

НЕРЕСТ СИГОВЫХ РЫБ COREGONIDAE

С. М. Семенченко^{1,2}, Н. В. Смешливая¹¹Тюменский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («Госрыбцентр»),
625023, Россия, г. Тюмень²ФГБОУ ВО «Государственный аграрный университет Северного Зауралья»,
625003, Россия, г. Тюмень

Приведены результаты многолетних наблюдений за нерестом сиговых рыб в устройствах по экологическому методу сбора икры. Исследования нереста омуля (*Coregonus migratorius*) проводили на реках Инэ и Большой бассейна оз. Байкал. Нерест речной и озерной форм пеляди (*C. peled*), тугуна (*C. tugin*), сига-пыжьяна (*C. pidschian*) и муксуна (*C. muksun*) изучали в Обском бассейне (р. Ляпин, оз. Волково). Отмечены как общие черты, так и видовые особенности нерестового поведения. Нерест речных по месту размножения форм и видов протекает в октябре — ноябре на фоне падения температуры воды от 7 до 0,1 °С в основном перед ледоставом (тугун, омуль, пыжьян, пелядь) или сразу после него (чир, муксун). Нерест озерной формы пеляди смещен на ноябрь — январь и происходит подо льдом при относительно стабильной температуре — 1,4 °С. Нерестовый период разных популяций длится от 10 до 41 сут. Наличие характерного субстрата не является обязательным условием нерестового поведения. Нерест приурочен к темному времени суток. Средняя освещенность поверхности воды в начале нереста у пыжьяна — около 350 лк, у тугуна и пеляди — около 10–20 лк. Для сиговых рыб типичен парный нерестовый акт. Индивидуальная нерестовая активность включает фазы ухаживания, собственно нерестового акта и покоя. Фазы многократно повторяются в течение ночи. Нерестовый акт протекает в толще воды или у поверхности и заключается в ритмичном соударении тел параллельно двигающихся рыб с синхронным выделением половых продуктов. В нерестящейся паре самец смещен вперед по отношению к самке приблизительно на длину головы. Самец изгибом хвостового стебля ритмично ударяет в заднюю часть брюшка самки. Нерестовый акт длится в среднем 0,3–3 с; протяженность — 0,3–2 м. Частота соударений тел нерестящейся пары — около 17–27 Гц. Самка участвует в 20–100 нерестовых актах за 1–3 ночи. Порция икры, выметываемой за нерестовый акт, колеблется от нескольких десятков до сотен икринок. Отмечен каннибализм по отношению к икре. Скорость седиментации неоводненных икринок пропорциональна диаметру и составляет от 2,2 см/с у тугуна до 3,4 см/с у омуля. Клейкость у икры начинает проявляться после двухминутного контакта с водой. Характерное для сиговых рыб нерестовое поведение и физические свойства икры обеспечивают ее широкое распределение по площади нерестилища, что рассматривается как адаптация, направленная на повышение выживаемости зародышей. Обобщены и проанализированы литературные данные по нересту сиговых рыб.

Ключевые слова: сиговые рыбы; воспроизводство рыб; нерест; поведение рыб; икра; сперма; оплодотворение

Введение

Знание этологических и экологических аспектов размножения рыб — важное условие рациональной эксплуатации промысловых запасов популяций, их искусственного воспроизводства и устойчивого развития аквакультуры. Сиговые рыбы (*Coregonidae*)

имеют существенное коммерческое значение во внутренних водоемах Севера Евразии и Америки. Как правило, о сроках и месте нереста ихтиологи судят по таким, по сути, косвенным признакам, как факт поимки «текучих» или отнерестившихся особей, что дает ограниченную и не всегда корректную информацию. Прямые натурные наблюдения за нерестом технически сложны. Как следствие,

нерестовое поведение большинства видов семейства сиговых детально не изучено. С разной степенью подробности дано лишь описание нереста байкальского омуля *Coregonus migratorius* [1; 2], сига *C. lavaretus* [3], тугуна *C. tugun* [4] и ряпушки европейской *C. albula* [5]. В России разработан и используется в промышленных масштабах на Байкале и в Обском бассейне экологический метод сбора икры сиговых рыб для искусственного воспроизводства. Этот метод основан на естественном нерестовом поведении производителей в специальных устройствах, позволяющих собрать оплодотворенную икру для последующей инкубации [6–8]. Экологический метод предоставляет уникальную возможность для исследования нереста сиговых рыб. Цель данной статьи — обобщить результаты многолетних наблюдений за нерестом сиговых рыб и проанализировать соответствующие литературные сведения. Одним из основных мотивов выполненных исследований являлось стремление к повышению эффективности технологии получения оплодотворенной икры сиговых рыб при помощи экологического метода.

Материал и методика исследования

Проводили визуальные наблюдения, фото- и видеосъемку и аудиозаписи нереста в устройствах для экологического метода сбора икры на пяти видах сибирских сиговых рыб: байкальский омуль *C. migratorius*, речная и озерная экологические формы пеляди *C. peled*, тугун *C. tugun*, сиг-пыжьян *C. pidschian* и муксун *C. muksun*.

Поскольку терминология, используемая в статье, не является общепринятой, приводим определения ключевых понятий в авторской трактовке.

Нерестовый акт — отдельное контактное взаимодействие половозрелых рыб, сопровождающееся выделением половых продуктов во внешнюю среду.

Нерест — комплекс поведенческих реакций половозрелых рыб, направленных на оплодотворение икры и распределение ее в пространстве. В частности, кроме нерестовых актов, нерест включает в себя фазы уха-

живания (подбора партнеров) и физиологического восстановления особей в интервале между нерестовыми актами.

Нерестовый период — сезонный временной интервал нерестовой активности особей из половозрелой части популяции рыб.

Нерестовый трек — дистанция, преодолеваемая рыбами во время нерестового акта.

Исследования нереста омуля выполнили в основном на р. Ине (нерестовый приток р. Баргузин в бассейне оз. Байкал, 53°42' N, 109°58' E) в 1984–1993 гг., а также в садковой базе Большереченского рыбоводного завода (51°58' N, 106°19' E). Размножение всех исследуемых видов, кроме озерной формы пеляди, в естественных условиях происходит в реках. Нерест речной пеляди, тугуна и пыжьяна изучали на р. Ляпин (нерестовый приток р. Северной Сосьвы, Обской бассейн, база «Рахтынья», 63°39' N, 61°49' E) в 1998–2017 гг. Наблюдения за муксуном и озерной пелядью выполнили на старице Иртыша — оз. Волково (58°01' N, 68°49' E) в 2017–2020 гг. Производителей омуля, речной пеляди, пыжьяна и тугуна отлавливали из естественных нерестовых стад в период миграции. Продолжительность выдерживания производителей в садках с момента отлова до нереста составляла 7–50 сут. Муксуна и озерную пелядь выращивали до половозрелого состояния в садках на искусственных кормах на оз. Волково. Наблюдения за нерестом проводили в устройствах для сбора икры экологическим методом двух разных конструкций. При исследовании нереста омуля, речной пеляди и тугуна использовали устройства лоткового типа (рис. 1) [7] с габаритами 6,0×2,0×1,2 м (полезный объем — 10 м³), установленные непосредственно в русле реки на течении 0,1–0,2 м/с при помощи понтонов. Икра после нереста сносилась потоком в капроновую сетку пирамидальной формы с ячейей 1,2 мм, закрепленную на прямоугольной раме. Раму вставляли по пазам в заднюю по течению торцевую часть устройства. Икру, осевшую на дно лотка, смывали вручную при помощи щетки с длинной ручкой или за счет потока, создаваемого лодочным мотором. С 2003 г. наблюдения за нере-

стом пеляди и тугуна, а также сига-пыжьяна и муксуна были продолжены в устройствах садкового типа (рис. 2) [9]. Принцип работы такого устройства заключается в том, что делевый садок для выдерживания и нереста производителей размещается внутри садка из сетчатого синтетического материала с ячейей 1,0–1,4 мм, который в нижней части имеет форму пирамиды, направленной вершиной вниз, что позволяет сконцентрировать и затем откачать икру после нереста. Такие

устройства размещали в старице или озере при помощи понтонов. Для тугуна использовали устройство с габаритами 4,0×4,0×3,0 м с объемом 32 м³, для речной пеляди и пыжьяна — 6,4×6,4×3,7 м с объемом 86 м³, для муксуна — 7,0×7,0×5,5 м с объемом 184 м³. Нерестовый субстрат во всех устройствах отсутствовал.

В одно устройство лоткового типа отсаживали от 2 до 3 тыс. производителей омуля на устройство, от 3 до 10 тыс. экз. тугуна, от

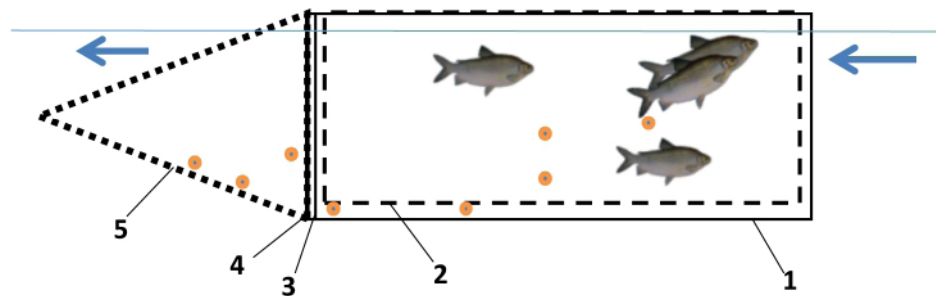


Рисунок 1 — Схема экспериментального устройства лоткового типа для сбора икры сиговых рыб экологическим методом в речных условиях:
1 — каркасный лоток, боковые стенки и дно которого обтянуты брезентом или выполнены из алюминиевых листов, торцевые стенки лотка закрыты металлической сеткой;
2 — садок из делевого полотна; 3 — пазы; 4 — торцевая рама;
5 — пирамидальная сетка для сбора икры. Стрелками обозначено направление течения

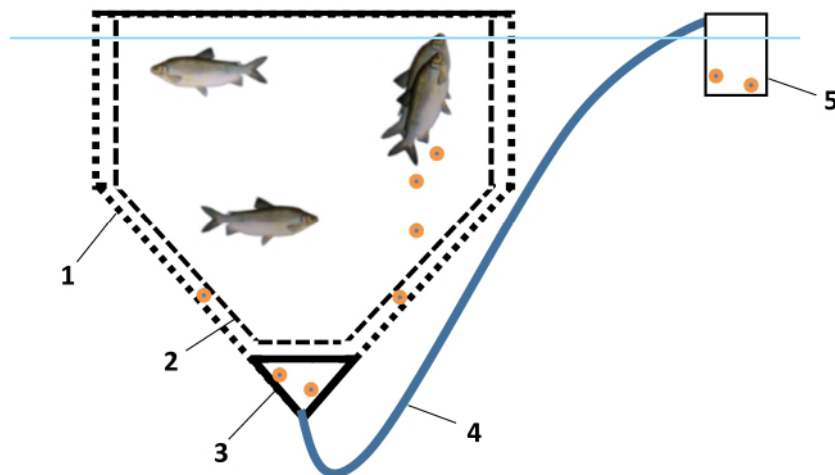


Рисунок 2 — Схема экспериментального устройства садкового типа для сбора икры сиговых рыб экологическим методом при отсутствии течения:
1 — садок из мелкоячейного синтетического материала; 2 — делевый садок;
3 — пирамидальный металлический наконечник с патрубком; 4 — шланг;
5 — устройство для откачки и накопления икры

1,0 до 2,4 тыс. экз. речной пеляди. Количество производителей, посаженных в устройство садкового типа, составляло: пелядь — 3,0–4,5 тыс. экз.; пыжьян — 1,5–3,0 тыс. экз.; муксун — 0,4–1,0 тыс. экз. Соотношение самок и самцов обеспечивали на уровне 1 : 1. Гипофизарные инъекции для стимулирования созревания половых продуктов не проводили. Размерно-весовые характеристики и плодовитость производителей каждого вида оценивали ежегодно по результатам стандартного биологического анализа не менее 25 экз. каждого пола (табл. 1). Длину рыб измеряли до конца чешуйного покрова (промысловая длина).

В период нереста сбор икры из устройств проводили, как правило, ежесуточно в утренние или дневные часы и оценивали ее количество объемно-весовым методом. О дате начала нереста каждый сезон судили по первому сбору икры из устройства. Оплодотворяемость икры определяли посуточно для каждого устройства на стадии средноклеточной морулы методом бокового микроскопирования [10] на живой икре.

Фотографирование и видеосъемку нереста выполняли камерами Canon EOS 600D и 650D с объективом EF-S 18–135 mm через поверхность воды. Видеосюжеты отсняты при естественном сумеречном освещении

1–20 лк. Фотосъемку проводили в вечернее и ночное время с использованием фотовспышки. Всего проанализировано 589 фотографий и 213 видеосюжетов нерестового поведения сиговых рыб. В паре нерестящихся рыб, зафиксированных на фото- и видеоматериалах, самок идентифицировали по характерной форме брюшка. Дифференцировать рыб по половой принадлежности удалось только на 30 % фотографий. Долю эффективных нерестовых актов, приводящих к вымету порции икры, оценивали визуально, регистрируя наличие или отсутствие оседающих икринок в локальной зоне нереста пары через 1–3 с после завершения акта. Для освещения зоны нереста подносили к поверхности воды и включали на 1–3 с карманный электрофонарь. Такие наблюдения в устройствах, с посаженной пелядью, проводили ежесуточно в течение нерестовых периодов 2015 и 2017 гг. в 20 и 6 ч, учитывая по 20 нерестовых актов.

О суточной динамике нерестовой активности судили по интенсивности нереста, под которой понимали количество нерестовых актов, зафиксированных в экспериментальной установке за единицу времени (актов/мин). Этот показатель определяли по результатам анализа аудиозаписи нереста, сделанной при помощи диктофона Olympus Digital recorder VN-732PC с микрофоном, вынесен-

Таблица 1 — Диапазон колебаний средних за нерестовый период значений размерно-весовых показателей и плодовитости производителей сиговых рыб за годы исследований

Вид, форма	Пол	Годы исследований	Количество рыб, экз.	Длина промысловая, см	Масса тела, г	Абсолютная плодовитость, тыс. шт./экз.
Омуль	♀	1984–1993	258	29,0–31,2	290–390	7,7–10,8
	♂		312	28,3–29,0	240–335	—
Тугун	♀	2000–2004; 2013–2016	345	10,6–12,2	15–24	0,9–2,4
	♂		304	10,3–12,1	11–20	—
Пелядь речная	♀	1998–2011; 2013–2017	768	29,6–33,1	387–596	19,9–44,1
	♂		646	28,3–32,1	295–478	—
Пелядь озерная	♀	2017–2019	94	27,4–30,8	343–560	12,0–21,4
	♂		108	27,2–30,2	320–448	—
Сиг-пыжьян	♀	2004–2006; 2009–2013	258	27,9–29,7	268–360	11,2–17,5
	♂		276	27,2–29,7	222–338	—
Муксун	♀	2017–2020	75	44,4–47,8	1567–2011	50,9–66,5
	♂		83	43,2–46,6	1420–1845	—

ным на штанге над поверхностью воды в экспериментальном устройстве. В течение суток запись звука нереста осуществляли в постоянном режиме с 16 ч до 7 ч. При дешифровке аудиозаписи ее отдельные части сопоставляли с параллельной видеосъемкой нереста, сделанной в вечернее время. Анализировали участки фонограммы с периодичностью 15 мин. В каждом трехминутном участке по характерному звуку подсчитывали количество нерестовых актов. Затем рассчитывали среднее значение актов за 1 мин.

При определении пороговой освещенности начала нереста визуально регистрировали первые нерестовые акты после дневного перерыва нерестовой активности, одновременно измеряя освещенность над поверхностью воды в экспериментальном устройстве. Соответствующие наблюдения проводили в период с 16 до 20 ч с периодичностью 10 мин, регистрируя освещенность при помощи люксметра «ТКА-ЛЮКС».

Количество икринок, выметанных самкой за один нерестовый акт, определяли прямым подсчетом на основе анализа фотографий зоны нерестового акта тугуна и пеляди через 2–3 с после его завершения. После визуальной регистрации нерестового акта возле борта устройства вертикально фотографировали локальную зону нереста пары через поверхность воды, используя фотовспышку. Учитывали фотографии, позволяющие считать, что в кадр попала вся порция икры, соблюдая условие — по периметру кадра икринки должны отсутствовать. Подсчет проводили на экране монитора, последовательно выделяя учтенные икринки. Кроме того, трижды в 2016 г. оценивали количество икринок в нерестовой порции пеляди расчетным способом. Для этого за определенную дату суточное количество собранной из установки икры делили на общее количество нерестовых актов и умножали на долю эффективных нерестовых актов. Суточное количество нерестовых актов рассчитывали по суточной динамике нерестовой активности (см. выше). При этом последовательно суммировали количество нерестовых актов за 15-минутные интервалы аудиозаписи не-

реста, рассчитанные по средним для этого интервала значениям.

Продолжительность нерестовых актов и длину нерестовых треков оценивали при компьютерном анализе видеосюжетов при помощи программы Pinnacle Studio. При масштабировании изображения использовали среднюю длину рыб. Частоту соударений рыб при нерестовом акте определяли по результатам анализа фонограмм аудиозаписей нереста, определяя периодику звуковых пиков.

Скорость седиментации (осаждения) икры при попадании в воду измеряли в специальных опытах на базе «Рахтынья» и в лаборатории Госрыбцентра. Неоводненные икринки исследуемых видов сиговых рыб, предварительно отцеженные у самок на V стадии зрелости, поштучно помещали в литровый мерный цилиндр, заполненный водой. При помощи секундомера визуально определяли время преодоления оседающими икринками расстояния между поперечными отметками в верхней и нижней частях цилиндра. Расстояние от кромки воды в цилиндре до верхней отметки составляло 5 см. По результатам предварительных опытов на этом отрезке скорость движения икринок стабилизируется — переходит из ускоренного в равномерное. Расстояние между верхней и нижней отметками — 29 см. Скорость седиментации в каждом опыте рассчитывали, как частное расстояния между отметками на цилиндре и времени преодоления его отдельной икринкой. Опыты проводили в слабоминерализованной воде (40–120 мг/л) при температуре 2–4 °С, что соответствует типичным условиям нереста сиговых рыб. Всего проведено с икрой пыжьяна 105 опытов, с икрой чира — 79, пеляди — 37, тугуна и омуля по 25 измерений соответственно.

Результаты и обсуждение

Нерест речных по месту размножения сиговых рыб наблюдали с последних чисел сентября до последней декады ноября на фоне понижающейся температуры воды от 7,6 до 0,2 °С в такой последовательности: тугун (конец сентября — начало октября) — пыжьян, пелядь, омуль (октябрь) — муксун

(ноябрь) (табл. 2). Отдельные самки с текущими половыми продуктами появляются за 2–4 дня до начала нереста. С учетом наших данных по сбору икры традиционным ручным способом, к сиговым рыбам, нерестящимся в октябре, относятся речная форма сибирской ряпушки *C. sardinella* и нельма *Stenodus leucichthys nelma*, а в основном в ноябре — чир *C. nasus*. Такую же последовательность и близкие сроки нереста указывает В. С. Юхнева [11] для сиговых, размножающихся в р. Сыне (уральский приток нижней Оби).

В зависимости от видовой принадлежности и от условий конкретного года, нерестовый период (сезонный временной интервал

нерестовой активности) длился от одной до трех декад. Массовый нерест обычно длился 7–15 сут при температуре воды ниже 4 °С. Для каждой популяции характерно ежегодное колебание сроков нерестового периода в пределах десяти суток. Причины таких колебаний, вероятно, имеют комплексный характер. Ранее считалось, что нерест начинается после достижения некоего порогового значения температуры воды. Однако наблюдения показали, что температура начала нереста у одной популяции ежегодно может различаться на 4,0–4,5 °С (рис. 3). За начало нереста принимали дату первого сбора икры из экспериментальных установок. Единичный нерест отмечали за 1–3 сут до первого сбора икры.

Таблица 2 — Сроки и температурные условия нереста исследуемых сиговых рыб

Вид, экологическая форма	Количество лет наблюдений	Дата начала нереста*	Продолжительность нерестового периода, сут	Температурный диапазон нереста (максимум — минимум), °С
Тугун	9	27.09–4.10	9–18	7,6–0,2
Пыжьян	7	7.10–14.10	13–21	7,1–0,2
Пелядь речная	18	4.10–16.10	17–27	6,5–0,2
Пелядь озерная	3	15.11–25.11	23–41	1,8–0,9
Омуль байкальский	10	1.10–5.10	23–28	6,0–0,2
Муксун	3	03.11–05.11	15–23	2,5–0,2

* Приведен диапазон дат первого сбора икры в экспериментальных установках в разные годы исследований.

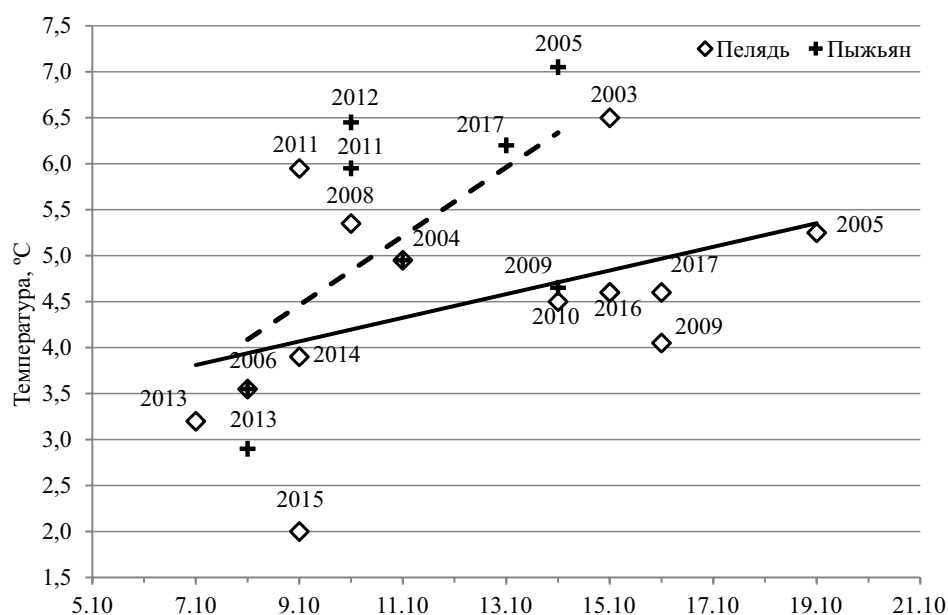


Рисунок 3 — Взаимосвязь даты начала нереста пеляди и пыжьяна с температурой воды на базе «Рахтыня» в 2003–2017 гг. Обозначены линии тренда и годы наблюдений

Между температурой воды и датой начала сбора икры пеляди и пыжьяна экологическим методом выявлена положительная статистически недостоверная зависимость $r = 0,422$ ($n = 14$; $P < 0,95$) и $r = 0,629$ ($n = 8$; $P < 0,95$) соответственно. Следовательно, относительно теплой осенью возрастает вероятность смещения начала нереста на более поздние сроки и, наоборот, в холодный сезон больше шансов, что нерест будет протекать раньше обычного. Однако значительная вариабельность сравниваемых показателей отражается на характере обсуждаемой связи. Как видно из рис. 3, в 2011 и 2015 гг. условно «ранний» нерест пеляди 9 октября начинался как при температуре 6 °C, так и при 2 °C. При фактически одинаковой температуре 5,3–5,4 °C нерест пеляди в 2008 г. начался 10 октября, а в 2005 г. на 9 сут позже. Существенная вариабельность температуры начала нереста в многолетнем плане даже в пределах одной популяции делает неактуальным трактовки этого показателя как пороговой величины. В частных случаях температура воды не является надежным показателем для прогнозирования начала нереста сиговых рыб. Необходимо отметить, что ежегодные сроки нереста тугуна и пеляди в р. Ляпин и на оз. Волково, где созданы маточные стада тех же популяций, как правило, совпадают (отклонения — 1–3 дня), несмотря на различия температурных условий и освещенности из-за смещения второго пункта приблизительно на 650 км к югу.

Есть основания полагать, что нерестовый период в пределах популяции в большей степени приурочен к определенному интервалу дат, чем к конкретному значению температуры воды. Определенным временным ориентиром может служить дата ледостава. Обычно нерест речной пеляди, омуля и пыжьяна завершается через 3–7 дней после начала ледовых явлений на водоеме, а нерест муксуна и чира в этот момент начинается. Нерестовый период озерной формы пеляди смещен на вторую половину ноября — декабрь и может завершаться в январе. Подобное смещение нерестового периода характерно и для других озерных сиговых рыб, например для байкальского сига *C. lavaretus*

baicalensis [12] и европейских сигов [13; 14], что, по нашему мнению, является адаптацией к более высокой температуре воды на озерных нерестилищах в связи обратной температурной стратификацией водных масс подо льдом. Сравнительно поздний нерест озерных форм компенсирует сокращение продолжительности эмбриогенеза, обусловленное более высоким темпом развития в относительно «теплых» озерных условиях. В результате чего вылупление зародышей сиговых как в реках, так и в озерах происходит в близкие сроки и приурочено к моменту распаления льда [15–18]. Протекающий подо льдом, но весенний в календарном отношении, нерест баунтовского сига *C. lavaretus bauntii* [19] в марте — апреле можно рассматривать как крайний вариант данной адаптации, обусловленный поздним наступлением фенологической весны в крайне суровых климатических условиях Витимского плоскогорья. Косвенно такую позицию подтверждает отсутствие условно «весенненерестующих» форм сиговых среди популяций, размножающихся в реках, при этом в озерах такие формы найдены в Скандинавии и Канаде [20; 21].

По нашим наблюдениям, в начале нерестового сезона половые продукты самцов сиговых созревают на 2–3 недели раньше, чем у самок [22], часто до завершения нерестовой миграции. Как следствие, активное нерестовое поведение самцов всех исследованных видов, за исключением омуля, отмечали за 2–5 сут до появления в отсаженной группе рыб самок с текучими половыми продуктами. У омуля данный аспект нерестового поведения не исследовали. Наблюдения были подтверждены отловом при помощи сачка пар самцов, нерестящихся в экспериментальных устройствах, а также регистрацией нерестового поведения в садках, в которые для рыбободных целей были отсортированы исключительно самцы. Несмотря на наблюдаемую в эти дни нерестовую активность рыб, икра в устройствах, естественно, отсутствовала. Типичное нерестовое поведение самцов без участия самок с разной интенсивностью отмечали в течение всего нерестового периода. Косвенно о динамике этого процесса можно

судить по доле эффективных нерестовых актов, завершающихся выметом порции икры, к их общему количеству. В частности, у пеляди в период массового нереста эффективные нерестовые акты, являющиеся, естественно, гетеросексуальными, составляют 70–100 % (рис. 4). В конце нерестового периода парные контакты самцов учащаются. Причем нерестовое поведение в садках с отсортированными самцами продолжается 5–7 сут после завершения периода сбора икры, когда самки со зрелой икрой отсутствуют. Наиболее ярко такой «псевдонерест» характерен для пыжьяна.

При выборе объекта нерестового поведения самцы, кроме «текучих» самок, могут выбрать:

— другого самца;

— особь другого вида. В специальном опыте на базе «Рахтыня» в 2007 г. нами был отмечен успешный нерест самцов пыжьяна и самок пеляди, отсаженных в установку садкового типа. Мы наблюдали в садке нерестовые атаки самцов чира на неполовозрелых нельм, превышающих первых по массе в 8 раз. Такая

невысокая сексуальная избирательность самцов может рассматриваться как причина широко распространенной межвидовой гибридизации сиговых в естественных популяциях [23–25];

— неодушевленные предметы с гладкой поверхностью. Отмечали нерестовое поведение одиночных самцов байкальского омуля, соприкасающихся с боковыми стенками лотковых устройств для сбора икры экологическим методом, выполненных из гладких алюминиевых листов, а также в стеклопластиковом бассейне, что отрицательно сказывалось на оплодотворяемости икры [7].

Биологическое значение такой «условно избыточной» сексуальной активности самцов, возможно, связано со спецификой физиологической функции продуцирования спермы. Известно, что у самцов объем эякулята достигает максимальных значений в период массового созревания половых продуктов самок [22]. Можно предположить, что своеобразный тренинг самцов в начале нерестового периода обеспечивает максимальную продукцию спермы при массовом нересте.

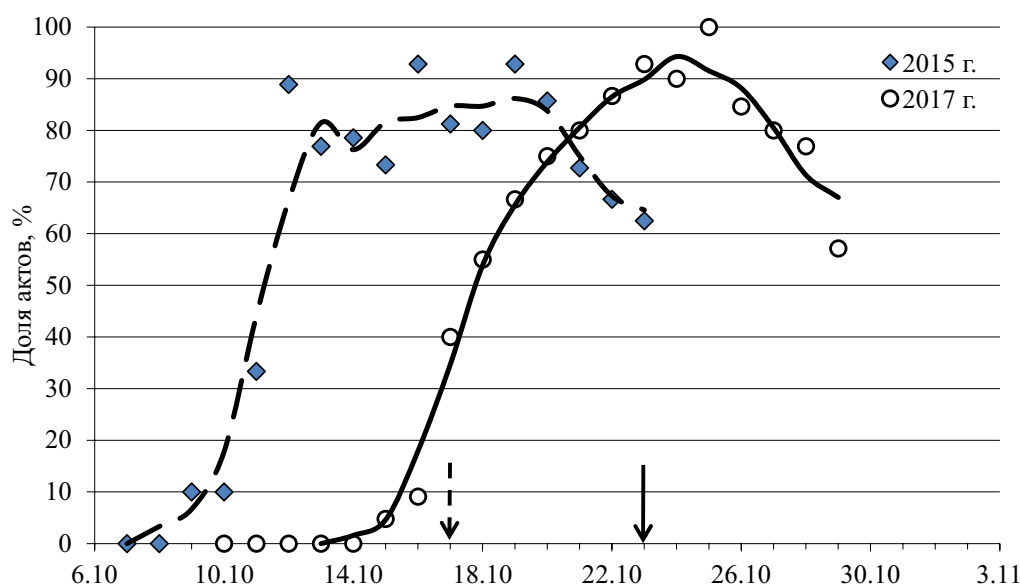


Рисунок 4 — Изменение доли эффективных нерестовых актов (с выметом порции икры) пеляди в течение нерестового периода на п. «Рахтыня» в годы с ранним (2015 г.) и с поздним (2017 г.) нерестом.

Линии получены «скользящей средней» по трем последовательным значениям.

Каждая точка соответствует среднему значению по двум сериям наблюдений в 20–22 ч и 6 ч, включающим 20 учтенных нерестовых актов. Стрелками обозначены даты максимального суточного сбора икры из экспериментальных установок

У самцов и самок сиговых рыб в период нереста отсутствует индивидуальная агрессия и территориальная конкуренция, типичная, например, для лососевых рыб [3], что не ограничивает плотность производителей на нерестилище или в рыбоводных устройствах. Отмеченная специфика нерестового поведения определяет этологические предпосылки для реализации экологического метода сбора икры сиговых рыб в промышленных масштабах. По нашим наблюдениям, важным условием успешного нереста в искусственных условиях является наличие пространства, достаточного для реализации всех элементов нерестового поведения. Размеры такого пространства определяются размерами производителей и их видовой принадлежностью.

В течение нерестового периода нерест протекает ежесуточно. Наши наблюдения подтвердили сообщения других авторов, что сиговые рыбы нерестятся главным образом в темное время суток [1; 5; 13], поэтому нерест каждых суток разделен дневными интервалами. Пороговая освещенность и время начала нереста существенно различаются у разных видов и изменяются у каждого вида в зависимости от момента нерестового периода (табл. 3). В одинаковых условиях содержания производителей на базе «Рахтынья» в течение суток раньше всех начинает нереститься пыжьян — в период заката при естественной освещенности поверхности воды 240–480 лк. Начало нереста пеляди отмечено через полчаса-час после заката при освещенности 14–55 лк. Нерест тугуна обычно начинается в вечерних сумерках при освещенности около 1–19 лк. В пасмурные дни и в период «пикового созревания» производителей нерест

начинается раньше на полчаса-час при более высокой освещенности.

Интенсивность нереста существенно меняется в течение темного периода суток. Обычно активность нереста устойчиво нарастает после его начала и достигает максимума через 1,5–2 ч. Затем отмечается сложное чередование периодов нарастания и снижения нерестовой активности в течение всей ночи. Прекращается нерест приблизительно за час до рассвета или в начале рассвета. Как правило, основное количество икры выметывается до 2–3 ч ночи. У тугуна отмечалось повышение интенсивности нереста в предрассветные часы (рис. 5 и 6) после существенного ночного спада с 21 до 3 ч. Общая продолжительность суточной нерестовой активности, например, у пеляди достигает 14 ч.

Самцы и отнерестившиеся самки сиговых рыб активно потребляют собственную икру [1; 14; 26; 27]. Поедание икры происходит как со дна, так и в момент ее оседания при нересте. Мы обнаруживали до 400 икринок в желудках самцов омуля и пыжьяна, выловленных из экспериментальной установки, у тугуна — до 30 икринок. По нашим наблюдениям, при вечернем освещении в период заката фактически за каждой нерестящейся парой пыжьяна следовала особь, активно поедающая большую часть оседающей икры. При сборе икры экологическим методом всегда отмечаются в том или ином количестве специфически пигментированные желто-оранжевые фекалии от переваренной рыбами икры. По подсчетам П. В. Тюрина [1], в р. Кичере доля потребленной омулем икры в среднем составляет до 5 % индивидуальной плодовитости. Аналогично проведенные оценки П. С. Старикова [26] для большереченского

Таблица 3 — Освещенность поверхности воды и время начала нереста сиговых рыб в экспериментальных устройствах садкового типа на базе «Рахтынья» в октябре 2015 и 2017 гг.

Вид	Количество наблюдений, сут	Время суток (ч:мин)			Освещенность, лк		
		$X_{cp} \pm m_x$	min	max	$X_{cp} \pm m_x$	min	max
Тугун	9	18:33 ± 8	18:00	18:50	7 ± 2	1	19
Пелядь	10	17:21 ± 8	17:00	17:40	19 ± 4	14	55
Пыжьян	6	16:38 ± 7	16:20	16:50	353 ± 42	240	480

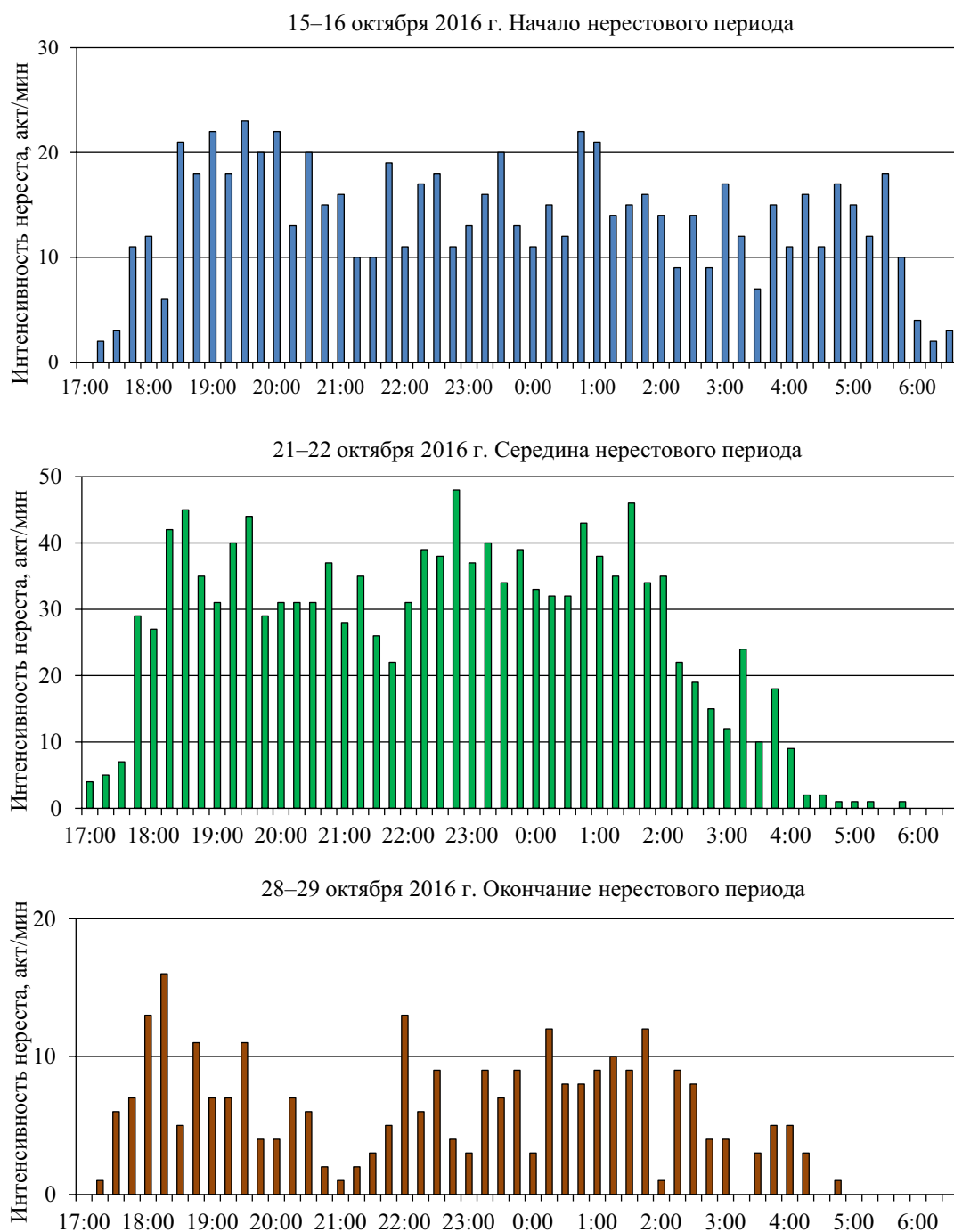


Рисунок 5 — Изменение суточной динамики интенсивности нереста пеляди в устройствах по сбору икры экологическим методом в течение нерестового периода

нерестового стада байкальского омуля дали близкую величину — 2 % от плодовитости (около 300 икринок/экз.). Среднее количество икринок, обнаруженное в желудках омуля на нерестилищах р. Селенги, в разные годы колеблется от 52 до 76 шт. [28]. В устройствах для экологического метода сбора икры при

постоянном искусственном освещении омуль потреблял от 20 до 75 % выметанной икры. В случае полного затемнения устройств, размещенных в крытом помещении, рабочая плодовитость, рассчитанная по собранной икре, равнялась абсолютной [29], что свидетельствует о прекращении потребления икры в темно-

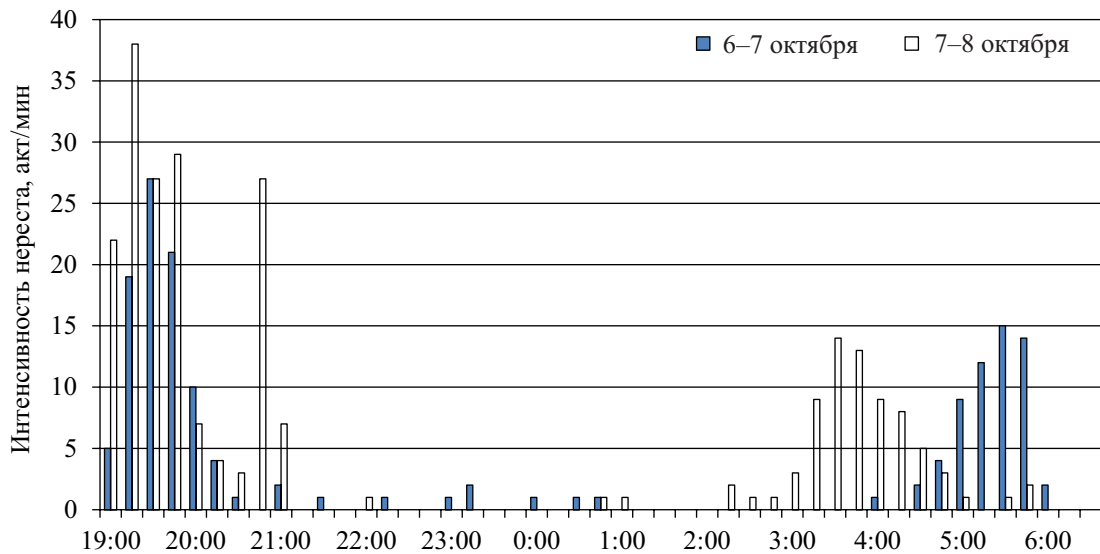


Рисунок 6 — Суточная динамика интенсивности нереста тугуна в устройствах по сбору икры экологическим методом 6–8 октября 2015 г.

те. Безусловно, родительский каннибализм у сигов является существенным фактором, влияющим на их воспроизводство. Сиговые ориентируются на кормовые объекты при помощи зрения и в полной темноте они не питаются [30; 31]. Поэтому приуроченность нереста сиговых рыб к темному времени суток можно рассматривать как адаптацию, направленную на снижение поедаемости икры как родительскими особями, так и другими рыбами [13]. Однако существенная часть (до 20 %) суточной нерестовой активности приходится на период с освещенностью, превышающей пороговую величину начала питания сиговых рыб (10–3 лк) [30], что предопределяет потери от фонда икры на нерестилище. Возникает вопрос, почему у этого семейства эволюционно не закрепился нерест в максимально темное время суток? Предполагается, что «нерестовый каннибализм» сиговых рыб является адаптацией, снижающей гибель производителей от истощения после нереста и обеспечивающей таким образом полициклическое воспроизводство популяции [32; 33]. Самки с половыми продуктами на нерестилище активно не питаются, но могут поедать икру во время ската. Непосредственно во время нереста, по нашим наблюдениям, в потреблении икры доминируют самцы. К такому же выводу пришел Н. Ф. Дзюменко [29] по результатам ана-

лиза содержимого желудков омулей при сборе икры экологическим методом в садковой базе Большереченского рыбоводного завода. Это обстоятельство позволяет предположить, что ограниченный нерестовый каннибализм направлен на компенсацию значительных затрат энергии на постоянное продуцирование спермы и продолжительное участие в нересте самцов в условиях дефицита обычной пищи в местах размножения сиговых. Таким образом самки частично энергетически обеспечивают функциональную активность самцов в период размножения, что может быть выгодным для популяции в целом. В случае справедливости такого предположения «нерестовый каннибализм» должен быть более актуальным для сиговых, совершающих значительные по протяженности нерестовые миграции, т. е. для речных по месту размножения форм. Вероятно, для озерных сиговых потребление собственной икры менее значимо. Так, R. Eckmann [13] при вскрытии 38 экз. европейского сига, отловленных на нерестилище в оз. Констанца, обнаружил лишь 12 икринок в 1 экз. Производители европейской ряпушки из финского оз. Ю. Конневеси во время нереста в экспериментальных установках икру не потребляли [5]. Безусловно, сделанное предположение о разном значении «нерестового каннибализма» для речных и озерных форм

сигов требует подтверждения специальными исследованиями.

За 1–2 ч до нереста отмечается повышение двигательной активности в сконцентрированной группе половозрелых рыб. Рыбы поднимаются к поверхности. Средняя скорость движения рыб в группе возрастает. Создается впечатление преследования производителей друг друга.

Условно в поведении отдельной особи в процессе нереста можно выделить следующие фазы:

- 1) фаза «ухаживания» — подбор партнеров;
- 2) нерестовый акт (см. Материал и методика);
- 3) фаза «покоя» — функционального восстановления.

С учетом дневных интервалов, нерест можно представить как многократное циклическое чередование перечисленных фаз в течение всего периода суточной нерестовой активности. Нерестовый акт из отдельного цикла может выпадать.

Инициаторами нерестового поведения всегда являются самцы. Под фазой ухаживания понимается поведение пары, направленное на оценку самцом степени готовности самки к нерестовому акту. Вероятно, определенную роль в этом процессе играют феромоны, содержащиеся в овариальной жидкости самок со зрелыми половыми продуктами. Самец в момент ухаживания располагается

позади самки — его голова оказывается на уровне анального отверстия самки (рис. 5). При ухаживании самки с незрелыми половыми продуктами активно избегают атаки самцов. При встрече готовых к нересту производителей ухаживание последовательно переходит в нерестовый акт.

Нерестовый акт у сиговых — сложный пространственно-временной процесс, который заключается в ритмичном соударении тел пары рыб при их параллельном поступательном движении с синхронным выделением половых продуктов. У сиговых в нерестовом акте участвует, как правило, пара рыб. Как исключение, на трех фотографиях (менее 1 % от общего количества) зафиксировано, возможно, нерестовое взаимодействие трех особей пеляди. На одном видеосюжете отчетливо видно участие в нерестовом акте трех особей сига-пыжьяна с невыявленной половой принадлежностью. У омуля, тугуна и муксуна групповой нерест не отмечен. Парный нерест характерен для европейских сиговых — обыкновенного сига [3] и для европейской ряпушки [5]. Участие в нерестовом акте трех производителей этого вида зарегистрировано в менее чем в 2 % актов. По нашим наблюдениям, нерестящуюся пару может преследовать третья особь, поедающая выметанную икру. В условиях плохого освещения такого рода взаимодействие рыб может приводить к ошибочным выводам о групповом нересте.

Как показал анализ фото- и видеоматериалов, выполненных на пяти исследованных видах, в большинстве случаев в момент нерестового акта взаимное положение тел самца и самки существенно не отличается у разных пар и не зависит от видовой принадлежности. В нерестящейся паре самец смещен вперед по отношению к самке приблизительно на длину головы (рис. 6).

За счет такого смещения хвостовой стель самца оказывается на уровне анального отверстия самки. Образно выражаясь, самец «выбивает» икру ритмичными ударами изгиба передней части хвостового стебля в заднюю часть брюшка самки (рис. 7, 8), выделяя при этом сперму. Поведение самки в этот момент не пассивно. Она выпол-

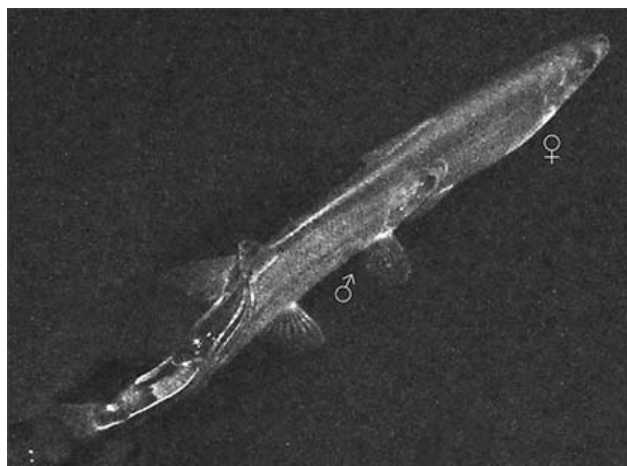


Рисунок 5 — Фаза ухаживания у тугуна. Самец следует за самкой [32]



Рисунок 6 — Лидирующее положение самца по отношению к самке в нерестящихся парах пеляди. Самец расположен справа от самки [34]



Рисунок 7 — Взаимодействие самца (слева) и самки (справа) муксуна во время нерестового акта [34]

няет ответные синхронные колебательные движения, прижимая брюшной плавник со стороны контакта с самцом (рис. 7 и 9), и выпускает порцию икры. Вероятно, определенную роль в тактильном контакте нерестящихся производителей играет «жемчужная сыпь» — эпидермиальные бугорки, которыми половозрелые сиговые покрываются в нерестовый период [35]. По нашему мнению, описанное положение тел рыб — важный элемент нерестового поведения, обеспечивающий в норме высокую эффективность оплодотворения икры. Схематично можно

представить, что благодаря турбулентным потокам, возникающим при движении нерестящейся пары, выделенные половые продукты рассеиваются в виде частично перекрывающихся телесных углов с вершинами у генитального отверстия каждой особи (см. рис. 8). Лидирующее положение самца в паре обуславливает расположение генитального отверстия самки в шлейфе спермы. Как следствие, каждая икринка сразу с момента ее выделения во внешнюю среду находится в зоне контакта со спермой, что повышает вероятность оплодотворения.



Рисунок 8 — Положение тел самца и самки тугуна во время нерестового акта (фото) (А) и реконструкция пространственного взаимодействия шлейфов половых продуктов тугуна (Б) [34]

Самец может располагаться как справа (см. рис. 6), так и слева по отношению к самке приблизительно с равной вероятностью (рис. 7 и 10). В конце нерестового акта обычно самка замедляется, самец уходит вперед,

и производители расходятся (рис. 9, 10, 12). Описанное взаимодействие производителей сиговых, судя по фотографиям, представленным в статье J. Karjalainen and T. J. Marjomäki [5], характерно и для европейской ряпушки.



Рисунок 9 — Пара тугуна, расходящаяся после завершения нерестового акта. Самец в верхнем левом углу, самка — в центре. В правом нижнем углу — шлейф оседающей икры [34]



Рисунок 10 — Пара пыжьяна, завершающая нерестовый акт с опрокидыванием на бок. Самец над самкой в центре. Видна «жемчужная сыпь» на чешуе

На основании описания нереста байкальского омуля, сделанного В. П. Селезевым [2], распространено мнение об участии в типичном нерестовом поведении сиговых двух самцов и одной самки [20; 21; 27; 36]. При этом тиражируется утверждение, что во время нерестового акта самцы ртом удерживают самку с боков за грудные плавники. Наши наблюдения, выполненные, в том числе, и на омуле, эти сведения не подтверждают. Не было отмечено ни одного нерестового взаимодействия сиговых рыб, напоминающего описание В. П. Селезнева. Реконструкция нерестового акта омуля по В. П. Селезеву, выполненная в виде рисунка Ж. А. Черняевым [20], не согласуется с представленными в данной статье фотографиями. Из опыта собственных наблюдений следует отметить, что отследить детали нерестового акта без фото- и видеофиксации крайне сложно, учитывая динамичность и кратковременность описываемого процесса при низкой освещенности. В. П. Селезев в 30-е годы прошлого века (наблюдения 1934–1937 гг.) соответствующими техническими средствами, естественно, не располагал, что дает основание для критического отношения к его сообщению.

Нерестовый акт сопровождается характерным дробным звуком, возникающим от периодического соударения тел производителей, который слышен даже через воду, когда рыбы не достигают поверхности. Анализ аудиозаписей позволил установить, что у пеляди и тугуна частота соударения составляет в среднем 25–27 Гц, а у омуля и пыжьяна — около 17 Гц (табл. 3). Продолжительность нерестового акта у сиговых изменяется в пределах от 0,2 до 5 с. Наиболее короткий

акт у тугуна — в среднем 0,3 с; у пеляди и пыжьяна — обычно 1–2 с, у омуля — 2–4 с. Сопоставимая продолжительность нерестового акта по результатам анализа гидроакустических записей зарегистрирована у сигов из альпийских озер — 0,5–2,0 с [37]. Дистанция (трек), которую преодолевает нерестящаяся пара в непосредственном контакте, существенно варьирует и в среднем составляет у тугуна около 0,4 м; у пеляди и пыжьяна — около 1,4 м. Для омуля характерен самый длинный нерестовый трек, который может достигать 5 м, в среднем — 1,9 м (см. табл. 3). Средняя скорость движения пары — около 1 м/с. Нерестящаяся пара может с плеском выпрыгивать из воды.

По характеру движения пары условно можно выделить три типа нерестовых актов сиговых рыб:

1. Вертикальный тип — преобладающий вектор движения снизу вверх (пыжьян, муксун, тугун). Достигнув поверхности, пара расходится в стороны с опрокидыванием набок или вверх брюшком. Часть пар поверхности не достигает.

2. Горизонтальный тип — движение пары вдоль поверхности воды при фазе ухаживания переходит в нерестовый акт с сохранением направления (байкальский омуль, пелядь, нельма (см. рис. 6)).

3. Комбинированный тип — пара начинает движение из глубины к поверхности и, достигнув ее, некоторое время двигается горизонтально по прямой или описывая дугу с опрокидыванием (омуль, тугун, муксун).

Все три типа нерестовых актов могут отмечаться у одного вида с разной частотой. Видовая специфика нерестового поведения

Таблица 3 — Некоторые количественные характеристики нерестового акта сиговых рыб по результатам анализа видео- и аудиозаписей

Вид	Количество икры выметанной порции, шт.		Длина нерестового трека, м		Продолжительность нерестового акта, с		Частота соударений производителей, Гц	
	$X_{cp} \pm m_x$	n	$X_{cp} \pm m_x$	n	$X_{cp} \pm m_x$	n	$X_{cp} \pm m_x$	n
Омуль	—	—	$1,86 \pm 0,49$	6	$3,15 \pm 1,18$	4	$16,8 \pm 2,4$	4
Пелядь	368 ± 57	13	$1,41 \pm 0,20$	6	$1,35 \pm 0,15$	13	$24,6 \pm 0,8$	30
Тугун	93 ± 15	8	$0,39 \pm 0,05$	5	$0,30 \pm 0,03$	10	$26,6 \pm 1,1$	5
Пыжьян	—	—	$1,36 \pm 0,14$	6	$1,40 \pm 0,10$	9	$17,5 \pm 0,5$	3

заключается в преобладании одного из типов нерестового акта. На направление движения нерестящейся пары влияет ориентация рыб в потоке. В русле реки или в лотковых устройствах трек нерестового акта, как правило, направлен против течения, реже под некоторым углом к нему. Вероятно, характерный тип нерестового движения пары формируется как реакция (или адаптация) на поток, а также на ограничения по глубине на нерестилище. В этом случае при отсутствии таких ограничений, например, у озерных форм сиговых должен преобладать вертикальный тип движения производителей с относительно редким контактом с поверхностью, что подтверждается данными по европейской ряпушке [5]. У речных по месту размножения сиговых, нерестящихся в потоке на перекатах и мелководье, например у байкальского омуля, по этой причине доминирует горизонтальный тип движения пары.

Необходимо подчеркнуть, что не зарегистрировано движение нерестящейся пары от поверхности ко дну. Нерестовый акт либо всегда направлен к поверхности, либо происходит фактически на поверхности. Такая характерная для сиговых закономерность, по нашему мнению, является одним из механизмов стратегии максимального рассеивания икры по площади нерестилища.

Двигающаяся при нерестовом акте пара оставляет за собой в турбулентном следе, расширяющемся под углом приблизительно 30° , шлейф медленно оседающих икринок (рис. 11 и 12).

Количество икринок, выметанное самкой за один нерестовый акт, у каждого из видов крайне вариабельно. Так, по нашим данным, у пеляди оно колебалось от 142 до 900 шт., у тугуна — от 45 до 173. Среднее количество икринок, приходящееся на нерестовый акт тугуна, составило 93 ± 15 икри-



Рисунок 11 — Шлейф икринок, остающийся за нерестящейся парой тугуна. Горизонтальный тип движения пары [34]



Рисунок 12 — Шлейф выметанных икринок (в правой части фото), остающихся за парой муксуна, завершившей нерестовый акт опрокидыванием вверх брюшком [34]

нок ($\pm m_x$), а у пеляди — 368 ± 57 икринок (см. табл. 3). Кроме того, среднее значение разовой «порции» икры у пеляди, полученное расчетным способом (см. Материал и методика), в начале и в конце нерестового периода оказалось равным 290 шт., а в середине — 320 шт. Таким образом, прямой и косвенный способ оценки среднего количества икринок в разовой порции дали сравнимые результаты. Полученные значения составляют 1,1–1,4 % у пеляди и 6 % у тугуна от средней индивидуальной плодовитости каждого из этих видов. Средняя плодовитость тугуна в экспериментальной установке была $1,55 \pm 0,02$ тыс. икринок ($\pm m_x$, $n = 46$); у пеляди — $26,9 \pm 0,3$ тыс. икринок ($n = 40$). Для сравнения: относительное значение нерестовой порции европейской ряпушки определено в 1 % от плодовитости [5]. Следовательно, для освобождения от зрелой икры самка тугуна должна участвовать ориентировочно в 17 нерестовых актах, а самка пеляди — в 73–93 нерестовых актах. Участие каждой самки в многочисленных нерестовых актах и выметывание икры мелкими порциями, наряду с общей направленностью движения пары от дна к поверхности, обеспечивают широкое распределение икры в пространстве.

К сожалению, мы не производили индивидуальное мечение производителей, что не позволяет гарантировать отсутствие моногамных половых отношений у сиговых рыб. Однако, учитывая низкую половую избирательность самцов сиговых рыб и высокую численность производителей в экспериментальной установке или на нерестилище, наиболее вероятным является многократный нерест одной самки с разными самцами (полигамия), что повышает генетическую разнокачественность потенциального потомства.

По результатам периодических сортировок отсаженных рыб и по наблюдениям за отдельно отсаженной парой производителей определено, что самка выметывает икру за одну-три ночи [7]. Отнерестившиеся самки с нерестилищ скатываются. Самцы, вероятно, участвуют в нересте ежесуточно в течение всего нерестового периода, хотя прямыми

наблюдениями это предположение не подтверждено. Самки переходят в «текущее» состояние не одновременно. Как следствие, на одну самку со зрелыми половыми продуктами даже в период массового нереста приходится несколько самцов, готовых к нересту, при общем соотношении полов близком к 1:1. Очевидно, существенное преобладание самцов по отношению к «текущим» самкам в каждый отдельный момент нерестового периода — важное условие эффективного оплодотворения икры у сиговых рыб.

Описанный механизм нерестового поведения обеспечивает, как правило, высокую оплодотворяемость икры. В частности, по многолетним наблюдениям при промышленном сборе экологическим методом икры омуля и пеляди средняя оплодотворяемость за сезон составляет 88–93 %, у пыжьяна — 76–83 %, у муксуна — 85 % (2019 г.). Оплодотворяемость икры омуля на верхних нерестилищах р. Селенги выше г. Улан-Удэ в среднем составляет 92–97 %, ниже этого населенного пункта — 85–90 % [28].

Особенностью нерестового поведения сиговых рыб является сравнительная пластичность к условиям среды. В частности, в отличие от многих других групп рыб, нерест сиговых может нормально протекать при отсутствии характерного нерестового субстрата [6], что подтверждается и нашими наблюдениями. Однако общеизвестно, что развитие икры сиговых происходит в основном на песчано-гравийных, галечных или каменистых грунтах [1; 15; 17; 27; 38]. Как уже отмечалось, нерестятся сиговые в темноте, в толще воды или у поверхности. Производители, очевидно, не имеют тактильного и зрительного контакта с субстратом и не откладывают, а рассеивают икру в пространстве. Закономерно возникает вопрос, каким образом икра оказывается в основном на благоприятном для развития субстрате? Известно, что размер фракций грунта русла является функцией скорости потока [38–41]. Поток, имеющий скорости течения 0,4–0,8 м/с, в период весенне-летних максимумов стока, как правило, формирует гравийно-галечные грунты, которые и являются типичным нере-

стовым субстратом сиговых рыб, размножающихся в реке. А. В. Базовым [28] показана тесная положительная зависимость гранулометрических показателей грунта на нерестилищах р. Селенги от скорости течения ($r = 0,83$). В связи с этим, по нашему мнению, определяющую роль при выборе места нереста производителей, физиологически готовых к нересту, имеет скорость потока, а характер субстрата является следствием основной причины. Кроме того, определенную роль в механизме выбора играет и динамическая структура потока. Это подтверждается тем, что в малых реках сиговые нерестятся под перекатом, а в крупных — на косах и перекатах [1; 2; 16; 17; 27; 42], где поток имеет турбулентный характер. Таким образом, при выборе места нереста в реке производители, вероятно, ориентируются сейсмодатчиками органами на скорость и динамическую структуру потока, что «автоматически» обеспечивает попадание икры на характерный субстрат [43]. Благоприятный для развития икры субстрат (чаще песок) в озерах формируется в зоне влияния волновых процессов и на участках с существенным уклоном дна [44; 45]. Поэтому нерест сиговых рыб в озерах обычно приурочен к сублиторальным

участкам или к зонам с резко выраженным рельефом дна. В озерах даже подо льдом существуют течения, которые, взаимодействуя с элементами подводного рельефа, могут опосредованно ориентировать производителей при нересте через локальные возмущения водной среды.

Нерестовые участки малых рек предгорного типа, как правило, представляют собой чередование плесов и перекатов. Судя по описаниям нереста сиговых в таких реках, как Кичера, Большая, Большой Чивыркуй, Ина, Манья, Собь, Войкар и др. [1; 15; 17; 38], производители в течение светлого времени суток отстаиваются группами в омутах, концентрируясь в верхней части плеса. В вечерне-ночное время нерестящиеся пары активно выходят на стрежень под перекат и выметывают порциями икру в вихревом потоке. После нерестового акта пару течением выносит на плес. Затем производители вновь поднимаются вверх под перекат и после фазы покоя вновь участвуют в нересте (рис. 13). Нерест сиговых рыб в вихревых потоках на участках с локальным увеличением скорости течения, безусловно, обеспечивает широкое рассеивание икры по площади нижележащего нерестилища.



Рисунок 13 — Схема нерестилища сиговых рыб на предгорном участке реки. Стрелками показано направление течения

Икра, выметанная парой, медленно оседая, дрейфует в потоке. Как следует из результатов специальных опытов, скорость седиментации неоводненных икринок у разных видов сиговых увеличивается от $2,16 \pm$

$0,02$ см/с ($X_{cp} \pm m_x$) у тугуна до $3,37 \pm 0,03$ см/с ($n = 25$) у омуля пропорционально изменению среднего диаметра икринок с 1,6 и 2,5 мм соответственно (рис. 14).

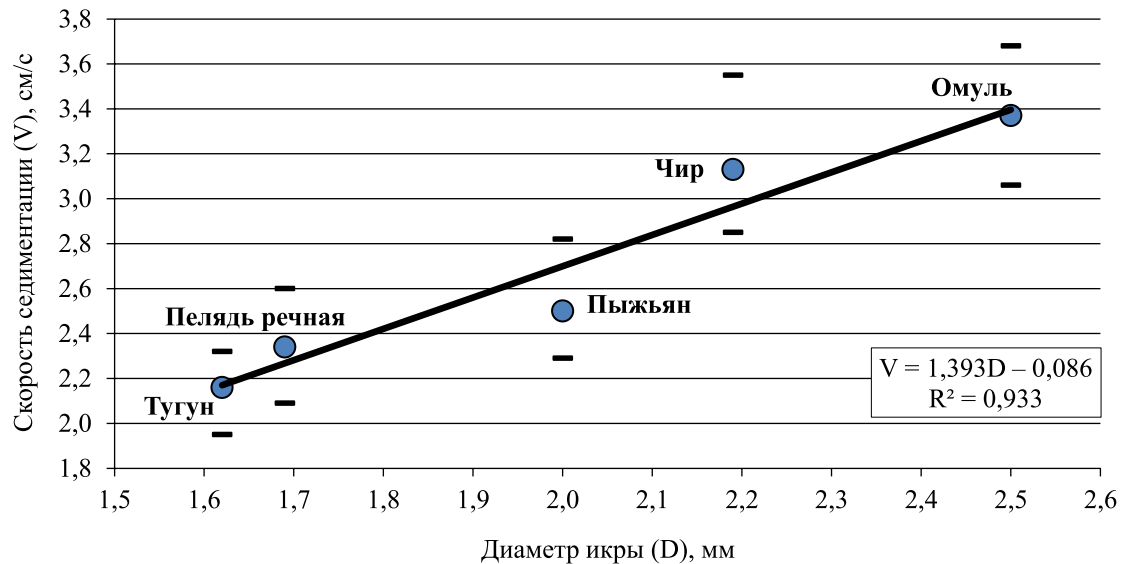


Рисунок 14 — Зависимость средней скорости седиментации неоводненных икринок сиговых рыб от их диаметра ($n = 25-107$). Штрихами обозначены минимальные и максимальные значения. Приведено уравнение регрессии с коэффициентом аппроксимации

Эти данные, включая уравнение регрессии, приведенное на рисунке 14, позволяют ориентировочно рассчитать протяженность дрейфа икринки до касания дна. Так, при средней скорости течения на верхних нерестилищах р. Селенги 0,34 м/с и глубине 3 м [28] икринка омуля достигнет дна примерно через 1,5 мин на расстоянии около 30 м от места нереста пары без учета турбулентного характера потока.

Икра сиговых, по нашим наблюдениям, становится клейкой через 2 мин. Следовательно, учитывая небольшой удельный вес, осевшая икра перемещается течением на десятки или даже сотни метров вдоль дна, взаимодействуя с его неровностями. Так, икра сиговых в р. Войкар (уральский приток нижней Оби) концентрировалась в основном на грунте нижней части плеса на расстоянии 600–1000 м от места нереста на вышерасположенном перекате [21]. Велика вероятность того, что за период перемещения в придонном слое икра будет занесена в локальные микрзоны аккумуляции, например в щели между галькой, валунами или даже под них [1; 15]. В таких локациях икра закрепляется за счет появляющейся в этот момент клейкости. Икринки, прикрепившиеся к субстрату на открытой поверхности, с большей вероятностью будут обнаружены и потреблены

потенциальными хищниками. Так, по данным В. Д. Богданова [46], в экспериментальных лотках, установленных на нерестилище р. Соби (приток нижней Оби), вся икра сиговых, лежащая на поверхности нерестового субстрата, была уничтожена рыбами, сохранились лишь икринки, попавшие под камни и гальку. Очевидно, что «запаздывание» проявления клейкости с момента активации икринки при контакте с водой обеспечивает возможность временного перемещения по дну до своеобразных «укрытий», что можно рассматривать как адаптацию, косвенно обеспечивающую маскирующую функцию субстрата и, соответственно, повышающую шансы на выживание икринки. Можно ожидать, что неприкрепившиеся или механически отделенные от субстрата икринки будут вынесены потоком в зону аккумуляции донных отложений, что обуславливает риск их гибели из-за ухудшения условий дыхания. Сразу после нереста встречаемость икры сиговых в речном дрейфе максимальна [46; 47]. Кроме фиксации на нерестилище, клейкость икры приводит к налипанию на ее оболочку мелких частиц взвесей и донных отложений (рис. 15). Так, например, икра омуля, пыжьяна и пеляди, собранная ручным способом, имеет в начале инкубации морковно-оранжевый цвет, а икра, полученная экологическим методом,

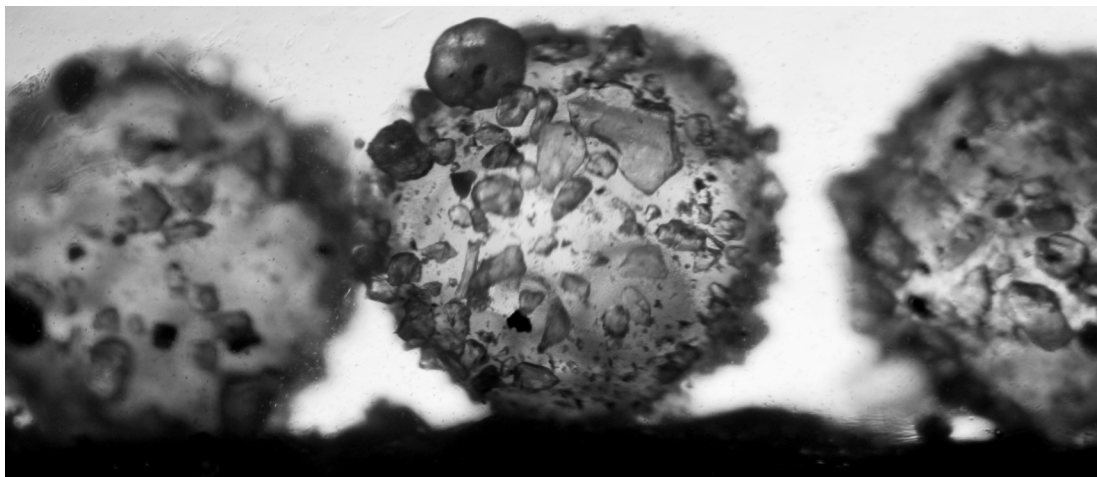


Рисунок 15 — Икра речной формы пеляди с приклеившимися частицами субстрата

имитирующим естественные процессы, ржаво-коричневого или грязно-коричневого цвета. В результате своеобразной «инкрустации» оболочки контрастность окраски икринок на грунте снижается, они приобретают цвет, характерный для фона субстрата нерестилища, что, вероятно, обеспечивает дополнительный маскирующий эффект, осложняя обнаружение хищниками.

Описанные особенности нереста сиговых рыб определяют случайный (вероятностный) характер распределения икры на нерестилище. Вероятность прохождения дрейфующей после нерестового акта икринки через удельный створ (шириной, например, 1 м) живого сечения речного потока, с последующим касанием дна, пропорциональна удельному расходу воды, который, в свою очередь, определяется скоростью течения и глубиной. По этой причине основная часть икры на нерестилище распределяется по стрежню потока в глубокой части русла. Так, в р. Селенге отмечена положительная корреляция между глубиной и плотностью расположения икры омуля на нерестилище [28]. В прибрежной зоне р. Войкар (до 20 м от берега) икра сиговых отсутствовала при средней плотности на нерестилище около 300 шт./м² [36]. Характер распределения икры в русле реки снижает вероятность ее гибели от промораживания, являющегося одним из основных факторов, негативно влияющих на эффективность воспроизводства сиговых рыб [15; 26; 38; 46; 48; 49]. Вопрос влияния промерзания нерестилищ на

выживаемость икры сиговых тесно связан с гипотезой о возможности нормального развития зародышей при слабоотрицательных температурах в зоне, близкой к нижней кромке ледяного покрова, в состоянии «пагона», т. е. во замороженном состоянии [20; 36; 46; 47; 50; 51]. Причем «инкапсуляция» икры в лед рассматривается как специфическая адаптация сиговых рыб, предотвращающая потребление икры хищниками и ее гибель от паразитарных заболеваний. Необходимо отметить, что инициаторы обсуждаемой гипотезы И. Г. Юданов и Ж. А. Черняев фактов развития икры во льду непосредственно на нерестилищах не регистрировали и свои теоретические построения делали на основе косвенных, неоднозначно трактуемых, на наш взгляд, наблюдений или в результате умозрительных заключений. В частности, И. Г. Юданов [50] пришел к убеждению об успешном развитии во льду икры сибирской ряпушки, размножающейся в Обской губе, исходя из довода, что требуемый, по его мнению, нерестовый субстрат (мелкий песок) присутствует в бухте Новый Порт только до глубины 1,5 м, а эта зона промораживается. Как показали последние исследования нерестилищ у западного берега Обской губы, включая бухту Новый Порт, икринки ряпушки распределены на глубинах от 2,0 до 8,5 м [52], что исключает возможность контакта икры со льдом. Предположение Ж. А. Черняева [51] о расположении нерестилищ байкальского озерного сига на прибрежных песках, где его

икра вмерзает в нарастающий до дна лед, также не нашло фактического подтверждения. Икра байкальского сига обнаружена на глубине 7 м [12]. Эксперименты Ж. А. Черняева [51] по воздействию отрицательных температур на икру байкальского омуля, к сожалению, не охватывают по продолжительности сколько-нибудь значимую часть эмбриогенеза. Применяемая этим автором в опытах методика «быстрого» замораживания для повышения устойчивости икры омуля к воздействию низких температур не моделирует ситуацию на нерестилище, так как резкие перепады температуры в нижних слоях льда, примыкающих к незамерзшей воде, очевидно, невозможны. Следует отметить, что за 80-летнюю историю регулярного изучения нерестилищ байкальского омуля не было отмечено случаев нахождения живых икринок, замороженных в лед. Особого внимания заслуживают сведения В. Д. Богданова [46; 49] об обнаружении живых личинок, в основном чира, в растаявших пробах замерзшей шуги из р. Маньи (уральский приток Оби 3-го порядка). Необходимо отметить, что пробы отбирали в первой декаде мая, непосредственно перед ледоходом, в период массового ската личинок. Поскольку обнаружены именно личинки, а не икра, нельзя исключать, что они попали за счет активного движения в таящий пористый лед или в весеннюю шугу из воды при скате. К сожалению, методика этих наблюдений описана автором недостаточно полно. На наш взгляд, возможность развития икры сиговых рыб в толще ледяного покрова водоема даже при слабоотрицательных температурах во замороженном состоянии до настоящего времени остается гипотезой, требующей подтверждения фактическими натурными наблюдениями и экспериментальными исследованиями. Предложение Ж. А. Черняева [53] включить все описанные к настоящему времени 26 видов сиговых рыб к новой «пагофильной» экологической по типу размножения группе рыб (по аналогии с «литофильной», «фитофильной» и т. д.) является как минимум преждевременным. По нашему убеждению, факты обнаружения живой икры сиговых рыб в шуге в период нере-

ста [42; 47], в частности икры чира и валька *Prosopium cylindraceum*, не могут однозначно свидетельствовать о возможности нормального эмбриогенеза сиговых в состоянии пагона. Икра, попавшая в шугу при дрейфе, находится в микрообъеме жидкой среды, а не во льду, при температуре около 0 °С. Способность икры сиговых временно сохранять жизнеспособность в жидкой фракции шуги сомнению не подвергается. В наших рекогносцировочных опытах икра пеляди по несколько суток выживала в снежнице (смоченный снег), по сути, являющейся шугой.

Несмотря на отмеченную важность течения как фактора, влияющего на эффективность размножения речных форм сиговых, наличие течения не является строго обязательным условием для их нереста, что можно рассматривать как одно из проявлений экологической пластичности этой группы рыб. В используемых нами экспериментальных устройствах садкового типа наличие кругового потока или его отсутствие не влияло существенно на нерест речной формы пеляди. В устройствах достаточного размера, установленных в водоемах без течения, производители двигаются упорядочено друг за другом по кругу вдоль кромки садка, что, очевидно, заменяет для них реофильную реакцию. В разных садках рыбы могут двигаться как по часовой стрелке, так и против нее. В устройствах садкового типа без потока успешно протекал нерест таких генеративно речных видов, как пыжьян, пелядь, тугун, нельма и муксун [8; 54], что существенно упрощает технологию экологического метода сбора икры.

Заключение

Таким образом, для сиговых рыб разных видов характерны общие черты нерестового поведения:

1. В реках нерест сиговых рыб протекает с конца сентября до середины ноября на фоне понижающейся температуры воды от 7,6 до 0,2 °С. Озерные формы нерестятся с конца ноября по январь в более узком температурном диапазоне (1–2 °С). Температура начала нереста даже у отдельной популяции ежегод-

но может варьировать в пределах 4 °С, дата начала нереста — в пределах декады.

2. Нерест в основном приурочен к темному времени суток.

3. Типичным для сиговых рыб является парный нерест.

4. Нерестящаяся пара движется вверх к поверхности или вдоль поверхности воды.

5. В нерестящейся паре самец занимает лидирующее положение, смещаясь вперед по отношению к самке приблизительно на длину головы.

6. Физический контакт у нерестящейся пары с выделением половых продуктов происходит при ритмичном соударении передней части хвостового стебля самца и прианальной части брюшка самки.

7. Самка выметывает зрелую икру многократно порциями от 1 до 6 % от ее индивидуальной плодовитости.

8. Самцы и отнерестившиеся самки проявляют нерестовый каннибализм.

Такие особенности нерестового поведения, как его высокая динамичность, направленность движения нерестящейся пары к поверхности, многократное выделение каждой самкой икры при нерестовых актах мелкими порциями, нерест на течении в турбулентном потоке, в сочетании с низким удельным весом икры, обеспечивают ее широкое распределение (рассеивание) по потенциальному нерестилищу. Производители сиговых рыб «засеивают» нерестилище икрой, а не откладывают ее на нерестовый субстрат. Широко используемое в ихтиологии словосочетание «кладка икры» не отражает особенности размножения сиговых рыб. Стратегия рассеивания икры при нересте сиговых рыб, по нашему мнению, носит адаптивный характер и направлена на повышение ее выживаемости при длительном эмбриональном развитии. В частности, рассеивание, как механизм снижения степени агрегатности (степени неравномерности распределения), уменьшает вероятность обнаружения и потребления икры потенциальными хищниками [55]. Снижение локальной плотности распределения икры улучшает условия дыхания зародышей и снижает вероятность поражения плесневыми грибами

р. *Saprolegnia*. Кроме того, принцип «случайного» распределения икры у сиговых делает маловероятным переуплотнение нерестилищ, характерного, например, для лососевых рыб, перекапывающих грунт при формировании нерестовых бугров. Отсутствие территориального агрессивного поведения в период размножения сиговых, нормальное протекание нереста при высокой плотности производителей косвенно подтверждают этот тезис.

Для сиговых рыб характерна значительная лабильность к экологическим факторам в период размножения. Нерест успешно может протекать в широком диапазоне температуры воды, освещенности, скорости потока; при этом нерестовый субстрат не является обязательным условием. Следствием отмеченной экологической пластичности сиговых рыб является способность эффективно нереститься в искусственных условиях, что позволяет успешно реализовать технологию экологического метода сбора икры в промышленных масштабах. Конструкция и габариты соответствующих устройств должны обеспечивать возможность нормального протекания всех элементов нерестового поведения производителей с учетом видовой специфики.

Благодарности

Выражаем признательность всем многочисленным участникам экспедиций на р. Ину и р. Ляпин, а также рыбоведам садкового хозяйства «Волково», оказавшим неоценимую техническую помощь при выполнении данных исследований. Кроме того, благодарим сотрудника Тюменского филиала ВНИРО И. Н. Тараданова за предоставленные видеосюжеты нереста байкальского омуля.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тюрин П. В., Сосинович П. Н. Материалы к познанию нереста байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) в реке Кичере // Изв. Биол.-географ. НИИ при Восточно-Сибирском ГУ. 1937. Т. 7, вып. 3–4. С. 198–224.
2. Селезнев В. П. Байкальский омуль, его естественное размножение и перспективы его искусственного разведения // Изв. Биол.-

- географ. НИИ при Восточно-Сибирском ГУ. 1942. Т. 9, вып. 1–2. С. 24–36.
3. Fabricius E., Lindroht F. Experimental observation on the spawning of whitefish *Coregonus lavaretus* L. in the stream aquarium of the Hole Laboratory at Indalsalven // Inst. Fresh-water Res. Drottningholm: Fnn. Rept. 1953. № 35. P. 105–112.
 4. Семенченко С. М., Сергиенко Л. Л., Кугаевский С. А. Тугун — перспективный объект холодноводной аквакультуры // Рыбное хозяйство. 2005. № 4. С. 26–28.
 5. Karjalainen J., Marjomäki T. J. Communal pair spawning behavior of vendace (*Coregonus albula*) in the dark // Ecology of freshwater fish. 2017. V. 27, № 2. P. 542–548.
 6. Дзюменко Н. Ф. Новая технология сбора икры байкальского омуля // Рыбное хозяйство. 1984. № 10. С. 26–27.
 7. Дзюменко Н. Ф., Семенченко С. М. Сбор икры сиговых рыб в речных условиях // Рыбное хозяйство. 1987. № 6. С. 44–46.
 8. Semenchenko S. Ecological method of collecting whitefish eggs in the Ob-Irtysh Basin // Abstracts 12th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes, 25–30 August, 2014, Irkutsk, Listvyanka, Russia (Lake, Baikal). Irkutsk: Asprint, 2014. P. 65.
 9. RU Патент 2267266 Устройство для нереста рыб / Семенченко С. М., Дзюменко Н. Ф. 2006. С. 4.
 10. Черняев Ж. А. Вертикальная камера для наблюдения за развитием икры лососевых рыб // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 3. С. 558–560.
 11. Юхнева В. С. Наблюдение за нерестом и развитием икры сиговых рыб на реке Сыня // Озерное и прудовое хозяйство в Сибири и на Урале. Тюмень: Тюменское кн. изд-во, 1967. С. 190–199.
 12. Структура нерестового стада чивыркуйского озерного сига озера Байкал *Coregonus lavaretus baicalensis* после двадцатилетнего запрета его промысла / А. А. Зубин, Л. В. Зубина, Л. Ф. Калягин [и др.] // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 6. С. 944–950.
 13. Eckmann R. A hydroacoustic study of the pelagic spawning of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in Lake Constance // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 995–1002.
 14. Ventling-Schwang A., Müller R. Survival of coregonid (*Coregonus* sp.) eggs in Lake Sempach, Switzerland // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1991. V. 24. P. 2451–2454.
 15. Мишарин К. И. Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля на Байкале // Изв. Биол.-географ. НИИ при Иркутском ГУ. 1953. Т. 14, вып. 1–4. С. 3–133.
 16. Афанасьев Г. А. Экология нерестового стада омуля реки Селенги // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука, 1981. С. 5–33.
 17. Богданов В. Д. Экологические аспекты размножения сиговых рыб в уральских притоках нижней Оби // Экология. 1985. № 6. С. 32–37.
 18. Шестаков А. В. Биология молоди сиговых рыб бассейна реки Анадырь. Владивосток: Дальнаука, 1998. 112 с.
 19. Мухомедияров Ф. Б. Ряпушка *Coregonus sardinella baunti* subsp. nova из системы Ципа-Ципиканских озер бассейна реки Витим // Докл. I науч. сессии Якутской базы АН СССР. 1948. С. 270–280.
 20. Черняев Ж. А. Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 329 с.
 21. Решетников Ю. С., Богданов В. Д. Особенности воспроизводства сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51, № 4. С. 502–525.
 22. Смешливая Н. В., Семенченко С. М. Динамика объема эякулята сиговых рыб Coregonidae в течение нерестового сезона // Вестник рыбохозяйственной науки. 2015. Т. 2, № 1. С. 78–84.
 23. Garside E. T., Christie W. J. Experimental hybridization among three Coregonine fishes // Transactions of the American Fisheries Society. 1962. V. 91, № 2. P. 196–200.
 24. Шишмарев В. М. Особенности гибридов между сигом-пыжьяном и пелядью в бассейне реки Северной Сосьвы // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1976. Вып. 99. С. 23–26.
 25. Павлов А. Ф. Гибридизация сиговых рыб как один из резервов повышения продуктивности водоемов // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. С. 86–89.
 26. Стариков П. С. Опыт учета выживаемости икры омуля на естественных нерестилищах р. Большой // Изв. Биол.-географ. НИИ при Иркутском ГУ. 1953. Т. 14. С. 134–148.

27. Смирнов В. В., Шумилов И. П. Омули Байкала. Новосибирск: Наука, 1974. 160 с.
28. Базов А. В., Базова Н. В. Селенгинская популяция байкальского омуля: прошлое, настоящее, будущее. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2016. 352 с.
29. Дзюменко Н. Ф. Экологический метод сбора икры омуля на рыболовных заводах в бассейне оз. Байкал. Улан-Удэ: Изд. Бурят. науч. центра СО РАН, 2005. 82 с.
30. Volkova L. A. The effect of light intensity on the availability of food organisms to some Lake Baikal fishes // J. Ichthyol. 1973. V. 13. P. 709–722.
31. Dabrowski K. R., Jewson D. H. The influence of light environment on depth of visual feeding by larvae and fry *Coregonus pollan* (Thompson) in Lough Neagh // J. Fish. Biol. 1984. V. 25, № 2. P. 173–181.
32. Rohwer S. Parent cannibalism of offspring and egg raiding as a courtship strategy // Amer. Natur. 1978. V. 112, № 984. P. 429–440.
33. Skurdal J., Bleken E., Stenseth N. Cannibalism in whitefish (*Coregonus lavaretus*) // Oecologia. 1985. V. 67, № 4. P. 566–571.
34. Semenchenko S., Smeshlivaya N. Spawning behaviour of whitefishes (Coregonidae) // Ann. Zool. Fennici. 2021. V. 58. P. 129–140.
35. Rudolfsen G., Müller R., Urbach D., Wedekind C. Predicting the mating system from phenotypic correlations between life-history and sperm quality traits in the Alpine whitefish *Coregonus zugensis* // Behav. Ecol. Sociobiol. 2008. V. 62. P. 561–567.
36. Черняев Ж. А. Воспроизводство байкальского омуля. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 126 с.
37. Dubios J., Dziedzic A. Underwater sound detection applied to aquatic ethology: some results on coregonids and charr spawning sites in two subalpine lakes // Rev. Sci. Eau. 1989. V. 2, № 4. P. 847–858.
38. Мишарин К. Е. К биологии нереста омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) в речках средней и южной части Байкала // Изв. Биол.-географ. НИИ при Восточно-Сибирском ГУ. 1937. Т. 7, вып. 3–4. С. 236–282.
39. Великанов М. А. Гидрология суши. Л.: Гидрометеиздат, 1948. 531 с.
40. Караушев А. В. Речная гидравлика. Л.: Гидрометеиздат, 1969. 413 с.
41. Гришанин К. В. Динамика русловых потоков. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 311 с.
42. Зюсько А. Я., Русанов В. В., Черняев Ж. А. Особенности биологии вальки реки Чара // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 33, вып. 5. С. 63–73.
43. Семенченко С. М., Кутейников С. Е. К вопросу о выборе нерестилищ байкальским омулем // Биопродуктивность, охрана и рациональное использование сырьевых ресурсов рыбохозяйственных водоемов Восточной Сибири: тез. докл. регион. конф. Улан-Удэ, март 1989. Улан-Удэ, 1989. С. 64–65.
44. Heikkilä J., Huuskonen H., & Karjalainen, J. Location of spawning grounds of vendace (*Coregonus albula* (L.)): Implication for dispersion of newly hatched larvae // Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie. 2006. № 29. P. 1725–1728.
45. Dispersion of vendace eggs and larvae around potential nursery areas reveals their reproductive strategy / J. Karjalainen, J. Juntunen, T. Keskinen, et al. // Freshwater Biology. 2019. V. 64, № 5. P. 843–855.
46. Богданов В. Д. Выживание икры сиговых рыб на нерестилищах в уральских притоках нижней Оби // Науч. вестн. Ямало-Ненецкого авт. округа. 2007. Вып. 2 (46). С. 42–49.
47. Богданов В. Д. Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков Нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы нижней Оби. Свердловск: УралНИЦ АН СССР, 1983. С. 55–79.
48. Сорокин В. Н. Условия естественного воспроизводства омуля в Селенге // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука, 1981. С. 34–44.
49. Богданов В. Д. Эмбриональное развитие сиговых рыб на естественных нерестилищах в уральских притоках нижней Оби // Науч. вестн. Ямало-Ненецкого авт. округа. 2006. Вып. 6 (43). С. 3–17.
50. Юданов И. Г. Условия нереста и развития икры ряпушки в заморной зоне Обской губы // Рыбное хозяйство. 1939. № 4. С. 34–36.
51. Черняев Ж. А. О возможности развития икры байкальских сиговых рыб в переохлажденном состоянии пагона // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1971. Вып. 42. С. 67–73.
52. Изучение нерестилищ сиговых рыб (Coregonidae) в Обской губе / А. К. Матковский, С. М. Семенченко, С. И. Степанов [и др.] // Вестник рыбохозяйственной науки. 2016. Т. 3, № 2 (10). С. 39–68.
53. Черняев Ж. А. Особенности эмбрионального развития сиговых рыб (Coregonidae) как

- представителей «пагофильной» экологической группы размножения // Журн. общей биологии. 2013. Т. 74, № 2. С. 152–164.
54. Семенченко С. М., Смешливая Н. В., Тутулов И. А., Жуков О. Ю. Опыт сбора икры муксуна и нельмы на садковом хозяйстве в условиях Западной Сибири // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: тез. Девятого Междунар. науч.-производ. совещ. (Россия, Тюмень, 1–2 дек. 2016 г.). Тюмень: Госрыбцентр, 2016. С. 91–93.
55. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова думка, 1977. 272 с.

SPAWNING OF WHITEFISH COREGONIDAE

S. M. Semenchenko^{1,2}, N. V. Smeshlivaya¹

¹Tyumen Branch of VNIRO ("Gosrybcenter"),
625023, Russia, Tyumen

²Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education
"Northern Trans-Ural State Agricultural University",
625003, Russia, Tyumen

Hereby we present the results of long-term observations over the spawning of coregonids in the spawning devices used for eggs collection. Spawning studies of omul (*Coregonus migratorius*) were carried out on the Ina and Bolshaya rivers in the Lake Baikal basin. The spawning of river and lacustrine forms of peled (*C. peled*), tugun (*C. tugun*), whitefish (*C. pidschian*), and muksun (*C. muksun*) was studied in the Ob basin (Lyapin River, Lake Volkovo). Both common features and specifics of spawning behaviour are noted. The spawning of river forms and species was observed in October–November when the water temperature dropped from 7 to 0.1 °C either before (tugun, omul, whitefish, peled) or immediately after (*C. nasus*, muksun) the river got frozen over. The spawning of the lacustrine form of peled takes place later, in November–January and occurs under ice at a relatively stable temperature of 1.4 °C. The spawning period duration of different populations lasted from 10 to 41 days. The presence of a specific substrate was not a prerequisite for spawning behaviour. Spawning occurred in the dark. The average natural illumination of water surface at the beginning of spawning was about 350 lux for whitefish, and about 10–20 lux for tugun and peled. Paired spawning was typical for whitefish. The individual spawning behaviour consisted of the following phases: courtship, mating and recovery. These phases were cyclically repeated many times during the night. The mating act took place in a water column or near the water surface and consisted of a rhythmic parallel movement of the fish swimming side by side with the synchronous release of the gametes. The male in the spawning pair displaced forward to the female by the length of the head. The male rhythmically struck the back of the female's abdomen by the caudal peduncle bending. The mating act lasted for 0.3–3 sec with a track of 0.3–2 m. The frequency of rhythmic body collisions was on average 17–27 Hz. A female participated in 20–100 mating acts in 1–3 nights. An egg batch released during the mating act ranged from several dozen to hundreds of eggs. Eggs cannibalism was noted. The sedimentation rate of non-watered eggs was proportional to their diameter and ranged from 2.2 cm/s for tugun to 3.4 cm/s for omul. Eggs started to become sticky after two minutes of contact with water. Whitefishes spawning behaviour and the physical properties of eggs enable its wide dispersal across the spawning area, which may be regarded as an adaptation aimed at increasing survival rate during embryogenesis. Literature data on whitefish spawning have been summarized and analyzed.

Key words: whitefishes; fish reproduction; spawning; mating act; fish behaviour; eggs; semen; fertilization

REFERENCES

1. Tyurin PV, Sosinovich PN. [Materials about spawning *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) in the river Kitchera (The Lake Baikal)]. *Izvestija Biologo-geograficheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta pri Vostochno-Sibirskom gosudarstvennom universitete*. 1937;7(3–4): 198–224. (In Russ.)
2. Seleznev VP. [Baikal omul, its natural reproduction and prospects for its artificial breeding]. *Izvestija Biologo-geograficheskogo-nauchno-*

- issledovatelskogo instituta pri Vostochno-Sibirskom gosudarstvennom universitete. 1942;9(1–2): 24–36. (In Russ.)
3. Fabricius E, Lindroht F. Experimental observation on the spawning of whitefish *Coregonus lavaretus* L. in the stream aquarium of the Hole Laboratory at Indalsälven. Inst. Fresh-water Res. Drottningholm: Fnn. Rept. 1953;(35): 105–112.
4. Semenchenko SM, Sergiyenko LL, Tugayevsky SA. [Tugun is a perspective object of cold-water aquaculture]. Rybnoe hozyajstvo (Fisheries). 2005;(4): 26–28. (In Russ.)
5. Karjalainen J, Marjomäki TJ. Communal pair spawning behavior of vendace (*Coregonus albus*) in the dark. Ecology of freshwater fish. 2017;27(2): 542–548.
6. Dzyumenko NF. [New technology for harvesting Baikal omul caviar]. Rybnoe hozyajstvo (Fisheries). 1984;(10): 26–27. (In Russ.)
7. Dzyumenko NF, Semenchenko SM. [Caviar harvesting of whitefish in river conditions]. Rybnoe hozyajstvo (Fisheries). 1987;(6): 44–46. (In Russ.)
8. Semenchenko S. Ecological method of collecting whitefish eggs in the Ob-Irtysh Basin. Abstracts 12th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes, 25–30 August, 2014, Irkutsk, Listvyanka, Russia (Lake, Baikal). Irkutsk: Asprint; 2014. p. 65.
9. Semenchenko SM, Dzyumenko NF. [RU Patent 2267266 Fish spawning apparatus]. 2006. p. 4. (In Russ.)
10. Chernyaev ZhA. [Vertical camera for monitoring the development of salmon eggs]. Journal of Ichthyology. 1962;2(3): 558–560. (In Russ.)
11. Yukhneva VS. [Observation of spawning and development of whitefish eggs in the Synya River]. Lakeside pond and farm in Siberia and the Urals. Tyumen: Tyumen publishing house; 1967. p. 190–199. (In Russ.)
12. Zubin AA, Zubina LV, Kalyagin LF, et al. [Structure of the Baikal Lake Chivyrkuy whitefish *Coregonus lavaretus baicalensis* after a twenty-year ban on its fishery]. Journal of Ichthyology. 1989;29(6): 944–950. (In Russ.)
13. Eckmann R. A hydroacoustic study of the pelagic spawning of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in Lake Constance. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1991;48: 995–1002.
14. Ventling-Schwang A, Müller R. Survival of coregonid (*Coregonus* sp.) eggs in Lake Sempach, Switzerland. Verh. Internat. Verein. Limnol. 1991;24: 2451–2454.
15. Misharin KI. [Lake Baikal natural breeding and artificial rearing of the Ambassadorial omul]. Izvestiya Biologo-geograficheskogo-nauchno-issledovatelskogo instituta pri Vostochno-Sibirskom gosudarstvennom universitete. 1953;14(1–4): 3–133. (In Russ.)
16. Afanasev GA. [Ecology of the spawning stock of omul in the Selenga River]. Ecology, diseases and breeding of the Baikal omul. Novosibirsk: Nauka; 1981. p. 5–33. (In Russ.)
17. Bogdanov VD. [Ecological aspects of whitefish breeding in the Ural tributaries of the Lower Ob]. Ecology. 1985;(6): 32–37. (In Russ.)
18. Shestakov AV. [Biology of juvenile whitefishes in the Anadyr River]. Vladivostok: Dalnauka; 1998. 112 p. (In Russ.)
19. Mukhomedyarov FB. [Vendace *Coregonus sardinella baunti* subsp. nova from the Tsipa-Tsipikan lake system of the Vitim River basin]. Report of the First Scientific Session of the Yakutsk Base of the Academy of Sciences of the USSR. 1948. p. 270–280. (In Russ.)
20. Chernyaev ZhA. [Reproduction of whitefish. Ecological and physiological features of reproduction and development]. Moscow: KMK Scientific Press; 2017. 329 p. (In Russ.)
21. Reshetnikov YuS, Bogdanov VD. [Features of reproduction of whitefishes]. Journal of Ichthyology. 2011;51(4): 502–525. (In Russ.)
22. Smeshlivaya NV, Semenchenko SM. [Dynamics of the ejaculate volume of Coregonidae during of spawning season]. Vestnik rybohozyajstvennoj nauki. 2015;2(1): 78–84. (In Russ.)
23. Garside ET, Christie WJ. Experimental hybridization among three Coregonine fishes. Transactions of the American Fisheries Society. 1962;91(2): 196–200.
24. Shishmarev VM. [Specific characteristics of hybrids between pydschjan and peled in the Sosva river basin]. Trudy Instituta ekologii rastenii i zhivotnykh UNTs AN SSSR. 1976;(99): 23–26. (In Russ.)
25. Pavlov AF. [Hybridization of whitefish as one of the reserves of increasing the productivity of water bodies]. Productivity of water bodies of different climatic zones of the RSFSR and prospects for their fishery use. Krasnoyarsk: 1978. p. 86–89. (In Russ.)
26. Starikov PS. [Experience in monitoring the survival rate of omul eggs in the natural spawning grounds of the Bolshoi River]. Izvestiya biologo-geograficheskogo nauchno-issledovatelskogo instituta pri irkutskom gosudarstvennom universitete. 1953;14: 134–148. (In Russ.)

27. Smirnov VV, Shumilov IP. [Omuls of the Baikal]. Novosibirsk: Nauka; 1974. 160 p. (In Russ.)
28. Bazov AV, Bazova NV. [The selenga population of Baikal omul: past, present, future]. Ulan-Ude: Publishing house BSC SB RAS; 2016. 352 p. (In Russ.)
29. Dzyumenko NF. [Ecological method of collecting omul caviar from fish farms in the Lake Baikal basin]. Ulan-Ude: Publishing house BSC SB RAS; 2005. 82 p. (In Russ.)
30. Volkova LA. The effect of light intensity on the availability of food organisms to some Lake Baikal fishes. *Journal of Ichthyology*. 1973;13: 709–722.
31. Dabrowski KR, Jewson DH. The influence of light environment on depth of visual feeding by larvae and fry *Coregonus pollan* (Thompson) in Lough Neagh. *Journal Fish. Biol.* 1984;25(2): 173–181.
32. Rohwer S. Parent cannibalism of offspring and egg raiding as a courtship strategy. *Amer. Natur.* 1978;112(984): 429–440.
33. Skurdal J, Bleken E, Stenseth N. Cannibalism in whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Oecologia*. 1985;67(4): 566–571.
34. Semenchenko S, Smeshlivaya N. Spawning behaviour of whitefishes (Coregonidae). *Ann. Zool. Fennici*. 2021;58: 129–140.
35. Rudolfson G, Müller R, Urbach D, Wedekind C. Predicting the mating system from phenotypic correlations between life-history and sperm quality traits in the Alpine whitefish *Coregonus zugensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2008;62: 561–567.
36. Chernyaev ZhA. [Reproduction of Baikal omul]. Moscow: Light and food industry; 1982. 126 p. (In Russ.)
37. Dubios J, Dziedzic A. Underwater sound detection applied to aquatic ethology: some results on coregonids and charr spawning sites in two sub-alpine lakes. *Rev. Sci. Eau*. 1989;2(4): 847–858.
38. Misharin KE. [On the biology of omul spawning *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) in the rivers of the middle and southern part of Baikal]. *Izvestija Biologo-geograficheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta pri Vostochno-Sibirskom gosudarstvennom universitete*. 1937;7(3–4): 236–282. (In Russ.)
39. Velikanov MA. [Terrestrial Hydrology]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1948. 531 p. (In Russ.)
40. Karaushev AV. [Riverside Hydraulics]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1969. 413 p. (In Russ.)
41. Grishanin KV. [Dynamics of streamflows]. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1979. 311 p. (In Russ.)
42. Zyusko AY, Rusanov VV, Chernyaev ZhA. [Peculiarities of the biology of the Chara River round whitefish]. *Journal of Ichthyology*. 1992;33(5): 63–73. (In Russ.)
43. Semenchenko SM, Kuteinikov SE. [On the selection of spawning grounds by Baikal omul]. *Resources of Fishery Water Bodies of Eastern Siberia: Bioproductivity, Protection and Rational Exploitation: Thesis report of the regional conference, Ulan-Ude, March 1989*. Ulan-Ude: 1989. p. 64–65. (In Russ.)
44. Heikkilä J, Huuskonen H, Karjalainen J. Location of spawning grounds of vendace (*Coregonus albula* (L.)): Implication for dispersion of newly hatched larvae. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*. 2006;(29): 1725–1728.
45. Karjalainen J, Juntunen J, Keskinen T, et al. Dispersion of vendace eggs and larvae around potential nursery areas reveals their reproductive strategy. *Freshwater Biology*. 2019;64(5): 843–855.
46. Bogdanov VD. [Survival of whitefish eggs on spawning grounds in the Ural tributaries of the Lower Ob]. *Scientific Bulletin of the Yamal-Nenets Autonomous District*. 2007;46(2): 42–49. (In Russ.)
47. Bogdanov VD. [Hatching and downstream migration of whitefish larvae in the Ural tributaries of the Lower Ob]. *Biology and Ecology of Hydrobionts in the Lower Ob Ecosystem*. Sverdlovsk: UNTs AN SSSR; 1983. p. 55–79. (In Russ.)
48. Sorokin VN. [Conditions of natural reproduction of omul in Selenga]. *Ecology, diseases and breeding of Baikal omul*. Novosibirsk: Nauka; 1981. p. 34–44. (In Russ.)
49. Bogdanov VD. [Embryonal development of whitefishes in natural spawning areas of Ural tributaries of Lower Ob River]. *Scientific Bulletin of the Yamal-Nenets Autonomous District*. 2006;43(6): 3–17. (In Russ.)
50. Yudanov IG. [Conditions of spawning and development of whitefish eggs in the Ob Bay dead zone]. *Rybnoe hozyajstvo (Fisheries)*. 1939;(4): 34–36. (In Russ.)
51. Chernyaev ZhA. [On the possibility of development of eggs of Baikal whitefish in the super-cooled state of the pagon]. *Biologicheskie problemy Severa*. Magadan: 1971;(42): 67–73. (In Russ.)

52. Matkovskiy AK, Semenchenko SM, Stepanov SI, et al. [The study of whitefish (*Coregonidae*) spawning areas in the gulf of the Ob' Bay]. *Vestnik rybohozjajstvennoj nauki*. 2016;3(2(10)): 39–68. (In Russ.)
53. Chernyaev GA. [Embryonic development of whitefishes (*Coregonidae*) as representatives of the "pagophilous" ecological group]. *Biology Bulletin Reviews*. 2013;74(2): 152–164. (In Russ.)
54. Semenchenko SM, Smeshlivaya NV, Tutulov IA, Zhukov OYu. [Experience of collecting muksun and nelma eggs in a hatchery in Western Siberia]. *Biology, breeding biotechnology and the state of whitefish stocks: thesis of the Ninth International Scientific and Production Meeting (Russia, Tyumen, December 1–2, 2016)*. Tyumen: Gosrybcentr; 2016. p. 91–93. (In Russ.)
55. Ivlev VS. [Experimental Ecology of Fish Nutrition]. Kiev: Naukova Dumka; 1977. 272 p. (In Russ.)

Об авторах

Семенченко Сергей Михайлович,
кандидат биологических наук,
руководитель группы
Тюменский филиал ФГБНУ «ВНИРО»
(«Госрыбцентр»)
625023, г. Тюмень, ул. Одесская, 33
(3452) 41-69-13; semsm07@yandex.ru
доцент кафедры водных биоресурсов
и аквакультуры
ФГБОУ ВО «Государственный аграрный универ-
ситет Северного Зауралья»
625003, г. Тюмень, ул. Республики, 7

Смешливая Наталья Владимировна,
кандидат биологических наук,
ведущий научный сотрудник
Тюменский филиал ФГБНУ «ВНИРО»
(«Госрыбцентр»)
625023, г. Тюмень, ул. Одесская, 33
(3452) 41-69-13; nvsmeshlivaya@gmail.com

About the authors

Semenchenko Sergey Mikhailovich,
Ph.D Biology, leader of group
Tyumen branch of VNIRO ("Gosrybcentr")
33, Odesskaya Str., Tyumen, 625023
+7 3452 41-69-13; semsm07@yandex.ru

Associate Prof. at the Department of Aquatic
Bioresources and Aquaculture
Federal State Budgetary Educational Institution of
Higher Education
"Northern Trans-Ural State Agricultural University"
7, Respubliki Str., Tyumen 625003

Smeshlivaya Natalya Vladimirovna,
Ph.D Biology, leading Researcher
Tyumen branch of VNIRO ("Gosrybcentr")
33, Odesskaya Str., Tyumen, 625023
+7 3452 41-69-13; nvsmeshlivaya@gmail.com