

ОСОБЕННОСТИ СКАТА ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ МИГРАЦИОННОМ ПУТИ

В.Д. Богданов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202,
г. Екатеринбург, 620144. E-mail: bogdanov@ipae.uran.ru

Покатная миграция личинок (скат) — широко распространенное для сиговых рыб явление. Покатная миграция молоди рыб в водотоках подробно рассмотрена Д.С. Павловым и его коллегами (Павлов и др., 1981, 1982). Изучены миграции молоди представителей десяти семейств, среди которых нет сиговых *Coregonidae*. В литературе имеется довольно много данных о скате личинок байкальского омуля (Мишарин, 1958; Краснощеков, 1958; Хохлова, 1965; Шумилов, 1970; Щербаков, 1983; Сорокин, Сорокина, 1977; Сорокин и др. 1981; Афанасьев и др. 1981) и сиговых р. Анадырь (Юсупов, 1990; Шестаков, 1991а, б.). Отдельные сведения о скате личинок сиговых рыб в нерестовых притоках Нижней Оби есть в работах В.Г. Иванчинова (1935), В.А. Замятина (1971), П.П. Прасолова (1988). Более подробно покатная миграция личинок обских видов сиговых описана автором статьи (Богданов, 1983, 1987; Богданов, Богданова, 1984; Богданов и др. 1991).

Обобщая все имеющиеся сведения, можно сказать, что у полупроходных и речных сиговых рыб покатная миграция личинок проходит на различных реках довольно однотипно, что связано, в первую очередь, со сходством биологических аспектов размножения: нерест происходит осенью, а вылупление личинок — ранней весной в период прохождения паводковой волны. Существующие различия ската определяются экологическими особенностями (динамика освещенности и скорости течения воды, расположение нерестилищ в реках). В районах нерестилищ массовая миграция происходит в период первого резкого усиления расхода воды в реке. Вместе с паводковой волной происходит скат до мест нагула. Как правило, ими являются крупные пойменные акватории.

Цель настоящей работы — на основе многолетних данных выявить особенности пространственно-временной структуры ската и поведения личинок сиговых рыб при длительном миграционном пути.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования покатной миграции личинок сиговых рыб проводили в 1979–2005 гг. на р. Северная

Сосьва в районе нижнего течения (280 км от нижней границы нерестилищ).

Река Северная Сосьва — крупный левый приток Оби, имеет длину 866 км и площадь бассейна 89,7 тыс. км² (Кеммерих, 1964). В ее водосборе большую роль играет Уральский хребет. В Северную Сосьву и ее приток Ляпин впадают десятки горных речек, стекающих с Урала на его протяжении около 800 км. Имея в верхней части течения преимущественно осадочное питание, р. Северная Сосьва характеризуется водным режимом, зависимым от выпадения и таяния осадков на Урале. Весеннее половодье нередко затягивается до июля, а осенью часто наблюдается второй подъем воды от осенних дождей. После впадения р. Малой Сосьвы река протекает в долине Оби, приобретая одинаковый с ней характер гидрорежима.

Пробы брали ежегодно от начала и до конца ската в поверхностных, средних и придонных участках поперечного сечения реки. Всего собрано 1050 проб, определено до вида 48 тысяч личинок.

При сборе материала по скату личинок применяли метод учета дрифта (Пахоруков, 1980; Павлов и др. 1981; Богданов, 1987). Использовали нестандартные ловушки типа конусной сети, изготовленной из капронового сита №20, длиной 2,5 м, с площадью входного отверстия 0,25 м². Время экспозиции определяли в зависимости от интенсивности миграции и засоряемости ловушки — от 1 минуты до 30 минут (чаще 5–10 минут). Периодичность взятия проб составляла от 1 до 6 раз в сутки одновременно у дна и поверхности. Для получения достоверных сведений о горизонтальном распределении личинок в потоке пробы собирали по разрезу только в период массового ската (левый берег, правый берег, середина — стрежень). Измерение длины тела личинок проводили на особях, фиксированных 4% раствором формалина.

Во время взятия проб регистрировали скорость течения (использовали гидрометрическую вертушку ГР-99), уровень и температуру воды.

Для оценки распределения покатной молоди независимо от скорости течения потока пользо-

вались формулой, предложенной Д.С. Павловым и др. (1981):

$$M_{100} = m \times 100 / Q \text{ лова, } Q \text{ лова} = SVt, \text{ где}$$

M_{100} — количество рыб в 100 м³;

m — среднее число рыб в пробах за расчетный период времени;

Q лова — расход воды через сетку (м³/с);

S — площадь входного отверстия (м²);

V — скорость течения в сетке (м/с);

t — время лова (с).

При определении погрешности метода учета численности личинок использовали ошибки, возникающие за счет изменения количества личинок в пробах, величины расхода воды и эффективности фильтрации ловушки. Общая погрешность применяемого метода не превышала 40%, чаще была близка к 30% (Богданов, 1987).

Видовую принадлежность личинок устанавливали по разработанному нами определителю (Богданов, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ширина русла в учетном створе составляет в паводок 400 м, наибольшая глубина в межень — 6 м, в паводок — 13,8 м, прозрачность воды в паводок — от 0,5 до 1,2 м. В период ската личинок в районе учетного створа скорость течения изменялась на

стрекне у поверхности от 0,55 до 1,2 м/с и в средних горизонтах потока — от 0,46 до 1,1 м/с. Расход воды в период ската личинок был наиболее высоким в 1987 г. (до 4800 м³/с) и наиболее низким в 1984 г. (до 1950 м³/с). Во время ската личинок происходит повышение температуры воды в реке от 1 до 12 °С, но чаще всего — от 2 до 7 °С.

По р. Северной Сосьве скатываются личинки пяти видов сиговых рыб — пеляди *Coregonus peled* (Gmelin), тугуна *C. tugun* (Pallas), чира *C. nasus* (Pallas), сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* (Gmelin) и нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas).

Среди покатных личинок пелядь обычно преобладает. Чир по численности, как правило, занимает второе место после пеляди. Доля чира в скате личинок сиговых рыб существенно повышается в годы низкой численности пеляди. По численности тугун среди покатных личинок стоит на третьем месте. Численность в потоке личинок тугуна редко превышает 3-5 экз./100 м³. Численность личинок сига-пыжьяна самая низкая среди сиговых рыб (исключая нельму). Доля сига-пыжьяна чаще составляет менее 0,6%, а концентрация в потоке — не более 1 экз./100 м³. Личинки нельмы встречаются крайне редко. За годы исследований они были зарегистрированы в 1983, 1988, 1989, 1998, 2004 гг. в первые дни покатной миграции.

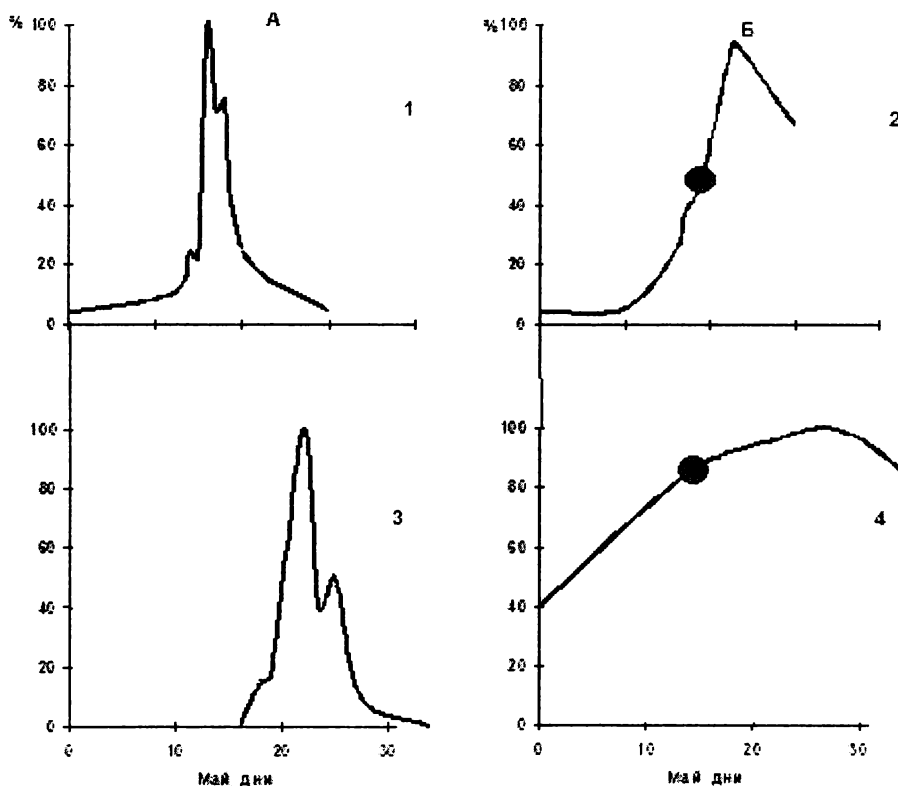


Рис. 1. Схема изменения интенсивности покатной миграции личинок сиговых рыб (А) и расхода воды (Б) в реке. 1, 2 — район нерестилищ. 3, 4 — низовье реки. • — дата ледохода.

В бассейне р. Северная Сосьва численность генераций сиговых рыб изменяется в значительной степени. Наиболее изменчива численность личинок пеляди (коэфф. вариации — 1413%), затем — чира (коэфф. вариации — 108%). Численность личинки сига-пыжьяна и тугуна изменяется год от года в значительно меньшей степени (коэфф. вариации 11,2% и 27,0% соответственно).

За период исследований выявлены три волны высокой численности личинок пеляди, в каждый последующий пик численность была меньше предыдущего (Богданов, 2005). Таким образом, наблюдается затухающая амплитуда колебания численности рождаемых поколений. Продолжительность фазы повышенной численности составляла не более трех лет, а фазы депрессии — от трех до пяти лет. В 2000-е годы амплитуда колебания численности генераций пеляди сильно сократилась за счет ее повышения в фазу депрессии и понижения в фазу подъема. У других сиговых рыб «волн жизни» не наблюдается. В последние пять лет в р. Северная Сосьва численность генераций всех сиговых рыб оценивается значительно ниже средней, особенно чира и пыжьяна. При сравнении данных по численности покатных личинок сиговых рыб, полученных в результате исследований ската в низовье р. Северная Сосьва и в р. Манья (Богданов, Мельниченко, Мельниченко, 1991), установлено, что флюктуации численности личинок сигов в отдельном нерестовом притоке более значительные, чем в целом в бассейне р. Северная Сосьва.

В низовье реки личинки появляются после ледохода (рис. 1). К этому времени пойменные соры залиты водой, и существуют наиболее приемлемые для нагула ранней молодежи биотопы — заливные мелководья с травянистой прошлогодней растительностью. Часть личинок (различная у отдельных видов) выносятся в русло и пойму Малой Оби и даже достигает дельты Оби, часть остается в пойме р. Северная Сосьва (Богданов, 1988).

Скат в низовье реки длится от 10 до 35 суток, чаще — 16-17 суток (табл. 1). В 1980-е годы средняя продолжительность ската составляла 18,7 суток, в 1990-е годы — 16,6 суток, а в 2000-е годы уменьшилась до 13 суток. Сокращение продолжительности ската связано с устойчивым трендом на снижение численности личинок за период наблюдений. Первые покатные личинки появляются обычно 17-23 мая (самая ранняя дата появления первых личинок — 25 апреля, самая поздняя — 31 мая). Основное

количество скатывается в третью декаду мая, реже — в первую декаду июня. Пик ската всегда происходит за короткий период времени — от 2 до 5 суток. В пик скатывается около 80-90% всех личинок. Среди скатывающихся личинок всегда есть мертвые особи. Обычно их количество составляет около 10% (от 3,5% до 30%). Личинки появляются в районе соровой системы р. Северной Сосьвы (районы нагула) обычно после 13-17 суток от начала залития соров водой (табл. 1). При увеличении этого срока формируются более благоприятные условия для откорма личинок.

Скат личинок проходит круглосуточно в условиях белых ночей. Суточная динамика покатной миграции не имеет четко выраженного ритма.

Колебания численности личинок происходят независимо от изменений расхода воды в реке (Богданов, 1987). Наиболее интенсивно скат может происходить в различные периоды прохождения паводковой «волны» — при увеличении уровня и расходов воды в реке (1982, 1986, 1987, 1989, 1991, 1992, 1993, 1994, 1998, 1999, 2001, 2002, 2003, 2004 гг.), в период наибольших уровней и расходов воды (1979, 1980, 1981, 1983, 1984, 1990, 2000, 2005 гг.), в период снижения паводковой «волны» (1985, 1988, 1995, 1996, 1997 гг.). Наиболее часто массовый скат личинок происходит в период подъема или стабилизации уровня воды.

Как правило, концентрация покатных личинок в средних и нижних горизонтах выше, чем в поверхностных. Наиболее равномерное распределение по вертикали у личинок чира и пыжьяна. В поверхностных слоях потока ловилось 44% личинок чира, 44% пыжьяна, 41% тугуна и 38% пеляди (от общего количества личинок, пойманных в различных слоях потока).

При общем сходстве горизонтального распределения личинок различных видов у каждого из них есть особенности. Наиболее равномерное распределение у тугуна, наименее у пеляди. На горизонтальное распределение личинок оказывал влияние небольшой поворот русла влево. В результате, в учетном створе молодь в основном скатывалась по стрежню (относительная концентрация личинок составляла 47,6%) и вдоль вогнутого берега (соответственно 32,2%). У выпуклого берега концентрация личинок была меньше (20,2%).

Средняя длина тела личинок тугуна изменялась в суточных пробах от $7,1 \pm 0,08$ до $8,5 \pm 0,04$ мм, пеляди — от $8,0 \pm 0,03$ до $9,9 \pm 0,04$, пыжьяна — от

9,8 ± 0,15 до 11,1 ± 0,13, чира — от 12,2 ± 0,03 до 12,9 ± 0,05 мм. Средний вес составлял соответственно 2,6; 3,5; 5,4; 10,7 мг. Личинки, скатывающиеся позднее, имеют в среднем большую длину тела. В низовьях реки покатые личинки крупнее, нежели в районах нерестилищ (рис. 2). Прирост во время ската от нерестилищ до районов нагула составляет от 0,3 до 1,0 мм. По размерам и морфологическим показателям тела покатые личинки сиговых рыб в р. Северной Сосьве за все годы были в пределах нормы.

К учетному створу все покатые личинки подходят с жировой каплей, а запасы желтка могут быть в значительной степени израсходованы (Богданов, Богданова, 1984; Богданова, настоящий сборник). В конце ската большинство или значительная часть личинок не имеет желтка.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Основные нерестилища пеляди, чира, пыжьяна и тугуна Обского бассейна расположены в ураль-

ских притоках нижней Оби, в предгорных и горных участках рек. Важнейшие из них находятся в р. Северная Сосьва (Москаленко, 1958; Добринская и др. 1990; Богданов, 1997). Сравнивая абсолютную численность покатых личинок во всех основных нерестовых притоках нижней Оби (Богданов, 2005), установили, что доля р. Северная Сосьва в воспроизводстве сиговых рыб р. Оби составляет 80% по пеляди, 45,6% по чире, 6,1% по пыжьяну и 90,4% по тугуну.

Личинки с паводковой волной выносятся с нерестилищ, перемещаются в низовье реки и распределяются по местам нагула. Личинки, вылупившиеся первыми, скатываются медленнее, чем вылупившиеся в пик ската, поскольку в начале паводка скорость течения меньше. Если последним требуется всего 5 — 6 суток для того, чтобы достигнуть районов соровой поймы, то у первых миграция может затянуться до 15 — 20 суток. Так, в 1989 г. в р. Манья первые личинки появились 27

Таблица 1

Хронологическая характеристика покатной миграции личинок сиговых рыб в р. Северной Сосьве

Год	Продолжительность ската		Кол-во суток	Дата массового ската	Период от начала до массового ската, сут.	Дата начала залития соров	Время от залития соров до начала ската, сут.	Время от залития соров до массового захода личинок, сут.
1979	20.V	30.V	10	24.V	3 - 4	7.V	17	16 - 17
1980	25.V	11.VI	17	30.V	5 - 6	5.V	20	25
1981	16.V	21.VI	35	5-8.VI	19 - 20	11.V	5	25
1982	7.V	8.VI	16	10-11.V	3 - 4	5.V	2	5 - 6
1983	17.V	8.VI	27	2-6.VI	15 - 19	9.V	8	21 - 25
1984	17.V	8.VI	21	25-26.V	9	12.V	5	14
1985	25.V	16.VI	21	9.VI	14	12.V	13	27
1986	23.V	5.VI	13	24-25.V	2 - 3	26-27.V	27	28 - 29
1987	20.V	4.VI	14	24.V	3	12-14.V	8	10 - 12
1988	20.V	12.VI	22	26-31.V	6 - 10	14-15.V	6	11 - 16
1989	18.V	31.V	10	21-22.V	4	16-17.V	2	5 - 6
1990	19.V	3.VI	16	27.V	9	1.V	20	27
1991	8.V	20.V	12	10.V	2	20.IV	18	20
1992	18.V	30.V	12	19-23.V	1 - 2	14.V	4	5 - 6
1993	17.V	31.V	15	22-26.V	5	13.V	4	13
1994	15.V	10.VI	27	4-7.VI	20	1.V	15	35
1995	28.IV	23.V	25	3-5.V	7	20.IV	8	14
1996	14.V	1.VI	19	17-18.V	4	10.V	4	8
1997	8.V	20.V	12	13-15.V	5	29.IV	11	16
1998	29.V	7.VI	10	29-31.V	0	19.V	10	10 - 11
1999	31.V	17.VI	18	8-11.VI	8	15.V	15	23 - 26
2000	6.V	24.V	20	20-22.V	15	1.V	5	20-22
2001	6.V	17.V	12	9-10.V	4	29.IV	8	13
2002	8.V	19.V	12	9-10.V	1	3.V	5	6
2003	13.V	23.V	11	18 - 19.V	5	6.V	7	12
2004	27.V	6.V	10	31.V	4	16.V	11	15
2005	17.V	26.V	10	21.V	4	10.V	7	12

апреля, в районе нижних нерестилищ в р. Ляпин — 14 мая, а в низовье р. Северная Сосьва — 18 мая. Можно усомниться в том, что, вылупившиеся первыми личинки в этот год остались живыми. Имеются данные, что голодание дольше 15 суток приводит к необратимым изменениям в организме и гибели личинок сиговых рыб даже при наличии

пищи (Максимова и др., 1967; Дмитриева, Воинова, 1988; Семенченко, 1988). Поскольку около 80 — 90% личинок выносятся с нерестилищ в пик, то доля голодающих личинок среди покатной мблоти всегда мала.

По сравнению с личинками из других нерестовых притоков нижней Оби у личинок из р. Северная

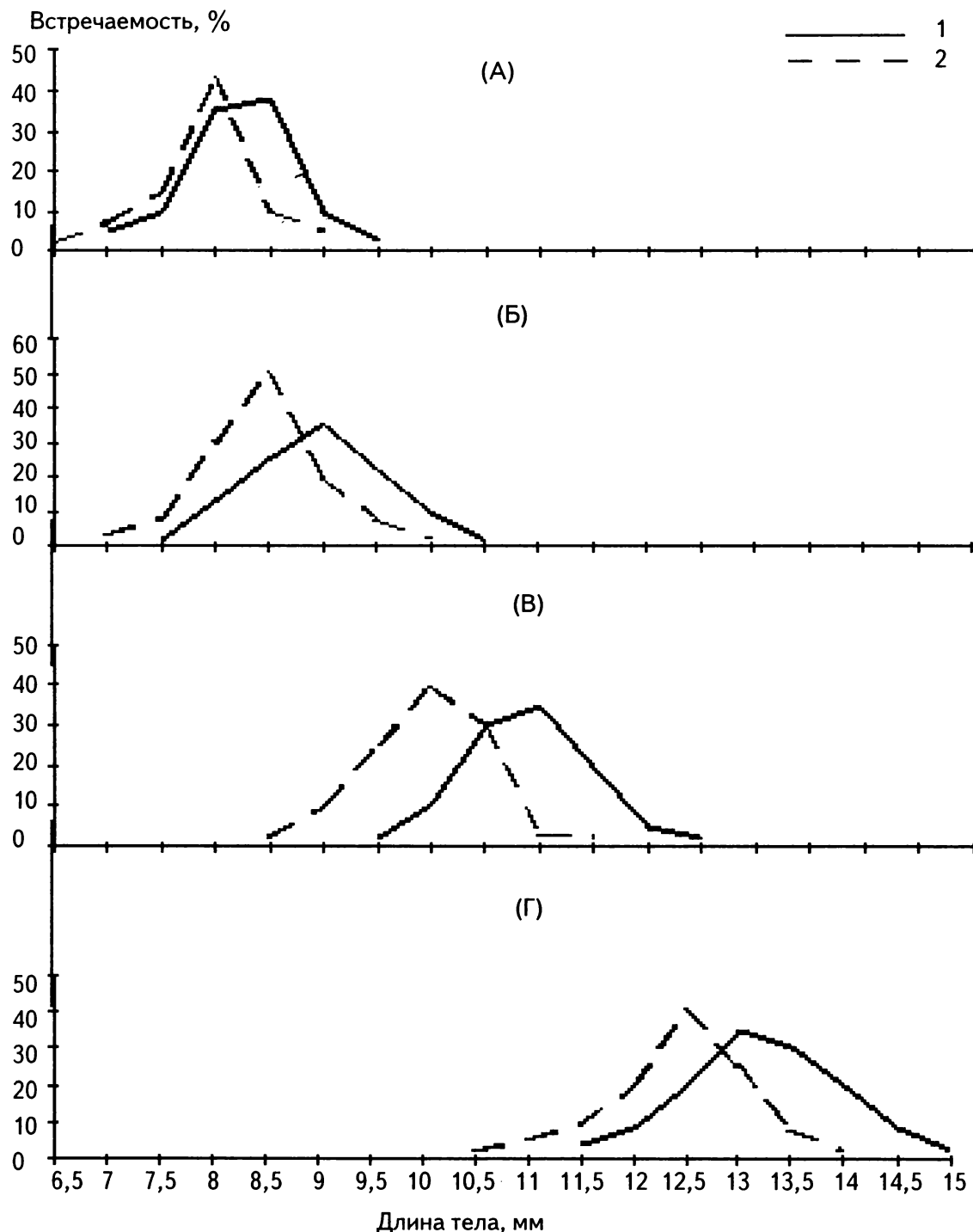


Рис. 2. Вариационные кривые размеров тела покатных личинок тугуна (А), пеляди (Б), чира (Г) в районах нерестилищ (1) и в низовье (2) р. Северная Сосьва.

Сосьва наиболее протяженный миграционный путь. Их скат в низовьях реки имеет свои особенности. В районах нерестилищ пик ската происходит на сутки – двое раньше ледохода; наблюдается прямая зависимость интенсивности миграции от изменений расходов воды; проявляется суточная динамика в начальный период миграции; преимущественное распределение личинок в верхних горизонтах потока (Богданов, Мельниченко, Мельниченко, 1991); векторизация движения личинок по направлению к струям потока с наибольшими скоростями течения; положительная фотореакция. Для ската личинок сиговых рыб в низовьях реки характерны следующие черты: пик ската происходит после ледохода; интенсивность миграции не связана с изменениями расхода воды; наибольшие концентрации личинок наблюдаются в придонных и средних горизонтах потока, отмечается видоспецифическая векторизация движения личинок в транзитном потоке.

Вертикальное распределение личинок в потоке сходно у рыб разных видов. Личинки сиговых рыб, проделав значительный путь от нерестилищ до мест нагула, несколько увеличивают длину своего тела. Линейный рост происходит за счет внутренних резервов, в первую очередь за счет расходования желтка. При этом у личинок несколько снижается вес. Минимальный прирост тела наблюдается у тугуна.

У чира, пеляди и пыжьяна горизонтальное распределение в потоке сохраняется таким же, как на нерестилищах, – наиболее интенсивный скат происходит на стрежне и у вогнутого берега излучин. Тогда как у тугуна распределение в потоке более равномерное. Специфическое распределение личинок тугуна в потоке связано с повышенной его подвижностью. Поведение тугуна во время покатной миграции в русле р. Северной Сосьвы направлено на выход из потока, что способствует расселению в пойме родных рек, а у пеляди, чира, пыжьяна – на удержание в потоке, что приводит

к преимущественному расселению в пойме Оби (Богданов, 1988; 1992).

Смена поведения личинок в конце миграционного пути по сравнению со скатом в районе нерестилищ связана с уменьшением объема желточного мешка, выполняющего помимо энергетических и гидростатическую функцию (Черняев, 1968), а также с усталостью личинок, которые становятся менее подвижными. Часть личинок в период покатной миграции гибнет и некоторое время дрейфует в нижних горизонтах потока.

Комплексы причинно-следственных связей, реализующих покатные миграции молоди рыб, включают три порядка механизмов (Павлов, 1979; Павлов и др., 1981, 1988, 1999). Механизмы первого порядка создают предпосылки миграции, второго – реализуют их, третьи определяют пространственно-временную структуру распределения молоди в потоке. У сиговых рыб к механизмам первого порядка относятся: морфологические адаптации – большой желточный мешок и способность личинок к длительной двигательной активности при отсутствии корма; фотореакция и специфическая поведенческая реакция, обеспечивающая векторизацию движения личинок в потоке. Скат личинок сиговых рыб происходит «пассивно» (механизмы второго порядка), что связано с физической невозможностью сопротивляться потоку. Однако личинки реагируют на течение и при длительном скате могут в определенной мере изменять свое положение в потоке вплоть до выхода из него. Механизмы третьего порядка корректируют пространственное распределение личинок, и они у сиговых рыб сходны с другими видами рыб (Павлов и др., 1999). Особенность сиговых выражается в том, что двигательная гидростатическая реакция при длительной покатной миграции (более 5 суток) ослабевает и личинки изменяют вертикальное распределение в потоке – с преимущественно поверхностного на преимущественно придонное.

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьев Г.А., Сорокин В.Н., Сорокина А.А. 1981. Экология ската личинок омуля в Селенге // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: 44-55.
- Богданов В.Д. 1983. Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: 55-79.
- Богданов В.Д. 1987. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Препринт. Свердловск: 1-60.

- Богданов В.Д. 1988. Пространственное распределение личинок сиговых рыб по акватории Нижней Оби // Биология сиговых рыб. М.: 178-191.
- Богданов В.Д. 1997. Экология молоди и воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби // Автореф. дисс. ... доктора биол. наук. Екатеринбург: 1-38.
- Богданов В.Д. 1998. Морфологические особенности развития и определитель личинок сиговых рыб р. Оби. Екатеринбург: УрО РАН: 1-54.
- Богданов В.Д. 2005. Состояние ихтиофауны Нижней Оби // Экологические исследования на Ямале: итоги и перспективы. Научный вестник. Вып. 1(32). Салехард: 40-49.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н. 1984. Особенности ската личинок сиговых рыб в низовьях р. Северной Сосьвы // Морфологическая характеристика некоторых видов рыб Обь-Иртышского бассейна. Свердловск: 11-28.
- Богданов В.Д., Мельниченко С.М., Мельниченко И.П. 1991. Скаты личинок сиговых рыб в районе нерестилищ на р. Манья (бассейн Нижней Оби) // Вопр. ихтиологии, т. 31: 776-782.
- Дмитриева Т.М., Воинова Н.В. 1988. Особенности энергетического обмена в раннем постнатальном онтогенезе омуля // III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам: Тез. докл., г. Тольятти, 1988. Тольятти: 88-89.
- Добринская Л.А., Ярушина М.И., Богданов В.Д. и др. 1990. Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы. Свердловск.: УрО АН СССР: 1-252.
- Замятин В.А. 1971. Эффективность естественного воспроизводства сиговых рыб в реке Оби // Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. Тюмень: 96-101.
- Иванчинов В.Г. 1935. Река Щучья. Биология и промысел обской сельди // Работы Обь-Тазовской научной рыбхоз. станции, т. 1, вып. 2: 1-139.
- Краснощевков С.И. 1958. О биологии личинок байкальского омуля // Науч.-техн. бюлл. ВНИОРХ, №6-7: 51-54.
- Максимова Л.П., Лебедева Л.И., Коровина В.М. 1967. Опыт подращивания личинок сиговых рыб с применением живых кормов // Сб. тр. Карел. отд. ГосНИОРХ, т. 5, вып. 1: 421-425.
- Мишарин К.И. 1958. Байкальский омуль // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск: 130-287.
- Москаленко Б.К. 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень: Сред.-Урал. кн. изд-во: 1-251.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р. и др. 1981. Покатная миграция молоди рыб в реках Волге и Или. М.: Наука: 1-320.
- Прасолов П.П. 1988. Оценка естественного воспроизводства сиговых рыб в бассейне р. Войкар // Пути повышения продуктивности и рационального использования рыбных ресурсов внутренних водоемов. Тез. докл. Тюмень: 20-22.
- Семенченко С.М. 1988. Влияние продолжительности голодания личинок байкальского омуля на последующий рост и энергообмен // IV конф. по раннему онтогенезу рыб: Тез. докл., г. Мурманск, 1988. Ч. II. Мурманск: 90-92.
- Сорокин В.Н., Сорокина А.А. 1977. Воспроизводство селенгинской популяции омуля и экология ее молоди // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: 141-155.
- Сорокин В.Н., Сорокина А.А., Михалкин А.Ф., Щербакова А.М. 1981. Характеристика нерестилищ и ската личинок северобайкальского омуля. Озера Прибайкальского участка зоны БАМ. Новосибирск: 185-194.
- Хохлова Л.В. 1965. Колебания урожайности молоди омуля р. Селенги // Вопр. ихтиологии, т. 5, вып. 3: 419-425.
- Черняев Ж.А. 1968. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М.: Наука: 1-91.
- Шестаков А.В. 1991а. Некоторые итоги исследований экологии сиговых рыб на ранних этапах онтогенеза в реке Анадырь // Биологические проблемы Севера: Современ. пробл. сиговых рыб. Владивосток: 239-248.
- Шестаков А.В. 1991б. Первые данные по динамике ската личинок сиговых рыб в реке Анадырь // Вопросы ихтиологии, т. 31, вып. 1: 65-72.
- Шумилов И.П. 1970. Динамика ската личинок омуля с нерестилищ реки Верхней Ангары // Биология озер. Вильнюс: 290-298.
- Щербаков А.М. 1983. Динамика ската личинок омуля с нерестилищ р. Кичеры // Динамика численности продуцирования рыб Байкала. Новосибирск: 141-152.
- Юсупов Р. 1990. Динамика ската и численность личинок сиговых рыб реки Анадырь // Сб. тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва, №59: 175-183.