

## ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА СИГОВЫХ РЫБ

© 2011 г. Ю. С. Решетников\*, В. Д. Богданов\*\*

\* *Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва*

\*\* *Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН – ИЭРиЖ, Екатеринбург*

*E-mail: ysreshetnikov@gmail.com*

Поступила в редакцию 20.12.2010 г.

По особенностям воспроизводства сиговые рыбы (Coregonidae) отличаются от лососевых (Salmonidae) и хариусовых (Thymallidae). В отличие от других лососевидных сиговые рыбы, как правило, нерестятся в осенне-зимний период, они не строят гнёзд и не охраняют икру, а повышенная гибель икры компенсируется высокой плодовитостью. Икра некоторых видов сиговых может развиваться в состоянии пагона. Основными причинами гибели икры сиговых рыб на речных нерестилищах являются нарушения в процессе оплодотворения и развития зародыша, выедание икры хищниками, паразитарные заболевания, а также перемерзание нерестилищ и вынос икры за пределы нерестилищ. В условиях озёр, помимо этих факторов, гибель икры может вызывать дефицит кислорода, заиливание, закисление и загрязнение воды. Выживаемость икры сиговых рыб на нерестилищах в уральских притоках Нижней Оби варьирует в разные годы от 0 до 93%. При стабильных условиях возраст полового созревания связан с достижением рыбой определённых размеров. В водоёмах Севера цикл развития гонад у сиговых рыб может длиться более года. Загрязнение воды тяжёлыми металлами, нефтепродуктами и другими токсикантами приводит к серьёзным аномалиям воспроизводительной системы и к снижению репродуктивного потенциала рыб.

*Ключевые слова:* сиговые рыбы, воспроизводство, периодика нереста, охрана и экологический прогноз.

Условия воспроизводства рыб определяют успешность существования вида как в нативных местах обитания, так и при попадании его в новые водоёмы. Известны два подхода, имеющие важное теоретическое и прикладное значение: анализ на уровне особи (онтогенетические изменения параметров у особей) и анализ популяционных параметров воспроизводства. При оценке воспроизводительной способности вида в целом или отдельных его популяций опираются на такие показатели воспроизводства, как время наступления половой зрелости, возрастной и половой состав нерестового стада, периодичность нереста, плодовитость, выживание молоди и другие. Регуляция воспроизводства рыб осуществляется механизмами на уровне клеток, органов, организмов и популяций (Шатуновский, Рубан, 2010). Известно, что сиговые рыбы (Coregonidae) при их обитании в водоёмах Крайнего Севера имеют свои специфические особенности воспроизводства (Решетников, 1967, 1979, 1980, 1984, 1995, 2007; Черняев, 1971, 1982; Богданов, 1983, 1987, 1997, 2007; Reshetnikov, 1992, 2004; Черняев, Пичугин, 1999; Богданов, Решетников, 2010). В отличие от других видов рыб с весенне-летним нерестом у сиговых с их осенне-зимним нерестом процесс вителлогенеза кратковременный и происходит в осеннее время (Решетников, 1967; Ко-

шелев, 1984), что связано и с различиями в сезонной ритмике генеративного обмена (Решетников и др., 1970, 1971, 1975; Кошелев, 1978, 1984).

Цель данной статьи – показать специфику воспроизводства сиговых рыб, причём особое внимание обращается на экологические аспекты.

Латинские названия рыб приводятся по Атласу пресноводных рыб России (2002) с небольшими изменениями (Решетников, Лукин, 2006; Решетников, 2010а, 2010б; Рыбы заповедников России, 2010).

### Размеры половозрелых рыб

Обычно созревание у рыб наступает при достижении ими определённого размера; быстрорастущие особи созревают в более раннем возрасте, тугорослые – позднее. Отметим, что с возрастом кривая распределения рыб по длине каждой генерации сдвигается вправо, и самые быстрорастущие особи скорее преодолевают размер, при достижении которого рыба становится половозрелой (рис. 1). Однако размер впервые нерестящихся рыб не остаётся постоянным для всех популяций вида; в каждом конкретном случае имеется своё соотношение между темпом роста и размерами, при достижении которых рыба становится половозрелой (Лапин, Юровицкий,

1959; Решетников, 1967, 1980; Кошелев, 1966, 1984, 1985; Решетников и др., 1989).

Среди сиговых рыб имеются короткоцикловые виды (тугун *Coregonus tugun*, ряпушки *C. albula* и *C. sardinella*, пелядь *C. peled*) и длинноцикловые (белорыбица и нельма *Stenodus leucichthys*, муксун *C. muksun*, чир *C. nasus* и др.). Короткоцикловые виды сиговых обычно живут не более 6–10 лет и созревают в возрасте 1–3 лет. Длинноцикловые виды имеют максимальный возраст более 20 лет и половой зрелости достигают в возрасте 8–10 лет. В табл. 1 показаны длина, масса и возраст впервые нерестующих сигов (*C. lavaretus*) Чунозера (Мурманская область, Лапландский заповедник). В этом озере самцы становятся половозрелыми в возрасте от 4+ до 7+ при достижении длины 27–33 см и массы 200–350 г, чаще первый нерест бывает при достижении ими возраста 5+, длины 29 см и массы 270 г. Самки созревают на год позднее в возрасте от 5+ до 8+ при длине 27–33 см и массе 230–400 г; модалный возраст 6+, длина 29.5 см, масса 300 г. Предельный возраст сигов в этой популяции – 15 лет (Решетников, 1980).

В табл. 2 показано соотношение особей пеляди с незрелыми гонадами (неполовозрелые и пропускающие нерест рыбы) и зрелыми гонадами (половозрелые особи) из р. Северная Сосьва. Отметим, что среди пеляди с незрелыми гонадами в возрасте от 4+ и старше могут быть особи, пропускающие нерест (авторы не проводили деление на половозрелых и неполовозрелых рыб, оценивали только состояние гонад). Судя по данным табл. 2, пелядь в этой реке может становиться половозрелой в возрасте 2+, но это единичные особи, в массе созревание наступает в возрасте от 5+ до 7+, рыбы старше 8 лет, вероятно, нерестуют уже не в первый раз. Точное разделение на половозрелых и неполовозрелых рыб позволяет прове-

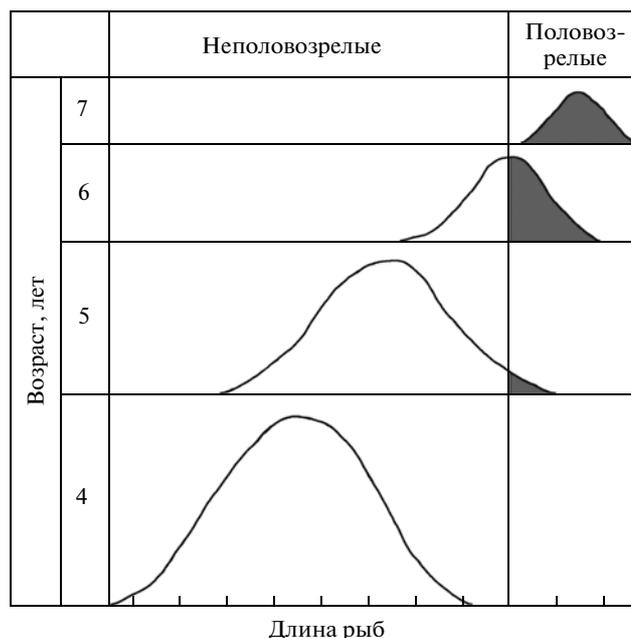


Рис. 1. Схема связи между длиной рыб и возрастом достижения ими половой зрелости.

сти только гистологический анализ гонад (Кошелев, 1978, 1984; Решетников и др., 1989; Исаков, Селюков, 2010; Селюков, 2010).

Некоторые авторы считают рыбу половозрелой при достижении её гонад II стадии зрелости (начало превителлогенеза), однако эта стадия у многих рыб, в том числе и у сигов, может длиться несколько лет. Поэтому мы считаем особь половозрелой, если её гонады достигли III–IV стадии зрелости (что у сигов бывает обычно осенью), далее процесс созревания при отсутствии неблагоприятных факторов среды идёт без перерыва,

Таблица 1. Возраст, длина и масса впервые нерестующих особей сига *Coregonus lavaretus* Чунозера (по: Решетников, 1980)

Возраст, лет	Самцы			Самки		
	Длина, см	Масса, г	<i>n</i>	Длина, см	Масса, г	<i>n</i>
4+	$\frac{27-33}{28.5}$	$\frac{200-330}{250}$	8	—	—	—
5+	$\frac{27-33}{29.1}$	$\frac{210-350}{268}$	88	$\frac{27-33}{29.5}$	$\frac{230-390}{300}$	30
6+	$\frac{27-33}{29.5}$	$\frac{200-350}{272}$	154	$\frac{27-33}{29.7}$	$\frac{230-400}{302}$	77
7+	$\frac{27-32}{29.5}$	$\frac{230-320}{285}$	60	$\frac{28-33}{30.4}$	$\frac{225-400}{322}$	51
8+	—	—	—	$\frac{28-32}{30.4}$	$\frac{240-400}{322}$	21

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение; *n* – число исследованных рыб, экз.

**Таблица 2.** Соотношение (в %) особей с незрелыми гонадами и половозрелых особей пеляди *Coregonus peled* по возрастным группам в уловах неводом в р. Северная Сосьва в 1972–1979 гг. (по: Решетников и др., 1989)

Годы	Возраст, лет													n, экз.
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
Особь с незрелыми гонадами														
1972	18.2	75.0	6.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	44
1973	29.0	5.6	41.2	24.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	107
1974	1.8	15.2	22.6	24.5	34.0	1.9	—	—	—	—	—	—	—	53
1975	1.7	—	13.6	16.9	59.3	8.5	—	—	—	—	—	—	—	59
1976	—	3.7	18.5	48.1	26.0	3.7	—	—	—	—	—	—	—	27
1977	15.9	—	4.5	11.4	16.0	38.6	13.6	—	—	—	—	—	—	44
1978	1.4	4.3	15.7	12.8	22.9	20.0	17.2	5.7	—	—	—	—	—	70
1979	—	5.6	5.5	50.0	16.8	11.1	5.5	5.5	—	—	—	—	—	18
В среднем	11.6	12.3	20.4	20.1	20.4	9.5	4.5	1.2	—	—	—	—	—	422
Половозрелые особи														
1972	—	—	0.5	1.6	1.6	25.1	43.1	21.5	5.1	1.0	0.5	—	—	195
1973	—	—	3.1	27.3	2.1	8.2	19.1	19.1	18.0	2.6	0.5	—	—	194
1974	—	—	—	11.1	29.9	2.5	7.2	16.1	20.4	8.5	3.0	0.4	—	235
1975	—	—	—	2.5	30.6	47.5	3.1	3.8	3.8	6.8	1.3	0.6	—	160
1976	—	—	—	—	4.2	26.7	42.1	8.3	5.4	6.2	4.2	2.5	0.4	240
1977	—	—	—	—	4.7	30.0	47.4	9.4	3.8	3.3	1.4	—	—	213
1978	—	—	—	—	7.2	18.8	38.4	32.7	2.2	—	0.7	—	—	138
1979	—	—	—	5.2	7.4	27.0	26.2	24.9	7.8	0.9	—	—	0.4	229
В среднем	—	—	0.5	6.1	10.8	22.6	28.8	16.5	8.8	3.8	1.5	0.5	0.1	1604

проходя стадии IV и V, и заканчивается нерестом особи в тот же год. В данном случае возраст наступления половой зрелости и год первого нереста совпадают. Отметим, что прямые корреляции между темпом роста и возрастом наступления половой зрелости у рыб наблюдаются в относительно стабильных условиях, причём созревание сигов связано и с достижением определённого уровня жировых запасов (Решетников и др., 1971). В других же экологических условиях (например при акклиматизации рыб, эвтрофировании озёр и др.) прямая зависимость сроков наступления половой зрелости от темпа роста может нарушаться. В этих случаях меняется характер обменных процессов и в действие вступают другие эколого-физиологические механизмы (Кошелев, 1984; Шатуновский, 1980; Лапин и др., 1985). Как правило, более позднее наступление половой зрелости у сиговых рыб северных популяций объясняется, прежде всего, замедленным темпом накопления резервного белка и достижением определённого уровня жирности, необходимых для нормального созревания половых продуктов (Решетников и др., 1970, 1971; Решетников, Ермохин, 1975; Лапин и др., 1985). Вместе с тем нет оснований считать, что половое созревание определяется только воз-

растом рыб и меньше зависит от темпа роста (Кузьмин, 1967; Москаленко, 1971), или предполагать генетическую закреплённость темпа роста (Кириллов, 1983). Мы полагаем, по аналогии с другими видами рыб, что доля генетической компоненты в темпе роста сиговых рыб составляет не более 1/3, а 2/3 приходится на внешние условия (Решетников и др., 1989). Это подтверждается и многочисленными данными по пересадке сиговых в новые места обитания, когда меняется и возраст полового созревания, и темп роста рыб (Носаль, 1956; Андрушайтис, 1964; Аброров, 1967; Бергельсон, Никаноров, 1969; Горбунова, 1970; Ерещенко и др., 1975; Вершинин и др., 1981; Селюков, 1986, 2002а, 2002б; Новоселов, Решетников, 1988; Решетников и др., 1989; Исаков, Селюков, 2010).

Быстрое увеличение коэффициентов зрелости у созревающих рыб начинается в конце августа и достигает максимума перед нерестом (рис. 2), поэтому уже осенью можно различить три группы рыб: незрелые, половозрелые, которые будут принимать участие в нересте в данном году, и рыбы, пропускающие нерестовый сезон.

### Особенности нереста и развития икры сиговых рыб

Отличительные особенности воспроизводства сиговых рыб по сравнению с лососевыми (*Salmonidae*) и хариусовыми (*Thymallidae*) приведены в табл. 3. Признаки икринок и личинок в ряде случаев не менее характерны для разных таксономических групп, чем признаки взрослых особей (Расс, 1977, 1985). Наличие зародышевого сходства позволяет судить об общности их происхождения, в то время как различия на ранних стадиях онтогенеза свидетельствуют о разных исторических путях развития (Соин, 1968; Коровина 1977).

У лососевых рыб нерест бывает осенью и весной при температуре воды 1–14°C, во время нереста рыбы приобретают яркую брачную окраску; икра крупная (4–10 мм), сильно пигментированная и чаще закапывается в грунт. Икру откладывают на грунт только некоторые виды гольцов рода *Salvelinus*. Развитие икры при весеннем нересте длится 15–50 сут., при осеннем – 50–150 сут. Весенний нерест проходит в более сжатые сроки при температуре воды 4–8°C, иногда нерест затягивается до июня, когда температура воды прогреется до 10°C и выше. У радужной форели *Parasalmo mykiss* с весенним икрометанием период инкубации длится 85–100 сут. при температуре 1.5–10.0°C, причём в условиях аквакультуры икру от производителей научились получать в любое время года. Из икры лососевых рыб выходят крупные личинки (длина 12–25 мм), которые уже хорошо сформированы и сначала малоподвижны, основной органогенез (формирование плавников) приходится на период эндогенного питания. Молодь имеет характерную окраску пестряки с тёмными поперечными полосами на боках тела. Известно, что успех воспроизводства зависит не только от количества отложенной икры, но и от её охраны. У тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* самая крупная икра (диаметр 6–10 мм), абсолютная плодовитость составляет всего 800–20000 икринок, но икра развивается в гнёздах, и это снижает её смертность от врагов (Смирнов, 1975).

Хариусовые рыбы нерестятся только весной при температуре воды 3–15°C, брачный наряд выражен слабее, икра мелкая (2.5–3.5 мм) и обычно слабо пигментированная (кроме байкальских хариусов *Thymallus arcticus baicalensis*), самки откладывают икру в специально построенные гнёзда или зарывают в бугры (монгольский хариус *T. brevirostris*). Плодовитость небольшая (1–36 тыс. икринок), поскольку это небольшие рыбы по сравнению с лососевыми. Эмбриональный период короткий (10–14 сут., или 80–180 градусо-дней), вылупление дружное, личинки имеют небольшой желточный мешок и длину 8–16 мм (Соин, 1963, 1968; Черняев, 2001).

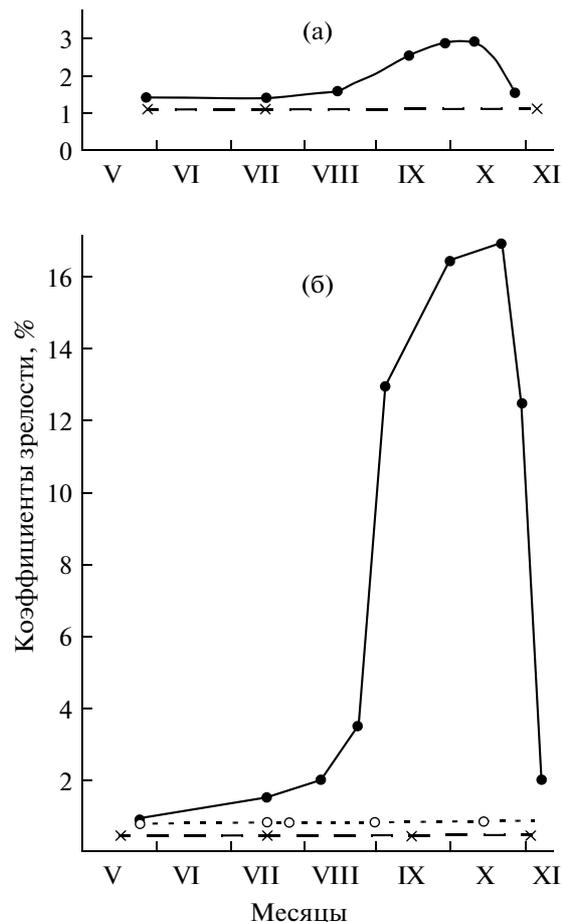


Рис. 2. Сезонные изменения коэффициентов зрелости самцов (а) и самок (б) пеляди *Coregonus peled* из р. Обь (по: Крохалевский, 1983): (●) – половозрелые особи, (x) – молодые неполовозрелые особи (стадия зрелости II), (○) – половозрелые самки, пропускающие нерест (II–III стадии).

Большинство видов сиговых рыб нерестятся осенью, в начале или в середине зимы как по открытой воде, так и подо льдом. Лишь у немногих видов и форм сиговых рыб нерест сдвигнут на весеннее (баунтовский сиг *C. lavaretus baunti* и финская ряпушка *C. albula*) и даже летнее время (сиги в глубоких Альпийских озёрах) (Мухомедияров, 1948; Анпилова, 1959, 1967; Airaksinen, 1968; Калашников, 1968; Скрябин, 1979; Henault, 1987; Henault, Fortin, 1989; Черняев, Пичугин, 1999; и др.). Брачный наряд у сиговых не имеет ярких красок и обычно проявляется в развитии белых эпителиальных бугорков на голове и по бокам тела у самцов. По сравнению с лососевыми и хариусовыми рыбами у них выше плодовитость (10–420 тыс. икринок), но нет заботы о потомстве, икра откладывается на грунт. Повышенная смертность незащищённой икры компенсируется высокой плодовитостью. У сигов с осенне-зимним нерестом инкубация длится 70–260 сут., или 260–360 градусо-дней. Вылупление в природе друж-

**Таблица 3.** Особенности нереста и раннего развития сиговых (Coregonidae), лососевых (Salmonidae) и хариусовых (Thymallidae) рыб

Признаки	Сиговые	Лососевые	Хариусовые
<b>Нерест</b>			
Сезон	Осень—зима (редко весна, очень редко — лето)	Осень, весна	Весна
Температура воды, °С	0.1–5.0	1–14	3–15
Откладывание икры	Открыто на грунт, гнёзд не строят	В специально построенные гнёзда, редко на грунт (род <i>Salvelinus</i> )	Чаще открыто на грунт, некоторые виды строят гнёзда, иногда закапывают в бугры
Оптимальная температура инкубации, °С	0.2–5.0	2–10	7–14
Абсолютная плодовитость, тыс. шт.	10–420	0.4–31.0	1–36
<b>Икра</b>			
Тип	Олиго- и мезоплазматический	Олигоплазматический	Олигоплазматический
Диаметр, мм	2–4	2–10	2.5–3.5
Кариотип	2n = 74–82, NF = 96–108	2n = 56–92, NF = 72–108	2n = 94–102, NF = 130–170
<b>Эмбриогенез</b>			
Доля обрастания желтка к моменту появления краевого узелка	1/2–1/3	1/8–1/10	1/3
Начало формирования эмбриона	В момент замыкания желточной пробки или перед этим	Когда обрастание достигает 1/3	Перед замыканием желточной пробки
Содержание каротиноидов	Мало	Много	Средне
Сосудистая система желточного мешка (ЖМ)	Покрывает 2/3 ЖМ, дыхательная система в собственном теле отсутствует	Покрывает весь ЖМ, есть дыхательная система и на коже	Как у сигов
Эмбриональная (нервно-мышечная) моторика	Начинается после замыкания желточной пробки	Начинается до замыкания желточной пробки в период сегментации тела	Как у сигов
Железы вылупления	Фермент вылупления выделяется несколько раз, железы сохраняются после вылупления	Железы не сохраняются после вылупления	Как у сигов
Вылупление	Дружное	Растянутое или дружное	Дружное
Длина личинок при вылуплении, мм	7–16	12–25	8–16
Личинки в момент вылупления	Подвижны; ЖМ небольшой, слабо пигментирован	Малоподвижны, хорошо сформированы; ЖМ небольшой	Как у сигов
Формирование плавников	В период смешанного и внешнего питания	В период эндогенного питания	Как у сигов

Примечание. Источники информации: Европейцева, 1949; Соин, 1963, 1968; Лебедева, 1974; Решетников, 1975, 1980; Смирнов, 1975; Мешков, Лебедева, 1977; Черняев, 1973, 1982, 2001, 2004, 2007; Богданов, 1983, 1985, 1997, 2006, Богданов, Решетников, 2010.

ное, личинки подвижные, имеют длину 8–16 мм и небольшой желточный мешок, основной органогенез — в период смешанного и внешнего питания (Богданов, 1983, 1985, 2010). Спецификой сиговых является наличие в их икре особого цитохрома (Черняев и др., 1987, 1988).

Сравнение особенностей эмбрионального развития лососевидных рыб показывает, что сиговые рыбы по ряду признаков существенно отличаются от лососевых и имеют больше общих черт с хариусовыми (табл. 3) (Решетников, 1975, 1980). По характеру эмбриогенеза Соин (1968) выделял осо-

бый “хариусовый тип развития”, который занимает промежуточное положение между сиговыми и лососевыми рыбами. Лососевые рыбы имеют больше общих черт с корюшковыми (*Osmeridae*), в том числе и по строению половых желёз (Микулин, Любаев, 2010).

Обычно в каждой реке разные виды сиговых рыб нерестятся в своё время. Так, в р. Анадырь (бассейн Берингова моря) очередность нереста разных видов сиговых следующая: нельма → валёк *Prosopium cylindraceum* → сибирская ряпушка *C. sardinella* → сиг-горбун → чир → сиг-востряк. Массовый нерест нельмы проходит во II–III декаде сентября на плёсах глубиной 2–3 м с песчано-галечным дном при температуре воды 3–6°C. Икрометание валька в р. Анадырь наблюдается в конце сентября – начале октября. Первые текущие самки ряпушки и сига-горбуна появляются в III декаде октября. Нерест чира начинается с появлением шуги (смесь снега, льда и воды) во второй половине октября и продолжается около 1 мес. Сиг-востряк нерестует позже других видов – в конце октября – уже подо льдом при температуре воды около 0°C, причём его нерестилища, как и у валька, расположены в верхних участках реки с быстрым течением и глубинами 1.0–2.5 м (Шестаков, 1998). В р. Обь сига нерестятся в следующей последовательности: тугун → нельма → пелядь → ряпушка и сиг-пыжьян *C. lavaretus pidschian* → чир (Богданов, 1985).

Нерест многих видов сиговых рыб растянут из-за неодновременного созревания особей разного размера и возраста, что характерно для рыб с осенне-зимним периодом размножения, однако массовый нерест сигов в реках протекает за 2–4 сут. Участие самцов в продолжительном нересте обеспечивается порционным расходом зрелых половых продуктов. У байкальского омуля *C. migratorius* первыми к местам нереста, как и у других речных сиговых рыб, подходят крупные самцы в брачном наряде с уже текучими половыми продуктами и крупные самки старшего возраста. Сигналом к овуляции и появлению текучих самок является температура воды 5°C. Массовое созревание половых продуктов самок происходит при температуре 2°C. Как правило, массовый нерест байкальского омуля совпадает с образованием шуги. Характерное поведение байкальского омуля во время нереста описано в работе Селезнева (1942). Отметим, что подобное нерестовое поведение мы фиксировали у пеляди и сига-пыжьяна, поэтому, вероятно, оно характерно для всех речных сиговых рыб, а не только для омуля.

Каждая чешуйка тела нерестящихся самцов сиговых рыб покрыта роговым бугорком эпидермиса, образуя “жемчужную сыпь” брачного наряда. У самок брачный наряд чаще не выражен или

выражен слабее, и роговые бугорки, как правило, имеются только на задней части туловища и на хвостовом стебле. Полагают, что эти роговые наросты брачного наряда способствуют сцеплению самцов с самками в момент вымета половых продуктов (рис. 3). Готовая к икрометанию самка приподнимает жаберные крышки и грудные плавники и делает движение против течения вперёд и вверх. В это время два самца плотно прилегают к ней с боков, с двух сторон подхватывают самку, иногда хватаясь ртом за грудные плавники. Тела самцов в это время изгибаются так, что их хвостовые и анальные плавники соприкасаются друг с другом ниже тела и хвоста самки. В результате сокращения мышц тела самки и отчасти под давлением самцов находящаяся в полости тела самки овулировавшая икра свободно вытекает наружу. В этот момент половые отверстия самцов и самки максимально сближены, анальные плавники самцов образуют зону завихрения воды, куда и выпускаются икра и молоки, которые быстро перемешиваются (сперма омулей сохраняет в воде подвижность в течение всего 3 мин). Подталкивая самку против течения, самцы стремятся поднять её к поверхности. За время этого акта все три рыбы проплывают 1–2 м. При этом голова самки опущена вниз, а её находящийся у поверхности воды хвост совершает частые маховые движения, сопровождающиеся характерными всплесками воды. После вымета одной порции икры рыбы, отделившись друг от друга, пассивно сносятся течением на 5–7 м вниз и, снова объединившись, приступают к следующему икрометанию. Самка может выметывать икру и при наличии только одного самца.

Особого рассмотрения заслуживает способность икры сиговых рыб к развитию в пагоне<sup>1</sup>. При попадании в смесь снега и воды или в прилипшую к камням шугу икринка набухает, раздвигая кристаллы льда, и инкапсулируется в него; дальнейшее развитие вплоть до вылупления личинок проходит в пагоне (Черняев, 1971, 1982, 2004). Некоторые авторы придают этому факту большое значение, рассматривая его чуть ли не как основной путь инкубации икры у сиговых рыб. Мы считаем, что способность к развитию в пагоне нельзя распространять на все виды сиговых рыб и на все регионы. Из всех сиговых только чир и валёк нерестятся во время образования шуги, и их икра какое-то время может входить в состав пагона. Наши исследования (Богданов, 1983)

<sup>1</sup> Впервые термин “пагон” (от греч. pagos – лёд и op – суше) ввёл Зернов (1928), а на рыбах подтвердил Юданов (1939), когда нашёл икру обской ряпушки *C. sardinella*, инкапсулированную в лёд, что позволяло икре избегать выедания хищниками, не подвергаться заражению сапролегнией и заморным явлениям. Есть предположение, что икра валька из р. Чара также может развиваться в пагоне (Зюско и др., 1992).

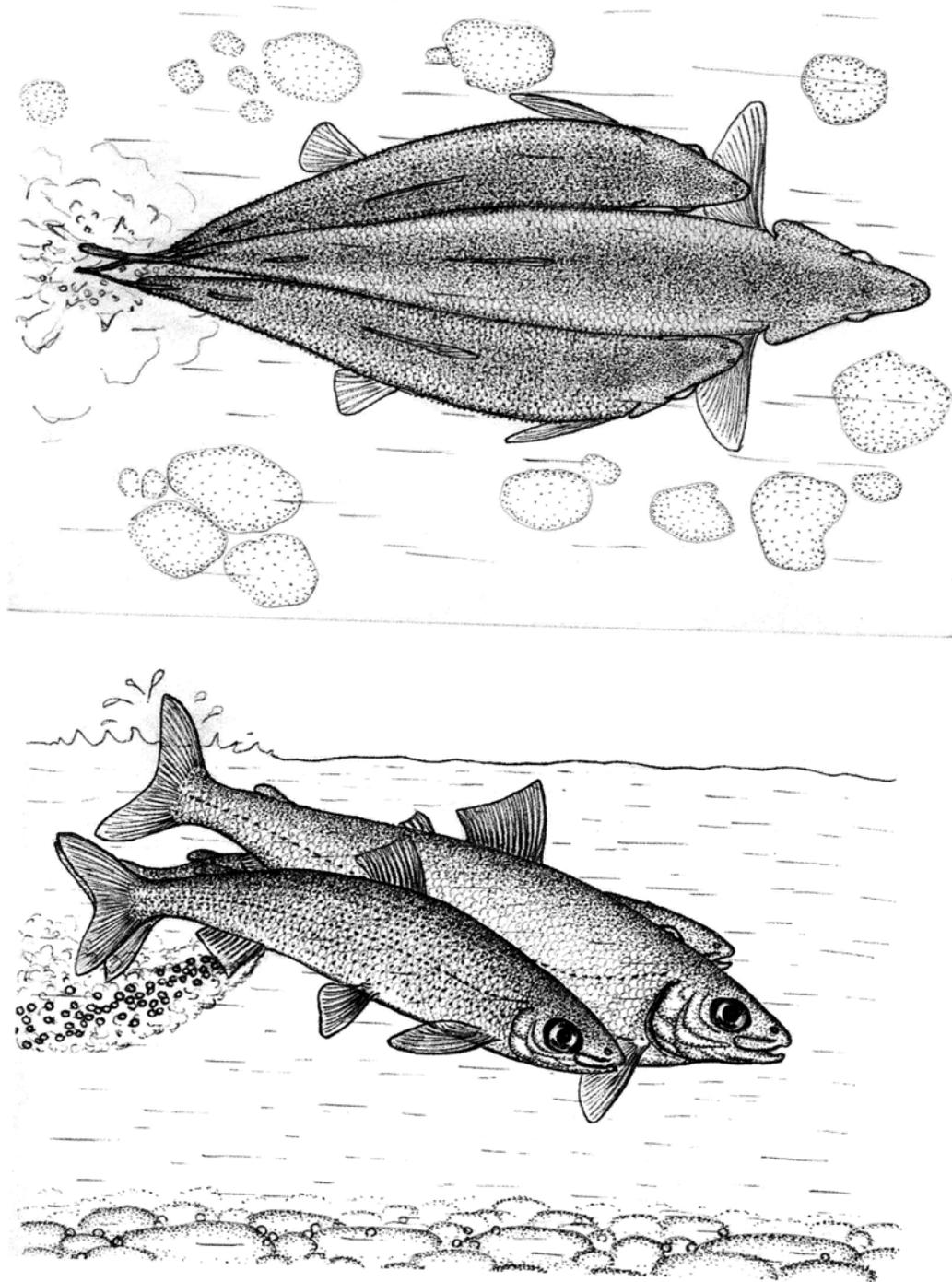


Рис. 3. Байкальский омуль *Coregonus migratorius* во время нереста (оригинальный рисунок Ж.А. Черняева).

подтвердили предположение Юданова (1939) и экспериментальные проработки Черняева (1971, 1982) о возможности развития икры сиговых, замороженной в лёд. Если раньше это было известно для сибирской ряпушки и байкальского омуля, то результаты наших наблюдений позволяют включить в число таких видов чира, пелядь и сига-пыжьяна (Богданов, Решетников, 2010).

Известно, что нерест чира проходит во время ледостава, и часть икры оказывается замороженной в лёд. В 1980–1988 гг. отмечалось благополучное развитие икры (82–95% живых эмбрионов) в замёрзшей шуге (Богданов, 2007). Затопы шуги предохраняют икру от врагов и болезней. Установлено, что при минимальной температуре воздуха до  $-36^{\circ}\text{C}$  и снежном покрове толщиной 0.2 м

температура нижних слоёв льда в течение всей зимы стабильна и равна 0°C. При такой температуре льда икра в пагоне развивается. Однако в верхних слоях льда, которые формируются в основном наледями, температура отрицательная, и икры практически нет. Многие виды сиговых при нересте в озёрах или реках выбирают такие глубокие места, которые недоступны для льда, а придонный лёд образуется не во всех реках Сибири. Поэтому развитие икры во льду возможно лишь в том случае, если икра сохраняет положительную температуру и жидкость в икре не замерзает.

В икре сиговых рыб нет специальных антифризных гликопептидов, как у антарктических рыб (De Vries et al., 1982), поэтому сохранение в пагоне икры в живом состоянии возможно только при её быстром замораживании на ранних стадиях развития (оплодотворение, набухание икры, начальные стадии дробления) и при условии, что температура икры не опускается ниже 0°C. При быстром охлаждении икринки внешняя кристаллизация ограничивает степень переохлаждения внутриклеточной протоплазмы, повышает её вязкость и снижает порог переохлаждения; жидкость в икре не замерзает, и сама икринка остаётся живой. При снижении температуры до -6°C как при быстром, так и при медленном замораживании наблюдается гибель всех зародышей из-за выхода перивителлиновой жидкости сквозь оболочку икры наружу. Известно, что в момент ледостава в конце октября на нерестилищах образуется донный лёд, который приводит к промерзанию почти половины полезной площади нерестилищ, если температура льда падает ниже -4°C (Черняев, 1971; Tcherniaev, 1977). Ледяной покров на северных реках Восточной Сибири держится до середины мая—начала июня; при зимнем спаде воды лёд ложится на грунт и на малой глубине он иногда покрывает всю поверхность нерестовых площадей в виде толстой наледи. В этих случаях наблюдается массовая гибель икры. В суровые и малоснежные зимы в низовьях Оби возможно возникновение обширных заморозов на нерестилищах сиговых, в результате которых гибель икры может достигать 100% (Богданов, 1988). Сиговые рыбы (в частности, байкальский омуль и белорыбица) отличаются низкой дыхательной активностью в течение всего эмбриогенеза (Мещерякова, Черняев, 1963; Строганов, 1987), что способствует длительному существованию их икры в пагоне (Черняев, 1971, 2004). Возможно, какую-то роль в дыхании икры играет и пигментация желтка специфичным для сиговых рыб водорастворимым ферментом цитохромом *b-560* (Черняев и др., 1987, 1988; Валюшок и др., 1993). Известно, что у одного и того же вида (европейская ряпушка, сиг) выживаемость слабоокрашенной икры всегда ниже, чем интенсивно окрашенной (Лебедева, 1974; Мешков, Лебедева, 1977).

Средняя плотность залегания икры байкальского омуля, по данным Мишарина (1958), варьирует от 2.3 до 11.2 тыс. шт/м<sup>2</sup>. Большая часть икры вымётывается на крупную гальку (70%), меньше — на мелкую гальку (12%) и песок (5%). Часть икры оказывается на илах и на других субстратах (13%), при этом зимой на илах было обнаружено больше всего погибшей икры. Неоплодотворённая икра сиговых рыб партеногенетически развивается довольно длительное время, проходя стадии ложного дробления и ложной гастрюлы. На 35—40-е сут. развития вся неоплодотворённая икра погибает; при этом происходит обесклеивание её вторичной оболочки, и икра выносится течением с нерестилищ. Как правило, погибшая икра поражается грибом сапролегнией. Икру сиговых рыб отличает холодостойкость и светолюбивость, в то время как эмбрионы лососевых рыб не способны переносить отрицательные значения температуры и воздействие прямой солнечной радиации (Черняев, 1984, 1993).

Распределение икры сиговых рыб изучалось нами в р. Войкар (нижняя Обь) с использованием лотков, установленных на период нереста на плёсовом участке реки. После окончания нереста пеляди (массовый вид сиговых, нерестящихся до ледостава) на лотках появилась её икра. Полученные данные свидетельствуют о том, что выметанные и оплодотворённые икринки с током воды выносятся из зоны нереста и оседают на нижележащем плёсе. На нерестилище протяжённостью 1 км икра пеляди была обнаружена на участке длиной 400 м, шириной 60 м и площадью 2.4 га. Минимальные концентрации икринок (86 шт/м<sup>2</sup>) наблюдались в наименее удалённой от места нереста линии лотков. Далее концентрация икринок возрастала и достигала максимальных значений (600 шт/м<sup>2</sup>) в лотках, расположенных в 900 м от места нереста, в зоне водослива перед очередным перекатом (новая зона нереста), где замедленное течение (0.3 м/с) и небольшая глубина (до 1.5 м). В среднем плотность икры составила 311 шт/м<sup>2</sup>. Ни на одной опытной линии не было обнаружено икры в прибрежной зоне (до 20 м от берега). Таким образом, установлено, что выметанная на перекатах икра сносится течением вниз на расстояние 600—1000 м и оседает в русловой части реки на плёсовых участках. В прибрежной части реки икры не было.

#### **Выживаемость икры и личинок**

Гибель икры сиговых рыб на речных нерестилищах обусловлена такими причинами, как нарушения в процессе оплодотворения и развития зародыша, выедание икры рыбами и беспозвоночными, паразитарные заболевания, а также перемерзание нерестилищ и вынос икры за пре-

делу нерестилищ (Богданов, 2007). В озёрах помимо перечисленных факторов гибель икры могут вызывать дефицит кислорода, заиливание, закисление и загрязнение воды (Решетников, 1980, 1995; Решетников и др., 1982, 1989; Стерлигова и др., 1988).

Основными потребителями выметанной сиговой икры в зимний период, по данным Богданова с соавторами (1984), являются личинки подёнок (Ephemeroptera), веснянок (Plecoptera), ручейников (Trichoptera) и жуков-плавунцов (Dytiscidae). Трудно оценить смертность икры от этих хищников, хотя некоторые сведения о выедании икры сиговых рыб водными насекомыми-хищниками имеются в ряде работ (Юхнева, 1967; Zawisza, Baskel, 1970; Шумилов, 1971; Стерлигова, Павловский, 1984). На р. Кичера у байкальского омуля беспозвоночные истребляют около 28% всей отложенной икры, рыбы – 7%; около 2% выносятся за пределы нерестилищ (Шумилов, 1971; Смирнов, Шумилов, 1974). Среди рыб, поедающих в нерестовый период икру сиговых рыб в низовьях Оби, необходимо отметить в первую очередь хариуса *T. arcticus*, молодь налима *Lota lota*, сибирского подкаменщика *Cottus sibiricus*, усатого голяца *Barbatula barbatula*, обыкновенного голяка *Phoxinus phoxinus*, ерша *Gymnocephalus cernuus*, ельца *Leuciscus leuciscus*, молодь язя *L. idus*, а также уже отнерестившихся сиговых – сига-пыжьяна и тугуна, активно питающихся крупной икрой чира и самого сига-пыжьяна (Юданов, 1932; Москаленко, 1958).

Наиболее многочисленные данные по выживаемости икры имеются по байкальскому омулю. Общая выживаемость его икры на нерестовых реках южного Байкала варьирует от 5 до 56%, составляя в среднем 18–20% (Смирнова-Залуми, 1969; Смирнов, Шумилов, 1974); на нерестилищах Селенги – 1–49%; в реках верхняя Ангара и Кичера – 3–47%, в р. Баргузин – около 1% (Афанасьев др., 1984); в уральских притоках Оби – 0–93%, в среднем 20–30% (Богданов 1987, 2007).

Несмотря на высокую смертность во время инкубации икры, благодаря высокой плодовитости сиговых рыб до вылупления доживает довольно много личинок, которые за счёт эндогенных запасов питательных веществ желтка и жировой капли успевают скатиться с нерестилищ, достигнуть мест нагула и перейти на экзогенное питание. Однако и личиночный период развития сопряжён с высокой смертностью, которая компенсируется лишь значительной пластичностью молоди сиговых рыб.

Рассмотрим это более подробно на примере нерестовых рек Урала (бассейн Оби). Миграция личинок сиговых в пойме Оби с нерестилищ на места нагула начинается сразу же после вылупления, которое обычно совпадает с распалением

льда. Скат личинок в низовье Северной Сосьвы начинается спустя 2–4 сут. после ледохода, а пик ската обычно бывает позже (Богданов, 1988). Продолжительность нагула для большинства видов сиговых рыб составляет 30–60 сут., а хорошие условия нагула могут быть лишь при уровнях воды, обеспечивающих затопление сенокосных лугов. Отрицательное влияние маловодья на личинок сиговых выражается в снижении темпа роста и плодовитости будущих самок, что в конечном счёте выразится в снижении репродуктивного потенциала популяции (Москаленко, 1956; Крохалевский, 1980; Богданов, 1988, 1997; Госькова, 2010).

Ранее проведёнными исследованиями (Богданов, 1985, 1987, 1988, 1997, 2007, 2010; Богданов и др., 2002, 2005) установлено, что загрязнение воды и грунтов на нерестилищах в уральских притоках Оби в 1980–2000 гг. было минимальным и эффективность воспроизводства сиговых рыб определялась в основном масштабами промерзания нерестовых участков, вызывающих локальные заморы, а также численностью и качеством нерестящихся производителей. В результате проведённых работ были выявлены следующие основные закономерности воспроизводства сиговых рыб в уральских притоках нижней Оби (Богданов, 1997, 2010; Экология рыб ..., 2006).

1. Популяции сиговых рыб нижней Оби едины (явление хоминга незначительное).

2. Относительная численность нерестовых стад в отдельных притоках изменяется по типу “флуктуирующих миграционных потоков” и определяется естественными флуктуациями популяций и промысловой нагрузкой. В масштабах всей репродукционной части ареала также наблюдается закономерное перераспределение производителей, а значение северных и южных притоков в воспроизводстве меняется из года в год.

3. Миграция репродуктивно-обособленных нерестовых группировок рыб проходит с определённой закономерностью: производители, имеющие наибольшую длину и массу тела, приходят на нерестилища первыми и осваивают в основном дальние, предгорные нерестилища. В северных притоках (ближние к местам нагула) производители по размерам тела сходны с рыбами, нерестящимися в южных притоках (наиболее удалённые от мест нагула) на нижних, равнинных, нерестилищах. Однако нерестовые стада, как правило, имеют сходный возрастной состав.

4. Гидрологические условия в период нагула отражаются на размерном составе и плодовитости сиговых рыб в разной степени: наиболее сильно у пеляди, в меньшей степени у чира и почти не оказывают влияния на тугуна.

5. Условия водности поймы Оби в год, предшествующий нересту по сравнению с условиями

водности в год нереста могут более сильно влиять на структуру нерестовых стад пеляди и их распределение по нерестилищам. Подъём большинства рыб на верхние нерестилища возможен только при условиях нагула, обеспечивающих накопление энергоресурсов, достаточное для длительной миграции, и при возникновении соответствующих экологических условий на местах размножения.

6. Размножение большинства особей на верхних нерестилищах создаёт предпосылку для появления многочисленных генераций, так как выживание икры на них выше.

7. В возрастной структуре нерестовых стад пеляди в период роста численности доминируют особи в возрасте 4+ и 5+, а в период депрессии численности – 6+ и 7+; у чира – соответственно 5+–7+ и 8+–10+, у сига-пыжьяна – 4+–5+ и 7+–8+. Рост численности популяций тугуна происходит при значительном преимуществе относительной численности рыб возраста 1+ (более 80%), а при доминировании рыб возраста 2+ наблюдается спад численности.

В обобщённом виде была установлена последовательность событий, способствующих появлению многочисленных генераций пеляди и чира: высокое и длительное стояние воды за год до нереста и в год нереста; повышение темпа весового роста; повышение популяционной плодовитости как результат размножения на верхних нерестилищах, что приводит к повышению выживания икры и появлению многочисленного потомства (Богданов, 1997, 2008). Отметим, что впервые на примере сиговых рыб нижней Оби удалось подсчитать абсолютную популяционную плодовитость (абсолютное количество икры, отложенное каждой популяцией).

Огромное значение для успешности воспроизводства имеет выживание в ранние периоды онтогенеза. Оценка выживаемости сиговых рыб нижней Оби на ранних стадиях онтогенеза проводили в уральских нерестовых притоках: в период эмбриогенеза (Богданов, 2007), в период вылупления и ската личинок (Богданов, 1987), в период нагула личинок в сорах поймы Оби (Богданов и др., 1984, 2002, 2005; Богданов, 1997, 2008, 2010; Богданов, Богданова, 2001).

Как отмечалось выше, выживаемость икры сиговых рыб нижней Оби на нерестилищах, расположенных в уральских притоках, варьирует в широких пределах – 0–93%. Основные факторы, определяющие гибель икры, – это промерзание нерестилищ, локальные заморы, выедание хищниками; второстепенные – присутствие неоплодотворённой икры, паразитарные заболевания (Богданов, 2007). Условия, способствующие выживанию икры, формируются на участках рек со стабильным грунтовым питанием рек, многими

затонами шуги, незначительной скоростью нарастания льда и низкой численностью хищников. На уральских нерестовых притоках такие нерестилища находятся в предгорных участках рек. Гибель всей развивающейся икры от промерзания возможна только в маловодных притоках, расположенных в полярных широтах.

Выживание личинок в период покотной миграции на незагрязнённых реках определяется генетическими и механическими причинами. В районе нерестилищ погибают около 2–3% особей от общего числа вылупившихся личинок (Богданов, 1987). Гибель личинок особенно высока в периоды хода весенней шуги (до 28%). Весной на горных реках до ледохода образуется много открытых участков русла, на которых по морозным ночам образуется шуга. В процессе дальнейшей миграции с нерестилищ к местам нагула численность покотных личинок уменьшается в среднем на 1% за 10 км пути. Среди уральских нерестовых притоков наиболее высокая выживаемость икры и вылупившихся личинок наблюдается на нерестилищах в р. Манья (бассейн Северной Сосьвы).

Весной в I декаду нагула в пойменных водоёмах гибнет большая часть молоди. Плотность личинок наиболее быстро уменьшается на участках, где преобладает навальный ветер. Обнаружена достоверная ( $p < 0.05$ ) отрицательная связь смертности личинок с повторяемостью ветров северного и западного направлений. Если эти ветры длительное время не меняются, то у подветренных берегов формируются благоприятные условия для нагула. После образования личинками стай влияние ветров на выживание личинок и молоди ослабевает. Они отходят от навального берега и концентрируются на затишных участках.

Установлено, что высокий паводок, когда вода выходит за пределы границ соров (основных нагульных водоёмов) и затапливает окружающий лес, неблагоприятно сказывается на выживании личинок, тогда как при среднем и ниже среднего уровнях воды образуется много мелководных зон с травянистой луговой растительностью, где личинки оказываются наиболее защищёнными от штормовых ветров. Очень низкий уровень воды, как и высокий, отрицательно сказывается на выживании личинок: при очень низкой воде личинки погибают от штормов, а при очень высокой – от недостатка пищи.

Смертность личинок ниже, если их массовый захват в соры происходит спустя 20–25 сут. после начала его затопления. Связь между периодом от залития сора до массового захвата в него личинок и их смертностью отрицательная ( $r = -0,58$ ). Как правило, к этому времени устанавливается температура воды выше +10°C и отмечается резкий подъём численности зоопланктона (Богданова, 1992). Чем выше число градусо-дней до массового

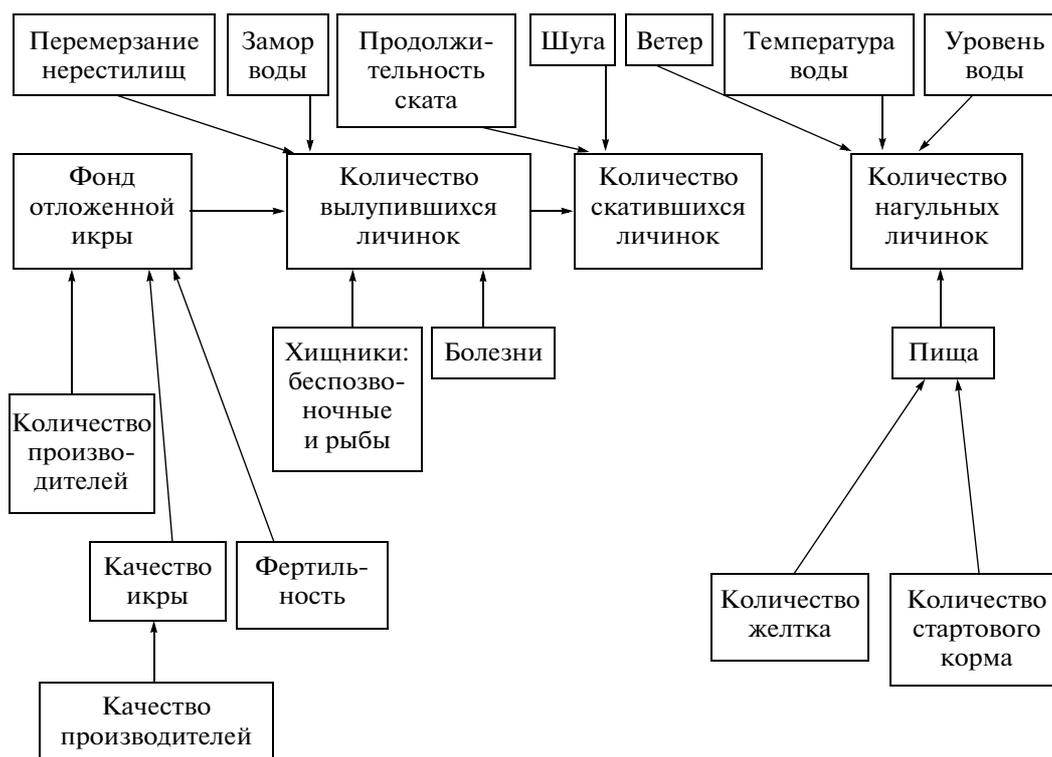


Рис. 4. Схема зависимости численности генераций сиговых рыб (*Coregonidae*) нижней Оби от абиотических и биотических факторов (по: Богданов, 1997).

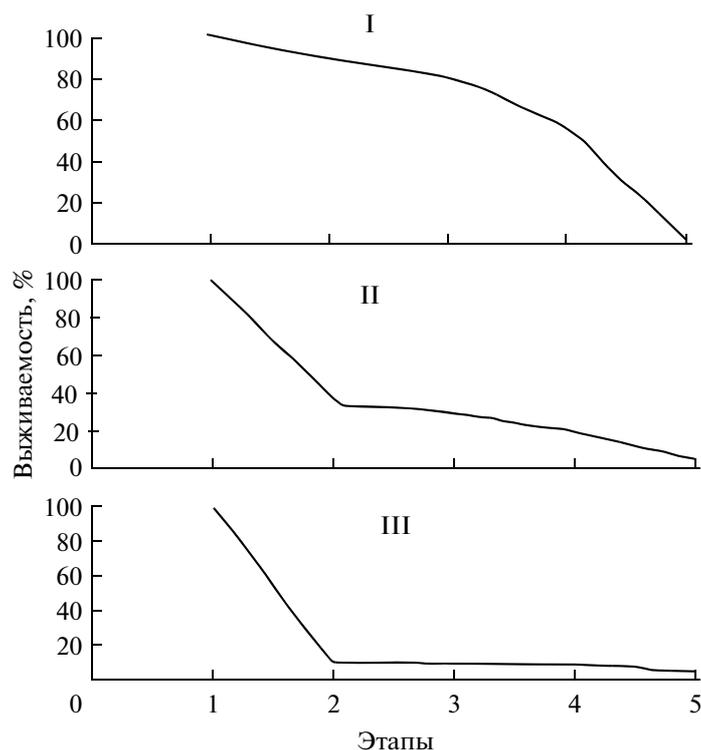
захода личинок и за 10 сут. нагула после их массового захода, тем ниже их смертность ( $p < 0.05$ ).

Выживание личинок в очень большой степени зависит от трофического фактора. Большинство генераций пеляди в условиях нагульных водоёмов уральских нерестовых рек часто переходят на потребление экзогенной пищи при благоприятных значениях плотности кормовых организмов и температуры воды (Богданов, Богданова, 2001). Успешному переходу на активное питание способствует наличие остатков эндогенных запасов пищи. Однако в отдельные годы трофическая ситуация в водоёме при переходе на активное питание складывается неблагоприятно, что приводит к снижению выживаемости личинок (Богданов, Богданова, 2001). Наименее успешно проходит этот этап в жизни пеляди в нагульных водоёмах Северной Сосьвы в год с поздним сроком весеннего половодья, ранним сроком массового ската личинок и с крайне высоким или крайне низким уровнем воды. В годы, когда личинки пеляди и тугуна успешно переходили на экзогенное питание, их выживаемость была высокая и, наоборот, при незначительном успехе перехода выживаемость была низкая. Исключение составляли лишь годы с очень неблагоприятным ветровым режимом.

Смертность личинок от выедания хищниками в сорах невысокая. Личинки сиговых в сорах Нижней Оби не выедаются рыбами, однако на-

блюдается их поедание беспозвоночными (личинками веснянок и подёнок), но лишь на непроточных участках, удалённых от русел рек и проток, где концентрации этих хищников высоки.

Результаты проведённых исследований позволили дать схему связи численности поколений сиговых рыб нижней Оби с условиями среды (рис. 4). Для выживания икры и покатных личинок определяющими факторами всегда являются абиотические, а для выживания нагуливающих личинок — либо абиотические, либо биотические. На многолетнем материале установлено, что наиболее благоприятные условия для нагула личинок массовых видов — пеляди и тугуна — в сорах поймы Северной Сосьвы возникают: 1) в годы со средним уровнем залития сора или ниже его; 2) при массовом заходе личинок через 20–25 сут. после начала затопления сора; 3) при значительном преобладании одного–двух направлений ветра, типичных для данной местности, или при штилевой погоде; 4) при прогреве воды на мелководьях сора в период массового захода личинок выше  $6^{\circ}\text{C}$ . Благоприятными для выживания личинок были условия весны 1980, 1981, 1985–1986, 1990–1991, 1994, 1999–2000 гг., менее благоприятными — 1983–1984, 1988, 1995, 1997–1998, 2001, 2003–2004 гг., неблагоприятными — 1979, 1982, 1987, 1989, 1992, 1996, 2002, 2005–2007 гг. Смертность личинок в благоприятные годы за первые



**Рис. 5.** Типы смертности (I–III) сиговых рыб (*Coregonidae*) нижней Оби на ранних этапах онтогенеза (по: Богданов, 1997): 1 – отложенная икра, 2 – эмбриональный период, 3 – личинки в районе нерестилищ, 4 – скатившиеся на места нагула личинки, 5 – личинки через 10 сут. после массового захода на нагул в соры.

10 сут. нагула варьировала в пределах 65–84%, а в неблагоприятные – 95–98%. В годы с высокой выживаемостью личинок наблюдался и хороший темп их роста (Богданов, 1992).

Для каждого вида рыб специфична не только общая величина смертности, но и её распределение по отдельным этапам развития (Никольский, 1974). У сиговых рыб нижней Оби наибольшая смертность обычно наблюдается в эмбриональный период развития, но в исключительных случаях (например, при массовом заходе личинок в сор сразу после его залития) возможна массовая гибель личинок при переходе на внешнее питание.

На основании проведённых исследований жизненного цикла сиговых рыб нижней Оби были выделены три типа смертности на ранних этапах развития (рис. 5): I тип (поздняя смертность) – очень высокая выживаемость икры (90%) и повышенная смертность покатных личинок (30%); этот тип характерен примерно для 25% популяций чира, 14% – тугуна, 18% – пеляди и 6% – пыжьяна (горные притоки р. Ляпин); II тип (равномерная смертность) – выживает 20–30% икры, гибнут 20% покатных личинок; этот тип характерен для большей части популяций сиговых нижней Оби: 86% тугуна, 93% пыжьяна, 82% пеляди, 50% чира (реки Ляпин, Войкар и Сыня при отсутствии замора в последней); III тип (ранняя смерт-

ность) – очень высокая смертность икры (более 90%) и низкая смертность покатных личинок (менее 10%); этот тип наблюдается в основном в популяции чира (20%), для популяций пеляди и пыжьяна отмечается эпизодически (реки Сось, Харбей, Лонготъеган).

В р. Сыня в случае зимнего замора доля популяций, воспроизводящихся по III типу, увеличивается до 60% – у сига-пыжьяна, 15% – у чира и пеляди, 3% – у тугуна. При всех типах смертности в течение первых 10 сут. нагула на мелководьях соров погибает 69–98% молоди (Богданов, 1992).

Таким образом, для большинства сиговых нижней Оби характерен II тип смертности. Стратегии выживания, основанные на I и III типах смертности, встречаются реже. Реализация разных стратегий определяется наличием или отсутствием заморозов на нерестилищах. Стратегия выживания на ранних этапах развития строится следующим образом: у группировок рыб (объединения по нерестовым рекам) с более высокой смертностью икры наблюдается повышенное выживание покатных личинок за счёт короткого миграционного пути.

За первые 10 сут. нагула (выделенный нами как “определяющий период”) в зависимости от величины выживания личинок численность поколения может измениться почти в 10 раз. При I типе

смертности к концу определяющего периода может дожить от 0.6 до 8.0% особей от фонда отложенной икры, при II – 0.4–5.0%, при III – 0.1–1.1% особей. У видов с небольшими межгодовыми колебаниями численности вылупившихся личинок величина поколения к концу определяющего периода при максимальном и минимальном фондах отложенной икры может быть одинаковой и дальнейшая судьба генерации будет зависеть от выживания личинок на местах нагула. К таким видам относятся чир и тугун. У видов, колебания численности которых значительны (пелядь и, отчасти, пыжьян), при высокой численности фонда отложенной икры, но при плохом выживании икры и личинок величина поколения к концу определяющего периода будет больше, нежели в случае низкой численности фонда икры, но хорошего выживания. В связи с этим чёткие многолетние ритмы численности (так называемые “волны жизни”) проявляются только у пеляди. Для этого же вида отмечена связь между численностью рождаемых поколений и численностью производителей ( $r = 0.71$ ), а также между биомассой производителей (через 6–7 лет после рождения) и численностью личинок ( $r = 0.95$ ,  $p < 0.05$ ).

Важнейшая популяционная адаптация заключается в том, что уровень естественной смертности должен гарантировать устойчивое воспроизводство (Шатуновский, 1980; Salojarvi, 1987). Механизмы, обеспечивающие обязательное выживание части особей в популяции полупроходных сиговых рыб в первый год жизни и её устойчивость, с нашей точки зрения, следующие: 1) при наличии у популяции нескольких центров размножения перераспределение производителей по нерестилищам внутри каждого центра всегда гарантирует выживание определённой части отложенной икры; 2) массовое вылупление за короткий период (3–4 сут.) и скат большинства личинок на места нагула на “гребне” паводковой волны (т. е. с наибольшей скоростью) обеспечивают максимальное выживание покатных личинок; 3) оставание начала нагула личинок от начала вегетации сорос обеспечивает достаточное количество кормовых организмов; 4) разновременное массовое вылупление личинок в разных центрах размножения, определяемое их широтной и вертикальной зональностью, приводит к расширению диапазона варибельности личинок; в результате население сиговых рыб на местах нагула в масштабах ареала в значительной степени становится разнородным по степени развития (одни начинают, а другие в это же время могут заканчивать личиночное развитие), что повышает выживаемость и устойчивость популяции в целом при разном сочетании абиотических факторов.

В последние годы всё чаще наблюдаются нарушения фенологических явлений, когда смещают-

ся сроки нерестового хода и вылупления личинок сиговых; так, вместо обычного одного пика ската личинок наблюдаются два и даже три. Например, в 2007 г. из-за раннего резкого весеннего потепления, закончившегося длительным похолоданием, на всех уральских нерестовых реках наблюдалось два пика ската личинок. Причём личинки, вылупившиеся в первый пик, оказались “смертниками”. Особенно пострадал чир в бассейне р. Северная Сосьва, так как почти все его личинки вылупились в первый пик, а протяжённость миграции до мест нагула была больше, чем в других реках. Убыль в численности генерации этого года оказалась существенной – около 100 млн. личинок. Причина фенологических “сбоев” – изменение климата. При продолжающемся снижении численности большинства видов сиговых рыб в Оби отмечено резкое и существенное повышение роли северных нерестовых притоков в их размножении. Выявленные факты свидетельствуют об отрицательном влиянии глобальных изменений климата на существование пресноводных рыб, относящихся к арктическому фаунистическому комплексу.

#### Периодичность нереста

Многие исследователи отмечали, что перед нерестом среди рыб старшего возраста в уловах часто встречаются особи с гонадами II и II–III стадий зрелости. По возрасту, длине и массе эти особи значительно превышают данные показатели у впервые нерестующих рыб (рис. 6). Этим рыб относили к особям, которые пропускают нерестовый сезон. Такие же данные имеются по осетровым (*Acipenseridae*), лососевым (лосось *Salmo salar*, кумжа *S. trutta*, форели рода *Salmo* и арктические гольцы рода *Salvelinus*), а из сиговых рыб – по нельме, белорыбице, сигу, муксуну, чирю, омулю, пеляди, европейской и сибирской ряпушкам (Решетников, 1967, 1980, 1995). Помимо косвенных данных о возможных пропусках нереста имеются и прямые наблюдения за развитием половых желёз сига-лудогги (Лапицкий, 1949), пыжьяновидного сига (Кошелев, 1966, 1984), муксуна (Вотиннов, 1963), сибирской ряпушки (Иванова, 1974), пеляди (Крохалевский, 1983; Селюков, 1985, 1986, 2010; Решетников и др., 1989), которые прямо доказывают факт пропуска нереста. Подробно описаны методики определения рыб, пропускающих нерест, как в полевых условиях (Решетников, 1967, 1980), так и при контроле полевых наблюдений с помощью гистологического анализа гонад (Кошелев, 1966, 1984). На рис. 7 показана схема полового созревания самок пеляди при ежегодном нересте и двухлетнем половом цикле.

В литературе накоплены данные о пропусках нерестовых сезонов в водоёмах Севера у осетровых, лососевых, сиговых, карповых (*Cyprinidae*),

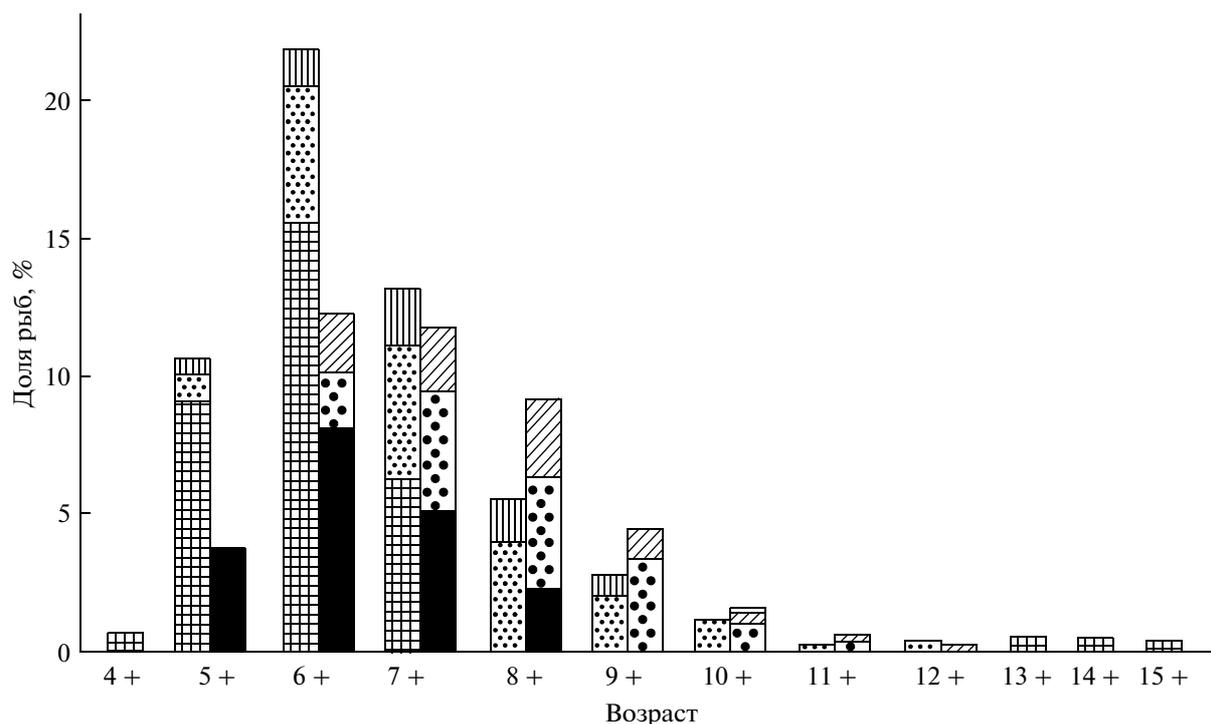


Рис. 6. Возрастной состав нерестового стада сига *Coregonus lavaretus* Чуозера (многолетние сборы, по: Решетников, 1967): (▨), (▩) — соответственно самцы и самки, пропускающие нерест; (▧), (▣) — повторно нерестящиеся самцы и самки; (▤), (▥) — впервые нерестящиеся самцы и самки.

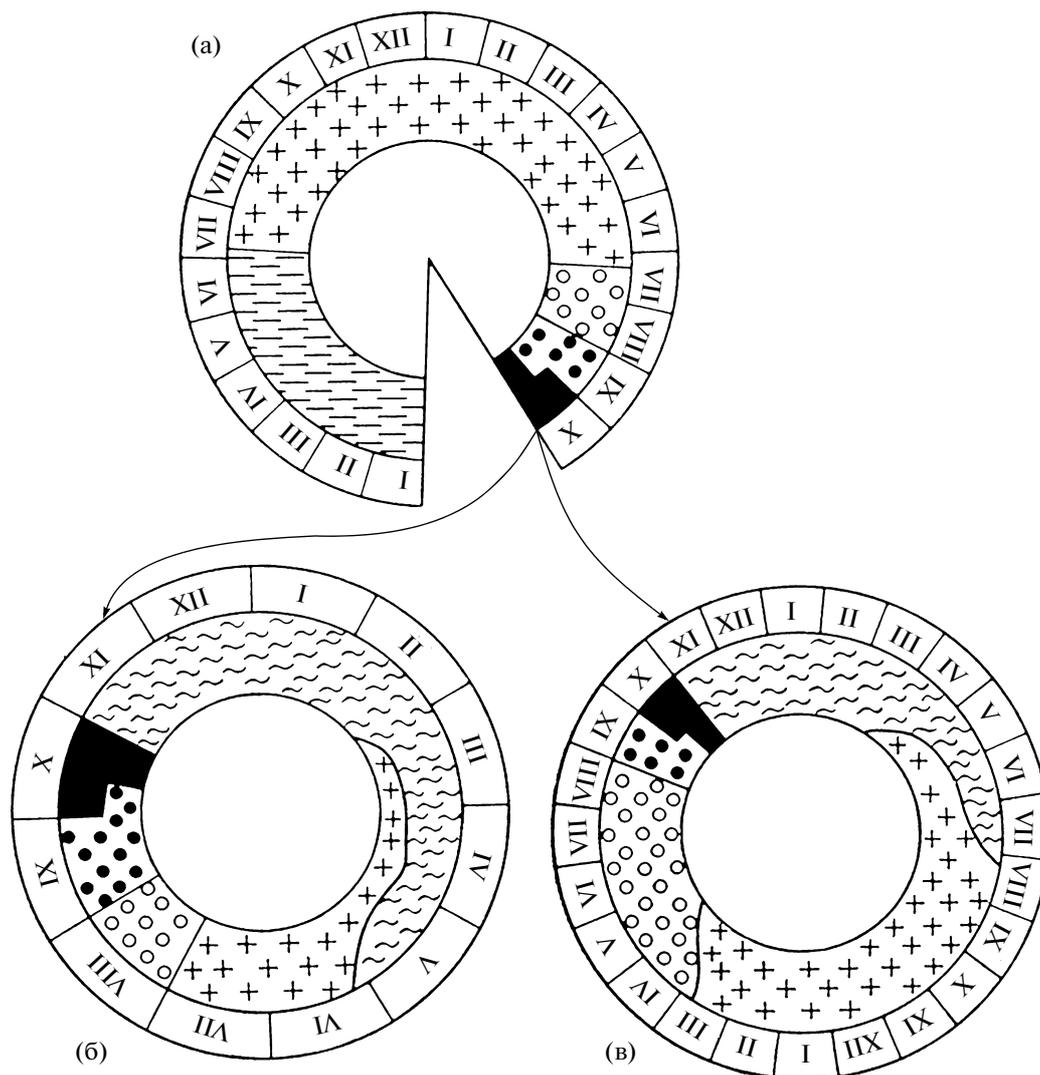
окунёвых (Percidae), а также у налима (Lotidae), т. е. это обычное явление для рыб Севера, что обусловлено, скорее всего, небольшой продолжительностью вегетационного сезона (Решетников, 1967). За короткий период летнего нагула организм рыбы после нереста не успевает восстановиться в полной мере.

Наиболее длительный интервал между очередными нерестами отмечен у осетровых рыб: у белуги *Huso huso* он достигает 5 лет, у русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* — 5–8 лет, у севрюги *A. stellatus* — 3–7 лет. В водоёмах Севера цикл развития гонад у сиговых рыб может длиться не один год, а более; при ежегодном нересте всей популяции некоторые особи могут пропускать один или несколько нерестовых сезонов. В реках Сибири нельма нерестится с перерывами в 3–4 года (Вовк, 1948а, 1948б), в бассейне Волги у белорыбицы перерывы сокращаются до 2–3 лет. Обычно в течение всей жизни белорыбица нерестится два раза, лишь в исключительных случаях самки откладывают икру трижды (Подлесный, 1947). В условиях Обской губы межнерестовый интервал у сибирской ряпушки составляет 1, реже 2 года; у нерестующих в средней Оби особей пеляди — 2 года, у чира — 2–4 года (Селюков, 2002а, 2002б, 2010). У муксуна перерывы между нерестами достигают 2–3 года; позднее половое созревание и длительные интервалы между нерестами приво-

дят к тому, что в течение всей жизни самка муксуна успевает отложить икру всего лишь два–три раза (Селюков, 2002б, 2010; Исаков, Селюков, 2010). У остальных сиговых рыб перерывы между икрометаниями, видимо, составляют 2 года, т. е. особь пропускает один нерестовый сезон.

По нашим данным, число рыб, пропускающих нерест, у малотычинковых сегов Мурманской области в 1960-е гг. составляло 15–30% от числа всех половозрелых рыб в популяции. В годы с затяжной весной и холодным летом число особей, пропускающих нерест, увеличивается. В 2000–2001 гг. в связи с постоянным медленным аэротехногенным загрязнением (от комбинатов, расположенных в Апатитах и Мончегорске) доля рыб, пропускающих нерест, в Чуозере увеличилась до 45%, причём среди них преобладали самки (Кашулин и др., 2007). Периодичность икрометания у сиговых рыб тесно связана с условиями питания, роста и характером жиронакопления. Пропуски нереста у сиговых рыб в северных водоёмах — обычное явление (Решетников, 1967, 1980, 2010б).

В реках европейского Севера и в бассейне Оби при высокой промысловой нагрузке повторно нерестящихся сиговых рыб остаётся очень мало, большинство особей в современных условиях успевают отнереститься только один раз.



**Рис. 7.** Схема полового созревания самок пеляди *Coregonus peled*, впервые вступающих в нерестовое стадо (а), и последующего развития гонад при ежегодном нересте (б) и двухлетнем половом цикле (в) (по: Крохалевский, 1983).

(☐) – II стадия зрелости гонад, протоплазматический рост; (☐) – II–III стадия, вакуолизация ооцитов и начало образования жира и желтка; (○) – III стадия, интенсивное образование желтка и рост ооцитов; (●) – IV стадия, завершение трофоплазматического роста; (■) – V стадия, нерест; (□) – VI стадия, резорбция невыметанных икринок и пустых фолликулов; I–XII – месяцы года.

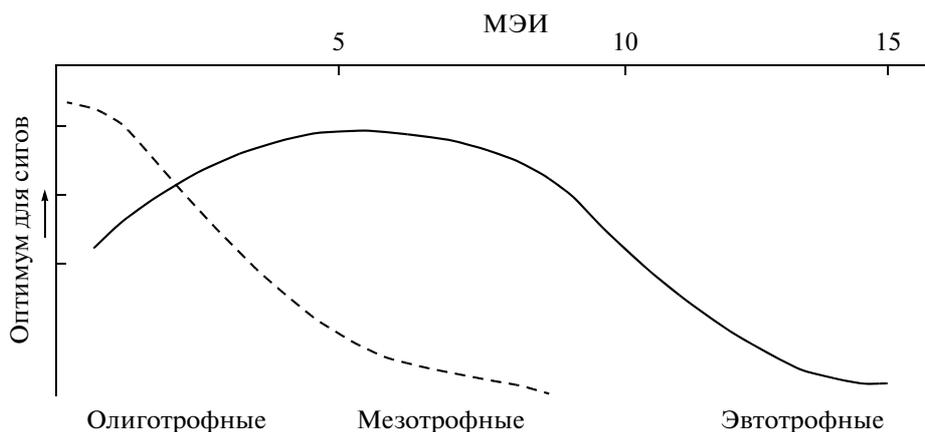
### Воспроизводство сиговых при воздействии антропогенных факторов

Отметим некоторые изменения в воспроизводительной системе сиговых рыб, которые возникают под воздействием антропогенных факторов.

При акклиматизации сиговых рыб в более южных водоёмах отмечалось, что в новых условиях у них возрастает изменчивость морфологических признаков, увеличивается темп роста и часто они созревают в более раннем возрасте (Решетников, 1980; Новоселов, Решетников, 1988). Однако при акклиматизации сиговых рыб в водоёмах Украи-

ны и Молдавии из-за высокой температуры часто отмечались особи с неразвитыми гонадами, неспособные к размножению (Гримальский, Поздняков, 1955; Носаль, 1956, 1968; Ирихимович и др., 1960).

В 1960–1980 гг. в водоёмах Европы и России начались большие изменения в экосистемах под влиянием так называемого антропогенного, или “культурного”, эвтрофирования. Вслед за обогащением водоёмов биогенами (прежде всего, фосфором и азотом) увеличивается продукция и биомасса начальных звеньев трофической цепи (бактерио-, фито- и зоопланктона), в озёрах отмечается



**Рис. 8.** Степень соответствия ситуации в водоёмах разного типа (по показателю их морфо-эдафического индекса — МЭИ) оптимальным условиям для размножения (---), питания и роста (—) сига (*Coregonidae*) (по: Решетников, 1980).

“цветение воды”, а в гипolimнионе озёр появляется дефицит кислорода, образуются заморные зоны. Вслед за этим были отмечены существенные изменения в структуре рыбного населения (Colby et al., 1972; Буяновская, 1977; Решетников, 1979, 1980, 2004; Reshetnikov, 1981, 1988, 1992; Решетников и др., 1982; и др.). Сначала эвтрофирование положительно сказывается на темпе роста и созревания сиговых рыб, поскольку возрастает кормовая база. Однако затем начинается усиленное заиливание нерестилищ, а дефицит кислорода в придонных слоях приводит к гибели икры. Схематически это изображено на рис. 8. Механизм этого явления заключается в том, что при эвтрофировании улучшаются условия для питания и роста сига, но резко ухудшаются условия воспроизводства. При этом предпочтение и наилучшие условия для выживания получают рыбы в такой последовательности: лососевые → сиговые → корюшковые → окунёвые → карповые. Рыбы с ранневесенним нерестом и коротким сроком инкубации икры (окунёвые и карповые) получают предпочтение в выживании при эвтрофировании водоёма. Лососевые и сиговые рыбы с осенним нерестом и длительным периодом осенне-зимней инкубации при усиленном заиливании грунтов и донных заморах фактически обречены на вымирание. Смертность икры сига за время инкубации возрастает до 80–92%. Сохранить сига в условиях усиленного эвтрофирования возможно только путём искусственного воспроизводства. Все эти проблемы подробно разобраны в наших работах. Отметим лишь, что после глобального эвтрофирования водоёмов Европы с пиком этого процесса в 1960–1980 гг. наметился обратный процесс в сторону олиготрофизации (реолиготрофирования) водоёмов, причём чаще всего

структура рыбного населения не возвращается в первоначальное состояние (Решетников, 2004).

Особую тревогу вызывает состояние водоёмов в промышленных зонах, где особенно велик кумулятивный эффект всех видов загрязнения. У всех рыб отмечаются серьёзные аномалии разных органов, а в самих водных экосистемах — сукцессионные изменения. Рыбы как последнее звено в трофической цепи водоёмов оказались хорошими тест-объектами для интегральной биологической оценки “здоровья” экосистем. Из всех рыб сиговые являются наиболее уязвимыми по отношению к разного рода токсикантам. В первую очередь у них поражаются жабры, печень и почки, в сильно загрязнённых водоёмах (Куетсиявр) наблюдаются многочисленные случаи аномального развития плавников, костей черепа, позвонков, гонад и мускулатуры. Для оценки влияния промышленных загрязнений на рыб мы предложили новый метод экспертной оценки состояния особи и популяции на основе патолого-анатомических и экологических показателей (Решетников, Попова, 1995, 2007; Решетников и др., 1999; Попова и др., 1997, 2007; Reshetnikov et al., 2002). Этот метод позволяет дать количественную оценку состояния особи и популяции в районах сильного промышленного загрязнения, выявить зоны экологического кризиса, экологического бедствия и относительного благополучия.

Отметим, что среди ихтиологов было распространено мнение, что при токсикозе репродуктивная система рыб поражается в последнюю очередь. Однако, как показали наши исследования, это не соответствует истине. Развитие и функционирование репродуктивной системы рыб является одним из важных показателей оценки состояния популяций и организма в различных условиях обитания. Отклонения от нормы в

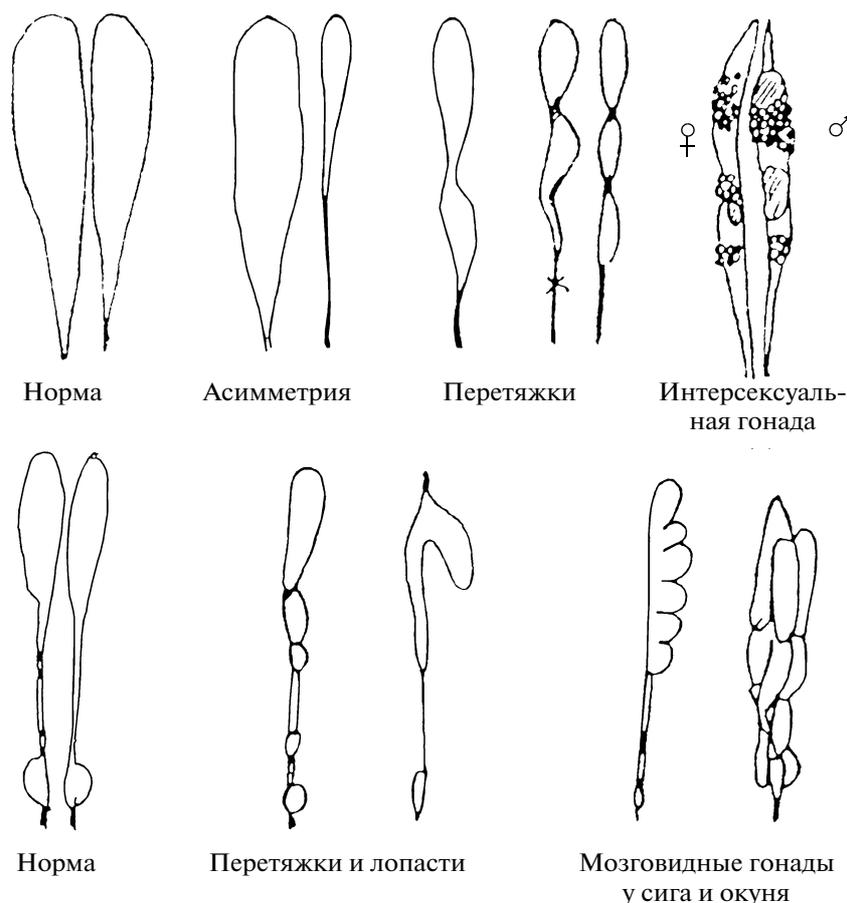


Рис. 9. Аномалии внешнего вида гонад у рыб (по: Решетников и др., 2000).

развитии воспроизводительной системы могут быть использованы в качестве индикатора при определении степени благополучия существования той или иной популяции. Даже простой визуальный морфопатологический анализ позволяет выявить нарушения в системе воспроизводства рыб (Решетников, 1995; Решетников, Попова, 1995; Решетников и др., 1999). Аномалии во внешнем виде гонад у рыб показаны на рис. 9. Однако лишь использование традиционных гистологических методов позволяет чётко констатировать различные нарушения в развитии половых клеток и желёз, которые визуально не всегда прослеживаются (Решетников, Попова, 1995; Савватова и др., 1995; Шатуновский и др., 1996; Чеботарева и др., 1997; Разнообразие рыб Таймыра, 1999; Решетников и др., 1999, 2000; Акимова и др., 2000; Шарова и др., 2003).

В воспроизводительной системе сига отмечен целый ряд патологических изменений, которые диагностировались визуально и при гистологическом исследовании. Основные аномалии воспроизводительной системы, встречаемые у рыб, можно объединить в пять типов: 1) изменённая форма гонад (большая асимметрия гонад,

крайний вариант — наличие лишь одной гонады; гонады у самцов с перетяжками, у самок — дольчатые или с перетяжками; гонады срастаются между собой или прирастают к кишечнику; гонады не имеют выходного отверстия из полости тела); 2) изменённый цвет гонад и половых клеток; 3) нарушения в структуре тканей гонад (жировое перерождение ткани, появление новообразований, замена части гонад соединительнотканными образованиями); 4) визуально регистрируемые нарушения синхронности развития гонад (семенник в передней части на II стадии, в средней части — на III–IV, в конце — на V стадии развития; гонады у созревающих самцов на III–IV стадии в два–четыре раза меньше нормы; частичная или полная резорбция яйцеклеток; после окончания нереста в гонадах остаётся много невыметанных половых продуктов); 5) наличие интерсексуальных особей (даже визуально отмечены гермафродиты у сига и налима, а в районе Норильского комбината — и у других видов рыб: ряпушки, муксуна, чира и гольца). Гистологический анализ показал увеличение количества гермафродитных особей на порядок по сравнению с визуальной оценкой (Чеботарева и др., 1997; Решетников и др., 2000).

Антропогенное загрязнение оз. Имандра (Мурманская область) сопровождалось как снижением, так и увеличением возраста достижения половой зрелости у сига (Моисеенко и др., 2002). Обычно в водоёмах Кольского п-ова при загрязнении тяжёлыми металлами наблюдается омоложение популяций сига, сокращение числа возрастных групп, созревание в более раннем возрасте и при меньших размерах. Траты на воспроизводство чрезвычайно энергоёмкие, поэтому воздействие загрязнения часто приводит к упрощению возрастной структуры популяции и увеличению числа сига, пропускающих нерест. В бассейне р. Пасвик (Мурманская область) в районе комбината Северникель снижение возраста половой зрелости привело к образованию карликовой формы сига: в оз. Куетсиявр в осенних уловах обнаружены половозрелые особи в возрасте 1+ длиной 6–9 см и массой 10 г. Это самый мелкий половозрелый сиг из всех водоёмов Европы (Решетников и др., 1997, 1999, 2000). Образование рано созревающей карликовой формы можно рассматривать как одну из возможностей выжить в экстремальных условиях существования (на грани вымирания).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основании анализа собственных и литературных данных по воспроизводству сиговых рыб мы приходим к заключению, что они отличаются как от лососевых, так и от хариусовых рыб рядом особенностей, что ещё раз подтверждает правомочность рассмотрения всех трёх групп лососевидных рыб в ранге самостоятельных семейств. Скорее всего, происхождение и становление всех лососевидных рыб проходило в горных водоёмах с холодной водой, поэтому их нерест связан с холодным периодом года (Решетников, 2010б). Сиговые рыбы так и остались в северных водоёмах, лишь в ледниковой период они спустились на юг, где некоторые из них остались в горных озёрах, в то время как хариусовые сейчас имеют аркто-бореальное распространение, а лососевые – скорее бореальное.

По мнению Расса (1977, 1985), морские северные рыбы имеют более крупную икру, чем бореальные рыбы, однако это справедливо, видимо, только для видов, выметывающих пелагическую икру (Карамушко Л., Карамушко О., 2007). С нашей точки зрения, для пресноводных рыб это правило вообще не работает; размер икры у северных пресноводных рыб определяется таксономическим статусом группы. Так, все лососевидные рыбы (лососевые, хариусовые, сиговые) имеют крупную икру, а поскольку они во многом определяют облик арктической ихтиофауны (Решетников, 2007), то получается, что в северных водоёмах рыбы чаще имеют крупную икру. Вме-

сте с тем отметим, что на Крайнем Севере многие виды рыб имеют мелкую икру (диаметром 1 мм и менее): корюшки, налим, ёрш и другие. В то же время типично южные виды рыб имеют довольно крупную икру (2–4 мм): все осетровые, ротан *Percottus glenii*, черноморско-каспийские бычки рода *Neogobius*, змееголов *Channa argus*, подкаменщики рода *Cottus*, байкальские широколобки (*Cottidae* и *Abyssocottidae*), многие карповые. Несомненно, что рыбы высоких широт имеют ряд особенностей в воспроизводстве по сравнению с рыбами южных широт (Кошелев, 1984, 1985; Решетников, 1985; Новиков, 1993; Карамушко Л., Карамушко О., 2007).

Северные водоёмы отличаются сравнительно бедной и весьма изменчивой кормовой базой, поэтому эврифагия и полиморфизм являются ответной реакцией рыб на условия обитания (Решетников, 1963, 1980, 2007). Для сиговых рыб характерен полиморфизм (сиг, омуль) и эврифагия в питании. Из всех видов сиговых рыб мировой фауны большинство видов относится к бентофагам и эврифагам (60%), мало зоопланктофагов (15%) и хищников (10%), среди них совсем нет детритофагов и фитофагов. Стратегия воспроизводства арктических рыб строится с учётом специфики кормовой базы. Типичные зоопланктофаги (тугун, европейская и сибирская ряпушки, американские ряпушки типа *cisco*) имеют короткий жизненный цикл (до 10 лет) и раннее созревание (в возрасте 1–3 года). Типичные бентофаги (чир, валёк, американский сиг *C. clupeaformis*) живут долго (до 20 лет) и созревают позднее (в возрасте 6–9 лет). Из сиговых рыб к хищникам можно отнести нельму, белорыбицу и частично арктического омуля *C. autumnalis*, кильца и рипуса *C. albulala*. Из них самой крупной является нельма, она достигает длины 150 см, массы 28 кг (изредка до 60 кг) и имеет предельный возраст 25 лет; созревает при достижении длины 60–90 см в Енисее в возрасте 8–10 лет, в Оби и Печоре – 14–15 лет, в Анадыре – 8–13 лет. Полиморфный сиг *C. lavaretus* представляет собой сложно-комплексный вид и представлен несколькими экологическими формами, часто живущими вместе в одном водоёме, в этом случае наблюдается расхождение по пищевым спектрам, по возрасту наступления половой зрелости, по срокам и местам нереста. Если эти формы сига встречаются симпатрически, то морфологические различия между ними бывают сильнее выражены, чем между сходными формами сига из разных озёр (Решетников, 1963, 1980; Решетников, Лукин, 2006).

Нерест сиговых приурочен к осенне-зимнему периоду и проходит при температуре воды не выше 5°C, лишь у нельмы возможен нерест при 8, а у тугуна – при 10°C. У некоторых форм сиговых он превращается в зимне-весенний, и лишь немногие из них нерестятся весной (баунтовский

сиг). У некоторых глубоководных сигов из альпийских озёр Западной Европы он может сдвигаться даже на летнее время. Большинство видов сиговых нерестятся в реках на течении, даже озёрные формы на нерест часто уходят в реки, лишь немногие нерестятся в озёрах. В отличие от лососевых они не строят гнёзд и откладывают икру непосредственно на грунт. Это делает икру менее защищённой, чем у лососевых, но повышенная смертность икры от хищников (рыбы и водные беспозвоночные) компенсируется высокой индивидуальной плодовитостью (10–420 тыс. икринок). Обычно нерест сиговых начинается до образования шуги в реках и в начале ледостава в озёрах.

Инкубационный период у сигов с осенне-зимним нерестом длится 70–260 сут., или 260–360 градусо-дней. У сибирской ряпушки, байкальского омуля, валька, чира, пеляди и сига-пыжьяна отмечены случаи развития икры во льду – в пагоне (Богданов, Решетников, 2010). В этом случае лёд спасает икру от выедания хищниками. Но лёд может служить и причиной массовой гибели икры. Ледяной покров на северных реках держится до середины мая – начала июня, при зимнем спаде воды он ложится на грунт и на малой глубине иногда покрывает всю поверхность нерестовых площадей в виде толстой наледи. В этих случаях наблюдается массовая гибель икры, отложенной на данных участках. В суровые и малоснежные зимы в низовьях Оби возможно возникновение обширных заморозов на нерестилищах сиговых рыб, поэтому общий выход икры в уральских притоках в разные годы за зимний период варьирует в широких пределах – от 0 до 93%, составляя в среднем 20–30% (Богданов, 1987, 2007).

Вылупление сиговых рыб в природе дружное, личинки подвижные и имеют небольшой желточный мешок; при температуре воды 6°C вскоре после вылупления они переходят на экзогенное питание и затем, недели через две, образуют стаи. Как правило, выход из икры личинок многих видов сиговых приурочен к распалению льда. Они имеют некоторый запас желтка, поэтому переход на внешнее питание не является столь критическим моментом, как у других видов рыб. Голодать личинки могут 12–15 сут.

Основная стратегия размножения сиговых рыб в северных условиях направлена на то, чтобы вышедшие из икры личинки могли найти корм и за короткое полярное лето успеть подрасти. Наилучшие условия создаются в конце весны и в начале лета, когда вслед за вспышкой первичной продукции появляются мелкие формы зоопланктона. Поэтому сиговые рыбы вымётывают икру осенью и имеют длительный период инкубации или нерестятся ранней весной и имеют короткий инкубационный период (баунтовский сиг, зимне-

нерестующая ряпушка), но в обоих случаях питание вышедших личинок будет совпадать с первой волной увеличения биомассы зоопланктона.

Как правило, все сиговые рыбы имеют пропуски нерестовых сезонов, т. е. после первого нереста каждая особь повторно нерестится один раз в 2–3 года. В реках Сибири нельма нерестится с перерывами в 3–4 года, в бассейне Волги у белорыбницы эти интервалы сокращаются до 2–3 лет. Обычно в течение всей жизни белорыбница нерестится два раза, лишь в исключительных случаях самки откладывают икру трижды. В условиях Обской губы межнерестовый интервал у сибирской ряпушки составляет 1, реке 2 года; у нерестующих в Средней Оби особей пеляди – 2 года, у чира – 2–4 года. У муксуна перерывы между нерестами достигают 2–3 лет, учитывая позднее половое созревание и длительные межнерестовые интервалы, самка муксуна в течение своей жизни может отметать икру всего лишь два–три раза (Селюков, 2002б, 2010; Исаков, Селюков, 2010). Отметим, что при акклиматизации сигов в южных водоёмах нерест бывает ежегодным.

В последние десятилетия водные экосистемы находятся под мощным антропогенным воздействием. Современные нерестовые стада сиговых рыб на 80–90% состоят из впервые нерестующих особей (пополнение существенно преобладает над остатком). В первую очередь это наблюдается в легко ранимых северных экосистемах, населённых лососевыми и сиговыми рыбами, где из-за низкой температуры воды процессы самоочистки и восстановления замедлены. Происходит постоянное антропогенное загрязнение Обской губы и бассейна Оби, и главное – уральских притоков, где находятся основные нерестилища сиговых рыб. Обь-Иртышский бассейн всегда был важным рыбопромысловым районом России. Уловы рыбы в 1980-е гг. достигали здесь более 35 тыс. т, причём основу составляли сиговые (до 40%), осетровые и лососевые рыбы. Отметим, что из 30 видов мировой фауны сиговых рыб 9 видов живут в Обском бассейне, именно здесь находится экологический оптимум для них (Решетников, 2010б). Однако за последние 40 лет в бассейне произошли большие изменения. Освоение нефтегазовых месторождений Западной Сибири (мегапроект “Ямал”) привело к загрязнению воды нефтепродуктами, тяжёлыми металлами, фенолом и другими токсикантами органической природы, а мощный селективный вылов окончательно подорвал запасы сиговых. Все эти факторы способствовали резким изменениям в экосистеме, которая может оказаться на грани катастрофы, поэтому уже сейчас отмечаются патологии у сиговых, в том числе и в воспроизводительной системе. Отклонения от нормы в её развитии могут быть использованы для оценки состояния рыб и экосистемы в целом. Применение в исследова-

ниях методов макро- и микродиагностики позволяет выявить нарушения в развитии половых желёз и заблаговременно установить начальные моменты неблагоприятного воздействия какого-то одного или комплекса факторов на организм рыб в конкретных условиях. Положительным моментом является то, что особенности гаметогенеза сиговых рыб были исследованы ранее в ненарушенных условиях обитания (Сакун, Буцкая, 1963; Кузьмин, 1967; Чинарева, 1974; Крохалевский, 1983; Кошелев, 1984; Селюков, 1985, 1986; Халатян, 1985; и др.), поэтому эти данные можно рассматривать в качестве контроля для сравнения с особенностями гаметогенеза в загрязнённых условиях.

Поскольку экономической политикой страны является наращивание добычи и транспортировки минерального сырья, несмотря на тревожную экологическую ситуацию в Обском регионе в сочетании с массовым браконьерством, то скорее всего не следует ожидать успешного естественного восстановления запасов сиговых рыб. Рыбное хозяйство взяло курс на создание центров воспроизводства и питомников в естественном ареале или за его пределами, но для этих центров нужны хорошие и здоровые маточные стада. Уже сегодня многие производители рыб отягощены различными патологиями, в том числе и аномалиями репродуктивной системы, что может негативно отразиться на потомстве. Требуется правильная оценка современного экологического состояния водоёмов и экологический прогноз возможных изменений в биоте. В этой связи разработка мер по сохранению репродукционного потенциала рыб, в первую очередь сиговых, и сведения к минимуму экологического ущерба становится одной из главных задач.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы весьма признательны М.И. Шатуновскому и Ж.А. Черняеву (ИПЭЭ РАН) за просмотр рукописи и сделанные замечания.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 10-04-00529-а) и Проекта Президиума УрО РАН 09-Т-4-1001 “Биологические ресурсы животного мира Урала – разработка теоретических основ рационального использования и охраны”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абросов В.Н.* 1967. Изучение биологии и экологии пеляди в связи с ее акклиматизацией // Изв. ГосНИОРХ. Т. 62. С. 79–89.
- Акимова Н.В., Попова О.А., Решетников Ю.С. и др.* 2000. Морфологическое состояние репродуктивной системы рыб в водоемах Кольского полуострова // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 2. С. 282–285.
- Андрушайтис Г.П.* 1964. Акклиматизация ценных промысловых рыб в водоемах Латвийской ССР // Изв. ГосНИОРХ. Т. 57. С. 175–179.
- Анпилова В.И.* 1959. Влияние температуры на половое созревание баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* Muchomedjarow // Докл. АН СССР. Т. 129. № 5. С. 61–64.
- Анпилова В.И.* 1967. Биология и разведение баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* Muchomedjarow // Изв. ГосНИОРХ. Т. 62. С. 129–140.
- Атлас пресноводных рыб России. 2002. В 2 т. / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 379 + 253 с.
- Афанасьев Г.А., Войтов А.А., Калягин Л.Ф., Шулев В.В.* 1984. Оценка современного состояния естественного воспроизводства байкальского омуля // Тр. ГосНИОРХ. Вып. 211. С. 29–35.
- Бергельсон Б.О., Никаноров Ю.И.* 1969. Половое созревание и нерест пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) в озере Лохово Калининской области // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 2. С. 276–284.
- Богданов В.Д.* 1983. Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы нижней Оби. Свердловск: УралНЦ АН СССР. С. 55–79.
- Богданов В.Д.* 1985. Экологические аспекты размножения сиговых рыб в уральских притоках нижней Оби // Экология. № 6. С. 32–37.
- Богданов В.Д.* 1987. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северная Сосьва. Свердловск: УралНЦ АН СССР, 60 с.
- Богданов В.Д.* 1988. Пространственное распределение личинок сиговых рыб по акватории нижней Оби // Биология сиговых рыб. М.: Наука. С. 178–191.
- Богданов В.Д.* 1992. Особенности пространственного распределения личинок тугуна *Coregonus tugun* бассейна реки Обь // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 1. С. 64–69.
- Богданов В.Д.* 1997. Экология молоди и воспроизводство сиговых рыб нижней Оби: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 38 с.
- Богданов В.Д.* 2006. Эмбриональное развитие сиговых рыб на естественных нерестищах в уральских притоках Нижней Оби // Науч. вестн. Ямало-Ненецк. авт. округа. Вып. 6 (43): Экология растений и животных севера Западной Сибири. С. 3–17.
- Богданов В.Д.* 2007. Выживание икры сиговых рыб на нерестищах в уральских притоках нижней Оби // Науч. вестн. Ямало-Ненецк. авт. округа. Вып. 2 (46): Современное состояние и динамика природных сообществ Севера. С. 42–49.
- Богданов В.Д.* 2008. Современное состояние воспроизводства сиговых рыб нижней Оби // Рыб. хоз-во. № 9. С. 33–37.
- Богданов В.Д.* 2010. Состояние воспроизводства и динамика генераций сиговых рыб нижней Оби // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень: Госрыбцентр. С. 83–87.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н.* 2001. Выживание сиговых рыб нижней Оби в первый год жизни // Матер. науч.-произв. совещ. “Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб”. Тюмень. С. 14–17.

- Богданов В.Д., Решетников Ю.С.* 2010. Особенности воспроизводства сиговых рыб // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень: Госрыбцентр. С. 78–82.
- Богданов В.Д., Добринская Л.А., Лугаськов А.В. и др.* 1984. Аспекты изучения экосистемы реки Манья. Свердловск: УралНЦ АН СССР, 70 с.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А. и др.* 2002. Экологическое состояние притоков нижней Оби (реки Сыня, Войкар, Сось). Екатеринбург: Изд-во УрО РАН; ИЭРиЖ, 136 с.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А. и др.* 2005. Экологическое состояние притоков нижней Оби (реки Харбей, Лонготъеган, Щучья). Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. ун-та, 236 с.
- Богданова Е.Н.* 1992. Весенний зоопланктон сора Польхос-Тур // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск: ИЭРиЖ АН СССР. С. 20–26.
- Буяновская А.А.* 1977. Проблема антропогенного эвтрофирования в Академии наук СССР // Антропогенное эвтрофирование природных вод. Т. 1. Черноголовка: Изд-во АН СССР. С. 7–12.
- Валюшок Д.С., Быховский В.Я., Арцатбанов В.Ю.* 1993. Новый тип цитохрома в икре сиговых рыб // Биохимия. Т. 58. С. 1462–1470.
- Вершинин В.Л., Зимин А.Г., Коновалова О.С.* 1981. Особенности биологии пеляди *Coregonus peled* (Gmelin), вселенной в озера Горного Алтая // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та. С. 66–71.
- Вовк Ф.И.* 1948а. Нельма р. Оби // Тр. Сиб. отд. ВНИОРХ. Т. 7. Вып. 2. С. 1–80.
- Вовк Ф.И.* 1948б. Нельма р. Енисей // Там же. С. 81–109.
- Вотинов Н.П.* 1963. Муксун как объект искусственного разведения и акклиматизации // Тр. Обь-Тазовского отд. ГосНИОРХ. Т. 3. С. 115–137.
- Горбунова З.А.* 1970. Пелядь в озерах Карелии // Рыб. хоз-во. № 2. С. 21–22.
- Госькова О.А.* 2010. Межгодовые колебания численности генераций сиговых рыб в реке Сыня (нижняя Обь) // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень: Госрыбцентр. С. 105–109.
- Гримальский В.Л., Поздняков Ю.Ф.* 1955. Выращивание сиговых рыб в прудах Молдавии // Тр. Кишинев. с.-х. ин-та. Т. 5. С. 39–77.
- Европейцева Н.В.* 1949. Морфологические черты постэмбрионального развития сигов // Тр. лаб. основ рыб-водства. С. 229–249.
- Ерещенко В.И., Вотинов Н.П., Глушкова В.И.* 1975. Выращивание пеляди в водоемах восточного Казахстана // Изв. ГосНИОРХ. Т. 104. С. 95–115.
- Зернов С.А.* 1928. О зимовке организмов во льду и мерзлой земле. По материалам И.В. Болдыревой, П.П. Шарминовой и Ю.Д. Шмелевой. О “пагоне”, новый термин // Рус. гидробиол. журн. Т. VII. № 1–2. С. 1.
- Зюсько А.Я., Русанов В.В., Черняев Ж.А.* 1992. Особенности биологии валька реки Чара // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 5. С. 63–73.
- Иванова В.Е.* 1974. Особенности гаметогенеза ряпуши в условиях севера Якутии // Биол. проблемы Севера. Вып. 2. С. 49–51.
- Ирхимонович А.И., Статова М.П., Кубрак И.Ф.* 1960. Половой цикл самок чудского сига, акклиматизированного в прудах Молдавии // Тр. Ин-та биологии Молдов. филиала АН СССР. Т. 2. № 2. С. 77–100.
- Исаков П.В., Селюков А.Г.* 2010. Сиговые рыбы в экосистеме Обской губы. Тюмень: Изд-во Тюмен. гос. ун-та, 184 с.
- Калашиников Ю.Е.* 1968. Многотычинковые сиги озера Орон системы реки Витим // Вопр. ихтиологии. Т. 8. Вып. 4. С. 637–645.
- Карамушко Л.И., Карамушко О.В.* 2007. Эволюционные аспекты воспроизводства рыб высоких широт // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей Европейской части России. Апатиты: Изд-во КарНЦ РАН. С. 74–87.
- Кашулин Н.А., Терентьев П.М., Королева И.М.* 2007. Долговременные изменения структуры популяции сига *Coregonus lavaretus* Чунозера под воздействием малых (фоновых) доз загрязнения // Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века. СПб.: Т-во науч. изданий КМК. С. 544–561.
- Кириллов А.Ф.* 1983. Стратегия экологической адаптации сига в экстремальных условиях. Новосибирск: Наука, 106 с.
- Коровина В.М.* 1977. Эмбриологические материалы, свидетельствующие о филогенетической близости некоторых лососевидных для выяснения родственных отношений этих рыб // Тез. докл. Всесоюз. конф. “Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития”. Мурманск. С. 116–117.
- Кошелев Б.В.* 1966. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 186–218.
- Кошелев Б.В.* 1978. Эколого-морфологические исследования гаметогенеза, половой цикличности и размножения рыб // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М.: Наука. С. 10–42.
- Кошелев Б.В.* 1984. Экология размножения рыб. М.: Наука, 309 с.
- Кошелев Б.В.* 1985. Особенности воспроизводства рыб в различных водоемах // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука. С. 5–12.
- Крохалевский В.Р.* 1980. Закономерности изменения плодовитости пеляди реки Оби // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 160. С. 23–30.
- Крохалевский В.Р.* 1983. Половые циклы, созревание и периодичность нереста обской пеляди // Биология и экология гидробионтов экосистемы нижней Оби. Свердловск: Среднеурал. книж. изд-во. С. 93–110.
- Кузьмин А.Н.* 1967. Гаметогенез и сравнительный анализ развития воспроизводительной системы у пеляди, выращиваемой в разных климатических зонах // Изв. ГосНИОРХ. Т. 63. С. 9–40.

- Кузьмин А.Н. 1975. Некоторые закономерности развития воспроизводительной системы и периодизация гаплогенеза у сиговых // Там же. Т. 104. С. 17–27.
- Лапин В.И., Лапина Н.Н., Шатуновский М.И. 1985. Закономерности внутривидовой изменчивости обменных процессов и характера воспроизводства у рыб // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука. С. 65–77.
- Лапин Ю.Е., Юровицкий Ю.Г. 1959. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости рыб // Журн. общ. биологии. Т. 20. № 6. С. 439–446.
- Лапицкий В.Г. 1949. Овогенез и годичный цикл яичников у сига-лудоги // Тр. лаб. основ рыбоводства. Л. Т. 2. С. 37–63.
- Лебедева О.А. 1974. Эколого-морфологические особенности развития сиговых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИМЖ АН СССР, 20 с.
- Мешков М.М., Лебедева О.А. 1977. Видовая специфика темпа индивидуального развития лососевидных рыб (Salmoidei) // Эволюция темпов индивидуального развития животных. М.: Наука. С. 200–217.
- Мещерякова А.И., Черняев Ж.А. 1963. Потребление кислорода икрой байкальского омуля в процессе эмбрионального развития // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 4. С. 668–674.
- Микулин А.Е., Любаев В.Я. 2010. Особенности строения яичников дальневосточных лососей и вопросы их эволюции // Тр. ВНИРО. Т. 148: Искусственное воспроизводство ценных гидробионтов, акклиматизация и аквакультура. С. 47–57.
- Мишарин К.И. 1958. Байкальский омуль // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск: Иркутск. книж. изд-во. С. 130–287.
- Моисеенко Т.И., Лукин А.А., Шарова Ю.Н., Королева И.Н. 2002. Рыбная часть сообщества в изменяющихся условиях среды обитания // Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. М.: Наука. С. 284–400.
- Москаленко Б.К. 1956. Влияние многолетних колебаний уровня Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых видов рыб // Зоол. журн. Т. 35. № 5. С. 746–752.
- Москаленко Б.К. 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень: Тюмен. книж. изд-во, 251 с.
- Москаленко Б.К. 1971. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищ. пром-сть, 182 с.
- Мухомедияров Ф.Б. 1948. Ряпушка *Coregonus sardinella baunti* subsp. nova из системы Ципа-Ципиканских озер бассейна реки Витим // Докл. 1 науч. сессии Якут. базы АН СССР. С. 270–280.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Новиков Г.Г. 1993. Особенности энергетики развития костистых рыб различных экологических групп // Изв. АН СССР. Сер. биол. Т. 1. С. 21–28.
- Новоселов А.П., Решетников Ю.С. 1988. Пелядь в новых местах обитания // Биология сиговых рыб. М.: Наука. С. 78–114.
- Носаль А.Д. 1956. О нересте пеляди в прудовых условиях Украины // Рыб. хоз-во. № 12. С. 55–56.
- Носаль А.Д. 1968. Биология пеляди, акклиматизированной на Украине // Рыбное хозяйство. Киев: Наук. думка. С. 55–65.
- Подлесный А.В. 1947. Белорыбица (*Stenodus leucichthys*) // Тр. Сиб. отд. ВНИОРХ. Т. 7. Вып. 1. С. 142–169.
- Попова О.А., Решетников Ю.С., Терещенко В.Г. 1997. Новые подходы к мониторингу биоразнообразия водных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН. С. 269–277.
- Попова О.А., Решетников Ю.С., Терещенко В.Г. 2007. Мониторинг и оценка состояния рыбной части сообщества пресноводных экосистем // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб.: Ин-т озероведения РАН. С. 303–309.
- Разнообразие рыб Таймыра. 1999 / Под ред. Павлова Д.С., Савваитовой К.А. М.: Наука, 207 с.
- Расс Т.С. 1977. Географические закономерности размножения и развития рыб в разных климатических поясах // Тр. ИО АН СССР. Т. 109. С. 7–41.
- Расс Т.С. 1985. Размеры яиц у пойкилотермных животных в разных широтах // Морфологические исследования животных. М.: Наука. С. 165–176.
- Решетников Ю.С. 1963. Изменчивость и многообразие форм сигов в связи с особенностями их питания в водоемах Севера // Докл. АН СССР. Т. 152. № 6. С. 1465–1466.
- Решетников Ю.С. 1967. Периодичность размножения у сигов // Вопр. ихтиологии. Т. 7. Вып. 6. С. 1019–1031.
- Решетников Ю.С. 1975. О систематическом положении сиговых рыб // Зоол. журн. Т. 54. № 11. С. 1656–1671.
- Решетников Ю.С. 1979. Сиговые рыбы в северных экосистемах // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 3. С. 419–433.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 301 с.
- Решетников Ю.С. 1984. Адаптивные особенности водных организмов высоких широт на примере рыб // Адаптации организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин: Изд-во АН ЭстССР. С. 160–165.
- Решетников Ю.С. 1985. Специфика размножения тропических рыб // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука. С. 12–35.
- Решетников Ю.С. 1995. Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 2. С. 156–174.
- Решетников Ю.С. 2004. Проблема реолиготрофирования водоемов // Там же. Т. 44. № 5. С. 709–711.
- Решетников Ю.С. 2007. Ихтиофауна Арктики // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей Европейской части России. Апатиты: Изд-во КарНЦ РАН. С. 7–33.
- Решетников Ю.С. 2010а. Современные представления о таксономическом статусе сиговых рыб // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень: Госрыбцентр. С. 45–50.
- Решетников Ю.С. 2010б. О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 62–87.

- Решетников Ю.С., Ермохин В.Я. 1975. Содержание жира у сига в весенний период // Вопр. ихтиологии. Т. 15. Вып. 1. С. 173–176.
- Решетников Ю.С., Лукин А.А. 2006. Современное состояние разнообразия сиговых рыб Онежского озера и проблемы определения их видовой принадлежности // Там же. Т. 46. № 6. С. 732–746.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. 1995. Оценка состояния пресноводных экосистем по состоянию рыбной части сообщества // Проблемы экологии и рационального использования природопользования Северо-Запада России и Псковской области. Псков: ПГПИ. С. 41–52.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. 2007. Метод экспертной оценки состояния рыб // Расширенные матер. Междунар. науч.-практ. конф. “Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов-2”, Борок. М.: Россельхозакадемия. С. 217–221.
- Решетников Ю.С., Паранюшкина Л.П., Кияшко В.И. 1970. Сезонные изменения белкового состава крови и жирности сига // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 6. С. 1065–1078.
- Решетников Ю.С., Белянина Т.Н., Белянина Л.П. 1971. Характер жиронакопления и созревания сига // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 186–218.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 248 с.
- Решетников Ю.С., Мухачев И.С., Болотова Н.Л. и др. 1989. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) (Pisces: Coregonidae). Систематика, морфология, экология, продуктивность. М.: Наука, 302 с.
- Решетников Ю.С., Кашулин Н.А., Лукин А.А. 1997. Самый мелкий сиг в Европе // Тез. докл. I-го конгресса ихтиологов России. М.: ВНИРО. С. 50.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Кашулин Н.А. и др. 1999. Оценка благополучия рыбной части водного сообщества по результатам морфопатологического анализа рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 119. № 2. С. 165–177.
- Решетников Ю.С., Акимова Н.В., Попова О.А. 2000. Аномалии в системе воспроизводства рыб при антропогенном воздействии // Изв. Самар. НЦ РАН. Т. 2. № 2. С. 274–282.
- Рыбы заповедников России. 2010. Т. 1 / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Т-во науч. изданий КМК, 660 с.
- Савваитова К.А., Чеботарева Ю. В., Пичугин М.Ю., Максимов С.В. 1995. Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды // Вопр. ихтиологии. Т.35. № 2. С. 182–188.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадии зрелости и изучение половых циклов рыб. М.: ВНИРО, 30 с.
- Селезнев В.П. 1942. Байкальский омуль, его естественное размножение и перспективы искусственного разведения // Изв. биол.-географ. НИИ при ИГУ. Т. 9. Вып. 1–2. С. 24–36.
- Селюков А.Г. 1985. Ранний гаметогенез пеляди // Вестн. ЛГУ. Биология. № 17. С. 26–32.
- Селюков А.Г. 1986. Оогенез и половые циклы самок пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) озера Енбырь (бассейн Оби) // Вопр. ихтиологии. Т. 26. № 2. С. 294–302.
- Селюков А.Г. 2002а. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы р. Обь. 1. Половые циклы пеляди *Coregonus peled* // Там же. Т. 42. № 1. С. 85–92.
- Селюков А.Г. 2002б. 2. Половые циклы муксуна *Coregonus muksun* // Там же. Т. 42. № 2. С. 225–235.
- Селюков А.Г. 2010. Изменение морфофункциональных параметров рыб Обь-Иртышского бассейна в условиях возрастающего антропогенного влияния: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 50 с.
- Скрябин А.Г. 1979. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 229 с.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 334 с.
- Смирнов В.В., Шумилов И.П. 1974. Омули Байкала. Новосибирск: Наука, 159 с.
- Смирнова-Залуми Н.С. 1969. Причины изменения запасов байкальского омуля // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М.: Наука. С. 225–230.
- Соин С.Г. 1963. О размножении и развитии черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dybowski) // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 12. С. 1817–1839.
- Соин С.Г. 1968. Приспособительные особенности развития рыб. М.: Изд-во МГУ, 88 с.
- Стерлигова О.П., Павловский С.А. 1984. Экспериментальное изучение выедания икры сига *Coregonus lavaretus* L. (Salmonidae) ершом *Gymnocephalus cernua* (L.) и беспозвоночными // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 1. С. 1036–1039.
- Стерлигова О.П., Титова В.Ф., Павловский С.А., Бушман Л.Г. 1988. Состояние сиговых рыб Сямозера // Биология сиговых рыб. М.: Наука. С. 205–216.
- Строганов А.Н. 1987. Закономерности изменения потребления кислорода и особенности энергетического обмена у некоторых видов рыб на ранних этапах онтогенеза при различных значениях абиотических факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 25 с.
- Халатян О.В. 1985. Особенности репродуктивных циклов рыб в условиях Севера (на примере р. Яна) // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука. С. 123–133.
- Чеботарева Ю.В., Савоскул С.П., Савваитова К.А. 1997. Аномалии в строении воспроизводительной системы самок рыб норило-пясинских водоемов Таймыра // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 2. С. 217–223.
- Черняев Ж.А. 1971. О возможности развития икры байкальских сиговых рыб в переохлажденном состоянии пагона // Биол. проблемы Севера. Вып. 42. С. 67–73.
- Черняев Ж.А. 1973. Размножение и развитие байкальского озерного сига (*Coregonus lavaretus baicalensis*) в связи с вопросом его искусственного разведения // Вопр. ихтиологии. Т. 13. Вып. 2. С. 259–274.
- Черняев Ж.А. 1982. Воспроизводство байкальского омуля. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 128 с.
- Черняев Ж.А. 1984. Воздействие температурного и светового факторов на эмбриональное развитие сиговых рыб Байкала // Эколого-морфологические исследова-

- ния раннего онтогенеза позвоночных. М.: Наука. С. 87–119.
- Черняев Ж.А. 1993. Воздействие светового фактора на эмбриональное развитие сиговых рыб // Изв. РАН. Сер. биол. С. 64–73.
- Черняев Ж.А. 2001. Эколого-морфологические особенности размножения и развития черного байкальского хариуса популяции реки Фролиха (Северный Байкал) // Тр. каф. зоологии позвоночных ИГУ. Т. 1. С. 136–146.
- Черняев Ж.А. 2004. Эколого-физиологические особенности эмбриогенеза сиговых рыб (Coregonidae) как представителей “пагофильной” группы размножения // Там же. Т. 2. С. 132–147.
- Черняев Ж.А. 2007. Факторы и механизмы, вызывающие изменение темпа эмбрионального развития костистых рыб (на примере сиговых Coregonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 4. С. 475–485.
- Черняев Ж.А., Пичугин М.Ю. 1999. Особенности раннего онтогенеза весеннерестующего баунтовского сига // Там же. Т. 39. № 1. С. 78–88.
- Черняев Ж.А., Арцатбанов В.Ю., Микулин А.Е., Валюшок Д.С. 1987. Цитохром “О” в икре сиговых рыб // Там же. Т. 27. Вып. 5. С. 867–869.
- Черняев Ж.А., Микулин А.Е., Арцатбанов В.Ю., Валюшок Д.С. 1988. Особенности пигментации икры сиговых рыб // Биология сиговых рыб. М.: Наука. С. 152–159.
- Чинарева И.Д. 1974. О строении и развитии яйцевых оболочек в оогенезе пеляди (*Coregonus peled*) // Изв. ГосНИОРХ. Т. 92. С. 108–112.
- Чинарева И.Д. 1975. Формирование гребенчатого слоя яйцевой оболочки пеляди (*Coregonus peled*): по данным электронной микроскопии // Вестн. ЛГУ. Биология. № 3. С. 28–34.
- Шарова Ю.Н., Кауфман З.С., Лукин А.А. 2003. Оогенез рыб Европейского севера России при техногенном загрязнении. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 130 с.
- Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 288 с.
- Шатуновский М.И., Рубан Г.И. 2010. О некоторых новых подходах к изучению воспроизводства рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 62–87.
- Шатуновский М.И., Акимова Н.В., Рубан Г.И. 1996. Реакция воспроизводительной системы рыб на антропогенные воздействия // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 2. С. 229–238.
- Шестаков А.В. 1998. Биология молоди сиговых рыб бассейна реки Анадырь. Владивосток: Дальнаука, 112 с.
- Шумилов И. П. 1971. Выживаемость икры байкальского омуля на нерестилищах р. Кичеры и влияние водности реки на урожайность поколений // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 2. С. 280–289.
- Экология рыб Обского бассейна. 2006 / Под ред. Павлова Д.С., Мочка А.Д. М.: Т-во науч. изданий КМК, 596 с.
- Юданов И.Г. 1932. Сыня и ее значение для рыболовства Обского Севера // Раб. Обь-Тазов. науч. рыбхоз. станции. Т. 1. Вып. 1. С. 3–91.
- Юданов И.Г. 1939. Условия нереста и развития икры ряпушки в заморной зоне Обской Губы // Рыб. хоз-во. № 4. С. 34.
- Юхнева В.С. 1967. Наблюдение за нерестом и развитием икры сиговых рыб на реке Сыня // Озерное и прудовое хозяйство в Сибири и на Урале. Тюмень: Тюмен. книж. изд-во. С. 190–199.
- Airaksinen K.J. 1968. Preliminary notes on the winter-spawning vendace (*Coregonus albula* L.) in some Finnish lakes // Ann. Zool. Finn. V. 5. P. 312–314.
- Colby P.J., Spangler G.R., Hurley D.A., McCombie A.M. 1972. Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes // J. Fish. Res. Board Can. V. 29. № 6. P. 975–983.
- De Vries A.L., O’Grady S.M., Schrag J.D. 1982. Temperature and level of glycopeptides antifreeze in Antarctic fishes // Antarctic J. V. 17. № 5. P. 173–175.
- Henault M. 1987. Statut taxonomique et bio-ecologique de la population de cisco de lac des Ecorces (*Coregonus artedii*) frayant le printemps au lac des Ecorces // QC. Univ. Quebec. Montreal. Rapt. Techn. P. 1–164.
- Henault M., Fortin R. 1989. Comparison of meristic and morphologic characters among spring and fall-spawning ecotypes of cisco (*Coregonus artedii*) in southern Quebec, Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 46. № 1. P. 166–173.
- Reshetnikov Yu. 1981. Changes of the fish community of lake ecosystems in recent conditions // Topical problems of ichthyology. Brno: Czechosl. Acad. Sci. P. 113–118.
- Reshetnikov Yu.S. 1988. Coregonid fishes in recent conditions // Finn. Fish. Res. № 9. P. 11–16.
- Reshetnikov Yu.S. 1992. An overview of research on coregonids in the USSR // Polsk. Arch. Hydrobiol. V. 39. № 3–4. P. 587–598.
- Reshetnikov Yu.S. 2004. Coregonid fishes in the Arctic waters // Ann. Zool. fennici. V. 41. P. 3–11.
- Reshetnikov Yu.S., Popova O.A., Kashulin N.A. et al. 2002. Development of an index to assess heavy metal pollution on fish populations // Arch. Hydrobiol. Advances in limnology. Biology and management of coregonid fishes–1999. V. 57. P. 221–231.
- Salojarvi K. 1987. Why do vendace (*Coregonus albula* L.) population fluctuate? // Aqua fenn. V. 17. № 1. P. 17–26.
- Tcherniaev G.A. 1977. Conditions ecophysiologicals de la survie dans la glace des coregonos du lac Baikal // Bull. Franc. Piscicult. № 266. P. 33–39.
- Zawisza J., Backel T. 1970. Gonad development, fecundity and eggs survival in *Coregonus albula* L. // Biology of coregonid fishes. Winnipeg: Manitoba Univ. Press. P. 363–398.