

ТРОФИЧЕСКИЙ ФАКТОР ВО ВРЕМЯ ПЕРЕХОДА НА АКТИВНОЕ ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК ПЕЛЯДИ *COREGONUS PELED* (GMELIN) В НАТИВНОМ АРЕАЛЕ

© 2016 г. В. Д. Богданов, Е. Н. Богданова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

e-mail: bogdanov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 09.10.2015 г.

С учетом литературных данных по экологии ранних личинок пеляди, акклиматизированной в озерах или содержащейся в экспериментальных и заводских условиях, показана межгодовая вариативность питания и условий среды во время перехода на экзогенную пищу личинок пеляди в контрольном пойменном водоеме основного нерестового притока нижней Оби. К ключевым условиям, которые контролируют потребление экзогенной пищи ранними личинками пеляди и во многом решают судьбу поколения, относятся как биотические (концентрация кормовых организмов), так и абиотические (ветровой режим). Оптимум трофического фактора во время перехода личинок пеляди на потребление пищи извне, обеспечивающий достаточную для выживания и роста накормленность в условиях контрольного водоема, определяется комплексом природных событий. Полученные данные могут быть экстраполированы на весь нативный ареал популяции речной обской пеляди и использованы при планировании выпуска личинок пеляди в естественные водоемы Западной Сибири в качестве компенсации ущерба водным биоресурсам.

Ключевые слова: ранние личинки пеляди, активное питание, трофический фактор, биотические и абиотические условия, выживаемость, пойменный водоем, р. Северная Сосьва (приток нижней Оби).

DOI: 10.7868/S0367059716020049

Повышение эффективности управляемого воспроизводства рыб требует знаний экологических аспектов раннего онтогенеза. Обширные данные об эмбриогенезе, личиночном развитии, росте, изменчивости молоди сиговых рыб, акклиматизированных в озерах или содержащихся в экспериментальных и заводских условиях, сочетаются с крайне ограниченными сведениями по раннему онтогенезу сиговых в естественных водоемах, особенно в речных экосистемах. Для оптимизации режимов рыбоводного процесса необходимо использовать сведения об образе жизни личинок в естественной среде.

Цель нашего исследования — определение оптимума трофического фактора во время перехода личинок обской речной пеляди на активное питание в водоеме нативного ареала. Под трофическим фактором понимаем ряд условий, без которых невозможен процесс поиска, захвата и переваривания кормовых организмов. Основными условиями, определяющими результативность перехода сиговых рыб на активное питание, могут быть как биотические (величина кормовой базы и наличие эндогенных энергетических запасов), так и абио-

тические (температурный, уровенный, ветровой, световой и газовый режимы водоема).

Объект наших исследований — пелядь, поскольку это наиболее многочисленный промысловый вид среди сиговых рыб Оби и предпочитаемый вид сиговодства. Выбор места изучения, а именно пойменного водоема правобережного притока нижней Оби р. Северной Сосьвы, обусловлен тем, что низовья Оби являются зоной “экологического оптимума” пеляди в обширном нативном ареале (Решетников, 1983), а р. Северная Сосьва — основная нерестовая река для ее воспроизводства (Богданов, 1997; и др.).

Исследования онтогенеза обских сиговых рыб (Богданов, 1998) дают нам основание придерживаться точки зрения тех исследователей, которые считают, что личиночный период начинается от вылупления (Лебедева, 1976; Balon, 1975; Kamler, 2002; и др.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в соре Польшостур, который расположен на правом берегу р. Север-

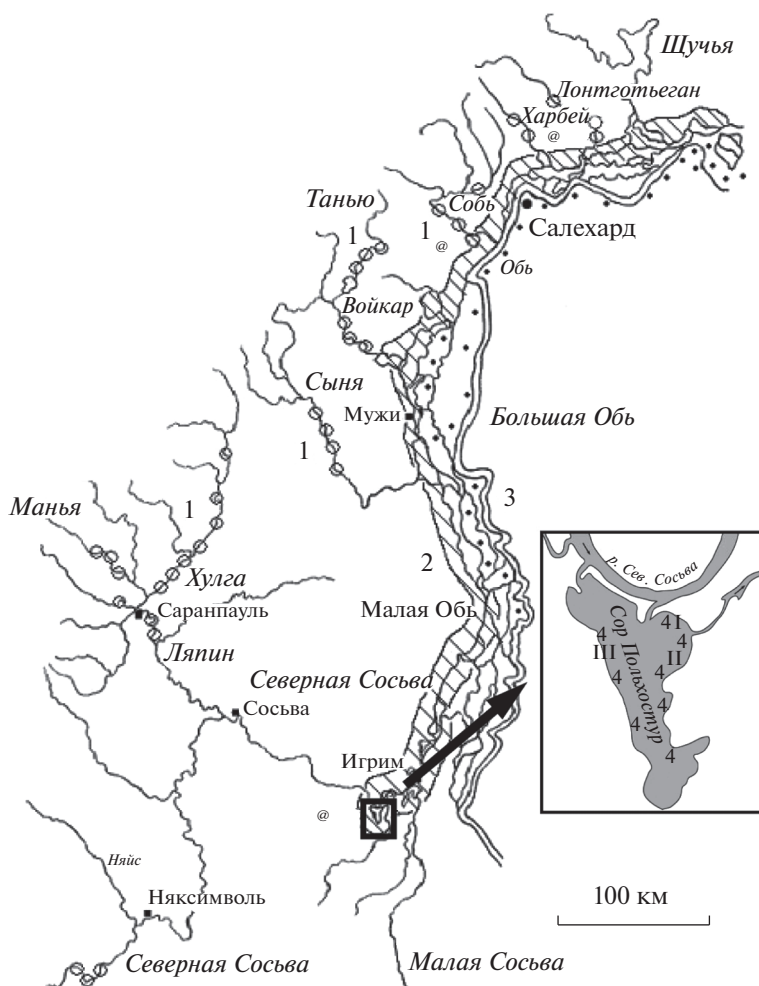


Рис. 1. Карта-схема мест нагула ранней молоди в пойме нижней Оби и в соре Польштур.

1 – нерестилища сиговых рыб; 2 – места нагула личинок сиговых рыб с высокой экологической плотностью; 3 – единичные случаи поимки нагульных личинок сиговых рыб; 4 – ихтиологические и гидробиологические станции; I–III – участки сора, различающиеся по развитию кормовой базы.

ной Сосьвы в 195 км от ее устья и характеризуется как мелководный (не более 4 м) и слабопроточный временный водоем, достигающий в многоводные годы 24 км². Личинок пеляди отлавливали с 8 до 11 ч с использованием личиночного бредня из мельничного газа № 11 и 21 на трех участках водоема (рис. 1). Для характеристики кормовой базы одновременно с отбором личинок в местах их обитания собирали зоопланктонные пробы (1982, 1985–1999 гг.), процеживая 100 л воды через сеть, изготовленную из мельничного газа с ячейей № 77. Под кормовой базой понимаем ту часть кормовых ресурсов водоема, которую использует конкретный вид рыб на определенном этапе онтогенеза. Обработка и анализ материала по питанию личинок и их кормовой базы проведены по общепринятым методикам (Методическое пособие..., 1974; Методические рекомендации..., 1982). Для характеристики спектра питания личинок пеляди

использовали “индекс относительной значимости” (*IR* – index of relative significance) (Попова, Решетников, 2011).

Статистический анализ проводили с вычислением средней арифметической величины (*M*), ее ошибки (*m*) и коэффициента вариации признака (*CV*). Для оценки влияния исследуемых факторов на накормленность, величину эндогенных запасов и выживаемость генераций применяли корреляционный анализ (*r* – коэффициент корреляции) с помощью ПСП Statistica v. 10.0 (StstSoft, Inc., 2012).

Видовую принадлежность личинок устанавливали по описаниям В.Д. Богданова (1998). Обработано 625 личинок пеляди на предмет наличия желтка, жировой капли и пищи в пищеварительном тракте (1985–1990, 1992–1999 гг.) и 238 – для идентификации кормовых организмов в пищевом комке (1985–1989 гг.). Личинки имели длину

Таблица 1. Соотношение ранних личинок пеляди разных этапов развития во время подхода к побережьям сора Польхостур, %

Год	Этапы развития ранних личинок			
	эндогенное питание	смешанное питание	экзогенное питание	
			питающиеся особи	непитающиеся особи, "группа риска"
1985	0	15.2	74.8	10.0
1986	5.8	0	83.0	11.2
1987	1.6	3.2	82.5	12.7
1988	9.5	1.2	71.4	17.9
1989	4.4	0	36.8	58.8
1990	0	0	37.5	62.5
1992	0	0	90.0	10.0
1993	0	0	75.0	25.0
1994	0	5.0	80.0	15.0
1996	41.7	8.3	12.5	37.5
1997	0	0	81.2	18.8

тела (измеряли от вершины рыла до конца хорды) от 8.1 до 9.2 мм, массу тела — от 2.5 до 3.6 мг, находились на одном из трех этапов развития: эндогенного, смешанного и экзогенного питания (Волкова, 1965; Богданов, 1998). Таких личинок мы называем ранними. Представлен материал по личинкам пеляди массового захода с реки в сор Польхостур, поскольку именно эти личинки определяют судьбу поколения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Процесс пассивного поступления личинок пеляди в сор Польхостур, скатывающихся с нерестилиц по р. Северной Сосье, проходит в течение всего периода ската, продолжающегося в разные годы от 10 до 35 сут, чаще — от 16 до 17 сут. Наиболее ранний подход зафиксирован 8 мая (1995 г.), наиболее поздний — 11 июня (1985 и 1999 гг.), чаще он проходит в третьей декаде мая. Массовый заход личинок пеляди в разные годы осуществляется за короткий период (1–2, реже 3–4 сут) в разные календарные и фенологические сроки. Одни личинки выносятся из сора течением и продолжают миграцию, другие течением или волнами разносятся по водоему и попадают на мелководные побережья, активно там перемещаются и при определенном состоянии абиотических и биотических условий могут приступать к потреблению внешней пищи. У таких особей либо имеется остаточное количество желтка (его остатки длиной от 0.10 до 0.60 мм и высотой от 0.09 до 0.55 мм), либо желток успевает полностью резорбироваться. За многолетний период наблюдений с эндо-

генным запасом к мелководьям сора подошло только 14.7% личинок пеляди. В 33.3% случаев (лет) желток отсутствовал у всех особей, у половины и более особей его остатки находили в 26.7% случаев, в остальные годы им обладало небольшое количество особей (табл. 1). Разница долей личинок с желтком во время захода в сор и подхода к нагульным мелководьям сора в разные годы не была однозначной ($CV = 46\%$) (рис. 2).

В соре в разные годы можно встретить ранних личинок с разной комбинацией по наличию эндогенной и экзогенной пищи. Как видно из табл. 1, как правило (10 лет из 11), личинки эндогенного и смешанного этапов развития были малочисленны. Среди личинок с резорбированным желтком чаще (72.7% лет) преобладали особи с пищей, в остальные годы была высока доля личинок "группы риска", т.е. особей с растроченными внутренними запасами пищи и не перешедших на экзогенную пищу. У части личинок отсутствовала жировая капля. Доля таких особей значительно различалась в разные годы (от 8.0 до 94.0%), но в большинстве случаев (лет) составляла менее 60% (см. рис. 2).

Состав потребляемых кормовых организмов ранними личинками пеляди включал типичных зоопланктеров и меропланктонные организмы. Первые представлены веслоногими рачками науплиальных и копеподитных стадий развития, молодью ветвистоусых рачков *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Macrothrix*, *Polyphemus*, *Sida* и коловратками *Euchlanis*, *Brachionus*, *Keratella*. Ко вторым относились личинки хирономид и поденок с длиной тела до 1.9 мм.

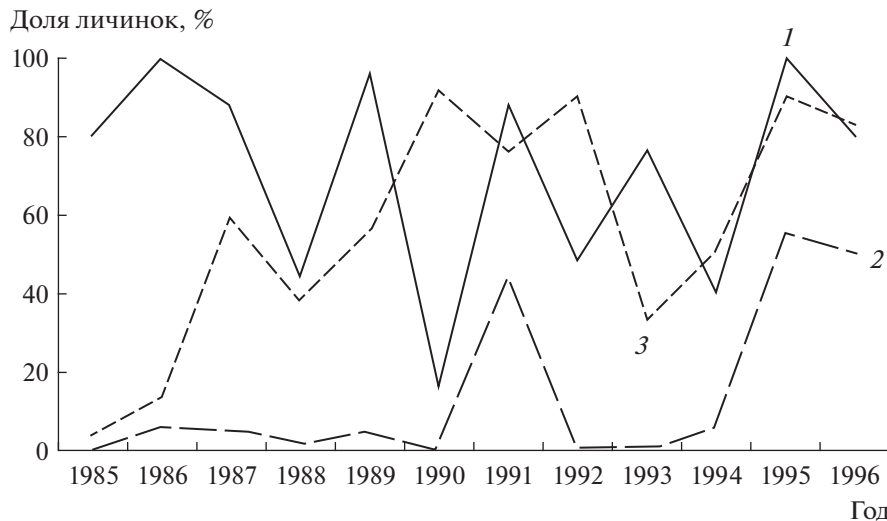


Рис. 2. Доля личинок пеляди с желтком и жировой каплей в соре Польшостур.

1 – доля личинок пеляди с желтком во время захода в сор; 2 – доля личинок пеляди с желтком на мелководьях сора; 3 – доля личинок пеляди с жировой каплей на мелководьях сора.

В пищеварительном тракте у питающихся личинок пеляди, имеющих остатки желтка в желточном мешке (этап смешанного питания), в большинстве случаев мы обнаруживали неопределимые остатки пищи, редко по 1–2 жертвы (коловраток *Keratella* и *Euchlanis*, науплиусов веслоногих рачков, молодь *Daphnia* и *Sida*). Минимальный размер жертв – 0.12 мм, максимальный – 0.32 мм, индекс потребления (рассчитан только на питающихся особей) изменялся в разные годы от 0.12 до 42.86‰.

У личинок пеляди без желтка (этап экзогенного питания) значительную роль в питании во все годы исследований составляли науплиусы веслоногих рачков (излюбленный корм): *IR* был наивысшим и изменялся у личинок разных генераций соответственно от 51.2 до 81.1%; доля (по количеству экз.) жертв на одну личинку в разные годы изменялась от 40.2 до 69.7%. На некоторых станциях в отдельные годы важную роль в питании играли циклопоиды копепоидитных стадий (*IR* = 82.8%), личинки поденок (*IR* = 78.2%), молодь *Sida* (*IR* = 71.4%), личинки хирономид

(*IR* = 35.1%, молодь *Bosmina* (*IR* = 26.9%). Коловраток обнаруживали в кишечных трактах личинок пеляди лишь два года и их встречаемость (19.4 и 2.0%) и значимость (*IR* = 0.9 и 3.1%) были низкими. Средний размер жертв личинок этого этапа развития изменялся в разные годы от 0.21 до 0.43 мм, минимальный – от 0.19 до 0.35 мм, максимальный – от 0.40 до 1.90 мм. Накормленность питающихся личинок пеляди и в целом генераций различалась по годам (табл. 2, 3).

Во все годы исследований к моменту подхода ранних личинок пеляди к нагульным мелководьям сора Польшостур, несмотря на межгодовые различия темпа развития весеннего зоопланктона и меропланктона в водоеме (рис. 3), присутствовали зоопланктонные и меропланктонные организмы со сравнительно богатым и постоянным составом. Из 20 компонентов животного планктона (в основном это таксоны до рода) ежегодно присутствовали 40% (науплиусы и копепоидиты циклопоидов, молодь *Daphnia*, *Chydorus*, *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, личинки хирономид и поденок).

Таблица 2. Накормленность питающихся личинок пеляди при переходе на экзогенное питание в разные годы в соре Польшостур

Год	N, экз.	Жертв на особь, экз.			Индекс потребления, ‰		
		$M \pm m$	Min–max	CV, %	$M \pm m$	Min–max	CV, %
1985	16	1.81 ± 0.20	1–3	46	15.49 ± 4.68	0.12–57.67	120
1986	33	4.48 ± 0.70	1–18	89	52.46 ± 11.40	9.60–80.00	124
1987	13	2.15 ± 0.53	1–8	88	36.32 ± 16.82	5.38–230.77	167
1988	18	2.78 ± 0.38	1–6	59	90.20 ± 36.66	3.00–372.09	172
1989	15	1.66 ± 0.23	1–4	54	7.52 ± 2.23	0.10–11.22	115

Таблица 3. Накормленность генераций пеляди при переходе на экзогенное питание в соре Польхостур

Год	N, экз.	Жертв на особь, экз.			Индекс потребления, ‰		
		$M \pm m$	Min–max	CV, %	$M \pm m$	Min–max	CV, %
1985	40	0.72 ± 0.16	0–3	143	6.20 ± 2.20	0–57.67	224
1986	48	3.08 ± 0.56	0–18	126	36.07 ± 8.57	0–280.00	165
1987	46	0.61 ± 0.20	0–8	228	10.26 ± 5.20	0–30.77	345
1988	44	1.14 ± 0.25	0–6	151	36.90 ± 16.22	0–372.09	291
1989	42	0.59 ± 0.15	0–5	162	2.68 ± 0.96	0–11.22	232

Кормовая база ранних личинок пеляди составляла в разные годы от 32.7 до 95.1% численности зоопланктона и меропланктона. В ее состав не входили взрослые особи веслоногих рачков отрядов Cycloporiformes и Calaniformes и ветвистоусых рачков родов *Daphnia*, *Scapholeberis*, *Eurycercus*, личинки насекомых с длиной тела более 1.9 мм, коловратка *Asplanchna*.

Численность кормовых организмов ранних личинок пеляди значительно варьировала как в разные годы (рис. 4), так и в один год на разных участках (табл. 4). В большинстве лет наиболее богатую кормовую базу личинки встречали на участке III, а наиболее бедную – чаще (62.5% лет) на участке I. Средняя численность кормовых организмов на мелководьях сора за 16 лет исследований была равна 13.69 ± 3.18 (0.30–93.75) тыс. экз/м³, науплиусов веслоногих рачков – 5.14 ± 1.91 (0–72.75) тыс. экз/м³.

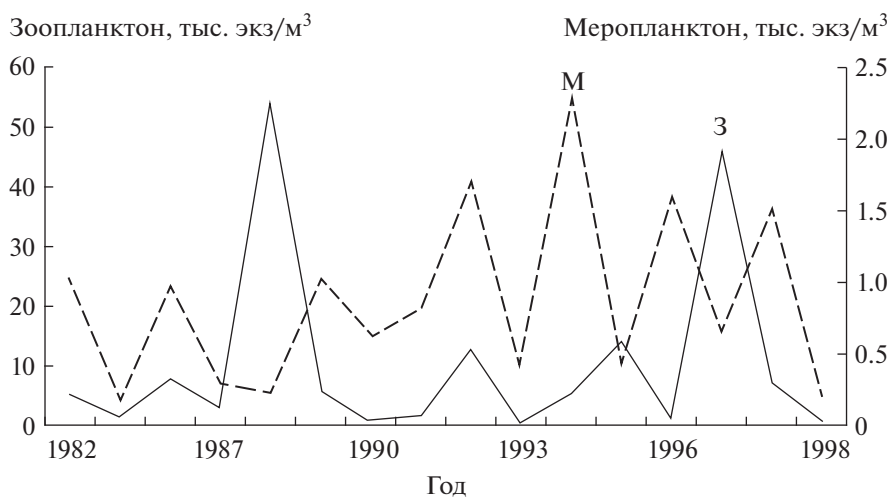
Доля меропланктонных организмов в суммарной численности кормовых организмов во все годы была невысока и изменялась от 0.4 до 32.2%, составляя в среднем 8.4% за 16 лет. Доля наупли-

усов веслоногих рачков была выше (в разные годы от 0.6 до 80.0%, в среднем за 16 лет – 37.5%).

Наиболее часто на нагульных мелководьях фиксировали концентрацию кормовых организмов менее 5 тыс. экз/м³. Численность науплиусов веслоногих рачков составляла менее 2.50 тыс. экз/м³ в 66.7% случаев, менее 5 тыс. экз/м³ – в 73.0% случаев. Отсутствовали науплиусы в 6.3% случаев (табл. 5).

В годы, когда “группа риска” ранних личинок пеляди составляла более 25%, концентрация кормовых организмов на большинстве станций была ниже 4 тыс. экз/м³, науплиусов веслоногих рачков – ниже 1 тыс. экз/м³.

Корреляционная связь уровня развития кормовой базы ранних личинок пеляди в соре Польхостур с температурным и уровнем режимом водоема более слабая, чем с продолжительностью периода от заливания сора в весенний паводок до подхода личинок к нагульным мелководьям, который в разные годы продолжался от 7 до 39 сут, но чаще (65.5% лет) был равен 15–20 сут (табл. 6). Отмечена связь смертности личинок пеляди, определенная через 10 сут после их захода в сор,

**Рис. 3.** Численности зоопланктона (З) и меропланктона (М) в соре Польхостур через две недели после весеннего паводка. Отсутствуют данные за 1983 и 1984 гг.

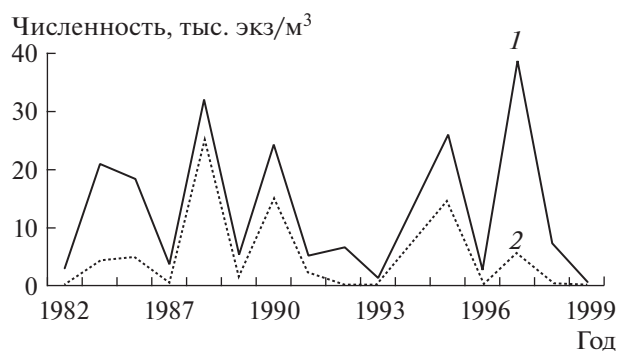


Рис. 4. Численность кормовой базы личинок пеляди во время перехода на экзогенное питание в соре Польшостур. Отсутствуют данные за 1983 и 1984 гг. 1 – кормовая база; 2 – науплиусы *Copepoda*.

от концентрации кормовых организмов в момент перехода на активное питание ($r = -0.761$).

Вода в соре Польшостур после весеннего паводка прогревается разными темпами. В отдельные годы в период рассредоточения ранних личинок пеляди по водоему температура воды могла не измениться, но чаще поднималась на 1–2°C, редко больше. Переход на активное питание личинок пеляди разных генераций проходил при разной температуре. К этому времени вода успевала прогреваться выше 5°C, чаще всего до 8–10°C, иногда (7 лет из 20) до 12–15°C (см. рис. 5).

В весеннее время в соре преобладают северо-западные ветры (14 лет из 20). Штилевую погоду наблюдали реже (6 лет из 20). Направленность ветра с севера и запада обеспечивает наличие и величину подветренных нагульных территорий

на северном и западном побережьях сора, где образуются благоприятные для начала активного питания личинок пеляди биотопы: прогретые мелководья с залитой прошлогодней травой или мелким ивняком, развитой и доступной из-за отсутствия волн кормовой базой.

Многолетняя динамика уровня режима сора в весенний паводок значительна (см. рис. 5). Высота воды в наиболее многоводный и маловодный годы различалась на 3.1 м.

Ранние личинки пеляди в соре в разные годы попадают в несколько различающиеся световые условия, несмотря на то, что водоем расположен на территории 63° с.ш., для которой характерен “полярный день”. При раннем подходе личинок пеляди с нерестилищ к сору (во второй половине, а чаще в третьей декаде мая) период низкой освещенности, менее 10–20 лк, продолжается 3–4 ч, при позднем (конец первой декады июня) – около 1 ч (рис. 6).

Соровая система нижней Оби и ее горных притоков после весеннего половодья отличается благоприятным газовым режимом. Во время подхода ранних личинок пеляди на нагул мы не фиксировали в соре Польшостур содержание кислорода ниже 8 мг/л.

ОБСУЖДЕНИЕ

Считается, что в норме личинки сиговых рыб переходят на потребление внешнего корма при наличии желтка (Шкорбатов и др., 1959; Богданова, 1975; Лебедева, 1981; Кугаевская, 1983а; Болотова, 1986; Аверьянова, 1990; и др.). Одни исследователи отмечали (Горбунова, 1967; Лебедева, 1985; и др.), что этап смешанного питания начи-

Таблица 4. Средняя за 16 лет численность совокупности кормовых организмов (числитель) и излюбленного корма (знаменатель) ранних личинок пеляди в соре Польшостур, тыс. экз/м³

Участок	$M \pm m$	Min–max	CV, %
I	5.34 ± 1.34	$0.13-22.53$	$\frac{101}{187}$
	0.24 ± 0.12	$0-1.63$	
II	7.75 ± 2.17	$0.30-26.50$	$\frac{112}{130}$
	4.01 ± 1.35	$0.02-16.01$	
III	27.97 ± 7.89	$1.08-93.75$	$\frac{112}{189}$
	11.16 ± 5.45	$0-72.75$	

Таблица 5. Встречаемость различных концентраций совокупности кормовых организмов (числитель) и излюбленного корма (знаменатель) ранних личинок пеляди в соре Польшостур за 16 лет исследований

Тыс. экз/м ³	0–4.99	5.00–9.99	10.00–14.99	15.00–19.99	20.00–24.99	Более 25.00
Встречаемость, %	$\frac{43.7}{73.0}$	$\frac{20.8}{8.2}$	$\frac{10.4}{4.2}$	$\frac{6.3}{2.1}$	$\frac{4.2}{0}$	$\frac{14.6}{6.2}$

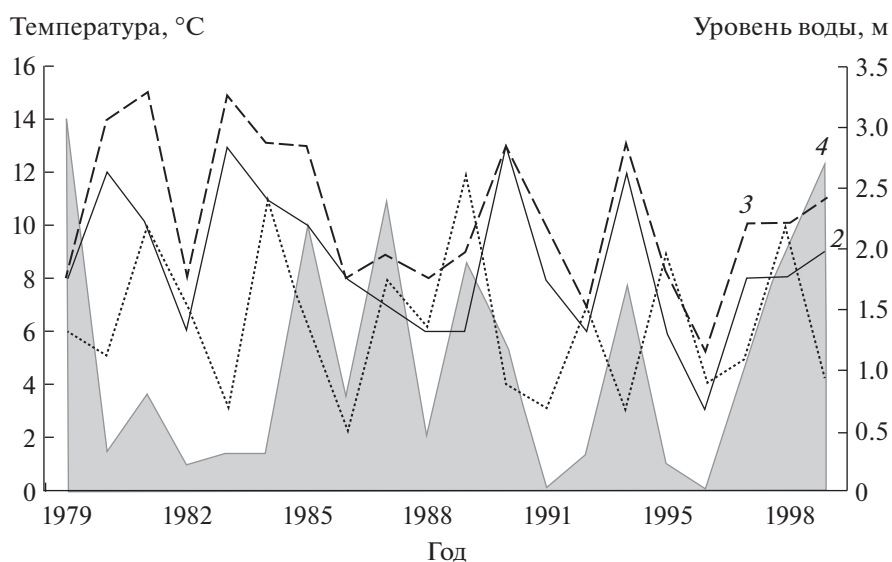
Таблица 6. Зависимость численности кормовой базы ранних личинок пеляди в соре Польхостур от абиотических факторов

Фактор	Коэффициент корреляции
Продолжительность периода от заливия сора до массового подхода личинок пеляди к мелководьям сора	0.760
Сумма температур за период от заливия сора до массового подхода личинок пеляди к мелководьям сора	0.653
Уровень воды в весенний паводок	-0.451

нается у сига, когда желтка остается немного. Так, И.И. Ширококов (1988) установил, что личинки сиговых рыб (байкальского озерного сига, омуля и пеляди) в условиях эксперимента переходят на потребление внешней пищи, когда относительная масса желтка у них составляет менее 5% от первоначальной. Если она выше, то питаются единичные особи. Согласно другим данным (Максимова и др., 1967), при избытке кормовых организмов и высокой температуре воды личинки сиговых рыб начинают поедать пищу извне, имея желток значительных размеров, причем при раннем переходе на активное питание у личинок сиговых рыб (например, байкальского омуля) быстрее резорбируется желток, а личинки более стойки к различным заболеваниям и интенсивнее растут, чем перешедшие на питание в поздние сроки (Топорков, 1972; Волкова, 1988). Этап смешанного питания может продолжаться довольно долго. Так, у сига-лудог в условиях рыбоводного завода при температуре 6.0–9.5°C он продолжается от 6 до 8 сут (Богданова, 1972). Во время перехода на активное

питание при полной резорбции желтка, а также при длительном голодании личинки сиговых рыб могут некоторое время оставаться живыми за счет внутренних ресурсов, а потом за счет своих относительно дифференцированных тканей, но скоро гибнут из-за невозможности восстановления дистрофически измененных структур организма (Максимова и др., 1967; Кугаевская, 1983а; Дмитриева, Воинова, 1988; Семенченко, 1988). Продолжительность такого существования находится в прямой зависимости от температуры воды, размера личинки и ее морфологического состояния (Коровина, Васильева, 1976). Так, сиговые на рыбозаводе выдерживали голодание без снижения жизнеспособности при 0.2–1.5°C максимально 10 сут и при 4–5°C – 5 сут (Сергиенко, 1995). Доказано (Дмитриева, Воинова, 1988), что только у полностью перешедших на экзогенное питание личинок омуля формируется универсальный тип энергетического обмена, и наступает период быстрого роста.

Личинкам пеляди, скатывающимся с нерестилищ по р. Северной Сосьве к нагульным водое-

**Рис. 5.** Температура и уровень воды (за условный 0 принят уровень воды в 1991 и 1996 гг.) в соре Польхостур в весеннее время.

1 — температура воды через 2–2.5 недели после заливия сора водой; 2 — температура воды во время массового захода личинок пеляди в сор; 3 — температура воды во время массового подхода личинок пеляди на нагульные мелководья сора; 4 — уровень воды в весенний паводок.

мам, приходится преодолевать значительные расстояния: с верхних нерестилищ — 400 км, с нижних — 280 км. Условия, при которых проходит миграция личинок пеляди по реке, складываются разнообразно как в разные годы, так и в течение одного сезона (Богданов, Богданова, 2012), что, наряду с разнокачественностью во время вылупления (Лебедева, Мешков, 1980; Богданов, 1998; и др.), значительно определяет неоднородность по величине энергетических запасов. Покатные личинки пеляди подходят к сору Польшостур с остаточным запасом желтка или без него, но у всех особей сохраняется жировая капля (Богданов, Богданова, 2012). Активная резорбция желтка и жировой капли у личинок пеляди продолжалась и в короткий период (1–3 сут) рассредоточения личинок по сору. Если во время ската в среднем за ряд лет желток резорбировался полностью у 28.7% особей (от 0 до 84% в разные годы), то в соре еще у 57.1% (от 16.0 до 94.2% в разные годы). У части особей, а в отдельные годы она была значительной (до 94%), полностью исчезла и жировая капля. Таким образом, в соре Польшостур большинство генераций пеляди переходят на экзогенное питание с небольшими запасами эндогенной пищи, а в 36.4% случаев (лет) эти запасы отсутствовали. В некоторой степени этому способствовало сравнительно высокое (выше 10°C) прогревание воды в соре ($r = -0.552$).

Ежегодно в соре Польшостур не все личинки пеляди могли перейти на экзогенную пищу. Доля особей с пищей в пищеварительном тракте отличалась в разные годы, но чаще была значительной (более 72.6%), причем доля особей этапа смешанного питания всегда была низкой (от 1.2 до 16.0% в разные годы, чаще меньше 8.3%). Доля личинок пеляди, растративших запасы энергетических ресурсов, но не перешедших на потребление корма извне, значительно варьировала в разные годы: в большинстве лет (66.7%) она составляла от 10.0% до 25.0%, в остальные годы — от 37.5 до 72.0%. Значение коэффициента корреляции смертности и доли личинок пеляди без желтка и пищи в кишечном тракте невысокое ($r = -0.460$). Однако мы считаем, что именно такие особи имеют наименьший шанс на выживание, поэтому называем их “группой риска”.

Спектр корма ранних личинок пеляди из сора Польшостур и культивируемой в других регионах сходен (Волкова, 1965; Горбунова, 1967; Богданова, 1986; Болотова, 1986; Ширококов, 1988; Веснина, 1990; и др.) и включает большинство зоопланктонных и меропланктонных организмов, обитающих в водоеме (Богданова, 1992), с ограничением по размеру жертв. Установлено (Ивлев, 1955), что максимальный размер жертв определяется раскрытием рта. Полученные нами величины размеров жертв (длина их тела), потребляемых ранними личинками пеляди в соре Польшостур,

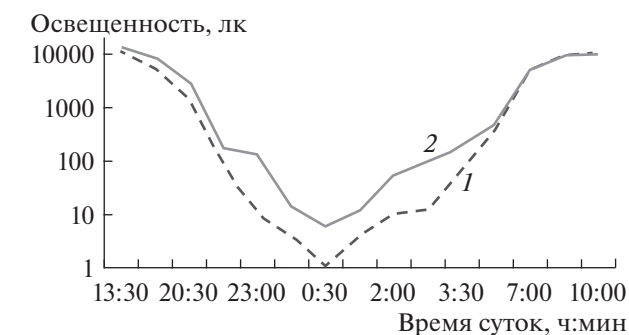


Рис. 6. Освещенность во время перехода личинок пеляди на экзогенное питание в соре Польшостур при раннем (1) и позднем (2) скате.

1 — 22 мая 1996 г.; 2 — 6 июня 1996 г.

хостур, в отдельные годы были несколько выше, чем нормальное раскрытие рта (0.25 мм) (Сергиенко, 1995) и выше расчетной величины оптимального размера жертв (0.25–0.29 мм) ранних личинок пеляди с размером тела 8.1–9.2 мм (Скопцов, Питруков, 1988). Однако, учитывая пропорции тела основных кормовых организмов, а именно небольшой дорсо-вентральный размер, считаем, что полученные величины размеров жертв ранних личинок пеляди при переходе на экзогенное питание вписываются в общую концепцию оптимальных размеров жертв в зависимости от трофического статуса рыбы (Ивлев, 1955), и в частности молоди рыб, питающейся зоопланктоном (Михеев, 1984).

Концентрацией стартового корма ранних личинок пеляди называют небольшие величины: 1.00–5.00 (Ширококов, 1988), 0.37–14.40 (Веснина, 1990) и 10–12 тыс. экз/м³ (Скопцов, 2005), а также 0.03–0.05 г/м³ (Семенченко, 1988; Ширококов, 1988). В условиях эксперимента была определена минимальная концентрация кормовых организмов, равная 25–30 тыс. экз/м³, при которой пищевые потребности личинок пеляди разных возрастов полностью обеспечиваются (Скопцов, Питруков, 1988). В соре Польшостур в большинстве лет переход на экзогенное питание личинок пеляди проходил тоже при низкой концентрации кормовых организмов. В годы высокой смертности личинок (выше 95.0%) концентрация их стартового корма на мелководьях сора не превышала 8 тыс. экз/м³, поэтому эту величину мы принимаем как пороговую. Как правило, в соре концентрации кормовых организмов, превышающие данный порог, наблюдались редко на участках I (7.5% случаев) и II (31.3% случаев), чаще — на участке III (65.5% случаев). Концентрация корма, которая полностью обеспечивает пищевые потребности ранних личинок пеляди, встречается в соре Польшостур редко, а именно в 18.8% случаев, причем 14.6% из них — на участке III. Та-

ким образом, наиболее благоприятные по составу и концентрации кормовых организмов условия для откорма ранних личинок пеляди создаются лишь на отдельных участках акватории нагульного водоема. Мы согласны с мнением исследователей, которые считают (Кухарчук, 1986; Ширококов, 1988; и др.), что способность личинок сиговых рыб в естественных условиях активно питаться при низких концентрациях кормовых организмов является приспособлением к условиям северных водоемов в весеннее время.

В соре Польшостур от накормленности ранних личинок зависит их выживаемость ($r = -0.975$). Во все годы исследований личинки пеляди на этапе экзогенного питания потребляли кормовые организмы с меньшей активностью, чем на этапе смешанного питания. В сравнении с литературными данными по питанию личинок сиговых рыб из других водоемов назвать высокими средние величины показателей накормленности питающихся в соре Польшостур личинок пеляди, а тем более генераций, нельзя. Например, средний индекс потребления пищи шуйского сига ранних этапов развития в озерах достигал 256‰ (Аверьянова, 1990), европейской ряпушки – 320 и 590‰ в разные годы, сямозерского сига – 660‰ (Бушман, Первозванская, 1981), в прудовых питомниках пеляди массой до 0.030 г – 401‰ (Дмитренко и др., 1990). О физиологической возможности личинок пеляди питаться в соре Польшостур с более высокой интенсивностью говорят максимальные значения индексов потребления. Накормленность генераций пеляди в соре Польшостур находится в прямой зависимости от уровня развития кормовой базы: от совокупности кормовых организмов ($r = 0.770$); от науплиусов веслоногих рачков ($r = 0.653$); от меропланктона ($r = 0.576$); от типичных зоопланктеров ($r = 0.761$). Кроме концентрации стартового корма, накормленность ранних личинок пеляди в соре Польшостур определяют и абиотические факторы, влияние которых может быть как непосредственное, так и косвенное. Так, накормленность ранних личинок пеляди в соре была выше при западном, северо-западном и северном ветрах ($r = 0.860$) и ниже – при южном, юго-восточном и восточном ($r = -0.835$). Сильное волнение приводит не только к прямой механической гибели ранних личинок пеляди (Богданов, Богданова, 2010), но и снижает доступность кормовых организмов. При западном, северо-западном и северном ветрах на подветренных биотопах с благоприятными концентрациями кормовых организмов (прежде всего на участке III) личинки имеют возможность спокойно потреблять пищу.

Уровень воды в соре Польшостур определяет многолетнюю вариабельность условий откорма ранних личинок пеляди: площади нагульных мелководий; темпы прогревания воды и развития зоопланктона и меропланктона; силы волнения

воды и т. д. Корреляционный анализ показал отрицательную связь накормленности личинок от уровня воды ($r = -0.931$), что опосредованно отражает зависимость от уровня развития кормового зоопланктона (Богданова, 1972). Следует отметить, что при крайне низком уровне воды в соре исчезают благоприятные для откорма биотопы (см. выше).

Температурный режим водоема – один из важнейших факторов внешней среды, поэтому большое количество работ посвящены изучению влияния этого фактора на разные аспекты роста, развития и выживаемости личинок рыб (Бретт, 1983; Дгебуадзе, 2001; Голованов, 2013; и др.). Известно, что от температуры воды у личинок сиговых рыб в обратной зависимости находится продолжительность этапов эндогенного и смешанного питания (Пелядь..., 1989) и жизни голодающих особей (Коровина и др., 1975; Никитин, 1976; Ширококов, 1988) и в прямой – темп рассасывания желточного мешка (Кугаевская, 1983а), активность перехода на потребление пищи извне (Коровина и др., 1975). В условиях лабораторных и полевых экспериментов ранние личинки сиговых рыб, включая пелядь, выдерживали колебания температур от +2 до +24°C (Ширококов, 1988). На рыбозаводе ранние личинки пеляди при 25°C впадали в состояние неподвижности, а при 26.5–28.5°C в возрасте 10 сут у них наступал шок (Шкорбатов, 1966; Сергиенко, Кугаевская, 1990). Существует мнение, что после вылупления наиболее благоприятные для личинок пеляди температуры имеют широкий предел – от 7 до 20°C (Раденко, 1994) или от 8 до 18°C (Голованов, 2013). Нижняя и верхняя пороговые температуры, при которой личинки пеляди начинают брать стартовый корм, определены также в условиях экспериментов на рыбозаводах. Например, при температуре воды 4–6°C лишь незначительное количество личинок пеляди начинали потреблять по 1–3 экз. жертв, а при температуре 6–8°C активно питалось большинство особей (Кугаевская, 1983б; Сергиенко, Кугаевская, 1990). Верхним температурным порогом для питания личинок пеляди определена величина в 23°C (Кугаевская, Сергиенко, 1985). Температура воды в соре Польшостур во время подхода ранних личинок пеляди к мелководьям во все годы исследований превосходила низкую и не превышала верхнюю пороговые величины, при которых ранние личинки пеляди могут питаться, и в 60% лет ее значения лежали в интервале 8–11°C. Зависимости накормленности и смертности личинок пеляди от температуры воды во время перехода на активное питание не выявлено. У нас есть все основания согласиться с мнением И.И. Ширококова (1988) о том, что косвенное влияние температурных условий водоема на выживаемость личинок сиговых (например, через развитие кормовой базы) достаточно велико, но маловероятно, что в природных

условиях температура воды может быть непосредственной причиной гибели личинок сиговых рыб. Подтверждает это и отрицательная корреляция на кормленности генераций пеляди и темпа прогревания воды в соре ($r = -0.752$). Такая связь опосредованно отражает уровень развития кормовой базы в разные годы, так как при быстром прогревании воды в соре наблюдали высокий темп развития рачкового планктона (Богданова, 1992).

Общеизвестно, что оптимальное содержание кислорода в воде для жизнедеятельности личинок сиговых рыб находится в широких пределах высоких концентраций, например для личинок байкальского омуля 6.9–12.5 мг/л (Козлова, 1997). Согласно опытным данным, полученным на рыбозаводах, требовательность к этому фактору с ростом и развитием повышается (Козлова, 1997; Кугаевская, Сергиенко, 1985). Нижнее пороговое содержание кислорода для личинок пеляди при 20°C до перехода на экзогенную пищу определено в 1.39 мг/л, во время перехода – 1.60 мг/л (Кугаевская, Сергиенко, 1985). В соре Польшостур данный фактор не может лимитировать процесс перехода на активное питание личинок пеляди.

Влияние света на рыб многогранно (Гирса, 1981; Раденко, 1994; Дгебуадзе, 2001; и др.). У “зрительного” потребителя, к которым относятся ранние личинки пеляди (Скопцов, 2005; и др.), освещенность во многом определяет уровень потребления и усвоение корма, рост и развитие рыбы (Протасов, Сбикин, 1970; Раденко, 1994; Власов и др., 2013; и др.). Для каждого вида рыб характерен определенный оптимальный диапазон освещенности, при котором улучшается функционирование организма (Ручин, 2008; и др.). Пороговая чувствительность зрения в онтогенезе претерпевает значительные изменения и находится в обратной зависимости от размера рыбы и в прямой – от температуры воды (Blaxter, 1968; Павлов, Сбикин, 1967; Павлов и др., 1967). Однако конкретных значений этих величин для личинок пеляди в литературных источниках мы не обнаружили. Известно лишь, что в условиях эксперимента на рыбозаводах ранние личинки пеляди в темноте корм не потребляют (Кугаевская, Сергиенко, 1985; Сергиенко, Кугаевская, 1988; Сергиенко, 1995), а при освещенности 320–20000 лк у них не обнаружены отклонения в поведении (Раденко, Терентьев, 1988). Личинки омуля в возрасте 0.5–1.0 сут при освещенности менее 5–10 лк не способны отыскивать корм, но при 100 лк активно ведут прицельную охоту (Волкова, 1981). Приведенные выше данные дают основание предположить, что пороговая величина освещенности для потребления корма ранними личинками пеляди близка к 10–20 лк. Периоды недостаточной освещенности для обнаружения жертв ранними личинками пеляди во все годы исследований, включая годы с крайне ранним сроком

ската, в соре Польшостур не превышают 4 ч. Доказано (Скопцов, 2005), что при непрерывном потреблении для полного насыщения личинкам пеляди достаточно всего 6 ч. Таким образом, в условиях сора Польшостур освещенность не относится к факторам, препятствующим переходу личинок пеляди на экзогенную пищу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты подтверждают мнение о том, что период перехода личинок сиговых рыб на экзогенное питание может быть “критическим периодом”, но не как реализация внутренних дефектов, полученных по наследству от родителей, и проходящий вне зависимости от среды (Владимиров, 1964), а как одна из форм проявления единства организма и среды (Еремеева, 1967). Внешняя морфология, состояние пищеварительной системы, органов движения и зрения личинок сиговых рыб к этому времени уже таковы, что они могут успешно переходить на потребление пищи извне, если этому не препятствует трофический фактор (Ковалев, 1962; Богданова, 1972, 1975; и др.).

Нами показано, что в соре Польшостур трофический фактор личинок пеляди во время перехода на экзогенное питание отличается значительной межгодовой вариабельностью и в отдельные годы определяет смертность генерации этого вида, которая невысока и изменяется от 65.1% до 98.2% (Богданов, Богданова, 2010). Непосредственно препятствовать переходу ранних личинок пеляди на активное питание могут концентрация кормовых организмов ниже 8 тыс. экз/м³ и неблагоприятный ветровой режим, способствующий образованию и накату волн на наиболее благоприятные нагульные биотопы, что, наряду с прямой гибелью личинок, снижает доступность кормовых организмов. Опосредованно, через развитие кормовой базы и увеличение волнения воды, такими факторами могут быть температурный и гидрологический (уровень весеннего паводка) режимы водоема. Наиболее сложная трофическая ситуация для ранних личинок пеляди складывается в следующие годы: когда совпадают позднее весеннее половодье и ранний скат личинок; когда при раннем залитии сора заход в него личинок происходит в поздние сроки, при этом усугубить ситуацию может высокий темп прогревания воды, который приведет к “перерастанию” кормовых организмов, прежде всего ветвистоусых рачков.

Особенностью всех генераций пеляди при переходе на активное питание в условиях сора Польшостур можно считать наличие незначительного количества эндогенной пищи или полное ее отсутствие, что увеличивает остроту влияния неблагоприятных природных условий.

В соре Польшостур оптимумом трофического фактора во время перехода личинок пеляди на потребление пищи из водоема, обеспечивающий им накормленность, достаточную для выживания и роста, можно считать следующий комплекс природных событий: близкая к 20–30 тыс. экз/м³ концентрация кормовых организмов; доминирование в кормовой базе молоди веслоногих рачков, особенно науплиальных стадий развития; ветер западного, северо-западного и северного направлений или штиль; наличие благоприятных биотопов (залитая прошлогодняя трава и мелкий ивняк); температура воды от 8 до 10°C; уровень весеннего паводка не крайне низкий и не крайне высокий; средние сроки массового ската личинок.

В настоящее время изучение трофических аспектов раннего онтогенеза сиговых рыб, особенно в нативном ареале, приобретает особую значимость, так как обострилась проблема компенсации ущерба водным биоресурсам, которую в Западной Сибири осуществляют за счет выпуска личинок ценных видов рыб (чаще всего пеляди) в естественные водоемы. Характеристика трофического фактора и его оптимальных величин во время перехода личинок пеляди на активное питание, полученная нами при исследовании в пойменном водоеме р. Северной Сосьвы, может быть применена для моделирования аналогичного процесса в пойменных водоемах самой нижней Оби и других ее нерестовых притоков.

Работа выполнена при поддержке Программ фундаментальных исследований Президиума РАН (№ 15-15-4-28 и 15-12-4-28).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянова В.В.* О переходе личинок Шуйского сига на экзогенное питание в естественных условиях // Четвертое Всесоюзное совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл. Л., 1990. С. 32–33.
- Богданов В.Д.* Экология молоди и воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1997. 38 с.
- Богданов В.Д.* Морфологические особенности развития и определитель личинок сиговых рыб р. Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 53 с.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н.* Использование факторов среды для оценки смертности личинок пеляди в условиях поймы Нижней Оби // Поведение рыб: Мат-лы докл. IV Всерос. конф. с межд. участием. М.: АКВАРОС, 2010. С. 5–8.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н.* Экологические аспекты ската личинок сиговых рыб при длительном миграционном пути // Экология. 2012. № 4. С. 290–297. [*Bogdanov V.D., Bogdanova E.N.* Ecological Aspects of Larval Drift in Coregonids with Long Migration Routes // Rus. J. Ecology. 2012. V. 43. № 4. P. 314–321.]
- Богданова Е.Н.* Питание обской пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) в раннем онтогенезе // Деп. в ВИНТИ 16.07.1986. № 5128-В. Киев, 1986. 20 с.
- Богданова Е.Н.* Весенний зоопланктон сора Польшостур // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1992. С. 20–26.
- Богданова Л.С.* О переходе на экзогенное питание личинок сига-лудоги *Coregonus lavaretus ludoga* Polljakov // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12. Вып. 3. С. 576–581.
- Богданова Л.С.* О морфоэкологической специализации процесса перехода личинок рыб на экзогенное питание // Экологическая пластичность половых циклов и размножение рыб. Л.: ГосНИОРХ, 1975. С. 146–160.
- Болотова Н.Л.* Взаимоотношения рыб с кормовой базой малых озер, заселяемых сигами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 19 с.
- Бретт Дж.* Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб: Пер. с англ. / Под ред. Хоара У., Рендолла Д., Бретта Дж. М.: Легкая и пищевая пром-ть, 1983. С. 275–346.
- Бушман Л.Г., Первозванская Н.П.* Питание и пищевые взаимоотношения сиговых на ранних этапах развития // Второе Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл. Петрозаводск, 1981. С. 30–32.
- Веснина Л.В.* Доступность зоопланктона для молоди пеляди на разных этапах онтогенеза // Ресурсы животного мира Сибири: Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 100–103.
- Владимиров В.И.* Личиночные критические периоды развития и смертность у рыб // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4. Вып. 1. С. 104–118.
- Власов В.А., Маслова Н.И., Пономарев С.В., Баканева Ю.М.* Влияние света на рост и развитие рыб // Вестник АГТУ. Сер. "Рыбное хозяйство". 2013. № 2. С. 24–34.
- Волкова Л.А.* Некоторые особенности пищевого поведения байкальского омуля // Второе Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл. Петрозаводск, 1981. С. 35–37.
- Волкова Л.А.* Экология поведения байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. Иркутск, 1988. С. 28–139.
- Волкова Л.В.* Эколого-морфологические закономерности развития пеляди *Coregonus peled* (Gmelin): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1965. 17 с.
- Гирса И.И.* Освещенность и поведение рыб. М.: Наука, 1981. 167 с.
- Голованов В.К.* Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. М.: ПОЛИГРАФ-ПЛЮС, 2013. 300 с.
- Горбунова З.А.* Разведение и товарное выращивание пеляди в малых озерах Карелии в целях повышения их продуктивности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1967. С. 18.
- Дгебуадзе Ю.Ю.* Экологические закономерности изменчивости роста рыб М.: Наука, 2001. 276 с.
- Дмитренко Ю.Ю., Новосельцева Р.И., Юшкова Г.В.* Питание молоди сиговых рыб при выращивании в прудовых питомниках Карелии // Четвертое Всесоюз. совещ.

- по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл. Л., 1990. С. 119–120.
- Дмитриева Т.М., Воинова И.В.* Особенности энергетического обмена в раннем постнатальном онтогенезе байкальского омуля // III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам: Тез. докл. Тольятти, 1988. С. 88–89.
- Еремеева Е.Ф.* Теория этапности развития рыб и ее отношение к другим теориям периодичности развития // Морфоэкологический анализ развития рыб. М.: Наука, 1967. С. 3–17.
- Ивлев В.С.* Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.
- Ковалев П.М.* Постэмбриональное развитие чудского сига в природных условиях // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2. Вып. 4. С. 664–676.
- Козлова Н.И.* Экология байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)) в раннем онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1997. 18 с.
- Коровина В.М., Васильева Н.Е.* Сравнительно-гистологическое исследование кишечника некоторых костистых рыб и использование этих материалов для уточнения их филогенетических связей // Зоогеография и систематика рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 157–183.
- Коровина В.М., Лебедева Л.И., Максимова Л.П., Природина В.П.* Питание, рост и развитие личинок чира в разных условиях // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Вып. 104. С. 152–179.
- Кугаевская Л.В.* Разнокачественность эмбрионов сиговых рыб при вылуплении и сроки их перехода на активное питание // Рыбное хозяйство. 1983а. № 10. С. 36–40.
- Кугаевская Л.В.* Биотехника заводского разведения сиговых рыб в условиях Западной Сибири (методические указания). Тюмень, 1983б. 71 с.
- Кугаевская Л.В., Сергиенко Л.Л.* Экологические требования личинок сиговых рыб к некоторым факторам внешней среды // Третье Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл. Тюмень, 1985. С. 85–89.
- Кухарчук С.П.* Экология байкальского омуля в эвтрофных водоемах / Новосибирск: Наука, 1986. 125 с.
- Лебедева О.А.* Сравнительная характеристика раннего онтогенеза сиговых рыб // Природа и хозяйственное использование озер Севера-Запада Русской равнины. Л., 1976. Т. 1. С. 30–57.
- Лебедева О.А.* Экологическая толерантность сиговых рыб на ранних этапах развития // Второе Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл. Петрозаводск, 1981. С. 13–16.
- Лебедева О.А.* Развитие икры и личинок пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Сб. тр. ГосНИОРХ. 1985. № 236. С. 74–85.
- Лебедева О.А., Мешков М.М.* Индивидуальная изменчивость некоторых видов сиговых рыб на этапе вылупления // Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных. М., 1980. С. 114–130.
- Максимова Л.П., Лебедева Л.И., Коровина В.М.* Опыт подращивания личинок сиговых рыб с применением живых кормов // Сб. тр. Карел. отд. ГосНИОРХ. 1967. Т. 5. Вып. 1. С. 421–425.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1982. 33 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Михеев В.Н.* Размеры потребляемых жертв и избирательность питания у молоди рыб // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 2. С. 243–252.
- Никитин А.А.* Акклиматизация и искусственное воспроизводство сиговых рыб в водоемах Киргизии. Фрунзе: Изд-во “Илим”, 1976. 122 с.
- Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н.* Изучение спектральной и пороговой чувствительности зрения рыб методом оптомоторной реакции // Поведение и рецепции рыб. М.: Наука, 1967. С. 74–79.
- Павлов Д.С., Сбикин Ю.Н., Успенский Д.С.* Влияние температуры на некоторые функциональные особенности зрения рыб // Там же. С. 86–89.
- Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1988): Систематика, морфология, экология, продуктивность / Ю.С. Решетников, И.С. Мухачев, Н.Л. Болотова и др. М.: Наука, 1989. 203 с.
- Попова О.А., Решетников Ю.С.* О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 5. С. 712–717.
- Протасов В.Р., Сбикин Ю.Н.* Морфологические и функциональные особенности зрения рыб // Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука, 1970. С. 115–149.
- Раденко В.Н.* Оптимизация условий среды и питания при заводском выращивании личинок карповых и сиговых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1994. 22 с.
- Раденко В.Н., Терентьев П.В.* Влияние различных световых режимов на эффективность заводского выращивания личинок пеляди (*Coregonus peled*) // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 216–225.
- Решетников Ю.С.* О числе видов, центрах возникновения и центрах расселения сиговых рыб // Лососевые Карелии. Петрозаводск: Карельский фил. АН СССР, 1983. С. 4–17.
- Ручин А.Б.* Влияние характеристик света на развитие, рост и физиолого-биохимические показатели рыб и амфибий: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саранск, 2008. 52 с.
- Семенченко С.М.* Влияние продолжительности голодания личинок байкальского омуля на последующий рост и энергообмен // IV Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб: Тез. докл. Мурманск, 1988. Ч. II. С. 90–92.
- Сергиенко Л.Л.* Биологические основы совершенствования заводского воспроизводства сиговых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 19 с.
- Сергиенко Л.Л., Кугаевская Л.В.* Суточный ритм питания личинок сиговых рыб // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1988. № 289. С. 98–104.
- Сергиенко Л.Л., Кугаевская Л.В.* Нижний температурный порог начала питания личинок сиговых рыб //

- Четвертое Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл. Л., 1990. С. 67–68.
- Скопцов В.Г. Экспериментальное изучение механизмов пищевого поведения личинок пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Сибир. экологич. журн. 2005. № 3. С. 417–425.
- Скопцов В.Г., Питруков В.М. О некоторых механизмах питания личинок сиговых рыб // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. С. 307–309.
- Топорков И.Г. Эколого-физиологическое обоснование сроков выращивания молоди омуля в условиях Прибайкалья // Рыбохозяйственное освоение водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1972. С. 37–55.
- Широбоков И.И. Питание и рост молоди сиговых рыб в моно- и поликультуре: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1988. 24 с.
- Шкорбатов Г.Л. Избираемая температура и фототаксис личинок сигов // Зоол. журн. 1966. Т. 45. Вып. 10. С. 1515–1525.
- Шкорбатов Г.А., Уманская М.А., Бескровный А.М. Интенсивность потребления кислорода и некоторые особенности поведения личинок сиговых рыб // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1959. № 4. С. 35–37.
- Balon E.K. Terminology of intervals in fish development // J. Fish. Res. Board Can. 1975. V. 32. № 9. P. 1663–1670.
- Blaxter J.H.S. Visual thresholds and spectral sensitivity of herring larvae // J. Exp. Biol. 1968. V. 48. P. 39–53.
- Kamler E. Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective // Rev. Fish Biol. Fish. 2002. V. 12. № 1. P. 94–103.