Академия наук СССР

Институт
эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А. Н. Северцова

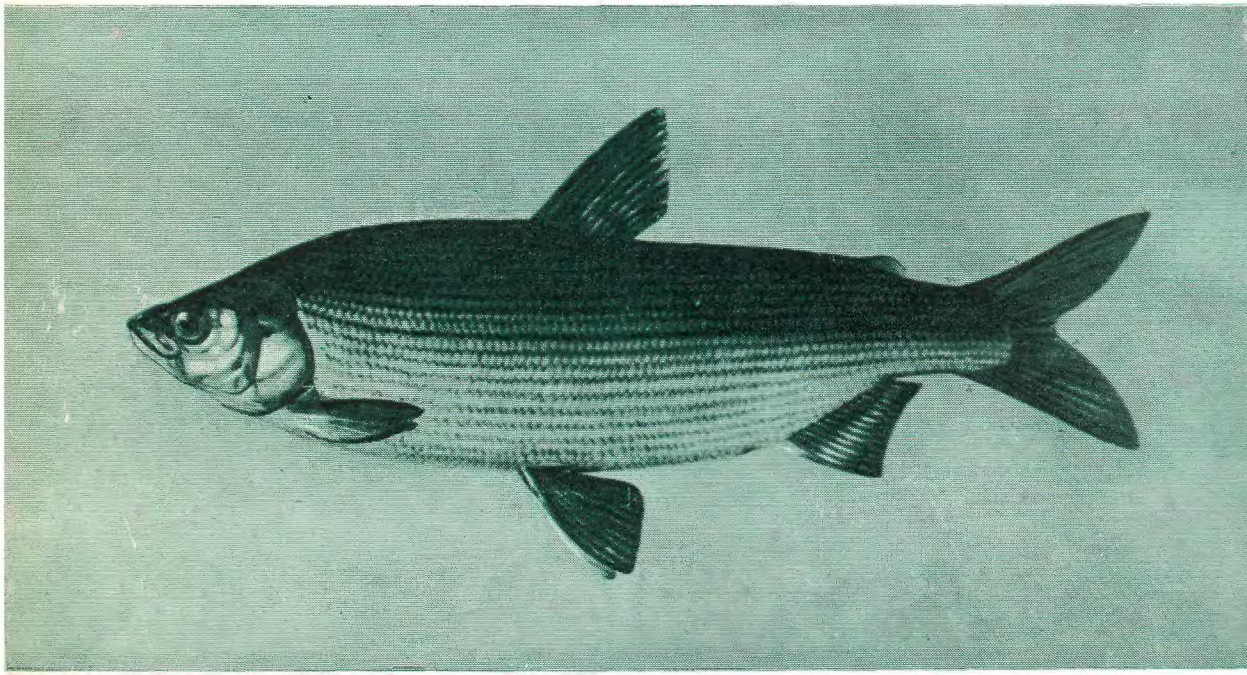
Научный совет по проблеме
«Биологические основы
освоения, реконструкции
и охраны животного мира»

Виды
фауны СССР
и сопредельных
стран

Советский комитет
по программе ЮНЕСКО
„Человек и биосфера“

Пелядь
Coregonus peled (Gmelin, 1788) (PISCES: Coregonidae)

Систематика, морфология, экология, продукция



Пелядь

·Наука·

Пелядь
Coregonus peled
(Gmelin, 1788)

Систематика, морфология экология, продуктивность

Coregonus peled
(Gmelin, 1788)

Systematics, Morphology, Ecology, Production

USSR Academy of Sciences

A. N. Severtzov Institute
of Evolutionary
Animal Morphology
and Ecology

Scientific Council
for Biological Grounds
of Management,
Reconstruction
and Conservation
of Animals

MaB

Soviet Commitee
for the UNESCO
Programme
«Man and Biosphere»

Species of the Fauna
of the USSR
and the Contiguous
Countries

Coregonus peled (Gmelin, 1788) (PISCES: Coregonidae)

Systematics, Morphology, Ecology, Production

Moscow Nauka 1989

Академия наук СССР

Институт
эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А. Н. Северцова

Научный совет
по проблеме
«Биологические основы
освоения, реконструкции
и охраны
животного мира»

Советский комитет
по программе
ЮНЕСКО
«Человек и биосфера»

Виды
фауны СССР
и сопредельных стран

Серия основана
в 1979 г.

Пелядь
Coregonus peled (Gmelin, 1788) (PISCES: Coregonidae)

Систематика, морфология, экология, продуктивность

Ответственные редакторы:
доктор биологических наук
Ю. С. РЕШЕТНИКОВ,
кандидат биологических наук
И. С. МУХАЧЕВ

Москва «Наука» 1989

УДК 597.553.2

Авторы:
РЕШЕТНИКОВ Ю. С., МУХАЧЕВ И. С.,
БОЛОТОВА Н Л. и др.

Пелядь Coregonus peled (Gmelin, 1788): Систематика, морфология, экология, продуктивность/Ю. С. Решетников, И. С. Мухачев, Н. Л. Болотова и др.— М.: Наука, 1989.— 303 с.
ISBN 5-02-005235-3

Обобщены результаты оригинальных исследований авторов монографии и литературные данные по распространению, морфологии, экологии и продукции пеляди — представителя сиговых рыб. Дана оценка хозяйственного значения пеляди как объекта рыболовства и пастбищного рыбоводства. Приведены материалы по результатам интродукции ее в водоемах СССР и сопредельных стран.

The results of original investigations of the authors of this monograph and literatury data on the distribution, of the morphology, systematics, ecology, productions, fishery and artificial propogation of the peled, coregonid species.

Редакционная коллегия серии:

СОКОЛОВ В. Е.
(отв. редактор)
БОЛЬШАКОВ В. Н.
ВОЛЬСКИС Р. С.
ГРОМОВ И. М.
ДАРЕВСКИЙ И. С.
ЗАЯНЧКАУСКАС П. А.
ИВАНОВ А. В.
ИЛЬИЧЕВ В. Д.
ЛЕБЕДКИНА Н. С.
ЛУКИН Е. Ф.
МАНТЕЙФЕЛЬ Б. П.
НЕРОНОВ В. М.
РАСС Т. С.
СВЕШНИКОВ В. А.
СМИРНОВ Н. Н.
СТАРОБОГАТОВ Я. И.
СУХАНОВ В. Б.
СТЕПАНЯН Л. С.
ХАБЕРМАН Х. Х.
ШАТУНОВСКИЙ М. И.
ЩЕРБАК Н. Н.
ЯБЛОКОВ А. В.

Рецензенты:
доктор биологических наук Б. В. КОШЕЛЕВ,
доктор биологических наук М. В. МИНА

Editorial Board:

SOKOLOV V. E.
(Editor-in Chief)
BOLSHAKOV V. N.
VOLSKIS R. S.
GROMOV I. M.
DAREVSKY I. S.
ZAYANCHKAUSKAS P. A.
IVANOV A. V.
ILYCHEV V. D.
LEBEDKINA N. S.
LUKIN E. F.
MANTEIFEL B. P.
NERONOV V. M.
RASS T. S.
SVESHNIKOV V. A.
SMIRNOV N. N.
STAROBOGATOV Ya. I.
SUKHANOV V. B.
STEPANYAN L. S.
KHABERMAN Kh. H.
SHATUNOVSKY M. I.
SCHERBAK N. N.
YABLOKOV A. V.

П $\frac{1907000000-236}{055(02)-89}$ 579—89, кн. 2

ISBN 5-02-005235-3

© Издательство «Наука», 1989

Предисловие

Пелядь относится к семейству сиговых отряда лососеобразных из класса костистых рыб. Она обитает только в водоемах СССР, преимущественно Сибири. Среди полиморфных сиговых рыб пелядь не относится к самым изменчивым видам, однако представляет несомненный научный интерес в плане изучения внутривидовой изменчивости рыб. Она образует жилые озерные и типично речные формы, последние совершают миграции вверх и вниз по реке; по темпу роста выделяют медленнорастущие (карликовые) и крупные быстрорастущие формы. Пелядь является ценным промысловым видом и в последние 50 лет привлекает внимание многих исследователей.

Пелядь успешно заселила многие водоемы в пределах своего ареала и вне его, имеются популяции с высокой численностью, дающие промысловые уловы. Это обстоятельство послужило основой для исследования пеляди как важного промыслового объекта на Севере нашей страны. Пелядь чаще других сиговых рыб используется как объект товарного рыбоводства. Это стало возможным по нескольким причинам. Из всех сиговых рыб она наименее требовательна к кислороду и способна переносить сравнительно высокую температуру воды, поэтому она хорошо приживается и растет в мезотрофных водоемах, часто значительно южнее своего ареала. Как типичный планктофаг пелядь наряду с европейской ряпушкой получает наиболее благоприятные условия при современных процессах «культурного» эвтрофирования водоемов.

В сравнительно короткий срок прошло успешное заселение пелядью пресноводных водоемов европейской части СССР, горных озер Кавказа, Алтая и Памира, а также водоемов Финляндии, Польши, ГДР, Чехословакии, Венгрии и Монголии. В новых местах ингродукции образовались новые популяции или удалось создать маточные стада и организовать товарное выращивание рыбы. В 1970—1980 гг. среднегодовая продукция

пеляди за счет товарно-акклиматизационных работ достигла 2,5—3,0 тыс. т и приблизилась к промысловым уловам в местах ее естественного обитания.

Поэтому выбор пеляди в качестве рыбного объекта для монографии из серии «Виды фауны СССР и сопредельных стран» продиктован многими научными и рыбохозяйственными проблемами. Следом за первой монографией по рыбам «Рыбец» настоящая книга, естественно, учитывает опыт написания подобных работ по другим группам животных.

Монографию подготовил коллектив ихтиологов, в ней обобщены литературные данные и представлены оригинальные материалы авторов. Вследствие ограниченности объема далеко не все стороны биологии пеляди освещены в равной степени, причем умышленно оставлены вне поля зрения вопросы биохимии, генетики и селекции. Авторы ставили перед собой задачу дать полную сводку только наиболее важных научных и рыбохозяйственных проблем, которые разработаны на современном научном уровне. По всем частным вопросам читатель найдет ответы в работах, на которые даны ссылки. Основное внимание в книге уделено традиционным аспектам этой серии — распределению, систематике, морфологии, кариологии, экологии (питание, рост, воспроизводство), промыслу, товарному разведению и болезням.

Следует отметить, что при написании монографии авторы старались по возможности приводить и некоторые сравнительные данные по другим видам сиговых и лососевых рыб. Поэтому настоящая монография может быть полезной не только узкому кругу специалистов, но и ихтиологам, гидробиологам, биологам.

Степень участия авторов в подготовке монографии различна.

Общее редактирование и составление тома выполнено Ю. С. Решетниковым и И. С. Мухачевым. Написание каждой главы было поручено отдельным авторам, которые обобщили свои и присланные материалы. Их фамилии указаны в оглавлении первыми и выделены полужирным шрифтом. Другие авторы, которые прислали материал или частично текст к гла-

вам, также указаны в оглавлении в алфавитном порядке. Некоторые коллеги предоставили в распоряжение составителей свои диссертационные работы и авторефераты (Н. Л. Болотова, Т. И. Кайданова, В. Р. Крохалевский, А. П. Новоселов, А. Ф. Павлов, В. И. Романов, В. М. Шишмарев). Другие присылали свои первичные материалы, которые в той или иной мере вошли в монографию. Ссылки на материалы этих авторов имеются в соответствующих разделах и главах монографии (без упоминания в оглавлении).

Ниже приводится список лиц (с указанием учреждений), принявших активное участие в работе в качестве соавторов монографии: Н. Л. Болотова (Вологодская лаборатория ГосНИОРХ, Вологда), Д. Л. Венглинский (Институт биологии Якутского филиала СО АН СССР, Якутск), А. А. Вышегородцев (Красноярский государственный университет), А. Н. Гундризер (Томский государственный университет), Е. А. Галактионова (Уральское отделение ГосНИОРХ, Свердловск), Е. В. Гуреева-Преображенская (Биологический научно-исследовательский институт при ЛГУ, Ленинград), Т. И. Кайданова (ГосНИОРХ, Ленинград), С. В. Канеп (ПИНРО, Мурманск), А. К. Козьмин (Архангельская рыбохозяйственная лаборатория СеврыбНИИпроект, Архангельск), В. М. Коровина (Зоологический институт АН СССР, Ленинград), В. В. Кашковский (Уральское отделение ГосНИОРХ, Свердловск), В. Р. Крохалевский (СибрыбНИИпроект, Тюмень), А. В. Кочнев (Тюменский государственный университет), Ю. П. Ларионов (Якутское отделение ВостсибрыбНИИпроект, Якутск), О. А. Лебедева (Псковский педагогический институт), И. С. Мухачев (Тюменский государственный университет), Н. В. Нестеренко (Уральское отделение ГосНИОРХ, Свердловск), А. П. Новоселов (Архангельская рыбохозяйственная лаборатория СеврыбНИИпроект, Архангельск), А. Ф. Павлов (Обь-Тазовское отделение СибрыбНИИпроект, Ханты-Мансийск), В. К. Попков (Научно-исследовательский институт биологии и биофизики Томского государственного университета), Ю. С. Решетников (ИЭМЭЖ АН СССР, Москва), Д. А. Размашкин (СибрыбНИИпроект, Тюмень), В. В. Рубцов (ИЭМЭЖ АН СССР, Москва), А. Г. Селюков (Томский государственный университет), Г. П. Сидоров

(Институт биологии Коми филиала АН СССР, Сыктывкар), Л. Н. Соловкина (Ленинград), М. М. Тяптиргянов (Институт биологии Якутского филиала СО АН СССР), Ж. А. Черняев (ИЭМЭЖ АН СССР, Москва).

Пользуемся случаем выразить искреннюю признательность всем, кто принял участие в составлении и написании монографии.

Ю. С. Решетников
И. С. Мухачев

Глава 1

Распространение пеляди

Пелядь — эндемичный для водоемов СССР вид, она населяет озера и реки от Мезени на западе до Колымы на востоке. Изредка попадается в солоноватых водах, но обычно в море не выходит и высокой солености не выносит. Поднимается вверх по рекам. Южная граница распространения сибирской озерно-речной пеляди проходит по 60° с. ш., северная — по 70—73° с. ш., большей частью северная граница совпадает с морским побережьем и отступает от него в тех случаях, если на побережье нет достаточно глубоких озер с высоким содержанием кислорода в зимнее время (нет заморов, и озера не промерзают до дна). Пелядь населяет преимущественно проточные озера или озера, имеющие связь с рекой. Поэтому при усыхании или ухудшении кислородного режима и при потере проточности многие озера теряют и пелядь.

Естественный ареал

Распространение пеляди в водоемах СССР показано на рис. 1. На всей этой обширной территории пелядь представлена разными экологическими формами. Наибольшего разнообразия форм (озерная, озерно-речная, речная, эстуарная), высокой численности и биомассы пелядь достигает в Обь-Иртышском бассейне. Полагают, что именно здесь находится «экологический оптимум» для сиговых рыб [Решетников, 1983]. Пелядь многочисленна в реках и озерах полуостровов Ямал, Гыданского, Тазовского. Именно в бассейне Оби и Иртыша, преимущественно выше широты г. Ханты-Мансийска, широко распространена пелядь в тундровых и таежных озерах Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского автономных округов [Прохорова, 1930; Москаленко, 1958, 1971; Полымский, 1971а; Судаков, 1973; Павлов, 1978, 1981а]. Озерная пелядь встречается в тундровых и лесотундровых озерах Коми АССР и Ямало-Ненецкого автономного округа [Есипов, 1938; Соловкина, 1962, 1975; Соловкина, Сидоров, 1965, 1971; Сидоров, 1974; Дворянкин, Дворянкина, 1981; Козьмин, Петров, 1981].

В реках Восточной Сибири, начиная с Енисея, в основном встречается эврибионтная озерно-речная форма пеляди. Эстуарная форма в водоемах Восточной Сибири неизвестна. Многочисленна озерная пелядь в придаточных водоемах Вилюйской низменности [Кожевников, 1955; Венглинский, 1963, 1966; Кириллов, 1972]. Восточнее Колымы, а точнее, ее правых притоков (рек Большой и Малый Анюй) пелядь не встречается [Берг, 1948; Тугарина, Постников, 1970; Решетников, 1980].

В Северной Америке и Западной Европе пеляди нет. Шведский ихтиолог Г. Свердсон [Svärdson, 1957], а вслед за ним и некоторые другие скандинавские авторы ошибочно отнесли к виду Coregonus peled (Gme-

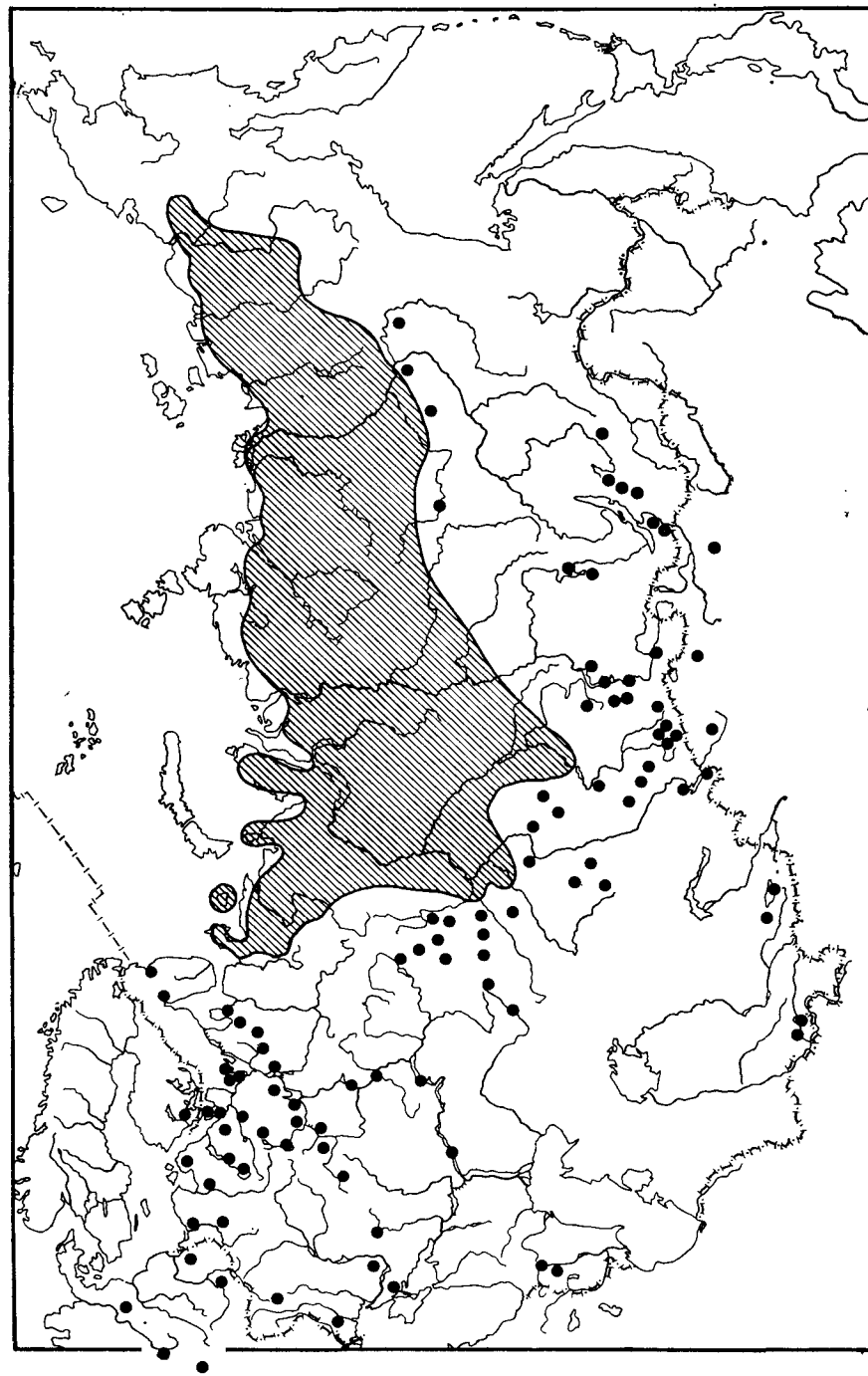


Рис. 1. Ареал пеляди

Штриховкой показан естественный ареал пеляди, кружками — пелядь в новых местах обитания в результате акклиматизационных работ

lin) одну из форм многотычинкового сига. Работами многих авторов показана ошибочность этой точки зрения [Решетников, 1963, 1975, 1980; Gasowska, 1960; Behnke, 1970; Nikolsky, Reshetnikov, 1970; Reshetnikov, 1975]. Позднее Свердсон сам признал ошибочность своих взглядов о наличии C. peled, C. tugun, C. nasus в водах Финляндии, Швеции и Дании [Svärdson, 1970]. Однако в последней сводке по рыбам Европы вновь повторяется прежняя ошибка: ареал пеляди простирается от Печоры через Карелию и Финляндию до Швеции и Дании, а вместо пеляди дается рисунок сига с полунижним ртом [Вилер, 1983, с. 94—95]. Ошибочным является также отнесение некоторых североамериканских ряпушек (C. nipigon) к пеляди только на том основании, что у них одинаковое число жаберных тычинок [Пирожников, 1973].

Европейская часть СССР

Как уже отмечалось, западной границей естественного ареала пеляди в Европе служат п-ов Канин и правые притоки р. Мезени (рис. 2). Пелядь является обычным видом в озерах Канинской тундры, встречается в ряде водоемов бассейна Мезени, но в самой р. Мезени не отмечена [Данилевский, 1862; Остроумов, 1948, 1954; Зверева и др., 1953]. В бассейне Мезени она обнаружена в ее северном притоке — р. Пезе [Данилевский, 1862]. Г. И. Танфильев [1896] указывал на наличие пеляди в группе Варшинских озер в системе р. Пезы, в озерах бассейна р. Пеши (Чешская губа) и в низовьях р. Индиги.

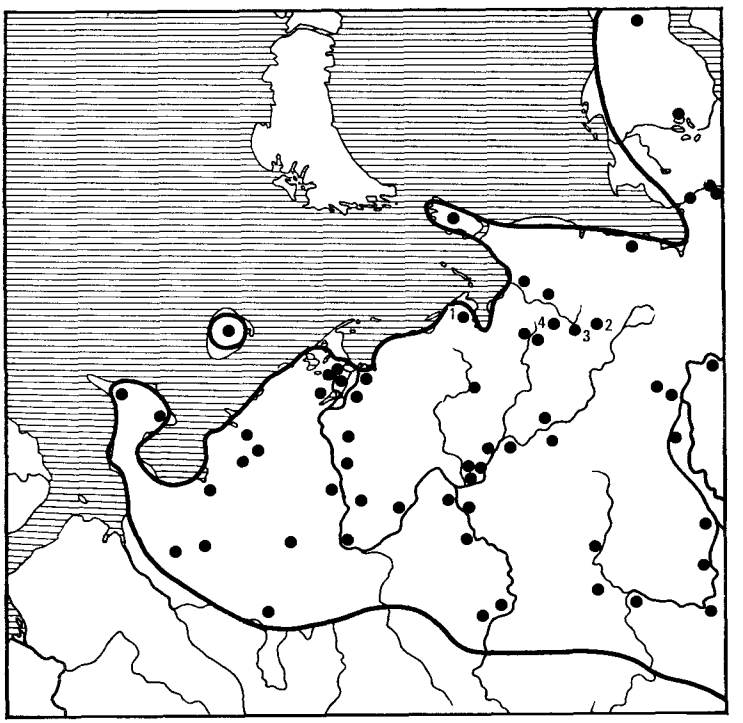
В Архангельской области в рыбохозяйственном отношении исследовано 1917 озер. Основа рыбной части сообществ представлена в них такими широко распространенными видами, как щука, окунь, плотва. Естественный ареал пеляди в Архангельской области охватывает пойменные и тундровые озера бассейна р. Печоры и ограничивается точечным распространением в водоемах бассейна р. Мезени. В целом по области пелядь встречается в 245 озерах (12, 7% от всех исследованных).

В Мезенском бассейне обследовано 339 озер, из них пелядь обитает в 74, что составляет 21,8%. Расчет коэффициента частоты парной встречаемости видов позволил установить, что в тех озерах, где живет пелядь, встречается 15 из 19 представителей аборигенной ихтиофауны. В бассейне Мезени с пелядью в озерах не встречены карась, елец, кумжа и гольян. В подавляющем большинстве озер с пелядью обязательно присутствуют щука (87, 8%), окунь (85, 1%) и плотва (70, 3%), в меньшей мере пеляди сопутствуют сиг, налим, ерш (от 30 до 50% случаев). Совсем незначительна степень совместного обитания пеляди с ряпушкой, хариусом, снетком и лещом (менее 10%). Единично в «пеляжьих» озерах отмечены такие виды, как нельма, чир, корюшка, девятииглая колюшка.

Наибольшее распространение имеет пелядь в бассейне р. Пезы (25 озер). Промысловые запасы пеляди имеются в озерах Варшинской группы. Вылов пеляди в 1982 г. в Мезенском районе составил 3,68 т (2% общегодового улова). Пелядь обнаружена также в бассейне

Рис. 2. Ареал пеляди в европейской части СССР

1 — линия ограничивает ареал пеляди, а точки — достоверные находки пеляди в пределах ареала, *2* — Харбейские озера, *3* — Падимейские озера, *4* — Вашуткины озера



р. Индиги, а также в близлежащих притоках Печоры — речках Сойме и Суле и в соседних озерах. На западной границе своего ареала пелядь в большинстве случаев представлена мелкой озерной формой, что, возможно, связано с низкой обеспеченностью пищей.

Пелядь, отмеченная Е. К. Суворовым [1927] для р. Волонги (Чешская губа), во время исследований Л. А. Даниленко [1964] не встречалась.

Обнаружена пелядь в озерах п-ова Канин и о-ва Колгуев [Берг, 1948].

В европейской части ареала пелядь заселила главным образом Печорский бассейн. Исследователи давно указывали, что в промысловом количестве она распространена в нижнем течении Печоры, до впадения главного притока — р. Усы, выше она малочисленна [Варпаховский, 1901; Солдатов, 1924; Берг, 1948]. Г. В. Никольский с соавторами [1947] отмечали, что, по опросным данным, иногда единичные экземпляры пеляди попадались в верхнем течении Печоры между селом Мамыль и

устьем Ылыча, а также в низовье Ылыча, но это не подтвердилось в дальнейшем и вызывает сомнения, так как Печора на этом участке носит характер предгорной реки.

Самые верхние места обитания пеляди расположены в среднем течении Печоры на участке так называемого «Лебяжьего колена» с развитой сетью пойменных водоемов между устьями рек Лемью и Вуктыл [Соловкина, 1962]. В настоящее время пелядь здесь встречается в старицах (например, в Лебяжьей Курье) и в глубоководном оз. Большая Гудырья (до 40 м глубиной), которое удалено от русла Печоры на 2,5 км и соединено с ней 7-километровой протокой. Но, будучи редким и немногочисленным объектом, пелядь в этом районе ловится в малом количестве и не числится в статистических документах.

Пелядь приобретает промысловое значение в среднем течении Печоры ближе к устью р. Усы, после впадения р. Кожвы, а еще в большей степени после впадения р. Лыжи. На этом участке, сходном по гидрографии с нижним течением Печоры, долина реки изобилует озерами-старицами и курьями (речные заливы и частично отшнуровавшиеся притоки). В озерах пелядь более многочисленна, чем в прирусловых водоемах. Ее доля в товарных уловах по рыбпунктам колеблется от 1 до 6%, в озере-старице Смольном (глубина до 11 м) пелядь является одним из основных промысловых видов (до 15% в улове) [Кучина, 1971].

Неравномерно распределение пеляди в водоемах долины р. Усы. Ее доля в уловах в нижнем и среднем течении этой реки составляет 12%, но практически пеляди нет в центре усинского промыслового района на участке пересечения кряжа Чернышева у местечка Адак. Выше, в среднем течении Усы, где много озер, вылавливается до 64% от общего количества пеляди в этой реке, или 25% от всего улова. Остальное количество добываемой пеляди приходится на нижнее течение реки после пересечения горной гряды [Соловкина, 1975].

Учет озерного фонда, проведенный в 1960—1970 гг. рыбохозяйственными организациями (Севрыбвод и Комирыбвод), всех озер площадью не менее 10 га, показал следующее распределение в них пеляди. Из 406 учтенных озер с пелядью оказалось 250, или 61%. Наиболее заселенные пелядью озера находятся в дельте Печоры и в долине ее притока — р. Куи (90—95% всех озер), наименее заселенные озера — в левых уральских притоках р. Усы (35—40%); в долине р. Усы и ее правых тундровых притоках число озер с пелядью вновь возрастает (65—80%).

Анализ зарегистрированных озер с пелядью показывает, что их третья часть относится к водоемам площадью от 30 до 110 га и примерно половина всех озер с пелядью имеет площадь до 110 га. Распределение озер с пелядью в зависимости от их площади имеет следующий ряд:

Площадь озера, га	10—30	30—110	110—210	210—510	510—1010	1010—2010	2010—5010	Всего
Число озер с пелядью, %	20	31	17	14	8	6	4	100

В то же время пелядь встречается во многих крупных озерах: 97% всех озер площадью более 510 га заселены пелядью. Такие крупные озера располагаются в районе дельты Печоры и в Малоземельской и

Большеземельской тундрах (Вашуткины, Падимейские и Харбейские озера).

Если проанализировать встречаемость пеляди в озерах с разной глубиной, то получается следующий ряд:

Глубина, м	2—3	4—5	6—7	8—15	%	Всего, экз.
Число озер с пелядью, %	— 6	21 31	18 16	8	100	49
Всего озер, %	2 11	35 25	15 7	5	100	122

Для анализа использованы данные по 122 озерам площадью от 1 до 250 га, расположенным в Ижемском районе бассейна Печоры от впадения р. Большой Мутной до р. Ижмы. Из 122 учтенных озер пелядь отмечена в 49, причем она предпочитает озера с глубинами 4—6 м, но, чем глубже озеро, тем больше вероятность встречи в нем пеляди. Мелководные озера из-за сильной заболоченности местности в бассейне Печоры в наибольшей степени подвержены влиянию болотных вод и процессам дистрофикации, поэтому пелядь избегает подобные водоемы. Излюбленный биотоп пеляди в бассейне Печоры — проточные озера, водораздельные, пойменные или надпойменные, но обязательно связанные с речной системой. Сеголетки пеляди часто используют для нагула протоки между озерами или между озером и рекой.

В тундре в одних озерах есть только жилая форма пеляди, в других — только мигрирующая. Из озер долины р. Усы половозрелая пелядь уходит на нерест в реку, остальные особи покидают пойменные озера в случае падения уровня воды [Соловкина, 1962].

Нагуливается пелядь и в губах, примыкающих к дельте Печоры, непосредственно в Печорский залив не выходит, но встречается в низовьях впадающих сюда речек [Корнилова, 1970]. Пелядь отмечена в Коровинской и Голодной губах [Корнилова, 1968].

Восточнее Печоры вдоль Арктического побережья пелядь обнаружена в некоторых озерах севернее р. Наулъяха (Хайпудырская губа).

На Югорском полуострове пелядь встречается в бассейнах рек Коротаиха и Кара. В р. Коротаихе раньше пелядь отмечалась по всему среднему и нижнему течению [Шеломов, 1937], позднее она зафиксирована в оз. Малый Падимей, которое находится в самом верховье реки [Сидоров, 1974]. В бассейне р. Кары она известна из озер Андермей и Лаэрты [Пробатов, 1934, 1938]. Изредка она встречается и в самой р. Каре, и в солоноватой воде Карской губы [Пробатов, 1934; Берг, 1948].

Все достоверные находки пеляди в европейской части СССР показаны на рис. 2, хотя, несомненно, пелядь встречается во многих тундровых реках и озерах.

В Северном Ледовитом океане пелядь отмечена только на островах Колгуев (в озерах) и Вайгач [Бурмакин, 1957; Рутилевский, 1970].

Упоминание со слов рыбаков о нахождении в 1931 г. пеляди в северном притоке р. Камы — р. Пильве, впадающей в Каму рядом с Кельтмой [Букирев, 1938, с. 222], не подтвердилось.

Водоемы Сибири

На Ямале наиболее полно изучена пелядь в озерах бассейнов рек Юрибей, Мордыяха и Сеяха, впадающих в Байдарацкую губу [Берг, 1948; Куликова, 1960]. Она обитает в озерах южной части Ямала (Ярото и Вануйто[1]), расположенных на 68° с. ш. В Центральном Ямале пелядь в массовых количествах отмечена в озерах бассейнов рек Сеяха Западная (впадает в Байдарацкую губу) и Сеяха Восточная (впадает в Обскую губу). В первом случае это три соединенных между собой крупных озера под названием Ней-то, а во втором — находящиеся поблизости от них крупное оз. Ямбуто и небольшое Полкур-то. Все эти озера находятся на 71° с. ш. Они подробно обследованы Д. Л. Венглинским [1966 а, 1971]. Несомненно, пелядь встречается и в других озерах п-ова Ямал.

Бассейн Оби. Здесь обитает наиболее многочисленная популяция полупроходной пеляди. Раньше пелядь в Обской губе отмечалась у мыса Дровяного [Бурмакин, 1940] и она поднималась вверх по Оби до Камня-на-Оби (52° с. ш.). Ее современный ареал на севере ограничивается южной частью Обской губы, а на юге — плотиной Новосибирской ГЭС. Пелядь в массовых количествах заходит в уральские притоки Оби, и прежде всего в Северную Сосьву, а также в реки Щучья, Собь, Харбей, Войкар, Сыня и др. [Юданов, 1932; Москаленко, 1958, 1971; Венглинский, Шишмарев, Амстиславский, 1974; Венглинский, 1974, 1975; Шишмарев, 1976; Следь, Шишмарев, 1979].

Речная пелядь после нагула в низовьях и в Обской губе поднимается вверх по Оби до Новосибирска и по Иртышу до рек Тобол и Ишим; заходит она в притоки Конда, Тобол, Ишим, Чулим, Томь [Варпаховский, 1902; Букирев, 1938; Дулькейт, 1935; Бурмакин, 1940, 1953; Дрягин, 1948; Меньшиков, Козьмин, 1948; Москаленко, 1958, 1971]. Согласно Е. В. Бурмакину [1953] и более ранним авторам, речная пелядь в небольшом количестве поднималась по Конде, Тоболу (выше р. Тавды) и Иртышу (выше р. Ишим и заходила в сам Ишим). В 1940—1960 гг. ее здесь не было. Однако в последние 10 лет в связи с развитием искусственного воспроизводства пелядь вновь встречается в нижних участках этих рек (рис. 3).

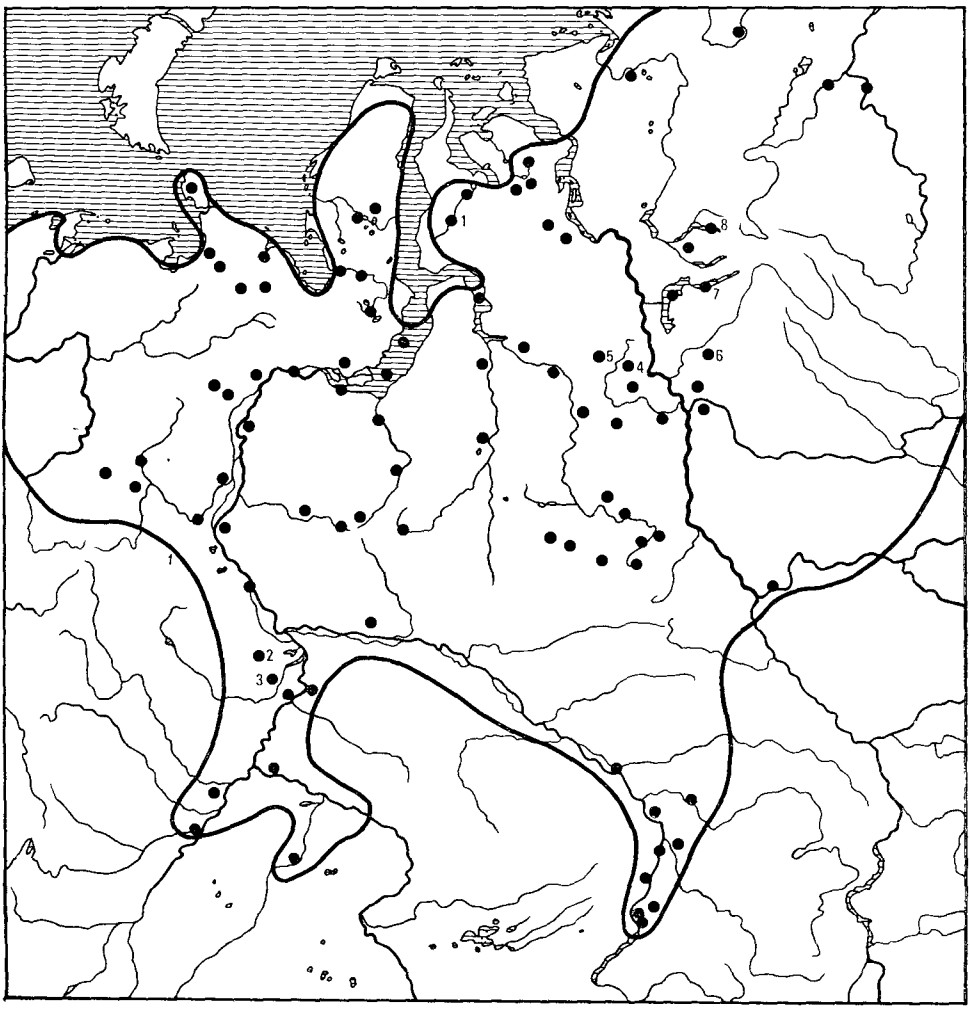
Специфической чертой Оби является наличие зимних заморов, когда резкое сокращение стока в зимнее время при постоянном поступлении болотных вод в подледный период вызывает появление и быстрое распространение дефицита кислорода в воде среднего течения Оби, что обычно бывает уже в начале декабря. Степень и скорость распространения заморных вод влияют на зимовальные миграции сиговых рыб и места их массовых скоплений.

Крупные и рано созревающие особи пеляди уходят на нерест раньше и мигрируют высоко вверх по реке. Большая часть из них после икрометания обычно успевает скатиться в низовья Оби на зимовку. Рыбы же, созревающие позднее и уходящие на нерест позднее, блоки-

[1] В старом написании они именовались Ярро-то и Вайнуй-то [Куликова, 1960].

Рис. 3. Распространение пеляди в бассейнах Оби и Енисея

1 — линия ограничивает ареал пеляди, а точки — достоверные находки в пределах ареала; *2* — оз Ендырь, *3* — оз. Нахарвант; *4* — оз. Маковское; *5* — оз. Советское; *6* — оз. Мундуиское, *7* — оз Хантайское, *8* — оз Лама



руются заморными водами в нерестовых притоках, где и остаются на зимовку [Москаленко, 1971; Венглинский, 1974]. С весенним распалением льда и проявлением свежей воды они скатываются в низовья притоков и в низовья поймы Оби на нагул.

Значительная протяженность ареала обской пеляди, наличие нескольких центров размножения, а также такого мощного экологического фактора, как ежегодные заморы в р. Оби, определяют длительные миграции пеляди и вносят своеобразие в структуру отдельных стад и популяций. К настоящему времени еще не решен окончательно вопрос о популяционной структуре пеляди всего бассейна Оби [Крохалевский, 1978; Павлов, 1981]. Более подробно это будет изложено в следующей главе.

Полупроходная пелядь имеется в р. Надым [Коломин, 1974, 1976], жилая форма пеляди — в верховом оз. Нум-то [Москаленко, 1958].

Полупроходная пелядь обитает и в бассейне Тазовской губы. Обычно она не выходит за ее пределы и нагуливается в районе от р. Поилова до мыса Наблюдений, от этого мыса до Обской губы она не встречается. Для нереста пелядь Тазовской губы использует реки Таз и Пур [Бурмакин, 1953; Москаленко, 1958]. Обская и тазовская популяции пеляди географически изолированы, поэтому принято считать, что для каждой из них присущи свои особенности экологии и динамики численности. Экспедиционные работы 1967—1968 гг. позволили выяснить особенности распределения рыб в бассейне р. Таз [Венглинский, 1969]. После зимовки в Тазовской губе и прилегающих к ней участках молодь и взрослые особи пеляди и других сиговых рыб в конце июня поднимаются в р. Таз и ее притоки на нагул. По окончании нагула в сентябре все рыбы идут вверх по реке к местам нереста, который наблюдается у пеляди с середины сентября до середины октября. После нереста в средней и верхней частях р. Таз пелядь скатывается вниз в Тазовскую губу (октябрь — ноябрь). Однако часть особей остается запертой на местах нереста, так как в бассейне р. Таз также имеются зимние заморы. Сравнительно ранние сроки появления заморных вод (ноябрь) приводят к задержке значительной части производителей сиговых и лососевых рыб в непосредственной близости от мест нереста в незаморных притоках или вблизи выхода родниковых вод до весеннего периода следующего года.

Места нереста пеляди в 1967—1968 гг. располагались в самых верхних притоках р. Таз: Ратта, Поколька, Малая Ширта, Айчан, Коралька, Ватылька, Толька, Чатылькы, Печалькы. Эти нерестилища удалены от устья р. Таз на 800—970 км. В массовых количествах идет пелядь и в р. Худосей, здесь нерестилища располагаются на расстоянии 400 км от устья, поэтому после нереста пелядь успевает скатиться в Тазовскую губу до прихода заморных вод. В бассейне р. Таз пелядь является самым многочисленным и широко распространенным видом.

Места нереста пеляди в р. Пур невелики.

Вдоль Арктического побережья пелядь обитает в озерах и реках Гыданского полуострова — Юрибей, Гыда, Танама [Бурмакин, 1941; Вышегородцев, 1974, 1977; Попов, 1978].

Пелядь в системе р. Юрибей Гыданского полуострова распространена по среднему и нижнему течению реки, имеется она в озерах, связанных протоками с рекой. В озерах низовьев Юрибея и в предустьевой зоне, где уже сказываются приливо-отливные течения, пелядь, как правило, отсутствует. В материковых озерах, не имеющих постоянной связи с рекой, обнаружена пелядь с замедленным темпом роста и поздним созреванием [Бурмакин, 1953; Вышегородцев, 1977]. В период весеннего паводка пелядь в массе выходит из озер в реку, по мере спада воды она возвращается в озера, но в небольших количествах остается в р. Юрибей. Если условия нагула пеляди в озере лучше, чем в реке, то пелядь редко покидает такие водоемы. Как в реке, так и в озерах отмечены нерестовые миграции.

Озерная пелядь в Западной Сибири часто встречается в озерах зоны тундры, где она является ведущим видом в составе рыбного населения [Полымский, 1971а, б]. Она населяет многие озера Ямальской (системы озер Ярро-то и Ней-то), Тазовской и Гыданской тундр (озера Периптаве-то, Ямбу-то, Хуче-то, Хусейн-то). Пелядь водится также в озерах таежно-болотной зоны, главным образом в бассейнах рек Надыма (Нум-то), Пур (Пяку-то), Назыма (оз. Пыжьян), Казыма (ряд озер Курьехской и Юильской систем). Южной границей распространения озерной пеляди в Обском бассейне является бассейн р. Конды (приток Иртыша). Ареал пеляди в Западной Сибири показан на рис. 3.

Уловы пеляди в озерах зоны тундры составляют 1—4 кг/га в год. Южнее в зоне тайги в Ханты-Мансийском автономном округе типично пеляжьи озера встречаются редко: из 25 000 озер общей площадью 1,7 млн га пелядь обнаружена лишь в 20 озерах общей площадью 30,4 тыс. га [Судаков, 1973, 1976]. Некоторые из них, например Ендырь-Согомский (5700 га), отличается сравнительно высокой рыбопродуктивностью (10—16 кг/га только по пеляди) и высокой скоростью роста пеляди [Афанасьева, Савостьянова, 1960; Никонов, 1963]. Здесь находится основное маточное стадо пеляди, икра которой широко используется для акклиматизации [1].

Бассейн Енисея. В бассейне Енисея пелядь распространена повсеместно, начиная от р. Сым (1750 км выше устья Енисея) и до побережья моря, включая пойменные и материковые озера [Рузский, 1916; Исаченко, 1912; Березовский, 1924; Дмитриев, 1941; Подлесный, 1958; Подлесный, Сесягин, 1968; Головко, 1973]. В материковых озерах пелядь живет

[1] Оз. Ендырь, или Ендырь-Согомский, расположено в 70 км к западу от г. Ханты-Мансийска (рис. 3). До последних лет не было публикаций по морфометрии этой пеляди [Мухачев, Чупретов, 1981], поэтому в ихтиологических работах можно было встретить ошибочные заключения о резком изменении признаков пеляди в новых местах обитания, когда для сравнения брали данные А. И. Букирева [1938] по морфометрии пеляди из оз. Ендырь-Чиликановского в междуречье Конды и Иртыша (рис. 3). С 1940 г. это озеро получило свое прежнее название оз. Нахарвант, а вся окрестная система озер именуется теперь Нахарвантской. Местная популяция пеляди в оз. Нахарвант за последние 30 лет промыслового значения не имела и не использовалась для акклиматизационных целей. Более подробно см. специальные статьи [Мухачев, Чупретов, 1981; Новоселов, Решетников, 1988].

постоянно, другие озера покидает только на период нереста, который происходит в реках, впадающих в эти озера. В бассейне Енисея различают крупную (чаще речную) и мелкую формы пеляди [Красикова, 1961; Подлесный, Сесягин, 1968]. Весной в период весеннего паводка пелядь покидает некоторые озера и выходит в Енисей, оставляя его со спадом воды, но возвращается она не всегда в то озеро, из которого вышла.

Южная граница естественного ареала пеляди в бассейне Енисея проходит в таежной зоне по рекам Сым и Елогуй. Наиболее многочисленна она в междуречье Сым и Хантайки. Этот район изобилует озерами (общая площадь 267 тыс. га) и дает 85—90% годовой добычи пеляди. Севернее р. Хантайки (570 км от устья Енисея) пелядь немногочисленна и промысловых концентраций не образует. Так, например, в оз. Хантайском она известна лишь в двух небольших заливах — Ирбо и Гуткор. Характерно, что в значительных по площади озерах пелядь вообще избегает больших глубин и обитает только в литоральной зоне. Озерная пелядь с высоким темпом роста обитает в озерах Маковское, Долгое, Советское, Чертово, Карасево; озерная и озерно-речная формы встречаются в озерах Мадуйское, Налимье, Хантайское и др. [Красикова, 1961; Попов, 1978]. В Красноярском крае пелядь достигает наибольшей численности в озерах, расположенных в районе Северного полярного круга.

В бассейне Пясины пелядь встречается как в самой реке, так и в ее притоках и озерах, имеющих связь с рекой (оз. Лама), а также в замкнутых тундровых озерах [Остроумов, 1937; Белых, 1940; Логашев, 1940].

Пелядь известна в придаточной системе оз. Таймыр — в р. Верхняя Таймыра (в районе устья р. Логаты), в пойменных и материковых озерах. В самом оз. Таймыр, в р. Нижняя Таймыра и в Таймырской губе пелядь отсутствует [Михин, 1955].

В бассейне Хатангского залива пелядь населяет реки Хета, Котуй, Хатанга. В самом заливе встречается редко, только в опресненных бухтах [Берг, 1926; Михин, 1941; Лукьянчиков, 1962].

В водоемах Якутии пелядь встречается в бассейнах всех крупных рек — Анабара, Оленька, Лены, Яны, Индигирки, Алазеи и Колымы [Берг, 1948; Кириллов, 1955, 1972; Венглинский, 1960; Дормидонтов, 1969; Игнатьев, 1971]. В реках Лене, Яне, Хроме и Индигирке пелядь не образует чистой речной формы. В р. Анабар пелядь малочисленна и представлена озерной и речной (возможно, озерно-речной) формами [Кириллов, 1955].

В бассейне р. Оленек пелядь отмечена лишь в озерах дельтовой зоны, среднего и нижнего течения реки. Южная граница ее ареала в этой реке проходит по 70° с. ш. [Лепешкин, 1966].

В бассейне Лены пелядь единичными экземплярами встречается в реке в период весеннего половодья. Она обитает как в правобережных, так и в левобережных озерах от устья Вилюя до дельты Лены. В зоне тайги пелядь обитает в озерах небольших притоков Лены (рек Линде и Хоронки). По правобережью Лены она живет в озерах у истоков рек

Лямпушка и Сен-Юрях, в приустьевых озерах при впадении рек Дянышка и Ундюлюнг. Большие группы озер с пелядью расположены за границей Северного Полярного круга от пос. Жиганск до Джарджана и ниже. Среди них такие крупные озера, как Улахан-Кюель (площадь более 9000 га) и близко расположенные с ним озера в бассейнах рек Менкере Натара и Сен-Юрях. Много озер с пелядью в окрестностях эвенкийского пос. Кыстатем. В дельте Лены в 1987 г., по сообщению Д. Л. Венглинского, поймана пелядь в одном из озер северной части Оленекской протоки (73°30′ с. ш. и 124°30′ в. д.).

Обитает пелядь во многих левобережных озерах низовья Вилюя (Сыалахская и Мастахская группы озер), где в некоторых из них занимает доминирующее положение в составе рыбной части сообщества. По правому берегу Вилюя в малых количествах пелядь отмечена в озерах Беринде и Баранатталах. Южная граница ее ареала в бассейне Лены и Вилюя ограничена 62° с. ш. (оз. Сосаны). По сообщению В. А. Игнатьева, пелядь до сих пор обитает в некоторых озерах севернее пос. Кемпендяй, расположенных по правому берегу Вилюя. В междуречье Лены и Алдана пелядь до сих пор не отмечалась. Попытки ее заселения в правобережные озера окончились неудачей из-за зимнего замора, а в левобережном оз. Белом (против устья Алдана) пелядь успешно прижилась, лишь при прорыве плотины в 1981 г. она ушла в Лену.

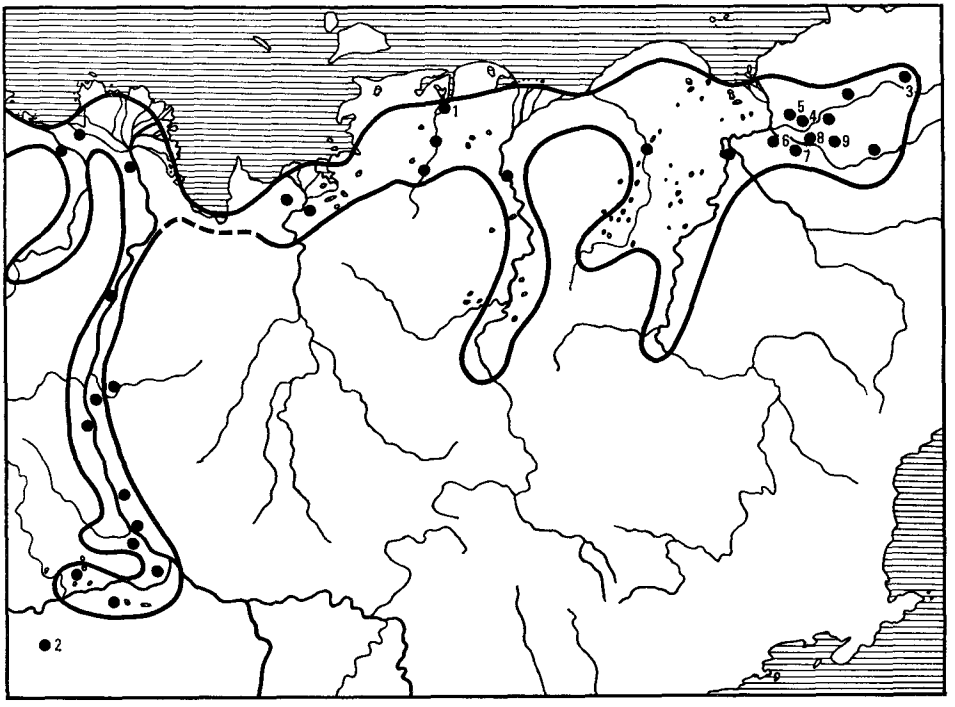
Интересно отметить, что пелядь заселяет преимущественно проточные озера, поэтому многие озера Центральной Якутии, где раньше водилась пелядь, при усыхании и потере проточности теряют и пелядь (оз. Неджели). Обмеление озер и ухудшение газового режима вызывали часто исчезновение пеляди в вилюйских озерах Джабыддых, Ничангда, Тукуланнах, Атарам, Алтан и Луку [Венглинский, 1966].

Если на п-ове Таймыр северная граница распространения пеляди далеко отходит от побережья моря (Южнее оз. Таймыр), то в Якутии, скорее всего, она проходит по побережью морей. Лишь в случае подхода к берегу горных хребтов (Верхоянский хребет между Леной и Яной) может возникнуть прерванный ареал пеляди, или наличие на побережье солоноватых озер (побережье Восточно-Сибирского моря) может отодвинуть северную границу распространения пеляди от моря. Однако достоверных данных по этому вопросу нет, поэтому на схеме ареалов (рис. 1 и 4) северная граница в восточной части ареала пеляди проходит почти по морскому побережью Эти данные нуждаются в уточнении. Наличие горных хребтов ограничивает распространение пеляди в Якутии на юг, лишь по долинам некоторых рек она проникает до Северного полярного круга (р. Индигирка) или южнее (реки Колыма и Лена) (рис. 4).

Как уже отмечалось, Верхоянский хребет, возможно, делает прерванным ареал пеляди между Леной и Яной. В бассейне Яны пелядь обычна в тундровых и лесотундровых озерах (Казачинская и Туматская группы озер), где она обитает вместе с пыжьяном и чиром. В р. Яне пелядь, как правило, не встречается, исключение составляют низовья дельты, где она ловится в протоках вместе с чиром. Так, на участке

Рис. 4. Распространение пеляди на Северо-Востоке СССР

1 — линия ограничивает ареал пеляди, а точки — достоверные находки в пределах ареала,
2 — озеро в районе пос Кемпендян,
3 — оз Нижний Илирней,
4 — р Малый Анюй;
5 — оз Белоногово,
6 — р Баеково,
7 — р Яровая,
8 — р. Большой Анюй;
9 — р. Камешковая



Тастах в низовьях протоки Сомандон пелядь составляет 8—10% от общего вылова рыбы [Игнатьев, 1971].

В низовьях рек от Яны до Колымы ареал пеляди непрерывный. В р. Хроме пелядь встречается единично в нижнем и среднем течении, иногда она попадается в южной части Хромской губы [Тяптиргянов, 1976, 1980]. В бассейне Хромы пелядь представлена озерно-речной формой и заселяет преимущественно термокарстовые озера, где и является основным объектом промысла.

В бассейне Индигирки пелядь отмечена от устья р. Момы до морского побережья [Кириллов, 1955, 1972]. Низовья Индигирки богаты озерами, где пелядь встречается в промысловых количествах. Живет пелядь как в изолированных озерах, так и в озерах, соединенных с рекой протоками. Промыслом осваивается пелядь Едигановской группы озер, расположенных в междуречье Елонь-Гусиная, образующих с ними единую водную систему. В паводковый период, когда пелядь совер-

шает кормовые миграции, она встречается в устьях проток, а также в самой р. Елонь.

В озерах верхнего течения р. Алазеи пелядь многочисленна и обитает почти во всех крупных озерах: Сокурдах, Илимныр, Тастах, Омук-Кель. Исключение составляют озера Чонкуя, Мырас, где пеляди, вероятно, нет из-за прошедшего в 1967—1968 гг. в этих водоемах замора [Ширинский, 1974].

В бассейне Колымы П. А. Дрягин [1933] впервые отметил у пеляди речную, типично озерную и озерную карликовую формы. Речная и озерная формы встречаются от устья р. Ясачной до морского побережья [Берг, 1908; Кириллов, 1972]. А. С. Новиков [1966] на основании своих сборов полагал, что в бассейне Колымы обитают только две формы пеляди: озерно-речная и озерная карликовая, типичной же речной формы нет, так как не отмечен нерест пеляди в реке. Особенно богаты пелядью левобережные озера в пределах Среднеколымского и Нижнеколымского административных районов Якутской АССР. Восточная граница ареалов пеляди проходит по правобережным притокам Колымы: рекам Малый Анюй и Большой Анюй и по Илернейским озерам (оз. Белоногово) и речкам Баеково, Яровая, Камешковая и Брусянка [Тугарина, Постников, 1970].

На территории Якутии пелядь заселяет все основные реки бассейнов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского. Особенно многочисленна в водоемах тундровой зоны, где является фоновым видом и наряду с чиром и сигом-пыжьяном служит важным промысловым объектом. В водоемах, расположенных по северной границе ареала пеляди, заметно сокращается видовое разнообразие рыб: 18—20 видов в речных системах и 2—4 вида в тундровых озерах, частично или полностью изолированных от речных систем. В таких водоемах ихтиофауна обычно представлена малым набором видов, чаще пелядью и девятииглой колюшкой, реже азиатской корюшкой (Чебагинская группа озер по левобережью нижней Колымы, наблюдения М. М. Тяптиргянова 1967 и 1968 гг.). Характерным было и то, что в этих озерах пелядь имела небольшие размеры с признаками ярко выраженной дистрофии, обильно заражена гельминтами.

Расширение ареала в результате акклиматизационных работ

Современный ареал сиговых рыб во многом определяется историей четвертичного периода, в частности развитием водной сети и временными соединениями между современными бассейнами рек во времена последнего таяния ледника [Решетников, 1983, 1988]. Вопрос о «центрах возникновения» и «центрах расселения» сиговых рыб рассматривается нами в специальной работе [Решетников, 1983]. Здесь же подчеркнем одну мысль, что современный ареал сиговых рыб, в том числе и пеляди, не охватывает всех водоемов, пригодных для их обитания [Решетников, 1988]. В силу разных исторических причин отдельные озера и целые бассейны рек оказались без пеляди, хотя по своим гидрохимическим и тем-

пературным условиям они вполне подходят для обитания в них пеляди. Поэтому не случайно, что в таких водоемах пелядь успешно акклиматизировалась и прижилась, образовав популяции рыб с естественным воспроизводством. Именно за счет акклиматизационных работ ее новый ареал протянулся от Мурманской области на севере до Таджикистана на юге и от ГДР на западе до Забайкалья на востоке (см. рис. 1). Имеется несколько обобщений по пеляди в новых местах обитания [Головков, 1959, 1978; Бурмакин, 1963; Головков, Кузьмин, 1969; Мухачев, 1980; Пулина, 1980; Черняев, 1980; Новоселов, Решетников, 1988].

В 1960—1970 гг. в ПНР, ГДР, ЧССР, Финляндию доставлено несколько партий оплодотворенной икры пеляди. Личинок, полученных от этой икры, выпускали в озера или выращивали в прудах. В прудах она быстро росла и созревала на втором году жизни, от нее получали потомство и таким образом создавали свои маточные стада.

Пелядь завезена в Южную Финляндию, имеется специальный рыбоводный завод для получения икры и молоди. Для заселения новых водоемов используют подрощенных сеголетков весом 5—20 г [Рыжков, 1972; Пулина, 1980; Hakkari et al., 1984; Pruuki et al., 1984; Mutenia, 1985].

В Польшу пелядь начали вселять с 1966 г., выпуская ее в пруды и озера. Пелядь успешно акклиматизировалась в ряде озер, часто ее выращивают в озерах в садках, а в прудах подсаживают к карпу, если есть возможность использовать электролов [Bernatowicz, Sawicki, 1971; Debiński, Žuromska, 1973; Mamcarz, 1973, 1984].

В Чехословакии работы с пелядью начаты с 1970-х годов. Здесь ее успешно выращивают в прудах, часто вместе с карпом, имеются свои маточные стада. При выращивании в прудах сеголетки достигают веса 140—151 г. 1 экз. пеляди 34 см длиной был пойман в Дунае около Братиславы летом 1974 г.; он, вероятно, «убежал» из прудов [Peňaz, Hochman, 197' Peňaz et al., 1971; Brož, Hochman, Souček, 1972; Hochman, Jirásek, Peňa 1973; Prokeš, 1973; Hochman, Peňaz, Prokeš, 1974; Holčik, 1976; Holčik et al., 1981].

В ГДР сиговых рыб чаще всего подращивают вместе с карпом. Сеголетков пеляди выпускают и в озера, где они в возрасте 4 лет достигали 40 см длины и массы 870 г. С 1965 г. рыбоводы стали получать сами икру пеляди для разведения [Kozianowski, 1960; Thiele, Saüberlich, 1964; Müller, 1969, 1971].

Из Чехословакии пелядь проникла в Венгрию [Tóth, Biro, 1984].

В Монгольской Народной Республике пелядь запускали в 1978—1979 гг. в систему озер Наймын-Нур в количестве 25 тыс. экз; контрольные обловы через год показали, что она здесь хорошо растет. В 1980 г. выпускали пелядь в оз. Улагчны-Хар (Хангайское нагорье). Весной 1981 г. выпустили пелядь в алтайские водоемы Хонгор-Улэн, а летом следующего года уже ловили сеголетков. В последнем водоеме обитают харнусы и голец, два других водоема являются безрыбными [Рыбы МНР, 1983; Дулмаа, 1986; Dulmaa, 1986; Dulmaa, Peňaz, 1986].

На территории Советского Союза пелядь запускалась во многие водоемы.

На Кольском полуострове икра пеляди инкубировалась на рыбозаводе «Имандра» и в 1976 г. выпускалась в оз. Островное, которое находится в бассейне Верхне-Туломского водохранилища, а также в саму Имандру [Неличик, 1981; Терехин, 1982].

В Карелии созданы свои маточные стада пеляди, которые сосредоточены в основном в Южной Карелии: Вохтозеро в Пряженском районе, Вешкелицкие озера и другие водоемы. Пелядь вселяли во многие озера, однако без предварительной подготовки озер она в них плохо приживалась. Чаще используют пелядь для товарного выращивания. В единичных экземплярах она попадается в Сямозере и в других озерах [Горбунова, 1967, 1970, 1979; Мальцева, Бибина, 1973; Горбунова, Дмитриенко, Стерлигов, 1975; Горбунова и др., 1976; Емельянов, 1980; Носатова, 1981; Решетников и др., 1982].

Много работ с пелядью проведено в водоемах Ленинградской области, где находится центральная база по расселению пеляди «Ропша» [Абросов, Агапов, Буррик, 1960; Абросов, 1967; Головков, Кузьмин, 1969; Балашев, 1975; Головков, 1976]. Пелядь вселялась более чем в 100 озер области, преимущественно Карельского перешейка, но производители с икрой получены только в озерах Гусиное, Лебевое, Семиостровное, Покровское, Журавлевское, Малый Окунек, Большой Окунек, Сабенец, Бахманское, Врево, Кривое, Снетковое, Пелюга, Б. Богородское, Сысоевское, Мысовское, Большое Заветное, Светлое, Сосногорское и др. [Балашев, 1975; Тихомирова, 1980; Ерофеев, 1982; Алексеев, 1984]. Попытки интродукции пеляди в Ладожское озеро оказались безуспешными [Карпевич, Локшина, 1965].

В Новгородской области зарыбление озер пелядью начато в 1958 г. Кроме пеляди, подсаживали также нельму, муксуна и чира. Рыбоводные работы проводились на озерах Валдайской группы, причем в 22 озерах достигнуто значительное увеличение уловов до 11—12 кг/га за счет пеляди. Это озера Валдайское, Буро-Бурое, Еглино, Ельгинское, Городенское, Защегорье, Клеветецкое, Короцкое, Лучки, Лютенец, Моисеевское, Нелюшка, Нерецкое, Петрово, Полосовское, Рядчино, Ситно, Середейское, Сопки-Ватцы, Сомино, Шлинцо, Ужин [Богданова, 1976; Пономарев, 1976].

В Псковской области основные работы с пелядью ведутся на Алольской группе озер в бассейне р. Великой, куда входят Березовое, Островито, Кривое, Белое. Есть также пелядь и в других озерах (Синовино, Светлое, Себежское, Засосьмье [Абросов, 1967; Терещенко, 1974; Малашкин и др., 1975, 1978; Ибнеева и др., 1976]).

В Прибалтийских республиках пелядь чаще разводят в прудах. Имеется пелядь в водоемах Эстонии [Ristkok, 1963] и Латвии [Андрушайтис, 1963, 1964]. В Литве пелядь разводят с 1964 г. в питомнике «Симнас», расположенном в юго-западной части республики на реке, вытекающей из оз. Дуся. Здесь же впервые были начаты работы по выращиванию гибридов пеляди и чира [Волошенко, 1974; Волошенко, Пеланис, 1977]. Из

питомника молодь пеляди распределяется по рыбхозам всей республики вплоть до Балтийского моря. В Белоруссии пелядь часто выращивается в прудах вместе с карпом [Волкова, 1962, 1975; Штейнфельд, Дунке, 1962; Крашенинникова, Малышева, 1969].

В Архангельской области основные работы проводились с пелядью из р. Печоры, икра которой инкубировалась на Онежском рыбоводном заводе и после подращивания личинок в озерах-питомниках (Лавозеро, Палтозеро) выпускалась в озера в бассейне р. Онеги: Большое Лебяжье, Андозеро, Пильдозеро, Кожозеро и др. Посажена пелядь также в оз. Мураканское, которое находится на побережье Двинской губы [Новоселов, 1981, 1984, 1985; Корепанова, 1981; Новоселов, Решетников, 1988].

В Вологодской области работы с пелядью проводятся в Кирилово-Белозерском районе: в качестве маточного водоема используется оз. Чертовское, в качестве озер-питомников — Буозеро-I, Буозеро-II, Моткозеро, Долгое и в качестве нагульных озер — Макаровское, Люпинское, Обручевское [Болотова, 1982, 1986; Болотова, Литвин, 1982]. Имеется пелядь и в оз. Белом. В Рыбинском водохранилище выпускали личинок и молодь пеляди, она фиксировалась в уловах по водохранилищу в 1975—1978 гг. в количестве от 2 до 89 т [Исаев, Карпова, 1980].

В системе волжских водохранилищ пелядь вселялась в Озернинское, Новомосковское, Рыбинское, Горьковское, Саратовское, Куйбышевское и Волгоградское, но успех был невелик [Карпевич, Локшина, 1967; Браценюк, 1972; Цыплаков, Гончаренко, Сильченко, 1974; Исаев, Карпова, 1980].

В Калининской области пелядь появилась в 1966 г. и до 1972 г. она была уже посажена в 20 озер и в одно водохранилище, причем 11 озер были специально подготовлены для посадки рыб химическим методом. В последние годы пелядь успешно разводится в прудах рыбхозов, маточные стада имеются в озерах Сабро, Садок, Белое, Серменок, Лохово [Бергельсон, 1983]. Раньше половозрелую пелядь добывали в озерах Горнешно, Долгое, Лоховец и Святое [Никаноров, 1969, 1975; Бергельсон, Никаноров, 1969; Бергельсон, 1976]. В 1971 г. пелядь довольно часто встречалась в Иваньковском водохранилище, куда она, вероятно, спустилась из оз. Селигер.

Далее на юг попытки разведения сиговых рыб в производственных масштабах большого успеха не имели, поэтому постепенно эти работы сходят на нет.

В Московской области пелядь выращивалась в прудах как товарная рыба или разрабатывалась методика садкового выращивания в оз. Боровое и на Пяловском водохранилище [Мельник, 1974; Власов, 1976; Михеев П., Мейснер, Михеев В., 1974; Михеев, Мейснер, 1976].

В Курской области пелядь выращивали в карповых прудах, причем в летнее время температура воды поднималась до 29°. Пелядь жила в больших прудах типа водохранилищ площадью 40—140 га с максимальной глубиной до 7 м. В рыбхозе «Родина» имеется и маточное стадо пеляди [Мельник, 1974, 1975].

На Украине пелядь выращивали в карповых прудах, причем довольно широко по республике — (от Харьковской области до Херсонской, а также до западных областей УССР. Здесь лимитирующими факторами уже выступают температура воды и кислородный режим, довольно часто отмечались аномалии в развитии гонад [Носаль, 1956, 1962, 1968, 1968а; Носаль, Менюк, 1958; Шкорбатов, 1959, 1963; Алтухов и др., 1968; Кражан, 1972].

Проводились опыты и по выращиванию пеляди в прудах Молдавии [Бурнашев, Тютеник, 1962]. Однако водоемы равнинной части Украины и Молдавии были признаны бесперспективными с точки зрения сигового промышленного рыбоводства.

Из Закавказских республик пелядь имеется только в Грузии, где она обитает в высокогорном оз. Паравани и в Храмском водохранилище [Грачева, 1973; Бурчуладзе, Домбругов, 1975].

В водоемах Средней Азии пелядь может обитать только в высокогорных водоемах. В Таджикистане она имеется в Нурекском водохранилище и в памирском оз. Яшилькуль [Амиркулов, 1980; Кондур, 1983; Грищенков, 1983]. В Киргизии пелядь вселяется с 1966 г. в Иссык-Куль, Сон-Куль, Кош-Кара-Куль и оз. Средне-Покровское, а также ее разводят в карповых прудах. Наибольшего успеха имел опыт с пелядью в Сон-Куле, однако после достижения высокой численности она подорвала свою кормовую базу и резко замедлила темп роста [Никитин, 1969, 1976, 1977; Боярских, Толонбаев, 1977; Конурбаев, Толонбаев, 1977; Конурбаев и др., 1978; и др.].

В Казахстан пелядь впервые доставлена в 1963—1964 гг. из «Ропши». Здесь создано маточное стадо на основе нерестово-вырастного хозяйства на Бухтарминском водохранилище, где и подращивается молодь до расселения по водоемам. Пелядь имеется в горных озерах Шибынды-куль (1020 м выше у. м.) и Арасан (766 м выше у. м.), водится пелядь и в самом Бухтарминском водохранилище [Ерещенко, Вотинов, Глушкока, 1975]. Кроме того, пелядь разводят в степных озерах Северного Казахстана Жарлыколь и Узунколь [Фролова, 1973, 1976; Фролова, Тютенков, 1975; Воробьева, Фролова, 1976].

В водоемы Тувы и Горного Алтая пелядь начали вселять с 1966 г. В первые годы посадки в оз. Чагытай наблюдался высокий темп роста, а затем по мере увеличения численности отмечалось замедление темпа роста (после 1972 г.). Вселяли пелядь и в высокогорное тувинское оз. Сарулу-Коль (1800 м выше у. м), оз. Тенгинское (бассейн р. Урсул) и еще в 20 озер водораздела рек Башкаус-Чуя. Маточные стада пеляди созданы в 10 озерах Горного Алтая [Гундризер и др., 1986]. В олиготрофно-мезотрофных водоемах Горного Алтая, расположенных на высоте 1800—1850 м выше у. м., пелядь в первые годы акклиматизации достигала массы 500—600 г и частично даже созревала; в массе же пелядь в этих озерах созревала в возрасте 2+ при массе тела 900 г. Однако в дальнейшем при повторных вселениях или без таковых темп роста пеляди замедлился и двухлетки достигали всего 120 г [Гундризер, 1970, 1972; Бурлаева, Бескровных, 1975; Гундризер и др., 1978, 1982; Попков, 1978, 1979,

1979а, 1980; Вершинин и др., 1979; Вершинин и др., 1981; Вершинин, 1984; Гундризер и др., 1986].

В озерах степной зоны Алтая за 1966—1973 гг. пелядью зарыблено 14 различных озер, однако многие озера в этой зоне имеют зимние заморы, поэтому остро стоит проблема создания маточных стад. Пелядь имеется в озерах Долгое, Песчаное, Б. Островное; попытки же создания маточных стад в озерах Бурлы и Кулунды окончились неудачей [Лоскутова, Соловов, 1969; Ишимцев, 1976; Соловов, Новоселова, 1978; Соловов, 1981].

В Забайкалье и Бурятии пелядь вселяли в 1968—1970 гг. в озера Щучье и Тельманские в бассейне р. Селенги. В 1971 и 1973 гг. при половодье часть пеляди через Селенгу ушла в Байкал, поэтому с 1971 г. вселение пеляди в эти озера прекращено. Предложено зарыблять пелядью Еравно-Харгинские озера в верховьях Лены (Большое Еравное, Малое Еравное, Исинга, Щучье, Сосновское). С начала 1980 г. пелядь начали добывать в промыловых количествах (до 200 т) [Карасев, 1974, 1980, 1987; Максимова, 1974; Карасев и др., 1983]. Пелядь завезена и в Краснокаменское водохранилище в Читинской области, где она хорошо прижилась [Горлачев. 1977; Горлачев, Горлачева, 1981].

В северных районах Якутии пелядь является полноправным членом рыбного населения водоемов, однако в Центральной Якутии она встречается далеко не везде. Были попытки заселения пеляди в оз. Белое, Кыубайы и Улахан-Берейи [Бородина, Ширинская, 1975; Силин, Силина, 1979; Игнатьев, Иванова, 1980]. С 1972 г. в Вилюйское водохранилище подселялась пелядь, но хозяйственного эффекта это мероприятие не имело, лишь несколько крупных особей пеляди со зрелыми гонадами были пойманы в последние годы [Кириллов, 1983].

В пределах Иркутской области пелядь вселялась в Братское водохранилище: за 1968—1980 гг. выпущено около 40 млн личинок и подросшей молоди из рыбозаводов Урала, Енисея и Вилюя. В первые годы обитания в водохранилище ее почти не встречали, после 1973 г. она попадается в орудия лова по всему водохранилищу, имеется свое маточное стадо [Анчутин, 1969; Скрябин, 1979; Жданкина, Поляков, 1982]. В Усть-Илимское водохранилище (заполнение 1974—1977 гг.) за все годы выпущено 11 млн личинок пеляди и 335 млн омуля. Имелись указания на поимку единичных особей омуля, пеляди в уловах не фиксировали [Купчинская и др., 1981]. Однако в последней сводке по этому водохранилищу нет ни единого упоминания ни о пеляди, ни об омуле [Скрябин, 1987].

В Красноярском крае пелядь значительно расширила свой ареал в основном за счет рыбоводных работ [Завьялова, 1984]. Среди Ужурской группы озер (в бассейне Енисея) имеется 10 озер с пелядью, в том числе озера Большое, Малое, Инголь, Солбат, Кедровое, Новое, Сосновое; среди Ширинской группы озер пелядь имеется в Беле, Иткуль, Ошколь, Фыркал; в Абаканской группе пелядь заселена в 10 озер, в том числе в Сосновое, Черное, Журавлиное, Подгорное, Чалпан, Бугаево, Бейское, Новотроицкое [Завьялова, 1967, 1969, 1984]. Имеется пелядь и в прудах Ужурского рыбоводного завода и в оз. Цинголь [Позднухова, 1973; Вер-

шинина, Позднухова, 1975; Завьялова, Позднухова, 1975] и в Красноярском водохранилище [Ольшанская и др., 1977]. Естественно, при создании водохранилищ в пределах ее ареала она быстро осваивает новые водоемы, как это было с Хантайским водохранилищем [Тюльпанов, 1977; Романов, 1985].

В водоемах Новосибирской области маточные стада пеляди созданы в наиболее опресненных озерах Убинское и Карган. Эти озера начали зарыблять с 1966 г., посадочный материал брали с Тобольского рыбозавода. Личинок пеляди сажали в озера Чаны, Сартлан, Малый Сартлан, Хорошее, Грачиха, Яркуль, Кривое, Горькое, Титово, Жирово, Мензелинское, Большое Топольное, Благодатное, Индерь. В 1970 г. завозили икру из «Ропши». За 1966—1970 гг. в 11 озер посажено 787,4 млн личинок пеляди [Волгин 1973; Сецко, 1973, 1975; Нестеренко, 1975; Нестеренко и др., 1976]. Маточные стада имеются в озерах Убинское и Карган. Отметим, что раньше пелядь поднималась выше г. Новосибирска, теперь ее ареал с юга ограничен плотиной Новосибирской ГЭС, однако в самом водохранилище пелядь не встречается.

В Тюменской области озера, где выращивается пелядь, располагаются в лесной зоне, в которой выделяются три подзоны: I подзона средней тайги: оз. Ендырь (естественный пеляжий водоем), Сырковое, Фролово, Киселево, Чесноково; II подзона южной тайги — Челбаш, Андреевское, Щучье-II, Томкуль; III подзона мелколиственных лесов — Большой Уват, Кучак. В районе Казанского рыбхоза используют выростные озера Чебачье, Б. Сетово, Полковниково [Даниленко, 1969; Кугаевская, 1971, 1978; Мухачев, Бурдиян, Кугаевская, 1977; Бурдиян и др., 1978; Судаков, 1976]. Однако в озерах Фролово, Киселево и Чесноково пелядь продуцирует икру, которая дает высокий отход во время инкубации (45—55%), что, видимо, связано с низким значением pH воды (5,6 и ниже) и ее химическим составом [Кугаевская, 1978]. Выращивается пелядь и в карасевых озерах Ханты-Мансийского округа (оз. Лонино, Узкое), это самый северный район сигового рыбоводства в Тюменской области [Судаков, 1973, 1976].

В Омской области пелядь с 1964 г. заселялась в озера Салтаим-Тенис, Ик, Тобол-Кушы, маточное стадо создано в оз. Ик [Кудлина, 1973].

На Урал пелядь впервые завезена в 1954 г., а ее промысловое выращивание начинается с 1960-х годов в озера Челябинской, Курганской и Свердловской областей. Из всех выращиваемых здесь рыб пелядь дает наибольшие уловы: за 1961—1973 гг. вылов пеляди составил 5 тыс. т, чудского сига — всего 0,6 тыс. т, карпа — 1,8 тыс. т. С помощью пеляди удалось повысить продуктивность озер до 40—120 кг/га (Щучье, М. Буторино, Карагуз и др.) и даже до 160—180 кг/га (М. Бугодак). Пелядь успешно живет как в карасевых озерах (Б. Индра, Карагуз, Щучье, Глубокое, Третье, Дуванкуль, Узункуль и др.), так и в плотвично-окуневых (Карагайкуль, Аракуль, Аятское и др.) [Мухачев, 1965, 1967, 1983; Нестеренко и др., 1968, 1975; Галактионова, 1973]. Имеется пелядь и в Рефтинском водохранилище в Свердловской области, куда пелядь запусти-

ли в 1969 г.; в 1971—1974 гг. имели ежегодный вылов 3—34 ц [Киселев, 1976; Исаев, Карпова, 1980].

В Ириклинское водохранилище (р. Урал в Оренбургской области) была выпущена молодь пеляди в 1966 г. в количестве 100 тыс. экз., сюда выпускались также молодь ряпушки и сига. Уловы сиговых рыб ежегодно достигали 30—65 т [Еременко, Козьмин, 1979; Исаев, Карпова, 1980].

В Башкирии разводят пелядь и ее гибридов в озерах Атавды, Н. Улянды, Соленое; имеется свой рыбоводный завод в г. Уфе с базой на оз. С. Улянды [Феоктистов, 1974].

В период с 1971 по 1985 г., по зарегистрированным данным, в СССР пелядь вселялась в 24 водохранилища: Аятское, Белоярское, Братское, Бухтарминское, Вилюйское, Волгоградское, Вячеславское, Горьковское, Ириклинское, Краснокаменское, Красноярское, Куйбышевское, Мариинское, Новомосковское, Новосибирское, Нурекское, Озернинское, Рыбинское, Рефтинское, Сергеевское, Усть-Илимское, Чернетское, Цалкосское, Храмское. Кроме того, фиксировались случаи ее поимки в Иваньковском и Хантайском водохранилищах [Браценюк, 1972; Ольшанская и др., 1977; Амиркулов, 1980; Исаев, Карпова, 1980; Бергельсон, 1983; Кириллов, 1983; Жданкина и др., 1984; Негоновская, Янковская, 1985; Новоселов, Решетников, 1988].

Таким образом, за счет акклиматизационных и рыбоводных работ пелядь значительно расширила свой ареал и успешно прижилась во многих районах СССР (см. рис. 1). Однако были и отрицательные моменты. Экономическим оправданием дорогостоящих акклиматизационных мероприятий могут быть только устойчивые промысловые уловы. В целом же по стране успех сопутствовал акклиматизационным мероприятиям только в 15—20% случаев. Так, при вселении пеляди в водохранилища, фиксированные статистикой уловы (да и то непостоянно) получены только в 7 из 24 (или 29%). Уловы всех сиговых рыб в водохранилищах РСФСР не превышают 2 % от общего вылова рыбы, что значительно ниже, чем при акклиматизации пеляди в озерах (20%). Это связано в первую очередь с колебаниями уровня воды и отсутствием в большинстве из них условий для естественного воспроизводства. Известно, что сиговые рыбы, особенно пелядь, весьма чутко реагируют на изменение уровня воды и увеличение проточности, что в природных условиях для озерно-речной пеляди служит сигналом для немедленного выхода в реку. В противном случае пелядь рискует быть отрезанной от реки и вынуждена оставаться на зимовку в озере, что в условиях зимних заморов означает явную гибель. Поэтому начало падения уровня в водохранилище пелядь воспринимает как сигнал для начала ската. Наиболее массовый скат сиговых рыб отмечен в Волгоградском и Новосибирском водохранилищах, условный водообмен которых равен 7,4 и 7,0 соответственно [Негоновская, Янковская, 1985].

Пелядь успешно приживалась в небольших и мелких озерах, особенно если они специально подготавливались для посадки, чтобы снизить конкуренцию со стороны видов рыб-аборигенов. В больших озерах типа

Ладожского и Онежского со сложным составом рыбной части сообщества пелядь не прижилась.

В горных озерах Памира, Тянь-Шаня и Алтая, особенно если пелядь сажалась в безрыбные озера, она часто проявляла классический пример «эффекта акклиматизации». В первые годы жизни пелядь имела быстрый темп роста, массовое раннее созревание и быстрое увеличение численности. Обычно в этот период ихтиологи рапортовали об успешном завершении процесса акклиматизации. Интересно подчеркнуть, что именно в этот период отмечалось усиление изменчивости всех признаков у пеляди [Попков, 1979]. Затем наступали подрыв кормовой базы, снижение темпа роста вплоть до появления тугорослых особей, падение численности и биомассы и переход популяции в состояние депрессии или полное исчезновение из водоема. Подобная ситуация наблюдается сейчас в Нурекском водохранилище, Сон-Куле и др. Это хорошо согласуется с общей схемой экологических сукцессий в пресноводных экосистемах, происходящих под влиянием разных факторов [Решетников, 1979, 1980, 1986]. Интродукция нового вида в сложившуюся экосистему таит в себе большой экологический и экономический риск.

Глава 2

Систематика и морфология пеляди

Таксономический статус

Согласно последним сводкам по систематике рыб (Решетников, 1980; Расс, 1983; Greenwood et al., 1966; Nelson, 1976; и др.), таксономический статус пеляди можно представить следующим образом:

Царство Животные Animalia
Надтип Хордовые Chordata
Тип Позвоночные Vertebrata
Подтип Черепные Craniata
Надкласс Челюстноротые Gnathostomata
Настоящие рыбы Pisces
Класс Костные рыбы Osteichthyes
Подкласс Лучеперые Actinopterygii
Группа Костистые Teleostei
Надотряд Клюпеоидные Clupeomorpha
Отряд Лососеобразные Salmoniformes Berg, 1940
Подотряд Лососевидные Salmonoidei Jordan, 1923
Семейство Сиговые Cope, 1872
Род Сиги Coregonus Lacépède, 1804
Подрод Ряпушки Leucichthys Dybowski, 1874
Вид Coregonus peled (Gmelin, 1788).

Сиговые рыбы выделяются в самостоятельное семейство [Решетников, 1975, 1980, 1988; Расс, 1983; Cope, 1872; Jordan et al., 1930; Dymond, 1943; McPhail, Lindsey, 1970; и др.]. Отличительными признаками сиговых от близкородственных семейств являются крупная чешуя (менее 120 чешуй в боковой линии), которая во время нереста не врастает в тело, слабо выраженный половой диморфизм и отсутствие яркой брачной окраски. У сиговых рыб имеется гипэтмоид, зубов на верхнечелюстной кости не бывает, а если и есть зубы на других костях, то они имеют другую форму и иной способ прикрепления, чем у лососевых рыб. Орбитосфеноид у сиговых небольшой, межглазничная перегородка в значительной мере соединительнотканная, supraprae operculum отсутствует, обычно нет эпиплеуралий. В отличие от хариусовых у сиговых рыб имеется гипэтмоид и короткий спинной плавник, в котором менее 17 ветвистых лучей [Берг, 1948; Решетников, 1980].

Сиговые рыбы населяют практически все водоемы Голарктики — от водоемов Англии и Дании на восток вдоль берегов Северного Ледовитого океана, включая реки и озера Европы, Сибири и Северной Америки, их нет только в Гренландии. Северная граница обитания сиговых проходит по Арктическому побережью и его островам, а южная — по водоемам 60—50° с. ш. Семейство включает 3 рода: Prosopium Milner, 1818 — вальки с 6 видами, из которых только один встречается в водоемах Юго-Востока СССР (от Чукотки до Колымы); Coregonus Lacépède,

1804 — сиги с 21 видом, который подразделяется на два подрода; Stenodus Richardson, 1836 — нельмы с 1 видом. В семействе насчитывается 28 видов рыб, из которых 12 видов встречаются в водоемах нашей страны, причем 5 из них — только в СССР [Решетников, 1980; 1988; Himberg, 1970; Maitland, 1970; McPhail, Lindsey, 1970; Nikolsky, Reshetnikov, 1970; Reshetnikov, 1975; Scott, Crossman, 1973].

Род Coregonus Lacèpéde, 1804 — сиги

«Coregoni» Linnaeus, Syst. Nat. Ed. X, 1758. P. 310. (тип: Salmo lavaretus — Европа).
Coregonus Lacépède, Hist. Poiss. V. 1804. P. 48. (тип: C. lavaretus L.).

Coregonus в переводе означает косоглазый, поскольку зрачок глаза у рыб не круглый, а выступает вперед небольшим углом.

Ниже приводится характеристика рода по Ю. С. Решетникову [1980]. Тело удлиненное и слегка уплощенное с боков, чем они отличаются от вальков. Рот небольшой, нижний, конечный или верхний; челюсти без зубов, или же бывают мелкие зубы на межчелюстной кости и на языке. Окраска тела однотонная, серебристая, без пятен и поперечных полос. Во время нереста на голове и по бокам тела появляются эпителиальные бугорки, ярких цветов в брачной окраске нет. Носовое отверстие поделено двумя перегородками. Орбитальное кольцо неполное, и первая надглазничная кость не соединяется с дермосфенотикум. Нет костной пластинки на базибранхиале. Позвонков 53—67. 21 вид в водоемах Европы, Сибири и Северной Америки.

Род Coregonus разделяется на два подрода: подрод Coregonus s. str.— собственно сиги, куда относятся виды с нижним ртом: C. chadary Dybowski, 1862 — сиг-хадары, C. clupeaformis (Mitchill, 1818) — сельдевидный сиг, C. lavaretus (Linnaeus, 1758) — обыкновенный сиг, или просто сиг, C. muksun (Pallas, 1814) — муксун и C. nasus (Pallas, 1776) — чир. Подрод Leucichthys Dybowski, 1874 включает рыб с конечным и верхним ртом; к первой группе рыб с конечным ртом относятся: C. autumanalis (Pallas, 1776) — ледовитоморской омуль, C. canadensis Scott, 1967 — канадский сиг, C. laurettae Bean, 1882 — берингивоморский омуль, C. artedii Lesueur, 1818 — ряпушка Артеди, C. peled (Gmelin, 1789) — пелядь, C. tugun (Pallas, 1814) — тугун и C. ussuriensis Berg, 1906 — амурский, или уссурийский, сиг; вторая группа включает ряпушек Европы, Сибири и Северной Америки: C. albula (Linnaeus, 1758) — европейская ряпушка, C. alpenae (Koelz, 1924) — большеротая ряпушка, C. hoyi (Gill, 1872) — зобатая ряпушка, или ряпушка Хойи, C. johannae (Wagner, 1910) — глубоководная ряпушка, C. kiyi (Koelz, 1921) — ряпушка-кийи, C. nigripinnis (Gill, 1872) — черноперая ряпушка, C. reighardi (Koelz, 1924) — коротконосая ряпушка, или ряпушка Рейхарда, C. sardinella Valenciennes, 1848 — сибирская ряпушка и C. zenithicus (Jordan et Evermann, 1909) — малоротая ряпушка.

Определение вида не представляет больших трудностей, имеются достаточно надежные ключи для идентификации пеляди [Берг, 1948; Решетников, 1980].

Описание вида

Описание вида дается по Ю. С. Решетникову [1980] с небольшим добавлением новых данных.

Ceregonus peled (Gmelin, 1788) — пелядь, сырок

Salmo vimba Pallas. 1776. P. 80 (сырок — р. Обь); Zoogr. Rosso-Asiat., III [1814], P. 409 (Печора, Обь и другие реки Сибири; арктические озера).

Пелядь — Лепехин. Дневн. записки. 1780. III. С. 14 (Пустозерск на Печоре).

Salmo peled Gmelin in: Linnaeus, Syst. nat. Ed. XIII

Vol 1. Pt. III. 1788. P. 1379 (описание по Лепехину).

Salmo cyprinoides Pallas [1814], l c P 412 (р Лена)

Salmo elet Pallas [1814], l. c. P. 412 (от низовьев Енисея вверх до Туруханска, р. Печора).

Coregonus syrok Valenciennes in: Cuvier et Valenc. XXI. 1848. P. 499. (sec. Pallas).

Coregonus peled (Gmelin) — Данилевский, Исследования о состоянии рыболовства в России. 1862. Т. 6. С. 55 (Печора, Кара, Обь, редко в Мезени).

Leucichthys peled (Gmelin) — Пирожников и др., Изв. ВНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 13 (описание по Бергу).

Coregonus peled (Gmelin) — Решетников, 1980. С. 194—198 (ревизия вида).

Синтип под названием S. peled Pallas «S. Peled Pall. Jenisei fluv.». 23555 BZM, № 74 по этикетке, сохраняется в Берлине в Зоологическом музее Университета им. Гумбольдта [Световидов, 1978] [1].

Видовое название C. peled происходит от зырянских (коми) слов «пелять», «пеледь», «пельдятка», «пелятка». Общепринятое русское название — пелядь, на Оби — сырок. Другие названия для этого вида употребляются редко [Берг, 1948; Линдберг, Герд, 1972].

Характерные признаки. Как у всех сиговых рыб, тело слегка уплощено с боков, в поперечном сечении имеет вид овала. Спинной плавник находится посередине спины, под ним расположены парные брюшные плавники. Грудные плавники сдвинуты вперед и располагаются под задним концом жаберной крышки. Анальный плавник начинается сразу же за анальным отверстием. Жировой плавник располагается сверху по спине, обычно его проекция приходится на конец анального плавника. Хвостовой стебель небольшой, хвост равнолопастной (рис. 5). Тело у пеляди высокое (более 20% длины тела), сразу же за затылком спина круто поднимается вверх.

По сравнению с другими сиговыми рыбами пелядь более темно окрашена. Окраска спины, головы и плавников темная, брюшка и боков — светлая. На голове и по бокам могут быть темные пятнышки, на спинном плавнике масса черных точек в несколько рядов. Во время нереста появляются эпителиальные бугорки («жемчужные органы»), более заметные у самцов; спина и голова у затылка могут приобретать бирюзовый цвет [Кириллов, 1972].

---

[1] А. Н Световидов [1978] дает объяснение, почему правильнее считать год выхода в свет труда П. С. Палласа 1814, а не 1811 г.; это нашло отражение в изменении годов описания тугуна и муксуна.

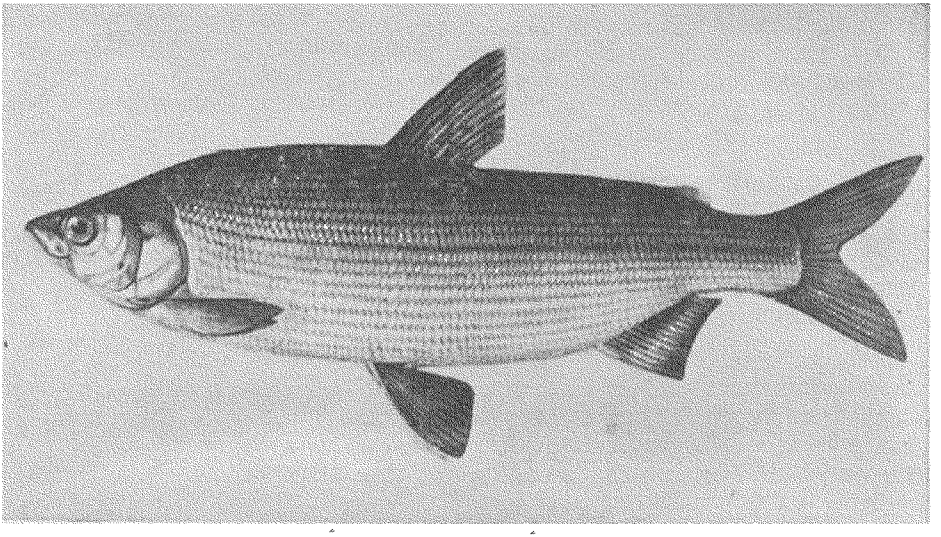


Рис. 5. Пелядь из р Печоры (Усть-Цильма) [по. Берг, 1948]

Рот конечный, верхняя челюсть несколько выдается над нижней, верхнечелюстная кость заходит за вертикаль переднего края глаза. В анальном плавнике чаще 12—16 ветвистых лучей, что обычно больше, чем у других сиговых рыб.

Икра мелкая, от 1,3 до 1,5 мм в диаметре, желтоватого цвета.

Рыбы достигают 40—58 см длины и веса до 2690 г, иногда отмечались особи до 5—6 кг. Карликовая пелядь достигает длины 30 см и веса 300—400 г.

Формула плавников имеет следующий вид: *D* III—V 8—12, *P* I 14—16, VII (9) 10—14, *A* III—V 12—16 (17). Жаберных тычинок 46—69, чешуй в боковой линии 76—102 (104), пилорических придатков 70—170, позвонков 57—63 [1].

Структура вида. Структура вида у пеляди сравнительно проста, нет четких подвидов или внутривидовых форм, хотя в каждом водоеме пелядь способна образовывать локальные стада с явно или неявно выраженными различиями в меристических и пластических признаках.

П. А. Дрягин [1933] описал карликовую озерную пелядь как форму C. peled m. nana Drjagin, 1933 из небольших мелководных озер, которая, помимо тугорослости, отличалась некоторыми пластическими признаками. Вместе с тем в других озерах часто встречается обычная озер-

[1] Указание на число позвонков менее 57, очевидно, следует считать сомнительным [Букирев, 1938, Берг, 1948; Новиков, 1966, Кириллов, 1972]. Это будет рассмотрено более подробно в следующих разделах.

ная пелядь, ее нерест проходил в ноябре—декабре; этой форме не было присвоено латинское название. Речная пелядь получила название C. peled m. elongata Drjagin, 1933. Она отличалась от озерной продолговатым телом и более длинными плавниками; нерест в сентябре—октябре. Однако, по наблюдениям А. С. Новикова [1966], типичный речной формы пеляди в Колыме нет, а форма, описанная П. А. Дрягиным, скорее является озерно-речной. Пясинскую пелядь Н. А. Остроумов [1937] выделял в особое племя C. peled n. pjasinae Ostroumov, 1937 на основании таких признаков, как малые размеры головы, низкое тело и невысокий спинной плавник, малое число жаберных тычинок (в среднем 51—53). Позднее он же выделил печорскую речную пелядь в особое племя C. peled n. petchorae Ostroumov, 1953 [Зверева и др , 1953].

Однако последние ревизии показали несостоятельность такого дробления видов у сиговых рыб, когда теряется объективный критерий для такого разделения и практически каждую популяцию можно описать как самостоятельное племя, что и делалось в прошлом — дробления вида C. lavaretus (L) на сотни внутривидовых форм [Правдин, 1954; Берг, 1948].

Как уже упоминалось в предыдущей главе, у пеляди имеются формы речная, озерно-речная и типично озерная, причем последняя может подразделяться на обычную и карликовую [Новоселов, Решетников, 1988]. Типично речная форма пеляди представлена в Оби. Речные и озерно-речные формы известны из бассейнов рек Мезень, Индигирка, Печора, Коротаиха, Кара, Надым, Пур, Таз, Гыда, Танама, Енисей, Пясина, Хатанга и Хрома [Пробатов, 1934, 1938; Бурмакин, 1941б, 1953; Михин, 1941; Остроумов, 1948, 1954; Зверева и др., 1953; Лукьянчиков, 1967; Коломин, 1974, 1976; Сидоров, 1974, 1978; Тяптиргянов, 1976, 1980; Попов, 1978; Козьмин, Петров, 1981]. Здесь пелядь чаще нерестится в реках и сохраняет многие признаки речной формы. Однако в реках Анабар, Оленек, Лена, Яна, Индигирка и Колыма, полагают, что пелядь не образует речной формы [Лепешкин, 1966; Новиков, 1966; Кириллов, 1972]. Здесь она большей частью живет и нерестится в озерах, а единичные случаи поимки пеляди в реке [Борисов, 1928], скорее всего, можно объяснить случайным выходом пеляди из озер. Явление выноса в реки типично озерных рыб (карась, гольян) отмечалось неоднократно [Кириллов, 1955, 1972; Карантоис, Кириллов, Мухомедиаров, 1956].

Вопрос о внутривидовой структуре пеляди в бассейне крупной реки неоднократно обсуждался в литературе. Одни исследователи полагали, что в реке обитает единое стадо пеляди, поскольку нет барьеров между отдельными группировками и пелядь совершает большие миграции в бассейне реки [Крохалевский, 1981]. В то же время пелядь не выходит в море, поэтому обмен популяциями отдельных рек разных речных бассейнов невозможен (по крайней мере в настоящее время). Другие авторы, принимая точку зрения о едином обособленном стаде в бассейне каждой реки, считали, что это единое стадо состоит из более мелких группировок; нерест каждой из них приурочен к определенному участку или притоку реки. Поясним это на примере пеляди Печоры и Оби.

Изучая биологию пеляди Печорского бассейна, Н. А. Остроумов [1951] полагал, что в каждом крупном бассейне имеется своя географическая группа пеляди (племя), в зависимости от условий обитания подразделяющаяся на ряд биологических групп. Еще В. К. Есипов (1938) [1] в бассейне Печоры различал речную пелядь, озерно-речную с нормальным темпом роста и медленнорастущую озерную Примерно такого же деления придерживаются и современные авторы [Козьмин, Петров, 1981; Новоселов, 1984]. Вместе с тем в самой Печоре обитает речная и озерно-речная пелядь, которая по всем признакам представляет собой однородную группу [Остроумов, 1948; Зверева и др , 1953; Соловкина, 1962]. При детальном анализе морфометрических признаков видно, что достоверных различий между выборками из разных мест Печоры и ее притоков по меристическим признакам нет, а различия в пластических признаках чаще всего обусловлены тем, что для сравнения берутся рыбы разного размера и разного темпа роста. Поэтому тугорослая пелядь имеет больший относительный размер глаз и головы. Она более низкотелая и прогонистая, часто имеет более длинные парные и более высокие непарные плавники. Таким образом, существенных различий между быстрорастущей пелядью из озер и тугорослой пелядью в бассейне Нижней Печоры нет. Возможно, эти формы имеют единое происхождение. Разведение речной формы пеляди из Печоры в реках и озерах Архангельской области показало, что в зависимости от мест обитания она способна образовывать типично речную, озерно-речную и типично озерную формы [Новоселов, 1984]. Судя по наблюдениям в природе, карликовая [2] форма пеляди образуется в небольших озерах Большеземельской тундры при временной изоляции озер (обмеление рек). Причем основой для появления карликов обычно служат мигранты крупной пойменно-речной пеляди, заходящей по системе водотоков из Печоры. Оказавшись изолированной, такая быстрорастущая пелядь замедляет рост и приобретает признаки озерной формы. Карликовость пеляди не является необратимым явлением: пересадка таких рыб в более кормные водоемы приводила к ускоренному росту и изменению формы тела [Козьмин, Петров, 1981]. Скорее всего, карликовые особи не способны в течение жизни превратиться в быстрорастущую форму, хотя и могут увеличить темп роста. Образование быстрорастущей формы пеляди от тугорослой (карликовой) происходит в последующих поколениях.

---

[1] К сожалению, данные В. К Есипова [1938] и Е К Бурмакина [1953] получены при измерении фиксированных в формалине рыб, что является нарушением методики, так как все промеры пластических признаков должны проводиться на свежих рыбах Фиксация рыб вызывает большие изменения в пропорциях тела [Барсуков, Световидов, 1966]

[2] Здесь и далее под карликовой формой пеляди понимается тугорослая форма, которая созревает при меньших размерах (обычная форма при достижении 30 см и 400 г, карликовая — 18 см и 100 г), что существенно отличается от понятия карликовости у рыб (карликовые самцы у лосося или у глубоководных рыб-удильщиков [Берг, 1937, 1948]).

Таким образом, в бассейне Печоры все формы пеляди не имеют генетически закрепленных различий и могут переходить одна в другую. Подтверждением этому служит и тот факт, что быстрорастущая пелядь, пойманная в озерах, по своим экстерьерным признакам почти не отличается от речной пеляди Печоры и способна выходить в Печору. В свою очередь, речная пелядь может частично оставаться на зимовку в озерах, соединенных с рекой. В то же время сравнение озерной пеляди из бассейнов разных рек (Индиги, Печоры, Коротаихи) показывает существенные различия в меристических признаках.

В Обском бассейне картина внутривидовой структуры у пеляди имеет более сложный характер. Это связано и с заморными явлениями в Нижней Оби. По мнению И. Г. Юданова [1932], в Обском бассейне имеются две расы (формы) пеляди: одна нагуливается в сорах Малой Оби и нерестится в уральских притоках Сосьве, Сыне, Войкаре и др., а другая форма проводит нагульный период в сорах Большой Оби и идет на нерест в ее верховьях. Примерно такой же точки зрения придерживался и Е. В. Бурмакин [1953], разделяя пелядь на пойменно-речную с центром размножения в уральских притоках Оби и приустьевую, размножающуюся в Средней и Верхней Оби. Последний автор считал, что каждая форма обладает морфоэкологическими особенностями и существует по крайней мере как самостоятельное стадо. Дальнейшее подробное изучение пеляди в уральских притоках Оби позволило некоторым авторам считать, что в Северной Сосьве обитает самостоятельное стадо, использующее верховья рек для нереста и пойменные озера и соры как места нагула. По ряду морфометрических и морфо-физиологических показателей сосьвинская пелядь отличается от пеляди из других мест [Венглинский, 1966; Беляев, Венглинский, 1976; Шишмарев, 1976а, 1979]. Иногда проводят более дробное деление пеляди по нерестовым рекам [Николаева, 1982].

Однако имеется и другое мнение по вопросу о внутривидовой дифференциации обской пеляди. Так, Б. К. Москаленко [1955, 1958] на основании анализа размерно-возрастного состава, темпа роста и динамики численности пеляди из различных притоков Оби делает вывод о существовании в бассейне Оби только единой популяции полупроходной пеляди. В. Р. Крохалевский [1978, 1981], используя морфометрический анализ и результаты мечения, склонен рассматривать пелядь Оби как единую популяцию с единым генофондом, определенным типом динамики численности и другими биологическими показателями. Подробный анализ пеляди из уральских притоков Оби, проведенный А. Ф. Павловым [1978, 1981а], позволил прийти к заключению, что между разными стадами пеляди нет существенных различий по морфометрическим признакам. Наблюдаемые различия чаще вызваны сезонной, половой и экологической изменчивостью многих пластических признаков или разными просчетами меристических признаков разными операторами, и только в редких случаях наблюдаются достоверные различия между стадами (табл. 1).

Таблица 1. Основные меристические признаки пеляди из Оби и ее уральских притоков

Водоем, места и год лова, число рыб	Число жаберных тычинок	Число чешуй в боковой линии	Число ветвистых лучей в анальном плавнике	Число ветвистых лучей в спинном плавнике
Бассейн Оби, 1975—1979	54—67	76—97	12—16	8—11
$n = 290$—500 [Павлов, 1981]	59,9±0,11	86,3±0,16	14,5±0,04	9,6±0,03
Дельта Оби, 1979	59,9±0,25	86,8±0,35	14,4±0,09	9,7±0,08
$n = 69$—140 [Павлов, 1981]				
Нижняя Обь, 1975	56,4±0,42	86,7±0,70	14,6±0,20	9,7±0,10
$n = 54$ [Крохалевский, 1978а]				
Р. Щучья, 1975	57,84±0,32	86,5±0,87	13,8±0,20	9,7±0,13
$n = 25$ [Крохалевский, 1978]				
Р. Войкар, 1975	56,9±0,32	86,0±0,41	14,4±0,11	9,6±0,10
$n = 54$ [Крохалевский, 1978]				
Р. Сыня	60,1±0,43	89,7±0,43	14,4±0,09	10,0±0,09
$n = 100$ [Бурмакин, 1953]				
Р. Сыня, 1972	58,7±0,45	88,6±0,54	14,3±0,12	9,5±0,11
$n = 40$ [Шишмарев, 1979]				
Р. Харбей, 1978	54,8±0,59	87,7±0,59	—	9,5±0,15
$n = 26$ [Шишмарев, 1985]				
Р. Тянь-ю, 1970	59,7±0,48	88,7±0,35	14,2±0,10	9,5±0,09
$n = 102$ [Шишмарев, 1979]				
Р. Куноват, 1965	55,7±0,43	88,0±0,40	14,4±0,10	9,5±0,07
$n = 66$ [Шишмарев, 1979]				
Р. Манья, 1978	59,2±0,44	84,6±0,88	—	9,1±0,09
$n = 51$ [Шишмарев, 1985]				
Р. Манья, 1979	58,6±0,47	86,9±0,59	—	9,1±0,13
$n = 54$ [Шишмарев, 1985]				
Р. Народа, 1979	58,3±0,48	87,0±0,52	—	9,1±0,13
$n = 50$ [Шишмарев, 1985]				
Р. С. Сосьва, 1971	57,4±0,32	87,6±0,43	13,1±0,10	10,1±0,06
$n = 80$ [Шишмарев, 1979]				
Р. С. Сосьва, 1972	56,9±0,48	86,8±0,75	13,3±0,15	10,0±0,12
$n = 40$ [Шишмарев, 1979]				
Р. С. Сосьва, 1975	59,8±0,42	86,9±0,50	—	—
$n = 44$ [Павлов, 1981]				
Р. С. Сосьва, 1976	59,7±0,31	86,0±0,45	14,7±0,10	9,8±0,11
$n = 50$ [Павлов, 1981]				
Р. С. Сосьва, 1977	59,0±0,37	85,9±0,53	14,5±0,11	9,4±0,09
$n = 37$ [Павлов, 1981]				
Р. С. Сосьва, 1979	59,6±0,22	85,5±0,34	—	—
$n = 90$ [Павлов, 1981]				
Р. Хулга, 1979	59,6±0,20	85,5±0,40	—	—
$n = 99$ [Павлов, 1981]				
Средняя и Верхняя Обь	60,9±0,26	88,6±0,27	14,5±0,07	9,8±0,04
$n = 100$ [Бурмакин, 1953]				

Специфика гидрологических условий в бассейне Оби (зимние заморы и резкие изменения уровня воды в ее горных притоках по годам) способствует тому, что пелядь может образовывать в отдельных районах временные обособленные группировки. Частые смены условий обитания в притоках приводят к миграциям рыб. Многие авторы отмечали, что при низком уровне воды пелядь меняет места нереста и часто идет в другой приток. Аналогичное явление отмечалось и при внезапном воздействии результатов хозяйственной деятельности человека (загрязнение воды в верховьях реки, прокладка трубопровода по дну реки). Все это, несомненно, способствует постоянному генетическому обмену между стадами разных рек, что в конечном итоге и определяет однородность пеляди Оби в систематическом отношении.

Таким образом, вопрос о степени обмена между разными стадиями пеляди Обского бассейна будет определять и внутривидовую структуру стад в этом регионе: если этот обмен достаточно высок (более 30%), то логичнее считать пелядь Обского бассейна единой популяцией; если же обмен незначителен, то целесообразнее рассматривать отдельные стада как самостоятельные популяции и проводить рыбохозяйственные мероприятия и промысел с учетом обособленности стад. Вопрос этот требует специальных исследований. С нашей точки зрения, сегодня целесообразно считать, что в Обском бассейне существуют две большие популяции пеляди: ареал одной из них охватывает все уральские притоки (места нереста), соры Северной Сосьвы и низовья Оби (места нагула), вторая — это речная пелядь, идущая на нерест в Верхнюю и Среднюю Обь и нагуливающаяся в низовьях Оби. В реках, впадающих в Обь-Тазовскую и Гыданскую губы, имеются свои обособленные стада [Бурмакин, 1941; Вышегородцев, 1974, 1977; Попов, 1978].

Таким образом, анализ внутривидовой структуры пеляди показывает, что нет оснований для выделения подвидов или других таксономических категорий. Как и у других сиговых рыб, эволюция пеляди пошла по пути эврифагии и морфологической пластичности, но вид C. peled при этом остался монотипическим [Решетников, 1977, 1980, 1983].

В пределах вида можно выделить следующие экологические формы: речную пелядь, озерно-речную и типично озерную, которые различаются экстерьером и некоторыми пластическими признаками.

Гибриды. Сиги и ряпушки свободно скрещиваются между собой, известны гибриды между родами Coregonus и Stenodus, но опыты по скрещиванию Coregonus и Prosopium не дали успешных результатов [Берг, 1948; Леманов, 1960; Garside, Christie, 1962]. Эти результаты подтверждаются и строением генома сиговых рыб, который исследовался методом молекулярной гибридизации ДНК [Медников и др., 1977].

В природе гибриды сиговых возникают спонтанно при наличии общих нерестилищ и совпадении сроков нереста. Однако в естественных условиях гибридизация сиговых не имеет массового характера и в руки

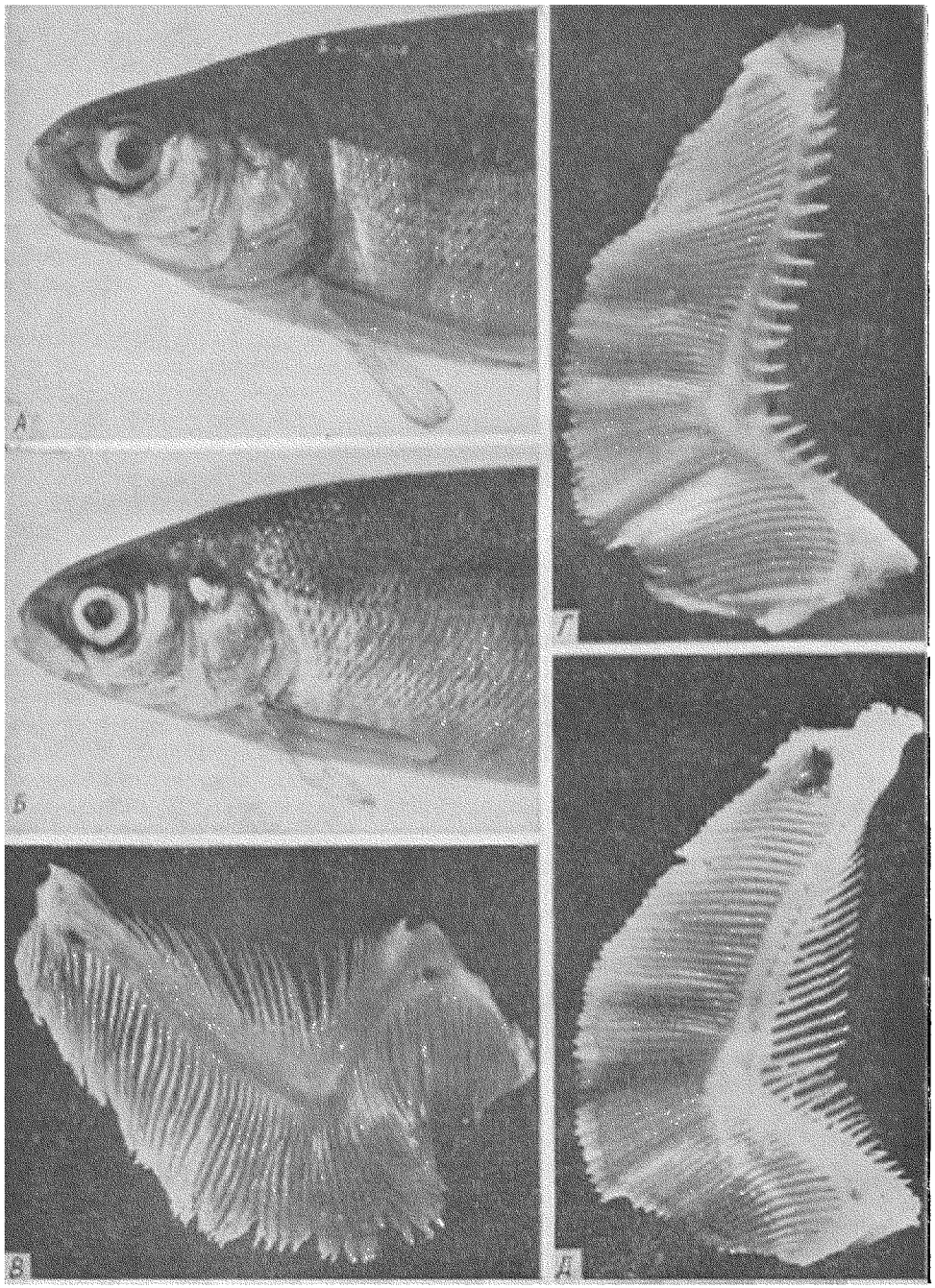
Рис 6 Передний отдел тела и жаберные дуги пеляди, чира и их гибридов

А – голова гибрида пеляди и чира,
Б — голова пеляди,
В — первая жаберная дуга пеляди,
Г — то же чира,
Д — то же гибрида пелядь×чир
[по. Волошенко, 1973]

ихтиологов обычно попадают единичные экземпляры гибридов, обычно их доля в уловах составляет 0,1—0,6% [Березовский, 1924; Дрягин, 1936; Световидов, 1936; Бурмакин, 1941а; Берг, 1948; Александрова, Кузнецов, 1964; Амстиславский, Иванов, 1970; Шишмарев, 1976; Ширкова, 1977; Амстиславский, Шишмарев, 1977; Игнатьев, Коломин, 1978; Павлов, 1979, 1981б; Pethon, 1974; Prokeš, 1977; Prokeš, Penaz, 1977]. В наших водах известны гибриды пеляди с сигом и тугуном, омуля с чиром, муксуном и сибирской ряпушкой, чира с сигом-пыжьяном и муксуном, сига с омулем, пелядью и тугуном.

В Печоре отмечены гибриды между пелядью и сигом (по данным Н. А. Остроумова; см.: [Берг, 1948. С. 342]), хотя позднее Е. В. Бурмакин [1953] оспаривал возможность такого гибрида, полагая, что это был гибрид сига и омуля. Г. Д. Сидоров [1965] обнаружил в Вашуткиных озерах 11 гибридов пеляди и сига, причем подозрение на гибридизацию с омулем отпадало, так как омуля в этих озерах нет. Обычно всегда есть сомнение, отнести ли пойманную необычную особь к вариациям внутривидовой изменчивости или к гибридным особям. В этом плане легче всего выделить гибриды между многотычинковыми и малотычинковыми видами сиговых рыб, так как гибриды дают среднетычинковых особей и занимают промежуточное положение между родителями, часто без налегания вариационных рядов. Так, в бассейне Оби часты гибриды между сигом-пыжьяном и пелядью: пыжьян имеет 15—31, в среднем 22 жаберные тычинки, пелядь — 46—69, в среднем 57 тычинок, а гибрид сига и пеляди имеет 35 тычинок. Такие гибриды обнаружены в низовьях Оби [Амстиславский, Иванов, 1970; Павлов, 1979], в Северной Сосьве [Шишмарев, 1976; Амстиславский, Шишмарев, 1977] и в низовьях р. Надым [Игнатьев, Коломин, 1978]. Летом 1975—1978 гг. в низовьях Оби обнаружено 56 гибридов пеляди и тугуна и 9 гибридов тугуна и сига [Павлов, 1981а].

В поисках новых гибридных форм для товарного выращивания сиговых рыб наиболее перспективными оказались гибриды пеляди и чира [Коровина и др., 1972, 1973; Волошенко, 1973, 1974; Балашев, Головков, 1976; Головков и др., 1977]. Этот гибрид имеет высокий темп роста и успешно питается как зоопланктоном, так и бентосом. Морфологически гибрид хорошо отличается от родительских пар, прежде всего строением жаберного аппарата: у ропшинской пеляди 50—60 тычинок, у чира — 19—24, а гибриды имеют 31—41. Кроме того они отличаются и формой рыла (рис. 6). По морфологии и по характеру питания гибриды уклоняются в сторону материнского организма [Коровина и др., 1972; Волошенко, 1973].


А
Б
В
Г
Д

Строение некоторых частей скелета

Морфологических работ по сиговым рыбам сравнительно мало, причем многие из них посвящены скелету и описание сиговых рыб дается в сравнительном плане при изучении других групп рыб [Берг, 1940, 1955; Norden, 1961, 1970; Cavender, 1970; Vladykov, 1970]. Строение отдельных костей черепа приводится в работе М. Госовской [Gasowska, 1960, 1970]. Наиболее полное описание скелета сиговых рыб СССР проведено Г. Х. Шапошниковой [1968, 1973, 1977; Shaposhnikova, 1970]; описание пеляди в этих работах дается по 17 экз. из Печоры, Оби, а также Вашуткиных озер и рыбхоза «Ропша». Основные признаки пеляди по работам Г. Х. Шапошниковой [1968] приводятся ниже.

Череп. Если удалить покровные кости черепа, то отчетливо виден эндокраний, который у всех сиговых рыб сохраняет хрящевые элементы (рис. 7, *Г*). Хрящевой закругленный рострум имеет с каждой стороны по боковому выступу, образующему край носовой впадины. С трех сторон этмоидальный хрящ покрывает hypethmoideum. Сошник у пеляди сравнительно короткий, сзади обычно раздвоенный или с небольшой выемкой. Отростки на ethmoidalia lateralia длинные (рис. 7, *Б*, *В*, *Г*), как у ряпушки. Орбитосфеноид небольшой, часто перепончатый, окружен хрящом. Базисфеноид также небольшой, слабо развит и по форме напоминает рогатку, развилки которой соединяются с парасфеноидом связками. Из восьми костей слуховой области черепа наиболее видоспецифична supraoccipitale. Форма и размеры гребня этой кости наиболее характерны для разных видов сиговых рыб.

В слуховой области хрящевого черепа имеется парная фонтанель.

Над hypethmoideum лежит мезэтмоид (mesethmoideum) (или supraethmoideum, по терминологии Нордена [Norden, 1961]). Форма и размеры этой кости варьируют у одного и того же вида, но в целом он служит хорошим признаком для видовой диагностики. У пеляди мезэтмоид широкий, спереди с приподнятыми выступами и ямкой между ними. Эта ямка особенно хорошо выражена у печорской пеляди. Конфигурация переднего края мезэтмоида является характерным признаком для вида в целом. Отметим, что у близких видов (тугун, омуль) он имеет округлую форму, лишь у уссурийского сига имеется подобие ямки. Задний край мезэтмоида у пеляди зубчатый и асимметричный; у пеляди из Печоры и «Ропши» он не доходит до переднего края frontalis и покрывает hypethmoideum лишь наполовину, а у озерных форм пеляди он соприкасается с frontalia и почти покрывает hypethmoideum.

Лобные кости (frontalia) у пеляди из Печоры в своей передней части шире, чем у озерных форм, и их наружные края более закруглены. Они соприкасаются примерно на одну треть своей длины от переднего конца и на стыке не образуют заметного гребня. Теменные кости (parietalia) сравнительно большие, их длина составляет в среднем 17% от длины лобных костей. Задние края теменных костей у озерной пеляди более вытянуты назад и прикрывают значительную часть epioticum. Последний у озерной пеляди имеет более длинный отросток, чем у речной

(см. рис. 7, *В*). Соприкасание теменных костей считалось отличительным признаком сиговых рыб, по которому они отделяются от лососевых рыб [Cope, 1872]. Однако, по данным Г. Х. Шапошниковой [1968], у некоторых крупных экземпляров байкальского сига, у муксуна и некоторых других сиговых теменные кости не соприкасаются на всем своем протяжении. Аналогичное разделение этих костей отмечено и у американского сига C. clupeaformis [Norden, 1961].

На уровне sphenoticum и pteroticum ширина черепа у пеляди почти одинакова. У речных форм пеляди череп несколько шире и выше, чем у озерных. Особенно широкий череп отмечен у обской пеляди на уровне sphenoticum. Значительная ширина черепа выделяет пелядь среди других сиговых рыб. Пелядь также отличается высотой черепа у переднего края prooticum. Верхняя линия черепа повышается от sphenoticum назад, заканчиваясь гребнем на supraoccipitale, который хорошо развит у печорской пеляди, его задний край немного выдается (см. рис. 7, *Г*).

Сейсмосенсорная система хорошо развита на лобных костях в виде широких трубок, обычно каждая кость имеет по семь крупных отверстий. У печорских пелядей отмечены особенно широкие отверстия на pteroticum, а расположенный здесь канал имеет дугообразную форму. На praeoperculum от главного канала отходят трубочки.

Между первой надглазничной костью и dermosphenoticum есть промежуток. Задний край praeoperculum в верхней части имеет тупоугольную форму, ниже — прямую или с небольшой выемкой. Posttemporale в верхней части узкая и заостренная, но у озерных форм пеляди более широкая и загнута назад (см. рис. 7, *А*).

Рот у пеляди почти конечный, нижняя челюсть при закрытом рте имеет равную длину с верхней или немного ее длиннее. Praemaxillaria узкие, но значительно крупнее, чем у ряпушек. Большое значение при разделении видов сиговых рыб придается форме и строению maxillaria и praemaxillaria [Gasowska, 1960]. По форме этих костей выделяются четыре группы сиговых рыб: 1) группа albula имеет обе кости полулунной формы; особенно длинной и узкой является supramaxillare, у которой отношение ширины к длине равно 1 : 4. Соотношение проксимальной части maxillare к ее дистальной части равно 1 : 5. К этой группе относится один вид — C. albula (рис. 7, *А*); 2) группа lavaretus имеет maxillare достаточно прочную, у которой соотношение дистальной и проксимальной частей примерно равное. Supramaxillare широкая и короткая, отношение ширины к длине равно 1 : 2,5. Сюда относятся C. lavaretus, C. muksun, C. clupeaformis (рис. 8, *Е*); 3) группа paralavaretus резко отличается от всех сиговых рыб по форме обеих костей: они достаточно широкие и короткие. К этой группе принадлежит лишь один вид C. nasus (рис. 8, *Ж*); 4) группа leucichthys имеет форму костей, промежуточную между группой 1 и 2. К ней относятся виды с конечным ртом: C. peled, C. autumnalis, C. tugun, C. ussuriensis, C. artedii.

У пеляди maxillare шире, чем у тугуна и ряпушки. Вдоль средней линии дистальной части кости имеется заметный валик, или утолщение. Supramaxillaria у пеляди в передней части обычно вытянуты и за-

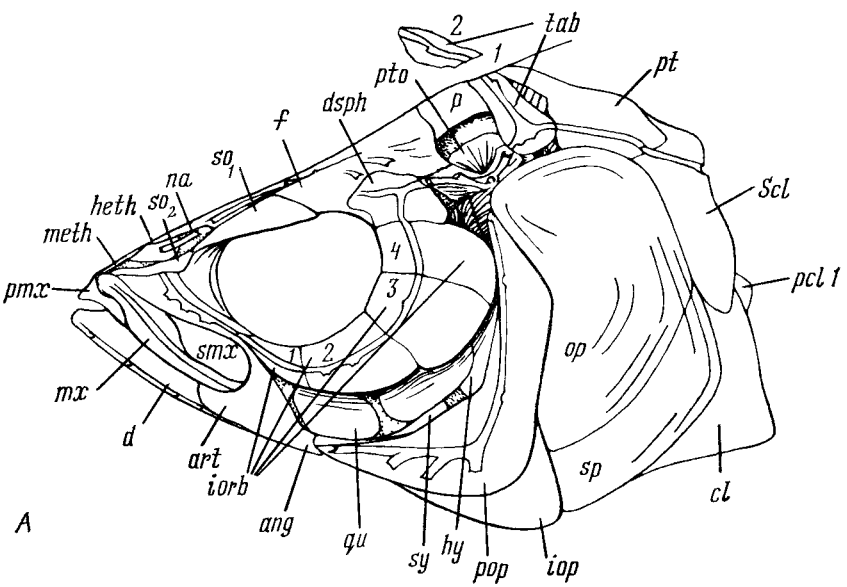
острены Ширина этих костей в среднем равна 31% их длины (рис 8, *Б*)

Для более детального знакомства с особенностями строения скелета сиговых рыб мы отсылаем читателя к работе Г. Х Шапошниковой [1968] Здесь же мы только остановимся на строении позвоночника сиговых

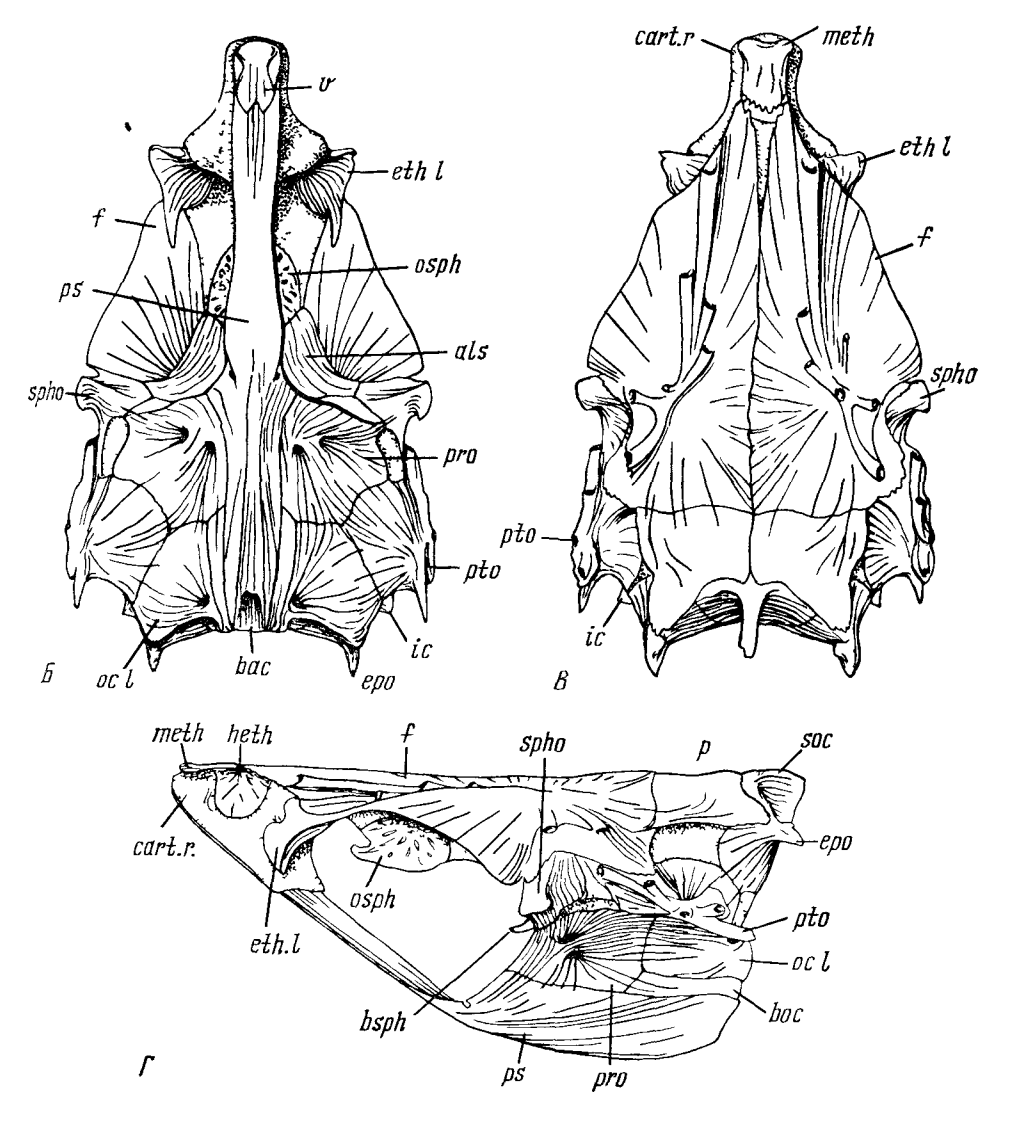
Осевой скелет. Число позвонков часто используется в обычных исследованиях по морфометрии рыб Известно, что число позвонков зави-

Рис 7 Череп пеляди из озер Большеземельской тундры [по Шапошникова, 1968]

А и *Г* — череп сбоку
Б — череп снизу
В — череп сверху
Приняты следующие обозначения костей
als — alisphenoideum
ang — angulare
art — articulare
boc — basioccipitale
bsph — basisphenoideum
cart r — cartilgo rostrum
cl — cleithrum
d — dentale
dsph — dermosphenoticum
epo — epioticum
ept — ectopterygoideum
eth l — ethmoidale laterale
f — frontale,
heth — hypethmoideum,
hy — hyomandibulare,
ic — intercalare
iorb — infraorbitalia
meth — mesethmoideum
mx — maxillare
na — nasale,
ac l — occipitale laterale
op — operculum
osph — orbitosphenoideum,
p — parietale,
pal — palatinum,
pcl — postcleithrum,
pmx — praemaxillare,
pop — praeoperculum,
pq — palatoquadratum,
pro — prooticum
prorb — praeorbitale,
ps — parasphenoideum,
pt — posttemporale
pto — pteroticum
qu — quadratum,
SO_1, SO_2 — supraorbitale,
soc — supraoccipitale,
sop — cuboperculum
spho — sphenoticum
sy — symplectum
tab — tabulare,
V — vomer



сит от числа миомеров и их окончательное число определяется на ранних эмбриональных этапах развития и не меняется с возрастом рыб [Решетников, 1980]. У музейных экземпляров позвонки хорошо просчитываются на рентгеноснимках (рис. 9). В полевых условиях число позвонков можно просчитать при проведении обычного биоанализа, разрезая рыбы ножом вдоль позвоночника и очищая края позвонков от мышц. При известном навыке ошибка практически исключена и можно получать массовый материал. Поскольку в системе подсчета позвонков



у сиговых рыб нет единообразия, на методике подсчета следует остановиться подробнее.

У сиговых рыб первый позвонок срастается с черепом и его трудно отчленить; обычно этот рудиментарный позвонок не учитывается [Покровский, 1967; Шапошникова, 1968; Решетников и др., 1975; Решетников, 1980]. Первым считается позвонок, который имеет два сочленения (справа и слева); этот четкий признак всегда позволяет фиксировать начало отсчета (рис. 10). Последние три позвонка у всех сиговых рыб загнуты вверх, причем самый последний позвонок имеет только одно, проксимальное сочленение и в отличие от всех остальных имеет характерную форму флажка или вымпела. Из последнего позвонка выходит мягкий уростиль, который не учитывается при подсчете числа позвонков.

Обычно колебания числа позвонков у сиговых рыб не превышают 5—6. Приводимые же в литературе пределы колебаний числа позвонков порядка 10—15 для пеляди, чира, сига, тугуна, нельмы и муксуна из водоемов Сибири [Новиков, 1966; Карантоис и др., 1956; Кириллов,

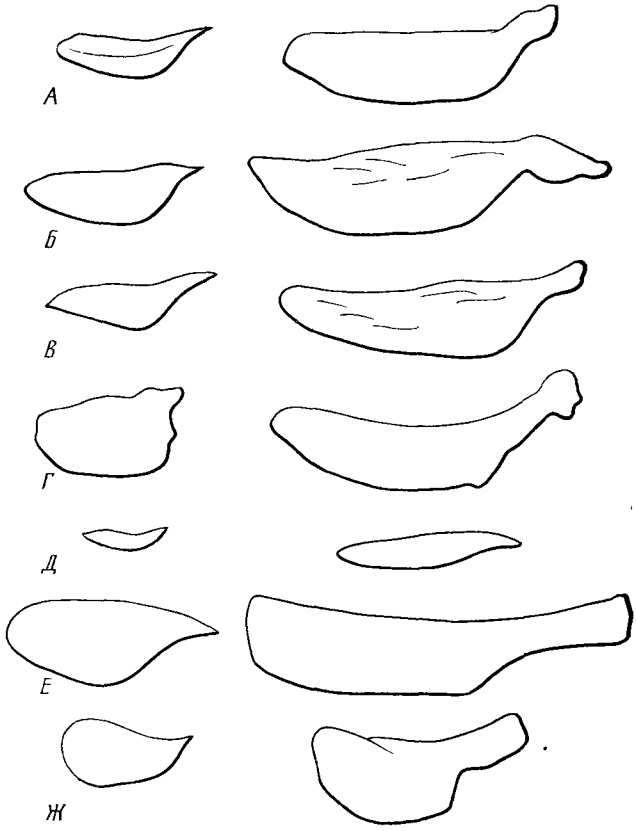


Рис. 8. Форма supramaxillare (слева) и maxillare (справа) у различных видов сиговых рыб [по: Gasowska, 1960]

А — C. albula;
Б — C. peled;
В — C. autumnalis;
Г — C. ussuriensis;
Д — C tugun;
Е — C. lavaretus;
Ж — C. nasus

Таблица 2. **Некоторые меристические признаки сиговых рыб из водоемов СССР [по: Решетников, 1980]**

Вид	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число позвонков	Число пилорических придатков
Coregonus albula	35—58	88—121	51—59	40—88
C. sardinella	35—56	62—102	57—64	38—112
C. autumnalis	35—54	80—111	59—67	128—290
C. a. migratorius	35—52	80—107	59—64	128—290
C. peled	46—69	76—102	57—64	70—170
C. tugun	21—39	53—82	50—57	12—56
C. ussuriensis	24—32	79—98	60—61	126—232
C. lavaretus s. lato	15—64	69—105	58—65	89—280
C. l. pidschian	15—31	70—96	58—64	97—267
C. chadary	23—28	72—88	60—62	122—179
C. muksun	42—65	80—107	61—65	163—326
C. nasus	18—28	76—107	60—65	118—360
Stenodus leucichthys	17—27	88—121	65—71	99—239
Prosopium cylindraceum	14—22	72—109	59—65	52—114

1972; Шилин, 1974; и др.] следует считать сомнительными и нуждающимися в проверке, так как они противоречат всем достоверным данным. Так, сиг из бассейна р. Хромы и Хромской губы был описан как особый подвид ледниково-равнинного сига в основном по малому числу позвонков: 54—60, в среднем 57,2 [Кириллов, 1972], в то время как для вида C. lavaretus в целом пределы колебаний числа позвонков 58—65 [Решетников, 1980]. Подсчет числа позвонков по рентгеноснимкам у сига из бассейна р. Хромы, представленным в наше распоряжение М. М. Тяптиргяновым, показал, что на самом деле число позвонков колеблется от 58 до 64, в среднем 59,3. Таким образом, предыдущие подсчеты были явно ошибочными. Не отличается хромский сиг и по другим морфометрическим признакам от типичного сига-пыжьяна [Тяптиргянов, 1988].

У пеляди имеется 37—40 туловищных позвонков и 22—25 хвостовых [Шапошникова, 1968]. Общее число позвонков равно 57—63 (табл. 2). Из всех сиговых рыб наименьшее число позвонков имеет тугун (50—57) и наибольшее — нельма (65—71).

Обычно у сиговых рыб первые два позвонка (от головы) не несут ребер. Нет их и у пеляди, ребра начинаются с третьего позвонка (см. рис. 9, 10). Иногда ребра могут быть и на втором позвонке, но в этом случае они короче последующих [Шапошникова, 1968; Norden, 1961]. Epipleuralia у сиговых отсутствуют, их заменяют неокостеневшие сухожилия, отходящие от ребер под углом. Невральные дуги отходят от первого позвонка.

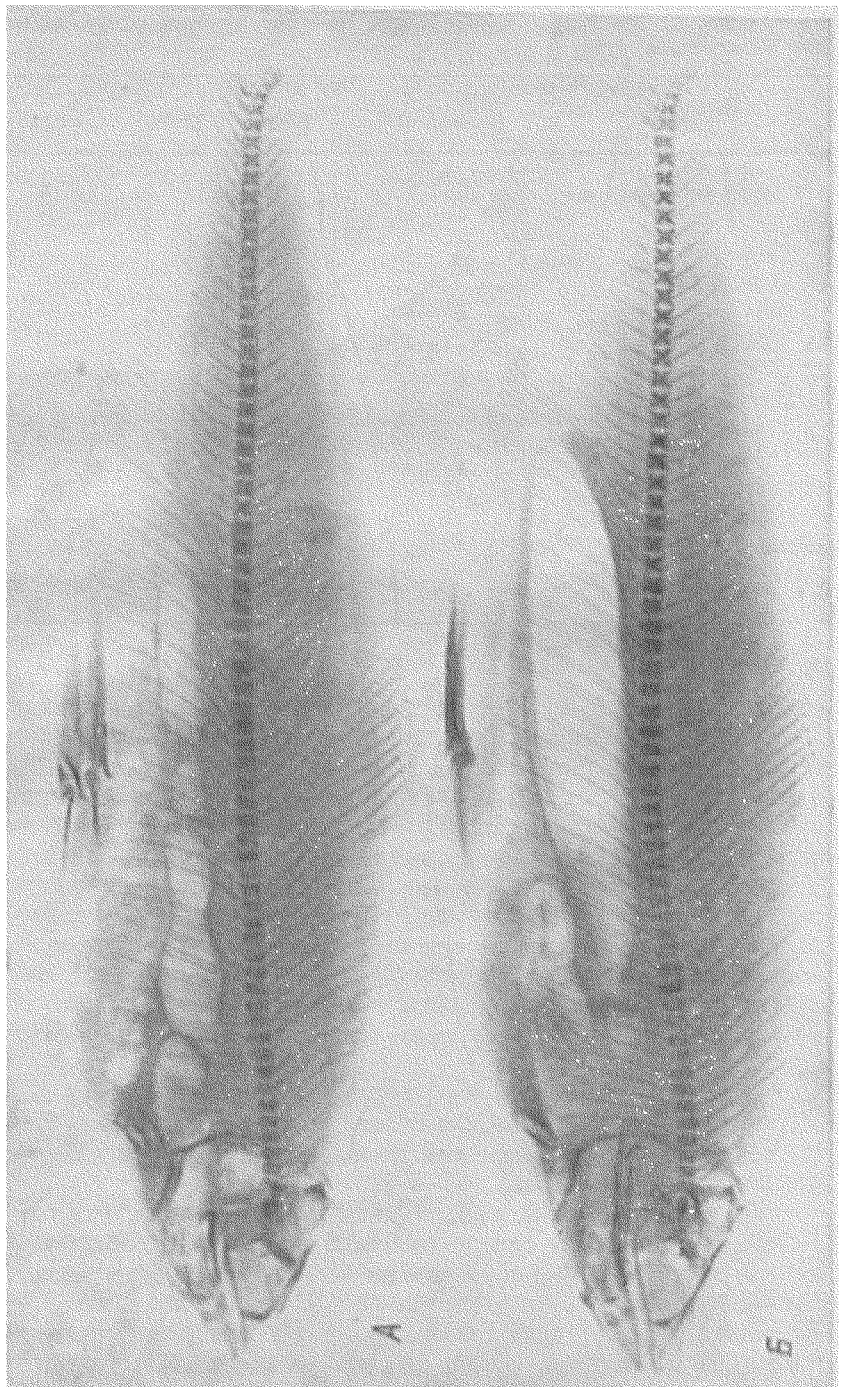
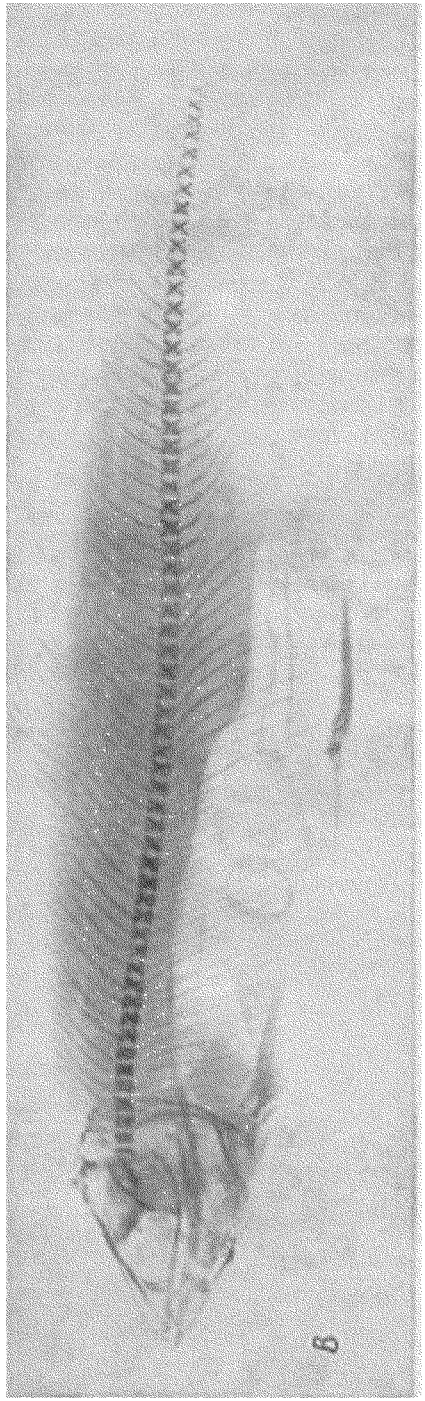


Рис 9 Рентгеновский снимок пеляди из «Ропши» (*А—В*)



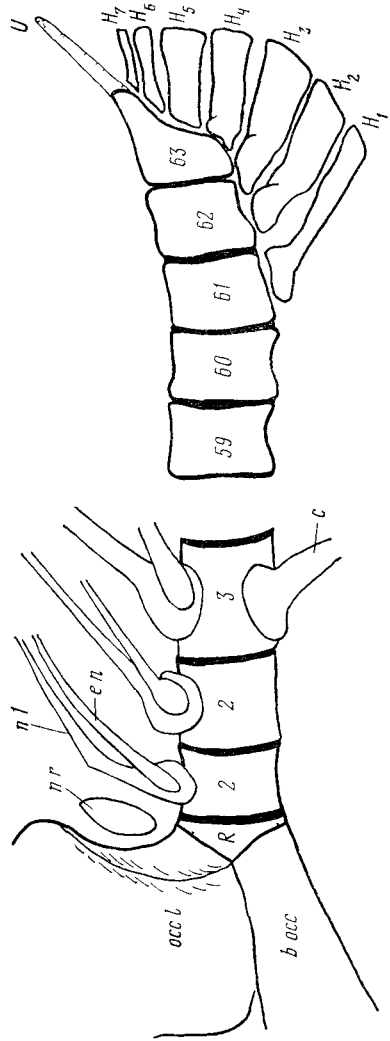


Рис 10 Схема просчета краниальных и каудальных позвонков у сиговых рыб [по Решетников 1980]

Цифрами обозначены позвонки

b occ — basioccipitale

c — ребро

e n — epineuralia первого позвонка

H_1 H_7 — гипуралии

n r n l — невральные дуги рудиментарного и первого позвонков

occl l occipitale laterale

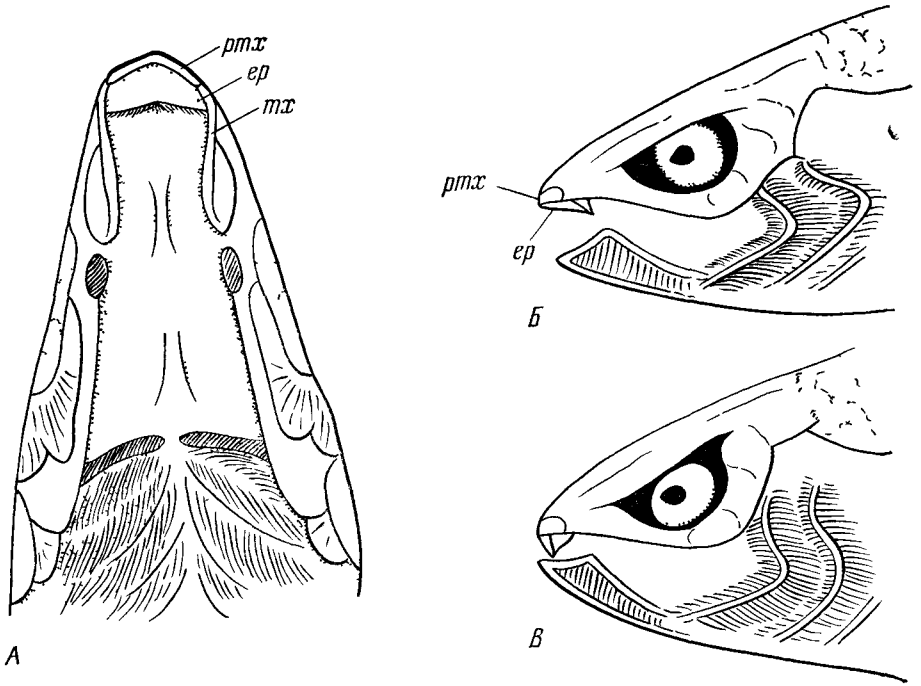
R — рудиментарный позвонок

U — уростиль

Строение хвостового отдела скелета привлекало внимание многих морфологов и систематиков [Gosline, 1960] Как уже отмечалось выше, у сиговых и лососевых рыб все три последних, загнутых вверх позвонка хорошо различимы В пределах рода Coregonus количество и расположение костных элементов хвоста варьирует слабо, меняются лишь форма и размеры отдельных костей У всех видов имеется семь гипуралий (hypuralia) Первая гипуралия прикрепляется к третьему от хвоста позвонку (см рис 10), вторая и третья соединяются со вторым позвонком Место прикрепления гипуралий не является видовой особенностью Так, у пеляди из водоемов европейской части СССР вторая и третья гипуралии соединяются только со вторым позвонком, а у обской пеляди — отчасти и с третьим Все остальные гипуралии — с четвертой по седьмую — прикрепляются к последнему хвостовому позвонку, причем у шестой и седьмой гипуралий раздвоенное основание с двух сторон охва-

Рис 11 Схема расположения эпидермальной складки в ротовой полости пеляди [по Венглинскому, 1966]

А — вид неба снизу (удалены нижняя челюсть и жаберные лучи)
Б — вид сбоку при открывании рта,
В — вид сбоку при закрывании рта (удалены жаберная крышка и верхнечелюстная кость),
ep — эпидермальная складка
mx — maxillare
prm — praemaxillare



тывает позвонок. Обычно сверху над тремя последними позвонками расположены три, реже две epuralia [Шапошникова, 1968; Norden, 1961]. По две uroneuralia с каждой стороны хвоста находятся почти над самым уростилем. Сверху epuralia располагается костная пластинка, которая прикрывает основания epuralia. Все эти костные элементы (epuralia, uroneuralia, костная пластинка) служат для укрепления хвостовых позвонков и хвостового отдела в целом.

Более подробно вариации в числе позвонков у пеляди будут рассмотрены в разделе «Морфометрические признаки пеляди».

Своеобразной особенностью анатомического строения ротовой полости пеляди является наличие у нее поперечной эпидермальной складки на нёбной части. Своей полукруглой проксимальной частью она прикрепляется к praemaxillaria, а ее боковые части соединяются с maxillaria (рис. 11). У взрослых особей бассейна р. Вилюя она достигает 5—10 мм ширины [Венглинский, 1966]. Однако ее размеры, по наблюдениям Д. Л. Венглинского, могут колебаться в широких пределах как в разных озерах бассейна Вилюя, так и Обь-Тазовского бассейна. Такая складка существует и у других видов сиговых рыб, но значительно меньше по размеру. Так, у чудского сига и байкальского омуля, по нашим наблюдениям, она имеет ширину 1—2 мм.

Несомненно, складка несет определенное функциональное значение. При раскрывании рта она плотно прижимается к небу и не препятствует продвижению воды в ротовую полость. При сокращении глоточно-жаберного аппарата под давлением воды складка опускается вниз и перекрывает ротовую полость еще до полного закрывания рта и соприкосновения челюстей. Для рыб-планктофагов с конечным ртом, каким является пелядь, это дает известные преимущества: увеличивается объем ротовой полости и начало фильтрации воды через жабры может происходить до полного смыкания челюстей, увеличивается объем воды, прогоняемый через жабры за единицу времени. Это имеет значение не только при питании пеляди, но и при ее дыхании, поскольку при жизни в озерах в зимнее время пелядь часто испытывает дефицит кислорода, особенно если она попадает на зимовку в пойменные озера с заморными условиями [Венглинский, 1966].

Отметим, что подобные складки, способствующие перекрыванию ротовой полости при неполностью закрытых челюстях, характерны и для рыб других семейств и отрядов.

Морфометрические признаки

В ранних публикациях многие авторы увлекались поисками географических закономерностей в клинальной изменчивости признаков, в частности подчеркивалось закономерное уменьшение числа тычинок и увеличение числа чешуй и позвонков у сиговых рыб с запада на восток [Световидов, 1934, 1936; Букирев, 1938; Есипов, 1938; Меньшиков, 1946, 1949, 1951; Кириллов, 1962, 1972; Винглинский, 1966; Канеп, 1971, 1972; Vladykov, 1934; и др.]. Однако эти выводы были основаны на ма-

лом материале, и анализ не охватывал всего ареала вида. При более полном анализе выяснилось, что изменчивость признаков и колебания средних в выборках связаны не столько с географическим положением водоема, сколько с температурой, соленостью, химическим составом воды и другими факторами [Решетников, 1980]. Поэтому общие географические закономерности часто перекрываются под влиянием местных экологических условий. Поскольку в литературе все еще появляются работы, в которых пытаются выявить «географические закономерности» изменчивости сиговых рыб, остановимся на этом вопросе подробнее на примере пеляди.

При анализе морфометрии пеляди ряд авторов подмечали закономерности географической изменчивости признаков [Остроумов, 1951; Меньшиков, 1951; Кириллов, 1962; Венглинский, 1966; Канеп, 1972; Скрябин, 1979]. Так, на примере пеляди, акклиматизированной в водоемах европейской части СССР, отмечалось уменьшение числа чешуй в боковой линии и числа лучей в непарных плавниках [Андрушайтис, 1963, 1964; Канеп, 1971, 1972]. Чаще всего эти изменения трактовались как проявление общей географической закономерности, причем подчеркивалось быстрое изменение признаков по сравнению с родительскими формами [Крашенинникова, Малышева, 1969; Фролова, 1973; Канеп, 1972; Скрябин, 1979].

Не отрицая в принципе возможных изменений признаков в новых условиях обитания пеляди, все же отметим, что приведенные выше работы были связаны с методической погрешностью: сравнения проводилось не с родительскими формами из оз. Ендырь-Согомского, откуда ведут свое происхождение все популяции пеляди Европейского Севера и многие южные. В главе 1 уже отмечалось, что до публикации статьи И. С. Мухачева и В. М. Чупретова [1981] в литературе не было данных по морфометрии пеляди из оз. Ендырь, поэтому для сравнения брали данные А. И. Букирева [1938] по пеляди из оз. Нахарвант (бывшее название оз. Ендырь-Челикановский вводило в заблуждение). Оз. Ендырь-Согомский находится в 30 км западнее г. Ханты-Мансийска, а оз. Нахарвант расположено в междуречье Конды и Иртыша (рис. 3). Различия в морфометрических признаках пеляди из этих двух озер весьма существенны, что и послужило основой для неверных заключений о быстром изменении признаков в новых местах обитания [Крашенинникова, Малышева, 1969; Андрушайтис, 1963, 1964; Фролова, 1973]. Интересно, что в водоемах Польши не отмечено отличий в меристических признаках (кроме числа тычинок) у пеляди по сравнению с рыбами из водоемов СССР (Карелия, Литва, Белоруссия, РСФСР) [Mamcarz, 1984]. В табл. 3 приведены основные счетные признаки пеляди из этих двух озер и из новых мест обитания.

Подчеркнем еще одну деталь: данные разных авторов по пеляди из оз. Ендырь, полученные через три года (1971 и 1974 гг.), дают достоверные различия по числу чешуй в боковой линии (86,56 и 87,50 при $t=2{,}93$ и $p<0{,}01$) и по числу лучей в спинном плавнике (9,59 и 9,27 при $t=3{,}40$ и $p<0{,}001$) (табл. 3). Аналогичная ситуация получается и при

Таблица 3. Меристические признаки пеляди озер Ендырь и Нахарвант

Водоем	Число жаберных тычинок	Число чешуй в боковой линии	Число ветвистых лучей в анальном плавнике	Число ветвистых лучей в спинном плавнике
Оз. Нахарвант [1]	53—66 57,61±0,27	83—98 90,83±0,32	12—16 14,20±0,07	8—10 9,33±0,17
Оз. Ендырь, 1974 [2]	50—63 56,34±0,16	81—95 86,56±0,17	12—15 14,03±0,09	8—11 9,59±0,08
Оз. Ендырь, 1971 [3]	—	87,50±0,27	14,08±0,03	9,27±0,05
Ропша, 1972 [3]	—	87,50±0,17	13,55±0,07	8,95±0,04
Озера Латвии [4]	57,74±0,38	87,00±0,23	13,46±0,11	9,26±0,03
Озера Казахстана [5]	53,24±0,31	89,55±0,23	12,89±0,12	9,22±0,09

Примечание [1] Букирев [1938], [2] Мухачев, Чупретов [1981], [3] Канеп [1972] [4] Андрушайтис [1963]; [5] Фролова [1973]

сравнении признаков пеляди из Северной Сосьвы (табл. 2): данные В М. Шишмарева (1971 и 1972 гг.) отличаются от данных А. Ф. Павлова (1975—1979 гг.) по числу тычинок и лучей в *D* и *A*. Таким образом, здесь еще имеет значение и разная система просчета признаков (промеры разными операторами) и изменения средних в популяциях по годам. Поскольку имеются расхождения в подсчете числа чешуй и лучей в плавниках, мы отсылаем читателя к специальной методической работе [Решетников, 1980], а здесь остановимся на основных методических выводах по пеляди.

Меристические признаки. По сравнению с пластическими меристические признаки менее изменчивы. Их окончательное число формируется на первых месяцах жизни (за исключением числа жаберных тычинок) и мало меняется на протяжении жизни. Эти изменения связаны или с селективной смертностью рыб, или со случайностью выборки [Решетников, 1980]. Поэтому желательно базироваться на достаточно многочисленных выборках, собранных за ряд лет. В этом плане наиболее репрезентативными оказались данные, представленные в диссертационных работах А. П. Новоселова [1984] и А. Ф. Павлова [1981], на которых мы и провели анализ изменчивости признаков у пеляди.

Основные меристические признаки пеляди даны в описании вида, который составлен на основании анализа всех доступных данных (табл. 2, 4 и 5). Но все отклонения от описания вида не включены в эти таблицы [1]. На рис. 12 приведены пределы колебаний и значения

[1] Сомнительными считались данные, которые резко уклонялись от всех остальных Это в первую очередь относится к числу позвонков и лучей в непарных плавниках, реже к числу тычинок и чешуй в боковой линии Если будут получены новые достоверные данные, подтверждающие их истинность, то описание должно быть изменено, пока же мы считаем их сомнительными.

Таблица 4. Меристические признаки пеляди из водоемов европейской части СССР

Водоем, годы сбора	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число лучей в анальном плавнике	Число лучей в спинном плавнике	Число ветвистых лучей		Число рыб
					в грудном	в брюшном	
Печора, 1920-е	46—65 56,7	76—96 85,2	III—IV 12—15 13,1	III—IV 8—10 9,2	I 14—16	II 10—12	12—80 (1)
Печора, низовья, 1971—1972	52—68 58,9±0,24	82—98 87,0±0,36	12—15 13,4±0,09	9—11 9,8±0,06	—	—	79 (2)
Печора, 19 7—1980	49—63 56,9±0,41	77—94 87,4±0,38	III—IV 12—16 14,8±0,09	III—IV 10—12 10,9±0,06	14—16 14,9±0,05	10—12 10,2±0,04	100 (3)
Индигские озера, 1980	58—69 63,2±0,32	85—99 92,3±0,37	—	—	—	—	62 (2)
Оз. Урдюжское, 1974	58—66 62,4±0,32	80—92 85,6±0,58	12—16 13,7±0,16	8—11 9,9±0,15	—	—	22 (2)
Просундуйские озера, 1979	50—64 59,4±0,22	82—95 86,2±0,40	12—16 13,6±0,11	8—11 9,6±0,12	—	—	61 (2)
Оз. Пильня, 1977	52—63 55,7±0,17	82—95 88,5±0,23	12—15 13,1±0,10	8—11 9,7±0,12	—	—	46 (2)
Р. Уса, 1960-е	56—67 61,5±0,35	80—96 88,0±0,58	12—16 14,1±0,14	8—12 9,8±0,10	—	—	35 (4)
Вашуткины озера, 1960-е	56—63 60,2±0,43	86—93 89,5±0,46	12—14 13,4±0,14	9—11 9,4±0,15	—	—	19 (4)

Таблица 4 (окончание)

Водоем, годы сбора	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число лучей в анальном плавнике		Число лучей в спинном плавнике		Число ветвистых лучей				Число рыб
							в грудном		в брюшном		
Падимейские озера, 1966—1968	52—60 56,06±0,61	86—94 90,24±0,58		13—14 13,4±0,16		8—10 8,8±0,16	—		—		18 (5)
Харбейские озера, 1965—1967	51—62 58,5+0,53	84—95 89,3+0,51		12—15 13,6+0,13		8—11 9,5+0,13	—		—		30 (5)
Озера Большеземельской тундры	49—65 56,7	76—96 84,8	III—IV	12—14 13,1	III—V	8—10 9,2	14—16		10—12		83 (1)
Бассейн р. Кары	46—58 53,0	81—94 87,0		12—13		9—11 10,0					42 (6)
Бассейн р. Колвы	—	87,0		13,9		9,7					27 (4)
Р. Онега, 1977—1980	46—63 55,9±0,68	80—91 85,4±0,51	III—IV	13—16 14,8±0,10	III—IV	10—12 10,8±0,09	I	14—16 15,2±0,07	II	10—11 10,1±0,05	50 (3)
Оз. Б. Лебяжье, 1977—1981	48—65 56,4±0,22	77—95 84,8±0,25	III—IV	13—16 14,5±0,05	III—IV	9—12 10,8±0,03	I	14—16 15,0±0,03	II	10—12 10,1±0,02	230 (3)
Андозеро, 1977—1981	48—63 55,5±0,43	78—94 85,2±0,50	III—IV	12—16 14,6±0,08	III—IV	9—12 10,7±0,06	I	14—16 15,2±0,06	II	9—12 10,2±0,04	100 (3)
Все водоемы	46—69	76—99	III—IV	12—16	III—IV	8—12	I	14—16	II	9—12	

Примечание. 1 — Суворов [1924], Есипов [1938]; 2 — данные А. А. Козьмина; 3 — Новоселов [1984]; 4 — данные Л. Н. Соловкиной; 5 — Сидоров [1974]; 6 — Пробатов [1938].

Таблица 5. Меристические признаки пеляди из водоемов Сибири (пределы колебаний, средняя и ошибка средней)

Водоем и годы сбора	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число лучей в плавнике				Ветвистые лучи в		Число рыб
			анальном		спинном		грудном	брюшном	
Бассейн Оби, 1975—1981	54—67 59,9±0,11	76—97 86,3±0,16	III—V	12—16 14,5±0,04	III—V	8—11 9,6±0,03	13—17 14,7±0,06	10—12 11,0±0,03	420 (1)
Дельта Оби, 1979	59,9±0,25	86,8±0,35		14,4±0,09		9,5±0,19	15,0±0,22	11,0±0,10	140 (1)
Нижняя Обь, 1975	56,5±0,38	86,6±0,42		14,6±0,14		9,7±0,08	—	—	54 (2)
Р. С. Сосьва, 1971—1972	56,3±0,30	87,3±0,30		13,2±0,10		10,1±0,05	—	—	120 (3)
1975—1979	59,6±0,20	86,1±0,30		14,6±0,10		9,6±0,05	14,7±0,11	11,0±0,05	258 (1)
Верхняя Обь, 1960-е	54—68 60,9±0,26	78—97 88,6±0,27		14,5±0,07		9,8±0,04	—	—	100 (4)
Р. Иртыш	54—63 57,8±0,66	82—93 88,0±0,55		13—15 14,2±0,14		8—10 9,6±0,18	—	—	22 (5)
Оз. Нахарвант	53—66 57,6±0,25	83—98 90,8±0,30	III—IV	12—16 14,2±0,06	III—IV	8—13 9,3±0,10	—	—	100 (5)
Оз. Ендырь, 1974	50—63 56,5±0,16	81—95 86,6±0,17		12—15 14,0±0,09		8—11 9,6±0,08	—	—	110 (6)
Р. Надым, 1970—1971	54—67 57,5±0,40	81—93 88,0±0,41	III—IV	12—16 13,5±0,19	III—IV	8—10 9,2±0,11	—	—	65 (7)
Р. Юрибей, 1970	47—59 54,3±0,43	82—97 88,8±0,50	III—IV	11—15 13,5±0,13	III—IV	9—10 9,4±0,08	13—16 14,7±0,15	10—12 11,1±0,05	40 (8)
Оз. Юн Гыданского полуострова	53—66 57,3	83—98 93,6±0,50		12—16 13,0±0,14		7—13 9,5±0,13	15,0	11,0	21 (9)
Р. Танама, 1970-е	52,8	90,7		13,1					25 (10)
Р. Енисей	52—68 59,0	75—97 88,0	III—IV	11—15 14,1	III—IV	9—11	13—16	—	60 (11)
Р. Турухан	56,0±0,34	87,8±0,18		14,1±0,21		9,9±0,11	—	—	(12)

Таблица 5 (продолжение)

Водоем и годы сбора	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число лучей в плавнике				Ветвистые лучи в		Число рыб
			анальном		спинном		грудном	брюшном	
Оз. Советское	48—50	84—85		12—14		8—10	—	—	23 (8)
Оз. Маковское	51—59	92—104	III	14—15	III	9	I 15—16	11	13 (8)
	54,6	97,0							
Оз. Мундуйское, 1978—79	52—64	85—102		11—16		9—11	13—16	10—12	30 (8)
	58,3±0,57	95,0±0,72		14,2±0,17		9,8±0,09	14,8±0,05	10,8±0,09	
	53—61	89—102		12—16		8—12	12—16	10—12	25 (8)
	57,0±0,37	94,5±0,70		14,2±0,16		9,6±0,14			
Оз. Б. Хантайское	46—55	81—100	III—V	11—15	III—V	8—11	—	—	100 (8)
	50,5±0,25	89,5±0,42		13,2±0,11		9,4±0,08			
Оз. Ююль	48—60	82—100	III—V	12—16	III—V	8—11	—	—	100 (8)
	54,9±0,28	91,2±0,70		14,2±0,07		9,9±0,05			
Оз. Хантайское, 1970-е	46—54	78—102		12—15		8—10	—	—	(13)
	50.5±0,32	91,5±0,92		13,2±0,11		9,4±0,11	14,3±0,28	10,7±0,28	
Оз. Арбакли	50—60	88—101		12—15		8—10	13—16	10—12	(13)
	54,7±0,42	92,2±0,41		13,5±0,12		8,3±0,12	14,6±0,13	10,9±0,07	
Хантайское водохранилище	46—63	82—97		12—15		8—10		10—12	(13)
	53,5±0,31	90,1±0,32		13,3±0,08		9,23	14,2	10,7	
Оз. Мелкое	46—56	78—97		—		—	—	—	16 (14)
	51,5	89							
Р. Пясина	47—60	78—101	III—IV	13—15	III—IV	9—11	—	—	30 (15)
	53,0	90,7		14,5		9,7			
Р. Хатанга	52—65	81—102	III—IV	12—15	III—V	8—11	—	—	111 (16)
Р. Лена	56—60	78—102	III—IV	14—15	III—V	10—11			
	57,0	87,0		14,6		10,4	—	—	41 (17)

Таблица 5 (окончание)

Водоем и годы сбора	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число лучей в плавнике				Ветвистые лучи в		Число рыб
			анальном		спинном		грудном	брюшном	
Озера бассейна Вилюя	54—69 62,2±0,14	81—99 91,5±0,18		13,4±0,01		9,0±0,01	15,5±0,01	10,7±0,01	324 (18)
Бассейн р. Оленек	55,5±0,28	91,1±0,35		13,5±0,07		9,5±0,07	15,2±0,06	11,2±0,01	100 (19)
Р. Хрома, 1970—1975	50—55 52,7	85—95 89,0	III—V	12—15 12,5	III—V	9—10 9,1	13—16	10	10 (20)
Р. Колыма	50—64	83—97	III—IV	12—15	III—IV	9—12	—	—	13 (21)
Р. Колыма, 1962—1963	46—59 52,4±0,15	78—97 87,2±0,27	III—V	11—15 13,5	III—V	8—12 9,1	—	—	150 (22)
Озера бассейна р. Колымы	47—55 51,47±0,30	85—100 91,0±0,47		—		—	—	—	54 (22)
Бассейн Колымы, 1961—1965	57,7±0,14	91,0±0,16		12,75±0,03		9,6±0,03	14,3±0,05	11,3±0,02	460 (22)
Р. Алазея	—	87—94 90,6		—		—	—	—	131 (23)
Все водоемы	46—69	76—102	III—IV	(11) 12—16	III—IV	8—12	I 13—16	II 10—12	—

Примечание. Использованы следующие оригинальные и опубликованные данные:
1 — данные А. Ф. Павлова;
2 — Крохалевский [1978];
3 — Шишмарев [1979, 1985];
4 — Бурмакин [1953];
5 — Букирев [1938];
6 — Мухачев, Чупретов [1981];
7 — Коломин [1976];
8 — Красикова [1961] и данные А. А. Вышегородцева;
9 — Бурмакин [1941];
10 — Попов (1978);
11 — Исаченко [1912], Берг [1948];
12 — Головков [1973];
13 — Романов [1985];
14 — Логашев [1940];
15 — Остроумов [1937], Букирев [1938], Решетников [1980];
16 — Лукьянчиков [1967];
17 — Борисов [1928], Решетников [1980];
18 — Венглинский [1966];
19 — Кириллов [1972];
20 — Тяптиргянов [1974, 1985];
21 — Дрягин [1933];
22 — Новиков [1966];
23 — данные А. А. Ширинского.

средней числа тычинок и чешуй в боковой линии у пеляди из всех водоемов СССР. Прежде всего отметим, что по этим данным невозможно установить географическую закономерность в изменении счетных признаков. Сравнительно много тычинок встречается у пеляди как на западе ее ареала (Индигские озера, оз. Урдюжское), так и на востоке (озера бассейна Вилюя). Аналогичное явление наблюдается и в числе чешуй в боковой линии (рис. 12).

Анализ 60 выборок пеляди со всего ареала показал, что число тычинок у нее колеблется от 46 до 69, составляя в среднем 56,54, а число чешуй в боковой линии — от 76 до 102, в среднем 88,62. Для пеляди из водоемов европейской части СССР эти средние значения равны 57,94 тычинки и 86,70 чешуи у речных форм и соответственно 58,00 и 87,70 у озерных. Для сибирских популяций пеляди эти цифры равны 56,97 и 88,07 для речных и 54,58 и 90,72 для озерных форм. В целом же получается, что у европейских популяций чуть больше тычинок (57,96 по 16 популяциям против 56,05 у 44 сибирских популяций) и чуть меньше чешуй в боковой линии (87,32 против 89,09).

Число чешуй в боковой линии окончательно формируется в первые месяцы жизни и затем у каждой особи остается постоянным (если они не повреждены). Иногда расхождения средних значений по числу чешуй обусловлены разными методиками подсчета [Борисов, 1928; Сыч-Аверинцева, 1933]. Обычно принято считать только прободенные чешуи, в противном случае необходимо указать, что приняты в расчет и все прочие. Первой чешуей в боковой линии считается первая краниальная чешуя с канальцем, относящаяся к горизонтальному ряду. Просчитываются все чешуи в боковой линии до последней на хвостовом стебле. Как правило, у сиговых рыб все чешуи прободенные, но у некоторых особей на хвосте имеются очень мелкие 1—3 чешуйки. Как правило, число чешуй в боковой линии многие авторы считают правильно, хотя для р. Енисея указано 75 чешуй [Исаченко, 1912], а для оз. Маковского — 105 чешуй [Красикова, 1961]. Имеются различия в системе подсчета чешуй у американских авторов по другим сиговым рыбам, но поскольку пеляди там нет, то мы их не приводим [Решетников, 1980].

Эксперименты по пересадке сигов из холодных водоемов в теплые иногда сопровождаются снижением числа чешуй [Решетников, 1980; Svärdson, 1970]. У пеляди в новых местах обитания, особенно в водоемах с более теплой водой, может происходить снижение числа чешуй, как это отмечалось в водоемах Архангельской области [Новоселов, 1984], в прудах Белоруссии [Крашенинникова, Малышева, 1969]. Однако у пеляди в псковских озерах [Канеп, 1972] и в озерах Целиноградской области [Фролова, 1973] произошло увеличение числа чешуй в боковой линии по сравнению с исходной ендырской (см. табл. 3). Анализ возрастной изменчивости этого признака показывает, что практически изменений в числе чешуй с возрастом нет (рис. 13), хотя у отдельных поколений могут наблюдаться значительные отклонения от среднего значения (рис. 14, *Б*, поколение 1971 г.). Эти отклонения от средних могут быть связаны как с температурным режимом данного

года, так и с селективной смертностью рыб данной генерации. Иногда отмечается коррелятивная связь между числом чешуй и средним размером рыб в нерестовом стаде сигов [Svärdson, 1970].

Число жаберных тычинок с давних пор используется для разделения внутривидовых форм у сигов C. lavaretus. Подсчет числа тычинок ведется на левой жаберной дужке, причем при исследовании рыб малого размера или для многотычинковых сиговых рыб необходимо пользоваться лупой или бинокуляром. Просчитываются все тычинки, в том числе и зачаточные, которые бывают плохо видны, особенно без увеличения. Как и у других видов сиговых рыб с большим число жаберных тычинок, у пеляди увеличивается число тычинок с ростом рыб.

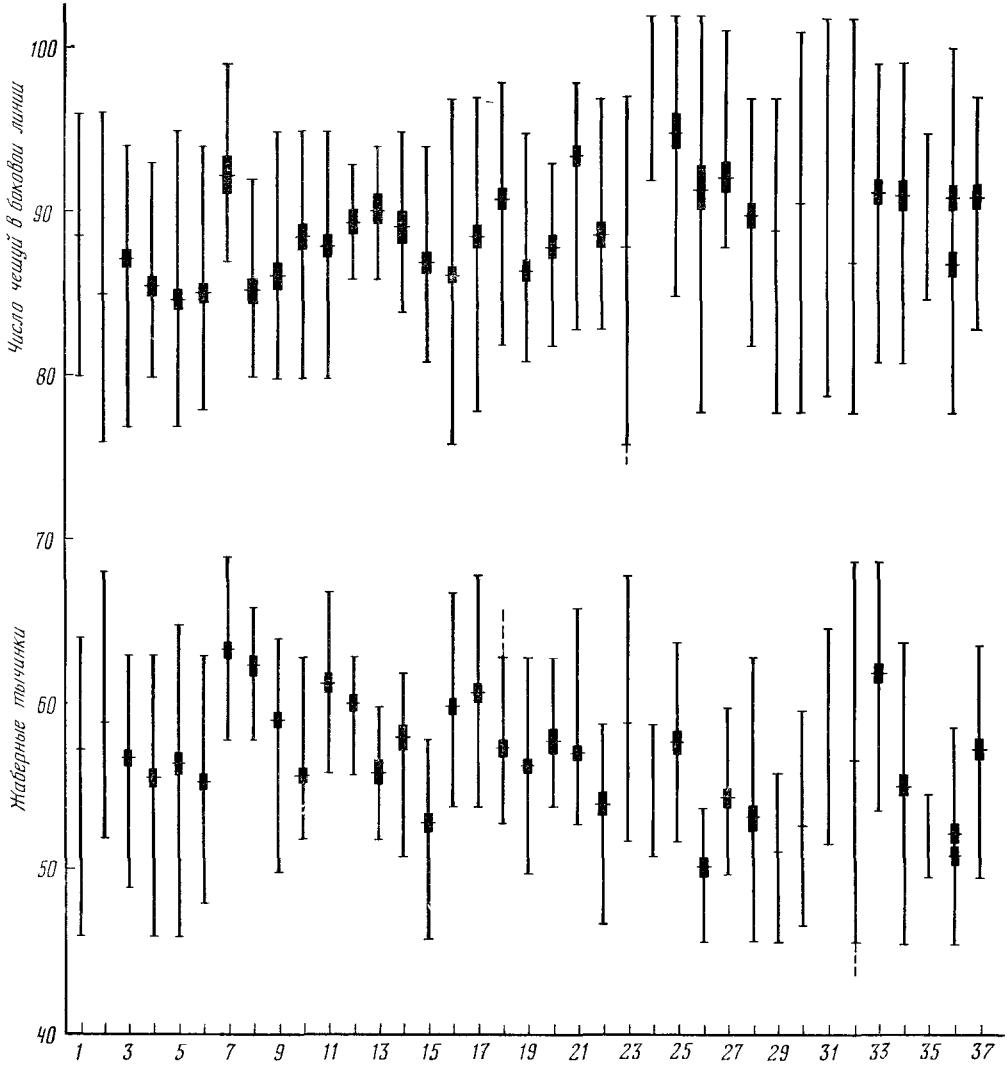
У пеляди наименьшее число тычинок встречается на первом году жизни, их число может колебаться от 38 до 50; как правило, редко бывает более 50 тычинок у рыб моложе двух лет. Поэтому молодь или неполовозрелые особи пеляди желательно не принимать во внимание при расчете средней величины числа тычинок для популяции. На рис. 12 показано увеличение среднего значения числа жаберных тычинок с возрастом у пеляди Печоры и других водоемов Архангельской области. Многие авторы отмечали у пеляди возрастание числа тычинок с возрастом [Букирев, 1938; Есипов, 1938; Меньшиков, 1951; Канеп, 1971, 1973, 1976; Фролова, 1973; Вершинин, 1984; Новоселов, 1984; и др.]. Происходит это за счет увеличения зачаточных тычинок, обычно после второго года жизни число тычинок стабилизируется. Поэтому для вида пеляди в целом мы принимаем колебания числа тычинок от 46 до 69. Указание на число тычинок 40 для бассейна Лены [Кириллов, 1972] относим к разряду сомнительных.

Почти все тычинки у пеляди имеют зубчики [Варпаховский, 1902; Бурмакин, 1953], что позволяет более эффективно использовать их как фильтрационный аппарат. Кроме того, в ротовой полости пеляди на небной части имеется эпидермальная складка, на что впервые обратил

Рис. 12. Вариации числа чешуй в боковой линии (сверху) и числа жаберных тычинок (внизу) у пеляди из водоемов СССР

Показаны пределы колебаний, значения средней и ее ошибка.
1 — р. Печора [Солдатов, 1924; Есипов, 1938];
2 — р. Печора, низовья (1970—1971 гг.);
3 — р. Печора (1977—1980 гг.);
4 — р. Онега;
5 — оз. Б. Лебяжье;
6 — Андозеро;
7 — Индигские озера (1980 г.);
8 — Урдужское озеро;
9 — Просундуйские озера;
10 — оз. Пильня;
11 — р. Уса;
12 — Вашуткины озера;
13 — Падимейские озера;
14 — Харбейские озера;
15 — р. Кара;
16 — р. Обь и ее уральские притоки;
17 — р. Обь, среднее течение;
18 — оз. Нахарвант;
19 — оз. Ендырь;
20 — р. Иртыш;
21 — оз. Юн в Гыданской тундре;
22 — р Юрибей;
23 — р. Енисей;
24 — оз. Маковское;
25 — оз. Мундуйское;
26 — оз. Хантайское;
27 — оз. Арбакли;
28 — Хантайское водохранилище;
29 — оз. Мелкое;
30 — р. Пясина;
31 — р. Хатанга;
32 — р. Лена,
33 — озера в бассейне р. Вилюй;
34 — р. Оленек;
35 — р. Хрома;
36 — р. Колыма (1960 — обычная форма и карликовая);
37 — р. Колыма [1930-е годы, Дрягин, 1933; Кириллов, 1972]

внимание Д. Л. Венглинский [1966]. Существует определенная связь между числом тычинок и длиной жаберной дуги, более опосредованная связь между размерами тела и числом тычинок В малых озерах Большеземельской тундры у пеляди намечается явная тенденция к уменьшению числа тычинок. В новых местах обитания число тычинок может отличаться от числа таковых у родительских форм, что зависит от условий питания [Андрушайтис, 1963; Канеп, 1972; Фролова, 1973; Попков, 1979; Новоселов, 1984; Mamcarz, 1971; Peñaz, Hochman, 1984].



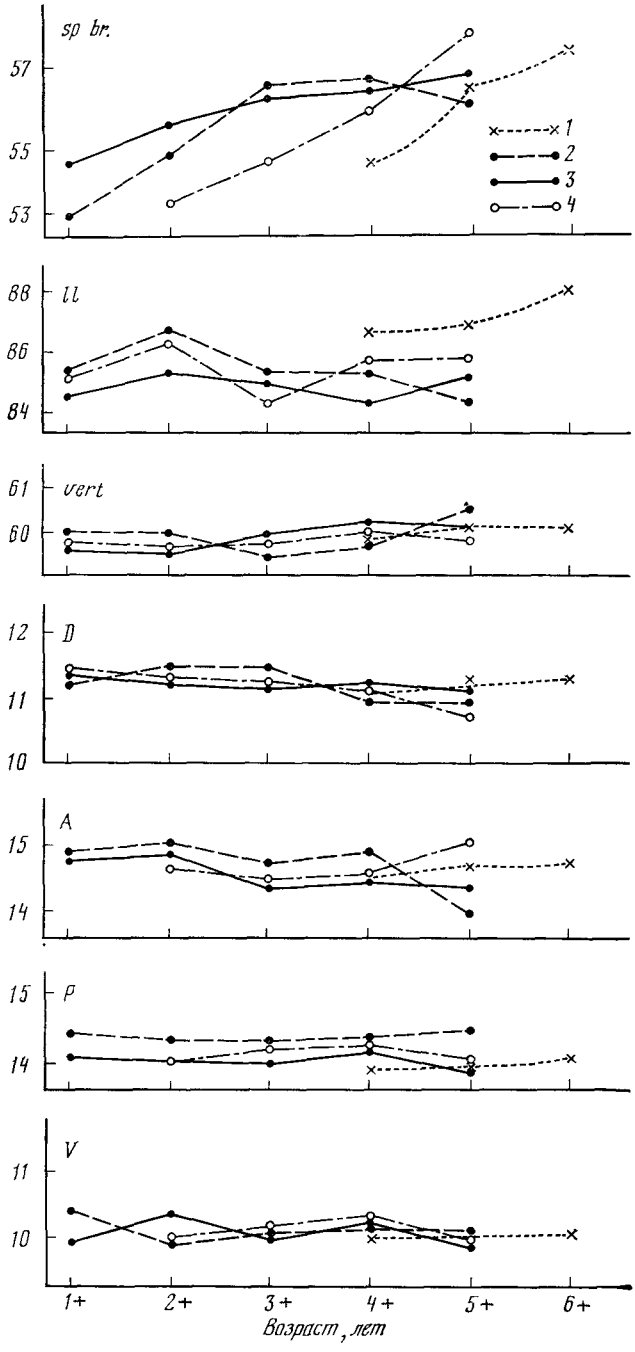


Рис. 13. Изменение числа жаберных тычинок (*sp. br.*), чешуй в боковой линии (*ll*), позвонков (*vt*), ветвистых лучей в спинном (*D*), анальном (*A*), грудном (*P*) и брюшном (*V*) плавниках у пеляди в зависимости от возраста (по данным А. П. Новоселова)

1 — р. Печора;
2 — р Онега,
3 — оз Большое Лебяжье;
4 — Андозеро

→

Рис. 14. Изменение числа пилорических придатков (*А*), чешуй в боковой линии (*Б*), жаберных тычинок (*В*) и позвонков (*Г*) у разных генераций пеляди р. Оби (по данным А. Ф. Павлова) (даны значения средней и ее ошибка)

С возрастом пелядь способна питаться все более крупными организмами, одновременно с этим происходит увеличение расстояния между жаберными тычинками. Так, по данным С. В. Канепа [1972], среднее расстояние между тычинками (в мм) у пеляди из озер Северо-Запада СССР (185 экз.) меняется с возрастом следующим образом.

0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+
0,18	0,33	0,37	0,42	0,45	0,47	0,49

Как и другие меристические признаки, среднее число тычинок у пеляди может меняться в разные годы сбора (табл. 6), что связано со случайностью выборок (особенно при малом числе рыб) или с влиянием какой-то генерации, которая резко отличается по этому признаку от смежных поколений (рис. 14). Это всегда следует принимать во внимание при разовых сборах материала.

Число лучей в плавниках у всех сиговых рыб относится к разряду малоизменчивых признаков [Решетников, 1980]; скорее всего, значи-

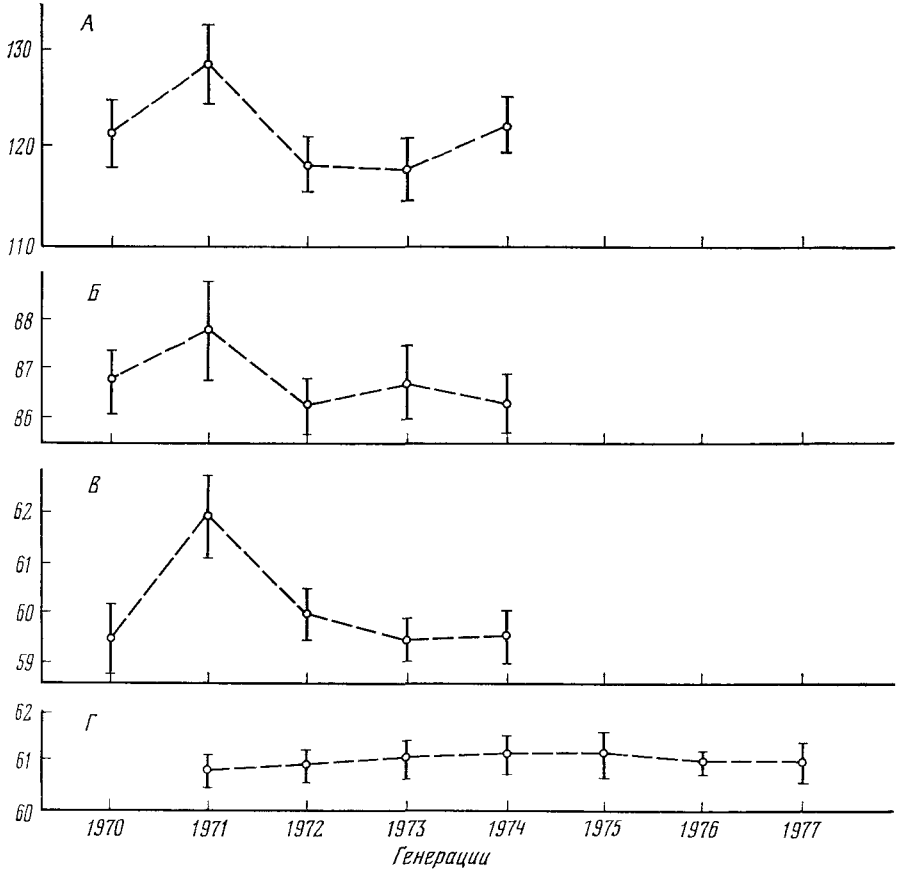


Таблица 6. Меристические признаки пеляди Северной Сосьвы и дельты Оби по сборам разных лет (по материалам А. Ф. Павлова; указаны средняя и ошибка средней)

Признак	Бассейн р. Северной Сосьвы			Дельта Оби		
	1976	1977	1979	1976	1977	1979
Число чешуй в *ll*	86,0±0,45	85,9±0,53	85,5±0,34	86,6±0,53	87,2±0,57	86,8±0,35
Число жаберных тычинок	59,7±0,31	59,0±0,37	59,6±0,22	59,4±0,30	60,2±0,45	59,9±0,25
Число позвонков	60,7±0,11	60,8±0,14	60,8±0,11	60,7±0,14	60,5±0,18	61,1±0,08
Неветвистые лучи в *D*	3,86±0,05	4,03±0,06	—	3,86±0,05	3,84±0,08	3,84±0,05
Ветвистые лучи в *D*	9,8±0,11	9,4±0,09	—	9,8±0,11	9,5±0,12	9,7±0,08
Неветвистые лучи в *A*	3,62±0,07	3,89±0,06	—	3,67±0,07	4,03±0,07	4,01±0,06
Ветвистые лучи в *A*	14,7±0,10	14,5±0,11	—	14,6±0,12	14,3±0,15	14,4±0,09
Ветвистые лучи в *P*	14,7±0,11	—	—	14,7±0,12	—	—
Ветвистые лучи в *V*	11,0±0,05	—	—	10,9±0,06	—	—
Число пилорических придатков	123,4±2,75	—	122,0±1,88	120,8±2,02	—	—
Число рыб	48—50	37	86—99	36—43	30	68—141

тельные отклонения в числе лучей в парных и непарных плавниках в сборах разных авторов связаны с методической погрешностью. Известно, что у сиговых рыб окончательное число лучей в плавниках закладывается к концу первого месяца жизни. В табл. 7 приводятся данные о сроках формирования непарных плавников и жаберных тычинок у пеляди по материалам Л. В. Кугаевской и Л. Л. Сергиенко [1988]. Отметим лишь, что эти данные относятся к заводскому выращиванию личинок, в природе же их развитие протекает быстрее [Богданов, 1982, 1983].

Обычно последние лучи в спинном и анальном плавниках разветвлены, они считаются одним лучом. Особенно внимательно следует считать неветвистые лучи, поскольку первые жесткие лучи в этих плавниках маленькие, плохо видны или скрыты кожей. Подсчет лучей в плавниках лучше проводить с помощью препаровальной иглы. В спинном плавнике пеляди обычно 3—5 неветвистых лучей и 8—12 ветвистых; указание на 2 неветвистых луча или более 5 следует отнести к разряду сомнительных данных, которые можно встретить в литературе по сибирской пеляди. Обычная формула анального плавника III — V 12—16, указание на меньшее число ветвистых и неветвистых лучей, скорее всего, следует отнести к маловероятным.

Брюшные плавники у сиговых рыб имеют обычно формулу II 10, характерную для многих видов сиговых, хотя у пеляди число ветвистых лучей , по данным многих авторов, может колебаться от 10 до 12. Отметим, что указание на один неветвистый луч связано с недоучетом,

Таблица 7. Формирование числа лучей в плавниках и жаберных тычинок у пеляди на разных этапах личиночного развития

Этап	Возраст, сут.	Средняя длина, мм	Средний вес, мг	Формирование лучей в плавниках				Число жаберных тычинок	Длина наибольшей жаберной тычинки, мм
				D	*A*	*P*	*V*		
Вылупление	0	7—8	3	Общая плавниковая кайма				—	—
I. Этап смешанного питания	3—10	8—9	3	Закладка мускульных почек		—	—	Закладка зачаточных тычинок	—
II. Формирование мезенхимных лучей в хвостовом плавнике	9	9,3	4	Закладка почек		Начало формирования		8—12	0,005
III. Загибание уростиля вверх	18	9,5	5	Появление мезенхимных лучей		Появление мезенхимы		10—15	0,07
IV. Полное загибание уростиля вверх	27	12,0	10	То же		То же		12—16	0,08
V. Резорбция надхвостовой перепончатой лопасти	30	12,6	13	7—12	0—12	Закладка мезенхимных лучей		15—19	0,13
VI. Окончательное формирование хвоста	36	14,7	23	11—13	10—16	Появление первых лучей		17—20	0,22
VII. Переход к мальковому этапу	45	16,0	50	11—13	12—16	15	10	20—30	0,70

поскольку первый луч примыкает ко второму и лежит в несколько иной плоскости Лишь при их разделении иглой или скальпелем удается убедиться, что неветвистых лучей действительно два.

В отличие от брюшного в грудном плавнике всегда только один неветвистый луч и около 15 ветвистых (колебания от 13 до 16). Последний самый маленький луч обычно бывает разветвлен, но он считается за один.

Колебания в числе позвонков у пеляди из разных мест обитания представлены в табл. 8, где наряду с данными из опубликованных работ представлены оригинальные материалы и наши просчеты числа позвонков у музейных экземпляров (ЗИН АН СССР). Методика подсчета числа позвонков подробно изложена выше (рис. 10). Обычно у пеляди наблюдаются колебания от 57 до 63 позвонков (редко 64) при значении средней для большинства исследованных популяций 60—61.

Таким образом, все рассмотренные нами меристические признаки пеляди обладают определенной степенью изменчивости. В порядке возрастания коэффициента вариации (*CV*) все исследованные признаки располагаются в такой последовательности: число позвонков=ветвистые лучи в *V*=число чешуй в *ll*=жаберные тычинки=число ветвистых лучей в *P*, *A* и *D*=число неветвистых лучей в *A* и *D*=число пилорических придатков (табл. 9). Как и у сиговых рыб, степень изменчивости признака зависит от сроков его закладки [Решетников, 1980]. Не случайно, что к наименее изменчивым признакам относится число позвонков, так как их окончательное количество формируется еще в эмбриогенезе, а наиболее изменчивым оказалось число пилорических придатков, которое постоянно возрастает во время жизни рыбы и связано с особенностями питания рыб. Обычно коэффициенты вариации большинства признаков не превышают 10%, что свидетельствует об однородности выборок и небольших погрешностях в промерах. Однако при малых значениях средних величин (неветвистые лучи в *D* и *A*) коэффициенты вариации могут быть более 10% [Решетников и др., 1975; Решетников, 1980].

С нашей точки зрения, проведенный анализ меристических признаков позволяет сделать следующее заключение. Эти признаки можно использовать в таксономических и популяционных исследованиях, если сборы охватывают рыб разного возраста и выборки достаточно велики или если пробы собирались в течение ряда лет. В этом случае возможные небольшие различия средних значений у рыб разных поколений (генераций) нивелируются. Полезным может оказаться привлечение методов из теории информации и использование ЭВМ

Пластические признаки Многие авторы отмечали, что в каждом водоеме пелядь обладает своей характерной формой тела, несколько отличной от других. Частично это объясняется тем, что в каждом водоеме живут рыбы с разным темпом роста.

У пеляди в возрасте 1—2 мес еще четко выражены ювенильные черты, для рыб характерны все черты инфантильного организма· относительно велик размер головы, глаз, верхней челюсти, хвостового стебля

Таблица 8. Число позвонков у пеляди в водоемах СССР

Водоем	57	58	59	60	61	62	63	64	Колебание	Среднее	Число рыб	Источник
В естественном ареале												
Р. Печора	—	—	—	1	5	4	2	—	60—63	61,0	12	Шапошникова, 1968
	—	—	—	1	0	2	1	—	60—63	61,7	4	ЗИН АН СССР *
Р. Печора	2	4	6	13	43	33	6	—	57—63	61,0	107	Материалы А. П. Новоселова, 1977—1982
Вашуткины озера	—	—	—	1	1	1	—	—	60—62	61,0	3	ЗИН АН СССР
Харбейские озера	—	—	—	1	1	1	—	—	60—62	61,0	3	То же
Р. Обь, низовья	—	—	—	2	0	1	—	—	60—62	60,7	3	»
Р. Обь и притоки	—	—	20	141	205	86	15	1	59—64	60,9	468	Материалы А. Ф. Павлова, 1977—1979
Р. Юрибей	—	—	—	—	—	—	—	—	57—63	60,2	40	Вышегородцев, 1974
Р. Иртыш	—	—	—	—	—	—	—	—	60—63	61,7	22	Букирев, 1938
Р. Таиама	—	—	—	—	—	—	—	—	58—64	61,2	30	Материалы П. А. Попова
Р. Алазея	—	—	—	—	—	—	—	—	58—63	60,9	131	Материалы А. А. Ширинского
Р. Лена	1	8	19	11	2	—	—	—	57—61	59,1	41	Сыч-Аверинцева, 1932 **
Р. Колыма	—	—	—	—	—	—	—	—	59—63	60,4	54	Новиков, 1966
В новых местах обитания												
Карелия, питомник	—	—	9	13	33	17	8	—	59—63	61,0	80	Материалы Ю. С. Решетникова, 1981
Сямозеро	—	—	—	1	3	3	3	—	60—63	61,8	10	То же
«Ропша»	—	—	—	1	1	1	2	—	60—63	61,7	5	ЗИН АН СССР
	—	—	1	8	16	8	1	—	59—63	61,0	34	Материалы В. М. Коровиной, 1962
Р. Онега Архангельской обл.	1	3	15	17	13	1	—	—	57—62	59,8	50	Материалы А. П. Новоселова, 1977—1982
Андозеро	3	13	29	31	11	10	3	—	57—63	59,3	100	
Оз. Б. Лебяжье	3	28	64	80	32	15	8	—	57—63	59,8	230	—

* Просчеты Ю. С. Решетникова по коллекциям ЗИН АН СССР; ** Данные автора уменьшены на один позвонок согласно Ю. С. Решетникову [1980].

Таблица 9. Коэффициенты вариации (*cv*) меристических признаков у пеляди из разных водоемов СССР

Признак	Р Индига (*n*=62)	Оз Б Лебяжье (*n*=230)	Андозеро (*n*=100)	Р Печора (*n*=100)	Нижняя Обь (*n*=200)	Средняя Обь (*n*=100)	Р Юрибей (*n*=40)	Р Колыма (*n*=151)
Число позвонков	—	2,1	3,0	2,0	1,4	—	—	1,5
Число неветвистых лучей в *V*	—	3,4	4,3	4,0	3,4	—	2,8	3,6
Число чешуй в *ll*	3,2	4,5	5,3	4,4	3,8	4,3	3,5	3,8
Число жаберных тычинок	3,3	6,0	7,7	7,2	3,9	3,0	5,0	3,5
Число ветвистых лучей в *P*	6,0	3,2	4,0	3,4	5,1	—	6,4	6,8
в *A*	6,0	5,4	5,8	5,7	5,3	4,8	6,1	7,2
в *D*	6,2	4,8	5,9	5,8	6,9	4,8	5,4	5,8
Число неветвистых лучей в *D*	—	11,7	13,9	14,5	10,8	13,8	—	9,6
в *A*	11,2	9,4	11,2	9,7	12,6	15,9	—	11,4
Число пилорических придатков	13,2	10,9	13,4	14,8	12,9	—	—	—

и хвостового плавника. Для мальков обычны невысокий спинной плавник, небольшой анальный плавник и типично элипсовидная форма тела. У трехмесячной пеляди относительно уменьшается дистальная часть тела за спинным плавником, особенно хвостовой стебель. В возрасте 6—12 мес пелядь приобретает черты взрослой рыбы и по внешнему виду мало от них отличается. Однако аллометрический рост многих признаков продолжается и в дальнейшем. Основной тип возрастных изменений в пропорциях тела связан с уменьшением размеров головы и глаз, с увеличением высоты тела и большей вальковатостью брюшка [Березовский, 1924; Борисов, 1928; Есипов, 1938; Меньшиков, 1949, 1951; Канеп, 1971, 1976; Шишмарев, Лугаськов, 1977; Решетников, 1980; Павлов, 1981; Завьялова, 1984; и др.].

Это связано с тем, что по мере роста рыбы не все части тела растут пропорционально изменениям длины (изометрия), поэтому наблюдается положительная или отрицательная аллометрия пластических признаков. Почти всегда относительные размеры головы и глаз характеризуются отрицательной аллометрией, а наибольшая высота тела — положительной аллометрией (рис. 15). Отметим, что это относится не ко всем популяциям пеляди и наличие изометрического или аллометрического роста пластических признаков специфично для каждой популяции. Так, антедорсальное расстояние у большинства сиговых рыб характеризуется изометрией, в том числе и для пеляди из водоемов Ленинградской области [Канеп, 1976], однако у разных популяций пеляди из водоемов Архангельской области этот признак обладает положительной аллометрией (рис. 15 III). И такие признаки, как длина хвостового стебля, размеры парных и непарных плавников, имеют самые разные типы аллометрии. Характер изменения признаков специфичен для каждой попу-

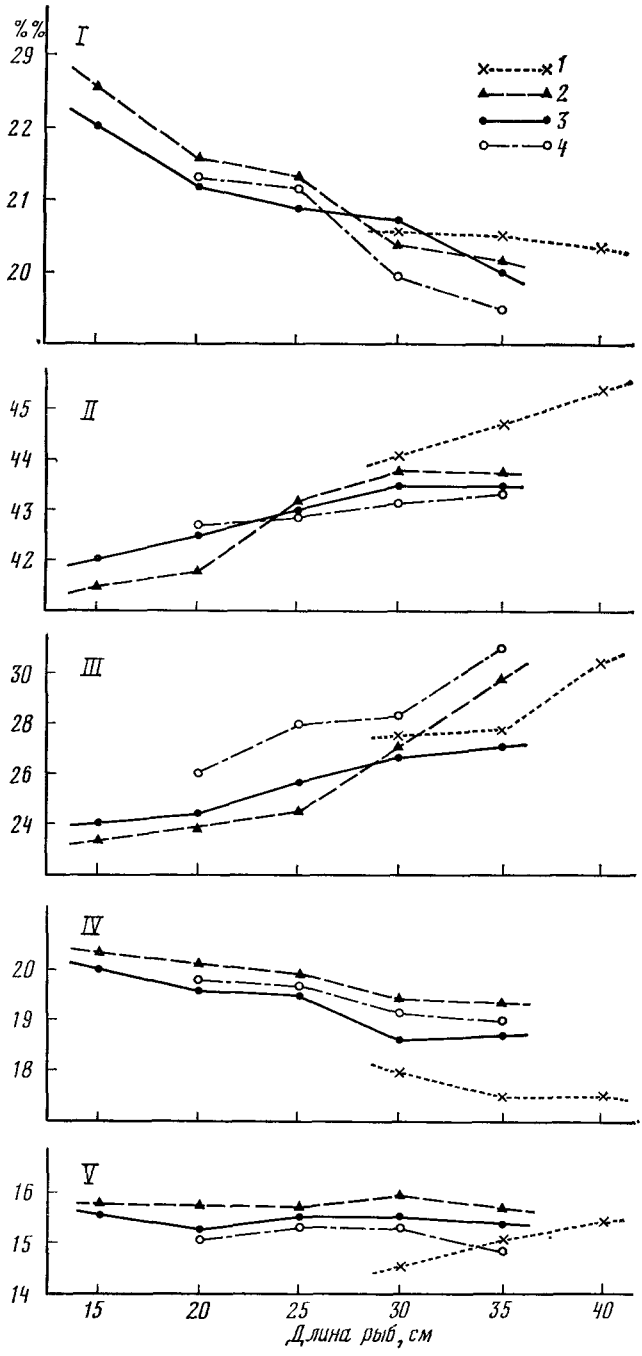


Рис. 15. Изменение длины головы (I), антедорсального расстояния (II), наибольшей высоты тела (III), высоты спинного плавника (IV) и длины брюшного плавника (V) у разных популяций пеляди в зависимости от размеров тела (по данным А. П. Новоселова)

1 — пелядь р Печоры;
2 — пелядь р Онеги;
3 — пелядь оз Б Лебяжье;
4 — пелядь Андозера

ляции. Поясним это на примере пеляди из водоемов Архангельской области: при изометрическом изменении этого показателя у трех популяций пеляди у печорской пеляди имеется явная положительная аллометрия (рис. 15.V). В то же время при слабой отрицательной аллометрии высоты спинного плавника у всех четырех популяций пелядь р. Печоры отличается по этому признаку от всех остальных популяций при сравнении всех размерных групп (рис. 15.IV).

Как уже отмечалось, тугорослые формы пеляди сохраняют черты молодых особей и поэтому обладают большими относительными размерами головы и глаз. Иногда разная направленность возрастных изменений признаков позволяет установить принадлежность рыб к разным локальным стадам [Смирнов, 1969; Смирнов, Шумилов, 1974]. Но бывают и противоположные заключения. Так, анализ возрастных изменений признаков у мелкого сига-нельмушки из оз. Кубенского и крупного сига-казарки позволил установить, что крупные сиги представляют собой не отдельную форму или стадо, а являются просто старшими по возрасту особями сига-нельмушки [Лебедев, 1975].

Довольно часто в литературе можно встретить попытку объяснить те или иные различия в пластических признаках их приспособительным значением в определенных условиях обитания [Канеп, 1976; Крохалевский, 1978, а, б; и др.]. Однако все признаки взаимосвязаны, образуя как бы плеяды признаков [Андреев, Решетников, 1977]. Эти коррелятивные связи приводят к тому, что изменение одного признака неизбежно приводит к изменению других. В настоящее время уже никто не принимает, что каждый признак контролируется определенным геном, поэтому изменения в структуре гена могут привести к изменению целого ряда признаков (сцепленные признаки). В этом плане наши стремления объяснить изменения признаков приспособлением к новым условиям обитания выглядят наивными и субъективными.

Если брать пелядь в разные сезоны года, то можно выявить изменения в признаках, связанные с изменением внешнего облика созревающих самок и самцов [Крохалевский, 1978, *б*]. Ярко выраженного полового диморфизма у большинства видов сиговых рыб нет (Решетников, 1980), за исключением тех случаев, когда пробы берутся перед самым нерестом. Такие различия между полами перед нерестом отмечены и у пеляди. Обычно они выражаются в изменении антедорсального постдорсального, пектовентрального и вентроанального расстояний [Беляев, Венглинский, 1976; Крохалевский, 1978а; Попков, 1979; Вершинин, 1984; и др.].

Наиболее существенно меняются пластические признаки пеляди при ее вселении в новые водоемы. Есть основания полагать, что у всех сиговых рыб внешний вид рыбы (экстерьер) в большей степени контролируется условиями жизни, чем передается по наследству от родителей [Решетников, 1980]. Можно привести довольно много примеров, когда генетически однородные особи при выращивании в новых местах обитания имели разный темп роста и в конечном итоге превращались в рыб, совершенно непохожих друг на друга. Имеется много подобных выво-

дов и по пеляди при анализе ее признаков в новых местах обитания [Андрушайтис, 1963, 1964; Волкова, 1962; Крашенинникова, Малышева, 1969; Волошенко, 1973; Фролова, 1973; Горбунова и др., 1976; Никитин, 1977; Попков, 1976; Вершинин и др., 1979, 1981; Карасев, 1980; Жданкина, Поляков, 1982; Завьялова, 1984; Новоселов, 1984; Вершинин, 1984; Романов, 1985; Новоселов, Решетников, 1988; и др.]. Если в новых местах обитания у пеляди меристические признаки меняются слабо, то пластические признаки чаще всего меняются, и притом значительно. Поскольку большинство популяций пеляди в новых местах обитания ведет свое происхождение от пеляди из оз. Ендырь, приводим данные по морфометрии пеляди из этого водоема [Мухачев, Чупретов, 1981] (табл. 10).

Таким образом, использование пластических признаков в качестве видового или внутривидового критерия для выделения отдельных популяций или стад осложняется многими методическими трудностями (учет размерной и возрастной изменчивости, изменение в зависимости от темпа роста). Хотя в некоторых случаях использование морфометрии в популяционных исследованиях давало положительные результаты, когда разные стада омуля обладали разными типами аллометрического роста [Смирнов, 1969; Смирнов, Шумилов, 1974] или когда с помощью этого метода удалось установить единство крупных и мелких особей сига в Кубенском озере [Лебедев, 1975]. Новые возможности открывает использование современных методов математического анализа с применением ЭВМ [Андреев, Решетников, 1977, 1978; Решетников, 1977б, 1980, 1981; Андреев, 1980, 1987]. Однако использование новых методов и приемов не разрешает всех трудностей проблемы, но эти методы оказываются мощным и необходимым средством обобщения информации. Для биолога же главным остается снабжение машины добротной исходной информацией, чтобы материал был собран без методических просчетов и грубых методических ошибок.

Интерьерные признаки, или морфофизиологические показатели. В физиологических и популяционных исследованиях используются такие показатели, как относительный вес глаз, мозга, сердца, почек и печени. Применяются они и при исследовании популяционной структуры пеляди [Смирнов и др., 1972; Канеп, 1976; Шишмарев, 1976; и др.]. Однако этот метод не нашел широкого применения в ихтиологии. Более того, имеются серьезные критические замечания в его адрес, поскольку его применение началось без должной методической разработки. Методика морфофизиологических показателей не относится к разряду общепринятых ихтиологических методик, поэтому результаты работ, выполненных с ее применением, мы не рассматриваем. Замечания, высказанные в адрес пластических признаков, в равной мере применимы и к морфофизиологическим показателям.

Из всех морфофизиологических показателей следует выделить вес печени. Этот индекс малоприменим в исследованиях по внутривидовой структуре вида сигов или при популяционных исследованиях, поскольку его сезонные изменения, связанные с созреванием гонад и нагулом

Таблица 10. Морфометрические признаки пеляди оз. Ендырь-Согомский [по: Мухачев, Чупретов, 1981]

Признак	Пределы колебаний	$\bar{X} \pm м$	CV
Длина рыб, мм	220—440	305,10±29,99	29,49
Вес рыб, г	131—1188	429,79	
Число жаберных тычинок	50—63	56,54±0,16	2,44
Число чешуй в *ll*	81—95	86,56±0,17	1,46
Ветвистые лучи в *D*	8—11	9,59±0,08	6,41
Ветвистые лучи в *A*	12—15	14,03±0,09	4,78
В % от длины тела по Смитту			
r	3,8—5,2	4,34±0,03	8,28
o	4,4—6,2	5,18±0,03	7,24
C	17,9—21,1	19,55±0,07	3,92
hC	14,8—17,6	16,17±0,06	3,96
io	5,9—8,5	7,14±0,05	6,87
lmx	5,5—7,2	6,33±0,11	17,76
lmd	7,7—9,7	8,94±0,07	7,76
H	23,8—31,2	27,76±0.12	4,51
h	7,7—9,7	8,56±0,05	5,76
aD	40,7—46,9	43,65±0,07	1,68
pD	40,4—44,5	42,86±0,06	1,46
aV	41,5—47,0	44,42±0,08	1,84
aA	66,5—78,1	74,23±0,19	2,70
pl	9,9—14,6	12,69±0,09	7,67
lD	8,8—11,8	10,57±0,05	5,18
hD	16,5—19,3	17,78±0,09	5,26
lA	12,8—15,8	14,03±0,07	5,53
hA	9,9—12,8	10,69±0,08	8,61
lP	12,9—16,9	14,93±0,07	5,03
lV	15,3—18,7	16,89±0,06	3,82
P—V	22,3—28,3	25,07±0,07	2,78
V—A	24,6—29,4	27,80±0,10	3,86

Таблица 10 (окончание)

Признак	Пределы колебаний	$\bar{X} \pm m$	CV
	В % от длины головы		
r	20,2—27,2	22,58±0,14	6,75
o	23,3—30,0	27,17±0,11	4,11
po	48,2—60,0	53,59±0,19	3,65
hC	76,5—88,0	83,34±0,12	1,53
io	32,0—40,0	36,28±0,10	2,79
lmx	28,5—36,0	31,69±0,10	3,21
hmx	7,4—11,3	9,52±0,07	8,04
lmd	38,5—51,7	45,42±0,17	4,01
h	36,8—49,7	43,66±0,17	4,19

Условные обозначения.
r — длина рыла,
o — горизонтальный диаметр глаза,
hC — высота головы у затылка,
C — длина головы,
io — ширина лба,
lmx — длина верхнечелюстной кости,
lmd — длина нижней челюсти,
H — наибольшая высота тела,
h — наименьшая высота тела,
aD — антедорсальное расстояние,
pD — постдорсальное расстояние,
aV — антевентральное расстояние,
aA — антеанальное расстояние,
pl — длина хвостового стебля,
lD — длина основания спинного плавника,
hD — высота спинного плавника,
lA — длина основания анального плавника,
hA — высота анального плавника,
lP — длина грудного плавника,
lV — длина брюшного плавника,
P–V — пектовентральное расстояние,
V–A — вентроанальное расстояние,
po — заглазничное расстояние,
hmx — высота верхнечелюстной кости.

рыб, намного перекрывают различия между популяциями [Решетников и др., 1970; Решетников и др., 1971; Решетников, 1980]. Индекс печени служит надежным критерием для выделения созревающих самок, а также для выделения рыб, пропускающих нерестовый сезон.

Морфология пищеварительного тракта

Материалов о пищеварительной системе пеляди в литературе крайне мало. Есть данные по строению жаберного аппарата, по количеству жаберных тычинок и пилорических придатков [Бурмакин, 1953; Васильева, Коровина, 1968; Коровина и др., 1972]. Строение эпидермальной складки во рту пеляди [Венглинский, 1966] разобрано в предыдущем разделе. Описание пищеварительного тракта пеляди Вилюйских озер, данное Е. В. Бурмакиным [1953], к сожалению, не может быть использовано, так как нуждается в серьезных коррективах. Гистологически исследована лишь передняя часть средней кишки [Васильева, Коровина, 1968, 1969; Коровина, Васильева, 1976].

Материалом для настоящей работы послужила пелядь оз. Ендырь, выращиваемая на Центральной экспериментальной станции ГосНИОРХ «Ропша». Изучали пищеварительные тракты рыб разного возраста: личинок, молоди и половозрелых особей. Для анатомического исследования рыб фиксировали формалином (4%); для анатомо-гистологических — жидкостью Буэна и смесью Серра с последующей проводкой через изобутиловый спирт и заливкой в парафин. Срезы толщиной 5—7 мкм, как правило серийные, окрашивали пикрофуксином и по азановой методике М. Гейденгайна.

Пищеварительный тракт пеляди, как и у лососевых рыб, относительно короткий и составляет, по нашим данным, 64—79% длины тела. Имеющийся в нашем распоряжении материал не позволяет сделать какие-либо выводы об изменении длины пищеварительного тракта пеляди с возрастом. Следует также учесть, что длина кишечника и его отделов довольно сильно варьирует в зависимости от степени наполнения его пищей. Пищеварительный тракт пеляди дифференцирован на глотку, пищевод, *V*-образный желудок, среднюю кишку с пилорическими придатками и заднюю кишку (рис. 16). Относительные размеры этих отделов приведены в табл. 11.

Характерный для планктофага конечный рот пеляди ведет в ротовую полость, далее следует глотка, пронизанная жаберными щелями. Жаберный аппарат пеляди представляет весьма совершенную цедильную систему. Жаберных тычинок много, и они густо расположены на жаберных дугах, самые длинные жаберные тычинки находятся на первой жаберной дуге (рис. 17). По нашим данным, число тычинок у ропшинского стада на первой жаберной дуге колеблется от 50 до 64, составляя в среднем 56,59±0,29 (n=88), а на второй 48—68, в среднем 57,52±0,55 (n=41). У крупных сеголетков пеляди из осеннего облова длина наибольшей тычинки на 1-й жаберной дуге составляла 23,15±±0,35% длины этой дуги, а у особей старшего возраста — 31,45±0,26% [Коровина и др., 1972]. Глотка открывается в сравнительно широкий и короткий пищевод (7—12% длины пищеварительного тракта) с продольными складками и относительно хорошо развитой мышечной оболочкой, обеспечивающей проталкивание пищи. В заднюю часть пищевода открывается воздушный канал (ductus pneumaticus), соединяющий пищеварительный тракт с плавательным пузырем и имеющий характерный коленообразный изгиб, направленный назад. У мальков 6,5 см длиной его еще нет, а при длине тела 8,6 см он уже хорошо выражен (рис. 16, *Б* и *Д*). Этот изгиб впервые описал И. И. Смольянов [1957] у нельмы и сига-нельмушки. У пеляди воздушный канал соединяется с передним концом плавательного пузыря, что отмечено также для молоди чира (рис. 18) и взрослых особей валька [Коровина, Буланов, 1979; Коровина, Решетников, 1982]. Этот изгиб характерен только для сиговых рыб.

Визуально граница пищевода и желудка выражена не четко. Длина желудка (нисходящей кардиальной ветви, фундальной его части и восходящей пилорической ветви) составляет 26—28% длины всего тракта.

Рис. 16. Схема строения пищеварительного тракта у пеляди разной длины

А — длина тела 2,3 см (кишечник наполнен зоопланктоном);
Б — длина тела 6,5 см (вид сбоку);
В — та же длина (вид снизу);
Г — длина тела 8,6 см (вид сбоку);
Д — та же длина (вид снизу);
Е — длина тела 12,3 см (желудок плавательный пузырь);
Ж — длина тела 25,5 см.
1 — пищевод;
2 — кардиальная ветвь желудка;
3 — фундальная часть желудка;
4 — пилорическая ветвь желудка;
5 — пилорические придатки;
6 — передний отдел средней кишки;
7 — задний отдел средней кишки;
8 — задняя кишка;
9 — воздушный канал;
10 — плавательный пузырь;
11 — печень

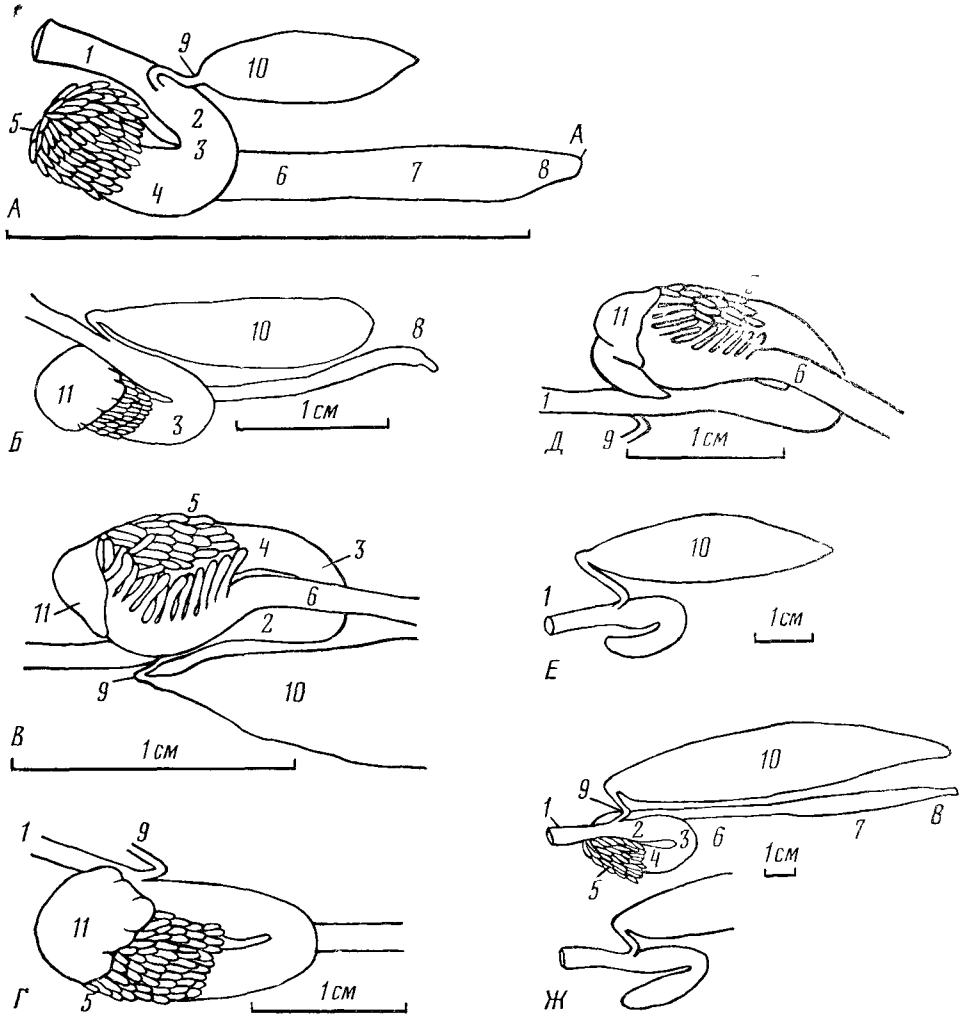


Таблица 11. Соотношение различных частей пищеварительного тракта у пеляди

Длина рыбы, см	Длина, % от общей длины пищеварительного тракта			
	пищевод	желудок	средняя кишка	задняя кишка
6,5	7,7	27,8	62,0	2,5
8,4	9,5	26,8	60,7	3,0
11,2	12,0	26,0	58,6	3,4
12,0	11,5	26,8	60,0	2,7
25,5	11,5	26,9	58,3	2,3
27,5	9,3	28,2	59,9	2,6
45,0	10,4	26,4	60,5	2,7
Среднее	10,3	27,0	60,0	2,7

Складки в желудке продольные, мышечная оболочка хорошо развита, особенно в пилорической ветви, последняя длиннее кардиальной (рис. 16).

Длина средней кишки составляет 58—63%. Начинается средняя кишка ампулой, направленной так же, как и восходящая ветвь желудка (краниально). В нее через сфинктер из восходящей ветви желудка поступают в большой степени уже обработанные пищевые массы. В ампулу впадает большая часть пилорических придатков. Далее следует значительно более узкая, чем ампула, кишечная трубка. В ее передний отдел открывается 10—15 пилорических придатков. Общее число пилорических придатков у ропшинской пеляди в среднем составляет $112{,}75 \pm 1{,}62$ ($n = 117$). У пеляди число пилорических придатков колеблется от 70 до 170 (см. табл. 6). Длина пилорических придатков у взрослых особей составляет 12—15% длины кишки.

В непосредственной близости от ампулы кишечная трубка делает крутой поворот и идет прямо в каудальном направлении. Часть пилорических придатков впадает в нее уже за поворотом. За местом впадения последнего пилорического придатка в средней кишке выделяются два отдела, причем передний примерно в 1,5 раза уже, чем задний. Длина заднего, расширенного отдела у взрослых особей колебалась от 26 до 40% длины всей средней кишки. Расширенный отдел средней кишки характеризуется мощными складками. На препарате развернутой кишки (рис. 19) видно 30 крупных складок, между которыми лежат менее высокие складки. Однако простое вскрытие полости кишечника не дает правильного представления ни о характере расположения складок, ни тем более о тонком их строении. Забегая вперед, отметим, что исследование серийных срезов показало их спиральное расположение. Эту часть спиральной кишки всех лососевидных рыб было предложено назвать спиральной кишкой [Коровина, Буланов, 1979] по аналогии с низшими рыбами. Спиральная кишка пеляди открывается в заднюю кишку, короткую и узкую, оканчивающуюся анальным отверстием; ее длина

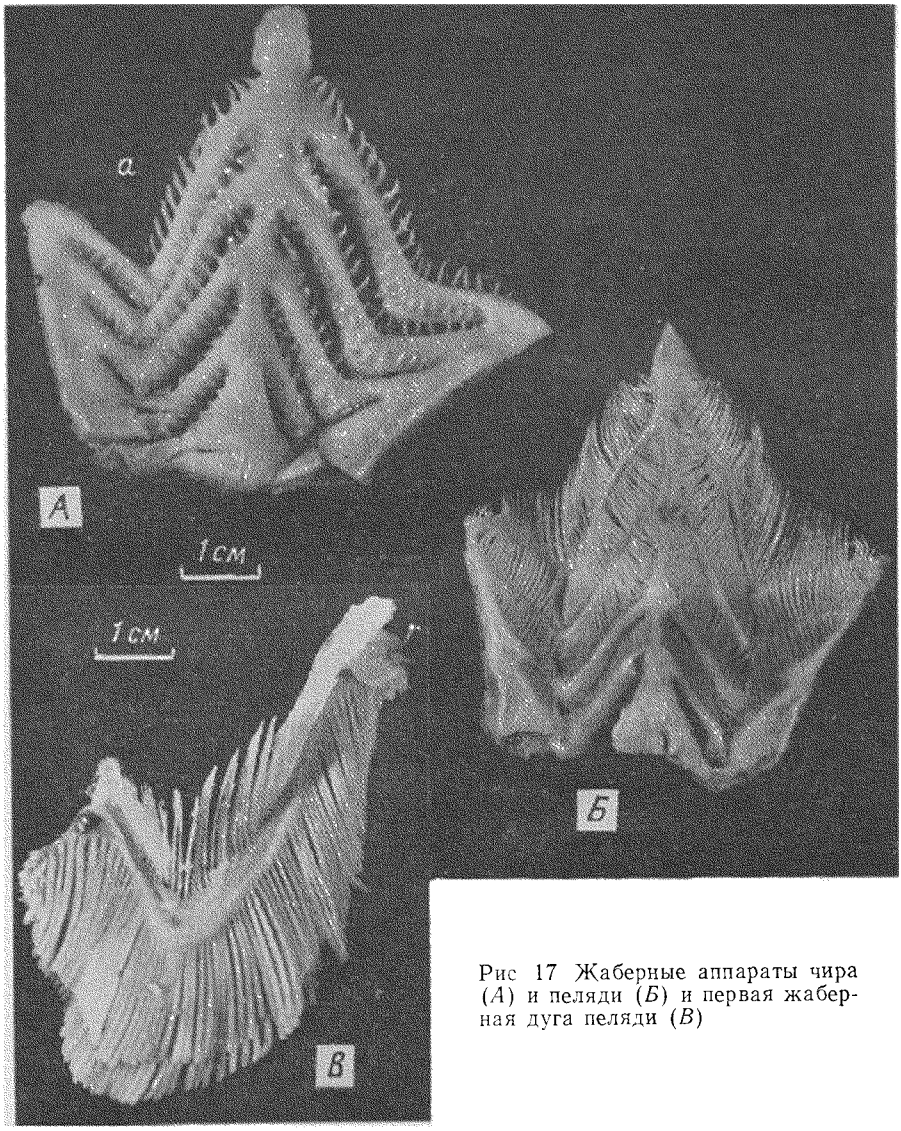


Рис 17 Жаберные аппараты чира (*А*) и пеляди (*Б*) и первая жаберная дуга пеляди (*В*)

составляет 2,3—4,4% длины всего пищеварительного тракта, а ширина почти в 2 раза меньше ширины заднего отдела средней кишки. Такова внешняя морфология кишечника пеляди.

Дифференциация пищеварительного тракта на отделы у пеляди проходит в период постэмбрионального развития, и тем не менее вскоре после вылупления личинки пеляди способны питаться экзогенно. По сравнению с личинками других сиговых рыб личинки пеляди мелкие: вылупившиеся личинки пеляди на Шипулинском рыбозаводе колеба-

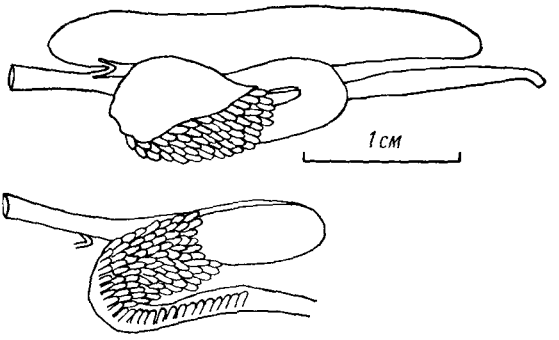


Рис 18 Схема строения пищеварительного тракта малька чира длиной 6,4 см, вид сбоку (сверху) и вид снизу (внизу)

Рис 19. Фотография вскрытой спиральной кишки пеляди длиной 27,5 см

6 — передний отдел средней кишки,
7 — задний отдел средней кишки,
8 — задняя кишка

лись от 8,7 до 9,0 мм при массе 3,0—3,8 мг [Цветкова, 1962]; личинки из ЦЭС «Ропша» имели длину 7,8—8,0 мм и массу 2,0—2,3 мг; в других местах средняя длина вылупившихся личинок пеляди достигает 9,5 мм [Головков, Кузьмин, 1963].

У только что вылупившихся личинок желточный мешок небольшой по сравнению с другими сиговыми, что объясняется малыми размерами икры. Диаметр набухших икринок пеляди колеблется от 1,88 до 2,50 мм [Лебедева, 1974]. У вылупившихся личинок желточный мешок имеет яйцевидную форму, в передней его части располагается относительно крупная жировая капля. Жаберные крышки в это время еще очень небольшие (рис. 20). Еще не прорезались глоточные зубы. Пищеварительный тракт имеет вид трубки, несколько расширенной в самом начале (ротовая полость — начало пищевода) и в передней части кишечника (рис. 20). В эпителии, выстилающем ротовую полость и пищевод, имеются слизевые клетки, тельца Догеля. Однако не у всех личинок произошло соединение полости пищевода и кишечника. Хотя в передней части кишечника полость более широкая, чем в его каудальной части, и здесь на IV—V этапах постэмбрионального развития будет формироваться желудок, пока (на I этапе) нет еще оснований рассматривать эту часть кишечника как зачаток желудка. Поэтому утверждение Г. А. Головкова и А. Н. Кузьмина [1963] о том, что они наблюдали зачаток желудка у зародышей пеляди за 5 сут до вылупления, не соответствует действительности. В это время в кишечнике относительно невысокие складки. В его эпителии подавляющее большинство каемча-

тых клеток, бокаловидные клетки единичны. Анальное отверстие сформировано. У вылупившихся личинок пеляди справа от желточного массива располагается печень, клетки которой лишены видимого жира.

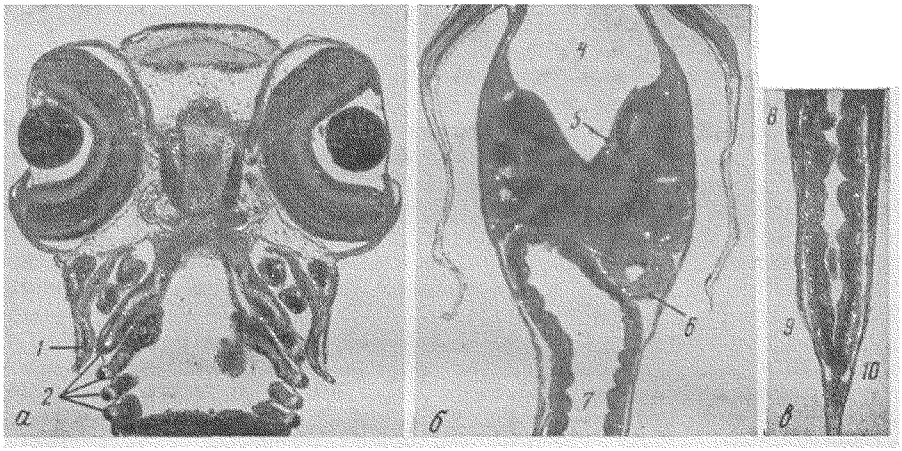
По нашим данным, личинки пеляди начинали питаться в возрасте 3–6 сут, причем индексы наполнения кишечников в это время составляли 13‰ [Максимова и др., 1976]. Период перехода на внешнее питание всех личинок пеляди длится 7–9 сут. Примерно такие же сроки указывают и другие авторы [Волкова, 1965]. Причина такого асинхронного начала потребления внешней пищи заключается, по-видимому, в разнообразии стадии развития вылупившихся личинок, что имеет место даже в потомстве одной самки. В наших же опытах использованы личинки, вылупившиеся из икры разных самок одновременно. Факт нахождения пищи в пищеварительном тракте 3-суточных личинок свидетельствует о ранней его подготовке у пеляди к экзогенному питанию. В первые дни (7—10) питания для пеляди основной пищей являются коловратки и очень мелкие хидорусы. Это, конечно, определяется малыми размерами личинок пеляди [Максимова и др., 1967]. Раннее экзогенное питание отмечено для многих видов сиговых [Смольянов, 1957; Богданова, 1972; Коровина и др., 1968, 1972, 1975]. Следует отметить, что у пеляди, как и у многих сиговых, жаберные крышки растут медленно и жаберный аппарат как система насоса долго не функционирует, поэтому личинки выбирают кормовые организмы поштучно. При переходе на питание рачковым планктоном с 11-суточного возраста индексы составляют в среднем 200—453‰.

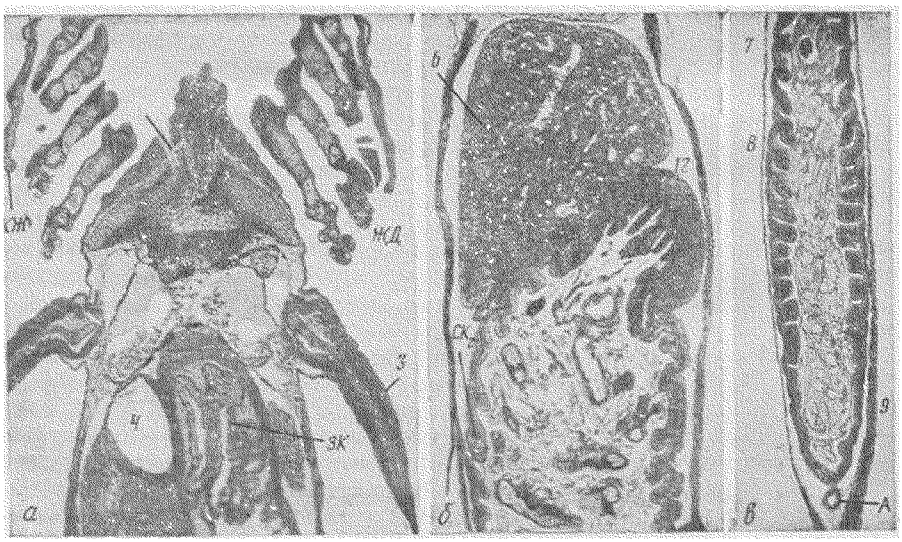
Личинки пеляди, получавшие в избытке корм (коловратки, моины), с 3-суточного возраста на 15-й день имели среднюю длину 11,9 мм (пределы колебаний от 11,7 до 13,1 мм) и вес в среднем 8,8 мг (рис. 21). Жаберная крышка еще не закрыла у них жаберные лепестки всех жаберных дуг. Глоточные зубы хорошо развиты. Начинает дифференцироваться желудок. В средней кишке четко определились два отдела: большой участок переднего отдела с неглубокими складками, с относительно узким просветом и задний, расширенный, с более высокими складками, имеющими (как показал просмотр серийных препаратов) спиральное расположение. В эпителии спиральной складки появились бокаловидные клетки. На 18-й день развития их в эпителиальном пласте спиральной складки множество. У этих личинок пока всего 10—14 витков спиральной складки. Спиральное расположение складки хорошо прослеживается и на фронтальных и на саггитальных срезах (рис. 22). Задняя кишка этих личинок имеет другой рельеф слизистой оболочки (см. рис. 20).

Гистологически пищеварительный тракт взрослых особей пеляди был исследован только в области переднего отдела средней кишки [Васильева, Коровина, 1968, 1969; Коровина, Васильева, 1976]. Стенка средней кишки пеляди имеет сложное анатомо-гистологическое строение. В ней хорошо развиты мезенхимные производные — механические и сократимые структуры (рис. 23). Отношение высоты эпителия к толщине всей стенки кишечника составляет у пеляди примерно 8%. Клет-

Рис 20 Фронтальный срез головы (*а*), туловищного (*б*) и хвостового (*в*) отделов вылупившейся личинки пеляди

1 — жаберная крышка
2 — жаберные дуги
3 — грудные плавники
4 — место жировой капли,
5 — желток,
6 — печень,
7 — передний отдел средней кишки
8 — задний отдел средней кишки (спиральная кишка),
9 — задняя кишка,
10 — анальное отверстие





ки эпителия высокие, призматические Рельеф слизистой оболочки относительно простой Складки имеют правильную форму Между ними есть просвет, и они не анастомозируют В основе слизистой оболочки наряду с клеточными элементами хорошо развито межклеточное вещество — коллаген, образующий так называемый компактный слой — stratum compactum У голодных особей он образует глубокие складки, приобретая на поперечных срезах фестончатый вид, а при наполнении кишечника пищеи расправляется (рис 24) Этот слой специализированного коллагена сильно ограничивает растяжимость гладкой мускулатуры кишечника при переполнении его пищевыми массами, предохраняет стенки пищеварительного тракта от разрыва, лимитирует изменения его диаметра, препятствует спаданию стенок кишки Компактный слой пеляди, как и у других сигов, одинарный Дополнительных мембран нет. Лишь в небольшом числе идут параллельно поверхности органа очень тонкие отдельные коллагеновые волоконца, примыкающие к циркулярному слою гладких мышц Под компактным слоем находится stratum granulosum, состоящий у пеляди из нескольких рядов клеток, содержащих гранулы Гладкомышечная оболочка кишечной стенки составляет у двухлеток 50% ее толщины Состоит она из широкого циркулярного (68% толщины мышечной оболочки) и более тонкого продольного (32%) слоев К мышечной оболочке примыкает тонкая серозная

Гистологическое строение дериватов средней кишки — пилорических придатков — более или менее подобно ее строению (рис 25) Для пилорических придатков характерны узкие высокие складки, более мощное развитие кольцевого слоя мышечной оболочки, наличие на перифе-

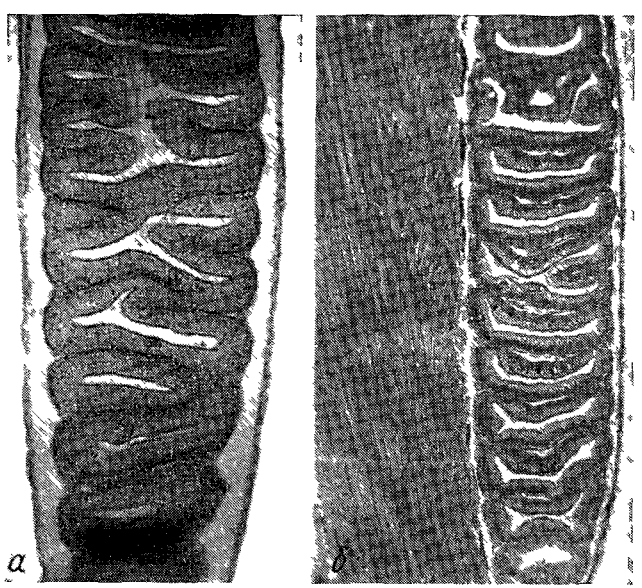


Рис 21 Фронтальный срез личинки пеляди в возрасте 15 сут через переднюю (*а*), среднюю (*б*) и заднюю (*в*) части тела

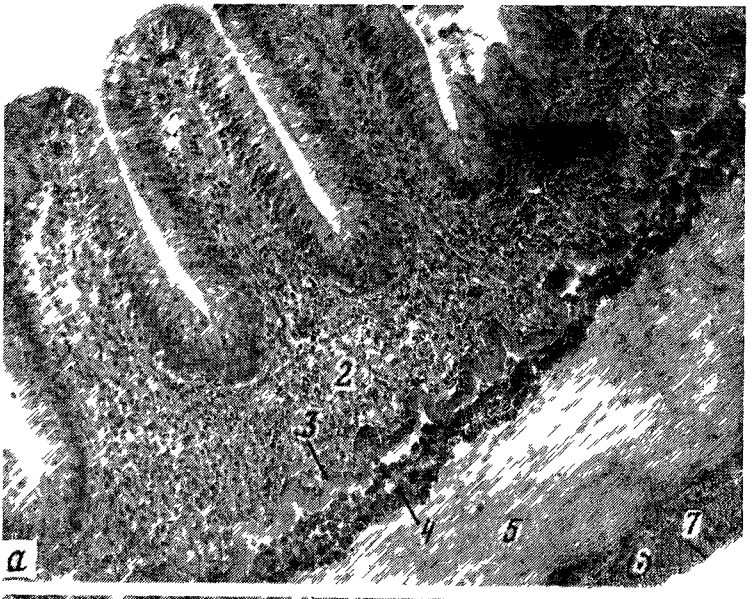
Фиксатор и условные обозначения *1 10* как и на рис 20

11 — **глоточные зубы,**
12 — **зачаток желудка**

←

→

Рис 22 Фронтальный срез стенки спиральной кишки личинки пеляди в возрасте 20 сут (*а*) и сагитальный срез спиральной кишки личинки пеляди в возрасте 22 сут (*б*)



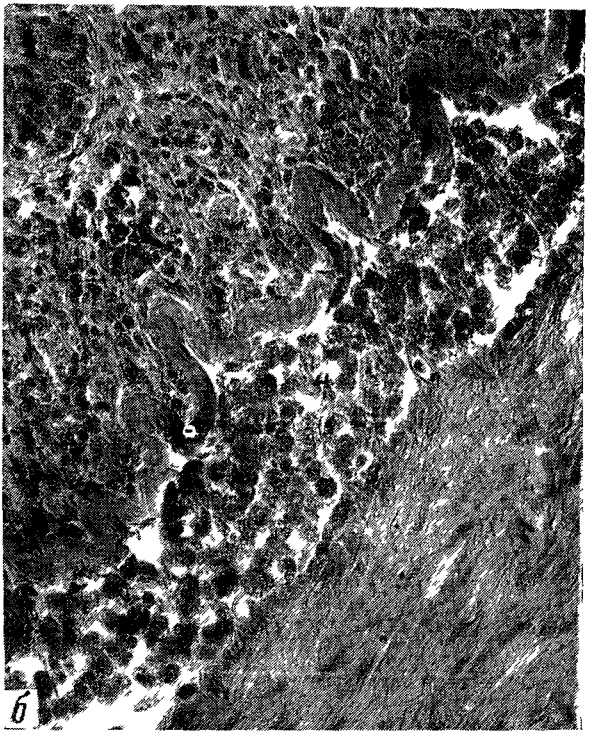


Рис 23 Поперечный срез переднего отдела средней кишки пеляди в возрасте 1+ (октябрь)

а — при увеличении 140
б — при 280
1 — эпителии
2 — собственная пластинка слизистои оболочки (tunica propria)
3 — компактный слой специализированного коллагена (stratum compactum)
4 — слои гранулосодержащих клеток (stratum granulosum)
5 — кольцевой слой гладкомышечнои оболочки
6 — продольный слой гладкомышечнои оболочки
7 — серозная оболочка (tunica serosa) [по Васильева Коровина, 1968]

рии относительно узкой собственной пластинки слизистой оболочки тонких дополнительных мембран.

В онтогенезе дифференциация стенки средней кишки пеляди осуществляется рано. У мальков (длина тела 8,6 см) кишка имеет уже сложное строение (см. рис. 24).

Как видно из изложенного выше, план строения переднего отдела средней кишки пеляди такой же, как у всех лососевых. Особенно большое сходство (относительно простой рельеф слизистой оболочки — одинарный компактный слой) обнаруживается, естественно, с сиговыми рода Coregonus Характер питания не оказывает существенного влияния на гистологическое строение этого отдела пищеварительного тракта Объясняется это тем, что в среднюю кишку лососевых рыб, обладающих хорошо выраженным желудком, попадают в значительной мере уже обработанные пищевые массы Данный участок пищеварительного тракта в значительно меньшей степени зависит от качества восприни-

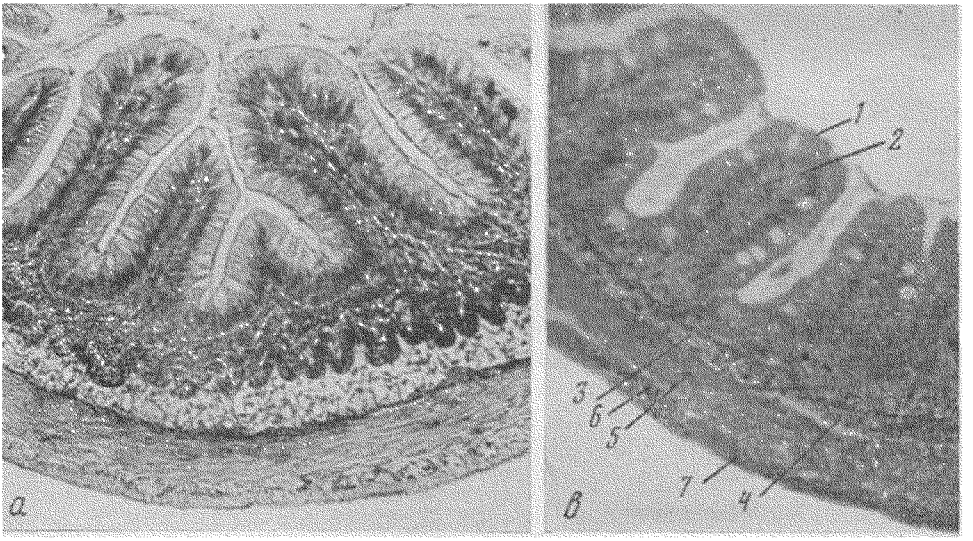


Рис 24 Поперечные срезы стенки переднего отдела средней кишки пеляди в возрасте 1 года у особи, трое суток голодавшей (*а*) и обильно питавшейся (*б*), и поперечный срез пилорических придатков пеляди в возрасте 2+ (*в*)

Обозначения те же, что и на рис 23

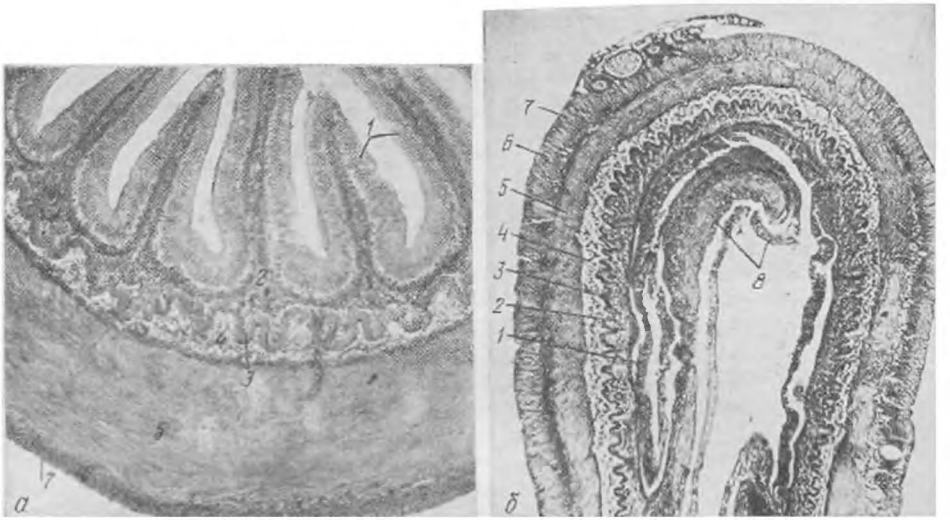


Рис. 25. Поперечные срезы пилорических придатков пеляди в возрасте 2+ (*а*) и спиральной кишки пеляди в возрасте 1+ (*б*)

Обозначения 1—7 как на рис 23, *8* — спиральная складка

маемой пищи. Следствием этого является значительно более медленный темп его изменения в филогенезе. Поэтому именно в средней кишке лососевых рыб могли сохраниться древние черты строения — спиральный клапан. Обнаружить эту структуру удалось благодаря применению гистологических методик — изучению серийных срезов. В настоящее время спиральный клапан описан у кеты Oncorhynchus keta (Walb), горбуши O. gorbuscha (Walb.), сальмотимуса Salmothymus obtusirostris oxyrhynchus (Steind.), ленка Brachymystax lenok (Pall.), радужной форели Salmo gairdneri Rich., лосося S. salar L., гегаркуни S. ischchan gegarkuni Kess., хариуса Thymallus thymallus (L.), валька Prosopium cylindraceum (Pall. et Penn.), нельмы Stenodus leucichthys nelma (Pall.), чира Coregonus nasus (Pall.) [Коровина, 1973, 1981; Коровина, Буланов, 1979; Коровина, Решетников, 1982; и др.]. В образовании спиральных складок у лососевых и сиговых рыб принимает участие вся слизистая оболочка и частично мышечная.

В заднем, расширенном отделе средней кишки взрослых особей пеляди четко выражены крупные складки, между которыми лежат менее высокие. Общее их число превышает пятьдесят. Подобные складки ранее рассматривались как поперечные, круговые и кольцевые [Jacobshagen, 1915, 1937]. Е. В. Бурмакин [1953] констатировал их наличие у пеляди даже без вскрытия кишки и считал их поперечными. Однако на вскрытой кишке хорошо видно, что они выклиниваются (рис. 19). Ана-

томо-гистологическое исследование показало, что они имеют спиральное расположение (рис. 25, *б*). В пределах витка складка бывает связана с кишечной стенкой не в одном, а даже в нескольких местах. В спиральную складку пеляди входят собственная пластинка слизистой оболочки и кольцевой слой мышечной оболочки. Последний, по-видимому, составляет ее основу и функционально в какой-то мере компенсирует слабое развитие в ней коллагеновых структур. От компактного слоя в спиральную складку отходят в некоторых местах в небольшом количестве лишь тонкие коллагеновые тяжи. На спиральной складке почти не развиты вторичные складки.

Таким образом, в результате проведенного исследования установлено, что пищеварительный тракт пеляди относительно короткий ($^3/_4$—$^4/_5$ длины тела). Анатомическое строение его типично как для сиговых, так и для лососевых рыб: глотка, пищевод, хорошо развитый *V*-образный желудок, средняя кишка и короткая задняя. Средняя кишка, в свою очередь, дифференцирована на ампулу, принимающую основную массу пилорических придатков, узкую кишку, в начале которой впадает тоже небольшое число придатков, и расширенный задний отдел с развитым спиральным клапаном.

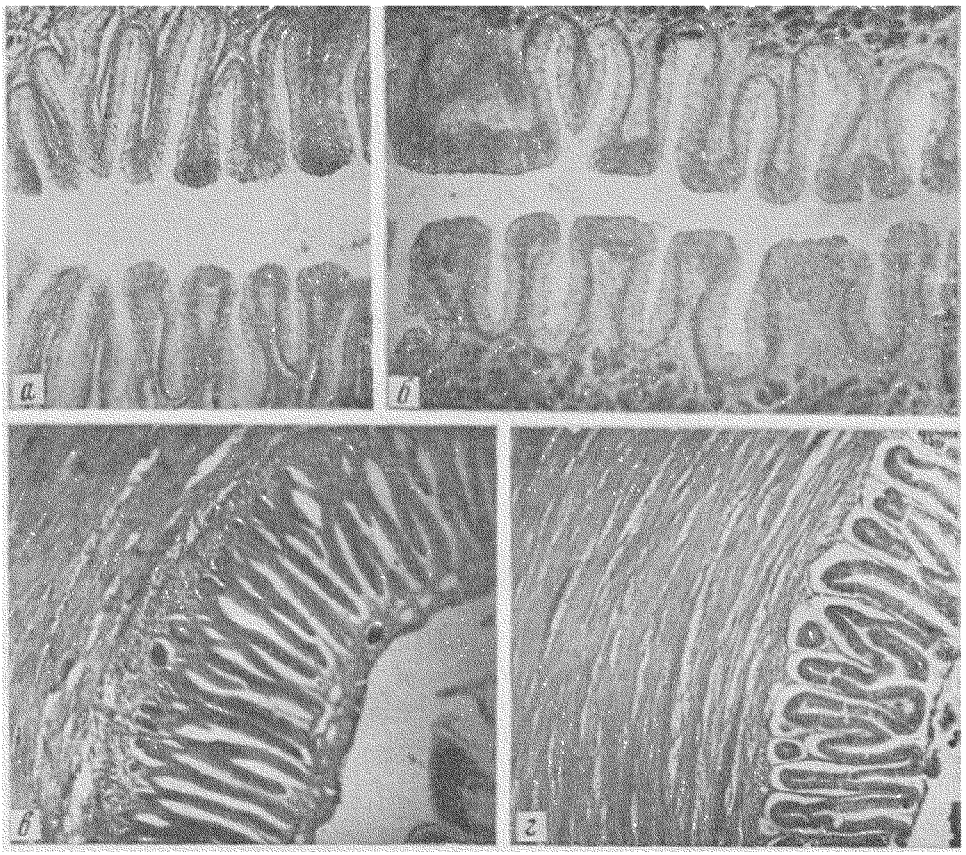
Многие исследователи констатировали наличие большой специализации к определенному типу питания в анатомическом строении переднего отдела пищеварительного тракта у разных видов рыб [Андрияшев, 1944, 1945; Еремеева, 1948; и др.]. Это вполне понятно, поскольку передний отдел пищеварительного тракта испытывает наиболее резкие и разнообразные воздействия при поглощении пищи. У исследованных нами рыб специализация в переднем отделе отчетливо выражена и касается в первую очередь положения и строения рта, особенностей жаберного аппарата, строения пищевода и желудка, а также количества пилорических придатков.

Пелядь в водоемах, богатых зоопланктоном, питается как типичный планктофаг. Основные компоненты ее пищи — планктонные ракообразные, однако при недостатке зоопланктона она переходит на питание бентосом, в том числе и моллюсками. Более подробно вопросы питания пеляди рассмотрены в следующей главе.

У взрослых особей пеляди в переднем отделе пищеварительного тракта четко выражены морфологические особенности адаптивного характера: конечный рот без зубов, совершенный цедильный аппарат с большим числом длинных и тесно расположенных тычинок (46—69).

По строению жаберного аппарата планктофаг пелядь резко отличается от другого представителя сиговых — чира (рис. 17), питающегося бентосом. У чира 19—24 жаберные тычинки и в среднем 182 пилорических придатка [Коровина и др., 1972].

Морфоэкологические адаптации сиговых рыб, связанные с характером питания, развиваются рано. Так, сравнение строения переднего отдела пищеварительного тракта одноразмерных мальков пеляди и чира показало, что пищевод у пеляди характеризуется более узкими складками и менее развитой мышечной оболочкой (рис. 26). Рельеф слизи-



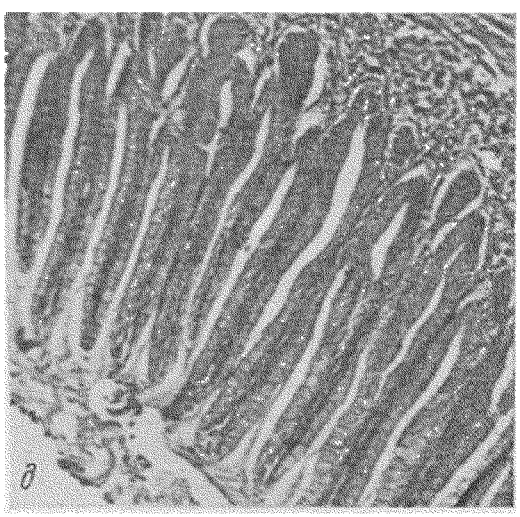


Рис 26 Поперечные срезы пищевода и желудка одноразмерных особей (8,6 см) пеляди (*а*, *в*, *д*) и чира (*б*, *г*)

а и *б* — поперечные срезы стенки пищевода,

д — складки слизистой оболочки в пилорической ветви желудка малька пеляди

стой оболочки пилорической ветви желудка у этих видов тоже разный: у пеляди длинные и тонкие складки, а у чира толще мышечная оболочка.

У желудочных рыб в среднюю кишку поступают в значительной мере уже обработанные пищевые массы. Поэтому у всех лососевидных рыб, обладающих хорошо выраженным желудком, строение средней кишки в меньшей степени зависит от типа питания, а обнаруженное большое сходство тонкого строения средней кишки у сиговых и лососевых рыб с разным типом питания свидетельствует о более медленных темпах эволюции этого отдела пищеварительного тракта [Коровина, Васильева, 1976]. Для всех лососевидных, в том числе и для пеляди, характерно сложное строение кишечника, в стенках которого хорошо развиты соединительнотканные и мышечные элементы. Это оказалось полезным не только для хищного питания (нельма), но и при питании бентосом. Планктофагам, казалось бы, не обязательно иметь столь мощную кишечную стенку сложного строения, однако это обеспечило возможность перехода пеляди с питания зоопланктоном на бентос. Сложное строение кишечной стенки обеспечивает возможности иметь широкий спектр питания (эврифагия), что дает известные преимущества виду.

Медленный темп филогенеза средней кишки лососевидных рыб обеспечил сохранение и развитие у них такой древней структуры, как спиральный клапан, который удлиняет путь прохождения пищи, способствует более полному и эффективному использованию питательных веществ. Таким образом, спиральный клапан компенсирует малую длину кишечника у этих рыб.

Кариотип

Важной характеристикой вида является набор хромосом, или кариотип. В искусственной гибридизации рыб применение цитогенетических методов позволило получить ряд важных результатов, связанных с гиногенезом и полиплоидией. За последние 20 лет пелядь стала важным объектом рыбоводства и селекции. Это обстоятельство требует проведения на современном методическом уровне селекционно-генетических исследований, в том числе и цитокариологических.

Кариотип пеляди был исследован рядом авторов. Р. М. Викторовский [1964] определил на эмбриональном материале у этого вида диплоидное число хромосом, равное 80, при общем числе плеч NF=96. Р. М. Цой [1970] указал другое число хромосом: 2n=74. По нашим данным [Кайданова, 1978, 1986, 1988], разброс диплоидного числа хромосом составляет от 70 до 78 при модальных числах хромосом 74 и 76, тогда как гаплоидные числа хромосом варьировали в пределах 35—40 при модальных значениях 37 и 38. Модальный диплоидный кариотип пеляди имеет NF=94+2m [Кайданова, 1978].

Кариологический анализ раннего эмбриогенеза позволил проследить связь хромосомных нарушений разного типа с таким важным рыбовод-

ным показателем, как выживаемость эмбрионов в первый месяц развития [Кайданова, 1986]. Этот анализ позволяет отчасти прогнозировать выход личинок после инкубационного периода. При проведении селекционных опытов по радиоционному гиногенезу также необходимы точные сведения о кариотипе пеляди, тем более что в ходе таких исследований встал вопрос о гетерогаметности у самок данного вида [Полякова, 1986].

При кариологических исследованиях раннего эмбриогенеза пеляди было выявлено два модальных диплоидных класса хромосом: 74 и 76. Доля каждого класса варьирует иногда в разные сезоны, в различных племенных стадах и опытных линиях. Однако в среднем доминирует модальное диплоидное число 74. Регулярно встречаются анеуплоидные клетки (как правило, гипоплоидные), несущие менее 74 хромосом. Их доля в общей выборке исследованных клеток составляет около 21%. Слабым местом метода давленых препаратов из бластодисков зародышей, который применяется при данных исследованиях, является невозможность применения колхицина, что, в свою очередь, препятствует установлению четкой морфологической картины кариотипа. Однако в отдельных клетках, находящихся на стадии среднепоздней метафазы, когда почти у всех хромосом можно определить место нахождения центромерного участка, морфологическая картина выявляется достаточно ясно. К сожалению, таких пластинок немного.

С помощью широко известного колхицинового метода неоднократно изучали кариотип пеляди, используя личинок, сеголетков, годовиков [Кайданова, 1978, 1988]. Сравнительно недавно был проведен еще один такой анализ соматических клеток почки на годовиках с применением окраски 2%-ным раствором Гимза на фосфатном буфере. Результаты этого исследования еще не опубликованы. В опыт были взяты 20 крупных годовиков пеляди весом 40—50 г. Рыбы прошли зимовку и перешли на активное питание, о чем свидетельствовало наполнение кишечника. У всех особей можно было практически безошибочно определить пол. Данные этого анализа представлены в табл. 12. Колхициновый метод выявил опять два модальных класса по числу хромосом — 74 и 76 при общем числе хромосомных плеч, равном 96. Несколько преобладал кариотип с 74 хромосомами в наборе, среди которых было 22 двуплечих (рис. 27, *А*). Относительно часто встречались клетки с 75 хромосомами (21 двуплечая хромосома), помимо клеток с модальными кариотипами (рис. 27, *Б*). Таким образом, как и во всех предыдущих исследованиях, мы обнаружили хромосомный полиморфизм по центрическим слияниям и разделениям как на межиндивидуальном, так и на внутрииндивидуальном уровне. Помимо этого, доля анеуплоидных клеток составила около 15% от числа изученных. Они в подавляющем большинстве случаев имели 70—72 хромосомы. Число двуплечих при этом варьировало от 18 до 20 хромосом. Поскольку число хромосом в анеуплоидных клетках достаточно стабильно, можно предположить, что в них происходит утрата хромосом из нескольких определенных пар. Эти данные в полной мере согласуются с очень интересным и развернутым иссле-

Таблица 12. Результаты кариологического анализа в соматических клетках годовиков пеляди

№ рыбы п/п	Пол	Диплоидное число хромосом								Всего клеток	В % к сумме
		70	71	72	73	74	75	76	77		
1	♂	—	—	—	—	1	—	—	—	1	0,8±0,8
2	♂	—	—	—	—	4	—	1	—	5	4,0±1,7
3	♀	—	—	—	—	3	—	4	—	7	5,0±1,9
4	♂	—	—	—	—	4	4	13	2	23	18,0±3,4
5	♀	—	—	1	—	4	—	2	—	7	5,0±1,9
6	♀	—	—	—	—	1	—	2	—	3	3,0±1,5
7	♀	—	—	—	—	9	1	1	—	11	8,0±2,4
8	♂	—	—	—	—	1	—	—	—	1	0,8±0,8
9	♂	—	—	—	—	1	—	—	—	1	0,8±0,8
10	♂	—	—	—	—	2	—	—	—	2	2,0±1,2
11	♀	—	—	—	—	2	4	—	—	6	5,0±1,9
12	♂	—	—	—	—	—	—	1	—	1	0,8±0,8
13	♀	—	—	2	—	6	1	5	—	14	11,0±2,7
14	♀	—	—	—	—	—	1	1	—	2	2,0±1,2
15	♀	—	—	—	—	7	12	6	—	25	19,0±3,5
16	♂	—	—	—	—	1	—	—	—	1	0,8±0,8
NF≠96	—	6	4	5	1	—	1	1	—	18	14,0±3,1
Всего клеток		6	4	8	1	46	24	37	2	128	100
В % к сумме		5,0±1,9	3,0±1,5	6,0±2,1	1,0±0,8	36,0±4,2	18,0±3,4	29,0±4,0	2,0±1,2	100	—

Примечание. Число хромосомных плеч (NF) — 96, число двуплечных хромосом — 19—26.

Рис 27 Кариотип пеляди

А — метафазная пластинка и раскладка самца пеляди, $2n=74$, стрелкой указаны две хромосомы с районами ядрышкового организатора (ЯОР),

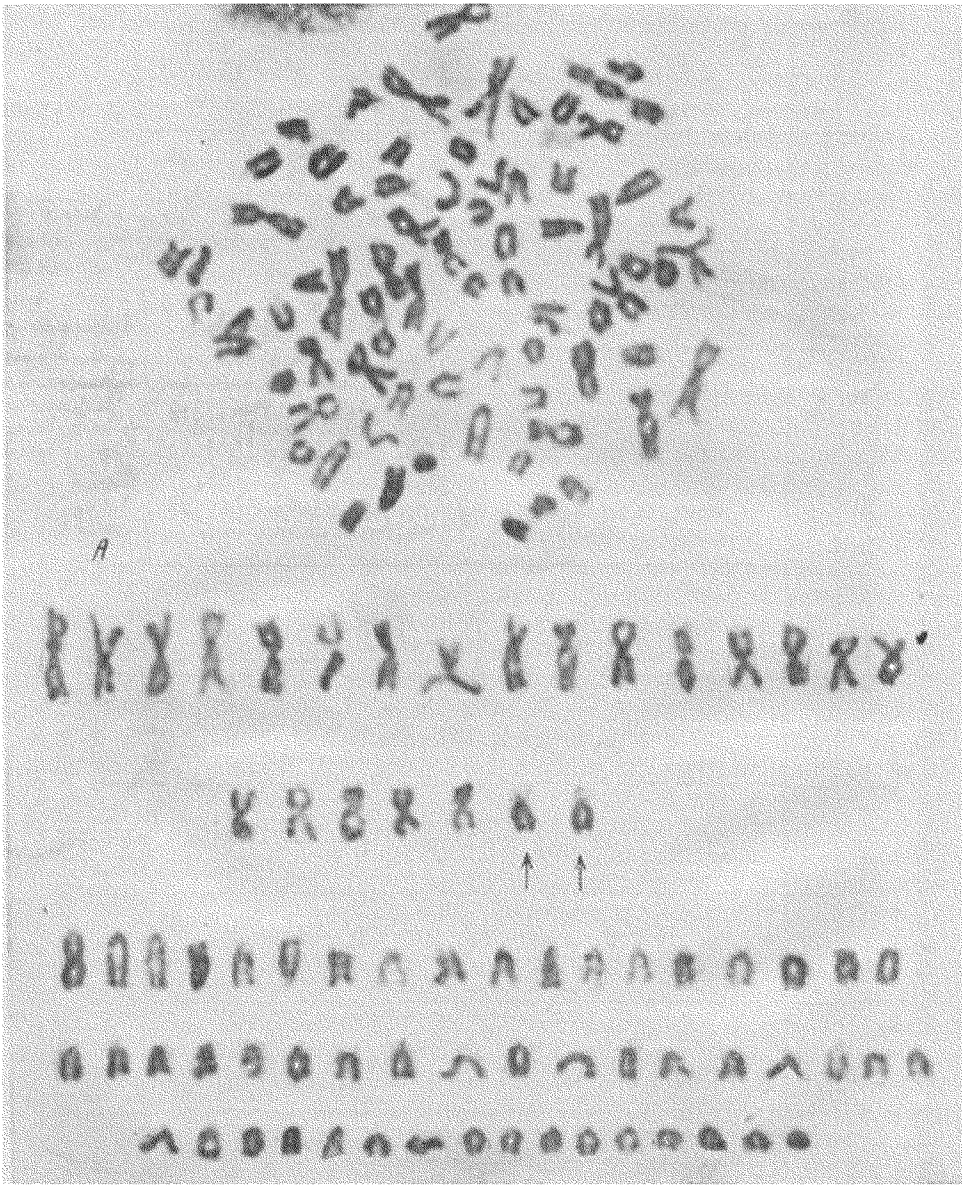


Рис 27 (продолжение)

Б — метафазная пластинка и раскладка самца пеляди, $2n=75$, стрелкой указаны 2 хромосомы с ЯОР

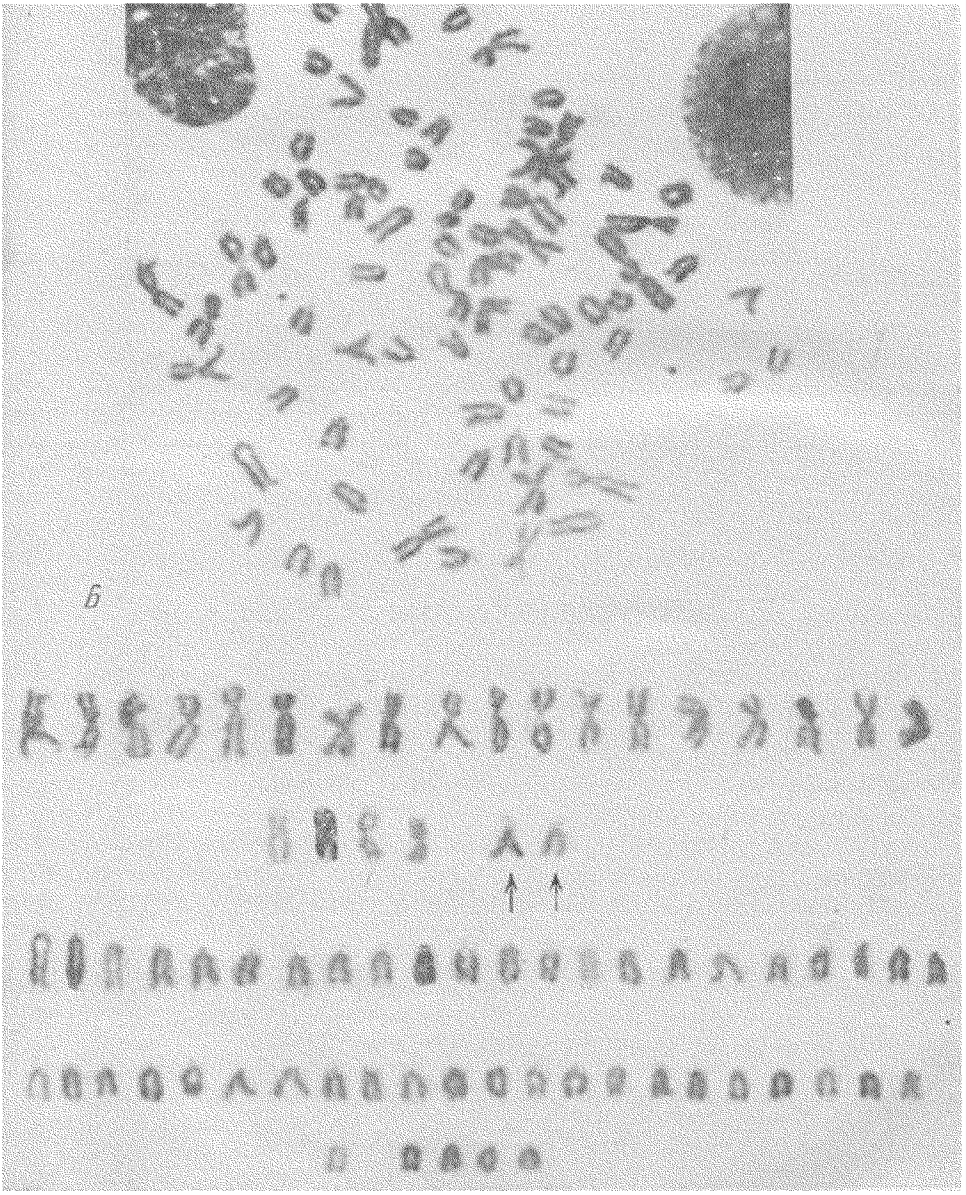


Рис. 27 (окончание)

В — метафазная пластинка и раскладка самки пеляди, $2n=76$, стрелкой указана одна хромосома с ЯОР

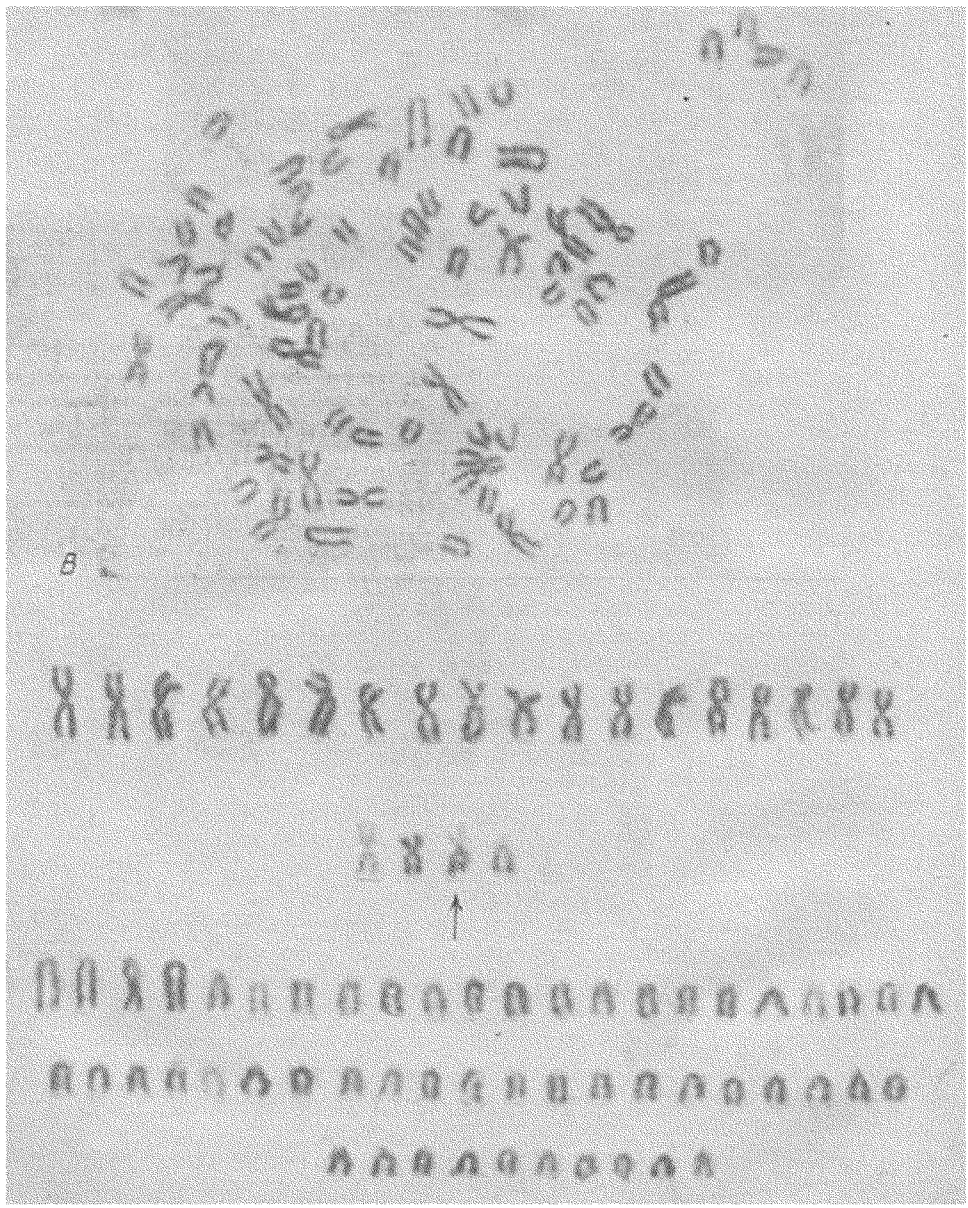


Таблица 13. Различие между полами у пеляди по числу хромосом с ядрышковым организатором (ЯОР) в соматических клетках

Пол	Число хромосом с ЯОР				Общее число изученных клеток
	1		2		
	Число клеток	%	Число клеток	%	
Самки	35	76±6,3	11	24±6,3	46
Самцы	6	20±7,3	24	80±7,3	30
P	<0,05		<0,05		76

дованием анеуплоидии хромосомных комплексов рыб, выполненным Е. Ю. Крысановым [1987], и не могут быть отнесены к методическим погрешностям, как это стало часто интерпретироваться в литературе.

В кариотипе пеляди особое внимание обращает на себя гетероморфная пара мелких субметацентрических (субтелоцентрических) хромосом, у которых короткие плечи несколько истончены и, как правило, слабо окрашены. Хотя нами не проведено дифференциальное окрашивание хромосом кариотипа пеляди, есть все основания по аналогии допускать, что эта пара хромосом имеет районы ядрышковых организаторов (ЯОР), число которых, как и у многих видов лососевидных рыб, равно 2 [Phillips, Ihssen, 1985]. При учете общего числа хромосомных плеч эта пара хромосом не учитывалась.

Самое интересное, что по этой паре хромосом был обнаружен значительный половой диморфизм. У самок в большинстве случаев четко видна одна хромосома этой пары, как правило, с удлиненными короткими плечами (рис. 27). У самцов чаще встречается в большей или меньшей степени гетероморфная пара таких хромосом (табл. 13, рис. 27). Половые различия по этой паре хромосом достоверны. Мы не будем делать вывод, что эта пара хромосом в кариотипе имеет прямое отношение к формированию пола у пеляди, однако такой хромосомный гетероморфизм отчасти может служить половым маркером. Нечто подобное было описано у атлантического лосося, и при этом было высказано предположение о гетерогаметности женского пола [Зелинский, Медведева, 1985].

Учитывая, что в ходе гиногенетических исследований пеляди уже встал вопрос о гетерогаметности женского пола [Полякова, 1986], мы считаем, что цитокариологическая особенность описываемой пары хромосом также может быть косвенным доказательством гетерогаметности самок данного вида.

Таким образом, исследования кариотипа пеляди продолжаются и в будущем, вероятно, появятся новые интересные наблюдения.

Глава 3

Питание пеляди в ареале и в новых местах обитания

Изучением питания пеляди в пределах ареала начали заниматься еще на рубеже XX в. Н. А. Варпаховский [1902] впервые установил, что пелядь в Оби питается в основном ветвистоусыми ракообразными. Планктонный тип питания он связывал с морфологическим строением рта и жаберного аппарата этого вида. Сходный характер питания был выявлен у пеляди в низовьях р. Енисея [Исаченко, Лавров, 1911].

Затем вопросы, связанные с изучением питания пеляди, надолго выпадают из поля зрения исследователей, и только в 1932 г. появляется статья И. Г. Юданова [1932] о питании этого вида. Интерес к пеляди постепенно возрастает в конце 30-х — начале 50-х годов. Выходит ряд работ, в которых приводятся данные по пищевому спектру пеляди в различных водоемах Обского бассейна, Енисея, Лены, Хатанги и других рек Восточной Сибири [Есипов, 1938; Романова, 1948; Сальдау, 1949; Бурмакин, 1941, 1953; и др.]. При этом проводился количественный анализ питания с указанием численности отдельных компонентов, частных и общих индексов наполнения. Преобладание в пище ветвистоусых ракообразных авторы связывали с высокой избирательной способностью пеляди. Однако эти исследования ограничивались летними месяцами, обработкой небольшого числа особей, в основном старших возрастов и поэтому могли дать только общую картину питания рыб.

Более подробное изучение питания пеляди в естественном ареале началось с середины 50-х годов, когда не только анализировался качественный и количественный состав спектра, но рассматривались его сезонная динамика и связь характера питания с состоянием кормовой базы водоема и возрастом рыб. К настоящему времени по этому вопросу накоплен обширный литературный материал, на основании которого проведем краткий обзор питания пеляди в озерах и реках ее естественного ареала.

Питание в озерах ареала

На северо-востоке европейской части СССР исследовано питание пеляди в водоемах Большеземельской тундры. В таежных озерах в составе пищи обнаружены как пелагические зоопланктеры, так и беспозвоночные животные, населяющие дно и прибрежные заросли [Соловкина, 1959]. Так, в пище пеляди из оз. Макарихаты (нижнее течение р. Усы) преобладали ветвистоусые ракообразные, а в оз. Большое Гудырье (среднее течение р. Печоры) в желудках рыб наряду с зоопланктерами присутствовали личинки стрекоз. Весьма разнообразен спектр питания у пеляди из Вашуткиных озер, включающий ветвистоусых, веслоногих ракообразных, личинок хирономид, ручейников, мошек, моллюсков.

Осенью и в начале зимы потребление бентосных форм особенно возрастало [Соловкина, 1966]. В оз. Кривом, относящемся к Просундской группе озер, основу пищевых комков пеляди составляли личинки хирономид, воздушные насекомые и водная растительность [Никитина, 1984].

Нужно отметить, что в пище пеляди в пойменных и материковых озерах Большеземельской тундры часто доминировали бентосные организмы, особенно личинки хирономид и имаго насекомых [Соловкина, 1966]. Молодь питалась личинками хирономид, представленных формами заиленных и чистых песков, древесного субстрата, камней, растительности. С ростом рыб в пище появлялись такие крупные объекты, как моллюски, ручейники, воздушные насекомые [Зверева, 1953]. В отдельных озерах потребляемые моллюски представлены очень разнообразно (Valvata sibirica, Sphaerium corneum, S. rectidens, Pisidium sp., Anisus acronicus) и их доля достигала 81% массы пищевого комка [Сидоров, 1974]. Остальные группы беспозвоночных, а также рыбы, их икра, фитопланктон, макрофиты, хотя и встречались часто в пищевых трактах, важной роли в питании пеляди не играли. В небольших и мелководных озерах пелядь кормилась преимущественно ветвистоусыми ракообразными родов Daphnia, Bosmina, Chydorus и веслоногими Heterocope appendiculata.

В озерах этого региона отмечено значительное колебание интенсивности питания пеляди в течение вегетационного сезона. При этом основной откорм приходился на конец июня — июль. Во второй половине сентября (в мелководных озерах раньше) индексы наполнения желудочно-кишечных трактов рыб резко падали, возрастало количество рыб с пустыми желудками, учащалось хищничество [Сидоров, 1974]. В частности, в середине сентября число питавшихся рыб не превышало 25%, а в начале октября (период нереста) у всех исследованных производителей желудки были пустыми [Соловкина, 1959].

Озера Сибири. При изучении пеляди, обитающей в оз. Ендырь, были прослежены изменения в питании рыб по мере их роста [Афанасьева, Савостьянова, 1960]. Так, у молоди пеляди коловратки составляли более половины содержимого желудочно-кишечных трактов. С увеличением размера сеголетков доля коловраток снижалась до 15—20% и в большем количестве потреблялись науплии веслоногих и молодь ветвистоусых ракообразных. Основу пищи рыб всех возрастов представляли босмины и крупные зоопланктеры родов Daphnia, Simocephalus, Polyphemus, Eudiaptomus. Организмы бентоса встречались в желудках редко и составляли всего 3—4% от их содержимого.

В озерах Красноярского края также наблюдалось преобладание в пище пеляди ветвистоусых ракообразных в летний период, а весной и поздней осенью отмечен переход на питание бентосными организмами, в первую очередь личинками хирономид [Вершинина, Позднухова, 1975]. Снижение интенсивности питания происходило в осенне-зимний период. Невысокая пищевая активность перед нерестом была и у пеляди в озерах бассейна Нижнего Енисея. Зимой в пище встречались бен-

тосные организмы, собственная икра, но основное время рыбы кормились ветвистоусыми ракообразными. В системе Советских озер (оз. Вымское) описано смешанное питание пеляди с преобладанием бентосных форм. Причем первое место принадлежало личинкам и куколкам хирономид, второстепенную роль играли личинки ручейников, жуков, а также моллюски, амфиподы и мошки. Зоопланктонные формы были представлены в питании главным образом циклопами и босминами. Когда зоной нагула пеляди служила литораль, как в оз. Маковском, кормом являлись прибрежные формы зоопланктона и бентоса.

Немало исследований посвящено пеляди из озер Якутии [Венглинский, 1962, 1963, 1976; Ларионов, 1969, 1969а; Дормидонтов, 1969; Кирилов, 1972; и др.]. Установлено, что пищевой спектр пеляди включал самые разнообразные систематические группы кормовых организмов. Из зоопланктона чаще потреблялись ветвистоусые родов Bosmina, Daphnia, Eurycercus, Bythotrephes; реже — веслоногие Eudiaptomus и Cyclops. Среди бентосных компонентов преобладали моллюски Pisidium sp., Bithynia contortrix, Limnea ovata и хирономиды. Из водорослей можно отметить Rivularia и Anabaena flasaquae. В пище пеляди преобладали массовые для данных водоемов кормовые организмы. Например, в оз. Аай многочисленные в озере бокоплавы составляли половину содержимого желудков пеляди. В бассейне Вилюя (Сыалахская группа озер) характер питания пеляди резко различался даже в близко расположенных водоемах. Исследователи отмечают избирательность пеляди к крупным объектам и переход на питание бентосом осенью при уменьшении биомассы планктонных ракообразных.

Имеются данные по сезонной динамике питания пеляди в озерах Чукотки (Илирнейско-Анюйская система), где летом основой пищи служили хирономиды, а осенью в питании доминировали веслоногие ракообразные [Тугарина, Постников, 1970].

Таким образом, спектр питания пеляди в озерах ее ареала включает организмы зоопланктона, бентоса, воздушных насекомых, рыб и растительность. В составе пищи пеляди преобладают массовые для данного водоема организмы. Планктонные ракообразные, в основном ветвистоусые, служат пищей пеляди в озерах с достаточным уровнем развития зоопланктона и чаще всего в летний период. Осенью обычен переход на питание бентосом. В целом характер питания определялся особенностями кормовой базы озер, ее сезонной динамикой. Пищевой спектр пеляди значительно различался в разных озерах, и в рассмотренных выше работах этот вид классифицируется исследователями от «типичного зоопланктофага» до эврифага.

Кроме озерной формы, существуют многочисленные популяции пеляди в реках Сибири и европейской части СССР. Специфичность питания речной формы пеляди связана с особенностями развития кормовой базы рек в условиях паводков, больших скоростей течения, слабого развития растительности и малых площадей заиления. Для описания характера питания пеляди в условиях реки приведем основные сведения из имеющихся литературных источников.

Питание в реках ареала

Обь. Условия питания пеляди пойменной системы Оби зависят от уровня воды, термического режима и развития кормовых организмов. Исследованиями установлены различия в питании пеляди в разных сорах Нижней Оби, где развитие зоопланктона подвержено резким колебаниям. При низкой численности планктонных ракообразных важную роль в питании пеляди играли нектобентические и бентические организмы. В частности, к доминирующим компонентам относились личинки и куколки хирономид. Большое значение как по частоте встречаемости, так и по массе в пище пеляди имели моллюски, в основном роды Lymnea, Sphaerium, Valvata, Bithynia [Крохалевская, Крохалевский, 1980; Брендаков и др., 1981]. Другие авторы приводят сведения о питании пеляди главным образом крупными формами планктонных ракообразных: Daphnia, Leptodora, Bythotrephes, Eudiaptomus.

Подробную картину сезонных и возрастных изменений в питании пеляди в полоях Оби описал А. А. Салазкин [1969]. Личинки поедали коловраток, науплий веслоногих и мелких босмин. Мальки потребляли копеподитов циклопов, половозрелых босмин и других мелких ветвистоусых. У полуторамесячных рыб до 15% пищевого комка составляли личинки хирономид (Psectrocladius) начальных стадий, ведущие планктонный образ жизни. К концу лета подросшие сеголетки кормились крупными ракообразными родов Daphnia, Polyphemus, Eudiaptomus Осенью в пище преобладали дафнии и босмины и встречались мелкие личинки хирономид Tanytarsus, Psectrocladius, Cricotopus (рис. 28). Основными компонентами питания пеляди в возрасте 1+, 2+ были ветвистоусые родов Daphnia, Bosmina, Chydorus, Leptodora, Polyphemus. Второстепенное значение имели диаптомусы, личинки ручейников и хирономид. В желудках половозрелой пеляди доминировали дафнии, обнаружены моллюски Pisidium, листоногие ракообразные Eistheria, личинки ручейников и хирономид.

В других реках Обь-Тазовского бассейна (Надым, Пур, Хадыты) наряду с зоопланктоном большую часть рациона пеляди составляли бентосные формы, в частности личинки хирономид и поденок [Бурмакин, 1941; Коломин, 1974, 1976; Слепокурова, Андриенко, 1978; Лугаськов, Прасолов, 1982].

Енисей. На основании собранных материалов в нижнем течении реки и в водоемах ее поймы Г. П. Романова [1948] и В. Н. Грезе [1957] относят пелядь к зоопланктофагам, интенсивно выедающим ветвистоусых ракообразных. Помимо этого, установлено, что енисейская пелядь потребляла моллюсков, доля которых значительно увеличивалась у старшевозрастных групп рыб [Гундризер, 1981].

В реках Якутии (Лена, Яна, Индигирка) в составе пищи пеляди летом преобладали ветвистоусые родов Daphnia, Leptodora, Bythotrephes. В р. Колыме основным кормом пеляди служили листоногие ракообразные Lyneeus brachiurus, а также моллюски, личинки насекомых, растительность и рачковый планктон [Новиков, 1966]. Описаны случаи

хищничества взрослой пеляди [Дормидонтов, 1969; Кириллов, 1972].

По европейской части СССР имеются данные о питании пеляди в р. Печоре и ее притоках. Показано, что значительное место в пище рыб занимали ветвистоусые ракообразные, особенно дафнии. Часто пелядь поедала личинок хирономид поденок, ручейников, имаго насекомых [Зверева и др., 1953]. В нижнем течении р. Печоры, в ее дельте, в среднем течении р. Усы и ее притоках первостепенными кормовыми объектами для сеголетков пеляди являлись мелкие ветвистоусые р. Bosmina, крупные рачки из родов Bythotrephes, Eurycercus, личинки хирономид и бокоплавы. Нередко пелядь питалась исключительно ветвистоусыми ракообразными. Вместе с тем отмечены случаи яркой эврифагии этого вида. Так, в р. Косью в желудках пеляди были найдены мальки гольяна, личинки хирономид, поденок, водные клещи, наземные насекомые, водоросли [Кучина, 1956; Соловкина, 1959].

Анализируя питание речной формы пеляди, можно отметить, что, как и в озерах, ее общий пищевой спектр очень разнообразен и значительное место в рационе рыб принадлежит ветвистоусым ракообразным. В то же время в откорме речной пеляди особенно важную роль играют бентосные организмы. Это связано с явлением дрифта в реках, когда в толще воды появляются и становятся доступными разнообразные бентосные формы. Особенно часто потребляются пелядью личинки и куколки насекомых. Среди объектов питания пеляди выделяются мелкие моллюски, которые широко распространены и доступны для потребления в реках, где небольшие глубины, песчаное дно и высокая прозрачность воды. Если в озерах наилучшие условия для откорма пе-

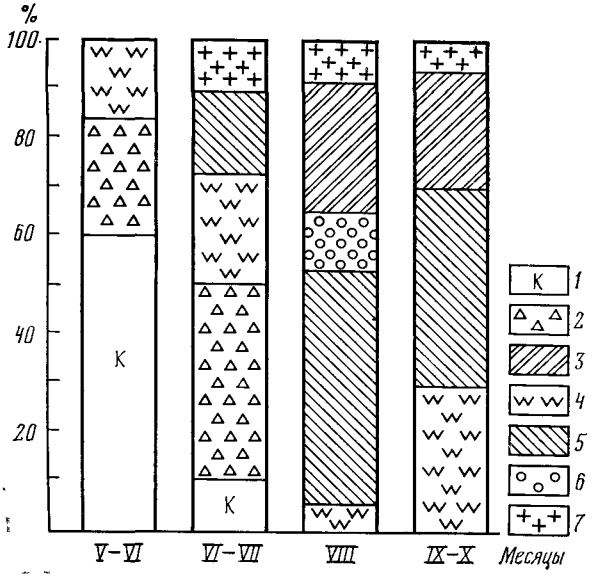


Рис. 28. Состав пищи мальков и сеголетков пеляди в сорах Нижней Оби (по материалам А. А. Салазкина)

1 — коловратки;
2 — молодь веслоногих;
3 — прочие веслоногие;
4 — молодь ветвистоусых;
5 — дафнии;
6 — полифемусы;
7 — хирономиды

ляди приходятся на конец мая — июнь (при вспышке численности зоопланктона и благоприятном термическом и газовом режиме), то в реках наиболее благоприятные условия питания чаще бывают в середине лета. В это время уровень воды в реках еще достаточно высок и при ее прогреве в массе развиваются кормовые организмы. Снижение пищевой активности у обеих форм пеляди приходится на осень.

Обобщая имеющийся материал по питанию пеляди в водоемах ее естественного ареала, следует подчеркнуть, что спектр питания пеляди различается не только в озерах и реках, в разных точках ареала, но и сильно меняется в течение сезона и в разные годы. Широта пищевого спектра пеляди и связанная с ним эврифагия обусловлены особенностями кормовой базы северных водоемов, которые характеризуются сравнительно бедной и весьма изменчивой кормовой базой и отсутствием в достаточном количестве какого-либо одного вида корма, которым бы популяция могла прокормиться круглый год [Решетников, 1963, 1964]. Пелядь легко переходит на питание разными объектами, потребляя массовый в водоеме корм. Наиболее доступным кормом для пеляди является зоопланктон, организмы которого имеют небольшие размеры и скорости плавания и способны образовывать агрегацию при высокой численности. Успешная охота в толще воды обеспечивается морфологическими особенностями строения ротового и жаберного аппарата: конечный рот и обилие жаберных тычинок. Чаще всего в пище пеляди преобладают пелагические зоопланктеры и бентосные организмы, представленные стадиями, ведущими планктонный образ жизни, мигрирующими формами и нектобентосом, т. е. пелядь, имея очень широкий спектр питания и являясь в этом смысле эврифагом, по типу питания относится к планктофагам, или видам, добывающим основную пищу в толще воды.

Пищевая пластичность пеляди ярко проявилась при акклиматизации, когда она попадала в самые разнообразные условия обитания. В связи с организацией наблюдений за приживанием и ростом пеляди при ее вселении в озера, водохранилища и пруды разных климатических зон появился целый ряд исследований по питанию пеляди в новых местах обитания.

Спектры питания в новых местах обитания

Этот цикл работ отличается от предыдущих более детальным изучением экологии пеляди, знание которой необходимо для успешного решения акклиматизационных задач. Были исследованы суточные ритмы питания пеляди разных возрастов, смена питания по сезонам, подробно описаны возрастные отличия в питании. Часто сбор материала по питанию рыб сочетался с подробными гидрохимическими и гидробиологическими исследованиями водоема, благодаря чему выявлены абиотические и биотические факторы, определяющие характер питания. Успех вселения зависит от системы пищевых отношений, складывающихся в водоеме, и поэтому много внимания было уделено межвидовым отноше-

ниям с местными видами рыб и внутривидовой конкуренции в популяциях пеляди.

Обширные сведения о питании акклиматизированной пеляди дают большие возможности для проведения его сравнительного анализа за пределами естественного ареала. В первую очередь сделаем краткий обзор спектров питания пеляди в различных регионах.

Изучение питания акклиматизированной пеляди начато В. Н. Абросовым [1967] на озерах Псковской области. К настоящему времени особенно много данных накоплено по озерам Северо-Запада РСФСР, где работы по интродукции пеляди были широко развернуты с середины 60-х годов.

В Псковской области результаты многолетних наблюдений на озерах Островито, Белое, Аллоль, Кривое показали, что основу пищи пеляди составлял зоопланктон (около 40 видов). Наибольшее значение имели представители родов Bosmina, Daphnia, Leptodora, Eudiaptomus, Mesocyclops. В отдельные периоды в большом количестве поедались бентосные организмы, особенно личинки, куколки хирономид и хаоборусы [Попов, 1967; Тихомирова, 1975; Ибнеева и др., 1976; Малашкин и др., 1976; и др.].

В Ленинградской области пелядь выращивалась в разнотипных озерах, и в составе пищи в зависимости от уровня развития кормовой базы преобладали зоопланктонные или бентосные организмы. В пищевом спектре богато представлены ветвистоусые и веслоногие ракообразные, хирономиды; отмечены хаоборусы, поденки, веснянки, ручейники, пиявки, жуки, водяные клопы, клещи, остракоды, моллюски, воздушные насекомые, растительность [Покровский и др., 1972; Богданова, 1976; Салазкин, 1976, 1982; Мельничук и др., 1978, 1980; Тихомирова, 1978, 1980; и др.].

В озерах Карелии в корме пеляди обнаружены зоопланктон, бентос, фитопланктон, воздушные насекомые, но главное значение в питании имели планктонные ракообразные р. Bosmina, Daphnia, Leptodora, Simocephalus, Eudiaptomus, Cyclops [Гордеева, 1964; Подболотова, 1968, 1978; Горбунова, 1979; Бабий и др., 1984; Дмитриенко, 1986; и др.].

В озерах Финляндии наблюдалось питание пеляди зоопланктоном: летом потреблялись ветвистоусые, зимой и весной — веслоногие. Незначительную часть пищи занимали личинки насекомых [Hakkari et al., 1984].

В Архангельской области общий спектр питания интродуцированной пеляди включал до 30 родов и видов кормовых организмов. Причем в озерах с низким уровнем развития зоопланктона и в р. Онеге пелядь потребляла преимущественно бентосные организмы. В озерах с более высокой биомассой зоопланктона основой пищи служили ветвистоусые и веслоногие ракообразные [Новоселов, 1984, 1985; Новоселов, Решетников, 1988].

В Вологодской области спектр питания пеляди включал более 50 видов кормовых организмов, преобладали планктонные организмы, причем от 57 до 86% среднегодового рациона составляли низшие ракооб-

разные. Соотношения компонентов, представленных пелагическими и прибрежными зоопланктерами, донной и нектобентической фауной, водорослями и воздушными насекомыми, значительно менялось как по сезонам, так и в разных озерах [Болотова, 1982, 1986, 1988].

На Урале в озерах Челябинской и Курганской областей в летний период пелядь кормилась преимущественно ветвистоусыми и веслоногими ракообразными, а весной и осенью в пище преобладали бокоплавы, ручейники и хирономиды [Мухачев, 1967; Нестеренко и др., 1975]. В оз. Аракуль трехлетки и четырехлетки пеляди летом потребляли дафний, а весной, осенью и зимой — веслоногих ракообразных [Любимова, Ковалькова, 1984].

В заморных карасевых озерах юга Тюменской области пелядь в зависимости от состояния кормовой базы переходила от потребления зоопланктона на питание бентосом. В некоторых озерах сеголетки и двухлетки кормились только зоопланктерами [Пивнев, Юхнева, 1976; Шеренкова, 1981; Ниязов, 1985].

В Ханты-Мансийском автономном округе в одних водоемах отмечено преобладание в пище пеляди планктонных ракообразных, в других — личинок и куколок хирономид [Шумилова, Слепокурова, 1981]. В оз. Атлер главными компонентами питания были дафнии, диатомусы и личинки хирономид [Салазкин, Филимонова, 1976].

В Новосибирской области в оз. Сартлан основу питания пеляди составлял зоопланктон. В летний период наибольшее значение имели дафнии, в другие сезоны года — циклопы [Нестеренко, 1976; Прусевич, 1984, 1985].

На Алтае в равнинных озерах пелядь наряду с низшими ракообразными охотно поедала бокоплавов [Лоскутова, Соловов, 1969; Соловов, Новоселова, 1978; Соловов, 1981]. В летний период в пище преобладал зоопланктон, встречались личинки хирономид, водных клопов [Новоселова, 1981].

В озерах Горного Алтая первое место среди пищевых компонентов по массе занимали моллюски и бокоплавы [Вершинин и др., 1980, 1981]. В озерах Завьяловской системы сеголетки постоянно питались веслоногими ракообразными [Новоселова, Веснина, 1983].

В Тувинской АССР в оз. Чатыгай в некоторые годы летом пелядь потребляла ветвистоусых и поденок, в другие — хирономид и бокоплавов, осенью поедала дафний и бокоплавов [Гундризер и др., 1978, 1980, 1982].

В Красноярском крае в оз. Цинголь ранней весной и в зимний период в питании преобладал бентос, в другое время — зоопланктон [Вершинина, Позднухова, 1975]. В оз. Большом пелядь питалась разнообразной пищей: в начале лета в желудках доминировали веслоногие ракообразные и организмы эпифауны, затем ведущая роль переходила к ветвистоусым. Важными компонентами пищи являлись также воздушные насекомые и куколки хирономид, но в целом преобладали планктонные ракообразные, составляющие от 70 до 84% суммарного рациона пеляди [Скопцов, 1983]. В Красноярском водохранилище пелядь кор-

милась ветвистоусыми (летом) и веслоногими (осенью) ракообразными [Ольшанская и др., 1977].

В Бурятии при выращивании пеляди в озерах в ее спектре питания отмечены около 30 видов зоопланктона и бентоса. Зимой потреблялись исключительно циклопы [Карасев, Шкатулова, 1977; Карасев, 1987].

В Забайкалье в Краснокаменском водохранилище питание зоопланктоном наблюдалось в первую половину лета, а затем доминирующими компонентами были личинки насекомых и молодь амурского чебачка [Горлачев, Горлачева, 1981]. В оз. Арахлей в весенне-летний период потреблялись ветвистоусые и насекомые, в осенне-зимний пищей пеляди служили веслоногие [Кухарчук и др., 1985].

В водоемах Казахстана, в оз. Шибынкуль весной потребляемые организмы в желудках пеляди представлены бокоплавами, имаго насекомых, личинками хаоборусов. Летом преобладали планктонные ракообразные. В пище также обнаружены личинки водных клопов, жуков и хирономид, осенью поедались бокоплавы и личинки хирономид. Аналогичный характер питания пеляди описан в оз. Арасан [Кенжалин, 1966; Ерещенко и др., 1975]. В Целиноградской области в оз. Жарлыколь пищевой спектр включал зоопланктон, бентосные организмы, воздушных насекомых, а осенью — икру рипуса [Фролова, Тютеньков, 1975; Фролова, 1976].

В Киргизии в оз. Сон-Куль в питании сеголетков преобладали ветвистоусые, у взрослой пеляди — бокоплавы. Осенью в пище отмечены моллюски [Никитин, 1966; Боярских, Толонбаев, 1977; Конурбаев, Толонбаев, 1977].

Помимо вселения пеляди в озера и водохранилища разных регионов страны, для выращивания посадочного материала часто используются пруды, особенно в центральных, западных и юго-западных областях европейской части СССР, где озерный фонд не богат. Питание пеляди в прудах имеет свою специфику, связанную в первую очередь с лимитирующим действием абиотических факторов. В связи с мелководностью, а часто и с продолжительным и теплым вегетационным сезоном (особенно в южных областях) наблюдается интенсивный прогрев воды, при котором сокращается зона нагула и угнетается пищевая активность пеляди. Кроме того, внесение удобрений для поднятия уровня развития зоопланктона вызывает сдвиг активной реакции среды и ухудшение газового режима, т. е. условия обитания пеляди часто далеки от ее экологического оптимума, что не может не сказаться на интенсивности питания рыб [Негоновская, Янковская, 1983]. Помимо того, своеобразие питания на первом году жизни заключается в большей зависимости спектра питания от развития зоопланктона как корма, доступного по размерам. В связи с изложенным выше рассмотрим отдельно пищевые спектры молоди пеляди, выращиваемой в прудах.

В центральных областях РСФСР в прудах отмечено как потребление сеголетками пеляди только зоопланктона, так и ее смешанное питание. Наибольшее значение из планктонных организмов имели коловратки, босмины, дафнии, а из бентосных — личинки хирономид [Ника-

норов, 1974; Мельник, 1975; и др.]. В прудах НВХ «Рыбное» пищевой спектр молоди очень разнообразен и включал до 70 видов кормовых организмов. Соотношение пищевых компонентов сильно менялось в отдельные годы и в разных прудах и зависело от степени интенсификации прудов [Янковская, Тихомирова, 1982].

В прудах ЦЭС ГосНИОРХ «Ропша» молодь пеляди питалась главным образом мелкими ветвистоусыми и копеподитными стадиями веслоногих. В первой половине лета до 10% массы пищевого комка составляли коловратки (рис. 29). По мере роста в пищевой спектр включались дафнии, диаптомусы, молодые личинки хирономид [Салазкин, Волошенко, 1979].

В Карелии в прудах Сямозерского рыбзавода основой пищи сеголеток были планктонные ракообразные [Дмитриенко, Юшкова, 1987].

В Новгородской области в прудах Никольского рыбзавода общий спектр питания сеголетков состоял из зоопланктонных организмов (дафний, моин, босмин, циклопов и др.), личинок ручейников, поденок, клопов, хирономид [Львова и др., 1980].

В прудах Прибалтики молодь в летние месяцы питалась преимущественно ветвистоусыми, а к осени в желудках увеличивалась доля хирономид [Андрушайтис, 1964; Волошенко, 1974].

В Белоруссии в прудах личинки пеляди питались мелким зоопланктоном (коловратки и молодь ветвистоусых), затем молодь потребляла босмин, зарослевых ветвистоусых, а также циклопов, летом в пище встречались и организмы эпибентоса; осенью преобладали воздушные насекомые [Штейнфельд, Дунке, 1962].

В прудах Украины наблюдали как смешанный характер питания, так и потребление сеголетками только зоопланктона [Носаль, 1957; Менюк, 1967; Шкорбатов, 1963].

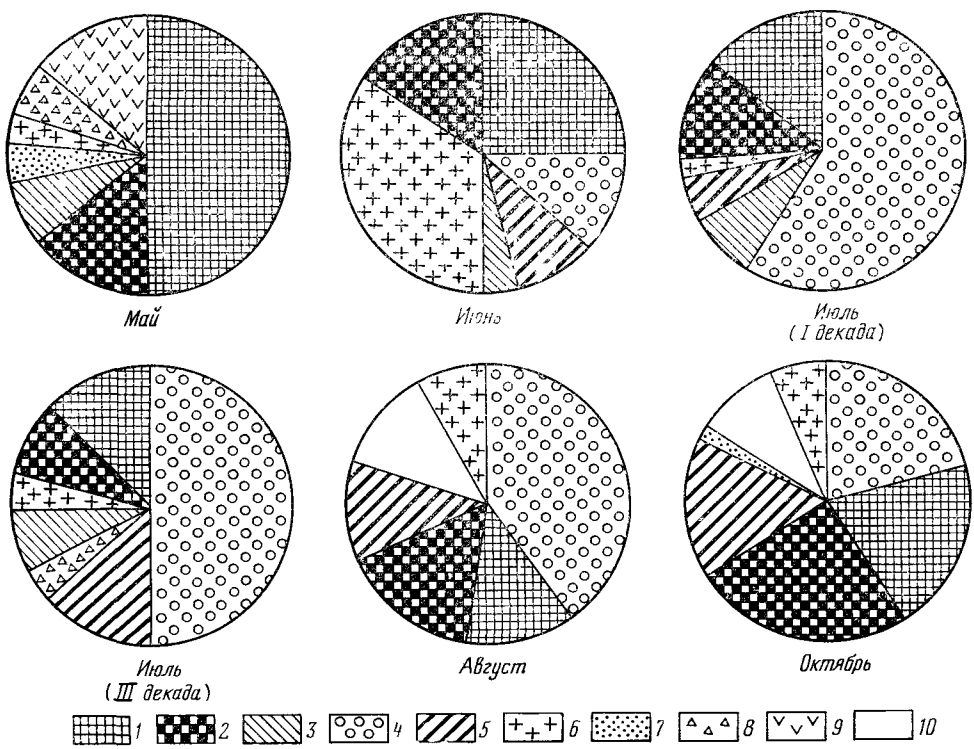
Известна практика применения прудов при рыбзаводах в Сибири, например в Иркутской области (Бельские пруды), где подращивается молодь пеляди для зарыбления Братского водохранилища. При благоприятных абиотических условиях отмечался одинаковый характер питания пеляди во все годы наблюдения: преобладали планктонные ракообразные, личинки и куколки хирономид. Личинки длиной 10,5—11,5 мм использовали в пищу копеподитов, циклопов. У личинок размером 12,5 мм треть содержимого кишечного тракта составляли мелкие личинки хирономид. С ростом молоди пищевой спектр расширялся за счет взрослых форм веслоногих, ветвистоусых родов Bosmina, Daphnia, Semocephalus, Chydorus и хирономид [Дзюменко Н., Дзюменко З., 1981].

К анализу материала по питанию пеляди в прудах можно добавить следующие основные особенности. Характер питания пеляди во многом определялся степенью интенсификации прудов, и состав пищи значительно различался в разных прудах и в отдельные годы. Молодь пеляди переходила от питания только зоопланктонными организмами на потребление самых разнообразных объектов, включая бентос, фитопланктон, воздушных насекомых. В целом в пищевом спектре прудовой пеляди преобладали мелкие, а также зарослевые формы зоопланктона и

мелкие личинки хирономид. Это связано не только с важной ролью размерной избирательности в питании рыб на первом году жизни, но и с особенностью кормовой базы прудов. Основной эффект интенсификации кормовой базы прудов выражается в преимущественном развитии мелких короткоцикловых видов зоопланктона, а из бентосных форм в массе успевают развиваться такие гетеротропные формы, как хирономиды. Кроме того, высокая степень зарастаемости благоприятствует возрастанию численности зарослевых форм. Сезонная динамика питания также отражала резкие спады и подъемы численности кормовых организмов при неустойчивом физико-химическом режиме прудов. Интенсивность питания пеляди сильно колебалась, особенно ухудшались условия питания в середине вегетационного периода при высоком прогреве и цве-

Рис. 29. Сезонные изменения состава пищи у молоди пеляди при выращивании в прудах [по: Салазкин, Волошенко, 1979]

1 — Simocephalus;
2 — Eurycercus,
3 — циклопы;
4 — дафния;
5 — прочие ветвистоусые;
6 — личинки хирономид,
7 — Eudiaptomus;
8 — остракоды;
9 — куколки хирономид;
10 — моллюски



тении воды. Более благоприятные условия питания пеляди отмечены в прудах с ключевой подпиткой.

Сравнительная характеристика питания пеляди в водоемах различного типа в новых для нее местах обитания отчетливо показывает связь характера питания с состоянием кормовой базы. Пелядь, интродуцированная в климатических зонах Северо-Запада СССР, Урала и Сибири, попала в условия, сходные с естественным ареалом. Характерной особенностью кормовой базы этих водоемов является неравномерное развитие зоопланктона в довольно короткий вегетационный период. Поэтому хотя зоопланктон и является неизменным компонентом питания, как наиболее доступный корм, но он не может обеспечить полностью пищевые потребности пеляди. В водоемах ареала и в новых местах обитания пелядь часто и в большом количестве потребляет бентос. Преобладание в пище той или иной группы кормовых организмов во многом определялось уровнем их развития. В водоемах с достаточным развитием зоопланктона, где он интенсивно потребляется пелядью, обычен сезонный переход на питание бентосом. В водоемах с низкой биомассой зоопланктона наблюдается смешанное питание, а если при этом бентос обилен, то в пище преобладают бентосные формы. Особенно это характерно для водоемов более южных районов (Алтай, Казахстан, Киргизия), где часто представители богатой донной фауны (главным образом гаммарусы, хирономиды и моллюски) являются основными кормами пеляди. Среди водоемов, используемых для пеляди, выделяются по своим условиям заморные озера. Кормовая база в них отличается бедностью видового состава, но высокой биомассой отдельных видов, поэтому спектр питания пеляди разных возрастов довольно однообразен (1—3 вида). Несколько обособленно следует рассматривать питание пеляди в мелководных озерах и прудах, где оно нередко лимитируется не наличием тех или иных кормовых организмов, а абиотическими факторами. В этих водоемах зоны нагула пеляди и доступность для нее кормовых объектов, с чем связана динамика пищевого спектра, часто определяются температурным и газовым режимами.

Заключая обзор работ по питанию пеляди, следует подчеркнуть, что высокая пищевая пластичность этого вида в естественном ареале и при акклиматизации проявляется как в разнообразии спектра питания, так и в потреблении наиболее массового и доступного корма.

В литературе вопрос о специфичности питания пеляди решается неоднозначно. Одни авторы склонны относить пелядь к типичным зоопланктофагам, а поедание кормовых организмов других групп объясняют только недостатком зоопланктона. Потребление бентоса («несвойственного корма») обычно рассматривают как «вынужденное питание», при котором происходит снижение темпа роста пеляди [Бурмакин, 1953; Андрушайтис, 1963; Абросов, 1967; Подболотова, 1977; Мельничук, 1980, 1982]. При этом исследователи считают, что планктофаг-пелядь обладает ярко выраженной избирательностью, под которой подразумевают способность рыб питаться «излюбленными видами» кормовых организмов. Основанием для разделения потребляемых кормовых орга-

низмов на излюбленные и избегаемые служат широко применяемые индексы элективности [Шорыгин, 1939; Ивлев, 1955; Jacobs, 1974], недостатки которых неоднократно обсуждались в литературе [Юрочко, 1976; O'Brien, Vinyard, 1974; и др.]. Хиатт [1983] различает три основных момента, влияющих на достоверность этого показателя. Во-первых, неудачное взятие проб, особенно при высокой агрегированности кормовых организмов. Во-вторых, существует неодинаковая вероятность поимки объектов орудиями лова и рыбами. В-третьих, соотношение пищевых компонентов может изменяться в связи с их различной скоростью переваривания.

Используя индексы элективности, многие исследователи определяли излюбленный для пеляди вид зоопланктона. Если суммировать эти сведения, то список включит все распространенные виды планктонных ракообразных. Можно согласиться с мнением Бола [Bohl, 1982], что применение этого индекса особенно должно быть ограничено в естественных экосистемах, где концентрация гидробионтов и их уязвимость для рыб значительно варьируют.

Другая группа авторов, констатируя широкий спектр питания пеляди, подчеркивает потребление рыбами наиболее массового корма в водоеме, предпочтение крупных объектов и отсутствие избирательности к определенным видам кормовых организмов. Приводятся данные о смешанном питании пеляди и при высокой биомассе зоопланктона, а также увеличении темпа роста при переходе на потребление бентосных форм [Венглинский, 1966; Горбунова, 1967; Лоскутова и др., 1969; Норенко, 1977; Новоселова, 1981; Мельничук, 1982; и др.].

Складывается мнение, что противоречивые объяснения характера питания пеляди связаны с представлениями исследователей о фильтрационном способе питания рыб-планктофагов и с существованием упрощенной классификации мирных рыб по типу питания в зависимости от строения ротового и цедильного аппаратов. Предполагая, что пелядь, имеющая многочисленные и густо посаженные жаберные тычинки, должна фильтровать зоопланктон, многие авторы объясняют ее широкий пищевой спектр, включающий различные систематические группы гидробионтов, или вынужденным питанием, или отсутствием избирательности.

В настоящее время известно, что рыбам-планктофагам более свойственно выборочное питание с поштучным схватыванием объектов, а фильтрационный способ имеет место только при постоянной и высокой концентрации планктона [Ивлев, 1955; Медников, 1962; Решетников, 1964, 1980; Гиляров, 1987; Brooks, 1968; Confer, Blades, 1975; Mellois, 1975; Seghers, 1975; Confer et al., 1978; Janssen, 1978; и др.]. Попытки исследовать механизмы формирования пищевого спектра пеляди с позиций выборочного питания единичны [Скопцов, 1983; Андреяшкин и др., 1983; Болотова, 1986, 1988].

Преобладание в пище пеляди зоопланктона связано с его большей доступностью (многочисленность, образование скоплений, небольшие размеры и скорости плавания, обитание в толще воды). Но будет не-

правильно сводить статус пеляди как планктофага к питанию только зоопланктоном. Необходимо учитывать, что, потребляя организмы, формально относящиеся к бентосу, но ведущие на какой-либо стадии развития или в определенное время суток планктонный образ жизни, пелядь при обитании в толще воды сохраняет планктонный тип питания [Алексеев, 1985; Бельтенев, Ерофеев, 1985; Болотова, 1986].

Известно, что эффективность питания зависит от времени, потраченного рыбой на поиск жертвы, ее обработку, а также от калорийности корма. С одной стороны, это связано с поисковыми возможностями рыб (размером, морфологическими особенностями ротового аппарата, органами чувств, экологической валентностью). С другой стороны, эффективность питания определяется доступностью корма, его обилием, совпадением пространственно-временного распределения жертв и их потребителей, заметностью и уязвимостью кормовых объектов. Причем последнее связано с размерами, пигментированностью, мобильностью, степенью агрегированности жертв, а также с миграциями и поведенческими реакциями, защитными морфологическими приспособлениями и наличием укрытий.

Избирательность в питании пеляди, под которой понимается нарушение соотношения компонентов в рационе относительно наблюдаемого в среде, зависит и от таких абиотических факторов, как освещенность, температурный и газовый режимы, ветровое перемешивание водной толщи, прозрачность воды, состояние грунтов, зарастаемость водоема.

Изучение факторов, влияющих на выбор жертвы у пеляди, особенно актуально в связи с созданием озерных товарных хозяйств для ее выращивания. Их рентабельность зависит от совпадения ожидаемой рыбопродуктивности с фактически получаемой, правильного расчета плотности посадки рыб, соответствия пищевых потребностей рыб кормовым ресурсам используемого водоема. Все это требует детального знания экологии пеляди, поэтому практической необходимостью стало на сегодняшний день уточнение ранее исследованных вопросов и расширение круга изучаемых проблем.

Так, множество наблюдений посвящено изменению характера питания пеляди с возрастом рыб, потому что правильный выбор рыбохозяйственного статуса водоема (питомник, нагульный, маточный) зависит от того, насколько размерно-видовая структура кормовой базы будет соответствовать особенностям питания выращиваемой группы. В связи с проблемой жизнестойкости рыбопосадочного материала появилась целая серия работ о питании личинок пеляди в разных условиях: в естественных водоемах, при садковом подращивании на естественных и искусственных кормах, при заводском выращивании в лотках, бассейнах и других способах. Разработка новых приемов биотехники позволила выяснить некоторые биохимические, физиологические аспекты в питании молоди пеляди и установить роль абиотических факторов, влияющих на питание (температура, освещенность, качество корма и т. д.). Много внимания было уделено исследователями сезонному изменению характера питания в зависимости от состояния кормовой базы водоемов, в резуль-

тате чего установлены основные закономерности, необходимые для прогноза общего спектра питания пеляди при ее выращивании. Остановимся на этом вопросе более подробно.

Сезонные изменения в питании

Особенности годового откорма пеляди в северных водоемах ареала и за его пределами отражают общую картину развития кормовой базы этих водоемов [Соловкина, 1966; Богданова, 1967; Подболотова, 1968, 1977; Покровский и др., 1972; Ибнеева и др., 1976; Нестеренко, 1976; Пивнев, Юхнева, 1976; Салазкин, Филимонова, 1976; Салазкин, Волошенко, 1979; Тихомирова, 1980; Любимова, Ковалькова, 1984; Новоселов, 1984, 1985; Болотова, 1986, 1988; Новоселов, Решетников, 1988; и др.].

В северных водоемах наблюдаются значительные сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона как в целом, так и для отдельных его групп. Для большинства озер характерны два пика: весенне-летний и осенний. Первый создается в основном коловратками и ветвистоусыми (или коловратками и веслоногими), второй — ветвистоусыми и веслоногими ракообразными. Своего максимума биомасса зоопланктона достигает в мае — июне, минимальные значения приходятся на середину лета. Сезонная динамика бентоса определяется главным образом обилием в водоемах гетеротопных форм, в связи с чем обычны резкие пики и спады численности и биомассы донных организмов. Наименьшие значения биомассы наблюдаются при вылете имаго насекомых, часто в начале лета. К концу вегетационного сезона происходит увеличение численности и биомассы организмов бентоса при отрождении новых генераций насекомых и росте гидробионтов. Зимой уровень развития кормовой базы обычно низкий.

В подледный период пелядь питается с наименьшей интенсивностью, часто встречаются рыбы с пустыми желудками. Пищевой спектр однообразен и представлен веслоногими, чаще циклопами (р. Mesocyclops), встречаются личинки хирономид.

В марте—апреле в пище продолжают доминировать веслоногие, в некоторых озерах основу питания составляют личинки хирономид и хаоборусов. В мае при массовом вылете насекомых взрослая пелядь интенсивно потребляет куколок хирономид, поденок, веснянок, личинок ручейников, встречаются в желудках мелкие моллюски. Индексы наполнения в конце месяца резко увеличиваются (100—400‰ и более) в связи с обилием крупных кормовых объектов. В это же время значительную роль в питании рыб могут играть веслоногие ракообразные. У личинок пеляди основной пищей в мае являются коловратки (роды Kellicotia и Keratella) и молодь веслоногих.

В летний период наибольшее значение в питании пеляди имеют ветвистоусые ракообразные (табл. 14). Причем они преобладают в пище все лето (лишь иногда со второй половины лета), или наблюдается переход на питание веслоногими с середины летнего периода. В середине лета также обычен спад в питании, доминирование в пищевом спектре бен-

Таблица 14. Состав пищи пеляди в оз. Макаровском в летний период 1985 г.

Кормовые организмы	Дата сбора материала															
	8 VI		17.VI		1.VII		16.VII		6.VIII		24.VIII		12.IX		27.IX	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Ветвистоусые																
Bosmina coregoni	—	—	1	23	1	21	10	55	40	89	1	5	1	31	1	45
B. obtusirostris	—	—	21	100	—	—	41	95	—	—	1	5	—	—	—	—
Daphnia cristata	—	—	1	31	—	—	32	100	34	100	15	60	—	—	—	—
D. cuculata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27	100	5	50	11	100
D. longispina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	15	1	44	1	64
Ceriodaphnia affinis	—	—	—	—	—	—	—	—	3	70	—	—	30	100	24	100
Chydorus sphaericus	—	—	2	39	—	—	—	—	1	40	1	20	—	—	—	—
Diaphanosoma brachyurum	—	—	—	—	—	—	—	—	3	40	—	—	—	—	—	—
Alona costata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	20	—	—	—	—
Leptodora kindtii	—	—	—	—	—	—	—	—	4	21	—	—	—	—	—	—
Веслоногие																
Heterocope appendiculata	—	—	—	—	—	—	1	11	—	—	—	—	—	—	—	—
Eudiaptomus graciloides	—	—	—	—	36	57	—	—	7	57	51	100	1	19	—	—
Mesocyclops oithonoides	100	100	74	100	61	71	10	95	6	44	—	—	58	100	60	100
Личинки хирономид	—	—	1	23	—	—	—	—	1	17	—	—	—	—	—	—
Личинки Chaoborus flavicola	—	—	—	—	—	—	3	32	1	11	1	10	2	38	2	36
Hydrocarina	—	—	—	—	—	—	1	16	—	—	—	—	—	—	—	—
Ostracoda	—	—	—	—	1	14	1	25	—	—	—	—	1	31	1	27
Воздушные насекомые	—	—	—	—	1	7	1	10	1	5	1	10	1	13	—	—
Индекс наполнения, ‰	68		38		69		61 и 38		53		45		57		41	
Число рыб	15		13		14		19		29		20		16		11	
Длина рыб, см	10—12		12—16		12—15		13 и 25		14—25		15—17		15—16		26	
Масса рыб, г	10—12		12—16		30		34 и 218		44—267		44—267		56		261	
Возраст рыб, лет	1+		1+, 2+		1+		1+ и 2+		1+, 2+		1+, 2+		1+		2+	

Примечание. 1 — процент по весу; 2 — частота встречаемости, %.

тосных, мигрирующих форм и воздушных насекомых. Разнообразие спектра питания пеляди увеличивается к концу лета за счет бентосных, нектобентосных организмов и зарослевых форм. Наиболее активный откорм пеляди приходится на июнь, часто в питании преобладают босмины при вспышке их численности в водоеме. В большом количестве могут потребляться веслоногие, в основном копеподитные стадии. В периоды массового вылета комаров и звонцов значительную долю содержимого желудков рыб составляют личинки, куколки и субимаго этих двукрылых. В июле в связи с уменьшением биомассы зоопланктона и увеличением разнообразия бентосных форм пищевой спектр рыб расширяется: поедаются водные клопы, клещи, личинки и имаго жуков, личинки хаоборусов, хирономид, ручейников и поденок. Из зоопланктона большое значение имеют пелагические ракообразные родов Daphnia, Ceriodaphnia, Diaphanosoma. Характерным компонентом рациона пеляди в июле является Leptodora kindtii, максимум развития которой приходится на середину лета. В отдельных водоемах в пище пеляди преобладают веслоногие родов Heterocope, Eudiaptomus.

Август — период минимальной за вегетационный сезон пищевой активности пеляди вследствие наибольшего прогревания водной толщи. В это время добычей пеляди становятся представители насекомых, мигрирующие к поверхности воды после завершения личиночных стадий развития. Пищевой спектр часто отличается крайним разнообразием. Много зарослевых форм в связи с высокой зарастаемостью водоемов. Большое значение в питании могут иметь зоопланктеры из таких родов, как Daphnia, Ceriodaphnia, Bosmina, Chydorus, Simoceptalus, Eurycercus, Cyclops, Eudiaptomus. В желудках увеличивается количество воздушных и наземных насекомых, особенно во время сильных ветров (Homoptera, Diptera, Hymenoptera, Coleoptera). В конце лета нередко весомую долю пищевого комка занимают моллюски (Pisidium, Limnea, Valvata, Euglesa, Bythinia).

Осенью в питании пеляди можно выделить несколько характерных особенностей. Это прежде всего переход на бентосное питание при увеличении численности донных организмов и переход на питание веслоногими ракообразными (в основном диаптомусами и циклопами). В отдельных водоемах наблюдается вспышка численности ветвистоусых ракообразных, чаще дафний и босмин, и тогда они начинают преобладать в питании рыб. Следует также отметить, что в мелководных и сильно зарастаемых водоемах, где в летний период постоянно доминируют в пище бентосные и зарослевые формы, осенью при отмирании растительности наблюдается переход на питание зоопланктоном. Из других объектов чаще всего в желудках пеляди в осенний период можно отметить моллюсков, личинок хирономид, клещей, семена растений.

В ноябре интенсивность питания рыб при низком уровне развития кормовых организмов заметно уменьшается, а у половозрелых рыб резко падает уже в октябре перед нерестом. Наиболее яркая особенность питания осенью — хищничество. В желудках пеляди обнаружены молодь гольяна, карася, окуня, верховки. Отмечены случаи каннибализма и

поедания как собственной икры, так и икры других видов рыб [Гулин, 1963; Соловкина, 1966; Попов, 1967; Кузьмин, 1976; Кучина, 1976; Новоселов, 1984; Болотова, 1988; и др.].

Описанные выше закономерные изменения в характере питания озерной пеляди по сезонам года наиболее характерны для озер европейской части СССР. Естественно, в каждом регионе имеются свои особенности в сезонных ритмах откорма пеляди. Так, сезонная смена пищи может быть не выражена в заморных озерах, где кормовые объекты в массе представлены 1—3 доминирующими видами зоопланктона. Аналогичная картина может быть в удобряемых питомниках, где доминантом в зоопланктоне становится короткоцикловый вид босмины и она преобладает в питании пеляди весь сезон.

Характерные черты сезонной динамики питания пеляди в водоемах Алтая, Забайкалья, Казахстана и Киргизии описаны рядом авторов [Лоскутова, Соловов, 1963; Ерещенко, Вотинов, Глушкова, 1975; Фролова, Тютеньков, 1975; Фролова, 1975; Соловов, Новоселова, 1978; Гундризер и др., 1980; Вершинин и др., 1980; Горлачев, Горлачева, 1981; Кухарчук и др., 1985; и др.]. Подъемы пищевой активности пеляди часто приходятся на весенний и осенний периоды, в основном это связано с температурой. Нередко главным компонентом пищи пеляди в течение вегетационного сезона является озерный бокоплав, активный период размножения которого продолжается с мая по сентябрь. В зимний период бокоплавы также обнаружены в питании пеляди, когда эти кормовые объекты в массе скапливаются в слое воды подо льдом. Кроме того, с февраля по май большое значение в питании играют личинки хирономид. Летом рацион пеляди может состоять из ветвистоусых или веслоногих ракообразных, а при высоком прогреве воды и обитании пеляди в придонных слоях воды в основном потребляются личинки насекомых и моллюски. Осенью к доминирующим компонентам следует отнести личинок хирономид, бокоплавов, моллюсков, реже веслоногих ракообразных. Отмечены случаи хищничества (амурский чебачок) и поедания икры рипуса.

В некоторых водоемах Красноярского края и Забайкалья активное питание пеляди продолжается и зимой [Карасев, Шкатулова, 1977; Прусевич, 1984; Карасев, 1987].

Своеобразны изменения сезонного ритма откорма и состава пищи пеляди в реках [Соловкина, 1959; Крохалевская, Крохалевский, 1980; Крохалевская, 1981; Новоселов, 1984]. В мае—июне в питании пеляди преобладают моллюски, пиявки, личинки хирономид, гелеид, ручейников и весняков; индексы наполнения в это время невелики.

В июле и августе одним из основных компонентов становятся планктонные ракообразные, которые в массе развиваются при прогревании водной толщи. Часто большую долю содержимого желудков занимают воздушные насекомые. На этот период приходится максимум интенсивности питания, т. е. по сравнению с озерами в реках наблюдается сезонный сдвиг максимума в питании пеляди на 1—2 мес позднее. Осенью индексы наполнения снижаются, из кормовых объектов преимущественно

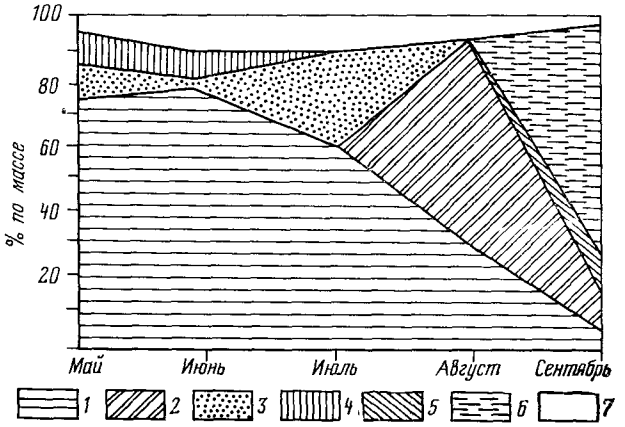


Рис. 30. Сезонные изменения характера питания пеляди в р. Онеге в 1982 г. [по Новоселов, 1984]

1 — бентосные организмы;
2 — веслоногие ракообразные;
3 — воздушные насекомые;
4 — растительность,
5 — ветвистоусые ракообразные;
6 — молодь окуня;
7 — прочие организмы

потребляются веслоногие, личинки хирономид и ручейников, моллюски. Известно поедание речной пелядью молоди окуня (рис. 30).

Завершая анализ сезонной динамики питания пеляди, следует подчеркнуть, что имеющиеся в литературе данные по накормленности рыб приходится использовать осторожно для сравнительных обобщений, так как авторами не приводится время суток, в которое отлавливалась рыба. Для пеляди установлен четкий суточный ритм откорма и отмечены значительные колебания индексов наполнения желудочно-кишечных трактов в течение суток. Поэтому отсутствие данных по среднесуточной накормленности делает сравнение индексов наполнения некорректным, за исключением материала тех исследователей, где есть данные по суточному ритму. Поэтому остановимся подробнее на анализе суточного ритма откорма.

Суточная ритмика питания

Первое наблюдение за суточным ритмом питания пеляди было проведено А. В. Сычевой [1955] в оз. Вымском бассейна р. Турухан. Несмотря на сравнительно небольшой объем собранного недифференцированного по возрастам материала, выявлены следующие закономерности. В августе в течение суток накормленность нарастала от утренних часов к полудню, во второй половине дня отмечался спад и новый подъем в вечерние часы.

Аналогичный ход суточной активности установлен для пеляди, акклиматизированной в оз. Валдайском [Богданова, 1967]. Рыбы в возрасте 1+, 4+ активно питались с 8 ч утра до полудня, а второй максимальный подъем приходился на 20 ч. Ночью индексы наполнения желудочно-кишечных трактов имели минимальные величины.

Значительно подробнее изучался суточный ритм питания пеляди Т. И. Подболотовой [1976] в карельском лесном оз. Ковер-ламба. Рассмотрена зависимость суточной ритмики от освещенности, температуры

воды и развития кормовой базы в сезонном аспекте. В мае наибольшая накормленность рыб в возрасте 2+, 3+ приходилась на светлое время суток; индексы наполнения нарастали к 16—18 ч, после чего пищевая активность снижалась до утренних часов. В июне, с наступлением белых ночей (обстоятельством, благоприятным для питания визуального охотника, каким является пелядь), отмечено повышение накормленности к 2 ч. После непродолжительного спада начинался период усиленного питания с 6 до 10 ч утра, а максимальный подъем суточной активности приходился на 18 ч. В июле ритм питания трехлетней пеляди представлен двухвершинной кривой с пиками в 10 и 18 ч. В октябре наибольшие значения накормленности в вечернее время зарегистрированы в 22 ч. В другой год сравнивалась суточная пищевая активность пятилетней пеляди. В июне—июле также наблюдались два периода усиленного питания. Первый в 12 и 8 ч утра соответственно, а второй, наиболее продолжительный отмечен для вечерних часов с максимумом индексов наполнения в 20 ч. В августе при недостаточной обеспеченности рыб пищей эти подъемы в питании выражены слабее. Основной откорм во все месяцы был связан со светлым временем суток. Наглядным примером зависимости пищевой активности от освещенности служат полученные автором данные по подъему накормленности пеляди в ночные часы в июне, в круглосуточный светлый период, характерный для этих широт. В Архангельской области (оз. Лебяжье) в июне, когда освещенность в течение суток практически не менялась, ночью у пеляди (возраст 1+, 2+) отмечены высокие индексы наполнения, интенсивность питания продолжала нарастать в первой половине дня. Затем начинался резкий спад накормленности, и в 18 ч. индексы наполнения достигали минимума [Новоселов, 1984].

Сезонный сдвиг фаз пищевой суточной активности выявлен у пеляди в оз. Долгом на Алтае [Новоселова, 1981]. Летом пики накормленности приходились на 4—8 и 20—24 ч, а осенью с 6 до 10 ч и с 16 до 20 ч. По-видимому, это сдвиг подъемов в питании к дневным часам связан с сокращением продолжительности светового дня в осенний период.

Исследование суточной ритмики питания пеляди на разных стадиях онтогенеза (личинки разных этапов развития, сеголетки, рыбы в возрасте 1+, половозрелая пелядь) проведено в малых озерах Вологодской области [Болотова, 1986, 1988]. Суточная пищевая активность личинок пеляди изучалась в оз. Обручевском, где был установлен газовый садок, через стенки которого свободно приходил зоопланктон. Недельная пелядь на этапе предличинки *А—В* длиной 11—12 мм имела два периода интенсивного питания: максимальная накормленность была днем с 12 до 14 ч. Меньший пик приходился на сумеречное время — 20 ч. После захода солнца пищевая активность личинок падала, и ночью число особей с пустой кишечной трубкой достигало 95%. Накормленность незначительно повышалась с 4 до 10 ч утра. Качественный состав пищи оставался неизменным (босмины и мелкие дафнии) (рис. 31, *А*).

Суточный ритм пеляди на стадии ранней личинки (этап C_1) длиной 13,5—14,1 мм в двухнедельном возрасте также представлен двухвершин-

ной кривой с пиками накормленности в 12 и 20 ч. Спад в питании отмечен во второй половине дня с минимумом в 18 ч, наиболее продолжительный — после 24 ч. Личинки, отловленные в середине ночи, были с пустыми кишечниками. Сравнение кривых, выражающих ход интенсивности питания и суточное изменение биомассы потребляемой личинками босмины (рис. 31, *Б*), показывает, что высокое и постоянное значение биомассы босмин в дневное время совпадает с продолжительным подъемом в питании личинок. Повышение общей биомассы зоопланктона отразилось главным образом на качественном составе пищи, когда во второй половине дня в кишечниках появлялись дафнии, веслоногие и другие зоопланктеры.

Характер суточной пищевой активности крупных личинок длиной 15—16 мм отличался своеобразием, что связано с их хищничеством при высокой численности мелких личинок снетка в садке. Потребление пелядью личинок снетка обусловило как очень высокие индексы наполнения с большой амплитудой колебаний от 5 до 2285‰, так и высокую накормленность в темное время. Кроме повышения интенсивности питания в полдень и перед заходом солнца, наблюдается третий подъем индексов наполнения в 24 ч за счет потребления личинок снетка. Пищевой спектр личинок включал также босмин и веслоногих ракообразных (рис. 31, *В*).

Сеголетки размером 10,3—11,4 см в июле и августе (оз. Обручевское) имели два периода интенсивного питания: один в полуденные, другой в вечерние часы с максимумом в 20 ч. Накормленность уменьшалась во второй половине дня и особенно резко падала после 24 ч (рис. 32). Ночью средний индекс наполнения был низким, количество особей с пустыми желудками достигало 43%, но у отдельных рыб, пища которых состояла из имаго насекомых, наполнение желудков было выше 100‰. Аналогичен ход суточного потребления у сеголетков в июле и в другом озере — Долгом. Исследование суточного ритма питания осенью показало, что в сентябре максимум интенсивного питания перемещается на 12 ч дня, затем индексы наполнения уменьшаются и резко падают после 20 ч, а в утренние часы начиналось их постепенное увеличение. Сезонное изменение суточного откорма было связано с продолжительностью светового дня и температурным режимом водоема. Так, в июле—августе при прогревании водной толщи до 21—22° в дневные часы наблюдалась меньшая по сравнению с сумеречными часами интенсивность питания с незначительным подъемом в полдень, несмотря на благоприятную для зрительной ориентации рыб максимальную освещенность. В конце сентября при уменьшении светового дня и снижении температуры воды до 10° пик активности сеголетков смещался на полуденные часы.

У пеляди в возрасте 1+, 2+ в июле — начале августа (оз. Обручевское) интенсивность питания нарастала от утренних часов к дневным, достигая максимума перед заходом солнца. Ночью накормленность значительно снижалась, количество рыб с пустыми желудками составляло 17—26%. Общий характер суточного откорма пеляди этого возраста в августе не изменялся и в другом озере — Макаровском. Небольшие отклонения, такие, как более поздний пик (22 ч) индексов наполнения и в

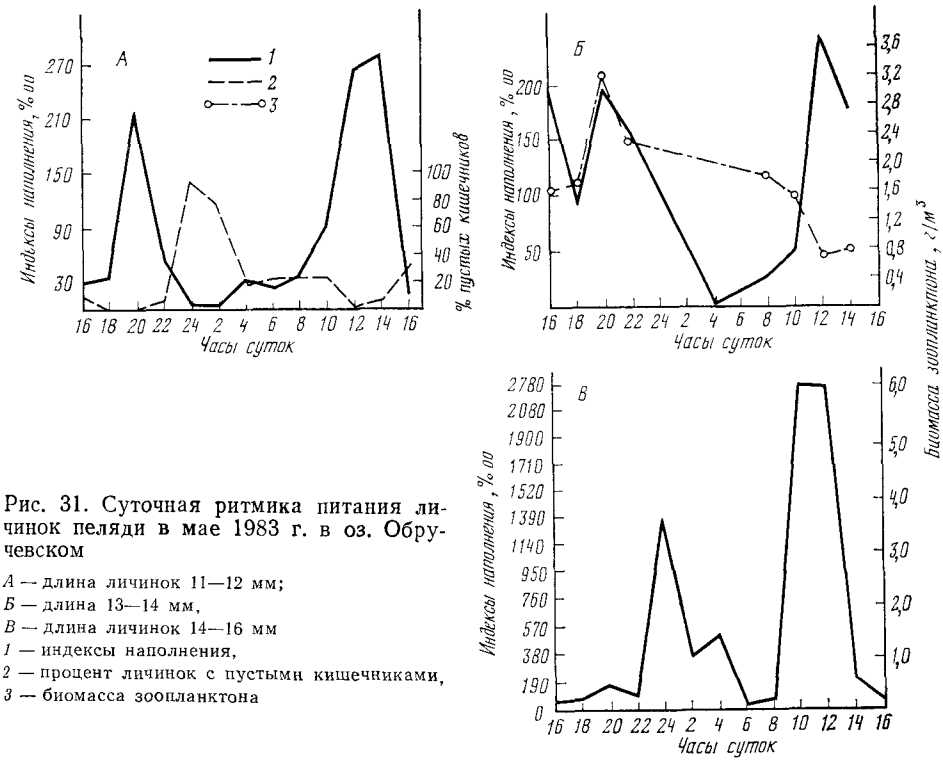


Рис. 31. Суточная ритмика питания личинок пеляди в мае 1983 г. в оз. Обручевском

А — длина личинок 11—12 мм;
Б — длина 13—14 мм,
В — длина личинок 14—16 мм
1 — индексы наполнения,
2 — процент личинок с пустымн кишечниками,
3 — биомасса зоопланктона

отдельный год спад накормленности во второй половине дня у двухлетков, не имеют принципиального значения. Это могло быть вызвано несовпадением времени отлова рыбы, потреблением объектов разных размеров или различным температурным режимом (рис. 33).

Таким образом, в суточном ритме питания пеляди в возрасте 1+, 2+ в летний период наблюдался один максимум пищевой активности — в 20—22 ч. Минимальное наполнение желудочно-кишечных трактов рыб отмечено с 24 до 4 ч утра. Откорм пеляди продолжался 16—18 ч в сут. Среднесуточные значения индексов наполнения были выше у рыб младшего возраста, а также в озере с более высокой биомассой зоопланктона в этот период [Болотова 1986, 1988].

Изучение суточного откорма позволяет не только устанавливать достоверные величины средней накормленности рыб в соответствующий период, но и рассчитывать рационы рыб. При этом могут быть использованы разные методы: по спаду индексов потребления [Новикова, 1949], путем удвоения суммы максимальных индексов наполнения [Элькина, 1952; Юровицкий, 1962], суммированием потребленной пищи за отдельные интервалы времени [Коган, 1963]. Все эти методы дают конкретные количественные и качественные рационы пеляди в определенные сутки.

В рыбохозяйственных исследованиях чаще рассчитывают среднесуточный рацион по методу балансового равенства [Винберг, 1956], что менее конкретно, но не так трудоемко. При расчете суточного рациона у личинок пеляди разными методами были получены сходные результаты [Болотова, 1986]. Исключение составляли крупные личинки, которые хищничали. Величина их рациона оказалась очень высокой при расчете по методу Коган и Элькиной, Юровицкого и составляла 72—79% от веса тела личинок, что связано с необычным характером питания личинок в эти сутки. Если же выделить из потребляемого корма только зоопланк-

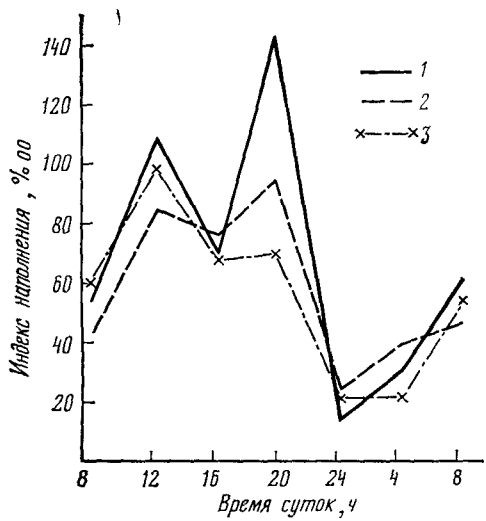


Рис. 32. Суточный ритм питания сеголетков пеляди в озерах Вологодской области в 1983 г.

1 — июль;
2 — август;
3 — сентябрь

Рис. 33. Суточный ритм питания двухлеток и трехлеток пеляди в оз. Обручевском (слева) и в оз. Макаровском (справа)

1 — двухлетки в июле 1984 г.;
2 — трехлетки в июле 1982 г.,
3 — двухлетки в августе 1985 г.;
4 — трехлетки в августе 1983 г.;
5 — трехлетки в августе 1985 г.

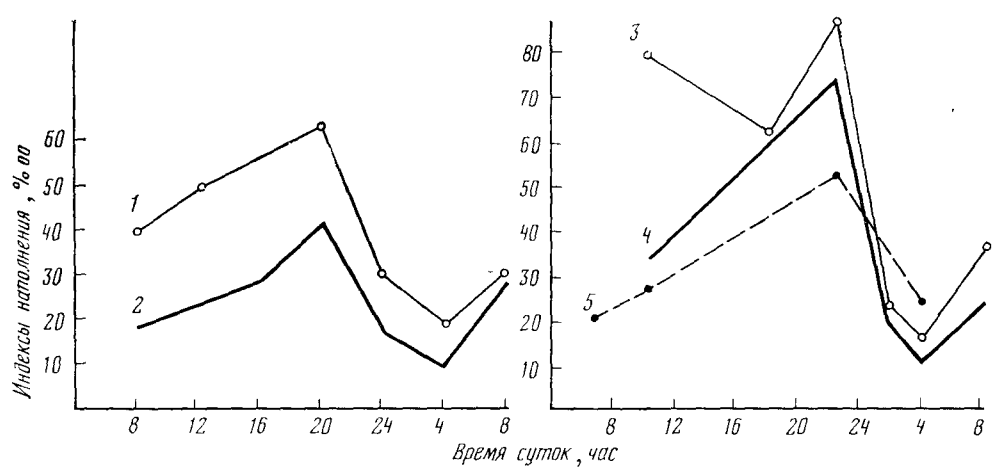


Таблица 15. Значения суточных рационов личинок пеляди в оз. Обручевском, рассчитанных разными методами

Длина личинок, мм	11—12	13,5—14,1	14—16		
Рацион (R), % от веса	R	R	R общий	R_1	R_2
Расчет по методу:					
Новиковой [1949]	—	8,3	—	—	—
Элькиной [1952]	11,0	8,6	79,2	7,2	72,0
Коган [1963]	14,5	9,4	72,0	7,0	65,0
Винберга [1956]	15,8	9,5	42,1	—	—

Примечание. R_1 — расчет рациона только по зоопланктону; R_2 — расчет рациона с учетом потребления снетка.

тон, то значения рационов приближаются к таковым у других личинок. Величина среднесуточного рациона крупных личинок, рассчитанная по методу балансового равенства, значительно ниже (42,1% от веса тела) и показывает общее для всех личинок этого размера более реальное значение (табл. 15).

Следует сказать, что данных по рационам пеляди, рассчитанных по суточной ритмике питания, совсем немного [Подболотова, 1976; Новоселов, 1984; Болотова, 1986; Кузмич, Воинский, 1986]. Полученные величины колеблются в зависимости от сезона, в разные годы и в отдельных озерах в пределах от 1,9 до 11,0% от веса тела у сеголетков, от 1,0 до 6,8% у двухлетков, от 0,3 до 3,6% у пеляди в возрасте 2+, 3+, 4+. При изучении суточных ритмов пеляди установлены зависимости скорости прохождения пищи и скорости переваривания от температуры в водоемах [Андреяшкин и др., 1983; Кузмич, Боинский, 1986]. Но основная масса материалов по рационам пеляди связана с расчетом ее энергетического баланса. Причем величины рационов одновозрастных рыб, полученные разными исследователями, настолько разнятся, что часто бывают несопоставимы. Ошибка величины рациона возникает вследствие естественной вариабельности исходных величин, обусловлена методическими неточностями и лежит в пределах 15—50% [Краснопер, 1982].

Обобщая известные данные по суточной ритмике питания пеляди, нужно выделить следующее. На всех стадиях онтогенеза высокая пищевая активность пеляди, у которой преобладает зрительная ориентация при поиске жертвы, приходилась на светлое время суток. Ход суточного откорма был представлен двухвершинной кривой у личинок и сеголетков с пиками накормленности в первую половину дня и в сумеречные часы [Дмитриенко, 1979; Новоселова, 1982; Болотова, 1986, 1988; Hartmann, 1983].

У пеляди в возрасте от 1+ до 4+ происходит нарастание интенсивности питания от утренних часов к дневным с максимумом в вечерние часы. Как и у молоди, резкий спад накормленности отмечен с 24 ч, минималь-

ные индексы наполнения желудков — в ночное время [Богданова, 1976; Подболотова, 1976; Созинов, 1978; Новоселов, 1984; Болотова, 1986, 1988; Кузмич, Боинский, 1986].

Ход суточного откорма может несколько изменяться в зависимости от развития кормовой базы, температурного режима и продолжительности светового периода. Так, повышение температуры воды летом снижает поисковую активность пеляди в дневные часы, а сокращение светового дня осенью обусловливает сдвиг максимума накормленности к дневным часам, или наблюдается подъем в питании в ночные часы при наступлении круглосуточной освещенности в северных регионах. Индексы наполнения в темное время суток могут повышаться, если имеются в обилии крупные организмы с высокой степенью агрегации. Кроме того, подъемы и спады индексов наполнения зависят от состава потребляемой пищи, так как кормовые организмы имеют разную скорость переваривания. Среднесуточные значения индексов наполнения желудочно-кишечных трактов закономерно уменьшаются с возрастом. Их абсолютные величины зависят от уровня развития кормовой базы водоемов и колеблются в разные сезоны и в отдельных водоемах.

В большинстве случаев отмечено изменение состава пищи пеляди в течение суток, в котором можно выделить несколько характерных моментов. При питании зоопланктоном в светлое время суток преобладают ветвистоусые ракообразные, в сумерки увеличивается количество веслоногих, а в ночные часы возрастает доля активно мигрирующих форм и крупных объектов: лептодоры, личинок и куколок хирономид, хаоборусов, имаго насекомых и др. [Сычева, 1955; Подболотова, 1976; Новоселова, 1982; Алексеев, 1984; Новоселов, 1984; Болотова, 1986; Кузмич, Боинский, 1986].

Суточная динамика пищевого спектра пеляди определяется поведенческими реакциями кормовых организмов и изменением поисковых способностей рыб при различной освещенности. В светлое время суток пелядь, как визуальный охотник, обитающий в толще воды, успешно кормится организмами зоопланктона. В темное время суток, когда зрительная ориентация затруднена, большое значение приобретает сейсмосенсорная информация. В экспериментах было установлено, что сиговые четко улавливают источник поверхностного волнения, сходного с тем, которое создает упавшее в воду насекомое [Schwartz, Hasler, 1966; Schwartz, 1971]. Ночью в пище пеляди резко увеличивается доля воздушных насекомых и семян растений, особенно в ветреную погоду. Предполагают, что ночью состав пищи рыб, ориентирующихся зрительно, более всего скоррелирован с активностью кормовых организмов в данное время [Ware, 1973]. В темное время суток в рационе пеляди часто преобладали мигрирующие формы. Например, доступность лептодоры и хаоборуса для пеляди увеличивалась в сумерки с началом активных миграций этих организмов в поверхностные слои и образованием скоплений, когда резкие дергающиеся движения в сочетании с крупными размерами способствуют обнаружению их рыбами. Большое количество куколок хирономид в пищевых комках рыб перед утренними часами соответство-

вало периоду массового вылета их имаго. В течение суток значительно колебалось потребление таких зоопланктеров, как Leptodora kindtii, Bythotrephes longimanus, Eudiaptomus graciloides, что связано с их активными вертикальными миграциями, т. е. изменение рациона отражало пространственно-временно́е распределение кормовых организмов, их вертикальные миграции и степень агрегированности.

Выбор пелядью объектов в течение суток определяется заметностью жертв и особенностями их обнаружения разными органами чувств. При изменении освещенности на первый план выдвигаются или визуальные сигналы, поступающие от жертвы и связанные с ее размерами и пигментированностью (окраска, ее интенсивность, наличие ярких пятен), или гидродинамические, зависящие от размеров и характера движения кормовых объектов. Следовательно, заметность кормового организма для рыбы определяется его размером, пигментированностью и особенностями движения.

Часть авторов, изучавших питание пеляди, указывают на преобладание в составе пищи крупных зоопланктеров, но работ, посвященных механизму размерной избирательности у пеляди, совсем немного. Так, на основании анализа количества яйценосных самок, потребленных популяцией пеляди за сутки (в пределах 31—44% от общей численности дафний), предполагалось предпочтительное выедание пелядью крупных и половозрелых особей [Андреяшкин и др., 1983; Скопцов и др., 1983]. По другим данным [Болотова, 1986, 1988], преимущественному выеданию подвергаются особи модального для популяции зоопланктеров размера (обычно среднего). Эта зависимость нарушается, если особи крайних размерных классов при небольшой численности имеют повышенную пигментацию и становятся более «заметными» для пеляди. В этом случае из популяции жертвы выедаются особи яйценосные, с эфиппиями или с наполненным кишечником.

Следует подчеркнуть, что в светлое время суток выбор зависит не столько от абсолютных размеров жертв, сколько от их пигментированности, а в темное время питание пеляди в отношении этого признака становится безвыборочным. Например, при питании пеляди босминами в светлое время суток большинство потребленных особей были яйценосными и их процент достигал максимума в полдень, в период наибольшей освещенности. В это же время в зоопланктонных пробах наблюдалось обратное соотношение. В темный период картина менялась: уменьшалась доля яйценосных особей в пище пеляди и приближалась к проценту яйценосных самок в зоопланктоне (табл. 16). Имеются данные о преимущественном потреблении пелядью яйценосных особей в популяциях таких зоопланктеров, как Daphnia cristata, Chydorus sphaericus [Болотова, 1986, 1988]. Также отмечено поедание пелядью в отдельные периоды исключительно эфиппиальных особей Ceriodaphnia affinis, Daphnia cristata, Alona rectangulata, Simocephalus vetulus. Особенно это характерно для осеннего периода, когда самки с эфиппиями наиболее многочисленны [Покровский и др., 1972; Новоселов, 1984; Болотова, 1986; и др.].

Таблица 16. Суточные изменения соотношения яйценосных особей Bosmina coregoni в пище пеляди и в зоопланктоне оз. Обручевского [по: Болотова, 1988]

Дата сбора материала (число рыб)	Время суток	Процент яйценосных особей	
		в пище пеляди	в зоопланктоне
24—25.VII 1983 (n=110)	8.00	75	14
	12.00	100	33
	16.00	70	33
	20.00	80	20
	24.00	45	50
	4.00	35	33
	8.00	85	20
16—17.VIII 1983 (n=128)	20.00	68	8
	24.00	40	7
	4.00	20	40
	8.00	80	25
	12.00	90	4
	16.00	70	2
	20.00	62	4
5—6.VIII 1984 (n=37)	14.00	70	30
	18.00	67	30
	22.00	30	33
	2.00	40	50
	6.00	60	30
	10.00	80	27
	14.00	80	33

Естественно, выбор наиболее заметных особей в популяциях кормовых организмов связан с плотностью (численностью и агрегированностью) этого вида в водоеме. Например, переход на безвыборочное питание зафиксирован при снижении биомассы крупных форм зоопланктеров до 120 мг/м^3 и ниже [Скопцов и др., 1983]. Таким образом, избирательность пеляди проявляется как на уровне популяций жертв, так и в выедании более крупных видов, причем она во многом зависит от обилия кормовых организмов в озере.

С уменьшением освещенности обнаружение рыбами кормовых организмов часто бывает возможным только при активном движении последних. При этом усиливается роль гидродинамических сигналов, но их различение не такое тонкое, как визуальных, поэтому большое значение при выборе жертвы пелядью имеют размеры кормовых организмов, которые усиливают сигнал. Так, при исследовании размерной избирательности в питании сеголетков пеляди было установлено, что в течение суток происходило переключение потребления с мелких на более крупные жертвы (рис. 34). В светлое время суток поедались более мелкие организмы, и модальный размер жертвы (преобладающий в питании и соот-

ветствующий максимуму на кривой элективности) был гораздо меньше ширины раскрытия рта сеголетков. Отношение наибольшего размера потребленной жертвы к размеру рта не превышает 0,4. В темное время это отношение достигало 0,8, модальный размер жертвы приближался к максимальному и лимитировался размерами глотки сеголетков. В пище преобладали личинки хирономид, хаоборусов, имаго насекомых, крупные зоопланктонные организмы с характерными движениями: L. kindtii, E. graciloides, Heterocope appendiculata.

Рассмотрим несколько примеров, связанных с выбором кормовых организмов пелядью в темное время в зависимости от их размеров и характера движения. Например, для визуального обнаружения пелядью таких крупных объектов, как L. kindtii или личинки Ch. flavicans, их размеры не играют роли, так как эти беспозвоночные хищники имеют прозрачное тело. В темный период, с которым у них связаны активная охота и вертикальные миграции, характерные дергающиеся движения этих крупных объектов становятся четкими сигналами для рыб. В экспериментах установлено, что даже несколько подряд сгибательно-разгибательных движений хаоборуса раза в три увеличивали расстояние, на котором их обнаруживали рыбы [Kerfoot, 1982]. Кроме того, обнаружение в темное время пелядью этих объектов и поедание облегчаются их достаточной плотностью. Лептодора обычно образует скопления в поверхностных слоях воды, так называемые «стаи». Хаоборус, находясь днем в иловых отложениях дна, довольно хорошо агрегирован, и поэтому его вертикальные миграции приурочены к определенному столбу воды. При достаточной численности лептодоры и хаоборуса в водоеме их доля в пище пеляди в темное время может увеличиваться в несколько раз (рис. 35). Причем содержимое пищевого комка представлено часто только лептодорой или личинками и куколками хаоборусов, реже отмечено совместное потребление. Количество лептодоры в желудках пеляди достигало 90—1400 экз. на рыбу, а хаоборусов — 80—200 экз., что свидетельствует о их высокой агрегированности в это время суток. С наступлением ночи в пище пеляди заметно увеличивалась доля веслоногих ракообразных (см. рис. 35). Это объясняется прежде всего крупными размерами копепод и особенностями их движения. При уменьшении освещенности, когда зрительная ориентация уступала место сейсмосенсорной, активное движение жертв становилось причиной их обнаружения рыбами. Поэтому доля веслоногих в пище пеляди в темное время увеличивалась почти вдвое. Экспериментально установлено, что в темноте скорость плавания веслоногих уменьшается вдвое [Пионтковский, 1985], что снижает их скользящую способность. Кроме того, в сумерки диаптомусы активно мигрировали в поверхностные слои воды, где их концентрация повышалась в несколько раз, т. е. создавалась необходимая плотность этих объектов для эффективного питания пеляди.

Выедаемость веслоногих ракообразных значительно снижалась в светлое время, когда мобильность кормовых организмов становилась важным защитным механизмом. Имеются многочисленные литературные данные о преимущественном потреблении пелядью ветвистоусых ракооб-

разных, что часто объясняется излюбленностью или предпочтительным выеданием последних и избеганием рыбами веслоногих. В основе же этого явления лежит меньшая уязвимость веслоногих, связанная с особенностями их строения и мобильностью [Bohl, 1982; и др.]. Веслоногие ракообразные имеют более высокую (в 10—15 раз) скорость плавания по сравнению с ветвистоусыми и способны резко менять направление

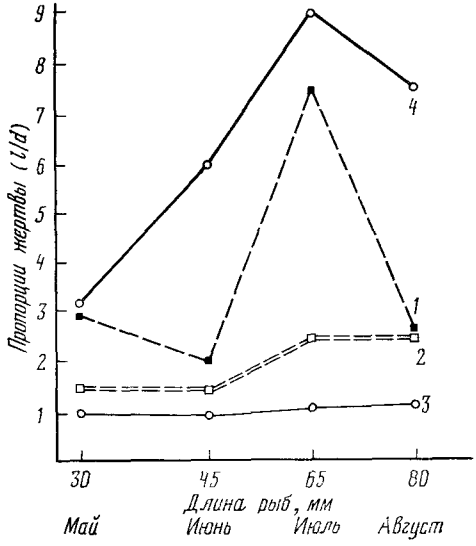


Рис. 34. Изменение пропорций жертвы с ростом сеголетков пеляди в оз. Обручевском [по: Болотова, 1988]

1 — модальный размер жертвы в темное время суток;
2 — модальный размер в светлое время;
3 — минимальный размер жертвы;
4 — максимальный размер жертвы

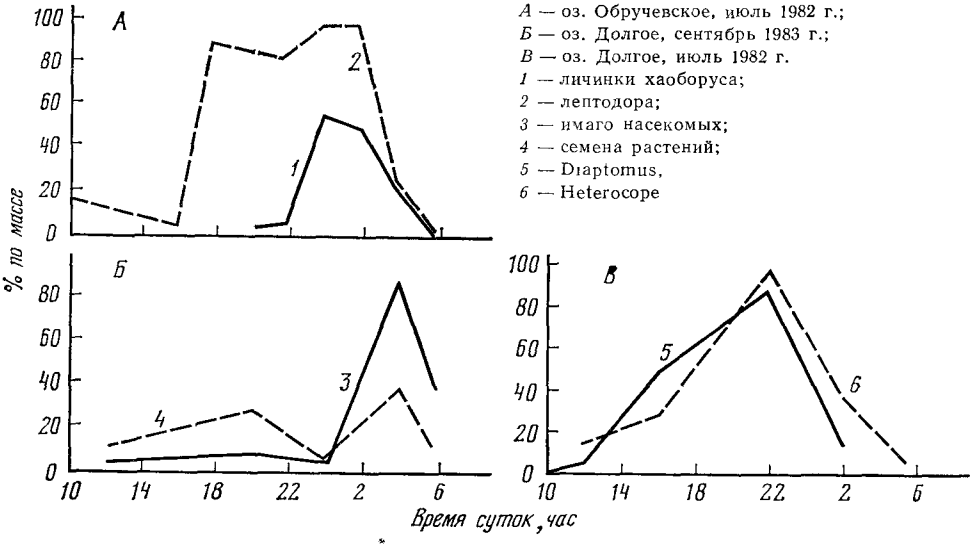


Рис. 35. Изменения в течение суток в рационе пеляди различных видов-жертв в озерах Вологодской области

А — оз. Обручевское, июль 1982 г.;
Б — оз. Долгое, сентябрь 1983 г.;
В — оз. Долгое, июль 1982 г.
1 — личинки хаоборуса;
2 — лептодора;
3 — имаго насекомых;
4 — семена растений;
5 — Diaptomus,
6 — Heterocope

движения, что затрудняет их схватывание рыбами [Пионтковский, 1985; Schmidt, O'Brien, 1982; и др.]. Кроме того, вытянутая форма тела с широкой головогрудью и развитыми антеннами затрудняет поимку и обработку этих жертв. В эксперименте была установлена [Drenner et al., 1978, 1980] высокая способность веслоногих к ускользанию, которую определяли как процент неудачных атак планктофагов на различных зоопланктеров. Например, диаптомусы избегали схватывания рыбой в 40—93 случаях из 100, а среди босмин только 2% атак рыбы были неудачными. Низкая ускользающая способность ветвистоусых ракообразных связана с особенностями их морфологии и движения.

Таким образом, различная уязвимость кормовых объектов определяет состав пищи пеляди и ее суточная динамика связана с изменением доступности организмов в соответствии с их биологией. Влияние освещенности, температуры и других абиотических факторов проявлялось через изменение поведения как жертв, так и их потребителей.

Существуют различные гипотезы выбора планктофагами наиболее заметных жертв. В основе этого лежат эксперименты по определению расстояния, на котором рыбы замечают кормовой объект. Обзор последних работ и современный теоретический подход к проблеме селективного питания рыб зоопланктоном изложены в книге А. М. Гилярова [1987а].

Следует подчеркнуть, что селективное выедание кормовых организмов пелядью, особенно при высокой плотности посадки, оказывает значительное влияние на кормовую базу водоемов и в конечном итоге лимитирует ее развитие. В зообентосе озер сокращаются численность и биомасса видов, представленных мигрирующими формами, происходит смена доминантных видов, преимущественное развитие, особенно в удобряемых озерах, получают детритофаги. При выращивании пеляди выявлены следующие признаки дестабилизации зоопланктона. Это уменьшение количества крупных видов, замена крупных кладоцер на мелкие, снижение средней массы особей потребляемых видов, возрастание роли коловраток с доминированием аспланхны, изменение соотношения биомассы мирных и хищных форм с преобладанием последних [Андреяшкин и др., 1983; Скопцов, Крупенникова, 1983; Крупенникова, 1983; Алексеев, Потина, 1985; Попов, 1985; Прусевич, 1985; и др.]. Некоторые исследователи отмечают, что избирание пелядью крупных энергетически ценных зоопланктеров приводит к измельчению зоопланктона, возрастанию доли труднодоступных для поимки объектов, что, в свою очередь, изменяет характер питания и обеспеченность пищей пеляди [Скопцов и др., 1983].

Важная роль размеров кормовых организмов для их выбора пелядью очевидна. Но размерная избирательность в питании также зависит от морфологических особенностей рыбы, обеспечивающих схватывание и обработку объекта. Поскольку пелядь заглатывает свою добычу целиком, максимальный размер жертвы не может превышать размеров глотки, а минимальный определяется расстоянием между жаберными тычинками. Механизм избирательности, связанный с соотношением размера рыбы и кормовых организмов, ярко проявляется только на первых ста-

диях онтогенеза, особенно у ранних личинок, которые ограничены размерами рта в выборе даже зоопланктеров. С ростом рыб изменяются параметры ротового аппарата и расширяется размерный диапазон потребляемых кормовых организмов. В связи с этим рассмотрим особенности питания пеляди на первом году жизни и при дальнейшем росте.

Изменение питания в онтогенезе

Сроки перехода личинок пеляди на внешнее питание колеблются от 4 до 7 сут [Кузьмин, 1963; Попов, 1967; Богданова, 1975; Болотова, 1985; и др.]. Первые три дня интенсивность питания невысока и набор пищевых компонентов обычно ограничивается коловратками, науплиями веслоногих и мелкими босминами. Накормленность личинок на этапе *A—B* длиной 8—10 мм определяется не столько количеством зоопланктеров, сколько наличием мелких объектов питания. Так, в сорах Северной Сосьвы состав пищи личинок ограничивался науплиями веслоногих размером около 0,2 мм [Богданова, 1985]. Многочисленными наблюдениями установлено, что первые кормовые организмы для личинок пеляди не превышают 0,5 мм [Норенко и др., 1977; Кокова, 1978; и др.]. В двухнедельном возрасте на третьем этапе развития (C_1) у личинок длиной 11—14 мм повышается поисковая способность, резко увеличивается разнообразие потребляемых объектов, которые представлены пелагическими и зарослевыми формами. В кишечниках присутствует много таких активных зоопланктеров-пловцов, как H. appendiculata, Cyclops sp., E. graciloides, количество которых может достигать 70 экз. на личинку. Потребляются крупные организмы Simocephalus vetulus, Sida crystallina, Polyphemus pediculus, Euycercus lamellatus, Daphnia longispina.

Пелядь размером более 12 мм уже способна потреблять мелких личинок хирономид [Горбунова, Шкилева, 1968; Петрова, Шпак, 1973; Н. Дзюменко, З. Дзюменко, 1981; и др.]. На этом этапе развития личинок пеляди верхний предел размерного ряда их жертв не превышает 2,0 мм, а модальный размер составляет 0,3—0,8 мм [Болотова, 1985]. В этот период доступность корма для личинок, связанная с размерным составом зоопланктона, определяется в первую очередь численностью коловраток, науплий, копеподитов циклопов и диаптомусов, мелких ветвистоусых [Новоселова, Веснина, 1983; Веснина, 1985].

На IV этапе развития при длине более 20 мм личинки пеляди лимитированы в питании размерами зоопланктеров и их спектр питания значительно больше определяется видовым составом и уровнем развития кормовых организмов. Характер питания личинок поздних этапов развития и мальков сильно различается в разных водоемах в зависимости от особенностей кормовой базы. Некоторые исследователи отмечают в пище молоди пеляди преобладание коловраток или копеподитов циклопов всю первую половину лета [Судаков, 1976; Салазкин, Волошенко, 1979; Новоселов, 1984; Ниязов, Шеренкова, 1985]. Часто в июне спектр питания молоди расширяется за счет бентосных форм: в основном это личинки

хирономид, затем личинки ручейников, имаго насекомых, остракоды и др. [Горбунова, Шкилева, 1968; Ерофеев, 1982; Прусевич, 1984; и др.]. В озерах с высоким уровнем развития зообентоса полуторамесячные пеляди длиной около 30 мм питались в основном личинками и куколками водных насекомых. Иногда хирономиды и хаоборусы служили пищей сеголеткам пеляди длиной 28—102 мм в течение всего периода нагула [Петрова, Шпак, 1973; Бельтенев, Ерофеев, 1985; и др.]. Потребление наиболее крупных объектов, таких, как моллюски и личинки рыб, наблюдалось с достижением пелядью длины более 80 мм [Болотова, 1986, 1988].

При исследовании зависимости размерной избирательности от изменения параметров ротового аппарата [Болотова, 1986, 1988] установлено, что с ростом сеголетков минимальный размер потребляемых организмов повышался с 0,15 до 0,25 мм, что было связано с увеличением расстояния между жаберными тычинками (табл. 17). Отношение максимального размера жертв (в дорсовентральном направлении) к высоте открытия рта для молоди пеляди равнялось 0,8. Размерный диапазон съеденных организмов менялся не только с ростом рыб, но и в течение суток. О переключении на потребление более крупных организмов в темное время суток уже упоминалось выше при обсуждении вопроса о заметности жертв. Максимальные размеры организмов, потребляемых в светлое время суток, с ростом сеголетков увеличивались от 0,2×0,3 до 0,4×3,0 мм, а модальный размер жертв менялся незначительно — от 0,2×0,3 до 0,2×0,6 мм. Это объяснялось высокой плотностью в исследуемом водоеме (оз. Долгое, Вологодская обл.) мелких кормовых организмов: в июне—июле — B. longirostris (0,3 мм), в конце лета и осенью — Mesocyclops sp. (0,5 мм). Ночью модальный размер жертв приближался к максимальному и лимитировался размерами рта и глотки. С достижением рыбой длины 55 мм и до размера 90 мм диаметр глотки не увеличивался (2,5 мм) и максимальная толщина потребленных сеголетками кормовых организмов не превышала этого размера. Обработка жертв, у которых длина значительно превышает толщину (например, лептодора, личинки насекомых), затруднена, и это также влияет на интенсивность питания в темное время суток.

На первом году жизни сезонная смена пищи происходит в отдельных озерах по-разному. Например, в июне в питании могут доминировать личинки хаоборусов, в июле — босмины, в августе — нектобентические организмы, а осенью — веслоногие ракообразные [Стерлигов, Юшкова, 1980]. В других водоемах основными компонентами пищи в июне были дафнии, в июле—августе сеголетками потреблялись хирономиды и хаоборусы [Зыкова, Слепокурова, 1985]. Чаще всего основными кормовыми объектами сеголетков пеляди служат в июне босмины, в июле — дафнии, лептодоры, веслоногие, куколки хирономид, воздушные насекомые; в августе увеличивается разнообразие пищевого спектра за счет нектобентических и зарослевых форм, в пище появляются моллюски, а осенью пелядь потребляет веслоногих ракообразных или бентосные организмы [Волошенко, 1976; Новоселов, 1984; Болотова, 1986, 1988; и др.].

Таблица 17. Параметры ротового аппарата сеголетков пеляди и толщина (d) и длина (l) потребляемых жертв в светлое (СВ) и темное (ТВ) время суток

Период сбора данных	Длина рыбы, мм	Диаметр раскрытия рта, мм	Диаметр глотки, мм	Расстояние между тычинками, мм	Минимальная толщина жертвы (d_{min}), мм
Оз. Долгое, 1984 г.					
Начало июня	27—35	1,5—2,0	1,0—1,5	0.05	0,15
Конец июня	38—55	3,0—4,0	2,0—2,5	0,1	0,2
Июль	56—70	5,0—6,0	2,5—3,0	0,2	0,25
Октябрь	69—90	6,0—8,0	2,5—3,0	0,25	0,25

Период сбора данных	Максимальные размеры жертвы, мм $d_{max} \times l_{max}$		Модальные размеры жертвы, мм l_{mod}		Доминирующий пищевой компонент	
	СВ	ТВ	СВ	ТВ	СВ	ТВ
Оз. Долгое, 1984 г.						
Начало июня	0,20×0,35	0,7×1,5	0,20×0,3	0,4×1,1	B. longirostris	H. appendiculata E. graciloides
Конец июня	0,35×2,1	2,0×7,0	0,2×0,3	1,7×3,5	B. longirostris	Chironomidae
Июль	0,3×2,5	2,5×12,0	0,25×0,6	2,0×2,5 0,7×5,5	Mesocyclops —	Chironomidae L. kindtii
Октябрь	0,4×3,0	2,0×6,0	0,25×0,6 0,2×0,3	0,25×0,6 —	Mesocyclops Bosmina	Mesocyclops Bosmina

Изменение модального размера потребляемых жертв в течение первого года жизни зависит от преобладания в водоеме тех или иных организмов. При питании мелкими зоопланктерами он почти не увеличивается, а в озерах с обилием бентосных организмов, которые преобладают в пище, происходит сдвиг модального размера к минимальному и повышение с 0,3×0,5 до 2,0×3,5 мм в течение сезона. С ростом сеголетков расширялся диапазон линейных размеров потребляемых организмов, а качественный состав пищи при этом отражал динамику кормовой базы (рис. 36, 37).

Таким образом, на первом году жизни потребление зоопланктеров лимитируется их размерами только у личинок пеляди длиной 8—16 мм. Минимальный размер потребляемых жертв повышается с 0,1 до 0,25 мм. С дальнейшим ростом сеголетков расширение размерного диапазона потребляемых жертв и увеличение их модального размера зависело не столько от параметров ротового аппарата, сколько от численности кормовых организмов определенных размерных групп (рис. 38).

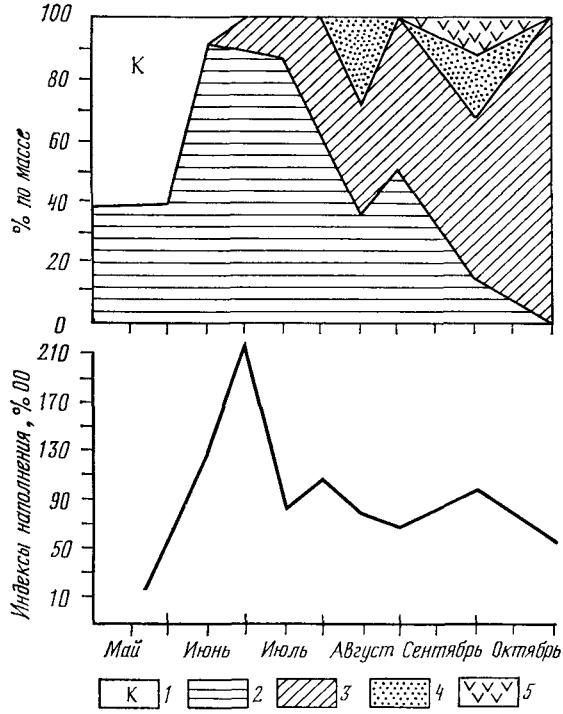
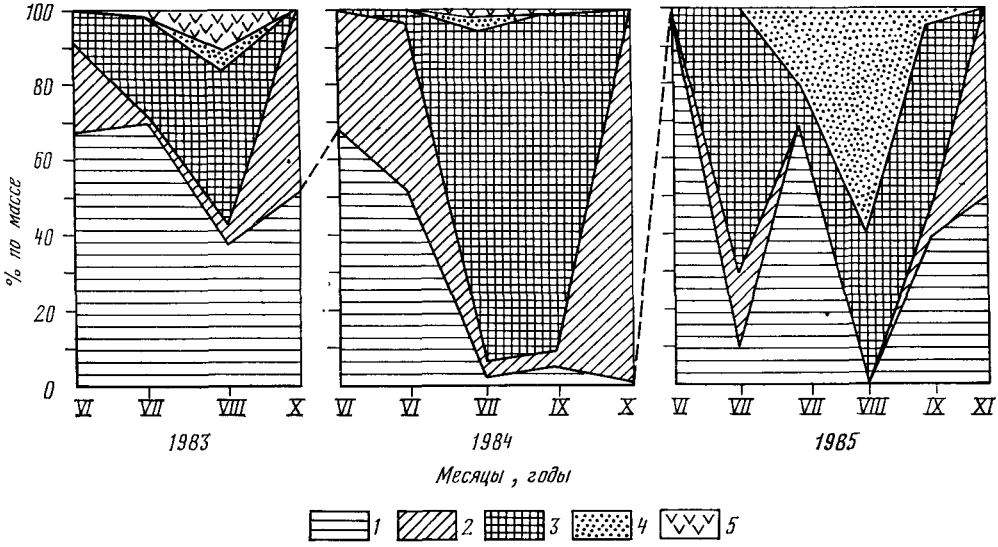


Рис. 36. Сезонные изменения состава пищи (вверху) и индексов наполнения (внизу) у сеголетков пеляди в оз. Долгое в 1985 г.

1 — коловратки;
2 — ветвистоусые;
3 — веслоногие,
4 — воздушные насекомые;
5 — растительность

Рис. 37. Сезонная динамика питания сеголетков пеляди в Буозере-1 в 1983—1985 гг.

1 — ветвистоусые;
2 — веслоногие,
3 — бентосные организмы;
4 — имаго насекомых;
5 — растительность



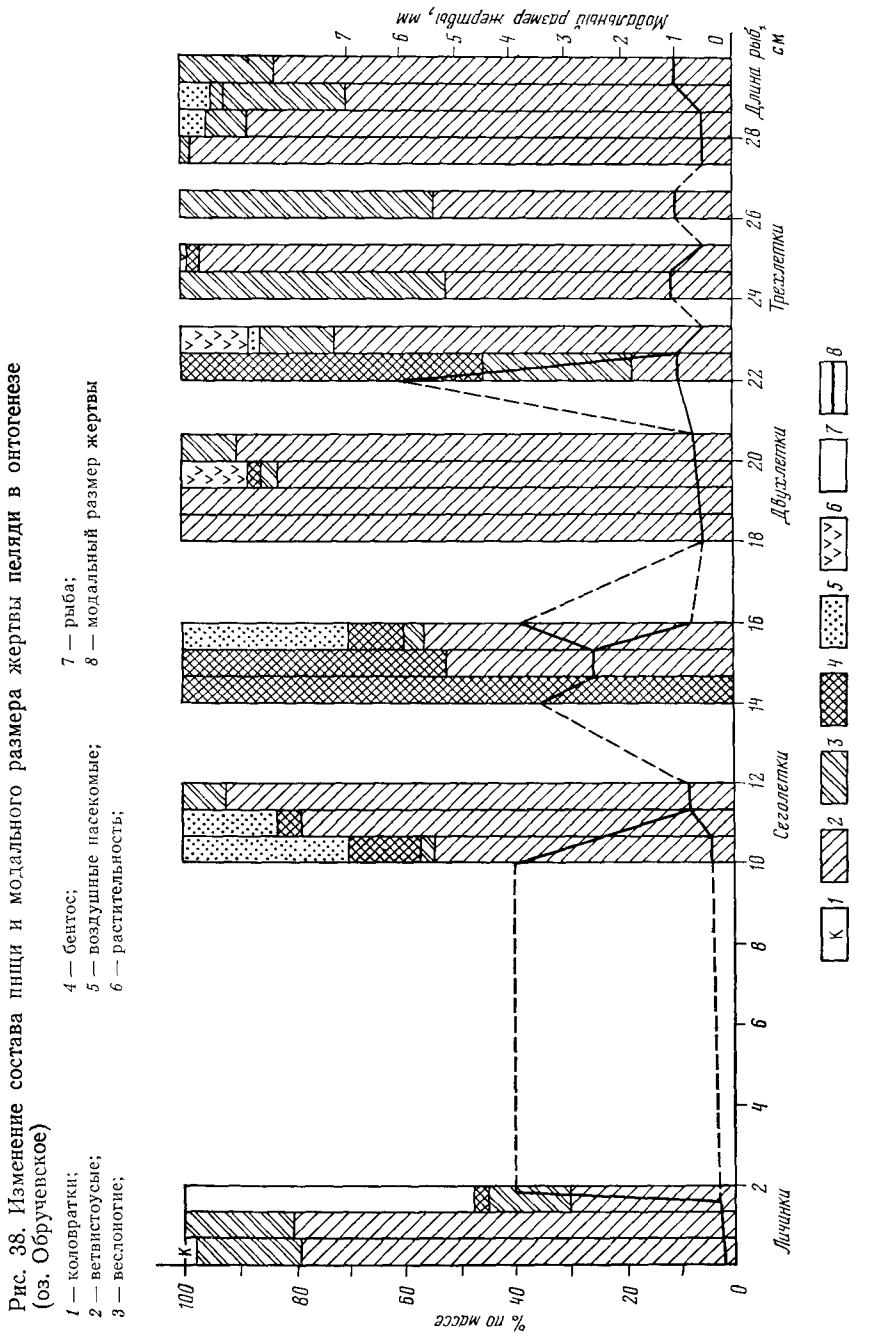


Рис. 38. Изменение состава пищи и модального размера жертвы пеляди в онтогенезе (оз. Обручевское)

1 — коловратки; 2 — ветвистоусые; 3 — веслоногие; 4 — бентос; 5 — воздушные насекомые; 6 — растительность; 7 — рыба; 8 — модальный размер жертвы

На следующих стадиях онтогенеза правильней рассматривать зависимость состава пищи не от возраста, а от размеров рыбы, с которыми связан процесс поиска и поимки жертвы. Более крупные рыбы имеют большой поисковый объем при увеличении скорости плавания и расширения визуальных возможностей [Радаков, Протасов, 1964; Schmidt, O'Brien, 1982; Townsend, Risebrow, 1982; и др.].

В некоторых работах подчеркивается переход пеляди старшевозрастных групп на потребление крупных форм зоопланктона [Гордеева, 1964; Абросов, 1967; Новоселов, 1984; и др.]. В других исследованиях такой закономерности не установлено. Появление в питании рыб более крупных жертв старших возрастов связано, с одной стороны, с большей разрешающей способностью ротового аппарата, а с другой — со слабой возможностью удержания мелких объектов на цедильной поверхности [Медников, 1962; Решетников, 1964, 1980; и др.]. Размеры большинства зоопланктонных организмов не являются основным лимитирующим фактором для потребления их пелядью в течение всей ее жизни. Поскольку в позднем онтогенезе пеляди ее фильтрационный аппарат меняется незначительно, то и старшевозрастные группы рыб могут потреблять в большом количестве мелкие организмы (0,3—0,5 мм). Так, у пеляди даже в возрасте 6+ в оз. Чертовском основу пищи в один из годов составляли босмины и копеподиты циклопов [Болотова, 1986, 1988]. Повышение минимальных размеров потребляемых организмов четко прослеживается только на первом году жизни. Минимальный размер потребляемых организмов увеличивается у пеляди в ходе онтогенеза всего с 0,1 до 0,3 мм. При этом отмечалось возрастание максимального размера жертв с 0,5 до 40 мм. При потреблении зоопланктона модальные размеры поедаемых объектов в большинстве случаев соответствовали преобладающим размерам особей в популяциях кормовых организмов и, начиная со стадии малька, определялись сезонной и годовой динамикой кормовой базы озер [Болотова, 1986, 1988].

Многие авторы отмечали сходство в пище пеляди разных возрастов и связывали изменения в характере питания только с динамикой кормовой базы [Соловкина, 1966; Тихомирова, 1975, 1980; Богданова, 1976; Бурдиян и др., 1976, 1978; Ибнеева и др., 1976; и др.]. При массовом развитии какого-либо вида кормовых организмов в водоеме пелядь разных возрастов может питаться одними доступными по размерам объектами. Например, основой пищи рыб в возрасте от 1+ до 6+ в оз. Обручевском (Вологодская обл.) в начале августа являлись лептодоры и дафнии. В то же время при наличии разных размерных групп в популяции одновозрастных рыб их питание резко различается. Так, в Моткозере в мае двухлетки пеляди длиной 3—4 см потребляли исключительно босмин, а особи длиной 8—10 см питались хаоборусами и диаптомусами. Другими словами, возраст рыб опосредованно связан с характером питания через размеры рыб [Болотова, 1986, 1988].

Описывая возрастные отличия в питании пеляди, исследователи отмечают расширение пищевого спектра с ростом рыб и увеличение в пище доли таких бентосных форм, как личинки насекомых, моллюски,

бокоплавы [Салазкин, 1969; Тугарина, Постников, 1970; Волошенко, 1974; Нестеренко и др., 1975; Подболотова, 1976; Крохалевский, Крохалевская, 1980; Гундризер, 1981; Толонбаев, 1981; и др.].

С увеличением размеров рыб расширяется размерный диапазон их жертв, повышаются потенциальные возможности для потребления разнообразного корма. Например, отмечено увеличение в пище крупной пеляди доли веслоногих ракообразных, более трудных для поимки [Горбунова, 1979; Новоселов, 1984; Болотова, 1986; и др.]. Иногда наблюдается полное расхождение спектров питания: сеголетки питаются ветвистоусыми, а двухлетки весь сезон потребляют диаптомусов [Ниязов, Шеренкова, 1985]. Спектр питания качественно обогащается за счет крупных организмов, полнее используются запасы бентосных организмов. В озерах с низкой биомассой бентоса, где в питании пеляди преобладает зоопланктон, возможности крупных рыб проявляются в интенсивном потреблении падающих в воду воздушных насекомых в период их массового лёта. Кроме того, используются в пищу жуки, ручейники, пиявки, стрекозы, моллюски, рыба.

Наиболее подробно исследована размерная селективность в питании пеляди на протяжении ее жизни в зависимости от размерной структуры популяций кормовых организмов разных водоемов при выращивании в малых озерах Вологодской области. Показано, что диапазон размерного ряда жертв увеличивался в озерах с высокой биомассой бентоса. У рыб всех возрастов наблюдалась значительная амплитуда колебаний размеров жертв, зависящая от сезонной динамики размерной структуры кормовой базы водоемов [Болотова, 1986, 1988].

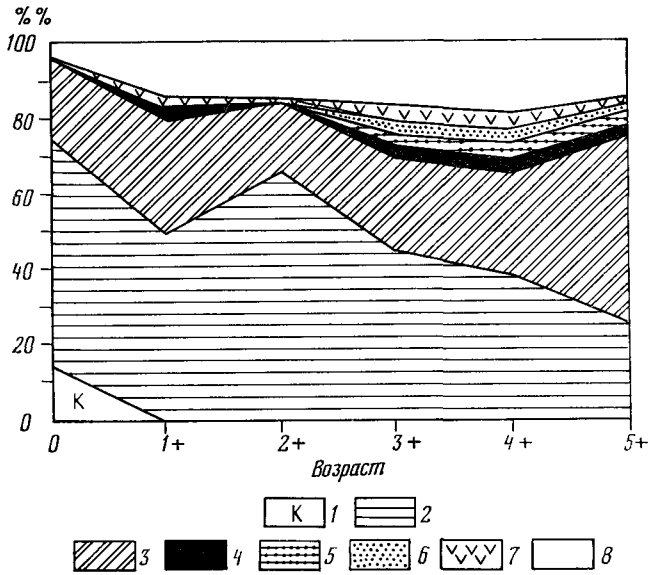


Рис. 39. Изменение состава пищи с возрастом пеляди в оз. Большое Лебяжье в 1977—1982 гг.

1 — коловратки;
2 — ветвистоусые;
3 — веслоногие;
4 — ракушковые рачки,
5 — бентосные организмы;
6 — воздушные насекомые;
7 — водоросли;
8 — прочие организмы

Таким образом, с ростом пеляди увеличиваются ее потенциальные возможности для потребления самого разнообразного корма (рис. 39). Расширяется диапазон размерного ряда потребляемых организмов, причем верхний предел возрастает более чем в 50 раз, а нижний повышается всего втрое. При питании зоопланктоном ограничения в максимальном размере жертв отмечены только для личинок (8—16 мм). Избирательность в питании пеляди, связанная с соотношением размеров кормовых организмов и параметров ротового аппарата, ярко проявляется только в раннем онтогенезе. При дальнейшем росте преобладание жертв того или иного размера в питании пеляди разных возрастов в большей степени определяется численностью кормовых организмов определенных размерных групп Обычно возрастные различия в питании не прослеживаются при вспышке численности кормовых организмов, когда популяции пеляди переходят на потребление массовых объектов. Изменение характера питания разных групп пеляди часто связано со снижением обеспеченности пищей и усилением как внутривидовых, так и межвидовых конкурентных отношений. Поэтому рассмотрим изменение пищевых спектров пеляди при разных системах взаимоотношений как между особями внутри популяции пеляди, так и с другими видами рыб в новых местах обитания.

Внутривидовые и межвидовые пищевые взаимоотношения

Подробно внутривидовые пищевые взаимоотношения пяти возрастных групп от 0+ до 5+ были описаны А. П. Новоселовым [1984, 1987] у пеляди, акклиматизированной в водоемах Архангельской области. В результате установлено несколько характерных особенностей. Показатели индексов пищевого сходства и перекрывание пищевых ниш наиболее велики у рыб смежных возрастных групп, наибольшее перекрывание спектров питания наблюдалось у сеголетков и двух-трехлетков (СП равны 66 и 90%), которые питались в основном босминами. При сравнении питания сеголетков и половозрелых рыб отмечено неуклонное снижение степени пищевого сходства. Ослабление внутривидовых отношений осуществлялось за счет потребления крупными рыбами старшевозрастных групп бентосных и нектобентосных организмов, растительности и воздушных насекомых.

Имеющиеся в литературе немногочисленные сведения о внутривидовых отношениях пеляди ограничиваются сравнением пищевых спектров пеляди разных возрастов. Известно, что особи одной популяции пеляди часто отличаются значительными колебаниями в темпе роста и размерно-весовых показателей. Разные поисковые способности рыб разных размерных групп определяют возможность расхождения их спектров питания. В связи с этим несколько подробнее остановимся на обсуждении питания размерных классов пеляди как внутри одновозрастных групп, так и рыб разных возрастов. Зависимость состава пищи пеляди от ее

размеров проанализируем на материале двух озер Вологодской области (сборы Н. Л. Болотовой в 1987 г.).

В марте в Моткозере в популяции годовиков пеляди выделялись три размерных класса рыб. Самые мелкие особи длиной 5—6 см были с пустыми желудками. Более крупные рыбы потребляли разные кормовые организмы: пелядь размером 7—8 см питалась босминами, а особи длиной 9 см поедали веслоногих ракообразных и личинок хаоборусов. Индекс пищевого сходства (СП-коэффициент) достигал всего 10%. В конце мая пищевые спектры всех размерных групп пеляди в возрасте 1+ и 2+ полностью совпадали, все рыбы питались личинками и куколками хирономид. Индексы СП равнялись 100%. В июле спектры питания сеголетков разной длины полностью расходились: пелядь длиной 3—4 см потребляла диаптомусов, а в желудках более крупных особей обнаружены только воздушные насекомые (СП-коэффициенты составили всего 1%).

В октябре сходство спектров питания сеголетков и двухлетков пеляди вновь было значительным, однако в пределах одного возрастного класса различия в спектрах питания рыб разных размерных групп были большими. Так, сеголетки длиной 9—11 см питались диаптомусами и молодью верховки, а длиной 13 см потребляли хирономид и нематод. Аналогичное явление отмечалось и у двухлетков: особи длиной 14 см питались хирономидами, а более крупные (15—18 см) потребляли планктонных ракообразных и их спектр был шире; сходство этих двух размерных групп составило всего 33%. В целом сходство в спектрах питания крайних размерных групп рыб одного возраста было значительно меньше (СП=15%), чем сходство в питании пеляди в возрасте 0+ и 1+ (СП=45%).

Ослабление напряженности внутривидовых отношений у выращиваемой пеляди было связано не только со сложной размерной структурой ее стада. Оно возникло за счет расхождения пищевых спектров при разделении зон нагула рыб.

Аналогичное явление отмечалось и в Буозере-1, причем здесь рыбы одного возраста, но разных размерных групп нагуливались в разных участках озера и имели совершенно непохожие спектры питания: одна группа рыб питалась моллюсками, другая — поденками, третья — босминами. Совпадение спектров питания наблюдалось лишь в июле, когда все группы в разных участках переходили на откорм босминами (СП-коэффициенты равны 49%).

Следует подчеркнуть, что обычно при низкой обеспеченности кормом пищевые спектры пеляди расходятся. При этом более крупные рыбы переходят на питание бентосными организмами или веслоногими ракообразными. Кроме того, тогда существует разделение зон нагула молоди и крупных рыб, поэтому отличия в питании пеляди связаны и с пространственно-временным распределением кормовых организмов и рыб в озере. Часто в пище сеголетков и мелких рыб, обитающих в прибрежье, преобладают зарослевые виды зоопланктона и личинки хирономид. Крупные рыбы, которые держатся в открытой части водоема, потребляют преиму-

щественно пелагических зоопланктеров, мигрирующие бентосные формы и нектобентических организмов.

Таким образом, ослабление напряженности внутривидовых отношений в популяции пеляди происходит как за счет различий в питании рыб разных размерных классов, так и за счет разделения их зон нагула.

Пелядь обладает широким спектром питания, что определяет сложность ее взаимоотношений с другими представителями рыбного сообщества. Так, в бассейне р. Надым пелядь конкурировала со многими видами рыб — язем, окунем, плотвой, молодью чира и сига из-за ракообразных и личинок хирономид [Коломин, 1976]. При потреблении бентосных организмов пелядь вступила в конкуренцию с язем в оз. Чатыгай [Гундризер, Иванова, 1980]. В озерах Урала наблюдалось частичное совпадение пищевых спектров пеляди с карасем и гольяном [Нестеренко и др., 1975]. В оз. Атлер Ханты-Мансийского округа СП-коэффициенты пеляди с карасем, плотвой, ершом и окунем не превышали 20% [Салазкин, Филимонова, 1976]. В Валдайском же озере установлено полное расхождение спектров питания пеляди с налимом, щукой, ершом, линем и язем. Пищевыми конкурентами пеляди являлись уклейка, рипус и снеток.

В Архангельской области анализ межвидовых отношений по линии питания с аборигенными видами рыб показал, что в период нагула их пищевые спектры с пелядью в основном расходились (табл. 18). Пелядь потребляла преимущественно босмин, а ее возможные конкуренты (уклея, плотва, мелкий окунь) питались дафниями. Основной же пищей сига, леща и ерша были бентосные организмы. В р. Онеге, где все рыбы имели бентосный характер питания, снижение пищевой напряженности достигалось тем, что местные рыбы потребляли в массе личинок разнообразных насекомых, а пелядь питалась моллюсками (Новоселов, 1984, 1987).

Большинство сведений о пищевых отношениях пеляди с другими рыбами относится к ее товарному выращиванию в поликультуре. В этих случаях особенно велико сходство спектров питания пеляди с другими

Таблица 18. Индексы пищевого сходства (СП по: [Шорыгин, 1952] — в правой верхней части таблицы) и индексы перекрывания пищевых ниш (с λ по: [Ногп, 1966] — в левой нижней части) у основных представителей рыбной части сообщества оз. Большое Лебяжье (по А. П. Новоселову)

Вид	Пелядь	Сиг	Лещ	Плотва	Уклея	Окунь	Ерш
Пелядь	—	4,0	0,3	1,1	7,5	18,2	0,4
Сиг	2,9	—	46,6	28,8	4,3	2,9	34,9
Лещ	0,5	89,6	—	10,7	0,1	2,0	34,8
Плотва	1,2	44,5	19,7	—	46,7	34,8	8,2
Уклея	7,6	14,2	0,5	91,9	—	12,5	3,8
Окунь	34,8	11,0	3,8	39,1	20,6	—	13,9
Ерш	1,4	76,1	63,0	16,9	13,3	29,0	—

сиговыми: сигом, рипусом, ряпушкой «пелчиром» [Горбунова и др., 1975; Ерофеев, 1982, 1984; Дмитриенко, 1986; Бабий и др., 1984]. Наш анализ пищевых взаимоотношений сиговых рыб в вологодских озерах в условиях поликультуры не выявил последовательности таких ожидаемых явлений, как пищевое сходство в начале выращивания, а затем расхождение спектров питания по мере роста сиговых. Проявление трофической дивергенции и перекрывание пищевых ниш зависело от конкретной кормовой ситуации. Поэтому, с нашей точки зрения, ценность поликультуры заключается не в запланированном расхождении пищевых спектров вселяемых рыб, а в том, что поисковые особенности позволяют отдельным видам рыб по-разному реагировать на изменение кормовых условий и, следовательно, оптимальнее использовать ресурсы водоема в целом [Болотова, 1986].

Как внутривидовые, так и межвидовые взаимоотношения рыб складываются из пищевых потребностей и степени их удовлетворения за счет имеющихся кормовых объектов. При эврифагии происходит наложение спектров питания и возникает так называемая «напряженность пищевых отношений» у рыб. В настоящее время возникла необходимость конкретизировать понятие «обеспеченность рыб пищей» [Решетников, Михайлов, 1988], а под пищевой конкуренцией понимают такую ситуацию, когда два или более вида рыб питаются одним и тем же видом корма, причем его количество недостаточно для удовлетворения пищевых потребностей всех питающихся особей [Решетников и др., 1982]. Следует отметить, что применяемые для анализа пищевых отношений СП-коэффициенты и индексы перекрывания ниш ($c\lambda$) отражают только сходство спектров и общую таксономическую принадлежность потребляемых жертв. Для полного анализа пищевых отношений их нужно дополнять

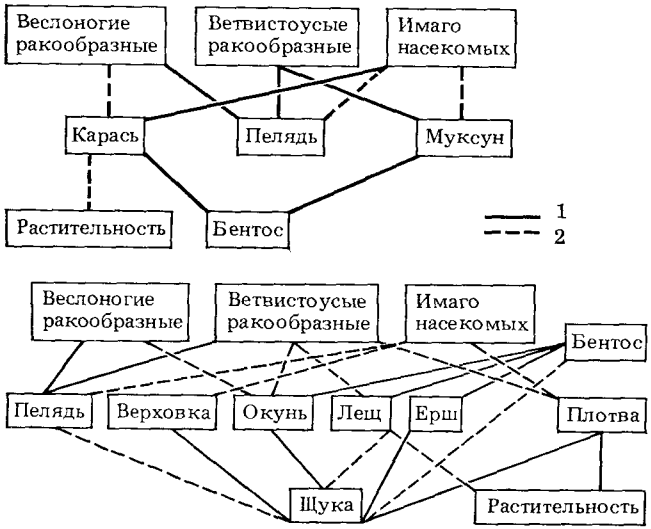


Рис. 40. Схемы пищевых связей пеляди в озере с малым числом местных видов рыб (вверху, оз. Долгое) и с большим числом видов (внизу, оз. Макаровское)

1 — кормовые организмы, составляющие более 30% в рационе пеляди,

2 — кормовые организмы, составляющие 10—30%

индексами потребления или суточными рационами, поскольку даже при высокой степени перекрывания пищевых ниш конкуренции может и не быть, если корма достаточно для всех питающихся особей (переход всех видов на массовый корм).

Пищевые взаимоотношения между видами рыб в исследуемых озерах Вологодской области зависели от кормовой базы и состава рыбной части сообщества. При вселении пеляди в озера с малым числом видов рыб (например, оз. Долгое) она сравнительно легко входила в уже сложившуюся систему пищевых отношений и находила свою экологическую нишу (рис. 40). Об этом свидетельствовали высокие индексы наполнения желудков и высокий темп роста рыб. В озерах же с большим числом местных видов рыб и сложной системой пищевых взаимоотношений (оз. Макаровское) пеляди приходится испытывать жесткую конкуренцию со стороны видов-аборигенов, рассчитанные СП-коэффициенты достигали 60—90% в отдельные периоды года. Поэтому ее пищевой спектр отражает набор видов-жертв, не используемых другими видами рыб; кроме того, пелядь в этом озере испытывает пресс со стороны хищников-ихтиофагов (щука). Известную роль в ослаблении пищевых отношений играли размерная селективность в питании разных видов рыб, расхождение в спектрах питания рыб разных возрастных групп, в разных типах суточной и сезонной ритмики откорма [Болотова, 1986].

Все изложенное выше дает нам основание считать, что для обоснованных рыбохозяйственных рекомендаций недостаточно иметь количественные показатели уровня развития кормовой базы озер, тем более что степень погрешности гидробиологических и ихтиологических методик достаточно высока [Поддубный, Баканов, 1980]. При оценке использования рыбами кормовой базы необходимо знать спектры питания рыб в конкретных водоемах с учетом их суточных изменений, величины суточных рационов, пространственно-временное распределение кормовых организмов и их доступность для рыб, размерную доступность жертв и отношения системы «хищник — жертва», пищевые потребности рыб, их численность в водоеме и продукцию кормовых организмов.

Глава 4

Рост пеляди

Наиболее показательной характеристикой, определяющей условия существования вида в водоемах разного типа, является рост особей и размерно-возрастная структура популяции. Темп линейного и весового роста, а точнее, прирост ихтиомассы служит тем критерием, который определяет промысловую ценность вида. Поэтому неудивительно, что вопросам роста пеляди в водоемах ее естественного ареала и в районах интродукции посвящено значительное число работ.

Прежде всего остановимся на некоторых методических вопросах роста и возраста сиговых рыб.

Периодичность роста сиговых рыб

Методические вопросы определения возраста. Возраст сиговых рыб большинством исследователей определяется по чешуе, хотя годовые кольца видны на костях жаберной крышки, черепа, на клейтрум, отолитах, телах позвонков и спилах плавниковых лучей. На примере американского сига Coregonus clupeaformis показано, что число годовых колец на всех регистрирующих структурах одинаково, отмечены лишь различия в сроках закладки кольца: годовые кольца раньше появляются на костях жаберной крышки, покровных костях черепа и на hyomandibulare, чуть позднее кольца появляются на клейтруме, телах позвонков и самыми последними — на чешуе [Ovchynnyk, 1962]. Иногда на отолитах кольца видны лучше, чем на чешуе [Aass, 1972; Hogman, 1968; Mills, Beamish, 1980].

Обычно годовые кольца хорошо видны на чешуе пеляди, и чешуя чаще других структур используется для определения возраста рыб. Хорошие результаты дает применение поляризованного света, особенно при просмотре костей. Более подробно эти вопросы освещены нами ранее [Решетников, 1966, 1980], здесь же остановимся на последних методических разработках и на работах по пеляди.

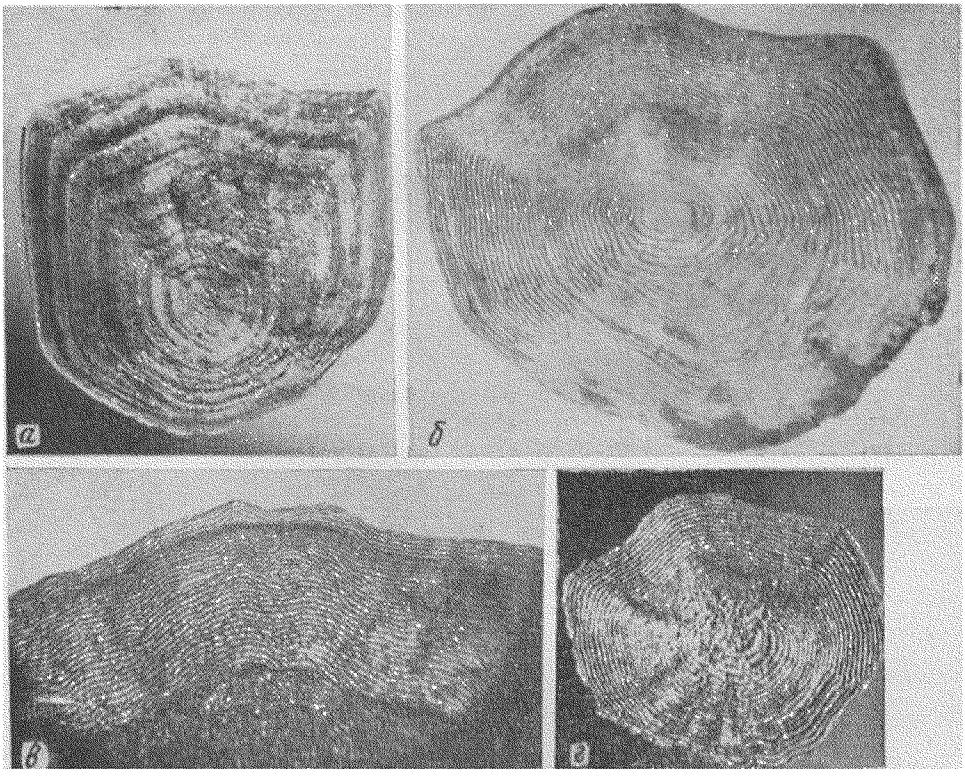
В последнее время предлагают использовать статистические методы для анализа микрофотограмм и склеритограмм [Ваганов, 1978, 1984; Сметанин, 1982а, б], с помощью которых в некоторых случаях удается повысить степень отличия годовой цикличности от помех. Однако отметим, что в этом новом методическом приеме точность определения возраста тем выше, чем стабильнее основная цикличность роста, что не всегда бывает в природе. При стабильной цикличности процессов роста малые ошибки в точной датировке возраста бывают и у исследователей (операторов). Весьма полезным является сравнение определения возраста разными операторами. Оценка точности определения возраста рыб, которая раньше в значительной степени зависела от опыта и искусства

оператора, теперь трактуется как статистическая задача и рассматривается с позиции теории ошибок [Сметанин, 1982б] Обратим внимание читателя также на обзорные работы по вопросам роста и использования количественных показателей роста рыб [Мина, Клевезаль, 1976; Сметанин, 1982а].

На чешуе сиговых рыб северных водоемов нет четкого чередования зон широкого и узкого расположения склеритов, что свойственно рыбам средних широт; лишь у молодых рыб на первом-втором году жизни можно отметить чередование узких и широких склеритов. На опытах по выращиванию пеляди установлено, что узкие склериты соответствуют мед-

Рис 41 Чешуя пеляди из озер Северо Запада СССР (по С В Канепу)

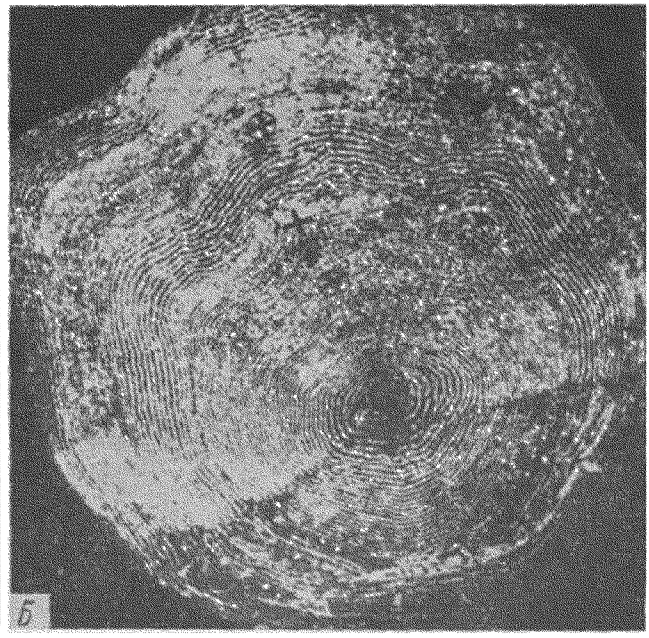
а — чешуя пеляди с замедленным темпом роста (Аллольская группа озер, возраст 5+, длина 29 7 см),
б — чешуя пеляди с быстрым темпом роста (оз Гусиное, возраст 2+, длина 31,0 см),
в — узкая последняя зона прироста на чешуе пеляди из 3—4 склеритов (оз Белое, июнь 1968 г, возраст 3+, длина 29,6 см, масса 391 г),
Г — широкая последняя зона прироста из 15 склеритов (оз Большое Заветное, осень, возраст 1+, длина 23,5 см, масса 180 г)



ленному темпу роста, а широко расположенные склериты характерны для рыб с высоким темпом роста (рис 41).

Равномерное расположение склеритов на чешуе нарушается тем, что 2—3 последних склерита годовой зоны роста не обходят вокруг всей чешуи, а выклиниваются при переходе с переднего сектора чешуи на боковой («плечи» чешуи). Первый же склерит следующей зоны роста охватывает всю чешую. Это «выклинивание склеритов» (или «сломанные склериты» — cutting over) и дает четкую границу между зонами роста в виде годовых колец.

Из трудностей в определении возраста следует отметить плохую видимость колец у рыб старшего возраста и появление добавочных колец. Дополнительные кольца на чешуе пеляди зафиксированы при ее товарном выращивании в озерах Челябинской (оз. Касарги) и Тюменской областей (оз. Кучак) [Золотавина, Мухачев, 1976]. В годовалом возрасте на чешуе пеляди в среднем образуется 29—30 склеритов, в двухгодовалом — 57—59 и в трехгодовалом — 68—70 склеритов. Дополнительные кольца на чешуе пеляди появлялись в июле в особенно теплые годы, когда она прекращала питание (рис. 42). Отметим, что число склеритов на чешуе пеляди зависит от широты расположения водоема и не является постоянным из года в год. В условиях Крайнего Севера у проходной и озерной сибирской ряпушки в первый год может не закладываться годовое кольцо и первое по счету кольцо на чешуе этих рыб образуется лишь на втором календарном году [Кириллов, 1972]. Нечто подобное отмечалось и для пеляди из нижнеколымских озер



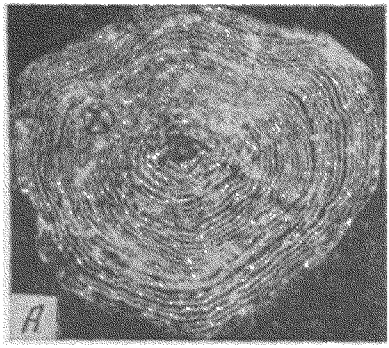


Рис. 42 Чешуя пеляди из оз Кучак в возрасте 12 мес (*А*) и 26 мес (*Б*) [по Золотавина, Мухачев, 1976]

Крестиком обозначено годовое кольцо
крестиком в кружке — дополнительное кольцо

[Дормидонтов, 1969]. В этом случае корректировку возраста необходимо проводить по молоди. На первом году жизни на чешуе пеляди из нижнеколымских озер образуется от 2 до 12 склеритов. Так, вес сеголетков пеляди в оз. Ваут 16 августа 1967 г. колебался от 180 до 550 мг, чешуя в виде пластинок имелась у всех рыб, лишь у самых крупных сеголетков наблюдалось 1—3 склерита на ней. Типичное годовое кольцо с выклиниванием склеритов у пеляди оз. Ваут образуется только на третьем году жизни, завершающим является 11-й склерит. В связи с этим А. С. Дормидонтов [1969] полагает, что возраст пеляди из нижнеколымских озер может быть занижен на 1 год. Таким образом, часто точная датировка возраста пеляди требует применения разных регистрирующих структур и разных методических подходов.

Сезонный рост и время закладки годового кольца

Несомненно, чередование годовых колец на регистрирующих структурах отражает сезонные изменения темпа роста рыб. Рост чешуи и образование на ней годовых колец связаны прежде всего с глубокими биохимическими изменениями, происходящими в организме рыбы [Решетников, 1966, 1980; Мина, Клевезаль, 1976]. В литературе можно найти много противоречивых суждений о сроках закладки годового кольца у сиговых рыб, поэтому на примере пеляди из бассейна Оби (данные В. Р. Крохалевского) и из озер Архангельской области (данные А. П. Новоселова) тщательно проанализируем имеющиеся данные.

Анализ данных по приросту чешуи и рыбы в Андозере показывает, что у озерной пеляди годовое кольцо на чешуе начинает закладываться в июне, а выклинивание склеритов наблюдается уже в мае (табл. 18). К концу июня на чешуе годовиков (возраст 1 и 1+) появляются в среднем 13 склеритов на последней зоне роста. К декабрю число склеритов в этой зоне увеличивается до 32 и в дальнейшем стабилизируется. Наибольшие приросты рыб в длину приходятся на июнь и июль (30 и 43 мм соответственно), на это же время приходится и наибольший прирост числа склеритов (13 и 9 соответственно).

У трех- и четырехлеток годовое кольцо также начинает закладываться в июне. Однако по сравнению с молодыми рыбами у них меньше закладывается число склеритов и меньше ежемесячные приросты длины. Общее число склеритов снижается до 24 у трехлеток и до 21 у четырехлеток (табл. 19). Уменьшаются также и линейные приросты рыбы. Интересно отметить, что с января по март практически не образуются новые склериты и резко замедляется темп роста пеляди. Примерно на месяц сокращается по сравнению с двухлетками и общий период интенсивного роста, и уже в сентябре прекращается прирост склеритов и длины тела.

У обской пеляди образование чешуи и закладка первого склерита происходят при длине тела 2,5—4,0 см и массе 0,15—0,70 г. Обычно это приурочено ко второй половине июня, но в холодные годы может отодвигаться на начало июля. В некоторые годы на чешуе пеляди образуется

Таблица 19. Время закладки годового кольца на чешуе пеляди и прирост последнего года жизни пеляди Андозера по месяцам

Показатель	V	VI	VII	VIII	IX	X	XII	I	II	III
Возраст 1 и 1+										
Длина рыб, мм	110	140	183	199	207	210	214	215	—	—
Масса рыб, г	13	26	69	97	110	141	148	148	—	—
Число склеритов в зоне последнего прироста	0	13	22	25	27	31	32	32	—	—
Прирост склеритов за месяц	0	13	9	3	2	4	1	0	—	—
Прирост рыб, мм	0	30	43	16	8	3	4	1	—	—
Число рыб	5	13	4	8	24	36	2	4	—	—
Возраст 2 и 2+										
Длина рыб, мм	218	233	260	271	278	282	284	291	293	298
Масса рыб, г	153	210	308	397	418	427	452	498	496	501
Число склеритов в зоне последнего прироста	0	10	15	18	21	22	23	24	24	24
Прирост склеритов	0	10	5	3	3	1	1	1	0	0
Прирост рыб, мм	0	15	27	11	7	4	2	7	2	5
Число рыб	12	27	18	9	17	38	4	10	6	3
Возраст 3 и 3+										
Длина рыб, мм	300	308	322	320	335	339	338	340	341	339
Масса рыб, г	508	541	579	577	586	588	609	612	610	593
Число склеритов в зоне последнего прироста	0	8	14	17	19	20	21	21	21	21
Прирост склеритов	0	8	6	3	2	1	1	0	0	0
Прирост рыб, мм	0	8	14	7	6	4	0	2	1	0
Число рыб	9	12	22	14	38	43	3	24	12	1

зона сближенных склеритов, которую принято считать добавочным или «покатным» кольцом [Меньшиков, Кузьмин, 1948]. Появление этого кольца связано с ухудшением нагула в сорах Оби. Поэтому обычно для обской пеляди уплотнение склеритов на первом году жизни в районе 15—17-го склерита принято считать дополнительным кольцом. Выклинивание склеритов у пеляди р. Оби начинается осенью и завершается к моменту «вонзевого» хода. Однако зона нового прироста у годовиков и более старых рыб образуется на чешуе пеляди весной, во время миграции в соровую систему. Количество склеритов, образующихся за период нагула рыб, варьирует в широких пределах.

В бассейне Оби сезонность роста пеляди проявляется наиболее сильно. Интенсивный нагул в сорах продолжается 2—3 мес, и за это время происходит основной прирост длины и массы тела. Сеголетки пеляди к концу нагула достигают 9—14 см длины и массы 16—20 г [Москаленко,

1953]. Величина прироста меняется с возрастом рыб: у молодых рыб прирост равен 6—7 см, у рыб старшего возраста — 0,5—1,0 см. Отмечаются большие колебания в наблюдаемых размерах рыб: так, в средних возрастных группах (4+ и 5+) наиболее быстрорастущие рыбы в 4—5 раз превосходят по размеру медленнорастущих. Вероятно, среди обской пеляди широко распространено явление компенсационного роста.

В момент закладки годового кольца всегда есть опасность спутать небольшую зону старого прироста с новым приростом у тех рыб, у которых годовое кольцо еще не заложилось. В этом смысле, с нашей точки зрения, можно выделить «запретные периоды» для сбора материала для определения возраста (для сиговых это май — июнь), когда наиболее велика вероятность ошибки в точной датировке возраста. Если же нет возможности собрать материал в другое время, то необходимо контролировать определение возраста по чешуе чтением и других регистрирующих структур [Решетников, 1980].

В новых местах обитания период роста пеляди может растягиваться от 2—3 мес до календарного года. Так, при однолетнем выращивании пеляди в озерах Ханты-Мансийского округа к концу выращивания (обычно в октябре—ноябре) вес сеголетков в отдельных озерах колебался от 40 до 80 г при длине 10—22 см. Рост молоди значительно ускорялся в августе—сентябре, а в конце октября и в начале ноября наступало резкое замедление роста в связи с ухудшением газового режима и значительным обеднением зоопланктона. Однако в озерах с благоприятным газовым режимом и хорошо развитой кормовой базой рост пеляди, хотя и замедленный, продолжался и в зимний период [Судаков, 1976].

Анализ роста пеляди в водоемах Омской области показал, что она может расти круглый год, хотя максимальный прирост у сеголетков отмечался в августе—ноябре, а у двух- и трехлетков в августе [Кудлина,

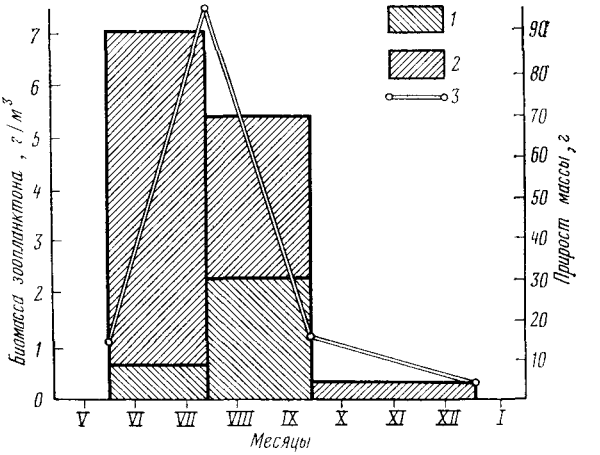


Рис. 43. Среднемесячные приросты массы пеляди в оз. Щучье

1 — возраст 0+,
2 — возраст 1+;
3 — биомасса зоопланктона

1973]. Возможность роста пеляди в подледный период при ее выращивании в водоемах Мурманской области и в озерах Северо-Запада СССР также отмечалась разными авторами [Канеп, 1971; Неличик, 1981]. Однако зимний рост в этих регионах невысок, что обусловлено бедностью кормовой базы, обычно высокий рост пеляди отмечается в первой половине года и осенью. В прудах Латвийской ССР наиболее интенсивный рост сеголетков наблюдался во второй половине лета [Андрушайтис, 1963]. В прудах Литвы наибольший прирост массы также приходится на вегетационный период [Волошенко, 1974].

Высокий темп роста пеляди отмечен в озерах Урала [Нестеренко и др., 1968, 1975]. Здесь пелядь растет в течение всего года, но наибольшие приросты длины и массы тела приходятся на лето и осень. В высококормных карасевых озерах среднемесячный прирост массы тела двухлетков с мая по сентябрь составляет 70—90 г при среднем приросте длины до 30 мм (рис. 43). Поздней осенью и зимой наблюдается снижение приростов длины и почти полностью прекращаются приросты массы тела. В среднем весовой прирост за октябрь, ноябрь и декабрь в 3—5 раз меньше летних приростов. Это прежде всего связано с сезонным развитием зоопланктона, который является основным кормом пеляди. Наиболее резко выражена осенне-зимняя депрессия роста пеляди в мелководных, заросших и солоноватых озерах Урала [Нестеренко и др., 1975].

Линейный и весовой рост

Анализ роста пеляди проведем в основном по эмпирическим (наблюдаемым) данным. В этом случае можно избежать некоторых методических ошибок, связанных с использованием методов обратного расчисления, и, кроме того, основная масса данных в литературе приводится по наблюдаемым длинам и весам. Большая часть доступных для нас данных по темпу роста пеляди из водоемов ее естественного ареала приведена в табл. 20—23.

Для дальнейшего анализа роста пеляди из разных водоемов мы условно выделили пять групп по темпу роста: очень высокий, высокий, средний, низкий и очень низкий (табл. 24). По этой градации самым высоким темпом роста обладает пелядь из р. Турухан и озер Аай (бассейн Вилюя), Тюэренкей (бассейн Лены) и Белоногово (бассейн Колымы), а самый низкий темп роста имеет пелядь из озер Налимье и Мугурдах. Так, в первом случае в возрасте 5+ рыбы достигают 41 см длины и веса 1050 г, а во втором случае в этом же возрасте — только 20 см длины и веса 100 г.

В бассейне Печоры озерно-речная форма пеляди обладает, как правило, высоким темпом роста, под градацию «средний рост» попадают только озерные формы пеляди из Просундуйских Вашуткиных и Падимейских озер (табл. 20, 21). Отметим, что из двух форм пеляди из Просундуйских озер, которые относились к быстрорастущей и медленнорастущей [Козьмин, Петров, 1981], по нашей градации, первая относится

Таблица 20. Линейный рост пеляди (мм) в водоемах естественного ареала европейской части СССР

Район сбора	Возраст, лет										n	Источник данных
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+		
Коровинская губа	65	137	185	220	251	295	350	370	—	—	328	Корнилова, 1969
Дельта Печоры	—	—	—	287	336	357	370	395	—	—	361	То же
Р. Печора	—	—	—	300	350	400	420	460	—	—	57	Зверева и др., 1953
Р. Печора, среднее течение	—	—	—	314	361	392	421	446	—	—	300	Новоселов, 1984
Р. Печора, с. Усть-Цильма	—	—	211	266	317	349	370	386	400	—	245	Чистобаева, 1983
Р. Уса	—	—	222	270	323	360	383	408	—	—	340	То же
Р. Большая Роговая	—	—	—	287	314	333	364	423	441	—	120	»
Озера в пойме р. Усы	—	—	230	257	270	282	312	—	—	—	75	»
Оз. Б. Мыльское	62	136	176	264	319	397	423	—	—	—	128	Зверева и др., 1953
Оз. М. Мыльское	—	148	261	—	—	—	—	—	—	—	32	То же
Просундуйские озера	—	—	—	270	304	322	351	384	402	420	56	Козьмин, Петров, 1981
	—	—	213	239	264	286	306	336	344	—	88	То же
Харбейские озера	—	—	125	203	250	304	332	361	—	—	249	Сидоров, 1974
Оз. Б. Падимей	—	—	—	205	248	274	295	334	364	—	68	То же
Оз. Памелемейты	—	74	120	—	—	—	—	—	—	—	45	»
Вашуткины озера	—	173	201	230	300	342	371	424	441	—	137	Соловкина, 1966
	—	—	149	—	290	321	330	367	—	—	64	Сидоров, 1974
Оз. Андермей (бас. р. Кары)	—	89	150	228	281	326	—	—	—	—	42	Пробатов, 1933
Оз. Лаэрты (бас. р. Кары)	—	82	169	239	272	327	343	—	—	—	8	То же

Таблица 21. Весовой рост пеляди (г) в водоемах естественного ареала европейской части СССР

Район сбора	Возраст, лет										*n*	Источник данных
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+		
Р. Печора	—	—	—	405	584	993	1077	1500	—	—	57	Зверева и др., 1953
Р. Печора	—	—	—	446	723	1021	1317	1814	—	—	300	Новоселов, 1983
Просундуйские озера	—	—	—	241	428	500	651	908	1074	1307	56	Козьмин, Петров, 1981
	—	—	114	168	237	323	418	548	628	—	88	То же
Харбейские озера	—	—	24	105	202	414	542	749	—	—	249	Сидоров, 1974
Оз. Б. Падимей	—	—	—	105	198	—	425	556	770	—	68	То же
Вашуткины озера	—	—	42	—	334	462	525	760	—	—	64	»
Оз. Памелейсеты	—	4	20	—	—	—	—	—	—	—	45	»

Таблица 22. Линейный рост пеляди (мм) в водоемах естественного ареала Сибири

Район сбора	Возраст, лет										*n*	Источник данных
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		
Бассейн р. Юрибей												
Ярро-то	67	123	186	235	282	310	352	—	412	—	42	Пробатов, 1933
Вайнуй-то	53	112	165	201	246	—	—	—	—	—	167	Куликова, 1960
Обь, 1925	170	250	340	360	390	420	420	—	—	—	89	Борисов, 1928
1963	—	235	265	280	305	341	—	—	—	—		Пнёв, 1964
1973	—	—	305	328	343	360	—	—	—	—		Крохалевский, 1981
1974	—	243	280	325	348	356	—	—	—	—		То же
1975	—	272	276	298	312	333	355	—	—	—		»
Обь (устье Томи)	—	—	318	339	363	381	416	—	—	—	89	Дулькейт, 1939
Р. Северная Сосьва, 1956	—	—	290	307	328	370	—	—	—	—	152	Москаленко, 1958
Р. Манья	—	—	—	338	365	381	392	—	—	—	260	Беляев, Венглинский, 1977

Таблица 22 (продолжение)

Район сбора	Возраст, лет										n	Источник данных
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		
Р. Надым, 1970	152	192	233	264	301	323	354	370	390	—	93	Коломин, 1976
1972	—	—	265	326	351	369	382	395	430	—	44	То же
Оз. Хасырей	170	240	302	375	388	405	—	—	—	—		Коломин, 1974
Оз. Ясале-то	—	—	—	286	315	345	—	—	—	—		То же
Оз. Муну-то	—	—	—	264	301	323	354	370	390	—		»
Оз. Сырковое	130	160	—	230	—	260	—	—	—	—	230	Прохорова, 1930
Оз. Ендырь, 1950	—	244	281	307	344	395	441	—	—	—		Афанасьева, Савостьянова, 1960
1974	—	—	270	305	327	360	—	—	—	—		Кугаевская, 1978
1975	—	—	260	268	275	288	—	—	—	—		Кугаевская, 1978
1976	—	—	271	296	314	358	—	—	—	—		То же
Р. Худосей (бассейн р. Таз)	—	—	249	268	285	306	—	—	—	—	300	Москаленко, 1958
Озера бас. р. Гыда	65	120	197	266	326	370	390	417	459	479	11	Бурмакин, 1941
Р. Юрибей, 1945	—	123	186	235	282	310	352	—	—	—		Вышегородцев, 1974
1970	—	—	—	304	325	344	351	375	396	—		То же
1971	—	208	—	300	328	351	369	—	413	—		»
Р. Танама	—	—	—	310	336	363	375	381	419	—		Попов, 1978
Р. Енисей	140	220	280	340	340	350	360	360	390	—	295	Подлесный, 1958
Оз. Мадуйское	—	164	216	223	—	—	—	—	—	—	185	Боброва, 1952
	—	214	257	296	325	340	—	—	—	—	126	То же
Оз. Вымское	—	185	208	226	234	268	—	—	—	—		Фролова, 1952
Р. Турухан	191	270	323	349	376	411	451	500	581	—	319	Головко, 1971
Озера в бас. Турухана	—	—	—	247	266	283	300	315	348	—	166	Головко, 1973

Таблица 22 (продолжение)

Район сбора	Возраст, лет										n	Источник данных
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		
Р. Верхняя Баихабас	—	270	323	349	376	411	451	500	—	—	—	То же
Оз. Советское	—	—	187	266	313	326	—	—	—	—	132	Красикова, 1961
Оз. Маковское	—	—	260	305	334	377	—	—	—	—	145	То же
Оз. Налимье	—	—	—	239	252	—	—	—	—	—	20	Боброва, 1952
	—	160	176	199	213	230	—	—	—	—	198	То же
Оз. Карасинское	—	—	244	309	347	379	407	—	—	—	250	Красикова, 1961
Оз. Хантайское	—	—	266	292	312	331	337	—	—	—	—	Завьялова, 1969
	—	224	235	271	289	304	320	338	—	—	174	Романов, 1985
Хантайские озера	—	—	—	300	311	320	334	—	392	414	—	Иоганзен и др., 1972
Оз. Ююль	—	—	—	270	285	300	301	—	—	—	—	Завьялова, 1969
Оз. Арбакли	—	203	230	261	277	293	311	330	342	360	225	Романов, 1985
Р. Пясина	—	—	—	330	332	344	365	381	412	—	—	Остроумов, 1937
	—	290	310	330	350	360	380	440	—	—	—	Михалев, 1961
Оз. Лама (бас. Пясины)	—	—	—	303	318	330	342	343	343	430	71	Белых, 1940
Р. Хатанга	—	250	290	315	327	338	353	366	—	—	—	Боброва, 1962
Оз. Сигтак (бас. Хатанги)	—	—	—	305	323	328	336	348	—	—	120	Лукьянчиков, 1967
Р. Хета	—	—	—	305	312	330	337	342	387	—	132	То же
Оз. Лабаз (бас. Хеты)	—	—	—	248	283	312	332	—	—	—	—	Тюльпанов, 1970
Р. Анабар	—	—	—	—	285	325	358	—	—	—	14	Кириллов, 1955

Таблица 22 (окончание)

Район сбора	Возраст, лет										n	Источник данных
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		
Озера бассейна Лены:												
Р. Лена и озера	54	150	248	321	358	381	406	—	—	—	—	Борисов, 1928
Оз. Быралгы	—	—	252	250	268	284	290	285	315	305	75	Дормидонтов, 1969
Озера о-ва Тит-Ары	—	—	276	292	313	323	331	345	357	360	356	То же
	—	252	272	308	307	323	329	340	360	—	134	Ларнонов, 1969
Оз. Тюэренкей	—	—	265	314	360	408	422	455	—	—	44	Дормидонтов, 1969
Оз. Улахан-Кюель	153	173	193	201	—	—	—	—	—	—	23	То же
Оз. Долган	157	194	225	253	272	281	310	331	352	382	440	Ларионов, 1969а
Бассейн р. Вилюя:												
Оз. Уюлу	190	250	310	330	340	360	370	—	—	—	389	Кожевников, 1955
Оз. Сыалах	—	251	290	298	311	322	330	—	—	—	149	Ларнонов, 1967
Оз. Муосталаах	180	230	290	330	370	390	410	—	—	—	1107	Венглинский, 1966
Оз. Аай	—	310	340	380	400	410	430	—	—	—	162	То же
Оз. Дьямкюеле	—	230	290	310	370	380	400	—	—	—	207	»
Р. Хрома	—	—	—	—	—	307	324	342	—	—	10	Тяптнргянов, 1980
Р. Индигирка	50	90	130	180	250	270	300	—	—	—	11	Кириллов, 1955
Оз. Долгое (бас. Индигирки)	—	—	—	—	—	331	340	357	383	—		То же
Р. Колыма	114	241	286	336	361	387	396	398	418	—	195	Новиков, 1966
Оз. Мугурдах	—	—	—	—	238	254	294	287	—	—	126	Дрягин, 1933
Оз. Чалыба	—	—	286	336	366	—	—	—	—	—	36	То же
Оз. Нарбыскай	—	—	—	—	325	346	354	368	390	403		Кириллов, 1972
Илирнейские озера	—	—	—	287	323	336	339	347	—	—		Тугарина, Постнников, 1970
Оз. Белоногово	—	—	—	—	405	401	432	424	455	—		То же
Р. Малый Анюй	—	335	340	359	367	361	—	—	—	—		»

Таблица 23. Весовой рост пеляди в водоемах естественного ареала Сибири (г)

Район сбора	Возраст, лет										n	Источник данных
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		
Обь	44	176	399	520	704	783	858	—	—	—	—	Борисов, 1928
Средняя Обь, 1949	—	—	667	794	957	—	—	—	—	—	—	Москаленко, 1958
1953	—	—	352	414	506	—	—	—	—	—	—	
Обь (устье Томи)	—	—	365	433	541	642	693	—	—	—	89	Дулькейт, 1939
Обь	88	170	262	319	357	380	—	—	—	—	228	Меньшиков, Козьмин, 1948
Р. Северная Сосьва, 1949	—	—	601	861	1020	—	—	—	—	—	—	Москаленко, 1958
1953	—	—	290	385	652	—	—	—	—	—	—	
1970	—	—	305	380	519	673	829	1140	—	—	—	Павлов, 1978
1972	—	—	405	420	603	728	1126	1245	—	—	—	
1974	—	—	355	473	532	683	871	1063	—	—	—	
1976	—	—	317	372	526	786	848	—	—	—	—	
1977	—	—	—	—	331	390	505	686	768	—	—	
Оз. Сырковое	26	55	—	152	—	211	—	—	—	—	230	Прохорова, 1930
Оз. Ендырь	90	172	285	395	530	866	1180	—	—	—	—	Абросов, 1967
Оз. Ендырь, 1974	—	—	347	484	606	865	—	—	—	—	—	Кугаевская, 1978
1975	—	—	330	382	406	426	—	—	—	—	—	
1976	—	—	359	408	472	698	—	—	—	—	—	
Оз. Курьех-Лор	54	100	133	218	450	—	—	—	—	—	—	Москаленко, 1971
Р. Надым, 1970	30	64	196	272	360	473	565	712	900	—	93	Коломин, 1976
1972	—	—	265	326	351	369	382	395	430	—	44	
Оз. Хасырей	170	240	302	375	388	405	—	—	—	—	—	Коломин, 1974

Таблица 23 (продолжение)

Район сбора	Возраст, лет										n	Источник данных
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		
Оз. Ясале-то	—	—	—	286	315	345	—	—	—	—	—	
Оз. Муну-то	—	—	—	264	301	323	354	370	390	—	—	
Р. Худосей (бассейн р. Таз)	—	—	257	407	491	—	—	—	—	—	—	Москаленко, 1958
Р. Юрибей, 1970	—	—	—	375	489	573	609	775	842	—	—	Вышегородцев, 1973
1971	—	98	—	350	447	593	685	—	920	—	—	
1972	—	—	155	360	361	429	588	767	1093	—	—	
Р. Енисей	24	167	341	537	537	662	735	812	913	—	295	Подлесный, 1958
Оз. Мадуйское	—	116	280	330	416	512	—	—	—	—	126	Красикова, 1961
Оз. Мадуйское	—	63	130	153	—	—	—	—	—	—	185	Красикова, 1961
Оз. Вымское	—	85	125	158	184	222	—	—	—	—	—	
Р. Турухан	86	370	453	639	798	1077	1540	2138	2690	—	319	Головко, 1971
Озера в бассейне р. Турухан	—	—	—	211	259	309	379	429	620	—	166	Головко, 1973
Оз. Маковское	—	—	217	395	546	725	—	—	—	—	145	Красикова, 1961
Оз. Карасинское	—	—	190	450	596	824	1040	—	—	—	250	
Оз. Советское	—	—	75	193	325	425	—	—	—	—	132	
Оз. Налимье	—	—	—	154	184	—	—	—	—	—	20	
	—	39	57	81	98	126	—	—	—	—	198	
Оз Долгое	—	—	232	370	527	715	—	—	—	—	—	
Оз. Чертово	—	—	—	480	650	907	—	—	—	—	—	

Таблица 23 (продолжение)

Район сбора	Возраст, лет										n	Источник данных
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		
Оз. Хантайское	—	—	—	283	344	390	416	—	—	—	—	Завьялова, 1969
		128	157	239	297	338	391	479	—	—	—	Романов, 1985
Хантайские озера	—	—	—	270	333	390	420	—	720	—	—	Иоганзен и др., 1972
Оз. Ююль	—	—	—	280	328	400	405	—	—	—	—	Завьялова, 1969
Оз. Арбакли	—	75	148	237	292	341	417	520	609	760	—	Романов, 1985
Р. Пясина	—	260	322	387	493	592	686	866	—	—	—	Михалев, 1961
Оз. Лама	—	—	—	306	371	418	473	610	—	—	71	Белых, 1940
Р. Хатанга (оз. Ситгак)	—	—	—	360	449	482	527	546	—	—	120	Лукьянчиков, 1967
Р. Хета	—	—	—	340	397	504	546	611	977	—	132	
Оз. Лабаз (бас. Хеты)	—	—	—	177	274	382	483	—	—	—	—	Тюльпанов, 1970
Р. Анабар	—	—	—	—	149	356	519	—	—	—	14	Кириллов, 1955
Озера в бассейне Лены:												
Быралгы	—	—	150	165	200	249	270	294	355	330	75	Дормидонтов, 1969
Тит-Ары	—	—	208	310	372	423	500	593	651	660	357	
	—	180	248	336	357	430	468	582	625	—	134	Ларионов, 1969
Тюэренкей	—	—	212	392	547	849	970	1170	—	—	44	Дормидонтов, 1969
Долган	53	87	141	205	239	340	387	482	639	664	440	Ларионов, 1969
Улахан-Кюель	40	71	95	109	—	—	—	—	—	—	23	Дормидонтов, 1969
Озера в бассейне Вилюя:												
Саардах-Хайа	—	—	—	—	500	534	813	860	1220	—	15	Венглинский, 1963
Американ-Хайа	—	—	—	—	490	600	630	—	—	—	22	
Сыалах	—	231	329	358	401	460	400	—	—	—	149	Ларионов, 1967

Таблица 23 (окончание)

Район сбора	Возраст, лет										n	Источник данных
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		
Озера в бассейне Вилюя:												
Уюлу	81	175	348	408	532	617	700	820	892	850	389	Кожевников, 19 5
Аай	—	408	561	750	830	921	1139	—	—	—	160	Венглинский, 1963
Муосталаах	79	152	312	494	717	828	842	—	—	—	860	То же
Дьямкюеле	—	156	338	513	678	838	892	—	—	—	207	»
Р. Индигирка (оз. Долгое)	—	—	—	—	—	576	599	753	870	—		Кириллов, 1972
Лебяжьи озера	—	—	—	—	—	695	627	830	937	995	37	Дормидонтов, 1969
оз. Согорычье	—	—	—	—	—	—	320	335	429	453	30	То же
Р. Хрома	—	—	—	—	—	—	405	510	790	—	10	Тяптиргянов, 1980
Р. Колыма	13	178	299	541	711	781	933	1016	1110	—	195	Новиков, 1966
оз. Ваут	—	—	—	—	275	450	561	695	803	815	125	Дормидонтов, 1969
оз. Мугурдах (Щекурово)	—	—	250	403	562	834	973	1093	1173	1200	126	То же
оз. Мугурдах	—	—	—	—	192	226	402	350	—	—	—	Дрягин, 1933
оз. Чалыба	—	—	351	661	847	—	—	—	—	—	—	То же
оз. Нарбыскай	—	—	—	—	411	501	506	521	722	700	—	Кириллов, 1972
Баранаткалах	—	—	—	—	—	436	457	483	535	594	93	Дормидонтов, 1969
оз. Чебагинское	—	—	—	290	427	555	594	630	—	—	46	То же
оз. Муол	—	—	—	—	255	368	396	613	633	643	80	»
Нутхеут-Кыраскылах	—	—	—	—	—	430	420	569	624	661	46	»
Илирнейские озера	—	—	—	256	373	417	447	470	—	—		Тугарина, Постников, 1970
р. Малый Анюй	—	380	389	547	623	671	—	—	—	—		То же
оз. Белоногово	—	—	—	—	1219	1252	1559	1412	1595	—		»

Таблица 24. Условные градации линейного и весового роста пеляди в водоемах естественного ареала

Условные градации роста	Возраст, лет								
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
	Линейный рост, мм								
Очень высокий	190	310	340	380	410	440	470	500	540
Высокий	160	220	270	320	350	390	420	450	480
Средний	120	160	200	240	280	310	350	390	430
Низкий	90	130	160	200	240	270	310	350	390
Очень низкий	70	90	130	160	200	230	270	300	330
	Весовой рост, г								
Очень высокий	110	400	600	850	1050	1250	1550	2150	2700
Высокий	80	270	450	650	800	1000	1200	1400	1800
Средний	60	210	300	450	580	700	800	950	1200
Низкий	40	80	150	220	320	450	550	700	850
Очень низкий	10	20	50	80	100	150	200	350	500

к рыбам со средним темпом роста, а вторая — к категории «низкий рост». Эта последняя, медленнорастущая пелядь становится половозрелой в возрасте 4—5 лет при достижении длины 23—24 см и массы 220—250 г, в то время как первая (быстрорастущая) созревает в этом же возрасте при достижении 30—32 см длины и массы 500—800 г. Пелядь из Индугирской группы озер Малоземельской тундры имеет более низкий темп роста, чем пелядь из Печоры; по своему темпу роста она приближается к темпу роста пеляди из Вашуткиных и Харбейских озер [Дворянкин, Дворянкина, 1981].

Отметим расхождения в определении темпа роста пеляди из Вашуткиных озер по сборам разных авторов [Соловкина, 1966; Сидоров, 1974], что, возможно, связано с трудностями в определении первого годового кольца. К сожалению, сведения о росте сеголетков из тундровых озер отсутствуют. Сеголетки озерно-речной пеляди в Печоре по сборам 1945—1946 гг. имели во второй половине июля длину 24—51 мм и массу 0,1—1,3 г, в августе — 41—93 мм и 1,0—8,1 г, в середине сентября — 72—85 мм и 2—9 г [Зверева и др., 1953]. Примерно такие же размеры были у молоди пеляди в Коровинской губе по сборам 1966 г.: в начале августа пелядь имела 42—52 мм длины и массу 1—2 г; 21 августа — 52—80 мм и 2—7 г [Корнилова, 1970]. Более крупные сеголетки отмечены в оз. Смольное, которое находится в среднем течении Печоры и практически представляет собой старицу бывшей протоки реки [Кучина, 1971].

В бассейне Печоры предельный возраст пеляди в уловах равен 9+. В оз. Большое Гудырье 1 экз. пеляди в возрасте 6+ имел длину 490 мм

и массу 2050 г; максимальный вес пеляди в бассейне р. Усы равен 2105 г [Соловкина, 1962]. Максимальный вес пеляди в Печорском бассейне, по сборам более ранних авторов, достигал 3,0—4,5 кг [Солдатов, 1924; Зверева и др., 1953].

Довольно подробно исследован рост пеляди Обского бассейна [Борисов, 1928; Прохорова, 1930; Дулькейт, 1939; Дрягин, 1948; Меньшиков, Козьмин, 1948; Бурмакин, 1953; Москаленко, 1958, 1971; Коломин, 1974, 1976; Судаков, 1977; Павлов, 1978; Следь, Шишмарев, 1979; Шишмарев, 1979; Крохалевский, 1981; и др.]. В целом темп роста речной пеляди р. Оби можно охарактеризовать как «высокий», причем в многоводные годы с хорошими условиями нагула он приближается к категории «очень высокий», а в маловодные и малокормные годы снижается до категории «средний» (табл. 21, 22). Одних и тех же размеров обская пелядь в многоводные годы достигает на два года раньше, чем в маловодные, и на год раньше, чем в год, средний по водности. Это, в свою очередь, влияет и на величину уловов.

У обской пеляди отмечаются большие колебания длины и веса в каждой возрастной группе: так, например, у рыб в возрасте 4+ крайние величины длины тела различаются более чем в 2 раза, а веса — в 12 раз [Бурмакин, 1953]. Эти различия обусловлены как принадлежностью к разным стадам пеляди, так и особенностями гидрологического режима, которые определяют продолжительность нагула рыб и величину их приростов. За период нагула среднесуточные приросты массы тела у пеляди составляют 2—4 г/сут, максимальные величины приростов приходятся на возрастные группы 3+ и 4+, а минимальные — на старшевозрастные группы [Крохалевский, 1981]. Значительные вариации в скорости роста отмечены и у пеляди из озер Западной Сибири [Полымский, 1971]. Практика выращивания пеляди в озерах также свидетельствует о высокой индивидуальной и групповой изменчивости темпа роста особей этого вида [Абросов, 1967; Мухачев, 1967; Канеп, 1971, 1973; Судаков, 1976].

Несомненно, у пеляди имеется компенсационный рост, о чем свидетельствуют данные обратного расчисления темпа роста [Крохалевский, 1981]. Так, рыбы с замедленным темпом роста в бассейне Оби в возрасте 2+ длиной тела 18—20 см и весом 80—120 г обычно за период нагула увеличивали свою длину на 3—4 см и вес на 30—70 г (табл. 22—24). Однако при благоприятных условиях нагула прирост отдельных особей может достигать 8—12 см длины и 200—250 г веса. Таким образом, за один сезон возможен переход особи из группы с низким темпом роста в группу со средним ростом.

С увеличением возраста рыб падают приросты длины (рис. 44), наибольший прирост массы тела у пеляди отмечен в возрасте ее массового полового созревания, после чего весовые приросты падают.

Из притоков Оби наиболее высоким темпом роста обладает пелядь из р. Собь [Шишмарев и др., 1979]. По темпу роста она значительно превосходит пелядь из рек Пур и Таз. Пелядь из Северной Сосьвы имеет высокий темп роста только в младшем возрасте, после четырех лет

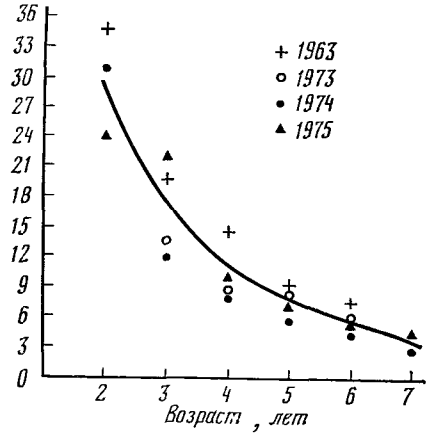


Рис. 44. Изменение относительных приростов длины обской пеляди в зависимости от возраста (фактические данные за 1963, 1973—1975 гг. и эмпирическая кривая) [по: Крохалевский, 1981]

она уступает в росте обской пеляди (см. табл. 22, 23). Пелядь из оз. Ендырь имеет темп роста чуть выше среднего.

В водоемах Красноярского края можно встретить пелядь с самым разнообразным темпом роста — от «очень высокого» (р. Турухан) до «очень низкого» (оз. Налимье, карликовая форма). Столь же велики разнообразия в темпе роста пеляди в водоемах Якутии в бассейнах Лены и Колымы (см. табл. 23). Подчеркнем, что на краях ее естественного ареала (Печора и Колыма) не отмечается угнетения темпа роста; здесь, как и везде, встречается пелядь с различным темпом роста — от карликовых форм до быстрорастущих особей, рост которых можно охарактеризовать как «очень высокий».

Таким образом, в водоемах естественного ареала пеляди ее линейный и весовой рост определяются прежде всего кормовыми условиями. Широта расположения водоема и его температурный режим оказывают косвенное влияние, опять же через уровень развития кормовой базы. На краях ареала (Печора, Колыма или северное побережье) не отмечается закономерного снижения темпа весового и линейного роста. Вероятно, максимальный темп роста имеет пелядь в том случае, если в возрасте 5+ она достигает около 40 см длины и веса более 1000 г, а в возрасте 9+ она достигает 54 см длины и веса 2700 г. Примерно такие высокие показатели роста имеет пелядь из р. Турухан и озер бассейна Лены и Колымы, а также из оз. Светлое в Ленинградской области. Но это еще не максимально возможные показатели роста для пеляди как для вида в целом, ее потенциальные возможности раскрываются только в новых местах обитания. Наибольший возраст пеляди в материнских водоемах равен 15 лет [Бурмакин, 1953]. Речная и озерно-речная пелядь из бассейнов рек Обь, Енисей, Лена и Колыма доживает до 12 лет [Борисов, 1928; Дрягин, 1933; Меньшиков, Козьмин, 1948; Новиков, 1966; Подлесный, Сесягин, 1968]. Примерно таков же предельный возраст пеляди оз. Ендырь. Как правило, озерные популяции пеляди отличаются большим долголетием, чем речные.

Остановимся на особенностях роста пеляди в новых местах обитания. На рис. 45 линиями показаны условные градации роста линейного и весового роста пеляди в естественных условиях, и на этом графике нанесены данные по темпу роста пеляди в новых местах обитания. Обращает на себя внимание тот факт, что везде в новых местах обитания линейный темп роста пеляди выше среднего и в первые шесть лет он в ряде случаев значительно превышает самый высокий рост пеляди в материнских

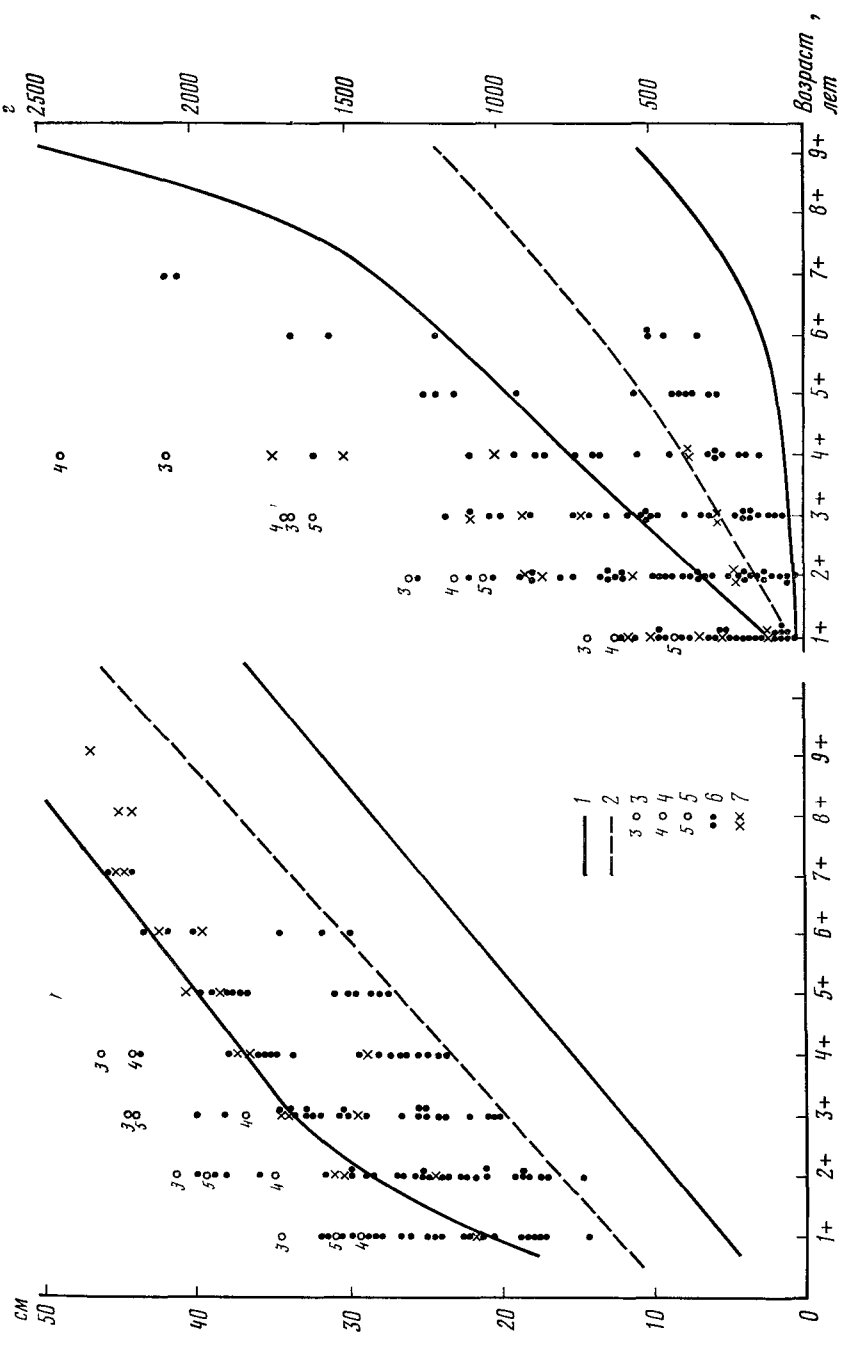


Рис. 45. Линейный (слева) и весовой (справа) рост пеляди

1 — минимальные и максимальные размеры пеляди в водоемах естественного ареала; *2* — средний темп роста, *3* — оз. Чагытай, *4* — оз Дуванкуль; *5* — оз. Сут-Холь; *6* — другие озера в новых местах обитания, *7* — водохранилища

водоемах. Однако после 6 лет темп роста резко замедляется. Весовой рост пеляди в новых местах обитания обычно также выше среднего, но имеется более 10 водоемов, где ее рост ниже среднего. По весовому росту в новых водоемах пелядь значительно превосходит своих родителей в материнских водоемах. Самый высокий темп роста имеет пелядь в озерах Урала [Мухачев, 1965; Галактионова, 1973; Нестеренко и др., 1975], Горного Алтая и Тувы [Гундризер, 1972; Попков, 1978, 1979, 1980, 1988; Вершинин и др., 1979, 1980, 1981; Гундризер и др., 1980, 1986; Вершинин, 1984] и в горных водохранилищах [Ерещенко и др., 1975; Еременко, Козьмин, 1979; Амиркулов, 1980; и др]. Именно здесь наиболее ярко проявляются потенциальные возможности ее весового роста (табл. 25).

Так, в первые годы после вселения в горное оз. Чагытай пелядь на втором году жизни достигала веса 725 г, на третьем — 1300, на четвертом — 1700 и на пятом — 2100 г. Однако вселение пеляди в безрыбные озера подобно стрессовому воздействию на экосистему, которая оказалась столь же мало устойчивой, как и северные экосистемы [Решетников, 1980]. Выращивание пеляди в безрыбных озерах, либо при чрезмерно плотных посадках, либо при резком увеличении численности рыб за счет их естественного воспроизводства в водоеме довольно скоро приводит к подрыву кормовой базы озер. Ухудшение условий нагула пеляди весьма быстро сказывается на темпе роста: так, в оз. Чагытай в 1966 г. рост был чрезвычайно высоким, но уже в 1968 г. он снизился вдвое, в 1971 г.— почти втрое, а в 1981—1982 гг. темп роста пеляди можно было отнести к условной градации «низкий».

За 15 лет масса пятилетков снизилась в 8 раз (табл. 25). Отметим, что снижение темпа роста пеляди в оз. Чагытай проходило в условиях интенсивного промыслового и любительского лова, изымающего ежегодно до 18—26 кг/га сиговых рыб [Гундризер и др., 1982].

В ранее безрыбном высокогорном оз. Сут-Холь в первые 8 лет после вселения пеляди и других сиговых рыб естественного воспроизводства не было. При невысокой плотности посадок темп роста пеляди был высоким (трехлетки достигали массы 1067 г, четырехлетки — 1618 г). После посадки в 1978 г. личинок пеляди из расчета 5000 шт./га кормовая база озера оказалась подорванной за два года и, как следствие, резко снизился темп роста пеляди. В 1962 г. трехлетки пеляди имели массу 66 г, что в 16 раз меньше, чем было в первые годы (табл. 24).

Аналогичные явления происходят и в озерах Горного Алтая. В течение первых трех лет после вселения пеляди биомасса зоопланктона снизилась в 3—10 раз [Вершинин и др., 1980]. В структуре зоопланктона озер происходит замена крупных форм ракообразных на мелкие. Через 8—9 лет после первых лет вселения масса трехлеток снижается в 4—18 раз: в большинстве в этом возрасте пелядь достигает массы всего 36—62 г (Сарулу-Коль, Чага-Коль, Талду-Коль). Лишь изредка в этих озерах встречаются рыбы крупнее 40 см длиной и массой более 300 г, большинство особей имели явные признаки дистрофии с плетевидной формой тела. Таким образом, за короткий срок в одном и том же водоеме быстрорастущая вначале форма пеляди превращалась в тугорос-

Таблица 25. Весовой рост пеляди в новых местах обитания, г

Водоем, год сбора	Возраст, лет					Источник данных
	0+	1+	2+	3+	4+	
Озера:						
Карелия	63	200	440	710	970	Горбунова, 1979
Ленинградская обл.	32	124	238	—	—	Балашов, 1975
оз. Гусиное	16	120	330	565	—	Канеп, 1972
Большое Завегное	—	—	291	590	1100	
Псковские озера	—	56	220	436	680	
Латвийская ССР	40	216	230	522	867	Андрушайтис, 1963
Архангельская обл.	13	141	307	550	894	Новоселов, 1984
Вологодская обл.	29	282	450	520	600	Болотова, 1986
Шибындыкуль	294	1044	1276	—	—	Ерещенко и др , 1975
Озера Урала:						
Дуванкуль	172	625	1150	1711	2425	Нестеренко и др., 1975
Карагуз	152	620	—	—	—	
Б. Индра	116	297	—	—	—	
Узункуль	96	442	850	—	—	
Щучье	170	462	946	—	—	
Карагайкуль	72	478	823	1195	1630	Мухачев, 1965
Аракуль	—	175	223	264	295	Галактионова, 1973
Аятское	131	203	290	327	—	Подкипа, 1974
Озера юга Красноярского края.						
Большое, 1976	—	400	1080	1620	—	Завьялова, 1984
1977	—	270	400	850	—	
1980	—	140	190	240	—	
Сосновое, 1975	—	450	620	950	—	Завьялова, 1984
Бейское, 1973	—	360	675	—	—	
Цинголь, 1967	—	235	400	510	—	
Иткуль, 1977	—	225	380	550	—	
Пруды Ужурского р/х	—	150	240	420	—	
Омская обл.	138	589	1058	—	—	Кудлина, 1973
Забайкалье	35	220	600	900	—	Карасев, 1980
Еравнинские озера	—	—	560	750	—	Скрябин, 1979
Якутия	25	46	145	—	—	Силин, 1981
Горный Алтай:						
Чагытай, 1966	—	725	1300	1700	2100	Гундризер и др , 1974
1968	—	480	907	1105	1140	Попков, 1988
1971	—	240	425	552	691	
1981	—	70	197	212	251	
1982	—	81	168	223	—	

Таблица 25 (окончание)

Водоем, год сбора	Возраст, лет					Источник данных
	0+	1+	2+	3+	4+	
Горный Алтай:						
Сут-Холь, 1972	—	430	1067	1618	—	Попков, 1988
1979	—	97	395	1047	—	
1981	—	—	105	195	—	
1982	—	—	66	161	280	
1985	—	—	73	190	278	
Чага-Коль, 1975	—	251	347	—	—	Вершинин и др , 1979
1984	—	62	104	190	—	Попков, 1988
Сарулу-Коль 1974	—	323	912	1014	—	Вершинин и др , 1979
1980	—	—	197	473	523	Попков, 1988
1984	—	—	48	85	159	
Талду-Коль, 1975	—	164	323	484	—	Вершинин и др , 1979
1984	—	—	36	89	184	Попков, 1988
Водохранилища:						
Ириклинское	—	548	932	1105	1750	Еременко, Козьмин, 1979
Рефтинское	—	350	530	730	1540	Киселев, 1976
Бухтарминское	—	275	886	930	1050	Ерещенко и др , 1975
Нурекское	300	600	—	—	—	Амиркулов, 1980
Братское	—	131	240	286	397	Скрябин, 1979

лую и почти карликовую. Подобное же явление наблюдалось в горных озерах Средней Азии [Боярских, Толонбаев, 1975; Конурбаев и др., 1978, Толонбаев, 1981; Грищенко, 1983]. Явные признаки деградации обнаруживает пелядь после нескольких лет жизни в озерах Калининской, Московской и более южных областей.

Анализ литературных данных показывает, что замедление или ускорение темпа роста пеляди в новых местах обитания определяется многими факторами, среди которых следует выделить состояние кормовой базы и численность популяции. Так, в озерах Тюменской области темп роста пеляди значительно выше, чем в маточном оз. Ендырь [Кугаевская, 1978]. В озерах, обработанных полихлорпиненом, пелядь первого года зарыбления была крупной, однако последующие посадки дают значительное снижение роста вследствие уменьшения численности и биомассы зоопланктона в озерах в 3—5 раз по сравнению с исходной. В дальнейшем регулярный отлов пеляди старших возрастов способствовал восстановлению кормовой базы и стабилизации ее темпа роста.

Вселение пеляди в озера Красноярского края также сказалось на размерной структуре зоопланктона озер: стали преобладать мелкие виды. Это, в свою очередь, сказалось на биологических показателях пеляди: при увеличении ее численности отмечалось ежегодное снижение

ее весовых приростов за вегетационный период [Скопцов, Величко, Колядин, 1983; Скопцов, Крупенникова, 1983; Скопцов, Колядин, 1985]. Подробнее о влиянии вселенной пеляди на кормовую базу озер см. выше.

Рядом авторов подчеркивалась зависимость роста пеляди от гидрохимического состава воды озер, в частности от минерализации. В озерах Новосибирской области с высокой степенью минерализации (Чаны, Сартлан, Грачиха) происходит резкое угнетение роста пеляди на первом году жизни [Нестеренко, 1975, 1976]. В оз. Грачиха с высокой биомассой зоопланктона (8,3 г/м^3) сеголетки пеляди весят всего 60 г (минерализация воды равна 3,6 г/л). В высококормном оз. Большое Топольное с биомассой зоопланктона 12,7 г/м^3 при минерализации воды 5,3 г/л средний вес пеляди к концу первого года жизни достигает всего 78 г. Для сравнения отметим, что в слабоминерализованном оз. Благодатное (1,6 г/л) сеголетки пеляди достигают веса 140 г, причем на втором году жизни угнетения роста пеляди в высокоминерализованных озерах не наблюдается. Установлено, что соленость воды более 8‰ губительно действует на всех личинок, поэтому рекомендовано озера с соленостью ниже 8‰ зарыблять подрощенными личинками, а озера с водой выше 8‰ — сеголетками [Нестеренко и др., 1976].

В водоемах Среднего и Южного Урала пелядь успешно живет в воде с более высокой соленостью, причем повышенная соленость этих озер до 10 г/л не действует угнетающе на темп роста, жирность и упитанность пеляди [Нестеренко, Галактионова и др., 1975]. Наоборот, в солоноватоводных озерах, которые оказываются и наиболее кормными, пелядь имеет самый быстрый темп роста. Осенью сеголетки в таких озерах весят 100—170 г, вес осенних двухлетков достигает 620 г, а трехлетков — 940 г. Выше уже отмечался очень высокий рост пеляди в озерах Дуванкуль, Карагуз и Карагайкуль (табл. 24). Взрослая пелядь в высокоминерализованных озерах выдерживает максимальную соленость до 20 г/л [Перминов, 1970].

Невысок темп роста вселенной пеляди в малокормных озерах Центральной Якутии: зарыбление оз. Баранаталах практически оказалось малоэффективным, двух- и трехлетки достигали 14,2 и 20,7 см при весе 45,6 и 145 г. При вселении пеляди в высококормное оз. Улахан-Берейн, где не было рыб-планктофагов, вселенцы росли хорошо и сеголетки достигали 28—102 г, двухлетки — 294—670 г [Силин, Силина, 1979].

Таким образом, обзор литературы по темпу роста пеляди в новых местах обитания показывает, что рост пеляди зависит от многих факторов. Среди них основными являются состояние кормовой базы новых водоемов и обеспеченность рыб пищей; иногда существенную роль играет гидрохимический состав воды, в частности общая минерализация. В новых водоемах раскрываются потенциальные возможности темпа роста пеляди, причем на втором году жизни ее вес может достигать 1000 г (оз. Шибындыкуль). В некоторых водоемах пелядь способна расти круглый год, однако интенсивные приросты длины и массы приходятся на вегетационный сезон; приросты веса зависят и от широты расположения водоема.

Глава 5

Созревание и размножение пеляди

Обычно созревание у рыб наступает при достижении определенного размера. Поэтому быстрорастущие особи созревают в более раннем возрасте, а тугорослые — позднее. Однако размер впервые нерестящихся рыб не остается постоянным для всех популяций вида; в каждом конкретном случае имеет место свое соотношение между темпом роста и размерами, при достижении которых рыба становится половозрелой [Лапин, Юровицкий, 1959; Кошелев, 1971, 1984; Alm, 1959; и др.]. Подобная закономерность подмечена и для сиговых рыб [Решетников, 1966, 1967, 1980, 1984; Кошелев, 1976, 1985; Халатян, 1985; и др.].

Однако прямые корреляции между темпом роста и возрастом наступления половой зрелости у рыб наблюдаются лишь в тех случаях, когда условия существования популяции относительно стабильны. В других же экологических условиях, часто сильно уклоняющихся от типичных (например, при акклиматизации рыб или под влиянием хозяйственной деятельности человека), прямая зависимость сроков наступления половой зрелости от темпа роста рыб может нарушаться. В этих случаях меняется характер обменных процессов и в действие вступают другие эколого-физиологические механизмы [Кошелев, 1980; Лапин и др., 1985]. В условиях северных водоемов наблюдается пониженный синтез не только структурных, но и так называемых «резервных» белков, с накоплением определенного уровня которых в теле рыб и связано время наступления половой зрелости. Как правило, более позднее наступление половой зрелости у особей северных популяций объясняется прежде всего замедленным темпом накопления «резервного белка» и определенного уровня жирности, необходимых для обеспечения нормального созревания половых продуктов [Решетников и др., 1971; Решетников, Ермохин, 1975; Лапин и др., 1985].

Нам представляется, что во всех случаях, когда рассматривается связь между темпом роста и скоростью развития воспроизводительной системы у рыб, было бы целесообразно приводить данные не только по линейному, но и по весовому росту. Часто изменение веса рыбы является более надежным показателем ее физиологического состояния [Кошелев, 1984].

Рассмотрим на примере пеляди соотношение между ростом и временем наступления половой зрелости, тем более что этот вид имеет свои особенности, несколько отличные даже от других сиговых рыб.

Время наступления половой зрелости

К настоящему времени накоплены многочисленные данные о сроках наступления половой зрелости у пеляди в водоемах ее естественного ареала и в новых местах обитания. Еще в самых ранних исследованиях обращалось особое внимание на время наступления половозрелости у разных экологических форм пеляди [Дрягин, 1933, 1948, 1949; Бурмакин, 1941, 1953; Померанцев, 1941; Москаленко, 1956, 1958, 1971; и др.]. На сроки полового созревания пеляди оказывают влияние прежде всего климатический фактор и обеспеченность рыб пищей. Естественно, при вселении пеляди в южные водоемы с более длительным периодом открытой воды и лучшей обеспеченностью пищей во многих случаях наблюдается раннее достижение половозрелости. Учитывая разнообразие условий на огромной территории ареала пеляди, включающего тундровую, лесотундровую и таежные зоны, становится понятной значительная разница в сроках наступления половой зрелости от 2+ при самом раннем созревании до 5+ или 6+ при позднем созревании.

Кратко остановимся на фактических данных по районам.

В Нижней Печоре и особенно в озерах Большеземельской тундры созревание пеляди в возрасте 2+ следует рассматривать как явление довольно редкое [Есипов, 1938]. Самое раннее половое созревание отмечено на пятом году жизни при достижении длины 267 мм и веса 247 г на Харбейских озерах [Сидоров, 1974]. В массе же пелядь из Вашуткиных озер созревает на пятом-шестом году жизни при длине около 30 см и весе более 300 г. Отметим, что не только достижение определенного размера и веса определяет половое созревание пеляди, здесь имеет значение и возраст рыб. Так, в Харбейских озерах зафиксированы крупные неполовозрелые особи в возрасте 3+, которые имели длину 350—365 мм и вес 608—699 г.

Вместе с тем нет оснований считать, что половое созревание определяется только возрастом рыб и меньше зависит от темпа ее роста [Кузьмин, 1967; Москаленко, 1971], или предполагать генетическую закрепленность темпа роста [Кириллов, 1965]. Мы полагаем по аналогии с другими видами рыб, что доля генетической компоненты в темпе роста пеляди составляет не более одной трети и две трети приходятся на внешние условия. Это подтверждают и многочисленные наблюдения по пересадке пеляди в новые места обитания. Так, пелядь из оз. Ендырь, выращенная в Ленинградской области и на Украине, созревает на год раньше, чем в материнском водоеме, причем размеры в момент достижения половозрелости под Ленинградом в 2—2,5 раза больше, а на Украине в 2 раза меньше, чем у пеляди оз. Ендырь [Кузьмин, 1963]. В водоемах юга Тюменской области эта же пелядь в озерах с низкой кормовой базой и кислой активной реакцией воды (*pH* 5,8) образует карликовую форму [Кугаевская, 1978].

Остановимся несколько подробнее на карликовых формах пеляди. Обычно озерная форма медленнорастущей (карликовой) пеляди становится половозрелой при длине 185—200 мм и массе 80—100 г. Как было

показано в предыдущей главе, к карликовой пеляди можно отнести такие популяции, которые попадают под градацию весового и линейного роста «очень низкий» (табл. 23). Такая пелядь имеется в бассейнах рек Печоры, Оби, Енисея, Лены и Колымы. К карликовым формам пеляди можно отнести популяции из озер Просундуй [Есипов, 1938; Козьмин, Петров, 1981], Нум-То и Курьех-Лор [Москаленко, 1971], Налимье [Красикова, 1961], Быралгы и Улахан-Кюель из бассейна Лены [Дормидонтов, 1969] и озерную пелядь из бассейна Колымы [Новиков, 1966]. Карликовая пелядь из колымских озер достигает половозрелости на шестом году при длине 20 см и весе 136 г. Причиной такого медленного роста и позднего созревания не может быть чрезмерная плотность популяции, так как ее разрежение путем систематического вылова не приводило к увеличению темпа роста. Анализ питания показал, что желудки обычно всегда хорошо наполнены пищей. А. С. Новиков [1966] полагал, что причиной ее карликовости могли быть малые размеры водоемов, их мелководность и пониженное содержание кислорода. Однако во многих вышеупомянутых озерах наряду с тугорослой формой обитает и обычная пелядь, поэтому ни сами площади водоемов, ни их глубины, ни дефицит кислорода еще не приводят к карликовости.

По данным А. К. Козьмина, в Просундуйских озерах обитают и карликовая форма, и пелядь со средним темпом роста. Обычно карликовая пелядь имеет короткий жизненный цикл и с возрастом численность карликовой резко падает. Обычная пелядь в этих озерах в уловах встречается от возраста 3+ до 9+, созревает в возрасте 3+, но в массе 4+ при длине 24—27 см и весе около 240 г. Карликовая форма из этих озер созревает примерно в этом же возрасте, но при 22 см длины и весе 120 г, ее предельный возраст в уловах равен 8+. Естественно, и абсолютная плодовитость обычной формы пеляди достигает 40—80 тыс. икринок, а карликовой — 11—16 тыс. икринок; и минимальная плодовитость самок обычной пеляди (25 тыс. шт.) намного больше максимальной плодовитости карликовой формы (18 тыс. шт.).

Карликовая форма пеляди в оз. Курьех-Лор имеет предельный возраст 5+, в оз. Налимье — 6+ и в оз. Улахан-Кюель — 4+ (табл. 21). Таким образом, предельный возраст карликовых форм много меньше, чем обычных форм озерно-речной пеляди (12—13 лет).

На практике очень трудно провести разделение рыб на впервые участвующих в нересте и повторно созревающих. К сожалению, мы не нашли в литературе данных по пеляди, где бы проводилось разделение на впервые и повторно нерестящихся рыб, как это было сделано нами на примере C. lavaretus (L.) [Решетников, 1966, 1980]. Внешний вид гонад, относительный вес стромы яйцыков и некоторые другие признаки позволяют косвенно судить о доле впервые созревающих особей и нерестовом стаде. Конечно, самым надежным показателем для такого разделения является гистологический анализ гонад [Кошелев, 1971, 1976, 1984].

Обычно в год нереста снижается линейный прирост рыб, что можно проследить по чешуе. Так, у печорской пеляди расчисленный линейный

Таблица 26. Возраст впервые созревающей пеляди в бассейне Печоры (% от всех рыб) [по: Чистобаева, 1983]

Река	Пол	Возраст, лет					Всего	
		2+	3+	4+	5+	6+	%	экз.
Печора	Самцы	5,0	31,2	12,0	2,0	—	50,2	79
	Самки	1,0	22,1	18,7	8,0	—	49,8	66
Уса	Самцы	8,2	22,0	17,3	4,0	—	51,5	77
	Самки	3,4	19,3	12,5	9.1	4,2	48,5	63
По всей пробе	—	8,8	47,4	30,5	11,2	2,1	100,0	285

прирост длины в первые годы жизни составляет 50—90 мм, а в год нереста он падает до 14—18 мм [Чистобаева, 1983]. Это позволило условно выделить в каждой возрастной группе долю впервые нерестующих рыб (табл. 26). Как следует из табл. 26, созревание пеляди из р. Печоры и Усы наступает на третьем году жизни (чаще у самцов), большая же часть рыб впервые участвуют в нересте в возрасте 3+ (47,4%) и 4+ (30,5%). Самцы обычно созревают на год раньше самок. Созревание рыб одного поколения растягивается на 4—5 лет: в р. Печоре самцы созревают в возрасте от 2+ до 5+, самки — чаще от 3+ до 5+; в р. Усе самцы вступают в нерестовую часть стада в возрасте от 2+ до 5+, самки — от 2+ (редко) или 3+ (чаще) до 6+. Таким образом, в Печоре вся пелядь становится половозрелой на шестом году жизни, а в Усе — на седьмом. Минимальные размеры впервые нерестящихся рыб 24—25 см, но это единичные особи. Массовое созревание происходит при достижении длины 27—30 см [Чистобаева, 1983].

Пелядь из Печоры была посажена в некоторые водоемы Архангельской области [Новоселов, 1981, 1984, 1985; Новоселов, Решетников, 1988]. Как показал анализ полученных данных, время полового созревания пеляди в новых водоемах сдвигается на младшие возрастные группы. Самые ранние созревшие самки пеляди в Андозере имели возраст 2+, однако доля таких рыб была намного больше, чем в Печоре. По наблюдениям А. П. Новоселова, в Печоре единичные самки с икрой отмечены в возрасте 3+ при длине 29,8 см и весе 315 г. Заслуживает внимания тот факт, что в новых водоемах печорская пелядь созревает примерно при достижении тех же размеров, что и в самой Печоре, только этот размер достигается на год раньше. Однако в Пильдозере, где пелядь находилась в угнетенном состоянии (высокая плотность посадки, бедная кормовая база), половые продукты на III стадии зрелости отмечены только у рыб в возрасте 5—6 лет. В Андозере в теплый год с продолжительным периодом нагула пелядь в массе созрела в возрасте 2+ и 3+ (1980), а в годы с коротким вегетационным периодом созревание наступает на год позднее и вступление поколения в нерестовое стадо растягивается на 3—4 года.

Аналогичное явление отмечалось и для пеляди из Оби, когда в многоводные годы пелядь росла быстрее [Москаленко, 1971]. Для полупроводной речной пеляди Обского бассейна первый нерест обычно отмечается в возрасте от 4+ до 6+, причем самцы созревают в возрасте 4+ и 5+ (лишь единично 3+), а самки — на год-два позднее [Москаленко, 1958, 1971; Крохалевский, 1978]. Однако для анализа сроков созревания пеляди р. Оби лучше воспользуемся материалами А. Ф. Павлова, которые частично опубликованы [Павлов, 1978, 1981] (табл. 27).

Нерестовое стадо обской пеляди представлено особями в возрасте от 3+ до 12+, лишь единичные особи созревают в возрасте 2+ (0,5%). Видимо, первое икрометание наступает в возрасте от 3+ до 6+, в это время рыбы имеют 27—28 см длины и вес более 300 г. Однако в 1978 г. отмечалось более позднее наступление половозрелости (в возрасте 5+ и 6+) и при меньших размерах: при достижении длины 21 см и вес 143 г. Таким образом, созревание каждого поколения обской пеляди растягивается на 2—3 года. Средние размеры и вес впервые нерестующих рыб могут сильно колебаться по годам, что отмечалось и ранее для полупроходной пеляди [Москаленко, 1971].

Нерестовое стадо пеляди оз. Ендырь состоит из 7 возрастных групп, причем наиболее рано созревающие особи отмечены в возрасте 2+ при длине 28 см и весе 400 г [Никонов, 1963]. Колебания длины (промысловой) половозрелой пеляди составляли 28—49 см, вес — 340—1820 г; основная же масса рыб в нерестовом стаде имела длину 34—40 см и веса 800—1000 г. Изменения среднего веса и длины половозрелых рыб зависят от колебания возрастного состава стада (табл. 28).

Биологические показатели половозрелой пеляди оз. Ендырь представлены в табл. 29 (по материалам И. С. Мухачева).

Возрастной состав нерестовых стад пеляди зависит от возраста, в котором рыба в массе достигает половой зрелости. Так, пелядь из р. Таз созревает на год-два позже обской, по наблюдениям 1950—1956 и 1967—1968 гг. она созревала в массе в возрасте от 4+ до 5+, редко в возрасте 3+ и 2+. В притоках р. Таз в реках Худосей и Раате наиболее крупные особи представлены рыбами в возрасте 10+—12+, они достигают длины 48 см и веса 1540 г.

Енисейская озерно-речная пелядь становится половозрелой на пятом-шестом году жизни [Подлесный, 1958]. Примерно в этом же возрасте наступает половая зрелость у пеляди из озер Маковское, Карасинское, Мундейское и системы Хантайских озер [Головков, 1973; Завьялова, 1984]. Лишь при акклиматизации пеляди в Братском водохранилище отмечено более раннее созревание: единичные особи становятся половозрелыми на третьем году жизни, чаще на четвертом и пятом годах жизни [Жданкина и др., 1983].

Противоречивые сведения имеются о сроках наступления половой зрелости у пеляди из Вилюйских озер: по одним данным, она созревает в возрасте 5+ и 6+ [Карантонис и др., 1956], по другим — в возрасте 3+ [Кожевников, 1955], а Д. Л. Венглинский [1963] указывает на созревание самцов в возрасте 1+ и самок в возрасте 2+. Если верно опре-

Таблица 27. Соотношение неполовозрелых и половозрелых особей в уловах неводом в р. Северной Сосьве, пос. Алта-Тумп в 1972—1979 гг. (по материалам А. Ф. Павлова) после нагула (в % от общего числа)

Год лова	Возраст, лет													Число рыб
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
	Неполовозрелые особи													
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	0,0	13,6	16,9	59,3	8,5	—	—	—	—	—	—	—	59
1976	—	3,7	18,5	48,1	26,0	3,7	—	—	—	—	—	—	—	27
1977	15,9	0,0	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
Среднее	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	—	—	0,8	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	0,0	0,7	—	—	138
1979	—	—	—	5,2	7,4	27,0	26,2	24,9	7,8	0,9	0,0	0,0	0,4	229
Среднее	—	—	0,5	6,1	10,8	22,6	28,8	16,5	8,8	3,8	1,5	0,5	0,1	1604

Таблица 28. Возрастной состав нерестовой пеляди оз. Ендырь (%) [по: Никонов, 1963, с добавлением данных В. Н. Полымского и И. С. Мухачева]

Год	Возраст, лет							Число рыб
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+ и старше	
1953	1,4	38,9	28,5	19,8	9,5	1,9	—	200
1959	6,0	25,0	55,0	14,0	—	—	—	100
1960	—	3,0	10,0	63,0	19,0	5,0	—	100
1961	—	6,5	31,0	34,5	24,0	4,0	—	200
1967	—	13,3	37,0	27,7	9,9	8,1	4,0	173
1970	—	66,9	16,7	4,2	4,8	6,2	1,2	127
1971	1,0	6,3	72,0	16,8	2,9	0,7	0,3	130
1972	—	0,2	23,3	71,1	5,2	0,1	0,1	480
1984	1,9	23,1	59,8	11,4	2,4	1,3	0,1	216

Таблица 29. Биологические показатели нерестового стада пеляди оз. Ендырь-Согомский (ноябрь—декабрь 1984 г.)

Показатель	Возраст, лет					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Самцы						
Длина тела по Смитту, мм	292	299	336	366	390	457
Промысловая длина, мм	276	294	325	346	370	440
Масса, г	357	458	528	660	927	1220
Коэффициент упитанности по Фультону	1,68	1,68	1,70	1,71	1,76	1,82
Коэффициент упитанности по Кларк	1,59	1,56	1,43	1,45	1,52	1,58
Самки						
Длина тела по Смитту, мм	306	309	334	365	430	447
Промысловая длина, мм	278	296	328	348	410	458
Масса, г	389	472	578	745	1175	1375
Коэффициент упитанности по Фультону	1,73	1,86	1,81	1,83	1,88	1,96
Коэффициент упитанности по Кларк	1,56	1,59	1,58	1,59	1,59	1,60
Общее число рыб	57	82	35	22	11	9

делен возраст рыб, то в последнем случае созревание пеляди в этих озерах происходит в таком же возрасте, как и в новых местах обитания при очень высоком темпе роста (Алтай). Скорее всего, эти данные требуют дополнительного подтверждения, поскольку в водоемах своего естественного ареала пелядь созревает позднее. Чаще всего в водоемах Якутии (бассейн Лены и Колымы) пелядь созревает на пятом-шестом году жизни [Новиков, 1966; Дормидонтов, 1969]. Так, в северных озерах бассейна Лены пелядь созревает с 4—7 года жизни при достижении массы 300—400 г. Сильное замедление роста приводит местами к достижению половозрелости при массе 120—150 г. В более южных озерах Якутии при высоком темпе роста половая зрелость наступает с 3—4 года при массе тела 150—250 г [Дормидонтов, 1969]. Раннее созревание пеляди в озерах Центральной Якутии не приводит к сокращению продолжительности жизни, которая почти везде составляет 10—11 лет.

Таким образом, в большинстве водоемов естественного ареала пеляди возраст вступления в нерестовое стадо колеблется от 2+ до 5+, размеры же и масса рыб, при достижении которых они становятся половозрелыми, характерны для каждой популяции. Вступление каждого поколения в нерестовое стадо растягивается на три-четыре года. Вопрос о периодичности полового созревания пеляди будет рассмотрен в следующем разделе. Здесь же отметим общие закономерности. Скорее всего,

в большинстве водоемов каждая особь, достигшая половозрелости, участвует в нересте каждый год. Но вместе с тем в нерестовом стаде в ряде случаев наблюдаются особи, по своим размерам, весу и возрасту значительно превосходящие рыб, которые идут на нерест в первый раз (рыб младших возрастов нерестового стада). Такие данные имеются по пеляди из Харбейских озер [Сидоров, 1974] и пеляди р. Оби [Волгин, 1954; Павлов, 1981]. Анализ данных табл. 26 показывает, что за 1973—1979 гг. доля самок, возможно пропускающих нерест, составила около 5% с колебаниями по годам от 1,6 до 15%. Пропуски нереста чаще отмечены у рыб в возрасте 5+ и 6+, т. е. после первого икрометания. Более подробно половые циклы пеляди будут рассмотрены в следующем разделе этой главы.

Гаметогенез и половые циклы

В данном разделе приводится описание развития гонад при половом созревании и в ходе полового цикла разных экологических групп пеляди. Опираясь на литературные данные и собственные исследования (Селюков, 1985), рассмотрим особенности оогенеза и сперматогенеза, характер полового созревания и периодичности участия самок пеляди в нересте в естественном ареале и за его пределами. При описании оогенеза использованы литературные материалы [Кузьмин, 1967, 1975; Дормидонтов, 1974; Чинарева, 1974а; Крохалевский, 1983; Семенов, 1983], а также собственные данные по озерной пеляди из оз. Ендырь-Согомский и интродуцированной пеляди в ЦЭС «Ропша» (Селюков, 1987). Сперматогенез пеляди описан с привлечением данных А. Н. Кузьмина [1967] по озерной пеляди, разводимой в озерах Северо-Запада СССР, и В. Р. Крохалевского [1983] из р. Оби.

Первичные половые клетки и дифференцировка пола в раннем онтогенезе

Известно, что в раннем онтогенезе рыб осуществляются обособление, миграции и концентрация первичных половых клеток (ППК) в области полового зачатка, их переход к митозам и дифференцировка пола. У ряда видов особенности морфологии ППК, их миграции и концентрации в области зачатка гонад исследовались достаточно полно [Вивьен, 1968; Турдаков, 1969; Персов, 1975; и др.]. Вместе с тем у такой группы рыб, как сиговые, ранние этапы гонадо- и гаметогенеза почти не изучены.

Формирование половых желез начинается с образования складок перитонеального эпителия в эмбриональный период развития и миграции в них клеток мезенхимы и ППК.

У предличинок пеляди при вылуплении все половые клетки представлены ППК, диаметр которых составляет 13,9±0,1 мкм, ядер — 9,4±±0,1 мкм. Ядра первичных гоноцитов содержат 1—2 ядрышка, которые окружены фибриллами хроматина (рис. 46, *а*).

Рис. 46 Ранний гаметогенез пеляди

а — первичная половая клетка в зачатке гонады (продольный срез) в ядре заметны ядрышки и масса хроматина, цитоплазма слабо воспринимает краситель возраст личинки 1 сут, длина 8 8 мм, вес 3 2 мг, ×1420

б — гоний первого порядка в формирующейся гонаде (поперечный срез) ядерно плазматическое отношение смещено в сторону ядра 15 сут, 10 8 мм, 5,0 мг, ×1440,

в — синхронное прохождение анатомической и цитологической дифференцировки гонад по типу яичников 55 сут (июнь), 67 мм, 4 1 г, ×465

г — анатомическая дифференцировка гонад, среди клеток стромы — единичной оогоний 59 сут (июнь) 24 мм 0 11 г ×890

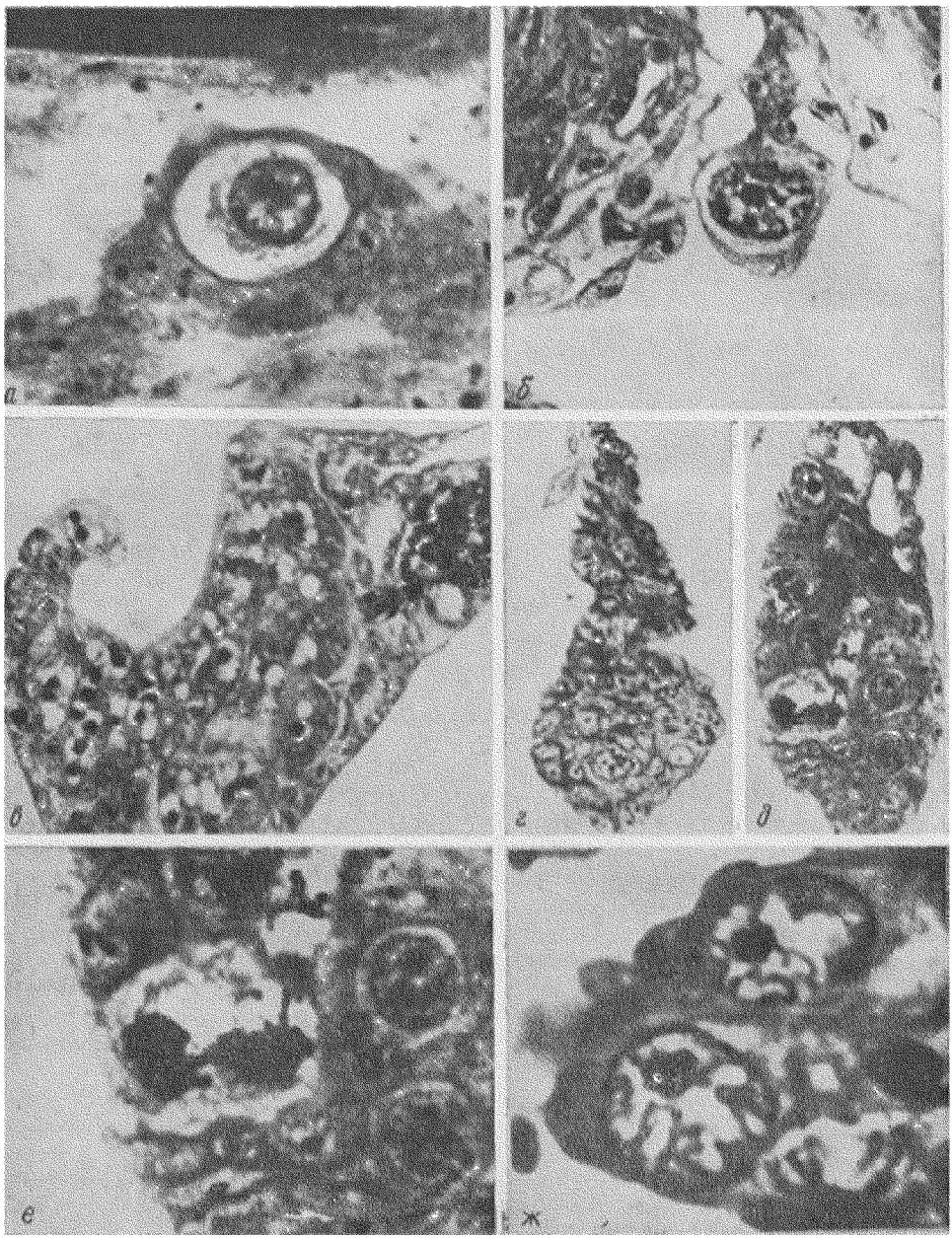
д — цитологическая дифференцировка гонад видны оогонии и ооциты стадии зиготены 87 сут (июль), 31 мм, 0 61 г, ×890,

е — ооциты стадии зиготены, отчетливо виден «синаптический клубок» хромосом, ×1440

ж — ооциты стадии пахитены в ядре просматривается «гетерохроматическая шапочка» и расправляющиеся хромосомы, 55 сут, 72 мм, 4 6 ×1450

У разных видов рыб при вылуплении в характере локализации половых клеток имеются значительные различия, обусловленные разной приуроченностью процесса формирования гонад к стадиям эмбрионально-личиночного развития У пеляди в самом начале постэмбрионального периода, после завершения миграции, ППК находятся под вольфовыми протоками в области зачатка гонад или в близлежащей спланхноплевре — от 7 до 40 туловищного миомера. По завершении концентрации основной массы гоноцитов в зоне генитальных валиков и их перехода к митозам наибольшая концентрация ППК и гониев первого порядка (рис 46, *б*) отмечалась в пределах 13—24 миомеров. В дальнейшем, после завершения делений ППК, наибольшее количество половых клеток концентрировалось в гонадах на уровне 13—22 миомеров [Селюков, 1985]. Таким образом, количество половых клеток у личинок пеляди нарастает по градиенту от каудального к краниальному отделу формирующихся гонад. В этом участке половой железы содержится и большее число соматических клеток, чем в ее каудальной части

Ключевым этапом в становлении воспроизводительной системы является дифференцировка пола, определяющая направление ее развития У пеляди дифференцировка пола проходит сходным образом с дифференцировкой половых желез у лососевидных рыб [Персов, 1975, Статова, Томнатик, 1970]. У одних мальков пеляди происходит утолщение краниального отдела гонад; гониальные клетки локализуются в вентролатеральном участке, а кровеносный сосуд располагается дорзо-латерально. Позднее на боковой поверхности гонады начинается образование поперечных впячиваний, формирующих в дальнейшем яйценосные пластинки (рис. 46, *в*). Половые железы у других рыб не имеют утолщения в головном отделе, а в структуре гонады отсутствует упорядоченное расположение половых и соматических клеток — немногочисленные гонии рассеяны среди клеток стромы. Кровеносный сосуд расположен дорзо-медиально. Гонады рыб первой группы развиваются в яичники, второй — в семенники. Указанные признаки являются критериями анатомической дифференцировки половых желез. Формирование гони-


а
б
в
г
д
е
ж

альных клеток в оогонии и ооциты ранней профазы мейоза или сперматогонии и сперматоциты первого порядка свидетельствует о цитологической дифференцировке пола в женском или мужском направлении.

У пеляди в разных условиях обитания сроки наступления анатомической и цитологической дифференцировки пола значительно варьируют. У молоди, отличающейся высоким темпом роста в относительно благоприятных условиях нагула, анатомическая и цитологическая дифференцировка гонад по типу яичников проходит синхронно в возрасте 50—55 сут при массе 3,3±0,10 г (см. рис. 46, *в*). В неблагоприятных условиях у мальков пеляди с низким темпом роста сроки анатомической и цитологической дифференцировки пола заметно различаются. Анатомическая дифференцировка гонад проходит в возрасте 50—60 сут, а наступление цитологической задерживается на 1—1,5 мес (рис. 46, *г*, *д*) и происходит при массе 1—1,5 г [Селюков, 1986, 1987].

Таким образом, между процессами анатомической и цитологической дифференцировки гонад у пеляди отсутствует тесная корреляция, что свидетельствует об относительной независимости механизмов их регуляции. По-видимому, анатомическая дифференцировка более тесно связана с возрастом молоди — с определенным этапом раннего онтогенеза, а процесс цитологической дифференцировки пола в большей степени обусловлен экологическими факторами (температурным режимом, обеспеченностью пищей и др.).

Особенности морфологии развивающихся ооцитов

После серии митотических делений гониальные клетки дифференцируются в оогонии или сперматогонии.

Оогонии у пеляди округлой формы, диаметром 10,3±0,1 мкм (табл. 30), цитоплазма в виде тонкого ободка. В ядрах имеются от 2 до 4 ядрышек и 4—5 глыбок хроматина. Хромосомы имеют вид тонких нитей, отчетливо просматривающихся на фоне светлой нуклеоплазмы. Вокруг каждого оогония по 2—3 фолликулярные клетки. Дальнейшее развитие оогониев связано с их переходом в раннюю профазу мейоза.

В ооцитах стадии лептотены ядро занимает почти весь их объем. В центре ядра или у периферии локализуется первичное ядрышко, в контакте с которым находятся слабо извитые нити хромосом. К ядерной оболочке примыкают глыбки хроматина, благодаря которым она имеет отчетливые контуры, тогда как оболочка ооцита просматривается с трудом.

В ооцитах следующей стадии — зиготенах — хромосомы прилежат теломерными концами к одному из полюсов ядра, образуя «синаптический клубок» (рис. 46, *е*). При этом 1—2 хромосомы вытянуты к противоположному полюсу, где происходит синтез экстрахромосомной ДНК в результате амплификации генов ядрышкового организатора (репликации генетических локусов с последующим отделением от хромосомы) и начинает формироваться так называемая «гетерохроматическая шапочка» [Chouinard, 1963; Vlad, 1976; и др.].

Таблица 30. Максимальные размеры женских половых клеток (*D*) и их ядер (*d*) на разных стадиях развития в оогенезе пеляди

Период	Стадия, или фаза	*D*, мкм $\bar{X} + S\bar{x}$ / min—max	*d*, мкм $\bar{X} + S\bar{x}$ / min—max	Стадия половой зрелости
Оогониальный	Оогониальная	10,3±0,1 / 9,8—11,9	8,3±0,1 / 7,0—9,8	I
Раннея профаза мейоза	Лептотена	11,6±0,1 / 10,5—13,3	9,6±0,1 / 7,7—11,2	
	Зиготена	14,2±0,2 / 11,2—16,8	12,6±0,2 / 9,8—14,7	I
	Пахитена	16,1±0,2 / 13,3—18,2	13,4±0,1 / 10,5—14,7	
Превителлогенез	1-я размерная группа	32,1±0,5 / 27,3—41,3	19,6±0,3 / 15,4—25,9	I—II
	2-я размерная группа	104,0±0,7 / 94,6—112,9	59,0±0,4 / 54,9—64,1	II
	3-я размерная группа	172,0±2,1 / 143,4—207,4	87,7±0,9 / 76,3—100,7	II
Вителлогенез	Вакуолизация	264,5±3,0 / 222,7—317,2	116,2±1,2 / 106,8—140,4	IIIа
	Накопление мелкозернистого желтка	568,0±6,3 / 478,0—654,0	171,1±2,4 / 140,0—206,0	IIIб
	Интенсивное накопление желтка	1326,6±10,9 / 1242—1654	203,8±2,9 / 162—235	IIIв
Созревание	Деление созревания	1435,1±8,1 / 1323—1660	—	IV—V

На стадии пахитены происходит распределение бивалентов по всему объему ядра и одновременно значительно возрастает количество экстра-ДНК (рис. 46, *ж*). Ядерно-плазматическое отношение, начиная с этой стадии, снижается. В цитоплазме появляются цитоплазматические включения, являющиеся производными биосинтетической активности ядра.

В ядрах ооцитов пеляди, вступающих в стадию диплотены, глыбки гетерохроматина распределяются вдоль ядерной оболочки и в контакте с ними начинают формироваться краевые ядрышки. В течение стадии диплотены происходит развитие и рост ооцита. У рыб различных систематических групп продолжительность этой стадии различна — от нескольких месяцев (Cyprinodontidae, Cichlidae и др.) до десяти и более лет (ряд видов Acipenseridae). Диплотена, включая превителлогенез и вителлогенез, завершается вступлением половых клеток в период созревания.

Рис 47 Ооциты периода протоплазматического роста в разные сезоны годового цикла

а — ооцит первой размерной группы с первичным ядрышком в центре ядра, цитоплазма с незначительной базофилией февраль, ×1075,

б — ооцит второй размерной группы в летний период (август), гомогенная цитоплазма интенсивно воспринимает краситель, ×610,

в — ооцит второй размерной группы в зимний период (февраль), в цитоплазме присутствуют «зоны накопления РНК» (циркуму клеарное кольцо), ядрышки имеют вытянутую форму, ×560,

г — ооцит третьей размерной группы в летний период (август), гомогенная цитоплазма слабо воспринимает краситель, в ней появляются липидные капли, ×525;

д — ооцит третьей размерной группы в зимний период (февраль), в цитоплазме отсутствуют зоны интенсивной окраски; отчетливо просматривается «желточное ядро», ×560

В течение периода превителлогенеза у пеляди происходит последовательное изменение структуры цитоплазмы, отражающее уровень цитоморфологической дифференцировки половых клеток. Данные изменения соответствуют размерам ооцитов, и на этом основании можно выделить три размерные группы половых клеток.

Превителлогенные ооциты первой размерной группы характеризуются незначительной базофилией цитоплазмы, в их ядре присутствует первичное ядрышко; обычно оно примыкает к оболочке, изредка занимает центральное положение (рис. 47, *а*).

В ядрах ооцитов второй размерной группы превителлогенеза у пеляди хромосомы приобретают вид едва различимых нитей, заполняющих всю нуклеоплазму. Мелкие ядрышки примыкают к ядерной оболочке, их количество составляет 14—17 на срезе, прошедшем через центр ядра. Показано, что в ооцитах данного состояния некоторые ядрышки выходят в цитоплазму. В цитоплазме возрастает базофилия: в летний период имеет зернистую структуру (рис. 47, *б*), а в зимний в ней формируются участки, интенсивно окрашивающиеся на РНК (рис. 47, *в*). Такие же зоны отмечены в зимних ооцитах других сиговых рыб [Вотинов, 1963; Кузьмин, Чуватова, 1975; Иванова, 1980; Халатян, 1985]. Детальное исследование превителлогенных ооцитов у рыб и некоторых амфибий показало, что основная масса базофильных частиц представлена низкополимерными 4S-гРНК и 5S-рРНК, а также прорибосомными частицами [Thomas, 1970, Райкова, 1973; Mazabraud et al., 1975; Кондратьев, 1979; Емельянова, 1985; и др.]. Показано, что эти структуры образуют скопления при понижении температуры воды и фрагментируются при ее повышении [Кондратьев, 1979].

В превителлогенных ооцитах третьей размерной группы хромосомы типа «ламповых щеток» заполняют весь объем ядра. Число краевых ядрышек увеличивается до 43—52 на срез. В ооцитах этой группы базофильность цитоплазмы выражена слабо и в зимний период «зоны концентрации РНК» отсутствовали или имели незначительную сетчатую структуру (рис. 47, *г*, *д*). Только в ооцитах этой группы отчетливо просматривается «желточное ядро», или «тело Бальбиани», которое у пеляди имеет размеры 13,2—18,3 мкм. Считается, что «желточное ядро» является центром формирования и концентрации митохондрий, цистерн

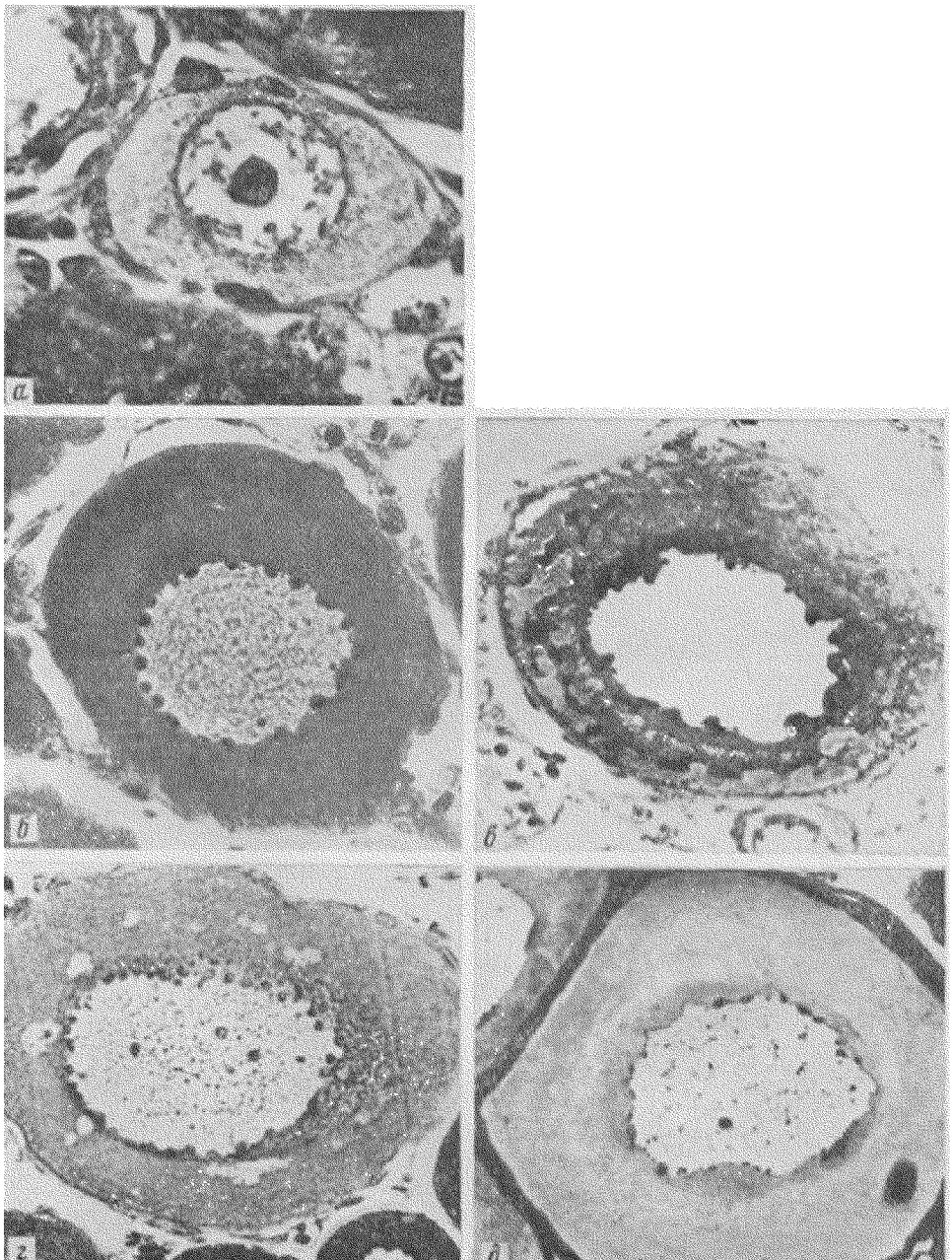

а
б
в
г
д

Рис. 48. Ооциты периода трофоплазматического роста и периода созревания

а — ооцит фазы вакуолизации цитоплазмы; на петлях хромосом типа «ламповых щеток» локализуются белковые сферы, в перинуклеарной области липидных включений, по периферии — кортикальные вакуоли, ×408,

б — ооцит фазы накопления мелкозернистого желтка; желточные гранулы занимают центральную область цитоплазмы, ×271;

в — ооцит фазы интенсивного накопления желтка; желточные глобулы заполняют весь объем ооцита за исключением перинуклеарной области, занятой жировыми каплями, ×120;

г — ооцит периода созревания, ядро мигрирует к анимальному полюсу, ×72;

д — ядро ооцита во время миграции, в нуклеоплазме видны хромосомы и окружающие их ядрышки, ×165,

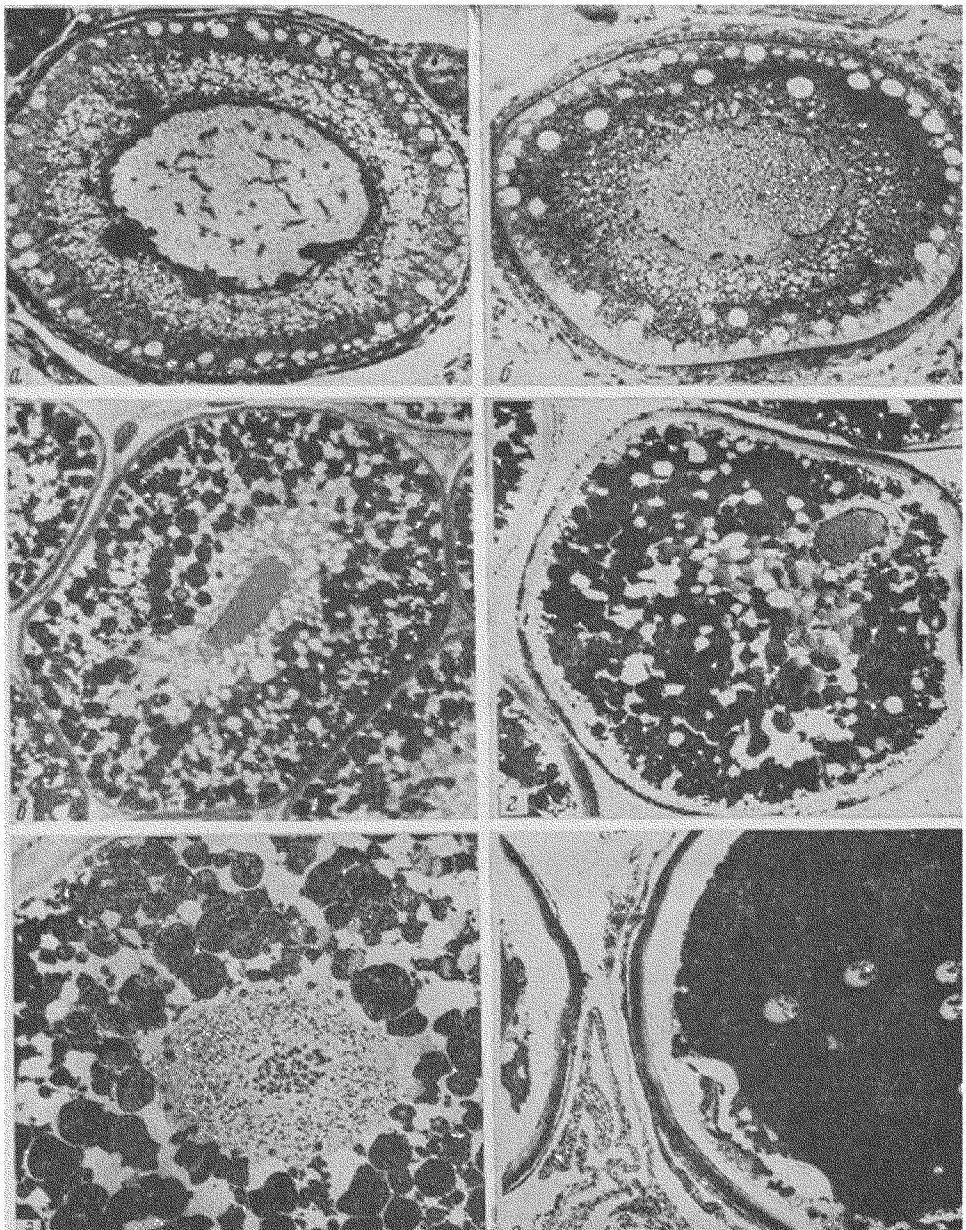
е — сформированные яйцеклетки со слившимся желтком, в нем видны липидные капли, цитоплазма оттеснена к оболочке, ×94

эндоплазматического ретикулума, комплекса Гольджи и пористых пластинок и предшествует накоплению желтка [Guraya, 1986].

Таким образом, изменение морфофункционального состояния цитоплазмы превителлогенных ооцитов отражает не только процесс их развития, но и изменения в физиологическом состоянии половых клеток, связанные с сезонной динамикой факторов среды, и в первую очередь температуры воды. Проявление экологической пластичности превителлогенеза видоспецифично. Так, у лососевых и тресковых, обитающих при постоянно низких температурах воды, «зоны концентрации РНК» в цитоплазме превителлогенных ооцитов присутствуют круглогодично и по их конфигурации можно судить об уровне цитоморфологической дифференцировки половых клеток [Персов, 1975; Мурза, Христофоров, 1982, 1984]. У осетровых, сиговых и карповых, обитающих при значительной сезонной вариации температуры, эти зоны появляются в зимний период и исчезают в летний [Вотинов, 1963; Кузьмин, Чуватова, 1975; Кондратов, 1979; Селюков, 1987].

При вступлении ооцитов в фазу вакуолизации периода вителлогенеза (или трофоплазматического роста) под оолеммой начинается формирование кортикальных вакуолей, образующихся на мембранах комплекса Гольджи [Емельянова, 1980; Wallace, Selman, 1981; Семенов, 1983], в состав которых входят мукополисахариды. Одновременно с появлением кортикальных вакуолей усиливается накопление липидных капель в околоядерной зоне (рис. 48, *а*). Ядерная оболочка становится извилистой, а ядрышки принимают ретикулярный вид — в них интенсивно развивается гранулярный компонент. На хромосомах типа «ламповых щеток» появляются белковые сферы. Все это свидетельствует о возрастании биосинтетической активности ядра и цитоплазмы в ооцитах фазы вакуолизации.

В ядрах ооцитов, вступивших в фазу накопления мелкозернистого желтка, увеличиваются размеры краевых ядрышек; некоторые отделяются от оболочки, которая приобретает еще более извилистые очертания, что связано с возрастанием ядерно-цитоплазматического транспорта в этот период оогенеза. В перинуклеарной области увеличивается зона липидных капель, а на периферии ооцита возрастает количество кортикальных альвеол. В средней части цитоплазмы формируются гранулы


а
б
в
г
д
е

желтка (рис. 48, *б*), образующиеся путем слияния пиноцитозных пузырьков с секреторными гранулами комплекса Гольджи и жировыми включениями [Семенов, 1983]. Без четко выраженных границ ооциты этого состояния переходят в следующую фазу вителлогенеза — интенсивного накопления желтка, в которой происходит быстрый рост ооцита преимущественно за счет накопления желтка экзогенного происхождения. Синтез вителлогенина проходит в печени [Bohemen et al., 1981, Семенов, 1983], откуда он поступает в кровь и с нею попадает в яичники. Из крови вителлогенин поступает в перииооцитное пространство и поглощается путем микропиноцитоза [Wallace, Selman, 1981; Guraya, 1986]. В ядрах вителлогенных ооцитов крупные ядрышки сильно вакуолизированы, они локализуются в выростах ядерной мембраны. В этой фазе кортикальные вакуоли распространены по всей цитоплазме за исключением перинуклеарной области, но концентрируются преимущественно под оболочкой. Липидные капли, сосредоточенные в околоядерной зоне, по мере роста ооцита распределяются по всему объему клетки. Желточные гранулы сливаются в округлые глобулы диаметром 60—70 мкм, которые образуют крупные гроздевидные скопления, заполняющие ооцит (рис. 48, *в*).

В период вителлогенеза в ооцитах наблюдается высокая биосинтетическая активность ядрышкового аппарата, в ооплазму выводится большое количество РНК и создается огромный запас рибосом (белоксинтезирующая система), используемых в дальнейшем в раннем эмбриогенезе [Дэвидсон, 1972; Нейфах, Тимофеева, 1977; и др.]. Показано, что в зрелых неоплодотворенных яйцеклетках пеляди и форели средним диаметром 1,7 и 3,9 мм содержание РНК составляло 4,3 и 20 мкг соответственно [Игнатьева, Смирнова, 1983]. Хотя эти различия носят характер видовых, отмечалось [Игнатьева, 1985], что количество РНК возрастает с увеличением размеров вителлогенных ооцитов.

В ходе оогенеза происходит изменение формы клеток фолликулярного эпителия — от уплощенной в превителлогенезе до призматической и кубической в период вителлогенеза. По мере увеличения размеров ооцита высота фолликулярных клеток вновь снижается, тогда как толщина оболочек возрастает, главным образом за счет увеличения Zona radiata.

При завершении вителлогенеза и достижении ооцитами дефинитивных размеров они вступают в период созревания. Ядро мигрирует к анимальному полюсу (рис. 48, *г*), хромосомы конденсируются и локализуются в его центральной части, куда смещаются и ядрышки, образуя так называемую «кариосферу» (рис. 48, *д*). В ядрышках происходит редукция гранулярного компонента, что приводит к прекращению синтеза прорибосомных частиц. Цитоплазма заполняется желточными глобулами, начинающими сливаться на вегетативном полюсе ооцита. Среди желточных скоплений распределяются многочисленные липидные капли, кортикальные вакуоли концентрируются под яйцевой оболочкой. В отличие от лососевых, у которых миграция ядра к анимальному полюсу начинается задолго до завершения вителлогенеза [Сакун, 1966], у си-

говых рыб переход ооцитов к созреванию становится возможным лишь после прекращения вителлогенеза, интенсивность которого под влиянием гормонального воздействия только возрастает [Сакун, 1967].

Непосредственно перед овуляцией ядерная оболочка яйцеклетки разрушается, и содержимое ядра выходит в цитоплазму. Желток сливается в одну гомогенную массу, в которой встречаются липидные капли (рис. 48, *е*). Завершается формирование студенистой оболочки — производной фолликулярных клеток [Чинарева, 1973, 1975]. Яйцеклетка достигает дефинитивного состояния.

Половое созревание самок

Темп роста и развитие половых желез у пеляди из различных условий обитания в пределах ареала отличаются высокой лабильностью. Половое созревание у этого вида происходит в двух—пятилетнем возрасте, а у части особей в некоторых популяциях наступает в шесть-семь лет.

Характер соматического роста и развития гонад у пеляди на первом году жизни во многом определяет дальнейший ход оогенеза и возраст наступления половой зрелости. Так, у сеголетков пеляди из благоприятных условий нагула возрастание темпа роста сопровождается интенсивным развитием превителлогенных ооцитов, увеличением объема фонда половых клеток и тесноты корреляции уровня развития яичников (оцениваемого по состоянию ооцитов старшей генерации) с размерами самок ($r=0{,}6$—$0{,}7$). Напротив, в условиях низкой обеспеченности пищей и пониженной до 9—12° температуры воды у молоди пеляди отмечается низкий темп роста, задерживается дифференцировка пола и замедляется развитие гонад. В результате фонд половых клеток у сеголетков представлен преимущественно оогониями и ооцитами ранней профазы мейоза, а корреляция уровня развития гонад с размерами тела отсутствует ($r=0{,}1$).

В водоемах разных климатических зон как в естественном ареале, так и за его пределами продолжительность отдельных фаз гаметогенеза у пеляди значительно варьирует.

У части самок пеляди, интродуцированной на Северо-Запад РСФСР, обладающей высоким темпом роста и интенсивным развитием ооцитов в течение первого лета, превителлогенез продолжается 9 мес (с июля по апрель следующего года) и половое созревание наступает в 2-летнем возрасте. В пределах естественного ареала такие самки отмечались в некоторых озерах Тюменской области. Увеличение превителлогенеза до 12—13 мес у пеляди ропшинского стада, а также у озерной пеляди естественной популяции (оз. Ендырь, бассейн р. Иртыша) и речной полупроходной пеляди (р. Обь) приводит к наступлению половой зрелости в 3-летнем (2+) возрасте. У таких рыб в возрасте 1+ старшей генерацией половых клеток в яичниках являются превителлогенные ооциты. В течение летних месяцев у наиболее крупных особей они вступают в фазу вакуолизации. У большей части самок ооциты переходят к этому состоянию в течение осенне-зимнего периода, а весной

следующего года в них начинается накопление глыбок мелкозернистого желтка. Вителлогенез продолжается до осени и в ноябре—декабре такие самки нерестятся.

Замедление превителлогенеза у ендырской пеляди до 20—23 мес и до 4—5 лет у обской полупроходной отодвигает половое созревание до 4—7-летнего возраста. В яичниках рыб, созревающих в 3+, ооциты старшей генерации начинают вступать в фазу вакуолизации в течение летнего периода, предшествующего году нереста, а интенсивный вителлогенез проходит незадолго до полового созревания — в июле—августе.

При изучении оогенеза у пеляди, интродуцированной в условия Ленинградской области (ЦЭС «Ропша»), нами отмечены задержки развития гонад в оогониальном периоде и на этапе цитологической дифференцировки пола. В озерах естественного ареала (Ендырь, Пяку-то) у самок пеляди подобные аномалии не отмечались.

Определенным диапазоном экологической пластичности характеризуется фаза вакуолизации цитоплазмы периода вителлогенеза. У самок пеляди из разных условий обитания ее продолжительность значительно варьирует, и у рыб, созревающих в 2-летнем возрасте, составляет 1,5—2 мес. У пеляди, созревающей в 2+ и старше, фаза вакуолизации цитоплазмы продолжается от 4,5 (при вступлении в это состояние в начале лета) до 10 мес (при переходе ооцитов в фазу вакуолизации осенью).

Период накопления желтка в ооцитах пеляди также характеризуется определенной лабильностью. У части рыб он продолжается 6—7 мес, а у некоторых ооциты старшей генерации вступали в фазу накопления мелкозернистого желтка осенью, за год до нереста, но интенсивный вителлогенез проходил в течение летнего периода. Сходным образом осуществляется вителлогенез и у обской полупроходной пеляди.

Если выразить длительность каждой фазы в процентах к продолжительности развития ооцитов с момента их вступления в превителлогенез до завершения вителлогенеза, то у самок пеляди, достигающих половой зрелости в 1+, относительная длительность превителлогенеза 60,6%, фазы вакуолизации — 12,1, а накопления желтка — 27,3%. Как в естественном ареале, так и в «Ропше» у рыб, созревающих в 2+, происходит относительное сокращение превителлогенеза (42—46%) вследствие увеличения длительности фаз вакуолизации (16—36%) и накопления желтка (21—38%). У самок, созревающих в возрасте 3+, относительная длительность превителлогенеза возрастает до 56%, а продолжительность фазы вакуолизации и накопления желтка снижается.

При изучении полового созревания самок пеляди в прудах «Ропши» и Украины установлено, что изменение сроков полового созревания происходило исключительно за счет сокращения длительности периода превителлогенеза [Кузьмин, 1967]. Фактически роль вакуолизации и накопления желтка в сроках полового созревания пеляди не менее существенна, чем период превителлогенеза [Дормидонтов, 1974, Крохалевский, 1983; Селюков, 1987].

Овариальные циклы

В водоемах разных географических зон страны у пеляди отмечены существенные различия в характере прохождения полового цикла, что связано с условиями обитания этого вида и особенностями его экологии. Наиболее отчетливо это проявляется в состоянии яичников сразу после нереста, в течение зимнего периода и во время летнего нагула, а также в периодичности икрометания половозрелых рыб.

После нереста основную массу яичников составляют лопнувшие фолликулы, среди которых отмечаются неовулированные икринки. В гонадах большей части самок из водоемов естественного ареала и новых мест обитания старшей генерацией половых клеток были ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 49, *а*). В то же время у части особей из оз. Ендырь наиболее крупными половыми клетками были ооциты конца периода превителлогенеза (рис. 49, *б*), тогда как у некоторых самок пеляди из «Ропши» ооциты находились в самом начале фазы накопления мелкозернистого желтка (рис. 50, *а*). Данная вариабельность в состоянии ооцитов старшей генерации у пеляди после нереста свидетельствует о некоторой асинхронности формирования фонда половых клеток в условиях водоемов более умеренного, чем в естественном ареале, климата.

В течение зимнего периода в яичниках пеляди осуществляется дегенерация опустевших фолликулов, расширяется сеть кровеносных сосудов и увеличивается их диаметр. Одновременно происходит развитие половых клеток. В феврале у одних самок пеляди естественной популяции ооциты старшей генерации находятся в фазе вакуолизации цитоплазмы, у других — накопления мелкозернистого желтка (рис. 49, *б*, *в*).

Старшей генерацией половых клеток у пеляди из «Ропши» в этот период являются ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы (рис. 50, *б*) и только в некоторых встречаются желточные гранулы. По-видимому, замедление вителлогенеза обусловлено неблагоприятными условиями зимовки — не только низкими температурами воды, но и голоданием в зимовальных прудах «Ропши», тогда как ендырская пелядь продолжает питаться и зимой.

У самок пеляди из прудов Украины восстановление яичников завершалось к марту, а в конце мая ооциты старшей генерации были уже хорошо развиты [Кузьмин, 1967]. У пеляди, акклиматизированной в водоемах Псковской области, процесс посленерестового восстановления гонад более продолжителен — до мая-июня. Ооциты старшей генерации вступают в фазу накопления желтка. Темп вителлогенеза[1] у самок пеляди в «Ропше» в течение всего периода нагула постоянно возрастает, составляя с конца апреля до середины июля 165,0% (рис. 50, *в*, *г*), а позднее, до октября,— 210,7% (рис. 50, *д*).

В естественном ареале вегетационный период начинается позднее и завершается раньше, чем на Северо-Западе СССР. В конце мая и в на-

[1] Термин «темп вителлогенеза» используется нами в качестве показателя относительного прироста объема цитоплазмы вителлогенных ооцитов за счет трофических включений в единицу времени и выражается в процентах.

Рис. 49. Овариальныи цикл пеляди оз. Ендырь

а — в «выбойном» яичнике (VI — IIIа стадия зрелости) старшая генерация половых клеток находится в фазе вакуолизации цитоплазмы ноябрь, 388 мм длины, вес 887 г, ×105;

б — участок яичника VI—II стадии зрелости, среди спавших фолликулов находятся превителлогенные ооциты 2 и 3 размерных групп ноябрь, 400 мм, 845 г, ×138,

в — ооциты старшеи генерации находятся в фазе вакуолизации цитоплазмы, в некоторых только начинается накопление желтка, февраль, 340 мм, 525 г, ×86

г — в яичниках наиболее крупных рыб в ооцитах старшей генерации происходит накопление желтка, февраль 410 мм, 917 г, ×83,

д — среди ооцитов фазы накопления мелкозернистого желтка видны резорбирующиеся фолликулы, начало июня, 320 мм, 353 г, ×77

г — участок яичника III в стадии зрелости, ооциты старшей генерации вступают в фазу интенсивного накопления желтка, видны атретические тела; август, 298 мм, 420 г, ×75

чале июня в яичниках пеляди оз. Ендырь еще продолжаются резорбционные процессы и одновременно идет медленное развитие ооцитов старшей генерации (рис. 49, *г*). В гонадах некоторых самок в это время отмечаются неовулировавшие резорбирующиеся ооциты. Большая продолжительность восстановительных процессов и низкий темп вителлогенеза вплоть до августа обусловлены сравнительно невысокой температурой воды в оз. Ендырь в первую половину лета. Относительный прирост ооцитов с начала июня до середины августа составляет 158,6% (рис. 49, *д*), но уже к концу лета темп вителлогенеза возрастает до 258%, что компенсирует отставание в развитии ооцитов старшей генерации у ендырской пеляди по сравнению с пелядью из «Ропши».

Это наиболее наглядно проявляется при анализе сезонных изменений коэффициентов зрелости пеляди р. Оби (рис. 51).

Ускорение темпа вителлогенеза в конце периода нагула является одной из характерных особенностей овариального цикла озерной пеляди из водоемов ее естественного ареала. По-видимому, изменение скорости прохождения отдельных фаз развития ооцитов является одним из способов сохранения ежегодного размножения у этого вида. Известно, что продолжительность стадий развития яичников у малотычинкового сига из озер Кольского п-ова связана с адаптациеи его полового цикла к изменяющимся условиям обитания [Решетников, 1966, 1980; Кошелев, 1984].

Вместе с тем адаптационная пластичность репродуктивной системы пеляди имеет свои диапазоны, и у нее, как и у других сиговых рыб, отмечены случаи неежегодного нереста отдельных особей. Такие пропуски нерестовых сезонов известны для полупроходной пеляди р. Оби [Крохалевский, 1983, табл. 27] и озерно-речной пеляди из водоемов Якутии [Дормидонтов, 1974]. У таких самок в «выбойных» яичниках развитие ооцитов старшей генерации задерживается в начале фазы вакуолизации. Визуально гонады таких самок можно отнести к стадии зрелости II—III (или IIIа). Икринки бледно-оранжевого цвета, хорошо видны невооруженным глазом. От впервые созревающих особей эти рыбы отличаются менее плотными яичниками, в которых встречаются невыметанные икринки. В таком состоянии яичники находятся в течение 10—13 мес до осени следующего года, когда в ооцитах начинается накопление желточных гранул. Этот процесс продолжается всю зиму, весной вителлогенез уси-

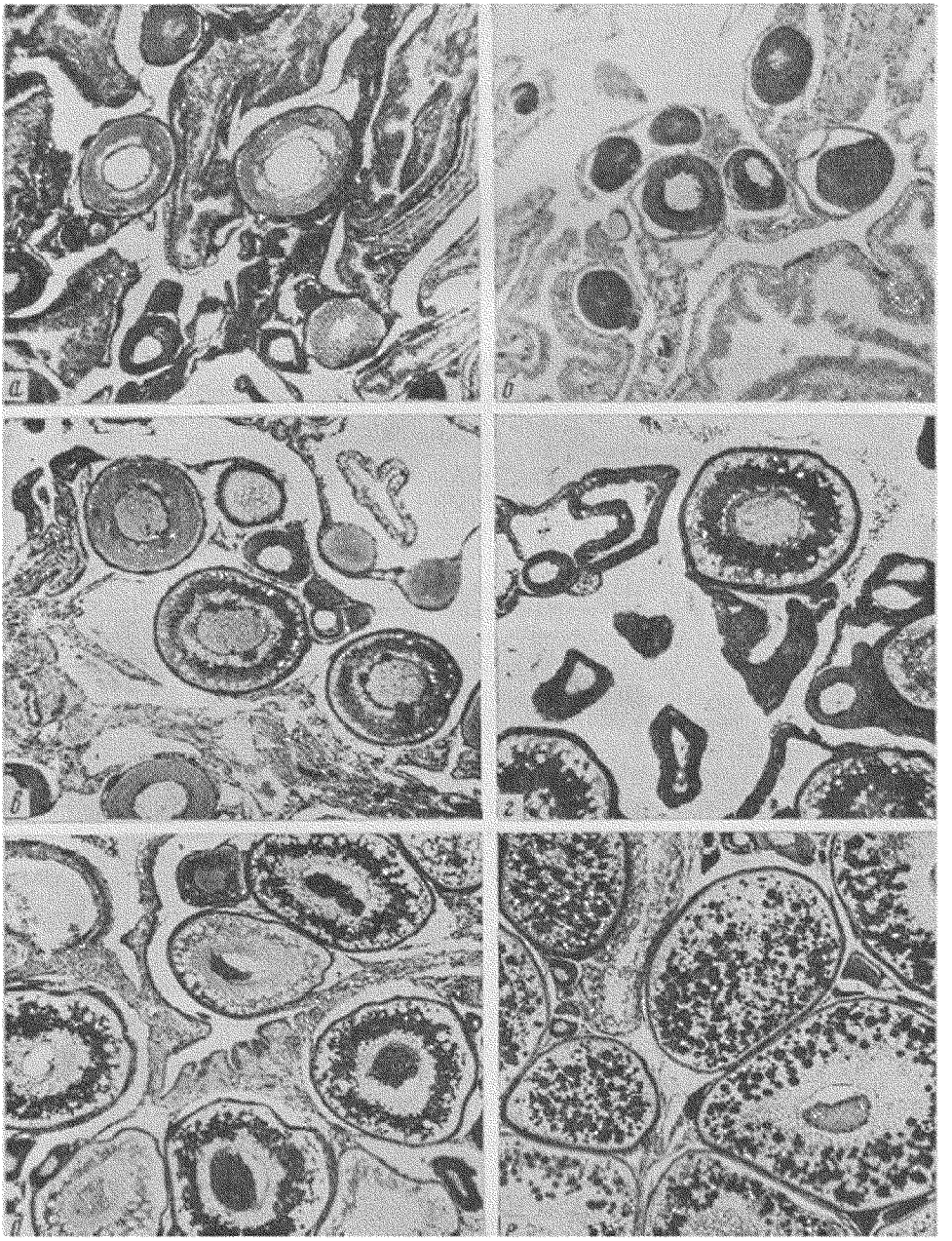

а
б
в
г
д
е

Рис. 50. Овариальные циклы пеляди из прудов «Ропши»

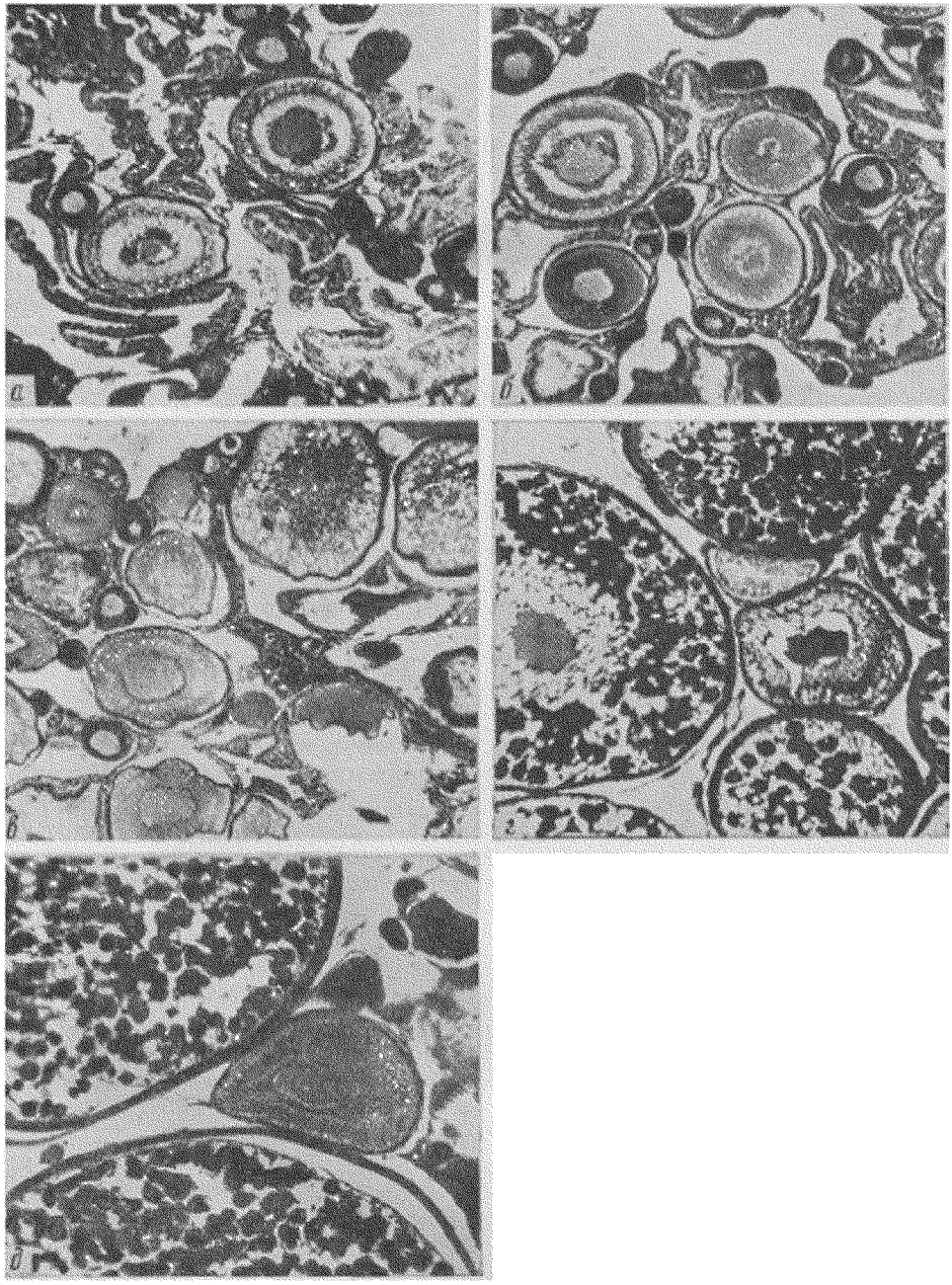
а — «выбойный» яичник VI—IIIб стадии зрелости, некоторые ооциты находятся в начале фазы накопления мелкозернистого желтка, декабрь, 320 мм, 360 г, ×86;
б — участок яичника VI—IIIб стадии зрелости, старшая генерация половых клеток представлена вителлогенными ооцитами, февраль, 280 мм, 265 г, ×83
в — яичник IIIб стадии зрелости, в ооцитах накапливается желток, видны резорбирующиеся фолликулы, апрель, 275 мм, 290 г, ×83,
г — яичник IIIв стадии зрелости, ооциты в фазе интенсивного накопления желтка; июль, 310 мм, 530 г, ×83,
д — завершение вителлогенеза, среди ооцитов, вступающих в период созревания, видны вителлогенные ооциты следующей генерации, октябрь, 250 мм, 235 г, ×80

ливается, и в октябре, т. е. через два года после предыдущего нереста, самки пополняют нерестовую часть популяции. Пропуск очередного нерестового сезона самками полупроходной пеляди р. Оби связан с их истощением в нерестовый и посленерестовый периоды. При совершении длительных миграций, связанных со значительным расходованием энергетических запасов, самки пеляди в условиях водоемов высоких широт в течение одного нагульного сезона не успевают накопить необходимое количество резервных веществ для повторного нереста и вынуждены пропускать один нерестовый сезон. Как уже отмечалось в предыдущем разделе, происходит пропуск после первого икрометания, и доля таких самок в бассейне Оби составляет 2—15%, в среднем 5% (см. табл. 27).

В новом ареале отмечается ежегодная периодичность икрометания, а наблюдаемые в некоторых водоемах пропуски нерестовых сезонов происходят в результате ухудшения условий обитания, возникающего на фоне сокращения нагульной и жилой зон озера [Сазонова, Концевая, 1978]. Возможно, некоторая часть самок озерной пеляди после первого икрометания также пропускает нерест [Селюков, 1986], так как у этих особей вителлогенные ооциты наименее устойчивы к воздействию различных экстремальных факторов и подвергаются массовой резорбции. Полученные данные хорошо согласуются с результатами исследований гаметогенеза малотычинкового сига [Кошелев, 1976, 1984]. Общая схема половых циклов пеляди с ежегодным нерестом и с пропусками нерестового сезона показана на рис. 52.

Половое созревание и последующие овариальные циклы затрагивают глубокие биохимические процессы, частично это проявляется в изменении массы и функционального состояния печени [Решетников, 1967, 1980; Решетников и др., 1971; Решетников, Ермохин, 1975; Семенов, 1983]. Как и у других сиговых рыб, печень у пеляди достигает максимальных размеров у самок накануне нереста; ниже приводятся индексы веса печени (в %) для рыб, участвующих в нересте, пропускающих нерест и неполовозрелых (средняя и ошибка):

	Осень	Весна
Самки IV, VI—III	17,18±0,92	10,91±0,34
Самки II—III	11,15±0,82	9,41±0,29
Самки II	10,90±0,50	9,07±0,38
Самцы IV, VI—III	11,71±0,45	9,91±0,38
Самцы II	9,49±0,31	9,36±0,75


а
б
в
г
д

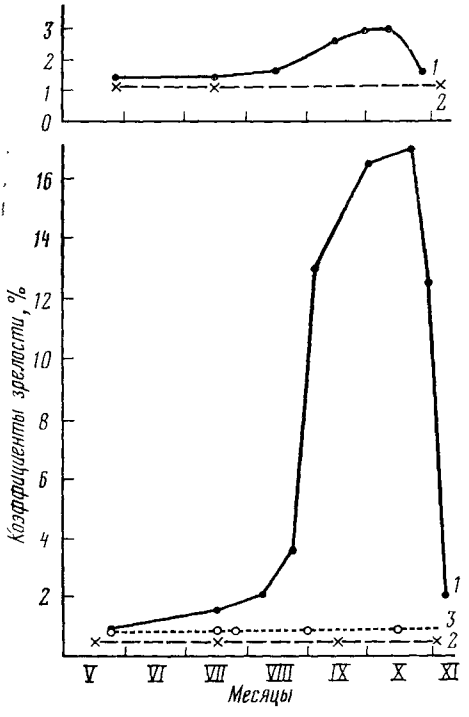


Рис. 51. Сезонные изменения коэффициентов зрелости пеляди из р. Оби [по: Крохалевский, 1983]

1 — полозрелые особи;
2 — молодые неполовозрелые особи (стадия зрелости II);
3 — созревающие самки и особи, пропускающие нерест (стадия зрелости II—III);
вверху — самцы, внизу — самки

По данным В. В. Семенова [1983], весной у впервые созревающих самок пеляди в клетках печени развиты гранулярный ретикулум и другие органоиды, но гликоген отсутствует. Вителлогенез начинается на фоне массовой дегенерации «светлых» клеток печени. В этот период в гепатоцитах развиты все клеточные органоиды, на периферии клеток накапливаются гликоген и липидные включения. После размножения и вымета икры в печени происходит дегенерация основной массы «светлых» клеток, физиологическая регенерация печени завершается к весне следующего за нерестом года.

Таким образом, приведенные данные позволяют прийти к заключению, что половое созревание пеляди и прохождение овариальных циклов характеризуются значительной вариабельностью в пределах ареала, причем эта вариабельность обусловлена продолжительностью периода превителлогенеза, фазы вакуолизации и начальных этапов накопления желтка.

Сперматогенез

Процесс развития половых желез и периодичности половых циклов у самцов пеляди достаточно подробно описан А. Н. Кузьминым [1967]. По сравнению с самками у мужских особей отмечается позднее формирование воспроизводительной системы [Статова, Томнатик, 1970], кроме того, существенно различаются сроки прохождения анатомической и цитологической дифференцировки.

При описании последовательных изменений состояния половых желез у самцов выделяются два основных периода [Кузьмин, 1967]: сперматогониальный, в течение которого половые клетки представлены только сперматогониями, и период волны сперматогенеза, когда в семенниках присутствуют все фазы развития мужских половых клеток.

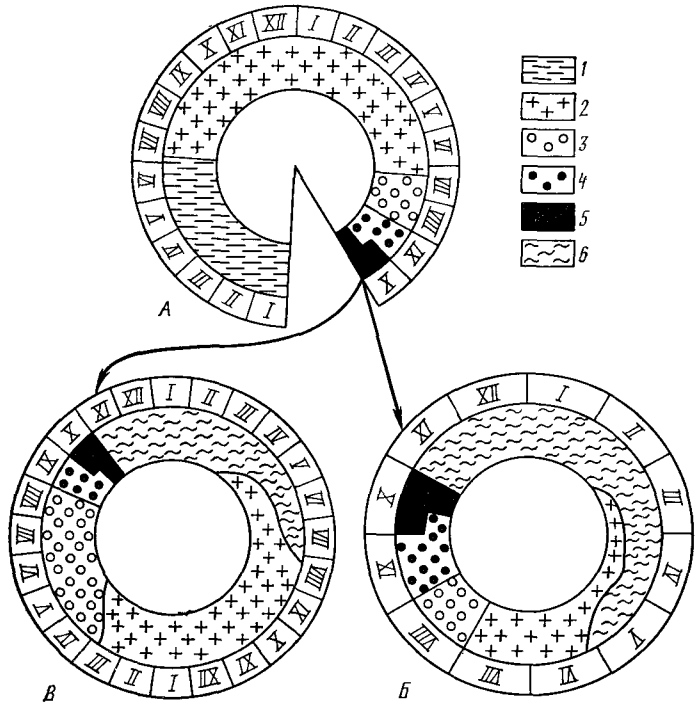
Как и оогонии, сперматогонии формируются из первичных половых клеток. Недифференцированные гониальные клетки располагаются в пристенном слое семенных канальцев и при определенных условиях переходят к митотическим делениям. В результате делений возникают скопления сперматогониев — клоны. В клонах потомки одной клетки соединены между собой посредством цитоплазматических мостиков и развиваются изолированно от других клонов. Изоляция обеспечивается соматическими клетками гонады, образующими своеобразную капсулу или цисту [Рузен-Ранге, 1980]. Первичные сперматогонии являются самыми крупными половыми клетками. В отличие от оогенеза для сперматогенеза характерно уменьшение размеров половых клеток в ходе последовательных делений. Диаметр сперматогониальных клеток равен 11—12 мкм, а их ядер — 8—9 мкм. Морфологически они сходны с оогониями (рис. 53).

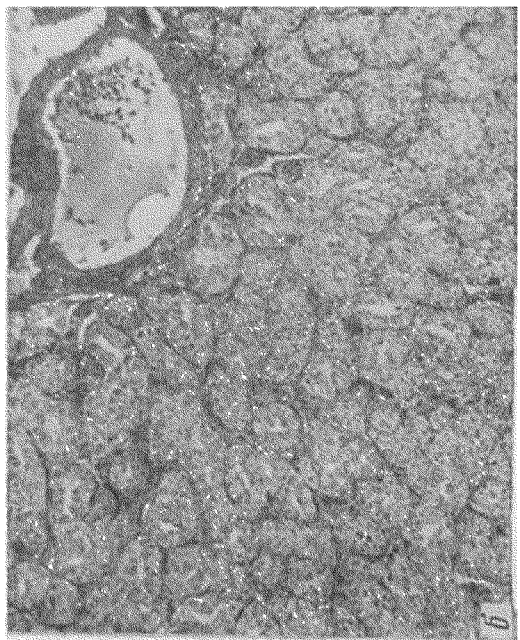
После ряда митозов сперматогонии вступают в раннюю профазу мейоза, становясь сперматоцитами первого порядка. В течение этого периода

Рис. 52. Схема полового созревания самок, впервые вступающих в нерестовое стадо (*А*), и последующего развития гонад речной пеляди бассейна Оби при ежегодном нересте (*Б*) и двухлетнем половом цикле (*В*) [по. Крохалевский, 1983]

1 — протоплазматический рост (стадия зрелости II);
2 — вакуолизация ооцитов и начало образования жира и желтка (стадия II—III);
3 — интенсивное образование желтка и рост ооцитов (III стадия);
4 — завершение трофоплазматического роста (стадия IV);
5 — нерест (стадия V);
6 — резорбция невыметанных икринок и пустых фолликулов (стадия VI).

Римскими цифрами на кругах обозначены месяцы года





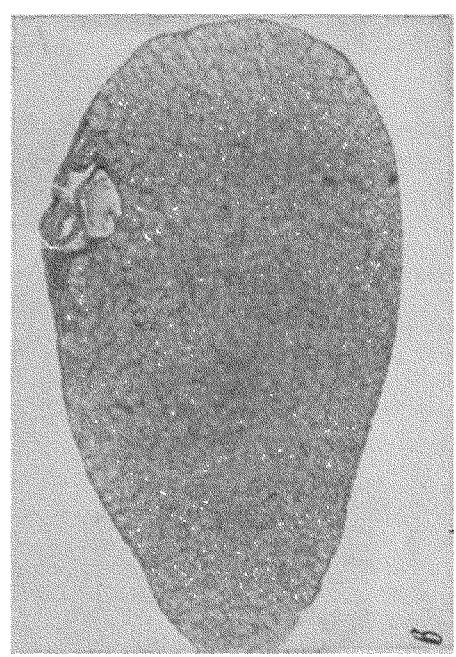


Рис 53 Состояние семенника впервые созревающих самцов пеляди

а — сперматогониальные клетки в ампулах семенника, хорошо заметны покоящиеся сперматогонии оз Ендырь февраль, возраст 2+,

б — участок семенника с кровеносными сосудами в семенных канальцах многочисленные сперматогонии

в — общий вид семенника пеляди на поперечном срезе

их размеры несколько увеличатся. Вслед за этим сразу же проходят деления созревания. В результате второго деления образуются сперматиды — мелкие клетки диаметром 2,0—2,5 мкм. Их ядро еще имеет хорошо различимую структуру. Сперматиды формируются в сперматозоиды, и при этом объем ядра значительно уменьшается. Диаметр шаровидной головки сперматозоида составляет 1,0—1,5 мкм.

После формирования в цистах мужских гамет оболочки капсулы разрываются, и спермии оказываются свободно лежащими в просветах семенных канальцев, которые на гистологических препаратах имеют замкнутый вид и называются ампулами семенника. Во время нереста у половозрелых самцов пеляди происходит разрыв ампул семенника и осуществляется вывод эякулята во внешнюю среду.

Темп созревания и половые циклы самцов

В семенниках пеляди в возрасте 2—2,5 мес обнаруживаются только гониальные клетки и начинающие формироваться сперматогонии. Сперматогониальный период у пеляди в разных климатических зонах длится от одного года до шести лет.

У рыб, созревающих в двухлетнем возрасте (1+), сперматогониальный период продолжается весь первый год жизни. У годовиков в марте—апреле половые клетки еще представлены сперматогониями. Волна сперматогенеза начинается в апреле—мае лишь в некоторых участках семенника. Основная масса гонады представлена в это время покоящимися в цистах сперматогониями. За лето происходит постепенное накопление ампул со сформировавшимися сперматозоидами. Таким образом, волна сперматогенеза у пеляди проходит асинхронно и растягивается на длительный срок.

Самцы пеляди впервые созревают в возрасте 19—20 мес, но доля таких рыб незначительна. Большая часть самцов созревает на третьем году жизни (2+). Задержка в развитии гонад происходит в сперматогониальный период (рис. 53, *б*, *в*). У этих рыб в течение лета и осени второго года жизни проходят увеличение числа сперматогониев и рост массы гонад. В конце апреля — мае у двухгодовиков начинается волна сперматогенеза. Спустя 31—32 мес после рождения семенники таких самцов переходят в текучее состояние. По этому пути проходит сперматогенез озерной пеляди.

В отличие от озерной самцы речной пеляди созревают на третьем году жизни редко (20%), незрелые самцы с гонадами на II стадии зрелости встречаются вплоть до шестилетнего возраста и даже до 7+ (табл. 26). Весной семенники всех рыб могут быть отнесены ко II стадии зрелости. У самцов, которые начинают созревать и будут принимать участие в нересте в данном году, начинает возрастать масса семенников со второй половины июля (рис. 51), в это время стадию зрелости принято обозначать как II—III. Интенсивный рост гонад приходится на август, а к концу сентября они достигают максимальных размеров. В отличие от самок переход самцов на V стадию зрелости более продолжи-

телен, что и определяет изменение соотношения полов на нерестилищах [Дулькейт, 1939; Бурмакин, 1953; и др.].

После нереста семенники приобретают вид дряблых тяжей, густо пронизанных кровеносными сосудами. Зимой в семенниках пеляди фагоцитоз остаточных спермиев фолликулярными клетками проходит очень медленно [Кузьмин, 1967]. Ускорение этого процесса наступает в апреле—мае и связано с повышением температуры воды. Резорбционные процессы заканчиваются к началу периода нагула, и семенники вновь переходят на II стадию зрелости. В это время по внешнему виду семенников уже невозможно отличить нерестившихся рыб от впервые созревающих. Летом и осенью происходят накопление массы гонад и увеличение количества ампул с покоящимися сперматозоидами.

Таким образом, самцы речной пеляди созревают в более позднем возрасте по сравнению с озерной; можно предполагать, что у части самцов обской пеляди продолжительность полового цикла составляет более года. Однако для утверждения о возможных пропусках нереста частью самцов обской пеляди необходимы дополнительные исследования. Известно, что процесс сперматогенеза требует значительно меньших энергетических затрат и может протекать в менее благоприятных условиях, чем оогенез и особенно вителлогенез.

Созревание ооцитов при гормональных воздействиях

После анализа гаметогенеза и половых циклов пеляди следует остановиться на особенностях гормональной регуляции завершающих этапов оогенеза, в частности на вопросах о медиаторах созревания и овуляции. Важную роль в решении этих проблем играет метод работы in vitro, позволяющий проводить эксперименты в одинаковых стандартных условиях и испытывать действие большого набора гормональных препаратов на большом объеме генетически однородного материала (икра от одной самки).

На основании этого метода было показано, что наиболее эффективным стероидом, вызывающим созревание ооцитов радужной форели Salmo gairdneri, оказался 17 α-гидрокси-20 β-дигидропрогестерон [Fostier et al., 1973]. Наши данные, полученные на этой рыбе, также говорят в пользу того, что медиатором созревания у форели является производное прогестерона [Гуреева-Преображенская, 1978; Гуреева-Преображенская, Сакун, 1974]. В настоящее время существует тенденция выделить сиговых рыб в самостоятельное семейство [Решетников, 1975, 1980], и в связи с этим представляло интерес выяснить, насколько сходен процесс созревания у этих групп рыб.

Объектом исследования были 6 впервые созревающих самок пеляди из ЦЭС «Ропша». Инкубацию проводили по нашей методике [Сакун, Гуреева-Преображенская, 1975] с небольшой модификацией (при более низкой температуре — 1,0—1,1°).

В качестве гормональных препаратов использовали следующие стероиды: 17 α-оксипрегненолон, 17 α-оксипрогестерон, прогестерон, 11-де-

зоксикортизол, гидрокортизон, кортизон-ацетат в концентрации 5 мкг/мл инкубационной среды. Гидрокортизон и кортизон-ацетат применяли в виде водной суспензии, остальные гормоны растворяли в 96°-ном этиловом спирте.

Длительность инкубации составляла 44—48 ч. Появление первых признаков созревания отмечали визуально и прижизненно по изменению окраски ооцитов, обусловленной слиянием желтка. Кусочки гонад фиксировали в жидкости Серра и после просветления подсчитывали процент созревших ооцитов в каждой пробе под стереоскопическим микроскопом. Единичные дегенерировавшие ооциты в расчет не принимали. Для уточнения состояния ооцитов часть материала обрабатывали гистологически по общепринятой методике с использованием целлоидин-касторового масла. Парафиновые срезы толщиной 5 мл окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну.

Эксперименты проводили в нерестовый сезон. Для работы выбирали наименее зрелых самок, икра которых еще не обладала инерцией созревания, т. е. вне организма такие ооциты созревали лишь при добавлении соответствующих гормонов. Исходное состояние ооцитов характеризовалось слабым смещением ядра к анимальному полюсу и началом концентрации ядрышек.

Под влиянием стероидов происходило смещение ядра под самую оболочку в область микропиле, укрупнение желточных глобул, а затем и их слияние в гомогенную массу. Ядерная оболочка растворялась, ядрышки образовывали выросты, как это описано у чудского сига [Сакун, 1961], и часто были собраны в виде «букета». Затем начиналось формирование веретена первого деления созревания, которое в отдельных ооцитах протекало сравнительно быстро. В результате этого в одной пробе можно было наблюдать картины от начала формирования веретена до окончания этого процесса. Таким образом, гистологическая обработка убеждает в нормальном протекании процесса созревания ооцитов пеляди in vitro и позволяет более уверенно трактовать результаты экспериментов.

Как видно из табл. 31, наиболее активными стимуляторами созревания оказались стероиды из группы гестагенов (т. е. прогестерон, 17 α-оксипрогестерон и 17 α-оксипрегненолон). В опыте на самках 1 и 2, поставленном 10.XI 1977 г., наибольший процент созревания ооцитов был получен в вариантах с 17 α-оксипрогестероном и 17 α-оксипрегненолоном. Стимулирующее влияние прогестерона в том опыте было выражено слабее. Реакция ооцитов на действие кортикостероидов была неоднотипной. Если кортизон-ацетат оказался неэффективным в индукции созревания, а 11-дезоксикортизол вызывал созревание лишь у небольшой части ооцитов, стимулирующее действие гидрокортизона проявилось довольно сильно и даже превысило влияние прогестерона.

В опыте на самках 3, 4, 5 и 6, поставленном две недели спустя, подтвердились основные наблюдения, сделанные в предыдущем опыте, причем исходно разная степень зрелости самок позволила обнаружить различную реакцию ооцитов на стероиды. У менее зрелой самки (3) особен-

Таблица 31. Влияние различных стимуляторов на созревание ооцитов пеляди

Вариант	Созревание, %					
	♀ 1	♀ 2	♀ 3	♀ 4	♀ 5	♀ 6
Контроль	0	0	0	0	0	0
17α-оксипрегненолон	75,0	80,5	59,5	76,7	81,1	89,7
17α-оксипрогестерон	84,1	74,1	39,5	83,3	87,8	90,0
Прогестерон	28,6	54,1	31,8	73,3	87,5	96,4
11-дезоксикортизол	10,5	17,9	22,0	25,0	75,7	95,8
Гидрокортизон	48,8	69,2	18,4	21,9	80,0	88,9
Кортизон-ацетат	0	0	0	0	0	31,4

но четко выявилось действие 17α-оксипрегненолона, а у более зрелой самки (4) наиболее активными были все три представителя гестагенов, существенно отличаясь по активности от кортикостероидов. У наиболее зрелых самок (5 и 6) реакция на стероиды протекала настолько быстро, что уловить разницу в эффективности разных гормонов не удалось. Ооциты этих самок одинаково хорошо созревали под влиянием как гестагенов, так и кортикостероидов. Это объясняется, вероятно, высокой степенью зрелости овариальных фолликулов, а также возможностью взаимопревращения стероидов в стероидсекретирующих элементах. В пользу этого предположения говорит и тот факт, что кортизон-ацетат, не оказавший стимулирующего влияния у пяти самок, все же вызвал созревание у небольшого числа ооцитов самой зрелой самки (6).

Несмотря на высокую стимулирующую активность гестагенов, еще нет достаточных оснований считать их истинными медиаторами созревания ооцитов пеляди. Как известно, прегненолон и прогестерон, а также их производные являются предшественниками в биосинтезе многих стероидных гормонов, в частности кортикостероидов [Юдаев и др., 1976]. Можно предположить, что и в данном случае в стероидсекретирующих элементах овариального фолликула из гестагенов (или при их участии) синтезируется синтетический медиатор созревания, обладающий наибольшей активностью, что и обусловливает наивысший процент созревания при добавлении этих гормонов. О природе этого специфического медиатора в настоящее время говорить нельзя. Однако результаты действия 11-дезоксикортизола и особенно гидрокортизона позволяют высказать соображение по этому вопросу. Принципиальная возможность созревания ооцитов пеляди под влиянием этих гормонов, а также в некоторых случаях высокая стимулирующая активность гидрокортизона (самки 1 и 2) позволяют предположить, что медиатором созревания у этого вида является какой-то кортикостероид, возможно близкий к гидрокортизону. Слабая реакция ооцитов зрелой самки (6) на кортизон-ацетат может свидетельствовать в пользу того, что в зрелых фолликулах этот неэффективный в индукции созревания кортикостероид может превращаться в более активный гормон.

При сравнении результатов, полученных на пеляди и радужной форели, обращает на себя внимание не только возможное различие в медиаторах созревания, но и отсутствие стимулирующего влияния ряда кортикостероидов (в частности, гидрокортизона) на созревание ооцитов форели [Jalabert et al., 1973; Гуреева-Преображенская, 1978]. Эти данные позволяют присоединиться к мнению о необходимости выделения лососевых и сиговых рыб в разные семейства [Решетников, 1975, 1980].

Дальнейшее исследование вопросов, связанных с механизмами гормональной регуляции завершающих этапов оогенеза, в частности выяснение медиаторов созревания и овуляции, представляет интерес не только в связи с изучением общих закономерностей этих процессов, но и для совершенствования методов гормонального управления нерестом рыб.

Плодовитость

Многие ихтиологи неоднократно обращали внимание на связь абсолютной плодовитости с весом, размерами и возрастом рыб. Колебания абсолютной плодовитости пеляди как вида в целом намного больше, чем у других сиговых рыб: так, минимальное значение плодовитости превышает максимальное более чем в 60 раз [Решетников, 1980]. Поскольку плодовитость прежде всего является функцией веса, то естественно, что малые значения плодовитости характерны для тугорослых и карликовых форм пеляди, а высокие значения абсолютной плодовитости — для крупных и быстрорастущих рыб. В табл. 32 приведены колебания абсолютной плодовитости пеляди из разных мест обитания по литературным данным [Бурмакин, 1953; Иоганзен, Петкевич, 1958; Венглинский, 1960, 1981; Андрушайтис, 1963; Никонов, 1963; Новиков, 1966; Лукьянчиков, 1967; Кириллов, 1972; Волгин, 1973; Головко, 1973; Кудлина, 1973; Вышегородцев, 1974; Коломин, 1974; Сидоров, 1974; Ерещенко и др., 1975; Концевая, Сазонова, 1976; Крохалевский, 1978; Горбунова, 1979; Игнатьев, Иванова, 1980; Толонбаев, 1981; Новоселов, 1984; Завьялова, 1984; Попков, 1988].

Минимальная абсолютная плодовитость — 3,6 тыс. икринок — отмечена для пеляди из Мастахской группы озер в Якутии [Кириллов, 1962, 1972]. Примерно такая же плодовитость у медленнорастущей пеляди из оз. Мундуйского (4,8 тыс.) и дельтовых озер Лены (5,1 тыс.). В новых местах обитания такую же плодовитость имеют рано созревающие особи в Андозере из Архангельской области (5,2 тыс.), в озерах Карелии, Латвии, Ленинградской области и Алтая (около 8 тыс. икринок) [Бурмакин, 1953; Андрушайтис, 1963; Кириллов, 1972; Горбунова, 1979; Новоселов, 1984]. Максимальные значения абсолютной плодовитости для пеляди из водоемов естественного ареала отмечены для р. Печоры (184,9 тыс.— Новоселов, 1984), р. Турухан (183,3 тыс.— Головко, 1973), р. Оби (146,1 — Иоганзен, Петкевич, 1958). Таким образом, для пеляди из естественных водоемов максимальное значение плодовитости превышает минимальное в 51 раз. Наивысшая индивидуальная плодовитость зафиксирована для пеляди, акклиматизированной в оз. Сон-Куль, когда самка

Таблица 32. Абсолютная плодовитость пеляди в водоемах естественного ареала и в новых местах обитания (тыс. шт.)

Водоем	АП	Водоем	АП
Печора	24,9—184,9	Оз. Ожогино	13,7—120,6
Просундуйские озера	11,3—79,5	Озера Карелии	8,0—85,0
Озера Большеземельской тундры	18,2—83,9	Озера Ленинградской обл.	8,0—27,0
Обь	11,3—146,1	Озера Псковской обл.	24,0—72,0
Р. Надым	49,0—112,0	Озера Латвии	8,0—35,0
Оз. Ендырь	8,8—82,5	Андозеро (Архангельская обл.)	5,2—115,7
Р. Юрибей	30,0—63,5	Озера Урала	25,0—204,0
Р. Енисей	23,8—80,9	Озера Омской обл.	19,0—117,0
Р. Турухан	22,7—183,3	Озера Новосибирской обл.	25,0—44,0
Р. Верхняя Баиха	24,6—115,0	Озера Тюменской обл.	9,0—59,0
Оз. Маковское	11,9—65,9	Озера Забайкалья	33,0—99,0
Оз. Карасинское	23,3—120,6	Озера Киргизии	10,0—29,0
Оз. Муидуйское	4,8—23,6	Озера Казахстана	36,0—85,0
	10,9—59,2	Озера Тувы	20,0—139,0
Оз. Б. Хантайское	10,5—20,0	Оз. Чагытай, 1967	26,1—54,0
Оз. Ююль	10,8—35,4	1968	67,1—116,4
Р. Хатанга	19,4—75,0	1969	23,0—118,0
Озера р. Оленек	10,5—46,6	1970	23,2—112,1
Дельтовые озера Лены	5,1—24,7	1971	8,8—58,3
Мастахские озера	3,6—18,5	1972	24,3—72,7
Оз. Аай	26,6—54,0	1973	11,7—138,7
Оз. Муосталаах	27,0—106,9	1974	11,8—48,2
Озера р. Яны	16,5—22,7	1975	11,5—22,5
Озера р. Колымы	19,8—71,8	Оз. Сут-Холь	69,0—107,0
Озера Центральной Якутии	38,0—65,0		

массой 3,9 кг имела плодовитость 300 тыс. икринок [Дмитриева, 1978]. Таким образом, в целом для вида колебания абсолютной плодовитости — от 3,6 до 300 тыс., или в 83 раза.

Остановимся более подробно на анализе плодовитости пеляди из бассейна Оби. Сведения о плодовитости пеляди Оби в ранних публикациях отрывочны, обычно приводятся данные по какому-либо конкретному году с указанием, что более крупные самки отличаются большей плодовитостью [Юданов, 1932; Дрягин, 1948; Бурмакин, 1953; Москаленко, 1956, 1958; Иоганзен, Петкевич, 1958]. Показана четкая зависимость плодовитости обской пеляди от условий нагула [Москаленко, 1956], что, естественно, проявляется через увеличение веса рыб. В последние годы уточнена зависимость плодовитости от веса, длины, возраста и условий обитания пеляди в Оби, а существующие связи выражены в виде

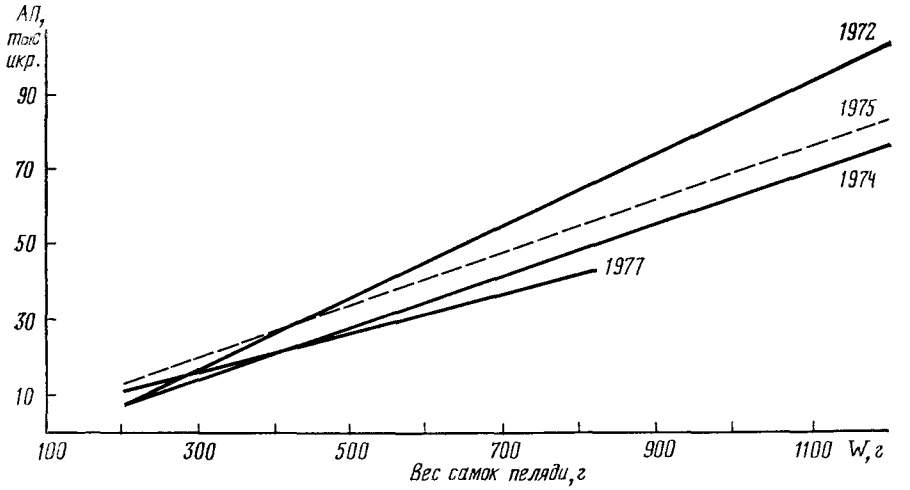


Рис 54 Изменение соотношения абсолютной плодовитости от веса самок пеляди р Оби за 1972—1977 гг. (по Крохалевскому)

уравнений, которые используются для оценки воспроизводительной способности популяции в разные годы [Крохалевский, 1980, 1981].

За 1972—1977 гг. абсолютная плодовитость пеляди (АП) изменялась в пределах 11,3—118,5 тыс. икринок, т. е. количество икры у разных самок различалось более чем в 10 раз. Подобные колебания плодовитости характерны и для других популяций пеляди: оз. Ожогино в Якутии (8,8 раз), р. Турухан (8,0), р. Печора (7,4) и особенно в новых местах обитания — Андозеро (22,2), оз. Чагытай (15,7). Средняя абсолютная плодовитость самок в той или иной возрастной группе зависит не столько от возраста рыб, сколько от их веса. Так, наиболее благоприятные условия нагула в 1972 г. определили наибольшие размеры самок и самую высокую плодовитость (рис. 54). В маловодном для Оби 1977 г. плодовитость пеляди была наименьшей. Изменение угла наклона кривых на рис. 54 свидетельствует о том, что менялась и относительная плодовитость. Поскольку в эти годы наблюдалось значительное колебание весового роста, то это нашло отражение в зависимости плодовитости от возраста самок и при расчете средней плодовитости за каждый год (табл. 33).

Обычно при анализе зависимости абсолютной плодовитости (АП) от веса рыб (w) используют линейные уравнения типа $АП = a + bw$. Коэффициент b характеризует скорость увеличения АП в зависимости от веса, иногда его рассматривают как показатель относительной плодовитости [Решетников, 1980]. Отметим, что этот показатель меняется по годам: например, при увеличении веса самок на 100 г в 1972 г. АП возрастала на 9,81 тыс. икринок, а в 1977 г.— на 5,39 тыс. икринок. Кроме того, подобные уравнения позволяют сравнивать АП одновесовых и

Таблица 33. Изменения абсолютной плодовитости пеляди р. Оби в зависимости от возраста самок (колебания, средняя и ошибка средней в тыс. икринок) (по В. Р. Крохалевскому)

Возраст, лет	1972 г	1974 г	1975 г	1977 г.
2+	—	—	—	11,3—15,2 13,15±0,92
3+	28,8—49,6 36,80±6,47	12,4—26,3 19,34±6,47	20,0—26,8 22,24±1,06	14,2—23,1 17,38±0,93
4+	42,7—71,0 51,66±3,11	16,2—41,7 30,18±2,80	21,3—56,0 36,29±3,98	12,7—23,8 17,74±0,85
5+	34,2—116,5 59,37±4,32	23,5—55,2 36.66±1,74	25,0—59,3 49,26±2,87	12,7—26,0 19,25±1,91
6+	47,8—106,4 65,50±9,63	23,1—49,9 37,36±2,59	33,6—74,2 53,95±3,86	—
7+	—	40,5—118,0 62,47±4,19	36,7—58,1 48,93±5,20	—
8+	—	53,6—74,3 63,95±7,32	—	—
Все возрасты	28,8—116,5 56,65±3,03	12,4—118,0 39.67±2,38	20,0—74,2 43,21±2,27	11,3—26,0 17,50±0,66
Число рыб	42	49	41	33

одноразмерных самок в разные годы. Для решения практических задач определенный интерес представляет выражение среднемноголетней зависимости АП от массы тела. Данное уравнение по материалам 1972—1977 гг. имеет вид АП = —0,847 + 0,0733 W и свидетельствует о том, что увеличение веса пеляди на 100 г в среднем обеспечивает рост АП на 7,33 тыс. икринок. Сравнение расчисленных значений АП с фактическими данными показывает, что полученные данные достаточно близки к фактически наблюдаемым, ошибка порядка 10—15%, что соответствует ошибке методики определения АП весовым или объемным методом. Поэтому данное уравнение может быть использовано как рабочее при оценке воспроизводительной способности популяции пеляди р. Оби при расчете из среднего веса самок.

Следует подчеркнуть, что АП пеляди из бассейна Оби является достаточно высокой: она выше, чем плодовитость пеляди одноразмерных групп из оз. Ендырь или тобольских озер [Никонов, 1963; Кугаевская, 1978]. Столь же высокая плодовитость у речной пеляди из рек Турухан [Головко, 1973] и Печора [Новоселов, 1984]. Обычно плодовитость пеляди из озер ниже, однако столь же высока АП пеляди из озер Ожогинское, Карасинское, Муосталаах (см. табл. 31) [Красикова, 1961; Кириллов, 1972; Венглинский, 1981].

Показатель относительной плодовитости лучше расчислять как отношение АП к весу порки [Решетников, 1980]. Обычно у пеляди на 1 г веса порки приходится 45—80 икринок; для Андозера из бассейна р. Оне-

ги эти колебания равны 45—76, для р. Печоры — 56—77 [Новоселов, 1984]. Примерно такие же колебания относительной плодовитости у пеляди оз. Чагытай (58—67) и оз. Сут-Холь (59—67) [Попков, 1988]. Интересно подчеркнуть, что в горных озерах Алтая при снижении темпа роста после первых лет обитания наступило падение и АП (табл. 31). Ухудшение условий жизни из-за подрыва кормовой базы привело к резкому снижению темпа роста пеляди, но еще больше это сказалось на снижении относительной плодовитости. В оз. Чагытай с 1971 по 1975 г. относительная плодовитость пеляди с массой тела 500—600 г снизилась с 53 до 39 икринок, т. е. на 25% [Попков, 1979, 1988]. В оз. Сут-Холь за 10 лет обитания пеляди ее АП уменьшилась с 83,6 до 54,6 тыс. икринок, причем в последние годы она снизилась у трехлеток в 8 раз, у четырехлеток в 5 раз и у пятилеток в 3 раза. За это же время относительная плодовитость у самок весом 500—650 г упала с 60 до 39 (на 35%) [Попков, 1988].

Таким образом, плодовитость, как и темп роста, очень чутко реагирует на изменение условий обитания пеляди и при резком ухудшении условий падает не только общее количество выметываемых икринок, но и количество икры, которое способна продуцировать самка на единицу веса тела. Снижение плодовитости можно рассматривать как один из наиболее эффективных механизмов саморегуляции численности популяции пеляди.

Для оценки воспроизводительной способности популяций рыб используются различные показатели популяционной плодовитости: расчеты по С. А. Северцову, В. С. Ивлеву, Г. В. Никольскому, Г. Д. Полякову, Ю. С. Решетникову [Решетников, 1980]. Проведенный сравнительный анализ этих показателей выявил, что все они имеют относительную ценность только в сравнительном плане. Сама же величина популяционной плодовитости (или фонд отложенной икры) может быть рассчитана в редких случаях и с большей ошибкой, поскольку это зависит от точности метода определения численности популяции или нерестового стада. Однако в последние годы такие расчеты появляются в литературе по сиговым рыбам. Отметим, что всегда желательно при таких расчетах приводить показатель популяционной плодовитости Г. В. Никольского для 100 самок с учетом доли каждой возрастной группы в нерестовом стаде. В качестве примера расчета популяционной плодовитости пеляди р. Оби приведем данные В. Р. Крохалевского, который полагает, что за последние 30 лет популяционная плодовитость пеляди р. Оби менялась от 8,4 до 88,6 млрд икринок.

Нерест

Пелядь, как и другие сиговые с осенне-зимним нерестом, откладывает икру на плотный песчаный, песчано-галечный либо каменистый грунт на глубинах 1,2—4 м. Такой субстрат преобладает на нерестилищах речной пеляди в верхних притоках рек Печоры (р. Уса), Северной Сосьвы, уральских притоков Нижней Оби, а также на Верхней Оби выше впаде-

ния р. Томи и в других водоемах Западной и Восточной Сибири. Однако в условиях озер, особенно с замедленным водообменом, песчаная литораль местами бывает покрыта тонким слоем ила. Несмотря на это, озерная пелядь нерестится на таких «мозаичных» участках дна, где вполне удовлетворительно инкубируется икра и выклевываются нормально развивающиеся личинки [Афанасьева, Савостьянова, 1960; Кубышкин, Юхнева, 1971; Никонов, 1963]. На данную экологическую особенность нереста озерной пеляди в свое время обращал внимание Г. П. Померанцев [1941] при обследовании им водоемов Согом-Ендырской системы Нижнего Иртыша.

В типично пеляжьих озерах таежной, лесотундровой и тундровой зон, например, в Пяку-то, Ендырь, Ярoo-то и др., по причине их мелководности (2—3 м глубиной) и длинной суровой зимы, способствующей образованию слоя льда до 1 м и более, нерестилища оказываются вблизи нижней кромки льда на песчаных участках литорали. Это хорошо прослеживается на оз. Ендырь Тюменской области, где в ноябре — декабре, спустя 1—2 мес после ледостава, пелядь нерестует на участках с глубинами 1,2—1,6 м. К концу зимы толщина льда на этом водоеме обычно достигает 0,9—1,1 м, поэтому кладки икры на нерестилищах не промерзают. Пологая песчаная отмель в период открытой воды часто подвергается волнобою под воздействием ветра, благодаря чему пески очищаются от оседающей органики на дно.

Аналогичная тенденция в выборе нерестилищ акклиматизируемой пелядью отмечалась нами на оз. Кучак (Тюменская обл.), оз. Карагайкуль (Челябинская обл.) [Мухачев, Кубышкин, 1975], а также в озерах Горнешно, Лохово, Долгое (Калининская обл.), где происходил нерест и выживало потомство [Никоноров, 1975]. В озерах Архангельской области акклиматизированная пелядь нерестится на песчано-галечных косах на глубинах 4—6 м при температуре воды 2—3°. Соотношение полов в разгар нереста близко 1 : 1. Часто во время икрометания стаи пеляди могут наблюдаться визуально [Новоселов, 1984].

Д. Л. Венглинский [1981] отмечал, что в водоемах Якутии нерестилища расположены на глубинах 3—5 м, что является адаптацией к резко меняющемуся уровню воды этих озер после ледостава. Так, по наблюдениям Д. Л. Венглинского и М. М. Тяптиргянова в оз. Ожогино (бассейн р. Индигирки), снижение уровня воды в отдельные годы наблюдается до февраля-марта. В подледный период это происходит в результате фильтрации воды через песчаный грунт, с образованием больших наледей на значительном расстоянии от места выхода Ожогинской протоки. По мере продолжительности падения уровенного режима до 2 м и более по сравнению с летним уровнем значительные нерестовые площади не только пеляди, но и сига-пыжьяна и арктического гольца обезвоживаются и придавливаются огромными ледяными полями. При весенних подвижках льда во время сильных ветров ледяные поля распахивают значительные нерестовые площади, в результате чего происходит механическое разрушение оставшейся в живых после зимнего периода оплодотворенной икры.

Проведенные на данном водоеме наблюдения (1977—1979 гг.) позволили выявить два нерестовых стада пеляди. Первое стадо, возможно, относится к озерно-речной форме пеляди, которая нерестится осенью в период открытой воды в сентябре — октябре. Второе стадо является озерной формой пеляди и имеет нерест зимой после ледостава (ноябрь — декабрь). Эти нерестовые стада пеляди оз. Ожогино различаются размерно-возрастной структурой, упитанностью, численностью и количеством продуцируемых половых клеток. Наибольший процент гибели оплодотворенной икры на нерестилищах при указанных неблагоприятных условиях наблюдается у осенненерестующего стада пеляди, которая откладывает икру ближе к берегу, что доказывается полным отсутствием или малым количеством особей отдельных возрастных генераций в наших многочисленных сборах. Жилая озерная форма пеляди нерестится в местах более глубоких и отдаленных от края разлома ледяных полей. Растянутость нерестового периода популяции пеляди оз. Ожогино имеет важное значение для воспроизводительной способности вида при неблагоприятных условиях среды обитания (нестабильный уровенный режим в подледный период).

Озерной пелядью икра откладывается россыпью на грунте и весьма неравномерно — от 1 до 200 и более икринок на 1 м^2 нерестового субстрата [Москаленко, 1958], что отмечалось и на других водоемах [Венглинский, 1977]. Икра размещается на песке, гальке либо между ней. Оболочка икры пеляди обладает слабой клейкостью, что позволяет ей удерживаться на поверхности нерестового субстрата. Обладает она и определенной упругостью к механическим воздействиям.

Отличительной особенностью обской пеляди (а возможно, и всех сиговых) является массовый переход самок в «текучее» состояние за короткий период времени. У большинства видов сиговых рыб сам акт нереста приходится на ночные часы [Решетников, 1980; Fabricius, 1950].

Б. К. Москаленко [1958] отмечал, что речная пелядь в Обском бассейне нерестует ночью и на зорях, отстаиваясь днем на ямах в глубоких местах. Такой же режим нереста, видимо, свойствен озерной пеляди и всем другим сиговым. Экспериментально это подтверждается при двойной проверке контрольных сетей, установленных на нерестилищах: утренние и вечерние подъемы орудий лова одинаково дают самок и самцов с текучими половыми продуктами, но в утренние уловы бывает в 2—3 раза больше рыб с «текучими» икрой и молоками [Мухачев, 1983].

При сравнительно продолжительном общем периоде нереста пеляди в том или ином водоеме (рис. 55) разгар, или «пик», икрометания обычно длится 12—15 сут, когда выметывает половые продукты основная масса (65—75%) зрелых особей речной и озерной пеляди, участвующих в текущем нерестовом сезоне. Обычно несколько подходов пеляди на нерестилища свидетельствует о наличии нескольких стад или популяций. Это явление подробно проанализировано Л. В. Кугаевской [1978] на примере работы рыбоводных баз, созданных на маточных озерах. Динамика хода нереста пеляди некоторых водоемов Тюменской области

изображена на рис. 56. Ранее на данную особенность в нересте пеляди обращал внимание Г. И. Никонов [1963].

Нерест озерной пеляди начинается в ноябре и продолжается без видимых перерывов в течение 1,5—2 мес до конца декабря. Икрометание речной пеляди начинается в октябре и проходит в сжатые сроки до начала ноября. Непосредственно перед нерестом коэффициент зрелости у самок из различных водоемов ареала изменяется незначительно и обычно составляет 18—20% от веса тела [Красикова, 1961; Соловкина, 1962; Крохалевский, 1983; Завьялова, 1984; Новоселов, 1984].

Детальный анализ сроков икрометания у пеляди из «Ропши» проводился М. А. Андрияшевой [1988]. Было доказано, что кривая распределения особей ендырской пеляди, выращенных в «Ропше», по сроку созревания является двухвершинной. Исследование генетической структуры этих двух групп самок, различающихся временем нереста, продемон-

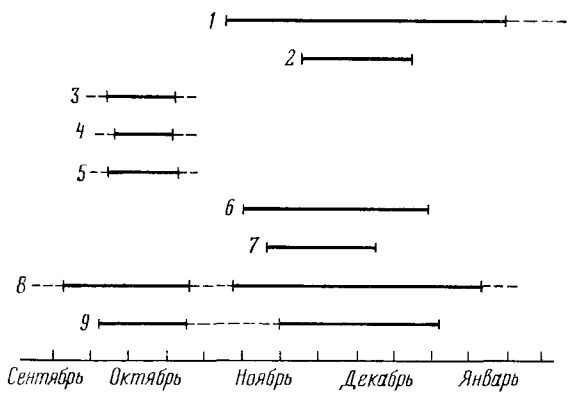
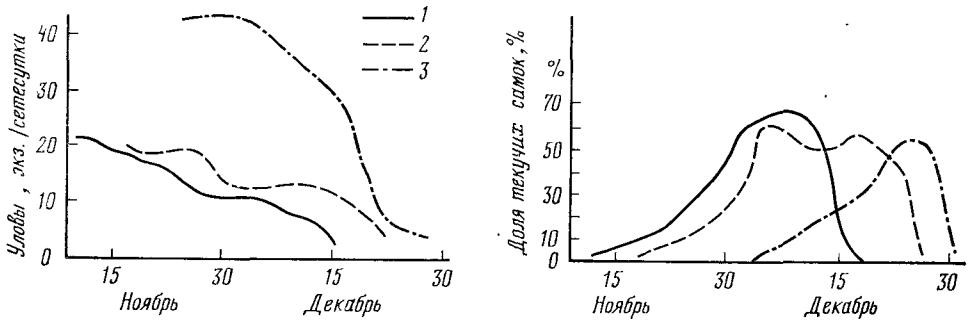


Рис. 55. Продолжительность нереста озерной и речной пеляди в различных районах СССР

1 — оз. Пякуто (Ямал);
2 — Вашуткины озера;
3 — р. Уса (Коми АССР);
4 — р. Северная Сосьва;
5 — р. Обь;
6 — оз. Ендырь-Согомский;
7 — озера Кучак и Фролово (юг Тюменской области);
8 — озера Якутии;
9 — Еравнинские озера в Бурятии

Рис. 56. Ход нереста пеляди в озерах Тюменской области [по: Кугаевская, 1978]

Слева — изменение уловов зрелых рыб в период нереста (улов на усилие); справа — доля текучих самок; 1 — ендырская пелядь в оз. Фролово (1970 г.); 2 — пелядь оз. Ендырь (1964 г.); 3 — ендырская пелядь в оз. Челбаш (1971 г.)



стрировало отличие раносозревающих особей от поздносозревающих по аллельным и частотам генотипов локуса альбумина [Андрияшева и др., 1983]. На основании полученных данных авторами был сделан вывод о наличии в природной популяции пеляди (оз. Ендырь) двух субпопуляций. Проведенное обследование генетической структуры пеляди непосредственно в оз. Ендырь показало, что между самками природной популяции различия по морфологическим признакам и генетическим системам отсутствуют [Кочнев и др., 1985]. Это позволило заключить, что в оз. Ендырь обитает единая популяция пеляди, не имеющая субпопуляционной подразделенности (см. рис. 55, 56), а ропшинское стадо, скорее всего, не является однородным, а имеет примесь речной пеляди из р. Оби.

В р. Усе (приток Печоры), по данным Л. Н. Соловкиной [1959], «пик» нереста примерно ограничен десятью днями при общей продолжительности 30—35 дней. Такая же продолжительность нереста и у обской речной пеляди, что в целом короче в сравнении с озерной пелядью.

Соотношение полов у пеляди в нерестовый период непосредственно на нерестовых участках не остается постоянным. В начале нереста преобладают самцы, иногда их бывает больше в 2—4 раза, чем самок, причем самцы появляются на нерестилищах ранее самок. К «пику» нереста соотношение полов на нерестилищах выравнивается (1 : 1), и во второй половине нерестового периода самки на 20—45% преобладают над самцами. Пребывание производителей (особенно самок) на нерестилищах также кратковременно. Если в разгар нереста улов на одну сеть длиной 50 м может достигать нескольких десятков и даже сотен экземпляров пеляди за сутки, то к концу его вылов на единицу усилия (сетесутки) снижается до 2—5 рыб, потому что отнерестовавшие особи уходят с нерестилищ и рассредоточиваются по всему озеру, не образуя значительных скоплений.

В условиях контролируемого нереста в садках установлено, что пелядь старшего возраста нерестует позднее при более низкой температуре воды. Подобная же зависимость созревания равновозрастных производителей пеляди была отмечена при их выдерживании в проточных бассейнах Кучакской рыбоводной базы в 1973—1980 гг. и в 1975 г. на оз. Фролово Тюменской области.

Во всех перечисленных случаях анализировались потомки озерной ендырской пеляди. Такой же режим отмечается при наблюдениях за динамикой естественного нереста как в озерах ареала (Ендырь, Пякуто), так и в водоемах вселения (Северо-Запад, Урал, юг Западной Сибири, Киргизия, Забайкалье). Следовательно, начало нереста пеляди в водоемах связано с охлаждением воды до определенных температур: 2,7—0,3°.

Нерестовые косяки речной пеляди, поднимающиеся в Верхнюю Обь и Северную Сосьву, довольно многочисленны [Гаврилова, Еньшина, 1973; Крохалевский, 1978; Павлов, 1978]. В других реках ареала они весьма малы [Бурмакин, 1953]. Для речной пеляди наблюдатели отмечают начало нереста при охлаждении осенью воды ниже 5°, а «пик» его приходится на период с температурами 1° и ниже [Бурмакин, 1953; Мо-

скаленко, 1958, 1971; Венглинский, 1963, 1977, 1981; Мухачев, Кубышкин, 1975; Крохалевский, 1978; Богданов, 1983]. А. Г. Скрябин [1979] информирует о нересте в ноябре акклиматизированной пеляди в Братском водохранилище при таких же температурах.

Многократные наблюдения нерестового поведения пеляди в верховьях р. Северная Сосьва и других водоемах [Мухачев, Кубышкин, 1975; Богданов, 1983] позволили уточнить температурный диапазон в период нереста и развития отложенной на нерестилищах икры: в 10—15-сантиметровом слое воды над песчаным и галечно-каменистым субстратом, куда отложена икра, температура обычно составляет 0,2—0,8°. Содержание кислорода на нерестилищах находится в пределах 4—10 мг/л.

Таким образом, биологические параметры речной и озерной пеляди различаются по срокам нереста и общей его продолжительности: речная нерестует в октябре перед ледоставом, сроки нереста составляют 18—30 сут, а озерная — в ноябре—декабре, иногда по январь включительно, когда толщина льда достигает 0,4—0,6 м, ее период икрометания более продолжительный и составляет 45—80 сут. Отдельные популяции озерной пеляди в Якутии приступают к нересту в сентябре [Бурмакин, 1953; Венглинский, 1963, 1977] при температуре воды 5—9°. В это время содержание кислорода в воде колеблется в пределах 4—13 мг/л.

На рыбоводных заводах практикой установлено, что наименьший отход икры сиговых рыб в инкубационных аппаратах Вейса бывает при температуре воды 0,2—0,8° и при содержании кислорода 9—12 мг/л.

Влияние минерализации воды на икру

В начальный период 1960-х годов при проведении работ с пелядью на Южном Урале, в Западной Сибири и Северном Казахстане возникли трудности с получением качественной икры и личинок от местных маточных стад. Икра пеляди, полученная от самок из водоемов с минерализованной водой, давала при инкубации большой отход (70—80%) либо полностью погибала даже при инкубации в воде с заведомо благоприятных источников (Аракульский сиговый завод, использующий гидрокарбонатную воду с суммой ионов менее 0,3 г/л).

Исследованиями было установлено, что среди всей икры в процессе ее искусственного осеменения есть совершенно ненабухшие и неразвивающиеся (10—22%) и набухшие, но неоплодотворенные (30—33%) икринки [Галактионова, 1972]. Те и другие икринки длительное время сохраняют прозрачность, но спустя 25—30 сут после осеменения, приобретая белый цвет, погибают.

Для выяснения причин низкого качества икры пеляди при ее сборе от производителей, выросших в водоемах с повышенной и высокой минерализацией воды, были проведены специальные опыты с икрой и личинками [Галактионова, 1972, 1975, 1979]. На основе опытов с икрой установлено, что независимо от условий среды созревания самок пеляди прочность их яйцевых оболочек всегда меняется с изменением значений минерализации и *pH*. Сравнение этих данных с приведенными в работе

Таблица 34. Прочность яйцевых оболочек икры пеляди из озер Аракуль и Дуванкуль при оплодотворении и инкубации в разной воде

Источник воды для инкубации	Минерализация воды по сумме основных ионов, мг/л	pH	Прочность (по способности выдерживать нагрузку), г			Размер перивителлинового пространства (разница диаметров набухших икринок и желтка)			
			оз. Аракуль		оз. Дуванкуль	оз. Аракуль		оз. Дуванкуль	
			1971 г.	1972 г.	1972 г.	мм	%	мм	%
Оз. Аракуль	196,1	7,40	2562	1140	4440	0,334	16,2	0,380	20,0
Оз. Большие Касли	191,3	7,70	2650	1800	3555	0,341	16,1	0,375	19,1
Оз. Карагуз	1149,8	8,39	56,8	270	4120	0,345	16,5	0,345	18,0
Оз. Калды	856,8	8,85	150,0	890	397	0,424	20,0	0,38	19,4
Оз. Куми	643,3	8,19	2838,0	1250	3705	0,406	19,3	0,375	18,9
Харьковский пруд	924,0	8,19	—	—	2189	—	—	0,355	18,5
Оз. Дуванкуль	5154,0	8,85	—	500	270	0,59	25,8	0,275	14,5
Оз. Чебаккуль	6356,0	8,85	18,6	48	31	—	—	0,305	15,5
Снеговая	73,3	6,50	—	2050	—	—	—	—	—
Дистиллят	0,5	5,60	1700	1000	761	0,407	19,0	0,56	26,8

А. И. Зотина [1961] данными по другим видам рыб обнаруживает наибольшее сходство пеляди с литофилами сиговыми и лососевыми, размножающимися в сходных условиях.

Наибольшей прочностью отмечаются яйцевые оболочки пеляди в воде с низкой и средней минерализацией и слабокислой или нейтральной водой. С увеличением минерализации и *pH* воды прочность оболочек икры пеляди резко снижается, в то же время икра производителей из водоема со средней минерализацией (оз. Аракуль) более чувствительна к воздействию повышенной минерализации, нежели икра производителей из высокоминерализованного водоема (оз. Дуванкуль) (табл. 34).

Основным отрицательным фактором при этом является *pH* воды, что подтверждается результатами эксперимента с изменением величин *pH* воды озер Аракуль (средняя минерализация) и Чебаккуль (высокая минерализация). В зависимости от величин *pH* как в средне-, так и в высокоминерализованной воде наибольшая прочность оболочек отмечалась в кислой и слабокислой воде, наименьшая — в слабо- и сильнощелочной воде.

Минимальные прочности (2,3—6,5 г) отмечались при *pH* воды, равной 8,8. Вариации в различии нагрузок, которые способны выдерживать икра разных самок при одинаковых условиях, по-видимому, являются отражением индивидуальных морфофизиологических качеств икринок, в том числе различий в зрелости (табл. 33). Очень низкую прочность имели икринки дуванкульской пеляди в воде, взятой из местного колодца, хотя при тех же или даже больших значениях минерализации и pH воды в других водоемах их прочность была очень высокой. Икринки, не набухающие в кислой среде или в воде с повышенной и высокой минерализацией, имели очень низкую прочность оболочек.

Наиболее благоприятный интервал pH воды для активации и набухания, а также для обеспечения наибольшей прочности оболочек икры пеляди находится в пределах 6,6—6,9. При этих значениях активируется и набухает около 100% икринок, прочность их оболочек максимальная, развитие синхронное, темп развития умеренный и количество аномальных эмбрионов минимальное. Отметим, что на естественных нерестилищах пеляди водородный показатель воды во время нереста характеризуется величинами 6,0—6,6, т. е. инкубация в природе проходит в слабокислой среде [Афанасьева, Савостьянова, 1960; Кугаевская, 1971; Никонов, 1963; Померанцев, 1941].

Наблюдения за нерестом пеляди в оз. Дуванкуль и анализ производителей из прудов и водоемов с повышенной минерализацией и щелочной pH воды показали факты резорбции икры. Новые данные также подтверждают, что основной причиной «плохого» качества половых продуктов нерестующей пеляди, как и других сиговых рыб, в рыбоводных хозяйствах Зауралья, юга Западной Сибири и Северного Казахстана является высокоминерализованная вода. Причем наиболее угнетающими оказываются воды, в которых ионы магния преобладают над ионами кальция. Вселение личинок пеляди в озера с такой водой приводит к высокой смертности.

Глава 6

Развитие икры и личинок пеляди

В данной главе основное внимание будет уделено новым данным по строению икринок пеляди, ранним эмбриональным стадиям развития. По остальным уже опубликованным в литературе данным будет дан лишь краткий обзор с указанием основных литературных источников. Отметим, что по строению яйцеклеток сиговые рыбы резко отличаются от лососевых и корюшковых рыб [Иванков, Сергиенко, 1984]. Более подробно эти вопросы рассматриваются в книге В. Н. Иванкова [1987].

Пигментация икры

Проблема пигментации икры рыб уже многие годы привлекает внимание ихтиологов. Это обусловлено прежде всего наличием прямой зависимости между содержанием пигментов в икре и качеством половых продуктов, а также между интенсивностью окраски икры и выживаемостью рыб в процессе эмбрионально-личиночного развития [Соин, 1968; Лебедева, 1971, 1974; Яржомбек, 1970; Галактионова, 1983; и др.].

Основу пигментации икры большинства видов рыб составляют каротиноидные пигменты, качественный и количественный состав которых установлен для некоторых видов. Высказан ряд мнений по поводу возможных функций пигментов этой группы [Соин, 1968; Яржомбек, 1970; Лебедева, 1971, 1974; Микулин, Соин, 1975; Микулин, 1981; и др.]. В икре рыб отмечены также пигменты не каротиноидной природы [Микулин, 1981].

Отличительной особенностью икры сиговых рыб является наличие в ней, кроме каротиноидных пигментов, гемопротеида *B*-типа (цитохрома О) [Черняев и др., 1987]. Наиболее интенсивно пигментированы жировые капли желтка. Плазменная часть икры и собственно желток окрашены слабее. Разнообразие в цветности икры, полученной от разных самок пеляди, обусловлено различиями в интенсивности пигментации жировых капель желтка.

Спектрофотометрически (in vivo) выявлено наличие максимумов, характерных для каротиноидов (462 и 496 нм) и гемопротеида (428, 530 и 560 нм) (рис. 57, *а*). В процессе развития сиговых рыб (инкубация в аппаратах Вейса при 3°) гемопротеид находится в основном в окисленном состоянии (максимум поглощения 419 нм) (рис. 57, *в*). Лишь на этапе гаструляции гемопротеид частично восстанавливается. В зависимости от степени окисленности (восстановленности) γ-максимум находится в интервале от 419 до 428 нм, а α- и β-максимумы изменяют свою величину. При развитии икры в воде, лишенной кислорода, гемопротеид полностью восстанавливается (рис. 57, *б*).

Спектрофотометрическое изучение пигментации отдельных фракций икры пеляди, полученных методом центрифугирования гомогената икры, показало, что плазменная часть и жировые капли желтка содержат каротиноидные пигменты (рис. 57, *г*), а собственно желток окрашен гемопротеидом (рис. 57, *б*, *в*). Спектры жировых капель желтка (рис. 57, *г*) и суммарных вытяжек каротиноидов из икры пеляди в серном эфире (рис. 57, *д*) имеют три неярко выраженных максимума поглощения, что указывает на преобладание в икре гидроксикаротиноидов и незначительное содержание кетокаротиноидов, имеющих один широкий максимум поглощения. Кроме каротиноидов, жировые капли желтка содержат пигменты невыясненной природы с максимумами поглощения в ультрафиолетовой области (рис. 57, *е*).

Разделение каротиноидов на пластинках Silufol R (ЧССР) в системе бензол-хлороформ-изопропанол (9 : 7 : 2) показало, что основу каротиноидной пигментации икры пеляди составляет гидроксикаротиноид, идентифицированный как лютеин (табл. 35). Кроме лютеина, икра пеляди содержит в следовых количествах два неидентифицированных каротиноидных пигмента розового и оранжевого цветов с Rf 0,56 и 0,60 соответственно. Концентрация каротиноидов в икре пеляди составила 0,48—0,52 мг%, концентрация гемопротеида — 1,73—1,78 нмоль/г.

Цветность икры пеляди на 96,5% определяют каротиноидные пигменты жировых капель желтка и плазменной части и на 3,5% — гемопротеид собственно желтка.

Биохимический анализ икры пеляди показал, что этому виду присущи особенности пигментации икры, свойственные всем представителям семейства Coregonidae.

1. Водорастворимая часть желтка окрашена гемопротеидом *В*-типа и не содержит белково-каротиноидных комплексов, описанных для икры ряда видов рыб.

2. Каротиноидная пигментация икры характеризуется преобладанием гид-

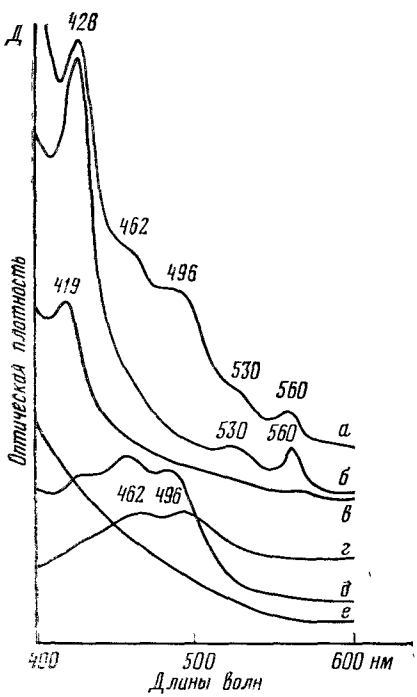


Рис. 57. Спектры пигментов из икры пеляди

а — ооциты пеляди (in vivo);
б — водорастворимая часть желтка, гемопротеид восстановлен;
в — то же, гемопротеид окислен;
г — жировые капли желтка;
д — каротиноиды в серном эфире;
е — пигменты жировых капель желтка невыясненной природы

Таблица 35. Максимумы поглощения лютеина (Rf —0,51) из икры пеляди в различных растворителях

Растворитель	Ацетон	Петролейный эфир	Серный эфир	Этанол	Бензол	Хлороформ
Максимумы поглощения	422 450—451 477—478	428 445 472—473	? 447 473	? 447—448 474—475	428 457—458 477	428 458 486—487

роксикаротиноидов и незначительным содержанием кетокаротиноидов.

3. Концентрации каротиноидов и гемопротеида близки к средним значениям для рыб этого семейства.

4. Окраску икры в целом определяют каротиноидные пигменты.

Строение оболочек икры

Интерес к пеляди как к объекту искусственного разведения и выращивания в настоящее время очень велик. Такое повышенное внимание объясняется тем, что пелядь по ряду своих показателей является удобным объектом для рыбоводных работ. К таким показателям относятся скороспелость, достаточная простота биотехники сбора, перевозки и инкубации икры, относительно высокая выживаемость личинок и широкий спектр питания в различных водоемах вселения, значительно расширивших естественный ареал этого вида.

Имеется немного работ, посвященных строению оболочек икры пеляди [Чинарева, 1973, 1974, 1974а; Hosaja, Luczynski, 1983]. Детальное изучение и описание строения оболочек ряда сиговых рыб, и в частности байкальского омуля, проведенное ранее [Рубцов, Черняев, 1979], показало, что по своему строению они резко различаются в зависимости от условий размножения. Так, строение поверхности оболочки икры ледовитоморского сига имеет сложную микроструктуру [Воробьева и др., 1986]. Она вся покрыта многочисленными выростами, с помощью которых происходит прикрепление икринки к субстрату. Выросты разнообразны по величине и форме: в виде уплощенных, конусообразных выпуклостей, бляшек, ворсинок и мелких округлых телец. Высота наиболее крупных выростов достигает 5—6 мкм, примерно такой же бывает и ширина их оснований. Размеры же ворсинок байкальского омуля по высоте равняются 1,5—4,0 мкм и диаметром в основании 2,0—5,0 мкм, т. е. по сравнению с сиговыми более уплощенные и закругленные [Рубцов, Черняев, 1979].

Диаметр зрелых икринок пеляди до набухания в зависимости от размера и возраста самки и места обитания колеблется в пределах 1,2—1,5 мм. Икра пеляди по своим размерам занимает промежуточное положение среди других видов семейства сиговых рыб. Так, у омулей, сигов,

вальков и нельмы диаметр икры колеблется от 2,7 до 4,5 мм, у ряпушек, рипуса, тугуна — в пределах 1,0—1,5 мм [Лебедева, 1974, 1976, 1985].

Размножение пеляди и развитие икры характеризуются поздним осенним нерестом при температуре 1,5—3,0°, часто при шугоходе в реке. Нерест происходит на песчаных или илисто-песчаных участках с редкой растительностью на глубинах 0,5—4 м [Дрягин, 1949]. Как показали исследования размножения сиговых рыб в р. Манье [Богданов, 1983; Богданов и др., 1984], икра пеляди осенью во время нереста может вмерзать в лед и весь период развития проходит в состоянии «пагона», т. е. икра оказывается инкапсулированной в лед. Выживаемость икры чира во льду была порядка 80—90% [Богданов и др., 1984].

Клейкость оболочек икры пеляди при набухании высокая и сохраняется до 10 ч. Прочность яйцевых оболочек на раздавливание достигает 1 кг. При исходном диаметре зрелого ненабухшего яйца 1,5 мм за 40 ч набухания и отвердевания оболочки диаметр его увеличивается до 2,25 мм. Таким образом, площадь икринки увеличивается с 7,07 до 15,90 мм^2, а объем — с 1,77 до 5,96 мм^3, растягивая поверхность оболочки более чем в три раза [Лебедева, 1985]. Поэтому в этом плане представляло несомненный интерес детальное исследование оболочек икры пеляди с техникой электронной микроскопии.

Материалом для настоящей работы служила икра пеляди, акклиматизированной в оз. Сон-Куль в Киргизии. Для исследований была использована как ненабухшая, так и набухшая, оплодотворенная икра, фиксированная 10%-ным нейтральным формалином. При подготовке к исследованию под электронным сканирующим микроскопом икринки отмывались от формалина и высушивались лиофильной сушкой, после чего приклеивались на столик электронного микроскопа и в вакууме напылялись золотом. Приготовленные таким образом препараты изучались при увеличениях от 20 до 11 000 крат. Исследования проводились в Лаборатории электронной микроскопии ИЭМЭЖ АН СССР.

Строение наружной оболочки

При увеличении в 3000 раз в электронном сканирующем микроскопе наружная поверхность имеет хорошо выраженную четкую микроструктуру, невидимую при исследовании оболочки в световом микроскопе (рис. 58). У неоплодотворенной и ненабухшей икры пеляди при увеличении в 3000 раз на внешней поверхности наблюдается сотообразная структура, имеющая вид углублений диаметром 1,5×2 мкм. Расположение таких образований по поверхности оболочки и создает сотообразную структуру. В центре каждого углубления находится небольшой бугорочек. Кроме сотообразной структуры на поверхности оболочек пеляди выделяются звездообразные образования, сформированные за счет увеличения высоты перегородок и примыкающие к одному структурному образованию в виде небольшого шара (диаметром 1—2 мкм). Высота перегородок в этих структурах колеблется от 0,7 мкм на периферии до 1,5 мкм в центре (рис 58, *а*).

После набухания и затвердевания оболочек икры следующая проба была взята на 30-е сут развития (на этапе органогенеза). Наружная поверхность претерпевает некоторые изменения (рис. 58, *б*): сотообразная структура на внешней оболочке поверхности сохраняется, однако она становится менее рельефной, так как высота перегородок уменьшается до 0,4—0,8 мкм, а их ширина увеличивается. В это время происходит их растяжение за счет набухания непосредственно оболочки икры. Звездообразные структуры сохраняются, их количество на единицу поверхности становится несколько больше: если на рис. 58, *а* их было пять в поле зрения, то при том же увеличении на рис. 58, *б* количество шарообразных образований, завершающих звездообразные структуры, уже видно порядка десяти.

Еще в начале 40-х годов нашего столетия ихтиолог биологического факультета МГУ И. С. Лагойко [по: Б. И. Черфас, 1956] обратил внимание на то, что поверхность икринок рыб разных экологических групп в неодинаковой степени покрыта ворсинками — выростами вторичной оболочки. И. С. Лагойко выдвинул предположение о существовании прямой зависимости между степенью клейкости икры и числом и размерами ворсинок.

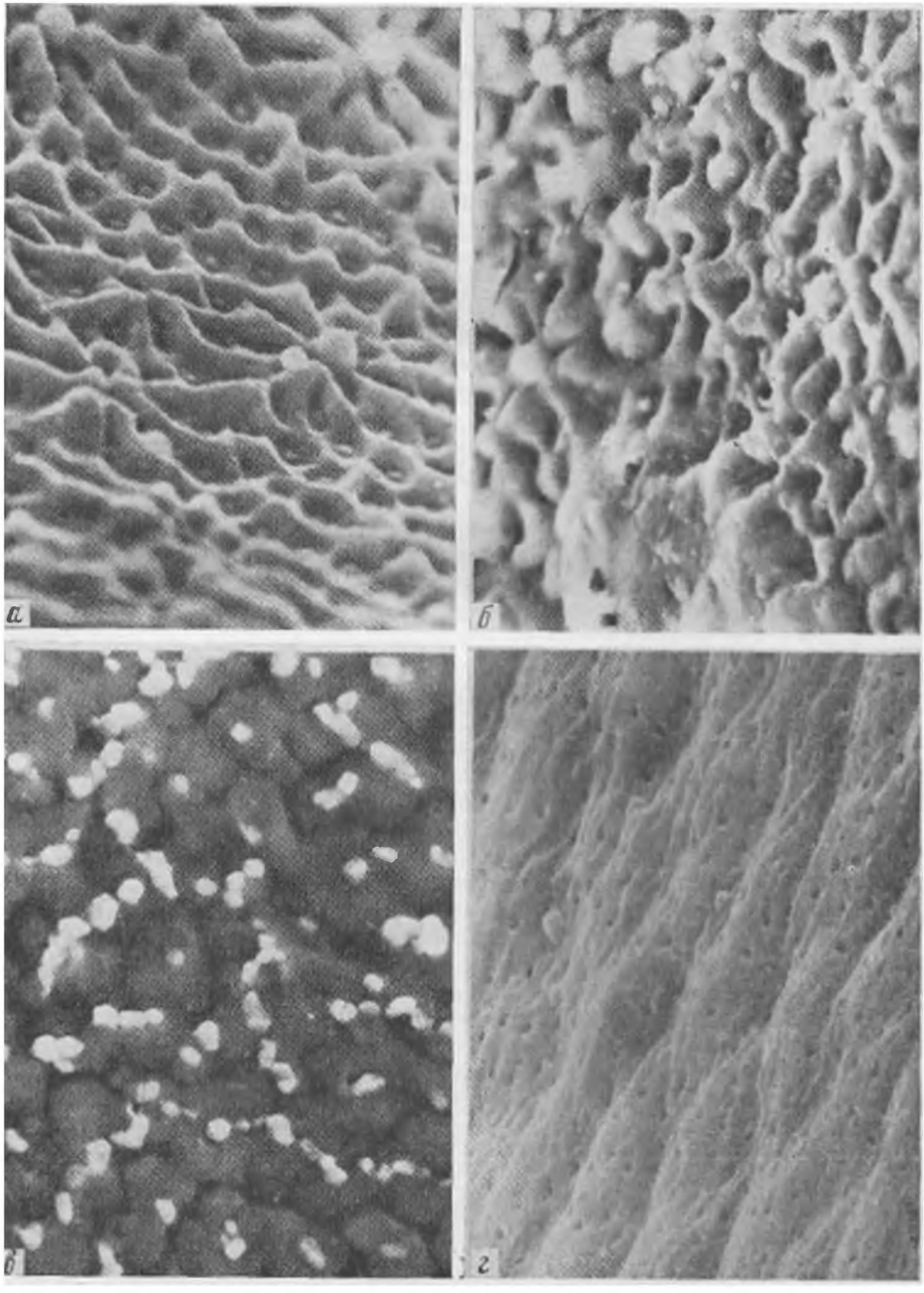
Перед выклевом эмбрионов из оболочки толщина наружного слоя уменьшается до 0,1—0,2 мкм, звездообразные образования на поверхности оболочек исчезают. В некоторых частях икринки внешняя оболочка становится настолько тонкой, что сквозь нее отчетливо видны входные отверстия канальцев внутренней оболочки (рис. 58, *в*).

Строение внутренней оболочки (зона радиата)

Изучение строения внутренней ненабухшей оболочки икринки показало, что она состоит из 5—6 слоев (рис. 58, *в*). Два-три тонких слоя толщиной 0,5—0,7 мкм располагаются у внешней поверхности икринки и сообщаются с наружной поверхностью канальцами. С внутренней поверхности оболочки располагаются три широких слоя размером 1,6—2 мкм (рис. 58, *г*). Между собой эти слои соединены волокнистыми тяжами. У неоплодотворенной икры толщина этой оболочки колеблется в пределах 7—8 мкм. Внутренняя поверхность этой оболочки слабоволнистая и пронизана многочисленными канальцами диаметром 0,10—0,17 мкм (рис. 58, *д*).

Через 30 сут после начала развития зародыша в строении внутренней оболочки происходят следующие изменения: оболочка уплотняется, слои становятся более плотными и тонкими. Диаметр канальцев оболочки несколько увеличивается (до 1,5—2,1 мкм), внутри канальцев образуются перегородки (рис. 58, *е*). Форма канальца в большинстве случаев круглая, но встречается и овальная, с неправильными краями (рис. 58, *ж*).

Сравнение полученных результатов с данными по оболочкам икры байкальского омуля [Рубцов, Черняев, 1979] и других сиговых рыб [Воробьева и др., 1986] показало, что в отличие от омуля и сига, на поверх-


а
б
в
г

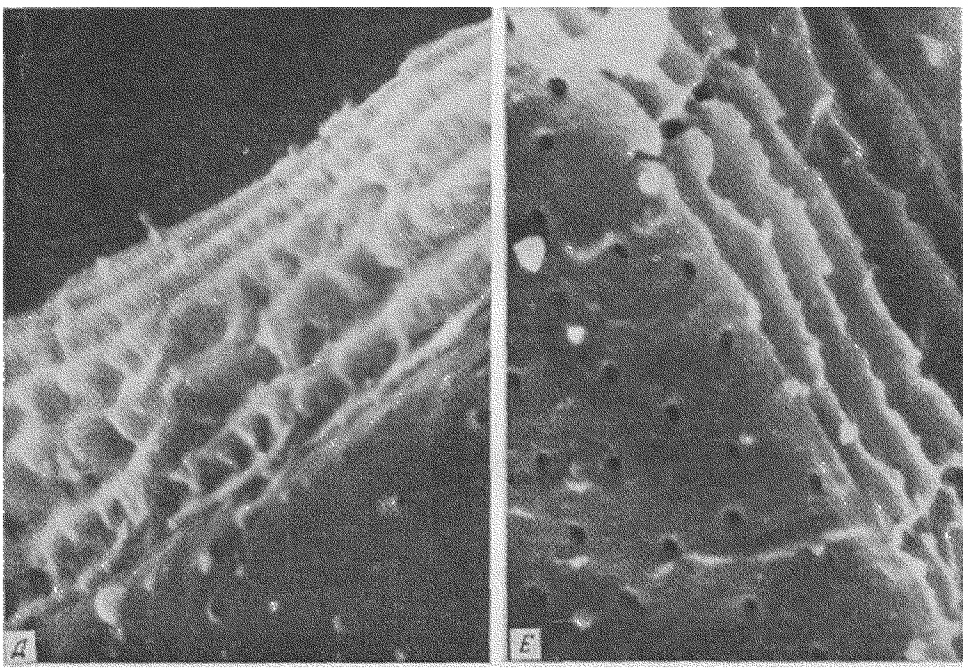


Рис 58 Внешняя и внутренняя поверхности оболочки икры пеляди под электронным микроскопом

а — внешняя поверхность оболочки икры пеляди неоплодотворенная, ×3000

б — то же самое спустя 4 сут после оплодотворения, ×3000

в — то же перед выклевом ×5000,

г — внутренняя поверхность оболочки икры пеляди неоплодотворенная, ×400

д — то же при разломе неоплодотворенная икра ×5000

е — оплодотворенная икра пеляди при разломе оболочки, ×6000

ж — внутренняя поверхность оболочки икры пеляди, набухшая икринка, ×10000

Таблица 36. Особенности микростроения оболочек икринок у некоторых представителей костистых рыб

Вид	Стадия развитя икры	Диаметр икры, мм	Площадь поверхности, мм²	Толщина оболочки, мкм		Строение внутренней оболочки			
				наружной	внутренней	Диаметр канальцев, мкм	Общая площадь канальцев, мкм	Расстояние между кальцами, мкм	Площадь отверстий канальцев в % от площади икры
Пелядь Coregonus peled	Неопл.	1,2—1,5	8,04	0,3—0,4	7—8	0,1—0,2	0,03	3—4	0,9
	4 сут	2,1—2,4	15,90	0,2—0,3	5—6	0,3—0,4	0,34	4—6	3,2
Омуль C. autumnalis migratorius	Неопл.	2,2	15,2	0,6—0,7	14—16	0,2—0,3	0,063	1—5	0,4
	Оплод.	3,0	28,3	0,5—0,6	12—15	0,3—0,5	0,25	2—6	0,9
Хариус Thymallus thymallus	Неопл.	2,4—2,6	78,5	0,8—1,1	12—14	0,1—0,3	—	2—4	0,5
	10 сут	2,6—2,7	88,2	0,5—0,9	10—11	0,2—0,4	—	2—6	0,8
Форель Salmo trutta	Неопл.	4,8—5,6	84,9	0,1—0,2	24—30	0,08—0,12	—	2—6	—
	10 сут	5,0—6,0	94,9	0,08—0,1	21—26	0,1—0,14	—	3—7	—
Щука Esox lucius	Неопл.	1,6—1,9	10,05	0,6—0,9	7—9	0,15—0,35	0,02	1—5	0,4
	24 ч	1,9—2,2	13,1	0,4—0,8	6—8	0,15—0,35	0,04	1,6—6,5	0,6
Карп Cyprinus carpio	Неопл.	0,8—1,1	3,14	1,5—2,0	4—6	0,3—0,5	0,18	0,5—2,4	5,7
	6 ч	1,1—1,6	6,05	0,5—1,0	3—4	0,5—0,8	0,57	1,2—2,8	9,3

ности икринок которых после набухания появляются конусообразные выросты, поверхность оболочки икры пеляди после набухания не образует столь ярко выраженных выростов, но сохраняет как и до набухания звездообразные образования с небольшим шарообразным выростом посередине.

Некоторые особенности микроструктуры оболочек икринок пеляди по сравнению с другими представителями пресноводных рыб приведены в табл. 36. Как видно, микроструктура оболочки икры пеляди отличается не только от оболочек икры представителей других семейств рыб (карповых, щуковых, лососевых), но и от близкородственных видов, относящихся к семейству сиговых. Эти очевидные различия в структуре оболочек икры у омуля и сига, по-видимому, связаны со спецификой условий размножения и развития этих видов.

Развитие икры и личинок

Литературные данные об особенностях развития пеляди немногочисленны [Кузьмин, 1963; Волкова, 1965; Лебедева, 1971, 1974, 1976, 1985; Богданов, 1983; Prokeš, 1975; Peñaz, 1981; Luczynski, Hosaja, 1983; Zilukas et al., 1983].

Настоящая работа имеет своей целью показать особенности эмбрионального и личиночного развития пеляди. В своих исследованиях мы стремились вскрыть зависимость развития от структурных особенностей икры и температурного фактора, установить изменчивость пеляди в раннем онтогенезе.

Изучение особенностей морфогенеза пеляди проводилось в течение 1965—1980 гг и складывалось из постановки эксперимента, наблюдений в природе и на рыбоводных заводах.

Объектами исследования служили икра и личинки пеляди Икру и сперму собирали в период массового нереста на Алольских озерах, а также получали с Волховского рыбоводного завода Ленинградской области и Шипулинского рыбоводного завода Псковской области.

Для изучения развития сиговых было произведено искусственное оплодотворение икры как «сухим» способом по методу В. П Врасского, так и «мокрым» способом. Более подробно методика оплодотворения икры изложена в специальной работе Здесь остановимся на некоторых методических приемах. После оплодотворения икра доставлялась в лабораторию, распределялась в чашки Петри и емкости по 50—100—200 шт. и инкубировалась в холодильнике, где поддерживались температуры устойчивых градиентов с интервалом в 1° в диапазоне от +0,2° до +14°, а также при 16, 18 и 20°. Многие из этих температур находятся за пределами зоны температурных адаптаций эмбрионов пеляди. Проводилась серия исследований и с повышением и понижением температуры инкубации.

Сравнение продолжительности отдельных этапов развития проводили по времени наступления сходных морфофизиологических изменений у эмбрионов и личинок, достигших первыми нового этапа развития.

При проведении наблюдений обращали внимание на такие признаки икринок, как окраска, клейкость оболочки и ее упругость, делали ряд промеров. Объем яйца определяли по формуле объема шара, объем желтка и бластодиска — по формуле объема сегмента шара, вычисление скорости эпиболии произведено по формуле

$V = S/t$ мк/ч,

где $S = (2\pi r \operatorname{Sin} \alpha)/360° = (\pi r \operatorname{Sin} \alpha)/180°$. Велись подробные наблюдения и описания эколого-морфологических особенностей зародышевых стадий от начала оплодотворения до выхода эмбриона из яйца.

В Псковской области работы по акклиматизации пеляди начаты с 1954 г. сначала на Алольской экспериментально-производственной базе ГосНИОРХ, а позднее в других районах области.

По наблюдениям за 15 лет нерест пеляди начинается 30 ноября, его продолжительность 30 дней, разгар нереста падает на 12 декабря, окончание — на 29 декабря. Пелядь откладывает икру при температуре воды 0,3—1,5° на песчаных местах с очень редкой подводной растительностью на глубинах 0,5—4,0 м. По данным В. П. Абросова [1967], в Псковской области пелядь нерестует на втором-третьем году жизни, в местах концентрации текучих особей температура воды обычно равна 0,4—2,0°, *pH* равна 8,0 и содержание кислорода в воде колеблется от 13,3 до 13,7 мг/л, содержание углекислоты — 2,0—2,5 мг/л. Сроки, продолжительность и места нереста в значительной степени определяются гидрометеорологическими условиями до ледостава. Более подробные сведения о сроках нереста пеляди приводятся в предыдущей главе. Икра на нерестилищах пеляди размещается очень неравномерно: от 1 до 200 икринок на 1 м^2 площади дна [Никонов, 1963].

Эмбриональный период

В эмбриональном развитии пеляди от оплодотворения до вылупления мы различаем семь этапов с учетом периодизации развития по В. В. Васнецову [1953] и С. Г. Крыжановскому [1956]. Время наступления развития при различных температурах и основные параметры раннего онтогенеза сведены в табл. 37, отдельные методические особенности изложены в специальной работе [Лебедева, 1980].

Первый этап — образование перивителлинового пространства и зародышевого диска — длится 40 ч (рис. 59, *а*, *б*).

Зрелая ненабухшая икра пеляди (средний диаметр 1,6 мм) округлой, реже овальной формы, слабо прозрачна, небольших размеров, относится к олигоплазматическому типу. Попав в воду, икринка набухает и увеличивается в размере, причем значительно быстрее набухают оплодотворенные икринки, у которых через 6—8 мин оболочка икры начинает отставать от желтка и возникает маленькое околожелточное пространство, образование которого заканчивается через 2,5—3 ч.

Набухшая, оплодотворенная икринка (средний диаметр 2,25 мм) прозрачна, от светло-желтого до ярко-оранжевого цвета, содержит много

Таблица 37. Основные параметры раннего онтогенеза пеляди

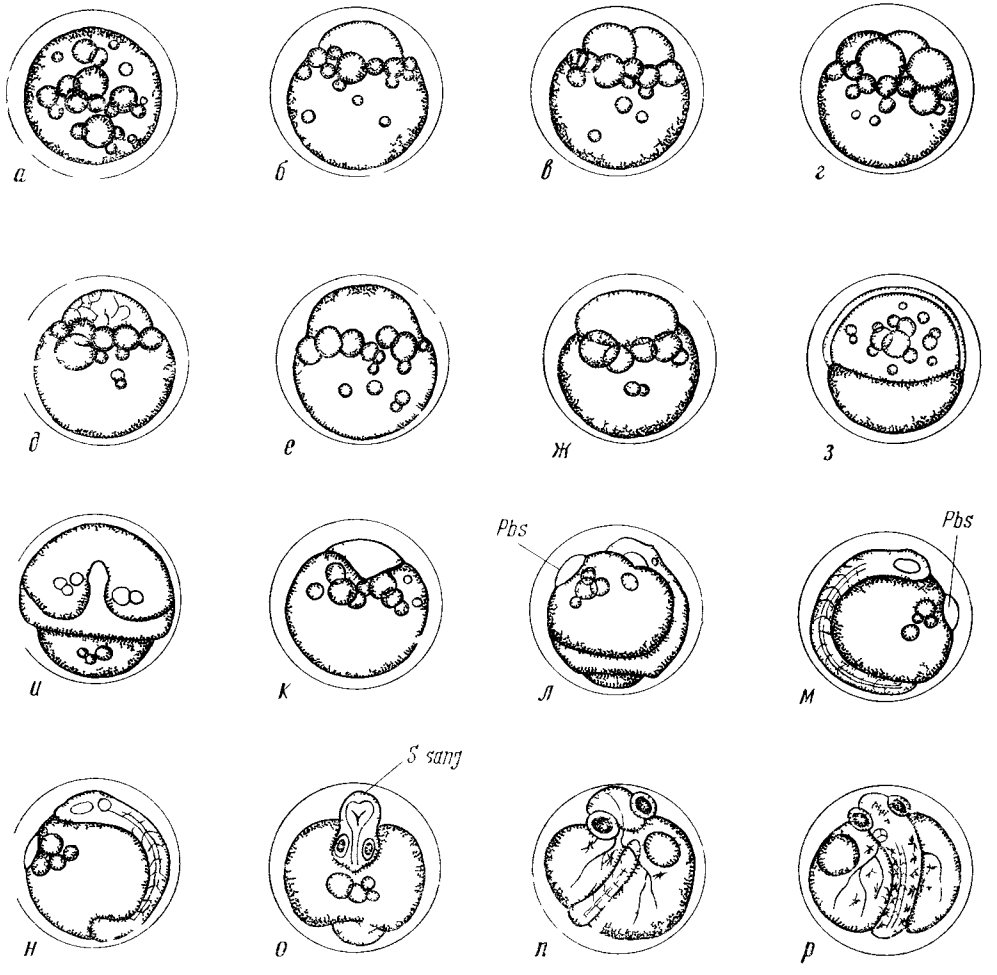
Показатель	
Яйцеклетка	
Диаметр яйца, мм ($d_Я$):	
колебания	1,88—2,50
$M \pm m$	2,25±0,048
cv	9,09
Диаметр желтка, мм ($d_ж$):	
колебания	1,60—2,40
$M \pm m$	1,95±0,07
cv	15,3
Относительная величина перивителлинового пространства ($d_Я/d_ж$)	1,16
Диаметр бластодиска перед дроблением, мм	1,3
Абсолютные объемы, мм³:	
яйца ($V_Я$)	5,69
желтка ($V_ж$)	3,13
бластодиска ($V_о$)	0,62
перивителлинового пространства ($V_п$)	1,95
Относительные объемы:	
$V_п/V_Я$	0,34
$V_о/V_Я$	0,11
$V_ж/V_Я$	0,55
$V_о/V_ж$	0,20
Масса яйца, мг:	
колебания	3,5—5,0
$M \pm m$	4,5±0,18
cv	12,8
Степень клейкости оболочки	Очень клейкая
Кароиноидная окраска	От лимонной до ярко-оранжевой
Количество жировых капель	
Толщина оболочки, мм:	30—60
перед дроблением	0,07
перед вылуплением	0,04
Эмбриогенез	
Скорость обрастания желтка бластодермой, мк/ч	4,25
Появление краевого узелка к моменту обрастания желтка	~1/3
Появление тела зародыша к моменту обрастания желтка	До полного обрастания ЖМ бластодермой
Число пар сомитов к моменту закрытия бластопора	4
Длина зародыша к моменту образования хвостовой почки:	
абсолютная, мм	3,60
относительно окружности желтка	3/5

Таблица 37. (окончание)

Показатель	
Эмбриогенез	
Начало эмбриональной моторики	С момента образования хвостовой почки
Начало пульсации сердца, сокращения в мин	2,0
Сосудистая система желточного мешка	Прикрывает 2/3 поверхности желтка
Продолжительность эмбриогенеза сут	
в опыте (2°)	98—146
в условиях производства	159—170
в природных условиях	150—170
Выживаемость, %	
в опыте (2°)	76
в условиях производства	77,8
Диапазон оптимальных температур эмбриогенеза	1,5—5,0
Личинки	
Длина тела вылупившихся личинок, мм	
колебания	8,6—10,5
$M \pm m$	9,028—0,02
cv	2,034
Количество сегментов в теле	
колебания	57—61
среднее	58—60
Вес личинки в момент вылупления, мг	
колебания	2,0—2,5
$M \pm m$	2,15±0,11
cv	15,70
Вес желтка личинки в момент вылупления, мг	
колебания	0,70—0,90
$M \pm m$	0,79±0,03
cv	10,05
Диаметр желтка, мм (3°)	
в момент вылупления	
горизонтальный	1,32
вертикальный	0,8
к началу кормления	
горизонтальный	0 55
вертикальный	0,5
Диаметр жировой капли, мм	0 6
Степень сформированности личинок в момент вылупления	Высокая
Сроки перехода к экзогенному питанию, сут (3°)	
смешанное питание	11
полное экзогенное питание	27

Рис 59 Стадии эмбрионального развития пеляди при оптимальных условиях инкубации при температуре 3°, ×10

а — оплодотворенная набухшая икринка
б — образование бластодиска, возраст 20 ч
в — две бластомеры 24 ч
г — четыре бластомеры, 28 ч,
д — морула крупных клеток, 5 сут,
е — морула мелких клеток, 6 сут,
ж — бластула 9 сут
з — начало обрастания желтка, 11 сут
и — образование головного конца тела зародыша 13 сут
к — образование зародышевого валика 15 сут
л — замыкание желточной пробки, 21 сут,
м н — начало роста хвоста, 26 сут
о — начало пульсации сердца, 33 сут
п — пигментация глаз, 45 уст
р — пигментация тела, 67 сут,
pbs — перибластический синус,
s sang — кроветворный мешочек



жировых капель разной величины, оболочка икры имеет значительную клейкость, исчезающую лишь после 10-часовой промывки, в то время как в материнских водоемах икра не обладает высокой клейкостью.

Изучение строения оболочки икры пеляди, акклиматизированной в Псковской области, выполнено на электронном сканирующем микроскопе в лаборатории ИЭМЭЖ им. А. Н. Северцова Исследования показали большую сложность ультраструктурной организации оболочки икры [Воробьева и др., 1984].

Образование перивителлинового пространства сопровождается движением цитоплазмы и жировых капель в сторону анимального полюса, где идет формирование зародышевого диска и концентрация под ним жировых капель. Все икринки обращены зародышевым диском кверху. Соотношение объема зародышевого диска и объема желтка составляет 1 : 5. У икринок со светло-желтой окраской перивителлиновое пространство больше и бластодиск формируется на 2—3 ч быстрее, чем у икры, имеющей яркую окраску. Структурные особенности икры рыб, возникшие в процессе эволюции, накладывают отпечаток на весь ход эмбрионального и личиночного развития [Лебедева, 1976].

В дальнейшем описание эмбриогенеза мы приводим на примере развития интенсивно окрашенной икры.

Второй этап — дробление зародышевого диска — наступает на вторые сутки развития и продолжается до 9 сут (рис. 59, *в*, *г*, *д*, *е*, *ж*).

Через 20 ч после оплодотворения началось дробление зародышевого диска. Образовались первые 2 бластомера (диаметр 0,65 мм, высота 0,35 мм).

Четыре бластомера образовались через 28 ч, 8 — через 36 ч, 16 — через 48 ч. Морула крупных клеток возникла на 5-е сутки развития, морула мелких клеток — на 6-е сутки. Дальнейшее дробление приводит к образованию бластулы, вначале бластомерной (6-е сутки после оплодотворения), а затем эпителиальной (7-е сутки). Толщина эпителиального пласта 0,4 мм. На стадии бластулы зародыш находится до 4 сут. Начались интенсивные протоплазматические движения яйца.

В период дробления всегда можно заметить, что у одних икринок этот этап наступает раньше и продолжается по времени меньше, чем у других, т. е. имеет место неодновременность преодоления стадий подопытными икринками. Так, 17 декабря 1985 г. (9-е сутки развития) одни икринки находились на стадии морулы крупных клеток, другие — на стадии бластулы, а у некоторых уже началось обрастание желтка бластодермой.

Третий этап — гаструляция — наступает на 10—11-е сутки и продолжается до 7 сут (рис. 59, *з*, *и*). Гаструляция сопровождается сложными клеточными движениями, складывающимися из двух процессов — эпиболии и иммиграции. Подробное описание морфогенетических изменений, происходящих при гаструляции у костистых рыб, имеется в работах Д. П. Тринкауса [1972].

На стадии поздней бластулы края бластодиска утолщаются, резко очерчиваются и под микроскопом отчетливо различимы их контуры. За-

тем диск бластулы уплощается и начинает медленно растекаться по желтку, идет обрастание желтка бластодермой. Скорость эпиболических процессов яйцеклетки пеляди довольно высокая и составляет 4,25 мк/ч, уступая только по скорости обрастания чиру и муксуну [Лебедева, 1976].

Когда обрастание дойдет до $^1/_3$ желточного мешка (12—17-е сутки), происходит образование краевого узелка (термин заимствован у П. П. Иванова [1937]), который, удлиняясь, превращается в язычок. Впереди головного расширения развивается перибластический синус — провизорный орган, выполняющий гидростатическую функцию [Соин, Черняев, 1961]. Перибластический синус представляет собой прозрачное пузыревидное образование, заполненное жидкостью (диаметр 1,5 мм, высота 0,2 мм).

Следует отметить, что возникновение краевого узелка у пеляди наступает раньше, чем у чудского сига, но позже, чем у чира и муксуна.

Гаструляция заканчивается образованием трехслойного зародыша и началом формирования тканей и органов. Первыми формируются нервная трубка, хорда, затем идет дифференцировка мезодермы.

Четвертый этап — образование зародышевого валика и появление зачатков органов — длится 10 сут (рис. 59, *к*).

На 14—15-е сутки развития бластодерма покрывает $^2/_3$ поверхности желтка. Зародыш принимает вид валика длиной до 1,5 мм, имеющего хорду, нервную трубку, вскоре разделившуюся на головной и спинной отделы. В головном отделе образуются 3 первичных мозговых пузыря. Через 4—5 дней по бокам головного расширения обозначились глазные пузыри (18—19-е сутки после оплодотворения). Когда бластодерма покроет $^4/_5$ поверхности желточного мешка, образуется желточная пробка. Зародыш длиной 2,04 мм распластан по желтку и занимает $^1/_3$ его поверхности. Протоплазматические движения исчезли, эмбрион лежит неподвижно головой вверх, началась сегментация туловища Перед замыканием желточной пробки в теле эмбриона насчитывается до 4 сегментов. Перибластический синус большой (диаметр 1,3 мм, высота 0,25 мм). Икра прозрачная.

Пятый этап — замыкание желточной пробки и отделение зачатка хвостового отдела — длится до 6 сут (рис. 59, *л*, *м*, *н*).

На 21-е сутки замыкается бластопор, на месте сомкнувшихся губ которого образуется купферов пузырек, исчезающий через 4—5 дней. У зародыша к этому времени образовались слуховые пузыри, появилась закладка сердца, дифференцируется кишечная энтодерма, расположенная в виде желобка вдоль тела, идет дальнейшая сегментация туловища, длина эмбриона 3,6 мм, что составляет $^6/_{10}$ поверхности желтка.

В возрасте 24 сут образовалась хвостовая почка, головной мозг дифференцировался на пять отделов, в глазах развиваются хрусталики, заметны слабые движения зародыша

В возрасте 26 сут у эмбриона заметен рост хвостовой почки, в теле насчитывается до 25 сегментов, образовалась сердечная трубка, в слуховых пузырях появились отолиты, жировые капли сливаются в более

крупные капли, перемещающиеся ближе к перибластическому синусу Голова зародыша все еще сильно прижата к желтку (диаметр яйца 2,3 мм, диаметр желтка 1,85 мм).

Шестой этап — пигментация глаз и начало пульсации сердца — начинается на 33-и сутки и продолжается до 7 сут (рис. 59, *о*, *п*).

Возраст 30 сут. Хвостовой отдел зародыша отделился от желтка, начались первые движения хвостом. Сердечная трубочка сокращается 2 раза в минуту. Пульсируя, сердце перегоняет по телу бесцветную плазму, в которой форменные элементы не обнаруживаются. Через 2—3 дня пигментируются глаза. Первые пигментные клетки наиболее густо покрывают край радужной оболочки, располагаясь далеко друг от друга. Голова зародыша отделяется от желтка. Интенсивность эмбриональной моторики усиливается.

На 36-е сутки образуются грудные плавники, имеющие горизонтальное основание. В головном мозге развились зачаток мозговой воронки, эпифиз, мозжечок, значительно увеличился средний мозг, превышающий по размерам все другие отделы головного мозга, усилился рост переднего мозга. Все органы и системы продолжают свое формирование. Имеет место усложнение пищеварительной системы: появилась печень, увеличился задний отдел кишечника. Обозначился зачаток нижней челюсти, начала развиваться плавниковая складка.

Развитие органов зародыша тесно связано с развитием сосудистой системы. В возрасте 45 сут у эмбриона пеляди на желточном мешке образуется дополнительный орган кроветворения, имеющий вид небольшого мешочка треугольной формы, расположенного с правой стороны от сердца, под зачатком грудного плавника. Это образование обнаружено было Ж. А. Черняевым [1964] у байкальского омуля и названо кроветворным мешочком. Мешочек соединен длинным кювьеровым протоком с венозным синусом сердца. Вскоре в сердце и кроветворном мешочке появляются первые неокрашенные эритроциты. Накопление гемоглобина в них идет довольно быстро: уже через 5 дней можно заметить большое скопление красных кровяных клеток в области сердца и кроветворного мешочка, интенсивность пульсации которых доходит до 10 раз в минуту. Начинается процесс кровообращения. Заполняются кровью спинная, брюшная аорты, сонные артерии, мандибулярная дуга и две жаберные. Отток крови от головы осуществляется по яремным венам, от тела по хвостовой, подкишечной, подкишечно-желточной, впадающей в венозный синус сердца с левой стороны. Правая желточная вена у эмбриона пеляди, как и у всех сиговых, не развивается. С началом кровообращения интенсивность пигментации глаз усиливается, глаза становятся темными и хорошо заметными из-под оболочки. Эмбрион осуществляет энергичные движения всем телом, улучшая газообмен.

На теле появляются первые пигментные клетки (57-е сутки). Крупные черные меланофоры звездчатой формы вначале единично появляются в передней половине туловища и на близлежащих к телу участках желточного мешка. К этому времени плавниковая складка окаймляет

Таблица 38. Продолжительность эмбрионального развития и выживаемость эмбрионов пеляди в различных условиях инкубации

Температура воды, °С	Вылупление, сут			Продолжительность вылупления, сут	Средняя продолжительность эмбриогенеза, сут	Выживаемость, %
	начало	массовое	окончание			
Экспериментальные условия						
0,2 (подо льдом)	128	158—164	171	44	149,5	65
1	103	113—124	146	44	124,5	67
2	98	114—124	146	49	122,0	76
3	78	110—116	119	32	98,5	85
4	72	104—116	119	42	95,5	90
5	67	88—100	116	50	91,5	78
6	63	82—83	90	27	76,5	70
Производственные условия						
Волховский рыбоводный завод						
0,4—9,5	159	157	171	13	160	77,7
Шипулинский рыбоводный завод						
0,5—10,0	148	151	162	15	156	—
Природные условия						
0,2—0,6—8	150	—	170	20	160	—

все тело, увеличиваются в размерах грудные плавники, ими эмбрион постоянно взмахивает. Развивается верхняя челюсть. Зачаточные жаберные крышки покрывают только лишь первую жаберную дугу.

К концу VI этапа (58-е сутки) зародыш 5 мм длиной полностью окружает желток, его хвостовой конец сомкнулся с головным, двигательная активность возросла. Все жировые капли слились в одну. Появились железы вылупления. Особенно много желез вылупления на передней части головы (диаметр яйца 2,4 мм).

Седьмой этап — вылупление — длится до 60 суг (рис. 59, *р*, табл. 38).

У пеляди, как и у всех сиговых, к началу седьмого этапа (59-е сутки) идет интенсивное формирование сосудистой системы. На желточном мешке за счет разветвления желточной вены образуется густая сеть кровеносных сосудов, выполняющих дыхательную функцию. Сеть капилляров покрывает всю поверхность желточного мешка. Эта особенность отличает пелядь от обыкновенного сига, сосудистая сеть которого на желточном мешке развита слабее и покрывает $^2/_3$ поверхности его. На 62-е сутки развития у зародыша заполняются кровью передняя и задняя брыжеечные артерии, берущие начало от спинной аорты, хвостовая вена потеряла связь с подкишечной и непосредственно продолжается в заднюю кардинальную вену. Развивается воротная вена печени, из кото-

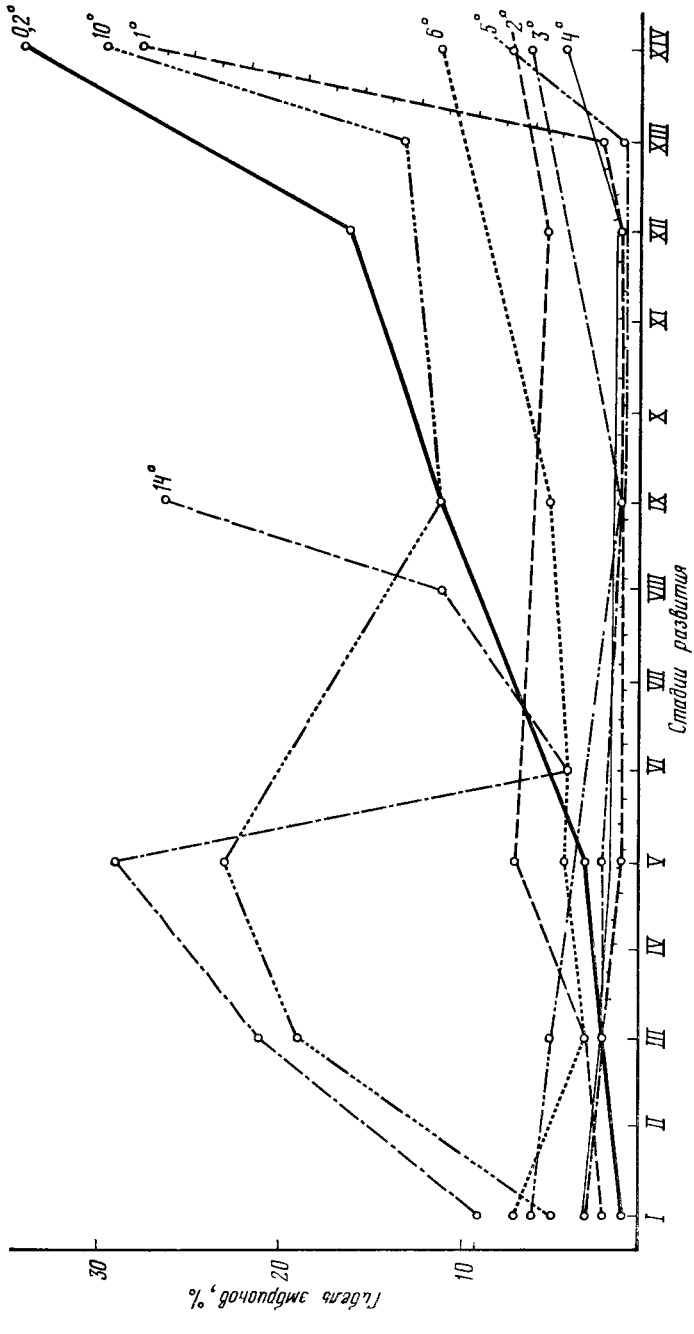
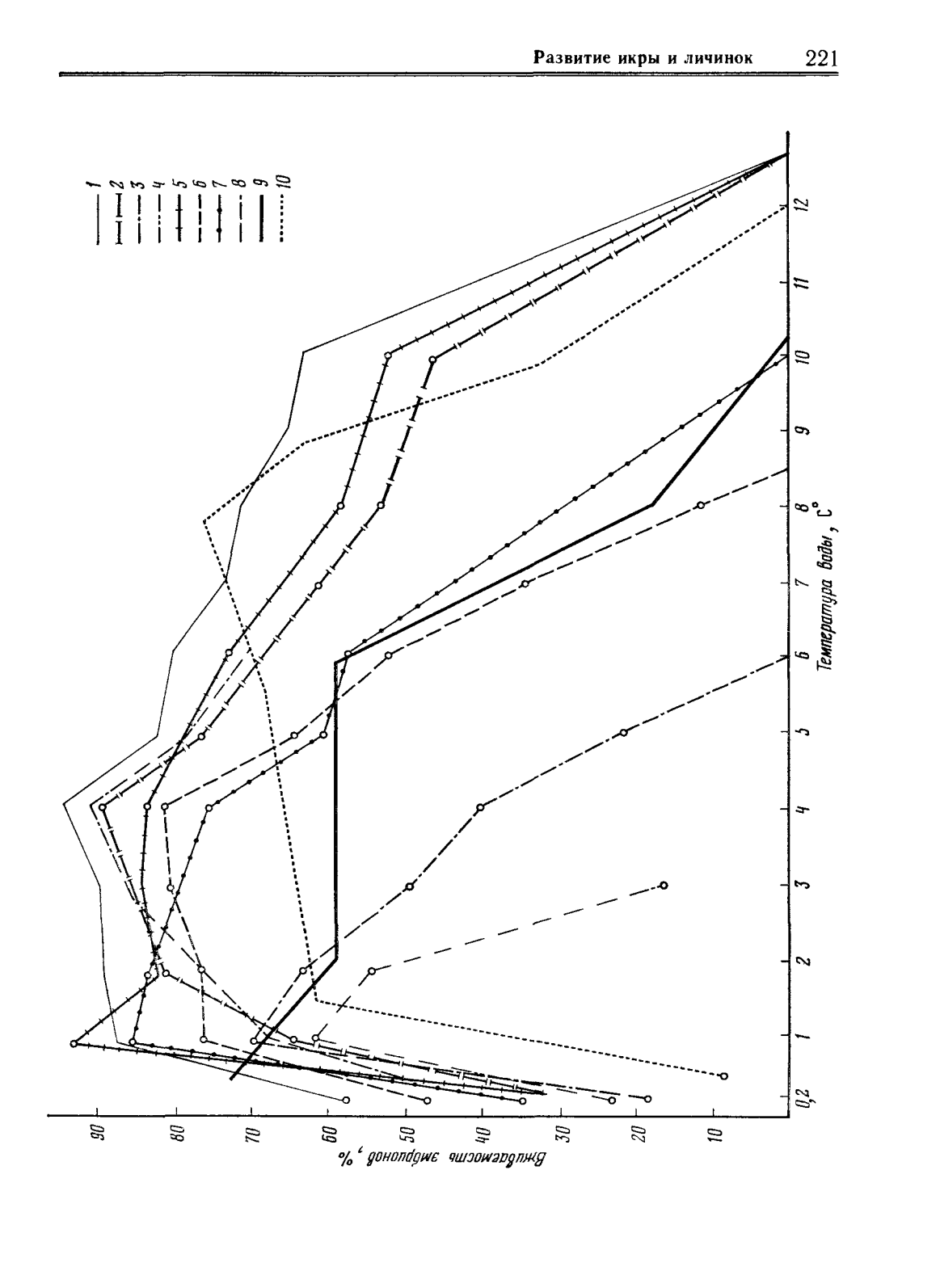


Рис 60 Гибель эмбрионов пеляди на разных стадиях развития в зависимости от температуры инкубации

Рис 61 Выживаемость эмбрионов различных видов сиговых рыб в зависимости от температуры инкубации (данные о выживаемости американских сиговых рыб приводятся по [Price, 1940, Colby, Broocke, 1970])

1 — C albula,
2 — C albula infrasp ladogensis
3 — C peled,
4 — C muksun,
5 — C lavaretus maraenoides,
6 — C lavaretus baeri
7 — C lavaretus ludoga
8 — C nasus,
9 — C clupeaformis,
10 — C artedii


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
Выклюваемость эмбрионов, %
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0,2
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
Температура воды, С°

рой кровь поступает в желточную, образуя печеночно-желточную вену. Формируется псевдобранхия.

В возрасте 64 сут у пеляди началась пигментация дорзальной части тела и головы.

На 67-е сутки развития длина зародыша 5,4 мм, в теле 58 сегментов. Начинает развиваться желто-зеленый пигмент, наиболее интенсивно покрывающий голову и спину. В глазах появился серебристый пигмент гуанин. Нижняя челюсть достигает середины глаза, заметен зачаток верхней челюсти. Заполняются кровью третья и четвертая жаберные артерии, гиоидные дуги. Кроветворный мешочек и перибластический синус редуцировались. В переднем отделе туловища сформировалась почка, от которой отходят тоненькие извилистые канальцы, впадающие в мочевой пузырь, но мочеполовое отверстие еще не обособлено от анального. Зародыш, извлеченный из-под оболочки, не может плавать.

Возраст 80 сут. Длина эмбриона 8,7 мм, тело прозрачное, желто-зеленого цвета. Наметилась дифференцировка плавниковой складки. В области спинного плавника имеется небольшое возвышение, в хвостовой части складка сужена и обнаруживается сгущение мезенхимы. Грудные плавники большие (1,2 мм), в них насчитывается до 5 мягких лучей. Имеется клейтрум. Появились подключичные артерии, разветвления капилляров в непарной плавниковой складке, сегментальные сосуды, на

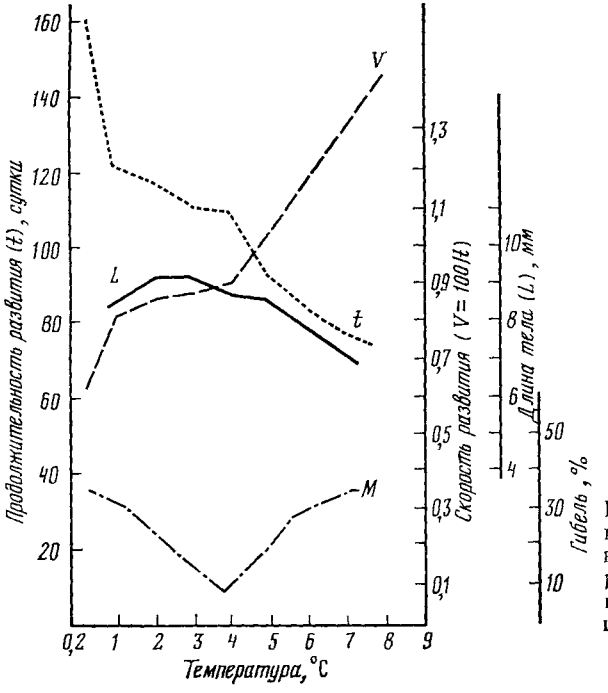


Рис. 62. Влияние температуры инкубации на продолжительность развития (t), скорость развития (V), гибель эмбрионов (M) и размер вылупившихся личинок (L)

желточном мешке сосуды покрывают $^2/_3$ поверхности. Количество крови увеличилось, эритроцитов много, сердце пульсирует до 42 раз в минуту. Началось развитие жаберного аппарата: на жаберных дугах обозначились небольшие лепестки. В кишечнике имеется просвет, отчетливо видна складчатость. Рот прорван, но не открыт, нижняя челюсть подвижна. Оболочка икры истончилась за счет фермента, частично выделенного железами вылупления, количество которых значительно увеличилось на нижней челюсти, околосердечной полости и кожистой жаберной крышке, прикрывающей две жаберные дуги. Эмбрион очень активен, дрожит, постоянно взмахивает грудными плавниками; извлеченный из-под оболочки, плавает, но быстро опускается на дно сосуда.

Через 2 дня (82-е сутки после оплодотворения) началось вылупление первых особей (сумма среднесуточных температур 246 градусо-дней), массовое вылупление — на 110—116-е сутки (330—348 градусо-дней), окончание — на 123-и сутки (357 градусо-дней).

Следует отметить, что на каждом этапе эмбриогенеза зародыши обладают определенными морфофизиологическими признаками и особенностями, зависящими как от наследственной основы организма, так и от условий среды, в которых происходит развитие, в частности от температурного фактора. Эта зависимость отчетливо прослеживается в табл. 37, 38 и рис. 60, отражающем выживаемость эмбрионов пеляди по сравнению с другими формами сиговых рыб в зависимости от температуры (рис. 61).

Влияние температуры инкубации на длину тела при вылуплении имеет следующую зависимость:

Температура, °С	1	2	3	4	5	6
Длина тела при вылуплении, мм	8,50	9,10	9,03	8,88	8,60	7,90

В ходе эксперимента было установлено, что оптимальными температурами развития следует считать температуры 1,5—5°, но более благоприятны температуры эмбриогенеза пеляди лежат в диапазоне 2—5°; температуры 7—8° составляют верхний порог развития, 10—11° — сублетальны, температуры 14—20° — летальны. Наибольшая чувствительность у эмбрионов обнаруживается при оплодотворении, в начале формирования эмбриона, при образовании хвостовой почки и отделении хвоста, в начале пигментации глаз и особенно перед вылуплением [Лебедева, 1971, 1974, 1983, 1985].

Зависимость эмбриогенеза пеляди от температуры прослеживается на графике (рис. 62). С повышением температуры продолжительность развития уменьшается. Место пересечения кривых на графике соответствует наилучшим условиям развития.

Личиночный период

Постэмбриональное развитие пеляди прослежено нами до момента полного исчезновения желточного мешка. На этом отрезке развития мы различаем 2 этапа: эндогенное питание и смешанное питание.

Первый этап — эндогенное питание — длится 11 сут. Вылупившиеся личинки (l=9,03 мм) прозрачны, стройны, серовато-желтого цвета. В теле насчитывается 57—61 (в среднем 58,9) сегмент: туловищных 37—39 (в среднем 38,6), хвостовых 19—22 (в среднем 20,3).

По сравнению с другими сиговыми редуцированная окраска личинки весьма своеобразна: по дорзальному контуру тела расположены 15 крупных звездчатых меланофор, покрывающих спинную поверхность тела; на голове 6 клеток, сосредоточенных в области темени и на затылке; вдоль кишечника расположены два ряда хроматофор (в первом — 22 клетки, во втором — 9), одиночные вытянутые клетки в количестве 17 шт расположены по вентральному контуру хвостового отдела. Немногочисленные меланофоры древовидной формы покрывают серый яйцевидной формы желточный мешок (горизонтальный диаметр 1,3 мм).

Из плавников хорошо развиты только грудные, имеющие форму округлых лопастей (l=1,3 мм), в области спинного плавника обнаруживается небольшое скопление мезенхимы и несколько мускульных почек (рис. 63), такое же скопление мезенхимы имеется и в области анального плавника.

Рот у личинки открыт, но занимает нижнее положение, челюсть маленькая и подвижная, стенка кишечника с хорошо выраженной складчатостью.

Кровеносная система представлена сердцем, пульсирующим 112 раз в минуту, всеми главными артериальными и венозными сосудами, сегментальными сосудами и шестью парами жаберных артерий, из которых две последние еще не прикрыты жаберными крышками. Следует отметить, что первые вылупившиеся личинки пеляди, как правило, не имеют сегментальных сосудов и разветвления хвостовой вены в плавниковой кайме, сердце таких личинок пульсирует только 70 раз в минуту, кровь слабо окрашена.

Из дыхательных поверхностей имеется сосудистая сеть желточного мешка, псевдобранхия и веточка хвостовой вены в непарной хвостовой плавниковой складке.

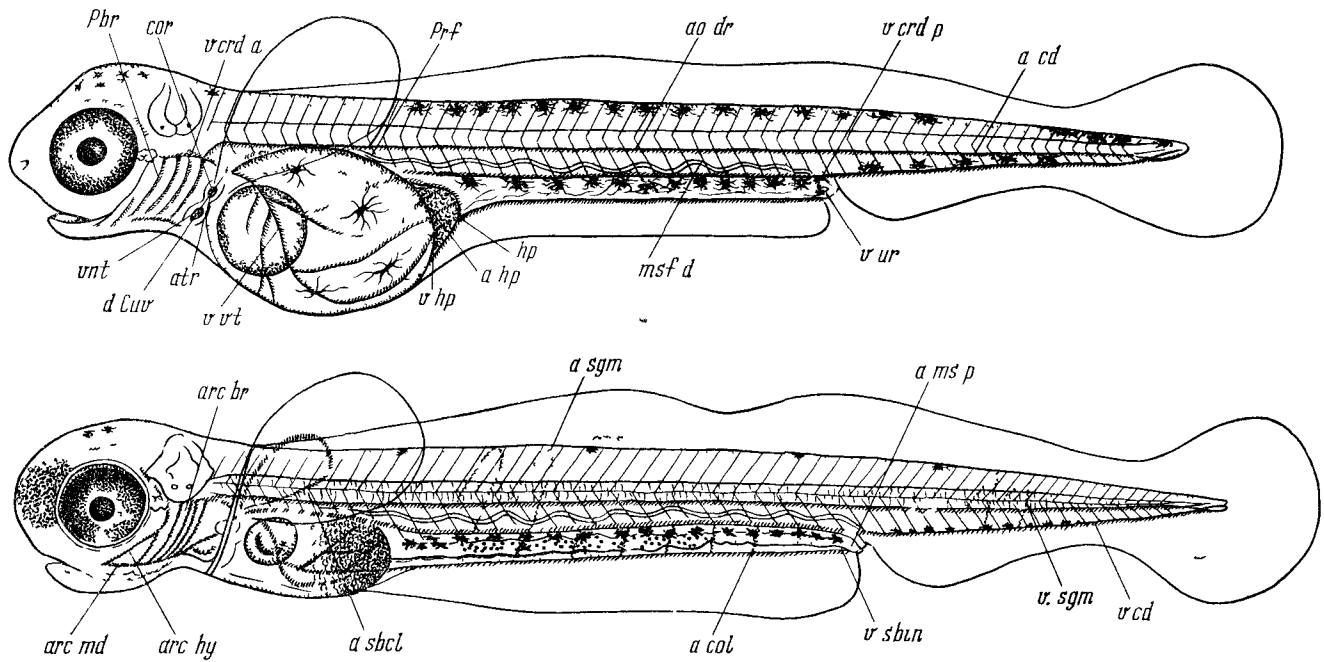
Вылупившиеся личинки не проходят стадии покоя, беспрерывно движутся в толще воды, изредка плавно оседая на дно сосуда.

На 11-е сутки личинки пеляди переходят на смешанное питание. Переход к экзогенному питанию сопровождается значительной гибелью личинок, особенно при недостатке или отсутствии корма. Задержка в дополнительном корме до 10 дней приводит к полной гибели. В производственных условиях переход к экзогенному питанию осуществляется на 5-е сутки после вылупления.

Наблюдениями в природе, заводских и лабораторных условиях установлено, что за время эндогенного питания у личинок пеляди, как и у

Рис 63 Только что вылупившаяся личинка пеляди длиной 9 03 мм на 113 е сутки после оплодотворения (вверху) и личинка на этапе смешанного питания длиной 15 0 мм в возрасте 12 сут после вылупления (внизу), температура инкубации 3°

a cd — хвостовая артерия
a col — кишечная артерия
a hp — печеночная артерия
a ms p — задняя брыжеечная артерия
ao dr спинная аорта
arc br — жаберная дуга аорты
arc hy — гноидная дуга аорты
art md — мандибулярная дуга аорты
a sbcl — подключичная артерия
a sgm — сегментальная артерия
att — предсердие,
cor — сердце
d Cuv — проток Кювье,
hp — печень,
msf d — мезонефрнческий проток,
pbr глазная жабра
prf — пронефрос
v cd — хвосговая вена
v crd a — передняя кардинальная вена,
v crd p — задняя кардинальная вена
v hp — печеночная вена,
vnt — желудочек,
v sbin — подкишечная вена
v sgm – сегментальная вена,
v vt — желточная вена,
v ur мочевой пузырь



других сиговых, не происходит завершение основного органогенеза, этот процесс продолжается и в период экзогенного питания. Сформировавшийся комплекс органов позволяет личинкам пеляди переходить на экзогенное питание еще при наличии небольшого желточного мешка.

Второй этап развития — смешанное питание — характеризуется следующими морфофизиологическими изменениями: сплошная плавниковая складка дифференцируется на отделы, в ней ярко обозначены скопления мезенхимы и мускульные почки в области спинного, анального и брюшных плавников (см. рис. 63). В грудных плавниках появилось несколько мягких лучиков. Характер расположения пигмента сохраняется, но несколько усиливается окраска в затылочной области головы и в хвостовом отделе. Тело личинок становится желто-зеленым,

По сравнению с первым этапом развития движение крови по сосудам усилилось, увеличилось количество гемоглобина. В жаберных лепестках отчетливо заметна циркуляция крови, но жаберная крышка все еще не прикрывает первую жаберную дугу.

Рот принимает верхнее положение, все время открыт, нижняя челюсть подвижна, личинка активно захватывает мелких кладоцер, моин, дафний, инфузорий.

В кишечнике усиливается перистальтика. К концу этапа желточный мешок резорбируется, от него остается небольшая жировая капля.

На 27-й день личинка переходит полностью на экзогенное питание, очень подвижна. Продолжительность смешанного питания 13 дней. Длина личинок на этом этапе составляет 9,0—10,5 мм (в среднем 5,7 мм).

Опыты показали большую зависимость личиночного развития пеляди от экологических условий, в частности от температуры, pH и обеспеченности пищей. Для развития пеляди благоприятна нейтральная среда. Однако пелядь на ранних этапах онтогенеза выдерживает колебания pH от 6,5 до 9. Кислая реакция среды плохо действует на процесс вылупления, приводит к задержке вылупления эмбрионов, уродствам и летальному исходу. Эмбрионы, развивающиеся в среде с $pH=6—10$, вылупляются более крупными, чем эмбрионы, развивающиеся в среде с $pH=5$ и 11. Дальнейшее развитие личинок в кислой и щелочной средах задерживается. Устойчивость эмбрионов и личинок к pH-среде видоспецифична и зависит от длительности действия фактора и стадии развития организма. Сроки перехода личинок к экзогенному питанию в зависимости от температуры представлены в табл. 39.

Обращает внимание то обстоятельство, что личинки пеляди выдерживают колебания температуры от 2 до 20°. По данным Г. Л. Шкорбатова [1957], у 10-дневных личинок пеляди шок наступает при температуре 28,5°, у 45-суточных — при 30,2°, у 90-суточных — при 32°. Порог содержания кислорода находится в пределах 1,35—2,28 мг/л.

Некоторые морфологические признаки личинок пеляди, позволяющие сравнивать степень их развития в лабораторных и производственных условиях, сведены в табл. 40. Данные таблиц показывают, что имеется довольно значительный размах изменчивости размеров вылупляющихся личинок (0,5—2,24 мм).

Таблица 39. Сроки перехода личинок пеляди к экзогенному питанию в зависимости от температуры

Температура воды, °С	Время после выклева, сут		Температура воды, °С	Время после выклева, сут	
	смешанное питание	полное экзогенное питание		смешанное питание	полное экзогенное питание
1	21	39	4	8	24
2	13	31	5	6	17
3	11	27	6	5	15

Таблица 40. Изменчивость морфологических признаков личинок пеляди на этапе вылупления

Признак	Эксперимент (t 3 °С n=30)			Производственные условия		
	$M \pm m$, мм	σ	cv	$M \pm m$, мм	σ	cv
Длина тела, мм	9,03±0,021	0,186	2,06	9,22±0,04	0,28	3,03
Преанальное расстояние	5,98±0,016	0,118	1,97	6,32±0,15	1,07	1,69
Постанальное расстояние (от анального отверстия до конца хорды)	2,80±0,012	0,085	3,03	3,20±0,13	0,95	2,97
Антедорсальное расстояние	2,18±0,013	0,09	4,13	—	—	—
Длина головы	1,066±0,005	0,037	3,47	1,67±0,12	0,86	5,33
Высота головы	0,96±0,005	0,034	3,50	1,25±0,30	0,93	7,42
Горизонтальный диаметр глаза	0,55±0,003	0,020	3,64	0,66±0,09	0,62	9,35
Длина рыла	0,15±0,006	0,042	28,0	0,24±0,09	0,65	26,75
Высота тела позади основания грудных плавников	0,45±0,014	0,100	22,10	0,84±0,12	0,88	9,95
Высота тела перед спинной плавниковой складкой	0,35±0,004	0,035	9,72	0,43±0,11	0,79	18,24
Длина грудных плавников	1,30±0,01	0,071	5,46	1,30±0,16	1,15	8,84
Длина хвостовой плавниковой складки	0,35±0,10	0,035	9,33	0,48±0,6	0,44	9,05

Сравнение изменчивости пластических признаков у только что вылупившихся личинок пеляди (табл. 40) со всей очевидностью показывает, что длина тела личинок в меньшей мере подвержена изменениям, чем индексы пропорций тела. Самые высокие коэффициенты вариации обнаруживают такие признаки, как длина рыла, диаметр глаза, антедорсальное расстояние, высота тела, длина грудного плавника и хвостовой плавниковой складки.

Заключение

Половое созревание, плодовитость, сроки и условия нереста, темп развития эмбрионов и личинок пеляди носят черты широкой адаптивной изменчивости. Пелядь в условиях Псковской области нерестится с конца ноября по конец декабря при температуре от 0,3 до 2°.

Продолжительность эмбриогенеза в природных условиях 150—170 сут. В эмбриональном развитии пеляди от оплодотворения до вылупления различаются семь этапов и 14 стадий. Диапазон температуры эмбриогенеза в норме равен 1,5—5°; температуры 7—8° составляют верхний порог развития, 10—11° — сублетальны, а температуры 14—20° — летальны. Критические периоды: оплодотворение, начало формирования эмбриона, образование хвостовой почки и отделение хвоста, начало пигментации глаз, вылупление. Низкие температуры оптимальной зоны способствуют увеличению роста зародышей пеляди, а повышенные температуры оптимальной зоны несколько снижают процессы роста, но ускоряют развитие зародыша.

Для развития пеляди благоприятна нейтральная среда, но на ранних этапах онтогенеза она выдерживает колебания *pH* среды от 6,5 до 9.

В личиночном периоде (от момента вылупления до полного рассасывания желточного мешка) выделяются два этапа. Продолжительность личиночных этапов развития пеляди, так же как и эмбриональных, зависит от температуры. Личинки более стойки к изменениям температуры, чем эмбрион. Они выдерживают колебания температуры от 2 до 20°.

У личинок пеляди за время эндогенного питания не происходит завершение органогенеза, этот процесс продолжается и в период экзогенного питания.

Сроки перехода личинок к экзогенному питанию зависят от экологических условий, в частности от температурного фактора. Переход от эндогенного питания к экзогенному — один из самых ответственных моментов в жизни личинок (критический период).

Меристические и пластические признаки икры и личинок пеляди обнаруживают значительный размах изменчивости, но он намного меньше, чем у ряпушки и сига. Диаметр икры и длина тела личинок в меньшей степени подвержены изменениям, чем размеры отдельных частей.

Влияние температуры и света на личинок пеляди

Личинки пеляди, так же как и взрослые особи относятся к наиболее теплолюбивым. Верхние пороговые температуры для только что выклюнувшихся эмбрионов пеляди — 25°, для личинок на I и II стадиях развития — 26,5°, на последующих — 27,5° и при переходе на стадию мальков — 28,2° [Кугаевская, Сергиенко, 1988]. Таким образом, с возрастом для личинок пеляди повышается значение пороговых температур.

Предпочитаемые температуры на I—III этапах развития существенно ниже пороговых и лежат в диапазоне 17—20,5°, причем установлено некоторое влияние на этот показатель температур предварительной адаптации. Личинки, содержавшиеся ранее при 17° в термоградиенте

от 16 до 26°, предпочитали температуры от 18 до 20°, т. е. превышающие температуру адаптации. Личинки, адаптированные к 20°, избирали температуры от 18,5 до 20,5°, т. е. в среднем более высокие, чем в предыдущем случае. Но личинки, выращиваемые при 23° и помещенные в термоградиенте в зону 23°, сразу же активно ее избегали и переходили в зону температур 17—19°, при этом у большинства из них наблюдали температурный шок, вследствие которого около 40% личинок погибали.

Влияние температурного фактора на личинок пеляди тесно связано с видом и качеством потребляемого корма. Повышение температуры до 23—24° вызывает ускорение роста личинок, но отрицательно сказывается на выживаемости при значениях выше 17°, если в качестве пищевого источника используется зоопланктон, и при значениях выше 20°, если личинки получают стартовый комбикорм. С рыбохозяйственной точки зрения диапазон оптимальных температур не выходит за рамки 17—20° и совпадает с экологическим оптимумом. В этих условиях за 14 сут выращивания (18—19-е сутки после выклева) при наличии полноценного корма личинки пеляди достигают III—IV этапов развития (масса 25—30 мг) при выживаемости не менее 70%.

В связи с разработкой технологии заводского выращивания молоди пеляди с использованием искусственных кормов возникает особый интерес к сенсорным системам, определяющим пищевое поведение, поскольку частицы комбикорма имеют ряд принципиальных отличий от зоопланктона как объекта питания. Зрительный анализатор у ранних личинок является, очевидно, единственным анализатором, обеспечивающим поиск и захватывание частиц корма. В отличие от других видов, например личинок рыб, питающихся и растущих в темноте так же, как и на свету, личинки пеляди небезразличны как к интенсивности освещения, так и к спектральному составу света. В полной темноте значительная часть личинок погибает, а оставшиеся растут очень медленно. Увеличение интенсивности освещения вызывает ускорение роста [Раденко, Терентьев, 1988], однако вопрос об оптимальной величине освещенности как с теоретической, так и с практической точки зрения остается пока открытым. На I этапе развития у личинок выражен положительный фототаксис, а у личинок на II—III этапах развития отношение к свету меняется. В фотоградиентном лотке, имеющем зоны с различной освещенностью — от 100 до 900 лк, не отмечено предпочитаемости ими определенных участков, но при этом выявлены специфические поведенческие реакции для различных зон. В зоне освещенности 100—250 лк отмечена пониженная двигательная активность. Личинки совершают разнонаправленные, иногда круговые движения. В зоне освещенности 250—450 лк наблюдается повышение двигательной активности и имеет место тенденция к однонаправленному движению вдоль лотка (туда и обратно). Часть личинок совершает круговые движения. При освещенности 450—900 лк наблюдается повышенная двигательная активность. Практически все личинки стаей движутся в одном направлении (туда и обратно) вдоль лотка в избранной зоне.

Важное значение для личинок пеляди имеет спектральный состав

Таблица 41. Влияние монохроматических излучений на рост и выживаемость личинок

Характеристика светового режима	Масса, мг возраст 17 сут	Выживаемость, %	Среднесуточный прирост, %	Производство биомассы, г/м³
Белый свет (преобл. 520—570 нм) (контрольный)	12,29±0,68	55,8	8,8	664
Красный свет (преобл. 605—615 нм)	16,77±0,66	29	11,1	486
Оранжевый свет (преобл. 575—585 нм)	13,93±0,80	26	10,0	362
Желтый свет (преобл. 550—575 нм)	12,38±0,78	34	8,9	421
Зеленый свет (преобл. 525—540 нм)	12,64±0,63	40	8,8	506
Синий свет (преобл. 495—505 нм)	19,71±0,75	63	11,9	1242

света. Специальными исследованиями установлено положительное влияние синего освещения на их рост и выживаемость (табл. 41).

Стимулирующее влияние синего света отчасти объясняется предпочитаемостью ими сине-зеленой части спектра, что было установлено экспериментальным путем. Изучали спектральную фотоизбирательность в диапазоне видимого света — от красного до фиолетового — личинок пеляди после предварительной адаптации к обычному (лампа накаливания или люминесцентная лампа) и «монохроматическому», синему, зеленому, желтому, красному освещению, которое создавали с помощью ламп накаливания и соответствующих фильтров. Для изучения поведения личинок при одновременном воздействии термо- и фотоградиента в лотке создавали постепенно повышающийся от одного конца к другому температурный режим от 16 до 26° и различное освещение — от красного до фиолетового, так что в начале лотка красное освещение совпадало с температурой 16°, а в конце лотка фиолетовое — с 26°.

Независимо от световых условий выращивания личинки всегда избегали красную, оранжевую и фиолетовую части спектра и предпочитали в основном сине-зеленую часть. Незначительное количество личинок при этом заходили в желтую зону. Исключение составлял контрольный вариант с обычным освещением, личинки которого, помещенные в цветовой фотоградиент, избирали зеленую и желтую зоны.

В термо-фотоградиенте независимо от предыдущих световых условий выращивания все личинки также избирали сине-зеленый участок лотка, несмотря на то что температура в синей части лотка составляла 25,5°, т. е. была близка к пороговой (26,5°). Эти же личинки в термоградиенте при обычном освещении избирали зону от 17 до 21,5°. Таким образом, свет, очевидно, является определяющим фактором поведения личинок пеляди на I—III этапах развития при температурных условиях, не выходящих за рамки пороговых.

Глава 7

Рыбоводство и состояние промысла

На примере пеляди весьма отчетливо видна положительная роль крупномасштабных работ по расширению ареала за счет создания новых центров с управляемым воспроизводством в товарных озерно-прудовых хозяйствах и формирования маточных стад.

За последние 30 лет ареал пеляди существенно расширен, а ее промысловые уловы по стране удвоились, достигнув 6,5—8,1 тыс. т в год. Статистические данные промысловых уловов позволяют судить о постоянной тенденции увеличения численности вида, когда его расширенным воспроизводством занимается человек [Мухачев, 1980].

На территории СССР за последние 50 лет (1936—1986 гг.) в пределах ареала — от р. Мезени (Архангельская обл.) до р. Колымы (Якутская АССР) — учитываемая статистикой промысловая продукция пеляди изменялась в значительных размерах — от 1,0 до 5,9 тыс. т в год.

В 70—80-е годы ежегодные уловы пойменно-речной и озерной пеляди в водоемах СССР были на довольно высоком уровне: в европейской части страны (Архангельская обл. с Ненецким национальным округом и Коми АССР) уловы достигали 30—50 т, а в азиатской части (Тюменская и Томская области, Красноярский край и Якутская АССР) уловы колебались от 3200 до 5800 т, что заметно больше и стабильнее, чем в период 30—60-х годов. Причем на долю Якутии приходится 500—600 т, на Красноярский край — 200—350 т, остальное — на Обь-Иртышский бассейн (300—4900 т).

Колебания уловов отражают закономерности динамики численности любого вида, что, безусловно, свойственно и пеляди. Однако на ее уловы в речных системах, и прежде всего в сибирских водоемах, помимо внедрения новых прогрессивных правил рыболовства, стало также влиять развертывание рыбоводных работ по искусственному воспроизводству пеляди (рис. 64).

В Тюменской области в Обь-Иртышском бассейне действуют два первых сиговых магистральных рыбопитомника — Ванзетурский и Зимний Сор. Кроме того, при проведении работ по выращиванию товарной пеляди в озерах Ханты-Мансийского округа, южной части области в бассейнах Тобола, Конды, Ишима, а также соседней Омской области ежегодно, начиная с середины 60-х годов, зарыбляют пелядью многие десятки озер, периодически имеющих связь с речной системой. Часто молодь пеляди по разным причинам минует промысловые ловушки и скатывается в Обь, Иртыш и их притоки.

Аналогичные работы по искусственному воспроизводству пеляди проводит Абаканский сиговый рыбоводный завод, пополняя молодью Красноярское водохранилище и близлежащие водоемы. Вилюйский сиговый

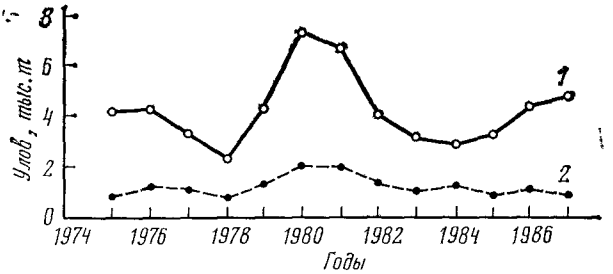


Рис. 64. Общий вылов пеляди в водоемах Тюменской области (*1*), в том числе вылов пеляди, выращенной в озерах (*2*)

рыбоводный завод Якутской АССР способствует укреплению запасов пеляди и других сиговых в Ленском рыбопромысловом бассейне.

Главный же прирост уловов происходит за счет работ по товарному выращиванию и акклиматизации, поскольку промысел во многих естественных водоемах приблизился к максимально возможной величине изъятия [Решетников, Титова, 1983]. Товарное выращивание и создание управляемых озерных хозяйств — единственно возможный путь увеличения продукции сиговых рыб. Теоретические основы перспективных форм сигового хозяйства разбираются в специальной работе Ю. С. Решетниковая и Г. Д. Титовой [1983], в данной же главе остановимся на некоторых конкретных вопросах.

В настоящее время разведением пеляди занимаются в озерных и прудовых хозяйствах Прибалтики, Белоруссии, Карелии, Северо-Запада, Башкирии, Урала, Западной и Восточной Сибири, Казахстана и горных районов Средней Азии. Положительные результаты также получены на водохранилищах — Ириклинском, Рефтинском, Белоярском, Бухтарминском и Красноярском.

На основе разработок институтов ГосНИОРХ, СибрыбНИИпроект, СеврыбНИИпроект и других научных учреждений цикл промышленного разведения пеляди в рыбхозах нашей страны базируется на комплексе трех технологических звеньев:

— формировании и содержании управляемых маточных стад;

— культивировании жизнестойкого посадочного материала (сеголетков и годовиков);

— выращивании разновозрастной товарной рыбы.

Выращивание товарной пеляди

Первые работы по рыбоводному освоению пеляди, выполненные в 50—60-е годы в разных зонах страны, показали высокую перспективность этой рыбы для озерного и прудового рыбоводства таежной и лесостепной зон [Головков, Кузьмин, 1970]. Экологическая пластичность пеляди позволила организовать ее выращивание в озерах различных биологических и рыбохозяйственных типов: мезотрофных, эвтрофных и олиготрофных, характеризующихся фоновым составом рыбного населения как плотвично-окуневым, плотвично-лещовым, окунево-плотвичным, сиговым и карасевым.

В зависимости от природных особенностей водоемов и ведущих факторов среды, влияющих на выживание и темп роста пеляди, к настоящему времени сложились следующие методы и формы ее товарного выращивания.

1. Выращивание товарных сеголетков массой 80—150 г в карасевых и безрыбных эвтрофных озерах. В зависимости от уровня биомассы и продукции зоопланктона плотность посадки личинок составляет от 1,5 до 3—4 тыс. шт /га.

2. Выращивание товарных двухлетков массой 250—400 г в карасевых и в водоемах других типов. В первом случае карасевые озера могут зарыбляться личинками, если имеется возможность эксплуатации аэрационных средств, либо годовиками, выращенными в специальных питомниках. Во втором случае незаморные озера разных рыбохозяйственных типов зарыбляются крупными сеголетками массой 25—40 г.

3. Выращивание пеляди разного возраста в нагульных прудах вместе с карпом.

4. Выращивание разновозрастной (от 1+ до 3+) пеляди в водохранилищах от посадки сеголетков.

Лучшие результаты получают при выращивании товарной пеляди в малых озерах площадью до 1000 га и нагульных прудах площадью 80—100 га.

В зависимости от принятой формы озерного рыбоводства — экстенсивной или интенсивной, т. е. от объемов материальных затрат и работ на коренную и текущую мелиорацию водоемов и их зонального положения, средние показатели уловов пеляди представляют следующие величины (табл. 42).

Таблица 42. Нормативные показатели выхода товарной пеляди на малых озерах при различных формах хозяйства, кг/га

Зона озерного рыбоводства	Форма хозяйства	
	экстенсивная	интенсивная
Сиговая (центральная часть таежной зоны—от Карелии до Свердловской, средней части Тюменской, Томской областей и далее на восток, включая южную часть Якутии)	10—20	45—50
Сигово-Карповая (юг таежной зоны—от Эстонии, Псковской, Калининской до южной части Тюменской области, юг Красноярского края, Забайкалье, Приморье)	25—30	75—80
Карпо-сиговая (зоны лиственных лесов, лесостепи и степи от Белоруссии до Башкирии и Алтая, включая Северный Казахстан)	50—60	130—150

Примечание При экстенсивной форме проводят лишь одни рыбоводные работы, а интенсивная форма хозяйства предусматривает проведение мелиоративной подготовки водоемов, внесение удобрений, рыхление илов, летнюю и зимнюю аэрацию воды, выращивание рыбы в поликультуре путем выпуска жизнестойкого посадочного материала

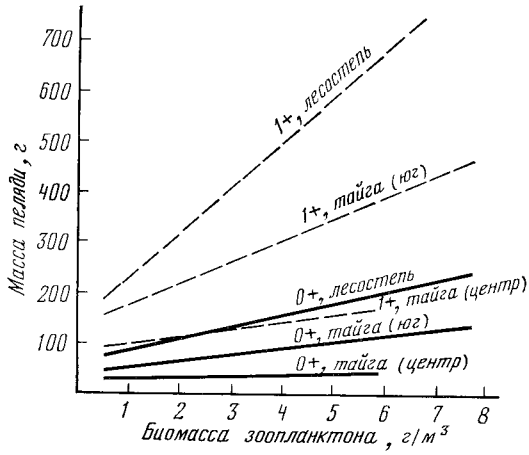


Рис. 65. Зависимость средних показателей весового роста пеляди от зонального расположения озер и биомассы в них зоопланктона

В Казанском рыбхозе Тюменской области стабильные и высокие уловы пеляди — по 70—260 кг/га — получают на малых озерах в течение последних 12—15 лет.

Для категории средних озер (от 1 до 10 тыс. га) нормативными, т. е. обычными, являются уловы пеляди 20—30 кг/га. На оз. Дуванкуль Челябинской области площадью 4 тыс. га в 1970—1980 гг. ежегодно выращивали по 50—74 кг/га крупной пеляди.

Для больших озер и водохранилищ (площадью более 10 тыс. га) обычными будут уловы 3—8 кг/га [Мухачев, 1981; Руденко, 1983].

В зависимости от природной зоны, кормности водоемов и сроков выращивания товарной пеляди прирост ее массы за один или два вегетационных периода существенно различается (рис. 65). Это обстоятельство также следует учитывать в практической работе рыбоводных предприятий. Рис. 65 наглядно иллюстрирует общую зависимость величины рыбопродукции от продолжительности вегетационного периода и чистой продукции зоопланктонных организмов, являющихся кормом пеляди.

В 1980-е годы уловы выращиваемой пеляди в СССР за пределами ареала составили 3,8—4,3 тыс. т в год, из которых 1,3—1,4 тыс. т выращивали в Тюменской области и 1,0—1,3 тыс. т в Челябинской области. В европейской части страны уловы достигли 0,8—1,0 тыс. т. Постепенно улучшалось качество товарной продукции: если прежде товарные сеголетки индивидуальной массой 80—150 г составляли 65—70% улова, а остальное — рыба 2—3-летнего возраста массой 300—700 г, то к концу 1980-х годов благодаря увеличению числа питомников и аэрационной техники их соотношение изменилось: крупной пеляди теперь стали выращивать в 2,5 раза больше, чем товарных сеголетков. Важно отметить, что 90—96% товарной пеляди выращивают в озерах, остальные — в прудах и водохранилищах.

Формирование маточных стад

Вопросу о формировании и научно обоснованном режиме эксплуатации маточных стад пеляди, как ведущему в товарном рыбоводстве, уделяется особое внимание [Головков, 1956, 1978; Головков, Кузьмин, 1970; Мухачев и др., 1977; Кугаевская, 1978; Малашкин, 1978; Горбунова, 1979].

Для содержания маточных стад пеляди используются незаморные озера и пруды [Головков, Кузьмин, 1970; Малашкин, 1978]. Площадь озер может быть от нескольких десятков до нескольких сотен гектаров с глубинами 6—10 м. Пруды для круглогодичного содержания производителей также должны иметь обширную акваторию — 30—100 га, глубины — не менее 5—6 м и быть незаморными.

Существенное значение имеет водообмен маточных озер и прудов. Коэффициент водообмена не должен превышать 1—2. По характеру минерализации лучшей является вода гидрокарбонатного класса с суммой основных ионов (M^0) не более 0,3 г/л [Галактионова, 1975], а ее активная реакция — *pH* — в пределах 6,0—7,5.

Сформулированы основные требования к режиму эксплуатации маточных стад пеляди [Малашкин, 1978].

В управляемых маточных водоемах (озерах и прудах) суммарная ихтиомасса производителей и ремонтного поголовья пеляди может составлять 150—250 кг/га. Увеличение численности и соответственно ихтиомассы допускать не следует во избежание резкого подрыва кормовой базы (зоопланктона), снижения упитанности рыбы и потери воспроизводительных качеств самок и самцов.

Используя такую технологию в Центральной экспериментальной станции «Ропша» [Головков и др., 1978] и Алольской экспериментально-производственной базе Псковского отделения ГосНИОРХ [Малашкин и др., 1978], ежегодно в каждой из них заготовляют по 100—150 млн икринок хорошего рыбоводного качества.

Наиболее удачно используются естественные условия озерного фонда в Алоле. Здесь на протоке, соединяющей два озера — Кривое (67 га) и Островито (110 га), построены бассейны под легким укрытием оранжерейного типа, что упрощает и облегчает труд рыбоводов по эксплуатации маточного стада пеляди, причем с высоким уровнем рентабельности [Малашкин, 1978; Малашкин и др., 1978].

Подобное бассейновое хозяйство, но с механической подачей воды, создано на оз. Кучак в одноименном озерном хозяйстве Тюменской области. Создано управляемое маточное стадо пеляди на Аракульском рыбоводном заводе Челябинской области [Мухачев и др., 1977].

Таким образом, основы биотехники и эффективного использования искусственно формируемых маточных стад пеляди разработаны. Очередным и не менее важным делом в сиговодстве является селекционно-племенная работа, направленная на повышение продуктивных качеств культивируемой в рыбоводных хозяйствах пеляди, на что нацеливают специалисты [Мантельман, 1976; Андрияшева, 1978а, 1978б; Кугаевская, 1978; Андрияшева и др., 1983]. Важно при этом иметь в виду, что содержание обособленных маточных стад пеляди, отличающихся узким генотипическим разнообразием, приводит к снижению ряда продуктивных качеств культивируемой рыбы. В данном случае, по мнению И. И. Мантельман [1976], М. А. Андрияшевой [1978а, б] и других селекционеров-генетиков, в системе Министерства рыбного хозяйства СССР должна быть хорошо поставлена селекционно-племенная служба. Эти же пред-

ложения содержатся в рекомендациях Е. П. Попова [1974] и В. С. Кирпичникова [1979]. Более подробно вопросы селекции сиговых рыб разбираются в обзорной статье М. А. Андрияшевой [1988].

Наряду с наличием четких технологических разработок темпы создания управляемых маточных стад пеляди в ряде регионов страны неоправданно замедлены.

Г. А. Головков [1978а, б] весьма настойчиво советовал прекратить ориентацию хозяйственных подразделений на заготовку икры пеляди, равно как и других сиговых, для нужд товарного рыбоводства от диких популяций во время их нерестовых скоплений и миграций. Такое направление хозяйства нерентабельно во всех отношениях. Оно сильно зависит от стихийных природных факторов и подрывает плановую основу в рыбоводстве.

Сиговодство, подобно карповодству, должно базироваться на зональных и внутрихозяйственных питомниках с управляемыми маточными стадами, характеризующимися повышенной биопродуктивностью производителей.

Важно и то, что от маточного стада пеляди, содержащегося в пруду или в специально подготовленном озере, получают икры в 4—5 раз больше и лучшего качества, нежели от рыб, изымаемых во время промыслового лова. На рыбоводных базах, оборудованных бассейнами с проточной водой, от 100 кг производителей (соотношение самок и самцов 1 : 1) получают 2—8 млн икринок, а без бассейнов — всего 0,5—0,6 млн икринок. Причем в первом случае 85—90% производителей в живом виде выпускают обратно в маточный водоем на повторное созревание. Во втором — вся пелядь изымается как товарная продукция, чем подрывается основа для стабильного обеспечения хозяйства производителями.

Общие потребности в икре пеляди для товарного рыбоводства страны оцениваются в современный период 3—4 млрд шт.

Выращивание посадочного материала

Одновременно с созданием маточных стад велась и ведется разработка биотехники выращивания жизнестойкого посадочного материала (сеголетков и годовиков), так как его наличие в конечном итоге определяет эффективность товарного рыбоводства. Методам получения жизнестойкого посадочного материала в разных зонах уделено особое внимание исследователей [Попов, 1968; Малашкин, 1978; Бурдиян и др., 1978; Горбунова, 1979; Кубышкин и др., 1981; Мухачев, 1983]. Наиболее эффективными методами являются следующие.

1. Выращивание сеголетков и годовиков в прудовых питомниках по известной классической схеме: с 1 га вырастных прудов получают по 20—30 тыс. шт. массой 10—40 г. Плотность посадки сеголетков в зимовальные проточные пруды в среднем равна 0,5 млн шт./га.

2. Выращивание сеголетков в заморных озерах с последующей пересадкой (для получения годовиков) в зимовальные пруды или в зимовальные бассейны (плотность посадки 2—4 тыс. шт./м^3) с проточной во-

дой в крытых помещениях оранжерейного типа или в делевых садках, установленных в незаморных озерах и водохранилищах при плотности посадки 100—400 шт./м^3

3. Выращивание сеголетков в заморных озерах с их аэрацией зимой, что позволяет получать годовиков до 8—10 тыс. шт./га средней массой 25—40 г.

4. Выращивание сеголетков в подпруженных озерах-спутниках с последующим их выпуском вниз по течению в нагульное незаморное озеро (нормативные показатели изложены в пункте 3).

5. Выращивание годовиков в незаморных малых озерах, подготовленных химическим методом или методом откачки воды

Из числа первых специально спроектированных сиговых прудовых питомников, предназначенных снабжать озерные рыбхозы, построены Сартланский и Чановский в Новосибирской области и Тюменский вблизи Тюмени. Площадь вырастных и зимовальных прудов в каждом из них превышает 300 га, что позволяет производить по 3—4 млн шт. жизнестойких годовиков.

Анализ практики озерных рыбхозов Западной Сибири, Урала и других регионов страны свидетельствует об эффективности выпуска в нагульные водоемы подращенной молоди пеляди. Установлено, что от посадки 1 млн сеголетков в незаморные плотвично-окуневые озера промысловый возврат в виде товарной пеляди (1+ — 3+) составляет 70—100 т [Руденко, 1983]. Более высоких результатов достигают при зарыблении заморных карасевых озер годовиками: от 1 млн получают в среднем 220 т крупной товарной пеляди [Мухачев и др., 1977; Мухачев, 1983].

Разработка и внедрение биотехники выращивания жизнестойкого посадочного материала и товарной пеляди послужили основой рыбохозяйственным научно-исследовательским институтам для обобщения опыта озерного рыбоводства в стране, концентрированным итогом которого являются биотехнические нормативы, утвержденные Министерством рыбного хозяйства СССР.

Биотехнические нормативы учитывают зональное положение озер, их морфометрические показатели площади и глубины, степень водообмена, характер минерализации воды, состояние кормовой базы для рыб, ихтиофауну, а также необходимые технико-мелиоративные работы и приемы по интенсификации озерного рыбоводства. Извлечения из биотехнических нормативов, касающиеся выращивания посадочного материала и товарной пеляди в разнотипных озерах Северо-Запада, Прибалтики, Карелии, Белоруссии, Урала, Сибири и Северного Казахстана, приведены в «Инструкции по разведению пеляди в прудах и озерах» [Головков и др., 1978].

Усовершенствование биотехники выращивания жизнестойкой молоди пеляди достигается путем ее подращивания в лотках, садках и бассейнах с применением живых и искусственных кормов [Люкшина, Канидьев, 1975; Рыбкин, 1981].

Наряду с работами по расширению ареала пеляди и интенсификации озерного рыбоводства, что является более эффективным для роста ее уловов, требуется целенаправленная работа по улучшению естественного воспроизводства пеляди во всех основных местах размножения [Павлов, 1978; Венглинский, 1981; Замятин и др., 1981; Решетников, Титова, 1983] и создание воспроизводственных комплексов, представляющих собой инкубационные цехи и озерно-прудовые рыбопитомники. В Обь-Иртышском бассейне к этой работе приступили. Здесь на р. Северная Сосьва действует сиговый питомник «Ванзетурский» мощностью 5 млн сеголетков, а на Нижнем Иртыше пущен в эксплуатацию магистральный рыбопитомник «Зимний Сор».

Представляется целесообразным существенно расширить места расположения магистральных сиговых рыбопитомников, которые будут заниматься воспроизводством пеляди. Особенно это своевременно для Оби в пределах Томской области, где необходимо искусственно поддерживать воспроизводство пеляди в связи со снижением значимости естественных нерестилищ. Организация работ по искусственному воспроизводству пеляди необходима в верховьях р. Северная Сосьва, на Нижнем Енисее и на Печоре. В перспективе эти меры окажутся необходимыми для низовий Лены, Колымы и Индигирки.

Таким образом, комплекс рыбоводных мероприятий, сочетающих расширение ареала пеляди путем создания управляемых маточных стад, озерно-прудовых товарных хозяйств и организация заводского воспроизводства молоди пеляди в пределах ареала на основных речных магистралях позволят ускорить темпы наращивания уловов этой ценной рыбы. Определенный удельный вес может занять пелядь в уловах на водохранилищах, где также требуется проводить рыбоводные мероприятия.

Разработанная программа по увеличению уловов пеляди в водоемах СССР за счет рыбоводства обеспечила их удвоение в сравнении с ее промыслом в пределах ареала. Эта тенденция в ближайшей перспективе будет прогрессировать быстрыми темпами в связи с созданием новых маточных стад и рыбопитомников. Общие уловы пеляди во всех типах водоемов могут превысить 25 тыс. т, т. е. в 2—4 раза больше современных [Мухачев, 1980; Решетников, Титова, 1983], что реально при усилении внимания хозяйственников к этой перспективной и ценной рыбе.

Некоторые генетические аспекты рыбоводства

Работ, посвященных изучению генетически зависимого морфологического и биохимического полиморфизма пеляди, мало. Они касаются только отдельных популяций, давая начальные представления о генетической изменчивости вида в отдельных участках ареала.

В литературе имеются сведения, что распределение пятен на голове особей пеляди наследуется моногенно, как простой менделирующий признак [Кочнев и др., 1985]. Более детально об этом можно сказать следующее. При изучении пеляди в водоемах Западной Сибири (озера

Ендырь, Сырковое, реки Обь, Ляпин, Войкар) было замечено, что встречаются особи, у которых скопление меланоцитов на голове образует темные пятна. Причем у некоторых особей таких пятен много, у других они единичны. Условно их можно разбить на две группы: пятнистые и полупятнистые (или малопятнистые). Третью группу составляют особи, не имеющие скоплений меланоцитов (пятен). Была предложена гипотеза, согласно которой признак «пятнистость головы» определяется одним геном с двумя аллелями и промежуточным наследованием, который образует три фенотипа: пятнистые (гомозигота), малопятнистые (гетерозигота) и без пятен. Подтверждением этой гипотезы служит соответствие фактических данных распределения фенотипов теоретическим, вычисленным на основе закона Харди—Вайнберга. Проверка проводилась на популяции пеляди оз. Ендырь, однородность и равновесность которой была параллельно проверена распределением биохимических маркеров.

Фенотипические группы по описываемому признаку в разных водоемах не совпадают. Пятнистые особи в реках имеют больше пятен, чем пятнистые особи из озер. Это может быть связано с модифицирующим действием среды, наличием генов-модификаторов или с большим количеством аллелей, дающих разное проявление признака пятнистости.

Следует отметить, что пятнистые особи имеют пятна не только на голове, но и на спинном плавнике.

Данные по спектрам белков и изоферментов пеляди, выращенной на ЦЭС «Ропша», имеются в работе Локшиной [1980а] и Андрияшевой с соавторами [1983].

В сыворотке крови, мышцах и внутренних органах изучено 14 белковых и ферментных систем: аспартатаминотрансфераза, алкогольдегидрогеназа, альбумины, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, гемоглобины, лактатдегидрогеназа, малатдегидрогеназа, маликэнзим, миогены, тетразолиумоксидаза, трансферины, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа, фосфоглюкомутаза, эстераза. Предположительное число изученных локусов составляет 33, из них 8 полиморфных. Это альбумины (2 локуса), маликэнзим, тетразолиумоксидаза, трансферрины, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа и эстеразы сыворотки крови (2 локуса). Медленный локус эстеразы имеет 4 аллеля, все остальные полиморфные локусы двуаллельны.

Поиски полиморфных белковых и ферментных систем, пригодных для популяционно-генетических исследований, были проведены также на пеляди оз. Ендырь [Кочнев и др., 1985]. Было проверено 15 систем мышечной ткани, из которых 11 в изученной популяции оказались мономорфными: лактатдегидрогеназа, малатдегидрогеназа, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа, эстеразы, эстераза Д, изоцитратдегидрогеназа, фосфоглюкомутаза, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, аспартатаминотрансфераза, сорбиталдегидрогеназа, глутаматдегидрогеназа. Маликэнзим, супероксиддисмутаза (тетразолиумоксидаза), α-глицерофосфатдегидрогеназа и одна из зон миогенов оказались полиморфными, причем три последних имели по одному полиморфному локусу с 2 аллелями. Характер генетического проявления полиморфизма маликэнзима установить не удалось. Предполагается наличие нескольких аллелей.

Полиморфные ферментные системы с успехом используются для популяционно-генетических исследований и генетического мониторинга многих объектов, в том числе рыб [Алтухов, 1974, 1983; Кирпичников, 1987].

Первая природная группировка пеляди, подвергнутая в 1983 г. такому исследованию, обитает в оз. Ендырь [Кочнев и др., 1985]. Выяснено, что частоты аллелей супероксиддисмутазы и миогенов не различаются у особей разного поля, возраста, выловленных на разных участках озера и в разные сроки в течение нереста. Быстрый аллель супероксиддисмутазы встречается в изученной популяции с частотой 0,12±0,02, медленный аллель — с частотой 0,88±0,12. Быстрые и медленные миогены встречались с частотой 0,20±0,02 и 0,80±0,02 соответственно. Фактические частоты фенотипов хорошо соответствуют теоретическим частотам, вычисленным по закону Харди—Вайнберга. То же самое можно сказать о морфологическом признаке «пятнистость головы», аллель которого встречалась в популяции с частотой 0,15±0,03. Исходя из перечисленных результатов, можно предположить, что пелядь в оз. Ендырь составляла в момент исследования генетически однородную устойчивую панмиктическую популяцию.

Приведенные выше частоты аллелей по исследованию пеляди оз Ендырь, а также неопубликованные данные А. В. Кочнева и В. Н. Приходько по частотам аллелей пеляди в оз. Ендырь в 1984 г., рекам Войкар (1984 г.), Ляпин (1985 г.), оз. Сырковое (1985 г.) и питомном водоеме оз. Чаша (1985 г.) приведены в табл. 43.

А. Б. Локшина [1980а] приводит данные по частотам аллелей полиморфных локусов пеляди и без уточнения принадлежности используемых в анализе особей к конкретному стаду или популяции: альбумин-1 — 0,50 и 0,41; альбумин-2 — 0,28 и 0,72; эстераза-1 сыворотки крови — 0,55; 0,42; 0,02; 0,01; эстераза-2 сыворотки крови — 0,90; 0,10.

Этим же автором [Локшина, 1981] проведено исследование расщепления аллелей полиморфных локусов в потомстве от индивидуальных скрещиваний производителей пеляди. В ходе генетического анализа выяснено, что локусы эстеразы-1, эстеразы-2 и тетразолиумоксидазы (супероксиддисмутаза) наследуются кодоминантно в соответствии с законами Менделя для моногенных скрещиваний. Предполагается наличие сцепления между локусами эстераз с частотой рекомбинации, равной 0,36.

Имеются работы, в которых полиморфные генетические системы были успешно использованы в качестве показателей, повышенная гетерозиготность которых связана с хозяйственно ценными признаками [Локшина, Андрияшева, 1981]. При отборе годовиков пеляди по массе с разной напряженностью или при жестких условиях содержания обнаруживается изменение концентрации аллелей эстераз сыворотки крови. Кроме того, в одной из групп отбора увеличилась доля гетерозигот по двум локусам эстераз [Локшина, 1980б]. В этой же работе делается вывод о наличии генетической подразделенности стада пеляди ЦЭС «Ропша», условно называемого «ендырским», исходя из достоверного разли-

Таблица 43. Частоты аллелей полиморфных систем пеляди в разных водоемах Тюменской области (а—медленные аллели, в—быстрые, СОД—супероксиддисмутаза, α-ГДГ, α-глицерофосфатдегидрогеназа)

Водоем, год изучения	Системы и аллели					
	СОД		α ГДГ		Пятнистость	
	а	в	а	в	П	п
Оз Ендырь, 1983	0 88±0,02	0,12±0,02	—	—	0,15±0,03	0,85±0,03
, 1984	0,90±0,02	0,10±0,02	0,71±0,02	0,29±0,02	0,16±0,02	0,84±0,02
Р Войкар, 1984	0,96±0,01	0,04±0,01	0,66±0,03	0,34±0,03	0,42±0,03	0,58±0,03
Р Ляпин, 1985	0,95±0,03	0,05±0,03	—	—	—	—
Оз Сырковое, 1985	0,95±0,02	0,05±0,02	—	—	—	—
Оз Чаша, 1985	0,95±0,03	0,05±0,03	0,65±0,02	0,35±0,02	—	—

чия фактических и теоретических частот фенотипов, подтвержденных гетерогенностью самок по срокам нереста [Андрияшева, 1978] Здесь же [Локшина, 1980б] высказывается предположение, что гетерогенность «ендырского» стада отражает структуру исходной популяции пеляди оз Ендырь Необходимо сделать следующее замечание Наличие гетерогенности стада самок «ендырской» пеляди в ЦЭС «Ропша» по биохимическим признакам и по сроку нереста сомнений не вызывает, но проведенные прямые популяционно-генетические исследования на оз Ендырь генетической подразделенности не выявили [Кочнев и др , 1985].

Экспертный опрос рыбоводов, работавших на оз. Ендырь, не подтверждает наличия постоянных двух пиков нереста в озере. Не исключено, что исходный материал для зарыбления пелядью ЦЭС «Ропша» был «загрязнен» речной пелядью, так как по технологии сбора икры требование соблюдения однородности происхождения икры не предъявляется

Глава 8

Паразитофауна и болезни пеляди

Планомерное изучение паразитофауны и болезней пеляди, как и многих других промысловых рыб внутренних водоемов СССР, было начато после создания в 1929 г. в Ленинградском ихтиологическом институте (ныне ГосНИОРХ) лаборатории болезней рыб под руководством В. А. Догеля. К началу 40-х годов был накоплен значительный материал по паразитофауне пеляди в пределах ее ареала.

Паразитофауна

При изучении паразитофауны рыб рек Оби и Иртыша в 1935—1944 гг. у пеляди было обнаружено 18 видов паразитов [Петрушевский и др., 1948]. У пеляди Енисея найдены 17 видов паразитов [Бауер, 1948]. Сведения об обнаруженных у пеляди болезнях приводятся Г. К. Петрушевским, О. Н. Бауером [1948].

В последующие годы у пеляди из Средней Оби обнаружено 8 видов паразитов [Титова, 1965], из Нижней Оби, Северной Сосьвы и Сыни, а также из озер севера Западной Сибири обнаружены 25 видов паразитов [Размашкин и др., 1979]. Накапливались данные и по другим бассейнам рек нашей страны: у пеляди из Печоры зарегистрированы 10 видов паразитов [Екимова, 1971], у пеляди из Колымы — 16 видов [Однокурцев, 1976]; имеются также сведения о фауне трематод у пеляди из рек Лены [Филимонова, 1967] и Колымы [Скрябина, 1973].

В «Определителе паразитов пресноводных рыб СССР» [Быховский, 1962] для пеляди указаны 20 видов паразитов. Все они встречаются и у других видов сиговых рыб.

К настоящему времени с учетом всех имеющихся в нашем распоряжении литературных и собственных данных у пеляди в пределах ее естественного ареала зарегистрированы 43 вида паразитов.

В связи с широким использованием пеляди в качестве объекта акклиматизации и искусственного разведения в прудовых и озерных хозяйствах в последние два десятилетия значительно возрос интерес к паразитофауне и болезням пеляди за пределами ее естественного ареала. Изучалась паразитофауна акклиматизированной пеляди в водоемах Карелии [Румянцев, 1973], Эстонии, Латвии и Литвы [Богданова, 1975, 1977; Богданова, Касесали, 1973; и др.], Ленинградской, Псковской и Новгородской областей [Бауер, 1960; Стрелков, 1963, 1964; Богданова, 1975, 1977; Куденцова, Юнчис, 1974; Куденцова, 1977; и др.] и Украины [Лопухина, 1959]. Проведен зоогеографический анализ паразитов сиговых рыб [Иешко и др., 1985].

Сведения о паразитофауне пеляди, разводимой в водоемах Урала и Западной Сибири, имеются в ряде работ [Кашковский и др., 1974; Раз-

машкин, 1975; Скрипченко, 1972; Кашковский, Колесова, 1975; Кашковский, 1979; Размашкин и др., 1979], имеются такие данные и по водоемам Красноярского края [Соболева, Завьялова, 1971; Пименова, 1970], Казахстана [Брагина, 1966, 1970, 1975; Смирнова, Каирова, 1970; Смирнова, Фролова, 1972] и Польши [Migala, 1978; Baturo, 1978].

Паразитофауна пеляди, разводимой в отдельных водоемах, значительно обеднена и представлена в основном видами паразитов, которые переходят на пелядь с местных видов рыб. В некоторых случаях у пеляди, вселенной в озера, не удавалось найти никаких паразитов. Так, в озерах Северо-Запада СССР, обезрыбленных с помощью полихлорпинена, у вселенной пеляди в ряде случаев отсутствовали паразиты [Срелков, 1963]. Не удавалось обнаружить паразитов у пеляди и в некоторых высокоминерализованных озерах Западной Сибири [Любина, 1968; Соусь, 1976]. Тем не менее у пеляди за пределами ее естественного ареала зарегистрированы 42 вида паразитов. В целом во всех водоемах СССР у пеляди обнаружены 72 вида паразитов, многие из которых способны вызвать заболевания (более часты энзоотии).

У пеляди в пределах ее естественного ареала зарегистрированы следующие виды паразитов.

Класс Cnidosporidia Doflein, 1901

1. Chloromyxum coregoni Bauer, 1948

Споры обнаружены в желчном пузыре пеляди из рек Оби и Сыни (13%) [Размашкин и др., 1979].

2. Henneguya zschokkei (Gurley, 1894)

Поражение мускулатуры рыб цистами паразита отмечено в реках Иртыш у Самарово (6,6%) [Петрушевский и др., 1948], Обь (4%), Северная Сосьва (12%) и Сыня (13,3%) [Размашкин и др., 1979], в бассейне Енисея (Усть-Порт — 10%, оз. Долгое) [Бауер, 1948].

3. Thelohanellus pyriformis (Thelohan, 1892)

Цисты со спорами паразита найдены у пеляди из Северной Сосьвы [Петрушевский и др., 1948].

Класс Plasmosporidia Sprague, 1965

1. Dermocystidium salmonis Davis, 1947

Цисты паразита встречались на жабрах у пеляди Оби (20%), Северной Сосьвы (40%), Сыни (13,3%) и оз. Ендырь (20%) [Размашкин и др., 1979].

Класс Ciliata Perty, 1852

1. Trichodina domerguei (Wallengren, 1897)

Инфузории найдены у пеляди из Оби (13,3%) в районе Салехарда [Петрушевский и др., 1948].

2 Paratrichodina voikarensis Kaschkovsky et Lom, 1979

Паразит обнаружен на жабрах у пеляди из р. Войкар [Кашковский, Лом, 1979].

Класс Suctoria Claparéde et Lachmann, 1858

1. Trichophrya piscium Butschli, 1889

T. intermedia Prost, 1952.

Паразит встречался на жабрах у пеляди из Оби и Сев. Сосьвы (12%) [Размашкин и др., 1972, Размашкин и др., 1979].

Класс Monogenoidea (Beneden) Bychowsky, 1937

1. Discocotyle sagittata (Leukart, 1842) Diesing, 1850

Гельминты найдены на жабрах у пеляди Обь-Иртышского бассейна в следующих пунктах исследования: Салехард (33,3%), Самарово (6,6%), Нарым, Березово, Белогорье, Сургут, Нижневартовск [Петрушевский и др., 1948], Средней Оби (10%) [Титова, 1965], Нижней Оби (28%), Северной Сосьвы (80%) и Сыни (40—66,6%) [Размашкин и др., 1979], Енисея (Усть-Порт — 13%, Дудинка — 47%, Горошиха — 13%) [Бауер, 1948], Печоры [Екимова, 1971], Колымы и озер Якутии [Однокурцев, 1976].

2. Tetraonchus alaskensis, Price, 1937

Отмечено поражение жабер пеляди этим моногенетическим сосальщиком в Оби, Ляпине (17,6%), Сыне (4,8—26%), Войкаре (30—44%) [Размашкин, Кашковский, 1977; Размашкин и др., 1979].

Класс Cestoidea Rud., 1808

1. Triaenophorus crassus Forel, 1880

Плероцеркоиды гельминта найдены в мускулатуре пеляди из Оби [Петрушевский и др., 1948; Размашкин и др., 1979], из оз. Ендырь (6,6%) [Размашкин и др., 1979], из р. Колымы [Однокурцев, 1976].

2. Trienophorus nodulosus (Pallas, 1781)

Плероцеркоиды встречались у пеляди из р. Колымы [Однокурцев, 1976].

3. Eubothrium crassum Bloch, 1779

Гельминты найдены О. Н. Бауером [1948] в кишечнике пеляди из р. Енисея (Усть-Порт — 10%, Дудинка — 7%) и р. Колымы [Однокурцев, 1976].

4. Cyathocephalus truncatus (Pallas, 1781)

Гельминты обнаружены в кишечнике пеляди из Оби в районе Салехарда (26,6%) [Петрушевский и др., 1948] и Енисея в районе Дудинки (13%) [Бауер, 1948].

5. Diphyllobothrium latum (L., 1758)

Плероцеркоиды гельминта найдены С. Д. Титовой [1965] у пеляди из Средней Оби. Возможность заражения пеляди плероцеркоидами данного вида вызывает сомнение и поэтому нуждается в экспериментальной проверке.

6. Diphyllobothrium dendriticum (Nitzsch, 1824)

D. minus Cholodkovski, 1916, D. тип «С».

Капсулы с плероцеркоидами лентеца обнаружены на стенках желудка, пилорических придатках и кишечнике, реже в печени, гонадах и мускулатуре у пеляди Объ-Иртышского бассейна во многих пунктах исследования в Салехарде (46,6%), Надыме, Новом Порту, Березове, Белогорье, Сургуте и Нижневартовске [Петрушевский 1948], Средней Оби (8,7%) [Титова, 1965], Нижней Оби (4%), Северной Сосьвы (28%) и Сыни (13%) [Размашкин и др., 1979], в озерах Нахар-Вант, Пыжьян (100%) [Сеченова, 1971; Размашкин и др., 1979]; озере на Гыданском полуострове в 70 км от Антипаюты [Сердюков, Столбов, 1971], в бассейне Енисея (Усть-Порт — 15%, Дудинка — 7%, Горошиха — 13%, оз. Долгое) [Бауер, 1948].

7. Diphyllobothrium ditremum (Creplin, 1825)

D osmeri (Linstow, 1879), D тип «В», D тип «Е», D strictum Talysin, 1932 pro parte

Плероцеркоиды обнаружены на стенках желудка, пилорических придатках, кишечнике, реже в других внутренних органах и мускулатуре у пеляди Обь-Иртышского бассейна· Се-Яга, р. Конда [Петрушевский, и др., 1948], Нижняя Обь (24%), Сев. Сосьва (48%), Сыня (60%) [Размашкин и др., 1979], озера Ендырь (92—100%), Нахар-Вант, Пыжьян (100%) [Размашкин и др., 1979; Сеченова, 1971], из озера на Гыданском полуострове [Сердюков, Столбов, 1971], водоемов бассейна Енисея (Усть-Порт — 90%, Дудинка — 80%, оз. Долгое) [Бауер, 1948], у пеляди из Печоры [Екимова, 1971].

8. Proteocephalus exiguus La Rue, 1911

Гельминты найдены в кишечнике у пеляди водоемов Объ-Иртышского бассейна в пунктах: Се-Яга, Салехард (26,6%), р. Конда, Новый Порт, Белогорье, Нижневартовск, Тобольск [Петрушевский и др , 1948], в Нижней Оби (20%), Сев. Сосьве (68%) и Сыне (20—46,6%), в озерах Нахар-Вант, Пыжьян (80%), Ендырь (80%) [Размашкин и др., 1979; Сеченова, 1971], р. Печоре [Екимова, 1971], р. Колыме и озерах Якутии [Однокурцев, 1976].

9. Proteocephalus sp.

Не определенные до вида гельминты найдены в Объ-Иртышском бассейне у пеляди в районе Салехарда (60%), Самарово (20%), Надыма [Петрушевский и др., 1948], в р. Колыме [Однокурцев, 1976].

Класс Trematoda Rudolphi, 1808

1. Phyllodistomum conostomum (Olsson, 1876)

Гельминты найдены в мочеточниках и мочевом пузыре у пеляди из Оби в районе Самарово (33,3%) [Петрушевский и др., 1948], из Нижней Оби, Северной Сосьвы (24%) и Сыни (26,6%) [Размашкин и др., 1979], Печоры [Екимова, 1971], Лены [Филимонова, 1967], Енисея (Усть-Порт — 20%, Дудинка — 20%, Горошиха — 7%) [Бауер, 1948], Колымы [Скрябина, 1973; Однокурцев, 1976].

2. Phyllodistomum megalorchis Nybelin, 1926

Встречался у пеляди р. Колымы [Однокурцев, 1976].

3. Crepidostomum farionis (Müller, 1874)

C ussuriensis Laymann, 1930; C. baicalensis Laymann, 1933

Обнаружен в кишечнике пеляди из Лены [Филимонова, 1967], Северной Сосьвы (4%) [Размашкин и др., 1979], Колымы [Однокурцев, 1976].

4. Crepidostomum metoecum (Braun, 1900)

Паразит встречался у пеляди из р. Печоры [Екимова, 1971].

5. Ichthyocotylurus erraticus (Rudolphi, 1809)

Tetracotyle intermedia Hughes, 1928; T. coregoni Achmerov, 1941.

Цисты с метацеркариями паразита обнаружены на сердце, в почках, реже в тканях жабр, плавательного пузыря, гонадах, под кожей. В Обь-Иртышском бассейне паразит найден Г. К. Петрушевским и др. [1948] у пеляди в следующих пунктах исследования: Салехард (100%), Самарово (100%), Сургут (9%), Нижевартовск (3%), Тобольск (5%), Нарым, Новый Порт, Березово, Белогорье; С. Д. Титовой [1965] у пеляди из Средней Оби (5,4%, Д. А. Размашкиным и др. [1979] у пеляди Нижней Оби (88%), Северной Сосьвы (100%) и Сыни (100%); О. Н. Бауером [1948] в бассейне Енисея (Усть-Порт — 95%, Дудинка — 87%, Горошиха — 66%, оз. Долгое); И. В. Екимовой [1971] у пеляди Печоры.

6. Ichthyocotylurus pileatus (Rudolphi, 1802).

Tetracotyle diminuta Hughes, 1928.

Цисты с метацеркариями гельминта обнаружены в почках и области сердца у пеляди из Нижней Оби, Северной Сосьвы (8%), Сыни (20%) [Размашкин и др., 1979].

7. Diplostomum spathaceum (Rudolphi, 1809)

Метацеркарии встречались в хрусталиках пеляди из рек Конды, Сев. Сосьвы [Петрушевский и др., 1948], Нижней Оби (8%), Сыни (13,3%), оз. Нахар-Вант [Размашкин и др., 1979].

8. Diplostomum sp.

Метацеркарии обнаружены в глазах у пеляди из р. Лены [Филимонова, 1967].

9. Diplostomum pseudobaeri Razmaschkin et Andrejuk, 1978

Метацеркарии найдены в донной части глаз у пеляди из Сыни (13,3%) [Размашкин и др., 1979].

Класс Nematoda Rudolphi, 1808

1. Philonema sibirica (Bauer, 1946)

Coregonema sibirica Bauer, 1946.

Найдены в полости тела пеляди из бассейна Оби (Нарым, Салехард, Березово, Белогорье) [Петрушевский и др., 1948], Нижней Оби (44%), Северной Сосьвы (80%), Сыни (66,6%) [Размашкин и др., 1979], Средней Оби (28,5%) [Титова, 1965], бассейна Енисея (Усть-Порт — 5%, Ду-

динка — 7%, оз. Долгое) [Бауер, 1948], р. Колымы и озер Якутии [Однокурцев, 1976].

2. Cystidicola farionis Fischer, 1798

Гельминты обнаружены в плавательном пузыре у пеляди Обского бассейна: Се-Яга, Салехард (6,6%) [Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948], Средней Оби [Титова, 1965], из Енисея в районе Дудинки (7%) [Бауер, 1948], Печоры [Екимова, 1971], озер Якутии [Однокурцев, 1976].

3. Camallanus lacustris (Zoega, 1776)

Найден в кишечнике пеляди из р. Конда [Петрушевский и др., 1948], из озер Нахар-Вант, Ендырь (20%) [Размашкин и др., 1979] и оз. Пыжьян [Сеченова, 1971].

4. Raphidascaris acus (Bloch, 1779)

Встречался у пеляди р. Колымы и озер Якутии [Однокурцев, 1976].

5. Contracaecum sp.

Обнаружен у пеляди Средней Оби (23%) [Титова, 1965].

Класс Acanthocephala (Rudolphi, 1808)

1. Metechinorhynchus salmonis (Müller, 1780)

Echinorhynchus salmonis (Müller, 1780).

Встречался в кишечнике у пеляди из Енисея (Усть-Порт — 10%, Дудинка — 7%) [Бауер, 1948], Печоры (Екимова, 1971], Нижней Оби [Размашкин и др., 1979].

2. Neoechinorhynchus rutili (Müller, 1780)

Найден в кишечнике у пеляди Обь-Иртышского бассейна (Салехард — 66,6%, Нарым, Новый Порт) [Петрушевский и др., 1948], Енисея (Дудинка — 87%, Усть-Порт — 50%, Горошиха — 13%) [Бауер, 1948], р. Колымы и озер Якутии [Однокурцев, 1976].

3. Neoechinorhynchus crassus Van Cleave, 1919

N tumidus Van Cleave et Bangham, 1949

Обнаружен в кишечнике пеляди из Нижней Оби (8%), Северной Сосьвы (20—53,3%) [Размашкин и др., 1979], р. Колымы и озер Якутии [Однокурцев, 1976].

Класс Hirudinea Lamarck, 1818

1. Acanthobdella peledina Grube, 1851

Найден у пеляди из низовьев р. Енисея [Grube, 1851; Захваткин, 1936; Бауер, 1942, 1948].

2. Piscicola geometra (L., 1761)

Обнаружена у пеляди из Нижней Оби [Размашкин и др., 1979].

Класс Crustacea J. Lamarck, 1801

1. Ergasilus briani Markewitsch, 1932

Рачки найдены на жабрах у пеляди из р. Северной Сосьвы (4%) и оз. Ендырь (86,6%) [Размашкин и др., 1979].

2. Ergasilus sieboldi Nordmann, 1832

Паразит встречался у пеляди р. Печоры [Екимова, 1971].

3. Caligus lacustris Steenstrup et Lutken, 1861

Найден у пеляди р. Печоры [Екимова, 1971].

4. Achtheres extensus (Kessler, 1868)

Паразит обнаружен у пеляди из бассейна Енисея (Усть-Порт — 15%, Дудинка — 7%, оз. Долгое) [Бауер, 1948], из р Печоры [Екимова, 1971]. из оз. Ендырь (23,3%) [Размашкин и др., 1979].

5. Achtheres coregonorum [Kessler, 1868].

Рачки встречались на жабрах у пеляди из р. Енисея в районе Усть-Порта (25%) [Бауер, 1948] и из. р. Сыни (13,3%) [Размашкин и др., 1979].

6. Salmincola extumescens (Gadd, 1901)

Найден в жаберной полости у пеляди из Обской губы (Се-Яга) [Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948], из р. Оби [Размашкин и др., 1979], из бассейна Енисея (Усть-Порт, Дудинка, оз. Долгое) [Бауер, 1948], из р. Колымы и озер Якутии [Однокурцев, 1976].

У пеляди за пределами ее естественного ареала обнаружены следующие виды паразитов.

Класс Cnidosporidia Doflein, 1901

1. Thelohanellus pyriformis (Thelohan, 1892)

Отмечено поражение пеляди в центральных районах европейской части РСФСР [Богданова, 1977], на Украине в рыбхозе «Пуща Водица» [Лопухина, 1959]. Единичные экземпляры инфузории встречались на поверхности тела у годовиков пеляди в Кызыл-Чиликском рыбхозе Челябинской области [Кашковский, Колесова, 1975]. Наблюдалось также довольно интенсивное заражение этим паразитом сеголетков пеляди, выращиваемых в экспериментальном прудовом хозяйстве в Польше [Migala, 1978].

2. Ichthyophthirius multifiliis Fouquet, 1876

Найден на поверхности тела и жабрах сеголетков пеляди в хозяйствах Челябинской области: в Кызыл-Чиликском рыбхозе (до 100%) [Кашковский, Колесова, 1975] и Карасинском рыбхозе [Кашковский и др., 1974]. Заражение рыб паразитом наблюдалось также в Ленинградской области в озерах Карельского перешейка [Стрелков, 1967], в прудах Приозерского рыбозавода [Куденцова, Юнчис, 1974], в бассейнах и прудах хозяйства «Ропша», «Гостилицы» [Богданова, 1966], в Восточно-Казахстанской области в Бухтарминском нерестово-выростном хозяйстве [Брагина, 1970], в нерестово-выростном хозяйстве Новосибирского водохранилища [Скрипченко, 1972; Кашковский, Размашкин, Скрипченко, 1974], в экспериментальном прудовом хозяйстве в Польше [Migała, 1978], в Кемеровском, Новокузнецком и Чесноковском рыбхозах Кемеровской области [Скрипченко, 1972].

3. Hemiophrys branchiarum (Weinrich, 1925)

Единичные инфузории обнаружены на жабрах у сеголетков пеляди из оз. Мироново Сладковского района Тюменской области [Размашкин и др., 1979].

4. Trichodina reticulata Hirschmann et Partsch, 1955

Инфузории встречались на поверхности тела и жабрах сеголетков пеляди из оз. Безгусково (53%) Бердюжского района Тюменской области [Размашкин и др., 1979].

5. Trichodina nigra Lom, 1960

Инфузории найдены на жабрах пеляди в рыбхозах Северо-Запада (рыбопитомник «Яжбелицы», рыбхоз «Ропша») [Куденцова, 1977].

6. Trichodina nigra subsp. nigra (Lom, 1961) Lom et Stein, 1965

Обнаружена в Челябинской области на поверхности тела трехлетних рыб из оз. Аракуль, на сеголетках в Кызыл-Чиликском (73%), Чесменском (13%) рыбхозах, Каслинском рыбопитомнике (40%) и Аракульском рыбозаводе (100%) [Кашковский, Колесова, 1975; Кашковский, 1979].

7. Trichodina acuta (Lim, 1961) Lom, 1970

T. domerguei f. acuta Lom, 1961.

Встречалась в большом количестве на личинках в Аракульском рыбозаводе Челябинской области (100%) [Кашковский, 1979], на поверхности тела сеголетков пеляди из прудов Приозерского рыбозавода Ленинградской области [Куденцова, Юнчис, 1974], в Польше у сеголетков пеляди из экспериментального прудового хозяйства [Migala, 1978].

8. Trichodina pediculus Ehrenberg, 1838

Паразит обнаружен у молоди пеляди в Польше в экспериментальном прудовом хозяйстве [Migala, 1978].

9. Trichodina mutabilis Kazubski et Migala, 1965

Единичные инфузории найдены у годовиков пеляди из прудов Бухтарминского нерестово-выростного хозяйства в Восточно-Казахстанской области [Брагина, 1975] и у сеголетков пеляди из прудов экспериментального хозяйства в Польше [Migala, 1978].

10. Trichodinela epizootica (Raabe, 1950) Sramek-Husek, 1953.

[1] Branchyspira epizootica Raabe, 1950; Trichodinella epizootica f. percarum Lom, 1959; T. maior Reichenbach-Klinke, 1962; T. percarum (Dogiel, 1940) Chan, 1961; T. percarum f. lotae Chan, 1961; T. lotae (Chan, 1961) Stein, 1962; T. carassii (Dogiel, 1940) Kostenko, 1969 pro parte.

Отмечено поражение жаберного аппарата сеголетков пеляди этой инфузорией в прудах Бухтарминского нерестово-выростного хозяйства в Восточно-Казахстанской области [Брагина, 1970, 1975], сеголетков и взрослых рыб в озерах Вешкелицкой группы в Карелии [Румянцев, 1973], в Ленинградской области у пеляди рыбхоза «Коваши» (100%), Приозерского рыбозавода (100%), рыбопитомника «Ропша», «Яжбелицы», Кировского пруда (100%) [Куденцова, Юнчис, 1974; Куденцова, 1977].

---

[1] Синонимы приводятся по работе [Lom, Haldar, 1977].

11. Trichodinella subtilis (Lom, 1959) Lom, 1977

[1] Trichodinella (Foliella) subtilis Lom, 1959; T. carassii (Dogiel, 1940) Kostenko, 1969 pro parte.

Инфузории обнаружены на жабрах у сеголетков и взрослых рыб из озер юга Тюменской области: в Казанском районе озера Чебачье (73%), Сетово, в Бердюжском районе оз. Безгусково (13%), в Сладковском районе озера Мироново (81%) и Власово (87%), в Нижне-Тавдинском районе озера Ипкуль и Шапкуль [Размашкин и др., 1979; Размашкин, 1975; Кашковский, Размашкин, Скрипченко, 1974]; оз. Ирбитское Свердловской области и оз. Малое Буторино Курганской области [Кашковский, 1979], экспериментального хозяйства в Польше [Migala, 1978].

12. Tripartiella bulbosa (Davis, 1947)

Инфузории найдены на жабрах у молоди пеляди из экспериментального прудового хозяйства в Польше [Migala, 1978].

13. Tripartiella copiosa Lom, 1959

Паразит обнаружен на жабрах у молоди пеляди из экспериментального прудового хозяйства в Польше [Migala, 1978].

14. Apiosoma piscicola Blanchard, 1885

Отмечено заражение личинок пеляди в Аракульском рыбозаводе Челябинской области (32%) [Кашковский, 1979], у сеголетков пеляди в прудовых хозяйствах Северо-Запада [Куденцова, 1977].

15. Epistylis Iwoffi Faure-Eremiet, 1943

В небольшом количестве найден на поверхности тела личинок пеляди в Аракульском рыбозаводе [Кашковский, 1979].

Класс Suctoria Claparede et Lachmann, 1858

1. Trichophrya piscium Butschli, 1889

Паразит найден на жабрах у пеляди в Ленинградской области в озерах Карельского перешейка [Стрелков, 1967] и в озерах Вышкелицкой группы в Карелии [Румянцев, 1973].

Класс Monogenoides (Beneden) Bychowsky, 1937

1. Gyrodactylus sp.

Несколько экземпляров этого гельминта обнаружены на сеголетках пеляди в Чесменском и Каслинском прудовых хозяйствах Челябинской области [Кашковский, 1979].

Класс Cestoidea Rud., 1808

1. Diphyllobothrium dendriticum (Nitzsch, 1824)

Капсулы с плероцеркоидами лентеца обнаружены на стенках желудка, пилорических придатков и кишечника у пеляди из озер лесоболотной зоны Тюменской области (Кучак, Андреевское — 6,6%, Большой Уват — 20—100%, Ариштол, Светлое — 23,3%, Чесноково — 86%), из оз. Сладкое в Казанском районе Тюменской области [Осипов, 1975; Размашкин

и др., 1979], из озер Карелии [Румянцев, 1973], из озер Ик (46,6%) и Салтаим (47—50%) в Омской области [Клебановский и др., 1977].

2. Diphyllobothrium ditremum (Creplin, 1825)

Плероцеркоиды найдены у пеляди на стенках желудка, пилорических придатков и кишечника у пеляди из озер Светлое (43,3%) и Чесноково (100%) в лесоболотной зоне Тюменской области [Осипов, 1975; Размашкин и др., 1979].

3. Proteocephalus exiguus La Rue, 1911

Гельминты обнаружены в кишечнике пеляди из озер Кучак (100%) и Шапкуль (26—87,5%) Нижне-Тавдинского района [Кашковский и др., 1974; Альбетова, 1975; Размашкин и др., 1979], озер Сладкое, Полковниково, Яровское, Сетово, Безрыбное Казанского района Тюменской области [Альбетова, Осипов, 1980], из нерестово-выростного хозяйства Новосибирского водохранилища [Скрипченко, 1972; Кашковский, Размашкин, Скрипченко, 1974].

4. Proteocephalus sp.

В кишечнике пеляди были найдены плероцеркоиды паразита в озерах Сладкое (46%) и Малиновое (20%) на юге Тюменской области [Размашкин и др., 1979].

Класс Trematoda Rudolphi, 1808

1. Ichthyocotylurus erraticus (Rudolphi, 1809)

Tetracotyle intermedia Hughes, 1928

Метацеркарии паразита найдены на сердце и в почках у пеляди из озер Казанского района Тюменской области (Чебачье — 32,8%, Чихово— 87%, Зоткино, Сладкое — 88%) [Кашковский и др., 1974; Размашкин, 1975], из оз. Светлое в Уватском районе Тюменской области [Размашкин и др., 1979], из озер Аятское и Ирбитское Свердловской области [Кашковский, 1979].

2. Ichthyocotylurus pileatus (Rudolphi, 1802)

Tetracotyle diminuta Hughes, 1928

Метацеркарии паразита встречались на сердце, в почках и стенках плавательного пузыря у пеляди из озер Казанского озерного рыбхоза Тюменской области (Чебачье — 13%, Зоткино, Сладкое — 6,6%, Чихово — 13%) [Кашковский и др., 1974; Размашкин и др., 1979], из оз. Аятское (20%) Свердловской области и оз. Аракуль (6,6%) Челябинской области [Кашковский, 1979], из Карасукско-Бурлинской системы (Кривое, Чебачье, Хорошее) в Новосибирской области [Скрипченко, Нестеренко, 1977].

3. Diplostomum spathaceum (Rud., 1819)

Метацеркарии найдены в хрусталиках пеляди водоемов лесостепной зоны Тюменской области (озера Чебачье — 25,8%, Чихово — 6%, Зоткино, Сладкое — 53%, Малое Яровское — 6,6—20%, Полковниково — 73,3%, Безгусково — 13%, Мироново, Власово — 33%, Малиновое и выростной пруд «Южная Протока» — 100%), лесоболотной зоны области (Ипкуль

и Шапкуль — 73,6%) [Кашковский и др., 1974; Размашкин, 1975; Размашкин и др., 1979], прудовых хозяйств Челябинской области (20—90%), оз. Большая Индра (26,6%) Свердловской области, оз. Аракуль (14%) Челябинской области и других уральских озер [Кашковский и др., 1974; Кашковский, Колесова, 1975; Кашковский, 1979]; рыбоводных хозяйств Ленинградской области («Яжбелицы», «Ропша») [Куденцова, 1977], Нарвского рыбоводного завода (100%) [Бауер, 1960; Миндель, 1963], в Опочетском рыбхозе (100%) Псковской области [Бауер, 1960], рыбопитомниках Прибалтики [Богданова, 1975; Рейнсоне, Андрушайтис, 1959], прудах Бухтарминского нерестово-выростного хозяйства в Восточно-Казахстанской области [Брагина, 1966], озерах Карелии [Румянцев, 1973] и Карельского перешейка [Стрелков, 1967], Целиноградской и Кокчетавской области Казахской ССР [Смирнова, Фролова, 1972; Смирнова, Каирова, 1970].

4. Diplostomum paracaudum (Iles, 1959)

Cercaria paracauda Iles, 1959; Diplostomum macrostomum Shigin, 1965 (metacercaria); D. erythrophthalmi (Shigin, 1965) Shigin, 1969 (metac).

Метацеркарии гельминта обнаружены в хрусталиках пеляди из водоемов лесостепной зоны Тюменской области (озера Чихово — 67%, Чебачье — 29, Сладкое — 13, Власово и выростной пруд «Южная Протока» — 26%), из озер Кучак (53,3%) и Шапкуль (60%) в лесоболотной зоне Тюменской области [Размашкин и др., 1979], в рыбопитомнике «Симнос» Литовской ССР [Богданова, 1970], рыбопитомнике «Яжбелицы» и хозяйстве «Ропша» Ленинградской области [Куденцова, 1977].

5. Diplostomum paraspathaceum, Shigin, 1965

Метацеркарии паразита встречались в хрусталиках у сеголетков пеляди из Кызыл-Чиликского рыбхоза Челябинской области [Кашковский, Колесова, 1975], из Вешкелицкой группы озер в Карелии [Румянцев, 1973], из рыбопитомника «Симнос» Латвийской ССР [Богданова, 1970], из рыбопитомника «Яжбелицы» и хозяйства «Ропша» в Ленинградской области [Куденцова, 1977].

6. Diplostomum helveticum (Dubois, 1929)

Cercaria helvetica XV Dubois, 1929; Diplostomum indistinctum in sensu Shigin, 1961 (marita), Shigin, 1965 (metacercaria), Shigin, 1968 (cercaria).

Метацеркарии гельминта обнаружены в хрусталиках у пеляди из водоемов лесостепной зоны Тюменской области (озера Чихово — 6,6%, Чебачье — 5,9, Малое Яровское — 6,6, Безгусково — 6,6%, выростной пруд «Южная Протока»), из озер Кучак (3,5%) и Шапкуль (20%) в лесоболотной зоне области [Кашковский и др., 1974; Размашкин, 1975; Размашкин и др., 1979], из Карасинского и Чесменского рыбхозов Челябинской области [Кашковский, Размашкин, Скрипченко, 1974], из нерестово-выростного хозяйства Новосибирского водохранилища [Скрипченко, 1972], из озер Карасукско-Бурлинской системы (Кривое, Чебачье, Хорошее) в Новосибирской области [Скрипченко, Нестеренко, 1977], из рыбопитомника «Симнос» Литовской ССР [Богданова, 1970], из озер Вешкелицкой группы в Карелии [Румянцев, 1973], из рыбопитомника

«Яжбелицы» и хозяйства «Ропша» в Ленинградской области [Куденцова, 1977].

7. Diplostomum mergi Dubois, 1932

Метацеркарии встречались в хрусталиках у пеляди из рыбопитомника «Яжбелицы» и хозяйства «Ропша» Ленинградской области [Куденцова, 1977].

8. Diplostomum commutatum (Diesing, 1850)

Метацеркарии найдены в хрусталиках у пеляди из озер Чебачье (5,2%) и Сладкое (6,6%), озер лесостепной зоны и озер Кучак (5,2%), Шапкуль (6,6%), Светлое (6,6%) в лесоболотной зоне Тюменской области [Размашкин и др., 1979; Кашковский, Размашкин, Скрипченко, 1974], из прудовых хозяйств Северо-Запада и Прибалтики [Богданова, 1977].

9 Diplostomum pseudobaeri Razmaschkin et Andrejuk, 1978

D sp 1 Razmaschkin, 1974

Метацеркарии найдены в донной части глаз у пеляди из озер Чебачье (5,2%), Чихово (13%) и Власово (6,6%) в лесостепной зоне Тюменской области [Кашковский и др., 1974; Размашкин и др., 1979].

10. Diplostomum baeri Dubois, 1937

Метацеркарии обнаружены в донной части глаз у пеляди из рыбопитомника Иматозеро (100%) [Семенова, Железова, 1971].

11. Tylodelphys clavata (Nordmann, 1832)

Diplostomum clavatum Nordmann, 1832

Метацеркарии найдены в стекловидном теле у пеляди из озер Зоткино, Сладкое (40%), Полковниково (6,6%), выростного пруда «Южная Протока» (100%) в лесоболотной зоне и озер Кучак (8,7%) и Чел-Баш (5%) в лесоболотной зоне Тюменской области [Кашковский и др., 1974; Размашкин и др., 1978], из Опочецкого рыбхоза в Псковской области (15%) [Бауер, 1960], из рыбоводных хозяйств Северо-Запада и Прибалтики [Богданова, 1977], из Бухгарминского нерестово-выростного хозяйства в Восточно-Казахстанской области [Брагина, 1966].

12. Posthodiplostomum cuticola (Nordmann, 1832)

Этот неспецифичный для сигов метацеркарий найден у сеголетков пеляди в Сартланском озерном хозяйстве [Шаповалова, 1977].

13 Posthodiplostomum brevicaudatum (Nordmann, 1832)

Единичные метацеркарии этого неспецифического для сигов паразита обнаружены в глазах у сеголетков пеляди из оз. Горюново в Армизонском районе и из выростного пруда «Южная Протока» в Казанском районе Тюменской области.

Класс Nematoda Rudolphi, 1808

1. Camallanus lacustris (Zoega, 1776)

Найдены в кишечнике пеляди из озер Большой Уват и Светлое в лесоболотной зоне Тюменской области [Размашкин и др., 1979], из нерестово-выростного хозяйства Новосибирского водохранилища [Кашковский, Размашкин, Скрипченко, 1974].

Класс Crustacea J. Lamarck, 1801

1. Lernaea elegans Leigh-Sharpe, 1925[1]

Обнаружены у пеляди из Ужурского рыбопитомника в Красноярском крае [Пименова, 1970; Соболева, Завьялова, 1971], из нерестово-выростного хозяйства Новосибирского водохранилища и Новокузнецкого рыбхоза Кемеровской области [Скрипченко, 1972], из оз. Мироново в Сладковском районе Тюменской области [Размашкин и др., 1979], из озер Карасукско-Бурлинской системы (Кривое, Чебачье, Хорошее) в Новосибирской области [Скрипченко, Нестеренко, 1977].

2. Ergasilus sieboldi Nordmann, 1832

Найден на жабрах пеляди из озер Псковской и Новгородской областей (до 100%) [Абросов, Бауер, 1959; Абросов и др., 1963; Стрелков, 1964; Змерзлая, 1972], из Бухтарминского водохранилища в Восточно-Казахстанской области [Брагина, 1970], из прудов нерестово-выростного хозяйства Новосибирского водохранилища [Скрипченко, 1972; Кашковский и др., 1974], из озер Аракуль и Аятское в Челябинской области [Кашковский, 1979], из оз. Карес (37—75%) в Польше [Baturo, 1978].

3. Ergasilus briani Markewitsch, 1932

Обнаружен на жабрах пеляди из Приозерского рыбозавода (75%) Ленинградской области [Бауер, 1960], из нерестово-выростного хозяйства Новосибирского водохранилища [Скрипченко, 1972; Кашковский, Размашкин, Скрипченко, 1974], из озер Карасукско-Бурлинской системы (Кривое, Чебачье, Хорошее) в Новосибирской области [Скрипченко, Нестеренко, 1977].

4. Argulus foliaceus (Linnaeus, 1758)

Найден у пеляди из Нарвского рыбозавода (80%) в Ленинградской области [Бауер, 1960], из озер Вышкелицкой группы в Карелии [Румянцев, 1973], рыбхоза «Пуща Водица» на Украине [Лопухина, 1959], нерестово-выростного хозяйства Новосибирского водохранилища [Скрипченко, 1972], озер Чебачье (до 80%), Сладкое (13%), Власово (до 26%), Малиновое в лесостепной зоне и оз. Кучак (до 30%) в лесоболотной зоне Тюменской области [Кашковский и др., 1974; Размашкин и др., 1979], озер Ирбитское, Аракуль, Узункуль (6,6—40%) на Урале [Кашковский, 1979], озер Карасукско-Бурлинской системы (Кривое, Чебачье, Хорошее) в Новосибирской области [Скрипченко, Нестеренко, 1977], оз. Карес в Польше [Baturo, 1978].

5. Argulus coregoni Thorell, 1864

Один экземпляр паразита обнаружен у пеляди из хозяйств Северо-Запада и Прибалтики [Богданова, 1977].

---

[1] В перечисленных ниже первоисточниках лерний с пеляди ошибочно относили к L. cyprinacea.

Класс Lamellibranchia Blainville, 1814

1. Anadonta cygnea L.

Глохидии этих моллюсков встречались на пеляди оз. Аракуль в Челябинской области [Кашковский, 1979] и оз. Кучак Тюменской области [Размашкин и др., 1979].

* * *

Из приведенного систематического обзора паразитов следует, что у пеляди в пределах ее естественного ареала довольно разнообразно представлены цестоды (9 видов), трематоды (9 видов), ракообразные (6) и нематоды (5 видов). У пеляди, разводимой за пределами ее естественного ареала, преобладали инфузории (15 видов) и метацеркарии трематод (13 видов), отсутствовали скребни, встречался только один вид нематод Camallanus lacustris. Характерно, что из 72 видов паразитов, зарегистрированных у пеляди, только 13 встречались у этого вида рыб как в пределах их естественного ареала, так и за его пределами.

Такая резкая смена паразитофауны у акклиматизируемых рыб обусловлена тем, что для вселения в новые районы использовались икра и личинки рыб, полученные заводским способом инкубации икры. Поэтому акклиматизанты почти полностью утратили специфичных для данного вида рыб паразитов. Исключение составляют специфичные для сиговых метацеркарии Ichthyocotylurus erraticus и плероцеркоиды Diphyllobothrium dendriticum и D. ditremum, которые заносились в новые места расселения пеляди окончательными хозяевами этих гельминтов, рыбоядными птицами. Отмечен также случай заноса в новый район обитания специфичного для сигов вида Proteocephalus exiguus.

Болезни

Язвенная, или бугорковая, болезнь лососевых. Заболевание вызывает миксоспоридия Henneguya zschokkei, которая паразитирует в мускулатуре различных видов лососевых. Споры паразита овальные с закругленным передним и суженным задним концом, который переходит в хвостовые отростки. Размер спор без отростков 10—14×7—11 мкм.

У пораженных рыб в мышцах образуются крупные, размером до 2—4 см, овальные и округлые цисты, которые могут выступать над поверхностью тела в виде опухолей. После созревания спор цисты прорываются. Содержащаяся в них жидкость со множеством спор вытекает. На месте разрыва образуется язва. Попавшие в воду споры служат источником заражения других рыб.

У пеляди отмечены только спорадические случаи бугорковой болезни в естественном ареале этого вида рыб. Д. А. Размашкин и др. [1979] на р. Северной Сосьве наблюдали поражение этим заболеванием отдельных особей пеляди в августе. В мускулатуре больных рыб имелось от одной до пяти округлых опухолей диаметром до 4 см, которые выступали над

поверхностью тела. Они были заполнены довольно жидким кровянистым экссудатом, содержащим споры паразита. Иногда полость абсцесса достигала почек, что вызывало разрушение их тканей. Авторы высказывают предположение, что ярко выраженная воспалительная реакция вокруг цист возникает только после повторного заражения пеляди возбудителем. Предположение основывается на том, что в мясе рыб, имевших крупные абсцессы, одновременно обнаруживались старые сморщенные сухие цисты коричневого цвета со спорами H. zschokkei

Возможности борьбы с заболеванием рыб в речной системе крайне ограниченны. При возникновении эпизоотий заболевания следует проводить интенсивный отлов пораженного стада рыб.

Шишечная болезнь, вызываемая Thelohanellus pyriformis. Заболевание распространено среди карповых рыб (язь, елец). В отдельных случаях болезнь может распространяться и на стада сиговых рыб.

По клинической картине шишечная болезнь очень сходна с бугорковой болезнью лососевых.

Споры возбудителя заболевания, миксоспоридии Th. pyriformis, удлиненно-грушевидные, размером 13—15×6,0—7,5 мкм, с одной полярной капсулой. Вегетативные стадии узкие, длинные, мечевидные, иногда округлые, или овальные цисты, длиной до 3 см, располагаются в мускулатуре рыб. Зрелые цисты заполнены жидкостью белого цвета, содержащей множество спор паразита.

Массовая гибель пеляди, а также чира, сига и язя от этой болезни отмечена осенью 1940 г. на р. Ляпин (приток Северной Сосьвы) [Петрушевский, Бауер, 1948]. Эпизоотия вызвала резкое уменьшение численности пеляди в этом районе.

Борьба с заболеванием возможна только путем усиленного отлова охваченных эпизоотией популяций рыб.

Хилодонеллез. Возбудитель заболевания — ресничная инфузория Chilodonella cyprini, которая паразитирует на теле и жабрах рыб. Паразит встречается у многих видов пресноводных рыб. Вспышки заболевания довольно часты в прудовых хозяйствах среди разводимых рыб. Поражаются в первую очередь рыбы, имеющие плохую упитанность. Заболевание чаще развивается в зимне-весенний период при относительно низких температурах воды, реже в летние месяцы.

Вспышки заболевания среди пеляди довольно редки. А. М. Лопухина [1959] наблюдала энзоотии хилодонеллеза среди мальков пеляди, выращиваемой в прудах рыбхоза «Пуща Водица». Заболевание протекало в летний период при высоких температурах воды и сопровождалось отходом выращиваемых мальков. Довольно интенсивное заражение молоди пеляди Ch. cyprini отмечено в прудах экспериментального хозяйства в Польше [Migalo, 1978].

Для профилактики заболевания в первую очередь должны быть созданы благоприятные условия для хорошего роста и развития разводимой пеляди.

Ихтиофтириоз. Заболевание вызывает ресничная инфузория Ichthyophthirius multifiliis, которая паразитирует под эпителием кожи и жабр.

Болезнь широко распространена в прудовых, нерестово-выростных хозяйствах и рыбоводных заводах, реже она наблюдается в озерах.

Вспышки ихтиофтириоза среди личинок и сеголетков пеляди при их выращивании в прудах и бассейнах отмечены в рыбхозах «Ропша» и «Гостилицы» [Богданова, 1966], у сеголетков пеляди — в нерестово-выростном хозяйстве Новосибирского водохранилища [Скрипченко, 1972], в прудах Кызыл-Чиликского рыбхоза Челябинской области [Кашковский, Колесова, 1975]. Ю. А. Стрелков [1967] обнаружил значительное количество ихтиофтириусов на сеголетках пеляди, выращиваемых совместно с карпом в оз. Жемчужном на Карельском перешейке в Ленинградской области.

Вспышки ихтиофтириоза среди молоди пеляди могут возникать при ее совместном выращивании с зараженными ихтиофтириусами другими видами рыб, а также в тех случаях, когда «бродяжки» паразита поступают с водой в пруды или бассейны, в которых выращивается пелядь, из неблагополучного по этому заболеванию источника водоснабжения.

Исходя из этого, для профилактики ихтиофтириоза среди молоди пеляди не следует практиковать ее совместное выращивание с неблагополучным по ихтиофтириозу рыбопосадочным материалом других видов рыб. Для предотвращения заноса возбудителя с водой из источника водоснабжения рекомендуется проводить подачу воды через гравийно-песчаные фильтры. По данным О. Н. Бауера [1955], «бродяжки» ихтиофтириуса задерживаются слоем песка толщиной 25—40 см.

Триходинеллез и триходиниоз. Это протозойные заболевания, вызываемые паразитирующими на жабрах и теле рыб инфузориями из сем. Urceolariide родов Trichodina и Trichodinella.

У пеляди зарегистрировано 12 видов инфузорий указанного семейства. Заболевания отмечены при выращивании пеляди в озерах, прудах и бассейнах. Более часты случаи поражения жабр Trichodinella epizootica и T. subtilis, реже наблюдается массовое размножение на жабрах и теле рыб инфузорий рода Trichodina. Эти виды переходят к паразитированию на пеляди с местных или других видов разводимых рыб.

Эти инфузории могут встречаться у пеляди как в пресноводных, так и в осолоненных водоемах. Так, T. subtilis обнаруживается у рыб в водоемах с общей минерализацией воды до 5000 мг/л. Случаи интенсивного заражения пеляди этой инфузорией отмечены в водоемах с общей минерализацией воды до 1100 мг/л.

Энзоотии триходинеллеза, вызванные T. epizootica, наблюдались среди годовиков и сеголетков пеляди в прудах рыбхоза «Коваши», Приозерского рыбозавода и Кировском пруду в Ленинградской области [Куденцова, Юнчис, 1947]. Интенсивное заражение двухлетков пеляди T. subtilis (до 100 инфузорий в поле зрения микроскопа при увеличении 7×10) отмечено В. В. Кашковским в 1973 г. в оз. Ирбитское Свердловской области. Д. А. Размашкин наблюдал поражение сеголетков пеляди этим видом инфузорий (40—150 экз. в поле зрения микроскопа при увеличении 7×10) в озерах Чебачье, Власово, Дунькино на юге Тюменской области. В 1974 г. В. В. Кашковским отмечено поражение личинок пеляди Tricho-

dina acuta и T. nigra в одном из бассейнов Аракульского рыбозавода. На рыбах длиной 10,5—12 мм обнаружено до 1200 инфузорий.

Сеголетки пеляди при интенсивности заражения 10—25 экз. Trichodinella epizootica в поле зрения микроскопа при увеличении 7×40 и температуре воды 25° плавают у поверхности воды, скапливаются у водопадающих сооружений, рыбы совершают быстрые вращательные движения, выпрыгивают из воды, затем переворачиваются вверх брюхом и вскоре погибают [Куденцова, Юнчис, 1974].

Интенсивное поражение пеляди триходинеллами и триходинами наблюдается в тех случаях, когда сопротивляемость рыб ослаблена каким-либо стрессовым фактором (недостатком корма в результате плотной посадки рыб или значительного количества молоди местных рыб в водоеме, сильным прогревом воды, понижением содержания кислорода в воде) при условии, что в водоеме имеются соответствующие возбудители.

При интенсивном поражении пеляди триходинеллами и триходинами жабры рыб и поверхность тела покрываются слизистым налетом, снижается устойчивость рыб к недостатку кислорода. При недостатке кислорода в воде (что наблюдается при прогреве воды, в ночные часы, при транспортировке рыбопосадочного материала) возможна массовая гибель рыб.

Профилактика триходинеллеза и триходиниоза пеляди в водоемах должна основываться в первую очередь на создании для разводимой пеляди наиболее благоприятных условий существования. Намеченные для зарыбления личинками рыб озера должны быть максимально освобождены от местных рыб, недопустимо завышение норм посадки сиговых в водоемы. При выращивании пеляди в прудах должны быть приняты меры по повышению кормности этих водоемов, обеспечена удовлетворительная проточность прудов. Для предотвращения заражения личинок пеляди, содержащихся в бассейнах, целесообразно использовать различные способы обеззараживания поступающей в бассейн воды.

Тетраонхоз сиговых рыб. Заболевание вызывают паразитирующие на жабрах сиговых моногенетические сосальщики из семейства Tetraonchidae, Tetraonchus alaskensis.

Вспышка заболевания, сопровождавшаяся гибелью сильно пораженных рыб, наблюдалась осенью и в начале зимы 1973 г. в уральских притоках Нижней Оби, реках Сыне и Войкар [Размашкин, Кашковский, 1977]. Гельминтами была заражена пелядь старших возрастов (4+ и старше). Более интенсивное поражение отмечено около нерестилищ этого вида рыб в верховьях рек. Паразиты встречались также у чира, пыжьяна и нельмы.

Заражение рыб, вероятно, происходит в летний период в местах их нагула в соровой системе. В ноябре, ко времени нереста сиговых, моногенеи достигают довольно крупных размеров, вызывая (при высокой интенсивности заражения) разрушение жаберных лепестков и гибель рыб. У интенсивно пораженных тетраонхусами особей пеляди жаберные лепестки были отечными с многочисленными мелкими кровоизлияниями. Нередко отмечалось вторичное поражение жабр сапролегнией. По-види-

мому, летальный исход заболевания наступал при интенсивности заражения 1,5—2 тыс. паразитов на рыбу.

Возникновению вспышки заболевания в 1973 г. способствовала высокая численность стада пеляди, длительное пребывание в этом году рыб на местах нагула.

Для предупреждения массовой гибели рыб от этого заболевания необходим контроль за эпизоотическим состоянием стад пеляди, особенно в период их высокой численности. При угрозе возникновения эпизоотии заболевания следует интенсифицировать промысел пораженных популяций пеляди.

Ихтиокотилюроз (тетракотилез) лососевых. Это заболевание вызывают паразитирующие на сердце и в почках лососевых рыб метацеркарии Ichthyocotylurus erraticus.

Олсон [Olson, 1970] экспериментально установил, что в Северной Америке первым промежуточным хозяином гельминта могут быть моллюски Valvta lewisi. В Евразии роль первого промежуточного хозяина выполняет V. piscinalis Метацеркарии паразита зарегистрированы в Советском Союзе более чем у 30 видов и разновидностей лососевых. Окончательные хозяева гельминта — гагары, чайки и крачки.

Поражение метацеркариями I. erraticus широко распространено среди пеляди Оби, Енисея и Печоры. У обской пеляди отмечены случаи заражения отдельных рыб более чем 700 экз. метацеркарий. Рыбы старших возрастов бывают заражены интенсивнее, чем молодые особи.

Встречается этот паразит и у разводимой пеляди в незаморных и периодически заморных озерах в тех случаях, когда в этих водоемах обитает моллюск Valvata piscinalis. У сиговых, выращиваемых в заморных озерах и водоемах с водой кислой реакции, метацеркарии I. erraticus не встречаются.

У рыб, интенсивно пораженных метацеркариями, снижается упитанность, замедляется темп роста. В отдельных случаях в результате сильного поражения сердца и почек может возникать нарушение водного обмена. Заболевание опасно не только для рыб старшего возраста, но и для мальков рыб, у которых даже поражение единичными метацеркариями значительно снижает темп роста по сравнению со здоровыми рыбами.

В условиях юга Западной Сибири заражение мальков пеляди сформированными метацеркариями возбудителя отмечается уже в середине июня.

В озерных хозяйствах для борьбы с заболеванием следует применять меры по сокращению численности первых промежуточных хозяев гельминта, моллюсков Valvata piscinalis. Резкое падение численности этих моллюсков наблюдается в озерах после естественных или специально созданных зимних заморов. Вселенные в озера после зимнего замора сиговые рыбы оказываются либо совершенно свободными от паразита, либо лишь у отдельных рыб встречаются единичные экземпляры возбудителя.

Для профилактики заболевания совместно с сиговыми следует выращивать рыб, поедающих моллюсков: карпа, сазана, черного амура. В речных системах снизить заболеваемость рыб возможно за счет усиления промысла пораженного стада.

Диплостомозы. Это широко распространенные среди пресноводных рыб заболевания, вызываемые церкариями и метацеркариями трематод рода Diplostomum.

Роль первых промежуточных хозяев, в которых развиваются спороцисты с церкариями диплостом, выполняют различные виды моллюсков семейства Lymnaeide. Вторые промежуточные хозяева — рыбы, у которых метацеркарии паразитируют в хрусталиках, донной части глаз, головном и спинном мозге. Окончательными хозяевами паразита являются чайки, крачки и рыбоядные утки.

Заболевания могут протекать в двух формах: в форме острого церкариоза, который возникает у рыб при внедрении церкарий и их миграции к месту характерной локализации, и в форме паразитарной катаракты, которая развивается в результате паразитирования в глазах у рыб метацеркарий.

У пеляди зарегистрировано паразитирование 8 видов метацеркарий этого рода (см. систематический обзор паразитов пеляди). Наиболее часты энзоотии заболевания, вызванные церкариями и метацеркариями D. spathaceum и D. paracaudum. Заболевание более опасно для молоди пеляди. Рыбы старших возрастов во много раз устойчивее к заражению диплостомами, чем личинки и сеголетки. Гибель личинок пеляди происходит уже при внедрении нескольких церкарий диплостом. Заболевание, по данным А. А. Шигина [1977], наносит ощутимый ущерб рыбоводным хозяйствам при зараженности сеголетков сиговых в среднем 3—5 метацеркариями диплостом.

Пелядь по сравнению с другими видами сиговых рыб более устойчива к заражению диплостомами. При совместном выращивании пеляди с сигами-бентофагами последние заражаются метацеркариями диплостом в несколько раз интенсивнее, чем пелядь [Богданова, 1975; Румянцев, 1978].

Энзоотии диплостомозов среди молоди пеляди, выращиваемой в прудах, отмечены многими авторами [Бауер, 1960; Богданов и Касесали, 1973; Богданова, 1975; Андреюк, 1981]. Наблюдали вспышки заболевания среди молоди пеляди и в озерах-питомниках [Семенова и Железова, 1971; Добровольский, 1971; Румянцев, 1978].

При протекании заболевания в форме острого церкариоза наблюдается беспокойство мальков, у них нарушается координация движений, затем наступает паралич, мальки опускаются на дно и гибнут. На теле у рыб обнаруживаются точечные кровоизлияния. При вскрытии недавно погибших рыб молодые метацеркарии могут быть обнаружены в тканях жабр, головном и спинном мозге, в хрусталиках, под кожей и в других тканях

При хронической форме заболевания наблюдается помутнение хрусталика, его разрушение, изъязвление роговицы и выпадение хрусталика.

Рыбы из-за потери зрения плохо питаются, отстают в росте. Возможна гибель рыб Пораженные рыбы в первую очередь выедаются рыбоядными птицами.

Борьба с заболеванием проводится путем сокращения в неблагополучных водоемах первых, промежуточных хозяев диплостом — моллюсков семейства Lymnaeidae и уменьшения на водоемах количества окончательных хозяев паразита — рыбоядных птиц Но, учитывая, что истребление чаек, крачек и рыбоядных уток может быть оправдано лишь в редких случаях, основным методом борьбы с диплостомозами являются мероприятия по борьбе с первыми промежуточными хозяевами гельминта.

Для уничтожения моллюсков в прудах могут применяться моллюскоциды [Каменский, 1968; Мусселиус, Лаптев, 1967; Семенова, 1965]. Для предотвращения заноса моллюсков в пруды используются сороуловители на водоподающих сооружениях. Для снижения численности моллюсков ведут борьбу против излишнего зарастания прудов высшей водной растительностью, проводят работы по улучшению общего санитарного состояния прудов.

При выращивании пеляди в озерах для снижения численности моллюсков возможна обработка прибрежных участков водоема медным купоросом [Румянцев, 1978], выращивание совместно с пелядью рыб, питающихся моллюсками (карп, сазан, черный амур), сокращение зарастаемости водоемов высшей водной растительностью.

При подборе водоемов для выращивания пеляди необходимо учитывать эпизоотическое состояние озер по диплостомозам и подбирать под питомники наиболее благополучные по этому заболеванию водоемы.

Протеоцефалез сиговых. Возбудитель заболевания — цестода Proteocephalus exiguus, которая паразитирует в пилорических придатках и кишечнике сиговых рыб.

Первыми промежуточными хозяевами этого гельминта являются различные виды циклопов [Аникеева, 1975; Альбетова, Юхнева, 1976], окончательными хозяевами — сиговые рыбы.

Паразит широко распространен у пеляди в пределах ее естественного ареала. Однако случаи заболеваний, вызванные этим паразитом, зарегистрированы только у разводимой пеляди. Отмечено поражение мальков пеляди, выращиваемых в садках, установленных в неблагополучном по протеоцефалезу сиговых оз. Кучак (Тюменская обл.). Источником заражения явился планктон, используемый для кормления молоди. У сильно зараженных мальков наблюдалась закупорка кишечника гельминтами [Размашкин, 1975]. По данным Л. М. Альбетовой [1975], молодь пеляди начинает заражаться протеоцефалюсами с 20-дневного возраста, когда она становится способной заглатывать циклопов.

У рыб старших возрастов в оз. Кучак отмечены случаи очень интенсивного заражения: более 31 тыс. плероцеркоидов и взрослых гельминтов в одной рыбе [Альбетова, 1977]. У взрослых рыб при интенсивной инвазии в одних случаях наблюдается снижение упитанности, в других — паразитарное ожирение.

Для предупреждения распространения заболевания не следует разрешать перевозки сиговых рыб из неблагополучных по этому паразиту водоемов в благополучные. Возможна лишь перевозка полученных при заводской инкубации икры личинок сиговых в первые 10—15 дней после выклева. При условии, что вода, в которой перевозятся личинки, свободна от циклопов.

Для предупреждения поражения мальков пеляди портеоцефалюсами при выращивании рыб в садках и бассейнах не следует использовать для кормления молоди планктон, отловленный в неблагополучном по заболеванию водоеме. Неблагополучные озера целесообразно зарыблять годовиками сиговых рыб. Совместно с пелядью следует выращивать сиговбентофагов, которые после перехода на питание бентосом меньше заражаются протеоцефалюсами, а также рыб других семейств, которые не подвержены заражению P. exiguus.

Эргазилез. Заболевание вызывают паразитирующие на жабрах многих видов рыб самки паразитических рачков рода Ergasilus.

У пеляди паразитируют два вида рачков этого рода,— E. sieboldi и E. briani. Более часты энзоотии заболевания, вызванные первым видом. Иногда у рыб одновременно встречаются оба вида рачков. Паразитирующие самки питаются жаберной тканью и кровью рыб.

Процесс развития рачков происходит со сложным метаморфозом через 3 науплеальные, 5 копеподитных стадий, циклопоидных самок и самцов. При переходе из одной стадии в другую происходит линька.

По данным Е. И. Змерзлой [1972], при температуре 17,7—20,1° продолжительность развития E. sieboldi с момента выклева из яиц до свободно живущих самок равна 22 дням. В условиях Псковской области рачки дают две генерации в год.

Вспышки эргазилеза пеляди наблюдаются при ее многолетнем выращивании в мелководных, хорошо прогреваемых озерах, в которых у местных рыб встречается возбудитель заболевания. Энзоотии отмечены у пеляди в озерах Псковской, Новгородской и Ленинградской областей [Абросов, Бауер, 1959; Абросов и др., 1963; Стрелков, 1964; Змерзлая, 1972], оз. Аракуль в Челябинской области [Кашковский, 1979]. Заболевание наблюдалось также у сеголетков пеляди в прудах нерестово-выростного хозяйства Новосибирского водохранилища [Кашковский, Размашкин, Скрипченко, 1974].

При высокой интенсивности заражения пеляди рачками они паразитируют не только на жабрах рыб, но и у основания парных плавников, вокруг ануса, глаз и в обонятельных ямках.

Меры борьбы с этим заболеванием у пеляди разработаны недостаточно. Для предупреждения проникновения возбудителя в пруды из источника водоснабжения с местными видами рыб рекомендуется на водоподающих сооружениях устанавливать рыбосороуловители. В озерных хозяйствах для многолетнего выращивания пеляди следует подобрать озера, в которых у рыб не встречается возбудитель заболевания, а также водоемы с большими глубинами. Е. И. Змерзлая [1972] рекомендует в неблагополучных по заболеванию озерах проводить отлов рыб в зимний

период, так как при этом изымается из водоема максимальное количество рачков.

Лернеоз. Заболевание вызывают самки паразитических рачков рода Lernaea.

По мнению А. В. Поддубной [1978], на территории РСФСР у рыб встречаются в основном два вида рачков этого рода. Орин — узкоспецифичный вид L. cyprinacea, основным его хозяином является золотой карась; второй вид — L. elegans — паразитирует у многих видов рыб. Вспышки лернеоза среди пеляди могут возникать при ее заражении L. elegans.

При развитии рачки проходят 3 науплеальные и 5 копеподитных стадий. Личиночные стадии временно живут на коже и жабрах различных рыб.

Вспышка лернеоза у пеляди наблюдалась в Ужурском рыбопитомнике в Красноярском крае [Соболева, Завьялова, 1971; Пименова, 1970]. Рачками были поражены сеголетки и рыбы старших возрастов. С возрастом интенсивность заражения рыб увеличивалась. Максимальная интенсивность инвазии у сеголетков была 15 экз. паразитов. На одной взрослой самке пеляди были обнаружены 98 рачков. Пораженные сеголетки пеляди имели более низкий темп роста и упитанность по сравнению со здоровыми: в одном и том же пруду вес первых был 22 г, вторых — 40 г, коэффициент упитанности (по Фультону) — соответственно 1,27 и 2,25. У пораженной пеляди рачки чаще прикреплялись у основания плавников, на челюстях и у анального отверстия. На месте внедрения паразита имелись кровоточащие язвы. У сеголетков паразит часто вызывал прободение стенок полости тела.

Для профилактики заболевания при выращивании пеляди в прудах необходимо проводить общие профилактические мероприятия: охрану хозяйства от заноса в него возбудителя с заводимыми рыбами; при наличии в источнике водоснабжения возбудителя устанавливать на водоподающих сооружениях фильтры; не допускать совместного выращивания молоди и рыб старших возрастов; весной пруды заливать за неделю до посадки в них рыб, при этом попавшие в пруд личинки паразита погибают без хозяина на 4—5-й день [Бауер и др., 1977].

Опыта применения при выращивании пеляди для борьбы с этим заболеванием химиотерапевтических препаратов не имеется.

Аргулез. Возбудитель заболевания — паразитические рачки рода Argulus. У пеляди встречаются 2 вида рачков этого рода,— A. foliaceus и A. coregoni. Рачки паразитируют на коже и жабрах рыб.

Самки паразита прикрепляют кладки яиц к находящимся под водой различным предметам. Развитие яиц A. foliaceus при температуре 14° продолжается 35 дней, при 16° — 28 и при 19° — 21 день; метаморфоз личинок до 9-й личиночной стадии происходит при 14° за 36 дней, при 16°— за 27 дней и при 19° — за 22 дня; самки аргулюсов откладывают яйца 2 раза; взрослые особи, откладывавшие яйца, отмирают к осени. Самки после спаривания с самцами начинают откладывать яйца при температуре 16—17°. Развитие яиц приостанавливается при температуре ниже 14°,

а метаморфоз личинок не происходит при температуре воды ниже 8°; прерванное осенью развитие возобновляется при подъеме температуры воды выше указанных показателей [Stammer, 1959].

У пеляди отмечены только вспышки аргулеза, вызванные A. foliaceus. Энзоотии заболевания наблюдались среди сеголетков пеляди в прудах хозяйства «Пуща Водица» на Украине [Лопухина, 1959], у сеголетков и годовиков пеляди в хозяйствах Латвии [Богданова, 1977], у сеголетков и двухлетков пеляди в нерестово-выростном хозяйстве Новосибирского водохранилища [Скрипченко, 1972]. В Тюменской области заболевание отмечено у сеголетков пеляди, подращиваемых в садках и бассейнах на оз. Кучак, а в 1974 г.— и у взрослой пеляди из этого озера. Максимальная интенсивность инвазии взрослой пеляди была 155 экз. аргулюсов. Возникновению вспышки заболевания способствовали высокая численность разводимых и местных рыб в озере и необычные погодные условия. Среднемесячная температура воды в июле была 24,3°, максимальная температура воды — 29,2°. Аргулез в 1977 г. наблюдался у личинок и мальков пеляди в оз. Чебачье. В мае личинки пеляди были поражены личинками аргулюсов на 80% при интенсивности до 5 экз. паразитов. Отмечена гибель личинок пеляди [Размашкин и др., 1979]. Анализ сроков находок на рыбах личинок и половозрелых аргулюсов и сопоставление этого материала с литературными данными [Stammer, 1959] о сроках развития рачка показали, что ранней весной в озерах имеются отложенные в конце предшествующего летнего сезона яйца и находящиеся на различных стадиях развития личинки аргулюсов. Массовый выход личинок аргулюсов из перезимовавших яиц происходит при первом прогреве воды в прибрежной зоне до 14°. Заражение этими личинками и вызывает энзоотии аргулеза молоди сиговых рыб.

Аргулюс своим хоботком прокалывает кожу и питается кровью рыб. В местах проколов развиваются воспаление, усиленное отделение слизи, кровоизлияния, некроз пораженных участков кожи. На теле рыб образуются мелкие ранки и язвочки. Через хоботок в ранку попадает выделяемый паразитом токсически действующий на рыб секрет.

Для профилактики аргулеза при выращивании пеляди в прудах не следует проводить посадок молоди со старшевозрастными группами рыб — носителями возбудителя; вода в пруды должна подаваться через рыбосороуловители, препятствующие проникновению в пруды сорных рыб, а при необходимости — через фильтрующие устройства, задерживающие аргулюсов. После осеннего облова пруды спускают и просушивают, дезинфицируют хлорной или негашеной известью неспускные участки для уничтожения кладок яиц аргулюсов. Учитывая, что массовый выход личинок аргулюсов происходит при первом весеннем прогреве воды в прибрежной зоне до температуры 14°, для профилактики аргулеза личинок пеляди их посадку в неблагополучные по заболеванию озера следует проводить через 4—5 дней после прогрева воды. Посадку годовиков сигов в неблагополучные озера следует также проводить после первого весеннего прогрева воды до 14°. Опыта применения химиотерапевтических препаратов для освобождения пеляди от аргулюсов не имеется.

Пелядь как источник заболеваний человека

Дифиллоботриоз. У пеляди в пределах ее естественного ареала довольно часто отмечается заражение плероцеркойдами Diphyllobothrium dendriticum. Первым промежуточным хозяином этого гельминта являются различные виды циклопов, вторым промежуточным хозяином — многие виды лососевых рыб, основные окончательные хозяева паразита — чайки. Но гельминты этого вида могут развиваться и в кишечнике человека, вызывая у него тяжелое заболевание. Дифиллоботриоз, вызываемый D dendriticum, часто встречается у населения северных районов Европы и Азии.

При акклиматизации пеляди в водоемах, где до этого не обитали лососевые рыбы, отмечаются случаи заноса возбудителей дифиллоботриоза рыбоядными птицами, что ведет к возникновению новых природных очагов заболевания. Заражение разводимой пеляди плероцеркойдами D. dendriticum зарегистрировано во многих озерах [Размашкин и др., 1979; Румянцев, 1973; Клебановский и др., 1977].

Меры профилактики заражения пеляди плероцеркоидами дифиллоботриид не разработаны. Предлагаемая В. И. Ходаковой [1968] обработка непроточных водоемов или отдельных их участков хлорофосом (3 г на 1 м^3) неприемлема для водоемов, в которых обитают сиговые, так как летальная концентрация для сиговых рыб этого препарата ниже предлагаемой.

Для предотвращения заражения людей D dendriticum рыбы, добываемые в неблагополучном по этому гельминтозу водоеме, должны обезвреживаться перед поступлением в торговую сеть за счет замораживания или посола.

Гаффская (Юксовская, Сартланская) болезнь. Это довольно редко встречающееся заболевание человека и животных возникает иногда при употреблении в пищу пресноводных рыб. За последнее десятилетие отмечено две вспышки заболевания людей и животных, источником которых явилась выращиваемая в озерах пелядь.

У человека болезнь начинается с внезапного приступа мышечных болей, паралича или глубоких парезов; сопровождается обильным потоотделением; моча у больных приобретает красно-коричневый или темно-коричневый цвет. Летальный исход наблюдается в 1—2% случаев.

Этиология заболевания до последнего времени была окончательно не выяснена. Предполагалось, что при изменении гидрологического режима водоема в результате массового развития некоторых видов спорыньи, синезеленых водорослей или вымывания ядовитых продуктов из грунта затопленных участков в воду попадает какое-то токсическое вещество, которое затем, трансформируясь через планктон, накапливается в рыбах [Берман, Струсевич, 1957]. В настоящее время считается [Биргер и др., 1973], что причиной токсичности рыб является наличие в их мясе большого количества тиаминазы, которая накапливается в рыбах при массовом развитии в водоеме синезеленых водорослей. Поступившая с мясом рыб в организм человека тиаминаза создает состояние гиповитаминоза B_1. При определенном комплексе внешних условий (физическая нагруз-

ка, охлаждение организма) гиповитаминоз переходит в глубокий авитаминоз.

Гаффская болезнь людей, кошек и собак в результате потребления сеголетков пеляди, выращенных в оз. Ипкуль Курганской области, наблюдалась в 1970 г. [Кузнецов, Зарубин, 1971]. Благодаря оперативной постановке диагноза и введению запрета на вылов рыб из озера заболевание удалось быстро прекратить.

В 1975 г. вспышка этого заболевания среди людей, кошек, собак и песцов наблюдалась в Мамонтовском районе Алтайского края. Заболевание возникло при потреблении пеляди из оз. Островное. В период, предшествовавший вспышке заболевания, в оз. Островном отмечалось увеличение «цветения» воды, в основном за счет массового развития Microcystis и Aphanizomenon. Возникновение «цветения» воды в озере было связано с сокращением проточности водоема, поднятием уровня воды и затоплением прибрежных низин. «Цветению» воды способствовало также увеличившееся поступление в водоем биогенов за счет более интенсивного использования в последние годы минеральных удобрений сельским хозяйством.

При возникновении Гаффской болезни среди людей и животных следует запрещать вылов рыб в неблагополучных озерах сроком не менее чем на 1 год. Запрет снимать после получения двукратного отрицательного результата биопробы на кошках и мышах. На неблагополучных водоемах следует принимать меры против массового развития синезеленых водорослей, «цветения» воды.

Заключение

Данная монография — первая попытка комплексного анализа одного из ценных представителей сиговых рыб нашей страны. Она представляет результат совместных усилий специалистов в разных областях науки, однако все главные вопросы систематики и экологии пеляди изложены на единой методологической основе. Как и всякое обобщение, проведенное с доступной для его авторов степенью точности, оно может содержать некоторые спорные положения. Однако авторы взяли на себя смелость сделать некоторые теоретические обобщения, так как они могут послужить началом будущих исследований, выполненных на более высоком научном уровне, способствуя тем самым развитию науки.

При составлении монографии выявились некоторые пробелы в исследованиях и отдельные методические погрешности в сборе материала предыдущих исследований, поэтому в ней большое внимание уделяется методическим вопросам при сборе данных по морфометрии, питанию, росту и созреванию сиговых рыб. Из-за ограничений в объеме в книге не нашли отражения вопроса биохимии, генетики и селекции пеляди, которые могут составить второй том; кроме того, некоторые из них подробно рассматриваются в обзорных статьях сборника «Биология сиговых рыб» [1988].

Большое внимание в книге уделено описанию ареала пеляди и освоения ею новых мест обитания. Современный ареал сиговых рыб, и пеляди в том числе, не охватывает все водоемы, пригодные для их обитания. В силу разных исторических причин отдельные водоемы оказались без сиговых рыб, хотя по своим гидрохимическим и температурным условиям они вполне отвечают требованиям для обитания сиговых рыб (альпийские озера, Севан, озера Памира и Алтая). Поэтому не случайно, что они здесь успешно акклиматизировались, образовав стада рыб с естественным воспроизводством. Проведена ревизия морфометрических признаков, которая позволила отбросить сомнительные данные, имеющиеся в литературе; заново дается описание некоторых морфологических структур пеляди и кариотипа пеляди. На современном уровне дается анализ питания и пищевых взаимоотношений, предлагается новый подход к изучению темпа роста, а новые данные по выращиванию пеляди позволяют по-иному подойти к оценке формообразования и появлению тугорослых особей у пеляди. Впервые приводится полный список паразитов пеляди и дается описание ее заболеваний.

В последние годы перед ихтиологами встают новые задачи, из которых следует выделить две главные: управление водными экосистемами и экологическое прогнозирование. Авторы надеются, что монография «Пелядь» будет полезной многим биологам, в особенности изучающим продуктивность пресных вод, а также практикам рыбного хозяйства.

Накопленный опыт совместной работы в рамках проекта «Вид в ареале» будет полезным и при подготовке следующих публикаций в этой серии.

В заключение следует отметить перспективность непрерывных исследований вида на протяжении его ареала по единой программе. Это углубляет наши знания о виде и открывает широкие возможности для использования этих данных для индикации современного состояния пресноводных экосистем и прогнозирования их изменений в условиях все возрастающего антропогенного воздействия. Лишь при рациональном использовании биоресурсов и при широком развитии эколого-экономических обоснований всех проводимых хозяйственных мероприятий можно сохранить естественные популяции сиговых рыб и обеспечить молодью наши сиговые товарные хозяйства в будущем.

Литература

Абросов В Н. Изучение биологии и экологии пеляди в связи с ее акклиматизацией//Изв. Гос. НИОРХ. 1967. Т. 62. С. 79—89.

Абросов В. Н , Агапов И. Д , Бурик П. С. Промысловый возврат пеляди и чудского сига//Науч -техн. бюл. ГосНИОРХ. 1960. № 12 С. 53—54.

Абросов В Н , Бауер О. Н Эргазилез пеляди в озерах Псковской области//Изв. ГосНИОРХ. 1959. Т. 49. С. 213—216.

Абросов В Н., Бауер О. Н , Биккулус Р. И , Павлова И. А. Новые наблюдения над эргазилезом пеляди в озерах Ленинградской области//Там же. 1963. Т. 54. С. 100—105.

Александрова Е. Н., Кузнецов В. В. Естественная гибридизация сиговых рыб// Природа. 1964. № 8. С. 10—12.

Алексеев Г. А Суточный ритм питания двухлеток пеляди и пелчира в озере Малый Окунек//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 222. С. 31—37.

Алексеев Г. А. Весовой рост двухлеток пелчира и пеляди при совместном выращивании в малых озерах Северо-Запада//Там же 1985 Вып. 231. С. 113—120.

Алексеев В Р , Потина И. И. Использование структурных показателей зоопланктона для оценки нагрузки со стороны планктоноядных рыб//Там же. 1986 Вып. 245. С. 68—75.

Алтухов К. А , Бенько К. И , Булатович М А. О приживании радужной форели и пеляди в карповых прудах западных областей Украинской ССР//Вопр. ихтиологии. 1968 Т. 8, вып. 5. С 911—918.

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.· Наука, 1983. 280 с.

Альбетова Л. М. О протеоцефалезе сигов в озере Кучак Нижне-Тавдинской группы Тюменской области//Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 93. С. 105—107.

Альбетова Л. М. О динамике заражения пеляди озера Кучак Proteocephalus exiguus La Rue, 1911 (Cestoda, Proteocephalidae)//Тез. докл. Всесоюз. совещ. по инвазионным болезням рыб. М., 1977. С. 3—5.

Альбетова Л М , Осипов А. С. Протоцефалез сигов и пути его распространения в озерных хозяйствах Тюменской области//Основные направления развития товарного рыбоводства Сибири: Тез. докл. Тюмень, 1980 С. 78—80.

Альбетова Л М , Юхнева В С Роль циклопов озера Кучак в циркуляции возбудителя протеоцефалеза//Фауна и экология животных Тюменской области. Тюмень, 1976 С. 117—124. (Науч. тр. Тюмен. гос. ун-та; Сб 31).

Амиркулов Х Некоторые результаты вселения пеляди в Нурекское водохранилище//Изв АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1980. № 4. С. 101—104.

Амстиславский А. З , Иванов Ю. Н. О гибриде между ледовитоморским сигом Coregonus lavaretus pidschian (Gmelin) и пелядью Coregonus peled (Gmelin) в низовьях р. Оби//Биология и продуктивность водных организмов: Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР 1970 Вып. 72 С 52—55.

Амстиславский А З , Шишмарев В М. Гибридизация сиговых рыб в естественных условиях//Проблемы генетики и селекции на Урале· Информ. материалы. Свердловск· УНЦ АН СССР, 1977. С. 141—143.

Андреев В Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.· Наука, 1980 142 с.

Андреев В. Л. Анализ эколого-географических данных с использованием теории нечетких множеств. Л.: Наука, 1987. 154 с.

Андреев В. Л., Решетников Ю С Исследование внутривидовой и морфологической изменчивости сига Coregonus lavaretus (L) методами многомерного статистического анализа//Вопр. ихтиологии. 1977 Т. 17, вып 5. С. 862—878.

Андреюк Г. И. Морфология и биология церкарий рода Diplostomum и некоторые вопросы эпизоотологии диплостомозов рыб в озерах юга Тюменской области: Автореф. дис. .. канд. биол. наук М : ВИГИС, 1981. 22 с.

Андреяшкин Ю Г., Козлова И. В , Шилкова Е. В Степень выедания планктонных рачков молодью пеляди в озере// Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л : ГосНИОРХ, 1983. С. 150—155.

Анрдияшев А. П. О методике функционально-морфологического исследования глоточного аппарата костистых рыб// Зоол. журн. 1944. Т. 23, вып. 6. С. 319—329.

Андрияшев А. П. О работе глоточного аппарата у некоторых хищных пелагических рыб//Природа. 1945. № 2. С. 68—70.

Андрияшева М. А. Селекционно-генетический анализ популяции ендырской пеляди по сроку нереста//Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 130. С. 5—14.

Андрияшева М. А. Актуальные проблемы разведения и селекции сиговых рыб// Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 192—204.

Андрияшева М. А., Мантельман И. И., Кайданова Т. И. и др. Селекционно-генетические исследования некоторых сиговых рыб//Биологические основы рыбоводства: Проблемы генетики и селекции. Л.: Наука, 1983. С. 146—166.

Андрушайтис Г. П. Акклиматизация ценных промысловых рыб в водоемах Латвийской ССР//Изв. ГосНИОРХ. 1964. Т. 57. С. 175—179.

Андрушайтис Г. П. Акклиматизация пеляди в водоемах Латвийской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1966. 18 с.

Аникеева Л. В. Промежуточные хозяева цестод Proteocephalus exiguus La Rue (1911)//Вторая Всесоюз. конф. молодых ученых по вопр. сравн. морфологии и экологии животных: Тез. докл. М.: Наука, 1975. С. 3—4.

Анчутин В. М. Опыт интродукции пеляди в водоемах Иркутской области//Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск, 1969. С. 93—95.

Афанасьева Л. Ч., Савостьянова Г. Г. Согом-Ендырские озера//Рыбохозяйственные исследования озер Тюменской области. Тюмень: Тюмен. кн. изд-во, 1960. С. 118—160.

Бабий А. А., Юшкова Г. В., Новосельцева Р. И., Гордеева Л. Н. Питание и пищевые взаимоотношения сиговых в малых озерах//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 222. С. 132—141.

Балашев Р. И. Итоги и перспективы выращивания пеляди в озерах Ленинградской области//Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 41—49.

Балашев Р. И., Головков Г. А. Перспективное значение реципрокных гибридов пеляди и чира в озерном рыбном хозяйстве//Там же. 1976. Т. 118. С. 52—58.

Барсуков В. В., Световидов А. Н. Изменение длины и пропорций тела рыб при фиксации//Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6, вып. 3. С. 486—496.

Бауер О. Н. Новые места нахождения и новые хозяева Acanthobdella peledina G//Зоол. журн. 1942. Т. 21, вып. 6. С. 282—283.

Бауер О. Н. Паразиты рыб реки Енисея// Изв. ГосНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 97—156.

Бауер О. Н. Ихтиофтириус в прудовых хозяйствах и меры борьбы с ним//Изв. ВНИОРХ. 1955. Т. 36. С. 184—223.

Бауер О. Н. О заболеваниях молоди сиговых рыб при выращивании в прудах// Науч.-техн. бюл. ГосНИОРХ. 1960. № 12. С. 48—51.

Бауер О. Н., Муселиус В. А., Николаева В. М., Стрелков Ю. А. Ихтиопатология. М.: Пищ. пром-сть, 1977. 432 с.

Бельтенев А. Е., Ерофеев Ю. Я. Донная фауна удобряемого озера Сабелец и ее роль в питании пеляди (Coregonus peled Gmelin)//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1985. Вып. 231. С. 105—112.

Белых Ф. И. Озеро Лама и его рыбохозяйственное использование//Тр. Ин-та поляр. земледелия. Сер. «Промысл. хозво». 1940. Вып. 11. С. 73—100.

Беляев В. И., Венглинский Д. Л. Морфологические особенности пеляди бассейна реки Северной Сосьвы//Закономерности роста и морфологические особенности рыб в различных условиях существования: Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1976. Вып. 99. С. 12—22.

Берг Л. С. Список рыб Колымы//Ежегодник Зоол. музея. 1908. Т. 13. С. 70—107.

Берг Л. С. Рыбы бассейна Хатанги//Материалы Комиссии АН СССР по изучению Якутской АССР. Л., 1926. Вып. 2. С. 1—22.

Берг Л. С. Карликовые самцы у рыб//Природа. 1937. № 8. С. 96—100.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 466 с.

Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1955. Т. 20. С. 7—286.

Бергельсон Б. О. Создание маточных стад пеляди в водоемах Калининской области//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 202. С. 91—104.

Бергельсон Б. О., Никаноров Ю. И. Половое созревание и нерест пеляди (Coregonus peled (Gmelin)) в озере Лохово

Калининской области//Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып 2(55). С 276—284.

Березовский А. И. О сиговых (g. Coregonus) реки Енисея//Тр. Сиб. ихтиол. лаб. Красноярск, 1924. Т. 2, вып. 1. С. 81—97.

Берман Ю. З., Струсевич А. В. Сартланская болезнь//Тр. Новосиб. мед. ин-та и Барабин. отд-ния ВНИОРХ. 1957. Т. 28. С. 1—111.

Биргер Т И., Маляревская А. Я., Арсан О. М К этиологии Гаффской (Юксовской-Сартландской) болезни//Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, вып 2. С. 115—126.

Богданов В Д. Экология сиговых рыб Нижней Оби в первый год жизни: Автореф дис. .. канд. биол наук. Свердловск, 1982. 17 с.

Богданов В. Д Видовые особенности личинок некоторых сиговых (Coregoninae) рыб на этапе вылупления//Вопр. ихтиологии. 1983а. Т 23, вып. 3. С. 449—459.

Богданов В. Д Выклев и скат личинок рыб уральских притоков Нижней Оби// Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983б. С. 55—79.

Богданов В Д, Добринская Л. А, Лугаськов А. В. и др. Аспекты изучения экосистемы реки Манья. Препр. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 70 с.

Богданова Е. А. Паразитофауна сигов-акклиматизантов при прудовом выращивании на Северо-Западе и в Прибалтике и ее особенности//Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 214—231.

Богданова Е А. Паразиты и инвазионные болезни лососевых и сиговых в рыбоводных хозяйствах//Там же. 1977. Т. 120. С. 1—161.

Богданова Е. А, Касесалу Ю. П. О паразитофауне и заболеваниях рыб на рыбоводных предприятиях Эстонской ССР//Лимнология Северо-Запада СССР. Таллинн· АН ЭССР, 1973. Т. 1 С. 63—66.

Богданова Л. С. Питание и пищевые отношения пеляди и других рыб Валдайского озера//Изв. ГосНИОРХ. 1976 Т. 118. С. 67—79.

Богданова Л. С. О переходе на экзогенное питание личинок сига-лудоги Coregonus lavaretus ludoga Poljakov//Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып 3. С. 576—581.

Богданова Л. С О морфоэкологической специализации процесса перехода личинок рыб на экзогенное питание//Экологическая пластичность половых циклов и размножение рыб. Л.: ГосНИОРХ. 1975. С. 146—160.

Богданова Л С. Питание и пищевые отношения пеляди и других рыб Валдайского озера//Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 118. С. 67—79.

Болотова Н Л. Питание пеляди в некоторых озерах Вологодской области//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ 1982 Вып. 182. С. 59—69.

Болотова Н Л. Питание личинок пеляди при выдерживании в садках//Биоценология рек и озер Волжского бассейна. Ярославль Верхне Волж. кн. изд-во. 1985. С. 86—97.

Болотова Н. Л. Взаимоотношения рыб с кормовой базой малых озер, заселяемых сигами: Автореф. дис ... канд. биол. наук. М., 1986. 19 с.

Болотова Н Л Факторы, влияющие на выбор жертвы пелядью//Биология сиговых рыб. М. Наука, 1988. С. 114—144.

Болотова Н. Л, Литвин А. И. Использование зоопланктона пелядью в малых озерах Вологодской области//Сб науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 182. С. 84—93.

Болотова Н Л, Нагаева Т. Н Использование бентоса пелядью, вселенной в малые озера Вологодской области//Проблемы рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов Северо-Запада европейской части СССР. Петрозаводск: Карел. фил АН СССР, 1984 С. 25—27.

Борисов П Г Рыбы реки Лены//Тр. Комиссии АН СССР по изучению Якутской АССР. Л., 1928 Вып. 3. С. 1—181.

Бородина Р П, Ширинская Н. И. О питании и пищевых взаимоотношениях рыб оз. Кыдбыйы Центральной Якутии//Продуктивность экосистем и охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1975. С. 85—86.

Боярских Н. А, Толонбаев С. Б. Предварительные данные о питании рыб в оз. Сон-Куль//Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1977. С. 67—77.

Брагина Е. В. Эпизоотическое состояние Бухтарминского нерестово-выростного хозяйства//Болезни рыб и меры борьбы с ними. Алма-Ата: Наука, 1966. С. 38—40.

Брагина Е. В Паразиты пеляди, акклиматизируемой в водоемах Восточно-Казахстанской области//Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата: Балхаш, 1970. С. 161—163.

Брагина Е. В. Паразитические простейшие молоди некоторых рыб Бухтарминского водохранилища и нерестово-выростных хозяйств//Экология паразитов водных животных. Алма-Ата: Наука, 1975. С. 75—85.

Браценюк Г. Н. Пелядь и ряпушка в Саратовском и Волгоградском водохранилищах//Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1972. № 7. С. 43—44.

Брендаков М. Н., Вышегородцев А. А., Долгин В. И. Роль моллюсков в питании рыб в водоемах Западной Сибири// Исследование бентоса, планктона и рыб Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1981. С. 53—57.

Букирев А. И. К географической изменчивости пеляди Coregonus peled (Gmelin)//Изв. Перм. биол. ин-та. 1938. Т. 2, № 7/8. С. 221—255.

Бурдиян Б. Г. Биологические основы выращивания двухлеток пеляди в заморных озерах Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975. 20 с.

Бурдиян Б. Г., Мухачев И. С., Ирискина Т. А., Кубышкин В. И. Методы выращивания посадочного материала сиговых в озерах Сибири//Тр. Псков. отд-ния ГосНИОРХ. 1978. Т. 3. С. 124—128.

Бурдиян Б. Г., Мухачев И. С., Кубышкин В. И. Методы выращивания товарной рыбы в заморных озерах Сибири//Там же. 1978. Т. 3. С. 129—135.

Бурляева В. Б., Бескровных Н. К. Результаты акклиматизации пеляди в озере Чагытай Тувинской АССР//Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 127—128.

Бурмакин Е. В. Рыбы Обской губы//Тр. Ин-та поляр. земледелия. Сер. «Промысл. хоз-во». 1940. Вып. 10. С. 49—70.

Бурмакин Е. В. Помесь сибирской ряпушки с омулем (Coregonus sardinella Valenciennes×Coregonus autumnalis (Pallas)) из реки Енисея//Там же. 1941а. Вып. 16. С. 115—119.

Бурмакин Е. В. Пелядь Coregonus peled (Gmelin) бассейна Гыданского залива// Там же. 1941б. Вып. 15. С. 89—117.

Бурмакин Е. В. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди//Тр. Барабин. отд-ния ВНИОРХ. 1953. Т. 6, вып. 1. С. 25—90.

Бурмакин Е. В. Рыбы островов Советской Арктики//Тр. Аркт. НИИ. Л.: Мор. транспорт, 1957. Т. 205. С. 127—151.

Бурмакин Е. В. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР//Изв. ГосНИОРХ. 1963. Т. 53. С. 3—317.

Бурнашев М. С., Тютеник С. Н. Питание и рост молоди сиговых рыб в прудах Кишиневского пригородного рыбхоза МССР//Учен. зап. Кишинев. ун-та. 1962. Т. 62, № 1. С. 117—126.

Бурчуладзе О. Г., Домбругов В. И. О формировании маточного стада пеляди в Грузии//Тр. ВНИОРХ. 1975. Т. 105. С. 19—24.

Быховский Б. Е. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 776 с.

Ваганов Е. А. Склеритограммы как метод анализа сезонного роста рыб. Новосибирск: Наука, 1978. 138 с.

Ваганов Е. А. Анализ сезонного роста организмов по слоистым структурам: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 1984. 59 с.

Варпаховский Н. А. Ихтиофауна реки Печоры//Ежегодник Зоол. музея. 1901. Т. 6, № 4. С. 585—608.

Варпаховский Н. А. Рыболовство в бассейне реки Оби. II. Рыбы бассейна реки Оби. СПб., 1902. 230 с.

Васильева Н. Е., Коровина В. М. Сравнительно-гистологическое исследование средней кишки некоторых лососевых (Salmonidae)//Вопр. ихтиологии, 1969. Т. 9, вып. 1. С. 191—196.

Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб/Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 207—214.

Венглинский Д. Л. К экологии размножения пеляди некоторых озер бассейна реки Вилюя//Учен. зап. Том. ун-та. 1960. № 36. С. 240—249.

Венглинский Д. Л. Питание пеляди и некоторых других рыб озер бассейна Вилюя//Тр. Ин-та биологии Якут. фил. СО АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 101—135.

Венглинский Д. Л. Особенности биологии пеляди Coregonus peled (Gmelin) из озер Вилюйской низменности//Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, вып. 3. С. 477—489.

Венглинский Д. Л. Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов//Биология промысловых рыб Нижней Оби: Тр. Ин-та биологии Урал. фил. СО АН СССР. Свердловск, 1966. Вып. 49. С. 17—36.

Венглинский Д. Л. К анализу состава промысловых рыб и их сезонного распределения в бассейне реки Таз//Материалы отчет. сес. Лаб. популяц. эколо-

гии позвоночных животных. Свердловск, 1969. Вып. 3 С. 47—48.

Венглинский Д. Л. Промысловые рыбы водоемов полуострова Ямал//Сборник работ кафедры ихтиологии и рыбоводства и научно-исследовательской лаборатории рыбного хозяйства. М: Пищ. пром-сть, 1971 С 61—67.

Венглинский Д. Л Приспособления сиговых рыб к условиям существования в заморных водоемах Приобского Севера// Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. С 159—168

Венглинский Д. Л. Специфика адаптационных свойств и внутрипопуляционной экологической дифференциации сиговых бассейна р. Северная Сосьва//Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск Урал. фил. СО АН СССР, 1975 Вып. 2. С. 63—65.

Венглинский Д. Л Условия питания сиговых рыб в бассейне р. Северная Сосьва//Там же. 1976. Вып. 99. С. 3—11.

Венглинский Д. Л. Экологические черты адаптации сиговых к условиям существования в водоемах Субарктики//Эколого-физиологические адаптации животных и человека к условиям Севера. Якутск: Якут. фил. СО АН СССР, 1977. С. 96—121.

Венглинский Д. Л. Специфика формирования популяций рыб в водоемах с резко меняющимся водным уровнем//Биология гидробионтов в водоемах Якутии с различным гидрологическим режимом. Якутск· Якут. фил. СО АН СССР, 1981. С 37—52.

Венглинский Д. Л, Шишмарев В. М, Амстиславский А. З. К определению потенциальной и фактической емкости нерестилищ сиговых рыб р. Ляпин//Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск: Урал. фил. СО АН СССР, 1974 Вып. 1. С 63—65.

Вершинин В. К Морфоэкологическая характеристика пеляди, вселенной в озера Горного Алтая//Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1984. С. 23—30.

Вершинин В К., Гундризер А. Н, Зимин А. Г Биология муксуна и пеляди, интродуцированных в озера Горного Алтая//Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979. С. 121—123.

Вершинин В. К., Зимин А. Г., Коновалова О С. Особенности бнологии пеляди Coregonus peled (Gmelin), вселенной в озера Горного Алтая//Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск. Изд-во Том. ун-та, 1981. С. 66—71.

Вершинин В К, Осипова Н. Н., Коновалова О С Рост и питание пеляди в зависимости от состояния кормовой базы озер Горного Алтая//Основные направления развития товарного рыбоводства Сибири Тюмень: СибНИИпроект, 1980. С. 96—98.

Вершинина А В, Позднухова Т. Я. Сезонные изменения в питании и темпе роста пеляди озера Цинголь/Тр. Краснояр. отд-ния СибНИИпроект. 1975. Т. 10. С. 33—38.

Веснина Л. В. Динамика доступного зоопланктона в биологических сезонах года при выращивании пеляди в озере Долгом Алтайского края//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1985. Вып. 233. С. 70—74.

Вивьен Ж. Происхождение половых клеток у рыб//Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных. Л.: Медицина, 1968 С. 255—273.

Викторовский Р. М Хромосомные наборы пеляди и баунтовского сига//Цитология. 1964. Т. 6, № 5. С. 636—638.

Вилер А. Определитель рыб морских и пресных вод Северо-Европейского бассейна. М · Пищ пром-сть, 1983. 432 с.

Винберг Г. Г Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Вышэйш. шк , 1956. 251 с.

Власов В. А. Зимовка сеголетков пеляди и их выращивание на втором году жизни в нагульных карповых прудах в условиях Московской области//Изв. ТСХА. 1976. № 5 С. 195—207.

Волгин М В Выращивание товарной пеляди Coregonus peled (Gmelin) в озере Титово Новосибирской области//Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 6. С. 1099—1104.

Волкова Л. В Морфологические черты постэмбрионального развития пеляди при акклиматизации ее в водоемах Белоруссии//Материалы конф. молодых ученых. Минск. АН БССР, 1962. С 71—78.

Волкова Л. В. Эколого-морфологические закономерности развития пеляди· Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1965 17 с.

Волошенко Б. Б Сравнительный анализ питания сеголетков пеляди, чира и их реципрокных гибридов при совместном

выращивании//Вопр. ихтиологии. 1973. Т 13, вып. 4. С. 684—691.

Волошенко Б. Б. Питание и рост пеляди, чира и их реципрокных гибридов в прудах Литовской ССР//Изв. ГосНИОРХ. 1974. Т. 92. С. 79—89.

Волошенко Б. Б. Биологические особенности и рыбохозяйственное значение реципрокных гибридов пеляди и чира//Там же 1976. Т. 94. С. 153—169.

Воробьева Н. Б., Фролова Л. И. Акклиматизация сиговых в озерах Северного Казахстана//Рыб. хоз-во. 1976. № 9. С. 20—22.

Воробьева Э. И., Рубцов В. В., Марков К. П. Влияние внешних факторов на микроструктуру оболочек икры рыб. М.: Наука, 1986. 110 с.

Воробьева Э. И., Сытина Л. А., Рубцов В. В. Некоторые аспекты эколого-морфологического анализа раннего онтогенеза//Эколого-морфологические исследования раннего онтогенеза позвоночных. М.: Наука, 1984. С. 40—60.

Вотинов Н. П. Муксун как объект искусственного разведения и акклиматизации//Тр. Обь-Тазов. отд-ния ГосНИОРХ. Н. С. 1963. Т. 3. С. 115—137.

Вотинов Н. П. Биологическое обоснование акклиматизации сиговых рыб (пеляди, муксуна, чира) в Бухтарминском водохранилище//Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 134—138.

Вышегородцев А. А. Сиговые рыбы реки Юрибей//Биология и биофизика. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1974. С. 16—21.

Вышегородцев А А. Биология пеляди реки Юрибей (бассейн Гыданского залива)//Тез. докл. Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. М., 1977. С. 32—33.

Галактионова Е. Л. Воздействие абиотических факторов среды на зрелые половые клетки и личинок пеляди//Вопросы развития рыбного хозяйства Сибири. Тюмень: СибНИОРХ, 1972. С. 31—32.

Галактионова Е. Л. Рыбоводно-биологическая оценка производителей пеляди из водоемов Челябинской области//Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. С. 75—76.

Галактионова Е. Л. Перспективы использования производителей пеляди из водоемов с повышенной минерализацией воды для искусственного воспроизводства//Тез. докл. к науч.-практ. конф. СибрыбНИИпроект по развитию Тюменского рыбохозяйственного комплекса. Тюмень, 1975. С. 56—58.

Галактионова Е. Л. Реакция спермиев пеляди на растворы $CaCl_2$, $MgCl_2$, NaCl, KCl различной концентрации и воду озер разной степени минерализации//Тр. Урал. отд ния ГосНИОРХ. Л, 1979. Вып. 10. С. 93—99.

Гиляров А. М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука, 1987а. 189 с.

Гиляров А. М. Факторы, определяющие выбор жертв при питании пресноводных рыб зоопланктоном//Вопр. ихтиологии. 1987б. Т. 27. Вып. 3. С. 446—457.

Головко В. И. Рыбы реки Туруханп//Проблемы экологии. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. Т. 3.

Головков Г. А. Опыт перевозки и выращивания пеляди//Науч.-техн. бюл. ВНИОРХ. 1956. № 1/2. С. 37—39

Головков Г. А. Итоги первых лет акклиматизации пеляди в водоемах европейской части СССР//Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1959. С. 313—318.

Головков Г. А. Восстановление рыб-аборигенов в ранее обезрыбленных водоемах и возможность акклиматизации в них некоторых видов сиговых рыб//Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 118. С. 110—121.

Головков Г. А. За пределами обычного ареала//Рыбоводство и рыболовство. 1978а. № 2. С. 14—15.

Головков Г. А. Больше внимания созданию маточных стад сиговых//Рыб. хоз-во. 1978б. № 3. С. 21—23.

Головков Г. А., Кузьмин А. Н. Биология пеляди и биотехника ее разведения. М.: Рыб. хоз-во, 1963. 54 с.

Головков Г. А., Кузьмин А. Н. Основные направления рыбоводного освоения пеляди в европейской части СССР//Гидробиология и рыбное хозяйство внутренних водоемов Прибалтики. Таллинн: Изд-во АН СССР, 1969. Сб. 5. С. 276—281.

Головков Г. А., Кузьмин А. Н. Инструкция по разведению пеляди в прудах и озерах. Л.: ГосНИОРХ, 1970. 44 с.

Головков Г. А., Кузьмин А. Н., Волошенко Б Б., Дьякова Г. И. Пелядь и ее гибридные формы с чиром как добавочные рыбы в прудовом хозяйстве//Рыб. хоз-во. 1977. № 6. С. 15—19.

Головков Г. А., Кузьмин А. Н., Волошенко Б. Б. Инструкция по разведению пеляди в прудах и озерах. Л.: ГосНИОРХ, 1978. 36 с.

Горбунова З. А. Разведение и товарное выращивание пеляди в малых озерах Карелии с целью повышения их рыбопродуктивности: Автореф. дис. ... канд. биол наук. Л., 1967. 20 с.

Горбунова З. А. Пелядь в озерах Карелии//Рыб. хоз-во 1970 № 2. С. 21—22.

Горбунова З А. Разведение и товарное выращивание пеляди в малых озерах в целях повышения их рыбопродуктивности//Тр. СеврыбНИИпроект. 1979. Т. 8, ч. 2. С. 3—44.

Горбунова З. А, Дмитриенко Ю. С., Стерлигов А. В. Сиговые как объект интенсивного озерного рыбоводства Карелии// Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104 С 232—236

Горбунова З. А, Дмитренко Ю. С., Стерлигов А. В. и др. Состояние сиговодства в Карелии//Развитие интенсивных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб: Материалы Всерос. совещ. Л., 1976. С. 33—41.

Горбунова З. А, Шкилева В. М. Биология молоди пеляди, акклиматизируемой в водоемах Карелии//Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ. Петрозаводск, 1968. Т. 5, вып. 1. С. 486—488

Гордеева Л. Н. Питание пеляди в Вешкелицких озерах//Рыбное хозяйство Карелии. Петрозаводск: СибНИИпроект, 1964. Т. 8. С 65—70.

Горлачев В П. Первые результаты акклиматизации пеляди в Читинской области//Круговорот веществ и энергии в водоемах. Рыбы и рыбные ресурсы. Лиственичное-на-Байкале, 1977. С. 130—132.

Горлачев В П, Горлачева Е. П. Биология пеляди Краснокаменского водохранилища//Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981. С. 39—41.

Грачева М. Н. О результатах вселения пеляди в некоторые высокогорные водоемы Грузии//Тр. ВНИОРХ. 1973. Т. 21. С. 7—14.

Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисея и их использование//Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 41. 222 с.

Грищенко Е. В. Биология, рыбохозяйственное значение лжеосмана-нагорца (Schizopygopsis stoliczkai Steind., 1866) и пути увеличения рыбопродуктивности водоемов Памира· Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 17 с.

Гулин В В Определение коэффициента выживаемости личинок в специально подготовленных озерах//Изв. ГосНИОРХ. 1963. Т 55, № 1. С. 115—123.

Гундризер А Н. Первые итоги и перспективы акклиматизации рыб в водоемах Тувы//Вопросы охраны природы Западной Сибири Томск· Изд-во Том. ун-та, 1970 Вып. 4. С. 57—62.

Гундризер А Н Натурализация пеляди в озере Чагытай (Тувинская АССР)//Тр. НИИ биологии и биофизики при Том. ун-те 1972 Т 2. С. 78—90.

Гундризер А Н Роль моллюсков в питании рыб водоемов бассейна Нижнего Енисея//Исследование планктона, бентоса и рыб Сибири Томск· Изд-во Том. ун-та, 1981. С. 49—52.

Гундризер А Н, Иванова М А, Попков В. К, Попкова Л А Питание и пищевые взаимоотношения рыб в озере Чагытай (Тувинская АССР)//Вопросы биологии. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1980. С. 32—36.

Гундризер А. Н, Попков В. К, Вершинин В. К Итоги и перспективы рыбоводных работ в Туве и Горном Алтае//Вопросы экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири Томск: Изд-во Том. ун-та, 1986 С. 96—101

Гундризер А. Н, Попков В К, Попкова Л. А. Изменение кормовой базы и рыбопродуктивность озера Чагытай (Тувинской АССР) в связи с акклиматизацией пеляди//Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1978. С. 200—202.

Гундризер А Н, Попков В К, Попкова Л. А. Влияние интродуцированной пеляди на экосистемы горных озер//Рыбоводство в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск: Наука, 1982. С. 23—30.

Гуреева-Преображенская Е. В. Экспериментальное изучение овариального фолликула рыб и его радиочувствительность в связи с анализом коррегуляции между созреванием и овуляцией//Тр. Биол. НИИ ЛГУ. 1978 № 2. С 112—125.

Гуреева-Преображенская Е В, Сакун О. Ф. Гормональная стимуляция созревания ооцитов костистых рыб//Тез. докл. V Всесоюз. совещ. эмбриологов. М., 1974. С. 37—38.

Даниленко Л. А. Ихтиофауна р Волонги Архангельской области//Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 2. С. 382—384.

Даниленко Л. А Итоги и перспективы разведения пеляди в Западной Сибири// Отчет. сес. Учен. совета ГосНИОРХ по

итогам работ 1968 г. Л.: ГосНИОРХ. 1969. С. 39—42.

Дворянкин Г. А., Дворянкина Е. И. Морфоэкологическая характеристика пеляди Индигской группы озер//Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 66—67.

Дзюменко Н. Ф., Дзюменко З. М. Опыт выращивания молоди омуля и пеляди в Бельских прудах (Иркутская обл.)//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1981. Вып. 172. С. 55—65.

Дмитриев В. И. Рыбы и рыбный промысел в низовьях реки Енисея//Тр. НИИ поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. 1941. Вып. 16. С. 1—17.

Дмитриенко Ю. Ю. Экологическая характеристика сеголетков муксуна и нормативы их выращивания в озерах-питомниках Карелии//Изв. ГосНИОРХ. 1979. Т. 147. С. 39—46.

Дмитриенко Ю. Ю. Опытно-промышленное выращивание молоди сиговых в прудовых питомниках Карелии//Рыб. хоз-во. 1986. № 4. С. 32.

Дмитриенко Ю., Юшкова Г. Питание молоди сиговых в выростных прудах-питомниках//Рыбоводство. 1987. № 6. С. 10—11.

Добровольский Е. П. Стригеидозы рыб в озерах Южной Карелии//Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Тюмень: СибрыбНИИпроект, 1971. С. 11—12.

Дормидонтов А. С. Биология и промысловые возможности пеляди низовьев Лены и других районов севера Якутии//Тр. Якут. отд-ния СибНИИРХ. 1969. Вып. 3. С. 86—123.

Дормидонтов А. С. Особенности гаметогенеза сигов в северных водоемах Якутии//Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток: Ин-т биологии моря ДВНЦ АН СССР, 1974. С. 169—173.

Дрягин П. А. Рыбные ресурсы Якутии// Труды Совета по изучению производительных сил Якутской АССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. Вып. 5. С. 3—94.

Дрягин П. А. Помеси сиговых рыб реки Колымы//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 3. С. 444—450.

Дрягин П. А. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна//Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 25, вып. 2. С. 3—105.

Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб//Там же. 1949. Т. 28, вып. 1. С. 3—113.

Дулмаа А. Результаты акклиматизации Coregonus peled (Gmelin) в водоемах Монгольской Народной Республики// Природные условия и биологические ресурсы МНР. М.: Наука, 1986. С. 151.

Дулькейт Г. Д. О сиговых Верхней и Средней Оби//Тр. Биол. ин-та Том. ун-та. 1939. Т. 6. С. 40—46.

Дэвидсон Э. Действие генов в раннем развитии. М.: Мир, 1972. 342 с.

Екимова И. В. Паразитофауна рыб реки Печоры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 20 с.

Емельянов В. В. Зависимость промыслового возврата пеляди от степени подготовки водоемов для зарыбления//Рыб. хоз-во. 1980. № 1. С. 32—34.

Емельянова Н. Г. Сезонные изменения цитоплазмы ооцитов периода превителлогенеза у толстолобика Hypophthalmichthys molitrix (Val.) (Cyprinidae)//Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 2. С. 248—255.

Еремеева Е. Ф. Строение и развитие ротового аппарата леща, воблы и сазана// Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы, сазана на всех этапах развития. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 54—143.

Еременко А. Р., Козьмин Ю. А. Опыт акклиматизации и выращивания сиговых рыб в Ириклинском водохранилище//Тр. Урал. отд-ния ГосНИОРХ. Л., 1979. Вып. 10. С. 42—47.

Ерещенко В. И., Вотинов Н. П., Глушкова В. И. Выращивание пеляди в водоемах Восточного Казахстана//Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 95—115.

Ерофеев Ю. Я. Питание и рост сиговых рыб при выращивании в поликультуре в озере Большой Окунек (Ленинградская обл.)//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 182. С. 38—49.

Ерофеев Ю. Я. Особенности питания и роста сиговых рыб при выращивании их в озерах-питомниках с использованием уплотненных посадок//Там же. 1984. Вып. 222. С. 10—20.

Есипов В. К. О пеляди (Coregonus peled (Gmelin)) из озер Большеземельской тундры//Зоол. журн. 1938. Т. 17, вып. 2. С. 303—314.

Жданкина Н. П., Олифер С. А., Соловьева Г. А. Структура нерестового стада, рост и плодовитость пеляди Coregonus peled (Gmelin) (Salmonidae) Братского водо-

хранилища//Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 5. С. 781—784.

Жданкина Н. П., Поляков О. А. Морфологическая характеристика пеляди (Coregonus peled (Gmelin)), вселенной в Братское водохранилище//Изв ГосНИОРХ. 1982. Т. 180. С. 122—130.

Жизнь животных/Под ред. Т. С. Расса. М.: Провещение, 1983. Т. 4. 575 с.

Завьялова Т. Я. Опыт выращивания маточного стада пеляди на юге Красноярского края//За дальнейший подъем прудового рыбоводства в Сибири и иа Урале. Тюмень: Тюмен. кн. изд-во, 1965. С. 53—56.

Завьялова Т. Я. Наблюдения за акклиматизацией пеляди в озерах Верхне-Чулымской системы//Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1967. С. 376—383.

Завьялова Т. Я. Перспективы акклиматизации пеляди в южных районах Красноярского края//(Охрана природы Красноярского края. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1969. С. 152—156.

Завьялова Т. Я. Пелядь и ее разведение в водоемах Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1984. 17 с.

Завьялова Т. Я., Позднухова Т. Я. Сезонные изменения в питании и темпе роста пеляди оз. Цинголь//Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1975. С. 33—38.

Замятин В. А., Крохалевский В. Р., Полымский В. Н., Шумилов И. П. Состояние запасов и проблемы регулирования промысла сиговых рыб в Обском бассейне//Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981. С. 122—124.

Захваткин В. А. К фауне паразитических червей сибирских рек//Учен. зап. Перм. гос. ун-та. 1936. Т. 2, вып. 1. С. 65—84.

Зверева О. С., Кучина Е. С., Остроумов Н. А. Рыбы и рыбный промысел среднего течения Печоры. М; Л.: Изд-во Коми фил АН СССР, 1953. 229 с.

Зелинский Ю. П., Медведева И. М. К анализу хромосомной изменчивости и полиморфизма атлантического лосося Salmo salar L. (Salmonidae) (популяция Онежского озера)//Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 2. С. 212—219.

Змерзлая Е И. Ergasilus sieboldi Nordmann, 1832; Его развитие, биология и эпизоотическое значение//Изв. ГосНИОРХ. 1972. Т. 80. С. 132—177.

Ибнеева Н. И., Концевая Н. Я., Сазонова Е. А., Тарасова С. Г. Питание пеляди в малых озерах Псковской области//Тр. Псков. отд-ния ГосНИОРХ 1976. Т. 2. С. 76—87.

Иванков В. Н, Сергиенко Н И. Внутреннее строение яйцеклеток лососевых и сиговых и таксономический статус этих групп рыб//Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 2. С. 222—227.

Иванова В. Е. Особенности гаметогенеза муксуна рек Лены и Яны//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1980. Вып 149. С. 134—148.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. 2-е изд. М.: Пищ. пром-сть, 1977. 271 с

Игнатьев В. А. К биологии некоторых сиговых рыб Янского бассейна//Тр. Биол.-геогр. фак. Якут гос. ун-та. 1971. Вып. 2.

Игнатьев В. А., Иванова В. Е. Натурализация пеляди в озере Белом//Рыб. хозво. 1980 № 12. С. 35—36.

Игнатьев В. А., Коломин Ю. М. Морфология гибрида чира (Coregonus nasus/Pallas/) с сигом-пыжьяном (Coregonus lavaretus pidschian/Gm /) в низовьях реки Надым//Вопросы биологии. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1969. С. 60—63.

Игнатьева Г. М. Гетерохронии в раннем эмбриогенезе низших позвоночных и их связь с особенностями строения яйца//Вопросы эволюции онтогенеза: Материалы совещ. М · Наука, 1985. С. 75—83.

Игнатьева Г М, Смирнова Н. В. Определение количества РНК в яйце некоторых рыб и амфибий в связи с вопросом о регуляции начала синтеза РНК в зародыше//Онтогенез. 1983. Т. 14, № 1. С. 45—51.

Иешко Е. П., Борисовец Е. Э., Решетников Ю. С. Зоогеографический анализ паразитов сигов с использованием ЭВМ//Экология паразитических организмов. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1985. С. 3—18.

Иоганзен Б. Г., Петкевич А. Н. Плодовитость промысловых рыб Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1958. 58 с.

Исаев А. И., Карпова Е. И. Рыбные хозяйства водохранилищ. М.: Пищ. пром-сть, 1980 303 с.

Исаченко В. Л. Рыбы Туруханского края, встречающиеся в р. Енисей и Енисейском заливе//Материалы по исследованию реки Енисея в рыбопромысловом

отношении. Красноярск, 1912. Вып. 6. 111 с.

Исаченко Б. Л., Лавров С. Д. О пище рыб низовьев реки Енисея и Енисейского залива до бухты капитана Варзугина// Там же. 1911. Вып. 3. С. 3—59.

Ишимцев Г. А. Опыт выращивания сиговых в озерах Алтая//Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб: Материалы Всерос. совещ. Л., 1976. С. 69—70.

Кайданова Т. И. Исследование кариотипов двух видов сиговых рыб//Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 130. С. 50—55.

Кайданова Т. И. Выживаемость эмбрионов пеляди и их цитокариологическая характеристика. I. Степень хромосомных нарушений//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1986. Вып. 253. С. 111—118.

Кайданова Т. И. О состоянии кардиологических исследований сиговых рыб// Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 48—57.

Каменский И. В. Опыт борьбы с трематодозами рыб путем применения моллюскоцитов//V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и беспозвоночных: Реф. докл. Л., 1968. С. 48—49.

Канеп С. В. Некоторые вопросы функциональной морфологии озерной пеляди Coregonus peled (Gmelin)//Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11, вып. 6. С. 975—986.

Канеп С. В. Биологические и морфологические особенности пеляди Coregonus peled (Gmelin) в малых озерах Северо-Запада: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 18 с.

Канеп С. В. Общие закономерности роста, созревания и плодовитости пеляди Coregonus peled (Gmelin)//Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 1. С. 91—102.

Канеп С. В. Анализ изменчивости пластических, меристических и интерьерных признаков сиговых рыб (семейство Coregonidae))//Там же. 1976. Т. 16, вып. 4. С. 610—623.

Карантонис Ф. Э., Кириллов Ф. Н., Мухомедиаров Ф. Б. Рыбы среднего течения реки Лены//Тр. Ин-та биологии Якут. фил. СО АН СССР. 1956. Вып. 2. С. 3—142.

Карасев Г. Л. Реконструкция фауны рыб в водоемах Забайкалья//Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 2. С. 191—210.

Карасев Г. Л. Пелядь в Забайкалье//Гидрофауна и гидробиология водоемов бассейна озера Байкал и Забайкалья. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1980. С. 38—42.

Карасев Г. Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1987. 295 с.

Карасев Г. Л., Демин А. И., Егоров А. Г. Рыбы Еравно-Харгинских озер. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1983. 235 с.

Карасев Г. Л., Шкатулова А. П. Питание и пищевые взаимоотношения местных и акклиматизируемых рыб в Еравно-Харгинских озерах//Рыбы и рыбное хозяйство Сибири. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1977. С. 55—82.

Карпевич А. Ф., Локшина И. Е. Пересадка рыб и водных беспозвоночных в 1963 г. Сообщ. 4//Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 4 (37). С. 698—713.

Карпевич А. Ф., Локшина И. Е. Пересадка рыб и водных беспозвоночных в 1964 г. Сообщ. 5//Там же. 1967. Т. 7, вып. 6 (47). С. 1103—1118.

Кашковский В. В. Паразиты сиговых рыб Южного, Среднего Урала и Зауралья// Сб. тр. Урал. отд-ния ГосНИОРХ. 1979. Вып. 10. С. 145—151.

Кашковский В. В., Колесова В. Е. Эпизоотическое состояние прудовых хозяйств Челябинской и Свердловской областей в 1970—1972 гг.//Тр. Урал. отд-ния СибрыбНИИпроект. 1975. Т. 9. С. 73—99.

Кашковский В. В., Лом Я. Новые виды паразитических инфузорий семейства Urceolariiodae//Паразитология. 1979. Т. 11, вып. 3. С. 266—268.

Кашковский В. В., Размашкин Д. А., Скрипченко Э. Г. Болезни и паразиты рыб рыбоводных хозяйств Сибири и Урала. Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во, 1974. 160 с.

Кенжалин М. Б. Первые итоги вселения пеляди в озерах Восточно-Казахстанской области//Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата: Ин-т зоологии АН КазССР, 1966. С. 195—197.

Кириллов А. Ф. Рыбы реки Анабар//Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 376—394.

Кириллов А. Ф. Стратегия экологической адаптации сига в экстремальных условиях. Новосибирск: Наука, 1983. 106 с.

Кириллов Ф. Н. Рыбы реки Индигирки// Изв. ВНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 141—167.

Кириллов Ф. Н. Ихтиофауны бассейна реки Вилюя. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 5—71.

Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.

Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб Л.· Наука, 1987. 520 с.

Киселев А. И. Промыслово-биологическая характеристика пеляди Рефтинского водохранилища//Рыб. хоз-во. 1976. № 12. С. 28—29.

Клебановский В. А., Обгольц А. А., Пахотина В. А. и др. Формирование природного очага дифиллоботриоза на Крутинских озерах//Природноочаговые болезни в Сибири (эпидемиология и профилактика). Л.: ГосНИОРХ, 1977. С. 97—113.

Коблицкая А. Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 208 с.

Коган А. В. О суточном рационе и ритме питания леща Цимлянского водохранилища//Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, вып 27. С. 318—327.

Кожевников Г. П. Рыбные ресурсы озер Вилюйской низменности//Изв. ВНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 168—183.

Козьмин А. К., Петров А. А. Сравнительная характеристика карликовой и быстрорастущей пеляди озер Просундуйской группы//Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера: XI сес. Совета. Петрозаводск, 1981. С. 73—74.

Кокова В. Е. Питание личинок сига Coregonus lavaretus ludoga Poljakow байкальского омуля C. autumnalis migratorius (Georgi) и пеляди C. peled (Gmelin)//Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 6. С. 1072—1079.

Коломин Ю. М. Сиговые рыбы озер бассейна реки Надым//Тр. НИИ биологии и биофизики при Том. гос. ун-те. 1974. Т. 4. С. 133—139.

Коломин Ю. М. Биология полупроходной пеляди Coregonus peled (Gmelin) из реки Надыма//Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1976. № 6. С. 69—73.

Кондратьев А К. Цитоэкологическое исследование оогенеза сибирской стерляди. I. Сезонная динамика распределения цитоплазматических структур, богатых РНК, в развивающихся ооцитах периода превителлогенеза//Цитология. 1979. Т. 21. № 12. С. 1397—1402.

Кондур Л. В. Питание пеляди в Нурекском водохранилище//Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1983. И 2 (91). С. 33—37.

Конурбаев А. О., Толонбаев С. Б. Рыбохозяйственное освоение озера Сон-Куль//Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1977. С. 78—87.

Конурбаев А. О., Фолиян Л. А., Павлова М. В. и др. Первые результаты акклиматизации сиговых рыб в озере Сон-Куль//Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе: Илим, 1978. С. 343—345.

Корепанова Н. В. О результатах вселения пеляди в Кожозеро//Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера: XI сес. Совета. Петрозаводск, 1981. С. 130—131.

Корнилова В. П. Результаты изучения сиговых рыб в Голодной губе дельты Печоры//Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ. 1968. Т. 5, вып. 2. С. 102—111.

Корнилова В. П. Ихтиофауна низовьев Печоры и Печорского залива Баренцева моря//Материалы рыбохозяйственного исследования Северного бассейна. Мурманск: ПИНРО, 1970. Вып. 13. С 5—44.

Коровина В. М. О спиральной складке в кишке радужной форели Salmo irideus Gibbons//Докл. АН СССР. 1973. Т. 209. № 2. С. 500—503.

Коровина В. М. Морфология пищеварительного тракта чира Coregonus nasus (Pallas)//Сб. науч. работ ГосНИОРХ. 1981. Т. 166. С. 74—84.

Коровина В. М., Буланов Д. П. Некоторые особенности строения пищеварительного тракта нельмы//Изв ГосНИОРХ. 1979. Т. 147. С. 148—162.

Коровина В. М., Васильева Н. Е. Сравнительно-гистологическое исследование кишечника некоторых костистых рыб и использование этих материалов для уточнения их филогенетических связей// Зоогеография и систематика рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 157—183.

Коровина В. М., Головков Г. А., Лебедева Л. И., Природина В П. Морфологические особенности реципрокных гибридов чир X пелядь (Coregonus nasus (Pallas) X C peled (Gmelin)) Сообщ. 1//Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып 3. С. 490—503.

Коровина В. М., Лебедева Л. И., Максимова Л. П., Природина В. П. Питание. рост и развитие личинок чира в разных условиях//Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 152—179.

Коровина В. М., Лебедева Л. И., Природина В. П. Морфологические особенно-

сти реципрокных гибридов чир X пелядь (Coregonus nasus (Pallas) × C. peled (Gmelin)). Сообщ. 2. Остеологические материалы//Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 3. С. 423—435.

Коровина В. М., Максимова Л. П., Лебедева Л. И., Бурмакина Т. Н. Зависимость роста и развития личинок волховского сига от срока перевода их на активное питание в разных температурных условиях//Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 136—164.

Коровина В. М., Решетников Ю. С. Древние черты в строении кишечника вальк Prosopium cylindraceum (Pallas et Pennant)//Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 2. С. 268—273.

Кочнев А. В., Клочнева В. И., Приходько В. Н. Некоторые популяционно-генетические характеристики пеляди озера Ендырь//Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 204—205.

Кошелев Б. В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икрометания у рыб//Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971. С. 186—218.

Кошелев Б. В. Особенности гаметогенеза и ритма размножения сигов (на примере Coregonus lavaretus)//Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 58—60.

Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 309 с.

Кошелев Б. В. Особенности воспроизводства рыб в различных водоемах//Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука, 1985. С. 5—12.

Кражан С. А. Питание карпа и сиговых рыб в солоноватых прудах Присивашья Херсонской области//Рыбное хозяйство: Респ. межвед. темат. сб. Л.: ГосНИОРХ, 1972. Вып. 15. С. 47—52.

Красикова В. А. Озерная пелядь из озера Маковского//Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 3. С. 462—467.

Краснопер Е. В. Оценка точности при определении пищевых потребностей расчетным методом//Тр. Ин-та биологии внутр. вод. Рыбинск, 1982. Вып. 49 (52). С. 24—42.

Крашенинникова И. А., Малышева Г. Ф. Морфологическая характеристика пеляди Coregonus peled (Gmelin), выращенной в прудах БССР//Тр. Белорус. НИИ рыб. хоз-ва. 1969. Т. 6. С. 67—72.

Крохалевская Н. Г. Возрастные и сезонные особенности питания пеляди в водоемах Нижней Оби//Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 45—57.

Крохалевская Н. Г., Крохалевский В. Р. Особенности питания пеляди в пойменных водоемах Нижней Оби//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1980. Т. 158. С. 79—87.

Крохалевский В. Р. Морфологические особенности и пространственная структура популяции пеляди реки Оби//Изв. ГосНИОРХ. 1978а. Т. 133. С. 56—65.

Крохалевский В. Р. Некоторые данные о сезонной изменчивости морфологических признаков пеляди реки Оби//Там же. 1978б. Т. 136. С. 126—129.

Крохалевский В. Р. Закономерности изменения плодовитости пеляди реки Оби//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1980. Вып. 160. С. 23—30.

Крохалевский В. Р. Динамика численности и биологическое обоснование рационального промысла пеляди в р. Оби: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 24 с.

Крохалевский В. Р. Половые циклы, созревание и периодичность нереста обской пеляди//Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во, 1983. С. 93—110.

Крупенникова Т. В. Изменения озерного зоопланктона под влиянием разной плотности пеляди//Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1983. С. 145—150.

Крыжановский С. Г. Материалы по развитию сельдевых рыб//Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1956. Вып. 17. С. 3—254.

Крысанов Е. Ю. Анеуплоидия и хромосомный мозаицизм у рыб (на примере представителей семейств Cyprinidontidae и Synbranchidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 18 с.

Кубышкин В. И., Юхнева В. С. Фауна озера Яррото 2-е п-ова Ямал//Биологические основы рыбохозяйственного использования озерных систем Сибири и Урала. Тюмень: СибНИИРХ, 1971. С. 155—169.

Кугаевская Л. В. Рыбоводно-биологическая характеристика маточных стад пеляди, сформированных в озерах Тобольского и Уватского районов//Там же. С. 58—68.

Кугаевская Л. В. Биологические основы формирования маточных стад пеляди в водоемах Тюменской области//Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 136. С. 33—50.

Кугаевская Л. В., Сергиенко Л. Л. Сравнительная морфологическая характеристика постэмбрионального развития рыб рода Coregonus Обского бассейна//Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 160—178.

Куденцова Р. А. Роль сорных рыб в распространении заболеваний в прудовых хозяйствах Северо-Запада//Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 119. С. 142—148.

Куденцова Р А., Юнчис О. Н. Триходиниозы сиговых в прудовых хозяйствах// Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб: Тез. Всерос. совещ. Л., 1974. С. 68—70.

Кудлина Е. А. Пелядь в озерах Омской области//Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. С. 88—89.

Кузмич В. Н., Боинский В. С. Питание рыб//Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности иа примере озер Забайкалья. Л.: Наука, 1986. С. 141—148.

Кузнецов Н. Ф. О помесях нельмы с сиговыми//Тр. Совета по изуч. производ. сил. Сер. Якутская. Материалы к ихтиофауне бассейна реки Лены. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. Вып 3.

Кузнецов С. Б., Зарубин Ю. И. Случай Юксовско-Сартланской болезни в Каргопольском районе Курганской области//Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР): Тез. докл. Тюмень, 1971. С. 32—34.

Кузьмин А. Н. Эмбриональное развитие пеляди//Тр. Обь-Тазов. отд-ния ГосНИОРХ. Н. С. Тюмень, 1963. Т. 3. С. 148—164.

Кузьмин А. Н. Гаметогенез и сравнительный анализ развития воспроизводительной системы у пеляди, выращиваемой в разных климатических зонах//Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 63. С. 9—40.

Кузьмин А. Н. Некоторые закономерности развития воспроизводительиой системы и периодизация гаметогенеза у сиговых//Там же. 1975. Т. 104. С. 17—27.

Кузьмин А. Н. Использование хищной пеляди в рыбоводстве//Там же. 1976. Т. 118. С 137—138.

Кузьмин А. Н., Чуватова А. М. Развитие половых желез у самок невского проходного сига//Там же. 1975. Т. 104. С. 130—139.

Куликова Е. Б. Сиги Ямала//Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1960. Т. 31. С. 111—143.

Купчинская Е. С, Купчинский Б. С., Вещева Л. Е. Сиговые Усть-Илимского водохранилища//II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 57—59.

Кучина Е. С. Особенности ихтиофауны р. Печоры в пределах Усть-Усинского района//Тр. Коми фил АН СССР. 1956. № 4. С 142—155.

Кучина Е С. Биологическая характеристика промысловых рыб Приусинского участка Печоры//Там же. 1971. № 22. С. 139—156.

Кухарчук С. П, Афонина А. В., Горлачева Е П Биология пеляди в мезотрофном водоеме Забайкалья//Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985 С. 94—96

Лапин В. И., Лапина Н. Н., Шатуновский М. И. Закономерности внутривидовой изменчивости обменных процессов и характера воспроизводства у рыб//Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука, 1985. С 65—77.

Лапин Ю. Е., Юровицкий Ю. Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости рыб//Журн. общ биологии. 1959. Т. 20, № 6. С 439—446.

Ларионов Ю. П Рыбы озер острова Тит-Ары и их использование//Тр. Якут. отд-ния СибНИИРХ. 1969а. Вып. 3. С. 164—173.

Ларионов Ю. П. Ихтиофауна озера Долган и ее промысловое значение//Там же. 1969б. Вып. 3. С. 205—216.

Лебедев В. Г. Некоторые особенности размерно-возрастной изменчивости карликового сига Coregonus lavaretus nelmuschka Pravdin//Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15, вып. 4. С. 740—742.

Лебедева О. А. Температурные адаптации эмбрионов сиговых//Природа и хозяйственное использование озер Псковской и прилегающих областей. Псков: Пед. ин-т, 1971. С. 122—126.

Лебедева О. А. Эколого-морфологические особенности развития сиговых рыб: Автореф. дис. . канд. биол. наук. М., 1974. 28 с.

Лебедева О. А. Сравнительная характе-

ристика раннего онтогенеза сиговых рыб Природа и хозяйственное использование озер Северо Запада Русской равнины Л Ленингр политехн ин-т, 1976 С 30—57

Лебедева О А Температурные адаптации сиговых в период эмбрионального развития//Биологические и промысловые ресурсы Псковско Чудского озера Л ГосНИОРХ, 1983 С 56—78

Лебедева О А Развитие икры и личинок пеляди//Тр ГосНИОРХ 1985 Т 236 С 74—85

Леманова Н А Сравнительный и экспериментальный анализ межвидовых гибридов рода Coregonus//Отдаленная гибридизация растений и животных М Изд во АН СССР 1960 С 511—519

Лепешкин Д А Рыбы реки Оленек и их хозяйственное значение//Вопросы экологии Томск Изд во Том ун та, 1966 С 113—115

Линдберг Г У Герд А С Словарь названий пресноводных рыб СССР Л Наука 1972 366 с

Логашев М В Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование//Тр Ин-та поляр земледелия Сер «Промысл хоз-во» 1940 Вып 11 С 7—71.

Локшина А Б Сравнительный электрофоретический анализ некоторых белков сиговых рыб//Сб науч тр ГосНИОРХ 1980а Вып 153 С 46—57

Локшина А Б Использование данных по биохимической генетике в селекции пеляди//Там же 1980б Вып 160 С 31—38

Локшина А Б Генетический анализ некоторых биохимических признаков у пеляди//Сб науч тр ГосНИОРХ 1981 Вып 174 С 54—59

Локшина А Б, Андрияшева М А Методы и результаты отбора при селекции пеляди Изменение генетической структуры стада при отборе//Там же 1981 Вып 174 С 79—88

Лопухина А М Заболевание сиговых и амурских рыб при их выращивании в прудовых хозяйствах УССР//Тр совещ Ихтиол комис АН СССР М Изд-во АН СССР, 1959 Вып 9 С 110—113

Лоскутова Г Ф, Соловов В П О питании пеляди в озере Долгом (Алтайский край)//Гидробиол журн 1969 Т 5, № 6 С 101—103.

Лугаськов А В, Прасолов П П. Заметки по биологии рыб реки Хадыты//Эколого морфологические аспекты изучения рыб Обского бассейна Свердловск Средне Урал кн изд-во 1982 С 3—10

Лукьянников Ф В Рыбы системы реки Хатанги//Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири Красноярск, 1967 С 11—93

Львова Л М Немолочнов И К Смирнов Л Ф Викторова Т В Выращивание сеголетков пеляди в прудах Никольского рыбзавода//Сб науч тр ГосНИОРХ 1980 Вып 155 С 79—96

Любимова Т Л, Ковалькова М П Кормовая база и питание рыб в озере Аракуль//Там же 1984 Вып 212 С 45—56

Любина Т В Паразитофауна рыб, акклиматизируемых в некоторых водоемах Омской области//Сб науч работ Сиб научно исслед вет ин-та Омск, 1968 Вып 16 С 223—227

Люкшина В Д Канидьев А Н Результаты разработки первого гранулированного корма для личинок и мальков волховского сига//Тр ВНИИ пруд рыб хоз ва 1975 Т 24 С 3—15

Максимова Л П Лебедева Л И Коровина В М Опыт подращивания личинок сиговых с применением живых кормов//Тр Карел отд-ния ГосНИОРХ Петрозаводск, 1967 Т 4, вып 1 С 421—425

Максимова Ф И К созданию озерных рыбных хозяйств в Бурятии//Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб Тез Всерос совещ Л ГосНИОРХ, 1974 С 58—60.

Малашкин Н Н Методические указания по созданию маточных стад и сбору икры пеляди в озерных рыбных хозяйствах Л ГосНИОРХ, 1978 16 с

Малашкин Н Н, Афанасьев Е А, Антипова Л Ф и др Опыт создания маточных стад и заготовки икры пеляди в озерных товарных хозяйствах//Тр Псков отд-ния ГосНИОРХ 1978 Т 43 С 35—82

Малашкин Н Н Афанасьев Е А Иванова М А Старкова Л А Создание и содержание маточных стад пеляди в озерах Псковской области//Изв ГосНИОРХ 1975 Т 104 С 121—123

Мальцева И В Бибина В К К вопросу биологии пеляди и корюшки Сямозера//Природные ресурсы Карелии и пути их рационального использования Петрозаводск Карелия 1973 С 115—116

Мантейльман И И Разработка методов оценки производителей сиговых рыб по

выживаемости потомства в эмбриогенезе//Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т 107. С 119—125.

Медников Б. М. Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов//Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 2. С. 299—308

Медников Б М, Решетников Ю. С., Шубина Е. А. Изучение родственных связей сиговых рыб Coregonidae методом молекулярной гибридизации ДНК//Зоол журн. 1977. Т. 56, вып. 3. С. 329—341.

Мельник Н. Д. Результаты выращивания пеляди в рыбхозах Курской области// Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С 205—213.

Мельничук Г. Л Питание и рост пеляди в разнотипных водоемах за пределами естественного ареала//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982а. Вып. 182 С 3—20.

Мельничук Г. Л Питание и пищевые потребности пеляди, выращиваемой в малых озерах Карельского перешейка// Пищевые потребности рыб и их обеспечение в водоемах разного типа Л: ГосНИОРХ, 1982 Вып. 177. С. 3—11.

Мельничук Г. Л, Родионова Н. Б. Питание сиговых рыб и использование ими кормовой базы в некоторых озерах Карельского перешейка Ленинградской области//Изв. ГосНИОРХ. 1980. Т. 158. С 47—54.

Мельничук Г. Л.. Тихомирова Л. П, Волков Ю. П. Интенсивность выедания кормовых организмов и эффективность использования кормовой базы рыбой// Гидробиол. журн. 1978. Т. 14, № 4, с. 41—46.

Меньшиков М. И О географической изменчивости муксуна Coregonus muksun//Докл. АН СССР. 1946. Т. 52, № 8. С. 739—742.

Меньшиков М. И. О возрастной и географической изменчивости сигов Coregonus nasus (Pallas) и Coregonus pidschian (Gmelin)//Учен. зап. Перм. ун-та. 1949. Т. 5, вып. 1. С. 77—82.

Меньшиков М. И Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости рыб//Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 292—306.

Меньшиков М. И., Козьмин Ю. А. К познанию биологии пеляди Coregonus peled (Gmelin) реки Оби//Изв. Естеств.-науч. ин-та при Перм. гос. ун-те. 1948. Т. 12, № 4. С. 235—252.

Менюк Н. С. Питание гибридов чудского сига с пелядью в условиях прудов сигового хозяйства «Пуща Водица»//Рыб. хоз-во (Укр. НИИРХ). 1967. Вып. 3. С. 43—48.

Микулин А. Е. Спектральные характеристики икринок некоторых видов рыб// Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 4 (129). С. 737—741.

Микулин А. Е, Соин С. Г. О функциональном значении каротиноидов в эмбриональном развитии костистых рыб// Там же. Т. 15, вып 5 (94). С. 833—844.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Михеев В. П., Мейснер Е. В. Биотехника выращивания сиговых в плавучих садках на водохранилищах и озерах//Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб. Материалы Всерос совещ Л. ГосНИОРХ, 1976. С. 23—25.

Михеев П. В, Мейснер Е. В., Михеев В. П. К вопросу биотехники выращивания посадочного материала пеляди/ Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. 1974. Вып. 3. С. 43—53.

Михин В С Рыбы и рыбный промысел реки Хатанги и Хатангского залива// Тр. НИИ поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Л.: Главсевморпуть, 1941. Вып. 16. С. 37—72

Михин В. С. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы//Изв. ВНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 5—43.

Москаленко Б. К. Влияние многолетних колебаний уровня р. Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых рыб//Зоол журн. 1956. Т. 35, вып 5. С. 746—752.

Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна//Тр. Обь-Тазов. отд-ния ВНИОРХ. Н. С. Тюмень, 1958. Т. 1. С. 1—251.

Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищ. пром-сть. 1971. 182 с.

Мурза И. Г., Христофоров О. Л. Оогенез у атлантического лосося//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 178. С. 48—75.

Мурза И. Г, Христофоров О. Л. Периодизация гаметогенеза и шкалы зрелости половых желез самок и самцов кумжи//Там же. 1984. Вып. 220. С. 19—41.

Мусселиус В. А, Лаптев В. И. Опыт применения хлорофоса для борьбы с моллюсками в прудовых хозяйствах//Тр. ВНИИПРХ 1967. Т. 15. С. 294—298.

Мухачев И С Акклиматизация и разведение пеляди — озерного сырка — в водоемах Челябинской области//Вопр ихтиологии 1965 Т 5, вып 4 С 630—638

Мухачев И С Опыт работы Челябинского рыбтреста по выращиванию пеляди в прудах и озерах//Озерное и прудовое хозяйство в Сибири и на Урале Тюмень СибНИОРХ, 1967 С 108—132

Мухачев И С Однолетнее выращивание товарной пеляди в озерах Челябинской области Автореф дис канд биол. наук Л, 1967 22 с

Мухачев И С Промысловая продукция пеляди в водоемах СССР и пути ее увеличения//Лососевидные рыбы Л ЗИН АН СССР, 1980 С 319—324

Мухачев И С Экологический очерк о пеляди Coregonus peled (Gmelin) в пределах ареала и пути увеличения ее уловов//Проблемы экологии Томск Изд во Том ун-та, 1983 Т 5 С 128—139

Мухачев И С, Бурдиян Б Г, Кугаевская Л В Опыт товарного рыбоводства в озерах Тюменской и соседних областей. Обзор информ ЦНИИТЭИРХ М, 1977 Вып 3 100 с

Мухачев И С, Кубышкин В И Роль экологических факторов при искусственном расширении ареала пеляди и чира//Изв ГосНИОРХ 1975 Т 103. С 129—133

Мухачев И С, Чупретов В. М. Морфометрия пеляди Coregonus peled (Gmelin) озера Ендырь Согомский Тюменской области//Вопр ихтиологии 1981 Т. 21, вып 2 С 373—376

Негоновская И Т, Янковская Л А Анализ работы сиговых рыбопитомников// Сб науч тр ГосНИОРХ 1983. Вып 208. С 3—13

Негоновская И Т, Янковская Л А Итоги и перспективы вселения сиговых рыб в водохранилища//Тез докл Третьего Всесоюз совещ по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985 С 109—121.

Нейфах А А, Тимофеева М Я Молекулярная биология процессов развития. М · Наука, 1977 312 с.

Неличик В А Опыт выращивания сиговых рыб в условиях Мурманской области//Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера XI сес Совета. Петрозаводск, 1981. С. 131—132.

Нестеренко Н А Влияние некоторых факторов среды на рост пеляди в озерах юга Западной Сибири//Биологические ресурсы Западной Сибири их охрана Новосибирск Наука, 1975 С 43—44

Нестеренко Н А Выживаемость личинок обской пеляди Coregonus peled (Gmelin)//Вопр ихтиологии 1976 Т. 16 вып 3 С 526—531

Нестеренко Н В, Голактионова Е Л, Лопатышкина Г М, Подкина Н М. Пелядь в озерах Урала//Изв ГосНИОРХ. 1975 Т 104 С 84—94

Нестеренко Н В Козьмин Ю А, Лопатышкина Г М, Тиронов М Д Результаты акклиматизации рыб на Урале// Акклиматизация рыб и беспозвоночных М Наука, 1968 С 189—194

Нестеренко Н А, Парамонов О П, Сецко Р И Эффективность выращивания сиговых в крупных озерах Новосибирской области//Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб Материалы Всерос совещ Л, 1976 С 56—60

Никаноров Ю И Естественное воспроизводство пеляди в озерах//Рыб хоз-во 1969 № 3 С 19—21

Никаноров Ю И Результаты акклиматизации пеляди в озерах Калининской области//Изв ГосНИОРХ 1975 Т 103 С 110—115

Никитин А А О сеголетках пеляди, выращенных в озере Кош-Кара Куль//Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии Фрунзе Илим, 1969 С 98—104

Никитин А А Акклиматизация и искусственное воспроизводство сиговых рыб в водоемах Киргизии Фрунзе Илим, 1976 С 3—122

Никитин А А Некоторые вопросы морфологии сиговых, интродуцированных в водоемы Киргизии//Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии Фрунзе Илим, 1977 С 101—109

Никитина О И Питание и пищевые взаимоотношения рыб озера Кривое//Тез. докл науч -практ конф молодых ученых и специалистов Петрозаводск, 1984. С 87—89.

Николаева И Н Морфологическая характеристика пеляди Нижней Оби//Экологические аспекты изучения рыб Обского бассейна Свердловск· УНЦ АН СССР, 1982 С 11—19.

Никольский Г В, Громчевская Н. А, Морозова Г. И, Пикулева В А. Рыбы бас-

сейна Верхней Печоры. М.: МОИП, 1947. 217 с.

Никонов Г. И. Пелядь озера Ендырь как объект акклиматизации//Искусственное разведение осетровых и сиговых рыб в Обь-Иртышском бассейне. Тюмень: Тюмен. кн. изд-во, 1963. С. 180—194.

Ниязов Н. С., Шеренкова И. П. Выращивание поликультуры сиговых рыб в заморном озере Глубокое Тюменской области//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1985. Вып. 233. С. 41—50.

Новиков А. С. Рыбы реки Колымы. М.: Наука, 1966. 134 с.

Новикова И. С. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях//Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1949. № 9. С. 115—134.

Новоселов А. П. К экологической изменчивости печорской пеляди, акклиматизированной в озерах бассейна реки Онеги//Тез. докл. Второго Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 65—67.

Новоселов А. П. Морфоэкологическая изменчивость печорской пеляди при акклиматизации ее в водоемах Северо-Запада СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.

Новоселов А. П Сезонные изменения характера питания пеляди устьевой части реки Онеги//Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск: Сев. отд-ние ПИНРО, 1985. С 263—265

Новоселов А. П Пищевые отношения интродуцированной пеляди Coregonus peled с представителями местной ихтиофауны в условиях озера и реки Архангельской области//Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 3. С. 458—465.

Новоселов А. П, Решетников Ю. С. Пелядь в новых местах обитания//Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 78—114.

Новоселова З. И. Пелядь (Coregonus peled Gmelin) в озерах равнинной части Алтайского края/,Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та. 1981. С. 72—75.

Новоселова З. И. Использование прудов-спутников для получения жизнестойкой молоди ценных видов рыб в условиях Алтайского края//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 182. С. 143—149.

Новоселова З. И., Веснина Л. В. Пищевая обеспеченность и особенности роста молоди пеляди в Завьяловских озерах// Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. С. 49—51.

Норенко Д. С , Дзюменко И. Ф., Дзюменко З. М. О результатах выращивания молоди омуля, пеляди и осетра в прудах Бельского рыбоводного завода// Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1977. С. 9—37.

Носаль А. Д. О нересте пеляди в прудовых условиях Украины//Рыб. хоз-во. 1956. № 12 С 55—56.

Носаль А. Д. Выращивание сигов в прудах Украинской ССР//Тр. совещ. по рыбоводству. М., 1957. С. 340—346.

Носаль А. Д. Плодовитость пеляди — Coregonus peled (Gmelin) в новых условиях обитания//Вопросы экологии. М.: Высш. шк., 1962. С. 147.

Носаль А. Д. Биология пеляди, акклиматизируемой на Украине//Рыбное хозяйство: Респ. межвед. сб. Киев: Ин-т гидробиол. АН УССР, 1968. С. 55—65.

Носаль А Д. О гибридизации чудского сига с пелядью//Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М.: Наука, 1968. С. 250—255.

Носаль А. Д., Менюк Н. С. Опыт выращивания пеляди в прудах хозяйства «Пуща Водица»//Тр. Укр. НИИ рыб. хоз-ва. 1958. № 11. С. 251—268.

Носатова Г. М. Использование озера Вохтозера в качестве сигового маточного водоема при выращивании поликультуры пелядь+сиг+ряпушка//Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера: XI сес. Совета. Петрозаводск, 1981. С. 134—135.

Однокурцев В. А Паразитарные заболевания пеляди в водоемах Средне-Колымского района//Природные ресурсы Якутии, их использование и охрана. Якутск: Якут. кн. изд-во, 1976. С. 39—43.

Ольшанская О Л., Вершинин Н. В., Толмачев В А и др Рыбохозяйственное использование Красноярского водохранилища//Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 97—138.

Остроумов Н А Рыбы и рыбный промысел реки Пясины//Тр. Поляр. комис. М.: Изд-во АН СССР, 1937. Вып. 30. С. 7—114.

Остроумов Н. А. Рыбы среднего и нижнего течения реки Печоры//Докл. АН СССР. 1948. Т. 59, № 8. С. 1497—1500.

Остроумов Н. А. Материалы по рыбам Печоры//Тр. Карел. отд-ния ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 307—321.

Остроумов Н. А. Рыбы реки Мезени//Изв. Коми фил. Всесоюз. геогр. о-ва. 1954. № 2. С. 33—41.

Очерки по биологическим основам рыбного хоз-ва. М.: Изд-во АН СССР, 1961.

Павлов А. Ф. Нагульные и нерестовые миграции пеляди в бассейне реки Северная Сосьва//Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 133. С. 68—76.

Павлов А. Ф. О редких гибридах сиговых рыб Обского бассейна//Современное состояние и перспективы использования новых видов рыб в рыбоводстве: Тез. докл. Л., 1979. С. 53—54.

Павлов А. Ф. Внутривидовая дифференциация и пути использования запасов некоторых сиговых рыб Обского бассейна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981а. 20 с.

Павлов А. Ф. Гибриды тугуна Coregonus tugun (Pal.) с пелядью C. peled (Gmelin) и сигом C. lavaretus pidschian (Gm.) //Изв. ГосНИОРХ. 1981б. Вып. 171. С. 37—50.

Перминов Л. Г. Выращивание пеляди в высокоминерализованных озерах//Рыб. хоз-во. 1970. № 8. С. 12—13.

Персов Г. М. Процесс анатомической и цитологической дифференцировки пола у лососевых рыб рода Oncorhynchus//Учен. зап. ЛГУ. 1962. № 311. Сер. биол. наук. Вып. 48. С. 74—92.

Персов Г. М. Дифференцировка пола у рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 148 с.

Петрова Л. П., Шпак Т. Л. Рост, распределение и питание молоди пеляди в озерах-питомниках//Природные ресурсы Карелии и пути их рационального использования. Петрозаводск: СеврыбНИИпроект, 1973. С. 116—118.

Петрушевский Г. К., Бауер О. Н. Паразитарные заболевания рыб Сибири и их рыбохозяйственное и медицинское значение//Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 27. С. 195—216.

Петрушевский Г. К., Мосевич М. В., Шупаков И. Г. Фауна паразитов рыб Оби и Иртыша//Там же. 1948. Т. 27. С. 67—96.

Пивнев И. А., Юхнева В. С. Экология питания сиговых рыб, разводимых в озерах юга Тюменской области//Лососевидные рыбы: Сб. науч. тр. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 84—85.

Пименова Л. П. Кариофиллез и лернеоз карпа и пеляди в Ужурском рыбхозе Красноярского края//Сб. науч. работ Сиб. науч.-исслед. вет. ин-та. Омск, 1970. Вып. 18. С. 220—222.

Пионтковский С. А. Экология поведения веслоногих ракообразных. Киев: Наук. думка, 1985. 115 с.

Пирожников П. Л. О формообразовании у сиговых рыб (Coregonidae Pisces) в связи с особенностями их расселения// Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. С. 132—142.

Подболотова Т. И. Суточный ритм питания и рационы пеляди и ряпушки//Лососевые Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1976. С. 104—117.

Подболотова Т. И. Питание и пищевые взаимоотношения сиговых рыб, выращиваемых в озерах Южной Карелии// Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР, 1977. С. 134—135.

Подболотова Т. И. Питание и рост пеляди в Коверламбе//Рыбохозяйственные результаты удобрения малых лесных озер Северо-Запада РСФСР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1978. С. 90—107.

Поддубная А. В. К зоогеографии ракообразных рода Lernea Linne, 1746//Тр. ВНИИПРХ. 1978. Т. 27. С. 111—124.

Поддубный А. Г., Баканов А. И. О количественной оценке выедания бентоса рыбами//Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 6. С. 888—896.

Подлесный А. В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования//Изв. ВНИОРХ, 1958. Т. 44. С. 97—178.

Подлесный А. В., Сесягин С. М. Енисейская пелядь Coregonus peled (Gmel.): (Промыслово-биологическая характеристика)//Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8, вып. 6. С. 1094—1096.

Позднухова Т. Я. О биотехнике и результатах инкубации икры сиговых рыб на Ужурском рыбоводном заводе Красноярского края//Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. С. 105—106.

Покровский В. В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки Coregonus sardinella maris-albi Berg//Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 100—114.

Покровский В. В., Тихомирова Л. П., Волохонский А. Г. и др. Опыт использования отчлененного залива озера Врево

для выращивания сеголетков пеляди// Там же. 1972. Т. 79. С. 101—117.

Полымский В. Н. К вопросу экологии и продуктивности озерных популяций пеляди в Западной Сибири//Биологические основы рыбохозяйственного использования озерных систем Сибири и Урала. Тюмень. СибНИИРХ, 1971а. С. 69—88.

Полымский В Н Биолого-промысловая характеристика ихтиофауны и рыбопродуктивность озер Гыданского полуострова//Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. Тюмень: СибрыбНИИпроект, 1971б. С. 205—241.

Полякова Л. А. Индуцированный гиногенез у пеляди//Тез. Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. М., 1986. С. 169—171.

Померанцев Г П. Озерный сырок (пелядь) как объект акклиматизации//Тр. Урал. отд-ния ВНИОРХ. 1941. Т. 3. С. 111—123.

Пономарев Г. И Итоги и перспективы выращивания сиговых в условиях Валдайского рыбозавода//Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб· Материалы Всерос. совещ. Л.: ГосНИОРХ, 1976. С. 42—44.

Попков В. К. Особенности полового созревания пеляди, интродуцированной в озера Алтайско-Саянского нагорья//Вопросы зоологии Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1978. С. 23—27.

Попков В. К. Морфология интродуцированной пеляди в озерах Алтайско-Саянского нагорья//Новые данные о фауне и флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. С. 37—46.

Попков В К К экологии пеляди, интродуцированной в озеро Чагытай (Тувинская АССР)//Вопросы биологии. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1980. С 23—27.

Попков В К. Изменение экологических показателей пеляди в процессе акклиматизации в горных озерах//Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 145—151.

Попов Е П. Выращивание сеголетков пеляди в озерах, подготовленных химическим методом//Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 64. С. 84—94.

Попов Е. П Выращивание сеголетков пеляди в специально подготовленных озерах Северо-Запада СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 19 с.

Попов Н. А. Морфоэкологическая и промысловая характеристика рыб бассейна Танамы как типичной реки Субарктики: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. М., 1978. 16 с.

Попов Н. Я. Влияние высоких плотностей посадок сиговых рыб на кормовую базу озер-питомников//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ 1985. Вып. 233. С 56—69.

Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.

Пробатов А Н. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и реки Кары. Л.: Сев. краев отд-ние Ин-та рыб. хоз-ва и океанографии. 1934. 140 с.

Пробатов А. Н. О пеляди озер низовьев реки Кары (Coregonus peled/Gmelin/)// Тр. Новорос. биол станции. 1938. Т. 2, вып. 2. С. 99—107.

Прохорова К П Возраст и темп роста сырка озер низовьев реки Оби//Тр. Сиб. науч. рыбохоз. станции. 1930. Т. 5, № 1. С. 59—77.

Прусевич Л. С Зоопланктон озера Сартлан в период реконструкции его ихтиофауны//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 214. С. 97—109.

Прусевич Л. С. Питание молоди сиговых и использование ею кормовой базы озера Малый Сартлан//Там же. 1985. Вып. 233. С. 75—84.

Пулина Г. А. Опыт выращивания сиговых рыб за рубежом//Лососевидные рыбы Л. ЗИН АН СССР, 1980. С. 350—356

Радаков Д. В., Протасов В. Р. Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб: Справочник. М.: Наука, 1964. 50 с.

Раденко В. Н., Терентьев П. В. Влияние различных световых режимов на эффективность заводского выращивания личинок пеляди//Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 216—225.

Размашкин Д А. Паразиты и болезни сигов, акклиматизируемых в озерных хозяйствах юга Тюменской области//Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 265—267.

Размашкин Д. А., Кашковский В. В., Скрипченко Э. Г. Изучение паразитов рыб Сибири и европейского Севера//Паразиты и болезни рыб и водных беспозвоночных. М.: Наука, 1972. С. 36—47.

Размашкин Д А., Кашковский В. В Tetraonchus alaskensis Price, 1937 и его эпизоотическое значение//Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 3 С. 247—251.

Размашкин Д. А, Осипов А. С., Ширшов В Я, Альбетова Л. М. Паразитофауна и болезни пеляди в водоемах Тюменской области//Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пре-

делах СССР). Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. С. 94—100.

Райкова Е. В. Ультраструктура ооцитов осетровых рыб в период превителлогенеза. II. Ультраструктура цитоплазмы// Цитология. 1973. Т. 15, № 11. С. 1352—1361.

Рейнсоне А. Д., Андрушайтис Г. Паразитарные заболевания пеляди и байкальского омуля при их акклиматизации в прудах Латвийской ССР//Изв. АН ЛатвССР. Биология. 1959. № 12(149). С. 121—122.

Решетников Ю. С. Об изменчивости сигов//Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 8. С. 1187—1199.

Решетников Ю. С. Питание разных внутривидовых форм сига из ряда озер Лапландского заповедника//Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 4. С. 679—694.

Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера// Закономерности роста и динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1966. С. 93—155.

Решетников Ю. С. Периодичность размножения у сигов//Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7, вып. 6. С. 1019—1031.

Решетников Ю. С. О систематическом положении сиговых рыб//Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 11. С. 1656—1671.

Решетников Ю. С. Сложные вопросы таксономии сиговых рыб и проблемы зоогеографии//Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 71—78.

Решетников Ю. С. Сиговые рыбы в северных экосистемах//Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 3. С. 419—433.

Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

Решетников Ю. С. Новый этап в морфометрических исследованиях сиговых рыб //Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера: Материалы семинара. Петрозаводск, 1981. С. 7—10.

Решетников Ю. С. О числе видов, центрах возникновения и центрах расселения сиговых рыб//Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983. С. 4—17.

Решетников Ю. С. Адаптивные особенности водных организмов высоких широт// Адаптации организмов к условиям Крайнего Севера. Таллинн: АН ЭстССР, 1984. С. 160—165.

Решетников Ю. С. Синэкологический подход к динамике численности рыб//Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука, 1986. С. 22—36.

Решетников Ю. С. Современное состояние и перспективы изменения запасов сиговых рыб//Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 5—17.

Решетников Ю. С., Белянина Т. Н., Паранюшкина Л. П. Характер жиронакопления и созревания сигов//Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971. С. 60—71.

Решетников Ю. С, Ермохин В. Я. Содержание жира у сигов в весенний период// Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15, вып. 1. С. 173—176.

Решетников Ю. С., Михайлов В. В. Исследование пищевых взаимоотношений рыб и обеспеченности их пищей на модели// Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 63—77.

Решетников Ю. С., Новиков А. С., Слугин И. В. и др. Валек Prosopium cylindraceum (Pallas et Pennent) Чукотки// Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15, вып. 5. С. 788—804.

Решетников Ю. С., Паранюшкина Л. П., Кияшко В. И. Сезонные изменения белкового состава сыворотки крови и жирности сигов//Там же. 1970. Т. 10, вып. 6. С. 1065—1078.

Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 258 с.

Решетников Ю. С., Титова Г. Д. О перспективных формах сигового хозяйства //Биологические основы разведения лососевого хозяйства в водоемах СССР.: М.: Наука, 1983. С. 231—246.

Романов В. И. Морфоэкологические особенности сиговых рыб Хантайских озер и Хантайского водохранилища в процессе его формирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1985. 18 с.

Романова Г. П. Питание рыб в Нижнем Енисее//Тр. Сиб. отд-ния ВНИОРХ. 1948. Т. 7, вып. 2. С. 151—203.

Рубцов В. В., Черняев Ж. А. Изменение архитектоники оболочек яиц байкальского омуля Coregonus autumnali migratorius во время эмбриогенеза//Онтогенез. 1979. Т. 10, вып. 3. С. 289—298

Руденко Г. П. Справочник по озерному и садковому рыбоводству. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. 312 с.

Рузен-Ранге Э. Сперматогенез у животных. М.: Мир, 1980. 255 с.

Рузский М. О рыбах верхнего течения реки Енисея//Изв. Том. ун-та. 1916. Т. 65. С. 1—18.

Румянцев Е. А. Паразиты сиговых — объектов рыбоводства в озерах Карелии// Лимнология Северо-Запада СССР. Таллин: АН ЭстССР, 1973. Т. 3. С. 61—64.

Румянцев Е. А. Диплостомоз рыб в озерных хозяйствах и пути борьбы с ним// Паразитология. 1978. Т. 12, вып. 6. С. 487—492.

Рутилевский Г. Л. Животный мир//Советская Арктика (моря и острова Северного Ледовитого океана). М.: Наука, 1970. С. 274—314.

Рыбкин В П. Влияние подращивания личинок пеляди на промысловый возврат ее в озеро Ик Омской обл //Тез. докл. Второго Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981. С. 222—224.

Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1983. 277 с.

Рыжков Л. П. Рыбохозяйственные работы в Финляндии//Рыбоводство и рыболовство. 1972. № 6. С. 16—17.

Сазонова Е. А., Концевая Н. Я. Состояние воспроизводительной системы самок пеляди в некоторых озерах Псковской области//Тр. Псков. отд-ния ГосНИОРХ. 1978. Т. 3. С. 83—92.

Сакун О. Ф. Состояние нуклеолярного аппарата ооцитов костистых рыб в период, предшествующий меиотическим делениям//Докл. АН СССР. 1961. Т. 137, № 3. С. 749—751.

Сакун О Ф. Переход к мейотическим делениям ооцитов с незавершеным вителлогенезом под влиянием гормональной стимуляции у семги Salmo salar L//Там же. 1966. Т. 169, № 1. С. 241—244.

Сакун О Ф Новые данные о сфере влияния гонадотропных гормонов гипофиза у рыб//Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967. С. 53—59.

Сакун О. Ф, Гуреева-Преображенская Е. В. Изучение созревания ооцитов костистых рыб in vitro: Методика инкубации и пути анализа результатов//Вестн. ЛГУ. Биология. 1975. № 15. С. 15—22.

Салазкин А. А. О питании нельмы и сиговых рыб в полоях Оби и Иртыша//Изв. ГосНИОРХ. 1969 Т. 65. С. 121—130.

Салазкин А. А. Кормовая база и пищевые взаимоотношения рыб-аборигенов и вселенцев в ранее обезрыбленных озерах// Там же. 1976 Т. 118. С. 122—136.

Салазкин А. А. Кормовая база прудов и ее использование молодью сиговых в условиях поликультуры//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982 Вып. 181. С. 44—53.

Салазкин А. А., Волошенко Б. Б. Кормовая база прудов и ее роль в питании молоди пеляди, чира, муксуна и их гибридов//Там же. 1979. Вып. 147. С. 90—111.

Салазкин А. А., Филимонова О. А. Наблюдения за ростом и питанием сеголеток пеляди в карасевом озере Атлер Кондинского района Ханты-Мансийского округа//Развитие интенсивного озерного хозяйства на базе выращивания сиговых: Материалы Всерос совещ. Л.: ГосНИОРХ, 1974. С. 66—89.

Сальдау М П. Питание рыб Обь-Иртышского бассейна//Изв. ВНИОРХ. 1949. Т. 28. С. 175—225.

Самусина В. В. Питание и баланс энергии молоди сиговых в озере-питомнике Горюново (Тюменская обл)//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 182. С. 119—123.

Световидов А. Н О географической изменчивости пыжьяна (Coregonus lavaretus pidschian)//Докл. АН СССР. 1934. № 5/ /6. С. 343—345.

Световидов А. Н. Сиг рек Кары и Сибирчи (Coregonus lavaretus pidschian bergiellus)//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 4, вып. 2. С. 299—425.

Световидов А. Н. Типы видов, описанных П. С. Палласом в Zoographia Rosso-Asiatica. Л.: Наука, 1978. 34 с.

Селюков А. Г. Ранний гаметогенез пеляди//Вестн. ЛГУ. Биология. 1985. № 17. С 26—32.

Селюков А. Г. Оогенез и половые циклы самок пеляди Coregonus peled (Gmelin) озера Ендырь (бассейн Оби)//Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 2. С. 294—302.

Селюков А. Г Оогенез и овариальные циклы озерной пеляди Coregonus peled (Gmelin) в естественном ареале и в условиях Ленинградской области· Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 17 с.

Семенов В. В. Особенности вителлогенеза у морских сельдей и сиговых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 21 с.

Семенова Н В Диплостомоз молоди лососевых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л , 1965. 22 с.

Семенова Н В, Железова Н. А. Диплостомоз пеляди рыбопитомника Иматозеро//Физиология, морфология и болезни сельскохозяйственных животных: Мате-

риалы XVII науч. конф. Ленингр. вет. ин-та. Л., 1971. С. 27—29.

Сердюков А. М., Столбов Н. М. О возможности существования природных очагов дифиллоботриоза на Гыданском полуострове//Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР): Тез. докл. Тюмень: СибрыбНИИпроект, 1971. С. 58—60.

Сеченова Н. А. О поражении пеляди оз. Пыжьян плероцеркоидами лентецов// Там же. С. 53—55.

Сецко Р. И. Рыбоводно-биологическая характеристика маточных стад пеляди в озерах Новосибирской области и их использование//Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. С. 107—109.

Сецко Р. И. Развитие товарного рыбоводства на озерах Новосибирской области и Алтайского края//Тр. Новосиб. сельскохозяйственного ин-та. 1975. Т. 86. С. 29—32.

Сидоров Г. П. О нересте сига в тундровых Вашуткиных озерах (бассейн р. Печоры)//Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 3. С. 442—447.

Сидоров Г. П. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1974. 164 с.

Сидоров Г. П. Рыбы//Флора и фауна водоемов европейского Севера. Л.: Наука, 1978. С. 78—83.

Силин Б. В., Силина Н. И. Выращивание пеляди в озере Улахан-Берейн//Рыб. хоз-во. 1979. № 8. С. 21—22.

Сироткин В. П., Свириденко Т. В. Об аномалиях у сиговых рыб в солоноватых озерах Северного Казахстана//Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 3. С. 488—492.

Скопцов В. Г., Величко Г. М., Колядин С. А. Некоторые вопросы питания и роста пеляди в условиях товарного выращивания//Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1983. С. 141—145.

Скопцов В. Г., Колядин С. А. Продукция стада пеляди при товарном выращивании в мезотрофном озере//Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 353—355.

Скопцов В. Г., Крупенникова Т. В. Роль рыб-планктофагов в формировании структуры планктонного сообщества озера//Экология. 1983. № 5. С. 41—46.

Скрипченко Э. Г. Паразиты и болезни рыб в рыбхозах Западной Сибири//Прудовое рыбоводство Западной Сибири. Новосибирск Наука, 1972. С. 66—88.

Скрипченко Э. Г., Нестеренко Н. А. Фауна паразитов пеляди в связи с ее интродукцией в озерах южной зоны Западной Сибири//Круговорот вещества и энергии в водоемах: Рыбы и рыбные ресурсы: Тез. докл. на IV Всесоюз. лимнол. совещ. Лиственничное-на-Байкале, 1977. С. 221—222.

Скрябин А. Г. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 229 с.

Скрябин А. Г. Рыбы: Морфологическая характеристика//Биология Усть-Илимского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1987. С. 139—214.

Скрябин Е. С. Трематоды рыб среднего течения реки Колымы//Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. 1973. Т. 23. С. 148—155.

Следь Т. В., Шишмарев В. М. К биологии пеляди рек Собь и Харбей//Материалы по биологии некоторых видов рыб Обского бассейна. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 47—67.

Слепокурова И. А., Андриенко Е. Е. Питание сиговых в дельте реки Пур (бассейн Тазовской губы)//Изв. ГосНИОРХ. 1978. Вып. 136. С. 118—125.

Сметанин М. М. Погрешности количественных показателей роста рыб//Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1982а. С. 60—63.

Сметанин М. М. К оценке точности определения возраста рыб//Там же. 1982б. С. 63—74.

Смирнов В. В. Возрастная изменчивость байкальского омуля Coregonus autumnalis migratorius (Georgi)//Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 3. С. 508—515.

Смирнов В. В., Шумилов И. П. Омули Байкала. Новосибирск: Наука, 1974. 160 с.

Смирнов В. С., Божко А. М., Рыжков Л. П., Добринская Л. А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб//Тр. Сев. НИИ рыб. хоз-ва. 1972. Т. 7. С. 69—84.

Смирнова К. В., Каирова Н. В. К вопросу о паразитофауне рыб некоторых озер Целиноградской области//Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата: АН КазССР, 1970. Вып. 6. С. 285—289.

Смирнова К. В, Фролова Л. И. О паразитофауне сиговых, выращиваемых в не-

которых озерах Казахстана//Там же. 1972. Вып. 7. С. 170—171.

Смольянов И. И. Развитие белорыбицы Stenodus leucichthys leucichthys Güld., нельмы Stenodus leucichthys nelma Pall. и сига-нельмушки Coregonus lavaretus nelmuschka Pravdin//Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. М., 1957. Вып. 20. С. 232—294.

Соболева Э. Л., Завьялова Т. Я. О паразитарных заболеваниях карпов и пеляди в прудах Ужурского рыбхоза Красноярского края//Тр. ВНИИПРХ. 1971. Т. 18. С. 177—178.

Созинов И. А. Суточный ритм питания и рацион двухлеток пеляди в оз. Чебачье// Изв. ГосНИОРХ. 1978. Вып. 136. С. 110—117.

Соин С. Г. Приспособительные особенности развития рыб. М.: Изд-во МГУ, 1968.

Соин С. Г., Черняев Ж. А. О развитии перибластического синуса у эмбрионов лососевидных и некоторых других костистых рыб//Докл. АН СССР. 1961. Т. 137, № 5.

Солдатов В. К. Рыбы реки Печоры//Тр. Сев. науч.-промысл. экспедиции. 1924. Вып. 17.

Соловкина Л Н. Некоторые данные о сигах реки Усы в период нереста//Вопр. ихтиологии. 1959. Вып. 13. С. 59—70.

Соловкина Л. Н. Рыбы среднего и нижнего течения реки Усы//Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.; Изд-во АН СССР, 1962. С. 88—135.

Соловкина Л. Н. Рост и питание рыб Вашуткиных озер//Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера. М.: Наука, 1966. С. 137—163.

Соловкина Л. Н. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1975. 167 с.

Соловкина Л. Н., Сидоров Г. П. К биологии промысловых рыб и рыбохозяйственному освоению тундровых Вашуткиных озер (бассейн р. Печоры)//Изв. Коми фил. Всесоюз. геогр. о-ва. 1965. № 10. С. 131—136.

Соловкина Л. Н., Сидоров Г. П. Биологическая характеристика промысловых рыб Средней Печоры//Тр. Коми фил. АН СССР. 1971. № 22. С. 118—138.

Соловов В. П. Особенности экологии пеляди, разводимой в равнинных озерах Алтайского края//Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981. С. 98—101.

Соловов В. П., Новоселова З. И. Опыт совместного выращивания молоди сиговых и карповых рыб в озере Долгом Алтайского края//Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1978. С. 10—12.

Соусь С. М. Экологическая характеристика фауны паразитов рыб озер лесостепной зоны Западной Сибири//Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск, 1976. Вып. 21. С. 184—219.

Статова М. П., Томнатик Е. Н. Процесс анатомической и цитологической дифференцировки пола у пеляди//Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1970. № 1. С. 36—39.

Стерлигов А. В., Юшкова Г. В. Выращивание посадочного материала сунского сига и пеляди в бикультуре//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1980. Вып. 154. С. 61—66.

Стрелков Ю. А. Паразитофауна карпа и пеляди из некоторых озер, обезрыбленных полихлорпиненом: Предвар. сообщ. //Изв. ГосНИОРХ. 1963. Т. 55. С. 124—126.

Стрелков Ю. А. Паразитофауна и болезни рыб озер Алольской группы Псковской области//Там же. 1964. Т. 57. С. 223—226.

Стрелков Ю. А. Паразитофауна карпа и пеляди в озерах, подготовленных химическим методом//Там же. 1967. Т. 64. С. 116—121.

Суворов Е. К. Чешская экспедиция 1925 г.//Тр. Ин-та по изуч. Севера. 1927. Вып. 34. С. 42—45.

Судаков В. М. Рыбные ресурсы озер Ханты-Мансийского национального округа и перспективы их рыбохозяйственного освоения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973 18 с.

Судаков В. М. Биология пеляди, выращиваемой в озерах Ханты-Мансийского округа//Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 94. С. 96—102.

Судаков В. М. Экология питания рыб в пеляжьем озере Сырковое Тюменской области//Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование: Информ. материалы. Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во, 1986. С. 147—148.

Сыч-Аверинцева Н. В. О меристических признаках некоторых представителей сем. Salmonidae реки Лены//Тр. Якут. рыбхоз. станции СевНИОРХ. 1933. Вып. 2. С. 175—208.

Сычева А. В. О суточном ходе питания пеляди//Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 4. С. 173—178.

Танфильев Г. И. О рыбных и звериных промыслах в водах Мезенского и Печорского края: (Со списком рыб, составленным С. М. Герценштейном)//Вестн. рыбопром-сти. 1896. № 2, № 3.

Терехин Ю. А. Воспроизводство рыбных запасов Кольского Севера//Состояние природной среды Кольского Севера и прогноз ее изменений. Апатиты: АН СССР, 1982. С. 76—84.

Терешенков Н. И. Результаты однолетнего подращивания карпа и пеляди в озере Березовом Псковской области//Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1974. № 12. С. 20—23.

Титова С. Д. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та. 1965. 172 с.

Тихомирова Л. П. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в озере Кривом// Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 99. С. 101—122.

Тихомирова Л. П. Возрастная изменчивость пищевых рационов пеляди озера Врево//Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1978. № 23. С. 10—13.

Тихомирова Л. П. Питание и рационы рыб озера Красного//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1980а. Вып. 158. С. 36—44.

Тихомирова Л. П. Питание и пищевые потребности рыб оз. Пелюга//Изв. ГосНИОРХ. 1980б. Т. 159. С. 97—108.

Толонбаев С. Б. Материалы по биологии пеляди в озере Сон-Куль//Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии. Балхаш: АН КазССР, 1981. С. 18—21.

Тринкаус Д. П. От клеток к органам. М.: Мир, 1972. 285 с.

Тугарина П. Я., Постников В. М. Питание и пищевые взаимосвязи рыб водоемов Илирнейско-Анюйской системы//Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 261—282.

Турдаков А. Ф. Происхождение и миграция первичных половых клеток у рыб// Изв. АН КиргССР. 1969. № 4. С. 61—67.

Тюльпанов М. А. К вопросу рыбохозяйственного освоения Хантайского водохранилища//Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 139—141.

Тяптиргянов М. М. Пелядь бассейна Хромской губы//Эколого-биологические исследования организмов высоких широт. Якутск: АН СССР, 1976. С. 76—78.

Тяптиргянов М. М. Рыбы северо-востока Яно-Индигирской низменности (бассейн Хромской губы). М.: Наука, 1980. 111 с.

Тяптиргянов М. М. Рыбы северо-востока Яно-Индигирской низменности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.

Тяптиргянов М. М. О внутривидовой структуре сига-пыжьяна Coregonus lavaretus pidschian (Gmelin) водоемов Якутии//Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 57—63.

Феоктистов В. П. Перспективы использования пеляди для увеличения рыбопродуктивности водоемов Башкирии//Результаты интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых рыб: Тез. Всерос. совещ. Л.: ГосНИОРХ, 1974. С. 52—53.

Филимонова Л. В. Трематоды рыб реки Лены//Материалы к науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов. М., 1967. Ч. 5. С. 349—354.

Фролова Л. И. Морфологическая характеристика пеляди, выращенной в озерах Целиноградской области//Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата: Кайнар, 1974. Вып. 8. С. 161—165.

Фролова Л. И. Биология пеляди из опытных озер Целиноградской области//Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 94. С. 112—120.

Фролова Л. И., Тютеньков С. К. Питание пеляди в озерах Жарлыколь и Узунколь //Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата: Кайнар, 1975. Вып. 9. С. 50—53.

Халатян О. В. Особенности репродуктивных циклов рыб в условиях Севера (на примере реки Яны)//Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука, 1985. С. 123—133.

Хиатт К. Д. Стратегия питания//Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 70—111.

Ходакова В. И. Дифиллоботриоз и изыскание новых методов борьбы с ним// V Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб и водных беспозвоночных. Л.: Наука, 1968. С. 123—123.

Цветкова Л. В. К вопросу о развитии пеляди на ранних стадиях онтогенеза в прудах Белоруссии/Тр. Ин-та зоологии и ботаники АН ЭССР: Гидробиол. исслед. 1962. Вып. 3. С. 333—336.

Цой Р. М. Влияние химических мутагенов на спермии и икру прудовых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970. 18 с.

Цыплаков Э. П, Гончаренко К. С., Сильченко Г. Ф. Значение мелководий Куйбышевского водохранилища для нагула взрослых рыб//Изв. ГосНИОРХ. 1974. Т. 89. С. 128—136.

Черняев Ж. А. Развитие сигового рыбоводства в нашей стране//Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. С. 290—301.

Черняев Ж. А. Воспроизводство байкальского омуля. М.: Лег. и пищ пром-сть, 1982. 130 с.

Черняев Ж. А., Арцатбанов Ю. В, Микулин А. Е., Валюшок Д. С Цитохром «О» в икре сиговых рыб//Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 5. С. 867—869.

Черфас Б И. Рыбоводство в естественных водоемах. М. Пищепромиздат, 1956. 527 с.

Чинарева И. Д Изменения фолликулярного эпителия и формирование яйцевых оболочек ооцитов последнего года развития у пеляди//Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. 1973. Т. 64, вып. 5. С 79—87.

Чинарева И. Д. О формировании яйцевых фолликулов у пеляди (Coregonus peled)//Изв. ГосНИОРХ. 1974а. Т. 92. С. 102—107.

Чинарева И. Д. О строении и развитии яйцевых оболочек в оогенезе пеляди (Coregonus peled)//Там же. 1974б. Т. 92. С. 108—112.

Чинарева И. Д. Формирование гребенчатого слоя яйцевой оболочки пеляди (Coregonus peled) По данным электронной микроскопии//Вестн. ЛГУ. Биология. 1975. № 3, вып. 1. С. 28—34.

Чистобаева Р. Е. Естественное воспроизводство пеляди в бассейне реки Печоры//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 207. С. 127—138.

Шаповалова Г. И. Изменения паразитофауны рыб озера Сартлан в связи с созданием озерного хозяйства//Новое в борьбе с инвазионными болезнями рыб в условиях промышленного рыбоводства. Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1977. С. 115—117.

Шапошникова Г. Х Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза//Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1968. Т 46. С 207—256.

Шапошникова Г. Х К систематике сигов Coregonus lavaretus (L) Онежского озера//Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 1. С. 43—66.

Шапошникова Г. Х О некоторых морфологических особенностях Prosopium cylindraceum (Pallas et Pennent)//Там же. 1977. Т. 17, вып. 4. С. 744—747.

Шеломов В. Н. К биологии нельмы Stenodus leucichthys nelma (Pallas) реки Коротаихи//Учен. зап. Перм. гос. ун-та. 1937. Т. 3, ч. 1. С. 10—15.

Шеренкова И., Ниязов Н. Выращивание сиговых и карпа в нагульных озерах юга Тюменской области//Рыбоводство. 1987. № 6. С. 10.

Шигин А А. Патогенез и клинические проявления диплостомозов рыб//Новое в борьбе с инвазионными болезнями рыб в условиях промышленного рыбоводства. Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1977. С. 117—118.

Шилин Ю. А. Морфобиологическая характеристика промысловых рыб рек Чаунской губы//Биологические проблемы Севера. Якутск: АН СССР, 1974. Вып. 2. С. 70—73.

Ширинский А. А О составе и сезонном распределении рыб в озерах бассейна верхнего течения реки Алазеи//Фаунистические ресурсы Якутии. Якутск: СибрыбНИИпроект, 1974. С. 82—85.

Ширкова А. П. Гибрид сиговых рода Coregonus Ладожского озера//Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 2. С. 285—290.

Шишмарев В. М Морфофизиологические особенности популяций пеляди бассейна реки Северная Сосьва//Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976 С. 126—127.

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. 1976б. Вып. 99. С. 23—26

Шишмарев В. М. Морфологическая характеристика некоторых видов рыб бассейна реки Северная Сосьва//Там же. 1979. Вып. 121 С 27—38

Шишмарев В. М. Эколого-морфологические особенности сиговых рыб уральских притоков бассейна Оби: Автореф. дис. . канд. биол. наук. Иркутск, 1985. 24 с

Шишмарев В М, Лугаськов А. В. О размерной изменчивости морфологических признаков пеляди//Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977. С. 34—35

Шкорбатов Г. Л. Некоторые эколого-физиологические признаки сигов, акклиматизированных в водоемах востока

Украины//Зоол. журн. 1954. Т. 33, вып. 6. С. 1325—1335.

Шкорбатов Г. Л. Экспериментальные обоснования акклиматизации сиговых рыб// Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1959. С. 309—312.

Шкорбатов Г. Л. Акклиматизация сиговых рыб в водоемах Харьковской области// Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1963. Т. 13. С. 242—254.

Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб. М.: Пищепромиздат, 1952. 286 с.

Штейнфельд А. Д., Дунке И. А. Выращивание пеляди в прудах Белоруссии//Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1962. С. 148—155.

Элькина Б. Н. О суточном ритме питания воблы и сазана в рыбхозе «Горелый» в дельте Волги//Докл. ВНИРО. 1952. Вып. 1. С. 19—26.

Юдаев Н. А., Афиногенова С. А., Крехова В. А. Кортикостероиды//Биохимия гормонов и гормональной регуляции. М.: Наука, 1976. С. 171—227.

Юданов И. Г. Сыня и ее значение для рыболовства Обского Севера//Работы Обь-Тазов. науч. рыбхоз. станции. 1932. Т. 1, вып. 4. С. 3—91.

Юровицкий Ю. Г. О питании синца Рыбинского водохранилища//Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 2(23). С. 350—360.

Юрочко Е. С. О количественной оценке сравнительного избирания рыбами кормовых организмов//Там же. 1976. Т. 16, вып. 5. С. 899—907.

Янковская Л. А., Тихомирова Л. П. Баланс энергии пеляди в прудах НВХ «Рыбное» (Горьковское водохранилище)//Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 182. С. 165—175.

Яржомбек А. А. Каротиноиды лососевых рыб и их связь с воспроизводством этих рыб//Тр. ВНИРО. 1970. Т. 69. С. 234—267.

Aass P. Age determination and year-class fluctuations of cisco, Coregonus albula L. in the Mjasa hydroelectric reservoir, Norway//Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1972. N 52. P. 5—22.

Alm G. Connection between maturity, size and age in fishes//Ibid. 1959. N 40. P. 1—145.

Baturo B. The parasites of peled fry (Coregonus peled), cultivated in the illuminated Lake Cages//Fourth Intern. Congr. Parasitol. Warsaw, 1978. P. 201.

Behnke R. J. The application of citogenetic and biochemical systematics to phylogenetic problems in the family Salmonidae//Trans. Amer. Fish. Soc. 1970. Vol. 99, N 1. P. 237—248.

Bernatowicz S., Sawicki L. Observacje nad aklimatizacja pelugi Coregonus peled (Gmelin) w pólnocnowschodnich wodach Polski//Acta hydrobiol. 1971. Vol. 13(1). P. 43—58.

Bohl E. Food supply and prey selection in planktivorous Cyprinidae//Oecologia. 1982. Vol. 53, N 1. P. 134—138.

Brooks G. L. The effect of prey selection by lake planktivores//Syst. Zool. 1968. Vol. 17, N 3. P. 273—291.

Brož J., Hochman L., Souček K. Zkušenosti s chovem síha peledě na OZ Státníno rybárštvi v Telči//Čs. rybníkářství. 1972. N 3. S. 133—135.

Cavender T. M. A comparison of Coregonines and other Salmonids with the earlest known Teleostean fishes//Biology of Coregonid fishes Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 1—32.

Chouinard Z. Sites of formation of the extra nucleoli during early oocyte growth in the freshwater releost Salvelinus fontinalis Mitchill.//Canad. J. Zool. 1963. Vol. 41. P. 997—1010.

Confer J. L., Blades P. I. Omnivorous zooplankton and planktovorous fish//Limnol. a. Oceanogr. 1975. Vol. 20, N 4. P. 571—579.

Confer J. L., Howick G. L., Corzette M. H. Visual predation by planktivores//Oikos. 1978. Vol. 31. N 1. P. 27—37.

Cope E. D. Contributions to the ichthyology of the Lesses Antilles//Trans. Amer. Phil. Soc. 1871 (1872). Vol. 14(2). P. 445—483.

Dembiński W., Zuromska H. Podchów narybku siei i pelugi w dużych sadzach jeziorowych. Cześć I.// Gosp. rybna. 1973. Wol. 25, N 10. S. 7—10.

Drenner R. W., McComas S. R. The roles of zooplankter escape ability and fish size selectivity in the selective feeding and impact of planktivorous fish//Evolution and ecology of zooplankton communities/Ed. W. C. Kerfoot. Hanover (N. H.): N. Engl. Univ. press, 1980. P. 587—593.

Drenner R. W., Strickler J. R., O'Brien W. J. Capture probability: the role of sooplankter escape in the selective feeding of planktivorous fish//J. Fish. Res. Board Canada. 1978. Vol. 35, N 10. P. 1370—1373.

Dulmaa A. Coregonus peled (Gmelin) in der Gewässern der Mongolischen Volksre-

publik//Ztschr. Binnenfisch. DDR. 1986. Bd. 33, N 7. S. 226—228.

Dulmaa A., Penaz M. On the growth of Coregonus peled introduced to Mongolian waterbodies//Folia zool. 1986. Vol. 35(4). P. 363—370.

Dymond J. R. The Coregonine fishes of North-Western Canada//Trans. Roy. Canad. Inst. 1943. Vol. 24(2). P. 171—232.

Fabricius E. Heterogenous stimulus in the release of spawning activities in fish// Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1950. N 31. P. 57—99.

Foster A. B., Galabert B., Terqui M. Action predominante oloun derivohydroxylede progesterone sur la maturation in vitro des oocytes de latruite arc-en-ciel Salmo gairdnerii//C. r. Acad. sci. D. 1973. Vol 271 P 421—424.

Galabert B., Bry C., Czöllösi D., Fostier A. Etude comparee de l'action des hormones hypophysaires et steroides sur la maturation in vitro des ovocytes de la truite et du carassin//Ann. biol. anim., biochim., biophys. 1973. N 13. P. 59—72.

Garside E. T., Christie W. J. Experimental hybridization among three coregonine fishes//Trans. Amer. Fish. Soc. 1962. Vol. 91, N 2. P. 196—200.

Gasowska M. Rodsaj Coregonus L. w swietle nowej cechy systematycznej— ksztaltu i proporji os maxillare i os supramaxillare//Ann. zool. PAN. 1960. T. 18, N 26, S. 471—513.

Gasowska M. Osteological analyses of the forms of the species Coregonus lavaretus (L.) from Poland and their relationship to forms from other places//Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Mantoba press, 1970. P. 209—217.

Gosline W. A. Contributions towards a classification of modern isospondylous fishes// Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Zool. 1960. Vol. 6, N 6 P. 325—365.

Greenwood P. H., Rosen D. E., Weitzman S. H., Myers G. C. Phyletic studies of Teleostean fishes with a provisional classification of living form//Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1966. Vol. 131, art 4. P. 341—455.

Grube E. A. Dr. A. Th V. Middendorf sibirische//Reise. 1851. Bd. 2 (1). S. 1—24.

Guraya S. S. The cell and molecular biology of fish oogenesis Karger , 1986. 223 p.

Hakkari L., Selin P., Westman K., Mielonen M. The food of the native whitefish (Coregonus muksun /Pallas/) and the introduced whitefish (C. peled /Gmelin/) stocked in two small forest lakes in Southern Finland//EIFAC Techn. Pap. 1984. Vol. 42, suppl 1. P. 109—122.

Hartmann J. Two feeding strategies of young fishes//Arch. Hydrobiol. 1983. Vol. 96, N 4. P. 496—509.

Himberg K.-J. M. A systematic and zoogeographic study of some North European coregonids//Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 219—220.

Hochman L., Jirásek J., Penaz M. První skušenosti s odchovem síha peledě v československých rynících//Sborník referátu ze Symposia k 75. narozeninám prof. Kostomarova. Praha, 1973. S. 137—180.

Hochman L., Penaz M., Prokéš M. The volume of milt, quantity and quality of sperm in Coregonus peled (Gmelin, 1788), from pond culture//Zool. listy. 1974. Vol. 20(4). P. 377—386.

Hogman W. J. Annulus formation on scales fo four species of coregonids reared under artificial conditions//J. Fish. Res. Roard Canada. 1968. Vol. 25. P. 2111—2122.

Holčik J. Zoznam bezčelustných a rýb Slovenska//Biológia (ČSSR). 1976. Sv. 31, N 8. S. 641—647.

Holčik J., Bastl I., Ertl M., Vranovský M. Hydrobiology and ichthyology of the Czechoslovak Danube in relation to predicted changes after the construction of the Gabčikovo — Nagymaros river barrage system//Pr L. rybár. a hydrobiol. Bratislava, 1981. Sv. 3, d. 3. S. 19—158

Horn H. S. Measurement of «overlap» in comparative ecological studies//Amer. Natur. 1966. Vol. 100. P. 419—424.

Hosaja M., Luczynski M. Micropyle of three Coregonide species (Teleostei)// Ztschr. angew. Zool. 1984. Vol. 71, N 1. P. 21—27.

Jacobs J. Coexistence of similar zooplankton species by differential adaptation of reproduction and escape in an environment with fluctuating food and enemy densities. II. Fild data analysis of Daphnia//Verh. Intern. Verein. Limnol. 1977. Vol. 30, N 4. P. 313—329.

Jacobshagen E. Zur Morphologie des Spiraldarms//Anat. Anz. Jena, 1915. Bd. 48, N 7/8 S 188—201; N 9. S. 220—235; N 10. S. 241—254.

Jacobshagen E. Mittel- und Enddarm// Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere/Ed. L. Bolk. B ; Wien, 1937. Bd. 3. S. 563—622.

Janssen J Feeding behavior repertoide of the alewife, Alosa pseudoharengus, and the ciscoes Coregonus hoyi and C artedii//J Fish Res Board Canada 1978 Vol 35 N 2 P 249—253

Jordan D S, Evermann B W Clark H W Check list of the fishes of North and Middle America and fishlike vertebrates north of the northern boundary of Venezuela and Columbia Wash (D C) US Gov print off, 1930 670 p

Kozianowski A Maranenzucht in Teichen// Dt Fisch — Ztg 1960 Bd 7, N 8 S 238—242

Lom J Haldar D P Ciliates of the genera Trichodinella, Tripartiella and Paratrichodina (Peritricha-Mobilina) invading fish gills//Folia parasitol 1977 Vol 24(3) P 193—210

Lučzynski M, Hosaja M Gruczoly enzymu wyklucia zarodkow sielawy, sieri i pelugi// Gosp rybna 1983 Wol 35, N 10 S 4—5

Maitland P S The origin and present distribution of Coregonus in the British Isles//Biology of Coregonid fishes Winnipeg Univ Manitoba press, 1970 P 99—114

Mamcarz A Peluge — historia aklimatyzacji//Gosp rabna 1983 Wol 35, N 12 S 3—4

Mamcarz A Zmiennosć pelugi (Coregonus peled/Gmelin/) w procesie aklimatyzacji//Ibid 1984 Wol 36 N 2 S 10—11

Mazabraud A, Wegnez M, Denis H Biochemical research on oogenesis RNA accumulation in the oocytes of teleosts// Develop Biol 1975 Vol 44 P 326—332

McPhail J D, Lindsey C C Freshwater fishes of Northwestern Canada and Alaska//Bull Fish Res Board Canada 1970 N 173 P 1—381

Mellors W K Selective predation of ephippial Daphnia and the resistance of ephippial eggs to digestion//Ecology 1975 Vol 56 N 4 P 974—980

Migala K From researches on parasitic ciliata in Coregonus peled (Gemlin) in ponds//Fourth Intern Congr Parasitol Warsaw, 1978 P 199

Mills K H, Beamish R H Comparison of fin ray and scale age determinations for lake whitefish (Coregonus clupeaformis) and their implications for estimates of growth and annual survival//Canad J Fish Aquat Sci 1980 Vol 37 P 534—544

Muller H Die Peledmarane (Coregonus peled Gmelin) in Gewassern der Deutschen Demokratischen Republik//Ztschr Fisch 1969 N 1/4 S 281—286

Muller H Die Einburgerung der Peled Marane (Coregonus peled Gmelin) in Gewassern der DDR//Dt Fisch Ztg 1971 Bd 18(3) S 83—87

Mutenia A Fish stock and fishing in the Lokka and Porttipahta reservoirs Northern Finland//Habitat Modif and Freshwater Fish Proc Symp Europ England Fish Adr — Comiss Aahur L etc 1985 P 195—201

Nelson G J S Fishes of the world N Y etc Wiley 1976 406 p

Nikolsky G V, Reshetnikov Ju S Systematics of Coregonid fishes in the USSR, intraspecies variability and difficulties in taxonomy//Biology of Coregonid fishes Winnipeg Univ Manitoba press, 1970 P 251—266

Norden C R Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (Thymallus arcticus) and its phylogeny//J Fish Res Board Canada 1961 Vol 18, N 5 P 679—791

Norden C R Evolution and distribution of the genus Prosopium//Biology of Coregonid fishes Winnipeg Univ Manitoba press, 1970 P 67—80

O'Brien W J, Vinyard G L Comment on the use of Ivlev s electivity index with planktivorous fish//J Fish Res Board Canada 1974 Vol 31, № 6 P 1427—1429

Olson R E The life cycle of Cotylurus erraticus (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928 (Trematoda Strigeidae)//J Parasitol 1970 Vol 56(1) P 55—63

Ovchynnyk M M The use of scales and bones for age determination of the Great Lakes whitefish, Coregonus clupeaformis (Mitchill)//Zool Anz 1962 Vol 169, N 5/6 P 198—217

Penaz M Ecomorphological principles and saltation in the early ontogeny of salmonid fishes//Topical problems of ichthyology Brno Acad Nauk, 1981 P 95—100

Penaz B Hochman L Comparision of meristic and plastic features in two Coregonid species introducted rto the ponds of Cheskomoravska vrihoina Hingland// Zool listy 1971 Vol 20, N 4 P 377—386

Peňáz M., Hochman L., Jirásek J. Síh peled, Coregonus peled (Gmelin, 1788)— nověintrodukovany druh ryb v rybnících vrchoviny//Ac. Soc. Sci. Natur. Mus. Morav. Occid. Třebíč, 1971. Sv. 8. S 67—72.

Pethon P. Naturally occuring hybrids between whitefish (Coregonus lavaretus L.) and cisco (Coregonus albula L.) in Orrevann//Norw. J. Zool. 1974. Vol. 22, N 4. P. 287—293.

Phillips R. B., Ihssen P. E. Identification of sex chromosomes in lake trout (Salvelinus namaycush)//Cytogenet. a. Cell Genet. 1985. Vol. 39. P. 14—18.

Prokeš M. Der Sauerstoffverbrauch und die Respirationfläche der Kiemen bei der Glossmaräne, Coregonus lavaretus (Linnaeus, 1758) und der Peledmaräne, Coregonus peled (Gmelin, 1788)// Zool. listy. 1973. Vol. 22. N 4. P. 375—384.

Prokeš M. Embryonic development of reciprocal hybrids Coregonus peled x C. lavaretus//Folia zool. 1977. Vol. 26, N 2. P. 143—156.

Prokeš M., Peňaz M. Biometric comparison of reciprocal hydrids of Coregonus lavaretus x C. peled //Ibid. 1977. Vol. 26, N 2. P. 157—169.

Pruuki V., Pursiainen M., Westman K. A study of of the growth and production of the native whitefish (Coregonus muksun /Pallas/) and the introduced whitefish (C. peled /Gmelin/) stocked in two small forest lakes in Southern Finland// EIFAC Techn. Pap. 1984. Vol. 42, suppl. 1. P. 91—108.

Reshetnikov Ju. S. Relations between Coregonid fishes of the USSR and North America//Rep. XIII Pacif. Sci. Congr. Moscow: Nauka, 1975. P. 1—18

Ristkok S. Coregonus peled (Gmelin) — a new fish in Estonia//Eesti soodi. 1963. N 5.

Schmidt D., O'Brien W. J. Planktivorous feeding ecology of arctic grayling (Thymallus arcticus)//Canad. J. Fish. a Aquat. Sci. 1982. Vol, 39, N 3. P. 475—482.

Schwartz E. Die ortung von Wasserwellen durch Oberflachenfische//Ztschr. vergl. Physiol. 1971. Bd. 74. S. 64—80.

Schwartz E., Hasler A. D. Perception of surface waves by the blackstrope topminnow, Fundulus notatus//J. Fish. Res. Board Canada. 1966. Vol. 23, N 6. P. 1331—1352.

Scott W. B., Crossman E. J. Freshwater fishes of Canada//Bull. Fish. Res. Canada. 1974. N 184. 966 p.

Seghers B. H. Role of gill rakers in size-selective predation by lake white fish Coregonus clupeaformis (Mitchill)//Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Lomnol. 1975. Vol. 19, pt. 3. P. 2402—2405.

Shaposhnikova G. Kh. On the taxonimy of whitefishes from the USSR//Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 195—207.

Stammer J. Beitrage zur Morphologie, Biologie und Bekamfung der Karpfenläuse// Ztschr. Parasitenk. 1959. Bd. 19. S. 135—208.

Svärdson G. The Coregonid problem. IV. The significance of scales and gillrakers//Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1952. N 33. P. 204—232.

Svärdson G. The Coregonid problem. VI. The palearctic species and their integrades//Ibid. 1957. N 38. P. 267—356.

Svärdson G. Significance of introgression in Coregonid evolution//Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba press, 1970. P. 33—59.

Thiele M., Saüberlich E. Erfährung über die Aufzucht von Peledmaränen in VEB Binnenfischerei Wermsdorf, 1963//Dt. Fisch.— Ztg. 1964. N 4. S. 119—123.

Thomas C. Ribonucleic acids and ribonucleoproteins from small oocytes of Xenopus laevis//Biochim. et biophys. acta. 1970. Vol. 224. P. 99—114.

Tóth J., Biro P. Exotic species acclimatized in Hungarian natural waters// EIFAC Techn. Pap. 1984. Vol. 42, suppl. 2. P. 550—554.

Townsend C. R., Risebrow A. J. The influence of light level on the functional response of a zooplanktivorous fish//Oecologia. 1982. Vol. 53, N 3. P. 293—295.

Van Bohemen H. G., Lambert J. G. D., Peute J. Annual changes in plasma and liver in relation to vitellogenesis in the female rainbow trout, Salmo gairdneri//Gen. a Comp. Endocrinol. 1981. Vol. 44. P. 94—107.

Vlad M. Nucleolar DNA in oocytes of Salmo irideus (Gibbons)//Cell a. Tissue Res. 1976. Vol. 167. P. 407—424.

Vladykov V. D. Environmental and taxonomic characters of fishes//Trans. Roy. Canada Inst. 1934. Vol. 20, pt. 1. P. 100—140.

Vladykov V. D. Pearl tubercles and certain pecularities useful in the taxonomy of

Coregonid genera//Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoka press 1970 P. 167—193.

Wallace R. A., Selman K. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in Teleosts//Amer. Zool. 1981. Vol. 21. P. 325—343.

Ware D. M. Risk of epibenthic prey to predation by rainbow trout (Salmo gardneri)//J. Fish. Res. Board Canada. 1973. Vol. 30, N 2. P. 787—797.

Wheeler A. Key to the fishes of Northern Europe Frederich Warne. 1978. Peter Stebbing, 430 p.

Zaret T. M. Predation and freshwater communities New Haven; L: Gale Univ. press, 1980. 187 p.

Zilukas V. Ju., Peňáz M., Prokeš M. The posthatching steps in the early ontogeny of Coregonus peled//Folia zool. 1983. Vol. 32, N 1. P. 85—93.

Оглавление

Предисловие (**Ю. С. Решетников, И. С. Мухачев**) 5

Глава 1
РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЕЛЯДИ 9
Естественный ареал (**Ю. С. Решетников,** А. А. Вышегородцев, Д. Л. Венглинский, Ю. П Ларионов, Г. П Сидоров, Л. Н. Соловкина, М М. Тяптиргянов) 9
Расширение ареала в результате акклиматизационных работ (**Ю. С. Решетников,** Н. Л. Болотова, А. К. Козьмин, А. П. Новоселов) 22

Глава 2
СИСТЕМАТИКА И МОРФОЛОГИЯ ПЕЛЯДИ 31
Таксономический статус (**Ю. С. Решетников**) 31
Описание вида (**Ю. С. Решетников**) 33
Строение некоторых частей скелета (**Ю. С. Решетников**) 42
Морфометрические признаки (**Ю. С. Решетников,** А. К. Козьмин, А. П Новоселов, А Ф Павлов) 51
Морфология пищеварительного тракта (**В. М. Коровина**) 73
Кариотип (**Т. И. Кайданова**) 87

Глава 3
ПИТАНИЕ ПЕЛЯДИ В АРЕАЛЕ И В НОВЫХ МЕСТАХ ОБИТАНИЯ (**Н. Л. Болотова,** А А. Салазкин, А. П. Новоселов) 94
Питание в озерах ареала 94
Питание в реках ареала 97
Спектры питания в новых местах обитания 99
Сезонные изменения в питании 108
Суточная ритмика питания 112
Изменение питания в онтогенезе 124
Внутривидовые и межвидовые пищевые взаимоотношения 131

Глава 4
РОСТ ПЕЛЯДИ 136
Периодичность роста сиговых рыб (**Ю. С. Решетников**) 136
Сезонный рост и время закладки годового кольца (**Ю. С. Решетников,** В. Р. Крохалевский, А. П. Новоселов) 139
Линейный и весовой рост (**Ю. С. Решетников,** Н. Л. Болотова, А. А. Вышегородцев, А Н. Гундризер, Т. Я. Завьялова, А. К Козьмин, В. Р. Крохалевский, Н В. Нестеренко, А П Новоселов, А Ф Павлов, В. К. Попков, В И Романов, С. В. Канеп, Г. П. Сидоров, Л. Н. Соловкина) 142

Глава 5
СОЗРЕВАНИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ ПЕЛЯДИ 160
Время наступления половой зрелости (**Ю. С. Решетников,** А. К. Козьмин, И. С. Мухачев, А. П. Новоселов, А. Ф. Павлов, В. Н. Полымский) . . 161

Гаметогенез и половые циклы (**А. Г. Селюков**) 167
Созревание ооцитов при гормональных воздействиях (**Е. В. Гуреева-Преображенская**) 188
Плодовитость (**Ю. С. Решетников, В. Р. Крохалевский**, А. Н. Гундризер, Т. Я. Завьялова, В. К. Попков) 191
Нерест (**И. С. Мухачев, Ю. С. Решетников**, М. М. Тяптиргянов) . . . 195
Влияние минерализации воды на икру (**Е. Л. Галактионова**) 200

Глава 6
РАЗВИТИЕ ИКРЫ И ЛИЧИНОК ПЕЛЯДИ 203
Пигментация икры (**Д. С. Валюшок**) 203
Строение оболочек икры (**В. В. Рубцов, Ж. А. Черняев**) 205
Развитие икры и личинок (**О. А. Лебедева**) 211
Влияние температуры и света на личинок пеляди (**В. Н. Раденко, П. В. Терентьев**) 228

Глава 7
РЫБОВОДСТВО И СОСТОЯНИЕ ПРОМЫСЛА 231
Выращивание товарной пеляди (**И. С. Мухачев**) 232
Формирование маточных стад (**И. С. Мухачев**) 234
Выращивание посадочного материала (**И. С. Мухачев**) 236
Некоторые генетические аспекты рыбоводства (**А. В. Кочнев**) . . . 238

Глава 8
ПАРАЗИТОФАУНА И БОЛЕЗНИ ПЕЛЯДИ (Д. А. Размашкин, В. В. Кашковский) 242
Паразитофауна 242
Болезни 255
Пелядь как источник заболеваний человека 265

ЗАКЛЮЧЕНИЕ (Ю. С. Решетников) 267

Литература 269

Contents

Introduction (**Yu. S. Reshetnikov, I. S. Mukhachev**) 5

Chapter 1
GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF PELED (**Yu. S. Reshetnikov**, N. L. Bolotova, A. K. Kozmin, A. P. Novoselov, D. L. Venglinskyi, A. A. Vyshegorotsev, Yu. P. Larionov, G. P. Sidorov, M. M. Tyaptirgyanov) . . . 9

Chapter 2
SYSTEMATICS AND MORPHOLOGY 31
Taxonomic status of peled (**Yu. S. Reshetnikov**) 31
Desciption of species (**Yu. S. Reshetnikov**) 33
Construction of some parts of skeleton (**Yu. S. Reshetnikov**) 42
Morphometric characters of peled (**Yu. S. Reshetnikov**, A. K. Kozmin, A. P Novoselov, A. F. Pavlov) 51
Morphology of digestive tract (**V. M. Korovina**) 73
Caryotype (**T. I. Kaydanova**) 87

Chapter 3
THE NUTRITION AND DIET (**N. L. Bolotova**, A. A. Salazkin, A. P. Novoselov) 94

Chapter 4
THE GROWTH OF PELED 136
Periodicity of growth of coregonids (**Yu. S. Reshetnikov**) 136
Season growth and founding time of annual rings (**Yu. S. Reshetnikov**, V R. Krokhalevskyi, A. P. Novoselov) 139
Lineal and weight growth of peled (**Yu. S. Reshetnikov**, N. L. Bolotova, A A Vyshegorodtsev, A. N. Gundrizer, T. Y. Zavyalova, A. K. Kozmin, V. R Krokhalevskyi, N. V. Nesterenko, A. P. Novoselov, A. F. Pavlov, V K Popkov, V. I. Romanov, S. V. Kanep, G. P. Sidorov, L. N. Solovkina) 142

Chapter 5
MATURITY AND SPAWNING 160
The age of maturity (**Yu. S. Reshetnikov**, A K. Kozmin, I. S. Mokhachev, A P. Novoselov, A F. Pavlov, V. N. Polymskyi) 161
The gametogenesis and sexual cycle (**A. G. Selukov**) 167
The maturity of oocytes under hormonal influence (**E. V. Gureeva — Preobrazenskaya**) 188
The fecundity (**Yu. S. Reshetnikov, V. R. Krokhalevskyi**, A. N. Gundrizer, T. Y Zavyalova, V. K Popkov) 191
The spawning (**I. S. Mukhachev, Yu. S. Reshetnikov**, M. M. Tyaptirgyanov) 195
The influence of chemical composition of water of the eggs of peled (**E. L. Galaktionova**) 200

Chapter 6
THE DEVELOPMENT OF EGG AND LARVAE 203
Pigmentations of eggs (**D. S. Valushok**) 203

Construction of outer skin of egg (**V. V. Rubzov, G. A. Chernyaev**) . . . 205
The development of egg and larvae (**O. A. Lebedeva**) 211
Influence of temperature and light of larvae peled (**V. N. Radenko, P. V. Terentyev**) 228

Chapter 7
THE FISH-FARMING AND CATCHING (**I. S. Mukhachev, A. V. Kochnev**) 231

Chapter 8
THE PARASITES AND MALADIES (**D. A. Razmakhkin, V. V. Kakhkovskyi**) 242

CONCLUSION (**Yu. S. Reshetnikov**) 267

References 269

Научное издание

Решетников Юрий Степанович,
Мухачев Игорь Семенович,
Болотова Наталья Львовна и др

Пелядь

Систематика, морфология, экология, продуктивность

Серия «Виды фауны СССР и сопредельных стран»

Утверждено к печати
Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им А Н Северцова
Академии наук СССР

Редактор издательства
А М Гидалевич

Художник
А Г Кобрин

Художественный редактор
Н Н Власик

Технический редактор
Н Н Кокина

Корректор
А Б Васильев

ИБ № 39576

Сдано в набор 01 03 89
Подписано к печати 15 05 89
Т 09849 Формат 70×90 1/16
Бумага книжно-журнальная импортная
Гарнитура литературная
Печать высокая
Усл печ л 22, 23 Усл кр отт 23,8
Уч -изд л 23,3
Тираж 1000 экз Тип зак 4839
Цена 4 р 90 к

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука»
117864, ГСП-7, Москва, В-485,
Профсоюзная ул , 90

2 я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер , 6

4 р. 90 к.

USSR Academy of Sciences

A. N. Severtzov Institute
of Evolutionary Animal
Morphology and Ecology

Scientific Council
for Biological Grounds
of Management, Reconstruction
and Conservation of Animals

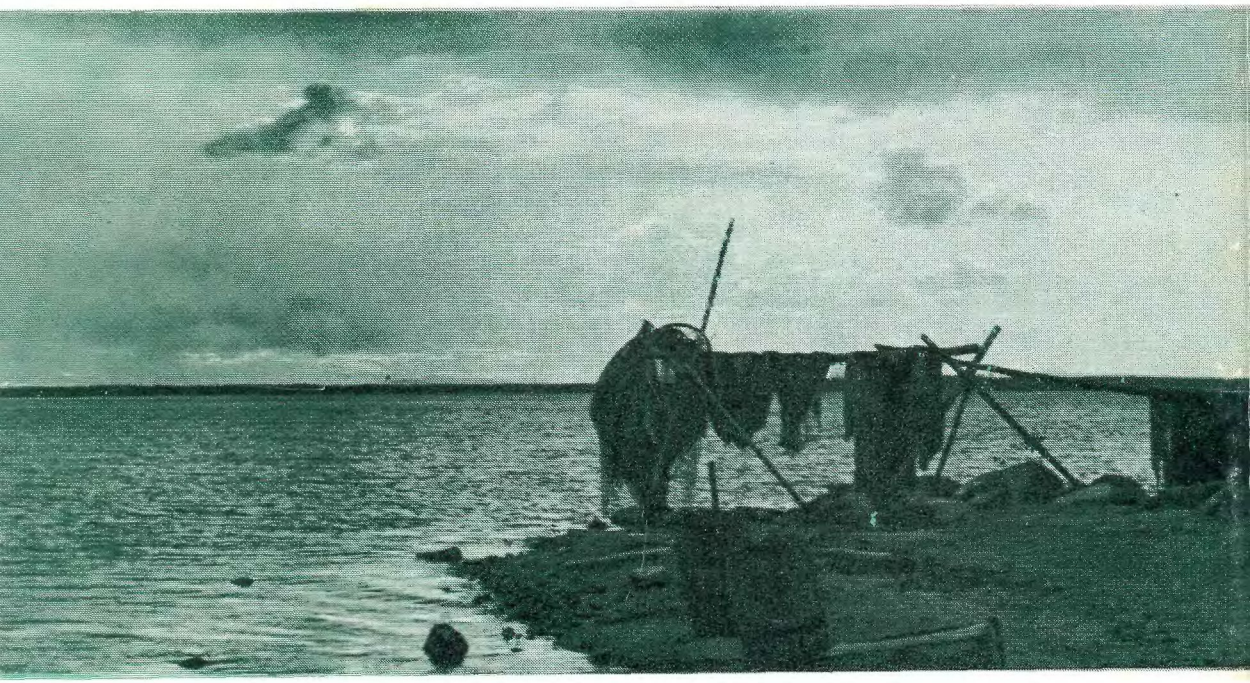
MaB

Species
of the Fauna of the USSR
and the Contiguous
Countries

Soviet Committee
for the UNESCO Programme
„Man and Biosphere"

Coregonus peled (Gmelin, 1788) (PISCES: Coregonidae)

Systematics, Morphology, Ecology, Production



Nauka, Publishers