

В. Д. БОГДАНОВ

**ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ
МОЛОДИ ЧИРА И ТУГУНА Р. СОБИ**

Рост рыбы, как и другие видовые признаки,— приспособление, обеспечивающее единство вида и среды (Никольский, 1974). Особенно наглядно это проявляется в скорости роста молоди как показателе биологического состояния в течение всего вегетационного периода, ее изменении во времени и различии у отдельных групп рыб. Одной из характерных особенностей роста многих видов рыб выступает периодичность, т. е. резкое изменение скорости роста, закономерно происходящее у особей данного вида или популяции на определенном этапе онтогенеза. Вместе с тем известно, что характер периодичности и форма ритмов подвержены межвидовой, межпопуляционной и внутривидовой изменчивости (Мина, Клевезаль, 1976). Специфика роста на отдельных этапах развития (до достижения половой зрелости) изучена слабо.

Сиговые рыбы привлекают внимание как объекты рыборазведения и акклиматизации. Объемы рыбоводных работ расширяются с каждым годом. Успех мероприятий во многом зависит от знаний экологии молоди. Нарушение каких-либо определенных экологических условий, свойственных личинкам и малькам определенного вида, может отрицательно сказаться на результатах. По мнению некоторых авторов (Замахаяев, 1964; Рыжков, 1976), первый год жизни — доминирующий и направляющий весь дальнейший рост, однако сведения об экологии молоди сигов в этот период немногочисленны. Имеющиеся литературные данные отражают в основном развитие, рост, питание, поведение личинок и мальков в условиях рыбопитомников и аквариумов. Работ, освещающих различные аспекты личиночного и малькового периода развития чира *Coregonus nasus* (Pall.), *Coregonus tугun* (Pall.), обитающих в естественных водоемах, нет.

Цель настоящего сообщения — установить видовую и внутривидовую специфику роста и развития молоди чира и тугуна р. Соби в течение первого года жизни. Сравнительный анализ этих близкородственных видов интересен еще и тем, что

чир представляет собой длинноцикловую, полупроходную рыбу, а тугун — короткоцикловую, туводную.

Отлов молоди производился в р. Соби и ее сорах (Пом-Лор и Урьях-Лор) в течение вегетационных сезонов и зимовки 1976—1977 г. Это маловодные годы с разной длительностью сезона вегетации. В личиночный период развития пробы брались с промежутком в два дня, а с переходом на мальковый — через пять и 10 дней. Изучение личинок проводилось на материале, фиксированном в 4 %-ном растворе формалина спустя пять-семь суток после фиксации, а мальков — сразу после вылова. Длина тела личинок измерялась от конца рыла до окончания хорды, мальков — до конца чешуйного покрова. Количество собранного материала было следующим, экз.:

1976 г.		
	Чир	Тугун
Личинки	189	1913
Мальки	319	1170
1977 г.		
Личинки	1360	2950
Мальки	1092	2120

Видовая принадлежность определялась по комплексу признаков. За основу принималось количество туловишных миомеров (у тугуна 33—35, у чира 40—43), пигментация и размеры тела на конкретных стадиях развития.

В качестве сравнительного показателя роста использовались значения скорости роста, определенные по формуле $K = \sqrt[t]{\frac{l^t}{l^0}}$, где l^0 и l^t — длина тела младших и старших по возрасту особей, t — интервал времени (Смирнов и др., 1972).

Приведенный вес (коэффициент упитанности) вычислен по формуле $W/l^3 \cdot 1000 \text{ см}^3$, где W — вес тела, г, l — длина тела, см (Поляков, 1959).

Мнения исследователей о начале личиночного периода у сигов разделяются. Одни считают, что эмбриональное развитие сиговых рыб заканчивается с выходом зародыша из яйца (Европейцева, 1949; Андреев, Статова, 1954; Щелканова, 1960; Ковалев, 1962; Волкова, 1965; Анпилова, 1967; Лебедева и Мешков, 1967; Богданова, 1972; Подболотова, 1974; Маненкова, 1974; Лебедева, 1976), другие — с началом активного питания (Смольянов, 1957, 1966; Черняев, 1968, 1973).

В личиночный период развития у исследованных видов рыб нами отмечено пять этапов, что не противоречит данным большинства авторов. Наиболее характерные морфологические признаки на каждом из них следующие:

I этап — эндогенное питание — от выклева до начала внешнего питания.

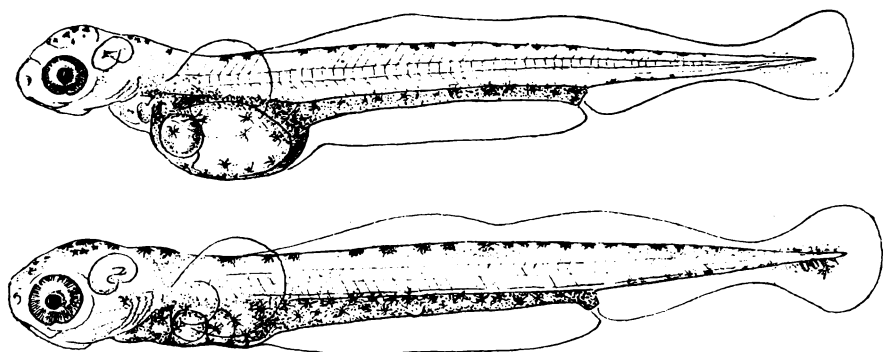


Рис. 1. Покатные личинки чира на этапе эндогенного питания.

II этап — смешанное питание — от начала активного питания до полной резорбции желтка. Значительных морфологических отличий по сравнению с I этапом не наблюдается.

III этап — полное экзогенное питание — с момента резорбции желточного мешка до образования зачатков лучей непарных плавников и полного разделения плавниковой складки на спинной и жировой отделы. Жировая капля исчезает в середине этапа.

IV этап — дифференциация непарных плавников — от появления лучей в спинном, анальном и хвостовом плавниках до выхода их за края каймы. На этом этапе развития тело личинки покрывается иридоцитами, содержащими гуанин, обуславливающий серебристую окраску.

V этап — дефинитивное формирование — от сформирования лучей во всех плавниках до момента появления чешуи и исчезновения прианальной плавниковой складки. Личинка приобретает черты взрослой рыбы. На этом этапе личиночный период заканчивается.

Термины «стадия», «этап», «период» употребляются в работе в соответствии с определениями, разработанными В. В. Крыжановским и другими (1953) и В. В. Васнецовым (1953а). Длительность этапов и периодов развития чира и тугуна определяется по модальной группе.

Наблюдения за скатом личинок чира проводились в районе верхних нерестилищ р. Соби. Отлов производился конической ловушкой из мельничного газа.

Замечено, что вылупление и скат личинок начинается с появлением заберегов, подъемом уровня воды и длится около 15 дней. Учитывая снос личинок течением сразу после выклева и небольшую протяженность нерестилищ, можно сказать, что уловы ловушек состояли из одновозрастной молодежи.

Размеры личинок чира в течение ската изменяются незначительно и колеблются в одних и тех же пределах. Среднесуточ-

Таблица 1

Средняя продолжительность этапов развития личинок в 1977 г., сутки

Этап развития	Чир	Тугун
I	Период ската	Период ската
II	5	7
III	6	13
IV	12	7
V	8	10
Личиночный период . .	31	37

ная длина покатной молоди варьирует от $11,8 \pm 0,06$ до $12,5 \pm 0,05$ мм (наименьшая 10,5, наибольшая 13,5 мм).

Покатные личинки чира находились на разных стадиях развития, отличаясь друг от друга, помимо длины тела, величиной желточного мешка, жировой капли, количеством хвостовых гипуралей, степенью развитости челюстного аппарата и кишечной трубки (рис. 1). Более развитые личинки способны принимать пищу; посаженные в аквариум, заглатывают

пузырьки воздуха и корм. Менее развитые личинки, с большим желточным мешком, пассивны. Покатные личинки находятся на этапе экзогенного питания. Личинки тугуна после выклева на I этапе имеют длину от 6,5 до 7,5 мм (сведений по скату нет). Попадая в сора, личинки переходят на этап смешанного питания, который заканчивается через пять-восемь дней. Длительность этапов развития у чира и тугуна различная (табл. 1) и меняющаяся в определенных, специфичных для вида, пределах, в зависимости от условий обитания молоди. Подобное явление неоднократно отмечалось в литературе для личинок карповых и окуневых рыб (Васнецов, 1953а; Ланге и др., 1975, и др.).

Массовое появление молоди на стадиях малька в 1976 г. отмечалось для чира 29 июня, для тугуна 12 июля, а в 1977 г. соответственно 16 и 22 июня. Продолжительность личиночного периода у чира в оба года оказалась одинаковой (30—31 суток), у тугуна в первый год наблюдений — 42—43, а во второй — 37 суток. Малек чира начинает формироваться при длине 32—33 мм, а тугуна 23—24 мм, причем особи, отстающие в росте, переходят с этапа на этап при меньших размерах в сравнении с модальными, а быстрорастущие, наоборот, при больших размерах, т. е. переход не зависит от длины и веса тела. Средние значения признака, при которых происходит переход, являются видоспецифичными.

Личинки нагуливаются на мелководьях, среди полузатопленной травянистой и кустарниковой растительности, где температура воды на 3—4° выше, чем на открытых участках соров, волнение значительно меньше и условия развития кормовых организмов более благоприятны.

У личинок на ранних этапах развития, содержащихся в искусственных условиях, отмечается заглатывание пузырьков воздуха (Смольянов, 1957; Черняев, 1968; Маненкова, 1974). Однако у личинок, нагуливающих в естественной обстановке,

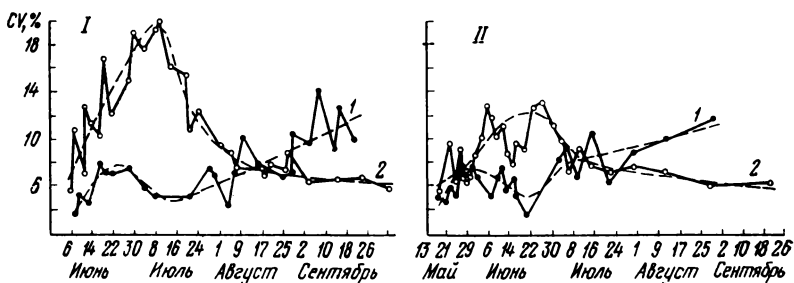


Рис. 5. Изменчивость длины тела сеголетков чира (1) и тугуна (2).
I — 1976 г., II — 1977 г.

этого нет, за исключением помещенных в аквариум, где они начинают заглатывать воздух из-за недостатка или недоступности корма.

Молодь чира покидает внутренние сора Соби почти за месяц до их пересыхания, когда вода прогревается до 20°C и «зацветает». С этого времени сеголетки концентрируются в протоках устьевой зоны (рис. 2). Тогда же в Соби появляется молодь, скатывающаяся из соров Оби, расположенных выше по течению. В дальнейшем молодь нагуливается в пределах нижнего течения реки, на ямах.

В отличие от чира, тугун в р. Соби — это отдельная популяция, слабо смешиваемая с популяциями ближайших рек (Войкар, Сыня). Сеголетки тугуна покидают внутренние сора вместе с чиром, но остаются в их протоках, не спускаясь к устью. С полным пересыханием соров молодь тугуна начинает подниматься вверх по реке, концентрируясь на ямах, где и зимует.

В 1977 г. вегетационный период удлинился на полмесяца по сравнению с 1976 г. Благодаря этому абсолютные значения длины и веса тела молоди в одно календарное время значительно различались по годам. Так, средняя длина личинок чира 6 июня 1976 г. была 13,7 мм, а 1977 г. — 21,8 мм (табл. 2), у тугуна различия в длине были также высоки: в 1976 г. 8,6 мм, в 1977 г. 13,8 мм. К концу сезона роста различия по длине и весу тела в разные годы сохраняются и особенно велики у тугуна (табл. 3).

Наибольшие абсолютные приросты длины и веса тела молоди обоих видов отмечаются в период нагула в протоках. В речной период жизни рост сеголеток чира идет более интенсивно, чем у тугуна, что, вероятно, связано с различным характером питания.

С понижением температуры воды ниже $4\text{--}5^{\circ}\text{C}$ молодь прекращает рост. Так, сеголетки чира генерации 1976 г. в конце февраля имели длину тела 127,1 мм и вес 27,2 г., почти не отличаясь от таковых в конце сезона роста.

На рис. 3 представлены кривые изменения среднего приве-

Таблица 2

Линейный и весовой рост сеголетков чира р. Соби

Дата	1976 г.			1977 г.		
	Длина, см	Вес, г	n	Длина, см	Вес, г	n
17.V	—	—		$\frac{1,22 \pm 0,01}{1,10-1,35}$	—	145
31.V	—	—		$\frac{1,82 \pm 0,02}{1,50-2,10}$	$\frac{0,042 \pm 0,002}{0,023-0,068}$	37
6.VI	$\frac{1,37 \pm 0,05^*}{1,20-1,45}$	—	5	$\frac{2,18 \pm 0,01}{1,90-2,40}$	$\frac{0,110 \pm 0,002}{0,058-0,160}$	93
12.VI	$\frac{1,76 \pm 0,01}{1,40-1,90}$	$\frac{0,35 \pm 0,001}{0,018-0,046}$	74	$\frac{2,92 \pm 0,02}{2,50-3,30}$	$\frac{0,324 \pm 0,007}{0,196-0,475}$	73
16.VI	$\frac{2,05 \pm 0,02}{1,80-2,22}$	$\frac{0,79 \pm 0,003}{0,054-0,116}$	50	$\frac{3,29 \pm 0,03}{3,00-3,70}$	$\frac{0,516 \pm 0,013}{0,400-0,714}$	34
20.VI	$\frac{2,22 \pm 0,07}{2,00-2,35}$	$\frac{0,139 \pm 0,007}{0,122-0,152}$	5	$\frac{3,74 \pm 0,02}{3,30-4,00}$	$\frac{0,723 \pm 0,093}{0,407-0,828}$	83
1.VII	$\frac{3,59 \pm 0,06}{3,10-4,04}$	$\frac{0,651 \pm 0,027}{0,408-0,965}$	41	$\frac{4,90 \pm 0,06}{4,20-6,20}$	$\frac{1,930 \pm 0,160}{1,100-6,600}$	56
20.VII	$\frac{6,60 \pm 0,17}{6,00-8,50}$	$\frac{4,7 \pm 0,3}{3,8-10,5}$	23	$\frac{8,00 \pm 0,08}{7,00-9,00}$	$\frac{8,12 \pm 0,27}{4,8-11,3}$	31
30.VII	$\frac{8,50 \pm 0,15}{7,00-9,30}$	$\frac{9,8 \pm 0,5}{5,3-12,8}$	17	$\frac{9,20 \pm 0,26}{8,20-10,60}$	$\frac{11,8 \pm 1,08}{7,8-17,5}$	9
10.VIII	$\frac{9,50 \pm 0,11}{8,50-11,00}$	$\frac{12,8 \pm 0,37}{8,8-20,2}$	60	$\frac{10,20 \pm 0,05}{7,80-13,60}$	$\frac{13,5 \pm 0,24}{5,2-32,5}$	144
30.VIII	$\frac{10,70 \pm 0,14}{8,90-12,40}$	$\frac{17,9 \pm 0,65}{8,5-27,4}$	34	$\frac{11,10 \pm 0,06}{8,70-16,00}$	$\frac{16,9 \pm 0,4}{8,0-53,5}$	256
20.IX	$\frac{12,00 \pm 0,23}{10,30-14,30}$	$\frac{24,4 \pm 1,26}{14,5-37,5}$	23	—	—	

* В числителе — средняя, в знаменателе — пределы колебаний.

Таблица 3

Линейный и весовой рост сеголетков тугуна р. Соби

Дата	1976 г.			1977 г.		
	Длина, см	Вес, г	n	Длина, см	Вес, г	n
17.V	—	—	—	$0,74 \pm 0,00$ $0,65-0,85$	$0,002 \pm 0,000$ $0,002-0,003$	110
31.V	—	—	—	$0,11 \pm 0,01$ $0,80-1,30$	$0,008 \pm 0,003$ $0,003-0,018$	264
6.VI	$0,86 \pm 0,01^*$ $0,70-0,95$	—	87	$1,38 \pm 0,01$ $0,80-1,60$	$0,015 \pm 0,0002$ $0,003-0,029$	142
12.VI	$0,11 \pm 0,01$ $0,80-1,30$	$0,008 \pm 0,0002$ $0,003-0,016$	185	$1,78 \pm 0,02$ $1,50-2,20$	$0,046 \pm 0,0019$ $0,022-0,108$	76
16.VI	$1,39 \pm 0,01$ $0,08-1,65$	$0,016 \pm 0,0004$ $0,003-0,035$	198	$2,11 \pm 0,03$ $1,40-2,40$	$0,095 \pm 0,0035$ $0,019-0,158$	71
20.VI	$1,47 \pm 0,02$ $0,80-1,70$	$0,003 \pm 0,0008$ $0,003-0,045$	113	$2,19 \pm 0,02$ $1,40-2,80$	$0,700 \pm 0,0029$ $0,019-0,250$	198
1.VII	$1,75 \pm 0,02$ $1,00-3,10$	$0,58 \pm 0,0003$ $0,007-0,354$	498	$3,20 \pm 0,02$ $2,10-3,60$	$0,417 \pm 0,012$ $0,098-0,600$	192
11.VII	$21,5 \pm 0,41$ $15,0-41,0$	$160 \pm 16,4$ $36,0-1050,0$	133	$41,5 \pm 0,24$ $33,0-52,0$	856 ± 20 $370-1500$	217
20.VII	$4,30 \pm 0,03$ $2,40-5,50$	$1,04 \pm 0,02$ $0,16-2,5$	406	$5,10 \pm 0,03$ $4,00-5,80$	$167 \pm 0,04$ $0,8-2,9$	107
30.VII	$5,30 \pm 0,06$ $4,00-6,00$	$1,95 \pm 0,06$ $0,8-3,0$	58	$5,80 \pm 0,04$ $4,60-7,10$	$2,47 \pm 0,04$ $1,1-3,9$	170
10.VIII	$5,80 \pm 0,18$ $4,60-6,80$	$2,24 \pm 0,05$ $1,12-3,7$	176	$6,05 \pm 0,03$ $5,20-7,30$	$2,67 \pm 0,04$ $1,7-4,5$	144
30.VIII	$6,07-0,04$ $4,50-7,30$	$2,34 \pm 0,05$ $0,9-4,2$	163	$7,24 \pm 0,02$ $6,00-8,50$	$3,96 \pm 0,09$ $2,5-10,8$	256
20.IX	$6,52 \pm 0,42$ $5,50-7,50$	$2,8 \pm 0,03$ $1,7-4,3$	94	$7,26 \pm 0,03$ $6,00-8,50$	$4,15 \pm 0,05$ $2,1-6,1$	193
20.X	—	—	—	$7,43 \pm 0,04$ $6,30-8,70$	$4,2 \pm 0,04$ $2,6-6,85$	289

* В числителе — средняя, в знаменателе — пределы колебаний.

Т а б л и ц а 4

Скорость роста сеголетков чира и тугуна в течение сезонов роста 1976—1977 гг.

Дата измерения	Чир	Тугун	Чир	Тугун
	1976 г.		1977 г.	
Май				
21	—	—	1,04	1,13
31	—	—	1,43	1,41
Июнь				
10	1,38	1,35	1,45	1,51
20	1,25	1,44	1,42	1,30
30	1,69	1,30	1,31	1,46
Июль				
10	—	1,46	1,26	1,29
20	1,35	1,67	1,30	1,23
30	1,28	1,25	1,14	1,13
Август				
10	1,11	1,08	1,11	1,05
20	1,06	—	—	—
30	1,06	1,04	1,04	1,09
Сентябрь				
20	—	1,01	—	1,008
Октябрь				
20	—	—	—	1,001

П р и м е ч а н и е. Интервал времени (t) 10 суток.

денного веса сеголетков чира и тугуна в течение вегетационного периода. Значительное увеличение показателей приведенного веса (усиление весового роста) отмечается на IV и V этапах личиночного периода развития, во время нагула на сорах, когда температура воды поднимается выше 12°C (см. рис. 2). После выхода из соров и до конца вегетационного сезона показатели приведенного веса у молоди обоих видов уменьшаются, т. е. с этого времени усиливается линейный рост. Сеголетки тугуна генерации 1976 г. к концу сезона роста значительно мельче по сравнению с генерацией 1977 г., однако их упитанность, характеризуемая приведенным весом, одинакова (рыба к зиме «предпочитает» остаться мелкой, но достаточно упитанной). Анализ данных в целом показал, что приведенный вес молоди чира выше, чем тугуна.

Известно, что скорость роста — один из основных показателей биологического состояния организма (Смирнов и др., 1972; Шварц и др., 1976). На рост животных оказывает влияние множество внешних факторов и состояние самого организма, и выделить какой-либо один, независимо от других, невозможно. Видимо, как отмечает Н. Л. Дорфман (1975), следует в каждом конкретном случае отделить важные факторы от малознача-

щих или не имеющих значения для данного животного. Для рыб наиболее важны пища и температура среды. Как правило, темп роста рыб прямо коррелирует с изменением температуры (в определенных пределах) и уровня потребления пищи (Васнецов, 1953б; Никольский, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Рыжков, 1976).

Скорость роста сеголетков чира и тугуна подвержена определенным ритмам. В целом она постепенно уменьшается с возрастом (табл. 4). В первые два летних месяца скорость роста выше, затем рост замедляется и прекращается зимой. Максимальные значения отмечаются в конце личиночного периода развития. Скорость роста личинок тугуна несколько выше, чем чира, а у мальков наблюдается обратная картина.

В процессе развития личинок наблюдаются периодические увеличения и уменьшения скорости роста, связанные с этапностью развития (рис. 4). Несмотря на наличие «случайных» отклонений, в общих чертах проявляется определенная закономерность, специфичная для вида. У тугуна увеличение скорости роста происходит в начале каждого этапа и уменьшение — в конце. Минимальные значения признака отмечаются во время перехода с этапа на этап. У чира в начале этапов скорость роста меньше, чем в конце, за исключением V этапа, когда происходит увеличение скорости роста в середине. При переходе к мальковому периоду значения скорости роста вновь возрастают для обоих видов.

В течение всего периода исследований молодь в одновременной пробе находилась на разных стадиях развития, отличаясь друг от друга длиной и весом тела. Известно, что вариабельность размеров рыб на протяжении первых месяцев развития претерпевает существенные изменения. По мнению некоторых авторов (Морозов, 1951; Лебедев, 1959; Поляков, 1975), изменчивость возрастает от вылупления до конца сезона роста первого года жизни. Другие (Владимиров, 1974; Рыжков, 1976; Добринская, Беляев, 1978) отмечают, что изменчивость размеров и веса тела после вылупления снижается и с переходом на внешнее питание увеличивается, затем может изменяться в ту или другую сторону и к концу сезона роста не всегда бывает наибольшей. Установлено, что с ухудшением условий питания вариабельность размеров молоди увеличивается, что полезно для стада сеголетков, так как позволяет полнее и эффективнее использовать кормовую базу (Поляков, 1977).

По нашим данным, изменчивость размеров у выклюнувшихся личинок невелика. Коэффициент вариации длины тела личинок чира в период ската изменяется от 2,5 до 4,8%. Учитывая растянутость выклева (около 20 суток), в первые дни нагула на внутренних сорах можно ожидать большую изменчивость длины тела личинок, но она остается низкой, составляя у чира 4,0—4,7%, у тугуна 5,3—5,9%. Вероятно, это связано с тем, что

во внутренние сора попадают личинки, выклюнувшиеся перед ледоходом (когда сора заполняются водой и уровень воды поднимается до 3—4 м от минимального). А в начале ската (подъем воды гораздо меньше) все личинки сносятся в Обь. Поэтому разнокачественность молоди, возникающая в результате растянутого выклева, в условиях нагула в сорах Соби, почти не проявляется.

При последующем развитии личинок вариабельность длины и веса тела значительно увеличивается (рис. 5). Максимальных значений коэффициенты вариации длины и веса тела тугуна достигают в конце личиночного периода: 12,6 и 37,8 % (1977 г.), 18,5 и 70 % (1976 г.). При переходе к мальковому периоду развития вариабельность показателей резко уменьшается и достигает минимальных значений в конце вегетационного сезона. У личинок чира изменчивость размеров тела значительно меньше, но тоже непостоянная: она увеличивается в середине периода (7,8 % по длине и 26,4 % по весу тела в 1976 г. и соответственно 8 % и 32,4 % в 1977 г.) и уменьшается в конце. В мальковый период развития изменчивость возрастает и к концу сезона роста достигает наибольших значений: в 1977 г. 11,6 и 45,6 %, а в 1976 г. 13,7 и 49,2 % соответственно по длине и весу тела. Таким образом, направленность вариабельности признака у исследованных видов идентична в разные годы, а характер изменчивости видоспецифичен.

Распределение размерного состава сеголетков тугуна в течение двух лет обнаруживает неодинаковый характер. В первый год наблюдений отмечается «положительная» асимметрия кривых размерного состава уловов, причем она наибольшая в конце личиночного — начале малькового периодов развития. Иными словами, в одновременной пробе преобладают личинки, близкие к минимальным по размерам, весу тела, находящиеся на ранних этапах развития. Коэффициент асимметрии в середине личиночного периода составляет 0,34, а при переходе на мальковый — 0,80, что свидетельствует о явно выраженной асимметрии. В некоторых случаях наблюдается двувершинность кривой. В конце вегетационного сезона на стадиях оформившегося малька асимметрия сглаживается, мода сдвигается к середине. Во второй год наблюдений кривые распределения по размерным группам в течение всего периода роста соответствовали симметричному статистическому ряду (коэффициент асимметрии $< 0,2$). У молоди чира асимметрии не обнаружено (в оба года наблюдений).

Как отмечает Г. Д. Поляков (1975, 1977), асимметрия кривых размерно-весового состава популяций молоди рыб — явление нередкое. Возникновение положительной асимметрии объясняется тем, что при ухудшении условий питания и замедлении скорости роста всего стада существенно замедляется рост особей модальных классов.

Установлено, что низкая скорость роста, большая продолжительность периодов развития, наличие положительной асимметрии, высокая вариабельность размеров при переходе с одного этапа и периода на другой — показатели неблагоприятных условий для развития рыб (Ланге, 1960; Никольский, 1974; Поляков, 1975; Следь, 1978). В связи с этим можно сказать, что условия роста и развития молоди тугуна в 1977 г. были лучше. В результате у сеголетков этого года выклева в конце сезона вес тела почти в два раза больше, чем в предыдущем году. Тем не менее, упитанность молоди тугуна оказывается одинаковой, т. е. ухудшение условий сказывается в первую очередь на росте и изменчивости, но не на упитанности. Это совпадает с данными Г. Г. Вундша (1937), Г. Д. Полякова (1959, 1960) и С. С. Шварца и других (1976). Сеголетки чира в целом растут одинаково, но в маловодный 1977 г. в конце сезона отмечена более низкая скорость роста, усиление изменчивости и снижение упитанности. Очевидно, увеличение времени нагула в реке, как следствие раннего обсыхания соров, отражается в большей степени на молоди чира, чем тугуна, интенсивность питания которого в речной период жизни ниже (Сальдау, 1949).

Таким образом, на изменение условий существования молодь популяции рыб реагирует изменением скорости роста и увеличением вариабельности размеров тела, причем эта реакция видоспецифична. Скорость роста сеголетков чира в начале сезона немного ниже, а в конце — выше, чем у тугуна. Сезонная ритмичность роста тугуна выражена сильнее. Рост практически прекращается в речной период жизни с началом миграций вверх по реке к местам зимовок. Специфика вида проявляется и в характере изменчивости. Максимальные значения коэффициента вариации размеров тела тугуна отмечаются в конце личиночного периода развития, а чира — в конце вегетационного сезона. В целом вариабельность тугуна выше.

Анализ приведенных материалов по скорости роста личинок исследованных видов рыб позволил выявить периодические изменения, связанные с этапностью развития. У тугуна закономерность проявляется в усилении скорости роста в начале каждого этапа и последующем замедлении ее к концу, у чира — в обратной последовательности.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев Н. Ф., Статова М. П. Морфогенез сига, выращиваемого в Молдавии. — Уч. зап. Кишинев. ун-та, сер. биол., 1954, т. 13, с. 85—92.
- Анпилова В. И. Биология и разведение баунтовского сига *Coregonus lavaretus laurii*. — Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 63, с. 74—123.
- Богданова Л. С. О переходе на экзогенное питание личинок у сига-лудогги. — Вопросы ихтиологии, 1972, т. 12, № 3, с. 576—581.
- Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Изд-во АН СССР, 1953а, с. 207—217.

Васнецов В. В. О закономерностях роста рыб.— Там же, 1953б, с. 218—226.

Владимиров В. И. Вариабельность размеров рыб на ранних этапах жизни и выживаемость.— В кн.: Разнокачественность раннего онтогенеза. Киев: Наукова думка, 1974, с. 227—284.

Волкова Л. В. Эколого-морфологические закономерности развития пеляди *Coregonus peled* Gm.: Автореф. канд. дисс. Минск, 1965. 22 с.

Вундш Г. Г. Питание, пищеварение и обмен веществ у рыб.— В кн.: Руководство по кормлению и обмену веществ сельскохозяйственных животных. М., 1937, т. 3. с. 582—663.

Добринская Л. А., Беляев В. И. Рост молоди карпа в выростных и экспериментальных прудах.— В кн.: Экологический анализ изменчивости роста сеголеток карпа и плотвы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 3—22.

Дорфман Н. Л. Обсуждение статьи «Факторы, влияющие на рост животных».— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 165—167.

Европейцева Н. В. Морфологические черты постэмбрионального развития сига.— Труды лаборатории основ рыбоводства. Л.: ГОСНИОРХ, 1949, т. 2, с. 229—249.

Замахаев Д. Ф. К вопросу о влиянии роста первых лет жизни рыбы на ее последующий рост.— Труды ВНИРО, 1964, т. 50, с. 109—141.

Ковалев П. М. Постэмбриональное развитие чудского сига в природных условиях.— Вопросы ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 4, с. 664—676.

Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб.— Труды Ин-та морфологии животных, 1953, вып. 10, с. 3—138.

Ланге Н. О. Этапы развития кубанской и донской тарани *Rutilus rutilus heskeli* (Word) и воibly *Rutilus rutilus caspicus* (Jak.).— Труды Ин-та морфологии животных, 1960, вып. 25, с. 47—98.

Ланге Н. О., Дмитриева В. Н., Исламгазиева Р. Б. Особенности развития жереха *Aspius aspius* (Z.) нижнего течения р. Урал.— В кн.: Особенности развития рыб в различных естественных и экспериментальных условиях. М.: Наука, 1975, с. 3—33.

Лебедев Н. В. К вопросу о неопределенной изменчивости у рыб.— В кн.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. М.: Изд-во АН СССР, 1959, т. 1, с. 35—36.

Лебедева О. А. Сравнительная характеристика раннего онтогенеза сиговых рыб.— В кн.: Природа и хозяйственное использование озер Северо-Западной Русской равнины. Л., 1976, вып. 1, с. 30—57.

Лебедева О. А., Мешков М. М. Эколого-морфологические особенности эмбриогенеза сига.— В кн.: Материалы III зоологической конференции педвузов РСФСР. Волгоград, 1967, с. 25—26.

Маненкова Г. М. Эмбриональное и личиночное развитие ладожского сига-лудогги.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1974, № 13, с. 20—29.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Морозов А. В. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождения.— Зоол. ж., 1951, т. 30, вып. 5.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая промышленность, 1974. 444 с.

Подболотова Т. Н. Питание и этапы развития насоновской ряпушки.— В кн.: Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития: Тезисы докл. на Всесоюз. конференции. Мурманск, 1974, с. 14—15.

Поляков Г. Д. Взаимосвязь линейного роста, увеличение веса, накопление веществ и энергии в теле сеголетков карпа, выращиваемых в разных условиях.— В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: Томск. гос. ун-т, 1959, с. 101—108.

Поляков Г. Д. Приспособительные изменения размерно-весовой структуры одновозрастной популяции рыб в связи с условиями питания.— Вопросы ихтиологии, 1960, вып. 16, с. 11—33.

Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 1975. 158 с.

Поляков Г. Д. Изменчивость темпов индивидуального развития рыб как предпосылка приспособительной взаимосвязи разнокачественности состава популяций с условиями жизни.— В кн.: Эволюция темпов индивидуального развития животных. М.: Наука, 1977, с. 319—323.

Рыжков Л. П. Морфофизиологические закономерности и трансформация вещества и энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб. Петрозаводск: Карелия, 1976. 287 с.

Сальдау М. П. Питание рыб Обь-Иртышского бассейна.— Изв. ВНИОРХ, 1949, т. 28, с. 175—226.

Следь Т. В. Анализ изменчивости скорости роста сеголеток плотвы некоторых озер Южного Урала.— В кн.: Экологический анализ изменчивости роста сеголеток карпа и плотвы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 23—35.

Смирнов В. С., Божко А. М., Рыжков Л. П., Добринская Л. А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб.— Труды СевНИОРХ. Петрозаводск: Карелия, 1972, т. 7. 168 с.

Смольянов И. И. Развитие белорыбицы *Stenodus leucichthys* (Guld), нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pall) и сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka*.— Труды Ин-та морфологии животных, 1957, вып. 20, с. 232—293.

Смольянов И. И. Эмбриональное развитие муксуна *Coregonus muksun* (Pall).— Вопросы ихтиологии, 1966, т. 6, вып. 1, с. 59—70.

Черняев Ж. А. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М.: Наука, 1968. 91 с.

Черняев Ж. А. Размножение и развитие байкальского озерного сига в связи с вопросом его искусственного разведения.— Вопросы ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 2, с. 259—274.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 152 с.

Щелканова А. Н. Морфологическая характеристика постэмбрионального развития байкальского омуля.— Труды Белорус. науч.-исслед. ин-та рыбного хозяйства, 1960, № 3, с. 169—181.