

*А. В. ЛУГАСЬКОВ, Т. В. СЛЕДЬ, И. П. МЕЛЬНИЧЕНКО*

### **ОПЫТ АНАЛИЗА ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ЧИРА В БАССЕЙНЕ НИЖНЕЙ ОБИ**

Чир является монотипическим видом, в котором трудно объективно выделить подвиды или какие-либо географические единицы [19].

Предполагается, что в Обском бассейне имеется два стада чира — обское и тазовское [14], которые А. Ф. Павлов [16] считает самостоятельными популяциями. Структура наиболее многочисленного обского стада детально не изучена. Лишь в отдельных крупных озерах п-ова Ямал проводили исследования внутривидовой дифференциации чира с использованием морфологических и морфофизиологических показателей [26].

Цель данной работы — изучение внутривидовой структуры полупроходного чира р. Оби. Это не только теоретический, но и практический вопрос, от которого зависит рациональное использование запасов вида. В основу работы положены материалы, собранные во время нерестовой миграции и размножения чира в сентябре—ноябре 1978 г. из рек Манья (204 экз.) и Харбея (231 экз.). При обсуждении результатов использованы данные, полученные нами в бассейне р. Северной Сосьвы (1973, 1979—1984 гг.) и р. Соби (1976—1977 гг.). Морфометрические промеры выполнены по 103 экз. Сравнение морфофизиологических показателей проведено на особях одного физиологического состояния (V стадия зрелости) в возрасте от 5+ до 8+ лет. Обработка проведена на свежем материале. Расчеты выполнены с использованием стандартных статистических критериев [7]. Река Манья — приток третьего порядка р. Северной Сосьвы — берет начало на восточном склоне Приполярного Урала. Длина водотока 123 км, в верхнем и среднем течении река имеет горный характер. Река Харбей — левый приток р. Оби, протекает немного севернее Полярного круга. Отличается обилием перекатов и развитой соровой системой в устьевой зоне. Ее протяженность около 95 км.

## Результаты и их обсуждение

Нерестилища чира в р. Манье относятся к наиболее крупным в Обском бассейне [14] и в широтном направлении расположены примерно на 3° южнее харьбейских, что составляет по воде около 800 км, но, несмотря на значительную пространственную удаленность, первые зашедшие на нерест рыбы отмечены в обеих реках в начале сентября. В подледный период в р. Манье отлавливали преимущественно текучих и отнерестовавших рыб. Особи IV стадии зрелости были редки и составляли в уловах 2,7 %. Массовый нерест в этой реке прошел 15—25 октября, и с 30 октября в уловах доминировали отнерестовавшие рыбы. В р. Харьбей появление текучих рыб наблюдали 21 октября, но основная их масса отнерестилась 5—18 ноября, отдельные размножавшиеся самки и самцы встречались в уловах до начала декабря. Отмечено присутствие\* в нерестовых косяках неполовозрелых рыб (стадии II, II—III), доля которых составила 3,7 %.

В целом по возрастному составу сборки из обследованных рек не различались, на долю возрастных групп 5+ — 7+ лет приходилось 86,5—88,3 % особей (табл. 1).

Длина тела самцов и самок чира в р. Манье в среднем выше (44,9—45,3 см), чем у рыб из р. Харьбей (42,8—43,2 см). По массе тела самцы также превосходят харьбейских рыб, соответственно 1227 и 1055 г, но у самок таких отличий не выявлено. Их масса в р. Манье 1098, в р. Харьбей — 1085 г. С помощью критерия хи-квадрат установлены значимые различия распределений по длине ( $P < 0,05$ ) и массе тела ( $P < 0,01$ ) рыб в сравниваемых выборках, в р. Манье встречаются чаще крупные особи (рис. 1). Этот факт объясняется присутствием в маньинской пробе большого количества отнерестовавших рыб, в то время как в сборах из р. Харьбей преобладают рыбы с невыметанными половыми продуктами. При сопоставлении размеров тела рыб в разных возрастных классах однонаправленных

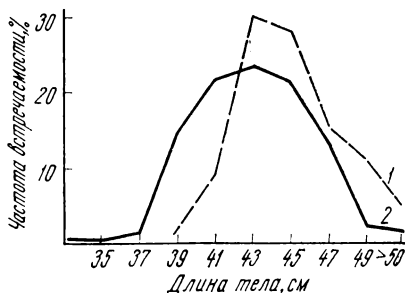
Таблица 1

Возрастной состав производителей чира, %

Река	Возраст, лет							n
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
Манья . . .	—	<u>2,4</u>	<u>24,6</u>	<u>36,5</u>	<u>23,0</u>	<u>10,3</u>	<u>3,2</u>	<u>126</u>
	—	—	28,2	37,2	29,5	5,1	—	78
Харьбей . . .	<u>0,7</u>	<u>3,7</u>	<u>31,9</u>	<u>40,7</u>	<u>15,6</u>	<u>5,9</u>	<u>1,5</u>	<u>135</u>
	—	3,1	32,3	34,4	17,7	9,4	3,1	96

Примечание. В числителе — самцы, в знаменателе — самки.

Рис. 1. Размерная структура производителей чира в реках Манье (1) и Харбее (2).



различий этих показателей в сравниваемых выборках не наблюдалось. Так, размеры тела чира в возрасте 4+ — 6+ лет из р. Маньи выше, а в более старшем возрасте по длине и массе харбейские рыбы, как правило, превосходили маньинских (табл. 2).

Соотношение полов в пробах характеризуется преобладанием самцов (58,5—60 %). Репродуктивные показатели — средняя индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) чира в р. Харбей 31,6 тыс. шт. икринок, коэффициент зрелости (КЗ) —  $17,2 \pm 0,4$  и относительная плодовитость (ОП)  $27,9 \pm 0,6$  шт/г, рассчитанные к общей массе тела ( $n=53$ ), — ниже, чем у чира из р. Маньи (ИАП 68,7 тыс. шт.; КЗ  $20,5 \pm 0,7$ ; ОП  $38,0 \pm 2,5$  шт/г;  $n=6$ ). В бассейне р. Северной Сосьвы более высокие значения этих показателей чира отмечены ранее [14, 11], и в 1979—1981 гг. они также были выше, чем у харбейских рыб (ИАП 45,9—65,5 тыс. шт.; КЗ 21,8—22,7; ОП 32,3—33,4 шт/г;  $n=98$ ).

Половой диморфизм по изученным морфологическим признакам не выявлен. Колебания значений отдельных признаков у рыб из разных выборок взаимно перекрываются. Чир из р. Маньи характеризуется большим числом жаберных тычинок и имеет меньше ветвистых лучей в спинном плавнике ( $P < 0,01$ ). Харбейские рыбы превосходят чира из р. Маньи по относительной длине головы и ширине верхней челюсти ( $P < 0,001$ ), но последние имеют большие антедорсальное, вентроанальное, заглазничное расстояния и высоту головы у затылка. Сравнение дисперсий ( $\sigma^2$ ) морфологических признаков показало, что вариабельность всех счетных и 10 из 13 пластических признаков, для которых установлены достоверные различия по  $F$ -критерию, оказалась выше у рыб из р. Харбей (рис. 2).

Использование относительной массы внутренних органов рыб для оценки внутривидовой разнокачественности во многих случаях позволило получить убедительные результаты [23, 22, 8]. Различный характер изменений морфофизиологических показателей у лососей из крупных и малых нерестовых рек в ходе миграции, по мнению Н. Ф. Рухлова [20], тоже связан с разнокачественностью популяций, причем отмечена положительная связь величин интерьерных признаков с протяженностью нерестовых миграций.

На нашем материале такой зависимости не выявлено, а в большинстве случаев у маньинских рыб индексы органов были

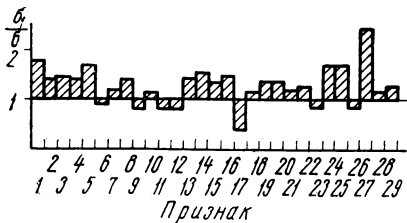


Рис. 2. Характеристика изменчивости морфологических признаков чира.

Среднеквадратичное отклонение признаков чира:  $\sigma$  — р. Маньи,  $\sigma_1$  — р. Харбей.

1 — число жаберных тычинок, 2 — чешуй в боковой линии, 3 — ветвистых лучей в спинном плавнике (Д), 4 — ветвистых лучей в анальном плавнике (А), 5 — длина тела до конца чешуйного покрова, 6 — длина основания Д, 7 — высота Д, 8 — длина основания А, 9 — высота А, 10 —

длина грудного плавника, 11 — длина брюшного плавника, 12 — наименьшая высота тела, 13 — антедорсальное расстояние, 14 — постдорсальное расстояние, 15 — длина хвостового стебля, 16 — антевентральное расстояние, 17 — антеанальное расстояние, 18 — пектроевентральное расстояние, 19 — вентроанальное расстояние, 20 — длина головы, 21 — высота головы у затылка, 22 — высота через середину глаза, 23 — ширина лба, 24 — предглазничное расстояние, 25 — горизонтальный диаметр глаза, 26 — заглазничное расстояние, 27 — ширина верхней челюсти, 28 — высота верхней челюсти, 29 — длина нижней челюсти.

ниже, чем у чиров из р. Харбей при достаточном сходстве размеров рыб в сравниваемых по интерьерным показателям пробах. При этом для разных органов эти закономерности выражены неодинаково.

Относительная масса сердца, почек, селезенки выше у самцов из р. Маньи по сравнению с самками, у чира из р. Харбей половых различий по интерьерным показателям не обнаружено. При сопоставлении близких по размерам рыб одного пола из разных выборок установлено, что индексы печени, мозга и упитанность самцов, а также относительная масса сердца и мозга самок харбейского чира достоверно выше, чем у особей из р. Маньи (табл. 3). Значимые различия по относительной массе мозга сохраняются и при сравнении объединенных проб, без разделения по стадиям зрелости. Среди одноразмерных и одновозрастных рыб абсолютная масса мозга выше у харбейского чира.

Характеризуя изменчивость внутренних органов чира, следует отметить, что, аналогично вариабельности морфологических признаков, она выше у рыб из р. Харбей (см. табл. 3).

Одна из первых попыток изучения популяционной структуры обского чира на уровне притоков третьего порядка показала, что по оценке кривых реассоциации ДНК рыбы из важнейших нерестовых притоков Северной Сосьвы — рек Маньи и Щекурьи — в 1973 г. отличались от чиров из р. Хулги [6]. В 1984 г. непосредственно перед нерестом нами были взяты производители чира из этих рек. Рыбы не различались по возрастному составу, линейно-массовым показателям, плодовитости, были близки и их морфологические и морфофизиологические признаки (табл. 4).

Высокое сходство ряда биологических показателей чира р. Маньи отмечалось также с особями из р. Хулги в 1971—1972 гг. [27], р. Народы в 1979 г. и р. Ляпин в 1980 г. [4], что в определенной степени доказывает структурную целостность нерестового стада чира в бассейне р. Северной Сосьвы.

Таблица 2

## Размерные показатели чира

Река	Показатель	Возраст, лет						Среднее
		4+	5+	6+	7+	8+	9+	
Манья	Длина тела, мм	$\frac{417}{-}$	$\frac{450 \pm 6}{455 \pm 8}$	$\frac{447 \pm 4}{448 \pm 5}$	$\frac{462 \pm 6}{444 \pm 4}$	$\frac{468 \pm 8}{469}$	$\frac{477}{-}$	$\frac{453}{449}$
		$\frac{405}{371}$	$\frac{412 \pm 3}{403 \pm 3}$	$\frac{438 \pm 3}{429 \pm 4}$	$\frac{445 \pm 5}{455 \pm 5}$	$\frac{471 \pm 4}{462 \pm 2}$	$\frac{507}{481}$	$\frac{432}{428}$
Манья	Масса тела, г	$\frac{963}{-}$	$\frac{1218 \pm 69}{1170 \pm 62}$	$\frac{1171 \pm 32}{1069 \pm 42}$	$\frac{1319 \pm 71}{1054 \pm 38}$	$\frac{1290 \pm 67}{1237}$	$\frac{1356}{-}$	$\frac{1227}{1098}$
		$\frac{890}{655}$	$\frac{904 \pm 20}{869 \pm 25}$	$\frac{1095 \pm 21}{1093 \pm 33}$	$\frac{1150 \pm 41}{1331 \pm 61}$	$\frac{1312 \pm 31}{1309 \pm 36}$	$\frac{1655}{1587}$	$\frac{1055}{1085}$

Примечание. В числителе — самцы, в знаменателе — самки.

Таблица 3

## Морфофизиологические показатели чира

Показатель	Р. Манья, $n = \frac{40}{12}$			Р. Харбей, $n = \frac{19}{31}$			Tst
	M	$\pm m$	$\sigma$	M	$\pm m$	$\sigma$	
Масса тела, г	$\frac{1206}{1123}$	$\frac{33}{60}$	$\frac{200}{199}$	$\frac{1132}{1074}$	$\frac{64}{59}$	$\frac{271}{322}$	$\frac{1,00}{0,58}$
	сердца, ‰	$\frac{1,17}{0,97}$	$\frac{0,02}{0,03}$	$\frac{0,14}{0,12}$	$\frac{1,16}{1,11}$	$\frac{0,04}{0,03}$	$\frac{0,18}{0,16}$
печени, ‰		$\frac{9,04}{9,68}$	$\frac{0,27}{0,44}$	$\frac{1,71}{1,44}$	$\frac{11,33}{11,04}$	$\frac{0,45}{0,52}$	$\frac{1,89}{2,85}$
	почек, ‰	$\frac{7,06}{5,98}$	$\frac{0,33}{0,32}$	$\frac{2,06}{1,07}$	$\frac{6,81}{6,41}$	$\frac{0,43}{0,44}$	$\frac{1,85}{2,42}$
селезенки, ‰		$\frac{0,65}{0,36}$	$\frac{0,09}{0,04}$	$\frac{0,58}{0,14}$	$\frac{0,57}{0,50}$	$\frac{0,05}{0,07}$	$\frac{0,21}{0,39}$
	глаза, ‰	$\frac{1,27}{1,36}$	$\frac{0,03}{0,08}$	$\frac{0,19}{0,25}$	$\frac{1,35}{1,35}$	$\frac{0,06}{0,06}$	$\frac{0,26}{0,33}$
мозга, ‰		$\frac{0,36}{0,39}$	$\frac{0,01}{0,03}$	$\frac{0,06}{0,10}$	$\frac{0,54}{0,55}$	$\frac{0,03}{0,02}$	$\frac{0,12}{0,13}$
	Упитанность по Фуль-тону, %	$\frac{1,51}{1,53}$	$\frac{0,02}{0,05}$	$\frac{0,11}{0,16}$	$\frac{1,58}{1,56}$	$\frac{0,02}{0,03}$	$\frac{0,10}{0,16}$

Примечание. В числителе — самцы, в знаменателе — самки.

Биологические показатели чира из нерестовых притоков  
р. Северной Сосьвы

Река	Длина по Смитту, см	Масса тела, г	Средний возраст, лет	Уплотность по Кларку, %	<i>n</i>	Абсолютная плодовитость, тыс. шт.	Кoeffици- ент зрелос- ти, %	<i>n</i>
Манья	45,2±0,29	1241±32	6,83	1,34	116	40,69±2,43	20,11	38
Щекурья	44,6±0,50	1143±48	6,65	1,33	32	48,06±5,67	20,30	5
Хулга	45,5±0,46	1254±51	6,67	1,37	40	46,64±3,87	19,97	6

На нашем материале выявлено, что, несмотря на сходство половой и возрастной структуры, чир из р. Маньи в период нереста 1978 г. по размерам в среднем крупнее харьбейского ( $P < 0,001$ ). Изменчивость длины ( $CV = 5,2\%$ ) и массы ( $17,1\%$ ) тела маньинских рыб выше, чем у чира из р. Харьбей ( $CV$  соответственно  $3,8$  и  $13,6\%$ ), что подтверждает возможность увеличения вариабельности ряда размерных показателей производителей в связи с протяженностью их нерестовых миграций [10]. У чира из сравниваемых рек отмечена также разная зависимость длины тела и радиуса чешуи [27]. Как уже отмечалось, несмотря на большую удаленность маньинских нерестилищ от района нагула, массовый нерест чира в р. Манье в 1978 г. прошел на 25—30 дней раньше, чем в р. Харьбей, что обусловлено разной скоростью созревания половых продуктов производителей в течение вегетационного периода. В ихтиологической литературе приведено много фактов о дифференциации разных популяций рыб, в том числе и сиговых, по срокам нерестового хода и размножения [21, 1]. В процессе приспособления видов рыб к различным условиям существования происходят значительные изменения в скорости и степени асинхронности развития половых клеток [9], и проявление их возможно на популяционном уровне. Поздние сроки массового икрометания чира отмечались и в других притоках р. Оби — реках Сось и Лонготъеган [24, 25], расположенных в той же природно-климатической зоне (южная лесотундра). Приуроченность чира с разной скоростью полового созревания к различным участкам размножения в Обском бассейне — важный приспособительный механизм к условиям существования.

Несмотря на поздний нерест чира в северной части бассейна р. Оби, выклев личинок происходит в те же оптимальные для их расселения фенологические сроки (к началу весеннего паводка), что и в южной части бассейна, при равной продолжительности инкубационного периода 180—200 сут [13, 2], что может способствовать формированию внутривидовой разнокачественности и расширению ареала размножения.

Ранее показано, что для чира более северных притоков (реки Сось, Харбей, Лонготъеган) характерны низкая плодовитость и меньшая масса одной икринки в сравнении с рыбами из бассейна р. Северной Сосьвы [5, 11, 12, 24, 25]. Высокие репродуктивные показатели маньинских самок и ускоренное созревание — это, вероятно, следствие лучшего роста этих самок сравнительно с харбейским чиром. Возможно, невысокая плодовитость чира в р. Харбей и других северных нерестовых реках частично компенсируется снижением смертности личинок во время их весенней покатной миграции, протяженность которой в этих реках в 7—10 раз меньше, чем в р. Северной Сосьве. По данным В. Д. Богданова [3], смертность личинок сигов за период ската в р. Северной Сосьве достигает 50 %, тогда как в районе нерестилищ р. Сось — около 10 % и в ходе дальнейшего ската вряд ли существенно увеличивается в связи с его малой протяженностью (40—60 км).

Повышенная вариабельность экстерьерных признаков чира из р. Харбей, возможно, связана с ее более северным географическим положением. Известно, что размах морфологической изменчивости разных популяций одного вида в различных местообитаниях зависит от стабильности условий в них, при этом наблюдается его уменьшение от северных широт к южным [15, 18]. Но выявить конкретные причины, определяющие различия изменчивости морфологических признаков рыб в отдельных участках Обского бассейна, затруднительно, так как до полового созревания большая часть рыб обитает совместно в южной части Обской губы и прилегающем районе поймы Нижней Оби [14].

Из исследованных интерьерных показателей только сопоставление массы головного мозга рыб позволило выявить четкие однонаправленные различия в сравниваемых выборках чира. Этот показатель чаще всего применяют при анализе внутривидовой дифференциации рыб.

Среди близких по массе особей одной стадии зрелости харбейский чир отличается от рыб из р. Маньи большей относительной и абсолютной массой мозга. Отмечена положительная корреляция относительных величин массы мозга и длины головы чира ( $r=0,52$ ,  $P<0,01$ ), связь их абсолютных значений слабее ( $r=0,39$ ,  $P<0,05$ ). Сходная взаимосвязь массы мозга и длины головы ранее выявлена у судака [17].

Характер относительного роста массы мозга и тела чира в выборках из разных рек оказался сходен. Аллометрический экспонент  $\alpha$  достоверно не отличался: в р. Манье —  $0,156 \pm 0,07$ , р. Харбей —  $0,140 \pm 0,07$ . Однако существенные различия значений коэффициента  $b$  (соответственно  $145,1 \pm 0,01$  и  $194,6 \pm 0,01$ ) в уравнении аллометрического роста свидетельствуют о том, что нарастание массы мозга у чиров из рек Маньи и Харбея в предшествующие периоды онтогенеза проходило с разной ско-

ростью. Ведущим фактором, определяющим выявленные различия по массе головного мозга, по-видимому, является большая неоднородность темпа роста рыб одного поколения. Подтверждением этому служит то, что рыбы одной генерации созревают в разном возрасте.

Данные, полученные в 1978 г., в совокупности с результатами исследований, проведенных в другие годы и на разных притоках р. Оби, а также литературными сведениями по экологии и биологии обского чира с большой долей вероятности позволяют считать, что в бассейне Нижней Оби полупроходная форма чира представлена одной популяцией.

### Заключение

Установленная разнородность производителей чира из рек Маньи и Харбея по ряду исследованных показателей может указывать на популяционную неоднородность чира в разных нерестовых реках, по крайней мере, на уровне притоков первого порядка.

Отражают ли обнаруженные отличия биологических, морфологических, интерьерных показателей и их изменчивости в исследованных выборках чира наличие какого-либо ранжирования обской популяции чира или свидетельствуют лишь об общем высоком уровне внутривидовой разнокачественности чира в бассейне Нижней Оби, однозначно ответить нельзя. Для этого требуется применение более совершенных методов исследований на большом материале.

Широкое разнообразие условий обитания вида в бассейне Нижней Оби (горные и равнинные реки, пойменные озера и старицы, озерно-речные системы тундры, Обская губа) и пространственная удаленность от мест нереста во многом предопределяют высокий уровень изменчивости данного вида и допускают структурированность его популяции, которая может слагаться из определенных внутривидовых группировок. Последние могут быть приурочены к разным участкам местобитания и размножения. Вопрос о реальности существования этих группировок («субпопуляций»), их ранге и устойчивости во времени пока остается открытым.

Разнокачественность нерестовых стад чира в уральских притоках р. Оби окончательно формируется в год нереста и является наиболее яркой формой проявления высокого уровня внутривидовой изменчивости обского чира. Основным фундаментом закладки специфических особенностей отдельных нерестовых стад чира служат различия в протяженности миграций, репродуктивном (состояние половых продуктов, плодовитость, масса икринки) и миграционном (энергетические запасы) потенциале.



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андрияшева М. А. Методы и результаты отбора при селекции пеляди. Сообщение 1. Отбор по некоторым рыбоводно-биологическим признакам // Биология и селекция рыб. Л., 1981. С. 59—70.
2. Богданов В. Д. Экология сиговых рыб Нижней Оби в первый год жизни: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1982.
3. Богданов В. Д. Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков Нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск, 1983. С. 55—79.
4. Богданов В. Д., Добринская Л. А., Лугаськов А. В. и др. Экологическое изучение системы реки Маньи: Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. 66 с.
5. Богданов В. Д., Мельниченко С. М. Изменчивость веса икры и диаметра желтка чира уральских притоков Оби // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1979. С. 50—51.
6. Владычевская Н. С., Кедрова О. С. Сравнительный анализ геномов некоторых видов рыб рода *Coregonus* // Морфоэкологические особенности рыб бассейна реки Северной Сосьвы. Свердловск, 1979. С. 94—102.
7. Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. 264 с.
8. Добринская Л. А., Огурцов Г. И., Бененсон И. Е. Изменчивость морфофизиологических признаков у сеголетков серебряного карася // Изменчивость морфофизиологических характеристик некоторых видов рыб. Свердловск, 1982. С. 19—33.
9. Кошелев Б. В. Роль темпов гематогенеза и овариальных циклов в воспроизводстве популяций и видов рыб в различных условиях существования // Эволюция темпов индивидуального развития животных. М., 1977. С. 186—199.
10. Лугаськов А. В. Изменчивость размеров тела у обского чира // Материалы по фауне субарктики Западной Сибири. Свердловск, 1978. С. 86—91.
11. Лугаськов А. В. Экологические особенности чира *Coregonus nasus* (Pallas) реки Щекурь // Морфоэкологические особенности рыб бассейна реки Северной Сосьвы. Свердловск, 1979. С. 74—85.
12. Лугаськов А. В., Пашкевич Н. В. Экологическая обусловленность морфофизиологических показателей чира в период размножения // Экология. 1981. № 6. С. 59—71.
13. Мешков М. М., Лебедева О. А. Разнокачественность раннего онтогенеза лососевых рыб // Лососевидные рыбы. Л., 1980. С. 30—41.
14. Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень: Тюмен. кн. изд-во, 1958. 250 с.
15. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 448 с.
16. Павлов А. Ф. Внутривидовая дифференциация и пути использования запасов некоторых сиговых рыб Обского бассейна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981.
17. Петрова А. Н. Формы корреляционных связей некоторых экстерьерных и интерьерных признаков уральского судака // Биология и селекция рыб. Л., 1981. С. 107—114.
18. Решетников Ю. С. Изменчивость и многообразие форм сигов в связи с особенностями их питания в водоемах Севера // Докл. АН СССР. 1963. Т. 152, № 6. С. 1465—1466.
19. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 1980. 300 с.
20. Рухлов Р. Н. Характеристика некоторых морфофизиологических признаков лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 4 (117). С. 602—620.

21. Сидоров Г. П. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1974. 164 с.
22. Смирнов В. С., Божко А. И., Рыжков Л. П., Добринская Л. А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб. Петрозаводск: Карелия, 1972. 167 с.
23. Шварц С. С., Ищенко В. Г., Добринская Л. А. и др. Скорость роста и размеры мозга рыб // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 6. С. 901—915.
24. Шишмарев В. М. Чир реки Ланготъеган // Морфобиологический анализ некоторых видов рыб. Свердловск, 1984. С. 3—18.
25. Шишмарев В. М., Лугаськов А. В., Богданов В. Д., Мельниченко С. М. Краткий обзор ихтиофауны и значение реки Соби в воспроизводстве рыбных запасов Обского бассейна // Материалы по биологии некоторых видов рыб Обского бассейна. Свердловск, 1979. С. 31—46.
26. Яковлева А. С. Внутривидовая дифференциация шокура *Coregonus nasus* (Pallas) в условиях Крайнего Севера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1970.
27. Яковлева А. С., Следь Т. В., Николаева И. П. Об использовании соотношения роста тела и чешуи чира в экологическом анализе // Экология. 1982. № 5. С. 83—84.