Орегона), *Rh. lacustris*, *Smilonychthys rostratus*, *Oncorhynchus salax*² (плиоцен Орегона и Айдахо), *Salmo clarki* (плио-плейстоцен Северной Америки). В Евразии к ним можно добавить *Salmo derzhavini* из плиоценовых отложений Кавказа (Владимиров, 1946) и *Oncorhynchus masou*, *O. rhodurus* из миоцена Японии (Tomoda et al., 1977). Общей особенностью перечисленных находок лососевидных, включая и сиговых, является не только их редкость, но и своеобразные условия захоронения. Эти рыбы лишь изредка встречаются в составе типичных озерно-речных ассоциаций неогенового времени и, как правило, связаны с вулканогенно-осадочными толщами. Это хорошо согласуется с представлением, согласно которому лососевидные первично были обитателями горных водоемов, т.е. населяли области преимущественной денудации, в которых возможность захоронения их остатков была относительно низкой (Яковлев, 1961; Сычевская, 1979). Наибольшая вероятность захоронения в таких случаях возникала при условии быстрого накопления вулканогенного осадочного материала.

В последнее время остатки древнейших лососевидных обнаружены также в континентальном палеогене. Из олигоцена Приморья описан древнейший представитель рода *Brachymystax* — *B. bikinensis* Sytch. (Сычевская, 1986). В среднем—верхнем эоцене установлено присутствие рода *Eosalmo*, представленного двумя видами: *Eosalmo driftwoodensis* (Британская Колумбия, Канада) и *E. kamchikensis* (Западная Камчатка — Wilson, 1977; Сычевская, 1986). Условия захоронения этих рыб совпадают с отмеченными для неогеновых форм. Так же как неогеновые остатки лососевидных, эти находки приурочены к вулканогенно-осадочным толщам.

¹ Крайне сомнительным является сообщение о находке сиговых рыб в эоценовых морских глинах Северной Европы — формация Мо Клэй (Bonde, 1966). Также дискуссионными являются чешуи сиговых из морского верхнего эоцена Калифорнии (David, 1946).

² В работе он указан как плиоценовый, однако в сводке 1981 г. Смит (Smith, 1975, 1981) указывает эту форму как миоценовую.



Основные местонахождения ископаемых сиговых (сем. Coregonidae) и лососевых (сем. Salmonidae) Голарктики

1 — сиговые; 2 — лососевые

В то же время в богатых типичных озерно-речных ассоциациях эоцена (например, формация Грин Ривер в США) никаких следов лососевидных не обнаружено. Находки эоценового *Eosalmo*, сочетающего признаки семейств Salmonidae и Thymallidae¹ и распространенного по западному и восточному побережьям Тихого океана, не кажутся удивительными (таблица).

Этот факт является лишь одним из многих доказательств существования в палеогене единой зоогеографической области — Амфипацифики. Эта область охватывала Северную Азию и западную часть Северной Америки. Ее существование на протяжении позднего мела и большей части палеогена доказывается теперь присутствием в обоих названных регионах некоторых специфических для них групп, не встреченных в других регионах. Кроме названного выше *Eosalmo*, это в первую очередь Hiodontidae, известные в обоих случаях с позднего мела, Catostomidae, достоверно известные с раннего—среднего эоцена, и сельди рода *Knightia*, характерные в Северной Америке для нижнего—среднего эоцена (Grande, 1980) и отмеченные на Азиатском континенте в эоцене Китая (Liu, 1963). Кроме того, сюда добавляется присутствие близких видов *Amia* (начиная с мела или раннего палеогена) и длиннотелых щук (в Северной Америке с палеоцена, в Азии с раннего олигоцена — Сычевская, 1976, 1986; Wilson, 1980). При этом отсутствие в Азии находок характерных палеогеновых североамериканских групп может объясняться крайней редкостью в известных азиатских захоронениях полноскелетных остатков. Максимум единства обеих областей приходится на эоцен, когда в каждой из них суммарно присутствуют все перечисленные общие группы, кроме щук в Азии.

Указанная зоогеографическая общность Азии и западной части Северной Америки в позднемеловое—раннепалеогеновое время находит под-

¹ К таким признакам, наблюдаемым у *Eosalmo*, относятся: присутствие орбитосфеноида, положение инфраорбитального канала на переднем крае посторбитальных костей и распространение последних почти до предкрышки, относительно короткие челюсти, треугольные лобные кости и большие экстракапулярные, контактирующие темные, предкрышечная кость с прямым углом между ветвями, форма стегурале, менее 17 лучей в спинном плавнике и небольшие чешуи без радиалий.

тверждение в составе различных групп наземных позвоночных и особенно ярко проявляется в тесном единстве верхнемеловой фауны динозавров обеих областей. Параллели в фауне млекопитающих указывают на существование здесь сухопутной связи по крайней мере в нескольких интервалах от позднего палеоцена до начала олигоцена (Флеров и др., 1974; Kurtén, 1966). Существование Амфиацифической области подтверждается также и палеогеографическими реконструкциями, показывающими для позднемелового и палеогенового времени наличие сухопутной связи между указанными континентами и разделение востока и запада Северной Америки в конце мела меридиональным морским проливом (Страхов, 1948; Шухерт, 1957). Указанная фаунистическая общность возникла в конце мела и просуществовала до конца эоцена, когда в североазиатской ихтиофауне чукучановые уступили свою роль доминантов карповым. Распад сухопутной связи между двумя регионами произошел, очевидно, несколько раньше распада ее зоогеографического единства (Сычевская, 1986).

Факт существования Амфиацифической области и присутствие в ней древнейших лососевидных имеет прямое отношение к проблеме происхождения сиговых рыб. Здесь, прежде всего, необходимо подчеркнуть, что таксономические особенности палеоген-неогеновых лососевидных указывают, что на протяжении всего этого периода они оставались типично пресноводными рыбами с ограниченным ландшафтным ареалом и поэтому любые гипотезы о их расселении могут строиться на той же основе, что и в отношении других пресноводных рыб Северного полушария. Другими словами, решающими для оценки тех или иных возможностей их расселения являются данные о существовании или отсутствии сухопутных мостов между сравниваемыми территориями.

В настоящее время трудно решить, возникли ли существующие роды Coregonidae в период существования единой Амфиацифической суши, т.е. ранее конца эоцена, или же очагом их формирования была одна из выделившихся из нее областей — азиатская или западно-североамериканская. Поскольку древнейшие находки *Prosopium* и форм типа *Stenodus*, известные в настоящее время, датируются нижним—средним миоценом, то нельзя исключить появление их предков еще в период существования Амфиацифики. Формирование этих родов, вероятно, происходило на уже разобщенных материках в олигоцене—начале миоцена и проникновение из одной области бывшей Амфиацифической суши в другую могло осуществляться в любую из эпох восстановления Берингийского сухопутного моста на протяжении неогена, скорее всего до позднего миоцена, когда Берингийский мост уже был затоплен (Hopkins, 1967), или в конце плиоцена—начале плейстоцена, когда сухопутная связь в этом районе вновь восстановилась. Приведенные выше указания на чисто пресноводный габитус древнейших лососевидных позволяют высказать также и некоторые соображения о времени происхождения рода *Coregonus*, доминирующего среди современных сиговых. Среди всех сигов род *Coregonus* характеризуется наиболее сильно выраженной адаптацией к низинным бассейнам вплоть до проникновения в опресненные прибрежные участки морей, т.е. его биология в наибольшей степени отличается от исходной для лососевидных. Косвенно это может служить указанием на

наиболее позднее формирование рода по сравнению с остальными современными Coregonidae. В пользу этого свидетельствуют еще два обстоятельства: во-первых, как уже было сказано, в отличие от остальных родов семейства род *Coregonus* не известен в ископаемом состоянии ранее плейстоцена; во-вторых, этот род имеет наиболее неустойчивую видовую структуру среди всех сиговых, где границы между расами, подвидами и видами часто трудно уловить, вследствие чего он является одним из самых сложных для таксономического анализа (Scott, Crossman, 1975). Это, очевидно, является указанием на то, что вся эта видовая совокупность находится преимущественно в стадии становления.

В филогенетическом плане происхождение сиговых рыб остается также весьма неясным. В отсутствие достаточных палеонтологических данных их родственные отношения с остальными лососевидными оцениваются главным образом по анализу морфологии их рецентных представителей. Наиболее примитивным среди всего этого круга форм обычно считается семейство Salmonidae, хотя и оно не может рассматриваться как предковое по отношению к сиговым ввиду наличия у него таких специализаций, как отсутствие *dermosphenoticum*¹ и *hypethmoideum*, а также широкое разделение *parietalia* за счет *supraoccipitale*. Поэтому авторы, допускающие происхождение сиговых от лососевых (например, Norden, 1961), неизбежно должны предполагать, что анцестральные лососевидные еще не имели этих специализаций. Фактически это означает, что предки сиговых рыб значительно отличались от современных Salmonidae.

Аналогичные трудности возникают и при оценке филогенетических отношений между современными родами Coregonidae. Основанием для их объединения в одну генетическую общность служат в первую очередь такие признаки, как сохранение ими *dermosphenoticum* и *hypethmoideum* при утрате *suprargaeoregulum*, *epipleuralia* и озубления *maxillare*²; однако на фоне этих общих черт наблюдаются существенные различия. Обычно считают, что наиболее близким к анцестральному типу является род *Prosopium*, сохраняющий (в отличие от остальных членов семейства) базибранхиальную пластинку и пеструю окраску мальков (Norden, 1961). Ему противопоставляются *Coregonus* и *Stenodus*, причем последний считается продуктом вторичной специализации к хищному образу жизни. С этим связывают свойственные *Stenodus* морфологические особенности: более мощные кости черепа, большой рот, присутствие зубов на *dentale*, *praemaxillare* и костях неба. В ряде случаев еще более определенно указывают, что *Stenodus* является сильно специализированным и недавним дериватом рода *Coregonus* (Решетников, 1980, 1983), приводя в обоснование результаты молекулярной гибридизации.

Однако эти представления плохо согласуются с особенностями морфологии *Stenodus*. Сам факт значительного отклонения этой формы от остальных Coregonidae общеизвестен. Tchernavin (1923) выделял ее в от-

¹ *Dermosphenoticum* отмечается у рода *Brachymystax* (Кифа, 1976. С. 151–152. Рис. 2, а, 3, а).

² В. Скотт и Е. Кроссман (Scott, Crossman, 1975) отмечают у *Stenodus* присутствие зубов в передней части *maxillare*.

дельное подсемейство, К. Норден (Norden, 1961), признавая отличия рода *Stenodus* от остальных сиговых, сближал его с родом *Coregonus* лишь потому, что считал их общие отличия от *Prosopium* (редукция базибранхиальной пластинки, отсутствие пестрой окраски у мальков и присутствие двулопастной ноздри) более фундаментальными, нежели отличия *Stenodus* от остальных двух родов. Как дополнительная поддержка подобному взгляду рассматривался факт наличия в природных популяциях гибридов *Stenodus* с *Coregonus* и отсутствия гибридов *Prosopium* с указанными родами. Среди морфологических особенностей рода *Stenodus* по крайней мере три указывают на его большую примитивность по отношению к остальным сиговым: это наличие полного орбитального кольца, supraangulare и озубления челюстей и нёба (предположение о вторичном возникновении небо-челюстного озубления у *Stenodus* представляется необоснованным). Сюда же можно отнести и такой примитивный признак, как большое число брахиальных лучей (10–12) — максимальное среди *Coregonidae*. Все это заставляет предполагать, что линия развития, которой принадлежит *Stenodus*, обособилась очень рано в эволюции *Coregonidae*, и что этот род не может быть потомком ни одного из остальных рецентных родов семейства. В то же время он не может считаться и их предком ввиду сохранения ими контакта посторбитальных костей с предкрышкой, а кроме того, ввиду сохранения родом *Prosopium* таких фундаментальных черт, как базибранхиальная пластинка и пестрая окраска мальков. Представляется, что род *Stenodus* более далек от линии *Prosopium*—*Coregonus*, чем эти формы одна от другой.

Группе лососевидных рыб издавна многими авторами приписывалось высокоширотное происхождение (Берг, 1928, 1948а, б, 1949; Дрягин и др., 1969; Зенкевич, 1933; Скрябин, 1977; и др.). В частности, для рода *Coregonus* это обосновывалось тем, что другие области его обитания (горные озера Альп и Южной Сибири) относятся к периферической части его ареала и содержат более бедный набор биологических типов, чем арктические водоемы. Например, Л.С. Берг (1949) указывал в этой связи на отсутствие в горных областях аналогов форм типа муксуна, чира, пеляди, тугуна и других арктических сиговых. Г.В. Никольский (1956; Никольский и др., 1947) рассматривал арктических лососевидных в составе выделяемого им арктического пресноводного комплекса, для которого он принимал автохтонное происхождение. Тем не менее, им признавалось, что арктический комплекс близок к генеративно-предгорному сообществу в таких чертах своей экологии, как оксифильность, стенотермность, преобладание нереста на каменистых грунтах (хотя и отличается наличием форм, приспособленных к более медленному течению, планктонофагией на младших возрастных стадиях, существенной ролью бентофагов и в отдельных случаях полупелагической икры). Кроме того, подчеркивались мелкие размеры и большое значение наземных организмов в их питании.

Возможно, указанные общие экологические особенности арктического и предгорного сообществ уже сами по себе дают основание предполагать, что лососевидные в действительности берут свое начало из фауны горных областей. Выше уже приводились палеонтологические доводы в пользу этой точки зрения (ср. Владимиров, 1946; Яковлев, 1961,

1962; Сычевская, 1979, 1983). Биологические и популяционные особенности лососевидных дают для нее дополнительное подтверждение. Во-первых, разнообразие экологических типов среди арктических лососевидных часто внутри одних и тех же видов очень велико и среди них есть формы, близкие по условиям обитания к предгорным. Например, в Тихоокеанском бассейне широко распространены речные и ручьевые экотипы голецов (Савваитова, 1981); среди сига вполне предгорной формой является, например, сибирский валец (Кириллов, 1972). Во-вторых, при всем разнообразии типов большое число проходных и озерно-речных форм арктических лососевидных в той или иной степени связано с экологическими условиями, свойственными областям верхнего течения рек. Так, для многих видов или экотипов характерны нагульные или нерестовые миграции к верховьям с быстрым течением, например, для полупроходной сибирской формы гольца, для озерно-речного сига из Баунтовских озер Забайкалья, для сибирского омуля, тугуна, пыжьяна и т.д. (Кириллов, 1972; Скрябин, 1977). Нередко даже в тех случаях, когда область обитания и нереста ограничивается дельтой (муксун — см. Кириллов, 1972), в качестве нерестилищ предпочитают перекаты с галечным дном, в чем можно усмотреть следы исходной экологической связи с обстановкой верховьев. Очень распространено и сезонное питание воздушными насекомыми, например, у пыжьяна, пеляди и тугуна.

Таким образом, из экологии арктических лососевидных по меньшей мере не следует однозначно их низинно-арктическое происхождение. Конечно это отчасти признается и теорией фаунистических комплексов Г.В. Никольского (1947, 1953, 1980). В последнем ее варианте род *Salmo*, например, был перенесен из арктического в предгорный комплекс, несмотря на то что входящий в арктическое сообщество *Salmo salar* — вполне типичная полупроходная форма этой зоны. Сомнения в арктическом происхождении лососевидных подкрепляются также данными, свидетельствующими против автохтонного происхождения и других компонентов арктического фаунистического комплекса (Сычевская, 1983). Многие данные указывают на то, что арктическая зона Голарктики послужила очагом исторически недавнего интенсивного видообразования для основной части ее пресноводной ихтиофауны — лососевидных рыб. Во-первых, если верно, что арктические лососевидные по родовому составу выводятся из горных областей, то, очевидно, их расселение произошло недавно (поскольку в равнинных отложениях кайнозоя Евразии их остатки практически отсутствуют) и было связано с резким расширением ареала и освоением существенно новых ниш, что само по себе предполагает интенсивное формообразование. Во-вторых, отмеченные выше сложность и неустойчивость структуры многих арктических видов *Cotegonus*, включающих широкий круг рас и экотипов, зачастую нечетко разделенных, заставляют считать, что процесс видообразования и стабилизации систематического состава здесь еще не закончился. Встает вопрос, каким образом по экологии отдельных видов арктического сообщества можно было бы действительно судить об их происхождении.

Критерии, которые можно здесь наметить, являются, конечно, предположительными и условными. По-видимому, логично думать, что для четко очерченных видов, наиболее уклоняющихся по своей экологии от

исходного предгорного типа, вероятность автохтонного происхождения максимальна. Напротив, для видов широко полиморфных, с неустойчивой внутренней структурой и разнообразием экологических типов, включающих и возможности обитания в ручьях и верховьях рек (ряд экотипов *Coregonus lavaretus*), правомерно другое предположение: они имеют более древнее происхождение и их дифференциация в пределах новой ландшафтной зоны еще не вышла за старые видовые рамки. Возможен также случай, когда широкий внутривидовой полиморфизм сочетается с отсутствием экологических типов, достаточно близких к исходному (горно-ручьевому), как у ряпушки. Здесь, по-видимому, имеет место недавнее формообразование на основе автохтонно сложившегося вида. Наконец, возможен вариант, когда вид хорошо обособлен, слабо дифференцирован на экотипы и сохраняет при этом архаичную экологию, что позволяет считать его исторически рано возникшим.

Независимо от того насколько верны все эти установки, важно всегда учитывать, что анализ происхождения отдельных видов не может сводиться к простому отождествлению их экологии с условиями видообразования.

Палеонтологические данные показывают, что никогда в прошлом лососевидные не были широко распространены в равнинных водоемах, с осадками которых вообще связана основная масса остатков пресноводных организмов, сохраняющихся в геологической летописи. Это указывает на вероятность обитания древнейших лососевидных в предгорных районах, т.е. в областях преимущественной денудации, как это и подтверждается фациальными особенностями их захоронения. Однако говоря об экологической общности древних лососевидных, мы не должны иметь в виду, что все основные их роды имеют единый географический и временной очаг формообразования. Имеющийся ископаемый материал не позволяет исключить их географической и временной гетерогенности. Архаичный *Eosalmo* известен из вулканогенных озерных отложений среднего эоцена Канады и северо-западной Камчатки, древнейший *Brachymystax* — из аналогичных отложений олигоцен-миоцена Дальнего Востока, собственно род *Salmo* — из миоцена США и плиоценовых горно-озерных диатомитов Кавказа, *Stenodus* — из миоцена Дальнего Востока, *Prosopium* — из миоцена и плейстоцена западных областей Северной Америки, *Rhabdofario* и *Hucho* — из миоцена, а *Smilonichthys* — из плиоцена западных областей Северной Америки, *Onchorynchus* — из миоцена Японии и плиоцена США. Очевидная приуроченность древнейших лососевидных к горным областям Северной суши, прилегающим к Тихому океану, позволяет считать эти районы наиболее вероятным очагом их происхождения. Логично думать, что резкое расширение зоны горных ландшафтов на рубеже плиоцена и плейстоцена должно было привести к интенсивному формообразованию среди лососевидных, но это не исключает и широкого расселения части ранее сложившихся видов. Кроме того, вполне вероятно вторичное заселение горных водоемов отдельными видами, сложившимися уже в высоких широтах в течение плейстоцена, как это обычно допускают для многих сиговых из альпийских и южносибирских озер.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Палеонтологические данные говорят в пользу происхождения лососевидных, включая семейство Coregonidae, в горных водоемах Голарктики. Древнейшие находки лососевидных относятся к эоцену и связаны с амфи-пацифической суши.

2. Родовой состав сиговых, очевидно, сложился к началу неогена. Род *Stenodus* обособился рано в эволюции Coregonidae и по своим морфологическим особенностям не может быть выведен ни из одного из рецентных родов.

3. Среди сиговых род *Coregonus* обнаруживает наиболее неустойчивую структуру и, по-видимому, является поздним дериватом семейства. Его морфологическая и экологическая дивергенция связана с проникновением в низинные биотопы и широким расселением в плио-плейстоцене.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С.* О происхождении северных элементов в фауне Каспия // ДАН СССР. 1928. Т. 14, № 3. С. 107–112.
- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 466 с.
- Берг Л.С.* О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // Памяти С.А. Зернова. Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 152–172.
- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. С. 469–925.
- Владимиров В.И.* Форель из диатомитовых отложений плиоцена Армении // ДАН АрмССР. 1946. Т. 4, № 4. С. 123–128.
- Дрягин П.А., Пирожников П.Л., Покровский В.В.* Вопросы филогении сиговых Coregoninae // Восьмая СУСПБР. Ноябрь 1969. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1969. С. 90–92.
- Зенкевич Л.А.* Некоторые моменты зоогеографии северного полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом // Зоол. журн. 1933. Т. 22, вып. 4. С. 411–419.
- Кириллов Ф.Н.* Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.
- Кифа М.И.* Морфология двух форм ленка (род *Brachymystax*, сем. Salmonidae) из бассейна Амура и их систематическое положение // Зоогеография и систематика рыб. М., 1976. С. 142–156.
- Никольский Г.В.* Рыбы бассейна Амура: (Итоги амурской ихтиологической экспедиции 1945–1956 гг.). М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.
- Никольский Г.В.* О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 3. С. 221–232.
- Никольский Г.В.* О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 65–76.
- Никольский Г.В.* Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 182 с.
- Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.И., Пикулева В.А.* Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: МОИП, 1947. 202 с.
- Правдин И.Ф.* Сиги водоемов Карельской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
- Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В.В.* О таксономическом ранге и филогении сиговых: (Coregonidae, Pisces) // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 5–17.
- Решетников Ю.С.* О систематическом положении сиговых рыб // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 11. С. 1656–1671.
- Решетников Ю.С.* Сложные вопросы таксономии сиговых рыб и проблемы зоогеографии // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 71–78.

- Решетников Ю.С.* О связи сиговых рыб Сибири и Северной Америки // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 48–73.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю.С.* О числе видов, центрах возникновения и центрах расселения сиговых рыб // Лососевые Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 4–15.
- Савваитова К.А.* О структуре вида у рыб высоких широт: (На примере голец рода *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes)) // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука, 1981. С. 106–124.
- Скрябин А.Г.* Рыбы Байкаловских озер Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1977. 232 с.
- Скрябин А.Г.* Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 229 с.
- Страхов Н.М.* Основы исторической геологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Ч. 2. 396 с.
- Сычевская Е.К.* Ископаемые шукровидные СССР и Монголии. М.: Наука, 1976. 116 с.
- Сычевская Е.К.* Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья // Тр. 14-го Тихоокеан. науч. конгр. в Хабаровске. М.: Наука, 1979. С. 113.
- Сычевская Е.К.* История формирования ихтиофауны Монголии и проблема фаунистических комплексов // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1983. С. 225–250.
- Сычевская Е.К.* Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии // Тр. ССМПЭ. М.: Наука, 1986. Вып. 29. С. 157.
- Сычевская Е.К., Девяткин Е.В.* Первые находки рыб из неогеновых и нижнечетвертичных отложений Горного Алтая // ДАН СССР. 1962. Т. 142, № 1. С. 173–176.
- Флеров К.К., Белыева Е.И., Яновская Н.М.* и др. Зоогеография палеогена Азии. М.: Наука, 1974. 302 с.
- Шапошникова Г.Х.* История расселения сигов рода *Coregonus* // Зоогеография и систематика рыб. Л.: Наука, 1976. С. 54–67.
- Шапошникова Г.Х.* История расселения сиговых полиморфного вида и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогения лососевидных рыб. Л.: Наука, 1977. С. 78–86.
- Штылько Б.А.* Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири // Тр. Всесоюз. геол.-развед. об-ния. 1934. Т. 359. С. 1–96.
- Шухерт Ч.* Палеогеографический атлас Северной Америки. М.: ИЛ, 1957. С. 1–67.
- Яковлев В.Н.* Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 2. С. 209–220.
- Яковлев В.Н.* Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. М.: МГУ, 1962.
- Bonde N.* The fishes of the Mo-clay formation (Lower Eocene) // Medd. Dan. geol. foren. 1966. Vol. 16. P. 198–201.
- David L.R.* Some typical Upper Eocene fish scales from California // Contrib. Paleontol. Carnegie Inst. Wash. Publ. 1946. N 551. P. 47–79.
- Grande L.* The paleontology of the Green River Formation with a review of the fish fauna // Bull. Wyoming Geol. Surv. 1980. Vol. 63. P. 1–334.
- Himberg K.L.M.* A systematic and zoogeographic study of some worth European coregonids // Biology of Coregonids fishes. Winnipeg, Univ. Manitoba Press. 1970. P. 219–250.
- Hopkins D.M.* The Geozoic history of Beringia – a synthesis. The Bering Land Bridge. Stanford: Univ. press, 1967. P. 451–484.
- Kimmel P.G.* Fishes of the Miocene-Pliocene Deer Butte Formation. Southeast Oregon // Pap. Paleontol. Univ. Mich. 1975. N 14. P. 69–87.
- Kurtén B.* Holarctic land connection in the early Tertiary // Comment. Biol. Soc. Sci. Fennica. 1966. Vol. 29, N 5. P. 1–5.
- Kurtén B.* Continental drift and the paleogeography of reptiles and mammale // Comment. Biol. Soc. Sci. Fennica. 1967. Vol. 31, N 1. P. 1–8.
- Liu Hsien-t'ing.* The discovery of double-armoured herrings from gtu, Hupli // Vertebr. paleoasiatica. 1963. Vol. 7, N 1. P. 31–37.
- Miller R.R.* Origin and affinities of the freshwater North America // Publ. Amer. Assoc. Adv. Sci. 1959. Vol. 51. P. 187–222.
- Norden G.R.* Comparative osteology of representative salmonid fishes with particulate reference of the grayling (*Thymallus thymallus*) and its phylogeny // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1961. Vol. 18. N 5. P. 679–791.
- Scott W.B., Crossman E.G.* Freshwater fishes of Canada // Fish. Res. Board Canada. Ottawa, 1973. Bull. 184. 996 p.

- Smith S.H.* Evolution and distribution of the Coregonids // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1957. Vol. 14, N 4. P. 599–604.
- Smith G.R.* Fishes of the Pliocene Glenns Ferry Formation Southwest Idaho // *Univ. Mich. Mus. Palaeontol.* 1975. Vol. 14. P. 1–68.
- Smith G.R.* Late Cenozoic freshwater fishes of North America // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1981. Vol. 12. P. 163–193.
- Tchernavin V.V.* An attempt towards a systematic arrangement of certain Salmonoidei, based on osteological characters *Invest. Inst. Opyt. Agronomie. I. Petrograd.*, 1923. P. 103–106.
- Tomada Y., Kodera H., Nakajima T., Yasuno T.* Fossil freshwater fishes from Japan // *Tsichigarcuronaju*. 1977. N 14. P. 221–243.
- Wilson M.V.H.* Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia // *Life Sci. Contribs. Roy. Ontario Mus.* 1977. N 113. P. 1–61.
- Wilson M.W.H.* Oldest known Eox (Pisces: Esocidae) part of a new Paleocene teleost fauna from Western Canada // *Can. J. Earth Sci.* 1980. Vol. 17, N 3. P. 307–312.

УДК 597.553.2

ОСОБЕННОСТИ РАССЕЛЕНИЯ СИГОВЫХ В РЕКАХ СИБИРИ И ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

П.Л. Пирожников

В последние десятилетия резко возрос интерес к сиговым, их таксономическому рангу, особенностям распределения, уровню воспроизводства в обитаемых реках и эстуарных районах. Яркий показатель этого — публикация монографий Б.К. Москаленко (1958, 1971), Ф.Н. Кириллова (1972), Ю.С. Решетникова (1980) и большой серии статей по вопросам систематики, филогении, экологии, состояния запасов названных рыб.

Ю.С. Решетников (1980, 1983) показал, что основные стволы морфо-биологической эволюции сиговых относятся к олигоцену, к миоцену — плиоцену относится дифференциация первых родовых групп, которая и завершается в плейстоцене образованием большой плеяды современных видов и подвидов. В этой плеяде выделяются 16 видов, относящихся к подроду *Leucichthys*, 5 видов подрода *Coregonus*, 6 видов рода *Prosopium*¹ и 1 вид р. *Stenodus*.

Расселение этих молодых видов, первоначально приуроченных к северу Евразии (Решетников, 1983), оказалось в зависимости как от генетически обусловленных морфологических особенностей, так и от резко различных экологических возможностей и от экологической ситуации в обширном потенциальном ареале сиговых. Так, пониженная соленость морей Карского и Лаптевых позволяла омулю и нельме как сильным пелагическим рыбам широко расселяться и, несомненно, ареал этих видов уже в постплиоцене становится циркумполярным. Но этот же фактор стал экологической преградой для других видов сиговых. Так, муксун, обладая нижним ртом, оказался приуроченным к бентали Обской губы, дельты Лены и аналогичных районов низовьев других северных рек; но основной причиной невозможности его расселения на запад в сторону Карских ворот была повышен-

¹ Данные о расселении вальков р. *Prosopium* не приводятся.

ная соленость бентали юго-западной части Карского моря. По той же причине недоступной для муксуна оказалась и бенталь Чукотского моря, что обусловило положение восточной границы ареала этого вида по р. Колыме.

Расселение других видов сиговых было результирующей их экологических возможностей, которые реализовались в зависимости главным образом от фактора течения, а точнее — от скорости течения в обитаемых реках (Пирожников, 1949).

Показательны в этом отношении особенности ареала пеляди в великих реках Сибири. В Оби с пониженными особенно в летнее время скоростями течения половозрелые особи пеляди подымались до района впадения Бии и Катунь. Теперь они идут только до плотины Новосибирской ГЭС, что отразилось на уровне естественного воспроизводства пеляди. В Енисее с повышенными скоростями течения пелядь подымается до района впадения р. Сым (Подлесный, 1958), будучи в основном приуроченной к озерам бассейна реки. Еще более определенной является приуроченность пеляди к озерам в бассейне р. Лены. Как показано Ф.Н. Кирилловым (1972), в Лене, как в Яне и Индигирке, речная пелядь отсутствует.

Сиг-пыжьян в бассейнах рек Сибири является озерно-речной рыбой. Первоначально сибирский сиг описан в качестве подвида европейского сига. Для него характерна большая вариабельность. Так, описано 10 подвигов (Берг, 1948); предполагалось, что к этому рангу относится эстуарный сиг (Кожевников, 1958). В качестве новых рас Ф.Н. Кирилловым (1972) описан ледниково-равнинный сиг из нижнего течения р. Хромы, В.С. Михиным (1959) — оленекский сиг. Не вдаваясь в анализ структуры вида у сига, отметим, что этому вопросу посвящены другие статьи сборника (Решетников, наст. сб.; Тяптирянов, наст. сб.).

Адаптивные возможности сиговых с верхним, конечным и нижним ртом оказались резко различными, что рельефно проявляется у половозрелых особей в период их анадромной миграции на нерест.

Муксун и сиг-пыжьян в этот период придерживаются бентали, где пониженные скорости течения вполне преодолимы для них. Такое положение способствовало образованию локальных популяций сига-пыжьяна, что и было установлено в реках, где обитают сиговые.

Омуль, ряпушка и пелядь совершают значительные нерестовые миграции. Было высказано предположение, что длина нерестовых миграций связана с разной способностью рыб преодолевать течение реки, и поэтому различная удельная поверхность этих рыб является причиной того, что прогонистый омуль идет на нерест первым в июне, когда скорости течения северных рек весьма значительны, а ряпушка с ее большой удельной поверхностью может идти на нерест лишь в сентябре, когда скорости течения не превышают 0,5 м/с (Пирожников, 1949). Эти скорости течения непреодолимы для высокотелой пеляди с ее морфодинамическими параметрами, пригодными для озерных условий. В этом причина высокой адаптированности пеляди к слабым течениям р. Оби и к озерно-речной сети, характерной для Колымо-Индигирской низменности (Дрягин, 1933; Кириллов, 1955, 1972). По этой причине пелядь отсутствует в р. Лене. Близок к пеляди в этом отношении муксун.

Обский муксун нерестится в районе впадения Томи, между тем в Енисее и Лене муксун не подымается так высоко. Гаметогенез у обского муксуна

растянут. В районы нереста он попадает лишь в октябре. Основные нерестилища енисейского муксуна находятся в нижнем течении между селениями Хантайка и Костино (Подлесный, 1958). И в Лене муксун идет на нерест с июня до сентября, поднимаясь до района сел Говорово и Жиганск, т.е. не выше среднего течения реки. В этом несомненно проявляются невысокие гидродинамические свойства муксуна и непреодолимость для него значительных скоростей течения реки в летнее время (Пирожников, 1955).

Сибирская ряпушка со значительной удельной поверхностью получает возможность идти на нерест только в сентябре, т.е. в период пониженных скоростей течения в сибирских реках. Гаметогенез у ряпушки в отличие от омуля, муксуна, пеляди растянут. Основная масса половозрелых особей ряпушки попадает в районы размножения во второй половине сентября и в первой половине октября, не поднимаясь так высоко против течения, как омуль в Лене и Енисее и как муксун и пелядь в Оби. По не вполне ясным причинам обская ряпушка уходит на нерест в притоки Нижней Оби, между тем енисейская и ленская ряпушка нерестятся в русле своих рек. Нельзя не упомянуть о самом мелком виде среди сиговых — о тугуне. Этому виду свойственна наибольшая удельная поверхность. Отсюда экологическая приуроченность тугуна к бентали с пониженными скоростями течения и к бентосному питанию; нерестовой миграции тугун не совершает.

Обратимся к самому крупному виду сиговых — к нельме. Большие заслуги изучения этой ценнейшей рыбы принадлежат Ф.И. Вовку (1948). Основное внимание названный автор уделил обской нельме, но отдельные вопросы экологии остались вне поля зрения. Нельма, обладая наименьшей удельной поверхностью, идет первой на нерест в период с июня с его значительными скоростями течения, характерными для половодья, и поднимается наиболее высоко против течения в каждой северной реке от Печоры до Анадыря, а также в реках Юкон и Маккензи на американском побережье.

Обская нельма попадает в районы размножения в середине октября, енисейская — в первых числах октября, ленская — в конце сентября — начале октября. Близок к нельме в гидродинамическом отношении и по срокам нерестовой миграции омуль.

Таким образом, решающее значение для времени и продолжительности нерестовой миграции сиговых рыб имеют их морфологические особенности, а точнее — их гидродинамические свойства (Пирожников, 1949, 1955, 1966), определяющие также и особенности расселения этих замечательных рыб в их общем ареале.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 466 с.
- Вовк Ф.И. Нельма реки Оби (Биопромысловый очерк) // Тр. Сиб. отд-ния ВНИОРХ. Красноярск, 1948. Т. 7, вып. 2. С. 3—80.
- Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии // Тр. Совета по изуч. производит. сил Якут. АССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. Вып. 5. С. 3—94.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы р. Индигирки // Изв. ВНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 147—165.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 359 с.
- Кожевников Г.П. Эстуарный сиг из Обской губы // Вопр. ихтиологии. 1958. Вып. 11. С. 48—52.
- Михин В.С. Сиг-пыжьян р. Оленек // Там же. 1959. Вып. 13. С. 71—74.

- Москаленко Б.К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень: Кн. изд-во, 1958. 246 с.
- Москаленко Б.К. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищ. пром-сть, 1971. 182 с.
- Пирожников П.Л. Полупроходные рыбы и речной сток // Изв. ТИНРО, 1949, Т. 29, С. 79–98.
- Пирожников П.Л. Материалы по биологии промысловых рыб р. Лены // Изв. ВНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 61–128.
- Пирожников П.Л. Проходные рыбы Восточной Сибири: (Ареалы, кормовая база, биология, численность). М.: ЗИН АН СССР, 1966. 44 с.
- Подлесный А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Изв. ВНИОРХ, 1958. Т. 44. С. 97–148.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 1980. 301 с.
- Решетников Ю.С. О числе видов, центрах возникновения и центрах расселения сиговых рыб // Лососевые Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 4–17.

УДК 597.553.2:639.3.037

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ СИГОВ ФЕННОСКАНДИИ

М. Каукоранте, Б.М. Медников

Таксономия сигов до настоящего времени остается весьма запутанной. Рассмотрение разных видов сигов как биологических видов по современным понятиям затрудняется из-за отсутствия полной изоляции между симпатрическими видами. И в искусственных условиях, и в природе часто возникают фертильные гибриды между разными видами (Pethon, 1974; Svärdson, 1976; Бурков, Соловкина, 1976) и даже между родами *Coregonus* и *Stenodus* (Gasowska, 1958; Ferguson et al., 1978). Свэрдсон (Svärdson, 1965) считает, что межвидовые гибриды могут даже образовывать стабильные стада в природных условиях. Во многих водоемах Северной и Центральной Европы встречаются до 4–5 симпатрических форм сига, которые различаются по местам и времени нереста (Wagler, 1937; Steinmann, 1950; Svärdson, 1957).

Таксономические трудности вызывают также исключительная экологическая пластичность и многочисленные морфологические и физиологические вариации. Разные авторы классифицировали сигов как виды, подвиды и расы, экотипы или местные формы (Svärdson, 1958; Himberg, 1970; Решетников, 1980). В одной географической области внутривидовая структура может сильно варьировать в зависимости от различных экологических ниш. Заполнение разных экологических ниш является приспособлением к использованию всех кормовых запасов олиготрофных водоемов Северного полушария (Nikolsky, Reshetnikov, 1970).

Химберг (Himberg, 1970), анализируя литературные данные, пришел к выводу, что можно относительно хорошо разделить разные виды р. *Coregonus*, используя такие признаки, как число жаберных тычинок, пило-рических придатков и позвонков. Результаты анализа этих трех параметров у *C. albula*, *C. peled* и *C. autumnalis*, а также у *C. artedi-complex* и *C. lava-retus-complex* он представил трехмерным изображением.

Согласно этим данным, виды р. *Leucichthys* занимают промежуточное

положение между группами *lavaretus* и *albula*. Бросается в глаза также большая вариабельность *C. lavaretus*-complex по числу пилорических придатков и особенно жаберных тычинок, количество которых сильно варьирует и у *C. artedi*-complex, тогда как у *C. peled* и *C. albula* эти признаки относительно стабильны.

Челлеволд (Chellebold, 1970) при помощи электрофоретического анализа некоторых белков показал, что сига и ряпушки являются весьма близкими родственниками. Об этом свидетельствует также упомянутая ранее способность разных видов р. *Leucichthys* и *C. lavaretus* образовывать фертильные гибриды. Л.С. Берг перечисляет, помимо гибридов внутри подрода *Coregonus* (чир с муксуном и с пыжьяном), находки в природе следующих межвидовых гибридов: *C. albula* × *C. lavaretus maraenoides*, *C. autumnalis* × *C. lavaretus pidschian*, *C. autumnalis* × *C. muksum* и даже межродовых: *Stenodus leucichthys nelma* × *C. autumnalis*, *St. l. nelma* × *C. muksum* (Берг, 1948). В Оби найдены также гибриды между *C. lavaretus pidschian* и *C. peled*. Гибриды между европейскими формами *C. lavaretus* и *C. albula* встречены, например, в озере Пюхя-Ярве в Финляндии (Kajonsaari, 1957) и в Норвегии (Pethon, 1974).

В искусственных условиях получали гибриды между разными формами *C. lavaretus* и *C. albula* (Нестеренко, 1957, 1962, 1966; Svärdson, 1957, 1965; Kokina, 1966). Проводились опыты по гибридизации *C. peled* (*Gmelin*) × *C. lavaretus*, в которых получали нормальные фертильные гибриды (Носаль, 1968; Prokes, 1977; Prokeš, Penáz, 1976). Получены также жизнеспособные гибриды: *C. clupeaformis* × *C. artedi* (Garside, Christie, 1962).

Исследования, проведенные Б.М. Медниковым с соавторами (Медников и др., 1977; Mednikov et al., 1977) методом молекулярной гибридизации ДНК с последующим анализом термостабильности гибридных комплексов ДНК с реперными видами ряпушек *C. albula* и сига *C. lavaretus*, позволили подтвердить реальность следующих групп: собственно сига с нижним ртом; сига с конечным и верхним ртом и близкая к ним нельма; валеж.

Еще сложнее проблема таксономии сигов в узком смысле слова (*C. lavaretus*). Многие исследователи считают, что все европейские сига относятся к одному виду *C. lavaretus* (Smitt, 1886; Collet, 1903; Odenvall, 1929; Kulmatycki, 1927; Steinmann, 1950, 1951; Правдин, 1954, 1960; Решетников, 1963; Nikolsky, Reshetnikov, 1970; и др.). Однако некоторые авторы делят европейских сигов на многочисленные виды (от двух до шести) (Thienemann, 1915, 1922; Järvi, 1928, 1940; 1943; 1953; 1955; Wagler, 1937; Dottrens, 1959; и др.).

Деление сигов на множество подвидов, *natio*, *forma* и т.д., так же как бесконечное описание новых форм, типично для многих исследователей. Более перспективными представляются попытки стабилизировать систематику сигов (Nikolsky, Reshetnikov, 1970).

Бенке (Behnke, 1972) считает, что для определения количества видов сигов следует разрешить вопрос: сколько видов или отдельных форм мигрировало в Европу из рефугиумов, убежищ ледникового периода, и исследовать изменчивость этих групп.

Г.В. Никольский и Ю.С. Решетников (op. cit.) склоняются к расшире-

нию узкой зоологической номенклатуры за пределы подвидов, ограниченных географической изоляцией, так как экологическая изоляция оказалась такой же эффективной в процессе видообразования, как и географические преграды. По их мнению, виды р. *Coregonus* можно разделить на три группировки: 1) географические расы или подвиды, 2) экологические группировки или экотипы, 3) сезонные расы. Сходной точки зрения придерживается Свэрдсон. Он считает, что из-за неэффективности механизмов изоляции сформировалась группа сиговых рыб, которых можно делить на "биологические фракции", "экологические расы" и "нерестовые группы", что отражает "неустойчивость эволюции" или большую скорость процесса видообразования. Это предположение является важным шагом вперед от концепции изолированных популяций на уровне вида (Svärdson, 1945). Ю.С. Решетников (1980), анализируя в своей монографии таксономические категории у других исследователей (Берг, 1948; Никольский, 1968, 1971; Лебедев, 1967; Международный кодекс зоологической номенклатуры, 1966; Майр, 1971), считает целесообразным пользоваться только такими категориями, как вид, подвид (географически обособленная и имеющая отличительные особенности группа особей), экологическая форма (отличительные признаки равны подвидовым, но нет географической обособленности) и популяции.

Относительно происхождения сигов имеются две противоположные точки зрения. Согласно одной, видообразование происходило аллопатрически до ледникового времени и возникшие виды независимо один от другого мигрировали в послеледниковую Европу. Согласно другой, виды образовались симпатрически от одного предкового стада и вида (Svärdson, 1952).

Гюнтер (Günther, 1866) насчитывал 41 вид сигов, в том числе 12 из Северной Америки, 11 из Сибири и 18 из Европы. В Скандинавии он выделял 10 видов (Himberg, 1972). Шведский ихтиолог Смит критически проанализировал коллекции лососевых рыб Шведского государственного музея. Он заметил, что изменчивость скандинавских сигов настолько велика, что делить их на разные виды очень трудно. По этой причине он относил их всех к одному виду *C. lavaretus* (L.). Интересно, что представление Смита о видовой принадлежности сибирских сигов удивительно сходно с мнением советских ихтиологов (Smitt, 1886).

Работы немецкого исследователя Тинеманна (Thienemann, 1915, 1922), различавшего популяции сигов по числу жаберных тычинок, являются направляющими для многих ихтиологов. Он же заметил явную корреляцию между особенностями питания и количеством жаберных тычинок. Используя такие признаки, как количество тычинок на первой левой жаберной дуге, относительную длину тычинок и пропорции нижней челюсти, а также характер питания он разделил европейских сигов на три группы: *Feragholsatus*, *Lavaretus*, *Generosus*—*Wartmanni*. Примечательно, что хотя он сам заметил, что Кулматычки (Kulmatycki, 1927) прав, выделяя в Европе только один вид, он все-таки с оговоркой принимал свои формы за "виды" (Thienemann, 1928). Ярви (Järvi, 1928) дал детальную оценку скорости роста и количества жаберных тычинок сигов Финляндии. По его мнению, различия в темпах роста и размерах сигов зависят не только от внешних факторов, но и от видовых различий. Первоначально он разделил сигов по размеру на четыре вида: большие, средние, маленькие и карликовые си-

ги; позднее в своей основной работе по таксономии сегов Ярви (Järvi, 1928) разделил их на три группы и восемь форм:

- 1) малотычинковые сиги: Fera-holsatus-группа:
 - C. fera f. inariensis Jurine.
 - C. holsatus Thien. f. anarensis.
- 2) среднетычинковые: Lavaretus-группа:
 - C. lavaretus (L.) f. lapponica.
 - C. lavaretus (L.) f. typica.
- 3) многотычинковые: Wartmanni-generosus-группа:
 - C. wartmanni Bl. f. borealis.
 - C. wartmanni Bl.
 - C. macrophthalmus Nisslin.
 - C. generosus Peters f. aspia Smitt.

В 1943 г. он провел ревизию своей системы и, взяв за основу номенклатуру Л.С. Берга 1932 г., разделил *C. lavaretus* на следующие формы:

	Среднее число жаберных тычинок, X
1) <i>C. lavaretus</i> f. <i>pidshian</i> Gm. речной сиг оз. Инари	21—22
2) <i>C. lavaretus</i> f. <i>anarensis</i> Jarvi "лиственный сиг оз. Инари	23—24
3) <i>C. lavaretus</i> f. <i>prawdini</i> Berg мелкий лапландский сиг	28,5
4) <i>C. lavaretus</i> f. <i>mediospinatus</i> (Praw.) Berg морской и речной сиви	28—31
5) <i>C. lavaretus</i> f. <i>borealis</i> Jarvi "риика"	33
6) <i>C. lavaretus</i> f. <i>Jarvi</i> "мурокас"	35—38
7) <i>C. macrophthalmus</i> Nissl. мелкий озерный сиг	42,5
8) <i>C. muksun</i> f. <i>aspis</i> Smitt крупный озерный сиг	45—56

Эти формы он объединил в три вида: 1—2 — *C. pidshian* (Gmelin), который имеет северное распространение (Белое море и прилегающие ледовитоморские районы), 3—6 — *C. lavaretus* (L.) — юго-западное распространение (район Балтийского моря), 7—8 — *C. muksun* (Pallas) — восточное распространение (Финско-Карельская озерная равнина).

Позднее другие исследователи обнаружили, что распространение "*C. pidshian*-типа" не ограничивается ледовитоморским районом. Свэрдсон (Svärdson, 1957) нашел его в Швеции, Мякинэн (Mäkinen, 1963) — в системе Сайма в Финляндии, а Ваглер (Wagler, 1937) — в некоторых альпийских озерах.

Чрезвычайная полиморфность сегов породила сложные таксономические схемы и у советских ихтиологов. Так, Л.С. Берг (1948) относил всех североамериканских сегов, кроме одной сямозерской многотычинковой формы *C. muksun aspis*, к одному виду *C. lavaretus*. Этот вид он разбил на 57 разных таксономических групп (подвид, forma, infraspp., natio и т.д.). И.Ф. Правдин (1966) выделяя в карельских озерах 43 внутривидовых группировки *C. lavaretus*. Однако по мнению Бенке (Behnke, 1972), определительные схемы Л.С. Берга и И.Ф. Правдина могут быть доступны только авторам. Л.С. Берг (1948) считал, что все европейские сиви, кроме *C. muksun*, ведут свое начало от двух послеледниковых стад, которые он

назвал европейскими *C. lavaretus lavaretus* и арктическими *C. l. pidschian*. И.Ф. Правдин (1966), а вслед за ним Г.В. Никольский и Ю.С. Решетников (Nikolsky, Reshetnikov, 1970) сделали вывод, что многотычинковые финские и карельские сига произошли не от *C. muksun*, а от *C. lavaretus*.

Стейнманн (Steinmann, 1950, 1951, 1952, 1959) объединил все формы в один политипичный вид *C. lavaretus* L. Он разделил этот вид на пять экотипов, которые, по его мнению, произошли симпатрически за короткий срок из одного предкового стада, мигрировавшего в Альпы в послеледниковый период.

Исследователи альпийских озер делили сигов на несколько видов. Ваглер (Wagler, 1937), впервые подчеркнувший значение экологического подхода для таксономии, разделил исследованные им 43 популяции на 4 вида (малотычинковый, тугорослый *C. acronius*, мало- или среднетычинковый, быстрорастущий крупный *C. fera*, многотычинковый, быстрорастущий крупный *C. wartmanni* и многотычинковый тугорослый *C. macrophthalmus*). Доттрэнс (Dottrens, 1959) также поддерживает тенденцию видодробительства. Он выделяет виды на основе количества и относительной длины жаберных тычинок — так называемых "эракт" (*eract* — количество тычинок на отрезок жаберной дужки, длина которого равна длине самой длинной тычинки). По мнению Нюманна (Nümann, 1978), сига Боденского озера делятся на *C. lavaretus wartmanni*, *C. lavaretus macrophthalmus*, *C. pidschian*, *C. pidschian acronius*.

Свердсон является, безусловно, одним из ведущих исследователей по экологии сиговых рыб. Он выполнил основополагающие экспериментальные работы по наследованию числа жаберных тычинок. Однако предложенное им деление рода *Coregonus* на виды весьма спорно. Свердсон (Svärdson, 1957) считал, что всю Голарктику заселяют пять видов сигов и два ряпушек! Он основывает свое мнение, в первую очередь, на числе жаберных тычинок, а также на географическом распределении и сравнении различий экологии, размеров и особенностей нереста симпатрических популяций. Он предполагает, что виды сигов иммигрировали из Сибири в Европу двумя волнами. В первой волне пришли *C. pidschian*, *C. oxyrhynchus* и *C. peled*, обитающие в Балтийском ледяном озере, во второй — *C. lavaretus* и *C. nasus* — в литториновый период. В 1970 г. он воздержался от использования названия *C. peled* (куда он объединяет типичную сибирскую пелядь, муксуна и многотычинковых сигов Фенноскандии) и *C. nasus* (куда он отнес чира и малотычинкового, нерестующего в Балтийском море, и похожих на него пресноводных сигов), так как, по мнению большинства авторов, *C. nasus* встречается только в Сибири и в Северной Америке, а *C. peled* — в Сибири. Позднее Свердсон (Svärdson, 1979) устраняет некоторые допущенные им ранее ошибки в классификации. Например, он признает правильным выделение сибирских видов (*C. nasus*, *C. muksun*, *C. tugun*, *C. autumnalis*). В своей старой работе он относил омулей к *C. oxyrhynchus*, тугуна — к *C. lavaretus*, муксуна и всех многотычинковых европейских форм *C. lavaretus* — к *C. peled*. Однако в настоящее время он разбивает североевропейских сигов на шесть вместо бывших пяти видов. По его мнению, европейские сига произошли от двух сибирских предков. От пыжьяна *C. pidschian* получили начало "крупный малотычинковый сиг" *C. fera*, "мелкий малотычинковый сиг" *C. acronius* и "речной сиг" *C. lavaretus* и от

пеляди *C. peled* — "северный многотычинковый сиг" *C. pallasi*, "южный многотычинковый сиг" *C. nilsoni* и "голубой сиг" *C. wartmanni*. Эту классификацию, так же как и классификацию 1957 г., Свердсон создал, анализируя шведские популяции сигов из разных водоемов. Во многих водоемах, особенно в озерах, живут симпатрические формы, различающиеся по нескольким параметрам. Самыми важными из них он считает число жаберных тычинок. Его представления о том, что симпатрические популяции должны обязательно принадлежать к разным видам, и привели к созданию этих искусственных систем.

Коссвиг (Kosswig, 1963) разделяет мнение Свердсона о двух предковых формах европейских сигов. Согласно его взглядам, малотычинковый бентофаг и многотычинковый планктофаг жили и скрещивались между собой в Большом ледниковом озере. Так образовался большой "генобассейн". Далее вследствие рекомбинации и отбора сиги разделились в пустых экологических нишах, образовавшихся в изолированных озерах, на четыре экотипа.

Химберг (Himberg, 1970, 1972) критикует мнение Свердсона о множестве дочерних видов и частично присоединяется к Коссвику. Он предполагает, что крайне различающиеся формы европейских сигов, которые образуют морфологически и экологически одинаковые группы, представляют развитие не одного вида, а содержат в себе две разные географически изолированные одна от другой линии развития. Различия между сибирскими видами *C. pidschian* и *C. muksun*, возможно, возникли именно благодаря географической изоляции на юге Сибири в прошлый ледниковый период. Вся европейская сиговая фауна получила свое начало с востока из двух сиговых форм (видов).

Сходство между европейскими и сибирскими ситами из группы "lavaretus" наблюдается по экологическим и морфологическим параметрам. Малотычинковый сиг Европы и сибирский пьжъян встречаются в текучей воде, особенно в верховьях рек и в прибрежных водах. Многотычинковые европейские ситы и муксун Сибири заселяют большие озера и широкие реки и, видимо, более приспособлены к высоким температурам по сравнению с указанными формами. По мнению Химберга, две формы (два вида?) сигов *C. pidschian* и многотычинковый, которого неправильно называют *C. muksun*, мигрировали в Европу двумя волнами. Большая изменчивость и высокая скорость эволюции европейских сигов группы *lavaretus* и как следствие этого систематические трудности объясняются их гибридным происхождением от этих двух предковых форм (Himberg, 1970, 1972). Если признать, что европейских сигов следует делить на систематические единицы, то наиболее удачным Химберг считает деление Ярви (Järvi, 1943) на три криптических, латентных (*cryptic*) вида, которых можно называть и экотипами: *C. pidschian*-тип, число жаберных тычинок 18–25, *C. lavaretus*-тип, \bar{X} 30–35 и *C. muksun*-тип, \bar{X} 40–56 (Himberg, 1970). В водоемах, где встречаются три симпатрических популяции, число жаберных тычинок у средней популяции близко к среднему значению малотычинковых сигов. Эта средняя форма, вероятно, является гибридной. По мнению Бенке (Behnke, 1972), теория Химберга недостаточно объясняет возможность существования репродуктивной изоляции, при которой могли бы существовать симпатрично три вида или более. Бенке считает,

что генетически изолированные симпатрические популяции сигов "группы *C. lavaretus*" получили свое начало от общего предкового стада послеледникового Балтийского бассейна. Представления Свердсона о том, что любые симпатрические группировки имеют видовой ранг, и, следовательно, его взгляды на количество видов Фенноскандии не выдерживают критического рассмотрения. Свердсон, например, игнорирует шесть симпатрических выгозерских популяций *C. lavaretus* (Правдин, 1948) и семь подвидов или *patio* Ладожского и Онежского озер (Берг, 1948).

Ю.С. Решетников (1980) относит всех европейских сигов к одному виду *C. lavaretus* и критикует выделение новых подвидов и таксонов ниже этого ранга. Он считает, что в рамках вида *C. lavaretus* можно, понимая всю искусственность такой классификации, выделить не более шести более или менее политопных подвидов.

1. *C. lavaretus lavaretus* (L.) – проходные малотычинковые (16–48 тычинок) сиги бассейна Балтийского моря, которые образуют озерно-речные и озерные формы.

2. *C. lavaretus pallasi* (Val.) – многотычинковый сиг, имеющий в среднем 40 жаберных тычинок. В основном мелкие озерные, но и крупные проходные и средние озерно-речные сиги. Этот подвид заселяет водоемы Балтийского моря и его ареал совпадает с ареалом *C. l. lavaretus*, но значительно уже и мозаичнее.

3. *C. lavaretus mediospinatus* (Pravd.) – промежуточная форма между предыдущими подвидами. Ареал совпадает с ареалом *C. l. pallasi*. Является сборной группой, выделение которой может быть оправдано только прагматическими соображениями.

4. *C. lavaretus maraenoides* (Poljakov) – чудской сиг и группа сигов вдоль берегов Балтийского и Северного морей. Имеют почти конечный рот и 30–45 жаберных тычинок. Озерные и озерно-речные сиги с коротким и высоким хвостовым стеблем.

5. *C. lavaretus pidschian* (Gmelin) заселяет бассейны Северного Ледовитого океана. Это сиги с малым числом жаберных тычинок и короткой нижней челюстью.

6. *C. lavaretus baunti* (Muchomedijarov) – баунтовский сиг. Это мелкие среднетычинковые сиги (28–42 тычинки) с планктонным питанием и весенним икрометанием (Решетников, 1980). Г.В. Никольский и Ю.С. Решетников отмечали, что *C. l. pidschian* и *C. l. baunti* являются единственными хорошими подвидами среди сигов Советского Союза (Nikolsky, Reshetnikov, 1970).

К сожалению, ни Ю.С. Решетников, ни Г.Х. Шапошникова (1970), которая выделяет в СССР 16 подвидов, не анализируют положения единственного представителя сига, нерестующего в солоноватой воде Балтики и его заливов. Это форма, которую многие вслед за Свердсоном относили к виду *C. nasus* (Pallas) *sensu* Svärdson (Valtonen, 1970, 1972, 1976a, b; Salmela, 1978), а затем описанному Свердсоном *C. acronius widegreni* (Svärdson, 1979). Она имеет чаще 20–27 жаберных тычинок (Himberg, 1970), живет симпатрически с проходным нерестующим в реках сигом *C. lavaretus* (L.) *s.str.* Эта форма составляет в среднем 65% от общего морского улова сига Финляндии, а в северных районах Ботнического залива – даже 80% (Valtonen, 1976b; Himberg, 1978; Lehtonen, 1978).

Нерестующий в прибрежных водах Балтики сиг преобладает на западном побережье Эстонии, но его доля уменьшается при продвижении на юг, где он встречается уже спорадично (Kulmatycki, 1927; Mannsfeld, 1930; Thienemann, 1935, 1937; Sormus, 1976).

Обособленность симпатрических форм сигов друг от друга несомненна, остается выяснить их таксономическое положение. По всей видимости, не правы ученые, выделяющие морского сига в самостоятельный вид *C. widegreni* Malmgren, как, например, Лехтонен (Lehtonen, 1981). Как полагает Химберг (Himberg, 1978), мы имеем дело с подвидами и, возможно, морского сига можно считать "хорошим" биологическим подвигом. Однако вопрос о подвидах представляется малосущественным, если учесть, что в западноевропейской литературе, как уже отмечалось, преобладают до сих пор взгляды на систематику сиговых, основанные на устаревшей теории Свердсона (Maitland, 1977; Wheeler, 1978; Koli, 1983; Kronborg et al., 1984). Согласно этим взглядам, в Европе помимо ряпушки и акклиматизированной пеляди обитают пять видов сигов, в том числе сибирские эндемики *C. nasus* и *C. muksun* (Varjo, 1981; Tuunainen, 1984). Скорейший пересмотр этих взглядов и согласование их с системой, принятой в СССР (Решетников, 1980, 1983), имел бы важное значение и для рыбохозяйственной практики.

Нам представлялось целесообразным оценить степень генетической дивергенции сигов Фенноскандии и других районов их обитания методом молекулярной гибридизации ДНК. Этот метод ранее использовался как для сигов (Медников и др., 1977), так и других лососевидных рыб и в ряде случаев позволял успешно разрешать сложные систематические проблемы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

ДНК выделяли из фиксированных в этаноле молок рыб. Ниже приводится перечень исследуемых видов и форм; когда это возможно, мы сохраняем за ними названия, под которыми они фигурируют в сводке Л.С. Берга (1948) и других авторов,

1. Многотычинковый сиг ($\bar{X} - 55$)¹ из оз. Эннети, северо-восточная Финляндия; относительно быстрорастущая, нерестующая во впадающих в озеро реках форма; часто называют в Финляндии *C. muksun*; по Свердсону — *C. pallasii*, по Л.С. Бергу — *C. lavaretus pallasii* (реперная форма).
2. Озерный сиг, живущий симпатрично с предыдущим ($\bar{X} - 45$), более тугорослая форма, нагуливающаяся в основном в прибрежной зоне озера, нерестится в озере; название по Свердсону — *C. oxyrhynchus*, по Л.С. Бергу — *C. lavaretus pallasii*.
3. Сиг оз. Лентиира ($\bar{X} - 45$), северо-восточная Финляндия.
4. Шуйский сиг ($\bar{X} - 32$), р. Сяпса, Карелия, *C. lavaretus lavaretoides*.
5. Сиг оз. Паасивеси ($\bar{X} - 30,5$), Восточная Финляндия.
6. Сиг оз. Похйоис-Конневеси ($\bar{X} - 32$), Центральная Финляндия.
7. Сиг оз. Пиелинен ($\bar{X} - 33$), Восточная Финляндия.
8. Озерно-речной малотычинковый ($\bar{X} - 20$) бентосоядный сиг из оз. Инари Финской Лапландии, название по Свердсону — *C. pidschian*.

¹ \bar{X} — среднее число жаберных тычинок на первой жаберной дуге.

9. Озерный среднетьчинковый ($\bar{X} - 36$) планктоноядный мелкий сиг, занимающий нишу ряпушки в оз. Инари, название по Свердсону — *C. wartmanni*.
10. Проходной сиг р. Торниониоки ($\bar{X} - 30$), крупный, в основном бентосоядный сиг, Ботнический залив.
11. Проходной сиг р. Оулуйоки ($\bar{X} - 29$), Ботнический залив, *C. lavaretus lavaretus*.
12. Морской сиг, крупный бентофаг, живет симпатрично ($\bar{X} - 26,7$) с проходными ситами, но нерестится в мелких участках моря. Старое название по Свердсону — *C. nasus*, теперь — *C. acronius widegreni* или *C. widegreni*.
13. Пыжьян ($\bar{X} - 20$), р. Лена, *C. lavaretus pidschian* (Gmelin).
14. Сиг мокчегор ($\bar{X} - 24,1$), жилая глубоководная форма норильских озер — *C. lavaretus pidschian n. mokshegor*.
15. Байкальский сиг ($\bar{X} - 29$), крупный жилой сиг, *C. lavaretus baicalensis* Dybowski.
16. Поллан, Ирландия, *C. pollan* Thompson.
17. Омуть карский, р. Хутудабига, Таймыр, *C. autumnalis autumnalis* (Pallas).
18. Омуть байкальский, р. Зама, оз. Байкал, *C. autumnalis migratorius* (Georgi).
19. Муксун, норильские озера, *C. muksun* (Pallas).
20. Чир, р. Северная Сосьва, *C. nasus* (Pallas).
21. Европейская ряпушка, оз. Похойоис-Конневеси, Финляндия, *C. albulala* (L).
22. Американская ряпушка, оз. Гурон, Канада, *C. artedi* Lesueur.
23. Нельма, Таймыр, *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas).
24. Валец, Таймыр, *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant).

Фиксация, выделение и очистка ДНК, молекулярная гибридизация с последующей термоэлюзией гибридных дуплексов и статистическая обработка данных эксперимента проводились по ставшей уже стандартной методике, впервые описанной в применении и ДНК сиговых рыб (Медников и др., 1977). В нее были внесены лишь незначительные изменения. В частности, индекс дивергенции ИД (в наших прежних работах обозначавшийся CD) определялся иначе: при расчетах принимали во внимание лишь те точки температурной элюзии, в которых различие гомологичной реакции от гетерологичной было достоверно не менее чем на уровне 95%-ной достоверности по критерию Стьюдента при числе параллелей от 5 до 10. Реперную ДНК метили методом энзиматического метилирования до 46 тыс. имп/мг · мин. Достаточно высокий уровень мечения позволял оценить незначительную степень дивергенции генетического материала.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Целесообразность применения метода молекулярной гибридизации ДНК определяется тем, что у сиговых очень мало достаточно стабильных пригодных для систематики фенетических признаков. Как указывает Ю.С. Решетников (1980), пластические признаки сиговых зависят от внешних условий и практически не свидетельствуют о родстве. В других же

случаях признаки оказываются стабильными у разных видов (число лучей в плавниках, число позвонков). Единственный фенотипический признак, который может в данном случае принести пользу, это число жаберных тычинок. В самом большом виде, который на наш взгляд, правильнее называть комплексом — *Coregonus lavaretus complex*, различают две группы — малотычинковые (20–30) и многотычинковые (30–50) сига. Однако система, построенная по одному признаку, неизбежно оказывается искусственной, тем более что в водоемах Швеции, Финляндии и Карелии описаны многочисленные популяции, состоящие из промежуточных форм, скорее всего гибридного происхождения.

Анализ кариотипа также мало может дать. Как правило, у сигов он весьма стабилен (в среднем $2n=80$, NF-100, исключение составляют только чир, пелядь, нельма и некоторые сига Канады) (Кайданова, 1983). Однако эти различия незначительны и могут способствовать генетической изоляции.

Возникновение многих гибридных популяций документировано, так как они возникли в результате интродукции и искусственного рыборазведения. Так, акклиматизация двух подвидов *C. lavaretus* (лудоги и чудского) в оз. Севан в 1924–1927 гг. привела к формированию гибридной популяции, из которой лишь единично выщепляются особи, морфологически сходные с предковыми формами. По одним признакам большая часть особей популяции напоминает чудского сига, по другим — лудогу. При одинаковом числе хромосом сиг-лудога имел 98 хромосомных пчел, чудской — 102 и севанской — 100 (Рухлян, Аракелян, 1980). Подобные различия в кариотипах некоторые авторы считают достаточным критерием видового обособления (Викторовский, 1975; и др.). Кроме того, лудога относится к малотычинковым сигам (20–29), а чудской — к многотычинковым (35–45); их другие морфологические признаки тоже достаточно характерны.

Мы можем прийти к выводу, что обычный критерий в биологической концепции вида — генетическая обособленность, отсутствие обмена генами между популяциями, принадлежавшими к разным видам, лишь в ограниченной мере применим к сиговым рыбам. Многие популяции *C. lavaretus*, скорее всего, имеют гибридное происхождение. Возможна также интрогрессия генов и других видов из числа "хороших", за исключением относящихся к роду *Prosopium*.

При совместном обитании целого ряда форм и видов генетическая дивергенция вряд ли сможет достигать значительной степени. Недаром Свэрдсон (Svärdson, 1965) описал оригинальное явление "генетического паразитизма", при котором более мелкие многочисленные сига вытесняют из водоема менее многочисленных и более крупных в результате гибридизации между ними. Ничего подобного в других группах рыб не было отмечено.

Результаты опытов по молекулярной гибридизации ДНК сигов приведены на графиках распределения гибридных молекул по термостабильности на рис. 1 и сведены на рис. 2, где расстояния от реперного вида пропорциональны значениям ИД (точка S соответствует гибридизации с ДНК *Salvelinus namaycush*, ИД = 126,0 и может считаться контролем).

Нетрудно убедиться, что генетическая дивергенция исследованных нами

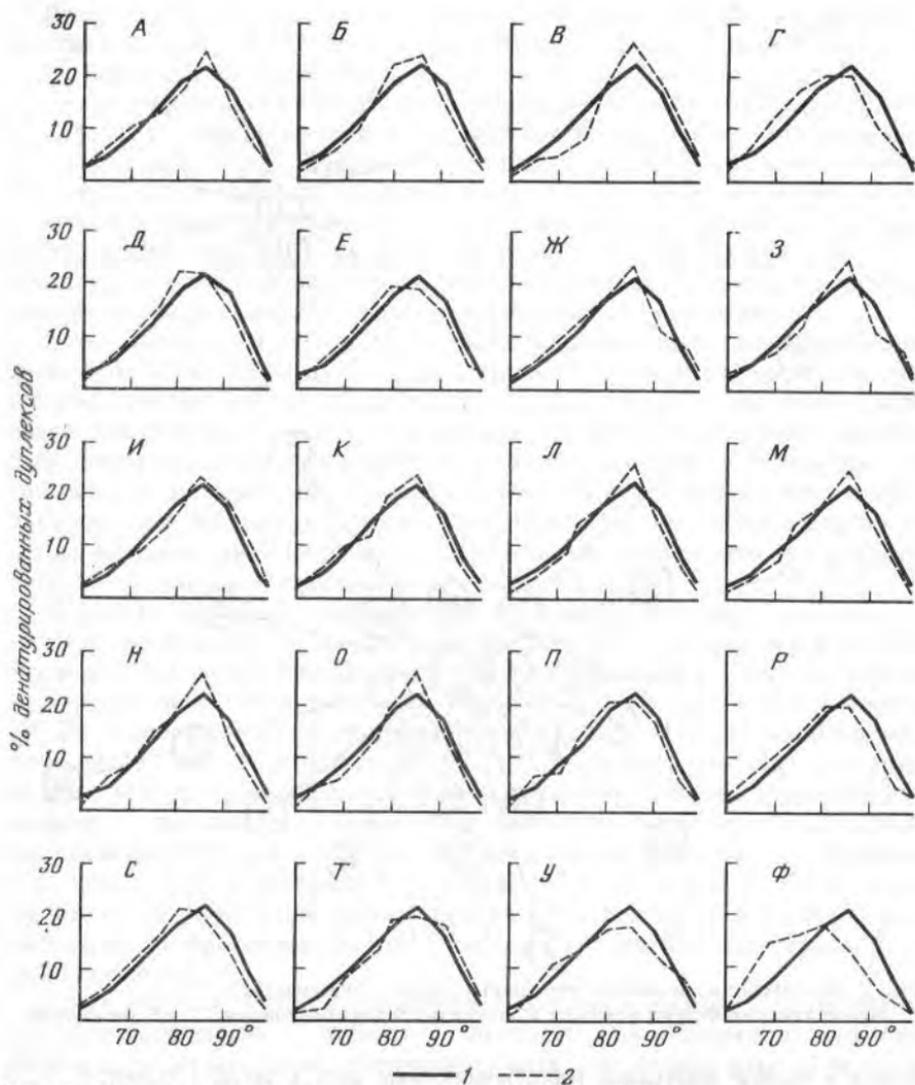


Рис. 1. Профили термостабильности гибридных дуплексов ДНК сиговых

А — *S. rolan*; Б — карский омуль; В — байкальский омуль; Г — "мокчегор"; Д — пыжьян р. Лены; Е — озерно-речной сиг оз. Инари; З — байкальский сиг; И — сиг оз. Похйоис-Конневеси; К — сиг. оз. Паасивеси; Л — шуйский сиг; М — сиг оз. Пиелинен; Н — проходной сиг р. Торнионйоки; О — проходной сиг оз. Оулуйоки; П — морской сиг Балтики; Р — *S. albula*; С — *S. artedii*; Т — нельма; У — валеж; Ф — кристивомер. 1 — гомологичная реакция; 2 — гетерологичная реакция

сиговых чрезвычайно низка, что целиком подтверждает прежде высказанные соображения. Однако можно выделить две степени дивергенции. В качестве реперной была использована ДНК многотычинковой формы сига оз. Эннети (55 тычинок; в том же водоеме обитает форма, характеризующаяся средним числом 45 тычинок). Наиболее различаются имею-

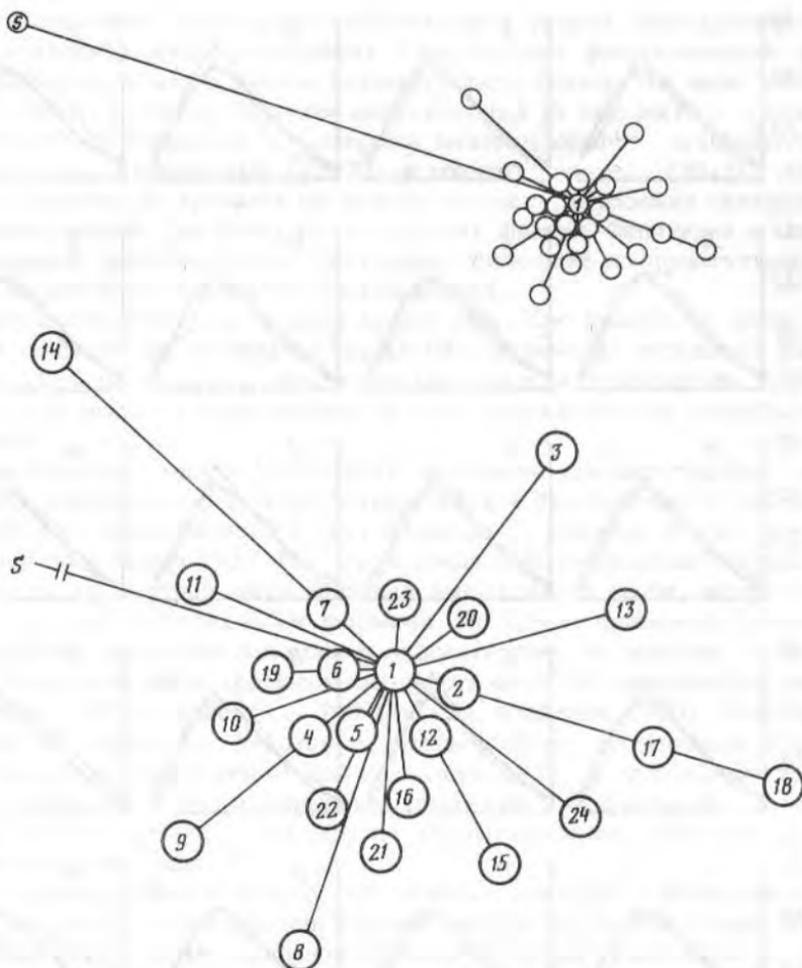


Рис. 2. Дивергенция сиговых от реперной формы по значению ИД
 Номера соответствуют номерам в списке исследованных форм; S — *S. namaycush*

щиеся в нашем материале малотычинковые сиви с числом тычинок 27,20 (пыжьян), 29 (байкальский сиг). Из этого правила, разумеется, имеются исключения. Так, высокой степенью дивергенции (ИД = 18,5) отличается омуль, особенно байкальский подвид (ИД = 29,0). Но это объяснимо тем, что омуль относится к другому, хорошо диагностируемому виду. Можно заключить, что один из самых старых признаков дискриминации видов и форм сиговых — число жаберных тычинок, хотя и не имеет абсолютного значения, которое ему придают некоторые исследователи, все же связан с какой-то степенью генетической дифференциации внутри *S. lavaretus*.

Можно предполагать наличие у *S. lavaretus* (точнее, у *S. lavaretus complex*) своеобразных морфотипов, в какой-то мере аналогичных наблюдаемым у гольцов. Один из них можно было бы назвать многотычинковым или планктонным, другой малотычинковым или бентосным.

Изменчивость экологических и физиологических, так же как и морфологических особенностей, очень велика. Признаки более стабильны у многотычинковой формы (Himberg, op. cit.).

Эти две группировки выделялись разными авторами начиная со Смита (1886). Другие добавляли к ним промежуточную группу (Thienemann, 1921; Правдин, 1931). Вопрос о ней, однако, остается открытым. Весьма вероятно, что ее слагают гибридные популяции двух первых морфотипов.

Классическим представителем многотычинкового морфотипа можно считать *C. lavaretus pallasi* (Val.), обитающего мозаично в водоемах Балтийского бассейна. Наиболее характерным представителем второй группы, донных бентосных сигов, является ледовитоморский сиг-пыжьян.

Хотя Химберг (Himberg, 1970) указывает на наличие слабого географического клина по числу жаберных тычинок, можно сказать, что в этих группах практически нет географической изменчивости и затруднено выделение каких-либо "хороших" подвидов. Скорее всего, разные морфотипы могут возникать независимо друг от друга, гомологично, как приспособление к конкретным условиям среды. Примечательно, что только в Европе, где отсутствуют другие виды сига с числом жаберных тычинок около 40, существуют формы *C. lavaretus* со средним числом 38–40 (Himberg, 1970), как бы заполняющие незанятую нишу.

Хорошим примером гомологичной изменчивости может служить так называемый ирландский поллан *C. pollan* Thompson, описанный в водоемах Ирландии. Многие музейные экземпляры под названием *C. pollan* похожи на ряпушек или омуля: конечный рот, большой глаз, жаберных тычинок 32–39, позвонков 61–63, чешуй в боковой линии 79–85 и т.д. (Решетников, 1980). Ю.С. Решетников (1977, 1980) склонен считать некоторые из этих экземпляров гибридами между ряпушкой и сигом, другие, по его мнению, — типичные сиви и ряпушки. Многие исследователи также склонны принимать поллана за форму ряпушки или сига Британских островов (Schindler, 1957; Svårdson, 1957; Wheeler, 1972; Maitland, 1977). Однако Газовска (Gasowska, 1964) полагает, что поллан не конспецифичен ни одному из британских видов, а является уникальной для Европы формой *Leucichthys*.

Бенке (Behnke, 1972) отождествляет поллана с омулем *C. autumnalis*. Сравнив морфологию *C. pollan* и *C. autumnalis*, он отмечает, что по морфологии его нельзя даже идентифицировать как подвид омуля, настолько они идентичны. Электрофоретические исследования, проведенные Фергуссоном с соавторами (Ferguson et al., 1978), показывают, что по исследуемым белкам *C. pollan* отличается как от *C. albula* и *C. lavaretus*, так и от их гибридов, но не различим от *C. autumnalis*.

Однако проводимые нами опыты по молекулярной гибридизации ДНК противоречат этому. Коэффициент дивергенции в реакции *C. pollan* × *C. lavaretus* очень мал, ИД = 5,1 по сравнению с ИД проходного омуля *C. autumnalis autumnalis* (18,5) и особенно байкальского *C. autumnalis migratorius* (ИД = 29,1). Таким образом, поллан по строению термостабильной фракции ДНК ближе к *C. lavaretus*, чем к омулю и, по нашим результатам, может рассматриваться как форма *C. lavaretus*, лишь внешне схожая с омулем.

Рассматривая результаты гибридизации ДНК с другими видами, мы

можем заметить грубое деление на менее и более дивергирующие формы. В основном, как было упомянуто выше, дальше от репера стоят малотычинковые формы, из которых выделяется горбатый пыжьяновидный сиг из Таймыра мокчегор (ИД = 47,9). Интересно, что пыжьян из р. Лены и озерно-речной сиг оз. Инари Финской Лапландии, которого часто называют *S. pidschian* или *S. lavaretus pidschian*, имеют примерно одинаковые ИД (18,6 и 17,5) и весьма сходные кривые плавления.

Второй исследуемый нами сиг из оз. Инари "рееска", тугорослый, среднетычинковый жилой сиг, который занимает в этом озере нишу ряпушки, тоже по ИД отличается от репера довольно значительно (ИД = 21,6). Хорошо отличается и байкальский сиг *S. lavaretus baicalensis*, имеющий в среднем 29 жаберных тычинок (ИД = 14,8). По ИД (15,2) валец не выделяется существенно, но зато кривая плавления имеет форму, не похожую на другие: отмечается тенденция к образованию второго пика, как это было в опытах Б.М. Медникова с соавторами (Медников и др., 1977) (см. рис. 1). Труднее объяснить с первого взгляда довольно сильное отхождение сига из оз. Лентиира (ИД = 20,6), формы морфологически и экологически похожей на форму, живущую симпатрично с репером в оз. Эннети. Обе формы принадлежат к так называемым озерным сигам, относительно тугорослые, с числом жаберных тычинок около 40—45. Их сходство можно объяснить гомологичной изменчивостью: обе формы возникли в относительно близких один к другому водоемах в сходных условиях. Почти все остальные озерные формы со средним числом жаберных тычинок из оз. Похйоис-Конневеси (см. рис. 1, И) ($\bar{X} - 34$, ИД = -, 4) (см. рис. 1, К), оз. Паасивеси ($\bar{X} - 33$, ИД = -, 9), озерно-речной шуйский сиг *S. lavaretus lavaretoides n. schuensis*, по И.Ф. Правдину (1954), из карельской р. Сяся ($\bar{X} - 32$, ИД = , 7) и озерный сиг из о. Пиелинен ($\bar{X} - 33$, ИД = 5,8, рис. 1, М) по кривой плавления мало отличаются от реперной формы. Две проходные формы из Ботнического залива, нерестующие в реках Торниойони и Оулуйоки, имеют ИД = 9,3 и 14,4 и похожие по форме кривые плавления. Обитающая симпатрично с проходными, но нерестующая в море форма, которую Свердсон раньше именовал как *S. nasus*, а теперь *S. acronius widegreni*, по ИД (3,8) отличается от репера весьма незначительно. Можно было бы предположить, что раньше других среди сигов ответвились представители разных родов и соответственно ИД валька и нельмы должны быть примерно на одном уровне. Однако нельма отличается от репера очень слабо (ИД = 6,6). Уже первые исследователи (Медников и др., 1977) показали, что по кривой термостабильности нельма не отличается от представителей подрода *Leucichthys*, т.е. ряпушки и омуля. Проведенные нами опыты подтверждают правильность высказывания Ю.С. Решетникова о том, что ввиду больших морфологических различий рода *Stenodus* от прочих сиговых и "допуская генетическую близость нельмы и группы сиговых с конечно-верхним ртом, мы полагаем, что скорость эволюции генома не была одинаковой у всех групп сиговых рыб. Поэтому род *Stenodus* приобрел специфические черты и достаточно четко обособился от рода *Coregonus*" (Решетников, 1980, С. 148). Европейская ряпушка *S. albus*, американская *S. arctedii* из оз. Опеонго имеют ИД 15,0 и 14,6 и очень похожие профили кривых эволюции. Оставшиеся два "хороших" вида *S. muksun* (ИД = 6,1), с которым часто отождествляют использованную

нами в качестве репера форму, и *C. nasus* (ИД = 7,5) тоже относились к формам, отличающимся от репера относительно мало.

Используя данные по гибридизации ДНК, можно сделать некоторые предварительные выводы: *Coregonus lavaretus* можно разделить по морфологическим признакам на два морфотипа — мало- и многотычинковые сиги, — многочисленные комбинации между которыми по сути дела представляют собой огромный комплекс форм, возникающих конвергентно и гомологично. В случае с сигами мы имеем дело с комплексом популяционных систем, образованным из группировок разного иерархического уровня, в разной степени изолированных друг от друга. Незначительные отклонения "хороших видов" от реперной формы объясняются, по всей видимости, отсутствием эффективных механизмов репродуктивной изоляции между видами, о чем красноречиво свидетельствует пример, приводимый А.И. Бурковым и Л.Н. Соловкиной (1976). В р. Печоре спонтанные гибриды между омулем и малотычинковым сигом, или "омулевые сиги", дают около 30% тотального улова омуля.

Может быть не стоит относиться к биологической концепции вида столь критично, как Сокал и Кровелло (Sokal, Crovello, 1970), которые считают, что она лишена смысла и не имеет ни эвристической, ни практической ценности для проблематики формирования видов. Однако на примере сиговых рыб видно, что положения биологической концепции вида не всегда могут удовлетворительно объяснять природные ситуации и что каждый конкретный случай можно истолковать только путем разностороннего анализа.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 466 с.
- Бурков А.И., Соловкина Л.Н.* Результаты мечения омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas) и его основные промыслово-биологические показатели в Северо-европейском зоогеографическом округе // *Вопр. ихтиологии*. 1976. Т. 16, № 2. С. 369–372.
- Викторовский Р.М.* Хромосомные наборы эндемичных гольцов Кроноцкого озера // *Цитология*. 1975. Т. 17, № 4. С. 464–466.
- Лебедев Н.В.* Элементарные популяции рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1967. 222 с.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Медников Б.М., Решетников Ю.С., Шубина Е.А.* Изучение родственных связей сиговых рыб (Coregonidae) методом молекулярной гибридизации ДНК // *Зоол. журн.* 1977. Т. 56, № 3. С. 333–341.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным зоологическим конгрессом. М.: Наука, 1966. С. 100.
- Нестеренко Н.В.* Опыт гибридизации уральского рипуса с чудским сигом в прудовых условиях // *Изв. ВНИОРХ*. 1957. Т. 39. С. 41–59.
- Нестеренко Н.В.* Особенности гибрида рипуса как производителя // *Рыб. хоз-во*. 1962. № 12. С. 28–31.
- Нестеренко Н.В.* Морфологические особенности гибридов рипуса с чудским сигом // *Тр. Урал. отд-ния СибНИИРХ*. 1966. Т. 7. С. 186–196.
- Никольский Г.В.* Об относительной стабильности вида и некоторых вопросах таксономии // *Зоол. журн.* 1968. Т. 47, № 6. С. 860–874.
- Никольский Г.В.* Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 1971. 470 с.
- Носаль А.Д.* О гибридизации чудского сига с пелядью // *Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР*. М.: Наука, 1968. С. 250–255.
- Правдин И.Ф.* Сиги озерной области СССР // *Изв. ВНИОРХ*. 1931. Т. 12, № 1. С. 166–235.

- Правдин И.Ф.* Сиги озера Выгозера // Учен. зап. Карел. ун-та. 1948. Т. 2, № 3. С. 58–71.
- Правдин И.Ф.* Сиги водоемов Карельской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
- Правдин И.Ф.* Есть ли в водоемах Европейского Севера сиг муксун? // Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ. 1966. Т. 4, № 1. С. 3–9.
- Решетников Ю.С.* Об изменчивости сегов // Зоол. журн. 1963. Т. 42, № 8. С. 1187–1199.
- Решетников Ю.С.* Сложные вопросы таксономии сеговых рыб и проблемы зоогеографии // Основы классификации и филогении лососевых рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 71–78.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сеговых рыб. М.: Наука. 1980. 300 с.
- Решетников Ю.С.* О числе видов, центрах возникновения и центрах расселения сеговых рыб // Лососевые (Salmonoidei) Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 4–17.
- Рухкян Р.Г., Аракелян Г.Д.* Кариологическое обоснование гибридного происхождения севанских сегов (*Coregonus lavaretus*) // Кариологическая изменчивость: Мутагенез и гиногизис у рыб. Л.: Наука, 1980. С. 34–42.
- Behnke R.J.* The systematics of salmonid fishes of recently // J. Fish. Res. Board Canad. 1972. Vol. 29, N 6. P. 639–671.
- Chellevoid J.R.* The genetic relationships of intergeneric and intergeographical *Coregonids* as determined by protein properties // Biology of *Coregonid* fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 115–126.
- Collet R.* Meddel. om Norges iske 1884–1901 // Vid. selsk. forh. 1903. Vol. 9.
- Dottrens E.* Systematique des coregonides de l'Europe occidentale, basee sur une etude biometrique // Rev. Suisse zool. 1959. Vol. 66, fasc. 1, N 1. P. 1–66.
- Ferguson A., Himbert K.-J.M., Svärdsen G.* Systematics of the Irish pollan (*Coregonus pollan* Thompson): an electrophoretic comparison with other Holarctic *Coregoninae* // J. Fish Biol. 1978. Vol. 12, N 3. P. 221–233.
- Garside E.T., Christie W.J.* Experimental hybridization among three coregonine fishes // Trans. Amer. Fish. Soc. 1962. Vol. 9, N 2. P. 196–200.
- Gasowska M.* The morphology of hybrids and the ways of inheriting parental features by reciprocal hybrids: whitefish X small whitefish (*Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakov X *C. albula* L.) // Pol. Arch. Hydrobiol. 1958. Vol. 4. P. 277–287.
- Gasowska M.* Ródzaj *Coregonus* L. w swietle nowej cechy systematycznej – kształtu i proporcji os maxillare i os supramaxillare // Ann. zool. PAN. 1960. T. 18, N 26. S. 471–513.
- Gasowska M.* *Coregonids* classification discussed on the basis of *Coregonus pollan* Thompson from Lough Neagh (Northern Ireland) // Ibid. 1964. T. 22, N 18. P. 413–419.
- Günther A.* Catalogue of fishes of the British Museum. London, 1866. Vol. 6. 368 p.
- Himberg K.-J.M.* A systematic and zoogeographic study of some North European coregonids // Biology of *Coregonid* fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 219–250.
- Himberg K.-J.M.* Om sikarterna och inom siktaxonomi utnyttjade artkriterier. Del II. En systematisk och zoogeografisk undersökning av släktet *Coregonus*, med särskild beaktande av *lavaretus*-gruppen: Mem. Soc. Thesis. Abo: Akademi, 1972. 211 s.
- Himberg K.-J.M.* Sikanterna i vart havsområde // Inf. Hüse Biol. Stat. 1978. Vol. 2. P. 2–3.
- Järvi T.H.* Über die Arten und Formen der *Coregonen* s. str. in Finnland // Acta zool. fenn. 1928. Vol. 5. P. 1–259.
- Järvi T.H.* Pyhäjärven siikakanta // Suomen kalatalous. 1940. N 14. S. 1–94.
- Järvi T.H.* Zur Kenntnis der *Coregonen*-formen Nord-Finnland insbesondere der Kuusamo-Gebieten // Acta zool. fenn. 1943. Vol. 40. P. 1–91.
- Järvi T.H.* Über die *Coregonen* s. str. im Päijänne und einigen anderen Gewässern Mittelfinnlands // Ibid. 1953. Vol. 75. P. 3–33.
- Järvi T.H.* Über eingeführte Maränenbestände in einigen anderen Gewässern Mittelfinnlands // Suomen kalatalous. 1955. N 21. S. 1–74.
- Kajonsaari H.* Muikun ja siian risteys // Suomen kalastuslehti. 1957. N 64. S. 47–48.
- Kokina I.* Peledes, peipusa, sigas, repsa an to hibridu kariotipi // Изв. АН ЛатвССР. 1966. Т. 8, № 229. С. 67–76.
- Koli L.* Retkeillijän kalaopas. Otava; Keuruu, 1983. 165 p.
- Kosswig C.* Ways of speciation in fishes // Copeia. 1963. Vol. 2. P. 238–244.
- Kronborg O., Pedersen H.V., Støckler M.* En populationsøkologisk undersøgelse af helt, *Coregonus lavaretus*. L., I Tange, Sø 1, 2. Aarhus: Univ., 1984. 274 p.

- Kulmatycki W.I.* Studien an Coregonen Polonen // Arch. Hydrobiol. i Ryb. 1927. T. 1, 2. P. 275–375.
- Lehtonen H.* Siian kalastus Pohjanlahdessa ja suositus siikalantojen suojelemiseksi troolipyynniltä // RKTL, Kalantutkimusosasto. Tiedonantoja, 1978. N 2. S. 41–48.
- Lehtonen H.* Biology and stock assessments of Coregonids by the Baltic coast of Finland // Finn. Fish. Res. 1981. Vol. 3. P. 31–83.
- Maitland P.S.* The origin and present distribution of Coregonus in the British Isles // Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 99–114.
- Mannsfeld D.M.* Studien an Coregonen des Ostbaltikums // Arch. Hydrobiol. 1930. Vol. 21. P. 65–94.
- Mäkinen K.* Eräiden Pohjois-Karjalan järvien siikamuodoista: M. Sc. Thes. Helsinki: Univ., 1963. P. 63.
- Nikolsky G.V., Reshetnikov Yu.S.* Systematics of Coregonid fishes in the USSR: infraspecies variability and difficulties in taxonomy // Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 251–266.
- Nümann W.* Versuch einer Klassifizierung der Bodenseecoregonen durch Vergleich kombinierten Merkmale und die Einliederung des sogenannten Braunfelchen // Arch. Hydrobiol. 1978. Vol. 82, N 1/4. P. 500.
- Odenwall E.* On the classification of the various forms of Coregoni s.st. of Northern Europe // Mem. Soc. fauna et flora fenn. 1929. Vol. 5. P. 116–125.
- Pethon P.* Naturally occurring hybrids between whitefishes (Coregonus lavaretus) and cisco (Coregonus albula L.) in Orrevann // Norw. J. Zool. 1974. Vol. 22, N 4. P. 287–293.
- Prokeš M.* Embryonic development of reciprocal hybrids Coregonus peled × C. lavaretus // Folia zool. 1977. Vol. 26, N 2. P. 143–156.
- Prokeš M., Penž M.* Biometric comparison of reciprocal hybrids of Coregonus lavaretus × C. peled // Ibid. 1976. Vol. 26, N 2, P. 157–159.
- Salmela R.* Oulun edustan kalataloustarkkailu. Pohjois-Suomen vesitutkimustoimisto Oulu, 1978. 2 p.
- Schindler O.* Guide to freshwater fishes. L.: Thames and Hudson, 1957. 300 p.
- Shaposhnikova G.Kh.* On the taxonomy of whitefish from the USSR // Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 195–207.
- Smitt F.A.* Kritisk förteckning öfver de i Riksmuseum befintliga Salmonider // Kgl. sven. Vetenskaps akad. handl. 1886. Bd. 21, N 8. S. 1–290.
- Sokal R.R., Crovello J.* The biological species concept, a critical evaluation // Amer. Natur. 1970. Vol. 104, N 936. P. 127–153.
- Sormus I.* Meie rannikuvete siavormid // Ersti loodus. 1976. K. 19. Lk. 657–662.
- Steinmann P.* Monographie der schweizerischen Coregonen: Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten // Schweiz. Ztschr. Hydrobiol. 1950. Bd. 12, N 1/2. S. 109–189; p. 340–491.
- Steinmann P.* Monographie der schweizerischen Coregonen. III. T. // Ibid. 1951. Bd. 13. S. 54–156.
- Steinmann P.* Polytypie und infraspezifische Evolution // Ibid. 1952. Bd. 14. S. 313–332.
- Steinmann P.* Ein neues System der mitteleuropäischen Coregonen // Rev. Suisse zool. 1959. Vol. 66.
- Svärdson G.* Chromosome studies in Salmonidae // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. 1945. N 23. P. 1–151.
- Svärdson G.* The Coregonid problem. VI. The palearctic species and their intergrades // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1957. Vol. 38. P. 267–356.
- Svärdson G.* Interspecific hybrid populations in Coregonus // Uppsala Univ. arsskrift. 1958. Vol. 6. P. 231–239.
- Svärdson G.* The Coregonid problem. VII. The isolation mechanisms in sympatric species // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1965. Vol. 46. P. 95–123.
- Svärdson G.* Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes // Ibid. 1976. Vol. 55. P. 144–171.
- Svärdson G.* Speciation of Scandinavian Coregonus // Ibid. 1979. Vol. 57. 95 p.
- Thienemann A.* Untersuchungen an Coregonen // Ztschr. Fish. 1915. Bd. 1, N 3/4. S. 168–196.
- Thienemann A.* Weitere Untersuchungen an Coregonen // Arch. Hydrobiol. 1922. Vol. 13. P. 415–471.

- Thienemann A.* Über die Edelmaräne (*Coregonus lavaretus* forma *generosus* Peters) und die von ihr bewohnten Seen // *Ibid.* 1928. Vol. 19, N 1. P. 1–36.
- Thienemann A.* Der Schnäpel (*Coregonus lavaretus balticus*) in Vorpommern // *Dohrniana*. 1935. Vol. 14. P. 85–91.
- Thienemann A.* Die Schlei und ihre Fischereiwirtschaft // *Schrift Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein*. 1937. Bd. 12, N 1. S. 190–206.
- Tuunainen P.* Siat // *Suomen eläimet* 3. Espoo: Weilin ja Göös. 1984. S. 115–120.
- Valtonen T.* The selected temperature of *Coregonus nasus* (Pallas) sensu Svardson, in natural waters compared with some other fish // *Biology of Coregonid fishes*. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 347–362.
- Valtonen T.* The maturity and gonadal development of *Coregonus nasus* (Pallas) sensu Svårdson, in the Bay of Bothnia // *Aquila*. Ser. zool. 1972. Vol. 13. P. 109–114.
- Valtonen T.* Identification of whitefish specimens in th Bothnian Bay // *Acta Univ. Oulu*. A. 1976. Vol. 42. P. 113–119.
- Valtonen T.* Koillisen Perämeren karisiiän kalastus ja laahusunottauksen rajoittaminen // *Perämeren tutkimusasema*. 1976b. S. 1–30.
- Varjo H.* Kalannimiluettelo // *Luonnon tutkija*. 1981. N 85. S. 1–60.
- Wagler E.* Die Coregonen in der Seen des Voralpengebietes. IX. Die Systematik der Voralpencoregonen // *Intern. Rev. Hydrobiol.* 1937. Vol. 35. P. 345–446.
- Wheeler A.* Key to the Fishes of Northern Europe. L.: Warne, 1978. 380 p.

УДК 597.513.2

О СОСТОЯНИИ КАРИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ СИГОВЫХ РЫБ

Т.И. Кайданова

Лососевидные рыбы представляют собой очень ценную в промышленном отношении группу костистых рыб. Они требуют особенно пристального внимания и всестороннего изучения, поскольку их численность в естественных водоемах за последние десятилетия резко снизилась. Начиная с середины XX в. с развитием новых биологических методов — генетических, биохимических, кардиологических — уровень ихтиологических исследований поднялся на новую качественную ступень.

Важным открытием явилось установление роли полиплоидии в эволюции некоторых таксонов позвоночных животных, в частности лососевидных рыб. Для лососей, сигов и хариусов было доказано тетраплоидное происхождение путем сравнения карiotипов и содержания ДНК в геномах рыб надсемейств *Salmoidea* и *Clupeoidea* (Ohno et al., 1966; Hinegardner, 1968; Booke, 1968; Ohno et al., 1969; Ohno, 1970a; Алтухов и др., 1972; Кирпичников, 1973). Однако до сих пор неясна, одна или несколько независимых полиплоидизаций имели место в эволюции этой таксономической группы (Кирпичников, 1979).

Вопрос о выделении лососей, сигов и хариусов в самостоятельные семейства является спорным по сей день. Многие ученые в нашей стране и за рубежом рассматривают этих рыб как три самостоятельные семейства (Hubbs, Lagler, 1964; Nybelin, 1971; Медников и др., 1973; Пирожников и др. 1975; Решетников, 1975, 1980; и др.). В дальнейшем рассмотрении мы также будем придерживаться этой точки зрения.

Для всех лососевидных рыб характерны большие числа хромосом ($2n=56-84$) и особенно хромосомных плеч ($NF=100$ и более).

Наиболее полно в кариологическом отношении изучены лососевые семейства Salmonidae, тогда как интересующие нас сиговые рыбы семейства Coregonidae исследованы намного слабее. Меньше всего данных имеется о кариологии хариусов семейства Thymallidae, хотя в последнее время и здесь появились несомненные успехи (Северин, 1981, 1985).

ОБЗОР КАРИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ СИГОВЫХ РЫБ СЕМЕЙСТВА COREGONIDAE

Семство Coregonidae включает три рода — *Prosopium*, *Coregonus*, *Stenodus* — и насчитывает около 30 видов. Род *Prosopium* сохранил наиболее примитивные черты и, видимо, раньше всех остальных отделился от общего предка сиговых рыб. Род *Coregonus* уже позднее разделился на два самостоятельных подрода — *Leucichthys* и *Coregonus sensu stricto*. Диагностическим признаком здесь служит положение рта — верхне-конечный и нижний. Род *Stenodus*, по-видимому, отделился от подрода *Leucichthys* сравнительно недавно (Пирожников и др., 1975; Решетников, 1980).

На территории нашей страны обитает только один вид вальков рода *Prosopium* — *P. cylindraceum*. Кариотип этого вида до сих пор неизвестен. Все имеющиеся в литературе кариологические характеристики данного рода относятся к валькам Великих озер Америки (Booke, 1968, 1970). Исследованные виды имели диплоидные числа хромосом в диапазоне 64–82 при стабильном числе хромосомных плеч ($NF=100$). Автор делает вывод, что в эволюции кариотипов вальков центрические слияния играли основную роль. Однако данная работа была выполнена с применением ныне устаревших методик только на эмбриональном материале. Как известно, в раннем эмбриогенезе рыб варибельность числа хромосом достаточно высока. Вполне естественно, что она резко снижается на более поздних стадиях онтогенеза даже у полиморфных видов. К сожалению, новых кариологических данных с использованием современных методик пока по валькам нет.

Сиги рода *Coregonus*, к которым относятся и изученные нами объекты, представляют особый интерес. Кариологически этот род в настоящее время изучен довольно полно. Характерно, что сравнительно большое количество исследованных видов и внутривидовых форм рода имеют $2n=80$ и близкое к 100 число хромосомных плеч. Наиболее полные сведения получены для *Coregonus lavaretus* с его многочисленными внутривидовыми формами (табл. 1). Довольно долгое время превалировала точка зрения, что у всех представителей рода *Coregonus* имеется одинаковое диплоидное число хромосом (80) при небольшой варибельности числа хромосомных плеч (94–108). Отсюда следовал вывод, что в эволюции кариотипов сигов основная роль принадлежала перичентрическим инверсиям, тогда как участие других механизмов было сведено до минимума. В табл. 1 представлена характеристика кариотипов сигов р. *Coregonus*. Мы не включили в нее только заведомо ошибочные сведения (Kupka, 1948; Karbe, 1964).

Первые описания кариотипов сигов принадлежат А.А. Прокофьевой (1935), а также шведскому исследователю Свэрдсону (Svärdson, 1945).

Таблица 1

Характеристика кариотипов представителей рода *Coregonus**

Вид или подвид	2n	Общее число хромосомных плеч (NF)	Автор
1. <i>Coregonus lavaretus</i>	80	96	Svärdson, 1945
	80	100	Ohno, 1970b
	80	92-98	Nygren et al., 1971a
<i>Coregonus lavaretus baeri</i>	80	-	Прокофьева, 1935
<i>Coregonus lavaretus baunti</i>	80	96	Викторовский, 1964
<i>Coregonus lavaretus pidschian</i>	80	92-98	Nygren et al., 1971a
(сиг-востряк)	80	102	Викторовский, Ермоленко, 1982
	78-80	98	Викторовский и др., 1983
<i>Coregonus lavaretus maraenoides</i>	80	102	Рухкян, Аракелян, 1979
<i>Coregonus lavaretus ludoga</i>	80	98	Рухкян, Аракелян, 1979
<i>Coregonus nasus</i> **	80	92	Nygren et al., 1971a
<i>Coregonus nasus sensu Svärdson</i> **	80	100	Lundqvist et al., 1976
2. <i>Coregonus nasus</i>	58	92	Викторовский, Ермоленко, 1982
3. <i>Coregonus clupearformis</i>	80	108	Booke, 1968
4. <i>Coregonus ussuriensis</i>	80	100	Викторовский, Максимова, 1978
5. <i>Coregonus albula</i>	80	96	Svärdson, 1945
	80	100	Nygren et al., 1971b
6. <i>Coregonus peled</i>	80	92	Викторовский, 1964
	74	-	Цой, 1970
	80	92-98	Nygren et al., 1971a**
7. <i>Coregonus tugun</i>	86	106	Викторовский и др., 1983
8. <i>Coregonus autumnalis migratorius</i>	72 и 80	96	Яхненко и др., 1979
9. <i>Coregonus artedii</i>	80	106	Booke, 1968
10. <i>Coregonus reighardi</i>	80	104	Booke, 1968
11. <i>Coregonus zenithicus</i>	80	98	Booke, 1968
12. <i>Coregonus hoyi</i>	80	98	Booke, 1968

* Без данных автора настоящей статьи.

** Одна из форм вида *C. lavaretus*.

При помощи продвинутых по тем временам методов кариологического анализа этим авторам удалось довольно точно описать кариотипы изученных ими объектов. Определенную лепту в описание кариосистематики сигов внесли американский ученый Бук (Booke, 1968, 1970, 1975) и шведский исследователь Нигрен с соавторами (Nygren et al., 1971a, b). Примерно в это же время в отечественной и зарубежной научной литературе появлялись отдельные сообщения о кариотипах некоторых форм сигов (Викторовский и др., 1978; Lundqvist et al, 1976; Кайданова, Ефанов 1976; Кайданова, 1978; Рухкян, Аракелян, 1979). Однако до начала 80-х годов це-

лостной картины в кариосистематике сигов не было, неполной она остается и по настоящее время. Подавляющее большинство проведенных на сигах исследований ограничивалось описанием кариотипов многочисленных внутривидовых форм *Coregonus lavaretus*, тогда как данные о кариотипах других видов сигов, обитающих в основном на территории Сибири, отсутствовали. Поэтому важными и несколько неожиданными явились результаты исследований кариотипов таких видов, как омуль, чир, тугун (Яхненко и др., 1979; Кайданова, 1981, 1983; Викторовский, Ермоленко, 1982; Викторовский и др., 1983). Диплоидные числа хромосом чира и тугуна наиболее существенно отличаются от 80. Как видно из табл. 1, $2n$, равное 80, присуще, как правило, многочисленным внутривидовым формам *Coregonus lavaretus*. Результаты скандинавских исследователей, характеризующие, якобы, кариотипы чира и пыжьяна, вызывают большие сомнения. По всей вероятности, здесь имели место ошибки в определении видовой принадлежности объектов (Nygren et al., 1971a; Lundqvist et al., 1976). Известно, что на территории Западной Европы встречаются только два вида сигов — *Coregonus albula* и *Coregonus lavaretus* с его многочисленными внутривидовыми формами (Решетников, 1980). В табл. 1 представлены результаты исследований некоторых американских сигов (Booke, 1968). Однако учитывая несовершенство устаревших методик, эти данные требуют уточнения.

Род *Stenodus*, возникший сравнительно позднее двух других родов сиговых, представлен одним очень ценным в промысловом отношении видом — *Stenodus leucichthys* с его внутривидовыми формами (нельма, белорыбца). До настоящего времени в литературе существует только одно указание на кариотип этого вида (Booke, 1975). Исследование было выполнено на эмбриональном материале и показано, что у нельмы $2n=74$ при $NF=108$. Видимо, серия хромосомных перестроек определяет кариологические отличия этого рода от двух других.

КАРИОСИСТЕМАТИКА СИГОВ РОДА COREGONUS: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Мы исследовали кариотипы нескольких видов и внутривидовых форм сигов рода *Coregonus* — пеляди *Coregonus peled* (Gm.), чудского сига *Coregonus lavaretus maraenoides* (P.), муксуна *Coregonus muksun* (P.), сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gm.) и чира *Coregonus nasus* (P.). Изучали эмбриональный материал и соматические ткани рыб-сеголетков. Колхициновые инъекции производили за несколько часов до фиксации соматических тканей.

Основные результаты исследований представлены в табл. 2.

Чудской сиг. Кариотип чудского сига описан нами впервые. Для анализа были взяты соматические ткани молоди. Метафазные пластинки в подавляющем большинстве имели $2n=80$ при $NF=102$ (Кайданова, Ефанов, 1976). Повторный анализ кариотипа чудского сига был проведен Р.Т. Рухьяном и Т.А. Аракелян (1979). Результаты обоих исследований совпали, за исключением того, что указанные авторы выявили спутничные хромосомы и несколько иначе произвели подбор гомологов среди двуплечих хромосом.

Пелядь. *Coregonus peled* представляет особый интерес, так как является

Таблица 2

Кариотипы некоторых сигов рода *Coregonus*

Вид или подвид	Число хромосом (2n)		При модальном числе хромосом		
	Модальное	Лимиты	Число двулучных хромосом	Число однолучных хромосом	Число хромосомных плеч (NF)
<i>Coregonus lavaretus maraenoides</i> (чудской сиг)	80	79–81	22	58	102
<i>Coregonus muksun</i> (муксун)	78	76–80	22	56	100
<i>Coregonus nasus</i> (чир)	58	54–60	38	20	96
<i>Coregonus peled</i> (пелядь)	74	70–76	22	52	96
<i>Coregonus lavaretus pidschian</i> (сиг-пыжьян)	76	76–80	20	56	96

важным селекционным объектом. Помимо анализа диплоидных особей, провели также исследование гаплоидных эмбрионов, полученных при помощи химических мутагенов (Мантельман, Кайданова, 1978). Разброс диплоидных чисел хромосом составил от 70 до 78, при модальных числах хромосом 74 и 76, тогда как гаплоидные числа хромосом варьировали в пределах 35–40 при модальных значениях 37 и 38. Модальный диплоидный кариотип имеет $NF = 94 + 2m$ (Кайданова, 1978).

Кариологический анализ диплоидных особей в раннем эмбриогенезе выявил появление с определенной частотой хромосомных нарушений и позволил проследить связь этих нарушений с выживаемостью эмбрионов в первый месяц развития. Установлены случаи сильных хромосомных аномалий типа геномных мутаций. Имели место резко выраженные нарушения митотического цикла, при которых в анафазе наблюдали мосты, а в метафазе — крайнюю степень анеуплоидии. Встречались ядра с единичными хромосомами и ядра с полиплоидными наборами хромосом. Обнаружены фрагментация и слипание хромосомных комплексов (ликноз). Эмбрионы, у которых процент таких аномальных клеток велик (70% и более), прекращают дробление уже на ранних стадиях. Было показано, что в двух стадах пеяди — селекционном и выращиваемом в производственных условиях — такие нарушения на стадии средней бластулы составляют $13,7 \pm 0,17$). Причем было замечено, что в производственном стаде, где не велась селекционная работа, этот процент выше среднего показателя по обоим стадам.

Особый интерес представляют эмбрионы, у которых все или большая часть клеток являются полиплоидными. Примечательно, что в потомстве одних самок полиплоидные эмбрионы встречаются чаще, чем в потомстве других. Это объясняется тем, что отдельные самки чаще продуцируют гаметы с диплоидным числом хромосом, у которых при образовании зрелых половых клеток происходит слияние ядра яйцеклетки с направлятельным тельцем. На этой особенности исключительных самок строятся опыты по гиногенезу. До наших исследований в литературе имелись

немногочисленные данные, касающиеся хромосомных нарушений в раннем эмбриогенезе рыб (Горшков, 1976; Черненко, 1976; Баршене, 1980; Шеленкова, Горшкова, 1983).

Кариотип пеляди был исследован другими авторами. Р.М. Викторовский (1964) определил на эмбриональном материале у этого вида $2n = 80$ при $NF = 96$. Разница при сопоставлении с нашими данными незначительна. Еще более полно наши данные совпадают с результатами Р.М. Цоя (1970).

Муксун. Материалы по кариотипу муксуна являются предварительными и пока единственными: $2n = 78$, $NF = 100$ (Кайданова, 1978).

Сиг-пыжьян. Данные, полученные нами по кариотипу сига-пыжьяна (Кайданова, 1981, 1983), и результаты Р.М. Викторовского и др. (Викторовский, Ермоленко, 1982; Викторовский и др., 1983) несколько различаются. Мы определили у сига-пыжьяна Обского бассейна $2n = 76-78$ при $NF = 96$, тогда как Р.М. Викторовский с соавторами описали для форм, обитающих в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря и в Енисее, несколько иной кариотип: $2n = 78-82$ при $NF = 102$. Различия довольно существенные и по числу хромосом, и, главным образом, по числу хромосомных плеч. В р. Анадырь были исследованы две симпатрические формы сига-пыжьяна — сиг-горбун и сиг-востряк (Викторовский и др., 1983). У сига-горбуна кариотип совпадает с кариотипами енисейского и чаунского сига-пыжьяна, а у сига-востряка существенно отличается ($2n = 78-80$; $NF=98$). Таким образом, с учетом наших данных обнаружены уже три разные характеристики кариотипа у сига-пыжьяна в разных популяциях. Это свидетельствует о возможной значительной внутривидовой дивергенции кариотипа сига-пыжьяна.

Р.М. Викторовский с соавторами (1983) считают возможным выделить сига-востряка в самостоятельный вид. Такое допущение нам кажется несколько преждевременным, учитывая небольшой объем исследованного материала и отсутствие других биологических критериев, кроме кариологического, для установления видового статуса сига-востряка. Из сказанного выше следует, что сиг-пыжьян требует более пристального внимания кариологов, так как полученные результаты отражают либо межпопуляционные различия у этого подвида, либо неточность определения систематической принадлежности опытных материалов.

Чир. Кариотип чира *Coregonus nasus* резко отличается от кариотипов других видов сегов. Этот факт опровергает выдвинутое Буком (Booke, 1968) предположение о единообразии диплоидного числа хромосом у всех сегов рода и об исключительной роли перичентрических инверсий в эволюции их кариотипов. Исследованный кариотип обского чира (Кайданова, 1981, 1983) оказался весьма схожим с кариотипом чаунского чира (Викторовский, Ермоленко, 1982). Для обеих популяций обнаружено одинаковое число хромосом $2n = 58-60$. Небольшое расхождение в числе плеч хромосом — $NF = 96$, по нашим данным, и $NF = 92$, по данным Р.М. Викторовского с соавторами, — может отражать межпопуляционные различия, либо быть следствием неодинаковой идентификации хромосомных плеч, что кажется нам более вероятным.

Рассматривая кариосистематику рода *Coregonus*, нельзя также не обратить внимание на кариотип тугуна (Викторовский и др., 1983, см. табл. 1). Несмотря на самое большое в этом роде число хромосом ($2n = 86$ и даже

88), этот вид характеризуется и самым большим числом плеч ($NF = 106$). Это свидетельствует о том, что в эволюции кариотипа тугуна шли перичентрические инверсии с последующей диссоциацией двуплечих хромосом, что привело не только к увеличению диплоидного числа хромосом, но и к увеличению общего числа хромосомных плеч. Подобный механизм, только еще более сильно выраженный, прослеживается в эволюции кариотипов хариусов (Северин, 1983, 1985).

Представленные в табл. 1 кариологические исследования скандинавских исследователей (Nygren et al., 1971a; Lundqvist et al., 1976), к сожалению, нельзя принимать во внимание в свете решения проблем кариосистематики сигов, так как таксономическая принадлежность объектов явно ошибочна. Эти авторы, по всей вероятности, имели дело с какими-то внутривидовыми формами *Coregonus lavaretus*, широко распространенными в водоемах Северо-Западной Европы.

Как уже отмечалось выше, вопросы систематики и филогении сиговых рыб семейства *Coregonidae* рассматривались при помощи метода молекулярной гибридизации ДНК (Медников и др., 1977). Этим методом показано, что ранее других от основной ветви сиговых отделился р. *Prosopium*. Представители этого рода не способны к скрещиванию с представителями других групп сиговых. Они также различаются по комплексу морфологических признаков и по структуре геномов. Для двух других групп (роды *Coregonus* и *Stenodus*) показана гораздо большая близость геномов и соответственно обнаружена способность не только к межвидовым, но даже к межродовым скрещиваниям. Сопоставление результатов двух анализов на молекулярном и на клеточном уровне представляется нам очень интересным. Согласно экспериментальным данным рыбоводных сиговых заводов, почти все виды сигов р. *Coregonus* легко скрещиваются друг с другом, а также с нельмой рода *Stenodus*. Это в полной мере свидетельствует о близости их геномов, отраженной в работе Б.М. Медникова с соавторами (1977). В то же время показано, что межвидовая кариологическая дистанция, связанная с тем или иным количеством хромосомных перестроек, отделяющих один вид от другого, далеко не всегда влияет на способность к скрещиванию. Это свидетельствует о большой лабильности кариотипов сигов. Примером может служить легкость получения фертильных гибридов пеляди и чира — пелчира (Полякова и др., 1983).

Подводя итог сказанному выше, следует отметить, что к настоящему времени существует лишь общее представление о кариосистематике рода *Coregonus*. Пробелов и нерешенных проблем еще много. Установленные ранее кариотипы некоторых видов и внутривидовых форм требуют пересмотра и уточнения. Необходимы новые сведения о кариотипах муксуна, омуля, сига-хадары и сибирской ряпушки, многих внутривидовых форм *Coregonus lavaretus* и в первую очередь сига-пыжьяна. Слабым местом всех кариологических исследований рыб, в первую очередь лососевидных, является крайне скудное количество сведений о кариологической структуре различных популяций внутри одного вида. Это особенно важно в тех случаях, когда вид или подвид имеют широкий ареал. Такие же проблемы остаются и в кариосистематике родов *Prosopium* и *Stenodus*. Их решение необходимо для уточнения кариосистематики всего семейства *Coregonidae*.

В отношении рода *Coregonus* уже сейчас можно с определенностью констатировать, что в эволюции кариотипов сигов происходили сложные, комплексные хромосомные перестройки — перичентрические инверсии, центрические слияния и диссоциации хромосом. Дивергенция кариотипов внутри рода *Coregonus* наибольшая не только во всем семействе *Coregonidae*, но и в пределах всего подотряда *Salmonoidei* (58 хромосом у чира, 86 хромосом у тугуна), как справедливо отмечают Р.М. Викторовский с соавторами (1983). Очевидно, для решения вопросов систематики одного только кариологического метода недостаточно. Здесь требуются комплексные исследования, выполненные на высоком современном методическом и теоретическом уровне.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. и др. О числе мономорфных и полиморфных локусов в популяции кеты *Oncorhynchus keta* Walb. — одного из тетраплоидных видов лососевых // Генетика. 1972. Т. 8. № 2. С. 67–75.
- Баршене Я.В. Механизмы онтогенетической изменчивости хромосомных наборов атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л.: Наука, 1980. С. 3–10.
- Викторовский Р.М. Хромосомные наборы пеляди и баунтовского сига // Цитология. 1964. Т. 6. № 5. С. 636–638.
- Викторовский Р.М., Ермоленко Л.Н. Хромосомные наборы чира и пыжьяна и вопросы дивергенции кариотипов сигов // Там же. 1982. Т. 24. № 7. С. 797–801.
- Викторовский Р.М., Ермоленко Л.Н., Макоедов А.Н. и др. Дивергенция кариотипов сигов // Там же. 1983. Т. 25. № 11. С. 1309–1315.
- Викторовский Р.М., Максимова Т.Г. Хромосомный набор амурского сига и некоторые вопросы эволюции кариотипов сигов // Там же. 1978. Т. 20. № 8. С. 967–970.
- Горшкова Г.В. К вопросу о частоте хромосомных aberrаций в развивающейся икре красной оз. Азабачьего // Лососевидные рыбы. Л.: Наука, 1976. С. 25–26.
- Кайданова Т.И. Исследование кариотипов двух видов сиговых рыб // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 130. С. 50–55.
- Кайданова Т.И. Сравнительный кариологический анализ некоторых видов сиговых рыб // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. Ростов-н/Д, 1981. С. 72–73.
- Кайданова Т.И. Сравнительно-кариологический анализ пяти видов сиговых рыб // Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 73–78.
- Кайданова Т.И., Ефанов Г.В. Кариотип чудского сига // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 107. С. 94–97.
- Киричников В.С. Биохимический полиморфизм и процессы микроэволюции у рыб // Биохимическая генетика рыб. Л.: Наука, 1973. С. 7–23.
- Киричников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 392 с.
- Мантельман И.И., Кайданова Т.И. Применение химического способа инактивации спермиев при получении гиногенетических личинок пеляди // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 130. С. 35–44.
- Медников Б.М., Попов Л.С., Антонов А.С. Характеристика первичной структуры ДНК как критерий для построения естественной системы рыб // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34. № 4. С. 516–529.
- Медников Б.М., Решетников Ю.С., Шубина Е.А. Изучение родственных связей сиговых рыб *Coregonidae* методом молекулярной гибридизации ДНК // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 3. С. 329–341.
- Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В.В. О таксономическом ранге и филогении сиговых (*Coregonidae*, *Pisces*) // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 5–17.
- Полякова Л.А., Кайданова Т.И., Локшина А.Б. Цитокариологический и биохимический анализ гиногенетического потомства пеляди (*Coregonus peled* Gmel.) при

- радиационном гиногенезе (пелядь \times чир) // Науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. № 203. С. 24–29.
- Прокофьева А.А.* Морфология хромосом некоторых рыб и амфибий // Тр. Ин-та генетики АН СССР. 1935. № 10. С. 153–178.
- Решетников Ю.С.* О систематическом положении сиговых рыб // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 11. С. 1656–1671.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Рухляк Р.Г., Аракелян Г.А.* Сравнительно-кариологический анализ севанских сигов // Экология гидробионтов озера Севан. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1979. С. 143–152.
- Северин С.О.* Сравнительное изучение кариотипов европейского хариуса различных популяций бассейна р. Камы // Перспективы развития исследований по естественным наукам на Западном Урале в свете решений XXVI съезда КПСС. Пермь: кн. изд-во, 1981. С. 60–61.
- Северин С.О.* Об эволюции кариотипов хариусовых рыб // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб: Тез. коорд. совещ. по лососевидным рыбам. Л.: Наука, 1983. С. 191–193.
- Северин С.О.* Эволюция и расселение хариусов (род *Thymallus*) в свете кариологических данных: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1985. 23 с.
- Цой Р.М.* Влияние химических мутагенов на спермии и икру прудовых рыб: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1970. 19 с.
- Черненко Е.В.* Геномные мутации среди проходной и карликовой нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Дальнего (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 3 (58). С. 416.
- Шеленкова Н.Ю., Горшкова Г.В.* Геномные мутации в эмбриогенезе жилой, карликовой и проходной нерки // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб: Тез. коорд. совещ. по лососевидным рыбам. Л.: Наука, 1983. С. 242.
- Яхменко В.М., Мамонтов А.М., Побережный Е.С.* Кариотип байкальского омуля // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. Рос. респ. совещ. Иркутск; Иркут. ун-т, 1979. Вып. 1. С. 241.
- Booke H.E.* Cytotaxonomic studies of the Coregonine fishes of the Great Lakes, USA: DNA and karyotype analysis // J. Fish. Res. Board Canad. 1968. Vol. 25, N 8. P. 1667–1687.
- Booke H.E.* Speciation parameters in coregonine fishes // Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 61–66.
- Booke H.E.* Cytotaxonomy of the salmonid fish *Stenodus leucichthys* // J. Fish. Res. Board Canad. 1975. Vol. 32, N 2. P. 295–296.
- Hinegardner R.* Evolution of cellular DNA content in teleost fishes // Amer. Natur. 1968. Vol. 102, N 928. P. 517–523.
- Hubbs C.L., Lagler K.F.* Fishes of the Great Lakes region. 3rd ed. revised. Toronto: Univ. Michigan press, 1964. 213 p.
- Karbe L.* Die Chromosomenverhältnisse bei den Coregonen des Bodensees und einiger weitere der voralpinen Eissen, ein Beitrag zum Problem der Speziation in der Cattung Coregonus // Ztschr. zool. Syst. und Evolutionsforsch. 1964. Bd. 2. S. 18–40.
- Kupka E.* Chromosomale Verschiedenheiten bei schweizerischen Coregonen (Felchen) // Rev. Suisse zool. 1948. Vol. 55, N 2, P. 285–293.
- Lundqvist Ch., Schroder S., Chapelle A., Himberg M.* The karyotype of *Coregonus nasus* sensu Svårdson from the archipelago of Aland // Hereditas. 1976. Vol. 84, N 2. P. 246.
- Nybelin O.* On the caudal skeleton in Elops with remarks of other teleostean fishes // Acta Regiae soc. sci. et litt. gothoburg. Zool. 1971. N 7. P. 3–52.
- Nygren A., Leijon V., Nilsson B., Jahnke M.* Cytological studies in *Coregonus* from Sweden // Kgl. vetensk.-sammh. Uppsala årsb. 1971a. Vol. 15. P. 5–20.
- Nygren A., Nilsson B., Jahnke M.* Cytological studies in *Thymallus thymallus* and *Coregonus albula* // Hereditas. 1971b. Vol. 67, N 2. P. 269–274.
- Ohno S.* Evolution by gene duplication. N.Y.: Springer, 1970a. 159 p.
- Ohno S.* The enormous diversity in genome sizes of fish as a reflection of Nature's extensive experiments with gene duplication // Trans. Amer. Fish. Soc. 1970b. Vol. 99, N 1. P. 120–130.

- Ohno S, Atkin N.B. Comparative DNA values and chromosome complements of eight species of fishes // *Chromosoma*. 1966. Vol. 18, N 3. P. 455–466.
- Ohno S, Muramoto J., Klein J., Atkin N.B. Diploid-tetraploid relationship in clupeoid and salmonid fish of the Pacific // *Chromosomes Today*. 1969. Vol. 2. P. 139–147.
- Svärdson G. Chromosome studies on Salmonidae // *Annu. Rept. Swed. St. Inst. Freshwater Fish. Res. Drottningholm*, 1945. N 23. P. 1–151.

УДК 597.553.2

О ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЕ СИГА-ПЫЖЬЯНА COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN (GMELIN) ВОДОЕМОВ ЯКУТИИ

М.М. Тяптыргянов

Сиг — *Coregonus lavaretus* (L.) — имеет циркумполярное распространение. Он населяет водоемы Англии, Швеции, Финляндии, Норвегии, Дании и других стран бассейна Балтийского моря. В пределах СССР обитает в бассейнах рек Европейского Севера и Сибири, за исключением р. Амгуэма. На Американском континенте сиг отмечен в водах Аляски и Канады. Близкая форма *C. clupeaformis* (Mitchill) обитает во многих водоемах Северной Америки (Kennedy, 1953а,в; Решетников, 1980).

В Сибири пыжьян встречается в реках, впадающих в моря Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, а также в озерах Субарктической и южной горной зон. Северной границей распространения является 75° с.ш. (оз. Таймыр). У южной границы своего ареала, проходящей по 50° с.ш., пыжьян обитает в верховьях Оби и Енисея, в Телецком озере, в тувинских озерах — Азас, Кадыш и других, монгольском озере Хубсугул, Байкале, Ципо-Ципиканских озерах (Москаленко, 1971). Обычно пыжьян обитает в реках на всем их протяжении, населяя русла, дельты, заливные водоемы, притоки, озера. Такое разнообразие условий существования способствовало некоторому видоизменению меристических и пластических признаков, что привело к описанию многими исследователями 33 подвидов и более 100 форм в ранге *natio*, *subnatio*.

Просмотр музейных коллекций, обширный собственный материал и анализ литературных данных позволили Ю.С. Решетникову (1980) выделить в рамках вида *C. lavaretus* (L.) только шесть подвидов. К подвиду *C. lavaretus pidschian* (Gmelin) относятся малотычинковые сиви из бассейнов рек Северного Ледовитого океана. Сюда же относится и описанный ранее ледниково-равнинный сиг (Кириллов, 1972; Шапошникова, 1974). Выделенные подвиды сегов характеризуются чрезвычайной пластичностью, различным темпом роста, сроками созревания, сроками нереста и другими морфоэкологическими показателями.

Ниже приведены диагностические признаки наиболее изученного нами сига-пыжьяна р. Хромы: D III–V 10–13, A III–IV 10–14, P I 14–15, V II 10–11, число чешуй в боковой линии 71–87, жаберных тычинок 16–25, позвонков 58–64 (табл. 1).

Тело высокое с сильно или слабо выраженным горбом, начинающимся сразу от затылка.

Таблица 1

Меристические признаки сига-пыжьяна р. Хромы

Признак	Колебание	$\bar{X} \pm m$	σ	C	Число рыб
<i>L</i>	23,3–44,8	34,74 ± 0,42	4,93	14,19	135
<i>II</i>	71–87	77,58 ± 0,30	3,59	4,63	143
<i>V_T</i>	58–64	59,31 ± 0,12	1,27	2,14	112
<i>sp. br.</i>	16–25	20,62 ± 0,13	1,55	7,52	143
<i>D</i>	10–13	11,10 ± 0,06	0,72	6,49	145
<i>A</i>	10–14	12,39 ± 0,07	0,82	6,62	137
<i>P</i>	14–15	14,12 ± 0,04	0,30	2,12	56
<i>V</i>	10–11	10,13 ± 0,03	0,35	3,45	133

Обозначения. *L* – длина тела по Смитту, см; *II* – число чешуй в боковой линии; *V_T* – число позвонков; *sp. br.* – жаберных тычинок; *D* – число ветвистых лучей в спинном плавнике; *A* – число ветвистых лучей в анальном плавнике; *P* – число ветвистых лучей в грудном плавнике; *V* – число ветвистых лучей в брюшном плавнике.

Анализ полового диморфизма, проведенный нами впервые для сига нагульной части популяции с половыми продуктами на III стадии зрелости в осенний период (сентябрь 1970 г.) показал, что ни по одному из сравниваемых меристических и пластических признаков реальных различий не наблюдается. Это позволило нам проводить дальнейший морфометрический анализ без разделения материала по половому признаку.

При сравнении морфологических признаков исследуемого нами сига видно, что у сига из района р. Хромы и Хромской губы 80% сравниваемых признаков имеет существенные различия с сигом р. Вилюя и 90% – расхождение с сигом р. Колымы. Наибольшие различия отмечены в меристических признаках – в количестве позвонков и чешуй в боковой линии, из пластических признаков – в длине головы, наименьшей высоте тела и в длине грудных и брюшных плавников.

Сравнение меристических признаков сига-пыжьяна водоемов Сибири и Чукотки (табл. 2) дало достоверные различия почти по всем признакам, порой достигающим $t_{st.} = 18,9$. Но эти величины не позволяют судить о степени различия и, как показали работы В.Л. Андреева, Ю.С. Решетникова (1977) и Ю.С. Решетникова (1980), их значения предназначены исключительно для проверки гипотезы о равенстве средних значений признака в сравниваемых выборках, и они свидетельствуют только о том, есть различия между выборками или их нет.

Более детальное и наглядное представление о структуре сига-пыжьяна водоемов Сибири и Чукотки дает графическое изображение в виде дендрограммы сходства (рисунок), построенной на основе расчислений матрицы дивергенции (табл. 3) по меристическим признакам. Здесь при сравнении мы сознательно опустили данные по сигу из других водоемов Якутии ввиду большого разброса счетных признаков и средних показателей, а также для более четкого сравнения сига бассейна р. Хромы и Хромской губы как ледниково-равнинного сига, ранее описанного Ф.Н. Кирилловым (1972) и Г.Х. Шапошниковой (1974, 1977) как самостоятельный подвид, с сигами из других водоемов.

Таблица 2

Меристические признаки сига-пыжьяна водоемов Сибири и Чуколки

Признак	Нижняя Обь (Меньшиков, 1949)		Надым (Коломин, 1974)		Гыда (Шапошникова, 1941)		Юрибей (Вышегородцев, 1973)	
	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ
<i>ll</i>	81,93 ± 0,42	3,61	83,92 ± 0,54	4,36	79,23 ± 0,46	4,15	80,50 ± 0,56	3,88
<i>D</i>	11,74 ± 0,08	0,72	12,10 ± 0,18	1,45	11,23 ± 0,14	1,04	12,12 ± 0,13	0,92
<i>A</i>	13,09 ± 0,09	0,79	13,59 ± 0,18	1,45	12,34 ± 0,10	0,89	13,65 ± 0,13	0,99
<i>sp. br.</i>	21,73 ± 0,23	1,93	22,85 ± 0,26	2,10	19,82 ± 0,15	1,32	20,46 ± 0,22	1,52
<i>V_t</i>	61,66 ± 0,11	0,90	59,58 ± 0,35	2,82	59,67 ± 0,17	1,24	58,97 ± 0,56	1,77

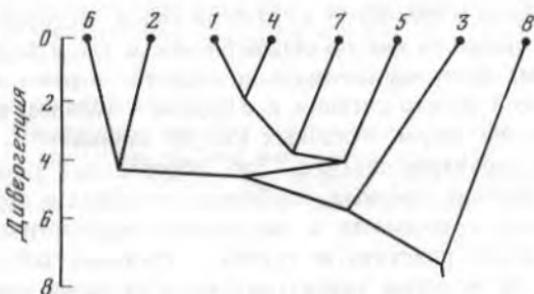
Таблица 2 (продолжение)

Признак	Хаганга (Лукьянчиков, 1963)		Виллой (Кириллов, 1972)		Бассейн Хромской губы (наши данные)		Анадырь (сиг-горбун, по ма- териалам Ю.С. Решетников, <i>n</i> = 100)	
	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ
<i>ll</i>	81,62 ± 0,34	3,25	82,06 ± 0,40	3,40	77,58 ± 0,30	3,59	81,8 ± 0,30	3,2
<i>D</i>	11,31 ± 0,04	0,38	11,14 ± 0,09	0,90	11,10 ± 0,06	0,72	11,0 ± 0,08	0,8
<i>A</i>	12,34 ± 0,07	0,70	11,40 ± 0,13	1,30	12,39 ± 0,07	0,82	11,1 ± 0,07	0,7
<i>sp. br.</i>	18,42 ± 0,18	1,72	19,65 ± 0,14	1,40	20,62 ± 0,13	1,55	24,1 ± 0,13	1,3
<i>V_t</i>	61,55 ± 0,13	1,01	60,68 ± 0,15	1,49	59,31 ± 0,12	1,27	61,5 ± 0,09	0,89

Таблица 2 (окончание)

Признак	t _{gr} с сигмами							
	Нижняя Обь — Бас. Хр. губы	Надым — Бас. Хр. губы	Гьда — Бас. Хр. губы	Юрибей — Бас. Хр. губы	Хатанга — Бас. Хр. губы	Вилюй — Бас. Хр. губы	Анадырь — Бас. Хр. губы	
<i>ll</i>	8,4 ===	10,2 ===	3,0 ===	4,6 ===	9,0 ===	9,9 ===	9,6 ===	
<i>D</i>	6,4 ===	5,3 ===	0,9	7,1 ===	2,9 ===	0,4	1,0	
<i>A</i>	6,1 ===	6,3 ===	0,4	8,5 ===	0,5	6,7 ===	14,0 ===	
<i>sp. br.</i>	4,2 ===	7,7 ===	4,0 ===	0,6	10,0 ===	5,1 ===	18,9 ===	
<i>V_r</i>	14,4 ===	0,7	1,3	0,6	12,6 ===	7,2 ===	14,6 ===	

Примечание: Подчеркнуты достоверные различия при трех уровнях значимости.



Дендрограмма сходства 8 популяций сига-пыжьяна из водоемов Сибири и Чукотки
 Номера выборок: 1 – район Хромской губы; 2 – р. Обь; 3 – р. Надым; 4 – р. Гыда; 5 – р. Юрибей; 6 – р. Хатанга; 7 – р. Вилюй; 8 – р. Анадырь

Анализ дендрограммы в целом позволяет сделать вывод о низком уровне дивергенции сравниваемых популяций сегов ($D = 2,0-7,5$), что косвенно свидетельствует о близости рассматриваемых сегов и подтверждает точку зрения Ю.С. Решетникова (1980) о целостности сига-пыжьяна бассейна Северного Ледовитого океана, в том числе и ледовитоморского сига из водоемов Якутии, как подвида.

В этой связи уместно привести заключение Ю.С. Решетникова (1963а,б, 1979, 1980, 1981) о бесполезности чрезмерного дробления видов и увлечения биостатистикой, которые в большинстве случаев сводятся к индивидуальной и половой изменчивости.

Изменчивость организмов рассматривается как приспособительное свойство, находящееся в прямой зависимости от условий их жизни, и, как показали результаты исследований (Никольский, 1953, 1980; Nikolsky et al., 1973), чем менее стабильны условия жизни популяции или вида, тем большая изменчивость наблюдается в данной популяции или у данного вида; изменчивость тем больше, чем к более изменчивым условиям приспособлен вид.

Полиморфизм сегов связан с особенностями кормовой базы северных водоемов (Решетников, 1963а). Северные водоемы обладают сравнитель-

Таблица 3

Матрица дивергенции меристических признаков сига-пыжьяна водоемов Сибири и Чукотки

Район	Хрома	Н.Обь	Надым	Гыда	Юрибей	Хатанга	Вилюй	Анадырь
	1	2	3	4	5	6	7	8
1		6,01	9,69	2,15	4,22	5,88	4,40	5,34
2			5,96	5,79	5,11	4,55	5,38	6,26
3				6,78	4,26	10,22	6,50	8,81
4					3,87	5,51	2,83	8,01
5						6,60	5,05	7,60
6							4,80	7,23
7								5,02

но бедной и весьма изменчивой кормовой базой, которая в разные годы существенно различается как по общей биомассе, так и по значению отдельных видов корма. Поэтому сиг-пыжьян, с одной стороны, вынужден иметь довольно широкий спектр питания, а, с другой — обладает полиморфизмом и имеет множество форм, отличных как по занимаемым экологическим нишам, так и по характеру питания. Это образование типично проходной формы, озерно-речной, озерных, глубинных озерных и других форм сига, которые обитают в водоемах с различным гидрологическим режимом и составляют очень пластичную группу, отдельные популяции которой в зависимости от водоема характеризуются разными чертами строения, своеобразным ростом, сроком наступления половой зрелости, местами и сроками нереста (Жириллов, 1972; Козьмин, 1971; Канеп, 1974; Решетников, 1979, 1980, 1981).

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Исследование внутривидовой и морфологической изменчивости сегов *Coregonus lavaretus* L. методами многомерного статистического анализа // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 5. С. 862–878.
- Вышегородцев А.А. Питание сибирской ряпушки в бассейне р. Юрибей (бассейн Гыданского залива) // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. С. 71–72.
- Канеп С.В. Общие закономерности роста и полового созревания сига *Coregonus lavaretus* L. в водоемах СССР // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 6. С. 1053–1065.
- Жириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.
- Козьмин А.К. О фенотипической изменчивости печорского сига-пыжьяна // Тр. ВНИРО. 1971. Т. 86, вып. 6. С. 118–130.
- Коломин Ю.М. Экология сига-пыжьяна из р. Надым // Биологические проблемы Севера. Якутск: Якут. кн. изд-во, 1974. Вып. 2. С. 86–89.
- Лукьянчиков Ф.В. Материалы по биологии и промыслу сеговых рыб бассейна р. Хантага // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1963. Вып. 2. С. 36–40.
- Меньшиков М.И. О возрастной и географической изменчивости сегов *Coregonus nasus* (Pallas) и *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) // Учен. зап. Перм. ун-та. 1949. Т. 5, вып. 1. С. 77–82.
- Москаленко Б.К. Сеговые рыбы Сибири. М.: Пищепромиздат, 1971. 182 с.
- Никольский Г.В. О биологической специфичности фаунистических комплексов и значения их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 65–76.
- Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 183 с.
- Решетников Ю.С. Изменчивость и многообразие форм сегов в связи с особенностями их питания в водоемах Севера // Докл. АН СССР. 1963а. Т. 152, № 6. С. 1465–1466.
- Решетников Ю.С. Об изменчивости сегов // Зоол. журн. 1963б. Т. 42, вып. 8. С. 1187–1199.
- Решетников Ю.С. Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 5–12.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сеговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю.С. Новый этап в морфологических исследованиях сеговых рыб // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 7–10.
- Решетников Ю.С. Синэкологический подход к динамике численности рыб // Всесоюз. конф. по теории формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука, 1982. С. 260–262.
- Шапошникова Г.Х. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 749–768.

- Шапошникова Г.Х. История расселения сигов полиморфного вида и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 78–86.
- Kennedy W.A. The morphometry of the Coregonine fishes of Great Bear Lake. N.W.T. // J. Fish Res. Board Canad. 1953a. Vol. 10. N 2. P. 51–61.
- Kennedy W.A. Growth, maturity, fecundity and mortality in the relatively unexploited white fish, *Coregonus clupeaformis*, of Great Slave Lake // Ibid. Vol. 10. N 7. P. 413–414.
- Nikolsky G., Bogdanov A., Lapin Yu. On fecundity as a regulatory mechanism in fish population dynamics // Rapp. et proc.-verb. reün. Cons. perm. int. explor. mer. 1973. Vol. 164. P. 174–177.

УДК 597.553.2

ИССЛЕДОВАНИЕ ПИЩЕВЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РЫБ И ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ИХ ПИЩЕЙ НА МОДЕЛИ

Ю.С. Решетников, В.В. Михайлов

При современном экосистемном подходе к анализу изменений структурного рыбного населения водоема в целом и численности отдельных популяций решающее значение приобретают вопросы питания и пищевых взаимоотношений рыб. В этом плане важное значение имеют количественные методы анализа: расчет суточных, месячных и годовых рационов, определение трат на обмен и на прирост биомассы, изменение спектра питания, определение степени удовлетворения пищевых потребностей и анализ степени использования рыбами кормовой базы водоема. Переход к количественным методам оценки питания и пищевых взаимоотношений широко используется в рыбохозяйственных исследованиях последних лет и при построении математических моделей (Ивлев, 1955; Михайлов, 1978; Меншуткин, Казанский, 1981; Hynes, 1950, Pillay, 1952; Fritz, 1974; Hyslop, 1974; Kawakami, Vazzoler, 1980; Gonzalez-Sansan, Betancourt, 1983; и др.).

Обеспеченность пищей и пищевые взаимоотношения типа хищник—жертва, конкуренция и т.п. во многом оказывают решающее влияние на структуру функциональных связей между членами рыбной части сообщества в любой экосистеме. Обеспеченность пищей определяет выживание личинок и молоди, а именно ранние условия перехода молоди на внешнее питание и ее нагул предопределяют численность будущих поколений, и в конечном счете и всей популяции. Обеспеченность пищей взрослых особей и их пищевые взаимоотношения с другими членами сообщества оказывают решающее влияние на динамическое равновесие между популяциями рыб в каждом водоеме.

Современный экологический подход к решению многих рыбохозяйственных задач предполагает не только использование элементарной статистики с вычислением средней и ошибки. Необходима оценка и точности исследования. Вместе с тем постоянно встречающиеся в рыбохозяйственных работах заключения о том, что кормовая база "недоиспользуется" или "хорошо используется" не обосновываются надежными количественными расчетами и "представляют собой в значительной мере произвольные и субъективные мнения" (Методы..., 1968, с. 12).

Степень использования кормовой базы трудно оценить прежде всего потому, что сама оценка кормовой базы отягощена многими методическими и инструментальными ошибками (Поддубный, Баканов, 1980; Терещенко и др., 1982). Современные методы оценки биомассы и продукции бентоса дают ошибку 15–17% при определении бентоса в грунтах, 25% — при определении в малых озерах и не менее 50% — при определении бентоса в озерах и водохранилищах (Поддубный, Баканов, 1980). В то же время погрешности в расчетах суточного рациона по методу балансового равенства или по индексам наполнения и индексам потребления находятся в пределах 15–50% (Краснопер, 1982), а ошибки в определении численности рыб в водоемах в среднем составляют 100% (Поддубный, Баканов, 1980). Значительные трудности возникают при определении возможных изменений спектров питания рыб в зависимости от набора кормов и пищевых потребностей.

К решению указанных вопросов можно попытаться подойти другим путем: построить модель динамического взаимодействия для системы кормовая база — набор популяций рыб, в которой спектры питания и обеспеченность пищей рассчитываются на основании пищевых потребностей рыб, величины кормовой базы и предпочтительности тех или иных видов корма.

Цель данной работы состоит в обсуждении указанного выше подхода к определению пищевых взаимоотношений рыб.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИСХОДНЫХ ПОНЯТИЙ

Прежде всего, определим основные понятия, применяемые в данном изложении. Обычно обеспеченность пищей трактуется очень широко. В это понятие входит и уровень кормовой базы, и доступность кормов. Часто об обеспеченности рыб пищей судят лишь по косвенным показателям: по численности популяции, темпу роста рыб, условиям их нагула и наполнениям пищеварительных трактов, по упитанности и жирности особей, по изменчивости признаков и т.п. (Методическое пособие, 1974; Никольский, 1974). Отметим, что все это система косвенных показателей, кроме того, все они дают представления об условиях жизни в **предшествующий период**, а не в настоящее время. Иногда для суждения об обеспеченности пищей используются данные о спектре питания рыб: доля основного вида корма в рационе (Шатуновский, 1961) или количество пищевых компонентов в спектре питания (Никольский, 1974). В этом плане узкий спектр питания рассматривается как показатель хорошей обеспеченности пищей. Однако на примере многих видов рыб показано, что узкий спектр питания бывает как при низкой, так и при высокой кормовой базе (Желтенкова, 1951, 1955; Шорыгин, 1952; Решетников, 1964; и др.). При таком широком толковании понятия "обеспеченность рыб пищей" трудно перейти к конструктивным построениям.

Можно принять, что обеспеченность пищей зависит от трех факторов: кормовой базы водоема, потребностей рыб в пище и условий, обеспечивающих эти потребности (Методическое пособие, 1974). Мы предлагаем еще больше ограничить понятие "обеспеченность пищей", определив его как отношение количества доступного для рыб корма к количеству потребного с учетом качества корма. Под потребным кормом понимается

необходимое количество корма для обеспечения нормального темпа роста в данных условиях. Это совпадает с максимальным рационом [по: Меншуткин (1971)] и приближается к пищевым потребностям, определяемым по методу балансового равенства (Винберг, 1966). Качество корма для популяции в модели задается приоритетом корма, т.е. предпочтением его рыбой ("сортностью"). При возможности питаться различными кормами рыба потребляет их в зависимости от приоритета: сначала корм с приоритетом 1, затем 2 и т.д.

Таким образом, понятие обеспеченность рыб пищей в нашем случае отражает как количественную, так и качественную сторону питания. Мы предлагаем оценивать степень обеспеченности рыб пищей при помощи коэффициента удовлетворения пищевых потребностей (CS):

$$CS = \frac{R}{R_m} \sum_{i=1}^n \frac{X_i}{S_i};$$

где R — реальный рацион; R_m — максимальный рацион; X_i — доля i -того корма в рационе; S_i — приоритет корма как вещественное число, определяющее предпочтительность того или иного вида корма; n — количество видов корма.

Этот коэффициент меняется от 0 (при $R = 0$) до 1 (при $R = R_m$ и $S = 1$). Чем больше приближается реальный рацион к максимальному и чем больше в рационе доля кормов с приоритетом, равным единице, тем выше значение коэффициента CS; при максимально возможном рационе и при питании кормом с приоритетом, равным единице, коэффициент удовлетворения пищевых потребностей равен единице.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ ПИЩЕВЫХ ВЗАИМОТНОШЕНИЙ

В модели определяются спектры питания рыб и степень удовлетворения пищевых потребностей в зависимости от массы кормов, их сортности и пищевых потребностей отдельных популяций. Модель пищевых взаимоотношений рыб служит блоком общей модели рыбного населения оз. Севан (Михайлов и др., 1983, 1985). В соответствии с ситуацией на Севане в модели рассматриваются три популяции рыб: сиг, гегаркуни и бахтак. Численность популяций неодинакова, что выражается в разных величинах максимальных рационов для этих популяций: сиг — 108, гегаркуни — 11 и бахтак — 4 условных единицы (табл. 1). Кормовая база представлена 8 группами кормов. Приоритеты кормов для каждой популяции показаны в табл. 1, составленной на основании экспертной оценки.

Первые четыре группы корма относятся к основным кормам, причем их значение в питании разных популяций неодинаково; лишь бокоплав является излюбленным кормом для всех рыб, в остальном их рационы расходятся. Сиг предпочитает бокоплавов, моллюсков, ручейников и зоопланктон, прочие корма относятся к второстепенным. Гегаркуни в равной мере поедает бокоплавов и зоопланктон, затем по степени важности следуют хирономиды. Бахтак выбирает бокоплавов, хуже поедает моллюсков и хирономид. В модели предполагается, что все популяции имеют равный доступ к кормам, все рыбы мирные и при питании не оказывают друг на друга агрессивного влияния. Поэтому корма распределяются

согласно приоритетам и численности рыб (требуемым рационам). Кроме того, были сделаны еще следующие предположения.

1. Давление популяции на корм прямо пропорционально пищевым потребностям и обратно пропорционально приоритету корма;

2. При избытке кормов последовательно отбрасываются корма наиболее низких сортов (высокое значение приоритетов; см. табл. 1).

3. Избыточные корма распределяются между популяциями, не получившими необходимого количества корма. Такое распределение остатков проходит по общей процедуре распределения корма до тех пор пока приращение в очередной итерации не снизится до заданной малой величины.

При построении программы распределения кормов вводятся два показателя: запросы популяций на корм и фактическое распределение кормов (задаваемая кормовая база). Запросы — условная величина, определяющая давление на кормовую базу со стороны конкретной популяции. Численно они задаются как сумма отношений потребностей популяции в корме к его приоритету, взятая по всем видам корма:

$$Z_j = \sum_{i=1}^n \frac{R_j}{S_{ij}},$$

где R_j — потребности j -популяции в корме; S_{ij} — приоритеты i -того вида корма j -той популяции; n — число видов корма; Z_j — запросы j -той популяции на корм.

После нормирования запросы соответствуют спектрам питания, в котором доля корма обратно пропорциональна приоритету.

Алгоритм распределения кормов строится следующим образом: первоначально определяются запросы на корм для всех популяций, и корма распределяются между популяциями согласно запросам.

В результате могут возникнуть следующие ситуации:

общий дефицит кормов, когда ни одна из популяций не удовлетворяет своих потребностей;

частичный дефицит, когда некоторые из популяций получают избыток пищи, для других корма недостаточно;

избыточное количество корма для всех популяций.

В первом случае распределение считается выполненным за один шаг, и программа заканчивает свою работу. Во втором и третьем случаях выполняется следующий шаг распределения кормов. Для популяций с избыточным количеством пищи последовательно отбрасываются корма низших приоритетов до тех пор, пока сумма полученных кормов не будет соответствовать пищевым потребностям. При этом приоритет кормов, полностью исключаемых из рациона, устанавливается равным нулю ($S = 0$). В результате формируется модифицированная таблица приоритетов и образуется база кормовых излишков. Эти излишки вновь поступают на "общий стол" и распределяются между популяциями, не набравшими достаточного количества пищи. Распределение считается законченным, когда прирост кормов, получаемых популяцией на очередном шаге, не станет меньше заданной малой величины.

В модели предусмотрена возможность изменения приоритета в зависимости от сытости рыбы, т.е. в случае недоедания рыба может изменить

Таблица 1

Приоритеты кормов трех популяций рыб в модели

Вид корма	Сиг	Гегар- куни	Бахтак	Вид корма	Сиг	Гегар- куни	Бахтак
Бокоплавы	1	1	1	Пиявки	6	6	4
Моллюски	1	4	2	Водяные клещи	5	7	0
Зоопланктон	2	1	7	Икра рыб	6	0	0
Хирономиды	4	2	3	Максимальный рацион	108	11	4
Ручейники	2	5	6				

свое отношение к выбору кормов. При недоборе кормов может использоваться алгоритм адаптации величины приоритетов по формуле:

$$a_{t+1}(i) = a_t(i)^\alpha,$$

где $a_t(i)$, $a_{t+1}(i)$ – исходное и вновь получаемое значение приоритета i -того вида корма; α – коэффициент удовлетворения пищевых потребностей ($\alpha = R/R_m$).

Обычно бывает достаточно 3–4 итераций, чтобы модель вышла на стационарный режим. Во внимание принимается конечный результат. В природе все это происходит одновременно, а в модели использование алгоритма смены приоритета в зависимости от накормленности позволяет достичь правдоподобных результатов.

Поскольку все три популяции рыб имеют возможность питаться 6–7 сходными группами кормовых организмов, то при ограниченных кормах возможно возникновение конкурентных отношений, что должно проявляться в спектрах питания и в количестве съеденной пищи. Под конкуренцией мы понимаем питание двух или более организмов (популяций, видов) сходными кормами, общее количество которых недостаточно для насыщения всех особей. Если коэффициент CS отражает степень удовлетворения пищевых потребностей, то, дополнив его до единицы, мы получим новый коэффициент (K_K), отражающий степень неудовлетворения пищевых потребностей:

$$K_K = 1 - CS.$$

В условиях нашей модели он отражает пищевую конкуренцию: если рыба не набрала необходимого количества корма с высоким значением приоритета, то это или отсутствие необходимых кормов (в нашем случае таких вариантов не было), или результат пищевой конкуренции с другими популяциями или между особями одной популяции, поскольку корма не хватает, чтобы насытить всех членов рыбной части сообщества. Поскольку в наших вариантах ограничений со стороны кормовой базы не было, то в дальнейшем мы будем рассматривать этот коэффициент как коэффициент конкуренции (K_K), который отражает напряженность пищевых взаимоотношений в модельной ситуации. Этот коэффициент удобен также тем, что он также меняется от 0 до 1. Если имеется лишь одна популяция, то коэффициент отражает внутривидовую конкуренцию. Таким образом

одним числом можно выразить всю силу внутривидовых и межвидовых пищевых взаимоотношений.

А теперь, задавая конкретные условия кормовой базы, попробуем проанализировать различные ситуации при откорме трех популяций рыб, изменение в их спектрах питания и возможность судить о реальной картине по выбранным показателям.

РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ

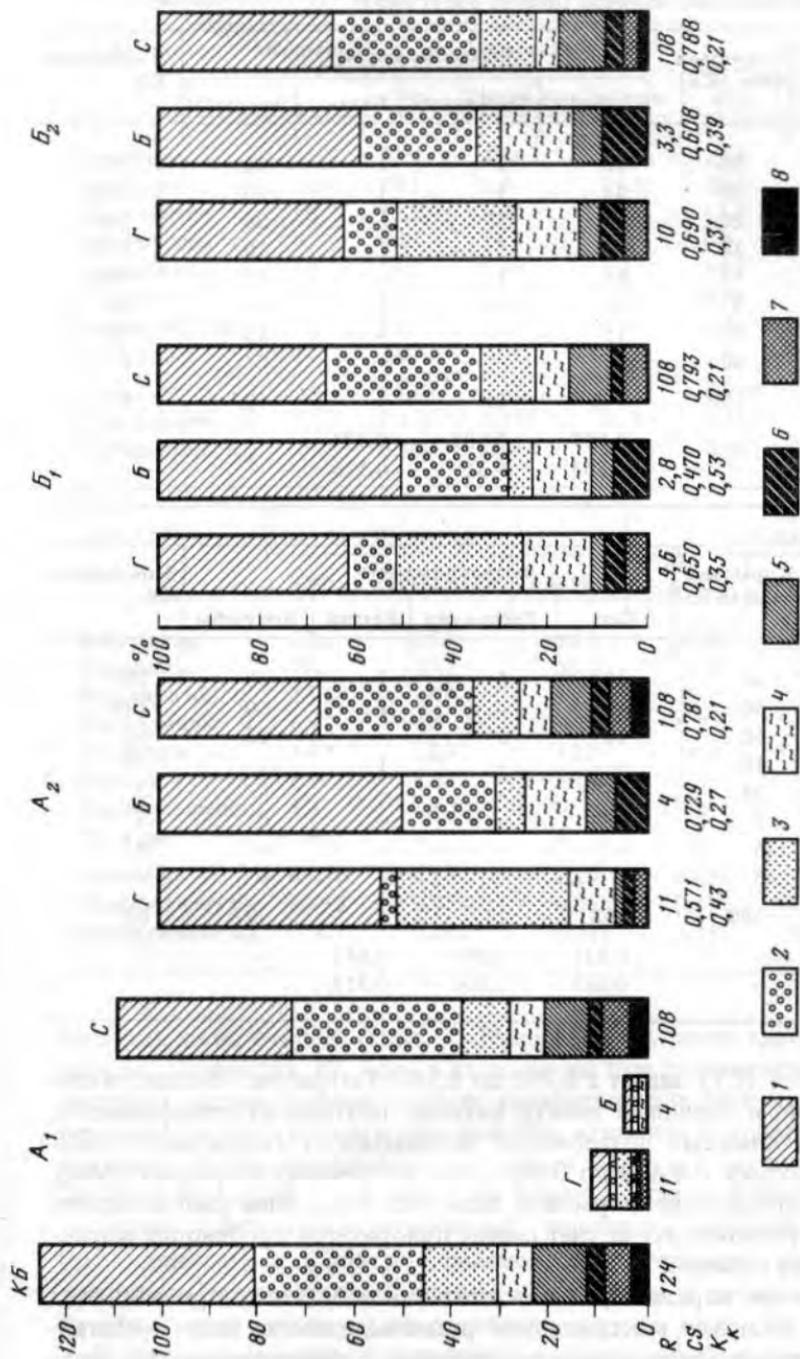
На рисунке представлены результаты работы с моделью, когда заданная кормовая база по биомассе соответствовала сумме всех рационов ($108 + 11 + 4 = 123$) и состав кормов примерно соответствовал спектрам питания рыб в природных условиях. На левой части рисунка вслед за кормовой базой показаны спектры питания рыб, которые они бы имели в данной ситуации с точки зрения ихтиолога-эксперта, а в правой части — в модели при первой и второй итерациях. Прежде всего, подчеркнем несущественные различия между спектрами в модели и в природе, что можно рассматривать как неплохое отражение в модели реальной ситуации.

В модели в первой итерации (рис. 1, B_1) полный рацион набирает только сиг (108), причем, прежде всего, за счет предпочитаемых кормов, исключив из спектра питания икру рыб (ее приоритет равен 6). При такой ситуации гегаркуни и бахтак недоедают (рационы равны 9,6 и 2,8 соответственно), причем больше всего страдает бахтак, так как данная кормовая база меньше всего соответствует его предпочитаемым кормам. Однако уже во второй итерации (рис. 1, B_2) рыбы меняют свои приоритеты согласно величине недоедания и набирают более высокие рационы (гегаркуни — 10,0 и бахтак — 3,3), вынуждая сига перейти на питание нежелательным видом корма (икра рыб). Сиг и в этой ситуации набирает максимальный рацион (108), но меняет спектр питания, и его коэффициент удовлетворения пище-

Таблица 2

Спектры питания трех популяций в модели при высокой обеспеченности пищей (цифры округлены)

Вид корма	Кормовая база (КБ)	Выедание корма (условные един.)				% выедания КБ всеми рыбами
		Сиг	Гегаркуни	Бахтак	Все рыбы	
Бокоплавы	50	44	4,5	1,5	50	100
Моллюски	40	39	—	1,0	40	100
Зоопланктон	80	25	6,5	—	31,5	39,3
Хирономиды	30	—	—	1,5	1,5	3,6
Ручейники	15	—	—	—	0	0
Пиявки	10	—	—	—	0	0
Водяные клещи	5	—	—	—	0	0
Икра рыб	10	—	—	—	0	0
Всего	240	108	11,0	4,0	123,0	51,2
Коэффициент CS	—	0,885	1,000	0,635	—	—
Коэффициент K_{Σ}	—	0,115	0,000	0,365	—	—



Спектры питания трех популяций рыб в модели (B_1 и B_2) и по результатам экспертной оценки (A_1 и A_2)

Слева показана кормовая база (KB) и соотношение в ней различных видов кормов в абсолютных единицах (A_1) и в процентах от рациона (A_2). Спектры питания рыб в модели даны по результатам первой (B_1) и второй (B_2) итераций. Ниже под столбиками рядами цифр приводятся рационы (R), коэффициенты удовлетворения пищевых потребностей (CS) и коэффициенты конкуренции (K_k).

Виды рыб: Γ — тегаркунь, β — бахтак, σ — сиг. Виды корма: 1 — бокоплавы; 2 — моллюски; 3 — зоопланктон; 4 — хирономиды; 5 — ручейники; 6 — шивак; 7 — водяные клещи; 8 — крабы

Таблица 3

Спектры питания трех популяций рыб в модели (в абс. единицах) при разных соотношениях кормов (цифры округлены)

Вид корма	Кормовая база (КБ)	Выедание корма				% выедания КБ
		Сиг	Гегаркуни	Бахтак	Все рыбы	
Бокоплавы	30	26	3	1	30	100
Моллюски	30	28	1	1	30	100
Зоопланктон	20	17	3	—	20	100
Хиროномиды	10	8	1	1	10	100
Ручейники	15	15	1	—	15	100
Пиявки	5	—	2	1	3	60
Водяные клещи	30	15	—	—	15	50
Икра рыб	50	—	—	—	0	0
Всего	190	108	11	4	123	65
Коэффициент CS	—	0,697	0,681	0,474	—	—
Коэффициент K_K	—	0,303	0,319	0,526	—	—

Вид корма	Кормовая база (КБ)	Выедание корма				% выедания КБ
		Сиг	Гегаркуни	Бахтак	Все рыбы	
Бокоплавы	50	43	5	2	50	100
Моллюски	50	49	—	1	50	100
Зоопланктон	50	16	6	—	22	44
Хиროномиды	10	—	—	1	1	10
Ручейники	15	—	—	—	0	0
Пиявки	5	—	—	—	0	0
Водяные клещи	5	—	—	—	0	0
Икра рыб	5	—	—	—	0	0
Всего	190	108	11	4	123	65
Коэффициент CS	—	0,931	1,00	0,642	—	—
Коэффициент K_K	—	0,063	0,000	0,358	—	—

вых потребностей (CS) падает с 0,793 до 0,788. Гегаркуни и бахтак увеличивают и рацион, и улучшают спектр питания, поэтому их коэффициенты удовлетворения пищевых потребностей возрастают: у гегаркуни с 0,650 до 0,690 и у бахтака с 0,470 до 0,680. При дальнейших итерациях происходит полное потребление кормовой базы, все популяции рыб набирают максимальные рационы, но за счет смены приоритетов происходит выравнивание спектров питания.

Естественно, при хороших условиях питания и богатой кормовой базе все популяции набирают максимальные рационы, и состав пищи представлен преимущественно кормовыми организмами с приоритетами, равными 1 и 2 (табл. 2). Интересно подчеркнуть, что если в первом случае (рис. 1) отношение имеющихся кормов к необходимому количеству пищи равня-

Таблица 4

Спектры питания трех популяций рыб (в % веса рациона) в модели при ограниченной кормовой базе (смена приоритета при интерациях)

Вид корма	Кормовая база	I итерация			II итерация		
		Сиг	Гегаркуни	Бахтак	Сиг	Гегаркуни	Бахтак
Бокоплавы	20	27,1	31,6	39,5	27,4	30,0	30,9
Моллюски	20	29,6	8,6	21,5	29,0	15,7	24,5
Зоопланктон	10	12,7	5,3	12,7	13,2	22,2	10,1
Хирономиды	5	6,2	14,4	12,0	6,4	11,4	10,5
Ручейники	10	14,7	6,8	7,1	14,3	10,4	11,6
Пиявки	5	6,7	7,8	14,6	6,6	8,5	12,3
Водяные клещи	1	1,0	1,2	—	1,4	1,5	—
Икра рыб	1	2,0	—	—	1,6	—	—
Рацион R	—	64,69	5,66	1,65	63,99	5,90	2,21
Коэффициент CS	—	0,436	0,385	0,219	0,433	0,353	0,280
Коэффициент K_K	—	0,564	0,615	0,771	0,567	0,647	0,720

Вид корма	III итерация			IV итерация		
	Сиг	Гегаркуни	Бахтак	Сиг	Гегаркуни	Бахтак
Бокоплавы	27,6	29,9	29,5	27,6	28,8	29,0
Моллюски	28,5	20,7	26,2	28,2	23,8	27,2
Зоопланктон	13,5	18,4	12,1	13,7	16,5	13,1
Хирономиды	6,6	9,5	9,1	6,7	8,5	8,3
Ручейники	14,1	12,3	13,0	14,0	13,2	13,7
Пиявки	6,7	8,2	10,0	6,8	7,8	8,8
Водяные клещи	1,4	1,6	—	1,5	1,4	—
Икра рыб	1,6	—	—	1,5	—	—
Рацион R	63,70	6,10	2,20	63,56	6,20	2,24
Коэффициент CS	0,433	0,339	0,286	0,429	0,336	0,289
Коэффициент K_K	0,567	0,661	0,714	0,571	0,664	0,771

лось 1,0, то во втором (табл. 2) было 1,95, т.е. почти вдвое выше необходимого количества. Но даже в этом случае при достижении максимальных рационов всеми рыбами полное удовлетворение пищевых потребностей отмечено только у гегаркуни (питание кормами с приоритетом, равным единице). У сига коэффициент CS равен 0,885 и у бахтака — всего 0,635. Значит переход на второстепенные корма у этих рыб был вынужденным и связан с пищевой конкуренцией: значения коэффициентов K_K равно 0,115 для сига и 0,365 для бахтака. Лишь гегаркуни набирает полный рацион из "первосортных" кормов (бокоплавы и зоопланктон), поэтому не испытывает конкуренции со стороны других видов: $CS = 1,0$ и $K_K = 0$.

Разберем еще один из вариантов модели, когда кормовая база (КБ) была достаточно высокой (КБ = 190, т.е. в 1,54 раза превосходила требуемую). Здесь было два подварианта. В одном случае все группы кормов

были представлены примерно в равном соотношении (как главные, так и второстепенные). В другом случае при таком же уровне кормовой базы (КБ = 190) ее основу составляли главные корма, причем первые три из них (бокоплав, моллюски и зоопланктон) в сумме давали 150 условных единиц корма. Сравнение этих двух подвариантов показывает следующее (табл. 3). В первом случае спектры питания рыб достаточно разнообразны и включают 4–6 групп кормовых организмов, а коэффициенты удовлетворения пищевых потребностей сравнительно невелики: 0,697 – у сига, 0,681 – у гегаркуни и 0,474 – у бахтака, т.е. достаточно сильно в данном случае сказывается пищевая конкуренция (коэффициенты K_k соответственно равны 0,303, 0,319 и 0,526). В этом случае пять первых групп кормовых организмов выедаются полностью, частично поедаются пиявки и водяные клещи (их приоритет равен 4–7) и полностью оказалась нетронутой икра рыб.

Во втором случае спектры питания всех трех рыб включали всего 2–3 корма, причем за счет того, что поедались корма с высоким приоритетом, получались высокие значения коэффициентов CS (соответственно 0,931; 1,000 и 0,642) и соответственно низкие коэффициенты конкуренции. В этом случае полностью выедались только бокоплав и моллюски, частично потреблялся зоопланктон и хирономиды и совсем нетронутыми оказались остальные корма (табл. 3).

В табл. 4 представлены изменения спектров питания рыб при ограниченной кормовой базе (КБ = 72) при просчете на машине четырех итераций. Здесь наглядно видно изменение спектра питания и перераспределение кормов между популяциями рыб во время итераций. Так, у бахтака приоритет зоопланктона менялся следующим образом за время 4 итераций: 7 – 2,23 – 1,53 – 1,26. Аналогично менялся приоритет и других видов корма. Это дало возможность бахтаку в модели увеличить рацион с 1,65 до 2,24 и полнее удовлетворить свои потребности в питании (коэффициенты CS менялись с 0,219 до 0,289 и соответственно этому коэффициенты конкуренции K_k падали с 0,771 до 0,711). Одновременно проходило выравнивание спектров питания у всех популяций рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, моделирование позволяет проанализировать ситуации, которые могут возникать при питании рыб в естественных условиях. Удобство модельных ситуаций заключается в том, что мы имеем данные по кормовой базе, ее количественному и качественному составу до питания и после питания рыб, наблюдаем смену спектров питания у рыб при разных вариантах и в известной мере можем судить о напряженности пищевых отношений.

Попробуем проанализировать результаты моделирования при помощи таких традиционных показателей, как индекс пищевого сходства (СП) А.А. Шорыгина (1952) и индекса перекрытия пищевых ниш (СЛ). Индекс Шорыгина рассчитывается как сумма наименьших процентов при сравнении спектра питания двух видов. В современном написании он имеет вид $СП = \sum_{i=1}^n \min(X_i, Y_i)$.

Весьма сходный коэффициент перекрытия ниш был предложен Харлбертом (Hurlbert, 1978):

$$C_{XY} = \sum_{i=1}^n \min(P_{xi}, P_{yi}),$$

где P_{xi} — сравнительная частота встречаемости корма i у вида X и соответственно P_{yi} для вида Y .

В последнее время в экологических работах используется показатель степени перекрытия пищевых ниш ($C\lambda$), предложенный Мориситой (Morisita, 1959), в модификации Хорна (Horn, 1966):

$$C\lambda = \frac{2 \sum_{i=1}^n X_i \cdot Y_i}{\sum_{i=1}^n X_i^2 + \sum_{i=1}^n Y_i^2},$$

где X_i — доля i -того вида корма у вида X и соответственно Y_i для вида Y .

Близким показателем является и коэффициент перекрытия ниш Пьянки (Pianka, 1974)

$$O_{ij} = \frac{\sum_{i=1}^n X_i \cdot Y_i}{\sqrt{\sum_{i=1}^n X_i^2 \cdot \sum_{i=1}^n Y_i^2}}$$

Используя индекс пищевого сходства Шорыгина (СП) и индекс Хорна ($C\lambda$), попробуем проанализировать пищевые взаимоотношения рыб в наших вариантах (табл. 5) и сравним разрешающую способность этих индексов с предложенными нами коэффициентами CS и K_k . В левой нижней части матриц в табл. 5 приводятся значения коэффициента в долях, а в правой верхней части — значения коэффициента СП в процентах; под ними дается значение коэффициента удовлетворения пищевых потребностей (CS) и коэффициента конкуренции (K_k). Вариант I отражает результаты, представленные на рис. 1, вариант II — по табл. 2; варианты III и IV — по табл. 3 и вариант V — по табл. 4.

Анализ этих данных показывает, что с повышением кормовой базы и обеспеченностью пищей снижается значение коэффициентов СП и $C\lambda$. Но все же они дают весьма приближенное представление о степени пищевой конкуренции. Например, в варианте II, когда имелась богатая кормовая база и гегаркуни практически на 100% удовлетворила свои пищевые потребности, показатели степени пищевого сходства равнялись 40–60% и показатели перекрытия пищевых ниш колебались от 0,377 до 0,696. Если исходить только из последних показателей, то выходит, что при таком высоком совпадении спектров питания возможны конкурентные отношения, чего на самом деле у гегаркуни не было. Отметим, что совпадение пищевых спектров у гегаркуни с другими популяциями рыб было примерно таким же, как у сига и бахтака, а два последних вида имели явную конкуренцию, причем большую конкуренцию со стороны других популяций имел бахтак, чем сиг.

Таблица 5

Различные показатели пищевых взаимоотношений в разных вариантах модели (в левой нижней части матриц приводятся значения коэффициента $Сл$ в долях, в правой верхней части — СП в %; под ними даются коэффициенты $СS$ и $К_К$).

Вариант I (КБ = 124)

	Гегаркуни	Бахтак	Сиг
Гег.		77,0	73,9
Бахт.	0,890		80,0
Сиг	0,840	0,851	
$СS$	0,690	0,608	0,788
$К_К$	0,31	0,39	0,21

Вариант II (КБ = 240)

	Гегаркуни	Бахтак	Сиг
Гег.		40,7	63,7
Бахт.	0,374		58,8
Сиг	0,696	0,826	
$СS$	1,000	0,635	0,885
$К_К$	0,000	0,36	0,11

Вариант III (КБ = 190)

	Гегаркуни	Бахтак	Сиг
Гег.		59,4	59,1
Бахт.	0,620		45,4
Сиг	0,693	0,369	
$СS$	0,681	0,474	0,697
$К_К$	0,32	0,53	0,30

Вариант IV (КБ = 190)

	Гегаркуни	Бахтак	Сиг
Гег.		40,7	54,6
Бахт.	0,381		63,4
Сиг	0,546	0,724	
$СS$	1,000	0,642	0,931
$К_К$	0,00	0,36	0,07

Вариант V (КБ = 72)

	Гегаркуни	Бахтак	Сиг
Гег.		95,0	93,2
Бахт.	0,993		95,1
Сиг	0,991	0,997	
$СS$	0,336	0,289	0,429
$К_К$	0,66	0,71	0,57

Сравнение показателей СП и $Сл$ в вариантах III и IV показывает примерно их одинаковое значение в обоих случаях, хотя обеспеченность рыб пищей в варианте III была явно ниже, чем в варианте IV (см. табл. 3).

Таким образом, подводя итоги, следует отметить, что подтверждается известное положение, что совпадение спектров питания у двух видов еще не свидетельствует о наличии конкурентных отношений по линии питания и не может служить основой для суждения о силе конкуренции. В этом случае необходимо знать состояние кормовой базы, запросы по кормам всех популяций рыб и их обеспеченность пищей. Известно много случаев, когда появление в водоеме какого-либо одного массового вида корма (вспышка зоопланктона, вылет хирономид, попадание в воду воздушных насекомых при сильных ветрах и т.п.) вызывало переход многих видов

рыб на питание этим видом корма, что естественно, вело к совпадению спектров питания, но не свидетельствовало о пищевой конкуренции (Решетников, 1964). Предлагаемые нами коэффициенты удовлетворения пищевых потребностей (CS) и конкуренции (K_k) лучше отражают условия откорма рыб и возможные пищевые взаимоотношения между ними. Кроме того, оба этих коэффициента позволяют выразить силу конкуренции в виде одного числа, независимо от количества других популяций в экосистеме. Оба же других коэффициента как ($СП$ и $СЛ$), так и многие другие, отражают лишь парные пищевые отношения между двумя группами рыб.

Обеспеченность рыб пищей как отношение имеющихся кормов к тому количеству пищи, которое необходимо для насыщения рыб (сумма максимальных рационов), является не совсем удобным показателем, так как позволяет судить о кормовой базе в целом, без разделения по видам или группам корма. Как уже отмечалось в вариантах III и IV при одном и том же уровне кормовой базы ($КБ = 190$), но с разным набором кормов, решающим оказывается соотношение главных и второстепенных кормов, которое и определяет истинную обеспеченность рыб пищей.

В нашем рассмотрении фигурируют группы кормов, что объясняется отработкой модели пищевых отношений, с одной стороны, а с другой — тем, что в Севане каждая эта группа в питании рыб представлена немногими видами. Естественно, в каждом конкретном случае определение кормовых организмов должно быть доведено до вида или, в крайнем случае, до рода, поскольку расхождение в питании разных видов рыб идет именно по линии питания разными видами организмов с различной экологией.

Самым трудным является определение приоритета кормов. Здесь можно наметить два пути. Один — это путь экспериментальных работ с кормлением рыб (Ивлев, 1955), когда им предлагаются различные сочетания кормов и по предпочтению можно составить приоритеты кормов. Другой путь — это анализ питания в природе в разных точках ареала с привлечением литературных данных. В табл. 1 приоритеты кормов у сига установлены именно вторым путем, причем принимался во внимание не только спектр питания сига в Севане, а проводился анализ питания сига-лудоги и чудского сига во всех водоемах СССР. Известно, что севанский сиг является гибридной формой этих двух форм (Решетников, 1980). Довольно трудно предугадать потенциальные возможности перехода на другие корма. Кроме того, следует вводить поправки на специфику питания данной популяции рыб. Следует помнить, что спектры питания рыб в природе отражают не только предпочтение кормов, но и конкурентные отношения с другими видами рыб; бывают случаи, когда в результате конкуренции вид переходит на питание не свойственными ему кормами. И все же при известной практике работы с питанием каждый трофолог имеет представления о предпочитаемых кормах, может провести ранжирование кормов по их значимости в откорме и иметь представление о приоритете кормов.

Таким образом, для количественного подхода к анализу обеспеченности рыб пищей необходимо сузить это понятие и сделать его более конкретным. Мы предлагаем определить его как отношение количества доступного для рыб корма к количеству потребного корма с учетом его качества. При таком подходе могут быть предложены разные показатели, характе-

ризирующие обеспеченность рыб пищей; мы предлагаем один из них (CS), который учитывает количество съеденного корма и принимает во внимание качество корма (приоритет). Этот коэффициент удовлетворения пищевых потребностей ранжирован и меняется от 0 до 1.

Его дополнение до единицы выражает силу конкуренции (K_k).

Индексы пищевого сходства ($СП$) и индекс перекрытия пищевых ниш ($СЛ$) могут отражать степень пищевой конкуренции только в случае недостатка кормов, поэтому их нельзя использовать для суждения о пищевых взаимоотношениях рыб без привлечения других показателей.

Использование модели позволяет полнее проанализировать пищевые взаимоотношения рыб в сравнительно простых экосистемах.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г.Г.* Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1966. 251 с.
- Желтенкова М.В.* О пищевой пластичности воблы // Тр. ВНИРО. 1951. Т. 18. С. 189–199.
- Желтенкова М.В.* Критическая оценка современных методов изучения питания рыб в естественных условиях // Тр. совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 22–39.
- Ивлев В.С.* Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 251 с.
- Краснопер Е.В.* Оценка точности при определении пищевых потребностей рыб расчетным методом // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1982. С. 24–42.
- Меншуткин В.В.* Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. М.: Наука, 1971. 196 с.
- Меншуткин В.В., Казанский А.Б.* Математическое моделирование сообществ рыб на ЭВМ // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Л., Гидрометиздат, 1981. Т. 4. С. 251–265.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Методы определения продукции водных животных. Минск: Высш. шк., 1968. 245 с.
- Михайлов В.В.* Вопросы методики построения математических моделей биогеоценозов // Математические проблемы организации биосистем. Л.: Наука, 1978. С. 180–192.
- Михайлов В.В., Решетников Ю.С., Смолей А.И.* и др. Моделирование популяции севанского сига: Препр. Науч.-исслед. вычислит. центра АН СССР. Л., 1983. 48 с.
- Михайлов В.В., Решетников Ю.С., Щеголев А.Г.* Имитационная модель рыбной части сообщества озера Севан // Проблемы автоматизации научных и производственных процессов. Л.: Наука, 1985. С. 56–61.
- Никольский Г.В.* Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.
- Поддубный А.Г., Баканов А.И.* О количественной оценке выедания бентоса рыбами // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 6. С. 888–896.
- Решетников Ю.С.* Питание разных внутривидовых форм сига из ряда озер Лалландского заповедника // Там же. 1964. Т. 4, вып. 4. С. 679–694.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Терещенко В.Г., Сметанн М.М., Баканов А.И.* Методы оценки погрешностей в экологических исследованиях // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1982. С. 9–23.
- Шатуновский М.И.* Некоторые особенности питания молоди салаки Рижского залива // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1961. № 1. С. 33–36.
- Шорыгин А.А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 286 с.
- Fritz N.* Total diet comparison in fishes by Spearman rank correlation coefficienta // Copeia. 1974. N 1. P. 210–214.

- Gonzales-Sansan G., Betancourt A.C. Comparación del método frecuencial con otros métodos de análisis del contenido estomacal en peces // Rev. invest. mar. 1983. Vol. 4, N 3. P. 105-122.
- Horn H.S. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies // Amer. Natur. 1966. Vol. 100. P. 419-424.
- Hurlbert S.H. The measurements of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. Vol. 59. P. 67-77.
- Hynes H.B.N. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes // J. Anim. Ecol. 1950. Vol. 19, N 1. S. 36-58.
- Hyslop E.J. Stomach contents analysis: a review of methods and their application // J. Fish. Biol. 1980. Vol. 17, N 4. P. 411-430.
- Kawakami E., Vazzoler G. Metodo gráfico e estimativa de indice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes // Bol. Inst. oceanogr. 1980. Vol. 29, N 2. P. 205-207.
- Morisita M. Measuring of interspecific associating and similarity between community // Mem. Fac. Sci. Ryushu Univ. Ser. E. 1959. Vol. 3. P. 65-80.
- Pianka E.R. Niche overlap and diffuse competition // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1974. Vol. 71. P. 2141-2145.
- Pillay T.V.R. A critique of methods of study of food of fishes // J. Zool. Soc. Ind. 1952. Vol. 4, N 2. P. 185-200.

2. ЭКОЛОГИЯ СИГОВЫХ РЫБ

УДК 597.553.2

ПЕЛЯДЬ В НОВЫХ МЕСТАХ ОБИТАНИЯ

А.П. Новоселов, Ю.С. Решетников

Сиговые — ценные промысловые рыбы — в последнее время все шире используются в качестве объектов товарного рыболовства. Наиболее пригодной для этих целей оказалась пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789), обладающая широкой экологической пластичностью, потенциально высоким темпом роста и хорошими вкусовыми качествами.

Пелядь — эндемичный вид СССР. Границы ее распространения пролегли от бассейна р. Мезени на западе до бассейна р. Колымы на востоке (Берг, 1948; Решетников, 1980). Однако за последние 20 лет с началом регулярных работ по акклиматизации пеляди ее новый ареал протянулся от Мурманской области на севере до Таджикистана на юге и от восточных границ СССР до Приморья (рис. 1). Пелядь завезена в южную Финляндию, Польшу, ГДР, Чехословакию и Венгрию (Пулина, 1980; Kozianowski, 1960; Thiele, Sauberlich, 1964; Müller, 1969; Peñáz, Hochman, 1971; Peñáz, Hochman, Jirásek, 1971; Hochman, Peñáz, Prokèz, 1974; Holčík, 1976; Holčík et al., 1981; Mamcarz, 1983, 1984; Hakkari et al., 1984; Pruuki, Pursiainen, Westman, 1984). Она успешно разводится в 10 союзных республиках СССР: Эстонии, Латвии, Литве, Белоруссии, Украине, Молдавии, Грузии, Таджикистане, Киргизии и Казахстане (Шкорбатов, 1954, 1963; Носаль, 1956, 1962, 1968; Носаль, Менюк, 1958; Каревич, Бокова, 1961, 1963; Бурнашев, Тютеник, 1962; Волкова, 1962; Штейнфельд, Дунке, 1952; Андрушайтис, 1963а, б; Каревич, Лошкина, 1965, 1967; Никитин, 1966, 1969, 1970, 1976; Алтухов и др., 1968; Кражан, 1972; Грачева, 1973; Фролова, 1973, 1976; Ерещенко, 1975; Конурбаев, Толонбаев, 1975; Боярских, Толонбаев, 1977; Фролова, Тютенков, 1975; Воробьева, Фролова, 1976; Волощенко, Пеланис, 1977; Конурбаев и др., 1978; Кондур, 1983).

Рыбоводные работы с пелядью проводились почти во всех европейских областях РСФСР, а также в Карелии, Башкирии, на Урале, в южных районах Западной и Восточной Сибири, в Тувинской и Бурятской АССР; маточные стада пеляди созданы в Карелии, Прибалтике, Ленинградской, Псковской, Новгородской, Калининской, Архангельской, Челябинской областях, а также на Урале и в Сибири (Померанцев, 1941; Головков, 1959, 1978; Абросов и др., 1960; Бурмакин, 1963; Понеделко, 1963; Завьялова, 1965, 1969 а, б, 1984; Мухачев, 1965, 1967, 1980; Абросов, 1967; Горбунова, 1967, 1970; Нестеренко и др., 1968; Попов, 1968; Анчутин, 1969; Головков, Кузьмин, 1969; Даниленко, 1969; Никаноров, 1969, 1975; Гундризер, 1970; 1972; Канеп, 1971, 1972, 1973; Кутаевская, 1971, 1978; Иоган-

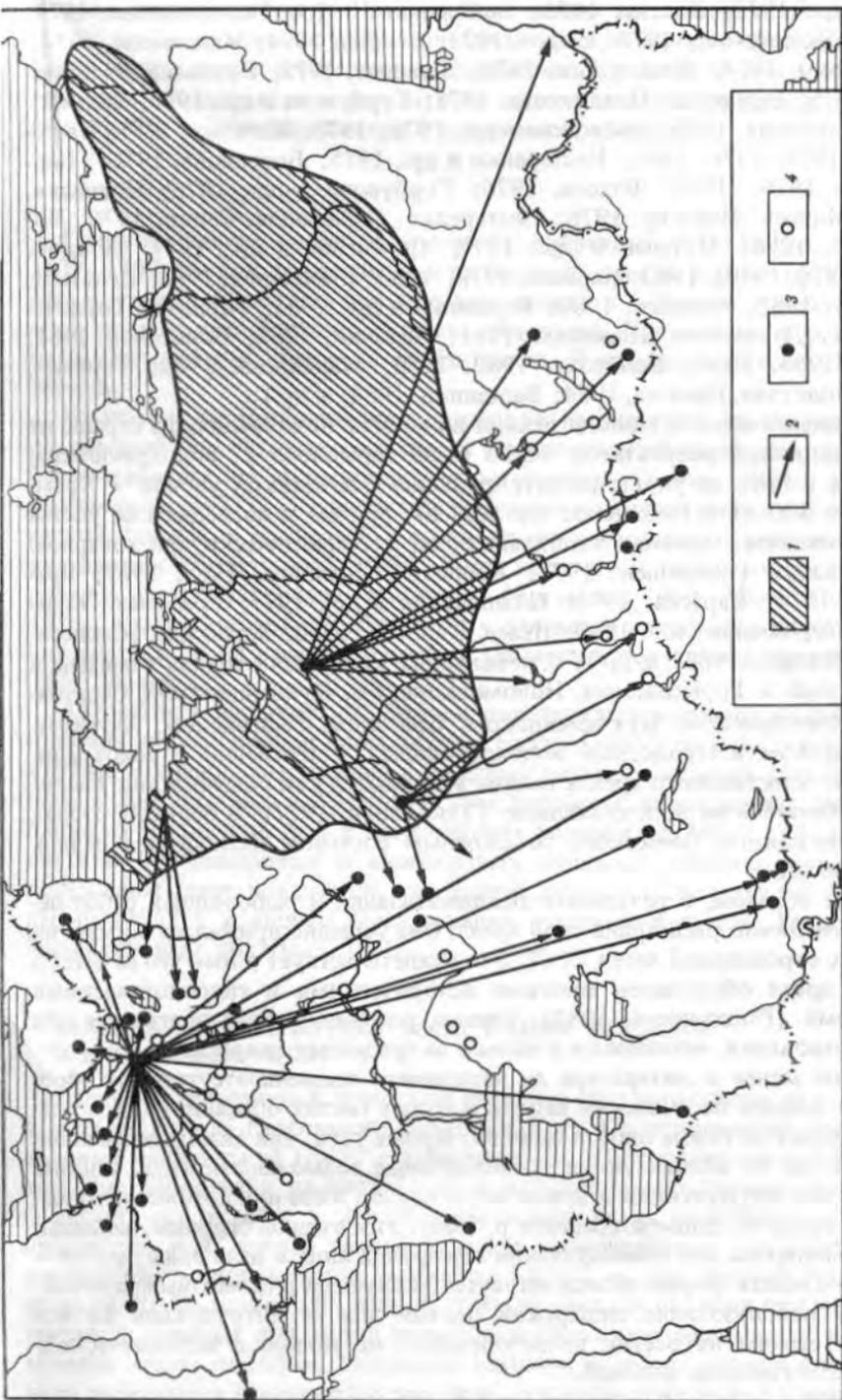


Рис. 1. Расширение ареала пеляди путем интродукции

1 — естественный ареал; 2 — основные направления интродукции; 3 — интродукция с естественным воспроизводством; 4 — товарное выращивание

зен и др., 1972; Волгин, 1973; Волощенко, 1973; Галактионова, 1973, 1973а; Позднухова, 1973; Сецко, 1973; Егоров, 1974; Максимова, 1974; Терешенко, 1974; Феоктистов, 1974; Балашев, 1975; Бурлаева, Бескровных, 1975; Вершинин, Позднухова, 1975; Горбунова и др., 1975; Завьялова, Позднухова, 1975; Малашкин и др., 1975; 1978; Мельник, 1975; Нестеренко, 1975, 1976, 1983; Нестеренко и др., 1975; Богданова, 1976; Бергельсон, 1976; 1983; Власов, 1976; Горбунова и др., 1976; Ишимцев, 1976; Михеев, Мейснер, 1976; Нестеренко, Парамонов, Сецко, 1976; Пономарев, 1976; Мухачев и др., 1977; Сигиневич и др., 1977; Попков, 1977; 1979, 1979а, 1980; Карасев, 1978; 1980; Емельянов, 1980; Игнатьев, Иванова, 1980; Черняев, 1980; Вершинин и др., 1981; Горлачев, Горлачева, 1981; Дзюменко, Дзюменко, 1981; Неличик, 1981; Новоселов, 1981, 1981а, 1983, 1984; Болотова, 1982, 1986; Малашкин, 1982; Терехин, 1982; Болотова, Нагаева, 1984; Вершинин, 1984; и др.).

Посадка личинок и молоди пеляди во многие водохранилища страны не дала ожидаемых результатов: всего было зарыблено 22 водохранилища, но лишь в двух ее уловы регистрировались статистикой уловов — Храмское (до 300 ц) и Рыбинское (до 800 ц), причем в последнем ее уловы в обвалованных участках водохранилища, т.е. практически при товарном выращивании (Браценюк, 1972; Карпевич, Локшина, 1965, 1967; Ерещенко, 1974; Карасев, 1976; Ольшанская и др., 1977; Еременко, Козьмин, 1979; Амиркулов, 1980; Исаев, Карпова, 1980; Жданкина, Поляков, 1982; Кондур, 1983; и др.). В небольшом количестве пелядь отмечена в уловах рыб в Горьковском, Новомосковском, Куйбышевском, Саратовском, Ириклинском, Бухтарминском, Братском, Рефтинском, Аятском, Красноярском и Нурекском водохранилищах. Естественно, в водохранилищах ее естественного ареала пелядь встречается как обычный вид, например, в Хантайском водохранилище (Тюльпанов, 1977). В больших озерах типа Ладожского, Онежского со сложным составом ихтиофауны пелядь не прижилась.

Таким образом, в результате акклиматизации и рыбоводных работ пелядь значительно расширила свой ареал. Она успешно прижилась во многих областях европейской части СССР. Это свидетельствует о том, что ее естественный ареал обусловлен многими историческими и гидрологическими факторами (Решетников, 1983), однако условия, вполне пригодные для ее существования, встречаются и далеко за пределами ее ареала.

Тем не менее в литературе до настоящего времени отсутствуют обобщающие сводки по экологии пеляди в новых местах обитания, и ее вселение проходит методом проб и ошибок. Кроме того, при акклиматизационных работах не используются потенциальные возможности вида. Обычно основой для интродукции в новые места служит икра или потомство от маточного стада оз. Ендырь (бассейн р. Оби). Это, с одной стороны, накладывает ограничения для использования генофонда вида в целом, а с другой — не везде озерная форма пеляди является наилучшей для местных условий. Поэтому использование ендырской пеляди для ее интродукции во все регионы страны не всегда целесообразно не только с экономических, но и с экологических позиций.

В связи с этим при рыбоводных работах с пелядью в водоемах Архангельской области был выбран путь использования в качестве материнской

формы речной пеляди р. Печоры. Цель наших исследований заключалась в том, чтобы на примере водоемов Архангельской области проследить вживание нового вида в естественные экосистемы. Кроме того, при обсуждении собственных данных и с результатов других авторов старались подвести итоги работ по вселению пеляди в новые места обитания.

МАТЕРИАЛ И ЕГО ОБРАБОТКА

Основой работы является материал, собранный А.П. Новоселовым в 1977–1982 гг. как в границах естественного ареала пеляди (р. Печора), так и за его пределами при посадке пеляди в водоемы Архангельской области: в озерах Большое Лебязье, Андозеро, Пильдозеро, в р. Онеге и озерах-питомниках Лавозеро и Палтозеро. Исследовано более 3000 экз. пеляди.

Измерения морфологических признаков проводились на свежих рыбах по обычной для сиговых рыб схеме. Статистическая обработка материала осуществлялась по общепринятым методикам (Урбах, 1964; Андреев, Решетников, 1977). Исследование изменчивости пластических и меристических признаков проведено в соответствии с последними методическими указаниями (Решетников, 1980). Темп весового и линейного роста исследовался по традиционным методикам (Чугунова, 1959; Мина, Клевезаль, 1976). Статистическая обработка этих данных и аппроксимация их функций роста, а также расчет параметров уравнения Берталанфи проведены на ЭВМ "Минск-22".

Абсолютная плодовитость пеляди определялась весовым методом, показатель популяционной плодовитости рассчитывался по Г.В. Никольскому (1974). Исследование питания и пищевых взаимоотношений рыб проводилось в соответствии с "Методическим пособием по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях" (1974). Для характеристики внутривидовых и межвидовых пищевых взаимоотношений использованы такие показатели, как индекс пищевого сходства СП [по: Шорыгин (1952)] и индекс перекрытия пищевых ниш (см. Решетников, Михайлов, наст. сб.; Ногн, 1966).

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДУЕМЫХ ВОДОЕМОВ И РЫБОВОДНЫХ РАБОТ

Отлов производителей печорской пеляди и сига проводился на р. Печоре в июле-августе на перекрытии Ольховый Куст. Производителей, имеющих половые продукты на III–IV стадии зрелости, транспортировали в Нарьян-Мар, где отсаживали на дозревание в небольшие естественные водоемы. С августа по октябрь осуществлялся контроль за состоянием половых продуктов, и в первой декаде октября производители раздельно пересаживались в сетные садки размером 3×3×2 м при средней плотности посадки 50–70 экз./м³. Во второй–третьей декадах октября при массовой текучести половых продуктов проводился сбор икры сиговых рыб и ее осеменение сухим способом. Тщательно отмытая водой от слизи и клейкости икра помещалась в эмалированные тазы для набухания на 6–8 ч при периодической смене воды. После набухания икру размещали на марлевых рам-

ках и в пенопластовых термоизолирующих ящиках доставляли на Онежский рыбоводный завод.

Инкубация икры на заводе проводилась в 8-литровых аппаратах Вейса при норме загрузки 400–500 тыс. икринок пеляди или 200–250 тыс. икринок сига в один аппарат. Количество кислорода, растворенного в воде, поддерживалось на уровне 10–11 мг/л. Инкубацию икры начинали при температуре воды 0,2° с постепенным ее повышением в конце инкубации до 2–9°. Инкубационный период продолжался 159–171 сут, с конца октября до середины мая. Сроки вылупления составляли 4–5 сут. Отход икры за период инкубации не превышал 8–20% при нормативах 25%.

После выклева личинок в течение 3–7 дней выдерживали в пластиковых лотках с площадью дна 3 м² при норме посадки 1 млн. личинок на лоток. Затем в молочных бидонах на вертолетах транспортировали в озера-питомники Лавозеро и Палтозеро. Средняя навеска личинок в момент зарыбления составляла для пеляди 3,8–4,0 мг, для сига – 5,0–11,2 мг.

Плотность посадки личинок в озера-питомники в разные годы колебалась от 8 до 13 тыс. шт./га, что в 1,5–2 раза ниже нормативной из-за сравнительно низкой продуктивности озер и малого объема воды. Через месяц после выпуска личинок пеляди достигали массы 0,3–0,4 г, собирались в стаи и расселялись по всей площади озера. В разные годы к концу июля молодь достигает массы 4–6 г в зависимости от времени зарыбления и конкретных климатических условий года. Период подращивания молоди сиговых составляет 100–200 дней. Выпуск начинается в конце августа–начале сентября при достижении сеголетками 10–16 г. Озера в это время приспускаются, и сеголетки идут на ток воды уже через 1–2 дня. Отлов производится двумя рыбоуловителями с рабочей площадью 10 и 45 м². В оптимальном случае озера-питомники облавливаются за 20–25 дней, при неблагоприятных условиях этот процесс может растягиваться до двух и более месяцев.

Перевозка подрощенной молоди осуществляется при помощи авиации. Сеголетки помещаются в брезентовые чаны емкостью 1000 л с азацией воздуха кислородом. Отход за время транспортировки (0,5–1,5 ч) минимальный – 0,3–1,0%. Молодь выпускается в озера с разрешения органов ветнадзора. Температура воды в местах выпуска колеблется от 9 до 6°С, грунты в основном песчано-галечные. Состояние выпускаемой молоди, как правило, удовлетворительное. При нелетной погоде, а также в конце выпуска оставшаяся часть молоди пропускается в р. Порсу.

Приведем краткую характеристику специально подготовленных для выпуска личинок двух озер-питомников. Озера-питомники Лавозеро и Палтозеро расположены в 100 км к югу от г. Онеги и в 2 км друг от друга. Они соединены между собой водосбросным каналом, на котором установлены рыбоуловители. Водосбросный канал соединяет питомники с Ручьевыми озерами и через Порсоручей – с р. Порсой (рис. 2).

Озеро-питомник Лавозеро имеет почти правильную круглую форму, площадь водной поверхности составляет 260 га, берега сильно заболочены. Дно очень ровное, средние глубины 0,6–1,0 м, максимальная глубина – 1,4 м. Уровень воды в значительной мере зависит от обилия талых вод и количества выпавших осадков. Поверхностные слои воды летом прогреваются до 24–26°С. Преобладающим грунтом является белая глина.

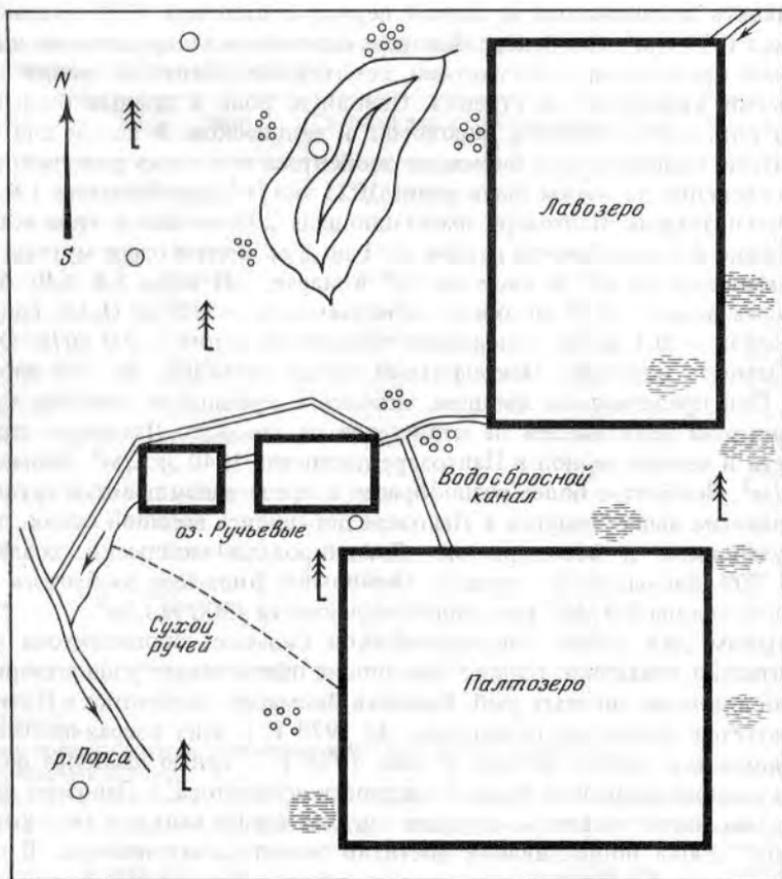


Рис. 2. Схема расположения озер-питомников Лавозеро и Палтозеро

Активная реакция воды слабокислая, рН колеблется от 5,8 до 6,0 в зависимости от сезона. В летний период сохраняется постоянный гидрохимический режим при достаточном количестве кислорода (10–11 мг/л). Цветность воды меняется от 26° в марте до 56° в июле, общая жесткость воды равна 0,2 мг-экв/л, биогенные элементы представлены в незначительном количестве. Окисляемость воды колеблется от 16,8 до 19,2 мг O_2 /л. Высшая водная растительность распространена в озере ограниченно, и общая зарастаемость составляет 8–10% всей площади озера. Преобладают тростник, рогоз, в меньшем количестве представлены хвощ, осока, рдесты, водяная гречиха и водяной лютик.

По трофическому статусу Лавозеро можно отнести к олиготрофным водоемам. В составе зоопланктона имеются ветвистоусые ракообразные: *Daphnia longispina*, *Holopedium gibberum*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, *Limnoscida frontosa*. Ветвистоусые преобладают по массе (91%), их биомасса в летний период 1979 г. равнялась 0,36 г/м³. Веслоногие (*Diaptomus graciloides*, *Cyclops* sp.) имели биомассу 0,03 г/м³, что составляло 9% по весу в общей доле зоопланктона. В целом для озера

численность зоопланктона в летний период составляла 1770 экз./м³ при биомассе 0,39 г/м³. Зообентос Лавозера однообразен и представлен шестью группами организмов; олигохетами, нематодами, пиявками, моллюсками, личинками хирономид и стрекоз. Основную роль в донных биоценозах играли олигохеты, личинки хирономид и моллюсков. В целом для озера показатели численности и биомассы зообентоса оказались довольно высокими: численность летом была равна 1023 экз./м² при биомассе 1,8 г/м².

Озеро-питомник Палтозеро имеет площадь 290 га. Дно в этом водоеме также ровное с колебанием глубин от 1 до 2 м. Вода в озере мутная, цветность меняется от 44° в июле до 70° в марте; рН воды 5,4–6,9; общая жесткость воды – 0,27 мг-экв/л; окисляемость – 28,0 мг O₂/л; содержание железа – 0,1 мг/л; содержание кислорода летом – 7,9 мг/л. Общая зарастаемость водоема макрофитами также невелика: до 15% площади озера. Они представлены хвощом, ситником, кубышкой, рдестом. Состав зоопланктона практически не отличается от такового Лавозера; его численность в летний период в Палтозере достигала 1640 экз./м³, биомасса – 0,36 г/м³. Зообентос более разнообразен и представлен девятью группами: к указанным выше группам в Лавозере добавились водяной ослик, личинки ручейников и веслокрылок. Доминировали моллюски, создавшие около 50% биомассы, и личинки хирономид. Биомасса зообентоса Палтозера составляла 8,9 г/м² при общей численности 4300 экз./м².

В целом для обоих озер-питомников биомасса зоопланктона летом относительно невысока, однако она вполне обеспечивает удовлетворительный рост молоди сиговых рыб. Высокая биомасса зообентоса в Палтозере используется далеко не полностью. До 1978 г. в этих озерах-питомниках подращивалась только пелядь. С мая 1978 г. с целью наиболее полного использования кормовой базы, в частности зообентоса, в Лавозере наряду с пелядью были посажены личинки сига и гибрида пелядь × сиг, которые к концу сезона подращивания достигли значительных навесок. В последующие годы зарыбление питомников молодь бентосоядных рыб проводилось регулярно. Палтозеро как питомник вступило в строй в 1979 г.

Доминирующим видом при разведении все же остается пелядь, составляющая в среднем 90–100% выпускаемой Онежским рыбозаводом продукции (табл. 1). Биологические показатели выпускаемой молоди сиговых рыб свидетельствуют о том, что кормовые ресурсы питомников позволяют сеголеткам к концу периода подращивания набрать удовлетворительные для данной климатической зоны весовые и линейные показатели. Средняя длина сеголетков пеляди колеблется в разные годы от 9,8 до 13,2 см, средняя масса – от 9,0 до 16,3 г. Максимальная масса пеляди (16,3 г) была получена в 1983 г., когда почти половину посаженных на нагул личинок составлял сиг. Благодаря быстрому переходу сига на бентосное питание молодь пеляди оказалась в условиях пониженной конкуренции по линии питания, что не замедлило сказаться на темпе роста. Средняя длина молоди сига в разные годы колебалась от 14,7 до 16,0 см при средней массе 20,3–26,9 г.

Выявлены различия в темпе роста сеголетков сиговых рыб в этих двух питомниках. Несмотря на то что биомасса зоопланктона в Палтозере несколько ниже, чем в Лавозере, весовой и линейный рост молоди в нем оказался значительно выше (табл. 2). Отметим, что более высокий темп роста пеляди отмечался в те годы, когда кормовая база для планктофагов

Таблица 1

Видовой состав и средняя длина молоди сиговых рыб,
выпускаемых из озер-питомников

Год выпуска	Вид	Средний вес, г	Средняя длина, см	Состав, %
1975	Пелядь	9,0	9,8	100,0
1976	Пелядь	11,8	12,0	100,0
1977	Пелядь	10,5	11,3	100,0
1978	Пелядь	9,8	11,3	96,2
	Гибрид	16,8	14,7	2,5
	Сиг	20,3	14,7	1,3
1979	Пелядь	10,1	11,1	91,4
	Сиг	20,4	14,8	8,6
1980	Пелядь	11,9	12,4	100,0
1981	Пелядь	10,1	10,2	89,8
	Сиг	26,9	16,0	10,2
1982	Пелядь	9,5	10,0	87,0
	Сиг	21,6	15,0	13,0
1983	Пелядь	16,3	13,2	54,5
	Сиг	23,8	15,4	45,5
1984	Пелядь	11,3	11,0	93,3
	Сиг	23,4	14,9	6,7

Таблица 2

Объем посадок в озера-питомники и биологические показатели
выпускаемой молоди

Год	Посажено личинок, млн. шт.	Плотность, тыс. шт./га	Выход сеголетков, %	Средние	
				длина, см	масса, г
Лавозеро					
1975	3,2	12,3	23,2	9,8	9,0
1976	3,2	12,3	4,0	12,0	11,8
1977	2,2	12,3	17,8	11,3	10,5
1978	2,0	7,7	26,4	11,1	10,1
1979	2,0	7,7	9,2	11,2	10,3
1980	2,3	8,8	11,4	11,8	10,8
1981	2,0	7,7	27,7	10,3	10,1
1982	2,4	9,2	38,8	10,0	9,5
1983	2,2	8,5	41,3	14,7	19,2
1984	2,1	8,1	45,6	11,0	11,3
Палтозеро					
1979	1,7	5,9	25,2	13,9	15,6
1980	1,9	6,6	25,7	13,0	12,9
1981	2,0	6,9	7,8	10,2	10,1
1982	2,0	6,9	—	—	—

была высокой (Новоселов, 1981). Следует отметить, что в 1982 г Палтозеро не удалось спустить, часть молоди погибла, остальные успешно перезимовали. В 1983 и 1984 гг. Палтозеро молодью сиговых не зарыблялось.

В озера-питомники ежегодно сажалось 2–4 млн. личинок сиговых рыб. Плотность посадки в Лавозере колебалась в разные годы от 7,7 до 12,3 тыс. шт./га, а в Палтозере — от 5,9 до 6,9 тыс. шт./га. Выход сеголетков в среднем составлял 20–40%. Низкий процент выхода сеголетков в Лавозере в 1976 г. (4,0%) и в 1979 г. (9,2%) объясняется случайным заходом в озеро в весенний период сорной и хищной рыбы: плотвы, окуня, щуки. В эти годы в желудках щуки насчитывалось до 40–60 экз. молоди пеляди. Естественно, это обстоятельство не могло не сказаться на общем выходе сеголетков осенью.

С 1973 г. началось ежегодное плановое зарыбление водоемов Архангельской области и соседних районов Северо-Запада СССР личинками и подрощенными сеголетками сиговых рыб. Помимо пеляди и сига, на Онежском рыбозаводе инкубируют также икру европейской ряпушки из р. Печоры и омуля, причем последние два вида сажают в нагульные озера в основном на стадии личинок. В общей сложности за весь период деятельности рыбоводного завода по акклиматизации сиговых рыб личинками зарыблено 12 озер Архангельской области и р. Онега (табл. 3, 4).

Все нагульные озера, куда сажали сиговых рыб, являются слабоминерализованными, мезотрофными водоемами. Их не удобряли и сохраняли ихтиофауну, характерную для озер Северо-Запада СССР. Вода озер очень мягкая, активная реакция воды близка к нейтральной. Площадь водного зеркала в разных озерах равна 17–720 га, средние глубины колеблются от 1 м в озерах-питомниках до 3,0–3,4 м в нагульных озерах. Характерным грунтом является светлый ил с песком, местами встречаются песчано-галечные гряды. Высшая водная растительность в озерах распространена незначительно. Из макрофитов преобладают тростник, рогоз, в меньшем количестве представлены хвощ, рдесты, водяной лютик и гречиха. Начало ледостава чаще наблюдается в начале ноября, а распаление льда — обычно в середине мая.

В зоопланктоне озер в летний период доминирующее положение занимают ветвистоусые ракообразные. Эта группа представлена в основном *Daphnia longispina*, *Bosmina obtusirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Polyphemus pediculus*, *Holopedium gibberum*. Меньшее значение имеют веслоногие ракообразные — *Diaptomus graciloides*, *Cyclops* sp., *Acanthocyclops vireidis*, науплиальные стадии. Общая биомасса зоопланктона составляла летом в оз. Большое Лебяжье 1,4, в Андозере — 1,6, в Пильдозере — 0,7 г/м³. В р. Онеге зарегистрировано 69 видов зоопланктеров: ветвистоусых — 40, веслоногих — 17, каланоид — 3 и коловраток — 9 видов (Гордеева, 1981).

Зообентос озер довольно разнообразен и представлен 20 группами. Доминируют нематоды, олигохеты, личинки хирономид и моллюски. Биомасса бентоса в летний период в разных озерах равна 4–11 г/м².

Значительное количество личинок пеляди (12,4 млн.шт.) передано другим организациям. Карельской производственно-акклиматизационной станцией (КПАС) с 1973 по 1984 г. вывезено 10,1 млн.шт. пеляди для зарыбления ею водоемов Карелии. В 1976 г. Среднеазиатской производственно-

Таблица 4

Зарыбление водоемов Архангельской области сетелетками сигающих рыб (тыс. шт.)

Водоем	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	Всего
Кожозеро	13,8	5,2	179,5	41,2	275,9	218,1	294,1	—	225,5	335,1	299,6	153,2	2041,5
Муроканское	23,9	12,4	61,2	—	167,2	60,6	46,3	201,2	107,7	—	69,9	—	750,4
Б. Лебяжье	—	—	35,5	49,3	—	157,0	209,5	90,7	50,0	65,6	—	36,4	694,0
Мяндозеро	—	—	61,2	—	—	—	—	60,0	266,0	—	—	—	387,2
Турбозеро	—	—	—	—	—	—	—	—	127,0	—	—	—	127,0
Шидмозеро	—	—	—	—	—	—	10,5	94,8	—	—	—	—	105,3
Белое	—	—	—	—	15,0	19,0	14,7	25,0	—	29,0	—	—	102,7
Шардозеро	—	—	—	—	—	—	—	97,2	—	—	—	—	97,2
Андозеро	—	—	—	—	—	—	19,8	35,0	32,5	—	—	—	87,3
М. Лебяжье	—	—	—	—	—	58,7	—	—	—	—	—	—	58,7
Салозеро	—	—	—	—	5,0	—	—	40,0	—	—	—	—	45,0
Уросское	—	—	—	—	—	—	33,2	—	—	—	—	—	33,2
Жилое	—	—	—	—	—	27,3	—	—	—	—	—	—	27,3
Лапозеро	—	—	—	—	23,0	—	—	—	—	—	—	—	23,0
Вежмозеро	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,5	—	—	10,5
Итого	37,7	17,6	337,4	90,5	486,1	540,7	628,4	643,9	808,7	440,2	369,5	189,6	4590,3
Пропуск в р. Порсу	31,0	85,9	40,6	36,6	40,0	7,2	—	105,0	90,0	437,0	466,7	759,0	2099,0

акклиматизационной станцией (САПАС) выпущено в водоемы Киргизии 1,2 млн. личинок пеляди. Центральным производственно-акклиматизационным управлением (ЦПАУ) в 1976–1977 гг. зарыблены личинками пеляди водоемы Коми АССР и Озеринское водохранилище в Московской области (см. табл. 3).

В Архангельской области больше всего личинок пеляди выпущено в оз. Муроканское (8,9 млн. шт.), которое планировалось превратить в нагульный водоем, а также в Андозеро (12,4 млн. шт.), на котором в настоящее время построен новый рыбоводный завод. Мелкие водоемы области зарыблялись эпизодически, однако и это способствовало расширению ареала пеляди. Однако основной упор при проведении акклиматизационных работ делался на зарыбление озер подрощенной молодь. В общей сложности молодь сиговых рыб была вселена в 15 озер в количестве 4590,3 тыс. шт. В наибольших количествах были зарыблены Кожозеро (2041,5 тыс. шт.), оз. Муроканское (750,4 тыс. шт.) и Большое Лебяжье (694,0 тыс. шт.). Остальные озера зарыблялись не каждый год, и количество посаженной в них молоди было значительно ниже. Много сеголетков пропущено в р. Порсу (2099 тыс. шт.) (см. табл. 4). В результате по разветвленной речной системе пелядь последовательно заселила реки Порсу, Сывтугу, Кожу и Онегу, а также многие озера в бассейне р. Онеги, в которые она попала в результате высоких паводковых вод во время их соединения с рекой.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕЧОРСКОЙ ПЕЛЯДИ В РЕЗУЛЬТАТЕ АККЛИМАТИЗАЦИИ

Как известно из литературы, структура вида у пеляди сравнительно проста. Это один из немногих видов сиговых рыб, в котором не выделяются подвиды и внутривидовые формы. Однако у этого вида есть экологические формы (озерные, озерно-речные, речные и "карликовые"), и в каждом крупном бассейне наблюдается сложная популяционная структура. Некоторые авторы указывают на наличие нескольких экологических форм пеляди в каждом крупном бассейне реки (Дрягин, 1938; Букирев, 1938; Есилов, 1938; Берг, 1948; Остроумов, 1951; и др.). Например, пелядь из Оби одни авторы разделяют на ряд локальных популяций (Юданов, 1932; Бурмакин, 1953; Вышегородцев, 1977; Николаева, 1982), другие авторы рассматривают обскую пелядь как единую популяцию (Москаленко, 1971; Крохалевский, 1978; Павлов, 1978).

Как и у других сиговых рыб, многие исследователи отмечали большую изменчивость пластических признаков пеляди по мере ее роста. Пластические признаки могут меняться и по сезонам в связи с физиологическим состоянием пеляди (Крохалевский, 1978). Поэтому в преднерестовое время более значительными становятся различия между самцами и самками по таким признакам, как высота тела, величины антедосального, постдорсального, пектовентрального и вентроанального расстояний в связи с развитием гонад и отвисанием брюшка у самок, причем в другие сезоны года достоверных различий между полами по этим признакам не обнаруживается (Юданов, 1932; Бурмакин, 1963; Крохалевский, 1978а; и др.). При акклиматизации пеляди наблюдается изменение многих пластических

Таблица 5

Счетные признаки пеляды в р. Печоре и в водосмах нового арела

Признак	р. Печора (n = 100)				р. Онега (n = 50)			
	пределы колебаний	$\bar{X} \pm x$	σ	CV	пределы колебаний	$\bar{X} \pm x$	σ	CV
Число жаберных тычинок	49 - 63	56,9 ± 0,41	4,1	7,2	46 - 63	55,9 ± 0,68	4,8	8,6
Число чешуй в II	77 - 94	87,4 ± 0,38	3,8	4,4	80 - 91	85,4 ± 0,51	3,6	4,2
Число позвонков	-	-	-	-	57 - 62	59,8 ± 0,14	1,0	1,7
Число пилорических придатков	88 - 145	122,1 ± 1,34	13,4	11,0	87 - 167	122,6 ± 2,29	16,2	13,2
Число лучей в плавниках								
D_1	3 - 4	3,4 ± 0,05	0,5	14,5	3 - 4	3,4 ± 0,05	0,5	13,9
D_2	10 - 12	10,9 ± 0,06	0,6	5,8	10 - 12	10,8 ± 0,09	0,7	7,0
A_1	3 - 4	3,1 ± 0,03	0,3	9,7	3 - 4	3,1 ± 0,05	0,4	11,2
A_2	13 - 16	14,5 ± 0,05	0,8	5,4	13 - 16	14,8 ± 0,10	0,7	4,9
P	14 - 16	14,9 ± 0,05	0,5	3,4	14 - 16	15,2 ± 0,07	0,5	3,2
V	10 - 12	10,2 ± 0,04	0,4	4,0	10 - 11	10,1 ± 0,05	0,4	3,5
Признак	оз. Лебяжье (n = 230)				Андозеро (n = 100)			
	пределы колебаний	$\bar{X} \pm x$	σ	CV	пределы колебаний	$\bar{X} \pm x$	σ	CV
Число жаберных тычинок	48 - 65	56,4 ± 0,22	3,4	6,0	48 - 65	55,5 ± 0,43	4,3	7,7
Число чешуй в II	77 - 95	84,8 ± 0,25	3,8	4,5	78 - 94	85,2 ± 0,50	4,5	5,3
Число позвонков	57 - 63	59,8 ± 0,08	1,3	2,1	57 - 63	59,8 ± 0,18	1,8	3,0
Число пилорических придатков	90 - 147	115,0 ± 0,83	12,6	10,9	89 - 138	117,2 ± 1,48	14,8	12,6
Число лучей в плавниках								
D_1	3 - 4	3,2 ± 0,02	0,4	11,7	3 - 4	3,4 ± 0,07	0,5	14,3
D_2	9 - 12	10,8 ± 0,03	0,5	4,8	9 - 12	10,7 ± 0,06	0,9	5,9
A_1	3 - 4	3,1 ± 0,02	0,3	9,4	3 - 4	3,1 ± 0,04	0,4	11,2
A_2	12 - 16	14,8 ± 0,09	0,9	5,7	12 - 16	14,6 ± 0,08	0,8	5,8
P	14 - 16	15,0 ± 0,03	0,5	3,2	14 - 16	15,2 ± 0,06	0,6	4,0
V	10 - 12	10,1 ± 0,02	0,3	3,4	9 - 12	10,2 ± 0,04	0,4	4,3

признаков, что вполне объяснимо, так как характер изменения пластических признаков связан с темпом роста рыбы в новых местах обитания (Андрушайтис, 1963; Канеп, 1971, 1973; Фролова, 1973; Попков, 1977, 1979; Карасев, 1980; Новоселов, 1981, 1984; Жданкина, Поляков, 1982; Вершинин, 1984). В то же время, судя по проведенному нами анализу литературных данных, меристические признаки остаются более стабильными даже в новых местах обитания (Горбунова и др., 1976; Никитин, 1976, 1977; Решетников, 1980; Новоселов, 1984).

Здесь следует подчеркнуть, что почти во всех акклиматизационных работах исходным материалом была пелядь из оз. Ендырь-Согомский (Тюменская обл., в 70 км к западу от г. Ханты-Мансийска). Данные по морфометрии пеляди из этого водоема в литературе появились сравнительно недавно (Мухачев, Чупретов, 1981). Тем не менее в литературе до публикации этой работы все сравнения признаков пеляди из новых мест обитания проводили с пелядью из оз. Ендырь-Чиликановского (в междуречье Конды и Иртыша, с 40-х годов озеро именуется Нахарвант), описанной в хорошо известной ихтиологам работе А.И. Букирева (1938), ошибочно полагая, что это один и тот же водоем. Поэтому выводы некоторых авторов (Андрушайтис, 1963; Крашенинникова, Малышева, 1969; Фролова, 1973 и др.) о том, что в новых местах обитания пелядь за короткий срок существенно изменила свои морфометрические показатели, не справедливы. Наоборот, сравнение данных этих авторов с данными по ендырь-согомской пеляди не позволяет выявить существенных различий по меристическим признакам. Неизменными остались эти признаки и у пеляди, акклиматизированной в водоемах Польши (Mamcarz, 1984).

С этой точки зрения мы старались проанализировать свои данные, поскольку в нашем распоряжении был материал по морфометрии рыб из материнского водоема (р. Печора) и из новых мест обитания, промеренный одним и тем же оператором, что важно в методическом отношении. Существенных различий в меристических признаках пеляди из Печоры и из водоемов Архангельской области нами не обнаружено (Новоселов, 1984). Подробный анализ литературных данных из новых мест обитания (Карелия, Архангельская область, Казахстан, Латвия, Белоруссия) показал, что достоверные различия в меристических признаках отсутствуют. Не отмечено явной географической изменчивости морфологических признаков, которой раньше придавали большое значение (Букирев, 1938; Меньшиков, 1951; Кириллов, 1962, 1972; Скрыбин, 1979; и др.).

Наиболее переменными меристическими признаками пеляди из водоемов Архангельской области являются число пилорических придатков и твердых лучей в спинном и анальном плавниках. Наименее варьируют более важные таксономические признаки — количество позвонков, жаберных тычинок, чешуй в боковой линии (табл. 5). Отметим увеличение изменчивости всех признаков в первые годы существования пеляди в новых местах обитания, особенно в южных водоемах (Попков, 1977; Скрыбин, 1979).

Меристические признаки пеляди не изменяются по мере роста рыб. Лишь некоторые авторы отмечали увеличение числа жаберных тычинок у крупных особей (Букирев, 1938; Есипов, 1938; Меньшиков, 1951; Канеп, 1971). Судя по нашим материалам по пеляди из водоемов Архангельской

области, число тычинок увеличивается до 2–3-летнего возраста, после чего их количество стабилизируется. Поэтому по аналогии с другими сиговыми рыбами с большим числом жаберных тычинок (омуль, ряпушка) можно предположить, что это связано или с пропуском у молоди зачаточных тычинок, или с малым числом рыб в выборках (Решетников, 1980), поскольку авторы, работающие с большими выборками, склонны считать, что у ряпушки, байкальского омуля и многотычинкового сига число тычинок не меняется с возрастом.

Из анализа изменчивости пластических признаков у пеляди в водоемах Архангельской области отметим только самое интересное. У пеляди из р. Печоры и пеляди из водоемов Архангельской области половой диморфизм выражен слабо и проявляется лишь в несколько больших значениях относительной длины грудных и брюшных плавников у самцов (Новоселов, 1981, 1984). Естественно, это не относится к нерестовому времени, поскольку во время нереста и перед нерестом половые различия возрастают из-за большего развития брюшка у самок (Крохалевский, 1978а). Во время нереста у самцов ярче выражен брачный наряд. Не отмечалось полового диморфизма во вне нерестовое время у пеляди и из других районов страны (Есипов, 1938; Венглинский, 1966; Канеп, 1971; Шишмарев, 1976; Скрябин, 1979; и др.).

По мере роста рыб меняется и относительное значение некоторых признаков. При увеличении размеров тела закономерно увеличиваются индексы наибольшей и наименьшей высоты тела, антедорсального расстояния и относительно уменьшаются размеры головы, глаз и высота спинного плавника. На рис. 3 показаны возрастные изменения лишь трех признаков пеляди в новых местах обитания и в р. Печоре. Прежде всего, отметим разный тип аллометрии признаков в разных водоемах, хотя вся пелядь имеет общее происхождение. Разная возрастная изменчивость признаков у разных популяций байкальского омуля послужила основанием для выделения по этим признакам разных локальных стад (Смирнов, Шумилов, 1974; Решетников, 1980). В нашем случае во всех возрастных группах пелядь из Андозера достоверно отличается от других рыб по наибольшей высоте тела (см. рис. 3).

Наиболее интересным было образование из речной формы пеляди трех экологических форм: озерной, озерно-речной и речной. Многие исследователи разделяют пелядь на эти экологические формы. Озерной формой называется пелядь, постоянно обитающая в озерах, где она и нерестится. Отмечается, что в одном озере можно встретить быстро- и медленно растущих рыб (Дрягин, 1933; Есипов, 1938). Такие две группы пеляди свойственны озерам Большеземельской тундры, Обского бассейна, Енисея и Колымы. С нашей точки зрения, выделение самостоятельной группы "карликовой" пеляди (Дрягин, 1933; Новиков, 1966) малообосновано, поскольку это крайний вариант тугорослой формы и не отвечает понятиям карликовости у рыб. Известно, что темп роста пеляди в озерах резко меняется по годам, поэтому еще не совсем ясна степень генетической дивергенции быстро- и медленно растущих рыб. У озерной пеляди почти не известны случаи полового диморфизма в темпе роста.

Речная форма пеляди совершает миграции разной протяженности. Она нагуливается в низовьях рек или в соровой системе, а на нерест подни-

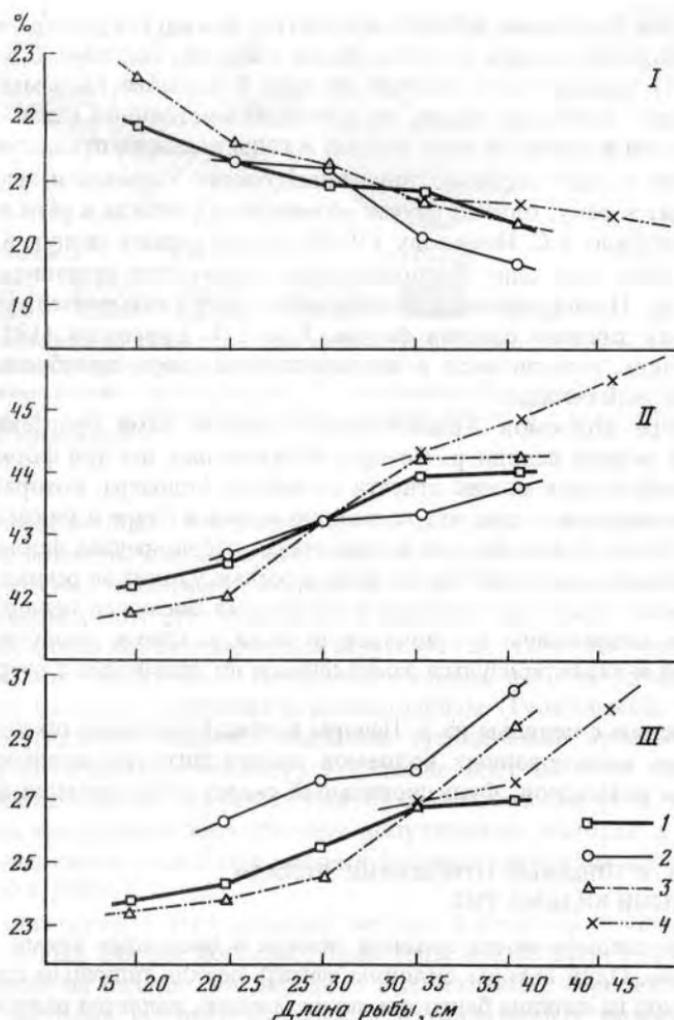


Рис. 3. Изменение длины головы (I), антедорсального расстояния (II) и наибольшей высоты тела (III) у разных популяций пеляди

1 — оз. Большое Лебяжье; 2 — Андозеро; 3 — р. Онега; 4 — р. Печора

мается вверх по рекам или заходит в притоки. Наиболее ярким примером речной формы служит пелядь из Оби и Енисея. Меньше выражены миграции в коротких северных реках: Печоре, Юрибее, Тазе, Пуре, Пясине, Хатанге. На запад от Енисея снижается количество речной пеляди, и в реках Лене, Яне, Индигирке, Хроме речная форма пеляди отсутствует (Жиряков, 1972; Тяптырганов, 1980), а если единичные особи и попадают в реку, то это случайно вышедшие из озера рыбы. Некоторые авторы отмечают, что у речной пеляди самки растут быстрее самцов (Бурмакин, 1953). Особенно заметны различия в весовом росте (Скрябин, 1979).

Озерно-речная форма пеляди занимает промежуточное положение между озерной и речной: в течение года она обитает как в озерах, так и в реке.

В бассейне Оби эта форма активно использует для нагула русловую пойму, но все же больше связана с тундровыми озерами, поэтому Б.К. Москаленко (1971) относит ее к озерной пеляди. В бассейне Колымы озерная форма заселяет глубокие озера, не имеющие постоянной связи с рекой, из которых она выходит в реку только в годы высоких паводков. Речная пелядь живет в мелководных пойменных озерах Колымы и значительно чаще выходит в реку, однако случаи размножения пеляди в реке не известны. Это позволило А.С. Новикову (1966) рассматривать речную и озерную форму Колымы как одну биологическую форму под названием озерно-речная пелядь. Одновременно для колымских озер указывается тугорослая (карликовая) типично озерная форма. Еще Е.В. Бурмакин (1953) отмечал, что пелядь, оказавшаяся в изолированном озере, приобретает черты типичной озерной пеляди.

На примере водоемов Архангельской области нами прослежено, как из типичной речной пеляди р. Печоры образовались все три формы. К типично озерной пеляди можно отнести пелядь из Андозера, которая отличается высокотелостью и тем, что постоянно живет в озере и никогда не выходит в р. Онегу. Более мелкая и низкотелая озерно-речная форма пеляди из оз. Б. Лебязье нагуливается в озере, а осенью уходит на речные нерестилища. Типично речная прогонистая и тугорослая онежская пелядь освоила прибрежную ситниковую и приустьевую части р. Онеги, проводит в реке круглый год и характеризуется замедленным по сравнению с озерной темпом роста.

По сравнению с пелядью из р. Печоры в новых условиях обитания у пеляди из всех исследованных водоемов происходит относительное увеличение длины плавников. Функциональный смысл этого явления не совсем понятен.

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ ПЕЛЯДИ С МЕСТНЫМИ ВИДАМИ РЫБ

Вопрос о специфичности питания пеляди в настоящее время решается неоднозначно. Одни авторы склонны считать пелядь типичным планктофагом, и переход на питание бентосом, по их мнению, является вынужденным, так как снижает темп роста (Бурмакин, 1953; Головков, 1959; Андрушайтис, 1963; Абросов, 1967; Коломин, 1974, 1976; Мельничук, 1982; и др.). Другие характеризуют пелядь как вид, имеющий широкий спектр питания: она питается и планктоном, и бентосом, и воздушными насекомыми, и растительностью, и рыбой (Венглинский, 1962; 1963, 1977; Бородина, Ширина, 1975; Ерещенко и др., 1975; Болотова, 1982; наст. сб.; Новоселов, 1984; Болотова, Нагаева, 1984; и др.).

В ротовой полости пеляди на небной части находится эпидермальная складка (Венглинский, 1966), которая, вероятно, имеет определенное значение при фильтрации кормовых объектов. Эта складка обнаружена и у других сиговых рыб, но у пеляди она лучше всего выражена. Конечное положение рта указывает на то, что она берет добычу в толще воды, в момент захвата добычи жертва находится перед ней. Пелядь легко приспосабливается к разным трофическим условиям, однако при обилии зоопланктона в водоеме она всегда питается им. При явной избирательности питания пелядь обычно потребляет наиболее массовый корм в водоеме.

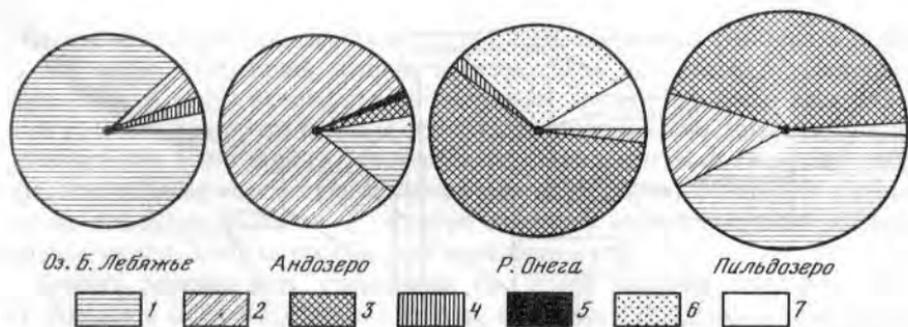


Рис. 4. Сравнительная характеристика питания пеляди, интродуцированной в водоемы Архангельской области (июль 1977–1982 гг.)

1 – ветвистоусые ракообразные; 2 – веслоногие ракообразные; 3 – бентосные организмы; 4 – растительность; 5 – ракушковые рачки; 6 – воздушные насекомые; 7 – прочие организмы

Эврифагия вообще свойственна рыбам северных водоемов, в том числе и всем сиговым рыбам. Северные водоемы характеризуются сравнительно бедной и весьма изменчивой кормовой базой. Ни в реках, ни в озерах нет в достаточном количестве какого-либо вида или группы кормов, которым популяция могла бы прокормиться круглый год. Если для тропиков и южных водоемов характерны стенофагия и стеноморфизм, то для северных рыб более типичны эврифагия и полиморфизм (Решетников, 1963, 1980, 1984). Экосистемы северных водоемов сравнительно просты и немногочисленны по видовому составу. Усложнение идет по пути многообразия внутривидовых форм, особенно у сиговых и лососевых рыб; в одном водоеме вид представлен несколькими популяциями, которые в сообществе играют роль самостоятельных видов в биоэнергетическом аспекте (Решетников, 1979, 1984).

Проанализируем с этих позиций питание и пищевые взаимоотношения пеляди в новых для нее водоемах Архангельской области. Указанная выше точка зрения на пелядь как эврифага в достаточной мере подтверждается нашими данными по питанию пеляди в разнотипных водоемах нового ареала. Общий спектр питания пеляди в водоемах Архангельской области довольно широк и включает 30 родов и видов кормовых организмов. На рис. 4 приведены спектры питания пеляди в июле (середина откорма) в трех озерах и в р. Онеге.

В озерах Большое Лебязье и Андозере, являющихся средnekормными по уровню развития зоопланктона в летний период, основой пищи пеляди являются планктонные организмы, однако соотношения разных групп кормовых организмов значительно различалось по водоемам. В оз. Б. Лебязье летом с биомассой зоопланктона $1,36 \text{ г/м}^3$ в желудках пеляди доминировали ветвистоусые ракообразные (91,9% по весу), в незначительном количестве были веслоногие ракообразные, растительность и коловратки. В Андозере (биомасса планктона равна $1,63 \text{ г/м}^3$) в это же время основная доля в питании пеляди принадлежала веслоногим рачкам (88,8%), а ветвистоусые отмечены в желудках в незначительном количестве; кроме того, в спектрах питания отмечены ракушковые рачки и бентосные орга-

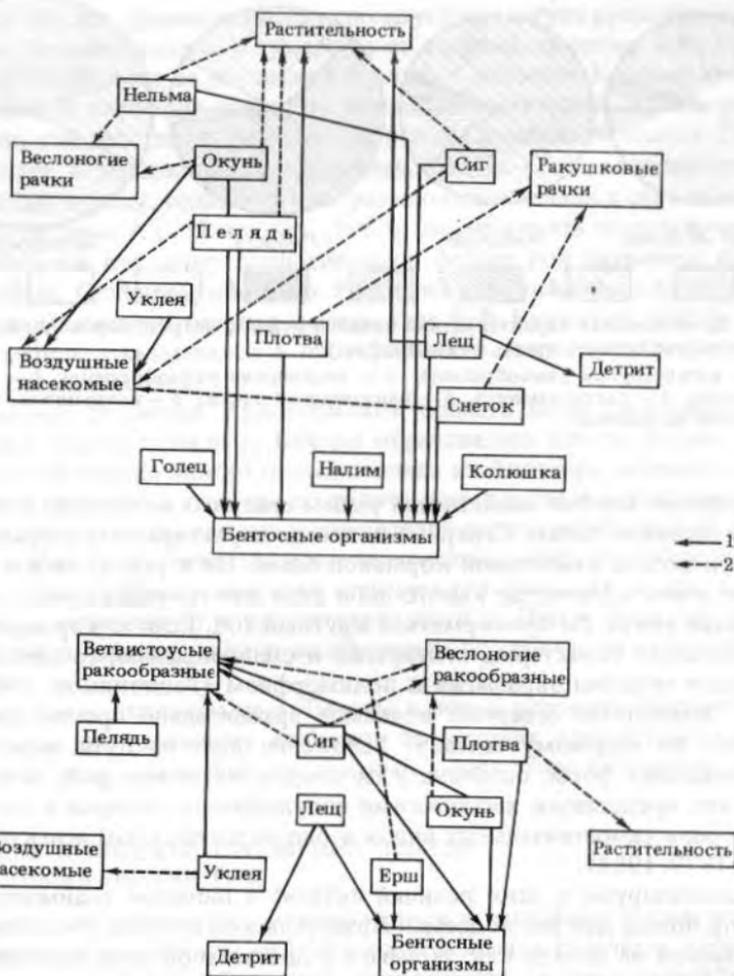


Рис. 5. Схемы пищевых связей в рыбной части сообщества р. Онеги (вверху) и оз. Большое Лебяжье (внизу) в начале нагульного сезона

Связи: 1 – основные; 2 – второстепенные

низмы. Интенсивность питания пеляди в обоих озерах была примерно равной, средние индексы наполнения составляли в среднем $13,0$ и $16,3\text{‰}$ соответственно. Рост пеляди в этих озерах при таком составе кормовых организмов был достаточно высоким.

В малокормном Пильдозере, имеющем максимальное развитие биомассы зоопланктона в летнее время всего лишь $0,7 \text{ г/м}^3$, но относительно высокую биомассу зообентоса ($5,2 \text{ г/м}^2$) почти половину содержимого желудочно-кишечных трактов пеляди составляли бентосные организмы ($45,1\%$ по весу). Они были представлены личинками хирономид и моллюсками. Зоопланктонная часть пищевого спектра состояла из ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Средний индекс наполнения желудков пеляди в этом озере был несколько выше ($42,2\text{‰}$), чем в других озерах, что объясня-

ется значительным количеством трудно перевариваемых раковин моллюсков в пище. Популяция пеляди в этом озере находится в угнетенном состоянии, и рыбы в возрасте 6+ достигают длины 29,8 см и веса 352 г.

В р. Онеге при почти полном отсутствии зоопланктона (он погибает при прохождении через пороги) пелядь полностью перешла на бентосное питание, потребляя в значительном количестве воздушных насекомых в периоды их массовых вылетов. В октябре отмечены случаи поедания пелядью молоди окуня. Темп ее роста в реке замедлен.

Анализ межвидовых отношений по линии питания показал, что в оз. Большое Лебяжье в летний период пищевые спектры акклиматизированной пеляди и аборигенных видов рыб в основном расходятся: в период нагула индекс пищевого сходства (СП) был не более 18% и индекс перекрывания пищевых ниш (λ) — не более 35%. В это время пелядь питалась преимущественно ветвистоусыми ракообразными. Ее возможными конкурентами могли быть укляя, плотва и мелкий окунь. Однако в питании пеляди доминирующим видом являлась *Bosmina obtusirostris*, а укляя, плотва и окунь питались преимущественно *Daphnia longispina*. Сиг, лещ и ерш в это время являются типичными бентофагами, для которых зоопланктон служит лишь случайной пищей. В итоге пелядь заняла в озере трофическую нишу планктофага.

В р. Онеге все речные рыбы имеют преимущественно бентосное питание, в том числе и вселенная пелядь. Здесь снижение пищевой напряженности достигается тем, что местные виды рыб потребляют в массе личинок хирономид, стрекоз, ручейников, жуков и поденок, а пелядь питается моллюсками (рис. 5).

Таким образом, в водоемах Архангельской области пелядь находит свою специфическую пищевую нишу, обеспечивая выход из противоречивых конкурентных отношений с местными видами и успешно приживается в рыбной части сообщества этих экосистем.

РОСТ И СОЗРЕВАНИЕ В НОВЫХ УСЛОВИЯХ

Наиболее показательной характеристикой, отражающей условия существования вида в различных водоемах, является рост рыб, возрастной состав и размерно-возрастная структура отдельных популяций. Темп линейного и весового роста (прирост ихтиомассы) часто служит тем критерием, который определяет ценность вида с точки зрения его использования человеком.

Пелядь, проявляя большую экологическую пластичность, реагирует на многообразие меняющихся условий ярко выраженной разнокачественностью роста. Эту особенность пеляди важно учитывать при планировании и проведении акклиматизационных работ. Из литературных источников известно, что часто при акклиматизации пеляди в новых водоемах ее рост ускоряется, особенно в первые годы, однако темп роста зависит от численности популяций и состояния кормовой базы, т.е. обеспеченности пищей каждой особи (Кугаевская, 1978; Попков, 1980; Новоселов, 1981; Жданкина и др., 1984; Завьялова, 1984; и др.).

Полученные данные по темпу роста пеляди в водоемах Архангельской области позволяют прийти к заключению, что при подращивании в озерах-

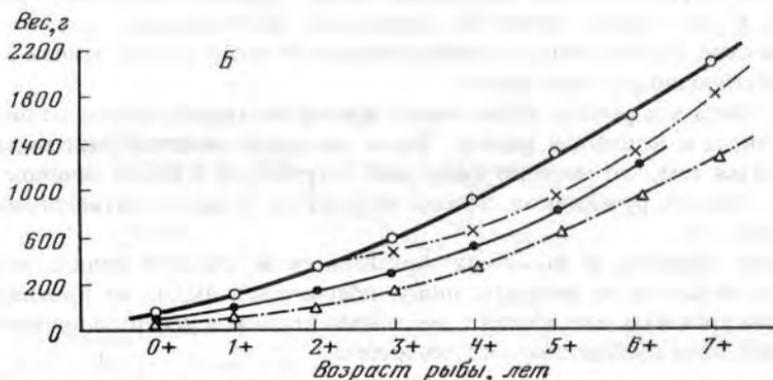
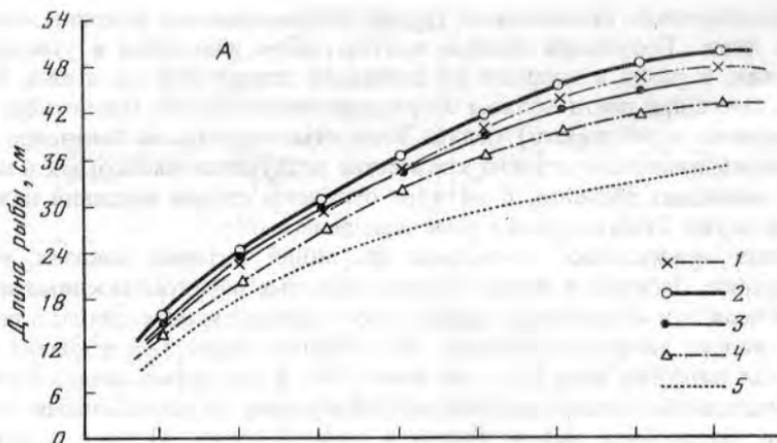


Рис. 6. Расчисленный линейный (А) и наблюдаемый весовой (Б) рост пеляди в водоемах Архангельской области

1 — р. Печора; 2 — Андозеро; 3 — оз. Б. Лебяжье; 4 — р. Онега; 5 — Пильдозеро

питомниках молодь имеет сравнительно высокий для данной климатической зоны линейный и весовой рост: при выпуске средняя длина сеголетков 12–13 см и средний вес 10–15 г. При этом определяющими факторами являются состояние кормовой базы, плотность посадки и наличие местных видов рыб, способных конкурировать в питании с пелядью.

Нами установлено, что в водоемах Архангельской области пелядь пока не испытывает серьезного пресса со стороны промысла, и возможности ее роста лимитируются только экологическими факторами, прежде всего уровнем развития зоопланктона и условиями питания. В этой связи интересно подчеркнуть, что типично озерная пелядь в Андозере, имея планктонный характер питания, обладает и наиболее высокой скоростью линейного и весового роста, превышая по этим показателям пелядь из материнского водоема (рис. 6, табл. 6). В оз. Большое Лебяжье линейно-весовые показатели озерно-речной формы пеляди несколько ниже, чем у пеляди из р. Печоры, однако выше, чем у речной формы из р. Онеги. Вероятно, это

Таблица 6. Линейный рост пеляди в естественных водоемах и в новых местах обитания (наблюдаемые длины, мм)

Водоем	Речная форма										Источник данных	
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		Число рыб
р. Печора	-	-	300	350	400	420	460	-	-	-	57	Зверева и др., 1953 Наши данные, 1979-1982 гг.
р. Печора	-	-	329	372	403	432	457	-	-	-	300	
Андзеро	215	298	350	396	426	455	477	-	-	-	485	То же
оз. Б. Лебязье	193	268	326	360	394	422	-	-	-	-	822	
Пильдозеро	-	-	251	287	308	329	-	-	-	-	18	То же
р. Онега	189	257	313	349	372	391	408	-	-	-	334	
р. Обь у Томи	-	-	318	339	363	381	416	-	-	-	89	Дулькейт, 1939
р. Обь	170	250	340	360	390	420	420	-	-	-	152	Борисов, 1928
р. Сев. Сосыла	-	-	290	307	328	370	-	-	-	-	300	Москаленко, 1958
р. Худосей	-	-	249	268	285	306	-	-	-	-	260	То же
р. Манья	-	-	-	338	365	381	392	-	-	-	-	Беляев, Венглинский, 1977
р. Юрибей	-	-	245	291	314	326	359	393	417	-	-	Вышегородцев, 1974
р. Танама	-	-	-	310	336	363	375	381	419	-	-	Попов, 1978
р. Енисей	140	220	280	340	340	350	360	360	390	-	295	Подлесный, 1958
р. Турухан	191	270	323	349	376	411	451	500	581	-	319	Головко, 1973
р. Пясина	-	-	-	330	332	344	365	381	412	-	-	Остроумов, 1937
р. Индигирка	50	90	130	180	250	270	300	-	-	-	11	Кириллов, 1972
р. Кольма	114	241	286	336	361	387	396	398	418	-	195	Новиков, 1966
Братское водо-хранилище	207	245	295	289	-	-	-	-	-	-	104	Скрябин, 1979
р. 1977	-	301	341	377	408	428	459	445	-	-	153	Жданова и др., 1984
р. 1978	-	311	345	366	388	412	452	455	472	-	178	То же
Хантанское водо-хранилище	-	-	327	363	361	382	-	-	-	-	-	Крулицкий, Мартынюк, 1977
р. 1975	-	-	283	325	348	389	423	-	-	-	113	Романов, 1985
р. 1977	-	246	283	325	348	389	423	-	-	-	-	

Таблица 6 (окончание)

Водоем	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	Число рыб	Источник данных
1978	-	-	284	324	364	374	384	-	-	-	25	То же
1979	-	219	240	276	317	339	359	382	368	-	293	"
1981	-	-	-	325	325	349	351	-	-	-	26	"
Озерная и озерно-речная формы												
Большеземельская тундра												
Вашуткины озера	173	201	230	300	342	371	424	441	-	-	137	Соловкина, 1966
То же	-	149	-	290	321	330	367	-	-	-	64	Сидоров, 1974
Харьбейские озера	-	125	203	250	304	332	361	-	-	-	249	То же
Б. Падимей оз. Андермей (Карская губа)	89	150	205	248	274	295	334	364	-	-	68	"
			228	281	326	-	-	-	-	-	42	Пробатов, 1933
Западный Ямал												
Яро-то (р. Юрибей)	67	123	186	235	282	310	352	-	412	-	95	Куликова, 1960
Вайнуй-го	53	112	165	201	246	-	-	-	-	-	167	То же
Озера и реки Гыданского залива	65	120	197	266	326	370	390	417	459	479	111	Бурмакин, 1941
о-в Ендляр-Согомский	-	244	281	307	344	395	441	-	-	-	-	Афанасьева, Савостьянова, 1960
оз. Ендляр-Согомский												
1974	-	-	270	305	327	360	-	-	-	-	-	Кугавская, 1978
1975	-	-	260	268	275	288	-	-	-	-	-	То же
1976	-	-	261	296	314	358	-	-	-	-	-	"
Бассейн Турухана	-	-	-	247	266	283	300	315	348	-	166	Головко, 1974
оз. Лама (р. Пясина)	-	-	-	303	318	330	342	343	343	-	71	Белых, 1940
оз. Хантайское	-	-	-	278	296	315	321	-	-	-	-	Завьялова, 1969
		224	235	271	289	304	320	338	-	-	174	Романов, 1985
Хантайские озера	-	-	-	300	311	320	334	-	392	-	-	Иогансен и др., 1972
оз. Ююль	-	-	-	270	285	300	301	-	-	-	-	Завьялова, 1969

оз. Арбакли	-	203	230	261	277	293	311	330	342	360	225	Романов, 1985
Бас. р. Хатаги	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
оз. Ситгак	-	-	-	305	323	328	336	348	-	-	120	Лукьянчиков, 1967
р. Хета	-	-	-	305	312	330	337	342	387	-	132	То же
Бассейн р. Лены	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Уюлу	190	250	310	330	340	360	370	390	400	400	-	Кожевников, 1955
Муосталаах	180	230	290	330	370	390	410	-	-	-	-	Венглинский, 1966
Аай	-	310	340	380	400	410	430	-	-	-	-	То же
Дьямкюеле	-	230	290	310	370	380	400	-	-	-	-	"
Бассейн р. Индигирки:	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
оз. Долгое	-	-	-	-	-	331	340	357	383	-	-	Кириллов, 1955
Бассейн р. Хромы	-	-	-	-	-	307	324	342	-	-	12	Тяпигирянов, 1980
Бассейн р. Колымы	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
оз. Мугурдах	-	-	-	-	238	254	294	287	-	-	-	Дрягин, 1933
оз. Чалыба	-	-	286	336	366	-	-	-	-	-	-	То же
оз. Нарбьаскай	-	-	-	-	325	346	354	368	390	403	-	Кириллов, 1972
Илирнейские озера	-	-	-	287	323	336	339	347	-	-	-	Тутарина, Постников, 1970
р. М. Анюй	-	335	340	359	367	361	-	-	-	-	-	То же
оз. Белоногово	-	-	-	-	405	401	432	424	455	-	-	"
					Вселенная пельдь							
Калининская обл.												
оз. Сабро	270	300	330	-	-	-	-	-	-	-	-	Бергельсон, 1983
оз. Белое	180	218	250	268	292	-	-	-	-	-	-	То же
оз. Серменьюк	213	255	-	-	-	-	-	-	-	-	-	"
оз. Лохово	173	264	-	-	-	-	-	-	-	-	-	"
Забайкалье												
Еравнинские озера	250	319	360	-	-	-	-	-	-	-	90	Скрябин, 1979
Архангельская обл.												
Кожозеро	190	268	316	360	400	437	460	-	-	-	17	Наши данные, 1984 г.
Шидмозеро	-	268	318	352	410	440	455	-	-	-	20	То же
Муроканское оз.	182	-	294	315	352	-	-	-	-	-	10	То же, 1978 г.

Таблица 7

Параметры уравнения Бергаланфи при описании роста пеляди из различных водоемов Архангельской области

Водоем	Линейный рост		Весовой рост	
	h_{∞} , см	константа, К	W_{∞} , г	константа К
р. Печора	49,5	0,33	2340	0,13
р. Онега	41,7	0,42	1470	0,17
Андозеро	48,5	0,42	2250	0,22
Большое Лебяжье	41,6	0,52	1400	0,20

связано с тем, что во время нагула в озере она питается преимущественно планктоном. Речная форма пеляди из р. Онеги, перейдя целиком на бентосное питание, значительно отстает в росте как от материнской печорской пеляди, так и от ее озерной и озерно-речной форм из соседних водоемов. В малокормном Пильдозере популяция пеляди находится в угнетенном состоянии и является тугорослой. В общем виде линейный и весовой рост пеляди хорошо описывается уравнением Бергаланфи, основные параметры которого для водоемов Архангельской области приведены в табл. 7.

Таким образом, анализ данных по темпу роста пеляди из разных мест обитания (см. табл. 6) позволяет сделать следующие выводы. В естественных водоемах пелядь достигает длины до 50 см, максимальная длина 58 см отмечена в р. Турухан (Головко, 1973). Вес рыб природных популяций достигает 2–2,5 кг, отмечены единичные особи 5–6 кг. Предельный возраст равен 15–16 годам (Куликова, 1960), но в реках пелядь редко доживает до 10 лет. Чаще всего полового диморфизма в темпе роста пеляди не отмечено, лишь иногда для речной пеляди отмечают более высокий темп роста самок (Бурмакин, 1953). Из речной формы пеляди самым высоким темпом роста обладает пелядь из рек Печора и Турухан (табл. 6), а из озерных — из оз. Ендырь-Согомский и из вилкойских озер (Аай). Как правило, озерная пелядь растет медленнее речной, но живет дольше. В озерах часто происходит разделения на рыб с медленным и быстрым темпом роста.

Темп роста пеляди не только колеблется от водоема к водоему, но даже в одном водоеме имеются большие колебания роста по годам, что впервые было отмечено для пеляди р. Оби в маловодные и многоводные годы (Москаленко, 1958, 1971). Данные табл. 6 также свидетельствуют о больших вариациях в росте пеляди в одном и том же водоеме в разные годы, что связано с разной обеспеченностью пищей. Довольно высок темп роста пеляди в водоемах Архангельской области и в водохранилищах Сибири, особенно в первые годы после их залития. Естественно, самый высокий темп роста отмечен при товарном выращивании пеляди, когда при достаточном количестве корма она в первый год жизни достигает веса 200 г, на втором году — 400–450, на третьем — 600–1000 г. Это отмечено при посадке пеляди в водоемы Забайкалья (Карасев, 1978) и в Рефтинском водохранилище: в возрасте 2+ достигает 420 г, 3+ — 984 г. и 4+ — 1500 г (Киселев, 1976). В новых местах обитания часто раскрываются потенциальные возможности роста пеляди. Однако часто вслед за вспышкой числен-

ности и резким увеличением темпа роста в новых местах следует спад, рыба мельчает, падает темп роста, и пелядь полностью исчезает из водоема или остается в очень небольшом количестве, превращаясь в тугорослую рыбу.

Известно, что время полового созревания у рыб (в том числе и сиговых) тесно связано с темпом роста и с достижением особью определенных размеров, специфичных для каждой популяции. В водоемах естественного ареала пелядь чаще созревает в основном на 5–6-м году жизни при достижении длины 25–32 см и веса 300–600 г (Венглинский, 1963, 1966; Соловкина, 1966; Коломин, 1974, 1976; Павлов, 1978; Крохалевский, 1981; и др.). Самое раннее созревание в природе отмечено в возрасте 1+ для пеляди из озер Вилпойского бассейна (Венглинский, 1966), в возрасте 2+ – из оз. Ендырь, в бассейне Печоры, Нижнего Енисея и других (Букирев, 1938; Есипов, 1938; Головков, 1973). При акклиматизации пеляди в более теплых районах вместе с ускорением темпа роста пеляди происходит и сокращение сроков наступления половой зрелости; обычно в новых местах обитания пелядь становится половозрелой в возрасте от 1+ до 3+ при достижении длины 27–29 см и веса 110–220 г (Абросов, 1967; Канеп, 1973; Никаноров, 1975; Бергельсон, 1976, 1983; Балашев, 1975; Кугаевская, 1978; Скрябин, 1979; Попков, 1980; Жданкина и др., 1984).

Не является исключением и пелядь, акклиматизированная в водоемах Архангельской области. Так, в Андозере впервые нерестующие самки пеляди имели возраст 2+, в то время как в р. Печоре трехлетков с созревшей икрой в наших сборах не отмечено. В Печоре зрелые самки в возрасте 3+ единичны, и основная часть нерестового стада (60%) представлена рыбами в возрасте 5+ и 6+.

В 1979 г. с коротким летним периодом нагула возраст производителей пеляди в Андозере колебался от 3+ до 7+. В 1980 г. с продолжительным и теплым летом более половины исследованных рыб, готовых к нересту, имели возраст 2+ и 3+. Таким образом, при одинаковых плотностях посадок при зарыблении озер более длительный вегетационный период приводит к повышенной обеспеченности пищей и ускорению темпа роста пеляди. При этих условиях значительная часть молодых особей успевает дорасти до определенного размера и набрать минимальную массу, при которой возможно физиологически нормальное протекание процессов дозревания икры.

Как уже отмечалось ранее (Решетников, 1980), колебания абсолютной плодовитости у *S. peled* (Gmelin) в целом очень велики: максимальное значение в 60 раз превышает минимальное. Судя по полученным новым данным, этот диапазон еще шире: минимальная абсолютная плодовитость у впервые созревающей пеляди из оз. Кедровое равна 1440 икринок, максимальная – 248 200 икринок у рыб в возрасте 5+ из оз. Чагытай, т.е. колеблется в 172 раза.

Естественно, абсолютная плодовитость, прежде всего, зависит от веса рыб. Индивидуальная абсолютная плодовитость пеляди Андозера изменялась от 5,2 до 115 тыс. икринок, т.е. более чем в 20 раз. При сравнительном анализе абсолютной плодовитости пеляди из р. Печоры и Андозера видно, что почти во всех возрастных группах акклиматизированная пелядь имела более низкую плодовитость (рис. 7, А). Индивидуальная относительная плодовитость у исследованных самок обеих популяций колебалась в широких пределах (от 29 до 99 икринок на 1 г веса порки), составляя в

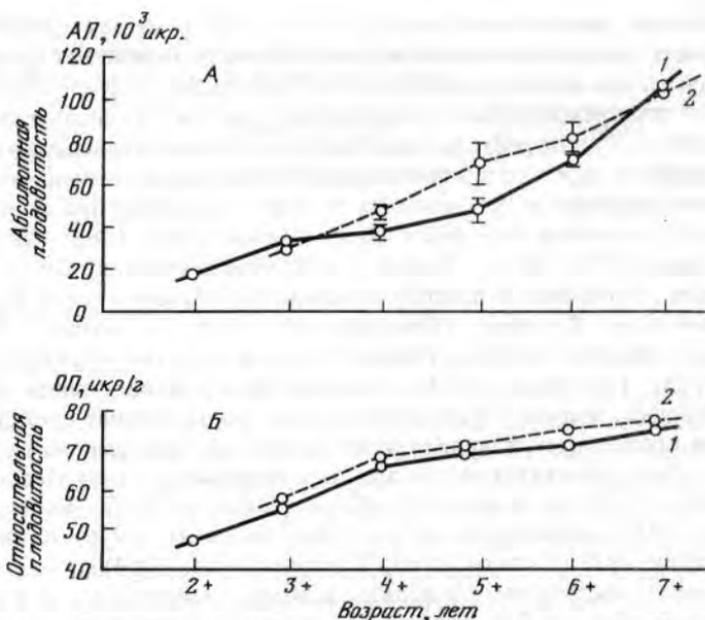


Рис. 7. Возрастные изменения абсолютной (А) и относительной (Б) плодовитости пеляди

1 — Андозеро; 2 — р. Печора

среднем около 70 икринок/г, и была подвержена значительным колебаниям у рыб одного размера и одного возраста. Анализ возрастных изменений относительной плодовитости показал сходный характер этих изменений и незначительные различия по этому показателю пеляди р. Печоры и Андозера (рис. 7, Б). Обычно относительная плодовитость повышалась с возрастом рыб, ее минимальные значения отмечены у впервые нерестующих особей.

Показатель популяционной плодовитости, по Г.В. Никольскому (1974), у исходной печорской пеляди оказался в два раза выше, чем у акклиматизированной: 7774,4 тыс. икринок у пеляди р. Печоры против 3257,4 тыс. икринок у пеляди Андозера, что, вероятно, свидетельствует о незавершенности стабилизации популяции в новых условиях. Если в р. Печоре повышение воспроизводительной способности популяции пеляди достигается путем увеличения абсолютной плодовитости за счет позднего созревания (средний возраст самок 6,2 года) рыб, то в районах интродукции это достигается другим путем: ранним созреванием (средний возраст самок 4,2 года) и быстрым вступлением в половозрелую часть популяции. Пропусков нереста у всех исследованных особей не отмечено.

В результате всестороннего исследования морфологии и экологии пеляди, акклиматизированной в водоемах Архангельской области, выяснено, что она успешно освоила новый ареал и прижилась в 20 озерах области и в р. Онеге. Кроме того, во многие озера области пелядь расселилась самостоятельно и также прижилась. Абиотические и биотические условия в исследованных водоемах вполне благоприятны для обитания пеляди и отвечают ос-

новным экологическим требованиям этого вида. Кормовая база озер обеспечивает удовлетворительный для данной климатической зоны рост пеляди. Возможно, современная западная граница ее ареала в районе р. Мезени обусловлена не экологическими факторами, а историческими причинами. Поэтому с таким успехом проходит ее акклиматизация во многих водоемах Северо-Запада СССР и в странах Восточной Европы.

В новых условиях обитания у пеляди не произошло существенных изменений меристических признаков. Изменения же ряда пластических признаков проявляют четкую корреляцию с темпом роста рыб. Интересен факт образования от типично речной формы пеляди (р. Печора) в водоемах Архангельской области трех форм пеляди: речной, озерно-речной и типично озерной. Этот факт можно объяснить, во-первых, ненаследственной природой этих экологических форм и, во-вторых, широкой экологической пластичностью пеляди, способной резко менять свой внешний облик (от прогонистых речных форм до высокотельных озерных) и образ жизни в новых местах обитания. Постоянным остается лишь способность пеляди сохранять реакцию на течение и стремление покидать озера и водоемы со стоячей водой при резком ухудшении условий дыхания и падения уровня воды. Это свойство необходимо учитывать при рыбоводных мероприятиях. Очень трудно бывает удержать пелядь в водоемах, если они проточны, а условия обитания в них не устраивают рыбу. Но это же свойство пеляди уходить на течение при заморах может играть и положительную роль; на этом основан ее вылов зимой в заморных озерах при помощи рыбоуловителя, когда создается искусственный водоток и ставится ловушка. На этом же свойстве пеляди основан ее выпуск из озер-питомников, когда осенью или в начале зимы создается искусственный замор в питомниках и водоток при спуске водоема.

Анализ питания пеляди позволил нам прийти к заключению, что пелядь можно рассматривать как планктофага с широким спектром питания. Характер питания в каждом конкретном водоеме определяется кормовой базой и доступностью кормов. В озерах с достаточным развитием зоопланктона пелядь практически полностью переключается на питание зоопланктоном, и бентосные организмы не играют существенной роли в ее годовом рационе. В малокормных озерах и особенно в озерах с обильным развитием бентоса пелядь легко переходит на потребление бентоса. В условиях Архангельской области этот переход на питание бентосом часто был связан со снижением ее темпа роста. В новых для нее водоемах как в речных (р. Онега), так и озерных, пеляди удавалось избегать конкурентных пищевых отношений с аборигенными представителями рыбной части сообществ за счет расхождения пищевых спектров. Поэтому есть основания полагать, что при правильной организации промысла зарыбление пелядью естественных водоемов Архангельской области может дать дополнительный вылов этого вида до 100 т, и рыбопродуктивность озер можно повысить с 2 до 8—9 кг/га.

Как показали наши исследования, при акклиматизации печорской пеляди в озерах Архангельской области возраст наступления половой зрелости сокращается на 1—2 года, однако абсолютная плодовитость пеляди ниже. Более низкий показатель популяционной плодовитости андозерской пеляди по сравнению с печорской можно рассматривать как свидетельство незавершенности процесса становления популяции в новых местах.

ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В.Н.* Изучение биологии и экологии пеляди в связи с ее акклиматизацией // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62, С. 79–89.
- Абросов В.Н., Агапов И.Д., Бурик П.С.* Промысловый возврат пеляди и чудского сига // Науч.-техн. бюл. ГосНИОРХ. 1960, № 12. С. 53–54.
- Алтухов К.А., Бенько К.И., Булатович М.А.* О приживании радужной форели и пеляди в карповых прудах западных областей УССР // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8, вып. 5. С. 911–918.
- Амиркулов Х.* Некоторые результаты вселения пеляди в Нурекское водохранилище // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1980, № 4, С. 101–104.
- Анчугин В.М.* Опыт интродукции пеляди в водоемах Иркутской области // Вопр. рыб. хозяйства Восточной Сибири. Иркутск: Иркут. ун-т, 1969. С. 93–95.
- Андреев В.Л., Решетников Ю.С.* Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига методами многомерного статистического анализа // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 7, вып. 5. С. 862–878.
- Андрушайтис Г.П.* Акклиматизация пеляди в водоемах Латвийской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1963а, 18 с.
- Андрушайтис Г.П.* Акклиматизация сиговых рыб в Латвийской ССР // Рыбное хозяйство внутренних водоемов ЛатвССР. Рига: Изд-во АН ЛатвССР, 1963б. Вып. 7. С. 211–214.
- Афанасьева Л.И., Севостьянова Г.Г.* Согом-Ендырские озера // Тр. Обь-Тазов. отд-ния ВНИОРХ. 1960. Т. 2. С. 118–160.
- Балашев Р.И.* Итоги и перспективы выращивания пеляди в озерах Ленинградской области // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 41–49.
- Белых Ф.И.* Озеро Лама и его рыбохозяйственное использование // Тр. Ин-та полярн. земледелия. Сер. Пром. хоз-во. 1940. Вып. 11. С. 73–100.
- Беляев В.И., Венглинский Д.Л.* Морфологические особенности пеляди бассейна р. Северной Сосьвы // Тр. Ин-та экол. растений и животных Урал. науч. центра АН СССР. 1976. Вып. 99. С. 12–22.
- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. С. 3–466.
- Бергельсон Б.О.* Выращивание сиговых рыб в водоемах Калининской области // Матер. Всесоюз. совещ. по пробл. "Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб". Л., 1976. С. 45–48.
- Бергельсон Б.О.* Создание маточных стад пеляди в водоемах Калининской области // Сб. науч. тр. НИИОРХ. 1983, № 202. С. 92–104.
- Богданова Л.И.* Питание и пищевые отношения пеляди и других рыб Валдайского озера // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 118. С. 67–79.
- Болотова Н.Л.* Питание пеляди в некоторых озерах Вологодской области // Сб. науч. тр. НИИОРХ. 1982. Вып. 182. С. 59–69.
- Болотова Н.Л.* Взаимоотношения рыб с кормовой базой малых озер, заселяемых сига-ми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 19 с.
- Болотова Н.Л., Назеева Т.Н.* Использование бентоса пелядью, вселенной в малые озера Вологодской области // Проблемы рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов Север-Запада европейской части СССР. Петрозаводск, 1984. С. 25–27.
- Борисов П.Г.* Рыбы р. Лены // Тр. Комис. АН СССР по изуч. Якут. АССР. Л., 1928. Т. 9. С. 1–181.
- Бородин Р.П., Ширинская Н.И.* О питании и пищевых взаимоотношениях рыб оз. Кыдбыйы Центральной Якутии // Продуктивность экосистем и охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1975. С. 85–86.
- Боярских Н.А., Толонбаев С.Б.* Предварительные данные о питании рыб в озере Сон-Куль // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1977. С. 67–77.
- Браценюк Г.Н.* Пелядь и ряпушка в Саратовском и Волгоградском водохранилищах // Рыбохоз. изуч. внутренних водоемов. Л., 1972, № 7. С. 43–44.
- Букирев А.И.* К географической изменчивости пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Изв. Перм. биол. ин-та. 1938. Т. 11, № 7/8. С. 221–255.
- Бурлаева В.Б., Бескровных Н.К.* Результаты акклиматизации пеляди в озере Чагытай Тувинской АССР // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 127–128.

- Бурмакин Е.В.* Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin) бассейна Гыданского залива // Тр. Науч.-исслед. ин-та полярн. земледелия. Сер. животноводства и промысл. хоз-ва. Л., 1941. Вып. 15. С. 89–117.
- Бурмакин Е.В.* Биология и хозяйственное значение пеляди // Тр. Барабин. отд-ния ВНИОРХ. 1953. Т. 6, вып. 1. С. 25–90.
- Бурмакин Е.В.* Аклиматизация пресноводных рыб в СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1963. Т. 53. С. 3–317.
- Бурнашев М.С., Тютюнник С.Н.* Питание и рост сиговых рыб в прудах Кишиневского пригородного рыбхоза МССР // Учен. зап. Кишинев. ун-та. 1962. Т. 62, № 1. С. 117–126.
- Венделинский Д.Л.* Питание пеляди и некоторых других рыб озер бассейна Вилюя // Тр. Ин-та биол. Якут. фил. СО АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 101–135.
- Венделинский Д.Д.* Особенности биологии пеляди из озер Вилюйской низменности // Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, вып. 3. С. 477–489.
- Венделинский Д.Л.* Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов // Биология промысловых рыб Нижней Оби. Свердловск. 1966. С. 17–36. (Тр. Ин-та биол. Урал. фил. СО АН СССР; Вып. 49).
- Венделинский Д.Л.* Экологические черты адаптации сиговых к условиям существования в водоемах Субарктики // Эколого-физиологические адаптации животных и человека к условиям Севера. Якутск: Якут. фил. СО АН СССР. 1977. С. 96–121.
- Вершинин В.К.* Морфо-экологическая характеристика пеляди, вселенной в озера Горного Алтая // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1984. С. 23–30.
- Вершинин В.К., Зимин А.Г., Коновалова О.С.* Особенности биологии пеляди *Coregonus peled* (Gmelin), вселенной в озера горного Алтая // Исследование планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1981. С. 66–71.
- Вершинина А.В., Позднухова Т.Я.* Сезонные изменения в питании и темпе роста пеляди оз. Цинголь // Тр. Краснояр. отд-ния СибНИИПРОЕКТ. 1975. Т. 10. С. 33–38.
- Власов В.А.* Зимовка сеголетков пеляди и их выращивание на втором году жизни в нагульных карповых прудах в условиях Московской области // Изв. Тимирязев. с.-х. акад. 1976. № 5. С. 195–207.
- Волгин М.В.* Выращивание товарной пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) в оз. Титово Новосибирской области // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 6. С. 1099–1104.
- Волкова Л.В.* Морфологические черты постэмбрионального развития пеляди при акклиматизации ее в водоемах Белоруссии // Материалы конф. молодых ученых. Минск: Изд-во АН БССР, 1982. С. 71–78.
- Волошенко Б.Б.* Сравнительный анализ питания сеголетков пеляди, чира и их реципрокных гибридов при совместном выращивании // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 4. С. 684–691.
- Волошенко Б., Пеланис П.* Результаты и перспективы выращивания пеляди и ее гибридов в водоемах Литовской ССР // XIX Науч. конф. по изуч. и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии: Тез. докл. Минск: Вышшейш. шк., 1977. С. 21–23.
- Воробьева Н.Б., Фролова Л.И.* Аклиматизация сиговых в озерах Северного Казахстана // Рыб. хоз-во. 1976. № 9. С. 20–22.
- Вышегородцев А.А.* Сиговые рыбы р. Юрибей // Биология и биофизика. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1974. С. 16–21.
- Вышегородцев А.А.* Биология пеляди р. Юрибей: (Бассейн Гыданского залива) // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб. М.: ЦНИТЭИРХ, 1977. С. 32–33.
- Галактионова Е.Л.* Рыбоводно-биологическая оценка производителей пеляди из водоемов Челябинской области // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. С. 75–76.
- Головки В.И.* Рыбы р. Турухан // Проблемы экологии. Томск, 1973. Т. 3. С. 219–228.
- Головков Г.А.* Итоги первых лет акклиматизации пеляди в водоемах европейской части СССР // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1959. С. 313–318.
- Головков Г.А.* За пределами обычного ареала // Рыбоводство и рыболовство. 1978. № 2. С. 14–15.
- Головков Г.А., Кузьмин А.Н.* Основные направления рыбоводного освоения пеляди в

- европейской части СССР // Гидробиология и рыбное хозяйство внутренних водоемов Прибалтики. Таллин: Валгус, 1969. Сб. 5. С. 276–281.
- Горбунова З.А.* Разведение и товарное выращивание пеляди в малых озерах Карелии с целью повышения их рыбопродуктивности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1967. 20 с.
- Горбунова З.А.* Пелядь в озерах Карелии // Рыб. хоз-во. 1970. № 2. С. 21–22.
- Горбунова З.А., Дмитриенко Ю.С., Дмитриенко Ю.Ю., Носатова Г.М., Стерлигов А.В.* Сравнительная морфология сиговых, акклиматизируемых в водоемах Карелии // Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 21–22.
- Горбунова З.А., Дмитриенко Ю.С., Стерлигов А.В.* Сиговые как объект интенсивного озерного рыбоводства Карелии // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 232–236.
- Горбунова З.А., Дмитриенко Ю.С., Стерлигов А.В. и др.* Состояние сиговодства в Карелии // Материалы Всесоюз. совещ. по пробл. "Развитие интенсивных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб". Л.: ГосНИОРХ, 1976. С. 33–41.
- Гордеева Л.Н.* Зоопланктон р. Онеги // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 31–32.
- Горлачев В.П., Горлачева Е.П.* Биология пеляди Краснокаменского водохранилища // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 39–41.
- Гричева М.Н.* О результатах вселения пеляди в некоторые водоемы Грузии // Тр. ВНИИПРХ. 1973. Т. 21. С. 7–15.
- Гундризер А.Н.* Первые итоги и перспективы акклиматизации рыб в водоемах Тувы // Вопр. охраны природы Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та. 1970. Вып. 4. С. 57–62.
- Гундризер А.Н.* Натурализация пеляди в озере Чагытай (Тувинская АССР) // Тр. НИИ биол. и биофиз. Том. ун-та. 1972. Т. 2. С. 78–90.
- Даниленко Л.А.* Итоги и перспективы разведения пеляди в Западной Сибири // Отчет. сес. учен. совета ГосНИОРХ по итогам работ 1968 г. Л.: ГосНИОРХ, 1969. С. 39–42.
- Дзюменко Н.Ф., Дзюменко З.М.* Опыт выращивания молоди омуля и пеляди в Бельских прудах: (Иркутская область) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1981. № 172. С. 55–64.
- Дрягин П.А.* Рыбные ресурсы Якутии // Тр. Совета по изуч. производительных сил Якут. АССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. Вып. 5. С. 3–94.
- Дулькейт Г.Д.* О сиговых рыбах Верхней и Средней Оби // Тр. Биол. ин-та Том. ун-та. 1939. Т. 6. С. 40–46.
- Егоров А.Г.* Перспективы развития интенсивных форм рыбного хозяйства на озерах южных районов Восточной Сибири // Тез. Всерос. совещ. по пробл. "Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб". Л.: ГосНИОРХ, 1974. С. 45–46.
- Емельянов В.В.* Зависимость промыслового возраста пеляди от степени подготовки водоемов для зарыбления // Рыб. хоз-во. 1980. № 1. С. 32–34.
- Еременко А.Р., Козьмин Ю.А.* Опыт акклиматизации и выращивания сиговых рыб в Ириклинском водохранилище // Тр. Урал. отд-ния ГосНИОРХ, Л., 1979. Вып. 10. С. 42–47.
- Ерещенко В.И.* Выращивание пеляди в Бухтарминском водохранилище // Тез. Всерос. совещ. по пробл. "Развитие интенсивных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб". Л.: ГосНИОРХ, 1974. С. 55–56.
- Ерещенко В.И., Вогинов Н.П., Глушкова В.И.* Выращивание пеляди в водоемах Восточного Казахстана // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 95–115.
- Есипов В.К.* О пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) из озер Большеземельской тундры // Зоол. журн. 1938. Т. 17, вып. 2. С. 303–314.
- Жданкина Н.П., Поляков О.А.* Морфологическая характеристика пеляди (*Coregonus peled* (Gmelin)), вселенной в Братское водохранилище // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. № 180. С. 122–130.
- Жданкина Н.П., Олифер С.А., Соловьева Г.А.* Структура нерестового стада, рост и плодовитость пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) (*Salmonidae*) Братского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 5. С. 781–784.
- Завьялова Т.Я.* Опыт выращивания маточного стада пеляди на юге Красноярского края // За дальнейший подъем прудового рыбоводства Сибири и на Урале. Тюмень: Тюмен. кн. изд-во, 1965. С. 53–56.

- Завьялова Т.Я.* Перспективы акклиматизации пеляди в южных районах Красноярского края // Охрана природы Красноярского края. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1969а. С. 152–156.
- Завьялова Т.Я.* Выращивание пеляди в прудах Ужурского рыбхоза // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М.: Пищ. пром-сть, 1969б. С. 189–194.
- Завьялова Т.Я.* Пелядь и ее разведение в водоемах Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1984. 17 с.
- Завьялова Т.Я., Позднухова Т.Я.* Сезонные изменения в питании и темпе роста пеляди оз. Цинголь // Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1975. С. 33–38.
- Зверева О.С., Кучина Е.С., Остроумов Н.А.* Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР, 1953. 239 с.
- Игнатьева В.А., Иванова В.Е.* Натурализация пеляди в оз. Белом // Рыб. хоз-во, 1980. № 12. С. 35–36.
- Иоганзен Б.Г., Петкевич А.Н., Вотинов Н.П. и др.* Акклиматизация и разведение ценных рыб в естественных водоемах и водохранилищах Сибири и Урала. Свердловск: Среднеурал. кн. изд-во, 1972. 286 с.
- Иваев А.И., Карпова Е.И.* Рыбные хозяйства водохранилищ. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 303 с.
- Ишимцев Г.А.* Опыт выращивания сиговых в озерах Алтая // Материалы Всерос. совещ. по пробл. "Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб". Л.: ГосНИОРХ, 1976. С. 69–70.
- Канеп С.В.* Некоторые вопросы функциональной морфологии озерной пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11, вып. 6. С. 975–986.
- Канеп С.В.* Биологические и морфологические особенности пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) в малых озерах Северо-Запада: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 18 с.
- Канеп С.В.* Общие закономерности роста, созревания и плодовитости пеляди // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 1. С. 91–102.
- Киселев А.И.* Промыслово-биологическая характеристика пеляди Рефтинского водохранилища // Рыб. хоз-во, 1976. № 12. С. 28–29.
- Карасев Г.Л.* Перспективы разведения пеляди в озерах Забайкалья // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 136. С. 51–61.
- Карасев Г.Л.* Пелядь в Забайкалье // Гидрофауна и гидробиология водоемов бассейна оз. Байкал и Забайкалья. Улан-Удэ: Бурят. фил. СО АН СССР, 1980. С. 38–42.
- Карпевич А.Ф., Бокова Е.Н.* Пересадка рыб и водных беспозвоночных, проведенная в СССР в 1957–1959 // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 3. С. 552–563.
- Карпевич А.Ф., Бокова Е.Н.* Пересадка рыб и водных беспозвоночных, проведенная в СССР за 1960–1961 гг. // Там же. 1963. Т. 3, вып. 2. С. 366–395.
- Карпевич А.Ф., Локшина И.Е.* Пересадка рыб и водных беспозвоночных в 1963 г.: Сообщ. 4 // Там же. 1965. Т. 5, вып. 4. С. 698–713.
- Карпевич А.Ф., Локшина И.Е.* Пересадка рыб и водных беспозвоночных в 1964 г.: Сообщ. 5 // Там же. 1967. Т. 7, вып. 6. С. 1103–1118.
- Кириллов Ф.Н.* Ихтиофауна бассейна р. Вилюя // Тр. Ин-та биол. Якут. фил. СО АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Вып. 8. С. 5–71.
- Кириллов Ф.Н.* Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 359 с.
- Коломин Ю.М.* Сиговые рыбы озер бассейна р. Надым // Тр. НИИ биол. и биофиз. Том. ун-та. 1974. Т. 4. С. 133–139.
- Коломин Ю.М.* Биология полупроходной пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) из р. Надыма // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1976. № 6. С. 69–73.
- Кондур Л.В.* Питание пеляди в Нурекском водохранилище // Изв. АН ТаджССР. Отд-ние биол. наук. 1983. №2 (91). С. 33–37.
- Конурбаев А.О., Толонбаев С.Б.* Акклиматизация пеляди в оз. Сон-Куль // Проблемы географии Киргизии. Фрунзе: Илим, 1975. С. 144–145.
- Конурбаев А.О., Фолиян Л.А., Павлова М.В. и др.* Первые результаты акклиматизации сиговых рыб в озере Сон-Куль: Материалы конф. "Биологические основы рыбного хоз-ва водоемов Средней Азии и Казахстана". Фрунзе: Илим, 1978. С. 343–345.
- Кражан С.А.* Питание карпа и сиговых рыб в солоноватоводных прудах Присивашья Херсонской области // Рыб. хоз-во: Респ. межвед. темат. сб. 1972. Вып. 15. С. 47–52.

- Крашенинникова И.А., Малышева Г.Ф.* Морфологическая характеристика пеляди *Coregonus peled* (Gmelin), выращенной в прудах БССР // Тр. Белорус. НИИ рыб. хоз-ва. 1969. Т. 6. С. 67–72.
- Крохалевский В.Р.* Морфологические особенности и пространственная структура популяции пеляди реки Оби // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 133. С. 56–65.
- Крохалевский В.Р.* Некоторые данные о сезонной изменчивости морфологических признаков пеляди р. Оби // Там же. 1978а. Т. 136. С. 126–129.
- Кугаевская Л.В.* Рыбоводно-биологическая характеристика маточных стад пеляди, сформированных в озерах Тобольского и Уватского районов // Биологические основы рыбохозяйственного использования озерных систем Сибири и Урала. Тюмень: СибНИОРХ, 1971. С. 58–68.
- Кугаевская Л.В.* Биологические основы формирования маточных стад пеляди в водоемах Тюменской области // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 136. С. 33–50.
- Куликова Е.Б.* Сиги Ямала // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1960. Т. 31. С. 111–143.
- Максимов Ф.И.* К созданию озерных рыбных хозяйств в Бурятии // Тез. Всерос. совещ. по пробл. "Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб". Л.: ГосНИОРХ. 1974. С. 58–60.
- Малашкин Н.Н.* Опыт использования водоемов Псковской области для выращивания пеляди // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. № 181. С. 14–20.
- Малашкин Н.Н., Афанасьев Е.А., Антипова Л.Ф.* и др. Опыт создания маточных стад и заготовки икры пеляди в озерных товарных хозяйствах // Тр. Псков. отд-ния ГосНИОРХ. 1978. Т. 43. С. 35–82.
- Малашкин Н.Н., Афанасьев Е.А., Иванова М.А., Старкова Л.А.* Создание и содержание маточных стад пеляди в озерах Псковской области // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 121–129.
- Мельник Н.Д.* Результаты выращивания пеляди в рыбхозах Курской области // Там же. 1975. Т. 104. С. 116–120.
- Мельничук Г.Л.* Питание и пищевые потребности пеляди, выращиваемой в малых озерах Карельского перешейка // Пищевые потребности рыб и их обеспечение в водоемах разного типа. Л.: ГосНИОРХ, 1982. Вып. 177. С. 3–11.
- Меньшиков М.И.* Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости рыб // Тр. Карел. отд-ния ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 292–306.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.* Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Михеев В.Л., Мейснер Е.В.* Биотехника выращивания сиговых в плавучих садках на водохранилищах и озерах // Материалы Всерос. совещ. по пробл. "Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб". Л.: ГосНИОРХ, 1976. С. 23–25.
- Москаленко Б.К.* Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна // Тр. Обь-Тазов. отд-ния ВНИОРХ. Тюмень, 1958. 250 с.
- Москаленко Б.К.* Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищепромиздат, 1971. 182 с.
- Мухачев И.С.* Акклиматизация и разведение пеляди — озерного сырца — в водоемах Челябинской области // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 4. С. 630–638.
- Мухачев И.С.* Опыт работы Челябинского рыбтреста по выращиванию пеляди в прудах и озерах // Озерное и прудовое хозяйство в Сибири и на Урале. Тюмень: Тюмен. кн. изд-во, 1967. С. 108–132.
- Мухачев И.С.* Промысловая продукция пеляди в водоемах СССР и пути ее увеличения // Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. С. 319–324.
- Мухачев И.С., Бурдиян Б.Г., Кугаевская Л.В.* Опыт товарного рыбоводства в озерах Тюменской и соседних областей // Обзор. информ. ЦНИИТЭИРХ. М., 1977. Вып. 3. С. 3–100.
- Мухачев И.С., Чупретов В.М.* Морфометрия пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) озера Ендырь-Согомский Тюменской области // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 2. С. 373–376.
- Неличек В.А.* Опыт выращивания сиговых рыб в условиях Мурманской области // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 131–132.
- Нестеренко Н.А.* Влияние некоторых факторов среды на рост пеляди в озерах юга

- Западной Сибири // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск: Наука, 1975. С. 43–44.
- Нестеренко Н.В.* О закономерностях динамики численности акклиматизированных на Урале сиговых рыб // Экология. 1976. № 1. С. 52–59.
- Нестеренко Н.А.* Биологические основы выращивания пеляди в водоемах Новосибирской области // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск: Новосиб. кн. изд-во, 1983. С. 86–89.
- Нестеренко Н.В., Галактионова Е.Л., Лопатышкина Г.М., Подкина Н.М.* Пелядь в озерах Урала // Изв. ВНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 84–94.
- Нестеренко Н.В., Козьмин Ю.А., Лопатышкина Г.М., Тиронов М.Д.* Результаты акклиматизации рыб на Урале // Акклиматизация рыб и беспозвоночных. М.: Наука, 1968. С. 189–194.
- Нестеренко Н.А., Парамонов О.П., Сецко Р.И.* Эффективность выращивания сиговых в крупных озерах Новосибирской области // Материалы Всерос. совещ. по пробл. "Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых". Л.: ГосНИОРХ, 1976. С. 56–60.
- Никаноров Ю.И.* Естественное воспроизводство пеляди в озерах // Рыб. хоз-во. 1969. № 3. С. 19–21.
- Никаноров Ю.И.* Результаты акклиматизации пеляди в озерах Калининской области // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 110–115.
- Никитин А.А.* Первый опыт выращивания пеляди в карповых прудах Киргизии // Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1966.
- Никитин А.А.* О сеголетках пеляди, выращенных в озере Кош-Кара-Куль // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1969. С. 98–164.
- Никитин А.А.* К вопросу об экспериментальном обосновании акклиматизации пеляди в водоемах Киргизии // Материалы конф. молодых ученых АН КиргССР. Фрунзе: Илим, 1970.
- Никитин А.А.* Акклиматизация и искусственное воспроизводство сиговых рыб в водоемах Киргизии. Фрунзе: Илим, 1976. 122 с.
- Никитин А.А.* Некоторые вопросы морфологии сиговых, интродуцированных в водоемах Киргизии // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1977. С. 101–109.
- Николаева И.Н.* Морфологическая характеристика пеляди Нижней Оби // Эколого-морфологические аспекты изучения рыб Обского бассейна. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. С. 11–19.
- Никольский Г.В.* Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.
- Новиков А.С.* Рыбы р. Колымы. М.: Наука, 1966. 134 с.
- Новоселов А.П.* К экологической изменчивости печорской пеляди, акклиматизированной в озерах бассейна р. Онеги // Тез. докл. Второго Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб. Петрозаводск: СевРыбНИИПроект, 1981. С. 65–67.
- Новоселов А.П.* Об изменчивости роста пеляди в водоемах Архангельской области // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 89–90.
- Новоселов А.П.* Сезонные изменения питания пеляди, акклиматизированной в оз. Большое Лебяжье (Архангельская область) // Тез. Коорд. совещ. по лососевидным рыбам. Л.: ЗИН АН СССР, 1983. С. 147–148.
- Новоселов А.П.* Морфо-экологическая изменчивость печорской пеляди при акклиматизации ее в водоемах Северо-Запада СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.
- Носаль А.Д.* О нересте пеляди в прудовых условиях Украины // Рыб. хоз-во. 1956. № 12. С. 55–56.
- Носаль А.Д.* Плодовитость пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) в новых условиях обитания // Вопросы экологии. М.: Высш. шк., 1962. Т. 5. С. 147.
- Носаль А.Д.* Биология пеляди, акклиматизируемой на Украине // Рыбное хозяйство: Респ. межвед. сб. Киев, 1968. С. 55–65.
- Носаль А.Д., Меньюк Н.С.* Опыт выращивания пеляди в прудах хозяйства "Пушча-Водица" // Тр. Укр. НИИ рыб. хоз-ва. 1958. № 11. С. 251–268.

- Позднухова Т.Я.* О биотехнике и результатах инкубации икры сиговых рыб на Ужурском рыбоводном заводе Красноярского края // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. С. 105–106.
- Ольшанская О.Л., Вершинин Н.В., Толмачев В.А.* и др. Рыбохозяйственное использование Красноярского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 97–138.
- Остроумов Н.А.* Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // Тр. Поляр. Комис. АН СССР. 1937. Вып. 30. С. 7–114.
- Остроумов Н.А.* Материалы по рыбам Печоры // Тр. Карел. отд-ния ВНИОРХ. Петрозаводск: ВНИОРХ, 1951. Т. 3. С. 307–321.
- Павлов А.Ф.* Нагульные и нерестовые миграции пеляди в бассейне р. Северная Сосьва // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 133. С. 68–76.
- Подлесный А.В.* Рыбы Енисея, условия их обитания и использование // Изв. ВНИОРХ. 1958. Т. 44. С. 97–178.
- Померанцев Г.П.* Озерный сырок (пелядь) как объект акклиматизации // Тр. Урал. отд-ния ВНИОРХ. 1941. Т. 3. С. 111–123.
- Понделко Б.И.* Выживаемость разновозрастной молоди пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) в различной экологической обстановке // Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, вып. 1. С. 113–123.
- Пономарев Г.И.* Итоги и перспективы выращивания сиговых в условиях Валдайского рыбозавода // Материалы Всерос. совещ. по пробл. "Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб". Л.: ГосНИОРХ, 1976. С. 42–44.
- Попков В.К.* Изменчивость интерьерных признаков пеляди, интродуцированной в озера Алтайско-Саянского нагорья // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1977. С. 81–83.
- Попков В.К.* Морфология интродуцированной пеляди в озерах Алтайско-Саянского нагорья // Новые данные о фауне и флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. С. 37–46.
- Попков В.К.* Особенности полового созревания пеляди, интродуцированной в озерах Алтайско-Саянского нагорья // Вопросы экологии Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. С. 70–73.
- Попков В.К.* К экологии пеляди, интродуцированной в оз. Чагытай (Тувинская АССР) // Вопросы биологии. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1980. С. 23–27.
- Попов Е.П.* Выращивание сеголеток пеляди в специально подготовленных озерах Северо-Запада СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 19 с.
- Попов Н.А.* Морфоэкологическая и промысловая характеристика рыб бассейна Танымы как типичной реки Субарктики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 16 с.
- Пробатов А.Н.* О пеляди низовьев р. Кары // Тр. Новорос. биол. станции. 1938. Т. 2, вып. 2. С. 99–107.
- Пулина Г.А.* Опыт выращивания сиговых рыб за рубежом // Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. С. 350–356.
- Решетников Ю.С.* Изменчивость и многообразие форм сигов в связи с особенностями их обитания в водоемах Севера // ДАН СССР. 1963. Т. 152, № 6. С. 1465–1466.
- Решетников Ю.С.* Питание разных внутривидовых форм сига из ряда озер Лапландского заповедника // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 4. С. 679–694.
- Решетников Ю.С.* Сиговые рыбы в северных экосистемах // Там же. 1979. Т. 19, вып. 3. С. 419–439.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Решетников Ю.С.* О числе видов, центрах возникновения и центрах расселения сиговых рыб // Лососевые Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 4–17.
- Решетников Ю.С.* Адаптивные особенности водных организмов высоких широт на примере рыб // Адаптации организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984. С. 160–165.
- Романов В.И.* Морфо-экологические особенности сиговых рыб Хантайских озер и Хантайского водохранилища в процессе его формирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1985. 17 с.
- Сецко Р.И.* Рыбоводно-биологическая характеристика маточных стад пеляди в озерах Новосибирской области и их использование // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. С. 107–109.

- Сигиевич Г.П., Завьялова Т.Я., Красикова В.А.* Перспективы зарыбления озер юга Красноярского края сиговыми рыбами // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1977. С. 97–98.
- Сидоров Г.П.* Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1974. 163 с.
- Скрябин А.Г.* Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 229 с.
- Смирнов В.В., Шумилов И.П.* Омули Байкала. Новосибирск: Наука, 1974. 160 с.
- Соловкина Л.Н.* Рост и питание рыб Вашуткиных озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера. М.: Наука, 1966. С. 137–163.
- Терехин Ю.А.* Воспроизводство рыбных запасов Кольского Севера // Состояние природной среды Кольского Севера и прогноз ее изменений. Апатиты: Кольск. фил. АН СССР, 1982. С. 76–84.
- Терешенков Н.И.* Результаты однолетнего подращивания карпа и пеляди в оз. Березовом Псковской области // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1974. № 12. С. 20–23.
- Туагарина П.Я., Постников В.М.* Питание и пищевые взаимосвязи рыб водоемов Илричско-Анойской системы (Чукотка) // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 259–282.
- Тюльпанов М.А.* К вопросу рыбохозяйственного освоения Хантайского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 139–141.
- Тяптырянов М.М.* Рыбы северо-востока Яно-Индибирской низменности. М.: Наука, 1980. 111 с.
- Урбах В.Ю.* Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.
- Феокистов В.П.* Перспективы использования пеляди для увеличения рыбопродуктивности водоемов Башкирии // Тез. Всерос. совещ. по пробл. "Результаты интенсификации озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб". Л.: ГосНИОРХ, 1974. С. 52–53.
- Фролова Л.И.* Морфологическая характеристика пеляди, выращенной в озерах Целиноградской области // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата: Кайнар, 1973. Вып. 8. С. 161–165.
- Фролова Л.И.* Биология пеляди из опытных озер Целиноградской области // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 94. С. 112–120.
- Фролова Л.И., Тютедьков С.К.* Питание пеляди в озерах Жарлыколь и Узунколь // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата: Кайнар, 1975. Вып. 9. С. 50–53.
- Черняев Ж.А.* Развитие сигового рыбоводства в нашей стране // Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. С. 290–301.
- Чугунова Н.И.* Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 162 с.
- Шишмарев В.М.* Морфо-физиологические особенности популяций пеляди бассейна р. Северная Сосьва // Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 126–127.
- Шкорбатов Г.Л.* Акклиматизация сиговых рыб в водоемах Харьковской области // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1963. Т. 13. С. 242–254.
- Шкорбатов Г.Л.* Некоторые эколого-физиологические признаки сигов, акклиматизированных в водоемах востока Украины // Зоол. журн. 1954. Т. 33, № 6. С. 1325–1335.
- Шорыгин А.А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 286 с.
- Штейнфельд А.Д., Дунке И.А.* Выращивание пеляди в прудах Белоруссии // Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск: Изд-во Бел. ун-та, 1952. С. 148–155.
- Юданов И.С.* Сына и ее значение для рыболовства Обского севера // Работы Обь-Тазов. науч. рыбохоз. станции. 1932. Т. 1. Вып. 4. С. 3–91.
- Hakkari L., Selin P., Westman K., Mielonen M.* The food of the native whitefish (*Coregonus muksun* (Pallas)) and the introduced whitefish (*C. peled* (Gmelin)) stocked in two same small forest lakes in Southern Finland // EIFAC Techn. Pap. 1984. Vol. 42, suppl. 1. P. 109–122.
- Hochman L., Peňáz M., Prokés M.* The volum of milt, quantity and quality of sperm in *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) from pond culture // Zool. listy. 1974. Vol. 20, N 4. P. 377–386.
- Holčík J.* Zoznam bezčelustných a rýb Slovenska // Biologia (ČSSR). 1976. Roč. 31, N 8. S. 641–647.

- Holčík J., Bastl I., Ertl M., Vranovský M.* Hydrobiology and ichthyology of the Czechoslovak Danube in relation to predicted changes after the construction of the Gabčíkovo-Nagymaros river barrage system // Pr. Lab. rybár. a hydrobiol. 1981. Zv. 3, N 3. S. 19–158.
- Horn H.S.* Measurement of "overlap" in comparative ecological studies // Amer. Natur. 1966. Vol. 100. P. 419–424.
- Kozianowski A.* Maränenzucht in Teichen // Dt. Fisch-Ztg. 1960. Bd. 7, N 8. S. 238–242.
- Mamcarz A.* Peluge – historia aklimatyzacji // Gosp. rybna. 1983. T. 35, N 12. S. 3–4.
- Mamcarz A.* Zwiennosc pelugi (*Coregonus peled* Gmelin) w procesie aklimatyzacji // Ibid. 1984. T. 36, N 2. S. 10–11.
- Müller H.* Die Peledmaräne (*Coregonus peled* Gmelin) in Gewässern der Deutschen Demokratischen Republik // Ztschr. Fischerei. 1969. N 1/4. S. 281–286.
- Peňáz M., Hochman L.* Comparison of meristic and plastic feature in two coregonid species introduced into the ponds of the Českomoravská vrchovina highland // Zool. listy. 1971. Vol. 20, N 4. P. 377–386.
- Peňáz M., Hochman L., Jirašek J.* Sňh peled *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) – nověintrodukovaný druh ryb v rybnících vrchoviny // Acta Soc. Sci. Natur. Mus. Morav. Occid. Třebíč. 1971. Vol. 8. P. 67–72.
- Pruuki V., Pursiainen M., Westman K.* A study of the growth and production of the native whitefish (*Coregonus muksun* (Pallas)) and the introduced whitefish (*C. peled* (Gmelin)) stocked in two small forest lakes in Southern Finland // EIFAC Techn. Pap. 1984. Vol. 42, suppl. 1. P. 91–108.
- Thiele M., Säuberlich E.* Erfahrung über die Aufzucht von Peledmaränen in VEB Binnenfischerei Wermsdorf, 1963 // Dt. Fisch.-Ztg. 1964. N 4. S. 119–123.

УДК 597.553.2

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ВЫБОР ЖЕРТВЫ ПЕЛЯДЬЮ

Н.Л. Болотова

Обеспеченность рыб пищей и доступность кормовых организмов оказывает решающее влияние на структуру пищевых взаимоотношений и функциональных связей между членами рыбной части сообщества в любой экосистеме. Вопросы обеспеченности сиговых рыб пищей рассматриваются в настоящем сборнике (Решетников, Михайлов). Мы остановимся на доступности кормовых организмов и на факторах, влияющих на выбор жертвы сиговыми рыбами.

Вопрос доступности кормовых организмов для рыб рассмотрен исследователями (Шорыгин, 1952; Ивлев, 1955; Желтенкова, 1958; Боруцкий, 1959, 1961; Попова, 1965, 1979; и др.). Среди факторов, влияющих на преобладание тех или иных организмов в пище рыб, выделяются следующие: численность и концентрация кормовых организмов, совпадение стадий обитания потребителя и жертвы, особенности поведения, защитные механизмы. В последнее время важное значение придается изучению размерной доступности. Проявление размерной избирательности в питании зависит от стадии онтогенеза рыбы, параметров ротового аппарата и размерной структуры популяций кормовых организмов.

Целью настоящей работы является анализ факторов, влияющих на выбор жертвы у сиговых рыб.

МАТЕРИАЛ И РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал собирали в Вологодской области с 1979 по 1985 г. в озерах-питомниках (Буозеро-1, Буозеро-2, Моткозеро, Долгое), в нагульных озерах (Макаровском, Люпинском, Обручовском) и в маточном водоеме (оз. Чертовское).

Сборы материала по питанию проводили мелкочейными неводами, икhtiопланктонной сетью Расса, горловыми ловушками (вентерями) и ставными жаберными сетями с ячейей 14–60 мм. Всего исследовано 9020 рыб, из них 3,5 тыс. экз. приходится на сиговых. Обработка материалов по питанию рыб проведена качественно-весовым методом в соответствии с действующими методическими указаниями (Методическое пособие..., 1974).

Территория района исследования относится к Белозерско-Кирилловскому ледниково-аккумулятивному ландшафту. Температура воды в озерах летом в среднем 15–20°С. Берега водоемов большей частью заболочены; тип зарастания озер – тростниково-камышово-рдестовый. Грунты заилены, встречаются песчаные отмели.

Озера имеют слабый водообмен. Они относятся к среднеминерализованным водоемам гидрокарбонатного класса кальциевой группы с общей суммой ионов от 50 до 214 мг/л. Активная реакция среды близка к нейтральной. Озера в основном мезотрофные. Площадь исследованных озер от 5,5 до 258 га, средние глубины от 0,9 до 5,3 м.

Зоопланктон водоемов представлен в основном ветвистоусыми и веслоногими ракообразными. По количеству видов и биомассе доминируют ветвистоусые. Ведущий комплекс зоопланктона состоит из 13–17 видов. В сезонной динамике отмечаются два пика: весенне-летний (с преобладанием коловраток и веслоногих или коловраток и ветвистоусых) и осенний (с доминированием ветвистоусых и веслоногих). Максимальная биомасса зоопланктона наблюдается в мае-июне (до 5 г/м³ в мелководных и удобряемых озерах), а ее минимальные значения приходятся на середину лета. Продукция зоопланктона за вегетационный период в среднем 20–32 г/м³.

Фауна бентоса состоит из 73 видов, наиболее распространены хирономиды. В Моткозере и Буозере-1 высокие значения биомассы имеют моллюски. В глубоких озерах и профундальной зоне доминирует хаборус. Преобладание гетеротопных форм гидробионтов обуславливает резкие колебания биомассы бентоса в озерах Макаровском, Обручовском, Люпинском и Чертовском. Внесение удобрений неоднозначно сказалось на состоянии зообентоса. Например, в Моткозере произошло десятикратное увеличение биомассы за счет развития крупных форм. В оз. Чертовском создались благоприятные пищевые условия для детритоядных личинок хирономид р. *Chironomus*, которые доминировали вместо хищных личинок р. *Procladius*. В оз. Обручовском, где увеличилась толщина жидких илов и в придонных слоях возник дефицит кислорода, биомасса бентоса упала до 0,1 г/м². Средняя биомасса бентоса в разных озерах колеблется от 0,1 до 72 г/м², а продукция – от 1 до 169 г/м².

До интенсивного рыбохозяйственного освоения озера по составу ихтиофауны относились к окунево-плотвичным. Ни химический метод, ни интенсивный отлов малоценных рыб не дали желаемого результата обезрыбли-

вания озер, и аборигенная ихтиофауна восстанавливается. Кроме того, в озерах появилась верховка, случайно завезенная вместе с вселенцами. Озера в течение ряда лет зарыбляются сиговыми (пелядь, муксун, сиг, пелчир), в оз. Обручовское интродуцирован судак. Промысловый возврат вселенных сиговых рыб доходил до 56% при фактической годовой продукции 78 кг/га. В нагульных водоемах вылов товарной рыбы достигал 58 кг/га.

ПИТАНИЕ МОЛОДИ СИГОВЫХ РЫБ В ОЗЕРАХ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Пищевой спектр пеляди включал 52 вида кормовых организмов. Характер питания зависел от состояния кормовой базы озер, которые по уровню развития зоопланктона и бентоса можно разбить на три группы. В первой группе (озера Долгое и Обручевское), где высока биомасса зоопланктона (более 2 г/м^3), а биомасса бентоса крайне мала ($0,1 \text{ г/м}^2$), в питании пеляди преобладал рачковый планктон. Смешанное питание наблюдалось только в отдельные периоды за счет мигрирующих бентосных форм или воздушных насекомых.

Во второй группе озер (Моткозеро и Буозеро-1) с высокой биомассой бентоса (до 72 г/м^2) и низкой биомассой зоопланктона (менее 1 г/м^3) пелядь питалась смешанной пищей. В Моткозере отмечен переход от преимущественного потребления сеголетками планктона в начале лета на питание бентосом и рыбой в конце лета и осенью. В обоих озерах смена состава пищи по сезонам была связана с потреблением массового корма при резких колебаниях численности зоопланктона и гетеротопных бентосных форм. Переход на питание бентосными организмами определялся их доступностью. Так, в Моткозере, где бентос представлен крупными формами, его потребление было возможно только при достижении сеголетками определенных размеров. В Буозере-1 в условиях высокой зарастаемости доступность кормовых организмов повышалась после отмирания растительности осенью.

Третья группа (Буозеро-2) характеризовалась высоким уровнем как зоопланктона (больше 2 г/м^3), так и бентоса (до 40 г/м^2). Здесь молодь пеляди также имела смешанный состав пищи все лето. Спецификой этого водоема являлось то, что спектр питания пеляди зависел от зарастания водоема водорослями: при уменьшении зарастаемости и увеличении биомассы кормового зоопланктона пелядь переходила на потребление только рачкового планктона. Помимо пеляди, исследовались спектры питания сеголетков муксуна, сига и гибрида пеляди и чира (пелчир) (Болотова, 1982, 1986).

Общий спектр питания молоди сиговых в озерах-питомниках Вологодской области был очень широкий и включал более 70 видов и родов кормовых организмов. Наиболее разнообразно представлены ветвистоусые ракообразные — 28 видов. Среди них по значимости в питании сиговых доминировали роды *Bosmina*, *Daphnia*. Из восьми видов потребляемых веслоногих ракообразных выделялись роды *HeterosCOPE*, *Eudiaptomus*, *Mesocyclops*. Среди бентосных организмов наиболее важную роль в питании сеголетков играли хирономиды и поденки. Кроме того, в пище обна-

ружены остракоды, водяные клещи, мальки рыб, растительность (остатки макрофитов, нитчатые водоросли, синезеленые, семена высших растений). Широкий спектр питания сиговых отражал как сезонную динамику, так и изменения кормовой базы озер в разные годы.

Таким образом, наш анализ спектров питания показал, что исследованных сиговых рыб можно отнести к эврифагам. Однако по характеру добывания пищи каждый вид имеет свою специфику, что связано с их различными поисковыми способностями. Так, пелядь, питаясь смешанной пищей, потребляет из зообентоса чаще всего формы, мигрирующие в толщу воды (хируномиды, хаоборусы и др.), и поэтому по типу питания больше относится к планктофагам или видам, добывающим основную пищу в толще воды. В целом в пище пеляди преобладали зоопланктонные организмы, составляя от 57 до 86% среднегодового рациона. У муксуна наряду с зоопланктоном (37–67%) важную роль в питании играли воздушные насекомые (43%) и зообентос (14–33%). Сиг и пелчир больше потребляли бентосных организмов (68 и 83% соответственно).

ИЗМЕНЕНИЕ ПИТАНИЯ С ВОЗРАСТОМ У ПЕЛЯДИ

В литературе возрастные изменения в питании пеляди чаще всего прослеживаются при анализе качественного состава пищи. При этом отмечается, во-первых, расширение пищевого спектра пеляди с возрастом (Волошенко, 1974; Горлачев, Горлачева, 1981; Крохалевская, 1981; Крохалевская, Крохалевский, 1980; и др.) Во-вторых, увеличение в пище доли бентосных форм таких, как личинки насекомых, моллюски и бокоплавы (Салазкин, 1969; Тугарина, Постников, 1970; Судаков, 1977; Боярских и др., 1977; Конурбаев, Толонбаев, 1977; Подболотова, 1978; Гундризер, 1981; Брендаков и др., 1981; и др.).

Многие исследователи подчеркивают сходство в пище пеляди разных возрастов и связывают изменение питания только с динамикой кормовой базы (Соловкина, 1966; Тихомирова, 1975, 1980; Богданова, 1975; и др.). Некоторые авторы обращают внимание на переход пеляди по мере роста с потребления мелких форм зоопланктона на крупные (Гордеева, 1964; Абросов, 1967; Новоселов, 1984).

Установлено, что с ростом сиговых рыб изменяются параметры ротового аппарата, а так как максимальные размеры жертв определяются шириной и высотой раскрытия зева, а минимальные — расстоянием между жаберными тычинками (Решетников, 1964), по мере роста рыб происходит изменение размерного ряда потребляемых организмов (Решетников, 1980). При питании зоопланктоном минимальные размеры жертвы отмечены на ранних стадиях онтогенеза, особенно у личинок (Zaret, 1980). Появление в питании у рыб старших возрастов более крупных жертв, с одной стороны, связано с большей разрешающей способностью ротового аппарата, а с другой — со слабой возможностью удержания мелких объектов на цедильной поверхности (Медников, 1962; Grossman, 1980). Более крупные рыбы имеют большие возможности для поиска жертвы в связи с увеличением скорости плавания и расширением визуальных способностей (Падаков, Протасов, 1964; Волкова, 1984; Kislalioglu, Gibson, 1978; Schmidt, O'Brien, 1982; Townsend, Risebrow, 1982; и др.). Поэтому правильное

Таблица 1

Параметры ротового аппарата сеголетков пеляди, толщина (d) и длина (l) потребляемых жертв в светлое (СВ) и темное (ТВ) время суток

Период сбора данных	Длина рыбы, мм	Диаметр раскрытия рта, мм	Диаметр глотки, мм	Расстояние между тычинками, мм	Минимальная толщина на жертвы (d_{\min}) мм	Максимальные размеры жертвы, мм		Модальные размеры жертвы, мм		Доминирующий пищевой компонент			
						$d_{\max} \times l_{\max}$		$d_{\text{ж}} \times l_{\text{ж}}$		СВ		ТВ	
						СВ	ТВ	СВ	ТВ	СВ	ТВ	СВ	ТВ
Озеро Долгое, 1984 г.													
Начало июня	27-35	1,5-2,0	1,0-1,5	0,05	0,15	0,20 × 0,35	0,7 × 1,5	0,2 × 0,3	0,4 × 1,1	<i>V. longirostris</i>	<i>H. appendiculata</i>		
Конец июня	38-55	3,0-4,0	2,0-2,5	0,1	0,2	0,35 × 2,1	2,0 × 7,0	0,2 × 0,3	1,7 × 3,5	<i>V. longirostris</i>	<i>E. graciloides</i> Chironomidae		
Июль	56-70	5,0-6,0	2,5-3,0	0,2	0,25	0,3 × 2,5	2,5 × 12,0	0,25 × 0,6	2,0 × 2,5	Mesocyclops	Chironomidae		
Октябрь	69-90	6,0-8,0	2,5-3,0	0,25	0,25	0,4 × 3,0	2,0 × 6,0	0,25 × 0,6	0,7 × 5,5	Mesocyclops	<i>L. kindtii</i> Mesocyclops Bosmina		
Бузоро-1, 1984 г.													
Июнь	27-38	1,5-2,0	1,0-1,7	0,05	0,2	0,8 × 1,5	1,0 × 1,7	0,3 × 0,5	0,35 × 0,6	<i>V. coregoni</i>	<i>C. affinis</i>		
Июль	58-80	4,0-6,0	2,5-3,0	0,25	0,2	1,5 × 3,0	2,5 × 4,5	1,5 × 3,0	1,5 × 3,5	Поленки, хиროномиды, поденки	Хиროномиды, поденки		
Сентябрь	82-89	6,0-7,0	3,0	0,25	0,3	1,2 × 8,0	2,5 × 3,5	0,6 × 1,3	2,2 × 4,1	Гидробиофаги	Хиროномиды		
								2,0 × 3,5	-	Хиროномиды	-		

рассматривать зависимость состава пищи не от возраста, а от размеров рыбы (Vinyard, 1980), поскольку не возраст рыбы, а достижение ими определенных размеров определяет возможности обнаружения и поимки жертвы.

Изменение характера питания пеляди в онтогенезе с точки зрения размерной селективности не исследовалось, в связи с чем возникла необходимость рассмотреть этот вопрос более подробно.

Питание личинок пеляди наблюдали в садках в оз. Обручевском в мае 1983 г. Первая партия личинок была посажена 13 мая. В возрасте двух суток они имели среднюю длину 9,5 мм и вес 5,1 мг. Переход личинок к активному питанию произошел на 6-е сутки при температуре воды 15°С. Этот переход не был одновременным для всех личинок. В первые двое суток пища присутствовала у 50% личинок, на третьи сутки — у 80%, на четвертые — у 100%. При переходе на внешнее питание индексы наполнения желудков невелики (6–18⁰/₀₀₀). Выбор кормовых организмов довольно разнообразен: босмины, молодь циклопов, диапомусы, коловратки. Размеры потребляемых организмов колебались от 0,25 до 0,70 мм (табл. 1). Это хорошо согласуется с данными о том, что размеры первых кормовых организмов у личинок сиговых рыб не превышает 0,5–0,6 мм (Максимова, 1965; Попов, 1967; Богданова, 1965; и др.). Интенсивность питания личинок резко возросла в 10-дневном возрасте (20 — 1416⁰/₀₀₀ при среднем 502⁰/₀₀₀). В это время они поедали молодь циклопов, диапомусов, ветвистоусых и мелких личинок хирономид. Размеры потребляемых организмов не превышали 0,8 мм. Личинки более поздней посадки (25 мая) при температуре воды 18° переходили раньше на экзогенное питание и имели уже в первые дни более крупные кормовые организмы в своих пищеварительных трактах. Интересно отметить тот факт, что личинки пеляди, достигшие длины 14–16 мм, потребляли личинок снетка длиной 4 мм, которые были случайно занесены в садок вместе с личинками пеляди.

Изменение соотношения размеров корма в связи с ростом пеляди на первом году жизни показано на рис. 1.

С ростом рыбы увеличиваются ее потенциальные возможности для потребления разных кормов и расширяется диапазон доступных для пеляди размеров жертв. При питании зоопланктоном ограничения в максимальных размерах жертвы отмечены только для личинок пеляди длиной 0,9–1,5 см. На первом году жизни пеляди минимальный размер съеденных организмов, по нашим данным, возрастал в два раза (от 0,15 до 0,25 мм) в связи с увеличением расстояния между жаберными тычинками (от 0,05 до 0,20 мм). Отметим, что отношение максимального размера жертвы (в дорзовентральном измерении) к размеру ротового отверстия для молоди пеляди равняется 0,8. Аналогичные цифры для молоди уклей равны 0,9 (Ивлев, 1955) и для личинок плотвы — 1,0 (Михеев, 1984).

Интересно подчеркнуть, что в озерах, где сеголетки пеляди питались преимущественно зоопланктоном, размерный диапазон потребляемых жертв и их относительные размеры менялись не только с ростом рыбы, но и в течение суток. Так, в светлое время потреблялись более мелкие и многочисленные в озере зоопланктеры, и модалный размер жертвы был гораздо меньше высоты раскрытия рта. Отношение наибольшего размера потребленной жертвы к размеру рта не превышало 0,4. В темное же время

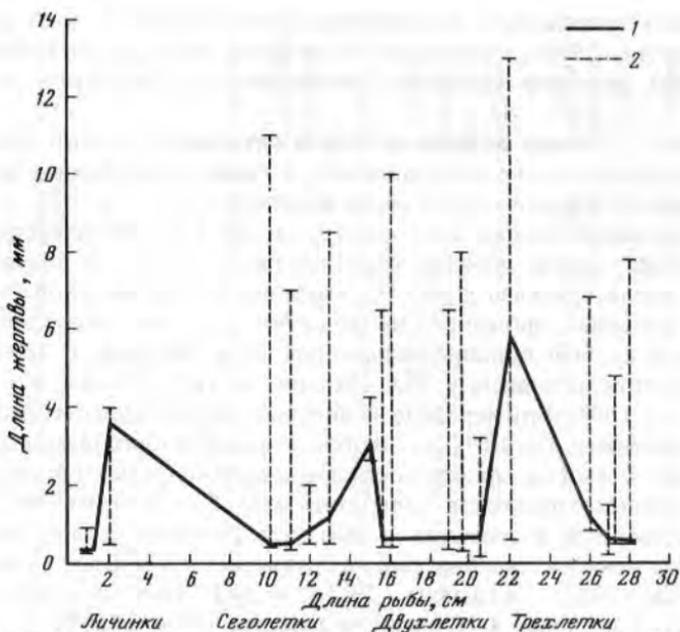


Рис. 1. Изменение модального (1), минимального и максимального (2) размеров жертвы в зависимости от длины и возраста пеляди в оз. Обручевском

суток модальный размер съеденных особей приближался к максимальному и ограничивался размерами глотки. При этом расширялся и пищевой спектр сеголетков, в котором преобладали хирономиды, имаго насекомых и крупные зоопланктонные организмы. Отношение размеров жертвы к размеру рта ночью достигало 0,8. С достижением рыбой длины 55 мм и до 90 мм диаметр глотки (2,5 мм) не увеличивался и максимальная толщина потребляемых жертв ограничивалась этим размером (см. табл. 1). По данным Михеева (1984), увеличение максимального размера жертв в ночное время у личинок плотвы в природных условиях сопровождалось качественным обеднением пищи. В наших условиях переключению на крупные объекты в темное время суток соответствовало расширение пищевого спектра с преобладанием в пище личинок хирономид, имаго насекомых и крупных зоопланктонных организмов *Leptodora kindtii*, *Heteroscope appendiculata*, *E. graciloides*. Причем, если в целом для пробы видовое разнообразие потребляемых жертв повышалось, то в индивидуальном плане увеличивалось однообразие состава пищи. Это, вероятно, отражало особенности ночного распределения жертв, их большую агрегированность.

В природных условиях преобладание в пище организмов определенного размера зависит от частоты их обнаружения, т.е. от плотности и заметности. По нашему мнению, заметность можно рассматривать как совокупность сигналов, поступающих от жертвы и вызывающих атаку рыбы. Проанализированный материал позволяет условно выделить две группы сигналов: визуальные, которые зависят от размера жертвы и ее пигментированности, и гидродинамические, зависящие от размера и характера движения жертвы.

Роль этих сигналов в выборе жертвы рыбой меняется с освещенностью. В сумерки и в темное время суток возрастает значение гидродинамических сигналов в поимке жертвы, но их различие не такое тонкое, как визуальных, и поэтому оптимальный размер жертвы приближается к максимальному. Обработка жертв (*L. kindtii*, хирономиды), длина которых значительно превышает толщину, затруднена (Михеев, 1984), что влияет на интенсивность питания в ночное время. Индексы наполнения желудков пеляди, несмотря на крупность объектов, значительно снижались; например, в августе с 190⁰/₀₀₀ в светлое время суток до 70⁰/₀₀₀ в темное время. В опытах (Михеев, 1984) четкое переключение в выборе жертвы с крупных на мелкие объекты обуславливалось, на наш взгляд, ярким проявлением эффекта научения в связи с ограниченным пространством в условиях аквариума и строго заданными параметрами опыта (один вид жертв, постоянное освещение и температура). Важность эффекта научения, подтвержденная на моделях, отмечалась многими исследователями (Vinyard, 1980; Godin, Keenleyside, 1984). Отмечено увеличение эффективности поимки жертв (Confer, Blades, 1975; Bohl, 1982). В опытах Фэрнасса (Furnass, 1979) пересаженная в аквариум с диаптомусами и дафниями молодь окуня из озера, где было обилие диаптомусов, переключалась на потребление исключительно дафний через 16 ч. Лебрессер (Lebrasseur, 1969) считает, что в искусственной емкости сокращаются усилия для поимки жертвы. Таким образом, искажаются реальные отношения между размерами жертвы и ростом рыбы.

Зависимость модального размера жертвы от кормовой базы четко выявилась при исследовании размерной избирательности у сеголетков пеляди в Буозере-1 (см. табл. 1). Преимущественное потребление пелядью бентосных организмов, обильных в озере, обусловило сдвиг модального размера к максимальному как в светлое, так и в темное время суток. Сравнение параметров ротового аппарата рыб с размерами жертв показало, что минимальный размер потребляемых жертв, которые были представлены *B. obtusirostris*, был несколько больше расстояния между тычинками. Доля *B. obtusirostris* в пище сеголетков была незначительной и снижалась с ростом рыб, так как расстояние между тычинками при этом увеличивалось, а крупные особи в популяции босмины были малочисленными. С ростом рыб минимальный размер жертв повышался всего с 0,2 до 0,3 мм, а максимум элективности смещался в сторону крупных жертв. Кроме того, расширялся диапазон линейных размеров потребляемых организмов. Качественный состав их жертв при этом отражал изменение кормовой базы.

Размеры потребляемых кормов пелядью разных возрастных групп приведены в табл. 2.

Проведенный нами анализ питания пеляди от стадии личинки до половозрелого возраста в оз. Обручевском показал, что в течение первых трех лет жизни с ростом рыб от 0,9 до 29 см минимальный размер потребляемых жертв увеличивался от 0,1 до 0,30 мм. Преобладание жертв того или иного размера в питании особей разного возраста в большей степени определяется численностью кормовых организмов в озере. Так, замена доминирующей в зоопланктоне в 1983 г. *Bosmina obtusirostris* на более крупную *B. coregoni* в 1984–1985 гг. отразилась на увеличении модального размера потребляемых жертв с 0,35 до 0,50 мм. С массовым вылетом хирономид в

Таблица 2

Размеры организмов, потребляемых пелядью на разных стадиях онтогенеза

Дата наблюдений	Длина рыбы, см	Размеры жертв, мм			Доминирующий пищевой компонент	Преобладающий размер в популяции зоопланктона, мм	Биомасса зоопланктона, г/м ³
		минимальный	максимальный	модельный			
Личинки, 1983 г.							
17-24.V	0,95-1,4	0,1	0,8	0,25	<i>V. longirostris</i>	0,25-0,3	2,3
25-29.V	0,90-1,2	0,25	0,5	0,30	То же	0,25-0,3	2,0
25-29.V	1,10-1,6	0,25	4,0	4,0	Личинки снетка	4,00-4,3	2,0
Сеголетки, 1983 г.							
25.VII	10,3	0,35	7-11	0,35	<i>V. longirostris</i>	0,35	0,9
17.VIII	11,4	0,35	7,1	0,35	То же	0,35	0,7
12.IX	11,7	0,25	1,1	0,70	<i>D. brachyurum</i>	0,60	0,4
30.IX	12,8	0,35	9,0	0,8	<i>D. cristata</i>	0,6-0,8	0,8
Двухлетки, 1984 г.							
7.V	15,0	3,0	4,1	3,50	Куколки хирономид	-	0,02
7.VI	15,5	0,30	6,0	0,50	<i>V. coregoni</i>	0,4-0,6	1,50
23.VI	16,0	0,30	10,0	0,50	<i>V. coregoni</i> , имаго насекомых	0,4-0,6	4,10
25.VII	19,0	0,40	4,5	0,50	<i>V. coregoni</i>	0,4-0,6	2,1
6.VIII	19,0	0,35	6,0	0,50	Тот же	0,4-0,6	1,2
6.IX	19,1	0,40	8,0	0,50	"	0,3-0,5	1,0
18.X	20,6	0,30	2,6	0,50	"	0,4-0,6	1,1
Трехлетки, 1985 г.							
21.V	21,7	0,40	13,0	1,1 и 6,0	<i>p. Syclops</i> и куколки хирономид	1,1	0,6
17.VI	26,2	0,50	7,0	0,5 и 0,6	<i>V. coregoni</i> , <i>D. cristata</i>	0,5-0,8	1,9
17.VII	27,8	0,30	1,6	1,0 и 0,5	<i>V. coregoni</i> , <i>E. graciloides</i>	0,4-0,5 и 1,0	1,0
21.VIII	27,5	0,40	5,0	0,6 и 0,4	<i>V. coregoni</i> , <i>D. brachyurum</i>	0,4-0,5 и 0,6	1,6
6.IX	27,9	0,40	8,0	0,5 и 0,6 и 1,0	<i>V. coregoni</i> , <i>D. brachyurum</i> , <i>E. graciloides</i>	0,4-0,6 и 1,0	1,5 -

мае связано преимущественное их потребление как двух-, так и трехлетками пеляди, что обусловило равное значение максимальных размеров потребленных жертв у рыб разной длины. Кроме того, одинаковый максимальный размер жертв (4 мм) отмечен как у личинок длиной 1,6 см, так и у сеголетков длиной 12,8 см. В данном случае это связано с потреблением личинками пеляди личинок снетка при высокой плотности и доступности

Таблица 3

Размеры жертв у пеляди старших возрастных групп в оз. Чертовском

Дата сбора материала	Длина рыбы, см	Размер жертвы, мм			Доминирующий пищевой компонент
		минимальный	максимальный	модальный	
Возраст 3+					
1.IX 1978	26,3	0,5	12,0	2,5	Моллюски
14.IX 1979	23,6	0,3	13,0	0,6	<i>B. obtusirostris</i> , <i>D. brachyurum</i>
31.VIII 1981	36,8	0,5	6,0	0,5–0,6	<i>D. brachyurum</i> <i>C. affinis</i> ,
12.XI 1982	35,1	0,4	1,5	1,0	<i>D. longispina</i>
Возраст 4+					
14.IX 1979	25,2	0,3	5,0	0,6	<i>B. obtusirostris</i> , <i>D. brachyurum</i>
Возраст 6+					
31.VIII 1981	37,3	0,5	6,0	0,6	<i>C. affinis</i> , <i>D. brachyurum</i>
27.VI 1984	43,0	0,4	5,0	0,5 и 2,5	<i>B. obtusirostris</i> , <i>Euglesa</i> sp.

этих жертв в садке, где подрачивалась пелядь. Или, например, при сравнении размеров организмов, потребленных в июле за все три года выращивания (1983–1985), можно отметить не увеличение, а уменьшение максимальных размеров жертв.

Некоторые исследователи отмечали, что у пеляди старших возрастных групп мелкие рачки в рационе заменяются крупными (Гордеева, 1964; Новоселов, 1984). Однако в условиях наших озер такого явления не отмечалось, что показано на примере пеляди из оз. Обручевского, где на протяжении всей жизни основной пищей особей всех возрастных групп были мелкие массовые формы зоопланктона. Увеличение минимальных размеров жертвы четко прослеживается только на первом году жизни. Начиная со стадии малька, модальные размеры потребляемых зоопланктеров соответствовали модальным размерам особей в популяциях кормовых организмов, и наши данные не позволяют судить о предпочтительном выедании более крупных форм зоопланктона (см. рис. 1). С ростом рыб от личинок до 6+ лет максимальный размер жертв увеличивался более чем в 50 раз (от 0,7 до 40 мм), а минимальный повышался всего от 0,1 до 0,3 мм. Поскольку в позднем онтогенезе пеляди фильтрационный аппарат меняется незначительно, старшевозрастные группы рыб потребляли в большом количестве мелкие организмы (табл. 3). При этом пелядь имела высокий темп роста.

Эти данные находятся в противоречии с точкой зрения некоторых авторов (Скопцов и др., 1983), которые полагают, что для обеспечения высокого темпа роста и удовлетворения пищевых потребностей необходимо, чтобы в нагульный период оптимальный размер кладоцер был не менее 0,8 мм, копепод – 1,0 мм. Многолетние данные по темпу роста пеляди и по размеру потребляемых ею кормовых организмов приводят

нас к заключению, что удовлетворение пищевых потребностей, а следовательно, и темп роста зависел не столько от размеров жертв, сколько от их обилия и доступности. На наш взгляд, потребление и более мелких организмов может окупиться, если их доступность высока. Расчет энергетического баланса трехлетней пеляди в разные годы показал, например, что коэффициент ассимилированной пищи на рост K_2 был выше в 1981 г. при потреблении мелких ветвистоусых (*Daphnia cristata* — 0,6–0,8 мм), чем в 1980 г., когда пелядь питалась крупной *L. kindtii* (4,5–5,0 мм), но биомасса зоопланктона была в два раза ниже. В 1982 г. при потреблении пелядью мелких (0,6 мм), но многочисленных в озере дафний отмечено наибольшее за сезон значение коэффициента K_2 (19%). И в 1985 г. питание мелкими ветвистоусыми (*B. coregoni* 0,4–0,5 мм и *D. cristata*, *D. brachyurum* — 0,6 мм) при их обилии в озере в июле-августе обеспечило высокий темп роста трехлеток (K_2 — 25 и 16% соответственно). Таким образом, сравнение данных за разные годы по темпу роста трехлетней пеляди по размерам потребляемых ею кормовых организмов и уровню развития зоопланктона подтверждает, что в конечном итоге удовлетворение пищевых потребностей зависело не столько от размеров жертв, сколько от их доступности, в первую очередь обилия в озере.

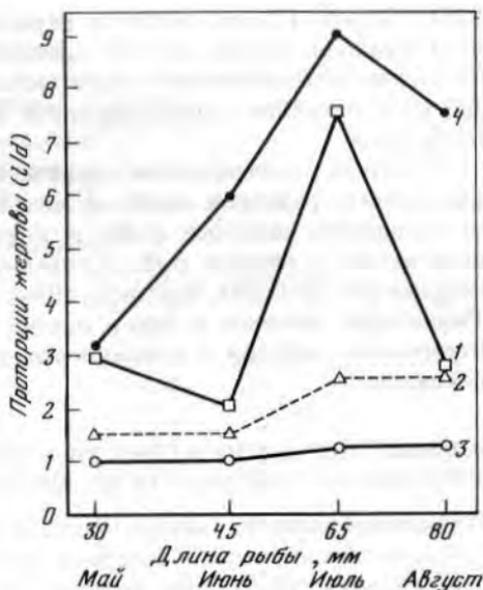
Анализ размерного состава пищи пеляди в возрасте от 0+ до 6+ и в пяти разнотипных озерах выявил значительную амплитуду колебаний размеров потребленных организмов, зависящую от сезонной динамики размерной структуры кормовой базы. Оказалось, что в озерах с высокой биомассой бентоса размерный диапазон жертв увеличивался и в Моткозере, например, у трехлетней пеляди составил от 0,3 до 36 мм. В озерах с низкой биомассой бентоса, где в питании преобладали планктонные организмы, возможности крупных рыб проявлялись в интенсивном потреблении падающих в воду воздушных насекомых в период их массового лета (озера Макаровское, Обручевское). Кроме того, взрослая пелядь использовала в пищу крупных жуков, ручейников, пиявок, стрекоз (оз. Люпинское), моллюсков (озера Чертовское, Моткозеро) и рыбу (Моткозеро, Обручевское). Разница в минимальных размерах потребляемых пелядью кормовых организмов составляла всего 0,25–0,5 мм.

Зависимость размерной избирательности от состояния кормовой базы отражает сравнение значений модальных размеров потребляемых жертв. Если в Моткозере модальный размер потребляемых кормовых объектов колебался в пределах 0,7–21,0 мм, то в озерах Макаровском, Люпинском и Чертовском с преобладанием в питании зоопланктона модальный размер жертв равнялся 0,4–6,0 мм — в первом, 0,3; 1,0 — во втором и 0,5; 2,5 мм — в третьем. Следует подчеркнуть совпадение модального размера съеденных особей какого-либо вида корма с размером наиболее многочисленных особей в популяции этих организмов в озере. Отклонения от этого совпадения обычно наблюдались при потреблении особей с повышенной пигментацией, о чем будет сказано ниже.

Таким образом, размерная селективность в питании, основанная на соотношении размеров рыбы и кормовых объектов, лимитирует поимку и обработку жертвы и ярко проявлялась при потреблении крупных организмов (бентос, рыба). Сезонные изменения в размерах жертв объясняются динамикой размерной структуры как жертв, так и потребителей.

Рис. 2. Изменение пропорций жертвы с ростом сеголетков пеляди в оз. Обручевском

1 — модальный размер жертвы в темное время; 2 — модальный размер в светлое время; 3 — минимальный размер жертвы; 4 — максимальный размер жертвы



Многие авторы при анализе питания рыб-планктофагов отмечали преимущественное выедание крупных зоопланктов как в естественных (Венглинский, 1962; Лоскутова, Соловов, 1969; Пушаева, 1980; Скопцов и др., 1983 и др.), так и в экспериментальных условиях (Brooks, 1968; O'Brien et al., 1976; Jacobs, 1978; Crowder, Binkowski, 1983; и др.). Под размером имелась в виду длина тела жертвы, поверхность тела (Bohl, 1982) или размер одной части тела (Zaret, Kerfoot, 1975). По выдвинутой гипотезе "кажущегося размера" (O'Brien et al., 1976) выбор жертвы зависит от ее абсолютного размера и близости к рыбе. "Кажущийся размер" связан с углом падения проекции жертвы на сетчатку глаза хищника и является функцией размера жертвы и расстояния до нее. Многочисленными опытами доказано, что расстояние, на котором хищник замечает свою жертву, линейно возрастает с увеличением ее размеров (Протасов и др., 1966; Townsend, Risebrow, 1982; Confer, Blades, 1975a, b; Vinyard, O'Brien, 1976; Kettle, O'Brien, 1978). Выведено уравнение этой зависимости (Ware, 1971). Рассчитан размер того реального участка в трехмерном пространстве, в пределах которого рыба обнаруживает жертву (Confer et al., 1978; O'Brien, 1979; Schmidt, O'Brien, 1982), а также скорость его облова (English, 1983).

Выбор в пищу крупных зоопланктов объясняется Заретом (Zaret, 1980) тем, что вероятность поимки жертвы монотонно возрастает с увеличением длины рыбы. Наряду с этим имеются данные, полученные в природных условиях, о выборе рыбами из популяций кормовых организмов жертв среднего размера. Вероятно, это связано с большей частотой встреч рыбы и жертвы, когда численность последних велика (Пианка, 1981). Одним из первых избирание жертв по размеру изучал В.С. Ивлев (1955) и при построении кривых элективности установил, что ее максимум приходится не на самые крупные жертвы, а смещен в сторону жертв более мелких размеров. Сравнивая результаты работ В.С. Ивлева

(1955), Зарета (Zaret, 1980) и Вернера (Werner, 1974), В.Н. Михеев (1984) приходит к выводу, что диапазон размеров потребленных жертв и положение максимума на кривой элективности зависят как от концентрации и соотношения размерных групп жертв, так и от параметров ротового аппарата.

При питании зоопланктоном крупные рыбы не ограничены в отношении максимальных размеров жертв, и механизм избирательности, связанный с соотношением размеров рыбы и кормовых организмов, ярко проявляется только у молоди рыб, которая ограничена в выборе жертвы параметрами рта (Schmidt, Holbrook, 1984) (рис. 2).

Рассмотрим значение у жертв других элементов экологии таких, как контрастность окраски и особенности движения для селективности питания пеляди.

ВЛИЯНИЕ ПИГМЕНТИРОВАННОСТИ И МОБИЛЬНОСТИ КОРМОВЫХ ОРГАНИЗМОВ НА ИХ ВЫБОР РЫБАМИ

Пигментированность жертв. Реакция рыбы на жертву определяется не столько абсолютными размерами последней, сколько ее заметностью. Брукс (Brooks, 1965) ввел понятие "видимый размер", значение которого было продемонстрировано в опытах с озерной форелью (O'Brien, 1979). Для целого ряда видов кладоцер получили четкую линию зависимость расстояния реакции именно от "видимого", а не от действительного размера жертв. Так, для *H. gibberum* — это размер тела без оболочки, а для *Daphnia longiremis* — размер пигментированной части тела без "шлема". Выяснено, что как окраска кормового объекта (Confer et al., 1978), так и ее интенсивность (Kettle, O'Brien, 1978) являются важными факторами для выбора его рыбой. Экспериментально показано, что рыбы в первую очередь выедают дафний более пигментированных (Vinyard, O'Brien, 1976), с большим содержанием гемоглобина (Confer et al., 1978) и с эфиппиями (Mellors, 1975). Аналогичные факты установлены Стенсоном (Stenson, 1978, 1981) для личинок двух видов хабоусов.

Значение пигментации жертвы подробно исследовано Заретом (Zaret, 1980). В опытах доказано, что часто существенным для выбора рыбой кормового объекта является не вся его окраска, а наличие какого-либо ярко окрашенного участка, создающего контрастность. Это может быть крупный глаз (Zaret, Kerfoot, 1975), включения, жировые капли, наполненный кишечник (Zaret, 1980), наличие яиц (Грандилевская-Дексбах, Ожегова, 1955; Gliwicz, 1981; Vuorinen et al., 1983; Bohl, 1982), эфиппии (Mellors, 1975). Зарет (Zaret, 1980) предполагает, что размер кладоцер — менее важный сигнал для хищника, чем размер глаза и наполнение кишечника.

Рассмотрим связь селективности в питании пеляди с повышением пигментированности кормовых организмов при наличии у них яиц или эфиппий. Для анализа этой зависимости было просчитано количество яйценосных особей и особей без яиц в желудках 711 экз. рыб, а также установлено подобное соотношение в пробах зоопланктона, собранных в это же время. Выбор босмины в качестве основного объекта обуслов-

Таблица 4

Выбор пигментированных жертв пелядью

Вид потребляемых организмов	Процент пигментированных особей		Дата сбора материала	Озеро	Число исследованных рыб	
	в пище пеляди	в зоопланктоне				
Наличие яиц						
<i>B. obtusirostris</i>	90	6	6.VI 84	Буозеро-1	19	
	80	14	21.VI 84		60	
	75	7	12.IX 85		5	
<i>B. longirostris</i>	60	46	24.VI 84	Долгое	58	
	100	23	27.VII 84		52	
<i>B. coregoni</i>	83	40	7.VII 84	Обручевское	2	
	75	30	23.VII 84		8	
	40	10	5.IX 84		10	
	80	36	6.IX 84		14	
<i>Ch. sphaericus</i>	77	6	22.VIII 83	Люпинское	16	
	64	25	22.VIII 83		16	
<i>D. cristata</i>	100	23	27.VII 84	Долгое	52	
	80	12	25.VII 83		Обручевское	110
	90	25	16.VIII 83			128
Наличие эфипхий						
<i>S. vetulus</i>	100	2	5.VII 83	Буозеро-1	25	
<i>A. rectangula</i>	95	0	2.X 81	Моткозеро	25	
<i>B. coregoni</i>	100	44	18.X 84	Обручевское	30	
<i>D. cristata</i>	100	2	5.X 84	Долгое	50	
<i>C. affinis</i>	100	100	5.X 84		50	
<i>D. cristata</i>	100	0	4.X 80	Обручевское	15	
	80	2	30.IX 83		35	
<i>C. affinis</i>	100	90	30.IX 83		35	

лен ее значительную ролью в питании пеляди, а также удобством для подсчета вследствие хорошей сохранности при фиксации проб и в желудках рыб.

Результаты исследований в различные периоды в разных озерах приведены в табл. 4. Видно преобладание в пище пеляди яйценосных особей, доля которых колебалась от 40 до 100% от общего числа потребленных организмов данного вида. В зоопланктонных пробах количество яйценосных особей значительно меньше — от 6 до 47%.

Заметность жертв, связанных с их пигментацией, зависит от освещенности, меняющейся в течение суток. С этой точки зрения интересно проследить динамику соотношения яйценосных жертв в составе пищи и в популяции босмин в озере. Наблюдения проведены в оз. Обручевском в июле—августе 1983 г. и в августе 1984 г. (табл. 5, рис. 3). Установлено, что в светлое время суток подавляющее количество потребленных организмов были яйценосными и их процент достигал максимума в полдень в период наибольшей освещенности. В зоопланктонных пробах наблюдалось обратное соотношение: преобладали особи без яиц. В темное время карти-

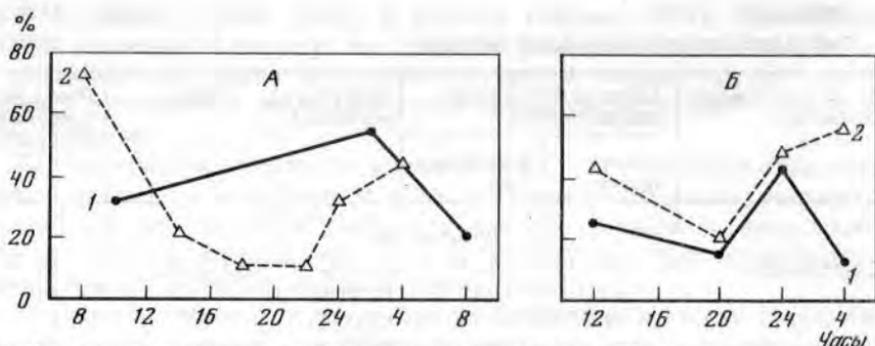


Рис. 3. Суточные изменения в поверхностном слое биомассы *Eudiaptomus graciloides* (в % от общей биомассы зоопланктона) (2) и его доли в пище пеляди (1) А – оз. Макаровское (июль 1984 г.); Б – оз. Долгое (сентябрь 1982 г.)

на менялась: уменьшалась доля яйценосных особей в пище пеляди, их соотношение приближалось к таковому в зоопланктоне, т.е. можно отметить отсутствие селективности при питании босминами в темноте. Описанная зависимость прослежена нами на нескольких видах ветвистоусых родов *Bosmina*, *Daphnia*, *Chydorus*. В литературе имеются аналогичные данные, полученные при изучении питания рыб дафниями (Bohl, 1982).

Повышение заметности босмин было связано и с наполнением их кишечника. Так, в пище пеляди, отловленной в светлое время суток (17.VIII 1984 г.) в оз. Обручевском, до 95% составляли особи с сильно наполненным кишечником, а потребленные в темное время разных размеров босмины были с яйцами и без яиц, с различной степенью наполнения кишечника. Обычным явлением в питании пеляди осенью было потребление босмин с эфиппиями или одних эфиппий, хотя в зоопланктоне озера далеко не все особи в популяции босмин имели эфиппии (табл. 5). Выбор пелядью наиболее пигментированных жертв наблюдался и при потреблении организмов других видов зоопланктона (см. табл. 4). Например, количество яйценосных дафний в пище достигало 80–100% (озера Обручевское, Долгое), а доля яйценосных особей хидоруса – 64% (оз. Люпинское). Отмечено также потребление пелядью в отдельные периоды исключительно эфиппальных особей таких видов, как *D. cristata*, *Ceriodaphnia affinis*, *Alona rectangula*, *Simocephalus vetulus*.

Таким образом, при питании пеляди зоопланктоном селективность была связана со степенью пигментации жертв, а проявление этой зависимости ограничивалось освещенностью.

Мобильность кормовых организмов. Заметность жертв связана с их подвижностью: подвижные объекты воспринимаются рыбами на гораздо большем расстоянии (Протасов, 1968). Малоподвижный образ жизни в некоторых случаях увеличивает вероятность выживания кормовых организмов (Гиляров, 1977, 1982; Zaret, 1980; Bohl, 1982). Кроме того, важную роль в защите от выедания играет ускользящая способность жертв, определяемая их мобильностью, которая в свою очередь зависит от размеров и видовых особенностей кормовых организмов (Eggers, 1977; Vinyard, 1980; Zaret, 1980). С.А. Пионтковский (1985), исследуя поведение копепод, пришел к заключению, что особи, развивающие при реакции

Таблица 5

Суточные изменения соотношения яйценосных особей *Bosmina coregoni* в пище пеляди и в зоопланктоне оз. Обручевского

Дата сбора материала (n — число рыб)	Часы суток	Процент яйценосных особей		Дата сбора материалов (n — число рыб)	Часы сбора	Процент яйценосных особей	
		в пище пеляди	в зоопланктоне			в пище пеляди	в зоопланктоне
24–25.VII 1983 г. (n = 110)	8.00	75	14	16–17.VIII 1983 г. (n = 128)	12.00	90	4
	12.00	100	33		16.00	70	2
	16.00	70	33		20.00	62	4
	20.00	80	20	5–6.VIII 1984 г. (n = 37)	14.00	70	30
	24.00	45	50		18.00	67	30
	4.00	35	33		22.00	30	33
16–17.VIII 1983 г. (n = 128)	8.00	85	20	2.00	40	50	
	20.00	68	8	6.00	60	30	
	24.00	40	7	10.00	80	27	
	4.00	20	40	14.00	80	33	
	8.00	80	25				

избегания высокую скорость скачкообразного движения, выедаются рыбами менее интенсивно, но продолжительность такого движения ограничена из-за большого расхода энергии. Таким образом, энергетическая невыгодность, которая ограничивает использование этого способа избегания хищника, и возрастание заметности при активном движении ограничивают использование этого защитного механизма (Ware, 1973; Eggers, 1976; Zaret, 1980). К тому же характерные движения жертвы способствуют процессу научения хищника, создавая "искомый образ", что увеличивает вероятность атаки (Confer, Blades, 1975; Furnass, 1979; Vinyard, 1980; Bohl, 1982; Godin, Keenleyside, 1984). В экспериментах была установлена способность к ускользанию кормовых организмов различных видов зоопланктона, которую определяли процентом неудачных атак рыбы. Например, эта величина колебалась от 40 до 93% при поимке рыбами диаптомусов (Kettle, O'Brien, 1978; Bohl, 1982). Опытами Дреннера с соавторами (Drenner et al., 1978, 1982) выяснено, что веслоногие рачки могут противостоять всасыванию и этим увеличивать число неудачных атак хищника. Кроме того, большая ускользающая способность веслоногих по сравнению с ветвистоусыми ракообразными обеспечивается их высокой скоростью плавания (в 10–15 раз выше, чем у кладоцер) и способностью резко менять направление во время движения. Исходя из этого, низкую ускользающую способность ветвистоусых можно объяснить особенностями их морфологии и движения.

Проанализируем на нашем материале, как различная ускользающая способность двух групп зоопланктеров отражается на составе пищи пеляди. С этой целью сопоставим данные по соотношению ветвистоусых и веслоногих ракообразных в пище рыб и по биомассе озера в этот же период (табл. 6). Для сравнения возьмем озера Обручевское, Долгое, Макаровское (с низкой биомассой бентоса), где в пище пеляди постоянно пре-

Таблица 6

Биомасса основных групп зоопланктона и их соотношение в пище пеляди в различных озерах

Год и месяц наблюдений	Доля в пище, %		Биомасса в озере, г/м ³	
	ветвистоусые	веслоногие	ветвистоусые	веслоногие
Обручевское				
1979, VI	99	1	0,9	0,2
1980, VII-IX	88	12	0,4	0,3
1981, VIII	98	2	1,4	0,4
1982, VI-X	65	8	1,3	0,5
1983, VII-IX	86	3	0,4	0,2
1984, VI-IX	73	2	1,0	0,2
Долгое				
1980, VII-IX	50	45	0,2	0,6
1982, VII	98	2	0,4	1,4
1982, X	6	88	0,2	0,9
1984, VI-IX	63	36	0,2	0,4
Макаровское				
1981, VII	52	47	0,8	1,0
1982, VIII	100	0	0,6	0,5
1982, IX	31	65	0,2	0,5
1983, VIII	57	43	0,9	0,9
1983, VIII	67	31	0,4	0,7
1983, IX	29	71	0,2	0,7
1984, VII	58	37	0,3	0,6

обладали зоопланктонные организмы при средней биомассе зоопланктона в озере 2 г/м³, а степень доминирования основных групп зоопланктона в озерах различна. В оз. Обручевском доминировали ветвистоусые ракообразные, биомасса которых за период наблюдения в три раза превышала биомассу веслоногих. Обратное соотношение (2:1) характерно для оз. Долгого, а в оз. Макаровском, где веслоногие также являлись ведущей группой, их биомасса незначительно превышает таковую ветвистоусых. Несмотря на эти различия, ветвистоусые ракообразные преобладали в пище пеляди во всех озерах. Доминирование группы веслоногих в зоопланктоне озер Долгое и Макаровское отражалось в увеличении в целом их доли в пище рыб в среднем за год от 34 до 48% и от 32 до 48% соответственно. Веслоногие даже при постоянном обилии в этих озерах преобладали в питании пеляди только в отдельные периоды (обычно осенью), когда биомасса ветвистоусых была очень мала (0,1–0,2 г/м³). Это свидетельствует о том, что ветвистоусые более доступны для пеляди из-за низкой ускользящей способности, что было подтверждено исследователями экспериментальным путем. При рассмотрении мобильности кормовых организмов нельзя не коснуться вопроса об ограниченности этой адаптации. Это проявляется особенно наглядно при уменьшении освещенности, когда зрительная ориентация уступает место сейсмочувствительной и активное движение жертв становится причиной обнаружения их рыбами.

При изучении суточного ритма пеляди нами было отмечено, что в темное время в пищевом комке резко повышается количество мигрирующих кормовых объектов, для которых характерны резкие дергающиеся движения. Например, доля *L. kindtii* увеличивалась от 5% днем, до 100% у отдельных экземпляров ночью (август 1982 г.) в пище пеляди в оз. Долгом. В оз. Обручевском в июле 1982 и 1983 гг. ночью содержимое пищевого комка было представлено *L. kindtii* или личинками и куколками хаоборусов. В темное время пелядью также потреблялись мигрирующие с характерными движениями личинки хирономид родов *Tanytarsus*, *Procladius*.

Кроме того, было прослежено изменение количества веслоногих ракообразных в пище пеляди в течение суток, доля которых повышалась в темное время суток и снижалась в светлое. Эта закономерность наглядно проявлялась в озерах, где веслоногие доминировали. Так, в оз. Долгом в августе 1982 г. днем *E. graciloides* составлял в среднем 40% по массе пищевого комка, а ночью — до 96%; в сентябре — 38 и 60% соответственно. В оз. Макаровском (июль 1984 г.) доля в пище пеляди *E. graciloides* в 12 ч равнялась 31% по массе, в 24–2 ч ночи — 53%, а в 4–8 ч утра — 21% (рис. 3). Селективное потребление копепод в темноте, по-видимому, обусловлено тремя причинами: резкие движения веслоногих, уменьшение ускользящей способности в темноте за счет уменьшения двигательной активности, увеличение вдвое концентрации веслоногих в это время в поверхностных водах.

Таким образом, с одной стороны, большая мобильность веслоногих ракообразных и активно мигрирующих кормовых объектов снижает их потребление пелядью, а с другой — способствует их преобладанию в пище при уменьшении освещенности.

СОВПАДЕНИЕ МЕСТ НАГУЛА РЫБ И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЖЕРТВ

Существующая неравномерность распределения кормовых организмов отражается в изменении пищевого спектра рыб, нагуливающих в разных частях озера. В наших малых озерах можно выделить две основные зоны: пелагиаль и побережье. Поэтому было проведено сравнение данных по питанию и распределению пеляди, а также анализ проб зоопланктона, отобранных синхронно в оз. Обручевском в июне 1985 г.

Установлено, что изменения состава пищи пеляди, отловленной в разных зонах озера, определялись различиями в структуре зоопланктона пелагиали и побережья (табл. 7). Так, большая концентрация в побережье таких видов, как *B. coregoni* и *E. graciloides*, определяла их преобладание в пище пеляди. Обратная картина наблюдалась с другими веслоногими, что связано с их большей численностью в пелагиали в это время. Судя по этим данным, в озере существует разделение зон откорма трехлетней пеляди.

Изменение зоны нагула рыб также связано с их ростом. На первом году жизни пелядь в оз. Моткозеро в начале лета потребляла зарослевые формы зоопланктона (*E. lamellatus*, *Acroporus harpae*, *Camptocercus rectirostris*), что было обусловлено приуроченностью стаяк мальков к прибрежной зоне с обилием данных видов. Переход подросшей рыбы в пелагическую зону озера, где в июле в большом количестве отмечалась *L. kindtii*, отразился

Таблица 7

Состав пищи пеляди и соотношение видов зоопланктона в пелагиали и в прибрежной зоне оз. Обручевского (июнь 1985 г.)

Вид кормовых организмов	Доля в пище пеляди, % по массе		Доля в зоопланктоне, % по биомассе	
	Пелагиаль	Прибрежье	Пелагиаль	Прибрежье
<i>Bosmina coregoni</i>	27	11	54	22
<i>Daphnia cristata</i>	21	27	20	17
<i>Leptodora kindtii</i>	1	27	—	—
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	3	5	17	59
<i>Heterocope appendiculata</i>	27	6	7	1
Cyclopoidae	21	4	13	1

в доминировании организмов этого вида в пище пеляди. Пространственное распределение рыб связано с изменением освещенности в течение суток. В озерах Обручевском и Долгом было отмечено появление в пище пеляди в темное время суток мелких прибрежных личинок хируномид рода *Tanytarsus* и взрослых ракообразных *Sida crystallina*, *Chydorus sphaericus*, *Alona costata*, что объясняется подходом пеляди к берегам ночью. Аналогичное явление наблюдалось в озерах Чертовском и Мотк-озере, где присутствию в пище пеляди моллюсков р. *Euglesa* сопутствовали рачки *A. costata*, *E. lamellatus*, *Mesocyclops albidus* или водяные клещи и хируномиды *Tanytarsus gr. gregarius*.

Преобладание в питании пеляди озер Макаровского, Обручевского, Люпинского, Чертовского организмов пелагического зоопланктона показывает, что места нагула взрослых рыб были в основном связаны с пелагиалью (с эпилимнионом). При этом отмечена "сопряженность" потребления организмов разных видов зоопланктона, т.е. кормовые организмы некоторых видов не встречались один без другого в пищевых комках отдельных рыб, а увеличение их встречаемости и доля по массе шло параллельно. В питании пеляди в разных озерах удалось выделить несколько таких "комплексов" пищевых компонентов. Чаще всего в пище рыб встречался "комплекс" ракообразных родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Diaphanosoma*. Такая взаимосвязанность присутствия этих видов в пище объясняется их "пространственным перекрыванием" в зоопланктонном сообществе, так как, по данным А.М. Гилярова, В.Ф. Матвеева (1977), совпадающее распределение свойственно таким видам, населяющим эпилимнион, как *D. cucullata*, *D. brachyurum*, *B. longirostris*. В пище пеляди озер Чертовского и Люпинского всегда совместно присутствовали *L. kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, причем доля этих организмов в питании повышалась синхронно в темное время суток, когда они мигрируют в поверхностные слои. Значение миграций как фактора пространственного распределения жертв, влияющего на их выбор рыбами, наглядно иллюстрирует суточная динамика состава пищи пеляди.

Неравномерность пространственного распределения жертв выражается

в их агрегированности. Зависимость питания рыб от плотности и агрегированности кормовых организмов обсуждалась многими исследователями (Ивлев, 1955; Половкова, Пермитин, 1981; Баканов, 1984; Hassel, May, 1974; Cook, Hubbard, 1977, Charnov, 1976; Comins, Hassel, 1979; Iwasa, 1982; Iwasa et al., 1981; Williams, 1983). Большая эффективность питания в скоплениях кормовых организмов объясняется Таунсендом (Townsend, Risebrow, 1982) возрастанием количества атак рыбы при использовании кроме зрения, тактильных и обонятельных рецепторов.

При анализе питания пеляди в наших озерах выяснилось, что в некоторых случаях наблюдалось резкое расхождение состава пищи одноразмерных рыб одной пробы. Причем это сопровождалось питанием отдельных групп рыб только одним видом корма. Например, у рыб в оз. Чертовском (26. VI 1984 г.) содержимое пищевых комков было представлено моллюсками или *B. obtusirostris*. В Буозере-1 (12. IX 1985 г.) одни сеголетки имели в составе пищи только куколок поденок, другие – веслоногого рачка *H. appendiculata*, третьи – *B. obtusirostris*. В оз. Долгом (5. X 1984 г.) желудочно-кишечный тракт одних рыб был заполнен *B. longirostris*, других – *M. leuckarti* или личинками хируномид и хаоборусов у одних и *M. leuckarti* у других (24. IV 1983 г.). Отдельное нахождение двух видов босмин (*B. coregoni*, *B. obtusirostris*) в пище двухлетков пеляди, одновременно отловленных в оз. Обручевском (23. VI 84 г.), можно объяснить только откормом рыб на разных пятнах, образованных в озере этими организмами.

По литературным данным известно, что перечисленные выше кормовые организмы обладают способностью к образованию плотных скоплений. Неравномерность потребления кормовых объектов особенно возрастала в темное время суток, так как сейсмочувствительное восприятие зависит от плотности и миграций жертв (Costa, Cummins, 1972). Например, в оз. Обручевском пелядь, отловленную ночью (июль 1982, 1983 гг.), четко можно было разделить по составу пищи на две группы: с личинками хаоборусов и с *L. kindtii*.

Таким образом, неравномерность присутствия кормовых объектов в пище пеляди и выбор жертв отражали агрегированность кормовых организмов в озере в соответствующий период.

СУТОЧНАЯ РИТМИКА ПИТАНИЯ ПЕЛЯДИ

При зрительной ориентации заметность жертв находится в большой зависимости от освещенности. Для потребления планктонных рачков существует порог минимальной освещенности (Гирса, 1959; Vlastex, 1968). Значение пороговой освещенности отрицательно скоррелировано с размером рыбы (Павлов, Сбикин, 1967). Немаловажное значение для рыб имеет характер освещения их жертв и контрастность, которая увеличивается с наличием фона (Протасов, 1968; Протасов, Сбикин, 1970; Zaret, 1980; Janssen, 1981, 1982). С уровнем освещенности непосредственно связана дальность видимости у рыб, а также расстояние, с которого проявляется реакция на жертву (Гирса, 1959; Зуссер, 1961; Wright, 1981; Townsend, Risebrow, 1982; и др.).

Увеличение степени доступности корма при низкой освещенности дости-

гается помимо зрения за счет органов боковой линии и хеморецепции (Жанаева, 1956; Дислер, 1960; Janssen, 1982; Townsend et al., 1982; и др.). По мнению И.И. Гирсы (1981), переход на восприятие другими органами чувств у "зрительного" потребителя снижает интенсивность питания, так как зрение является наиболее универсальным анализатором. Изменение освещенности, меняя значение отдельных рецепторов в добычании пищи, определяет суточный ритм питания.

Необходимо подчеркнуть, что состав пищи пеляди в течение суток изменяется. Как по нашим данным, так и по материалам других авторов, в светлое время в пище пеляди преобладали ветвистоусые ракообразные, в сумерки увеличивалось количество веслоногих, а в ночное время возрастала доля активно мигрирующих форм и крупных объектов (Сычева, 1955; Подболотова, 1977; Новоселова, 1982; Алексеев, 1984; "Исследование взаимосвязи...", 1986; и др.). На Севере в условиях постоянной освещенности (в Архангельской области в июне), когда пелядь питалась многочисленным в озере зоопланктоном, в ночные часы в пище отмечены хирономиды и воздушные насекомые (Новоселов, 1984).

Суточная динамика пищевого спектра определялась поведенческими реакциями кормовых организмов и изменениями поисковых способностей рыб при различной освещенности. С одной стороны, преимущественное потребление в светлое время суток зоопланктонных организмов связано с большой доступностью зоопланктона для пеляди как визуального охотника, обитающего в толще воды, а с другой — с особенностями кормовой базы озер, имеющих очень низкий уровень развития зообентоса к тому же ей малодоступного из-за газового режима и состояния грунтов. Поэтому в темное время суток, когда поиск связан с работой органов боковой линии, в пище пеляди появлялись только мигрирующие бентические формы. Их дополнили имаго насекомых и семена растений. Ночью состав пищи у рыб со зрительной ориентацией более всего скоррелирован с активностью кормовых организмов в этот период (Ware, 1973). О значении движения и размеров кормовых объектов для их выбора рыбой уже упоминалось при обсуждении вопроса о заметности жертв. Так, доступность *L. kindtii* и хаборусов для пеляди увеличивалась именно в темное время суток, когда в сумерки начинаются активные миграции этих организмов в поверхностные слои воды с образованием скоплений. Резкие, дергающиеся движения видов-жертв в сочетании с крупными размерами способствовали их обнаружению рыбами. Воздушные насекомые, вылет которых бывает в вечерние часы, потреблялись обычно рыбами ночью и их доля, как и семян растений, возрастала в ветреную погоду.

В экспериментах было установлено (Schwartz, Hasler, 1966; Schwartz, 1971), что сиговые улавливают источник поверхностного волнения, сходного с тем, которое создает упавшее в воду насекомое. Колебания воды, вызываемые жертвой, находящейся на большом расстоянии, служат потенциальным стимулом для механорецепторов боковой линии. Возрастание количества куколок хирономид в утренние часы было связано с их массовым вылетом в это время суток (Заболоцкий, 1968). Следует заметить, что доля таких зоопланктеров, как *E. graciloides*, *D. brachyurum*, *L. kindtii*, представителей родов *Daphnia* и *Bosmina*, в пище пеляди значительно изменялась на протяжении суток, что обуславливалось их вертикальными

миграциями в исследуемых озерах (данные суточных зоопланктонных проб, отобранных послойно в соответствующие периоды). Активные вертикальные миграции этих зоопланктонных организмов описаны многими авторами.

Итак, суточные изменения состава пищи пеляди определялись главным образом изменением доступности кормовых организмов в соответствии с их биологией. Влияние освещенности, температуры и погодных условий проявлялось через изменение поведения организмов.

ДОСТУПНОСТЬ КОРМОВЫХ ОРГАНИЗМОВ И ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ В ПИТАНИИ ПЕЛЯДИ

Проведенный нами анализ показал, что состав пищи определялся размерами и заметностью кормовых организмов, их численностью и распределением в озере в зависимости от условий среды. Эти факторы обуславливали суточную и сезонную динамику питания.

Между кормовыми организмами и рыбами существуют сложные взаимоотношения, где пищевые адаптации неотделимы от оборонительных. Оборонительно-пищевые связи обычно рассматриваются на поведенческих реакциях рыб, но нам кажется, что понятие о триотрофе (Мантейфель, 1961) можно с успехом использовать для анализа взаимоотношений организмов на разных трофических уровнях. С этой точки зрения были прослежены пищевые отношения в пределах триотрофа зоопланктон—хаборус—рыба, что позволило проанализировать зависимость суточного изменения интенсивности питания рыб от пространственно-временного распределения кормовых организмов.

В оз. Макаровском как рыбами, так и личинками хаборуса преимущественно потреблялись диаптомусы и дафнии, которые доминировали в зоопланктоне озера и имели выраженные суточные миграции. В свою очередь личинки хаборуса наиболее интенсивно выедались рыбами в сумерки во время их подъема для откорма к поверхности воды вслед за диаптомусами. Установлено, что перемещение хищников первого (личинки хаборуса) и второго (пелядь) порядков четко связано с изменением послойно-го распределения жертв в толще воды (рис. 4).

В.С. Ивлев: (1955) рассматривал доступность кормовых организмов как составной элемент избирательности. Он подчеркивал, что выбор кормовых объектов, их предпочтительность зависят от поисковых возможностей рыб, поэтому большая или меньшая избирательность характерна для каждого вида рыб. Попытки разграничить предпочтительность и доступность корма привели к тому, что под избирательностью многие исследователи стали понимать излюбленность, т.е. потребление данным видом рыб определенных кормовых организмов. Для разделения потребляемых организмов на излюбленные и избегаемые используются разные индексы элективности. Недостатки индекса элективности неоднократно обсуждались в литературе. Хиатт К.Д. (1983) различает три основных момента, влияющих на достоверность этого показателя. Во-первых, неудачное взятие проб при изучении кормовой базы в местах обитания потребителей, особенно при высокой агрегированности кормовых организмов, плохой изученности распределения рыб, является причиной недостаточной репрезентативности данных. Во-вторых, существует неодинаковая вероятность поимки определенных

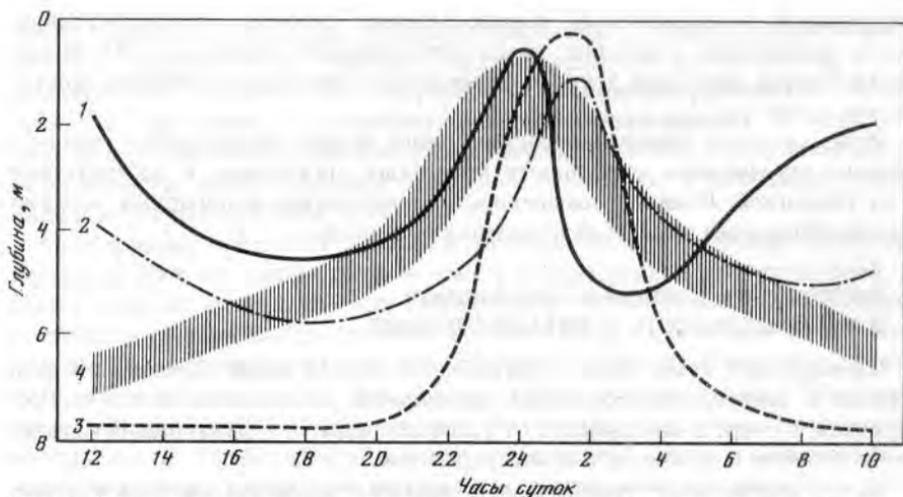


Рис. 4. Схема суточных миграций диаптомусов (1), дафний (2), личинок хаборуса (3) и пеляди (4) в оз. Макаровском (июль 1984 г.)

кормовых организмов орудиями лова и хищниками. В-третьих, скорость переваривания кормовых объектов различна, что может вызвать неправильную оценку их роли в питании. Объяснение отсутствия в пище многочисленных в озере кормовых организмов "избеганием" их рыбами (на основании отрицательных значений индекса) приводит к затушевыванию истинных причин выбора жертвы. На самом деле, отрицательные индексы элективности могут свидетельствовать не об избегании данного корма, а о его недостатке (Гурова, Пастухова, 1974) или о его недоступности. Можно согласиться с мнением Бола (Bohl, 1982), что применение этого индекса особенно ограничено в естественных экосистемах, где концентрации гидробионтов значительно варьируют и способность жертв к ускользанию может реализоваться в полной мере.

Особенно часто в рыбохозяйственных исследованиях оперируют понятием "избирательность", так как выращивание рыб требует прогноза питания вселяемых видов. При этом разноречивая трактовка избирательности в питании рыб приводит авторов к противоположным выводам при обобщении совершенно однозначного материала. Наглядной иллюстрацией этому положению служат обширные литературные сведения по питанию пеляди — одного из основных объектов акклиматизации и товарного выращивания.

Высокая пищевая пластичность пеляди в изменяющихся условиях обитания в естественном ареале и при акклиматизации проявляется как в разнообразии пищевого спектра, так и в потреблении наиболее массового и доступного корма. В работах по питанию пеляди под избирательностью подразумевается способность рыб потреблять излюбленные виды кормовых организмов. С этих позиций смешанное питание и потребление пелядью массовых организмов в водоеме как зоопланктона, так и бентоса рассматривается как доказательство отсутствия избирательности в питании данного вида (Гордеева, 1964; Горбунова, 1979; Ерещенко и др., 1975; Салазкин, Филимонова, 1974; Фролова, 1976; Боярских, Толонтаев, 1977;

и др.). Многие исследователи считают, что планктофаг-пелядь обладает ярко выраженной избирательностью и питается излюбленными видами зоопланктона. Если суммировать сведения разных авторов (Максимова, 1965; Подболотова, 1965; Крохалевская, Крохалевский, 1980; и др.), то список излюбленных организмов включает почти все распространенные виды планктона. Данные о потреблении пелядью смешанной пищи в этом случае объясняются вынужденным питанием. Под вынужденным питанием планктофагов понимают потребление организмов, не относящихся к зоопланктону, которые классифицируются как "несвойственный корм" (Бурмакин, 1953; Абросов, 1967; Подболотова, 1965; 1977; Мельничук, 1980; и др.). Переход на смешанное "вынужденно" питание связывают с пороговой (1,0 или 4,0 г/см³) биомассой зоопланктона и считают это причиной замедления темпа роста пеляди. Хотя накоплены факты о смешанном питании пеляди и при высокой биомассе зоопланктона (Венглинский, 1966; Кириллов, 1972; Брендаков и др., 1981; Новоселова, 1982; и др.), а также при увеличении темпа роста рыб при переходе на потребление бентосных форм (Лоскутова, Соловов, 1969; Конурбаев, Толонбаев, 1977; и др.), Г.Л. Мельничук (1982) в сводке по питанию пеляди в разнотипных водоемах отмечает высокий прирост ихтиомассы у пеляди при питании хириномидами и бокоплавами (озера Забайкалья), хириномидами (некоторые озера Ленинградской и Псковской областей), бокоплавами и имаго насекомых (озера Казахстана).

В наших озерах темп роста пеляди не снижался при питании бентосными организмами, когда их доступность была высокой. Например, потребление пелядью моллюсков, обильных в оз. Чертовском, не сказалось отрицательно на росте четырехлетков в 1978 г. В Моткозере в 1981 г. при переходе сеголетков на питание зообентосом к осени темп роста увеличился почти в 4 раза. В 1982 г. сеголетки пеляди достигли навески выше нормативной (27–33 г) при аналогичном питании. В Буозере-2 в 1980 г. в пище сеголетков преобладали бентосные организмы, а в 1981 г. потреблялся только зоопланктон, но навеска сеголетков к концу периода выращивания в обоих случаях была практически равной. В то же время планктонное питание пеляди в оз. Обручевском в 1979–1980 гг. сопровождалось низким темпом роста. Например, масса в возрасте 3+ равнялась 90 г, в возрасте 4+ – 123 г.

С нашей точки зрения, питание не может быть вынужденным, оно дает больше или меньше энергии. Если же вводить условное понятие, то с рыбоводной точки зрения потребление какого-то корма может окупаться или нет. При этом "выгодность питания" обратно пропорциональна энергии, затраченной на добычу корма, и прямо пропорциональна его калорийности и усвояемости. Определяющим моментом является доступность, увеличение которой может компенсировать низкую калорийность и усвояемость корма.

С этой позиции зоопланктон для пеляди чаще всего является наиболее доступным кормом (обитание организмов в толще воды, малые размеры зоопланктеров и невысокие скорости плавания). Но будет неправильным сводить статус пеляди только к питанию зоопланктоном и считать только его "свойственным кормом". Необходимо учитывать, что потребляя организмы, формально относящиеся к бентосу, но ведущие в определенное

время планктонный образ жизни (в частности, мигрирующие личинки, куколки хирономид и хаборусов), пелядь при обитании в толще воды сохраняет планктонный тип питания.

Из наших материалов следует, что наряду с зоопланктоном бентосные организмы играли значительную роль в питании пеляди. Бентосные формы присутствовали в пище пеляди всех возрастов и во всех озерах, а их доля зависела от обилия зообентоса, его разнообразия, сезонной динамики и миграционных особенностей гидробионтов. Анализ данных по потреблению пелядью бентосных форм особенно четко выявил значение доступности пищи, которая преломляется через такие абиотические факторы, как прозрачность воды, состояние илов, кислородная стратификация. Например, высокая прозрачность воды и наличие песчаных участков в озерах Чертковском и Моткозере облегчали потребление моллюсков, значение которых в пище в отдельные периоды доходило до 64 и 77% соответственно. Жидкие илы и дефицит кислорода в озерах Обручевском и Долгом обусловили наличие в пище пеляди только активно мигрирующих бентосных форм.

Благоприятной предпосылкой для питания бентосом служили его высокая биомасса и богатство видового состава. Так, в Буозере-2 с биомассой зообентоса 27 г/м² и обилием пелофильных личинок в питании пеляди в 1980 г. разнообразно представлены бентические пищевые компоненты (до 42% массы). Но в этом случае на соотношение различных бентосных организмов в пище оказывали влияние не столько их биомасса в озере, сколько их различная доступность вследствие высокой зарастаемости водоема.

По данным Ю.В. Герасимова (1982), доступность кормовых организмов в зарослях макрофитов для рыб значительно ниже из-за ухудшения видимости и стесненности маневра. Отмечается, что подвижность личинок поденок в этих условиях служит для них довольно надежным оборонительным средством. Вероятно поэтому поденки в пище пеляди Буозера-2 занимали гораздо меньшее место (5% по массе), чем хирономиды (37%), несмотря на то, что поденки доминировали в озере, т.е. не всегда массовый вид является наиболее доступным для потребления. Большое влияние на доступность бентосных организмов оказывает как их агрегированность, так и гетерогенность среды (состояние грунтов, заросли и т.д.).

В связи с этим необходимо еще раз подчеркнуть, что не следует отождествлять доступность с массовостью кормовых организмов (Ивлев, 1955; Винберг, 1972; Кудринская, 1978) и использовать в рыбохозяйственных исследованиях в качестве критерия кормности озера только значение их биомассы. Естественно, обилие организмов увеличивает их доступность для рыб, так как с численностью положительно коррелирует частота встреч хищника и жертвы. Повышение агрегированности увеличивает интенсивность питания, сокращая время и затраты энергии на поиски жертвы. Кроме того, следует учитывать мобильность и размер кормовых организмов (точнее, соотношение размеров рыбы и жертвы), от чего зависят траты энергии на поимку и обработку жертвы.

Итак, при исследовании питания пеляди в озерах Вологодской области нами было установлено разнообразие ее пищевого спектра, зависимость

качественного и количественного составов пищи от доступности кормовых организмов. Выбор жертв пелядью зависел от обилия кормовых организмов, их размеров, пигментированности, мобильности, агрегированности и суточных миграций. Важную роль при этом играли следующие абиотические факторы: освещенность, температурный режим, ветровое перемещение, зарастаемость озера, состояние грунтов, прозрачность воды и кислородная стратификация. Различия в доступности кормовых организмов определяли селективность питания пеляди, которая выражалась в другом процентном соотношении разных компонентов пищи по сравнению со средой.

Следует также упомянуть, что выдвинутые В.С. Ивлевым (1955) положения послужили толчком для начала обширных экспериментальных работ за рубежом по изучению механизма селективности. Внимание трофологов привлечено к изучению факторов, влияющих на выбор жертвы. На основе полученных данных созданы модели стратегии питания, учитывающие как поведенческие особенности рыб и кормовых организмов, так и влияние абиотических факторов. Селективный характер питания рыб обсуждается в рамках теории "оптимального добывания пищи" (MacArthur, Pianka, 1966; Holling, 1966; Werner, Hall, 1974; Confer, Blades, 1975a,b; Eggers, 1977; Glasser, 1982; и др.).

ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В.Н.* Изучение биологии и экологии пеляди в связи с ее акклиматизацией // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 79–89.
- Алексеев Г.А.* Суточный ритм питания двухлеток пеляди и пелчира в озере Малый Окуненок // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 222. С. 31–37.
- Баканов А.И.* К вопросу о доступности бентоса для рыб Рыбинского водохранилища // ИБВВ АН СССР. 1984. № 62. С. 26–30.
- Богданова Л.С.* Методика перевода личинок сига на активное питание // Рыб. хоз-во. 1965. № 11. С. 10–11.
- Богданова Л.С.* О морфо-экологической специализации процесса перехода личинок рыб на эндогенное питание // Экологическая пластичность половых циклов и размножение рыб. Л.: ГосНИОРХ, 1975. С. 146–160.
- Болотова Н.Л.* Питание пеляди в некоторых озерах Вологодской области // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 182. С. 59–69.
- Болотова Н.Л.* Взаимоотношения рыб с кормовой базой малых озер, заселяемых сига-ми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 19 с.
- Боруцкий Е.В.* О кормовой базе рыб // Тр. Ин-та морфол. животных им. А.Н. Северцова АН СССР. 1959. Вып. 13. С. 5–61.
- Боруцкий Е.В.* О кормовой базе и обеспеченности рыб пищей: Совещ. по динамике численности рыб в 1960 г. // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 13. С. 67–77.
- Боярских И.Л., Толонтаев С.Б.* Предварительные данные о питании рыб в озере Сон-Куль // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1977. С. 61–66.
- Брендаков М.Н., Вышегородцев А.А., Долгин В.И.* Роль моллюсков в питании рыб в водоемах Севера Западной Сибири // Исследование бентоса, планктона и рыб Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1981. С. 53–57.
- Бурмакин Е.В.* Биология и рыбохозяйственное значение пеляди // Тр. Барабин. отд-ния ВНИОРХ. 1953. Т. 6, вып. 1. С. 64–75.
- Венглинский Д.Л.* Питание пеляди и некоторых других рыб озер бассейна р. Вилюя // Тр. Ин-та биологии. 1962. Вып. 8. С. 101–135.
- Венглинский Д.Л.* Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов // Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР. 1966. Т. 49. С. 17–36.
- Винберг Г.Г.* Комментарий о статье Козловой И.В. "Опыт расчета общей продукции

- зоопланктона на примере Уральских озер" // Гидробиол. журн. 1972. № 3. С. 134–136.
- Волкова Л.А.* Роль зрения в поведении байкальского омуля // Тез. докл. конф. "Сенсорная физиология рыб". Апатиты: Кольск. фил. АН СССР, 1984. С. 20–22.
- Волошенко Б.Б.* Питание и рост пеляди, чира и их реципрокных гибридов в прудах Литовской ССР. М.: ГосНИОРХ, 1974. Т. 92. С. 79–89.
- Герасимов Ю.В.* О влиянии поведения беспозвоночных в зоне зарослей по их доступности для рыб. Борок: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1982. 8 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ 24 авг. № 4662–82 Деп.).
- Гилларов А.М.* Роль хищников в регуляции видового разнообразия пресноводного зоопланктона // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 2. С. 33–38.
- Гилларов А.М.* Факторы регуляции численности пресноводных планктонных ракообразных // Там же. 1982. Т. 27, № 5. С. 26–40.
- Гирса И.И.* Влияние различной освещенности на доступность кормовых организмов для некоторых рыб // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1959. Вып. 13. С. 118–128.
- Гирса И.И.* Освещенность и поведение животных. М.: Наука, 1981. С. 165.
- Горбунова З.А.* Разведение и товарное выращивание пеляди в малых озерах в целях повышения их рыбопродуктивности // Тр. Север. науч.-исслед. и проект.-констр. ин-та рыб. хоз-ва. 1979. Т. 8, ч. 2, С. 1–44.
- Гордьева Л.Н.* Питание пеляди в Вешкелицких озерах // Рыбное хозяйство Карелии. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1964. Т. 3. С. 65–70.
- Горлачев В.П., Горлачева Е.П.* Биология пеляди Краснокаменского водохранилища // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сига рыб. Петрозаводск, 1981. С. 39–41.
- Грандеевская-Дексбах М.Л., Ожегова В.Г.* О сохранении жизнеспособности яиц *Coregonus*, прошедших через кишечник ладожского рипуса // Зоол. журн. 1950. Т. 29, № 5. С. 476–477.
- Гундризер А.Н.* Роль моллюсков в питании рыб водоемов бассейна нижнего Енисея // Исследование планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1981. С. 49–52.
- Гурова Л.А., Пастухова В.Д.* Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск: Наука, 1974. 186 с.
- Дислер Н.Н.* Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Наука, 1960. 310 с.
- Ерещенко В.И., Вотинов Н.П., Глушакова В.И.* Выращивание пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) в водоемах Восточного Казахстана // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 95–117.
- Желтенкова М.В.* О влиянии условий откорма на популяцию рыб // Тр. ВНИРО. 1958. Т. 24. С. 102–126.
- Заболоцкий А.А.* Личинки хирономид озер Карелии и потребление их рыбами // Сырьевые ресурсы внутренних водоемов Северо-Запада. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1968. С. 224–239.
- Зуссер С.Г.* Суточные вертикальные миграции планктоноядных рыб // Тр. ВНИРО. 1961. Т. 44. С. 177–186.
- Зуссер С.Г.* Суточные вертикальные миграции. М.: Пищ. пром-сть, 1971. С. 224.
- Ивлев В.С.* Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.
- Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья / Под ред. А.Ф. Алимова. Л.: Наука, 1986. 232 с.
- Канаева И.П.* Суточные изменения в питании азовской перкарины // Вопр. ихтиологии. 1956. Вып. 7. С. 52–59.
- Кириллов Ф.Н.* Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 350 с.
- Конурбаев А.О., Толонбаев С.Б.* Рыбохозяйственное освоение озера Сон-Куль // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1977. С. 78–87.
- Крохалева Н.Г.* Возрастные и сезонные особенности питания пеляди в водоемах Нижней Оби // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сига рыб. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 55–57.

- Крохалевская Н.Г., Крохалевский В.Р.* Особенности питания пеляди в пойменных водоемах Нижней Оби // Сб. тр. ГосНИОРХ. 1980. Т. 158. С. 79–87.
- Кудринская О.И.* Степень обеспеченности пищей личинок различных видов рыб в зависимости от развития кормовой базы в водоеме // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 2. С. 268–276.
- Лоскутова Г.Ф., Соловов В.П.* О питании пеляди в озере Долгом (Алтайский край) // Гидробиол. журн. 1969. Т. 5, № 6. С. 101–103.
- Максимова Г.Д.* Исследование питания сеголетков чудского сига, пеляди и нельмы в Себекском сеговом питомнике // Тез. докл. I съезда ВГБО "Вопросы гидробиологии". М.: Наука, 1965. С. 274–275.
- Мантейфель Б.П.* Вертикальные миграции морских организмов: Об адекватном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1961. Вып. 39. С. 5–46.
- Мантейфель Б.П.* Экология поведения животных. М.: Наука, 1980. 220 с.
- Мантейфель Б.П., Гирса И.И., Лещева Т.С., Павлов Д.С.* Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука, 1965. С. 3–82.
- Медников Б.М.* Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2, № 2. С. 299–308.
- Мельничук Г.Л.* Применение ихтиотрофологических данных для расчета норм посадки рыб в озера на товарное выращивание // Изв. ГосНИОРХ. 1980. Т. 158. С. 3–8.
- Мельничук Г.Л.* Питание и пищевые потребности пеляди, выращиваемой в малых озерах Карельского перешейка // Пищевые потребности рыб и их обеспечение в водоемах разного типа. Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 177. С. 3–11.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Михеев В.Н.* Размерный состав и видовое разнообразие жертв у личинок плотвы // Поведение и распределение молоди рыб. М.: Наука, 1984. С. 84–93.
- Новоселов А.П.* Морфо-экологическая изменчивость печорской пеляди при акклиматизации ее в водоемах Северо-Запада СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.
- Новоселова З.И.* Использование прудов-спутников для получения жизнестойкой молоди ценных видов рыб в условиях Алтайского края // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 182. С. 143–149.
- Павлов Д.С., Сбкин Ю.П.* Изучение спектральной и пороговой чувствительности зрения методом оптомоторной реакции // Поведение и рецепция рыб. М.: Наука, 1967. С. 74–79.
- Пианка Э.К.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Пионтовский С.А.* Экология поведения веслоногих ракообразных. Киев: Наук. думка, 1985. 115 с.
- Подболотова Т.И.* Пищевые взаимоотношения молоди рыб в малых лесных озерах-ламбах // Тез. докл. I съезда ВГБО "Вопросы гидробиологии". М.: Наука, 1965. С. 340–341.
- Подболотова Т.И.* Питание и пищевые взаимоотношения сиговых рыб, выращиваемых в озерах Южной Карелии // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР, 1977. С. 134–135.
- Подболотова Т.И.* Питание и рост пеляди в Коверламбе // Рыбохозяйственные результаты удобрения малых лесных озер Северо-Запада РСФСР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1978. С. 90–107.
- Половокова С.Н., Пермитин И.Е.* Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб-планктофагов // Тр. ИБВВ АН СССР. 1981. Вып. 47 (50). С. 3–35.
- Попов Е.П.* Выращивание сеголетков пеляди в озерах, подготовленных химическим методом // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 64. С. 84–94.
- Попова О.А.* Экология щуки и окуня в дельте Волги // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука, 1965. С. 91–172.
- Попова О.А.* Роль хищных рыб в экосистемах // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 13–47.

- Протасов В.Р.* Зрение и ближняя ориентация рыб. М.: Наука, 1968. 205 с.
- Протасов В.Р., Сбикин Ю.Н.* Морфологические и функциональные особенности зрения рыб // Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука, 1970. С. 115–149.
- Пуцаева Т.Я.* Зависимость размерной структуры популяции *Daphnia pulex* (De Geer) от потребления их рыбами // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16, № 5. С. 60–62.
- Радаков Д.В., Протасов В.Р.* Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб: Справочник. М.: Наука, 1964. 50 с.
- Решетников Ю.С.* Питание разных внутривидовых форм сига из ряда озер Лапландского заповедника // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 4 (33). С. 679–694.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 260 с.
- Решетников Ю.С., Михайлов В.В.* Исследование пищевых взаимоотношений рыб и обеспеченности их пищей на модели // Наст. сб.
- Салазкин А.А.* О питании нельмы и сиговых рыб в полоях Оби и Иртыша // Изв. ГосНИОРХ. 1969. Т. 65. С. 121–130.
- Салазкин А.А., Филимонова О.А.* Наблюдение за ростом и питанием сеголетков пеляди в карасевом озере Атлер Кондинского района Ханты-Мансийского округа // Материалы Всерос. совещ. по пробл. "Развитие интенсивного озерного хозяйства на базе выращивания сиговых". Л.: ГосНИОРХ, 1974. С. 66–89.
- Скопцов В.Г., Величко Г.М., Колядин С.А.* Некоторые вопросы питания и роста пеляди в условиях товарного выращивания // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1983. С. 141–145.
- Соловкина Л.Н.* Рост и питание рыб Вахутинских озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера. М.: Наука, 1966. С. 137–163.
- Судаков В.М.* Рост и питание сеголетков пеляди в карасевых озерах Ханты-Мансийского округа // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведению сиговых рыб. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1977. С. 108–109.
- Сычева А.В.* О суточном ходе питания пеляди // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 4. С. 173–178.
- Тихомирова Л.П.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб в озере Кривом // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 99. С. 101–122.
- Тихомирова Л.П.* Питание и пищевые потребности рыб оз. Пелюга // Изв. ГосНИОРХ. 1980. Т. 159. С. 97–108.
- Тугарина П.Я., Постников В.М.* Питание и пищевые взаимосвязи рыб водоемов Илirнейско-Анхойской системы // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 261–282.
- Фролова Л.И.* Биология пеляди из опытных озер Целиноградской области // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 94. С. 112–120.
- Шорыгин А.А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 286 с.
- Хватт К.Д.* Стратегия питания // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 70–111.
- Blaxter J.H.S.* Visual thresholds and spectral sensitivity of herring larvae // J. Exp. Biol. 1968. Vol. 48. P. 39–53.
- Bohl E.* Food supply and prey selection in planktivorous Cyprinidae // Oecologia. 1982. Vol. 53, N 1. P. 134–138.
- Brooks J.L.* Predation and relative helmet size in cyclomorphie *Daphnia* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1965. Vol. 53, N 1. P. 119–126.
- Brooks J.L.* The effects of prey selection by lake planktivores // Syst. Zool. 1968. Vol. 17, N 3. P. 273–291.
- Charnov E.L.* Optimal foraging, the marginal value theorem // Theor. Pop. Biol. 1976. Vol. 9. P. 129–136.
- Comins H.N., Hassel M.P.* The dynamics of optimally foraging predators and parasitoids // J. Anim. Ecol. 1979. Vol. 48. P. 335–351.
- Confer J.L., Blades P.I.* Omnivorous zooplankton and planktivorous fishes // Limnol. Oceanogr. 1975a. Vol. 20. P. 571–579.
- Confer J.L., Blades P.I.* Reaction distance to zooplankton by *Leponus gibbosus* // Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol. 1975b. Vol. 19, pt 3. P. 2493–2497.
- Confer J.L., Howick G.L., Cornette N.H.* et al. Visual predation by planktivores // Oikos. 1978. Vol. 31. P. 21–37.

- Cook R.M., Hubbard S.F. Adaptive searching strategies in insect parasites // *J. Animal Ecol.* 1977. Vol. 46. P. 115-125.
- Costa R.R., Cummins K.W. The contribution of *Leptodora* and other zooplankton to the diet of various fish // *Amer. Midl. Nat.* 1972. Vol. 87. P. 559-564.
- Crowder L.B., Binkowski F. Foraging behaviors and the interaction of alewife, *Alosa pseudoharengus*, and bloaster, *Coregonus hoyi* // *Environ. Biol. Fish.* 1983. Vol. 8, N 2. P. 105-113.
- Drenner R.W., Strickler J.R., O'Brien W.G. Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish // *J. Fish Res. Board Canad.* 1978. Vol. 35, N 10. P. 1370-1373.
- Drenner R.W., Vinyard G.Lg., Cophen M., McComas S.R. Feeding behavior of the cichlid, *Sarotherodon galileum*: selective predation on Lake Kinnert zooplankton // *Hydrobiologia.* 1982. Vol. 87, N 1. P. 17-20.
- Eggers D.M. Theoretical effect of schooling by planktivorous fish predators on rate of prey consumption // *J. Fish Res. Board Canad.* 1976. Vol. 33, N 9. P. 1964-1971.
- Eggers D.M. The nature of prey selection by planktivorous fish // *Ecology.* 1977, Vol. 58. P. 46-59.
- English K.K. Predator-prey relationships for juvenile chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, feeding on zooplankton in "in situ" enclosures // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1983. Vol. 40, N 3, P. 287-297.
- Furnass T.I. Laboratory experiments on prey selection by perch fry (*Perca fluviatilis*) // *Freshwater Biol.* 1979. Vol. 9. P. 33-44.
- Glasser G.W. A theory of trophic strategies: the evolution of facultative specialists // *Amer. Natur.* 1982. Vol. 119, N 2. P. 250-262.
- Godin G.G., Keenleyside M.H.A. Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (*Teleostei, Cichlidae*): a test of the ideal free distribution theory // *Anim. Behav.* 1984. Vol. 32, N 1. P. 120-131.
- Gliwicz Z.M. Food and predation in limiting clutch size of cladocerans // *Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol.* 1981. Vol. 21, pt 3. P. 1962-1966.
- Grossman G.D. Ecological aspects of ontogenetic shifts in prey size utilisation in the Bay Goby (*Pisces: Gobiidae*) // *Oecologia.* 1980. Vol. 47. P. 233-238.
- Hassel M.P., May R.M. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability // *J. Anim. Ecol.* 1974. Vol. 43. P. 567-594.
- Holling C.S. The functional response of invertebrate predators to prey density // *Mem. Entomol. Soc. Canad.* 1966. Vol. 48. P. 1-87.
- Iwasa G. Vertical migration on zooplankton: a game between predator and prey // *Amer. Natur.* 1982. Vol. 120, N 2. P. 171-180.
- Iwasa G., Higashi M., Iamamura N. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy // *Amer. Natur.* 1981. Vol. 117, N 5. P. 710-723.
- Jacobs J. Influence of prey size, light intensity and alternative prey on the selectivity of plankton feeding fish // *Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol.* 1978. Vol. 20, pt 4. P. 2461-2466.
- Janssen G. Comparison of searching behavior for zooplankton in an obligate planktivore blueback herring (*Alosa aestivalis*) and a facultative planktivore bluegill (*Lepomis macrochirus*) // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982. Vol. 39, N 12. P. 1649-1654.
- Janssen G. Searching for zooplankton just outside Snee's window // *Limnol. and Oceanogr.* 1981. Vol. 26, N 6. P. 1168-1171.
- Kettle D., O'Brien W.J. Vulnerability of arctic zooplankton species to predation by small lake trout (*Salvelinus namaycush*) // *J. Fis. Res. Board Canad.* 1978. Vol. 35, N 11. P. 1495-1500.
- Kislalioglu M., Gibson R.N. Prey handling time and its importance in food selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.) // *J. Exp. Biol. and Ecol.* 1976. Vol. 25. P. 151-158.
- Lebrasseur R.J. Growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) under different feeding regimes // *J. Fish Res. Board Canad.* 1969. Vol. 26, N 6. P. 1632-1645.
- MacArthur R.R., Pianka E.R. On optimal use of patchy environment // *Amer. Natur.* 1966. Vol. 100, N 916. P. 603-609.
- Mellors W.K. Selective predation of ephippial *Daphnia* and the resistance of ephippial eggs to digestion // *Ecology.* 1975. Vol. 56, N 4. P. 974-980.

- O'Brien W.J. The predator-prey interaction of planktivorous fish and zooplankton // Amer. Sci. 1979. Vol. 67, N 5, P. 572-581.
- O'Brien W.J., Slade N.A., Vinyard I.L. Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochilus*) // Ecology. 1976. Vol. 57, N 6. P. 1304-1310.
- Schmidt D., O'Brien W.J. Planktivorous feeding ecology of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. Vol. 39, N 3. P. 475-482.
- Schmidt R.H., Halbrook S.J. Tape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish // Ecology. 1984. Vol. 63, N 1. P. 6-12.
- Schwartz E. Die Ortung von Wasserwellen durch Oberflächenfische // Ztschr. vergl. Physiol. 1971. Bd. 74. S. 64-80.
- Schwartz E., Hasler A.D. Perception of surface waves by the blackstripe topminnow, *Fundulus notatus* // J. Fish. Res. Board Canad. 1966. Vol. 23, N 9. P. 1331-1352.
- Stenson J.A.E. Differential predation by fish on two species of *Chaoborus* (Diptera, Chaoboridae) // Oikos. 1978. Vol. 31, N 1. P. 98-101.
- Stenson J.A.E. The role of predation in the evolution of morphology, behaviour and life history of two species of *Chaoborus* // Ibid. 1981. Vol. 37, N 3. P. 323-327.
- Townsend C.R., Risebrow A.J. The influence of light level on the functional response of a zooplanktonivorous fish // Oecologia. 1982. Vol. 53, N 3. P. 293-295.
- Vinyard G.L. Differential prey vulnerability and predator selectivity effects of evasive prey on bluegill (*Lepomis macrochirus*) and pumpkinseed (*L. gibbosus*) predation // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. Vol. 37, N 12. P. 2294-2299.
- Vinyard G.L., O'Brien W.J. Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*) // J. Fish. Res. Board Canad. 1976. Vol. 33, N 12. P. 2845-2849.
- Vuorinen I., Rajasilta M., Salo J. Selective predation and habitat shift in a copepod species-support for the predation hypothesis // Oecologia. 1983. Vol. 59. P. 62-64.
- Zaret T.M. Predation and freshwater communities. New Haven; L.: Yale Univ. press, 1980. 187 p.
- Zaret T.M., Kerfoot W.C. Fish predation on *Bosmina longirostris*: body-size selection versus visibility selection // Ecology. 1975. Vol. 56. P. 232-237.
- Ware D.M. Predation by rainbow-trout (*Salmo gairdneri*): the effect of experience // J. Fish. Res. Board Canad. 1971. Vol. 28, N 12. P. 1847-1852.
- Ware D.M. Fish of epibenthic prey to predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // J. Fish. Res. Board Canad. 1973. Vol. 30, N 6. P. 787-797.
- Werner E.E. The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and some implications // J. Fish. Res. Board Canad. 1974. Vol. 31, N 9. P. 1531-1536.
- Werner E.E., Hall D.J. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis microchirus*) // Ecology. 1974. Vol. 55. P. 1042-1052.
- Williams J.B. A study of summer mortality factors for natural populations of Chydoridae (Cladocera) // Hydrobiologia. 1983. Vol. 107, N 2. P. 131-139.
- Wright D. The planktivorous feeding behavior of white crappie (*Pomoxis annularis*): field testing a mechanistic model // Ph.D. thesis, Univer. 1981. Kansas: Lawrence, KS. 116 p.

ИЗМЕНЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПЕЛЯДИ В ПРОЦЕССЕ АККЛИМАТИЗАЦИИ В ГОРНЫХ ОЗЕРАХ

В.К. Попков

Широкий спектр приспособительных реакций сиговых, в частности пеляди, был установлен в водоемах их естественного распространения. Это представление расширилось и углубилось с появлением новых данных по экологии пеляди, вселенной в разнотипные водоемы в целях выращивания (Головков, 1959; Мухачев, 1965; Никаноров, 1975; и др.). Однако очень слабо изученным остается процесс акклиматизации пеляди, сопровождающийся глубокой перестройкой ранее сложившихся биоэкологических связей в водоемах.

Наибольшие изменения происходят в горных озерах олиготрофного типа, до проведения рыбоводных работ безрыбных, либо имеющих обедненный состав ихтиофауны, т.е. в водоемах, благоприятных для обитания вселенной пеляди на всех этапах жизненного цикла.

Эти водоемы в пределах Алтайско-Саянского нагорья имеют сравнительно низкую интенсивность продукционных процессов. Однако некоторые из них характеризуются высокими показателями биомассы гидробионтов, особенно зоопланктона. Последнее обстоятельство послужило одним из основополагающих при разработке рекомендаций по интродукции пеляди в горные озера в целях создания маточных стад вселенцев.

Возраст и рост. Одним из проявлений реакций рыб на изменение условий является изменение темпа роста. Отмеченная для северных водоемов слабая устойчивость экосистем к воздействию внешних условий (Решетников, 1980; и др.) не в меньшей степени характерна для горных озер юга Сибири. Выращивание пеляди при плотных посадках в безрыбных горных озерах либо резкое увеличение численности ее местных поколений в процессе акклиматизации за короткий период приводит к подрыву кормовой базы рыб в водоемах данного типа (Гундризер и др., 1978, 1982; Попков, 1979). Ухудшение условий нагула сказывается на замедлении роста пеляди.

Среди водоемов рассматриваемого региона наиболее исследованным является мезотрофное оз. Чагытай, в которое пелядь была вселена в 1966 г. (Гундризер, 1972). На начальном этапе акклиматизации пелядь имела здесь наиболее высокий темп роста: на пятом году жизни она достигала длины тела в среднем 46,7 см и массы 2100 г. (табл. 1, 2). В 1975 г. в этом возрасте пелядь имела среднюю массу 691 г. (Попков, 1979), а поколение, появившееся в 1981 г., — 251 г. Таким образом, за 15 лет масса пятилетков снизилась примерно в 8 раз (табл. 2).

На росте особей младших возрастных групп пеляди снижение кормовой базы оказалось в еще большей степени. Через 9 лет масса двухлетков уменьшилась по сравнению с интродуцированной пелядью в 8,5 раза (с 725 до 85 г.) и в последующий период (1975–1985 гг.) оставалась примерно на таком же уровне.

Темп роста пеляди в оз. Чагытай снизился в условиях интенсивного промыслового и любительского лова, изымающего ежегодно до 18–

Таблица 1

Длина тела по Смитту (см) различных поколений пеляди в озерах Тувы и Горного Алтая

Озеро	Год	Возраст, лет					
		1+	2+	3+	4+	5+	6+
Сарулу-Коль	1974*	28,7	40,2	38,4	—	—	—
	1980*	—	25,3	34,5	35,2	—	—
	1984	—	17,6	20,5	23,3	28,8	31,1
Талду-Коль	1975*	24,2	28,7	32,3	—	—	—
	1984	—	14,4	20,4	25,3	28,0	33,3
Кара-Коль	1984	—	22,6	34,2	—	—	—
Чага-Коль	1975*	—	26,4	30,3	—	—	—
	1984	—	17,3	20,8	23,9	—	—
Сут-Холь	1972	31,0	39,9	44,5	—	—	—
	1979	20,9	30,0	40,0	—	—	—
	1981	—	21,1	25,0	—	—	—
	1982	—	19,1	23,8	28,2	31,1	—
	1985	—	18,7	24,2	27,4	30,2	—
	1988	—	—	—	—	—	—
Чагытай	1966**	34,5	41,4	44,4	46,7	—	—
	1968	32,0	38,1	41,4	44,5	—	—
	1971	26,3	31,5	33,0	35,3	—	—
	1974	20,0	—	—	—	—	—
	1981	22,5	24,2	25,5	26,6	—	—
	1982	21,4	23,9	25,2	—	—	—

*По данным В.К. Вершинина и др.

**По данным А.Н. Гундризера и др.

29 кг/га рыб-акклиматизантов (Гундризер и др., 1982). В последние годы пелядь в этом водоеме имеет удовлетворительный темп роста, сходный с ее ростом в некоторых озерах Нижнего Енисея (естественный ареал).

В ранее безрыбном, высокогорном, олиготрофном озере Сут-Холь (Западный Саян) в первые 8 лет после вселения естественное воспроизводство сиговых не отмечено. При невысокой плотности посадки и низкой выживаемости личинок темп роста пеляди был высоким (трехлетки имели среднюю массу 1067 г., четырехлетки — 1618 г.). В 1978 г. после посадки личинок пеляди из расчета 5 тыс. шт./га кормовая база озера оказалась подорванной за два года. При незначительном изъятии рыб промыслом (не более 2 кг/га в год) в результате ухудшения условий нагула темп роста пеляди резко снизился. В 1982 г. трехлетки имели массу 66 г., что в 16 раз меньше по сравнению с приростами массы рыб за первые годы рыбоводных работ.

Еще большее замедление роста рыб произошло в озерах Горного Алтая. В этих безрыбных или населенных гольцом озерах олиготрофного и олиготрофного с признаками мезотрофии трофических типов вселение пеляди в 1974—1975 гг. завершилось ее натурализацией (Гундризер, Вершинин, 1984). Рыбный промысел в 80-х годах практически отсутствовал, поэтому популяции пеляди формировались преимущественно на основе "саморегуляции" численности.

Таблица 2

Масса тела (г) различных поколений пеляди в озерах Тувы и Горного Алтая

Озеро	Год	Возраст, лет					
		1+	2+	3+	4+	5+	6+
Сарулу-Коль	1974*	323	912	1014	—	—	—
	1980*	—	197	473	523	—	—
	1984	—	48	85	159	320	353
Талду-Коль	1975*	164	323	484	—	—	—
	1984	—	36	89	184	300	518
Кара-Коль	1984	—	127	657	—	—	—
Чага-Коль	1975*	—	251	347	—	—	—
	1984	—	62	104	190	—	—
Сут-Холь	1972	430	1067	1618	—	—	—
	1979	97	395	1047	—	—	—
	1981	—	105	195	—	—	—
	1982	—	66	161	280	440	—
	1985	—	73	190	278	405	—
Чагыгтай	1966**	725	1300	1700	2100	—	—
	1968	480	907	1105	1140	—	—
	1971	240	425	552	691	—	—
	1974	85	—	—	—	—	—
	1981	70	197	212	251	—	—
	1982	81	168	223	—	—	—

Примечание. Условные обозначения см. в табл. 1

В течение первых трех лет после вселения пеляди биомасса зоопланктона озер снизилась в 3–10 раз (Вершинин и др., 1980). Основные изменения за последующий период (с 1979 г.) заключались в перестройке зоопланктонных комплексов в направлении замены крупных форм ракообразных мелкими. Высокий темп роста пеляди в высокогорных озерах наблюдался лишь до появления местных поколений вселенцев (Вершинин и др., 1979; Вершинин и др., 1981). Через 8–9 лет после интродукции масса трехлетков пеляди снизилась по сравнению с массой вселенных рыб того же возраста в 4–18 раз. В июле 1984 г. на третьем году жизни пелядь в большинстве озер достигала массы всего 36–62 г. Хороший рост отмечен лишь для оз. Кара-Коль, в котором численность пеляди очень низка вследствие неблагоприятных условий для воспроизводства.

В озерах Сарулу-Коль и Узун-Коль из-за резкого ухудшения кормовой базы в 1984 г. среди изредка встречающихся особей пеляди размерами более 40 см большинство из них имели дистрофную, плетевидную форму тела.

Как отмечено Ю.С. Решетниковым (1980), тугорослые формы сиговых при вселении в благоприятные условия имеют хороший темп роста. Наши данные свидетельствуют о том, что возможно превращение быстрорастущей пеляди за сравнительно короткий период в пределах одного водоема в тугорослую, карликовую форму.

Половое созревание. В обычных для определенного вида рыб условиях часто наблюдается прямая связь между темпом роста и возрастом наступления половой зрелости. В условиях, сильно отклоняющихся от типичных (например, при резких колебаниях температуры воды), эта связь может нарушаться. В качестве одной из форм адаптации выступает другое соотношение между этими процессами. В частности, особи созревают быстрее при низком темпе роста (Кошелев, 1971, 1978). Возможна и обратная взаимосвязь, когда половое созревание рыб замедляется при высоком темпе роста.

Установленные особенности, очевидно, являются общими для многих рыб. В частности, они проявляются у сиговых рыб, ареал которых существенно расширился в результате их использования в озерном и прудовом рыбоводстве.

При выращивании пеляди в мелководных водоемах южной, равнинной зоны нашей страны вследствие высокого прогрева воды (до 24–26°) создаются неблагоприятные условия даже при обилии кормовых объектов. Но в таких водоемах ускоренными темпами идет созревание половых продуктов рыб. Поэтому пелядь в них достигает половой зрелости в наиболее раннем для вида возрасте (1+) и при очень низкой массе рыб (70–90 г) (Голков и др., 1972; Попков, 1978).

В оз. Чагытай при умеренном прогреве воды (до 20–22° в поверхностных слоях) интродуцированная пелядь отнерестовала на втором году жизни, при массе 600–900 г (Гундризер, 1972). По мере уменьшения кормовой базы и замедления темпа роста местных поколений наступление полового созревания пеляди сместилось на более старшие возрастные группы.

У появившегося первого местного поколения среди двухлетков созрело лишь 2% самок при средней массе 450 г. Большинство особей второго местного поколения рыб отнерестовало на третьем году жизни при достижении средней массы самцами — 365 г, самками — 448 г. Часть самцов (20%) достигла половой зрелости на год раньше, а 5% самок — на четвертом году (Попков, 1978).

У поколения, появившегося через 7 лет после интродукции пеляди в озеро, для большей части самок было отмечено созревание на четвертом году, и лишь 5% самок выметало икру на год раньше при средней массе тела 289 г.

При дальнейшем замедлении темпа роста рыб за последующие 11 лет продолжительность периода полового созревания пеляди в оз. Чагытай не увеличилась. В 1984 г. в возрасте 3+ лет при массе 136–255 г все взятые на анализ особи пеляди (35 экз.) были половозрелыми. В водоемах сходного по термическому режиму типа иногда наблюдается частичное созревание пеляди на третьем году при массе 43 г (Никаноров, 1975).

Высокогорные озера Тувы и Горного Алтая, заселенные пелядью в 1972–1975 гг., характеризуются низким прогревом воды (максимум 16–20° у поверхности и в прибрежной зоне). В наиболее продуктивных по кормовой базе озерах Сут-Холь и Сарулу-Коль вселенная пелядь имела темп роста, сходный с первым местным поколением оз. Чагытай. В этих озерах не обнаружено самок пеляди, созревающих на втором году жизни. В данном возрасте 70–100% самцов имели зрелые половые продукты,

а самки становились половозрелыми на год позднее (в возрасте 2+ лет) при массе 700–1710 г.

При наблюдаемом резком замедлении темпа роста продолжительность полового созревания пеляди увеличилась лишь на один–два года. В 1982 г. в оз. Сут-Холь встречались единичные половозрелые самцы пеляди в возрасте 2+ при массе 120 г. В возрасте 3+ лет при массе 100–240 г 80% от общей численности особей данной возрастной группы имели зрелые половые продукты. В оз. Сарулу-Коль в 1984 г. в возрасте 3+ лет при массе 60–130 г большая часть особей также были половозрелыми.

Очевидно, масса 40–60 г является наименьшей для половозрелых самок пеляди. При достижении такой массы и высоком прогреве воды часть самок может созревать на втором году жизни, в водоемах умеренной зоны – на третьем и в холодноводных – на четвертом.

Плодовитость. На первых этапах акклиматизации вселенная пелядь при высоком темпе роста и раннем половом созревании характеризовалась высокой абсолютной индивидуальной плодовитостью. В оз. Чагытай у впервые нерестующих двухлетков она составила 36 600 икринок (Гундризер, 1972). У пятилетних особей она увеличилась до 112 000 икринок. В оз. Сут-Холь самки пеляди, достигшие на третьем году половой зрелости, имели среднюю ИАП 71 900 икринок.

При анализе изменений, происходящих вследствие ухудшения условий нагула, более показательной является относительная плодовитость, характеризующая физиологическую способность самок продуцировать определенное количество икры на единицу массы.

Ухудшение условий нагула приводит к снижению темпа роста пеляди, но в еще большей степени сказывается на ее плодовитости, снижение которой происходит более быстрыми темпами. В оз. Чагытай с 1971 по 1975 г. относительная плодовитость пеляди, имеющей массу 500–650 г, снизилась с 53 до 39 икринок (на 25%) (Попков, 1979).

В оз. Сут-Холь за 10 лет абсолютная плодовитость впервые нерестующих рыб уменьшилась до 6,4 тыс. икринок (в 11 раз), а относительная – с 60 до 39 икринок (на 35%).

Упитанность. Упитанность пеляди находится в прямой зависимости от условий нагула. В эвтрофных и мезотрофных озерах степной зоны Хакасии у двухлетков пеляди она достигает, по Фультону, 1,96–1,99, в оз. Чагытай – в среднем 1,94 (1967 г.). В наиболее продуктивных высокогорных озерах в первые годы упитанность пеляди, по Фультону, также имела высокие значения (1,70–1,81), а в менее кормных – 1,48–1,54.

При ухудшении условий нагула через 5–8 лет упитанность одновозрастных рыб уменьшилась в озерах Сарулу-Коль и Сут-Холь до 0,98–1,04, у особей одинаковых размеров, но разного возраста, – до 1,15.

Таким образом, вселение сиговых в озера в целях акклиматизации по сравнению с выращиванием требует меньших затрат для получения из водоемов рыбной продукции и сбора икры для рыбоводных целей. Однако акклиматизация сиговых и, в частности пеляди, возможна лишь в немногих озерах. Но и в последних далеко не всегда есть основания ожидать, что сиговые-планктофаги при акклиматизации будут иметь существенное промысловое значение, не вступая через определенный промежуток вре-

мени в отношении ощутимой конкуренции с местными рыбами и отрицательно воздействуя на кормовую базу водоема. Такие случаи наиболее вероятны при внедрении пеляди в "зрелые", относительно устойчивые озерные экосистемы. Подобные удачные результаты вселения пеляди достигнуты, например, в оз. Большое Лебяжье Архангельской области (Новоселов, 1983).

В пределах Алтайско-Саянского нагорья наибольший промысловый эффект получен от акклиматизации пеляди в мезотрофном оз. Чагытай. Общие уловы рыбы в данном водоеме увеличились не менее чем в 1,5 раза. Значительно улучшилось качество получаемой рыбной продукции за счет пеляди. Однако вселение пеляди отрицательно сказалось на численности местного язя, ранее составлявшего основу рыбного промысла в озере. Его уловы в последние годы снизились в 5–10 раз.

Наиболее успешно проходит акклиматизация пеляди в горных озерах, где для поддержания численности местных поколений вселенцев на сравнительно высоком уровне имеются следующие условия.

1. Благоприятный режим нереста рыб и развития икры при слабом процессе хищников как регуляторов численности акклиматизантов.

2. Численность рыб ограничивается площадью нерестилищ при очень благоприятных условиях для выживания вселенцев в постэмбриональный период.

При наличии обширных нерестилищ, благоприятных условий для развития икры в безрыбных до проведения рыбоводных работ горных озерах основным фактором, ограничивающим численность пеляди, становится кормовая база. "Саморегуляция" численности акклиматизированной пеляди без дополнительного, активного регулирования численности рыб промыслом проявляется на уровне, не соответствующем поставленным целям, так как кормовая база водоемов подрывается за 3–5 лет. В соответствии с изменением условий питания резко снижается темп роста рыб и продуктивность водоемов.

На примере горных озер юга Сибири выявлены изменения некоторых экологических показателей акклиматизированной пеляди. За 8–9 лет пелядь превратилась из быстрорастущей в тугорослую, значительно уступающую по темпу роста не только особям, находившимся на начальных этапах акклиматизации, но и популяциям пеляди из водоемов естественного распространения. Приросты массы пеляди снизились в 4–18 раз.

При высоком темпе роста вселенная пелядь в умеренно прогреваемых озерах достигает половой зрелости на втором году жизни. В холодноводных озерах при массе рыб 400 г в этом возрасте созревают лишь самцы, а у самок развитие половых продуктов задерживается на один год. В водоемах с высоким прогревом воды (до 24–26°) часть самок пеляди может достигать половой зрелости на втором году жизни при замедленном росте и достижении массы всего 70–90 г.

Резкое снижение темпа роста местных поколений пеляди сопровождается смещением возраста наступления половой зрелости лишь на два года.

При снижении темпа роста снижается не только абсолютная, но и относительная плодовитость. Количество икринок, продуцируемых пелядью на единицу массы, уменьшается примерно на 35%, упитанность рыб – в 1,6–1,8 раза.

ЛИТЕРАТУРА

- Вершинин В.К., Гундризер А.Н., Зимин А.Г.* Биология муксуна и пеляди, интродуцированных в озера Горного Алтая // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул: Алтайск. кн. изд-во, 1979. С. 121–123.
- Вершинин В.К., Осипова Н.Н., Коновалова О.С.* Рост и питание пеляди в зависимости от состояния кормовой базы озер Горного Алтая // Основные направления развития товарного рыбоводства Сибири. Тюмень: Тюмен. кн. изд-во, 1980. С. 96–98.
- Вершинин В.К., Зимин А.Г., Коновалова О.С.* Особенности биологии пеляди, вселенной в озера Горного Алтая // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1981. С. 66–71.
- Головков Г.А.* Итоги первых лет акклиматизации пеляди в водоемах Европейской части СССР // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1959. С. 313–318.
- Головков Г.А., Кузьмин А.Н., Анпилова В.И.* Рыбоводное освоение пеляди, чира и воспроизводство запасов волховского сига // Изв. ГосНИОРХ. 1972. Т. 71. С. 11–20.
- Гундризер А.Н.* Натурализация пеляди в оз. Чагытай (Тувинская АССР) // Тр. НИИ биол. и биофиз. Том. ун-та. 1972. Т. 2. С. 78–91.
- Гундризер А.Н., Вершинин В.К.* Пути рационального рыбохозяйственного использования озер Горного Алтая // Биологические ресурсы Алтайского края и перспективы их использования. Барнаул: Алтайск. кн. изд-во, 1984. С. 144–146.
- Гундризер А.Н., Попков В.К., Иванова М.А.* Предварительные результаты и перспективы акклиматизации сиговых в водоемах Тувинской АССР // Биология и биофизика. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1974. С. 29–40.
- Гундризер А.Н., Попков В.К., Попкова Л.А.* Изменения кормовой базы и рыбопродуктивности оз. Чагытай (Тувинская АССР) в связи с акклиматизацией пеляди // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1978. С. 200–202.
- Гундризер А.Н., Попков В.К., Попкова Л.А.* Влияние интродуцированной пеляди на экосистемы горных озер // Рыбоводство в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск: Наука, 1982. С. 23–30.
- Кошелев Б.В.* Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971. С. 186–218.
- Кошелев Б.В.* Эколого-морфологическое исследование гаметогенеза, половой цикличности и размножения рыб // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М.: Наука, 1978. С. 10–42.
- Мухачев И.С.* Акклиматизация и разведение пеляди – озерного сырца в водоемах Челябинской области // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 4 (37). С. 630–638.
- Никаноров Ю.И.* Результаты акклиматизации пеляди в озерах Калининской области // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 110–115.
- Новоселов А.Н.* Сезонные изменения питания пеляди, акклиматизированной в оз. Большое Лебяжье (Архангельская область) // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л.: Наука, 1983. С. 147–148.
- Попков В.К.* Особенности полового созревания пеляди, интродуцированной в озера Алтайско-Саянского нагорья // Вопросы зоологии Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1978. С. 23–27.
- Попков В.К.* Биологическая характеристика местных поколений пеляди, интродуцированной в оз. Чагытай (Тувинская АССР) // Новые данные о природе Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. С. 13–17.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

ОСОБЕННОСТИ ПИГМЕНТАЦИИ ИКРЫ СИГОВЫХ РЫБ

Ж.А. Черняев, В.Ю. Арцатбанов, А.Е. Микулин, Д.С. Валюшок

Пигментация икры рыб уже многие годы привлекает внимание ихтиологов. Это обусловлено наличием прямых корреляций между содержанием пигментов в икре и качеством половых продуктов, а также выживаемостью икры и личинок в процессе эмбрионально-личиночного развития (Соин, 1956, 1961, 1962, 1968; Никаноров, 1959; Боровик, 1962; Яржомбек, 1964, 1970; Логинова, 1967, 1969; Галкина, 1969; Карнаухов, 1973; Микулин, Соин, 1975; Галактионова, 1983).

Однако до настоящего времени довольно подробно изучены лишь каротиноидные пигменты и меланин, хотя в литературе встречаются данные о пигментах другой природы (Микулин и др., 1978; Микулин, 1981; Бриттон, 1986).

Икра сиговых рыб окрашена весьма разнообразно: у ряпушки она имеет цвет от слабо-лимонного до ярко-оранжевого, у рипуса — от желтого до розового, у пеляди — от лимонного до ярко-оранжевого, у чудского сига — от желтого до почти коричневого, у муксуна — от слабо-желтого (почти белого) до ярко-оранжевого, у чира — от молочно-белого до слабо-желтого, у байкальского омуля — от светло-желтого до темно-оранжевого, почти вишневого (Лебедева, 1974; Черняев, 1982).

Качественный состав пигментов икры сиговых изучен крайне слабо. Судя по нашим предварительным исследованиям (Черняев и др., 1987), в икре сиговых рыб, помимо каротиноидов и меланина, присутствует гемопротеид, идентифицированный нами как цитохром "0". Целью настоящего исследования было определение качественного состава пигментов икры сиговых рыб в связи с экологическими особенностями ее развития.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужила икра и гонады 11 видов сиговых рыб (табл. 1). Пробы гонад и икры (5 г) отмывали от крови и полостной жидкости и хранили, замораживая или помещая в насыщенный раствор хлористого натрия или сахарозы.

Окисленную форму цитохрома "0" получали путем добавления в супернатант персульфата, а восстановленную — путем добавления дитионита с последующей регистрацией дифференциального спектра оптического поглощения восстановленной формы относительно окисленной на спектрофотометре "Hitachi-356". Количественное определение гемопротеида осуществляли по величине первого максимума (γ -полоса) в дифференциальном спектре поглощения света восстановленной формой гемопротеида относительно окисленной в области 428 нм. Вычисление производили по формуле $X = \frac{AV}{l\rho\epsilon}$, где X — количество цитохрома в мкмоль/г, V — объем супернатанта в мл, l — длина луча в кювете в см, ρ — вес пробы в г, A — оптическая плотность раствора, ϵ — коэффициент миллимолярной экстинкции гемопротеида в полосе 428–460 нм, равный 152 (Chance, Williams, 1956).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Мы считаем полезным обратить внимание читателей на особенности качественного состава пигментов, а также на биохимические свойства обнаруженного нами в икре сиговых рыб гемопротеида (Черняев и др., 1987).

Визуальное изучение икры сиговых рыб позволяет отметить, что плазменная часть яйца практически депигментирована. Основной вклад в цветность икринки вносят наиболее интенсивно окрашенные жировые капли желтка и собственно желток. Исследование спектральных характеристик живой икры севанского сига (*in vivo*) показало наличие в спектре поглощения света целого ряда максимумов в областях 420–430, 460–464, 490–492, 530 и 560 нм.

Раздельное спектрофотометрическое изучение плазменной части икры, жировых капель желтка и собственно желтка показало, что плазменная часть икры и жировые капли желтка содержат пигменты каротиноидной природы, спектральная характеристика которых свидетельствует о наличии преимущественно кетокаротиноидов. Водорастворимая часть желтка содержит гемопротеид, спектр которого характеризуется максимумами поглощения света в области 428, 530, 560 нм. Это подтверждает, что гемопротеид в икре находится в восстановленном состоянии. Спектр поглощения света обнаруженного гемопротеида значительно отличался от спектра поглощения гемоглобина и супернатантов гомогенатов печени, почек и мышц исследованных видов сиговых рыб.

Спектр оптического поглощения окисленной формы гемопротеида имел γ -максимум при 419 нм. Дифференциальный спектр восстановленной формы гемопротеида относительно окисленной имел α -максимум при 560 нм, γ -максимум при 428 и слабо выраженный β -максимум при 528–531 нм. Соотношение коэффициентов экстинкции в α - и γ -полосах поглощения дифференциального спектра соответствовало 1: 7,6. В восстановленной форме гемопротеид легко связывается с окисью углерода. Дифференциальный спектр восстановленного гемопротеида в присутствии окиси углерода относительно восстановленного гемопротеида имеет максимум при 418 нм и минимум при 432 нм. Такой дифференциальный спектр в присутствии СО характерен для цитохром оксидазы *b*-типа, а именно для цитохрома "0", самой распространенной оксидазы у бактерий (Jurtchuk, Yang, 1980).

Частичная очистка цитохрома методом концентрирования полученного препарата ультрафильтрацией и его гельфильтрацией на колонке с Сефарозой 4В-CL позволила обнаружить спектрально чистый цитохром в последних фракциях колонки после прохождения буферного раствора KH_2PO_4 (50 мМ, pH = 7,5) в объеме, равном общему объему Сефарозы. После гельфильтрации цитохром "0" находился в окисленном состоянии. Концентрация гема на белок составила около 3 нмоль гема на мг белка (при использовании коэффициента экстинкции $\epsilon_{560\text{ нм}}^{\text{ММ}} = 20$).

Исследование динамики содержания цитохрома "0" в икре севанского сига в процессе развития показало, что от стадии двух бластомеров до стадии пигментации глаз существенных изменений количества гема на мг белка в первичной надосадочной жидкости, полученной при центрифугировании икры, по сравнению с содержанием цитохрома в неоплодотворенной икре не обнаружено. После выклева наблюдается резкое снижение содержа-

Таблица 1

Содержание пигментов в икре разных видов рыб

№№ шт	Семейство, вид	Экологическая группа	Наличие гем- содержащих пигментов	Наличие хро- мома "О"	Места сбора материала
Осетровые, Acipenseridae					
1	Сибирский осетр, <i>Acipenser baeri</i> Brandt	Литофильная	-	-	р. Лена
Сельдевые, Clupeidae					
2	Атлантическая сельдь, <i>Clupea harengus</i> harengus L.	Литофильная	+	-	Северная Атлантика
Лососевые, Salmonidae					
3	Кета, <i>Oncorhynchus keta</i> (Walb.)	Литофильно-гнезд.	-	-	р. Пенжина
4	Семга, <i>Salmo salar</i> L.	Литофильно-гнезд.	-	-	р. Кола
5	Севанская форель, <i>Salmo ischchan</i> Kessl.	Литофильная	-	-	р. Личк, оз. Севан
6	Даватчан, <i>Salvelinus alpinus eurythrinus</i> (Georgi)	Литофильная	-	-	оз. Леприно
7	Таймень, <i>Hucho taimen</i> (Pallas)	Литофильная	-	-	р. Енисей
8	Ленок, <i>Vaschumyctax lenok</i> (Pallas)	Литофильная	-	-	р. Енисей
9	Харлус сибирский, <i>Thymallus arcticus</i> (Pallas)	Литофильная	-	-	р. Енисей
Сиговые, Coregonidae					
10	Тугун, <i>Coregonus tugin</i> (Pall.)	Литофильная	+	+	р. Сосьва
11	Сибирская ряпушка, <i>Coregonus sardinella</i> Valenci.	Литофильная	+	+	р. Лена
12	Пелдь, <i>Coregonus peled</i> (Gmelin)	Литофильная	+	+	Низовья р. Обь, оз. Сон-Куль
13	Пыжьян, <i>Coregonus lavaretus pidschian</i> (Gmelin)	Литофильная	+	+	Низовья р. Обь
14	Чир, <i>Coregonus nasus</i> (Pallas)	Литофильная	+	+	Низовья р. Обь
15	Нельма, <i>Stenodus leucichthys</i> (Güld.)	Литофильная	+	+	р. Енисей
16	Муксун, <i>Coregonus muksun</i> (Pall.)	Литофильная	+	+	р. Обь
17	Валец, <i>Prozorium cyllindraceum</i> (Pall. et Pen).	Литофильная	+	+	р. Мама
18	Севанский смг, <i>Coregonus lavaretus</i> (L.)	Литофильная	+	+	оз. Севан
19	Байкальский омуль, <i>Coregonus autumnalis migratorius</i> (Georgi)	Литофильная	+	+	оз. Байкал
20	Белорыбца, <i>Stenodus leucichthys leucichthys</i> (Güld.)	Литофильная	+	+	р. Волга

	Щуковые, ельцовые	?	+		Низовья р. Обь, оз. Бисерово, р. Волга
21	Щука, <i>Esox lusius</i> L.			Фитофильная	
	Харациновые, Шарациниidae				
22	Степная рыба, <i>Anoptichthys jordani</i> Hubbs et Innes		-	Литофильная	Аквариумная
	Карповые, Сурпинidae				
23	Густера, <i>Blicca bjoerkna</i> (L.)		-	Фитофильная	Можайское водохранилище
24	Лещ, <i>Abramis brama</i> (L.)		-	Фитофильная	Можайское водохранилище
25	Карп, <i>Cyprinus carpio</i> L.		-	Фитофильная	р. Сыр-Дарья
26	Белый амур, <i>Steopharngodon idella</i> (Val.)		-	Пелагофильная	р. Сыр-Дарья
27	Востробрюшка, <i>Hemiculter eigenmanni</i> (Jord. et Metz).		+	Пелаго-фитофильная	р. Сыр-Дарья
28	Серебряный карась, <i>Carassius auratus</i> (L.)		-	Фитофильная	р. Сыр-Дарья
	Вьюновые, Собитidae				
29	Вьюн, <i>Misgurnus fossilis</i> (L.)		-	Фитофильная	р. Москва
30	Гамбузиевиде, <i>Poeciliidae</i>		-	Живородящая	р. Сыр-Дарья
31	Налим, <i>Lota lota</i> (L.)		-	Литофильная	Низовья р. Обь
32	Ерш, <i>Squalius cephalus</i> (L.)		-	Фитофильно-псаммофилы.	Низовья р. Обь
33	Зубатковые, <i>Anarghichadidae</i>				
	Зубатка, <i>Anarghichas lupus</i> L.		-	Литофильно-гнездующая	Белое море
34	Керчаковые, <i>Cottidae</i>				
	Красная широколобка, <i>Proctotus jettetei</i> (Durb.)		-	Литофильно-гнездующая	оз. Байкал
35	Пинагоровые, <i>Squalopteridae</i>				
	Пинагор, <i>Squalopterus lumpus</i> L.		-	Литофильно-гнездующая	Белое море
36	Голомянковые, <i>Comperhoridae</i>				
	Малая голомянка, <i>Comperhorus dybowskii</i> Koroitneff		-	Живородящая	оз. Байкал
37	Камбаловые, <i>Pleuronectidae</i>				
	Ершоватка, <i>Limanda limanda</i> (L.)		-	Пелагофильная	Белое море

ния цитохрома и его практически полное исчезновение к моменту рассасывания желточного мешка личинок (Черняев и др., 1987).

Сравнение спектральных характеристик супернатантов икры сиговых рыб и икры представителей рыб других систематических групп показало, что цитохром "0" достоверно обнаружен только в икре 11 видов сиговых рыб (см. табл.).

Количество гемопротеида в икре разных видов сиговых рыб в мкмоль/г представлено ниже.

Нельма	$0,952 \cdot 10^{-2}$	Байкальский	$0,097 \cdot 10^{-2}$
Белорыбца	$0,083 \cdot 10^{-2}$	омуль	
Сиг-пыжьян	$0,635 \cdot 10^{-2}$	Ряпушка си-	-
Севанский сиг	$0,359 \cdot 10^{-2}$	бирская	
Пелядь	$0,345 \cdot 10^{-2}$	Муксун	-
Тугун	$0,188-0,290 \cdot 10^{-2}$	Валек	$0,519 \cdot 10^{-2}$
Чир	$0,110-0,166 \cdot 10^{-2}$		

Как видно, количество цитохрома "0" в икре сиговых различается в значительной степени. Сравнение содержания гемопротеида в икре разных видов обнаруживает тенденцию к возрастанию его концентрации у видов, нерестящихся на севере, и уменьшению у видов, нерестующих южнее (при значительном разбросе данных). Эта тенденция выявляется наиболее наглядно у представителей рода *Stenodus*: содержание гемопротеида в икре нельмы из Енисея на порядок превышает содержание цитохрома "0" в икре белорыбцы из Волги.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наличие гемопротеида *b*-типа только в икре сиговых рыб не случайно и должно быть обусловлено какими-то исключительными особенностями экологии эмбриогенеза. Характерной особенностью подавляющего числа сиговых рыб является осенне-зимний нерест с продолжительным (150–230 суток) периодом развития при низкой температуре: $0-3^{\circ}$ на ранних этапах развития с последующим повышением до $5-8^{\circ}$ перед выклевом.

Более того, отмечена возможность вмерзания сиговой икры в лед как приспособление для ее выживания в условиях замора в водоемах, гидрохимический режим и характер дна которых неблагоприятны для развития, а также как надежное средство от выедания (Юданов, 1939). Исследования эмбрионального развития байкальского омуля и байкальского озерного сига (Черняев, 1971, 1973) показали, что на определенных этапах развития часть икры вмерзает в нижнюю часть ледяного покрова. По данным В.Д. Богданова (1983) и В.Д. Богданова и др. (1984), икра муксуна, пеляди и чира проходит весь период развития, в замороженной в лед. Экспериментальные данные по воздействию отрицательных температур на икру омуля показали, что на этапе подвижного жаберно-челюстного аппарата (120-е сутки развития) эмбрион сохраняет жизнеспособность при охлаждении до -4° в течение 1 ч (Черняев, 1971, 1982, 1984). По устному сообщению В.В. Махотина, он наблюдал случай вмерзания в лед полярной камбалы с сохранением жизнеспособности. Однако механизмы, препятствующие замерзанию икры, развивающейся в пресной и морской воде, могут раз-

личаться. Вопрос о том, находится ли икра в этот период в состоянии диапаузы, анабиоза или продолжает развиваться, требует дальнейшего разрешения. Тем не менее специфичность обнаруженного нами гемопротеида, а также сведения о возможности существования только яиц сиговых в состоянии "пагона" позволили нам предположить участие цитохрома "0" в процессах, обеспечивающих выживание икры при отрицательных температурах. Л.К. Лозина-Лозинский (1972) показал, что до стадии гастролы оплодотворенные яйца форели и окуня, не содержащие цитохром "0", уязвимы для переохлаждения.

Таким образом, можно предположить, что цитохром "0", обладая оксидантными свойствами, обеспечивает "обогрев", а следовательно, и выживание икры сиговых рыб при отрицательных температурах. Участие цитохрома "0" в процессах получения тепловой энергии подтверждается его низкой окислительной способностью и большой концентрацией в желтке, что выгодно для более равномерного прогрева. Учитывая, что на протяжении эмбриогенеза распад желтка идет с постоянной скоростью и превышает на большей его части скорость синтеза вещества тела зародыша (Куфтина, Новиков, 1986), цитохром "0", вероятно, получает тепловую энергию за счет дооокисления продуктов распада желтка.

Так как цитохром "0" является пигментом и способен поглощать световую энергию, логично предположить его участие в процессе получения дополнительной тепловой энергии для развивающейся при низких температурах икры. Однако, учитывая, что икра сиговых на начальных этапах развивается в условиях полярной ночи или короткого дня южнее Полярного круга, а также имеющиеся данные о воздействии дневного света на икру на ранних этапах развития (Любичкая, 1956) и малый коэффициент экстинкции цитохрома "0", считаем световую функцию пигмента на ранних этапах развития маловероятной. Однако роль цитохрома "0", каротиноидов и меланина в преобразовании световой энергии будет возрастать в весенний период на поздних стадиях развития.

На основании полученных данных и обсуждения мы предполагаем, что сиги в процессе эволюции в суровых условиях Голарктики получили способность развиваться, вмораживая икру в лед, за счет цитохрома "0", который, вероятно, за счет окисления отдельных менее важных веществ желтка позволяет получить энергию, необходимую для морфофизиологических процессов, и сохранить биологически важные продукты желтка. Выявленная нами специфичность цитохрома "0" для икры сигов не исключает наличие у других групп рыб, развивающихся при низких температурах, иных гемопротеидов, выполняющих функции подобно цитохрому "0". В икре камбаловых, тресковых, зубатковых, щуковых, сельдевых были обнаружены гемопротеиды с отличными от цитохрома "0" спектральными характеристиками (Микулин, 1981; Черняев и др., 1987).

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ РАНГЕ СИГОВЫХ РЫБ

Как известно, до сих пор не существует единого мнения о таксономическом статусе сиговых рыб. Одни авторы считают сиговых подсемейством сем. Salmonidae (Greenwood et al., 1966; Goslin, 1971; Коровина, 1974; Дорофеева, 1975; Световидов и др., 1975; и др.). Другие исследователи

выделяют самостоятельное семейство Coregonidae (Cope, 1871; Шмидт, 1950; Медников и др., 1973; Пирожников и др., 1975; Решетников, 1975, 1980; Лебедева, 1974; Соин, 1980).

Анализируя литературные и собственные данные, мы обращаем внимание на данные, показывающие принципиальные отличия экологических особенностей эмбрионально-личиночного развития лососевых и сиговых рыб. Сиговые в отличие от лососей не закапывают свою икру в грунт, а разбрасывают ее по дну. Икра лососевых рыб приспособлена к развитию в буграх, плохо переносит дневной свет. Икра ручьевой форели (Любичкая, 1956) погибала на 3-и сутки при освещении дневным светом. Сиговые только на ранних стадиях развития угнетаются световой радиацией, а на поздних стадиях реагируют на воздействие света ускоренным развитием. Более того, недостаток света со стадии пигментации глаз вызывает задержку выклева и вызывает уродства (устное сообщение А.Р. Рубеняна), что и было подтверждено нашими исследованиями (Черняев, 1968, 1982, 1986).

Наряду с данными о способности икры сиговых рыб переносить отрицательные температуры и вмерзать в лед, сохраняя жизнеспособность, имеются данные о неблагоприятном воздействии низких и отрицательных температур на икру лососевых рыб (Мунтян, 1963). Таким образом, на основании специфичности цитохрома "0" для икры сиговых рыб, а также на основании приведенных литературных данных по экологии развития и учитывая особенности оогенеза на этапе трофоплазматического роста лососевых и сиговых рыб (Иванков, Сергиенко, 1984), мы считаем объединение лососевых, сиговых и хариусовых рыб в рамках семейства Salmonidae неправомерным. Напротив, перечисленные выше особенности размножения и наличие цитохрома "0" в икре позволяют выделить сиговых рыб в самостоятельное семейство Coregonidae подотряда Salmonoidei.

ЛИТЕРАТУРА

- Богданов В.Д.* Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков Нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 55–79.
- Богданов В.Д., Добринская Л.А., Лугаськов А.В.* и др. Аспекты изучения экосистемы р. Манья. Препр. УНЦ АН СССР. Свердловск, 1984. 40 с.
- Боровик Е.А.* К вопросу о роли каротиноидов в эмбриональном развитии радужной форели // Тез. докл. II Зоол. конф. БССР, Минск: Изд-во Бел. ун-та, 1962. С. 32–34.
- Бриттон Г.* Биохимия природных пигментов. М.: Мир, 1986. 422 с.
- Галактионова Е.Л.* Интенсивность дыхания и жизнеспособность зародышей и личинок пеляди разных популяций и зависимость от степени пигментации икры // Проблемы раннего онтогенеза рыб: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. Калининград: КалРыбВТУЗ, 1983. С. 56.
- Галкина З.И.* Влияние размеров и интенсивности окраски икринок на эмбриональное развитие и рост молоди радужной форели. Л.: ГосНИОРХ, 1969. Т. 68, С. 173–186.
- Дорофеева Е.А.* Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевидных рыб: Тез. докл. Отчет. науч. сес. ЗИН АН СССР. Л.: ЗИН АН СССР, 1975. С. 10–11.
- Иванков В.Н., Сергиенко Н.И.* Внутреннее строение яйцеклеток лососевых и сиговых и таксономический статус этих групп рыб // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 2. С. 279–286.
- Коровина В.М.* Значение морфологических особенностей зародышей и личинок некоторых лососевидных рыб для выяснения родственных отношений этих рыб // Тез. докл. Всесоюз. конф. "Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития". Мурманск: ПИНРО, 1974. С. 116–117.

- Карнаухов В.Н.* Функция каротиноидов в клетках животных. М.: Наука, 1973, 104 с.
- Кубфина Н.Д., Новиков Г.Г.* Особенности роста зародыша и закономерности утилизации запасного белка желтка в раннем онтогенезе трески *Gadus morhua* L. при разных температурах развития // *Вопр. ихтиологии*. 1986, Т. 26, вып. 4, С. 646–657.
- Лебедева О.А.* Эколого-морфологические особенности развития сиговых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1974, 20 с.
- Логинова Т.А.* Каротиноиды радужной форели при развитии гонад и икры. Обмен веществ и биохимия. М.: Наука, 1967, С. 336–340.
- Логинова Т.А.* Каротиноидный обмен при овогенезе радужной форели // *Изв. ГосНИОРХ*. 1969, Т. 65, С. 193–196.
- Лозина-Лозинский Л.К.* Очерки по криобиологии. Л.: Наука, 1972, 287 с.
- Любичкая А.И.* Влияние различных участков спектра на стадии развития эмбрионов и личинок рыб // *Зоол. журн.* 1956, Т. 35, вып. 13, С. 1873–1886.
- Медников Б.М., Попов Л.С., Антонов А.С.* Характеристика первичной структуры ДНК как критерий построения естественной системы рыб // *Журн. общ. биологии*. 1973, Т. 34, № 4, С. 516–529.
- Микулин А.Е.* Спектральные характеристики икринок некоторых видов рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1981, Т. 21, вып. 4 (129), С. 734–741.
- Микулин А.Е., Герасимчук В.В., Дубровин В.Н.* Пигментация икры пинагора // Там же, 1978, Т. 18, вып. 5 (112), С. 917–923.
- Микулин А.Е., Соин С.Г.* О функциональном значении каротиноидов в эмбриональном развитии костистых рыб // Там же, 1975, Т. 15, вып. 5 (94), С. 833–844.
- Мунтян С.П.* Результаты естественного размножения горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb) на Кольском полуострове // Там же, 1963, Т. 3, вып. 4 (29), С. 675–685.
- Никаноров Ю.И.* Отличие в величине, окраске и клейкости икринок у озерной ряпушки (*Coregonus albula* L.) различных стад Латв. ССР // *Зоол. журн.* 1959, Т. 38, вып. 6, С. 887–897.
- Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В.В.* О таксономическом ранге и филогении сиговых (*Coregonidae*) // *Изв. ГосНИОРХ*. 1975, Вып. 104, С. 5–16.
- Решетников Ю.С.* О систематическом положении сиговых рыб // *Зоол. журн.* 1975, Т. 54, вып. 11, С. 1656–1671.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980, 300 с.
- Световидов А.Н., Дорофеева Е.А., Кляканов В.А., Шлапошникова Г.Х.* Морфологические основы классификации лососевидных рыб // *Зоол. журн.* 1975, Т. 54, вып. 4, С. 559–574.
- Соин С.Г.* О дыхательном значении каротиноидного пигмента в икре лососевых рыб и других представителей отряда сельдеобразных // Там же, 1956, Т. 35, вып. 9, С. 1362–1369.
- Соин С.Г.* Эмбрионально-личиночные приспособления к дыханию у морских игл и морских собачек // *Тр. Новорос. биол. станции, Ростов; ГУ*, 1961, С. 81–95.
- Соин С.Г.* Эмбриональные приспособления к дыханию у рыб и особенности их развития у байкальских бычков-подкаменщиков // *Вопр. ихтиологии*. 1962, Т. 2, вып. 1 (22), С. 127–139.
- Соин С.Г.* Приспособительные особенности развития рыб. М.: Изд-во МГУ, 1968, 88 с.
- Соин С.Г.* Эколого-морфологические особенности развития лососевидных рыб. Лососевидные рыбы. Л.: Наука, 1980, С. 6–17.
- Черняев Ж.А.* О возможности развития икры байкальских сиговых рыб в переохлажденном состоянии "пагона". Биологические проблемы Севера, Магадан: Изд-во АН СССР, 1971, Вып. 42, С. 67–73.
- Черняев Ж.А.* Размножение и развитие байкальского озерного сига *Coregonus lavaretus* в связи с вопросом его искусственного разведения // *Вопр. ихтиологии*. 1973, Т. 13, вып. 2 (79), С. 259–274.
- Черняев Ж.А.* Воспроизводство байкальского омуля. М.: Лег и пищ. пром-сть, 1982, 128 с.
- Черняев Ж.А.* Воздействие температурного и светового факторов на эмбриональное развитие сиговых рыб Байкала // *Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных*, М.: Наука, 1984, С. 97–119.
- Черняев Ж.А.* Воздействие светового фактора на эмбриогенез сига в условиях крайне низких температур // *Тез. докл. Всесоюз. совещ. "Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях"*, М.: Наука, 1986, С. 141–143.

- Черняев Ж.А., Арцатбанов В.Ю., Микулин А.Е., Валюшок Д.С. Цитохром "О" в икре сиговых рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1987. Т. 27, вып. 5. С. 867–869.
- Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 370 с.
- Юданов И.Г. Условия нереста и развития икры ряпушки в заморной зоне Обской губы // *Рыб. хоз-во*. 1939. № 4. С. 34–36.
- Яржомбек А.А. Каротиноиды и форелеводство // *Науч.-техн. информ ВНИРО*. 1964. Вып. 6. С. 20–25.
- Яржомбек А.А. Каротиноиды лососевых и их связь с воспроизводством этих рыб // *Тр. ВНИРО*. 1970. Т. 69. С. 234–268.
- Chance B., Williams G.R. The respiratory chain and oxidative phosphorylation // *Adv. enzymol.* 1956. Vol. 17. P. 65–134.
- Cope E.D. Contribution to the ichthyology of the Lesser Antilles // *Trans. Amer. Philos. Soc.* 1871. Vol. 14, N 2. P. 445–483.
- Goslin W.A. Functional morphology and classification of Teleostean fishes. Honolulu, 1971. 208 p.
- Greenwood P.H., Rosen D.E., Weitzman S.H., Myers G.C. Phyletic studies of teleostean fishes with a provisional classification of living forms // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1966. Vol. 131. Art. 4. P. 341–455.
- Jurtshuk P., Yang T. Oxygen reactive haemoprotein components in bacterial respiratory systems. Diversity of bacterial respiratory systems / Ed. C.J. Knowles. Florida: CRC Press, 1980. Vol. 1. P. 137–159.

УДК 591.597.553.2

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ РЫБ
РОДА COREGONUS ОБСКОГО БАССЕЙНА**

Л.В. Кугаевская, Л.Л. Сергиенко

Сиговые рыбы являются объектами промысла и искусственного разведения. Сырьевые запасы сиговых рыб в Оби, состояние их популяций, условия естественного воспроизводства находятся под постоянным наблюдением ихтиологов. Однако при совместном обитании или выращивании сиговых рыб в озерах в поликультуре определение видовой принадлежности личинок вызывает большие затруднения.

Большинство исследователей, занимающихся исследованием постэмбрионального развития сиговых, приводят описание этапов развития личинок одного вида или близко родственных подвидов: волховского и свирского сигов (Европейцева, 1949), белорыбицы, нельмы и сига-нельмушки (Смольянов, 1957), чудского сига (Ковалев, 1962), пеляди (Волкова, 1965), ряпушки (Петрова, 1966; Подболотова, 1981), байкальского омуля (Черняев, 1968), сига-лудог (Богданова, 1972) и др. В основу деления постэмбрионального периода развития на этапы положены изменения в способе питания личинок (Волкова, 1965; Богданова, 1972), смене пищевых объектов (Анпилова, 1962), формировании непарных плавников (Смольянов, 1957). Первоначально наиболее полно схема этапности постэмбрионального развития сиговых была предложена И.И. Смольяновым (1957). В основном ее придерживаются П.М. Ковалев (1962), Г.А. Петрова (1966), А.А. Никитин (1976).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами наших исследований являлись личинки сига-бентофагов — чира *Coregonus nasus* (Pallas), пыжьяна *C. lavaretus pidschian* (Gmelin), муксуна *C. muksun* (Pallas) и планктонофагов — пеляди *C. peled* (Gmelin) и ряпушки *C. sardinella* (Valenciennes). Икру пеляди и чира собирали на р. Ляпин, пыжьяна — на р. Войкар, ряпушки — на р. Щучья, притоках нижнего течения Оби. Через 4–6 дней после осеменения икру перевозили на Тобольский рыбозавод, где в аппаратах Вейса проводили ее инкубацию (Кугаевская, Нечаева, 1984). Эмбрионы вылуплялись в заводских условиях. Личинок сиговых подращивали в лотках в цехе, личинок пеляди — в озерах-рыбопитомниках (Ариштол — 170 га; М. Шустово — 37 га). В лотки вносили живой корм — науплиусов артемии в количестве 100% и больше от массы тела личинок. Через каждые три дня брали пробы, личинок фиксировали 5%-ным раствором формалина. Измеряли молодь при помощи окуляр-микрометра МБС-9, взвешивали на торсионных весах типа ВТ до 500 мг. Длина тела измерялась от конца рыла до конца хорды, на более поздних этапах — до начала лучей хвостового плавника. Остальные измерения и их обозначения проведены по методике И.Ф. Правдина (1966) для сиговых рыб. Переход от предличиночного периода к личиночному определялся началом захвата молодью первых внешних объектов питания (Расс, 1946; Крыжановский, 1949; Дислер, 1957; Смольянов, 1957; Соин, 1980; Реñаз, 1981).

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ СИГОВЫХ

Эмбрионы сиговых при вылуплении имеют разный запас эндогенной пищи, что обуславливается размерами яиц при овуляции, основную массу которых составляет желток. Сиги-бентофаги продуцируют более крупную икру по сравнению с сига-планктонофагами (табл. 1). Так как у эмбрионов чира и муксуна имеется много желтка при вылуплении, они переходят на смешанное питание более развитыми, чем пеляди и ряпушка (Кугаевская, 1983). Данное обстоятельство накладывает определенный отпечаток на развитие личинок разных видов сиговых, особенно на первых этапах постэмбрионального периода.

I этап. Смешанное питание. В конце рассасывания желтка личинки переходят на питание мелкими формами зоопланктона. Жировая капля постепенно уменьшается. Желток полностью резорбируется. В хвостовом плавнике закладываются и мезенхимные лучи (лепидотрихии). Петля хвостовой вены в лопасти плавника древовидно разветвляется. Конец хорды прямой (рис. 1, а). Кишечник имеет вид трубки. Передний его конец, зауженный под печенью, представляет собой зачаток пищевода, за ним следует небольшое расширение. Хорошо заметна складчатость стенок кишечника. Плавательный пузырь в виде отростка верхней стенки пищевода имеет длину 0,4–0,6 мм. На 2–3-й жаберных дугах у личинок чира, муксуна, пыжьяна имеется по 8–10, у пеляди и ряпушки — по 6 хорошо выраженных лепестков и 4–6 зачатков в виде бугорков. Псевдобранхия состоит из 2 лепестков, каждая сторона которых расчленена у личинок пеляди и ряпушки на 4, у пыжьяна, муксуна — на 5, у чира — на 6 лопастей. На спинной стороне плавниковой складки имеется выемка — начало вычленения спинного

Таблица 1

Морфометрические показатели икры сиговых рыб при овуляции и эмбрионов после вылупления

Вид	Овулировавшая икра (до осеменения)		Эмбрионы при вылуплении						Масса желтка, в % от массы тела
	Диаметр, мм	Масса, мг	Длина, мм		Масса, мг		желтка		
			общая	тела	тела	желтка			
Чир	2,18-2,41	6,7-7,0	11,5-12,3	10,9-11,6	7,6-8,8	1,07-0,77	13,9-8,7		
			11,84±0,06 (3,46)	11,19±0,07 (4,02)	8,62	0,85	9,86		
Муксун	1,97-2,25	5,2-7,4	10,4-11,4	9,6-10,9	5,7-0,28	0,45-0,28	7,8-4,6		
			10,94±0,05 (3,11)	10,42±0,05 (3,17)	5,9	0,39	6,61		
Пыжьян	1,76-1,88	3,7-5,0	10,0-11,6	9,5-11,2	4,91	0,15	3,05		
			10,44±0,06 (2,97)	9,97±0,06 (3,10)					
Озерная пелядь	1,69-1,75	2,7-3,6	9,2±0,03 (2,6)	8,79±0,03 (2,39)	3,94	0,24	6,09		
Речная пелядь	1,64-1,70	2,6-2,8	8,89±0,04 (3,15)	8,28±0,03 (3,26)	3,0	0,08	2,66		
Ряпушка	1,58	1,7	7,97±0,08 (3,63)	7,52±0,03 (3,99)	2,12	0,08	3,77		

Примечание. Над чертой приводятся средние показатели при раннем и позднем сроках вылупления, под чертой — средние показатели при массовом вылуплении, в скобках — коэффициент вариации.

и жирового плавников. У личинок чира и муксуна выемка более глубокая, до 1/3 ширины плавниковой складки, у личинок пеляди и ряпушки пологая. В спинном и анальном плавниках появляется скопление мезенхимы, у личинок пеляди — лишь в конце этапа. На уровне 25–26-го туловищных сегментов в виде узкой складки кожи закладываются брюшные плавники. У личинок чира, муксуна, пыжьяна они становятся заметными через 4–5 дней после рассасывания желтка, у пеляди и ряпушки брюшные плавники появляются позднее.

При вылуплении у эмбрионов сиговых меланофоры расположены двумя рядами на спине, в области кишечной трубки, на желточном мешке, имеется скопление пигментных клеток в области среднего и продолговатого мозга. Отличительной чертой эмбрионов пеляди является отсутствие пигментных клеток на передней части спины (Богданов, 1983; Кугаевская, 1983). У личинок пеляди в период рассасывания желтка и перехода на внешнее питание меланофоры появляются на передней части спины, в области продолговатого мозга, начинается пигментация переднего мозга, жаберных дуг. У личинок чира, муксуна, пыжьяна происходит пигментация области обонятельных долей переднего мозга, жаберных крышек. У личинок муксуна, пыжьяна появляется несколько клеток меланофор на лопасти хвостового плавника в области гипуралий. Основными признаками видовой принадлежности личинок на I этапе являются длина и масса тела с учетом особенностей их пигментации. Личинки муксуна имеют несколько большие индексы размеров головы и наибольшей высоты тела по сравнению с личинками других видов (табл. 2).

Личинки держатся в поверхностном слое воды, иногда парят в неподвижном состоянии, медленно опускаясь на дно. На свету образуют скопления. На звук, тень, приближающийся предмет реагируют слабо и особого беспокойства при этом не проявляют.

II этап. Формирование мезенхимных лучей в хвостовом плавнике. В хвостовом плавнике личинок развивается по 4–5 хорошо выраженных гипуралий и 10–14 мезенхимных лучей. В конце этапа хорда в хвостовом отделе слегка приподнимается (рис. 1, б). В спинном плавнике становятся заметными от 6 до 11 мускульных почек. В анальном плавнике густое скопление мезенхимы, закладываются мускульные почки (табл. 3). У личинок чира, муксуна, пыжьяна край лопасти брюшного плавника достигает плавниковой складки, у личинок пеляди брюшные плавники становятся хорошо заметными, расположены на туловище выше плавниковой складки.

На II этапе диагностическими видовыми признаками личинок являются характер и интенсивность пигментации хвостового плавника, жаберных дуг, туловища (табл. 3 и 4); сохраняют видоспецифичность и размерно-весовые показатели личинок, подращиваемых в разных условиях (табл. 5 и 6).

Личинки чира характеризуются более интенсивной пигментацией дорсальной стороны туловища, у муксуна на туловище появляется небольшое число нитчатых слабо окрашенных меланофор.

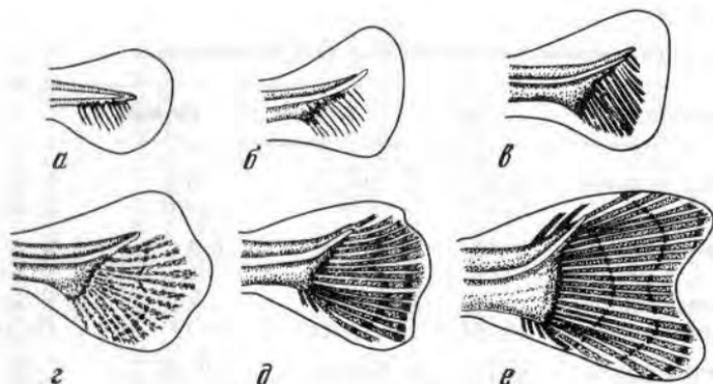
У личинок чира мелкие полужвездчатые и точечные меланофоры разбросаны по лучам хвостового плавника, у основания лучей они отсутствуют или их немного. У муксуна в хвостовом плавнике нитчатые звездчатые меланофоры расположены преимущественно у основания лучей.

У личинок пыжьяна, пеляди пигментные клетки на боковой стороне

Таблица 2

Морфологические и морфометрические показатели личинок сиговых на I этапе развития

Показатель	Чир	Муксуи	Пыжьян	Пелядь озерная
Места пигментации	Интенсивно в области среднего, переднего мозга, обонятельных долей, жаберных крышек, жаберных дуг. На спине крупные звездчатые клетки меланофор не сопряжены друг с другом. На брюшной стороне меланофоры слабо окрашены в два ряда. В конце стадии начало пигментации дорсальной стороны туловища. Хвостовой плавник не пигментирован.	Интенсивно в области среднего, переднего мозга, обонятельных долей; в начале жаберных крышек, жаберных дуг, хвостового плавника. На спине и области кишечника крупные черные звездчатые, очень разветвленные клетки меланофор	Интенсивно в области среднего, переднего мозга, обонятельных долей, жаберных крышек, жаберных дуг, начале хвостового плавника. На спине и области кишечника крупные черные звездчатые, очень разветвленные клетки меланофор	В области среднего мозга, в начале области переднего мозга, передней части спины, жаберных дуг. На спине мелкие полузвездчатые и точечные клетки меланофор. Последнее в большом количестве на кишечнике один ряд крупных звездчатых редко расположенных клеток. Жаберные крышки (у большинства особей) и хвостовой плавник не пигментированы.
Количество лепестков + буторков на 2-й и 3-й жаберных дугах	8-10 + 4	8 + 4	10 + 6	6 + 4
Брюшные плавники	Закладываются и становятся заметными	Закладываются и становятся заметными	Закладываются и становятся заметными	У большинства особей не заметен
Общая длина, мм	13,35	11,36	10,82	9,90
Длина тела, мм	12,65	10,80	10,35	9,42
Масса, мг	9,23	5,89	5,33	4,36



Строение хвостового плавника у личинок сиговых на разных этапах развития

a — I этап, резорбция жировой капсулы; *b* — II этап, закладка мезенхимных лучей в хвостовом плавнике; *c* — III этап, начало загибания вверх уростилия; *d* — IV этап, полное загибание вверх уростилия; *e* — V этап, резорбция перепончатой лопасти в хвостовом плавнике; *e* — VI этап, образование гомоцеркального хвостового плавника

туловища отсутствуют. У пыжьяна расположение меланофор в хвостовом плавнике имеет характерный веерообразный рисунок, у пеляди в хвостовой лопасти несколько точек пигмента ближе к основанию лучей.

Время наступления этапов обуславливается условиями обитания личинок, температурным фактором, обеспеченностью кормом. При 6–7° переход на II этап развития у личинок сиговых наблюдается на 9–10-й день, при 8–13° — на 5–7-й день от начала внешнего питания. Продолжительность этапа соответственно 7–9 и 3–6 дней.

Личинки становятся активными в поиске и захвате пищевых организмов. При резком звуке останавливаются и меняют направление движения. От приближающегося предмета уклоняются, но быстро успокаиваются.

III этап. Загибание вверх уростилия. Хорда в хвостовом отделе личинки все больше загибается вверху. Под ней формируется у чира и муксуна 18–20, у пыжьяна и пеляди 14–18 лучей. Они направлены косо вниз (рис. 1, *e*). Кишечник имеет значительное расширение в области, примыкающей к печени. Отросток плавательного пузыря длиной 1,4–1,8 мм. В лопастях грудных плавников сосудистая петля подключичной артерии разветвляется. Степень ее разветвления зависит от содержания в воде кислорода. В спинном плавнике над мускулистыми почками развиваются птеригофоры. Зачатки жаберных лепестков закладываются до середины верхней части дуг. Имеются зачатки жаберных тычинок в виде бугорков размерами 0,03–0,07 мм. У личинок чира 5–7, у муксуна и пеляди 10–16 бугорков жаберных тычинок (табл. 7). Появляется 3-й лепесток псевдобранхии. Вдоль кишечной трубки формируются иридоциды, содержащие серебристое вещество гуанин.

На III этапе у личинок чира в отличие от других рассматриваемых видов сиговых происходит пигментация боковой линии, интенсивно пигментирована верхняя часть туловища. У муксуна на боковой линии появляются редко расположенные слабо окрашенные вытянутые и точечные меланофоры. У личинок чира и муксуна сохраняются различия в характере пиг-

Таблица 3

Меристические признаки личинок сиговых на II этапе развития

Признак	Чир	Муксун	Пыжьян	Пелядь
Число почек в анальном плавнике	0-8	0-12	0-12	0-12
	5-6	8-9	8-10	8-10
Число почек в спинном плавнике	8-10	6-11	6-11	8-10
Хвостовой плавник				
число основных лучей	12-14	12-14	8-12	12-14
число меланофоров	0-27	4-8	10-22	2-10
	3-7	5-6	14-19	3-7
Количество лепестков + бугорков на 2-й и 3-й жаберных дугах	12-14+6-8	10-12+6-8	12-14+8	8-10+4-6
Первая жаберная дуга				
число тычинок	5-7	5-9	6-10	8-12
		6-8	8-10	9-12
длина наибольшей тычинки, мм	0,025	0,025	0,025	0,015
число меланофоров	0-9	4-11	0-10	2-9
	3-6	7-9	5-8	6-8
Число меланофоров на туловище	2-44	1-12	0	0
	6-17	4-7		

Примечание. Над чертой приведены колебания показателя, под чертой — наиболее часто повторяющиеся значения.

ментации хвостового плавника, отмеченные на II этапе. У личинок пыжьяна и пеляди туловище и боковая линия не пигментированы. У пеляди в хвостовом плавнике меланофоры расположены у основания лучей, у пыжьяна имеются меланофоры на лучах хвостового плавника (табл. 9).

В период загибания уростиля у личинок сиговых заметно меняются пропорции тела: увеличиваются относительная длина антеанального, антедорсального расстояний, возрастают длина и высота головы, наибольшая высота тела.

Рост личинок сиговых, подращиваемых в разных условиях, значительно варьирует. Длина и масса тела не могут являться показателями их видовой специфичности. При совместном обитании в одинаковых условиях личинки речной пеляди и ряпушки значительно меньше личинок чира и муксуна, пыжьян между ними занимает промежуточное положение. Так, при выращивании в заводских условиях личинки муксуна и чира в начале III этапа имели массу 12,2-13,0 мг, личинка пыжьяна — 8,3-10,4 мг, ряпушка и речная пелядь — 4,7-5,5 мг. В озере-рыболитомнике личинки речной пеляди на III этапе имели массу 9,6 мг (см. табл. 5 и 6).

В естественных условиях обитания при температуре воды 13-15°C личинки пеляди достигают III этапа в возрасте 10-12 дней, продолжитель-

Морфологические признаки личинок на II этапе развития

Признак	Чир	Муксун	Пыжьян	Пелядь
Места пигментации головы	Область слуховых пузырей, жаберных крышек	Область слуховых пузырей, жаберных крышек	Область слуховых пузырей, жаберных крышек	Область переднего мозга, обонятельных долей, жаберных крышек
хвостового плавника	Черные мелкие полувзвездчатые и точечные меланофоры разбросаны на лучех, у основания лучей меланофоры отсутствуют или их мало	Нитчатые звездчатые меланофоры расположены ближе к основанию лучей	Нитчатые звездчатые меланофоры расходятся веерообразно от основания лучей. У основания лучей 1-2 звездчатых клетки	Мелкие полувзвездчатые и точечные меланофоры ближе к основанию лучей
жаберных дуг	Черные мелкие полувзвездчатые меланофоры расположены у основания жаберных лепестков разбросанно	Две линии пигментных слабо окрашенных клеток у основания жаберных лепестков	Черные звездчатые выгнутые меланофоры образуют скопление у основания жаберных лепестков	Черные полувзвездчатые выгнутые меланофоры образуют две линии у основания жаберных лепестков
боковых сторон туловища	На дорсальной стороне тела черные мелкие полувзвездчатые меланофоры	Начало пигментации — полувзвездчатые, нитчатые слабо окрашенные меланофоры на дорсальной стороне тела	Не пигментированы	Не пигментированы
Положение лопасти брюшного плавника	Достигает плавниковой складки	Достигает плавниковой складки	Достигает плавниковой складки	Брюшной плавник закладывается, плавниковой складки не достигает
Глубина выемки на спинной стороне плавниковой складки	До 1/2 ширины плавниковой складки	До 1/2 ширины плавниковой складки	До 1/2 ширины плавниковой складки	До 1/3 ширины плавниковой складки, полобья

Таблица 5

Сроки наступления этапов развития и рост личинок сиговых в лотках в заводских условиях

Этап развития	Температура воды,	Чир		Муксуи	
		Количество дней*	Длина тела, мм	Количество дней*	Длина тела, мм
			Масса, мг		Масса, мг
II	6,6–8,6	9	$\frac{11,8}{9,3}$	4	$\frac{11,2}{8,8}$
III	8,4–9,3	13–16	$\frac{12,7-12,6}{12,5-13,0}$	7	$\frac{12,0}{12,2}$
IV	7,7–8,5	30	$\frac{14,7}{29,0}$	22	$\frac{13,7}{21,4}$
V	7,6–9,4	34	$\frac{17,0}{44,0}$	28	$\frac{14,6}{25,0}$
VI**	12,3–18,5	44	$\frac{20,2}{82,3}$	33	$\frac{15,6}{34,8}$

* Дни от начала внешнего питания до начала наступления этапа.

** Личинки пересажены в садки, установленные в пруду.

Таблица 6

Сроки наступления этапов развития и рост личинок пеляди в озерах-рыбопитомниках

Этап	Пелядь озера, оз. Ариштол			
	Температура воды,	Дни от начала питания до начала наступления этапа	Длина тела, мм	Масса, мг
II	13,5	7	11,02	7,33
III	15,0	10	11,84	10,87
IV	12,6	13	13,49	19,25
V	11,03	15–16	15,30–15,40	26,8–25,9
VI	11,03	16	16,91	49,57
VII	15,6	20	18,92	70,56

ность этапа — 3–4 дня. В цехе при 7,7–8,5°С личинки сиговых находились на III этапе развития в течение 9–14 дней.

IV этап. Полное загибание уростилия. Хорда хвоста у личинок полностью загнута вверх. Лучи расположены почти по всей ширине хвостового плавника. Они направлены горизонтально назад. Количество основных лучей 19–20. Дополнительных (боковых) лучей нет. Появляется первая линия членистости (рис. 1, з). На конце плавниковой складки хвостового плавника намечается две выемки — напротив лучей и выше их (между надхвос-

Пыжьян		Пелядь речная		Ряпушка	
Количество дней*	Длина тела, мм	Количество дней*	Длина тела, мм	Количество дней*	Длина тела, мм
	Масса, мг		Масса, мг		Масса, мг
4	10,1	9	9,2	6	9,7
	6,3		3,7		3,4
12	11,1–11,7	18	9,5	33	10,3
	8,3–10,3		5,5		4,7
21–23	12,7–12,8	27	11,9	33	11,6
	13,5–15,1		10,5		9,6
27–29	13,9–14,3	31	12,6	38	13,2
	19,8–20,6		13,0		12,0
36	15,0	36	14,7	42	17,3
	28,0		23,2		35,7

Пелядь речная, оз. М. Шустово			
Температура воды,	Дни от начала питания до начала наступления этапа	Длина тела, мм	Масса, мг
9,7	5	9,03	5,66
10,2	12	11,90	9,63
14,4	15	13,24	15,73
16,5	20	15,16	26,66
16,5	20	16,71	40,71
18,2	25	19,77	89,33

товой плавниковой складкой и началом расположения лучей). В спинном плавнике появляются мезенхимные лучи. Жаберные лепестки закладываются до основания верхней части дуг. Псевдобранхия состоит из четырех лепестков разной величины. В грудных и брюшных плавниках появляется скопление мезенхимы. У личинок чира, муксуна, пыжьяна в анальном плавнике закладываются мезенхимные лучи, у пеляди и ряпушки они еще не просматриваются. Лопasti брюшного плавника у личинок чира выходят за нижний край плавниковой складки, у пыжьяна и муксуна — дости-

Таблица 7

Меристические признаки личинок сиговых на III этапе развития

Признак	Чир	Муксун	Пыжьян	Пелядь
Число почек в анальном плавнике	$\frac{10-13}{10-12}$	$\frac{10-13}{12}$	$\frac{12-15}{12-14}$	$\frac{0-14}{12-14}$
Спинальный плавник				
число почек	10-12	10-12	$\frac{11-13}{12}$	$\frac{11-12}{11}$
число меланофоров	0-5	0-5	0	0
Хвостовой плавник				
число основных лучей	18-20	18-20	14-18	14-18
число меланофоров	$\frac{42-103}{48-76}$	$\frac{28-115}{32-67}$	$\frac{10-46}{18-39}$	$\frac{7-21}{11-16}$
Первая жаберная дуга				
число тычинок	5-7	$\frac{10-16}{12-14}$	$\frac{6-12}{8-10}$	$\frac{10-15}{12-15}$
длина наибольшей тычинки, мм	0,05	0,03-0,06	0,03-0,07	0,05-0,10
число меланофоров	8-13	17-26	4-11	7-15
Число меланофоров на боковой линии	4-14	0-11	0	0
Число меланофоров на туловище	34-74	$\frac{5-38}{15-21}$	0	0-7

Примечание. Над чертой приведены колебания, под чертой — наиболее часто повторяющиеся значения.

гают конца ширины плавниковой складки, у пеляди они расположены немного выше нижнего края плавниковой складки или доходят до него.

У личинок пеляди боковая линия остается еще не пигментированной, на туловище появляются редко разбросанные пигментные клетки, на спине преобладают точечные и средней величины звездчатые меланофоры, в хвостовом плавнике точечные или нитчатые меланофоры концентрируются у основания лучей.

У личинок чира хорошо пигментированы дорсальная и вентральная стороны туловища, в хвостовой лопасти точечные меланофоры расположены по всей области лучей. У муксуна и пыжьяна спина пигментирована крупными звездчатыми меланофорами, на боковых сторонах туловища пигментные клетки расположены редко, в хвостовом плавнике звездчатые нитчатые меланофоры распространены до середины или до конца лучей.

Личинки начинают вести стайный образ жизни, держатся в поверхностном слое воды. В заводских условиях в лотках стая совершает движение по кругу. Личинки становятся очень пугливыми, резко реагируют на приближение постороннего предмета.

V этап. Резорбция надхвостовой перепончатой лопасти. В верхней части хвоста плавниковая складка постепенно уменьшается, образуя все более широкий уступ. Хвостовой плавник временно приобретает трехлопастную

форму (рис. 1, *d*). Кишечник имеет вид расширенной трубки. Зачаток плавательного пузыря значительно удлинняется, но воздухом он не заполнен. В грудных и брюшных плавниках закладываются мезенхимные лучи. В спинном плавнике 10–13 лучей. У личинок чира, муксуна они заходят за середину плавниковой складки, у пыжьяна, пеляди, ряпушки — до середины плавниковой складки. В анальном плавнике у личинок чира, муксуна, пыжьяна 6–10 хорошо выраженных мезенхимных лучей, у пеляди и ряпушки — они слабо дифференцированы. В хвостовом плавнике в подхвостовой перепончатой складке появляются 2–3 дополнительных луча. На первой жаберной дуге у личинок чира 6–8, у пеляди — 15–19, у пыжьяна и муксуна 9–14 жаберных тычинок (табл. 9).

Личинки пеляди отличаются от других видов сиговых отсутствием у большинства особей меланофор на боковой линии, в хвостовом плавнике они концентрируются ближе к основанию лучей.

У личинок чира тело и боковая линия интенсивно пигментированы (табл. 9), в хвостовой лопасти небольшие полужездчатые и точечные меланофоры ориентированы вдоль лучей, расположены отдельно друг от друга.

У личинок муксуна хвостовой плавник пигментирован более интенсивно, чем у чира и пыжьяна: вытянутые нитчатые звездчатые меланофоры сливаются вдоль лучей в линию. На жаберных дугах муксуна меланофоры образуют цепочку, чем отличаются особенно в начале этапа от личинок чира и пыжьяна (табл. 10).

В озере при температуре воды 11–12° появление личинок с началом резорбции надхвостовой перепончатой лопасти отмечалось на 15–20-й день, в лотках при температуре подращивания 7,6–9,4° — на 27–31-й день от начала внешнего питания. Начиная с IV этапа у личинок усиливается асинхронность в темпе роста и развития. В пробах одновременно встречаются особи, находящиеся на предыдущем и последующем этапах. С этого момента точное определение продолжительности отдельных этапов становится практически невозможным. При подращивании в одинаковых условиях по размерно-весовым показателям личинки сиговых располагаются в следующей последовательности: чир, муксун, пыжьян, пелядь, ряпушка (см. табл. 5).

VI этап. Начало формирования вторично симметричного хвостового плавника. Наполнение плавательного пузыря воздухом. Хвостовой плавник по середине плавниковой складки имеет одну неглубокую выемку и состоит из двух симметричных лопастей. Лучи в хвостовом плавнике приближаются к концу плавниковой складки. Они становятся трехчленистыми. По бокам хвостового стебля закладываются короткие дополнительные лучи (рис. 1, *e*). Преанальная плавниковая складка еще хорошо выражена. Она расположена между брюшными и анальным плавниками. Плавательный пузырь заполняется воздухом. Кишечник в передней части делает коленаобразный изгиб. На нем появляются бугорки — зачатки пилорических придатков. Просвет пищевода расширен. У личинок чира и пыжьяна на первой жаберной дуге — 10–14, у пеляди и муксуна — 15–19 тычинок (табл. 11). Рот у личинок чира, муксуна, пыжьяна, пеляди расположен на уровне 1/3 нижнего края глаз. У личинок ряпушки рот находится на уровне почти середины глаз, нижняя челюсть немного длиннее верхней.

Таблица 8

Морфологические признаки личинок сиговых на III этапе развития

Признак	Чир	Муксун	Пыжьян	Пелядь
Пигментация хвостового плавника	Полузвездчатые вытянутые и точечные меланофоры разбросаны по лучам; у основания плавника пигментных клеток нет или их небольшое количество	Звездчатые меланофоры расположены ближе к основанию лучей, более мелкие полузвездчатые и вытянутые разбросаны по лучам	Полузвездчатые и звездчатые меланофоры ближе к основанию лучей. Вытянутые и точечные меланофоры разбросаны по лучам	Звездчатые и точечные меланофоры расположены у основания лучей хвостового плавника
жаберных дуг	Мелкие полузвездчатые и точечные меланофоры расположены узкой полосой разбросанно, отдельно друг от друга	Вытянутые звездчатые и полузвездчатые меланофоры образуют цепочку у основания жаберных лепестков	Нитчатые звездчатые меланофоры образуют две линии у основания жаберных лепестков	Вытянутые звездчатые меланофоры расположены в два ряда отдельно друг от друга
туловища	Полузвездчатые, точечные и мелкие звездчатые меланофоры на дорсальной стороне интенсивно	Мелкие звездчатые нитчатые слабо окрашенные и точечные меланофоры расположены на дорсальной стороне тела, разбросанно	Не пигментировано	Не пигментировано
боковой линии	Черные точки меланофор от хвоста до спинной выемки	Слабо окрашенные точечные и вытянутые меланофоры расположены редко по всей боковой линии	Не пигментировано	Не пигментировано
Высота лопасти брюшного плавника	От 1/3 до 1/2 ширины плавниковой складки	То же, что у чира	До 1/3 ширины плавниковой складки	До 1/3 ширины плавниковой складки
Глубина выемки на спинной стороне плавниковой складки	До 2/3 ширины плавниковой складки	То же, что у чира	До 2/3 ширины плавниковой складки	От 1/2 до 2/3 ширины плавниковой складки

Таблица 9

Меристические признаки личинок сиговых на V этапе развития

Признак	Чир	Муксун	Пыжьян	Пелядь
Анальный плавник				
число почек	12-14	12-15	13-15	14-16
число лучей	7-10	6-9	6-10	0-12
Спинальный плавник				
число лучей	11-13	11-13	10-13	7-12
число меланофоров	0-8	2-9	0-3	0-3
Хвостовой плавник				
число основных лучей	19-20	20	20	19-20
число дополнительных сверху	0-2	0	0	0
число дополнительных снизу	2-3	0-2	0-2	2-3
число меланофоров	$\frac{78-183}{106-159}$	120	$\frac{57-145}{76-120}$	$\frac{17-55}{18-31}$
Первая жаберная дуга				
число тычинок	6-8	$\frac{12-16}{12-14}$	$\frac{8-12}{9-10}$	$\frac{15-19}{15-17}$
длина наибольшей тычинок, мм	0,05-0,1	0,08-0,1	0,06-0,12	0,1-0,13
число меланофоров	20-27	Сплошная линия	12-19	16-26
Число меланофоров на боковой линии	$\frac{26-72}{38-55}$	$\frac{8-47}{16-39}$	$\frac{0-28}{4-14}$	0-5
Число меланофоров на туловище	$\frac{57-110}{61-75}$	$\frac{10-73}{22-38}$	$\frac{12-55}{24-42}$	$\frac{7-29}{11-20}$

Примечание. Над чертой приведены колебания, под чертой — наиболее часто повторяющиеся значения.

Лучи в спинном плавнике у личинок чира, муксуна приближаются к концу плавниковой складки, у пыжьяна и пеляди — к середине плавниковой складки. В грудных плавниках 8-10 мезенхимных лучей, расположенных в верхней части лопасти. В анальном плавнике у личинок чира, пыжьяна лучи заходят за середину плавниковой складки, у муксуна и пеляди лучи достигают середины плавниковой складки. В брюшных плавниках у личинок чира, муксуна — 8 лучей почти до конца лопасти, у пыжьяна, пеляди — 6 более коротких лучей.

У личинок пеляди в хвостовом плавнике меланофоры по-прежнему сосредоточены преимущественно ближе к основанию, начинается пигментация мелкими меланофорами верхних лучей по всей их длине. Личинки чира отличаются значительной пигментацией боковых сторон туловища. У личинок сиговых имеются некоторые различия в характере пигментации жаберных дуг (табл. 12).

У личинок сиговых на этапе формирования гомоцеркального хвостового плавника увеличиваются индексы наибольшей и наименьшей высо-

Морфологические признаки личинок ситовых на V этапе развития

Признак	Чир	Муксун	Пыжьян	Пелядь
Пигментация				
хвостового плавника	Полузвездчатые и точечные меланофоры вдоль лучей; расположены отдельно друг от друга	Нитчатые вытянутые меланофоры сливаются в сплошную линию вдоль лучей	Полузвездчатые вытянутые меланофоры вдоль лучей с большей концетрацией у основания лучей	Звездчатые и полузвездчатые меланофоры преимущественно у основания лучей
жаберных дуг	Мелкие вытянутые полузвездчатые меланофоры расположены отдельно друг от друга узкой полосой	Звездчатые вытянутые меланофоры расположены в два ряда, образуют цепочку	Полузвездчатые вытянутые меланофоры расположены отдельно друг от друга	Крупные звездчатые и полузвездчатые меланофоры расположены отдельно друг от друга широкой полосой
туловища	Черные мелкие звездчатые меланофоры на дорсальной и вентральной сторонах тела. Средняя часть туловища менее пигментирована	Звездчатые слабо окрашенные меланофоры на дорсальной стороне тела	Черные звездчатые меланофоры преимущественно мелкие на дорсальной стороне тела	Слабо пигментировано. Мелкие черные полузвездчатые и точечные меланофоры ближе к спинной части туловища
боковой линии	Звездчатые и точечные меланофоры по всей длине боковой линии	Мелкие полузвездчатые меланофоры по всей длине боковой линии	Мелкие точечные и вытянутые меланофоры редко по всей длине боковой линии	В основном не пигментированы

Таблица 11

Меристические признаки личинок сиговых на VI этапе развития

Признак	Чир	Муксун	Пыжьян	Пелядь	Ряпушка
Анальный плавник					
число лучей	13-15	14-15	14-16	10-16	14-16
Спинальный плавник					
число лучей	12-13	12-13	12-14	11-13	12-13
число меланофоров	2-25	14-32	2-8	0-6	3-23
Хвостовой плавник					
число основных лучей	20	20	20	19-20	20
число дополнительных сверху	0-3	0-2	0	0	0-3
число дополнительных снизу	3-5	3-5	2-3	2-3	3-5
число меланофоров	>150	>120	>100	17-44	53-95
Первая жаберная дуга					
число тычинок	10-12	15-17	10-14	15-19	17-20
длина наибольшей тычинки, мм	0,1-0,2	0,1-0,15	0,1-0,17	0,1-0,15	0,17-0,28
Число меланофоров	32-38	24-31	21-28 и сплошная линия	Сплошная линия	12-19
Число меланофоров на боковой линии	Сплошная линия	36-52	14-52	2-19	8-34
Число меланофоров на туловище	>100	47-85	37-63	8-47	18-52

ты тела, длины головы, длины рыла. Личинки чира имеют наибольшее антедорсальное расстояние (76,4-76,9%), пелядь — наименьшее (72,7-73,5%). У личинок пеляди значительно увеличивается относительная длина хвоста.

Происходит интенсивный рост личинок, темп которого определяется экологическими условиями обитания. Личинки плавают в толще воды, могут опускаться на дно и подниматься на поверхность. Предпочитают участки с температурой воды не выше 24°C.

VII этап. Подвижное состояние брюшных плавников. Хвостовой плавник с угловатой выемкой посередине. Лучи хвостового плавника четырехчленистые. В хвостовом и спинном плавниках лучи выходят за край плавниковой складки. Появляется линия членистости на лучах спинного и анального плавников. Сохраняются остатки надхвостовой и преанальной плавниковой складки. В пищеварительном тракте образуется петлеобразный изогнутый желудок. Боковые стороны туловища, жаберные крышки становятся серебристыми. Личинки теряют прозрачность.

У личинок чира рост занимает полунижнее положение, рыло закруглено, на первой жаберной дуге 13-16 тычинок, тело равномерно и интенсивно пигментировано.

У личинок пеляди рот находится немного ниже центра глаз, рыло вы-

Таблица 12

Морфологические признаки личинок сеговых на VI этапе развития

Признак	Чир	Муксун	Пыжьян	Пелядь	Рипушка
Пигментация хвостового плавника	Полувзвездчатые и вытянутые меланоборы расположены вдоль лучей друг от друга	Нитчатые вытянутые меланоборы вдоль лучей	Звездчатые вытянутые меланоборы вдоль лучей	Мелкие полувзвездчатые меланоборы сконцентрированы у основания лучей, у некоторых особей появляются полувзвездчатые меланоборы на верхних лучах плавника	Полувзвездчатые вытянутые меланоборы расположены вдоль лучей, у основания менее интенсивно
жаберных дуг	Мелкие полувзвездчатые меланоборы расположены отдельно друг от друга узкой полосой	Вытянутые полувзвездчатые меланоборы расположены в две линии	Вытянутые полувзвездчатые и звездчатые меланоборы расположены узкой полосой отдельно друг от друга, позднее — сливаются в цепочку	Черная сплошная широкая линия у основания жаберных лепестков	Полувзвездчатые меланоборы расположены в один ряд, в основном, раздельно
туловища	Звездчатые и полувзвездчатые меланоборы интенсивно расположены над боковой линией, менее интенсивно — на ventральной стороне тела	Крупные звездчатые слабо окрашенные меланоборы преимущественно на дорсальной стороне тела. Средняя часть туловища не пигментирована	Звездчатые и полувзвездчатые меланоборы на дорсальной стороне тела. Средняя часть туловища не пигментирована	Слабо пигментировано мелкими звездчатыми и точечными меланоборами	Полувзвездчатые меланоборы на дорсальной стороне тела
боковой линии	Меланоборы образуют сплошную линию	Звездчатые вытянутые меланоборы по всей длине боковой линии	Вытянутые звездчатые и точечные меланоборы по всей длине боковой линии	Мелкие полувзвездчатые и точечные меланоборы редко по всей длине	Полувзвездчатые вытянутые меланоборы по всей длине боковой линии
Анальный плавник	Лучи доходят почти до конца плавниковой складки	Лучи до середины плавниковой складки	Лучи до середины и за середину плавниковой складки	Лучи не доходят до середины плавниковой складки	Лучи до середины и за середину плавниковой складки

тянутое, на первой жаберной дуге 20–26 тычинок, средняя часть туловища по обеим сторонам от боковой линии не пигментирована.

У личинок ряпушки рот расположен против центра глаз, нижняя челюсть длиннее верхней и значительно выдается за нее, на первой жаберной дуге 17–22 тычинок.

При переходе на предмальковый этап у молоди постепенно исчезают остатки брюшной плавниковой складки, форма головы, положение рта, строение непарных плавников приближаются к дефинитивному состоянию.

У пеляди на первой жаберной дуге 26–30 тычинок длиной 0,6–0,7 мм, вентральная часть туловища слабо пигментирована. У личинок чира на первой жаберной дуге 15–18 тычинок более толстых и коротких – 0,3–0,4 мм, все туловище интенсивно пигментировано.

Продолжительность развития личинок сиговых от начала внешнего питания до предмалькового этапа при температуре воды 8–15° составляет 27–36 дней, при более низкой температуре подращивания (на первых этапах) постэмбриональное развитие личинок может задерживаться до 44–47 дней.

ЛИТЕРАТУРА

- Антилова В.И. Характер питания баунтовского сига на ранних этапах развития // Науч.-техн. бюл. ГосНИОРХ. 1962. № 15. С. 62–63.
- Богданов В.Д. Видовые особенности личинок некоторых сиговых (Coregonidae) рыб на этапе выплупления // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 3. С. 449–459.
- Богданова Л.С. О переходе на экзогенное питание личинок сига-лудоги *Coregonus lavaretus ludoga Poljakov* // Там же. 1972. Т. 12, вып. 3. С. 576–581.
- Волкова Л.В. Эколого-морфологические закономерности развития пеляди: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1965. 17 с.
- Дислер Н.Н. Развитие осенней кеты р. Амур *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. 1957. Вып. 20. С. 3–70.
- Европейцева Н.В. Морфологические черты постэмбрионального развития сигов // Тр. Лаб. основ рыбководства. Л., 1949. Т. 2. С. 229–250.
- Ковалев Н.М. Постэмбриональное развитие чудского сига (*Coregonus lavaretus marae-poides* P.) в природных условиях // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 4 (25). С. 664–676.
- Крыжановский С.Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Сургиноидеи и Силуроидеи) // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. 1949. Вып. 1. С. 186–195.
- Кугаевская Л.В. Разнокачественность эмбрионов сиговых при выплуплении и сроки их перехода на активное питание // Рыб. хоз-во. 1983. № 10. С. 36–40.
- Кугаевская Л.В., Нечаева Н.Л. Работа с икрой сиговых на Тобольском рыбководном заводе // Рыб. хоз-во. 1984. № 12. С. 33–36.
- Никитин А.А. Аклиматизация и искусственное воспроизводство сиговых рыб в водоемах Киргизии. Фрунзе: Илим, 1976. 119 с.
- Петрова Г.А. Постэмбриональное развитие ряпушки озера Среднее Куйто // Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ. 1966. Т. 4, вып. 2. С. 100–109.
- Подбологова Т.И. Морфоэкологические особенности личинок ряпушки // Материалы семинара по пробл. "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера". Петрозаводск, 23–25 янв. 1980. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 65–68.
- Правдин И.В. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Расс Т.С. Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei) // Зоол. журн. 1946. Т. 25, вып. 2. С. 137–149.
- Смолянов И.И. Развитие белорыбицы *Stenodus leucichthys leucichthys* Güld., нельмы

- Stenodus leucichthys nelma Pall. и сига-нельмушки Coregonus lavaretus nelmuschka Pravdin // Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР. 1957. Вып. 20. С. 275–292.
- Соин С.Г. Экологоморфологические особенности развития лососевидных рыб // Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. С. 6–17.
- Черняев Ж.А. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М.: Наука, 1968. 90 с.
- Reňaz M. Ecomorphological principles and saltation in the early ontogeny of salmonoid fishes // Top. Probl. Ichthyol. Proc. Symp., Brno, 1981. Brno, 1981. P. 95–100.

УДК 591.597.553.2

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ ПО АКВАТОРИИ НИЖНЕЙ ОБИ

В.Д. Богданов

Миграции у рыб являются неотъемлемой частью жизненного цикла и представляют собой важнейшую адаптацию, способствующую повышению численности и расширению ареала вида (Баранникова, 1975). Для полупроходных сиговых рыб одним из важнейших периодов жизни является пассивный скат личинок по течению от мест выклева к нагульным водоемам. Расселение личинок сиговых рыб в пойме Нижней Оби осуществляется в результате покатной миграции с нерестилищ уральских притоков.

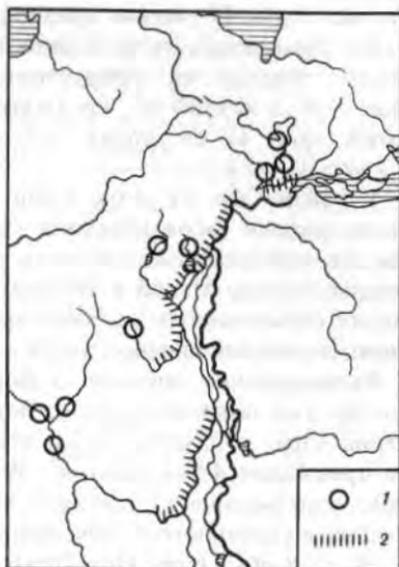
Известна благоприятная роль поймы Нижней Оби для поддержания высокой численности сиговых рыб. Довольно подробно изучены сроки, пути и механизмы миграций половозрелой части стада сиговых рыб Обско-го бассейна. Имеются сведения о росте, поведении и миграциях молоди (сеголетков) на некоторых участках поймы рек Северная Сосьва, Сось, Харбей, а также фрагментарные данные о распределении личинок в пойме Оби на участке от р. Сось до р. Шучья (Богданов, 1984; Следь, Богданов, 1983). В настоящее время не известна роль различных участков поймы Оби для нагула молоди отдельных видов сиговых рыб, не выявлены районы их концентраций, не изучены поведенческие механизмы миграций при различных гидрологических условиях. В то же время без точного представления о миграциях и распределении молоди нельзя понять настоящего и будущего как ихтиоценозов, так и экосистем водоемов в целом; нельзя разработать мероприятия по их охране и рациональному использованию (Павлов и др., 1981).

Исследование распределения молоди сиговых рыб по пойме Нижней Оби (рисунок) проведено автором настоящей статьи во второй половине июня 1983–1985 гг. По весеннему уровню залития поймы эти годы относятся к средневодному (1983), маловодному (1984), и многоводному (1985). В 1983 г. полное залитие поймы происходило лишь на участке от г. Салехарда до дельты, а в 1985 г. — от устья р. Сыня до дельты, тогда как в 1984 г. полного залития не наблюдалось на всем протяжении поймы. Исключением являются соры, расположенные в поймах левобережных притоков Оби, уровни воды в которых зависят также от паводка на этих притоках.

Исследование покатной миграции личинок сиговых рыб проводили в районе верхней границы нижнего течения р. Северной Сосьвы (195 км) от устья) в мае–июне. Вторая половина июня — наиболее подходящее вре-

Схема района исследований

- 1 — нерестилища сиговых рыб;
2 — основные районы нагула личинок сиговых



мя для сбора проб личинок в местах нагула. В этот период прекращается скат личинок сгов с нерестилищ всех левобережных притоков Оби, и молодь концентрируется на хорошо прогреваемых мелководьях. Разница в температуре воды русел рек, проток, соров и прирусловых мелководий составляет 3–4 °. Сбор материала начинали в пойме р. Северная Сосьва и, продвигаясь вниз по Оби, заканчивали в протоках дельты. Ежегодно обследовали 38 участков поймы Оби и ее левобережных притоков.

На каждом участке проводили серию обломов бреднем, а пойманную молодь объединяли в общую пробу.

Размеры малькового бредня, изготовленного из мельничного газа за № 10 и 20, 4 × 1 м. Отлов личинок осуществляли на мелководьях, учитывая площадь замета бредня. Используя собственные описания молоди, определяли видовую принадлежность личинок. Методика проведения учетов численности покатных личинок в р. Северная Сосьва описана нами ранее (Богданов, Богданова, 1984).

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК В ПОЙМЕ ОБИ В 1983 г.

Покатные личинки сиговых рыб в районе нижнего течения р. Северная Сосьва появились 17 мая. Наиболее интенсивный скат отмечен с 23 мая по 2 июня, полное прекращение ската — 16 июня. Численность покатной молоди всех видов была незначительной (табл. 1). На участке нижнего течения р. Северная Сосьва концентрация личинок закономерно уменьшалась от верхних соров к нижним, составляя в соре Польшос-Тур 43 экз./10 м² площади мелководья (195 км от устья), в соре Чуанель-Тур 30 экз./10 м² (100 км), а в протоках устья Северной Сосьвы 15 экз./10 м². В целом в пойме р. Северная Сосьва на участке от сора Польшос-Тур до устья Лапорской протоки личинки распределяются по сорам правого и левого берегов. После впадения обских вод в районе п. Ванзетур воды Северной Сосьвы прижимаются к левому берегу. В результате молодь распределяется только по левобережным сорам. В пойме Малой и Большой Оби в районе выше устья Северной Сосьвы личинок сиговых не встречено. В пробах присутствовали лишь личинки налима и карповых рыб. От устья Северной Сосьвы до устья р. Сыня в пределах всей поймы Оби личинки сиговых также отсутствовали.

Сроки покатной миграции личинок сиговых рыб в р. Сыня неизвестны. Тем не менее, сравнивая размеры тела личинок в рр. Сыня и Северная

Сосьва (табл. 2), можно предположить, что массовое их появление в сорах Сыни происходит на 4–5 дней позднее, чем в р. Северная Сосьва. Плотность молоди на прирусловых мелководьях устья Сыни (Святой Мыс — 47,3 экз./10 м², ур. Сохынпол — 31,8 экз./10 м²) примерно в 10 раз выше, чем в ее сорах (Лесмиганлор — 3,9 экз./10 м², Матлор — 2,7 экз./10 м²).

В пойме Оби, от устья Сыни до слияния Малой и Большой Оби, плотность молоди сегов невелика (менее 10 экз./10 м²). Личинки придерживаются мелководных участков русла и протока. В сорах поймы, расположенных между Малой и Большой Обью, молодь не встречалась. На некоторых ограниченных участках побережья русла Малой и Горной Оби плотность скоплений личинок выше — до 30 экз./10 м².

Распределение личинок в Войкарском соре характеризуется высокой плотностью лишь на устье р. Войкар (38,2 экз./10 м²) и в районе соединения сора с р. Обью (82,0 экз./10 м²), тогда как в остальных участках не превышает 4,5 экз./10 м². В Шурышкарском соре концентрация личинок еще меньше (1,4 экз./10 м²). Причем на западном побережье сора, наиболее удаленном от Оби, личинки не обнаружены.

В р. Сось (сор Пом-Лор) численность личинок не очень высока (17,8 экз./10 м²), но молодь по мелководьям распределена довольно равномерно. Вместе с тем вдоль русла Оби в районе устья Соби личинки встречаются мозаично, в основном придерживаясь входа или устья небольших протоков. Плотность личинок здесь невысокая (около 5 экз./10 м²), хотя иногда встречаются и значительные скопления (до 45 экз./10 м²).

На участке поймы Оби от п. Халаспугор до дельты молодь сеговых есть как в протоках, так и в сорах, но их концентрация сильно разрежена. Молодь присутствует также и на мелководьях русла Оби.

В дельте Оби молодь (личинки и мальки) встречается повсеместно, но только среди протоков (2,2–5,5 экз./10 м²). В редких в этом районе сорах и озерах молодь сеговых отсутствует. На мелководных барах Обской губы, вблизи устьев протоков дельты, плотность молоди также невысока (3,4 экз./10 м²).

Пелядь. Массовый скат личинок пеляди в низовьях р. Северная Сосьва проходил 24 мая. От всей скатившейся молоди пелядь составляла 48,0% (табл. 1). Численность пополнения пеляди была очень низкой не только на р. Северная Сосьва, но, по-видимому, и на р. Сыня, что и определило незначительное ее содержание в пробах в пределах всей поймы Оби (табл. 2). Пелядь доминировала среди нагульной молоди лишь в районе устья р. Северная Сосьва (64,4%). В сорах и протоках р. Сыня личинки пеляди встречались редко (0,8–2,8%). На лежащих ниже участках поймы Оби в распределении пеляди отмечается следующая закономерность: частота ее встречаемости выше непосредственно в побережье русла Малой Оби и ниже на Большой Оби, правобережье Оби и в сорах рек Сось, Щучья (табл. 3). В дельте Оби пелядь встречалась в ограниченном количестве (2,2–5,9%).

В левобережных притоках Оби средние размеры нагульных личинок пеляди различаются (табл. 3). В пойме Оби молодь имеет большие размеры, чем в сорах притоков, причем чем дальше от мест размножения, тем она крупнее.

Таблица 1

Численность покатных личинок сиговых рыб в низовьях р. Северная Сосьва

Год	Пелядь		Тугун	
	млн.шт.	%	млн.шт.	%
1981	14 500 ± 3335	96,7	52,6 ± 12,1	0,36
1982	3500 ± 805,0	94,6	15,3 ± 3,5	0,4
1983	221,0 ± 50,8	48,8	32,2 ± 7,4	7,1
1984	566,8 ± 130,4	91,2	20,6 ± 4,7	3,3
1985	856,1 ± 196,9	85,7	51,4 ± 11,8	5,1

Год	Чир		Пыжьян	
	млн.шт.	%	млн.шт.	%
1981	433 ± 99,6	2,76	25,6 ± 5,9	0,18
1982	167 ± 38,4	4,9	4,0 ± 0,9	0,1
1983	192,0 ± 44,2	42,4	31,7 ± 7,3	5,1
1984	31,7 ± 7,3	5,1	2,3 ± 0,5	0,4
1985	81,1 ± 18,7	8,1	10,9 ± 2,5	1,1

Чир. Пик покатной миграции личинок чира в низовьях р. Северной Сосьвы отмечен 2 июня. Численность скатывающегося чира составляла 42,4% от общего количества учтенной молоди (табл. 3), но частота встречаемости его личинок в сорах Северной Сосьвы оказалась ниже (3,0–18,1%). Районом концентрации личинок чира явилось устье Сыни. В пойме Оби, от устья р. Сыни до Обской губы (исключая некоторые районы левобережья Малой Оби), чир среди нагульных личинок сигов был доминантным видом.

Размеры тела личинок чира в пробах из притоков Оби статистически достоверно различаются (табл. 3). Наиболее крупная молодь отмечена в дельте Оби.

Пыжьян. Частота встречаемости пыжьяна среди покатных и нагульных личинок в бассейне Северной Сосьвы незначительная (см. табл. 1 и 3). Наибольшие концентрации его личинок отмечены в Войкарском соре и на левобережье Малой Оби от устья Войкара до Шурышкарского сора. В дельте Оби по частоте встречаемости молодь пыжьяна занимала второе место после чира. Размеры личинок пыжьяна, как и других сиговых рыб, нагуливающих в сорах притоков, различаются (табл. 2).

Тугун. В р. Северной Сосьве личинки тугуна составляли 7,1% от всей покатной молоди сигов, а их численность невелика (см. табл. 1). В пределах всей поймы Нижней Оби личинки тугуна распределяются с другой закономерностью, чем другие сиговые. Районами концентраций личинок тугуна являются соры рек Северная Сосьва, Войкар и Собь. Среди нагульной молоди в р. Северной Сосьве тугун доминирует на 100-километровом участке поймы от сора Польшос-Тур до сора Чуанель-Тур (51,8–92,4%). В бассейне р. Войкар тугун концентрируется в Войкарском соре в районе

Таблица 2

Линейные размеры тела личинок в поймах нерестовых притоков и дельте Оби (мм)

Дата	Место лова	Пелядь	Тугун	Чир	Пьякян
Июнь 1983 г.					
17-18	р. Северная Сосьва	14,6 ± 0,09	15,2 ± 0,1	18,3 ± 0,13	16,9 ± 0,56
20-21	р. Сыня	13,0 ± 0,19	13,9 ± 0,15	16,4 ± 0,07	12,8 ± 0,19
22	р. Войкар	10,7 ± 0,36	9,6 ± 0,09	15,9 ± 0,12	11,5 ± 0,11
25	р. Сось	11,3 ± 0,6	10,5 ± 0,06	15,4 ± 0,24	13,3 ± 0,12
29-30	Дельта Оби	21,9 ± 0,58	14,0 ± 0,29	28,6 ± 0,08	22,6 ± 0,25
Июнь 1984 г.					
18-19	р. Северная Сосьва	17,4 ± 0,08	17,3 ± 0,07	22,3 ± 0,35	19,4 ± 0,43
20	р. Сыня	13,4 ± 0,12	14,0 ± 0,3	16,9 ± 0,06	14,2 ± 0,33
21-22	р. Войкар	9,9 ± 0,07	8,5 ± 0,04	15,5 ± 0,09	11,1 ± 0,08
24	р. Сось	12,7 ± 0,56	11,6 ± 0,07	16,1 ± 0,1	13,9 ± 0,13
29	Дельта Оби	19,1 ± 0,26	13,8 ± 0,39	21,0 ± 0,35	17,5 ± 0,22
Июнь 1985 г.					
17-18	р. Северная Сосьва	12,1 ± 0,04	11,7 ± 0,07	16,5 ± 0,11	13,1 ± 0,34
19	р. Сыня	10,2 ± 0,08	12,0	15,5 ± 0,29	12,2 ± 0,25
20	р. Войкар	12,5 ± 0,06	8,8 ± 0,53	14,8 ± 0,05	11,9 ± 0,04
22	р. Сось	11,7 ± 1,45	11,8 ± 0,28	17,6 ± 0,71	14,1 ± 0,17
25	Дельта Оби	15,0 ± 0,69	9,6 ± 0,83	19,5 ± 0,32	16,4 ± 0,20

Таблица 3

Соотношение видов молоди сиговых рыб в пойме Нижней Оби в 1983 г. (%)

Место	Пелядь	Тугун	Чир	Пыжьян	Другие виды	n
р. С. Сосьва, сор Польшос-Тур	16,1	69,5	9,7	4,6	А-0,1	804
р. С. Сосьва, ур. Чуанель	27,7	51,8	18,1	2,4	—	448
Устье р. С. Сосьва	64,4	25,9	9,5	—	—	116
р. Сыня, сор Лесмиеганлор	2,8	3,6	89,0	4,6	—	389
р. Сыня, ур. Св. Мыс	0,8	9,4	89,2	0,6	—	710
р. Сыня, сор Матлор	2,5	12,2	70,7	14,6	—	41
Устье р. Сыни, ур. Сохынпол	9,7	23	64,5	2,8	—	287
Войкарский сор						
п. У.-Войкар	5,9	19,3	48,7	26,1	—	119
пр. Агляртпосл	30,8	17,5	40,5	11,0	А-0,2	617
м. Листвяничный	0,9	85,8	2,8	10,5	—	457
устье р. Войкар	19,2	15,4	23,1	42,3	—	26
М. Обь, п. Мужи	25,5	5,7	67,2	1,6	—	490
пр. Кельчи-Ас	—	1,0	99,0	—	—	101
М. Обь, Пансигорт	29,3	9,5	24,0	37,2	—	736
Щурьшкарский сор	29,9	7,9	29,9	32,8	—	67
р. Сосьва	1,7	71,0	6,6	20,7	—	347
р. Обь, прав. берег, район устья Соби	8,2	0,2	71,5	19,8	—	403
р. М. Обь, п. Халаспугор	23,1	6,1	64,6	5,4	—	130
р. Щучья, устье	—	—	34,1	4,5	Б-61,4	88
Воронковский сор	—	2,2	3,2	—	Б-94,6	93
сор М. Волемагский	21,2	2,5	74,6	1,7	—	118
Дельта Оби	3,4	3,2	62,0	13,8	Б-17,5	871
					В-0,1	

Примечание. А — нельма, Б — ряпушка, В — муксун.

впадения в него р. Войкар (85,8%), в р. Сосьва — в сорах ее поймы (Пом-Лор — 71%). В р. Сыне значительных скоплений личинок тугуна не обнаружено. На остальных участках поймы Оби, включая дельту, тугун встречается повсеместно, но в небольшом количестве.

Ряпушка. Распространение личинок ряпушки в Нижней Оби ограничивается поймой р. Щучья и дельтой Оби, причем личинки ряпушки являются наиболее многочисленным видом среди нагульных личинок только в Белоярском и Воронковском сорах. Личинки в пойме р. Щучья имеют меньшие размеры (более поздний выклев), чем в дельте.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ В ПОЙМЕ ОБИ В 1984 г.

В низовьях Северной Сосьвы скат личинок проходил с 17 мая по 4 июня, пик ската пришелся на 19 мая. По сравнению с 1983 г. отмечены изменения численности покатной молоди (см. табл. 1). Личинки скатывались при очень низком уровне воды (на 1,5 м ниже среднего), но при довольно высоких скоростях течения (в среднем около 0,85 м/сек), что косвенно

свидетельствует о слабом влиянии подпора обских вод. В результате плотность молоди на нижнем участке соровой поймы Северной Сосьвы была выше (45,7 экз./10 м²), чем на верхнем участке (12,2 экз./10 м²). В пойме Оби в районе от устья Северной Сосьвы до устья Сыни молодь концентрировалась большей частью на мелководьях русла Малой Оби, меньше — в протоках, а в прирусловых сорах встречалась единично. Повышение численности личинок сигов отмечается в районе устья Сыни. Плотность молоди в ее пойме увеличивается по мере приближения к Оби, что так же как и в Северной Сосьве, вероятно, связано с низким паводком. В районе устья Сыни отмечена самая высокая плотность молоди сигов для всей поймы Оби (180,9 экз./10 м²). Пойма между Малой и Большой Обью практически не заселена молодью сиговых рыб. Здесь личинки встречались лишь в протоках (0,4 экз./10 м²), тогда как на левобережье русла Малой Оби в ряде мест концентрации личинок были довольно значительными (до 139 экз./10 м²).

В пределах Войкарского сора плотность личинок на мелководьях выше в районе устья Войкара (35,7 экз./10 м²) и в месте впадения в сор обской протоки Атляртпосл (77,0 экз./10 м²), в остальных участках сора плотность скоплений личинок колебалась от 6,3 до 28,4 экз./10 м². Разница температуры обской и соровой воды составляла 5,5° (обская вода теплее). В оз. Варчато концентрация личинок также весьма высока (50,6 экз./10 м²). Озеро проточное, из него личинки постоянно выносятся.

В Шурышкарском соре молодь концентрируется у восточного берега, примыкающего к Оби. Западный, наиболее удаленный от Оби берег заселен личинками сиговых рыб очень слабо. На лежащем ниже участке поймы Оби плотность молоди высокая лишь на отдельных мелководьях левобережья Малой Оби (ур. Пансигорт — 139 экз./10 м²), в р. Сось (сор Пом-Лор — 23,1 экз./10 м²) и в р. Щучья (сор Белоярский — 15,2 экз./10 м²). В устье р. Ланготъеган (сор Хоровинский) плотность личинок очень низкая (1 экз./10 м²), во много раз уступающая численности молоди в устьевых районах всех нерестовых притоков Оби. В остальных районах поймы, ниже п. Шурышкары, включая дельту Оби, численность молоди сигов не превышает 10 экз./10 м², в среднем — 4 экз./10 м².

Пелядь. В Северной Сосьве среди покатной молоди пелядь доминировала (91,2%), хотя ее численность оставалась на невысоком уровне (см. табл. 1). Пелядь была также преобладающим видом среди молоди сиговых рыб на подавляющей части территории поймы Оби (табл. 4). Вместе с тем по частоте встречаемости пелядь уступает молоди других видов сиговых рыб в реках Сыня, Войкар (Войкарский сор, оз. Варчато), Соби, Щучей и в отдельных пробах дельты Оби. Во всех левобережных притоках Оби молодь пеляди в начале нагула достоверно различалась по длине тела (табл. 2). В среднем в дельте Оби личинки крупнее, чем в пойме Малой и Большой Оби.

Чир. Частота встречаемости чира в Северной Сосьве невелика как среди покатных личинок (5,1%), так и среди нагульной молоди (2,5–8,2%). В пределах всей поймы Оби личинки чира являлись самыми многочисленными только в р. Сыня, в Войкарском соре на восточном его участке около Оби и в устье р. Ланготъеган. Довольно значительной была доля чира в Шурышкарском соре, а также в русле и в протоках Оби ниже устья

Таблица 4

Соотношение видов молоди сиговых рыб. Пойма Оби в 1984 г. (в %)

Район	Пелядь	Тугун	Чир	Пыжьян	Другие виды	n
р. С. Сосьва, Польшос-Тур	2,7	93,5	3,1	0,7	—	855
р. С. Сосьва, ур. Чуанель	47,5	43,4	8,2	0,9	—	221
р. С. Сосьва, п. Ванзетур	21,4	68,6	6,2	3,8	—	420
р. С. Сосьва, п. Березово	87,6	9,5	2,5	0,2	А-0,2	549
устье р. С. Сосьва	95,1	2,2	2,2	—	А-0,5	223
Бол. и Мал. Обь, р-н пр. Васьрем-посл	96,8	1,9	1,3	—	—	150
Мал. Обь, Ляксимгорт	80,5	0,6	18,9	—	—	348
р. Сыня, ур. Св. Мыс	34,3	1,6	57	6,2	—	814
р. Сыня, сор Лесмиеганлор	24,8	4,4	57,6	13,2	—	295
устье р. Сыни, ур. Сохьнпол	30,4	—	66,3	2,5	А-0,8	240
р. Мал. Обь, п. Мужи	85,1	—	12,3	2,6	—	302
Войкарский сор						
Атляртпосл	25,7	4,8	19,5	50,0	—	462
устье р. Войкар	9,3	79,2	9,3	10,3	—	712
мыс Лиственничный	27,8	41,3	10,6	20,3	—	596
северный берег	16,7	16,7	53,5	13,1	—	228
Оз. Варчато	1,3	95,5	0,9	2,3	—	911
Мал. Обь, п. Нянингорт	62,5	—	37,5	—	—	8
Шурьшкарский сор	78,5	—	16,7	4,8	—	1009
Мал. Обь, Пансигорт	58,9	—	34,6	6,5	—	336
р. Собь, сор Пом-Лор	1,9	42,7	27,3	28,1	—	370
р. Обь, пр. берег, напротив устья Соби	51,9	3,8	42,4	1,9	—	106
М. Обь, п. Халаспугор	41,3	16	42,7	—	—	75
р. Щучья, сор Белоярский	—	1,4	6,8	—	Б-91,8	380
М. Волегамский сор	26,2	4,9	54,1	14,8	—	61
Б. Обь, коренной берег у п. Салемал	71	2,6	21,1	5,3	—	38
Дельта Оби	11,8	1,4	10,1	7,0	Б-69,6 В-0,1	872

Примечание. А — нельма, Б — ряпушка, В — муксун.

Сыни и в дельте. Средние размеры личинок чира в районах устьев притоков представлены в табл. 2.

Пыжьян. В бассейне Северной Сосьвы численность пыжьяна невысока, но в 1984 г. она была крайне низкой (табл. 1). От скатившихся личинок сиговых рыб доля пыжьяна составляла 0,4%, что определило его низкую плотность в нагульных водоемах Северной Сосьвы. В пойме Малой и Большой Оби от устья Северной Сосьвы до устья Сыни личинки пыжьяна не встречены. Основным районом концентрации молоди пыжьяна являлся Войкарский сор (13,1—50%). Пыжьян также часто встречался в соре Лесмиеганлор (р. Сыня, 13,2%) и в соре Пом-Лор (р. Собь, 28,1%). На остальных участках поймы и дельты Оби пыжьян распространен почти повсеместно, но в небольшом количестве.

Тугун. В 1984 г. значительного изменения численности покатной молоди тугуна в р. Северная Сосьва по сравнению с другими годами не произошло (см. табл. 1). От общего числа скатившейся молоди тугун составлял 3,3%.

Районами концентрации молоди тугуна, так же как в 1983 г., являлись соры поймы Северной Сосьвы от Польшос-Тура до Ванзетура (43,4–93,5%), устье р. Войкар (79,2%) и р. Сось (42,7%). Кроме того, в оз. Варчато проба молоди состояла из одного тугуна (95,9%). В районе поймы Малой и Большой Оби от устья Северной Сосьвы до устья Соби (исключая район устья Сыни – ур. Сохынпол, п. Мужы) молодь тугуна не встречена. Ниже устья Соби тугун встречается повсеместно, не образуя скоплений.

Ряпушка. Личинки ряпушки составляли подавляющее большинство в пойме р. Щучья и в дельте Оби, тогда как на остальной акватории поймы Нижней Оби они отсутствовали (табл. 4). Численность личинок ряпушки, судя по их плотности на мелководьях, была высокой.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ В ПОЙМЕ В 1985 г.

Первые покатные личинки в низовьях р. Северной Сосьвы появились на неделю позже, чем в предыдущие годы. Скат продолжался около 25 суток (с 23 мая по 17 июня). Массовый скат происходил 8–10 июня. Численность личинок всех видов сигов, скатившихся с Северной Сосьвы, была выше, чем в 1984 г., но изменения незначительны (см. табл. 1). Распределение личинок в пойме р. Северной Сосьвы более равномерное, чем в 1983 и 1984 гг. Экологическая плотность личинок в верхнем участке соровой поймы составляла 80,7 экз./10 м² (сор Польшос-Тур), в среднем – 123,0 экз./10 м² (сор Чуанель-Тур), в нижнем – 67,6 экз./10 м² (Башков сор). В протоках и на мелководьях русла плотность личинок местами была весьма значительная (до 1200 экз./10 м²). В Оби до впадения р. Северной Сосьвы личинки сиговых не встречены. Их распределение на участке поймы Оби от устья р. Северной Сосьвы до устья р. Сыни такое же, как в 1984 г., но плотность личинок меньше (не более 10 экз./10 м²). В р. Сыня отмечена очень низкая численность личинок на протяжении всей ее поймы (в сорах 0,5 экз./10 м²). На остальных участках поймы Оби высокая концентрация личинок отмечена только в Войкарском соре (146,4 экз./10 м²), причем в районе устья р. Войкара и в оз. Варчато плотность личинок низкая. Крайне мало личинок встречено также в сорах рек Сось, Ланготъеган, Щучья (менее 1 экз./10 м²). Ниже, чем в предыдущие годы, и плотность личинок в дельте Оби.

Пелядь. Среди скатывающихся в р. Северная Сосьва личинок пелядь составляла большинство (85,7%). Ее численность была выше, чем в предыдущие годы исследований, но оставалась меньшей, чем в 1981 и 1982 гг. (см. табл. 1). Личинки пеляди доминировали в пределах всей поймы Оби от Северной Сосьвы (от п. Ванзетур) до слияния Малой и Большой Оби (табл. 5, 6). Исключениями являлись районы рек Войкар и Сось. В предельном районе поймы и в самой дельте личинки пеляди по частоте встречаемости уступали чирю и пыжьяну. Различия в длине тела личинок, нагуливающихся в сорах нерестовых притоков, менее значительные, чем в предыдущие годы (см. табл. 2).

Чир. Численность личинок чира в р. Северной Сосьве по сравнению с

Таблица 5

Соотношение видов молоди сиговых рыб. Пойма Оби в 1985 г. (%)

Район	Пелядь	Тугун	Чир	Пыжьян	Другие виды	n
р. Сев. Сосьва, Польшос-Тур	38,2	52,4	8,4	1,0	—	487
р. Сев. Сосьва, Ванзетур	51,6	35,3	11,0	1,6	А-0,5	663
р. Сев. Сосьва, Чуанель	12,0	68,5	18,5	0,7	А-0,2	432
р. Сев. Сосьва, Башков сор	91,1	5,9	3,0	—	—	203
р. Сев. Сосьва, п. Березово	57,7	8,5	32,3	1,1	А-0,4	272
Устье р. Сев. Сосьва, левый берег	94,5	1,0	3,9	0,6	—	517
Устье р. Сев. Сосьва, правый берег	28,9	—	67,1	2,6	А-1,3	76
Б. Обь и М. Обь, р-н пр. Васьремполс и р-н пр. Патрахас	90,4	5,6	3,2	0,8	—	125
р. Сыня, ур. Св. Мыс	89,9	0,6	7,7	1,8	—	168
р. Сыня, соры	91,2	2,9	5,9	—	—	34
Устье р. Сыни, Сохынпол	56,6	0,6	42,8	—	—	152
М. Обь, п. Мужи	85,6	0,3	12,8	1,0	В-0,3	382
Войкарский сор						
устье р. Войкар	10,4	57,6	13,2	18,7	—	144
пр. Атляртполс	17,6	2,9	18,5	61,0	—	205
Южный берег	37,9	0,4	25,4	36,2	—	232
северный берег	30,2	1,8	31,9	36,1	—	338
мыс. Лиственичный	32,9	0,3	58,7	8,1	—	368
р. М. Обь, пр. Шамалосл	96,9	—	3,1	—	—	32
оз. Варчато	3,6	87,3	—	9,1	—	55
Шурьшкарский сор	41,3	—	21,7	37,0	—	46
р. М. Обь, Пансигорт	50,0	0,4	31,6	18,0	—	272
Б. Обь, ур. Малексим	88,8	—	10,7	0,5	—	224
р. Сось, Пом-Лор	3,1	16,5	7,2	73,2	—	97
р. Б. Обь, ниже Салехарда	3,6	—	83,6	12,7	—	55
р. М. Обь, п. Халаспугор	8,9	—	91,1	—	—	101
Белоярский сор	—	—	—	—	Б-100	12
р. Б. Обь, выше п. Салемал	73,5	2,0	20,4	4,1	—	49
Дельта Оби	19,9	3,2	52,6	23,1	Б-1,3	156

Примечание. А — нельма, Б — ряпушка, В — муксун.

1984 г. увеличилась незначительно (табл. 1), а в общем скате личинок они составляли 8,1%. В пойме Оби чир среди нагульных личинок составляет большинство в районе ниже г. Салехарда (преддельтовый район) и в дельте Оби. Многочислен он также в устье р. Северная Сосьва и в Войкарском соре (см. табл. 5). Наиболее крупные личинки чира отмечены на участке поймы при слиянии Большой и Малой Оби и в дельте Оби (20—21 мм).

Пыжьян. От общего количества скатившихся личинок в р. Северная Сосьва пыжьян составлял меньшинство (см. табл. 1). Личинки пыжьяна также редко встречаются и в пойме Оби. Пыжьян, как доминантный вид среди нагульной молоди, отмечен в Войкарском соре и в р. Сось.

Тугун. Численность личинок тугуна в р. Северная Сосьва была высо-

Таблица 6

Средняя плотность личинок сиговых рыб в пойме Нижней Оби, экз./10 м² мелководья

Район поймы Оби	1983 г.		1984 г.		1985 г.	
	сор	протока, река	сор	протока, река	сор	протока, река
р. Сев. Сосьва	24,3	15,0	18,9	13,2	56,9	362,4
р. Сыня	3,9	43,7	17,9	180,9	0,05	3,0
р. Войкар	15,2	—	23,5	—	146,4	—
оз. Варчато	—	—	50,6	—	1,3	—
р. Сось	17,8	—	23,1	—	1,2	—
р. Щучья	1,6	—	15,2	—	0,8	—
М. Обь, от устья р. С. Сосьвы до р. Сыни	0	0	3,5	23,2	0,5	3,7
М. Обь, от устья р. Сыни до п. Шурышкарский	0	18,8	0,1	47,3	0,1	7,9
р. Обь, правый берег, район Салехарда	0	5,3	0	5,1	0	1,0
М. Обь, район устья р. Ланготьеган	—	3,6	1,0	3,1	0,05	5,0
р. Обь, район п. Салемал	6,5	—	1,5	0,6	—	1,2
Дельта Оби	0	4,3	0	5,7	0	2,8
Средняя для поймы Оби	14,2		27,4		49,0	

кой — 51,4 млн шт. Наибольшие концентрации личинок тугуна отмечены в верхнем участке ее соровой поймы (52,4—68,5%), в устье р. Войкар (57,6%) и в оз. Варчато (87,3%). В отличие от предыдущих лет личинок тугуна было мало в р. Сось. В пойме Оби тугун редок и единично встречается на левобережье Малой Оби.

Ряпушка. Личинки ряпушки отмечены только в пойме р. Щучья (100%) и в дельте Оби (1,3%), но численность их крайне мала. Так, в Белоярском соре плотность личинок ряпушки составляла всего 0,8 экз./10 м².

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенные материалы о пространственном распределении личинок сиговых рыб в пойме Оби захватывают лишь начальный этап миграции молоди первого года жизни. Миграция начинается сразу после выклева на нерестилищах. Скот личинок пассивный, и первоначальное их расселение по местам нагула возможно только благодаря заносу течением, в дальнейшем активное перемещение личинок происходит по мелководьям, вдоль береговой линии. На местах нагула у личинок сиговых рыб отмечается образование скоплений. Известно, что урожайность рыб определяется не только численностью рожденной молоди, но и условиями ее нагула. В литературе неоднократно указывалось, что урожайность фитофильных, весенненерестующих рыб находится в прямой зависимости от высоты паводка и продолжительности залития поймы (Петкевич и др., 1975; Замятин, 1977; Бруснынина, 1983; Трифонова, 1984) и определяется в основном

условиями нереста и развития икры. Отрицательное влияние маловодья на сиговых рыб выражается в снижении темпа роста, упитанности, плодовитости самок и в итоге в снижении репродуктивного потенциала популяции (Москаленко, 1956; Замятин, 1977; Крохалевский, 1980). Сведения о влиянии гидрологического режима Оби и ее притоков на нагул личинок сиговых рыб ограничены. Продолжительность затопления поймы Нижней Оби в маловодные годы в 2–2,5 раза меньше, чем в многоводные. В Ямало-Ненецком округе затопление поймы продолжается в зависимости от водности от 35 до 100 дней и более. Нами установлено, что в сорах и протоках рек Северная Сосьва и Сось продолжительность нагула большинства молодежи сиговых рыб составляет 30–60 суток, а хорошие условия нагула могут быть лишь при уровнях воды, обеспечивающих затопление сенокосных лугов.

В 1983–1985 гг. личинки сегов нагуливались в основном в сорах поймы уральских притоков, а в пойме Оби концентрировались в прирусловых сорах и протоках левобережья Малой Оби. В пойме между Малой и Большой Обью личинки встречались на мелководьях русла и проток и лишь изредка в прирусловых сорах. В районе Оби от г. Салехарда до дельты личинки нагуливаются повсеместно, а в дельте встречаются только в протоках и на мелководных салмах.

Среди нагульных личинок поймы нерестовых притоков пелядь преобладала в Северной Сосьве (ниже впадения протоки Лапорской), чир — в р. Сыне, пыжьян — в отдельных районах Войкарского сора, тугун — в Северной Сосьве (до пр. Лапорская), в р. Войкар (Войкарский сор в районе устья Войкара и в оз. Варчато) и в р. Сось, ряпушка — в р. Щучьей (Белоярский, Воронковский сора). Молодь нельмы изредка встречается в районе Северной Сосьвы. Личинки муксуна в пойме Нижней Оби не отмечены, лишь в дельте Оби были пойманы два его малька. Вид, наиболее многочисленный среди покатных личинок в реках Северная Сосьва (пелядь), Сось (чир), становится доминантным среди нагульной молодежи лишь в устье притока, в зоне влияния обских вод. Такое распределение происходит в связи с тем, что подавляющее большинство личинок тугуна остается в пойме родной реки и их плотность в местах нагула может быть выше, чем у вида, доминирующего в скате. Так, в р. Северная Сосьва в период ската личинки пеляди составляют обычно более 90%, а тугуна — 0,3–7%, тогда как в соре Польшос-Тур пелядь менее многочисленна, чем тугун. В р. Сось в скате доминирует чир, а в соре Пом-Лор — тугун. В устье р. Войкар тугун составляет 86% от нагульной молодежи, а в оз. Варчато — 95,5%, хотя в р. Танью, впадающей в него, нерестятся также пелядь и пыжьян. В реках Сыня, Ланготъеган и Щучья численность тугуна низка. Она не оказывает заметного влияния на соотношение видов нагульных личинок.

Из-за одновременности массового выклева на нерестилищах отдельных приуральских притоков Оби личинки сиговых всех видов на местах нагула в момент отлова различаются по средней длине тела, причем личинки из более южного притока крупнее. Исключение составляют личинки в р. Сось — они крупнее, чем в р. Войкар. Позднее наступление выклева личинок в р. Войкар определяется тем, что нерестилища находятся выше над уровнем моря, нежели в р. Сось, хотя последняя расположена севернее.

Наиболее крупные личинки встречаются в преддельтовом районе и в дельте Оби, причем в сорах (Валемгамские сора) они в среднем мельче,

чем в русле. Общая закономерность колебаний размеров личинок в пробах проявляется в том, что длина тела и ее изменчивость увеличиваются по мере удаления от устья притока. Это происходит по двум причинам: за счет разницы в возрасте и более раннего выхода быстрорастущих особей из соров и проток.

В дельте Оби среди личинок сиговых рыб доминирует чир (кроме ряпушки), несмотря на то что он не самый многочисленный вид. Наиболее вероятное объяснение такому видоспецифичному распределению следует искать в поведении молоди. Личинки чира более крупные и мобильные по сравнению с другими видами сиговых рыб. Экологическая плотность личинок наиболее высока в устьевых зонах притоков Северной Сосьвы, Сыни, Войкара и Соби (см. табл. 6). В сорях устьев рек Ланготъеган и Харбей концентрация личинок низкая (менее 1,0 экз./10 м²) не только по сравнению с другими нерестовыми притоками, но и в целом по левобережью Оби. В суровые и малоснежные зимы возможно возникновение обширных заморозов на нерестилищах, в результате которых увеличивается гибель икры (почти до 100%). Именно по этой причине в 1985 г. отмечалась крайне низкая численность нагульных личинок в поймах рек Сыня, Сось и в оз. Варчато.

Средняя плотность личинок для всей поймы Оби в годы наблюдений изменялась в соответствии с колебаниями численности основного вида — пеляди. В р. Северная Сосьва численность скатившихся личинок пеляди изменялась в 2,5 (1983—1984 гг.) и в 3,8 раза (1983—1984 гг.), а средняя плотность личинок в пойме Оби (соответственно по годам) колебалась в 2 и 3,5 раза.

Приведенные сведения о видовом составе, размерах тела и плотности скоплений личинок в различных участках поймы Оби позволяют дифференцированно проследить пространственное распределение молоди. Наибольшее влияние на состав личинок в пойме (без устьевых зон притоков) и дельте Оби оказывает молодь сигов, рожденная в реках Северная Сосьва и Сынь, роль которых может быть различной в отдельные годы. Личинки из рек Войкар, Сось, Харбей и Ланготъеган почти не влияют на соотношение видов личинок и их плотность в пойме Оби и распределяются в сорях устьевых зон и по левобережью Оби.

В основе механизма пространственного расселения личинок лежат колебания водности и сроков начала половодья в Оби и в уральских притоках. Скат личинок в низовье Северной Сосьвы начинается спустя 2—4 дня после ледохода, а пик ската — обычно на 10—20 дней позже (1979—1981, 1983, 1985 гг.), но может быть и в первые дни ската (1982 и 1984 гг.). В остальных нерестовых притоках нерестилища сиговых рыб расположены ближе к пойме Оби, и массовое появление личинок в устье приходится на период ледохода. Зная сроки ледохода на притоках и колебание уровня воды в Оби и в мае — июне, можно объяснить причину преобладания личинок из Северной Сосьвы и Сыни в пойме и дельте Оби. Скат личинок в устьях этих притоков может происходить в период интенсивного подъема воды в Оби, в первое время даже до выхода воды на пойму, а в реках Войкар, Сось, Харбей и Ланготъеган — в период стабилизации уровня воды в Оби, после затопления поймы. Таким образом, личинки из Северной Сосьвы и р. Сынь попадают в паводковую "волну" на Оби

и вместе с ней распространяются по пойме и дельте Оби. Однако расселение в пойме ограничивается уровнем воды. В маловодные и средневодные годы полного затопления поймы на участке от устья Северной Сосьвы до слияния Малой и Большой Оби не происходит, и личинки распределяются лишь в русле и протоках Оби. Для того чтобы личинки заселяли соры поймы Оби, необходим высокий уровень воды в начале половодья, обеспечивающий затопление всех геоморфологических элементов поймы. На распределение личинок в пойме Северной Сосьвы и Сыни оказывают влияние высота местного паводка и степень подпора обских вод: чем больше уровень воды и меньше скорость течения в русле притока, тем больше личинок остается в пойме родной реки. Интересно, что проникновение личинок ряпушки из р. Щучья в дельту Оби не связано с паводковой волной. На пути личинок, скатывающихся по основному руслу, почти нет больших водных преград (лишь небольшой проточный участок Белоярского сора), и они без задержки попадают в Обь.

На расселение личинок в пойме Оби, кроме гидрологических факторов, влияют и биологические особенности личинок. Врожденные черты миграционного поведения у тугуна направлены на то, чтобы осуществить концентрацию личинок в сорах поймы родной реки. В свою очередь у полупроходных сигов механизмы, определяющие поведение молоди в разные периоды жизни, приводят к ее локализации в дельте и губе Оби.

В заключение можно отметить, что пойма Оби имеет большие резервы, как выростной водоем для личинок сиговых рыб, и ее возможности увеличиваются в годы с высоким уровнем воды в период половодья.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранникова И.А. Функциональные основы миграций рыб. Л.: Наука, 1975. 210 с.
- Богданов В.Д. Особенности роста и развития молоди чира и тугуна р. Сосьва // Структура и функционирование биогеоценозов приобского севера. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1981. С. 14–25.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н. Особенности ската личинок сиговых рыб в низовьях р. Северная Сосьва // Морфологическая характеристика некоторых видов рыб Обь-Иртышского бассейна. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1984. С. 11–28.
- Бруснынина И.И. Распределение и численность молоди частиковых рыб в пойме Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1983. С. 43–54.
- Замятин В.А. Влияние гидрологического режима на рыбные запасы р. Оби // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна. Свердловск: Сред-Урал. кн. изд-во, 1977. С. 76–83.
- Крохалевский В.Р. Некоторые закономерности изменения плодовитости пеляди р. Оби // Воспроизводство и селекция рыб. Л.: ГосНИОРХ, 1980. С. 23–30.
- Москаленко Б.К. Влияние многолетних колебаний уровня р. Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых видов рыб // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 5. С. 746–752.
- Петкевич А.И., Вогинов Н.П., Кузьмин Ю.А., Ризванов Р.А. и др. Состояние запасов и воспроизводство промысловых рыб в водоемах Сибири и Урала // Вopr. ихтиологии. 1975. Т. 15, вып. 3. С. 402–416.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волге и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
- Следь Т.В., Богданов В.Д. Распределение, миграции и численность молоди рыб в нижнем течении Северной Сосьвы // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1983. С. 80–94.
- Трифонова О.В. Рыбохозяйственная классификация водности Оби // Рыб. хоз-во. 1984. № 2. С. 23–25.

3. РАЗВЕДЕНИЕ И ВОСПРОИЗВОДСТВО СИГОВЫХ РЫБ

УДК 597.553.2 693.3.032

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ РАЗВЕДЕНИЯ И СЕЛЕКЦИИ СИГОВЫХ РЫБ

М.А. Андрияшева

Начало рыбоводному освоению ценных видов сиговых рыб Сибири было положено около 30 лет тому назад (Головков, 1955). На Северо-Запад были завезены пелядь, чир, муксун, пыжьян. Наибольшее распространение получила пелядь оз. Ендырь — быстрорастущий и раносозревающий озерный планктофаг. За короткое время она стала одним из наиболее перспективных объектов разведения: объем товарной продукции пеляди в СССР возрос с 1 тыс. ц в 1964 г. до 30 тыс. ц в 1975 г. Постоянно растущий объем работ по разведению сигов требовал создания большого количества маточных стад. Это привело к стихийному формированию маточных стад пеляди в прудовых и озерных хозяйствах Северо-Запада, Урала, Сибири, Казахстана (Попов, 1974; Головков и др., 1978; Карасев, 1978; Кугаевская, 1978).

При искусственном воспроизводстве сиговых рыб возникли проблемы, которые лимитировали дальнейший рост посадочного материала и товарной продукции. Некоторые из них были общими для разных видов сигов: раннее вылупление заводских личинок и большие потери молоди из-за отсутствия корма при зарыблении водоемов, еще находящихся подо льдом, снижение продуктивности маточных стад, эксплуатируемых в различных рыбхозах. Ухудшение продуктивных качеств производителей пеляди отмечалось неоднократно: в рыбхозах Северо-Запада снизились средний вес рыб и их рабочая плодовитость, возросла заболеваемость (Попов, 1974), в местном стаде ропшинской пеляди ухудшилось качество икры (Мантельман, 1980), изменился срок нереста и возросла доля самцов (Андрияшева, 1980), при выращивании пеляди в озерах Карелии вес самок и их абсолютная плодовитость за 1960—1981 гг. уменьшились вдвое.

Селекционно-генетическое исследование двух маточных стад пеляди, представляющих природную популяцию и акклиматизированную форму, показало, что потеря ценных качеств рыб обусловлена нарушением исходной популяционной структуры стада, в частности снижением уровня генетической изменчивости в результате бесконтрольного формирования маточных стад при разведении пеляди (Андрияшева, 1980; Андрияшева, Черняева, 1980; Локшина, 1980а). В настоящее время снижение гетерогенности стад при рыборазведении, приводящее к падению численности, уменьшению промыслового возврата, ухудшению продуктивных качеств, отмечено при исследовании различных видов рыб (см. Allendorf, Utter,

1979; Алтухов, 1983). Таким образом, сохранение определенного уровня генетической изменчивости одомашненных популяций рыб, обеспечивающего их высокие продуктивные качества, является наиболее актуальной проблемой рыбоводства в целом, требующей для разрешения глубоких селекционно-генетических обоснований.

Для решения этих актуальных для разведения сиговых рыб проблем группой сотрудников ГосНИОРХ¹ были разработаны селекционно-генетические мероприятия, направленные на повышение эффективности искусственного воспроизводства пеляди: предложены простые методы определения уровня генетической изменчивости по основным рыбоводно-биологическим признакам, экспериментально обоснованы методы отбора по нескольким селекционным критериям, разработан принципиально новый способ создания высокопродуктивных маточных стад с повышенным уровнем генетической изменчивости. В качестве исходного материала для селекции были использованы два маточных стада ендырской пеляди, производители которых были выращены без применения отбора на базе ГосНИОРХ "Ропша" (под Ленинградом) из икры, собранной в 1970 и 1973 гг. на оз. Ендырь.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ

В настоящее время становится все более очевидным, что эффективность рыборазведения теснейшим образом связана с рациональным использованием генетических ресурсов популяций различных видов рыб (Алтухов, 1975, 1983; Allendorf, Utte, 1979; Кирпичников, 1979; Gall, 1983). Решение этой проблемы невозможно без детального изучения генетической изменчивости по многим экономически ценным показателям, принадлежащим у рыб, как и у других животных, к категории количественных признаков. Для определения уровня генотипического разнообразия рыбоводно-биологических признаков у пеляди использовали специальные селекционно-генетические параметры (повторяемость и наследуемость), которые дают возможность оценить перспективность отбора, выбрать наиболее эффективные методы селекции и в некоторых случаях прогнозировать результаты селекционных мероприятий (Васильева, 1969; Никоро, Рокицкий, 1972; Рокицкий и др., 1977; Гинзбург, Никоро, 1982).

На первых этапах селекционной работы с пельдью в качестве приближенной меры генотипического разнообразия различных признаков использовался коэффициент повторяемости, рассчитанный при измерении признаков у одних и тех же индивидуально помеченных особей в смежных нерестовых сезонах (Андряшева, 1978а, б, 1980; Ефанов, 1984). Он оказался наиболее высоким и стабильным по сроку нереста самок (0,8), был довольно значительным по плодовитости — в среднем 0,5—0,6, но при этом колебался в разные годы и в разных стадах от 0,4 до 0,7 (табл. 1). Из-за наличия большого материнского эффекта сходную величину имел уровень генотипического разнообразия самок по признакам, характеризующим качество потомства (оплодотворяемость икры, выживаемость

¹ В работе принимали участие сотрудники лаборатории рыбоводства Г.В. Ефанов, Т.И. Кайданова, А.Б. Локшина, Е.В. Черняева.

Таблица 1

Повторяемость (r_w) репродуктивных признаков у производителей эндырской пеляди

Признак	$r_w \pm m^*$	min-max**
Самки		
Срок нереста	0,84 ± 0,03	0,78–0,89
Рабочая плодовитость, тыс. шт.	0,60 ± 0,11	0,37–0,72
Относительная рабочая плодовитость, шт./г	0,54 ± 0,13	0,42–0,64
Диаметр овулировавших икринок, мм	0,78 ± 0,06	0,73–0,83
Оплодотворяемость икры, %	0,45 ± 0,12	0,03–0,68
Выживаемость эмбрионов, %	0,69 ± 0,08	0,31–0,94
Длина личинок при вылуплении, мм	0,33 ± 0,07	0,03–0,63
Самцы		
Общее количество спермы, мл	0,47 ± 0,14	0,45–0,48
Средний объем эякулята, мл	0,57 ± 0,12	0,47–0,67
Число порций спермы	0,38 ± 0,15	0,21–0,48
Концентрация спермиев, млн/мм ³	0,3 ± 0,20	0,30–0,33

* Средневзвешенные значения r_w .** Пределы r_w для разных стад и сезонов.

эмбрионов, длина личинок), определенный по данным диаллельных скрещиваний (Андрияшева и др., 1983). Средние и довольно стабильные значения повторяемости были свойственны репродуктивным признакам самцов пеляди.

В дальнейшем, в результате проведения специальных экспериментов, предусматривающих многолетнее выращивание большого количества семей от парных скрещиваний в идентичных условиях, эти а priori завышенные оценки были скорректированы (Андрияшева, 1985), так как известно (Falconer, 1960; Becker, 1967; Рокицкий, 1974), что при анализе семей полных sibсов (FS) можно более точно судить о величине генотипического разнообразия, характеризуемого коэффициентом наследуемости (в данном случае h^2 в общем смысле слова). По данным семейного анализа 770 трехлетних самок пеляди из 33 семей были определены значения коэффициента наследуемости (h^2_{FS}) по нескольким репродуктивным признакам:

рабочая плодовитость	0,336 ± 0,098
относительная рабочая плодовитость	0,200 ± 0,066
диаметр овулировавших икринок	0,446 ± 0,112.

Эти величины оказались закономерно ниже соответствующих значений повторяемости и реализованной наследуемости, определенных ранее при исследовании эндырских и племенных стад пеляди (Андрияшева, 1980, 1981). Наши данные по наследуемости величины плодовитости совпали с результатами аналогичного исследования форели (Gall, Gross, 1978), свидетельствуя о действительно низкой наследственной обусловленности этого признака у рыб. Близкие значения величины наследуемости размера икринок, полученные разными методами, — 0,62 при популяционном

анализе (Андрияшева, Черняева, 1978, 1980) и 0,45 при посемейном, подтвердили целесообразность использования популяционного метода, как наиболее простого для оценки уровня генотипического разнообразия в сравнительном аспекте, в разных линиях, стадах и популяциях рыб.

В связи с тем что большинство селекционируемых признаков у рыб в той или иной степени зависят от условий среды, для практической селекции пеляди представляло интерес изучение эколого-генетической структуры изменчивости основных размерно-весовых и репродуктивных признаков (Андрияшева, Ляшенко, 1985). В результате посемейного анализа признаков у самок, выращенных в контрастных по обеспеченности кормом условиях среды, получены количественные оценки компонент общей изменчивости и общей ковариации: среды, генотипа и взаимодействия генотип-среда. Величина этого взаимодействия у самок пеляди оказалась неодинаковой для разных признаков. Для размерно-весовых показателей и рабочей плодовитости, структура которых характеризуется максимальным вкладом среды, эффект взаимодействия превышал влияние генотипа. Взаимодействие генотип-среда с наибольшей силой проявилось на фоне недостатка корма, что, по-видимому, привело к повышению уровня генотипического разнообразия некоторых признаков.

Таким образом, исследование генетической изменчивости хозяйственно важных признаков у пеляди позволило определить целесообразность селекции по нескольким признакам, имеющим практическое значение для разведения сигов, обосновать выбор селекционных критериев для нового объекта селекции, использовать наиболее эффективные для разных признаков методы селекции и уточнить методику проведения отбора.

МЕТОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ ОТБОРА

В качестве основных селекционных признаков на первом этапе селекции пеляди были выбраны срок нереста самок и величина плодовитости. Оба направления — как общее (повышение плодовитости), так и специализированное (изменение срока нереста) — соответствовали насущным потребностям разведения сиговых рыб. При этом конечная цель отбора по сроку созревания самок в нерестовом сезоне, предусматривающего сдвиг нереста на более поздние календарные сроки, состояла в снижении потерь молоди за счет сокращения разрыва между временем вылушения личинок и появлением в водоемах достаточного количества корма. Отбор на повышение плодовитости производился с целью увеличения продуктивности маточных стад. В процессе селекции по этим признакам осуществлялся корректирующий отбор по выживаемости эмбрионов, способствующий увеличению количества личинок и сохранению высокого качества посадочного материала для прудов и озер.

Наряду с использованием в селекционной работе с пелядью этих в определенной мере традиционных критериев, позволяющих направленно изменять те или иные хозяйственно важные признаки, особое внимание было уделено разработке метода увеличения генетических резервов селекционируемых стад как основы повышения их продуктивных качеств и стабилизации популяций в условиях искусственного воспроизводства. С этой целью использовали отбор рыб по скорости роста на первом году жизни.

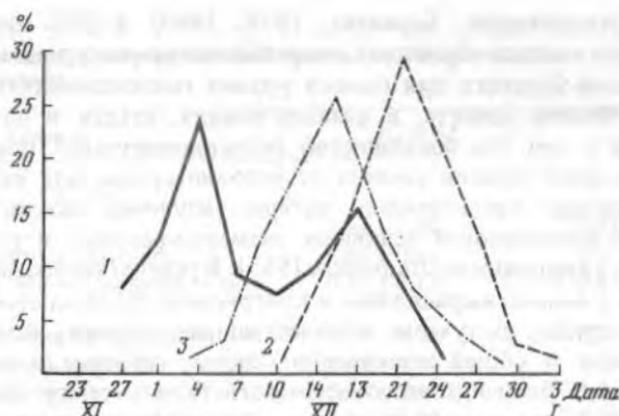


Рис. 1. Распределение самок пеляди различных стад по сроку нереста
 1 — ендырское стадо ($n = 385$); 2 — F_1 от позднесозревающих самок ($n = 260$);
 3 — F_2 от позднесозревающих самок ($n = 283$)

Отбор по сроку нереста. Как показали результаты селекционно-генетического исследования сроков нереста самок, высокая гетерогенность маточных стад по этому признаку, очевидно унаследованная от природной популяции оз. Ендырь, сохранилась в условиях искусственного воспроизводства (Андрияшева, 1978а, 1980). В исходных стадах ендырской пеляди время нереста самок ежегодно растягивалось на 1–1,5 месяца, при этом кривая распределения созревших самок была бимодальной (рис. 1), что могло свидетельствовать о наличии в стаде двух групп самок, различающихся по сроку нереста. При исследовании генетической структуры этих стад были выявлены различия между группами (Локшина, 1980а; Андрияшева, Мантельман и др., 1983): группа раносозревающих самок (первая нерестовая) отличалась от группы позднесозревающих в сезоне рыб (вторая нерестовая) по частотам аллелей локуса альбуминов (табл. 2).

Обнаруженные особенности были положены в основу селекции на более позднее созревание самок в нерестовом сезоне. Используя результаты двух-, трехлетней индивидуальной оценки самок, отбирали среди них позднесозревающих — ежегодно нерестившихся позднее тех, которые составляли модальный класс II нерестовой группы. В первом поколении селекции все самки ежегодно созревали во второй половине сезона (1977–1979 гг.), при этом кривая распределения была одновершинной (см. рис. 1). Рассчитанная по этим данным величина реализованной наследуемости оказалась близкой к 1 (Андрияшева, 1981). Большинство самок, представляющих второе поколение селекции, также нерестились во второй половине сезона (1981–1982 гг.). Кривая распределения в F_2 была также одновершинна, как и в F_1 , но несколько смещена по отношению к последней влево. Некоторый возврат к исходному поколению, наблюдаемый в F_2 , как и большая растянутость кривой, типичны для второго поколения отбора по количественным признакам (Рокицкий, 1974; Рокицкий и др., 1977). При этом во втором и третьем поколении отбора по сроку нереста хорошо воспроизводились особенности генетической структуры группы позднесозревающих самок ендырского стада (см. табл. 2).

Таблица 2

Изменение генетической структуры стад по локусу Альб-2 при отборе по сроку нереста

Поколение	Возраст, лет	n	Частота аллеля "с"	Гетерозиготность
Исходное (ендырское стадо)	3+	93	0,86	0,22
Первая нерестовая группа	3+	48	0,93	0,15
Вторая нерестовая группа	3+	31	0,79	0,35
F_2	0+	100	0,86	0,21
	1г	100	0,85	0,30
	2г	100	0,84	0,29
F_3	0+	200	0,83	0,31
	1г	150	0,83	0,32

Таблица 3

Плодовитость племенных самок пеляди первого и второго поколений селекции

Стадо	Годы	Возраст, лет	Средний вес, г	Рабочая плодовитость, тыс. шт.	Относительная плодовитость, шт./г
Ендырское	1973–1977	2+–3+	370	16,4	49,0
Местное	1975–1976	2+–3+	420	17,7	49,6
Племенное F_1	1979–1980	2+–3+	620	33,6	65,5
Племенное F_2	1982–1984	1+–3+	620	35,5	66,6
	1983–1984	2+–3+	730	42,0	68,6

Отбор по плодовитости. Предпосылкой для отбора в этом направлении был высокий уровень фенотипической изменчивости самок ендырской пеляди по рабочей и относительной рабочей плодовитости (30–40%), а также существенное генотипическое разнообразие по этим признакам (Андряшева 1978б, 1980). При проведении селекции на повышение плодовитости отбор самок производили по величине относительной, а не рабочей плодовитости, оставляя на племя тех самок, у которых в условиях искусственного воспроизводства более полно проявлялись способности к репродукции. Напряженность отбора не превышала 30%, однако при этом в отобранных группах значительно возростала не только относительная плодовитость (30–40%), но и сопряженно с ней рабочая, превышавшая среднюю плодовитость исходного стада на 40% (Андряшева, 1981). Массовый отбор проводили с учетом индивидуальных особенностей самок: в группу элитных производителей отбирали только тех особей, которые ежегодно отличались высокими показателями относительной плодовитости.

Для оценки результатов отбора, проведенного в исходных стадах ендырской пеляди в 1974–1977 гг., исследовали несколько племенных маточных стад первого (290 самок) и второго (245 самок) поколения селекции на повышение плодовитости (табл. 3). Как показало сопоставление изучаемых показателей, плодовитость племенных самок F_1 и F_2 оказалась

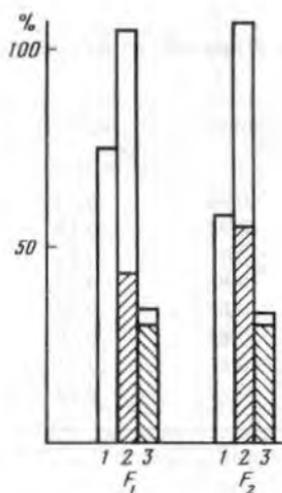


Рис. 2. Увеличение показателей веса тела (1), рабочей плодовитости (2) и относительной рабочей плодовитости (3) у самок пеляди первого и второго поколений селекции по сравнению с исходным стадом (общий столбик – суммарный эффект в %; заштрихованный – сдвиг при отборе)

значительно выше, чем в исходных стадах ендырской пеляди и в местном (несекционированном) стаде. При этом существенно увеличился их вес. Причиной столь значительного эффекта, по всей вероятности, был не только отбор, но и улучшение условий выращивания племенных стад как в первом, так и во втором поколениях. Специальные опыты позволили установить (Андрияшева, 1981; Андрияшева, Ляшенко, 1985), что эффективность отбора, по-видимому, значительно меньше: 40–50% по рабочей плодовитости и 25–30% по относительной (рис. 2).

Выживаемость эмбрионов. При проведении селекции на повышение плодовитости контроль за уровнем выживаемости эмбрионов в племенных стадах является одной из необходимых мер сохранения высокого качества потомства. Индивидуальная оценка выживаемости эмбрионов у 90 самок племенных стад показала, что самки первого и второго поколения селекции отличались высоким качеством икры (выживаемость эмбрионов в среднем – 80,4%), не уступая в этом отношении ендырской пеляди – 79,4% (Мантельман, 1980). Использование при анализе причин эмбриональной смертности цитокариологического анализа эмбрионов на стадии бластулы позволило установить корреляционную зависимость ($r = 0,61 \pm 0,09$) между степенью хромосомных нарушений, встречающихся в развивающихся эмбрионах у некоторых самок, и уровнем жизнеспособности их потомства (Кайданова, 1985).

Отбор по скорости роста на первом году жизни. Отбор по этому признаку использовали не для увеличения веса рыб, а с целью повышения уровня гетерозиготности и продуктивности создаваемых стад (Андрияшева, 1981; Локшина, Андрияшева, 1981). Основанием для такого решения проблемы послужил большой фактический материал, свидетельствующий о наличии положительной корреляции между величиной приспособленности (fitness) и уровнем гетерогенности и гетерозиготности популяций животных, в том числе и рыб, по ряду белковых локусов (см. Животовский, 1984). Эта закономерность была положена в основу при разработке специального метода повышения гетерозиготности стад при искусственном воспроизводстве пеляди (Никитина и др., 1983). Предположив наличие обратной связи между уровнем гетерозиготности и некоторыми составляющими приспособленности, определяющими продуктивность стад, мы использовали для этой цели отбор по скорости роста на первом году жизни – селективному признаку, который у рыб является главным компонентом приспособленности (Моав, 1979).

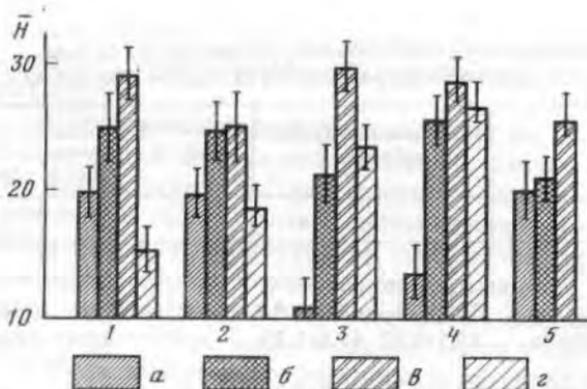


Рис. 3. Уровень средней гетерозиготности ($H \pm 2m$) по локусам альбумина и эстераз при отборе годовиков пеляди по весу

1-5 - номер опытов. а - -5%; б - без отбора; в - +50%; з - +5%

Режим отбора был разработан экспериментально, на основании изучения генетических последствий отбора, который проводился в разных направлениях (+ и - сторону) и с различной напряженностью (V). В соответствии со схемой отбора исследовали несколько групп годовальных рыб, различающихся по весу тела и условно обозначенных как "самые мелкие" (-отбор, 5%), "самые крупные" (+отбор, 5%), "более крупные" (+отбор, 50%). Все они сравнивались с группой "без отбора", представляющей репрезентативную выборку по концентрации аллелей трех белковых локусов сыворотки крови (Alb-2, Est-1, Est-2) и по ряду рыбоводно-биологических признаков. Часть годовиков из сравниваемых групп метили, выращивали в одном пруду и определяли их репродуктивные показатели в трехлетнем (2+) и четырехлетнем (3+) возрасте.

Как показали результаты изучения генетической структуры групп различного размера годовиков пеляди, группа "более крупных" рыб, прошедших умеренный отбор (50%), обладала наиболее высоким уровнем гетерозиготности во всех пяти опытах, проведенных на разном исходном материале в период 1979-1983 гг. (рис. 3).

Исследование рыб, достигших половозрелого состояния (около 600 самок и самцов из четырех племенных стад), позволило определить, как отбор по весу на первом году жизни отразился на репродуктивных признаках производителей сравниваемых групп. Стартовые различия по весу тела сохранились у двухлетних рыб из всех групп ($p \leq 0,01$), а у половозрелых особей они оказались существенными только для группы "самых крупных". Самки и самцы из обеих отобранных групп отличались более высокими репродуктивными качествами, чем рыбы из групп "без отбора" (Андряшчева и др., 1983), однако характер этого преимущества был различным (табл. 4).

Наиболее существенным источником повышения продуктивных качеств рыб, прошедших умеренный отбор, было снижение в этой группе доли малопродуктивных и незрелых особей (в 1,5-3 раза). 50%-ный отбор по весу в раннем возрасте очевидно способствовал также повы-

Таблица 4

Изменение репродуктивных показателей производителей пеляди, прошедших отбор различной напряженности на первом году жизни

Признак	Показатели в группе "без отбора"		Преимущество*. %			
			при $V = 50\%$			
	2+	3+	2+	3+	2+	3+
Самки						
Вес тела (без икры), г	388 ± 11,2	627 ± 18,1	—	—	8,4	7,5
Рабочая плодовитость, тыс. шт.	23,9 ± 0,87	41,0 ± 1,23	—	16,1	11,3	11,0
Относительная плодовитость, шт./г	62,1 ± 1,76	66,0 ± 2,31	5,4	13,6	—	—
Количество незрелых самок, %	12,5	0	48,0	—	28,0	—
Количество икры на одну самку, тыс. шт.	21,1	41,0	11,4	16,1	10,2	11,3
Самцы						
Вес тела, г	426 ± 9,3	600 ± 18,4	—	—	5,5	8,8
Объем эякулята, мл	0,38 ± 0,05	0,84 ± 0,09	10,5	—	—	5,9
Число порций спермы	2,7 ± 0,39	2,6 ± 0,36	—	30,7	7,4	8,1
Общее количество спермы, мл	1,5 ± 0,36	2,4 ± 0,42	6,6	20,8	20,0	29,0
Количество незрелых самцов, %	17,4	16,9	42,0	75,0	11,0	—
Количество спермы на одного самца, мл	1,0	1,6	12,7	62,5	9,0	43,7
Активность спермиев, сек.	20,9 ± 0,45	20,9 ± 0,53	6,2	—	10,7	—

* Указано преимущество, достоверное при $p \leq 0,05$.

шению воспроизводительной способности самок — у "более крупных" рыб, уже не отличающихся после полового созревания от контрольных рыб по весу тела, наблюдалась более высокая (на 5—14%) относительная плодовитость, являющаяся у рыб показателем интенсивности генеративного обмена (Спановская, 1976). Важной особенностью рыб этой группы была большая стабильность проявления репродуктивных признаков, что наряду с их более высокой выживаемостью ($80 \pm 2,8\%$ от годовиков до трехлеток, при $70 \pm 2,6\%$ в контроле) несомненно способствовало повышению продуктивных качеств рыб, прошедших умеренный отбор.

При более напряженном отборе (5%) у самок достоверно возрастала только рабочая плодовитость, а у самцов количество спермы. При этом повышенная индивидуальная продуктивность производителей из группы "самых крупных", очевидно, в значительной степени определялась большим весом рыб в силу наличия положительной корреляции между этими признаками (Андрияшева, 1980; Ефанов, 1984), чем повышением в результате жесткого отбора их репродуктивных способностей. Преимущество по количеству созревших особей в этой группе наблюдалось только у трехлетних самок и было сравнительно небольшим. В связи с этим пре-

восходство "самых крупных" рыб по признакам, отражающим уровень продуктивности для группы в целом, оказался ниже (26%), чем у "более крупных" рыб (38%).

Отличительной особенностью разработанного метода является использование стабилизирующей формы отбора вместо обычно применяемого в рыбоводстве направленного отбора, требующего для достижения цели длительного времени и неоднократной смены поколений. По-видимому, умеренный отбор действует на структуру стада в том же направлении, что и естественный отбор, но с большей интенсивностью, что приводит к значительному увеличению доли промежуточных фенотипов в группе рыб, прошедших такой отбор. Таким образом, метод умеренного (стабилизирующего) отбора обеспечивает генетически обусловленную стабильность уровня продуктивности маточных стад пеляди. Метод прост в исполнении и может быть использован рыбоводами как основной способ создания маточных стад в промышленных хозяйствах. Его можно рекомендовать как одну из эффективных мер для предупреждения вырождения при длительной эксплуатации стад в рыбхозах.

В результате этих исследований на ЦЭС ГосНИОРХ "Ропша" создано первое в стране селекционно-племенное стадо пеляди, отличающееся повышенной плодовитостью — 30,3 тыс. шт. (при 25,5 в 1960–1979 гг.) и высоким качеством икры — на 10% выше нормативного. Эксплуатация этого стада дала возможность в 1980–1984 гг. передать промышленным предприятиям более 350 млн. племенной икры, предназначенной для формирования высокопродуктивных маточных стад пеляди в районах ее рыбоводного освоения.

СИСТЕМА РАЗВЕДЕНИЯ

Среди селекционных мероприятий, направленных на создание высокопродуктивных стад пеляди, кроме отбора, возможно применение определенной системы разведения, которая позволит получать наибольший промышленный эффект. В рыбоводстве, как и в других отраслях животноводства, применяется разведение пород с использованием инбридинга — по линиям (или отводкам), при скрещивании которых проявляется гетерозис (см.: Кирпичников, 1979). Использование этого метода в селекционной практике рыбоводства предусматривает детальное изучение влияния близкородственного разведения на генетические и биологические особенности культивируемых видов рыб.

С целью разработки схемы линейного разведения пеляди и изучения последствий инбридинга у этого вида в 1974–1975 гг. путем братско-сестринских скрещиваний были заложены инбредные линии: 8 линий первого поколения инбридинга (I_1), от которых в дальнейшем получено 6 линий второго поколения (I_2) и 11 линий третьего поколения (I_3). При сравнительном исследовании 280 самок, полученных при исходных скрещиваниях ($1\sigma \times 1\delta$) 305 самок I_1 и около 300 особей I_2 , удалось выявить определенные особенности проявления инбредной депрессии у пеляди (Андрияшева, Черняева, 1984; Черняева, 1986):

1. Снижение выживаемости эмбрионов, отражающей качество икры у самок, которое в первом поколении инбридинга проявилось только у четы-

рехлетних самок при неблагоприятных температурных условиях нерестового сезона 1982 г., а у трехлеток I_2 достигло 37%.

Год	Возраст	Выживаемость эмбрионов, %	
		инбредных самок	племенных самок
1981	2+	84,1 ± 2,2	87,2 ± 1,7
1982	3+	50,0 ± 10,6	82,0 ± 6,6
1984	2+	60,8 ± 5,1	80,4 ± 5,1

2. Существенное повышение индивидуальной изменчивости диаметра икринок: от $2,14 \pm 0,066$ у исходных форм до $2,63 \pm 0,076$ в I_1 и $3,23 \pm 0,177$ у самок I_2 , указывающее на пониженное качество икры инбредных самок и свидетельствующее о нарушении онтогенетического гомеостаза у инбредных особей.

3. Увеличение относительной доли самцов среди производителей инбредных потомств.

Группа рыб	Число рыб	Соотношение		κ^2
		♀	♂	
Исходные семьи	493	1,0	1,0	0,001
I_1	977	1,0	1,2	4,14*
I_2	757	1,0	1,4	8,74***

Специальные опыты показали, что соотношение полов в инбредных линиях пеляди может меняться в зависимости от направления отбора, сопровождающего инбредное разведение: в инбредных потомствах от высокоплодовитых инбредных самок (+ отбор по репродуктивным признакам) соотношение самок и самцов было нормальным (1:1), а при - отборе доля самцов возросла до $1,0♀ : 1,7♂$ ($\kappa^2 = 11,5, p \leq 0,001$):

Экспериментальные данные, впервые полученные при изучении последствий инбридинга у сиговых рыб, могут свидетельствовать о том, что основной причиной вырождения пеляди при ее разведении вне ареала был инбридинг. Как показали полученные ранее результаты исследований пеляди, акклиматизированной на Северо-Западе (Андрияшева, 1980; Андрияшева, Черняева, 1980; Локшина, 1980а), происходящее при этом разрушение генетической структуры популяции произошло очень быстро - всего за 5-6 поколений искусственного воспроизводства. Согласно нашим данным, подобное разрушение популяций можно предотвратить, применяя отбор по адаптивно важным признакам, в частности по репродуктивным показателям самок.

Десятилетний опыт селекционной работы с пелядью дает возможность сделать некоторые общие выводы, которые могут быть полезны при работе с другими видами сиговых рыб, поскольку особенности их популяционно-генетической структуры оказались весьма сходными (Локшина, 1980б).

В качестве исходного материала для селекции наиболее эффективно использование представительных выборок рыб из природных популяций.

Выбор направлений и методов селекции должен определяться на основании изучения генетической изменчивости различных хозяйственно ценных признаков с помощью методов количественной и биохимической генетики.

Селекцию сиговых рыб на улучшение их продуктивных качеств можно проводить не только по отдельным признакам с целью изменения определенных экономически важных показателей (специализированное направление), но и по комплексу признаков приспособленности — с целью увеличения уровня гетерогенности создаваемых стад (общее направление). Второе направление обеспечит стабильное воспроизведение высоких продуктивных качеств рыб при разведении.

Селекция при разведении сиговых рыб должна служить не только для создания новых пород, она должна быть обязательным звеном их искусственного воспроизводства, так как в этих условиях только селекционно-генетические мероприятия могут обеспечить сохранение высоких продуктивных качеств рыб. Чем раньше в процессе освоения новых объектов будут начаты селекционно-генетические исследования, тем эффективнее будут результаты и селекции, и рыборазведения в целом.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1975. 245 с.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 280 с.
- Андряшева М.А. Селекционно-генетический анализ популяции ендырской пеляди по сроку нереста // Изв. ГосНИОРХ. 1978а. Т. 130. С. 5–14.
- Андряшева М.А. Селекционно-генетический анализ маточного стада ендырской пеляди по плодовитости // Там же. 1978б. Т. 130. С. 15–24.
- Андряшева М.А. Селекционно-генетическая характеристика маточных стад пеляди различного происхождения // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1980. Вып. 153. С. 33–44.
- Андряшева М.А. Методы и результаты отбора при селекции пеляди. I. Отбор по некоторым рыбоводно-биологическим признакам // Там же. 1981. Вып. 174. С. 67–79.
- Андряшева М.А. Наследуемость репродуктивных признаков у самок пеляди (*Coregonus peled* (Gm.)) // Там же. 1985. Вып. 235. С. 21–30.
- Андряшева М.А., Локшина А.Б., Ефанов Г.В. Направления, методы и результаты отбора при селекции пеляди // Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 86–92.
- Андряшева М.А., Ляшенко А.Н. Компоненты изменчивости размерно-весовых и репродуктивных признаков у самок пеляди (*Coregonus peled* (Gm.)) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1985. Вып. 228. С. 3–18.
- Андряшева М.А., Мانتельман И.И., Кайданова Т.И. и др. Селекционно-генетические исследования некоторых сиговых рыб // Биологические основы рыбоводства: Пробл. генетики и селекции. Л.: Наука, 1983. С. 146–166.
- Андряшева М.А., Черняева Е.В. Уровень фенотипической и генетической изменчивости диаметра овулировавших икринок у ендырской пеляди (*Coregonus peled* (Gm.)) // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 130. С. 25–33.
- Андряшева М.А., Черняева Е.В. Использование диаметра овулировавших икринок для характеристики уровня генотипического разнообразия в различных стадах пеляди // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1980. Вып. 153. С. 15–19.
- Андряшева М.А., Черняева Е.В. Последствия инбридинга у пеляди (*Coregonus peled* (Gm.)) // Там же. 1985. Вып. 228. С. 19–30.
- Андряшева М.А., Черняева Е.В., Ефанов Г.В. Использование диаллельных скрещиваний для оценки уровня генотипического разнообразия по выживаемости эмбрионов и длине личинок у пеляди (*Coregonus peled* (Gm.)) // Там же. 1982. Вып. 200. С. 127–147. А.С. 1056971 (СССР).
- Никитина М.А. (Андряшева), Локшина А.Б., Ефанов Г.В., Черняева Е.В. Способ создания маточного стада лососевидных рыб. Оpubл. в Б.И., 1983, № 44. 12 с.
- Васильева Л.А. Использование коэффициентов внутриклассовой корреляции для оценки наследуемости и повторяемости // Вопросы математической генетики. Минск: Наука и техника, 1969. С. 113–129.
- Гинзбург Э.Х., Никоро З.С. Разложение дисперсии и проблемы селекции. Новосибирск: Наука, 1982. 168 с.

- Головков Г.А. Сибирский сиг, пелядь как объект озерного и прудового хозяйства // Рыб. хоз-во. 1955, № 12, 34 с.
- Головков Г.А., Кузьмин А.Н., Волошенко Б.Б. Инструкция по разведению пеляди в прудах и озерах. Л.: ГосНИОРХ, 1978. 86 с.
- Ефанов Г.В. Рыбоводно-биологические основы селекции самцов пеляди: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1984. 22 с.
- Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 182 с.
- Кайданова Т.И. Выживаемость эмбрионов пеляди и их цитокариологическая характеристика. I. Степень хромосомных нарушений // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1986. 253. С. 16–30.
- Карасев Г.Л. Перспективы разведения пеляди в озерах Забайкалья // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 136. С. 51–61.
- Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 392 с.
- Кугавская Л.В. Биологические основы формирования маточных стад пеляди в водоемах Тюменской области // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 136. С. 33–50.
- Локишина А.Б. Использование данных по биохимической генетике в селекции пеляди // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1980а. Вып. 160. С. 31–38.
- Локишина А.Б. Сравнительный электрофоретический анализ некоторых белков сига-вых рыб // Там же. 1980б. Вып. 153. С. 46–57.
- Локишина А.Б., Андрияшева М.А. Методы и результаты отбора при селекции пеляди. II. Изменение генетической структуры стада при отборе // Там же. 1981. Вып. 174. С. 79–88.
- Мантельман И.И. Оценка различных стад по выживаемости эмбрионов // Там же. 1980. Вып. 153. С. 20–26.
- Никоро З.С., Рокицкий П.Ф. Применение и способы определения коэффициента наследуемости // Генетика. 1972. Т. 8, № 2. С. 170–178.
- Попов Е.П. Создание озерных маточных стад – один из путей сохранения продуктивных и товарных качеств разводимых рыб // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1974. С. 185–187.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Высш. шк., 1974. 477 с.
- Рокицкий П.Ф., Савченко В.А., Добина А.И. Генетическая структура популяций и ее изменения при отборе. Минск: Наука и техника, 1977. 198 с.
- Спаповская В.Д. Относительная плодовитость рыб: Определение, использование как показателя разнокачественности самок // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1976. Ч. 2. С. 63–69.
- Черняева Е.В. Последствия инбридинга у пеляди. I. Выживаемость потомства инбредных самок 1-го и 2-го поколений инбридинга в эмбриогенезе // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1986. Вып. 253. С. 119–130.
- Allendorf F.W., Utter F.M. Population genetics of fish // Fish physiology. L.; N.Y.: Acad. press, 1979. Vol. 8. P. 136–187.
- Becker W.A. Manual of procedures in quantitative genetics. Wash. (D.C.): Univ. press, 1967. 133 p.
- Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics. Edinburgh; L., 1960. 365 p.
- Gall G.A.E. Genetics of fish: a summary of discussion // Aquaculture. 1983. Vol. 33. P. 383–394.
- Gall G.A.E., Gross S.J. A genetic analysis of performance of three rainbow trout brood stocks // Ibid. 1978. Vol. 15. P. 113–127.
- Moav R. Genetic improvement in aquaculture industry // Advances in aquaculture. Farnham; Roma: FAO, 1979. P. 610–622.

СОСТОЯНИЕ СИГОВЫХ РЫБ СЯМОЗЕРА

О.П. Стерлигова, В.Ф. Титова, С.А. Павловский, Л.Г. Бушман

Сямозеро — одно из крупных озер Южной Карелии, площадь его водного зеркала 266 км².

Подробная характеристика озера приводится в Трудах Сямозерской комплексной экспедиции (1959, 1962), в сборнике "Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования" (1977) и изданной совместно ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова и Карельским филиалом АН СССР монографии "Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема" (1982). Важная роль Сямозера в рыбном хозяйстве Карелии заставляет постоянно следить за состоянием популяций рыб, их кормовой базой и режимом озера. Общий вылов рыбы составляет ежегодно более 400 т, или 15 кг/га, т.е. суммарная рыбопродукция является одной из самых высоких для крупных водоемов Карелии.

В озере обитает 24 вида рыб. Промысловое значение имеют судак, щука, окунь, лещ, плотва, ерш, налим, корюшка. На протяжении многих лет основной промысловой рыбой Сямозера были сиг и ряпушка (40% вылова). Для современного состава характерна высокая численность корюшки, мелкого окуня и ерша (80%). Сиговые же практически полностью утратили значение — менее 1% в улове.

В данной статье рассматриваются изменения, происходящие в популяции сиговых Сямозера, где обитают ряпушка европейская — *Coregonus albula* (L.) и две формы сига: сямозерский многотычинковый *Coregonus lavaretus pallasi n.exilis* Pravdin и шуйский *C.lavaretus lavaretoides n.schuensis* Pravdin. Комплексные исследования последних лет выявили значительные изменения в гидрологическом и биологическом режимах озера и рыбной части сообщества, вызванные интенсификацией сельскохозяйственных работ и осушением болот и заболоченных лесов на водосборе, рубкой лесов — иногда до уреза воды. В настоящее время содержание кислорода в период открытой воды колеблется от 4,2 до 16,3 мг/л (42–144% от нормального насыщения). Зимой на глубинах свыше 18 м наблюдается дефицит насыщения — 2,0 мг/л (14%), в заливе Лахта — 2,7 мг/л, или 19%.

Активная реакция среды, определяющая истинную кислотность или щелочность воды в Сямозере по годам и сезонам, меняется мало. В 50-е годы эта величина колебалась в пределах 7,35–6,20, минимальными значениями характеризовалась вода Лахтинской губы (Лобза, 1959). В 1981–1984 гг. рН находилась в пределах от 7,01 до 6,39. В заливах Имат и Лахта показатели несколько ниже — 6,20–5,99.

Что касается концентрации биогенов, то их рост за последнее тридцатилетие более очевиден. Так, суммарный азот в 50-е годы составлял 0,07–0,40 мг/л (Лобза, 1959), в 1974 г. в центральной части озера его содержание уже достигало 0,40–0,86 мг/л (Фрейндлинг и др., 1977). Близкие значения (0,3–0,6) приводит Н.Н. Мартынова с соавторами (1982) по данным 1981 г., подчеркивая, что с июня по октябрь в воде Сямозера преобладает органический азот (0,26–0,53 мг/л), а среди минеральных форм — аммонийный азот.

Таблица 1

Показатели органического вещества в воде Сямозера
(центральная часть, лето)

Показатель	1954—1956 гг. (Лобза, 1959)	1974 г. (Фрейндлинг и др., 1977)	1981 г. (Мартьянова и др., 1982)
Перманганатная окисляемость кислорода, мг/л	7,3—8,8	6,0—6,8	7,1—24,7
Бихроматная окисляемость кислорода, мг/л	19,4—26,1	19,1—25,2	13,7—36,3
Отношение перманганатной окисляемости к бихроматной, %	33—35	32—37	45—67
Цветность, град.	32—38	28—34	23—44
Органический азот, мг/л	Нет	0,32—0,72	0,26—0,53
Органический фосфор, мг/л	Следы	0,024—0,061	0,020—0,054

Запас минерального фосфора в воде Сямозера характеризуется относительным постоянством 0,002—0,005 мг/л. Лишь в зимнее время его концентрация на глубинах свыше 10 м повышается до 0,010—0,026 мг/л. Содержание органического фосфора в воде (в 50-е годы встречался в виде следов) с 1974 по 1981 г. остается на уровне 0,020—0,060 мг/л.

Судя по косвенным показателям, таким как цветность, перманганатная и бихроматная окисляемость, а также содержание в воде органического азота и фосфора, концентрация органических веществ в воде Сямозера увеличивается (табл. 1).

Известно, что накопление минерального фосфора связано с активизацией деструкционных процессов и его поступлением из органического вещества. Летом в условиях повышенной температуры и динамики вод, обусловленной ветровым перемешиванием всей водной толщи, при максимальной численности бактериопланктона — основного агента деструкционных процессов, разрушение органических веществ происходит наиболее активно. Поэтому несмотря на сравнительно низкие концентрации минерального азота и фосфора (соответственно 0,05—0,20 и 0,003 мг/л), продуктивность бактерио- и фитопланктона в Сямозере достаточно высока. Средняя численность микроорганизмов в 1974 г. составляла 130—700 тыс. кл./мл при биомассе 0,36—2,3 мг/л (Филимонова, 1977). Эти показатели количественно весьма близки к таковым 1962 г., но при этом Н.А. Филимонова обращает внимание на существенное снижение доли крупных бактериальных клеток и преимущественное развитие мелких форм. В развитии микробильных процессов хорошо выражены два максимума — весенний и летне-осенний, которые следуют за пиками в развитии фитопланктона и в совокупности с ним обуславливают ход сезонной динамики зоопланктона (табл. 2).

Комплекс биотических и абиотических факторов, воздействующих на структуру биоценозов начальных звеньев трофической цепи, сказывается и на структуре зоопланктонного сообщества. Ранее (Решетников, 1982) было показано, что в процессе эвтрофирования в Сямозере появились виды-индикаторы трофности, изменилось соотношение числа пелагических

Таблица 2

Осенняя динамика фито-, бактерио- и зоопланктона
в центральном плёсе Сямозера (численность/биомасса)

Компонент планктона	Март	Июнь	Июль	Октябрь	За вегетационный период	За год
Фитопланктон*,						
тыс. кл./л	21,3	164	2248	1048	1160	870
мг/л	0,103	1,227	6,257	0,807	2,800	2,100
Бактериопланктон,						
тыс. кл./мл	182	523	796	739	750	560
мг/л	0,334	0,692	1,755	0,936	1,240	0,930
Зоопланктон,						
экз./л	1,1	24,7	80	22,2	42,7	32
мг/л	0,070	0,493	1,600	1,482	1,215	0,910

* Фитопланктон — данные за 1981 г., обработаны Т.А. Чекрыжевой (архив Карельского филиала АН СССР), бактериопланктон — данные за 1962 г. (Филимонова, 1965), зоопланктон — наши данные за 1981 год.

видов ракообразных и количество таксонов коловраток. Показатель трофности увеличился по сравнению с 50-ми годами в 3 раза. Индекс видового разнообразия снизился с 2,86 до 2,50. В 1977–1979 гг. средняя биомасса зоопланктона за вегетационный период составляла 1,2–1,5 г/м³, численность — 45,7 тыс. экз./м³. На фоне общего увеличения численности и биомассы отмечен рост доли ветвистоусых ракообразных и коловраток за счет уменьшения роли веслоногих рачков, главным образом *Calanoida* (Бушман, 1982). В последующие годы (1980–1984) биомасса и численность зоопланктона в Сямозере продолжали расти (табл. 3); в среднем по озеру за период вегетации они составляли 2,3 г/м³ при 100,9 тыс. экз./м³.

Процентное содержание *Calanoida* снижается как по численности, так и по биомассе, что обусловлено значительным сокращением количества *Eudiaptomus gracilis*. Замена каланоид циклопами привела к увеличению роли хищного планктона в экосистеме озера: доля хищных форм возросла от 10 до 40%. В целом по озеру увеличилась и численность *Asplanchna priodonta* — крупной коловратки, для которой характерен хищный тип питания. За счет массового развития *A. priodonta* биомасса коловраток только за последние пять лет увеличилась почти в 5 раз. При этом в озере наметилась явная тенденция к уменьшению доли крупных ракообразных в планктоне и к снижению их индивидуальных размеров и массы (табл. 4).

Увеличение концентрации мелких планктонных организмов способствует улучшению условий питания молоди всех видов рыб, и в первую очередь сеговых.

По сравнению с зоопланктоном, который в 1981–1984 гг. примерно в четыре раза превысил по средней биомассе показатели 1954–1955 гг.,

Таблица 3

Средневзвешенные показатели зоопланктона в Сямозере (в пересчете на водную толщу)

Группа организмов	1977-1979 гг.				1981-1984 гг.					
	V-VI	VII	X	За вегетац. период		V-VI	VII	X	За вегетац. период	
				абс. величина	%				абс. величина	%
				Численность, тыс. экз./м ³						
Rotatoria	50,9	12,0	8,5	21,8	47,8	30,3	73,4	34,7	46,1	45,6
Cladocera	10,0	7,4	8,4	8,6	18,8	8,1	36,2	22,7	22,3	22,2
Cyclopoida	8,9	12,7	7,7	9,8	31,4	19,3	40,0	11,7	23,6	23,4
Calanoida	5,9	7,2	3,4	5,5	12,0	5,1	16,6	5,1	8,9	8,8
В с е г о	75,7	39,3	22,0	45,7	100,0	62,8	166,2	74,2	100,9	100,0
				Биомасса, мг/м ³						
Rotatoria	36	13	19	22,6	1,8	153	260	184	199,3	8,7
Cladocera	604	434	953	663,7	52,7	645	813	2030	1162,7	51,0
Cyclopoida	245	472	300	339,0	26,9	601	944	354	633,0	27,8
Calanoida	168	304	233	235,0	18,6	104	461	286	283,7	12,5
В с е г о	1053	1223	1505	1260,3	100,0	1503	2478	2854	2278,7	100,0

Таблица 4

Изменение средней индивидуальной массы (мг) зоопланктеров в Сямозере

Группа организмов	1977–1979 гг.				1981–1984 г.			
	V–VI	VII	X	Средняя	V–VI	VII	X	Средняя
Rotatoria	0,001	0,001	0,002	0,001	0,005	0,004	0,005	0,005
Cladocera	0,060	0,059	0,113	0,077	0,080	0,022	0,089	0,052
Cyclopoida	0,028	0,037	0,039	0,035	0,031	0,024	0,030	0,027
Calanoida	0,029	0,042	0,069	0,043	0,020	0,028	0,056	0,032
Средняя	0,014	0,031	0,068	0,028	0,024	0,015	0,038	0,023

Таблица 5

Средняя биомасса зообентоса в разные годы (г/м²)

Сезон	Год					
	1955	1961	1973	1974	1982	1983
Зима	–	–	–	–	–	2,7
Весна	3,8	1,5	1,6	2,1	2,7	2,3
Лето	3,5	1,8	1,2	1,3	1,9	3,1
Осень	5,1	1,7	0,9	3,0	3,8	3,1

Примечание. Данные за 1955, 1973, 1974 гг. – В.А. Соколовой (1977), за 1961 г. – по архивным данным В.А. Соколовой, 1982–1983 гг. – наши данные.

зообентос является более стабильным. В период исследований его количественные показатели близки к таковым 50-х годов (табл. 5).

Максимальная средняя биомасса макрозообентоса осенью 1982 г. составила 3,8 г/м² (при численности 2253 экз./м²), минимальная – летом того же года – 1,9 г/м² (при численности 2490 экз./м²).

Важнейшую роль в формировании количественных показателей играют, как и в прежние годы, личинки хирономид (до 82% от общей биомассы и 63% численности). Существенное значение принадлежит личинкам рода *Chironomus* sp., которые с *Procladius* sp. населяют главным образом серо-зеленые илы, занимающие до 60% площади дна водоема (Фрейдлинг, 1959).

Данные за 1982–1983 гг. позволяют отметить некоторое увеличение биомассы зообентоса по сравнению с 70-ми годами (Соколова, 1977). Повидимому, это обусловлено общей тенденцией в развитии водоема, проявляющейся в увеличении межгодовых колебаний биомассы и численности зообентоса при повышении уровня трофики водоема. Эти данные согласуются с литературными (Беляков, 1983).

При возросшей в несколько раз продукции зоопланктона уровень продуктивности бентоса в Сямозере сохранился. Это повлекло за собой существенные изменения в структуре трофических связей в водоеме: в настоящее время подавляющая часть энергии в пищевых цепях идет через планктон (Решетников и др., 1982). Биомасса рыб-планктофагов воз-

росла с 16 до 70 кг/га, в то время как биомасса бентофагов увеличилась незначительно — с 13 до 16 кг/га, а хищных рыб — с 15 до 23 кг/га. Раньше основными планктофагами были ряпушка и молодь рыб, в настоящее время — корюшка и молодь рыб. Кроме того, ряпушка была основным объектом откорма у всех хищных рыб (Балагурова, 1963; Кудерский, 1961). В последние годы численность сиговых (особенно ряпушки) катастрофически снизилась (рис. 1, 2). В питании хищных рыб основную роль играют малоценные рыбы — корюшка, ерш, мелкий окунь, уклея (Титова, Стерлигова, 1977; Попова, 1981, 1983).

Последняя депрессия (1971 и последующие годы), помимо обычной динамики численности, усугубилась вселением корюшки и выеданием ею личинок сиговых, ухудшением условий нереста вследствие заиления нерестилищ и нерегламентированного промысла. С 1976 г. Карельская акклиматизационная станция проводит работы по подсадке личинок крупной ряпушки в Сямозеро. Биологическое обоснование разработано О.И. Потаповой в 1975 г. При значительной численности корюшки эти работы не имели положительного результата. Начиная с 1981 г. численность корюшки, а следовательно, и вылов, снизились со 184 до 8 т, а подсадки ряпушки были увеличены до 10–12 млн личинок. В результате в 1984 г. вылов ряпушки составил 4 т, в 1985 г. — 3 т.

По биологическим показателям эта ряпушка относится к крупным, т.е. интродуцированным формам (табл. 6).

Кормовая база водоема и площади нагула позволяют увеличить объем подсадов до 15 млн. личинок в год.

Шуйский сиг встречается в Сямозере круглогодично, но крайне редко и существенного промыслового значения не имеет. Он нагуливается в Онежском озере, нерестится в р. Шуге и ее притоках, включая р. Сяпсю, вытекающую из Сямозера. В Сямозере встречаются в основном неполовозрелые и пропускающие нерест, не скатившиеся в Онежское озеро особи (Титова, Завьялова, 1972, 1976).

Сямозерский многотычинковый сиг — типичный представитель сигов с большим числом жаберных тычинок (42–53) и преимущественно планктонным питанием. Он обитает в период открытой воды на песчано-илистых откосах литоральной зоны и только зимой уходит на более глубокие участки вслед за кормовыми объектами. Характерные его особенности — медленный темп роста, малые размеры и масса (максимальный размер в сборах 1950–1960 гг. — 30 см, вес — 360 г.) и раннее созревание (2+).

До 1973 г. размерно-возрастной состав популяции сига был стабильным. Преобладали особи в возрасте четырех—пяти лет (3%, 4+), предельный возраст не превышал восьми лет (7+). Пополнение преобладало над остатком и состояло из трех возрастных групп (2+ — 4+), что сглаживало колебание численности и обеспечивало стабильность популяции. Незначительное варьирование размерно-возрастной структуры обуславливалось колебаниями численности, темпом роста и скоростью полового созревания отдельных генераций.

Начиная с 1973 г. в структуре популяции сямозерского сига наблюдаются существенные изменения: улучшился темп роста (особенно младших возрастных групп), возросли средние размеры и возраст, замедлился темп полового созревания. Так, в 50-е годы сиг в возрасте 1+ достигал длины

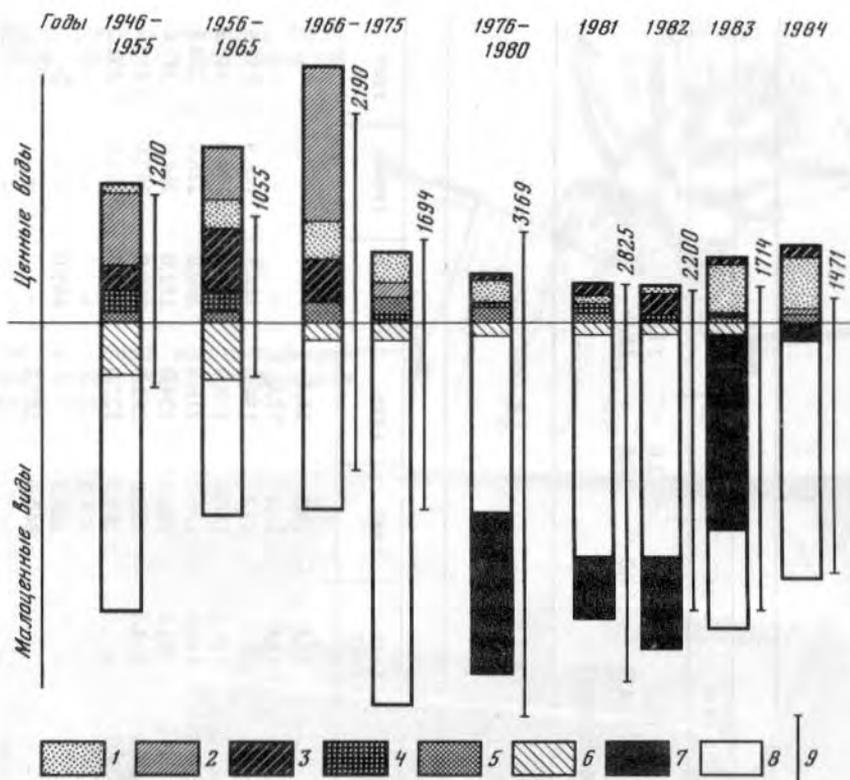


Рис. 1. Видовой и количественный состав уловов рыбы в Самозере

1 — судак; 2 — ряпушка; 3 — прочие ценные; 4 — лещ; 5 — сиг; 6 — плотва; 7 — корюшка; 8 — мелочь; 9 — уловы, руб.

Рис. 2. Промысловые уловы ряпушки и корюшки в 1965—1985 гг. (в % от общего годового улова рыбы)

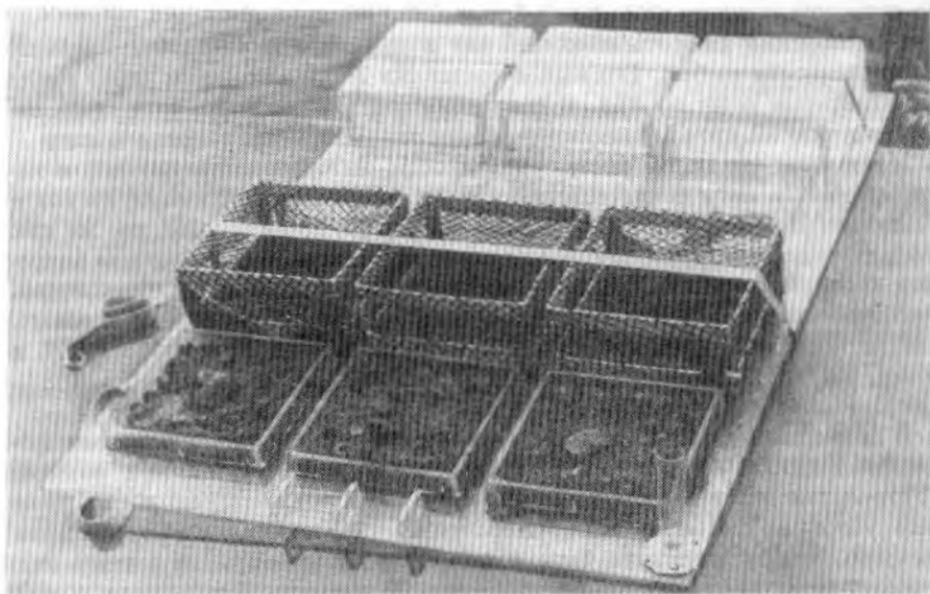


(ас) — 16 см и массы 48 г, а в 70–80-е годы — 19 см и веса 70 г; в возрасте 2+ эти показатели соответственно равнялись 20 см и 80 г. раньше и 22 см и 140 г. в настоящее время (табл. 7). Модальными возрастными группами стали сии в возрасте 5+ — 7+, длиной (ас) 25–30 см. Соответственно, увеличилась средняя длина до 28–29 см, средний вес до 300 г и средний возраст до 6–7 лет. Впервые за годы наблюдений и довольно часто

Рис. 3. Личинка ручейника *Phrygaena striata* (L.), поедающая икру сига



Рис. 4. Общий вид контейнеров для определения выживаемости икры сига



встречались сизи в возрасте 8+ – 10+. Максимальный размер – 37 см, вес 580 г имел сиг в возрасте 10+. Все эти годы сизи созревали в возрасте шести–семи лет (5+, 6+). Стабильно остаток преобладал над пополнением.

Одна из причин изменения размерно-возрастной структуры популяции сига – вступление в нерестовое стадо генераций холодных 1968 и 1969 гг., каждая из которых обеспечивала основу уловов (60–80%) в течение трех лет (1974–1976 гг.). Обычно 50–60% генерации изымается промыслом в течение одного года.

Генерации теплых маловодных лет (1972–1975) были крайне малочисленными, пополнение в нерестовом стаде практически отсутствовало. В промысел сизи указанных генераций вступили в возрасте шести–семи лет (5+, 6+). Отсутствие пополнения существенно изменило структуру популяции: возросли средние размеры и средний возраст. Увеличение

биомассы популяции (а соответственно и уловов) сига в 1973–1976 гг. вызвано увеличением продукции старших возрастных групп.

Малочисленность, позднее половое созревание, нарушение соотношения полов (преобладание самок) у сигов генераций 1972–1975 гг. отразились на запасах сигов 1976 г. и последующих лет рождения.

Генерации сига 1976–1984 гг. (эти годы характеризуются в основном как холодные по термическому режиму и средние по водности) характеризуются более высоким темпом роста младших возрастных групп по сравнению с 1954–1962 гг., более ранним созреванием по сравнению с генерациями 1972–1975 гг. В настоящее время, как и в 50–60-е годы, сиг созревает в возрасте трех–четырёх лет, но в связи с ускорением темпа роста изменились размеры, при которых он достигает половой зрелости: самцы созревают при длине тела 21–24 см (ранее 18–19 см), самки – 24–26 см (ранее 19–20 см). Как и прежде, преобладающими возрастными группами стали трех-, четырехлетние сиги. Омоложение популяции вызвало снижение среднего размера и массы.

Сязозерский многотычинковый сиг в прошлом относился к средним по численности рыбам. Его вылов составлял 2–3% от общего улова рыбы (в отдельные годы до 4%). В последние годы численность сига стала настолько низкой, что мы вынуждены были рекомендовать запрет его лова.

Материалы по темпу роста, упитанности, интенсивности питания и накормленности сига свидетельствуют о благоприятных условиях нагула в Сязозере. Причина снижения численности сигов, по-видимому, так же как и у ряпушки, в ухудшении условий воспроизводства. В большинстве водоемов европейской части ареала, особенно в водоемах Польши, Финляндии, Франции, также резко ухудшились условия воспроизводства сиговых. Так, в последние годы гибель икры сиговых в природе достигает 90% и более, т.е. эти рыбы могут исчезнуть (Lahti et al., 1979; Zuromska, 1982; Salojärvi, 1982; Selgeby, 1982).

В подледный период 1982/83 г. нами была предпринята попытка определить выживаемость икры сиговых Сязозера на грунте при помощи "Устройства для изучения выживаемости икры озерных рыб в естественных условиях" (Павловский, Стерлигова, 1983). Исследованиями установлено, что значительная часть икры сиговых (85–88%) в течение подледного периода гибнет от выедания ершом, корюшкой и беспозвоночными (рис. 3, 4) и от заиления (Стерлигова, Павловский, 1984, 1985). Слой осадконакопления на икру достигает 11–15 мм.

На выедание икры сиговых другими рыбами указывали раньше ряд авторов (Балагурова, 1963; Титова, 1973; Покровский, 1953; Беляева, Покровский, 1958; Кожина, 1964; Никольский, 1974; и др.).

Рассчитывать на естественное восстановление запасов сиговых при современном состоянии водоема нет оснований. Рыбоводные работы могут способствовать восстановлению их популяции, но при условии снижения численности малоценных рыб (корюшки, ерша, мелкого окуня); уменьшения притока биогенных элементов, вызывающих заиление и загрязнение мест нереста; создания озер-питомников для подращивания молоди сиговых рыб до стадии сеголетков.

ЛИТЕРАТУРА

- Балагурова М.В.* Биологические основы организации рационального рыбного хозяйства. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 88 с.
- Беляева К.И., Покровский В.В.* Крупная ряпушка озер Карелии как объект искусственного разведения // Рыбное хозяйство Карелии. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1958. Вып. 7. С. 25–267.
- Беляков В.П.* Видовой состав, численность и биомасса зообентоса // Реакция экосистем озер на хозяйственное преобразование их водосборов. Л.: ГосНИОРХ, 1983. С. 116–129.
- Бушман Л.Г.* Изменения в структуре и продукции зоопланктона // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. С. 34–63.
- Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Кожина Е.С.* Материалы по экологии молоди сиговых рыб Сязозера (Карелия) // XI науч. конф. по изуч. внутренних водоемов Прибалтики: Тез. докл. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1964. С. 51–52.
- Кудерский Л.А.* Питание старших возрастных групп судака в водоемах Карелии // Учен. зап. Карел. пед. ин-та. 1961. Т. 2, вып. 3. С. 128–135.
- Лобза П.Г.* Гидрохимическая характеристика Сязозера // Тр. Сязозер. комплексной экспедиции. 1959. Т. 1. С. 146–199.
- Мартинова Н.Н., Кукконен Н.А., Селиванова Е.А.* Краткая характеристика химического состава воды Сязозера в июне-октябре 1981 г. // Исследования озерно-речных систем Карелии: Оперативно-информ. материалы Карел. АССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1982. С. 36–38.
- Никольский Г.В.* Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.
- Павловский С.А., Стерлигова О.П.* Устройство для наблюдения за развитием икры озерных рыб // Рыб. хоз-во. 1983. № 9. С. 39.
- Покровский В.В.* Ряпушка озер Карельской АССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1953. 106 с.
- Попова О.А.* Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб Сязозера после вселения корюшки // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 46–47.
- Попова О.А.* Изменение ритма откорма хищных рыб в условиях колебания численности снетка и корюшки // Биологическое и рыбохозяйственное использование водоемов Прибалтики. Псков: ГосНИОРХ, 1983. С. 104–107.
- Решетников Ю.С.* Изменение озерных экосистем // Изменение структуры рыбного населения эвтрофированного водоема. М.: Наука, 1982. С. 5–15.
- Решетников Ю.С., Попова О.А.* Эвтрофирование озера и рыбная часть сообщества // Там же. С. 219–248.
- Соколова В.А.* Зообентос и его кормовое значение // Сязозеро и перспективы его хозяйственного использования. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 93–124.
- Стерлигова О.П., Павловский С.А.* Экспериментальное изучение выедания икры сига *Coregonus L. (Salmonidae)* ершом *Gimnocephalus cernua (L.)* и беспозвоночными // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 6. С. 1036–1039.
- Стерлигова О.П., Павловский С.А.* Выживаемость икры сязозерского сига в естественных условиях // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сигающих рыб. Тюмень: СибрыбНИИпроект, 1985.
- Сязозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. 266 с.
- Титова В.Ф.* Многоглычичниковый сиг Сязозера. Петрозаводск: Карелия, 1973. 97 с.
- Титова В.Ф., Завьялова Л.И.* Размерно-возрастной состав и темп роста шуйского сига *Coregonus lavaretus lavaretoides n. schuensis Pravdin.* // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1972. С. 58–69.
- Титова В.Ф., Завьялова Л.И., Егорова Л.В.* Материалы по размножению шуйского сига *Coregonus lavaretus lavaretoides n. schuensis Pravdin.* // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1976. С. 47–54.
- Титова В.Ф., Стерлигова О.П.* Ихтиофауна // Сязозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 125–185.

- Труды Сязозерской комплексной экспедиции. Т. 1. 1959; Т. 2. 1962.
- Филимонова Н.А.* Микрофлора // Сязозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 56–81.
- Филимонова Н.А.* Микрофлора воды и грунтов Сязозера // Вопросы гидрологии, озереведения и водного хозяйства Карелии. 1965. Вып. 23. С. 267–273.
- Фрейдлинг В.А.*, Гидрологическая характеристика Сязозера: (Бассейна р. Шуи) // Тр. Сязозер. экспедиции. Петрозаводск: Карелия, 1959. Т. 1. С. 5–73.
- Фрейдлинг В.А., Васильева Е.П., Литинская К.Д., Маслова Н.П., Мартынова Н.Н., Поляков Ю.К.* Гидрологический и гидрохимический режим Сязозера // Сязозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 5–43.
- Lahti E., Oksman H., Shemeikka P.* On the survival of vendace eggs in different lake types // Aqua fenn. 1979. Vol. 9. P. 62–67.
- Zuromska H.* Egg mortality and its causes in *Coregonus albula* (L.) and *Coregonus lavaretus* (L.), in two Masurian lakes // Pol. arch. hydrobiol. 1982. Vol. 29, N 1. P. 29–69.
- Salojärvi K.* Spawning ecology, larval food supplies and causes of larvae mortality in the whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) // Ibid. P. 159–178.
- Selgeby J.H.* Decline of lake herring (*Coregonus artedii*) in Lake Superior: an analysis of the Wisconsin herring fishery, 1936–1978 // Canad. J. Fish. and Aquat. Sci. 1982. Vol. 39, N 4. P. 554–563.

УДК 597.553.2

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ СВЕТОВЫХ РЕЖИМОВ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ЗАВОДСКОГО ВЫРАЩИВАНИЯ ЛИЧИНОК ПЕЛЯДИ (*COREGONUS PELED*)

В.Н. Раденко, П.В. Терентьев

Свет в жизни рыб играет огромную роль. В зависимости от стадии онтогенеза, физиологического состояния, а также видоспецифических особенностей организм по-разному реагирует на действие светового фактора. Уже в период эмбриогенеза действие светового фактора оказывает значительное влияние на формирование будущего организма. Доказано, что у осенненерестующих рыб (кумжи, лосося) наблюдается более быстрое развитие икры в темноте, вследствие чего происходит более ранний выклев. Свет оказывает отрицательное влияние на развитие скелета у эмбрионов данных видов. У весенненерестующих рыб (щуки, карпа), наоборот, на свету наблюдается несколько более ранний выклев, а также увеличивается скорость образования хрящевых элементов позвоночника личинок (Коровина и др., 1965).

Солнечная радиация в значительной степени коррелирует сроки выклева личинок байкальского омуля из икры (Черняев, 1984).

На ранних этапах постэмбриогенеза для большинства видов рыб свет является основным фактором, обеспечивающим пищепотребление, оборонительные реакции, вертикальные и горизонтальные миграции, способствующие сохранению и распространению вида (Бабурина, 1972; Гирса, 1981; Волкова, 1984). Личинки многих видов рыб проявляют положительный фототаксис и более низкую пороговую чувствительность к свету по сравнению с особями, находящимися на более поздних этапах развития

(Протасов, Сбикин, 1970; Гирса, 1981). В дальнейшем, при переходе мальков на тип питания, характерный для взрослых особей данного вида, и в начале функционирования других рецепторных систем, участвующих в процессе пищедобывания, отношение рыбы к действию светового фактора изменяется. Так, например, показано, что у личинок карпа (типичного бентофага) при изменении освещенности с 2–200 лк до 500–800 лк выживаемость повышалась с 6,3 до 37%, а темп роста увеличивался в три раза (Ткор, 1980). На рост и выживаемость взрослого карпа ни продолжительность светового дня, ни интенсивность освещенности не оказывает влияния (Meske, 1983).

Особую роль играет свет в жизни рыб в период их полового созревания. Фотопериодизм является одним из наиболее важных факторов окружающей среды, обеспечивающих созревание половых продуктов у многих видов рыб (Lee, Hirano, 1985; Bromage et al., 1982; Davies, HanYu Isao, 1986).

Смолификация чавычи наблюдается также только при определенном фотопериоде (Pereira, Adelman, 1985). Отмечены и некоторые другие специфические воздействия света на организм рыб. Фагоцитарные и регенеративные процессы в искусственно поврежденном тимусе годовиков семги убастряются при содержании последних в затемненных, проточных садках (Праздников, 1985).

У многих морских рыб и карпа установлено наличие цветового зрения (Протасов, 1978; Fish, Physiology, 1972), но в целом этому вопросу, особенно на ранних этапах развития рыб, уделяется очень мало внимания.

В 60-е годы научный интерес к зрению был стимулирован необходимостью усовершенствования орудий лова, конструирования и эксплуатации рыбопропускных и рыбозащитных сооружений. В последние годы бурное развитие аквакультуры выдвигает новые проблемы, связанные с применением интенсификационных мероприятий при выращивании рыбы (высокие плотности посадки, использование комбикормов и др.).

Одним из наиболее перспективных холодноводных объектов аквакультуры является пелядь *Coregonus peled* (Gmelin). Зрительная система этого вида пока не подвергалась детальному изучению. Учитывая, однако, что пелядь является типичным планктофагом, можно предположить, что ей в определенной степени свойственны закономерности, установленные для других планктофагов, которые остаются наиболее чувствительными к свету на протяжении всего периода онтогенеза. Этих рыб называют зрительными, так как все виды их активности связаны со светлым периодом суток. Они обитают в верхних, наиболее освещенных слоях воды. По сравнению с рыбами других видов планктофаги имеют наибольшую контрастную чувствительность сетчатки глаза (Гирса, 1981). Известно, что у ранних личинок пеляди проявляется ярко выраженный положительный фототаксис и что интенсивность потребления кислорода у них на свету возрастает (Шкорбатов, 1966; Шкорбатов и др. 1959).

Разрабатывая технологию заводского подращивания личинок пеляди, авторы настоящей статьи в качестве одной из задач ставили выбор оптимального освещения с целью мобилизации всех потенциальных возможностей роста и улучшения потребляемости стартовых комбикормов. При этом изучали действие различных по интенсивности, периодичности и спектральному составу световых режимов на рост и развитие личинок пеляди.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Опыт проводили в три этапа за период с 1983 по 1985 год. Первый этап (1983 г.) включал пять вариантов: 1 — полная темнота; 2 — включение света во время раздачи корма (2 сек.); 3 — лампа накаливания, красный свет постоянно; 4 — лампа накаливания, белый свет постоянно; 5 — лампа дневного света, постоянно (контрольный вариант).

Третий вариант был переведен на освещение красным светом с 5-го дня подращивания. До этого момента освещение было таким же, как в 5-м варианте опыта.

Второй этап (1984 г.) включал десять вариантов: 1 — белый свет, освещенность 500 лк, постоянно; 2 — красный свет, освещенность 500 лк, постоянно; 3 — оранжевый свет, освещенность 500 лк, постоянно; 4 — желтый свет, 500 лк, постоянно; 5 — зеленый свет, 500 лк, постоянно; 6 — синий свет, 500 лк, постоянно; 7 — белый свет, 10 000 лк, 30 мин. темнота; 8—30 мин. белый свет, освещенность 10 000 лк; 30 мин. темнота; 9—30 мин. белый свет, освещенность 20 000 лк, 30 мин. темнота; 10 — 16 час. белый свет, освещенность 10 000 лк, 8 час. темнота.

На 3-м этапе исследований (1985 г.) ставили задачу уточнения и подтверждения данных, полученных ранее. Были изучены световые источники: 1 — белый, люминесцентное освещение; 2 — белый, лампа накаливания; 3 — синий; 4 — зеленый; 5 — желтый; 6 — красный при одинаковой освещенности 500 лк. Различий в спектральном составе света достигали помещением ламп накаливания в колпаки из полимерного материала разного цвета, условно называя получаемое излучение монохроматическим. Одинаковую интенсивность освещения обеспечивали светорегуляторами. Все опыты проведены в подвальном помещении без доступа естественного света. Изоляцию вариантов друг от друга осуществляли светонепроницаемыми колпаками.

Во всех опытах использовали прудовую воду, которая подавалась самотеком из резервной емкости после предварительного подогрева и насыщения воздухом. Подращивание проводили в 40-литровых эмалированных ваннах. Плотность посадки личинок — 100 тыс. шт./м³, скорость водообмена — 1,5 объема/час. Средняя температура за период выращивания составила в 1983 г. — 16,7°, в 1984 и 1985 гг. — 20°. Начальная масса личинок во всех вариантах была в среднем равна 3,4 мг. В качестве единственного кормового источника использовали микрокапсулированный стартовый комбикорм, подаваемый автоматически через каждые 7 мин. круглосуточно, исходя из среднесуточной дозы 20—30% от массы личинок с учетом поедаемости.

Результаты опыта оценивали в основном по производственным показателям, по темпу роста, выживаемости и производству биомассы личинок в единице объема. Последний показатель обобщает массу, выживаемость и плотность посадки личинок. Кроме того, наблюдали за поведением личинок и достижением ими определенных этапов развития.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Уже первый опыт показал, что зрительный анализатор играет очень важную роль в пищепоглощении стартовых комбикормов на ранних этапах эмбриогенеза (табл. 1).

При использовании режима полной темноты (за исключением коротких периодов во время чистки бассейнов) выживаемость личинок после 15-суточного выращивания составила всего 7,5%, а их средняя масса — 7,14 мг.

Введение дополнительного освещения, сочетающегося по времени с выдачей корма в течение 2 сек., способствовало повышению как выживаемости (до 30,1%), так и средней массы (до 8,64 мг). В контроле, представляющем собой обычное освещение помещения люминесцентными лампами, при интенсивности на поверхности воды в емкости с личинками 360 лк выживаемость достигла 97,5%, а средняя масса — 21,27 мг.

Размещение непосредственно над емкостью для выращивания личинок лампы накаливания мощностью 100 вт и ее изоляция от общего освещения повысила освещенность на поверхности воды до 1500 лк и способствовала некоторому улучшению средней массы личинок (до 23,7 мг).

Смена обычного контрольного освещения в 3-м варианте с 5-го дня выращивания на лампу накаливания мощностью 100 вт, окрашенную в красный цвет, вызвала заметное торможение роста личинок (15,89 мг против 21,27 мг).

Сопоставление результатов 3-го, 4-го и 5-го вариантов опыта, несмотря на отсутствие методической четкости постановки опыта, позволило нам предположить, что интенсивность освещения и спектральный состав света далеко не безразличны для личинок пеляди и в конечном итоге для результатов выращивания с использованием стартовых комбикормов. Поэтому работа в этом направлении была продолжена в последующие годы.

В 1984 г. основное внимание было уделено изучению воздействия различного монохроматического освещения на рост и развитие личинок пеляди (табл. 2). Как по выживаемости, так и по темпу роста и соответственно производству биомассы наибольший эффект был достигнут при использовании синего света с преобладанием излучения в области 495–505 нм.

Остальные части видимого спектра излучения оказывают примерно одинаковое влияние на рост и выживаемость личинок пеляди, причем красный свет вызвал максимальный отход в первые три дня подращивания (переход на активное питание). В дальнейшем оставшиеся личинки даже превосходили по темпу роста личинок контрольного варианта.

Белый свет, имеющий в нашем опыте максимум излучения в желто-зеленой области видимого спектра, показал результаты хуже синего света, но лучше, чем во всех остальных вариантах.

Поведение личинок при различных световых режимах имело отличительные особенности. Личинки пеляди, подращиваемые при синем свете, перешли к образованию стаи несколько раньше, чем контрольные. Однако период становления этого рефлекса был растянут, реакция на внешние раздражители была замедлена. Общая двигательная активность визуально оценивалась ниже контрольной.

Личинки, подращиваемые при зеленом, оранжевом и красном свете, не имели ярко выраженного рефлекса стаинности на протяжении всего опыта, их движения были хаотичными, общая двигательная активность была

Таблица 1

Влияние различных световых режимов и светоисточников на рост личинок пеляди, 1983 г.

Вариант опыта	Освещенность, лк	Масса, мг	Выживаемость, %	Биомасса личинок, г/м ³
1. Полная темнота	—	7,14 ± 0,20	7,5	53,6
2. Полная темнота + световой импульс во время дачи корма	—	8,64 ± 0,66	30,10	259,2
3. Лампа, накаливания, окрашенная в красный цвет, постоянно, 100 вт	320	15,89 ± 0,78	99,25	1577,0
4. Лампа накаливания, 100 вт, постоянно	1500	23,70 ± 0,57	97,50	2310,7
5. Лампа дневного света ЛБ (контроль)	360	21,27 ± 0,45	97,51	2070,3

Таблица 2

Влияние различных монохроматических излучений на рост и выживаемость личинок пеляди, 1984 г.

Характеристика светового режима	Масса, возр. 17 суток, мг	Выживаемость, %	Среднесуточный прирост, %	Производство биомассы, г/м ³
1. Белый свет (преобл. 520–570 нм) (контрольный)	12,29 ± 0,68	55,8	8,8	664
2. Красный свет (преобл. 605–615 нм)	16,77 ± 0,66	29	11,1	486
3. Оранжевый свет (преобл. 575–585 нм)	13,93 ± 0,80	26	10,0	362
4. Желтый свет (преобл. 550–575 нм)	12,38 ± 0,78	34	8,9	421
5. Зеленый свет (преобл. 525–540 нм)	12,64 ± 0,63	40	8,8	506
6. Синий свет (преобл. 495–505 нм)	19,71 ± 0,75	63	11,9	1242

немного выше контрольной. Этот тип поведения выражен особенно у личинок, подрачиваемых при красном свете.

Поведение личинок, подрачиваемых при желтом свете, незначительно отличалось от контроля, за исключением менее выраженной плотности стаи.

В опыте, проведенном в 1985 г., несмотря на более низкий темп роста личинок вследствие худшего качества комбикорма, подтверждены результаты предыдущего исследования с монохроматическими источниками света (табл. 3).

Как по массе, так и по выживаемости синий свет имел явные преимущества по сравнению с другими монохроматическими излучениями. Допол-

Таблица 3

Влияние различных монохроматических излучений на рост и выживаемость личинок пеляди, 1985 г.

№ варианта	Характеристика светового режима	Средняя масса личинок в возр. 13 сут., мг	Выживаемость, %	Производство биомассы, г/м ³
1.	Белый (лампа накал.)	6,7±0,25	24	160
2.	Белый (люминесцент.)	6,6±0,22	74	489
3.	Красный (преобл. 605–615 нм)	5,9±0,25	21	123
4.	Оранжевый (преобл. 575–585 нм)	6,0±0,17	15	90
5.	Желтый (преобл. 540–575 нм)	5,7±0,17	23	130
6.	Зеленый (преобл. 525–540 нм)	5,7±0,18	21	119
7.	Синий (преобл. 495–505 нм)	7,8±0,22	68	528

Таблица 4

Влияние фотопериодизма на рост и выживаемость личинок пеляди

№ варианта	Характеристика светового режима*	Освещенность, лк	Масса личинок в возрасте 17 суток, мг	Выживаемость, %	Среднесуточный прирост, %	Производство биомассы личинок, г/м ³
1.	Свет постоянно, (контроль)	10 000	15,57±0,61	54	10,4	841
2.	16 час. свет					
3.	8 час. темнота	10 000	13,57±0,65	65	9,3	882
4.	30 мин. свет					
5.	30 мин. темнота	10 000	13,71±0,51	54	9,4	740
6.	30 мин. свет					
7.	30 мин. темнота	20 000	17,21±0,64	75	11,3	1291

*В качестве источников света использованы лампы накаливания.

нительно было подтверждено предположение, что люминесцентные лампы, дающие в нашем опыте голубоватый свет, приближаются по своему воздействию к монохроматическому синему свету и намного превосходят воздействие света от лампы накаливания, имеющей максимум излучения в желто-зеленой области.

Следует подчеркнуть, что характер освещения в трех описанных выше опытах не изменялся в течение суток и в течение всего опытного периода. Отрицательного влияния постоянного освещения на личинки пеляди визуальными нами не было обнаружено, а более детальных исследований мы не проводили. Однако учитывая суточную ритмику освещенности в природных условиях, мы попробовали испытать весьма приближенную суточную

имитацию чередования света и темноты и некоторые другие варианты чередования светлого и темного периодов (табл. 4).

В качестве отправного (контрольного) варианта была взята величина 10 000 лк, примерно соответствующая освещенности на поверхности воды в солнечный день.

Использование переменных световых режимов в течение суток (варианты 2 и 3) не выявило достоверных различий по сравнению с постоянным круглосуточным освещением при одной и той же мощности светоисточника. Несколько более высокая масса в контрольном варианте не сопровождалась более высокой выживаемостью и поэтому суммарный результат по производству биомассы был даже немного ниже, чем во втором варианте.

Усиление мощности светоисточника до 20 тыс. лк при переменном режиме (четвертый вариант) вызвало усиление темпа роста и способствовало повышению выживаемости личинок, что в конечном итоге позволило получить 1291 г/м³ биомассы личинок. Это на 47% выше результатов, полученных при аналогичном режиме, но с мощностью светоисточника 10 тыс. лк, и на 35% выше результатов контрольного варианта с постоянным освещением 10 тыс. лк.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты представляют, на наш взгляд, как практический, так и теоретический интерес, несмотря на то что при постановке опытов ставились задачи чисто технологического плана. В отличие от предыдущих исследований по изучению светового фактора в жизни рыб на ранних этапах онтогенеза нами использован в качестве пищевого объекта искусственный стартовый комбикорм, имеющий, как известно, принципиальные отличия от живого корма. Поскольку частицы искусственного стартового комбикорма не могут активно перемещаться в воде, резко падает возможность их обнаружения органами боковой линии и усиливается роль зрительного и обонятельного анализаторов.

Результаты первого опыта свидетельствуют о том, что зрительный анализатор у ранних личинок пеляди является, очевидно, единственным анализатором, обеспечивающим поиск и захватывание частиц искусственного корма. Попытка выращивания личинок пеляди в темноте привела к гибели большинства из них через 14 суток. Часть личинок (7,5%) все-таки осталась жива и немного приросла. Это мы объясняем случайными захватами частиц, приносимыми с током воды, а также захватами во время чистки бассейнов, без которой невозможно было поддержание нормального гидрохимического режима при постоянно работающем кормораздатчике.

Это согласуется с данными по некоторым другим видам. В темноте не питаются молодь кижуча (Brett, Groot, 1963), мальки омуля и пелагического бычка — желтокрылки (Волкова, 1973), а так же щуки (Гирса, 1961). с данными по некоторым другим видам.

Но известно, что выращивание тилляпии *Sarotherodon mossambicus* (Zentzius, Rohman, 1984) с момента вылупления до 50-суточного возраста в полной темноте не влияет на рост массы их тела при некотором замедлении линейного роста и значительном увеличении высоты тела.

Для личинок карпа также установлен факт потребления как живого, так и искусственного корма в темноте (Радищева, устное сообщение), хотя усиление освещенности, как указывалось выше (Ткор, 1984), сказывается положительно на их темпе роста и выживаемости.

Полученные результаты позволяют также предположить, что нормальное развитие личинок пеляди возможно в довольно большом диапазоне освещенности. Нами не обнаружено отклонений в поведении личинок, выращиваемых при освещенности 320, 360, 1500, 10 000 и 20 000 лк. Однако вопрос об оптимальной величине освещенности как с теоретической, так и практической точек зрения остается пока открытым. Для этого требуется постановка специального эксперимента.

Данные опыта по сравнению постоянного освещения и освещения с чередованием света и темноты также пока не дали определенного ответа о преимуществах того или иного режима. Но с технологических позиций выключение света на 8 часов в сутки и параллельное прекращение выдачи корма будет вызывать соответствующее снижение затрат на выращивание личинок. Поэтому при условии одинакового темпа роста личинок пеляди переменный световой режим (16 часов свет и 8 часов темнота) предпочтительнее постоянного при одной и той же мощности светисточника.

За рамками наших исследований, к сожалению, осталось сопоставление различных световых режимов с естественным освещением, характеризующимся переменными спектральными характеристиками в течение суток и постепенной сменой светлого и темного периодов.

Положительное влияние синего света может быть обусловлено несколькими причинами. Во-первых, особенностью строения зрительного анализатора, имеющего, возможно, самую низкую пороговую чувствительность в синей области видимого спектра, как это установлено для сига *Coregonus pollan* (Thompson) (Dabrowski, Jenson, 1984). Во-вторых, частицы стартового комбикорма коричневого цвета мало контрастны в желтом, оранжевом и красном свете и хорошо различимы в синем свете.

Кроме того, некоторые особенности поведения личинок в синем свете (уменьшение двигательной активности, замедленность реакций) позволяет предположить, что свет через зрительный анализатор оказывает влияние на другие центры головного мозга, управляющие поведением и метаболизмом.

Не исключено также подавляющее влияние синего света на развитие водной микрофлоры в емкости и как следствие этого более благоприятные условия для роста.

Наши данные в определенной степени согласуются с данными Ж.А. Черняева (1984), изучавшего оптические характеристики икры байкальского омуля, тоже представителя сиговых, и установившего, что поглощающая способность икры в отношении различных участков спектра значительно различается. Наибольшая оптическая плотность находится в синей и фиолетовой частях спектра, в зеленой происходит ее снижение, а в желтой и красной частях спектра поглощающая способность икры наименьшая. По мнению Черняева, икра омуля, окрашенная в светло-оранжевый цвет, наиболее полно поглощает проникающий под лед свет зеленого, синего и фиолетового участков спектра, являющихся дополнительными к оранжевому.

Предпочитаемость синего излучения и его положительное влияние, а также отрицательное влияние красного света установлены О.Л. Радищевой для личинок карпа и щуки.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабурина Е.А.* Развитие глаз у круглоротых и рыб в связи с экологией. М.: Наука, 1972. 146 с.
- Волкова Л.А.* Влияние освещенности на доступность кормовых организмов некоторым рыбам оз. Байкал // *Вопр. ихтиологии*. 1973. Т. 13, вып. 4. С. 709–723.
- Волкова Л.А.* Экологические аспекты поведения рыб оз. Байкал // *Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока*. М.: Наука, 1984. С. 217–235.
- Гирса И.И.* Доступность пищевых организмов некоторым видам при разной освещенности // *Тр. Всесоюз. конф. по динамике численности рыб*. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 13. С. 355–359.
- Гирса И.И.* Освещенность и поведение рыб. М.: Наука, 1981. 163 с.
- Коровина В.М., Любичкая А.М., Дорофеева Е.А.* Влияние видимого света и темноты на скорость образования хрящевых элементов скелета костистых рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1965. Т. 5, вып. 3. С. 403–410.
- Праздников А.В.* Влияние различной освещенности на течение защитных морфогенетических процессов в тимусе годовиков семги // *Проблемы биологии и экологии атлантического лосося*. Л.: ГосНИОРХ, 1985. С. 59–65.
- Протасов В.Р.* Поведение рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1978. 295 с.
- Протасов В.Р., Сбикин Ю.Н.* Морфологические и функциональные особенности зрения рыб // *Биологические основы управления поведением рыб*. М.: Наука, 1970. С. 115–149.
- Ткор Л.Ф.* Влияние светового режима на рост и выживаемость ранней молоди карпа в заводских условиях подращивания // *Освоение теплых вод энергетических объектов для интенсивного рыбоводства: Материалы респ. конф.* Киев: Наук. думка, 1980. С. 174–176.
- Черняев Ж.А.* Воздействие температурного и светового факторов на эмбриональное развитие сиговых рыб Байкала // *Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных*. М.: Наука, 1984. С. 97–119.
- Шкорбатов Г.Л.* Избираемая температура и фототаксис личинок сигов // *Зоол. журн*. 1966. Т. 45, вып. 10. С. 1515–1525.
- Шкорбатов Г.Л., Уманская М.А., Бескровный А.М.* Интенсивность потребления кислорода и некоторые особенности поведения личинок сиговых рыб // *Науч. докл. высш. школы. Биол. науки*. 1959. № 4. С. 35–37.
- Brett I.R., Groot C.* Some aspects of olfactory and visual responses of pacific salmon // *J. Fish. Res. Board Canad.* 1963. Vol. 20, N 2. P. 287–303.
- Bromage N.R., Whitehead C., Elliot I.* Daylength requirements and the control of reproduction in the female rainbow trout *Salmo gairdneri* // *Gen. and Comp. Endocrinol.* 1982. Vol. 46, N 3. P. 391.
- Dabrowski K.R., Jenson D.N.* The influence of light environment on depth of visual feeding by larvae and fry of *Coregonus pollan* (Thompson) in Lough Neagh // *J. Fish Biol.* 1984. Vol. 25, N 2. P. 173–181.
- Davies P.R., Hanyu Isao.* Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp. I. Under conditions of high temperature // *Aquaculture*. 1986. Vol. 51, N 3/4. P. 277–288.
- Fish physiology* / Ed. W.S. Hoar, D.J. Randall. L.: Acad. Press, 1972. Vol. 5, N 4. 300 p.
- Lee C.-S., Hirano R.* Effects of water temperature and photoperiod on the spawning cycle of the sand borer, *Sillago sihama* // *Progr. Fish. Cult.* 1985. Vol. 47, N 4. P. 225–230.
- Meske C.* Karpfen wachsen ohne Licht // *Inform. Fischwirt.* 1983. Bd. 30, N 4. S. 206–208.

- Pereira D., Adelman I.R.* Interactions of temperature size and photoperiod on growth and smoltification of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // *Aquaculture*. 1985. Vol. 46, N 3. P. 185–192.
- Zentzius S., Rohman H.* Influence of dark-rearing on the ontogenetic development of *Seratherodon mossambicus* // *Exp. Biol.* 1984. Vol. 43, N 2. P. 77–85.

УДК 597.553.2

ВОСПРОИЗВОДСТВО БЕЛОРЫБИЦЫ В УСЛОВИЯХ НИЖНЕЙ ВОЛГИ

*М.А. Летичевский, О.Н. Васильченко, В.П. Иванов,
В.Н. Ермолов, А.И. Мещеряков*

Зарегулирование стока р. Волги каскадом гидроэлектростанций нарушило условия воспроизводства белорыбицы. Ее нерестилища, располагавшиеся в верховьях р. Уфы, оказались полностью отрезанными. В результате запасы белорыбицы истощились, уловы к 1959 г. упали до 4 против 10–13 тыс. ц в 30-х годах. Возникла опасность полного исчезновения подвида, и на лов его был установлен запрет.

Однако одним запретом невозможно было восстановить запасы белорыбицы, лишившейся естественных нерестилищ. Перед рыбохозяйственной наукой была поставлена сложная задача сохранения уникального подвида и возрождения его промыслового значения в новых гидрологических условиях.

Белорыбица — арктический иммигрант, проникший в Каспийское море 15–20 тыс. лет тому назад. Питается преимущественно малоценными видами рыб. За 5–9 лет нагула в море достигает внушительных размеров — до 1 м при весе 8–11 кг и более. В сентябре—апреле для нереста белорыбица заходит из Каспия в Волгу. До зарегулирования стока реки производители поднимались в верховья р. Уфы и осенью при снижении температуры воды до 6–5° нерестились на галечном субстрате. После перекрытия стока Волги белорыбица нерестится в нижнем бьефе Волгоградской ГЭС. Однако естественный нерест в необычных для нее условиях был малоэффективен.

Искусственное разведение белорыбицы, организованное на Уфимском рыбодоводном заводе с 1912 г., после зарегулирования стока Волги также оказалось практически безрезультатным из-за невозможности доставки туда производителей (транспортировка белорыбицы на длительные расстояния приводила к массовому отходу рыб). Многолетние опыты ВНИРО и Главрыбвода по получению икры белорыбицы в условиях Средней и Южной Волги были безуспешными.

Сотрудники КаспНИРХ провели многолетние эксперименты по разработке биотехники разведения белорыбицы в низовьях Волги (Летичевский, 1963). На первом этапе исследований были детально изучены особенности размножения вида. Для этих работ в связи с невозможностью доставки производителей к ее естественным нерестилищам подобран новый водоем. Условия среды в нем наиболее соответствовали требованиям белорыбицы

и обеспечивали получение ее потомства. Это Ардонский родник в Северо-Осетинской АССР. При выдерживании белорыбицы в опытных садках, построенных на Ардонском роднике, исследованы основные закономерности развития половых продуктов, обмена веществ, поведения и выживания рыб в период транспортировки и созревания гонад и определены адаптационные возможности вида. Опровергнуто представление о существовании двух сезонных рас. Выявлено, что стадо белорыбицы биологически однородно, а его ход на нерест продолжается около 10 месяцев. Рыбы заходят в Волгу по мере достижения II—III стадий зрелости гонад. В период миграции производители не питаются. Созревание половых продуктов завершается в октябре—ноябре. Овуляция икры происходила в экспериментальных условиях без гормонального воздействия в конце ноября, на 1,5 месяца позже, чем на естественных нерестилищах. Нарушений в развитии половых продуктов не отмечалось.

В ходе экспериментов была разработана биотехника выдерживания производителей до созревания половых продуктов, получения оплодотворенной икры и выращивания жизнестойкой молоди.

Исследование биологии размножения белорыбицы и ее адаптационных возможностей позволило сотрудникам КаспНИРХ впервые в мировой практике разработать биологическое обоснование создания в низовьях Волги специальных рыбоводных цехов по заводскому разведению белорыбицы, строительство и эксплуатация которых обеспечили совершенствование биотехники воспроизводства уникального подвида, чем не только спасли его от вымирания, но и возродили промысловое значение.

Цеха по воспроизводству белорыбицы были по заданию КаспНИРХ спроектированы Астраханским отделением Гидрорыбпроекта для Казанского, Волгоградского и Александровского рыбоводных заводов. Казанский цех введен в эксплуатацию в 1961, Волгоградский — в 1966, Александровский — в 1969 г.

В цехах по воспроизводству белорыбицы находятся железобетонные бассейны, в которых искусственно создаются оптимальные для созревания половых продуктов условия: подается осветленная и азрированная речная вода, температура которой в самые жаркие месяцы не превышает 15° ; циркуляционные насосы образуют течение, побуждающее производителей в бассейнах к движению, имитирующему анадромную миграцию.

Производителей заготавливают на промысловых тонях дельты сразу после распаления льда (в конце марта — начале апреля) и помещают в бассейны для выдерживания. Длительное совместное содержание в бассейнах самок и самцов в сочетании с поддержанием необходимой экологической обстановки обеспечивает успешное созревание их половых продуктов.

Во второй половине ноября, когда температура воды в бассейнах снижается до 5° , абсолютное большинство рыб созревает, зрелые половые продукты используются для искусственного оплодотворения.

Оплодотворенная икра инкубируется в аппаратах Вейса в течение полугодя (ноябрь—апрель), температура воды в период инкубации изменяется от 5 до $0,5^{\circ}$.

Личинки белорыбицы после рассасывания желточного мешка (за 3—4 суток) помещаются для нагула в возрастные пруды и за короткое время

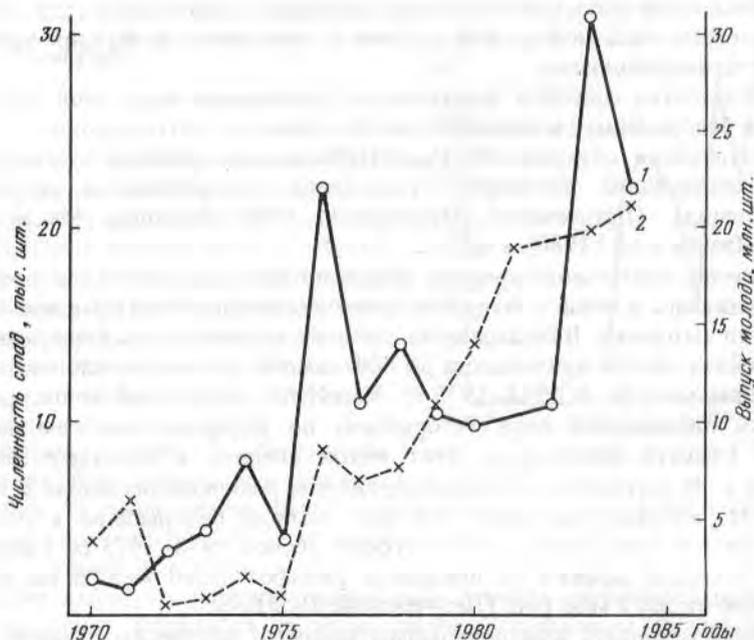


Рис. 1. Воспроизводство белорыбицы в Каспийском бассейне
 1 — выпуск молоди с рыбозаводов; 2 — численность нерестовых стад

(35–40 дней) на обильной кормовой базе, развивающейся в прудах под воздействием органо-минеральных удобрений, вырастают до жизнестойких покатных мальков массой 1,5 г и выше. В этот период молодь переходит на хищное питание и ее необходимо не позднее первой декады июня выпускать в реки для ската в море, где условия нагула более благоприятные.

Так, после длительных и многочисленных экспериментов была принципиально разработана и реализована биотехника искусственного воспроизводства белорыбицы, что позволило сохранить ее как подвид и начать постепенное восстановление запасов. В результате деятельности рыбоводных заводов численность мигрирующих на нерест производителей белорыбицы неуклонно возрастает (рис. 1).

Благодаря совместным усилиям сотрудников КаспНИРХ, Севкаспрыбвода и Астраханского отделения Гидрорыбпроекта белорыбица была спасена от полного исчезновения. Однако для доведения ее уловов до уровня предвоенных лет необходимо значительно увеличить масштабы и эффективность рыбоводных мероприятий.

Анализ деятельности рыбоводных заводов по воспроизводству белорыбицы в 1961–1970 гг. позволил наметить следующие основные направления этих работ.

1. Разработка методики прижизненного определения пола белорыбицы в период весенней заготовки.
2. Разработка эффективных методов получения рыбоводно-продуктивной икры.

3. Изыскание способов увеличения рыбопродуктивности прудов, в которых выращивалась молодь белорыбицы, и снижения ее потерь при выпуске в естественные водоемы.

4. Разработка способов значительного расширения выростной базы для молоди белорыбицы с минимальными затратами и в сжатые сроки.

Исследования сотрудников КаспНИРХ и Севкаспрыбвода обеспечили совершенствование биотехники разведения белорыбицы в указанных направлениях (Летичевский, Мещеряков, 1980; Ермолов, Мещеряков, 1979; Иванов и др., 1980; и др.).

В течение длительного времени эффективность заводского воспроизводства снижалась в связи с затруднениями определения пола производителей в период заготовки. В большинстве случаев в конце периода выдерживания в бассейнах завода оказывалось до 80% самцов, что сокращало масштабы получения молоди. В 1974–1975 гг. КаспНИРХ разработал метод прижизненного определения пола белорыбицы по морфометрическим показателям (высота экстерьера). Этот метод внедрен в практику заводов с 1976 г. В результате на Александровском рыбоводном заводе в 1976–1977 гг. впервые выращено 8,2 млн. молоди белорыбицы в год, что в 3,4 раза больше ежегодного выпуска в период 1970–1975 гг. Расчетный экономический эффект от внедрения разработанного метода составляет ежегодно около 1 млн руб. (Летичевский, 1983).

Общая мощность всех белорыбьих цехов по получению личинок белорыбицы не позволяла более значительно увеличить масштабы ее разведения. Для решения этой задачи в 1973–1978 гг. сотрудники Севкаспрыбзавода усовершенствовали биотехнику заготовки оплодотворенной икры белорыбицы в предплотинной зоне Волгоградской ГЭС. Был найден принцип составления календарного плана отлова рыб и получения икры, учитывающий особенности термического режима водоема в осенний период и функциональное состояние производителей, что позволило значительно повысить рыбоводные показатели. Для снижения потерь полученной икры разработан принципиально новый способ ее безотходной транспортировки на специально приспособленных судах, оборудованных инкубационными аппаратами и водоснабжающей установкой, на которых созданы необходимые условия для икубации икры при отрицательной температуре воздуха. Внедрение в производство этой биотехники позволило без дополнительных затрат более чем в 3 раза увеличить масштабы получения рыбоводно-продуктивной икры. Расчетный экономический эффект составляет 1122 тыс. руб. (Мещеряков, 1982).

В первой половине 70-х годов сотрудники Севкаспрыбвода разработали метод существенного увеличения рыбопродуктивности выростных прудов. Суть его заключается в эффективном подавлении врагов молоди в прудах — листоногих рачков — путем внесения хлорной извести перед посадкой личинок. Затем после гибели листоногих рачков проводится комплекс мероприятий по развитию кормовой базы в водоемах. Сроки получения личинок белорыбицы искусственно регулируются с целью их посадки в подготовленные обесзараженные пруды. Указанный метод делает более управляемыми основные процессы разведения белорыбицы. Его внедрение позволило увеличить выход молоди с гектара на 43%, а рыбопродуктивность — на 80%. В этот же период сотрудниками Севкаспрыбвода предложен и

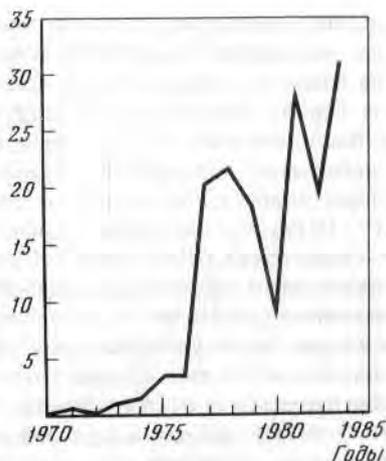
Рис. 2. Уловы белорыбицы в Каспийском бассейне (дельта и предплотинная зона Волгоградской ГЭС)

внедрен способ повышения выживания и качества выращиваемой молоди с предварительным подращиванием личинок в сетчатых выростниках. С этой же целью освоен способ пересадки молоди из прудов в естественные водоемы гидротранспортером, что позволило снизить ее потери в результате травмирования по сравнению с ранее применявшимися способами.

Совершенствование биотехники разведения белорыбицы благоприятно отразилось на темпах роста объемов выпускаемой молоди. Если в 1965 г. было выращено всего 0,5 млн. мальков, в 1970 — 4,0 млн., то в 1976 г. — 8,0 млн. Однако использование для выращивания молоди ограниченного количества выростных прудов рыбозаводных заводов сдерживало дальнейшее увеличение масштабов и эффективности разведения белорыбицы. Для решения этой проблемы в кратчайшие сроки в 1977—1980 гг. сотрудники КаспНИРХ и Севкаспрыбвода разработали и внедрили способ выращивания молоди белорыбицы в глубоководных нерестово-выростных хозяйствах площадью 100—200 га с самотечным сбросом воды и молоди. Из этих высокопродуктивных водоемов молодь выпускается в более короткие сроки и без применения рыбопересадочных устройств, что повышает ее выживание в 4 раза. Использование крупных выростных водоемов позволяет значительно сократить объем и стоимость проектных и строительных работ по расширению масштабов воспроизводства вида. Экономический эффект в расчете на 1 млн шт. выращенной молоди составляет 400 тыс. руб. в год.

Внедрение комплекса методов по увеличению масштабов и эффективности воспроизводства белорыбицы обеспечило значительный рост выпуска молоди: в 1980 г. он составил 13,5 млн шт. (на 50% больше, чем в 1976—1979 гг.), а в 1983—1984 гг. — в среднем 20,4 млн шт. В 1985 г. намечено довести его до 25 млн шт. В последующие годы в соответствии с разработанным КаспНИРХ биолого-экономическим обоснованием масштабов воспроизводства белорыбицы, выпуск молоди должен быть увеличен до 50 млн шт., так как кормовая база Каспийского моря вполне обеспечит нагул этого количества рыб (Зайцев и др., 1980).

Одновременно с разработкой и совершенствованием биотехники искусственного разведения белорыбицы открыты и частично реализованы возможности увеличения эффективности ее естественного размножения в предплотинной зоне Волгоградской ГЭС. Многолетние наблюдения сотрудников КаспНИРХ показали, что естественный нерест белорыбицы в предплотинной зоне Волгоградской ГЭС проходит на песчаных грунтах, на которых икра практически полностью выедается рыбами и беспозвоноч-



ными животными. В то же время на искусственно созданном в 1975 г. по инициативе КаспНИРХ опытным щебенчатом нерестилище (0,5 га) на единицу площади откладывается в 8 раз больше икры, и ее выживание за период инкубации составляет около 3%. В 80-х годах в соответствии с биологическим обоснованием КаспНИРХ в предплотинной зоне отсыпано щебенчатое нерестилище площадью 3 га. В дальнейшем искусственные нерестилища должны быть созданы на всем нерестовом ареале белорыбицы (7–10 га), что обеспечит сохранение генофонда вида.

Разработка биотехники искусственного разведения белорыбицы, проектирование и строительство рыбоводных цехов, реализация научно-производственных разработок по повышению масштабов и эффективности воспроизводства этого уникального подвида позволили не только сохранить его при полной утрате естественных нерестилищ, но и обеспечили возобновление промысла этой ценной рыбы (рис. 2).

С 1976 г. разрешен прием белорыбицы на рыбопромысловых тонях, и ее вылов в настоящее время, по статистическим данным, составляет 200–300 ц. С увеличением мощности рыбоводных заводов до 50 млн шт. молоди в год и созданием искусственных нерестилищ на всем ареале вида в предплотинной зоне Волгоградской ГЭС вылов белорыбицы превысит уровень 30-х годов и достигнет, по расчетным данным, 17–27 тыс. ц. С нашей точки зрения, экономический эффект от внедрения разработанной биотехники воспроизводства белорыбицы при планируемом расширении его масштабов может составлять около 9 млн рублей.

ЛИТЕРАТУРА

- Ермолов В.Н., Мещеряков А.И. Об увеличении масштабов искусственного разведения белорыбицы // Рыб. хоз-во. 1979. № 2. С. 17–18.
- Зайцев А.И., Васильченко О.Н., Лeticевский М.А. и др. Биолого-экономическое обоснование расширения масштабов воспроизводства белорыбицы в Каспийском бассейне // Основные направления и перспективы рыбоводства в Каспийском и Азовском бассейнах. М.: ВНИРО, 1980. С. 41–49.
- Иванов В.П., Васильченко О.Н., Никонова Р.С. Развитие исследований по рыбоводству и акклиматизации на Каспии // Там же. С. 7–16.
- Лeticевский М.А. Воспроизводство белорыбицы в условиях зарегулированного стока Волги. М.: Рыб. хоз-во, 1963. С. 173.
- Лeticевский М.А. Воспроизводство белорыбицы. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. 122 с.
- Лeticевский М.А., Мещеряков А.И. Новое направление в воспроизводстве белорыбицы в дельте Волги // Основные направления и перспективы рыбоводства в Каспийском и Азовском бассейнах. М.: ВНИРО, 1980. С. 18–33.
- Мещеряков А.И. Пути повышения эффективности использования производителей белорыбицы // Рыб. хоз-во. 1982. № 7. С. 39–41.

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ДИПЛОСТОМОЗА У СИГОВЫХ РЫБ ПРИ ИХ ВЫРАЩИВАНИИ В ОЗЕРНЫХ ТОВАРНЫХ ХОЗЯЙСТВАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Д.А. Размашкин

Диплостомоз — заболевание, вызываемое церкариями и метацеркариями рода *Diplostomum* (Strigeidida: Trematoda), довольно часто наблюдается у сиговых при их выращивании в озерных товарных хозяйствах Западной Сибири. Отмечается преимущественно хроническая форма заболевания с поражением хрусталиков рыб метацеркариями *D. spathaceum* и *D. parascaudum*. От интенсивности поражения выращиваемых сиговых возбудителями диплостомоза в значительной мере зависит уровень потерь от заболевания и рыбопродуктивность зарыбляемых водоемов (Змерзлая, 1968, 1983; Богданова, 1975; Шигин, 1982; Размашкин, Ширшов, 1981, 1984).

Прогнозирование возможного поражения выращиваемых в озерах сиговых метацеркариями диплостом позволяет своевременно наметить соответствующие профилактические и оздоровительные мероприятия и за счет их проведения существенно снизить потери. Данные такого прогноза необходимы и для определения предотвращенного рыбоводного ущерба в результате профилактических и оздоровительных мероприятий.

Интенсивность и экстенсивность поражения метацеркариями диплостом выращиваемых в озерах сиговых зависит от эпизоотического состояния водоема в данный сезон по заболеванию и восприимчивости вселяемых сиговых к заражению этими паразитами.

О восприимчивости разводимых в озерных хозяйствах сиговых к заражению метацеркариями диплостом имеются преимущественно сведения, основанные на данных о поражении рыб этими возбудителями по сравнению с другими видами сиговых или карповых рыб при их совместном выращивании. Известно (Богданова, Волошенко, 1974; Богданова, 1977; Румянцев, 1978), что бентофаги (чир, муксун) заражаются метацеркариями диплостом в несколько раз интенсивнее, чем планктофаги (пелядь, европейская ряпушка), выращиваемые в том же водоеме.

Экспериментальное заражение сиговых церкариями диплостом (Размашкин, 1981; Ширшов, 1981) показало, что наблюдающиеся различия в интенсивности поражения метацеркариями диплостом при совместном выращивании различных видов сиговых одного возраста обусловлены в первую очередь степенью врожденной восприимчивости рыб к данной инвазии. По Б.К. Москаленко (1958), нерест основных стад сибирской ряпушки в Западной Сибири происходит в реках и эстуариях в пределах зоны тундры и лесотундры. Личинки муксуна, пыжьяна и частично чира ранней весной после выклева скатываются по течению в Обскую губу, часть молоди чира проводит лето в нерестовых реках. Учитывая широкое распространение диплостомоза, можно сказать, что молодь этих сиговых в первый год жизни обитает в исключительно благополучных по заболеванию водоемах. Молодь пеляди обитает в озерах и пойменных водое-

мах Оби вплоть до подзоны южнотаежных лесов и имеет значительно большую вероятность контакта с церкариями диплостом, чем другие виды сиговых Западной Сибири. Это обусловило естественный отбор пеляди в направлении снижения ее восприимчивости к заражению метацеркариями диплостом.

Наблюдающиеся при совместном выращивании сиговых различия в их пораженности метацеркариями диплостом зависят не только от степени врожденной восприимчивости рыб к инвазии, но и от других факторов. Так как элиминируются при интенсивном поражении паразитом наиболее пораженные особи, при эпизоотиях происходит уменьшение различий в интенсивности заражения метацеркариями диплостом между низко- и высоковосприимчивыми к инвазии видами сиговых. В то же время вероятность поражения церкариями диплостом возрастает по мере увеличения размеров рыб (площади тела). В результате в сиговых, имевших больший темп роста, внедряется и большее количество церкарий. Поэтому при более быстром темпе роста у менее восприимчивого к заражению паразитом вида рыб, чем у более восприимчивого, различия в пораженности сравниваемых видов уменьшаются, а при обратном положении — увеличиваются. Например, менее восприимчивые к инвазии сеголетки пеляди, выращенные в 1981 г. в оз. Безгусково, были средней массой 34,3 г, а сибирской ряпушки — 17,6 г. Индекс обилия метацеркарий диплостом был соответственно 0,55 и 1,58 экз., т.е. второй вид был поражен интенсивнее первого только в 2,85 раза. При более плотной посадке сиговых в озерах-питомниках, когда не имеется столь существенных различий в массе тела сравниваемых видов рыб, сеголетки сибирской ряпушки оказываются пораженными метацеркариями диплостом в 8–12 раз интенсивнее, чем сеголетки пеляди.

В тех случаях, когда при выращивании совместно с пелядью чира, муксуна и гибридов пеляди с другими сиговыми возникают эпизоотии, погибают наиболее пораженные особи более восприимчивых к инвазии перечисленных сиговых рыб. Из-за этого снижаются различия в их зараженности метацеркариями диплостом по сравнению с пелядью. Но при гибели части стада высоковосприимчивых сиговых из-за диплостомоза, особи, успевшие перейти на питание бентосом, оказываются лучше обеспечены кормом, чем питающиеся зоопланктоном сеголетки пеляди. Масса тела питающихся бентосом рыб быстро увеличивается, возрастает вероятность их поражения церкариями диплостом и за счет этого увеличиваются различия в зараженности пеляди и указанных сиговых. В результате действующих в противоположных направлениях отмеченных процессов отношение между индексом обилия метацеркарий диплостом у пеляди и этими показателями у рассматриваемых сиговых обычно изменяются не столь уж значительно.

При выращивании в озерах Западной Сибири сеголетков сиговых в поликультуре за вегетационный период чир поражался метацеркариями диплостом в 10–25 раз, муксун в 15–30 раз, гибриды пеляди с другими сиговыми в 4,5–6,5 раз и сибирская ряпушка в 2,8–12 раз интенсивнее пеляди. Учитывая эти данные при прогнозировании возможного поражения сеголетков сиговых метацеркариями диплостом, можно считать, что в среднем сеголетки чира к осени окажутся пораженными метацеркариями дипло-

стом в 15 раз, сеголетки муксуна в 20 раз, сеголетки гибридов пеляди с другими сиговыми в 5 раз интенсивнее сеголетков пеляди. Сеголетки сибирской ряпушки будут поражены паразитом при товарном однолетнем выращивании в 2–3 раза, а при выращивании в озерах-питомниках в 10 раз интенсивнее, чем сеголетки пеляди.

При прогнозировании возможного поражения разводимых рыб следует учитывать, что в озерах, регулярно зарыбляемых личинками сиговых, в тех случаях, когда не проводятся мероприятия по профилактике заболевания и отсутствуют естественные экологические факторы, существенно сдерживающие рост численности возбудителя (высокая или очень низкая общая минерализация воды и др.), наблюдается постепенное нарастание интенсивности заражения выращиваемой молоди рыб метацеркариями диплостом.

Известно, что в естественных пресноводных водоемах при относительной стабильности абиотических и биотических факторов, способных влиять на паразитов, численность последних существенно не изменяется на протяжении многих лет (Догель, 1958; Smith, 1973; Kennedy, 1977). В сводке Кеннеди (Kennedy, 1975) всесторонне рассмотрены причины такой устойчивости паразитарных систем и механизмы, которые по принципу обратной связи, вызывают стабилизацию численности паразита и хозяина. Анализируя данные о причинах изменения численности паразитов в пресноводных экосистемах, О.Н. Бауер (1982) выделяет три основных механизма ее регуляции и стабилизации на определенном уровне: элиминацию хозяев паразита на различных фазах их развития, элиминацию самого паразита на различных фазах его развития за счет других сочленов биоценоза и элиминацию паразита в теле хозяина за счет различных реакций последнего.

Считается, что в естественных условиях массовая гибель рыб промысловых размеров от инвазий—довольно редкое явление (Бауер, 1964). Чаще такой механизм элиминации хозяев наблюдается при заражении паразитами молоди рыб (Лопухина, Стрелков, Чернышева, Юнчис, 1973).

В озерных хозяйствах нередко происходит резкое сокращение численности молоди как вселяемых в озера, так и местных рыб из-за диплостомоза. Особенно высоки могут быть потери от заболевания при выращивании молоди высоковосприимчивых к инвазии сиговых рыб: чира, муксуна, пыжьяна, сибирской ряпушки и гибридов пеляди с другими сиговыми. В табл. 1 и рис. 1 приводятся данные о возврате молоди сиговых при облове и индексе обилия метацеркарий диплостом у выращиваемых рыб. Из-за эпизоотии диплостомоза в оз. Горюново высоко восприимчивые к инвазии сеголетки сиговых, питающиеся в первой половине лета преимущественно зоопланктоном, муксун и сибирская ряпушка погибли к концу лета. Успевшие перейти на питание бентосом сеголетки чира, несмотря на высокую интенсивность их поражения метацеркариями диплостом, частично сохранились.

Так как в оз. Горюново в мае из-за энзоотии аргулеза (Размашкин, Ширшов, 1981) погибло по расчетам 45% имевшихся личинок чира и гибридов пелядь X пыжьян, в показатели их выхода от посадки внесены соответствующие коррективы (табл. 1, цифры в скобках). Наблюдалась отрицательная связь между индексом обилия метацеркарий диплостом у сиговых

Таблица 1

Возврат молоди сиговых и индекс обилия метацеркарий у выращенных рыб

Вид личинок сиговых	Посажено личинок сиговых, тыс. шт.	Отловлено молоди, тыс. шт. *	Возврат, %	Индекс обилия метацеркарий диплостом, экз.
Оз. Фоминцево, 1979 г.				
Пелядь	800	469	58,6	2,66
Гибрид пелядь × × пыжьян	1000	581	58,1	12,0
Муксун	500	6,6	1,32	75,6
Чир	325	20,0	6,15	31,7
Оз. Горюново, 1980 г.				
Пелядь	1000	366,6	36,66	7,19
Гибрид пелядь × × пыжьян	1000	30,8	3,08 (5,6)	47,41
Чир	1000	6,6	0,66 (1,2)	117,44
Муксун	1000	0	0	—
Ряпушка сибирская	800	0	0	—
Оз. Яровское, 1977 г.				
Пелядь	4500	2760	61,33	2,2
Оз. Песчаное, 1980 г.				
Пелядь	500	315	63,0	0

* Данные о количестве отловленной молоди в озерах Фоминцево и Горюново приводятся по работе Т.А. Иркиной и др. (1982).

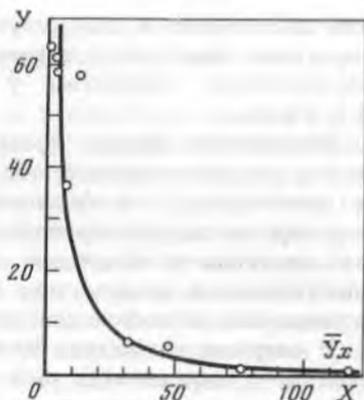
в период отлова и их возвратом в % от посадки личинок (коэффициент корреляции $r = -0,8267$; $t_{\Phi} = 3,887 > t_{st}$ для 1%-ного уровня значимости).

В 1980 г. в оз. Горюново наблюдалась и энзоотия диплостомоза среди молоди серебряного карася. По данным В.Я. Ширшова (1985), экстенсивность инвазии метацеркариями диплостом личинок этого вида рыб достигла $88,8 \pm 4,7\%$ в первой половине июля. К третьей декаде августа за счет гибели наиболее пораженных особей экстенсивность инвазии снизилась до $53,3 \pm 9\%$. Уменьшилась и максимальная интенсивность инвазии. Проведенный расчет, по данным о снижении экстенсивности заражения рыб (Лопухина и др., 1973), показал, что от диплостомоза погибло $76 \pm 13,1\%$ из имевшихся в водоеме к середине июля личинок серебряного карася.

Судя по заражению старшевозрастных групп серебряного карася, озерного голяна и годовиков пеляди, эпизоотическая обстановка по диплостомозам в оз. Горюново была довольно обычной для озер со среднеминерализованной водой (индекс обилия метацеркарий диплостом у разновозрастного серебряного карася 0,9 экз., у озерного голяна — 4,6 экз. и у годовиков пеляди — 7,19 экз.). В озерах, не используемых для зарыбления личинками сиговых, нередко также отмечается подобное и более интенсивное заражение местных рыб метацеркариями диплостом.

Рис. 1. Зависимость между индексом обилия метацеркарий диплостом у молоди сиговых рыб и их возвратом при облове озер

x — индекс обилия метацеркарий диплостом;
 y — возврат молоди сиговых при облове, в % от посадки личинок;
 \bar{y}_x — выравненная линия регрессии возврата сиговых; кружки — эмпирические значения возврата молоди



Приведенные данные свидетельствуют о том, что во многих озерах за счет гибели наиболее пораженных метацеркариями диплостом мальков местных рыб происходит существенное снижение численности популяций паразита и его хозяев. По принципу обратной связи (Kennedy, 1975) восстанавливается хотя и неустойчивое равновесие в паразитарной системе.

В зарыбляемых личинками сиговых озерах этот механизм обратной связи нарушается, так как искусственно восстанавливается высокая численность восприимчивых к заражению паразитом хозяев за счет посадок в озера молоди рыб. В результате происходит постепенное нарастание интенсивности заражения молоди местных и вселяемых рыб метацеркариями диплостом. Так, в Казанском и Армизонском озерных рыбхозах у сеголетков пеляди в оз. Горюново индекс обилия метацеркарий диплостом с 1978 по 1983 г. увеличился с 5,07 до 25,2 экз., в оз. Яровское с 1971 по 1977 г. — с 0,066 до 2,2 экз., в оз. Малое Дубынское с 1982 по 1985 г. — с 0,156 до 24,11 экз., в оз. Сетово с 1977 по 1981 г. у сеголетков чира — с 1,73 до 39,59 экз. Среднегодовое увеличение индекса обилия метацеркарий диплостом у выращиваемых рыб в перечисленных озерах было соответственно в 1,38; 1,79; 5,37 и 2,19 раза.

Различия в темпе нарастания индекса обилия метацеркарий были связаны с особенностями эксплуатации водоемов. Наименьшее среднегодовое увеличение индекса обилия метацеркарий паразита у сиговых отмечено в оз. Горюново, которое за 6 лет только два раза зарыблялось как питомник и один раз — личинками пеляди для товарного выращивания сеголетков пеляди. Несколько большим был среднегодовой прирост в оз. Яровское, которое в указанные годы ежегодно использовалось для товарного выращивания сеголетков пеляди. Оз. Сетово за 5 лет три раза использовалось под питомник для выращивания сеголетков пеляди и чира. Наибольшее среднегодовое увеличение индекса обилия метацеркарий диплостом наблюдалось в оз. Малое Дубынское, которое в течение 4 лет 3 раза использовалось в качестве рыбопитомника для выращивания молоди пеляди, чира и гибридов пеляди с другими сиговыми.

Учитывая приведенные данные можно считать, что при обычном использовании озер под питомники (один раз в два года) или ежегодном зарыблении водоемов для товарного выращивания сеголетков сиговых в тех случаях, когда не проводятся профилактические мероприятия про-

тив заболевания и отсутствуют экологические факторы, сдерживающие нарастание численности паразита, ежегодно увеличивается индекс обилия метацеркарий диплостом у выращиваемых сеголетков сиговых в 1,5–2 раза.

Элиминация первых промежуточных хозяев диплостом — моллюсков в результате воздействия на них личиночных стадий гельминта, если и происходит, то в большинстве случаев не оказывает существенного влияния на численность популяций этих хозяев, так как экстенсивность их заражения возбудителем обычно не превышает 10%. Случаи гибели окончательных хозяев, чаек и крачек в результате патогенного воздействия на них диплостом довольно редки.

В озерных хозяйствах Западной Сибири при использовании озер для товарного выращивания рыб происходит определенное обеднение биоценозов водоемов, сопровождающееся снижением численности организмов, способных элиминировать возбудителя на ранних этапах его развития, а также первых промежуточных хозяев диплостом — моллюсков. В результате интенсификации промысла в озерах существенно сокращается численность карася серебряного, карася золотого и других местных рыб. Их особи старших возрастов являются элиминаторами церкарий диплостом, так как развитие в них возбудителя не происходит. Кроме того, особи старшего возраста карасей являются элиминаторами первых промежуточных хозяев диплостом — моллюсков (Горохов, 1983). В результате в озерах уменьшается объем элиминации церкарий и увеличивается численность первых промежуточных хозяев возбудителя. Это ведет к увеличению численности возбудителя и ухудшению эпизоотической обстановки по диплостомозу.

В определенной мере стабилизация численности диплостом может происходить за счет возникновения у зараженных возбудителем рыб и птиц относительного постинвазионного иммунитета против повторной инвазии. Этот механизм действует как в условиях незарыбляемых, так и зарыбляемых озер. Но в зарыбляемых личинками сиговых водоемах он в комплексе с другими факторами не в состоянии обеспечить существовавший ранее уровень численности паразита.

Нарастание численности метацеркарий диплостом в зарыбляемых сиговыми водоемах — не фатальный процесс. В тех случаях, когда систематически проводятся профилактические и оздоровительные мероприятия против диплостомоза, численность паразита может быть существенно снижена. Как эффективное оздоровительное мероприятие против диплостомоза хорошие результаты дает выращивание в поликультуре молоди сиговых рыб и товарного карпа. В последние годы за счет выращивания товарного карпа в ряде озер Казанского и Армизонского рыбхозов удалось существенно улучшить эпизоотическую обстановку по диплостомозу сиговых в этих водоемах. Так, к осени 1984 г. индекс обилия метацеркарий диплостом у выращиваемых сеголетков пеляди в оз. Яровское снизился с 2,2 до 0 экз., в оз. Полковниково — с 2,7 до 0,73 экз., в оз. Горюново — с 25,2 до 7,72 экз. и в оз. Вьялково — с 3,75 до 1,8 экз. В оз. Сетово индекс обилия метацеркарий диплостом у сеголетков пеляди был 1,5 экз. и у сеголетков чира 39,58 экз., в 1984 г. метацеркарии диплостом у сеголетков этих сиговых отсутствовали. Уже в год зарыбления озер годовиками карпа

индекс обилия метацеркарий диплостом у выращиваемых в водоемах сеголетков сиговых оставался на прежнем уровне, а в ряде случаев и снижался.

Предварительное общее представление о возможном эпизоотическом состоянии озер по заболеванию дают данные о гидрохимическом режиме водоемов, их расположении в определенных природных зонах. Наиболее благоприятные условия для возникновения энзоотий диплостомоза при выращивании сиговых имеются в озерах со среднеминерализованной водой нейтральной и слабощелочной реакции, так как такие условия являются оптимальными для существования первых промежуточных хозяев возбудителей заболевания — моллюсков рода *Lymnaea*. Так, если ориентироваться по максимальному индексу обилия метацеркарий диплостом у выращиваемых сеголетков пеляди, то этот показатель (по данным обследований озер в лесостепной зоне Тюменской области) в среднем при общей минерализации воды 100–500 мг/л был 12,72 экз., при 501–1000 мг/л — 4,87 экз., при 1001–2000 мг/л — 4,005 экз., при 2000–5000 мг/л — 0,884 экз., при общей минерализации воды выше 5001 мг/л метацеркарии диплостом у сеголетков пеляди не встречались. Следует отметить, что и при довольно высокой общей минерализации воды (более 1000 мг/л) при многолетнем использовании водоема для выращивания сиговых возможны вспышки энзоотий диплостомоза. Так, в оз. Малое Дубыньское (общая минерализация воды до 1632 мг/л) в сентябре 1985 г. индекс обилия метацеркарий диплостом у сеголетков пеляди был 24,11 экз., сеголетки чира и частично гибридов пелядь X чир погибли от заболевания в летний период нагула.

Энзоотии диплостомоза у разводимых сиговых рыб зарегистрированы в Западной Сибири в лесостепной зоне и подзоне осиново-березовых лесов. В озерах подзоны южнотаежных и среднетаежных лесов у сиговых отмечены метацеркарии диплостом. В этих подзонах вода значительной части водоемов низкоминерализованная, кислой реакции с незначительным содержанием в воде ионов Са. Перечисленные экологические факторы лимитируют численность первых промежуточных хозяев диплостом. Тем не менее в отдельных озерах этих подзон при благоприятных условиях для жизни моллюсков наблюдаются случаи интенсивного заражения местных рыб метацеркариями диплостом, а следовательно, возможны и энзоотии заболевания сиговых при их вселении в такие водоемы.

В качестве исходного показателя эпизоотического состояния озер по диплостомозу для прогнозирования возможного поражения вселяемых в водоем сиговых наиболее целесообразно использовать величину индекса обилия метацеркарий диплостом у выращиваемых в этом водоеме сеголетков пеляди в осенний период прошлого года или у годовиков этого вида рыб в данном году. В тех случаях, когда водоем не использовался для выращивания сеголетков пеляди, прогнозирование возможно по индексу обилия метацеркарий диплостом у сеголетков серебряного карася в середине июля прошлого года. Этот показатель у них будет приблизительно в 1,5 раза ниже, чем у выращиваемых в том же водоеме сеголетков пеляди в осенний период. Крайне слабую информацию об эпизоотическом состоянии водоема по диплостомозу в данный период дают исследования местных рыб старшего возраста, так как их зараженность метацеркариями

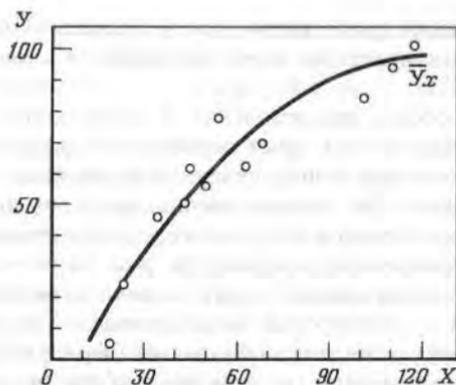


Рис. 2. Нарастание индекса обилия метацеркарий диплостом, в % от его максимальной величины

\bar{Y}_x — выравненная линия регрессии индекса обилия метацеркарий, в %; кружки — эмпирические значения индекса обилия метацеркарий, в %

паразита обычно отражает не столько текущую картину, сколько обстановку по заболеванию в период первого года жизни этих рыб.

Величина индекса обилия метацеркарий диплостом у сеголетков пеляди в осенний период может быть рассчитана и по результатам вскрытия рыб в летний период. На рис. 2 дан усредненный график нарастания индекса обилия метацеркарий диплостом в % от максимальной его величины на конец сентября или весны следующего года по трем партиям сеголетков сиговых из озер Фиоминцево и Горюново, возврат которых при облове был более 30% от посадки личинок, а индекс обилия не более 12 экз. метацеркарий. Зная индекс обилия метацеркарий диплостом у сеголетков пеляди на определенную дату в летний период, по графику (рис. 2) можно определить, какой процент дает этот показатель от максимальной его величины и рассчитать вероятный индекс обилия паразитов в осенний период.

Такой расчет позволяет также по результатам летних исследований сеголетков сиговых прогнозировать и возможные потери от диплостомоза в процессе выращивания. Например, на 30 июня индекс обилия метацеркарий диплостом у выращиваемых сеголетков пеляди был 15 экз. По графику (см. рис. 1) на эту дату индекс обилия составляет в среднем 32% от его значения на конец сентября. Следовательно, можно ожидать, что осенью индекс обилия метацеркарий диплостом достигнет $15 : 32 \times 100 = 46,8$ экз. При таком индексе обилия метацеркарий возврат сеголетков при хорошем облове водоема составит только около 5% от посаженных личинок.

Приведенные материалы позволяют приблизительно прогнозировать возврат сеголетков сиговых при их выращивании в озерах с различной эпизоотической обстановкой по диплостомозу. По мере накопления статистических данных о зависимости возврата рыб при облове от пораженности сиговых метацеркариями диплостом и сведений о закономерностях изменения эпизоотической обстановки по заболеванию в озерах точность прогнозирования будет повышаться.

ЛИТЕРАТУРА

- Бауер О.Н.* Паразиты и болезни рыб и меры профилактики при вселении новых рыб в водоемы // Изв. ГосНИОРХ. 1964. Т. 57. С. 295–300.
- Бауер О.Н.* Регуляция численности паразитов в пресноводных экосистемах // Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Пищ. пром-сть, 1982. С. 4–16.
- Богданова Е.А.* Изменение морфобиологических показателей у молоди сиговых под воздействием диплостомоза и их экономическая оценка // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1975. № 16. С. 52–55.
- Богданова Е.А.* Паразиты и инвазионные болезни лососевых и сиговых в рыбоводных хозяйствах // Там же. 1977. Т. 120. 161 с.
- Богданова Е.А., Волощенко Б.Б.* Особенности заражения сеголетков пеляди, чира и их гибридов возбудителями диплостомозов при выращивании в прудах рыбопитомника "Симнос" // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1974. № 12. С. 64–67.
- Горохов В.В.* Экологические основы борьбы с вредными моллюсками. М.: Наука, 1983. 208 с.
- Догель В.А.* Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: ГосНИОРХ, 1958. С. 9–54.
- Змерзлая Е.И.* Заболевание сеголетков пеляди диплостомозом в Себежском рыбопитомнике // 5-е Всесоюз. совещ. по паразитам рыб и водных беспозвоночных: Реф. докл. Л.: Наука, 1968. С. 37–38.
- Змерзлая Е.И.* Влияние диплостомоза на выживаемость пеляди в озерах // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1983. Вып. 197. С. 60–63.
- Ирискина Т.А., Самусина В.В., Ниязов Н.С., Попов Н.Я.* Опыт выращивания рыбопосадочного материала в заморных озерах Тюменской области // Рыб. хозяйство. Экспресс-информация. Сер. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов. М., 1982. вып. 5. С. 12–17.
- Лопухина А.М., Стрелков Ю.А., Чернышева Н.Б., Юнчис О.Н.* Методы определения влияния паразитов на численность молоди рыб в озерах // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 3. С. 270–274.
- Москаленко Б.К.* Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень: Тюмен. кн. изд-во, 1958. 252 с.
- Размашкин Д.А.* О восприимчивости сигов к заражению метацеркариями диплостом // Тез. докл. 2-го Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, С. 216–219.
- Размашкин Д.А., Шишов В.Я.* Аргулез и его профилактика при выращивании молоди сигов в товарных озерных хозяйствах Юга Западной Сибири // Сб. науч. трудов ВНИИПРХ. 1981. Вып. 32. С. 65–73.
- Размашкин Д.А., Шишов В.Я.* Рыбоводный ущерб из-за снижения массы выращиваемых в озерных хозяйствах годовиков сиговых рыб, пораженных метацеркариями диплостом // Паразитология. 1984. Т. 18, вып. 3. С. 220–227.
- Румянцев Е.А.* Диплостомоз рыб в озерных хозяйствах и пути борьбы с ним // Паразитология. Т. 12, вып. 6. С. 487–492.
- Шигин А.А.* Диплостомозы пеляди в Игналинском рыбозаводе и озерах Литовской ССР // Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Пищ. пром-сть, 1982. С. 208–227.
- Шишов В.Я.* Восприимчивость рыб к заражению метацеркариями диплостом в озерных хозяйствах Тюменской области // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. Фрунзе: Илим, 1981. С. 547–549.
- Шишов В.Я.* Паразиты и основные паразитозы молоди рыб озер юга Тюменской области. Дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 1985. 201 с.
- Kennedy C.R.* Ecological animal parasitology. Oxford; Edinburgh: Blakwell Sci. Publ., 1975. 163 p.
- Kennedy C.R.* The regulation of fish parasite populations // Regulation of parasite populations / Ed. G.W. Esch. 1977. P. 63–109.
- Smith H.D.* Observations on the cestode *Eubothrium salvelini* in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Board Canad. 1973. Vol. 30, N 2. P. 947–964.

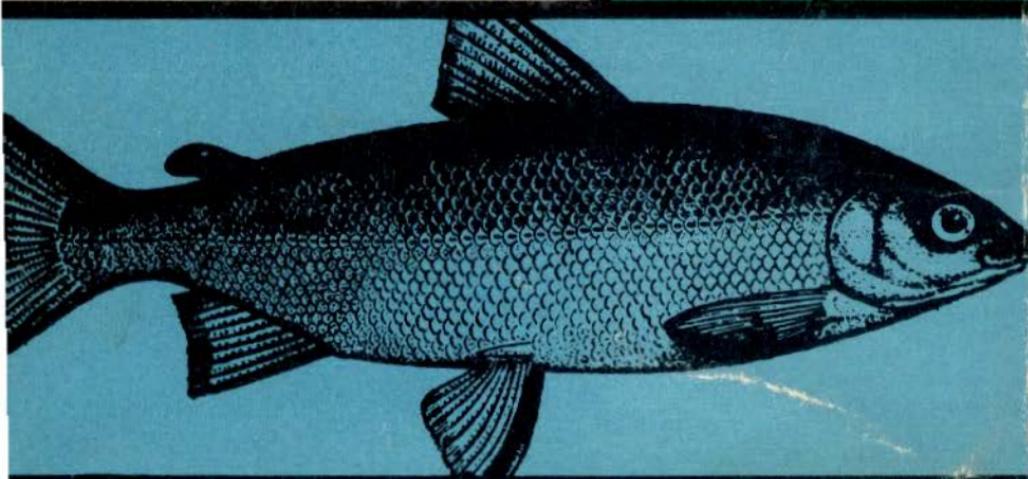
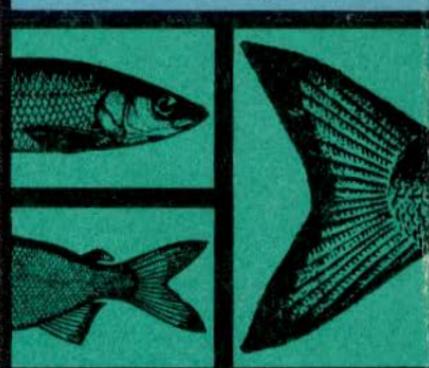
СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Общие вопросы	
<i>Ю.С. Решетников.</i> Современный статус сиговых рыб и перспективы использования их запасов	5
<i>Е.К. Сычевская.</i> Происхождение сиговых рыб в свете исторического развития лососевидных	17
<i>П.Л. Пырожников.</i> Особенности расселения сиговых рыб в реках Сибири и их происхождение	28
<i>М. Каукоранте, Б.М. Медников.</i> Генетическая дивергенция сигов Фенноскандии	31
<i>Т.И. Кайданова.</i> О состоянии кариологических исследований сиговых рыб	48
<i>М.М. Тяптырянов.</i> О внутривидовой структуре сига-пыжьяна водоемов Якутии	57
<i>Ю.С. Решетников, В.В. Михайлов.</i> Исследование пищевых взаимоотношений рыб и обеспеченности их пищей на модели	63
Экология сиговых рыб	
<i>А.П. Новоселов, Ю.С. Решетников.</i> Пелядь в новых местах обитания	78
<i>Н.Л. Бологова.</i> Факторы, влияющие на выбор жертвы пелядью	114
<i>В.К. Попков.</i> Изменение экологических показателей пеляди в процессе акклиматизации в горных озерах	145
<i>Ж.А. Черняев, В.Ю. Арцатбанов, А.Е. Микулин, Д.С. Валюшок.</i> Особенности пигментации икры сиговых рыб	152
<i>Л.В. Кугаевская, Л.Л. Сергиенко.</i> Сравнительная морфологическая характеристика постэмбрионального развития рода <i>Coregonus</i> Обского бассейна	160
<i>В.Д. Богданов.</i> Пространственное распределение личинок сиговых рыб по акватории Нижней Оби	178
Разведение и воспроизводство сиговых рыб	
<i>М.А. Андрияшева.</i> Актуальные проблемы разведения и селекции сиговых рыб	192
<i>О.П. Стерлигова, В.Ф. Титова, С.А. Павловский, Л.Г. Бушман.</i> Состояние сиговых рыб Сямозера	205
<i>В.Н. Раденко, П.В. Терентьев.</i> Влияние различных световых режимов на эффективность заводского выращивания личинок пеляди	216
<i>М.А. Летичевский, О.Н. Васильченко, В.П. Иванов, В.Н. Ермолов, А.И. Мещеряков.</i> Воспроизводство белорыбицы в условиях Нижней Волги	225
<i>Д.А. Размашкин.</i> Прогнозирование диплостомоза у сиговых рыб при их выращивании в озерных товарных хозяйствах Западной Сибири	231

БИОЛОГИЯ СИГОВЫХ РЫБ

Рассматриваются вопросы происхождения и расселения сиговых рыб — ценнейших представителей ихтиофауны СССР. Большое внимание уделено особенностям эмбрионального развития отдельных видов, питанию и пищевым отношениям сиговых рыб различных водоемов. Приведены новые данные по изменению экологических показателей наиболее широко распространенного и внедряемого в рыбоводство вида сиговых рыб — пеляди. Значительное место отведено анализу актуальных проблем искусственного воспроизводства и селекции сиговых рыб.

Для научных сотрудников, ихтиологов, работников рыбной промышленности.



• НАУКА •

