



Российская Федерация

Ямало-Ненецкий
автономный округ

НАУЧНЫЙ ВЕСТНИК

ВЫПУСК № 6 (2) (43)

**ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ СЕВЕРА
ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

САЛЕХАРД
2006

Российская Федерация
Ямало-Ненецкий автономный округ

НАУЧНЫЙ ВЕСТНИК

Выпуск № 6(2) (43)

**Экология растений и животных севера
Западной Сибири**

САЛЕХАРД
2006

Редакционный совет:

Сайфитдинов Ф.Г. —
вице-губернатор Ямало-Ненецкого автономного округа, председатель редакционного совета
Артеев А.В. —
заместитель Губернатора Ямало-Ненецкого автономного округа, заместитель председателя редакционного совета

Члены редакционного совета:

Алексеев С.Е. —
начальник управления координации научных исследований департамента информации и общественных связей
Ямало-Ненецкого автономного округа
Беков М.Б. —
заместитель директора департамента информации и общественных связей
Ямало-Ненецкого автономного округа
Кукевич Ю.А. —
первый заместитель директора департамента информации и общественных связей
Ямало-Ненецкого автономного округа
Лаптандер С.В. —
заместитель директора департамента финансов Ямало-Ненецкого автономного округа
Тимошенко В.П. —
директор Ямальского филиала Института истории и археологии УрО РАН

НАУЧНЫЙ ВЕСТНИК № 6(2) (43)

Экология растений и животных севера Западной Сибири

Редакционная коллегия:

Пасхальный С.П. —
старший научный сотрудник Экологического научно-исследовательского стационара ИЭРиЖ УрО РАН,
кандидат биологических наук (отв. редактор)
Богданов В.Д. —
зам. директора ИЭРиЖ УрО РАН по науке, зав. лабораторией экологии рыб, доктор биологических наук
Магомедова М.А. —
старший научный сотрудник ИЭРиЖ УрО РАН, доктор биологических наук
Соколова Н.А. —
научный сотрудник Экологического научно-исследовательского стационара ИЭРиЖ УрО РАН,
кандидат биологических наук

Очередной выпуск «Научного вестника» посвящен проблемам изучения флоры и фауны, экологии растений и животных полуострова Ямал, Полярного Урала и Нижнего Приобья.

Охарактеризована растительность ранее не исследованной части проектируемого природного парка на Ямале. Рассматриваются задачи изучения, охраны и мониторинга растительности в оленеводческих районах, в т.ч. на особо охраняемых природных территориях.

Проанализированы состав и структура растительных сообществ на восточном макросклоне Полярного Урала в пределах долговременного мониторингового полигона. Выявлен состав и распределение макроводорослей в одной из рек этого района.

Приводятся новейшие материалы по составу и продуктивности зоопланктона, ихтиофауны в ранее малоизученных районах п-ова Ямал.

Серия работ посвящена экологии начального периода жизни рыб бассейна Нижней Оби: эмбриональному развитию сиговых, видовому составу и пространственному распределению личинок сиговых и налима в период нагула. Проанализировано состояние нерестового стада пеляди р. Северной Сосьвы.

Описано население водоплавающих и чайковых птиц поймы Нижней Оби и Приобья в гнездовое время и в период миграций, рассмотрена его сезонная и многолетняя динамика. Приводятся новые данные по орнитофауне п-ова Ямал в зоне контакта типичных и арктических тундр.

Сборник предназначен для специалистов-зоологов, ихтиологов, гидробиологов, геоботаников, экологов, биогеографов, краеведов, специалистов охраны природы, оленеводства, охотничьего и рыбного хозяйства.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ СИГОВЫХ РЫБ НА ЕСТЕСТВЕННЫХ НЕРЕСТИЛИЩАХ В УРАЛЬСКИХ ПРИТОКАХ НИЖНЕЙ ОБИ

В.Д. Богданов

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук,
ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: bogdanov@ecology.uran.ru

Эмбриональное развитие сиговых рыб происходит в течение длительного периода времени при низких температурах воды, что определяет наличие определенных особенностей и адаптаций.

Первые исследования эмбрионального и частично личиночного периода сига под названием «*Coregonus palaed Cuvier*» выполнил Фогт (Vogt, 1842, цит. по Черняеву, 1968). Из отечественных исследователей стадии развития сига *Coregonus lavaretus* (от оплодотворения до гастрюляции) первым описал Ph. Owsiannikow (1874). Более полная картина эмбриогенеза *Coregonus lavaretus baeri* была представлена Н.Д. Никифоровым (1937).

Наиболее обстоятельно эмбриогенез сиговых рыб изучался в 1970-80-е годы. В литературе описывается эмбриональное развитие тугуна (Малышев, 1974), пеляди (Кузьмин, 1963; Волкова, 1972; Prokes, 1977; Котова, 1983; Котова и др., 1985; Кугаевская, 1983; Лебедева, 1985; Решетников и др., 1989), реципрокных гибридов *C. peled* и *C. lavaretus* (Prokes, 1977), сига-лудогы (Вернидуб, 1956; Маненкова, 1974), чудского сига (Кубрак, 1960; Лебедева, 1981), ладожского сига (Приймак, 1986), байкальского омуля и сига (Щелканова, 1962; Черняев, 1968, 1973, 1982), балтийского морского сига (Чертов, Нестеров, 1973), муксуна (Юхнева, 1963; Смольянов, 1966; Лебедева, 1982), чира (Кугаевская, 1967; Кугаевская, Сергиенко, 1988; Лебедева, 1982; Богданов, 1983), пыжьяна (Мигаловский, 1985; Головков, 1986; Кугаевская, Сергиенко, 1988) переславской ряпушки (Борисов, Крыжановский, 1955), нельмы, белорыбицы, сига-нельмушки (Смольянов, 1957), кубенской нельмы (Буланов, 1976, 1979), горного валька *Prosopium williamsoni* (Rajagopal, 1979), сига *C. clupeoides* (Maitland, 1967), европейской ряпушки *C. albula* (Лебедева, 1980; Luczynski, Kirklewska, 1984; Костоусов, 1989), ряпушки Артеди *C. artedii* (Colby, Brooke, 1970, 1973). Исследование эколого-морфологических особенностей эмбрионального развития восьми видов и подвидов сиговых рыб (чудского сига, сига-лудогы, волховского сига, чира, муксуна,

пеляди, ряпушки, рипуса) в сравнительном аспекте проведено О.А. Лебедевой (1976). Также в сравнительном аспекте с целью видового определения развивающейся икры Л.В. Кугаевской и Л.Л. Сергиенко (1988) выполнено описание икры чира, пыжьяна и пеляди. Однако все данные получены авторами в искусственных условиях, при которых продолжительность эмбриогенеза короче, нежели в природной среде. Лишь эмбриональное развитие переславской ряпушки описано по материалам, полученным не только в аппаратах рыбоводного пункта, но и в ящиках, установленных на дно озера и реки. Имеются сведения о партеногенетическом развитии икры сига (Соин, 1953), белорыбицы (Белыева, 1959), омуля (Черняев, 1968).

Эмбриональный период развития сиговых рыб различными авторами разделяется на 7, 8, 9, 10 либо 13-14 этапов. При этом у одного вида может выделяться различное их число. Например, у сига *C. lavaretus* (различные подвиды) описывается 7 этапов (Лебедева, 1976), 8 этапов (Черняев, 1973), 9 этапов (Чертов, Нестеров, 1973; Prokes, 1977), 10 этапов (Смольянов, 1957) и 13-14 этапов развития (Вернидуб, 1956). Несоответствие в числе этапов развития одного вида по данным этих авторов имеет место на стадиях органогенеза и позднее. Исходя из того, что «этап развития – это отрезок развития, на протяжении которого происходит становление новой функции у группы одновозрастных особей» (Сытина, Тимофеев, 1973, стр. 288), нам кажется более приемлемым разделение эмбрионального периода развития сиговых рыб на 8 этапов, в том виде, в котором они описаны Ж.А. Черняевым (1973).

По описанию экологических групп рыб (Крыжановский, 1948) речные формы сиговых рыб относятся к литофильным рыбам, икра которых откладывается на гравийном или гравийно-песчаном грунте на быстром течении. Для нормального развития икры сиговых рыб необходимы определенные экологические условия: высокое содержание кислорода в воде, определенное количество

световой энергии, соответствующая температура, химизм и чистота воды.

Качество икры сиговых рыб не определяется визуальными характеристиками (Мантельман, 1978, 1980). На примере пеляди указанным автором установлено, что самый объективный показатель качества икры – выживаемость эмбрионов.

Степень оплодотворения икры сиговых рыб обычно высокая – 92-95% (Беляева, 1959; Кубрак, 1960; Кугаевская, 1981).

Оптимальные условия для развития зародышей существуют в воде с минерализацией до 300 мг/л, с водородным показателем pH – 6.4-8.0 (Галактионова, 1974; Braum, 1978). Диапазоны значения pH от 3.0 до 4.0 и выше 11.0 летальны для сиговых рыб (Лебедева, 1990). Установлено, что на первых этапах скорость развития икры не зависит от концентрации O_2 , не выходящей за рамки критических значений. Чем моложе стадия развития зародышей, тем шире диапазон кислородных условий, в которых зародыш может развиваться нормально (Юровицкий, 1965). Потребление кислорода увеличивается по мере развития зародыша (Кубрак, 1960; Черняев, 1968; Braum, 1978).

В период развития на естественных нерестилищах рек икра получает большое количество энергии света – 671 кал/кв. см, что намного превышает световую энергию, получаемую икрой, развивающейся в заводских условиях – 24 кал/кв. см (Черняев, Довгий, 1969). По мнению этих авторов, даже снег, лед и шуга не препятствуют проникновению достаточного количества света до дна. Световая энергия оказывает воздействие на обменные процессы эмбрионов сиговых рыб во время развития, регулируя его темп (Черняев, 1991). Установлено, что развитие икры при освещенности менее 5 люкс и более 700 люкс приводит к увеличению гибели зародышей (Черняев, 1990).

Развитие икры всех видов рыб лимитировано определенными температурными пределами, при которых вылупляются жизнеспособные личинки (Мешков, Лебедева, 1977; Лебедева, 1983). Для многих видов рыб эти пределы составляют 10-15°C (Braum, 1978; Канидьев, 1984). Время инкубации продлевается низкими температурами и ускоряется высокими. Количество дней, необходимых для прохождения определенных этапов развития при определенной температуре (в градусах Цельсия), называется градусо-дней и считается величиной постоянной. В настоящее время установлено, что

это верно лишь для узкого предела температур (Blaxter, 1969).

Эмбриональное развитие сиговых рыб, по данным О.А. Лебедевой (1983), в норме может происходить при температуре воды 0°+10°C, при содержании кислорода от 5.0 до 14.0 мг/л. Наиболее эвритермны эмбрионы ряпушки, рипуса, пеляди, чудского сига, стенотермны – чир и муксун. Д. Прайс (Price, 1940), проводя инкубацию икры сиговых рыб при постоянной температуре от 0° до 12°C, обнаружил, что успешное развитие эмбрионов происходит в узком диапазоне температур (от 0.5 до 6°C), а наиболее благоприятная температура +0.5°C. Установлено, что у сиговых рыб возможно нормальное развитие эмбрионов при повышенной температуре в случае имитации сезонного хода температур воды, снижающихся на стадиях бластулы и эпиболии (Турдаков, Никитин, 1972; Городилов, 1988; Черняев, 1990).

Скорость эмбрионального развития сиговых рыб зависит от температуры среды (Борисов, Крыжановский, 1955; Вернидуб, 1956; Braum, 1964; Черняев, 1968; Prokes, 1977; Буланов, 1976; Мешков, Лебедева, 1977; Игнатьева, 1979; Rajaqoral, 1979; Борисов, Конурбаев, 1983; Городилов, 1988). Установлено, что повышение температуры воды до известных пределов вызывает ускорение развития. Однако есть и отклонения от этого общего правила. Ж.А. Черняев (1968, 1981a, 1982) полагает, что на ранних этапах развития (эпиболия и образование миотомов) повышение температуры вызывает замедление развития. Начиная с этапа развития эмбриональной системы кровообращения, повышение температуры приводит к ускорению развития. По нашим данным, у сиговых рыб различия в темпе обрастания желтка при разных температурах более существенные, но закономерность обратная (см. ниже).

Данные, полученные Н.В. Смирновым (1987) в эксперименте в искусственной среде на байкальском омуле, показывают, что снижение температуры воды осенью и ее стабилизация на минимальном уровне зимой оказывают дифференцированное влияние на скорость эмбриогенеза. Развитие икры, при равенстве температуры на последующих стадиях, предыдущие стадии которой проходили при более высокой температуре, удлиняется. Чем выше температура во время прохождения начальных стадий, тем раньше и четче проявляется замедление развития. Оплодотворение и прохождение начальных стадий эмбриогенеза при более низкой температуре воды приводит к сокращению продолжительности

развития в зимний период. Уменьшение длительности эмбриогенеза сближает даты вылупления.

При инкубации икры на естественных нерестилищах в уральских притоках эти особенности развития также проявляются. Продолжительность нереста всегда превышает продолжительность вылупления. Однако пик нереста и пик интенсивности вылупления личинок по продолжительности равны (Богданов, 1983, 1985).

На темп эмбриогенеза оказывают влияние кислородные условия инкубации икры (Гулидов, 1969, 1971, 1974; Канидьев, 1984). Зародыши, инкубация которых проходит при различных концентрациях кислорода, различаются по степени развития при вылуплении. Чем больше кислорода, тем позже вылупление.

Роль каротиноидных пигментов в развитии икры сиговых полифункциональна (Черняев, 1990). Для дыхания икры важно количественное содержание каротиноидных пигментов, а не их качественный состав. В процессе эмбриогенеза происходит закономерное изменение количества каротиноидных пигментов в цитоплазме и в желтке (Микулин и др., 1978). Интенсивность пигментации икры, в основном, обусловлена интенсивностью цвета жировых капель, собственно желток и плазма окрашены слабо (Валюшок, 1988).

Активный транспорт кислорода от поверхности икринки к дыхательным поверхностям зародыша обеспечивается нервно-мышечной моторикой. У зародышей сиговых рыб от появления до вылупления сохраняется ритмичность движений (Резниченко, 1982).

Нормальное эмбриональное развитие омуля возможно при содержании солей железа в воде от 0.05 до 0.15 мг/л (Балданова и др., 1984).

Партеногенетическое развитие у сиговых рыб возможно лишь в первые дни эмбриогенеза. Неоплодотворенная икра омуля вся погибает на 25-30 сутки развития, что соответствует стадии замыкания желточной пробки (Черняев, 1982).

Развитие сиговых рыб адаптировано к низким температурам и длительному периоду эмбриогенеза. К эмбриоадаптациям относятся: наличие большего количества каротиноидных пигментов и цитохрома b^{560} , цитоплазматическая моторика желточного мешка и ритмичные движения зародыша, обильная сеть капиллярных сосудов (Резниченко, 1982; Черняев, 1990).

Подготовка эмбрионов к выходу из оболочки – один из критических периодов эмбрионального

развития (Мешков, 1965). Известно, что выделение ферментов из желез вылупления происходит под влиянием изменений светового или температурного режимов, химизма воды, а также вследствие действия на икру толчков и встряхиваний (Бузников, Игнатьева, 1958; Иевлева, 1967; Yamagami, 1981). В зависимости от колебаний этих факторов могут происходить сдвиги сроков вылупления. Дефицит кислорода в перевителлиновой жидкости вызывает накопление и секрецию гиалуронидазы и фермента вылупления, в результате вылупляются в первую очередь те эмбрионы, которые испытывают дефицит кислорода (Бузников, 1957). При одинаковой температуре воды вылупление личинок сиговых рыб начинается раньше в случае инкубации икры в подвижном состоянии (Colby, Brooke, 1970). При изучении раннего развития сиговых рыб *C. artedii*, *C. clupeaformis* установлено, что чем меньше температура инкубации икры, тем длиннее вылупившиеся личинки (Colby, Brooke, 1970). Авторами выявлено, что личинки, вылупившиеся первыми при любой температуре инкубации, имеют меньшую длину тела, чем последние. Вылупление личинок в норме начинается с хвоста (Роу, 1970). У сиговых рыб железы вылупления одноклеточные и расположены на нижней стороне головы эмбриона (Luczynski, Nosaja, 1983).

Результаты экспериментов

Для изучения эмбриогенеза и выяснения вопросов, связанных с вылуплением, изменчивостью личинок, а также для составления контрольной коллекции личинок точно установленных видов проводили наблюдения за развитием икры сигов (чира, пыжьяна, нельмы, тугуна и пеляди) в естественных условиях. Для этого икра одной самки, оплодотворенная одним самцом, в количестве около 1-3 тыс. экз. помещалась в деревянные лотки (50x50 и 30x40 см), дно которых было выложено разноразмерной галькой с песком, имитирующих естественный грунт нерестилищ. Лотки устанавливали на дно в районе нерестилищ в рр. Соби и Маньи. Периодически с лотков брали икру для анализа. Весной, непосредственно перед началом вылупления, производили сбор всей оставшейся на лотке икры и анализировали вылупившихся из нее личинок.

Микроскопическое изучение икры и молоди проводили преимущественно на живых объектах. Зародышей рассматривали через оболочку. В от-

дельных случаях использовали методику бокового микроскопирования, разработанную Ж.А. Черняевым (1981б). Иллюстративными документами результатов морфологического изучения служат рисунки, выполненные автором.

Рассматривая эмбриональное развитие тугуна, пеляди, пыжьяна, чира в условиях естественных нерестилищ некоторых уральских притоков Нижней Оби, мы ограничиваемся приведением абсолютных сроков развития и температуры среды во время конкретных стадий развития. В связи с тем, что температура воды во время развития икры от оплодотворения до вылупления в природных условиях не постоянная, мы не смогли оценить продолжительность развития одноименных этапов у исследованных сигов по методу, разработанному Т.А. Детлаф и А.А. Детлаф (1960). Для того чтобы влияние температуры было одинаковым, необходимо закладывать икру разных видов на инкубацию в один день, а это в природных условиях выполнить очень трудно.

Яйцеклетки исследованных рыб относятся к олигоплазматическим (объем плазмы составляет менее 25% объема желтка) (Лебедева, 1976; Мешков, Лебедева, 1977, 1983). Диаметр желтка икринок отдельных видов резко различается (рис. 1). Диаметр желтка овулировавших икринок тугуна, использованных нами для проведения опытов, составил от 1.39 до 1.72 мм, пеляди – от 1.67 до 2.69 мм. Индивидуальная изменчивость самок по этому признаку составляет у тугуна 0.8-5.3%, у пеляди – 0.7-3.5%, у пыжьяна – 1.6-2.1%, у чира – 1.3-4.9%. Обнаружены достоверные различия ($P < 0.05$) среднего веса икринок у чира из р. Северной Сосьвы (6.66 ± 0.11 мг), р. Сыни (6.56 ± 0.14 мг) и р. Соби (6.05 ± 0.11 мг) – в более южных нерестовых притоках масса откладываемой икры больше, чем в северных. Не выявлено зависимости среднего веса и размера желтка икринки от длины, веса тела и упитанности самки.

Наиболее клейкая икра отмечается у пеляди, наименее – у чира. Окраска икры пеляди и тугуна оранжевая, пыжьяна – желтая, а чира – беловато-желтая различной интенсивности.

Установлено, что темп развития икры сиговых рыб на нерестилищах

в уральских притоках на всех стадиях ускоряется при повышении температуры воды. По данным Ж.А. Черняева (1981а, 1982), у байкальского омуля конец обрастания желтка бластодермой при температуре 0.5°C происходит на 16 сутки после начала обрастания (в возрасте 30-31 сут. после оплодотворения), а при температуре 3°C – за 18 сут. (в возрасте 27-28 сут. после оплодотворения). У пеляди при температуре воды 0.2°C процесс эпиболии проходит за 10 суток (в возрасте 27 сут.), а при температуре воды $4.5-5.6^{\circ}\text{C}$ – за 4 суток (в возрасте 10 суток), у тугуна при температуре воды $0.4-0.2^{\circ}\text{C}$ – за 12 суток (в возрасте 24 сут.), а при температуре воды $4.7-7.0^{\circ}\text{C}$ – за 4 суток (в возрасте 9 суток), у пыжьяна при температуре воды 0.2°C – за 9 суток (в возрасте 26 сут.), а при температуре воды $3.5-4.5^{\circ}\text{C}$ – за 4 суток (в возрасте 11 суток). Отмечено относительное уменьшение скорости эпиболии при более высокой температуре.

Температура воды во время эмбриогенеза сиговых рыб на нерестилищах в уральских притоках меняется только в период от нереста до ледостава. В дальнейшем она стабильная – 0.2°C . В связи с этим различия в скорости развития зародышей в разные годы наиболее сильно проявляются на первых этапах эмбриогенеза. Так, например, в год со средними сроками ледостава на р. Манье (12 октября) зародыши тугуна за 16 суток развития достигали стадии 1/3 обрастания желтка бластодермой и образования краевого узелка. Температура воды изменялась от 5 до 0.6°C . В год с поздним ле-

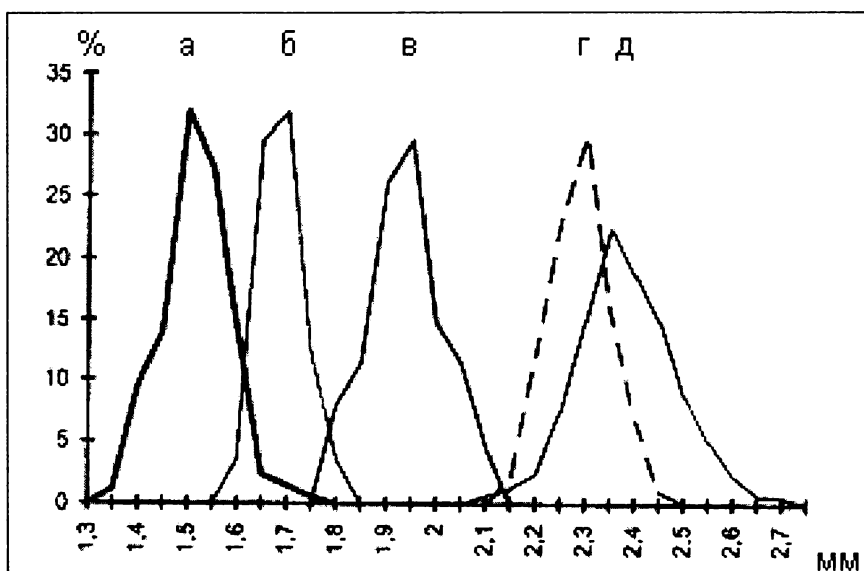


Рис. 1. Диаметр желтка икры сиговых рыб Нижней Оби: а – тугун, б – пелядь, в – сиг-пыжьян, г – нельма, д – чир

доставом (27 октября) эмбрионы тугуна за этот же промежуток времени достигали стадии появления глазных бокалов. Температура воды изменялась от 11.0 до 1.4°C. Сроки нереста в оба года были одинаковыми. Наиболее значительны различия скорости

развития икры, выметанной в начале нереста и в конце его. Так, у икры пеляди, выметанной задолго до ледостава и проходящей развитие при температуре воды 2.5-7°C, гастрюляция наступает в три раза быстрее, чем у икры, выметанной после ледостава

Таблица 1

Описание стадий развития икры пеляди при различной температуре воды, в условиях эксперимента, в р. Манья

№	Стадия развития	1979, 1982 гг.		1980 г.		1981 г.	
		Про-сть* развития	t воды, °C	Про-сть* развития	t воды, °C	Про-сть* развития	t воды, °C
1	Осеменение	0	0.2	0	7.5	0	2.5
2	Окончание набухания икры	5 час	0.2	4 час	7.5	4.5 час	2.5
3	2 бластомера	28 час	0.2	8 час	7.0	12 час	2.5
4	4 бластомера	48 час	0.2	12 час	7.0	21 час	3.5
5	8 бластомеров	54 час	0.2	16 час	7.0	28 час	3.5
6	16 бластомеров	70 час	0.2	21 час	6.0	36 час	4.0
7	32 бластомера	90 час	0.2	28 час	0.2	44 час	5.0
8	Многоклеточная бластула. Клетки подсчитать невозможно	120 час	0.4	40 час	6.0	56 час	7.0
9	Многоклеточная бластула. Между перибластом и бластодермой просматривается полость бластоцеля	15 суток	0.2	6 суток	2.0	5 суток	5.3
10	Начало гастрюляции. Бластодиск и полость бластоцеля увеличены. На бластодиске появляется утолщение, намечающее место будущего заднего конца зародыша. Эпибolia бластодермы еще не началась	17 суток	0.2	7 суток	1.4	6 суток	5.6
11	Бластодерма обрастает желточный мешок на 1/3. Образован краевой узелок	21 сутки	0.2	8 суток	1.0	7 суток	4.5
12	1/2 обрастания желточного мешка бластодермой. Краевой узелок принимает вид краевого языка. Бластоцель увеличен в диаметре, расположен в противоположной стороне от краевого языка	23 сутки	0.2	10 суток	0.6	8 суток	4.5
13	Окончание эпиболлии. Бластоцель модифицирован в перибластический синус	26 суток	0.2	14 суток	1.02	10 суток	4.5
14	Эмбрион охватывает половину желточного мешка. Головной и хвостовой отделы увеличены	32 суток	0.2	17 суток	0.5	13 суток	3.6
15	Появление глазных бокалов. Миомеров около 10 штук	36 суток	0.2	20 суток	3.0	18 суток	2.2
16	Обособление хвостового отдела от желточного мешка	-	-	36 суток	0.2	31 сутки	0.2
17	Появление слуховых плакод. Начало дифференцировки мозга. Появление плавниковой каймы на хвосте. Начало движения хвоста	-	-	43 суток	0.2	40 суток	0.2
18	Образование кишечной трубки, анального отверстия, зачатков грудных плавников. Миомеров около 55	-	-	48 суток	0.2	47 суток	0.2
19	Появление меланинового пигмента по краю глазных бокалов	-	-	55 суток	0.1	-	-

Примечание. * Здесь и далее (табл. 2- 6) «Продолжительность»

(табл. 1). Аналогичный пример можно привести и для пыжьяна (табл. 2). На нерестилищах рек, расположенных в более северных широтах (рр. Сось, Харбей, Лонготъеган), развитие икры сиговых рыб всех видов обычно начинается при температурах ниже 1°C, что обуславливает более низкую скорость развития большинства икринок. Эмбриональное

развитие чира, нерестящегося во время ледостава, протекает при температуре не выше 0.4° С. Благодаря этому скорость развития его икры в отдельные годы и на разных реках практически не отличается и более замедленная на первых стадиях развития по сравнению с другими видами сиговых рыб (табл. 3 и 4).

Таблица 2

Эмбриональное развитие чира на нерестилищах, в условиях эксперимента, температура воды 0.4 – 0.2°C, р. Манья, 1978-1979 гг.

№	Стадия развития	Продолжительность развития
1	Осеменение	0 час
2	Окончание набухания икры	5 час
3	Формирование бластодиска и периферического перибласта	15 час
4	2 бластомера	26-29 час
5	4 бластомера	30-45 час
6	8 бластомеров	48-53 час
7	16 бластомеров	68 час
8	32 бластомера	92 час
9	64 бластомера	120 час
10	Многоклеточная бластула	7 суток
11	Образование бластоцеля	15 суток
12	Начало гаструляции	17 суток
13	1/2 обрастания желточного мешка бластодермой	21 сутки
14	Окончание эпиболии	26 суток
15	Эмбрион охватывает половину желточного мешка. Головной и хвостовой отделы увеличены	33 суток
16	Появление глазных бокалов. Миомеров около 10 штук	36 суток
17	Появление зрачка	38 суток

Таблица 3

Эмбриональное развитие чира на нерестилищах, в условиях эксперимента, р. Сось, сезон 1977-1978 годов

№	Стадия развития	Про-сть раз-вития, сутки	t° воды, °C
1	Осеменение	0	0.2
2	1/2 обрастания желтка бластодермой	21	0.1
3	Появлением глазных бокалов. Миомеров – 10	37	0.1
4	Обособление хвостового отдела от желтка. Появление слуховых плакод. Миомеров около 30. Жировых капель около 30	50	0.1
5	Начало дифференцировки мозга на отделы. Образование кишечной трубки, анального отверстия, зачатков грудных плавников. Хвост подвижный. Миомеров около 50. Длина тела 4.8-5.0 мм	64	0.1
6	Появление меланинового пигмента в глазных бокалах. Длина тела 5.0-5.4 мм	75	0.1
7	Появление форменных элементов крови. Длина тела 7.0-7.5 мм	80	0.1
8	Начало пульсации сердца. Появление клеток меланофор на желточном мешке и кишечнике. Туловищных миомеров около 40. Длина тела 7.8-8.0 мм. Жировых капель 10.	90	0.1
9	Длина тела 8.5-10.8 мм. При длине 8.5 мм – начало дифференциации плавниковой каймы. Появление зачатка печени. Кровообращение замкнутое. Тело извлеченного из оболочки эмбриона выпрямляется	132	0.1

№	Стадия развития	Про-сть раз-вития, сутки	t° воды, °C
10	Длина тела 9.0-11.2 мм. При длине тела 10 мм появление зачатка нижней челюсти. Кро-ветворный мешочек и перибластический синус редуцированы. Оперкулярная крышка прикрывает первую жаберную дугу. Туловищных миомеров – 42, хвостовых – 21. Жировая капля – одна или две. На спинной части туловища и голове есть каротиноидный пигмент. Длина желточного мешка – 1.94 мм, высота – 1.88 мм	138	0.1
11	Начало подвижного состояния челюстно-жаберного аппарата. Появление гуанина в глазах. Помещенные в пробирки, личинки вылупляются через 5-7 часов	170	0.1
12	Личинки вылупляются сразу после взятия икры с лотков. Длина желточного мешка 1.9 мм, высота – 1.4 мм	176	0.1
13	Вылупление личинок на нерестилищах	208 -220	0.2-2.0

Таблица 4

Эмбриональное развитие сига-пыжьяна на нерестилищах, в условиях эксперимента, р. Манья

№	Стадия развития	1979, 1982 гг.		1981 г.	
		Про-сть* развития	t воды, °C	Про-сть* развития	t воды, °C
1	Осеменение	0	0.2	0	3
2	Окончание набухания икры	5 час	0.2	4 час	3
3	Сформирован бластодиск	15 час	0.2	9 час	3
4	2 бластомера	28 час	0.2	20 час	2.5
5	4 бластомера	48 час	0.2	-	-
6	8 бластомеров	54 час	0.2	30 час	2.5
7	16 бластомеров	70 час	0.2	40 час	2.5
8	Многоклеточная бластула. Клетки просматриваются, но подсчет невозможен	120 час	0.2	56 час	2.5
9	Многоклеточная бластула. Образование бластоцеля	15 суток	0.2	6 суток	3.5
10	Начало гастрюляции	17 суток	0.2	7 суток	7
11	1/3 обрастания желточного мешка бластодермой	20 суток	0.2	8 суток	5.3
12	1/2 обрастания желточного мешка бластодермой	21 сутки	0.2	9 суток	5.6
13	3/4 обрастания желточного мешка бластодермой	25 суток	0.2	10 суток	4.5
14	Окончание эпиболии	27 суток	0.2	11 суток	4.5
15	Эмбрион охватывает половину желточного мешка. Головной и хвостовой отделы увеличены	31 сутки	0.2	12 суток	4.5
16	Появление глазных бокалов	36 суток	0.2	14 суток	4.5
17	Появление зрачка	-	-	19 суток	3.6
18	Появление слуховых плакод, сердечной трубки	-	-	26 суток	0.2
19	Начало дифференцировки мозга, появление плавниковой каймы	-	-	30 суток	0.2
20	Образование кишечной трубки, анального отверстия, зачатков грудных плавников	-	-	33 суток	0.2
21	Появление меланинового пигмента в глазных бокалах	-	-	40 суток	0.4
22	Образование кроветворного мешка. Сердце пульсирует. Кровь окрашена слабо	-	-	51 сутки	0.2

У рассмотренных видов сиговых рыб на этапе бластулы появляется бластоцель, расположенный эксцентрично относительно окружности бластодиска. В процессе эпиболии бластоцель увеличивается и располагается впереди формирующегося

головного отдела зародыша. Данное образование, называемое перибластическим синусом, описано у сига-лудог, чудского сига, пеляди, чира, муксуна, омуля и др. (Лебедева, 1976; Турдаков, Никитин, 1972; Черняев, 1982). Считается, что перибластиче-

ский синус принимает на себя совместно с жировыми каплями гидростатическую функцию, удерживая зародыш головным отделом внутри оболочки в верхней части перевителлинового пространства, что способствует газообмену зародыша со средой (Соин, 1953; Черняев, 1982). При дальнейшем развитии у перибластического синуса сокращается площадь основания и увеличивается высота.

На первых стадиях развития икры у отдельных видов наблюдается различное количество жировых капель. Наибольшее количество их у чира и нельмы, затем (по убывающей) – у пыжьяна, пеляди и тугуна. Прослеживается закономерность – чем крупнее икра,

тем больше количество жировых капель. На стадии пигментации глаз жировые капли под воздействием движения эмбриона сливаются в одну – две капли, располагающиеся под перибластическим синусом.

В представленных хронологических таблицах (табл. 1-6) кратко описаны некоторые стадии эмбрионального развития пеляди, чира, сига-пыжьяна и тугуна рр. Сось и Манья, без выделения этапов, и указана продолжительность периода от оплодотворения до конкретной стадии развития при колеблющейся температуре среды. Рисунки дополняют описание стадий развития икры (рис. 2-7). Стадии на рисунках соответствуют табличным.

Таблица 5

Эмбриональное развитие тугуна на нерестилищах, в условиях эксперимента, р. Манья

№	Стадия развития	1979 г.		1980 г.		1981 г.	
		Прод-сть развития	t°C воды	Прод-сть развития	t°C воды	Прод-сть развития	t°C воды
1	Осеменение	0	4.0	0	11.0	0	4.0
2	Окончание набухания икры	4 час	5.0	3 час	11.0	-	-
3	2 бластомера	10 час	5.0	8 час	11.0	-	-
4	4 бластомера	20 час	5.0	13 час	10.0	-	-
5	8 бластомеров	-	-	20 час	10.0	-	-
6	16 бластомеров	-	-	26 час	7.0	-	-
7	Многоклеточная бластула	36 час	2.0	-	-	-	-
8	Образование бластоцеля	5 суток	0.5	-	-	6 суток	4.0
9	Начало гастрюляции	11 суток	0.4	5 суток	7.0	9 суток	3.0
10	1/3 обрастания желточного мешка бластодермой	16 суток	0.6	-	-	10 суток	2.5
11	1/2 обрастания желточного мешка бластодермой	-	-	6 суток	6.0	11 суток	2.5
12	3/4 обрастания желточного мешка бластодермой	20 суток	0.2	7.5 суток	6.0	13 суток	2.5
13	Окончание эпиболии	24 суток	0.2	8 суток	4.0	14 суток	3.5
14	Эмбрион охватывает половину желточного мешка. Головной и хвостовой отделы увеличены	-	-	13 суток	0.6	16 суток	5.0
15	Появление глазных бокалов. Миомеров около 10 шт.	-	-	17 суток	0.8	18 суток	7.0
16	Появление зрачка	-	-	20 суток	1.0	-	-
17	Обособление хвостового отдела от желточного мешка. Миомеров около 32	-	-	28 суток	0.4	21 суток	4.5
18	Появление слуховых плакод. Появление плавниковой каймы на хвосте. Начало движения хвоста	-	-	41 суток	0.2	24 суток	4.5
19	Образование кишечной трубки, анального отверстия, зачатков грудных плавников	-	-	48 суток	0.2	32 суток	2.6
20	Появление меланинового пигмента в глазных бокалах	-	-	58 суток	0.2	41 суток	0.2
21	Появление кроветворного мешка. Сердце пульсирует (34 удара в мин.). Кровь слегка окрашена	-	-	-	-	54 суток	0.2
22	Появление на теле меланиновой пигментации. Длина зародыша 4.8 мм	-	-	-	-	63 суток	0.2

Таблица 6

Эмбриональное развитие тугуна на нерестилищах, в условиях эксперимента, р. Сось, 1977-1978 гг.

N	Стадия разви	Прод-сть развития, сутки	t воды
1	Осеменение	0	0.5
2	Обособление хвостового отдела от желточного мешка. Миомеров 26-28	57	0.1
3	Появление меланинового пигмента в глазных бокалах. Длина тела 3.5-4.5 мм. У крупных зародышей туловищных миомеров 31, хвостовых – 21	84	0.1
4	Длина тела 4.0-5.8 мм. При длине 5.0 мм - начало пульсации сердца. Кровь окрашена. Глазные бокалы черные. На теле есть меланофоры. Длина тела 5.5-7 мм. При длине 7.0 мм – начало замкнутого кровообращения. Грудные плавники подвижны. Оперколярная крышка начинает прикрывать жаберные дуги. Меланофоры развиты. Появление каротиноидного пигмента на теле. Начало дифференциации плавниковой каймы. Тело извлеченного из оболочки эмбриона выпрямляется. Длина желточного мешка – 1.09 мм, высота – 1.04 мм. Длина 7.0-8.5 мм. При длине 7.5 мм движения челюстно-жаберного аппарата	170	0.1
5	Окончание дифференциации плавниковой каймы. Появление гуанина в глазах. Вынутый из оболочки способен плавать	209	0.1
6	Вылупление личинок на нерестилищах.	около 24	0.2-2.0

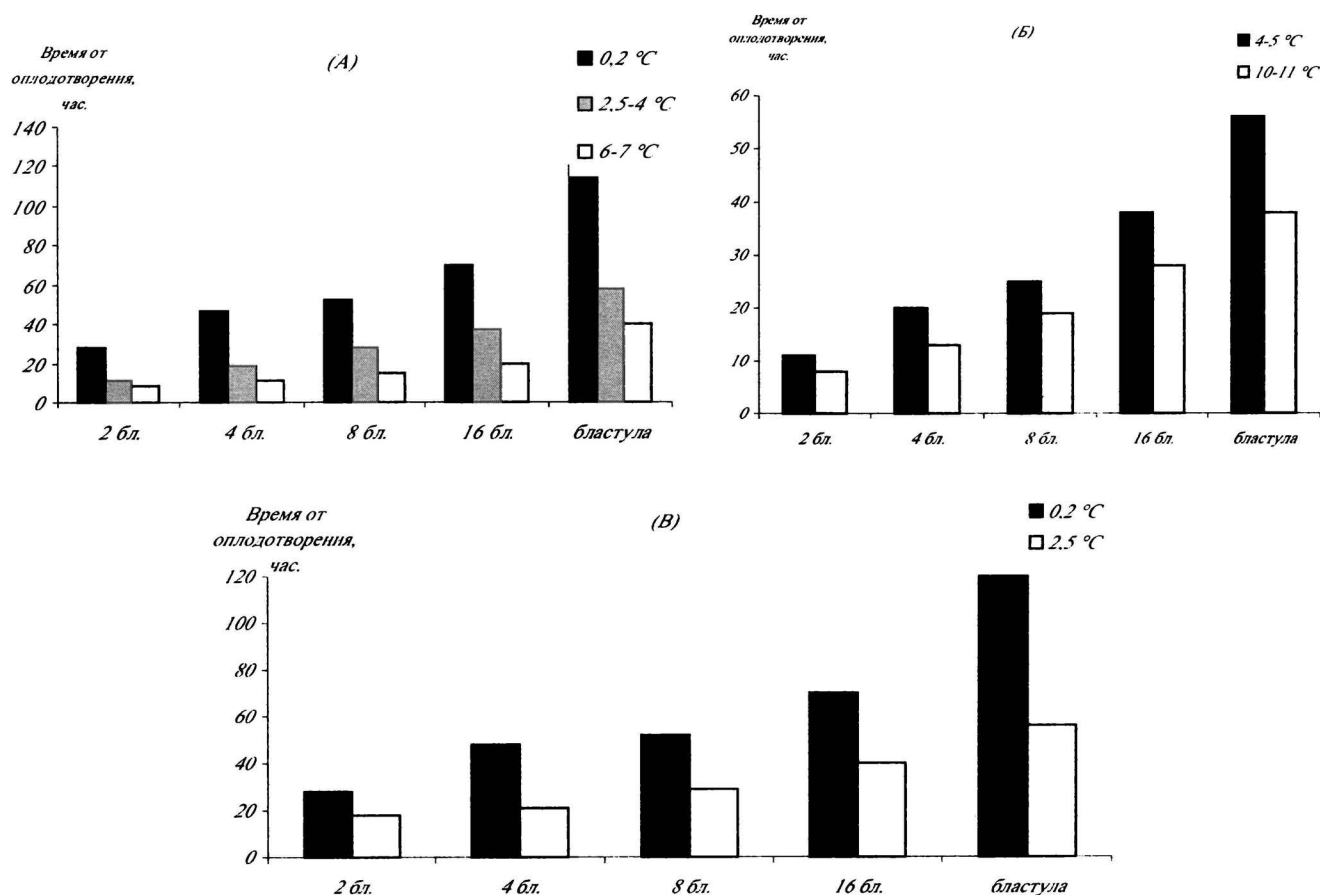


Рис. 2. Влияние температуры на скорость дробления бластодиска в процессе эмбриогенеза сиговых рыб:

А – пелядь, Б – тугун, В – сиг-пыжсян

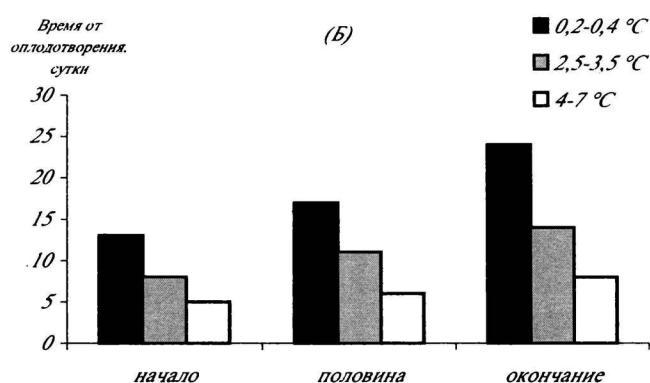
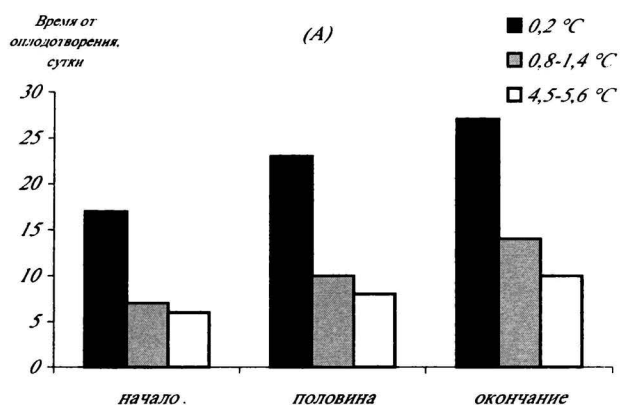
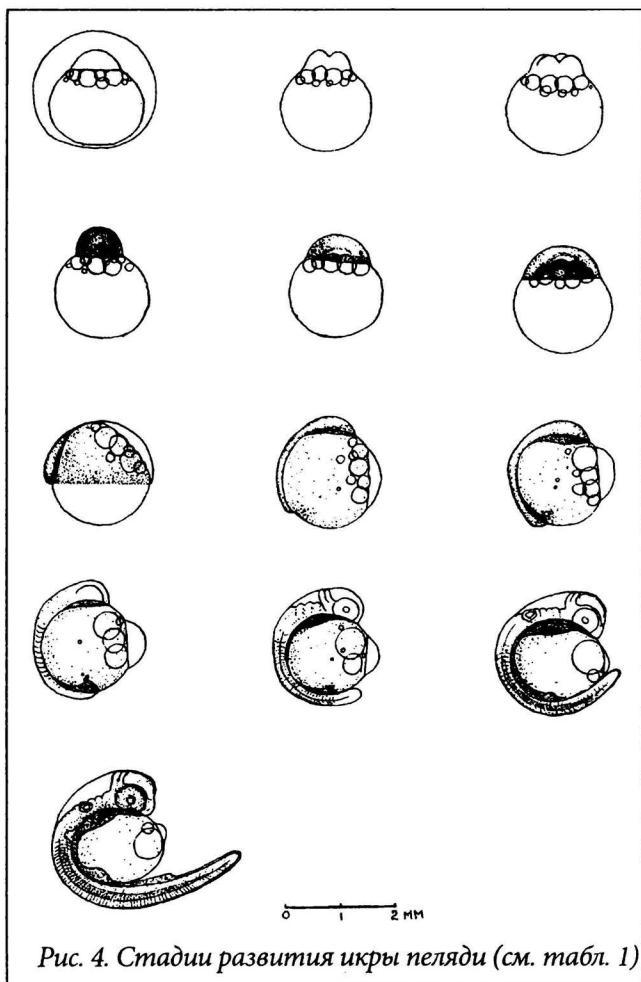
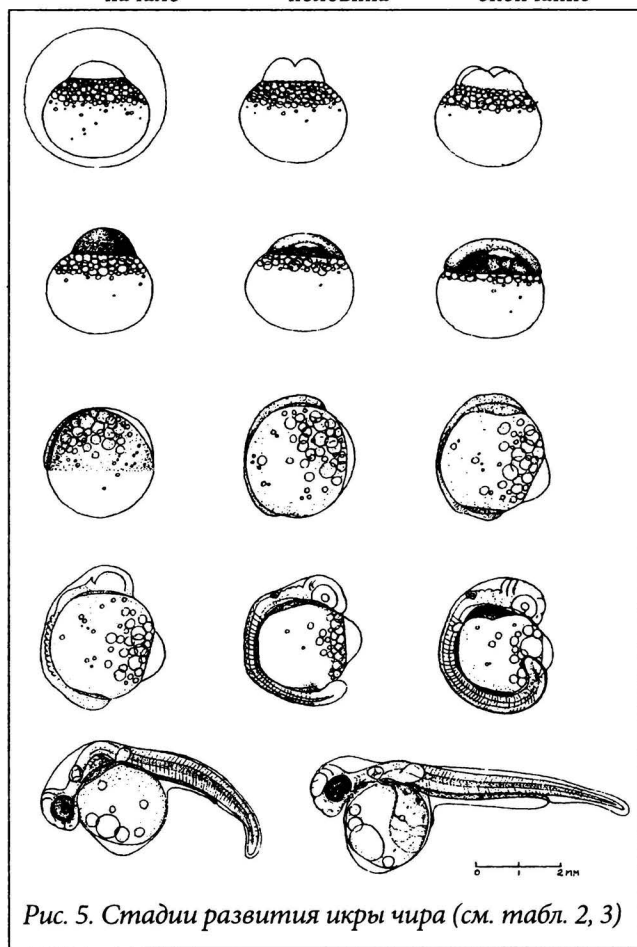


Рис. 3. Скорость обрастания желтка бластодермой в зависимости от температуры воды: А — пелядь, Б — тугун, В — сиг-пыжьян



Скорость развития икры сиговых рыб на нерестилищах рек на первых этапах эмбриогенеза может существенно различаться, что связано с колебаниями температуры воды. При более высокой температуре воды скорость дробления, обрастания желтка



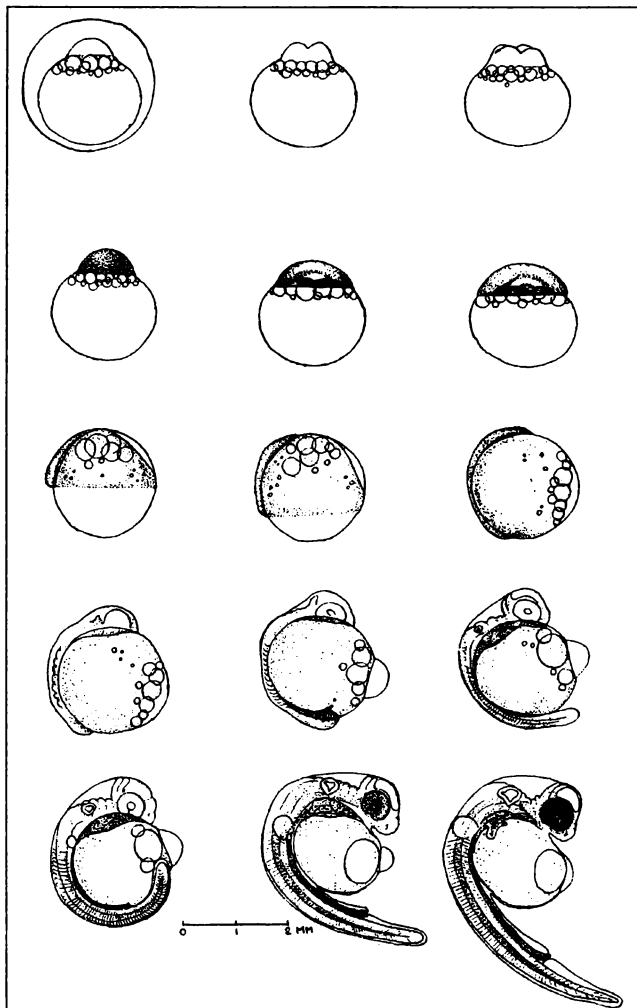


Рис. 6. Стадии развития икры сига-пыжьяна (см. табл. 4)

бластодермой, темп органогенеза выше (рис. 2, 3). Более поздние этапы развития зародышей, вплоть до вылупления, всегда протекают при стабильной температуре воды, около 0°C , и темпы их прохождения из года в год почти постоянные.

В конце эмбрионального периода развития сиговых (22 – 24 апреля) на экспериментальных лотках производили сбор икры. Выбирали почти всю оставшуюся живую икру и помещали ее в пробирки. Из части икры личинки вылуплялись сразу же или на протяжении 1-2 час, остальных личинок извлекали искусственно. Поскольку ската личинок на нерестилищах в это время еще не отмечалось, вылупление опытных личинок можно считать следствием спровоцированного механического раздражения и повышенной световой радиации во время сбора проб.

Длина тела личинок, извлеченных из оболочки икры, всегда меньше, чем у вылупившихся личинок.

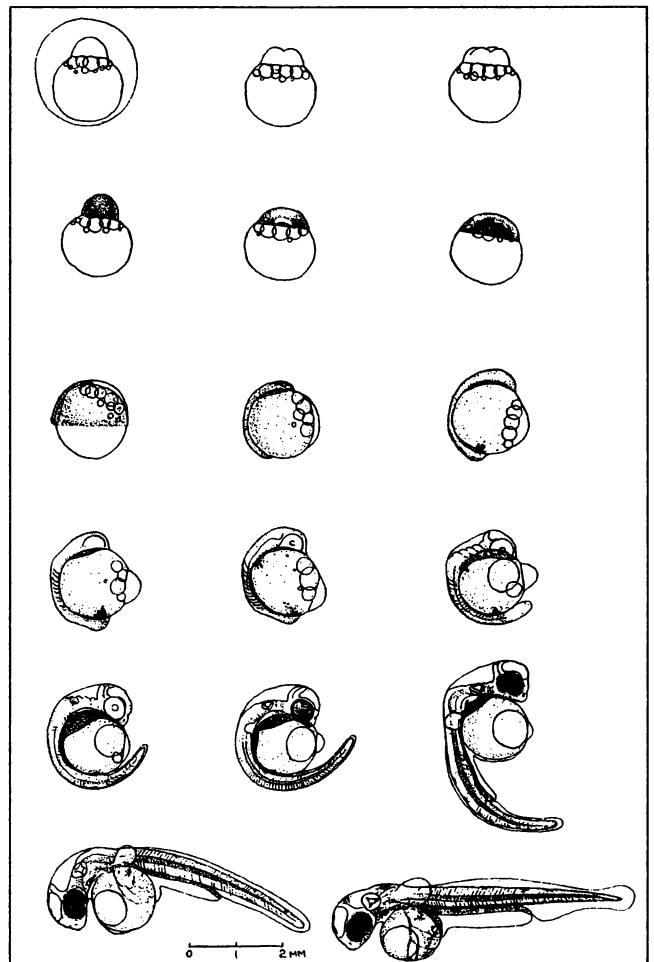


Рис. 7. Стадии развития икры тугуна (см. табл. 5, 6)

Чем больше время развития до момента вылупления, тем крупнее личинки, то есть рост эмбрионов не прекращается до конца эмбрионального периода развития, независимо от его продолжительности. Зародыши при вылуплении имеют значительный запас желтка, размеры которого варьируют. У более мелких личинок желточный мешок (вместе с жировой каплей) несколько крупнее.

Соотношение количества личинок чира, вылупившихся после взятия пробы и извлеченных из оболочки искусственно, зависит от сроков развития. Например, при прохождении развития меньше 165 суток большая часть зародышей не вылупляется, а вылупившиеся личинки малоподвижны, плохо пигментированы. После 165-170 суток развития вылупляется более 50% личинок чира, причем жизнеспособность их выше – личинки способны активно плавать продолжительное время. Наибольшее количество личинок, способных к вылуплению, наблюдается после прохождения

185-190-суточного развития. Вылупившиеся личинки пыжьяна в опыте спустя 187 суток развития составляли 97.5%. Все личинки тугуна на 209 сутки способны к нормальному вылуплению. У пеляди вылупление 100% особей наблюдалось после 188-190 суток.

В результате проведенных экспериментов в естественных условиях нерестилищ нами установлено, что при средних условиях развития массовое вылупление наиболее жизнеспособных личинок чира и пыжьяна возможно на 185-190-е сутки развития. К этому же сроку возможно вылупление всех личинок пеляди, тогда как у тугуна стопроцентное вылупление может происходить после 200 суток развития.

Этап вылупления большинства эмбрионов чира в разные годы наступает в одни сроки развития, а у пыжьяна, пеляди и тугуна сроки могут меняться, так как первые стадии развития их икры, в отличие от чира, могут проходить либо при высоких, либо при низких температурах воды.

По запасам желтка личинки чира из р. Соби уступают маньинским. Большие запасы эндогенной пищи у молоди чира из р. Маньи экологически оправданы, так как их миграционный путь от мест инкубации к нагульным водоемам в 10 раз длиннее, чем у молоди из р. Соби. Ранее нами были установлены достоверные различия по весу икры у чира из этих рек (Мельниченко, Богданов, 1979). Изменчивость длины тела зародышей, полученных из икры одной самки, в конце эмбрионального периода развития довольно высока: у чира составляет от 4.5 до 11.9%, у пеляди – 2.3 и 4.9% и не отличается от изменчивости длины тела покатных личинок.

Разнокачественность личинок на этапе вылупления формируется в процессе эмбриогенеза под влиянием внутренних причин, зависящих от качества производителей и икры (Харченко, 1969; Мانتельман, 1976, 1978; Ходжер, 1977), а также под воздействием внешней среды (Кугаевская, 1983). Зависимость изменчивости личинок от условий развития подтверждается следующими наблюдениями. Период шугохода на р. Манье во время ледостава совпадает по времени с массовым нерестом чира, в результате чего в толще шуги оказывается «замурованным» большое количество его икринок. Икры других видов рыб в шуге значительно меньше. Поскольку зашуговывание русла происходит за один – два дня, то возраст личинок одинаковый. Изменчивость личинок чира, инкубирующихся в шуге, оказалась ниже ($CV = 3.9\%$, при длине тела 11.83 ± 0.04 мм), чем на экспериментальных лотках,

где икра развивалась в различных условиях – на поверхности, под камнями и песком ($P > 0.01$).

ЛИТЕРАТУРА

- Балданова Д.Р., Болотова Т.Т., Конлова Р.П. 1984. Результаты инкубации икры омуля на селенгинском рыбноводном заводе в условиях водоснабжения из подземных источников // Сб. науч. тр. / ГосНИОРХ. Вып. 211: 43-49.
- Беляева В.И. 1959. Развитие неоплодотворенной икры белорыбицы // Рыбн. хоз-во. №2: 13-15.
- Богданов В.Д. 1983. Эмбриональное развитие обского чира в естественных условиях // Морфологическая структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб: Тез. докл. Координац. совещ. по лососевид. рыбам, Ленинград, март 1983. Л.: 16-17.
- Богданов В.Д. 1985. Экологические аспекты размножения сиговых рыб в уральских притоках Нижней Оби // Экология. №6: 32-37.
- Борисов П.Г., Крыжановский С.Г. 1955. Развитие икры и личинок переславской ряпушки // Сб. тр. / Мосрыбвтуз. Вып. 7: 25-35.
- Борисов С.И., Конурбаев А.О. 1983. Влияние температуры воды в период инкубации на эмбриональное и постэмбриональное развитие иссык-кульской форели // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: 86-89.
- Буланов Д.П. 1976. Эмбриональное развитие кубенской нельмы // Изв. ГосНИОРХ. Т. 118: 23-36.
- Буланов Д.П. 1979. Этапы эмбрионального развития кубенской нельмы // Сб. тр. ГосНИОРХ: 121-131.
- Бузников Г.А. 1957. К физиологии желез вылупления эмбрионов костных рыб // Журн. общей биологии. Т. 23, №5: 350-359.
- Бузников Г.А., Игнатьева Г.М. 1958. Ферменты вылупления // Успехи соврем. биологии. Вып. 3 (6): 337-356.
- Валюшок Д.С. 1988. Качественный состав и локализация пигментов в икре сиговых рыб // III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам: Тез. докл., Тольятти, 1988 г. Тольятти: 46-48.
- Вернидуб М.Ф. 1956. Морфологические и физиологические изменения в эмбриональный период развития сига-лудогы // Сб. тр. / Карел.-Фин. отделение АН СССР. Вып. V: 103-118.
- Волкова Л.В. 1972. Влияние качества икры на рост и развитие молоди пеляди // Сб. тр. / Белорус. НИИ рыб. хоз-ва, №8: 123-129.

Галактионова Е.Л. 1974. Экспериментальное исследование воздействия солености и pH на развивающуюся икру и личинок пеляди // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития: Тез. докл., Мурманск, 1974. Мурманск: 46-48.

Головков Г.А. 1986. Эмбриональное развитие сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) в условиях ЦЭС ГосНИОРХ «Ропша» // Сб. тр. / ГосНИОРХ. Вып. 247: 44-54.

Городилов Ю.Н. 1988. Сравнительный анализ динамики раннего онтогенеза лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии. Т. 28, вып. 2: 230-241.

Гулидов М.В. 1969. Эмбриональное развитие щуки (*Esox lucius*) при различных кислородных условиях инкубации // Вопр. ихтиологии. Т. 9, вып. 6: 1046-1058.

Гулидов М.В. 1971. К характеристике эмбрионального развития некоторых карповых рыб в зависимости от кислородных условий при инкубации // Докл. АН СССР. Т. 197, №2: 497-500.

Гулидов М.В. 1974. Влияние различных кислородных условий инкубации на выживание и некоторые особенности развития верховки в эмбриональный период жизни // Вопр. ихтиологии. Т. 14, вып. 3: 454-459.

Детлаф Т.А., Детлаф А.А. 1960. О безразмерных характеристиках продолжительности развития и эмбриологии // Докл. АН СССР. Т. 134, №1: 199-202.

Игнатьева Г.М. 1979. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. М.: 1-175.

Иевлева М.Я. 1967. Устойчивость развивающейся икры красной к механическим воздействиям // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбн. хоз-ва и океанографии. Т. 57: 55-79.

Канидьев А.Н. 1984. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб. М.: 1-215.

Костоусов В.Г. 1989. Эмбриогенез европейской ряпушки (*Coregonus albula* L.) при искусственном воспроизводстве // Динамика зооценозов, проблемы охраны и рационального использования животного мира Белоруссии: Тез. докл. VI зоол. конф., Витебск, 19-21 сент. 1989 г. Минск: 20-21.

Котова О.П. 1983. Критические периоды и аномалии развития зародышей пеляди в Новосибирском рыбопитомнике // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск: 24-25.

Котова О.П., Злоказов В.Н., Егоров Е.В. 1985. Биотехника инкубации икры сиговых в Новоси-

бирском рыбопитомнике // Сб. тр. / ГосНИОРХ. №233: 98-103.

Крыжановский С.Г. 1948. Экологические группы рыб и закономерности их развития // Изв. ТИНРО. Т. 27: 3-114.

Кубрак И.Ф. 1960. Эмбриональное развитие чудского сига, акклиматизированного в прудах Молдавии // Сб. тр. / Ин-т биологии Молд. фил. АН СССР. Т. 11, вып. 2: 33-58.

Кугаевская Л.В. 1967. Обской чир как объект искусственного разведения // Озерное и прудовое хозяйство в Сибири и на Урале. Тюмень: 150-169.

Кугаевская Л.В. 1981. Некоторые особенности биотехники разведения чира // II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл., Петрозаводск, окт. 1981 г. Петрозаводск: 192-196.

Кугаевская Л.В. 1983. Разнокачественность эмбрионов сиговых при вылуплении и сроки перехода их на активное питание // Рыб. хоз-во. №10: 36-40.

Кугаевская Л.В., Сергиенко Л.Л. 1988. Определение вида развивающейся икры рыб рода *Coregonus* (Linne) бассейна Нижней Оби // Сб. тр. / ГосНИОРХ. №284: 52-63.

Кузьмин А.Н. 1963. Эмбриональное развитие пеляди // Сб. тр. / Обь-Тазовск. отд. ГосНИОРХ. Т. 3: 148-164.

Лебедева О.А. 1976. Сравнительная характеристика раннего онтогенеза сиговых рыб // Природа и хозяйственное использование озер Северо-Запада Русской равнины. Т. 1. Л.: 30-57.

Лебедева О.А. 1980. Эмбриональное и личиночное развитие ряпушки (*Coregonus albula* L.) Псковско-Чудского озера // Сб. тр. / ГосНИОРХ. №156: 56-77.

Лебедева О.А. 1981. Экологическая толерантность сиговых рыб на ранних этапах развития // II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл., Петрозаводск, окт., 1981 г. Петрозаводск: 13-16.

Лебедева О.А. 1982. Эмбрионально-личиночное развитие чира *Coregonus nasus* Pallas и муксуна *Coregonus muksun* Pallas // Сб. тр. / ГосНИОРХ. №185: 92-113.

Лебедева О.А. 1983. Температурные адаптации сиговых в период эмбрионального развития // Там же. №209: 56-78.

Лебедева О.А. 1985. Развитие икры и личинок пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Там же. №236: 74-85.

Лебедева О.А. 1990. Влияние активной реакции среды на ранний онтогенез сиговых рыб // Материалы IV Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб, Вологда, нояб. 1990. Л.: 10-12.

Малышев В.И. 1974. Эмбриональное развитие тугуна // Изв. ГосНИОРХ. Т. 92: 98-101.

Маненкова Г.М. 1974. Эмбриональное и личиночное развитие ладожского сига-лудогы // Рыбохоз. изучение внутр. водоемов. №13: 20-29.

Мантельман И.И. 1976. Разработка методов оценки производителей сиговых рыб по выживаемости потомства в эмбриогенезе // Изв. ГосНИОРХ. Вып. 107: 119-125.

Мантельман И.И. 1978. К методам оценки самок сиговых рыб по качеству икры // Изв. ГосНИОРХ. Вып. 134: 133-145.

Мантельман И.И. 1980. К оценке качества икры сиговых рыб // Лососевидные рыбы. Л.: 329-335.

Мельниченко С.М., Богданов В.Д. 1979. Изменчивость веса икры и диаметра желтка чира Уральских притоков Оби // Информ. материалы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск: 50-51.

Мешков М.М. 1965. О некоторых закономерностях перехода от эмбрионального состояния к личиночному // Теоретические основы рыбоводства. М.: 165-167.

Мешков М.М., Лебедева О.А. 1977. Видовая специфика темпа индивидуального развития лососевидных рыб (Salmonoidei) // Эволюция темпов индивидуального развития животных. М.: 200-216.

Мешков М.М., Лебедева О.А. 1983. Строение икринок Teleostei // Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. М.: 61-70.

Мигаловский И.П. 1985. Эмбриональное развитие сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* Верхнетуломского водохранилища // Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебряного водохранилищ Мурманской области. Мурманск: 142-152.

Микулин А.Е., Котик Л.В., Дубровин В.Н. 1978. Закономерности динамики изменения каротиноидных пигментов в процессе эмбрионального развития икры костистых рыб // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. №9: 31-37.

Никифоров Н.Д. 1937. Некоторые особенности в эмбриональном развитии сига *Coregonus lavaretus baeri* // Учён. зап. Ленингр. ун-та. №15: 44-56.

Приймак Л.Я. 1986. Эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие ладожского озерного сига // Сб. тр. / ГосНИОРХ. №248: 23-32.

Резниченко П.Н. 1982. Преобразование и смена механизмов функций в онтогенезе низших позвоночных животных. М.: 1-216.

Решетников Ю.С., Мухачев И.С., Болотова Н.Л. и др. 1989. Пелядь. М.: 1-302.

Смольянов И.И. 1957. Развитие белорыбицы *Stenodus leucichthys leucichthys* (Gul), нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pall.) и сига-нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* // Сб. тр. / Ин-т морфологии животных им. А.Н. Северцева АН СССР. Вып. 20: 232-294.

Смольянов И.И. 1966. Эмбриональное развитие муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. Т. 6, вып. 1: 59-70.

Соин С.Г. 1953. О развитии неоплодотворенной икры лососевых рыб // Рыбное хоз-во. №5: 55-58.

Сытина Л.А., Тимофеев О.Б. 1973. Периодизация развития осетровых (Acipenseridae) и проблема изменчивости организмов // Вопр. ихтиологии. Т. 13, вып. 2: 275-291.

Смирнов Н.В. 1987. Внутрипопуляционная изменчивость скорости эмбрионального развития омуля и факторы ее определяющие. (На примере посольской популяции) // Морфология и экология рыб. Новосибирск: 48-63.

Турдаков А.Ф., Никитин А.А. 1972. Инкубация икры и подращивание личинок севанских сигов. Фрунзе: Илим: 1-35.

Харченко Л.Н. 1969. К вопросу о физиологической оценке качества икры сиговых рыб // Сб. тр. / Урал. отд. Моск. об-ва испытателей природы. Вып. 3: 161-172.

Ходжер Л.Ч. 1977. К вопросу о зависимости качества половых продуктов и жизнедеятельности эмбрионов от возраста производителей у посольского омуля // Сб. тр. / Байкал. отд. СибирьНИИпроект. Вып. 1, №1: 47-54.

Черняев Ж.А. 1968. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М.: 1-91.

Черняев Ж.А. 1973. Размножение и развитие байкальского озерного сига *Coregonus lavaretus baicalensis* Dyb. в связи с вопросом его искусственного разведения // Вопр. ихтиологии. Т. 13, вып. 2: 252-274.

Черняев Ж.А. 1981а. Особенности воздействия температурного и светового факторов на эмбриональное развитие сиговых рыб Байкала // II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл., Петрозаводск, окт., 1981 г. Петрозаводск: 22-25.

Черняев Ж.А. 1981б. Метод бокового микроскопирования с применением вертикальной камеры для прижизненного исследования развития икры рыб // Исследования размножения и развития рыб. М.: 216-221.

Черняев Ж.А. 1982. Воспроизводство байкальского омуля. М.: 1-127.

Черняев Ж.А. 1990. Эколого-морфологические особенности размножения и развития сиговых рыб: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: 1-46.

Черняев Ж.А. 1991. Значение солнечной радиации в период эмбрионального развития сиговых рыб // Биологические проблемы Севера: Соврем. пробл. сиговых рыб. Владивосток, Ч. I: 124-136.

Черняев Ж.А., Довгий Т.Н. 1969. О воздействии световой радиации на развитие икры сиговых рыб // Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск: 50-51.

Чертов Л.Ф., Нестеров В.Д. 1973. Изучение биологии байкальского морского сига *Coregonus lavaretus* в связи с разработкой в биотехнике искусственного разведения // Сб. тр. / ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 94: 157-169.

Щелканова А.И. 1962. Эмбриональное развитие байкальского омуля // Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск: 219-226.

Юровицкий Ю.Г. 1965. Эмбриональное развитие рыб в условиях различного кислородного режима // Журн. общей биологии. Т. 26, вып. 1: 63-79.

Юхнева В.С. 1963. Эмбриональное развитие муксуна // Сб. тр. / Обь-Иртыш. отд. ГосНИОРХ. Новая сер. №3: 138-147.

Blaxter J.H.S. 1969. Development: eggs and larvae // Fish physiology, Academic Press, New York, Vol. 3: 178-252.

Braum E. Experimentelle Untersuchungen zur ersten Nahrungsaufnahme und Biologie der Jungfischen von Blaufelchen (*Coregonus Wartmanni* Bl.), Weibfischen (*C. fera* L.) und Hechten (*Esox lucius* L.) // Arch. Hydrobiol. 1964. Bd. 28, №5: 183.

Braum E. 1978. Ecological aspects of the survival of fish eggs, embryos and larvae // Ecol. Freshwater Fish Prod. Oxford e.a.: 102-136.

Colby P.J., Brooke L.T. 1970. Survival and development of lake herring (*Coregonus artedii*) eggs at various incubation temperatures // Biology of Coregonid Fishes / University of Manitoba Press. Winnipeg: 417-428.

Colby P.J., Brooke L.T. Effects of temperature embryonic development of lake herring (*Coregonus artedii*) // J. Fish. Res. Board Can. 1973. V. 30, №6: 799-810.

Luczynski M., Hosaja M. 1983. Gruczoty enzymu wyklucia zarodkow sielawy, siei i pelugi // Gosp. ryb. 35. №10: 4-5.

Luczynski M., Kirklewska A. 1984. The effects of temperature embryonic development of lake herring // Aquaculture. V. 42, №1: 43-55.

Maitland P.S. 1967. The artificial fertilization and rearing of the eggs of *Coregonus clupeoides* Lacepede // Proc. Roy. Soc. Edinburgh, V. 70, №1: 82-106.

Owsianikow Ph. 1874. Über die ersten Vorgänge der Entwicklung in den Eiern des *Coregonus lavaretus* // Bulletin de l'academie imperiale des sciences de St. Peterbourg, V. 19, №2: 226-236.

Poy A. 1970. Über das Verhalten der Lerven von Knochenfischen beim Ausschlüpfen aus dem Ei // Ber. Dtsch. Wiss. Kon. Meeresforsch. Bd. 21, №1-4: 377-392.

Price J.W. 1940. Time-temperature relations in the incubation of the whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill) // J. Gen. Physiology. №23: 449-468.

Prokes M. 1977. Embryonic development of reciprocal hybrids *Coregonus peled* x *C. lavaretus* // Folia zool. V. 26, №2: 143-156.

Rajagopal P.K. 1979. The embryonic development and the thermal effects on the development of the mountain whitefish, *Prosopium williamsoni* (Girard) // J. Fish. Biol. V. 5, №2: 153-158.

Yamagami K. 1981. Mechanisms of hatching in fish: secretion of hatching enzyme and enzymatic choriolysis // Amer. Zool. V. 21, №2: 459-471.