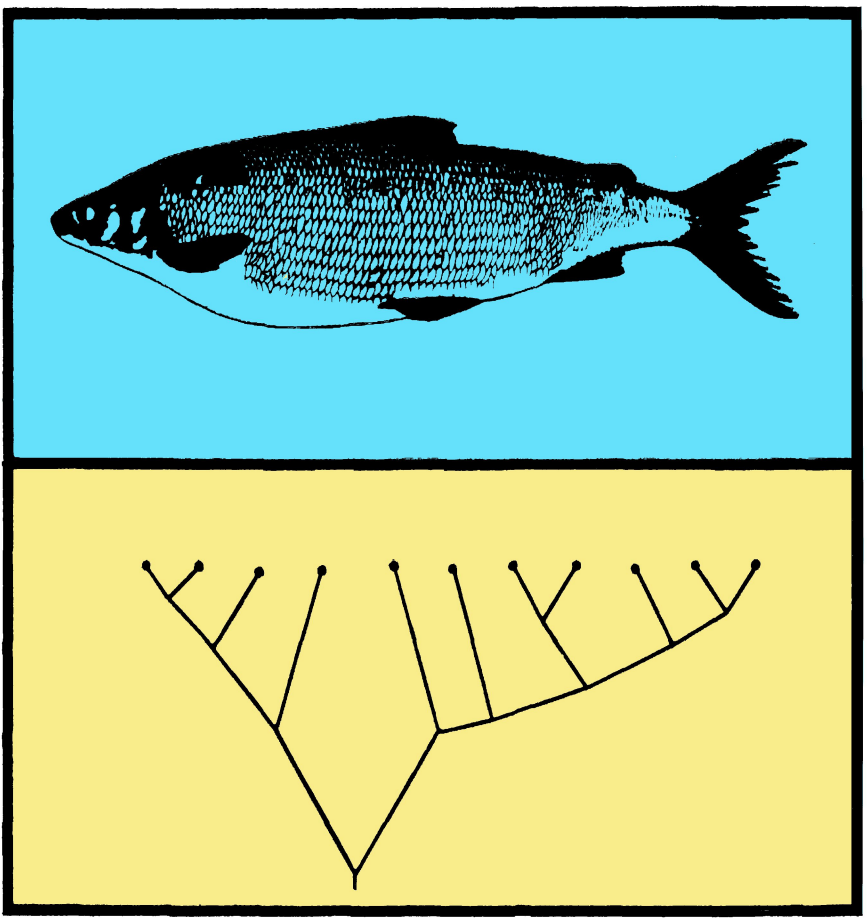
Ю.С. РЕШЕТНИКОВ

ЭКОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА СИГОВЫХ РЫБ

ИЗДАТЕЛЬСТВО · НАУКА ·



УДК 591.5+592/599:597

Ю. С. Решетников. **Экология и систематика сиговых рыб.** М.: Наука, 1980. 300 с.

В книге дан обзор современных представлений о систематическом положении сиговых рыб, специфике их питания, роста и созревания в водоемах Севера. Анализируется динамика численности разных видов и экологических форм в пределах одного вида. Подробно рассматривается значение сиговых в северных экосистемах, особенности их расселения в водоемах Голарктики. Устанавливаются родственные и идентичные виды из водоемов Евразии и Северной Америки. Используются современные методы математической обработки данных с применением ЭВМ (ранжирование признаков, анализ дивергенции и дендрограмм сходства популяций в многомерном пространстве признаков, зоогеографический анализ на основе теории множеств) и биохимические методы анализа структуры ДНК в систематических целях.

Книга рассчитана на биологов широкого профиля, научных сотрудников и работников рыбного хозяйства.

Ответственный редактор

профессор Б. П. МАНТЕЙФЕЛЬ

Р $\frac{21009\text{-}306}{055(02)\text{-}80}$ 642-80, кн. 2. 2001050100

© Издательство «Наука», 1980 г.

ВВЕДЕНИЕ

Экология и систематика тесно связаны между собой, поскольку естественная классификация должна основываться на комплексе морфологических признаков, функционально связанных с наиболее характерной экологической спецификой изучаемой группы [Северцов, 1945, 1967; Шмальгаузен, 1913]. Если для тресковых и сельдевых рыб этот комплекс признаков связан главным образом с движением [Световидов, 1948, 1952], то у сиговых рыб эти признаки в первую очередь связаны с питанием и размножением. В настоящее время решение многих вопросов систематики, внутривидовой изменчивости и структуры вида невозможно только на основе морфологических признаков, необходимо привлекать данные из других областей биологии — генетики, биохимии, палеонтологии, зоогеографии.

Каждый исследователь, даже если он специально и не занимается систематикой рыб, приступая к изучению сиговых, прежде всего сталкивается с множеством форм в пределах вида, и, естественно, перед ним встают вопросы о ранге исследуемой группы и ее отношениях с другими группами, формами, популяциями в данном водоеме или в близлежащих. Явление параллельной изменчивости в близкородственных группах и мозаичный характер встречаемости сходных экологических форм в различных точках современного ареала создают значительные трудности при исследовании структуры вида и при идентификации близких видов из водоемов Англии, Европейского континента, Сибири и Северной Америки. Недаром для многих исследователей сиговые рыбы явились камнем преткновения. Так, только для одного вида сига из водоемов СССР было описано около сотни внутривидовых категорий [Берг, 1948; Правдин, 1954]. Практическое применение этой системы в отношении сиговых рыб оказалось затруднительным, поскольку каждый водоем имеет свою, несколько отличную от остальных по морфологическим признакам популяцию сигов. В свою очередь многие вопросы экологии и зоогеографии зависят от решения проблем таксономии, в частности от решения вопросов внутривидовой структуры сиговых рыб. Вопрос о единстве видов и близкородственных таксонов из водоемов Голарктики имеет не только важное научное значение при решении систематических и зоогеографических вопросов, но и непосредственный выход в практику при оценке запасов и выборе стратегии рыбо-

ловства в водоемах Севера. Только при комплексном подходе эколога и систематика можно решить многие трудные вопросы изменчивости и полиморфизма сиговых рыб, продвинуться дальше в разработке естественной системы этой группы и достичь большей точности при прогнозировании возможных изменений в морфологии и экологии сиговых рыб при вселении в новые места обитания.

В арктических и субарктических пресноводных водоемах сиговые рыбы составляют основную долю ихтиопродукции. Естественно, что обеспечение высокой рыбопродуктивности этих водоемов возможно только на основе изучения роли сиговых в северных экосистемах и оценки общего энергетического баланса этих рыб, что в конечном счете и определяет выход хозяйственно-ценного биопродукта. Новым направлением в морфоэкологических исследованиях становится разработка методов экологического прогнозирования и оценки устойчивости ихтиоценозов при мощном и длительном внешнем воздействии. В этом плане важно наметить пути сохранения численности и биомассы сиговых рыб при резком изменении условий обитания под влиянием деятельности человека (постройка плотин и АЭС в Заполярье, акклиматизация, интенсивный промысел и др.).

На современном этапе исследований в области систематики и экологии сиговых рыб весьма актуальной является необходимость обобщения всех имеющихся данных на единой методической основе. Необходимы разработка принципов системы этой группы рыб и создание биологических обоснований для различных форм сигового хозяйства. В конечном итоге это будет означать выход на новый уровень исследований.

Исходя из положения, что изменчивость и многообразие форм сиговых рыб определяются особенностями их питания в водоемах Севера [Решетников, 1963а, б], пришлось несколько отступить от традиционного плана изложения. Поэтому перед общими вопросами о систематическом положении сиговых рыб идет анализ условий обитания рыб в водоемах Севера, особенностей их питания, специфики роста и созревания. Именно эти стороны экологии сиговых рыб во многом определили их современное расселение и занимаемые экологические ниши в северных экосистемах.

В значительной мере предлагаемая книга представляет собой сводку по тем проблемам, с которыми автор непосредственно работал сам. Основной целью работы автор считал разработку естественной системы сиговых рыб и теоретических основ экологии и систематики этой группы. На единой методической основе в работе проводится обобщение всех имеющихся данных с привлечением разнообразных приемов исследования, включая и такие традиционные, как морфометрия, а также новые методики молекулярной биохимии и новые приемы математической обработки исходных данных с использованием ЭВМ. Задачей собственных исследований было: 1) изучение внутривидовой изменчивости и

структуры вида у сиговых рыб, выяснение родственных отношений сиговых из водоемов Европы, Азии и Северной Америки, анализ таксономического статуса сиговых рыб в системе подотряда лососевидных; 2) исследование роли сиговых рыб в озерных экосистемах, особенностей их роста, созревания и периодики икрометания в водоемах Севера; 3) анализ особенностей расселения сиговых рыб в водоемах Голарктики и на основе закономерностей распространения сиговых и других пресноводных рыб решение некоторых вопросов зоогеографического районирования Циркумполярной подобласти. Одной из задач являлся также анализ существующих методов исследования внутривидовой изменчивости рыб, которые применяются в практике ихтиологических работ, и определение их «разрешающей способности».

Естественно, что решение многих вопросов было связано с использованием новых приемов и методов анализа. Проведение широкого круга исследований оказалось возможным при сотрудничестве со специалистами в смежных областях. Работы по молекулярной гибридизации выполнены автором настоящей монографии с сотрудниками Межфакультетской проблемной лаборатории молекулярной биологии и биоорганической химии имени А. Н. Белозерского МГУ, доктором биологических наук Б. М. Медниковым и кандидатом биологических наук Е. А. Шубиной. Математический анализ с применением ЭВМ выполнен вместе с сотрудником Тихоокеанского института географии ДВНЦ АН СССР, кандидатом биологических наук В. Л. Андреевым.

Невозможно поименно отметить всех тех людей, которые помогали созданию этой работы своим участием в полевых исследованиях, предложениями и замечаниями. Большую помощь в проведении исследований оказали сотрудники Лапландского государственного заповедника, особенно доктор биологических наук О. И. Семенов-Тян-Шанский и ихтиолог М. И. Владимирская; мои коллеги — ихтиологи Института биологии Карельского филиала АН СССР и СевНИОРХ (г. Петрозаводск), Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (г. Магадан), кафедры ихтиологии МГУ и сотрудники лаборатории экологии низших позвоночных ИЭМЭЖ АН СССР. Ценные замечания при прочтении рукописи сделали М. В. Мина, О. А. Попова и К. А. Савваитова. Автор глубоко признателен всем, кто помогал в создании этой работы. Работа была начата еще при жизни Г. В. Никольского, который и предложил автору заняться этой сложной группой рыб.

ГЛАВА ПЕРВАЯ

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МЕТОДИКИ И ВЫБОР ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СТРУКТУРА ВИДА У СИГОВЫХ РЫБ

Проблема изменчивости сиговых рыб тесно связана с проблемой структуры вида у рыб. Разделение на экологические формы особенно характерно для сигов[1] *Coregonus lavaretus* (*L.*). Известны проходные сиги, уходящие на откорм в море, озерно-речные и типично озерные сиги с разделением последних на прибрежных, глубинных, ямных, кряжевых и многие другие формы. Репродуктивная разобщенность этих форм способствовала описанию множества таксономических единиц в пределах вида. Так, только для одного вида *C. lavaretus* (L.) из водоемов СССР описано около сотни внутривидовых категорий в ранге подвида, natio, subnatio и т. п.

Л. С. Берг [1948] подразделяет внутривидовые таксономические единицы на следующие категории.

А. Географические единицы:

1) вид — совокупность особей, занимающих определенную географическую область, обладающих рядом признаков, передаваемых по наследству и отличающих данный вид от близких видов;

2) подвид — совокупность особей, занимающих определенную географическую область обитания;

3) племя (*natio*), или подвид второго порядка.

Б. Негеографические единицы:

1) раса (или экотип) — стойкая форма, связанная с подвидом переходными признаками, но отличающаяся по комбинации признаков;

2) морфа — измененная под влиянием резкой смены условий существования группа особей основного вида или подвида, признаки морфы неустойчивы;

3) форма — такое уклонение, которое закономерно проявляется у разных таксономических единиц, иногда даже у разных видов;

[1] Здесь и далее под словом сиг понимается только вид *C. lavaretus*; сочетание «сиговые рыбы» относится ко всем видам сем. *Coregonidae*. Если в озере имеется одна популяция, то употребляется слово «сиг» в единственном числе (чунозерский сиг), если же в водоеме обитает несколько популяций или экологических форм, то употребляется множественное число («сиги Онежского озера, многообразие форм сигов Ладожского озера» и т. п.).

4) аберрации — индивидуальные наследственные отклонения типа меланистов;

5) уродства — индивидуальные отклонения при нарушении условий во время развития (удлиненные плавники, мопсовидное рыло и т. п.).

На первом этапе накопления данных такая система оказалась удобной для классификации многих видов и групп рыб. Однако в отношении сиговых и лососевых рыб практическое применение этой системы из-за многообразия форм оказалось затруднительным. На самом деле, каждое озеро, каждый водоем имеют свою популяцию сигов, отличную от всех других по ряду морфологических признаков, и если встать на путь выделения и описания новых экотипов, то сигов каждого водоема придется выделять в особую форму и давать им латинские наименования, что и нашло отражение в определительных таблицах И. Ф. Правдина [1931, 1954] и Л. С. Берга [1932, 1948].

Г. В. Никольский [1968, 1971] выделял четыре типа внутривидовых группировок у рыб: 1) географические расы или подвиды; 2) экологические группировки или экотипы; 3) сезонные формы (яровые и озимые); 4) временные расы. При этом он отмечал ненаследственную природу большинства группировок.

Н. В. Лебедев [1967] подразделял вид на следующие категории: вид—подвид (=географическая раса)—экологическая раса—стадо—элементарная популяция. Ненаследственным подразделением вида он считал только элементарную популяцию. Изменения представлений в ихтиологии о расе, популяции, стаде, косяке, субпопуляции, изоляте и т. п. группировках подробно разбираются в книгах Н. В. Лебедева [1967], А. Г. Поддубного [1971] и Ю. П. Алтухова [1974].

Увлечение описанием новых форм и присвоением им латинских наименований привело к тому, что по постановлению XV Международного зоологического конгресса все инфраподвидовые наименования, данные после 1960 г., считаются недействительными [Международный кодекс, 1966; Майр, 1971].

С нашей точки зрения, наряду с подвидом не меньше оснований для признания имеет *экологическая форма* (форма, по Л. С. Бергу, или экологическая группировка, по Г. В. Никольскому). Если подвид связан с определенной областью распространения, и в этом смысле для его выделения обязателен географический критерий, то экологическая форма имеет только морфологические или, чаще, экологические отличия от других сходных группировок; она объединяет группу особей вида, обособившуюся в результате экологической изоляции. В пределах ареала вида или подвида экологическая форма имеет мозаичный характер распространения. Четкий пример таких форм у сигов — это малотычинковые и многотычинковые сиги, которые часто живут вместе, занимая разные экологические ниши, имеют разные типы питания, отличаются темпом роста, сроками созревания и продолжительно-

стью жизни. При симпатрическом обитании эти две формы морфологически часто различаются только по числу жаберных тычинок.

При разделении на экологические формы других видов сиговых рыб часто приходится пользоваться иными критериями (разделение по характеру питания, по размножению, по глубинам обитания, разделение на проходных и жилых и т. п.). Похожие группировки под названием «внутривидовые биологические формы» отмечены для гольцов [Решетников, 1961; Савваитова, 1961, 1976; Савваитова, Решетников, 1961; и др.] и для других лососевидных рыб. Поскольку среди ихтиологов пока нет единого мнения и единого критерия в отношении экологических форм, то, видимо, лучше следовать совету Э. Майра [1971] и не обозначать латинскими наименованиями инфраподвидовые категории, а «пользоваться обиходными словами из современных языков» [Майр, 1971, с. 406]. В противном случае мы вернемся от современной популяционной концепции вида к типологической.

В своей практической работе каждый ихтиолог имеет дело с определенной популяцией. Имеется много трудностей и в определении понятия *популяция*: каковы ее критерии, как на практике найти границы популяции, какова степень интрогрессии двух популяций при симпатрическом обитании. Основным критерием для определения популяции может быть генетический — репродуктивная изоляция — и единый генофонд, потенциальная возможность свободного скрещивания особей внутри популяции. К сожалению, как морфологи и экологи, мы можем судить о генетическом единстве особей в популяции только по косвенным признакам: морфологическим, экологическим, биохимическим и др. В этом заключается основная трудность экологов, и, возможно, отсюда происходит иногда взаимное непонимание исследователей.

В данной работе в качестве рабочего определения мы принимаем популяцию как совокупность особей определенного вида рыб, достаточно долгое время обитающую в водоеме, внутри которой осуществляется та или иная степень панмиксии, нет заметных изоляционных барьеров и которая отличается от другой такой же совокупности особей той или иной формой изоляции (чаще всего это репродуктивная изоляция, хотя в ряде случаев возможна и географическая) [Тимофеев-Ресовский и др., 1977]. В отличие от вида популяция не имеет абсолютной или почти полной изолированности от соседних популяций, при скрещивании особей двух популяций получается плодовитое потомство. При определении границ популяции сохраняется известная доля субъективности.

Вид мы рассматриваем как объективно существующую совокупность географически или экологически викарирующих популяций, способных в природных условиях свободно скрещиваться и давать плодовитое потомство; все особи данного вида отличаются от особей близкого вида рядом морфологических, экологиче-

ских, биохимических или других признаков; главным отличительным признаком вида является практически полная биологическая изоляция (нескрещиваемость), благодаря чему возможно полное или частичное перекрывание ареалов видов.

В нашей работе мы будем пользоваться только такими категориями, как вид, подвид (географически обособленная и имеющая отличительные особенности группа особей), экологическая форма (отличительные признаки равны подвиду, но нет географической обособленности) и популяции.

Таким образом, в нашем рассмотрении наименьшей генетически обособленной группой особей является популяция; группа популяций может составить экологическую форму (хотя в одном озере экологическая форма может быть представлена и одной популяцией) или подвид.

Все существующие методы анализа изменчивости и внутривидовой структуры у рыб могут быть разделены на методы исследования фенотипа и генотипа, хотя такое подразделение и условно. К первой категории можно отнести эмбриологический анализ ранних стадий онтогенеза, сравнительно-морфологический анализ (остеология, морфометрия и т. п.), метод использования паразитов-индикаторов. Вторую категорию — группу генетических методов — можно подразделить на методы косвенного выявления генного состава (гибридизация, электрофорез, иммуноэлектрофорез, кариологический анализ) и прямые методы выявления различий состава ДНК (определение содержания пуриновых оснований и последовательности нуклеотидов, метод гибридизации ДНК). Мы остановимся на рассмотрении тех из них, которые были применены нами в отношении сиговых рыб. При использовании любой методики исследований большие возможности в обработке исходных данных дают современные методы математического анализа, о чем будет сказано ниже. Предваряя разбор методических вопросов, сделаем несколько замечаний о выборе объектов исследования.

ВЫБОР ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для решения некоторых методических вопросов в качестве модельной популяции была выбрана популяция сигов Чунозера (Кольский полуостров). Для сравнения использованы данные по другим сигам из озер Лапландского заповедника. Этот выбор обусловлен рядом причин. Прежде всего необходимо было иметь однородную популяцию сигов, на примере которой можно было бы проводить многолетние исследования. Естественно, что водоем должен быть доступен в любое время года. Непременным условием являлось то, чтобы выбранная популяция находилась в относительно стабильном состоянии и не подвергалась влиянию хозяйственной деятельности человека. Этому требованию вполне отвечали озера Лапландского заповедника, где не было промыс-

лового лова рыбы, воды озер не загрязнялись промышленными стоками и отходами лесосплава, т. е. влияние так называемого антропогенного фактора было минимальным.

На примере модельной популяции сига *Coregonus lavaretus* проанализированы изменчивость морфологических признаков, особенности питания, роста и созревания, проведен биохимический анализ липидов и электрофоретический анализ сывороточных белков. В общей сложности за 1961—1971 гг. исследовано более 4000 сигов Чунозера. Кроме того, использованы данные по другим сигам из озер Кольского полуострова, из рек Териберка и Воронья бассейна Баренцева моря. Для решения зоогеографических вопросов и при анализе особенностей расселения сиговых рыб невозможно ограничиться анализом рыб из одного региона или только анализом музейных коллекций. Поэтому в дальнейшем район работ был расширен и наши собственные сборы охватывали водоемы Кольского полуострова, Карелии (Сямозеро), Чудское озеро, оз. Севан, северные реки и озера Чукотки (реки Анадырь, Амгуэма, Пенжина). Все измерения пластических признаков выполнены на свежепойманных рыбах, что является необходимым методическим условием, поскольку пропорции тела меняются при фиксации [Барсуков, Световидов, 1966].

Наши данные по европейской ряпушке *C. albula* (L.) собраны на Чудском озере, Сямозере, Рыбинском водохранилище, озерах Кольского полуострова. Материалы по сибирской ряпушке *C. sardinella Valenciennes* относятся к бассейнам рек Анадырь, Амгуэма и оз. Аччен (Чукотка). Данные по чиру *C. nasus* (Pallas) относятся к бассейнам рек Амгуэма, Анадырь, Пенжина. Материалы по вальку *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant) собраны в реках Анадырь, Пенжина, Амгуэма, и данные по бассейну р. Колымы любезно предоставлены нам В. В. Постниковым. Материал по нельме *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) собран только в р. Анадырь, а по омулю *C. autumnalis* (Pallas) — в р. Пенжина. Некоторые авторы по нашей просьбе охотно предоставили в наше распоряжение свои материалы по сиговым рыбам (эти данные указаны в соответствующих таблицах).

Помимо сиговых рыб, для сравнения в некоторых исследованиях использованы и другие лососевидные рыбы: при электрофорезе сывороточных белков — семга *Salmo salar* L., кумжа *S. trutta* L., севанская форель *S. ischchan Kessler*, арктический голец *Salvelinus alpinus* (L.), хариус *Thymallus lhymallus* (L.), а при анализе структуры ДНК — муксун *C. muksun* (Pallas), азиатская корюшка *Osmerus mordax dentex* Stein. и ленок *Brachymystax lenok* (Pallas). Более подробно количество материала по каждому из разделов показано в соответствующих главах.

Кроме того, для проверки некоторых опубликованных данных по морфометрии сиговых рыб просмотрены коллекции Зоологического института АН СССР (г. Ленинград) и Зоомузея МГУ (г. Москва).

Вернемся к методическим вопросам изучения изменчивости сиговых рыб. Именно от методики сбора и обработки исходных данных во многом зависят последующие заключения и выводы. Поскольку применительно к сиговым рыбам большинство исследований проводится без критического подхода к применяемым методам, автор считал необходимым остановиться на рассмотрении этих вопросов более подробно.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЛАСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У СИГОВЫХ РЫБ

Изменчивость формы тела. Многие авторы отмечали, что практически каждый водоем имеет сигов со своей характерной формой тела, несколько отличной, чем у сигов в других водоемах [Правдин, 1924, 1925, 1931, 1949, 1954, 1956, 1957; Берг, 1932, 1948; Järvi, 1928; 1950, 1953; Odenwall, 1929; Koelz, 1930, 1931; Dymond, 1943; Svärdson, 1949, 1950, 1952, 1975a, 1957b, 1958, 1965, 1970; Steinmann, 1950a, b, 1951; Svärdson, Freidenfelt, 1974; Szczerbowski, 1970; и др]. Частично это связано с тем, что в каждом водоеме живут рыбы с разным темпом роста (поэтому неправомочно сравнение мелких сигов с крупными). Большинство авторов полагают, что экстерьер рыбы (а следовательно, и значения пластических признаков) связан с движением, поэтому наблюдаемые различия во внешнем строении рыб по своей природе имеют функциональную основу [Шмальгаузен, 1913, 1916; Васнецов, 1948; Никольский, 1953а; Алеев, 1963; Gosline, 1971; и др.]. Полагают, что изменение местоположения плавников не является простым следствием неодинакового роста частей тела. Их форма и положение обусловлены функциональными особенностями и характером развития этих функций в онтогенезе. Все выше изложенное в большей мере справедливо при сравнении разных видов рыб; при сравнении же разных популяций одного вида положение и размеры плавников связаны с темпом роста и аллометрией. Так, у сиговых рыб пропорции тела не только меняются от водоема к водоему, но даже в одном водоеме рыбы из разных мест могут иметь разные пропорции тела, как это отмечено для американского сига *C. clupeaformis* (Mitchill) [Hart, 1931a]. Обширные материалы о влиянии условий обитания на пластические признаки рыб обобщены в ряде обзоров (Суворов, 1948; Vladykov, 1934; Hile, 1936b; Dymond, 1943; Svärdson, 1950, 1952).

Половой диморфизм. Ярко выраженного полового диморфизма у сиговых рыб практически нет. Многие авторы отмечали почти полную идентичность самцов и самок по пластическим признакам, что показано на примере ряпушек, рипуса, сига, чира, тугуна, пеляди и муксуна [Правдин, 1939; Носков, 1956; Кожевников, 1960; Никаноров, 1964; Игнатьев, 1972; Шишмарев, 1976; Яковлева, Следь, 1976; Потапова, 1978; Kennedy, 1953a]. По нашим материалам, практически не было четко выраженных раз-

личий между полами у исследованных нами анадырских сигов валька, многих форм сигов Кольского полуострова и нельмы. Иногда самки имеют более высокое тело, поскольку этот признак зависит от степени развития гонад. Лишь во время нереста у самцов в большей степени, чем у самок, выражен брачный наряд в виде «жемчужных» бугорков по бокам тела и на голове. В это время самцы от самок отличаются даже визуально.

Иногда некоторые авторы отмечали статистически достоверные различия самцов и самок по некоторым признакам [Тюрин, 1929; Яковлева, Шишмарев, 1974; Штундюк, 1975; Игнатьев, 1976а; Потапова, 1978; Hart, 1931a]. Чаще всего реальные различия бывают по длине плавников.

Возникновение полового диморфизма в природе обычно связывают со стабилизацией тела в пространстве и изменением характера движения рыб, в частности его объясняют разной подвижностью самцов и самок во время нереста. Так, например, известный факт, что самцы многих видов рыб (особенно карповых) имеют относительно более длинные парные плавники [Никольский, 1940; Суворов, 1948], может быть связан с их большей подвижностью во время нереста. Интересно подчеркнуть, что у тех видов рыб, у которых нерестовое поведение самцов и самок примерно одинаково, такого различия длины плавников не наблюдается.

Поскольку, за исключением длины плавников, различия между полами у сиговых рыб приводятся по разным пластическим признакам (даже в пределах одного вида различия могут быть или нет), то в каждом конкретном случае прежде всего следует проверить, имеются ли различия между самцами и самками, а если есть, то не обусловлены ли они тем, что в выборках оказались рыбы разного возраста, разного размера или с разным темпом роста.

Возрастные изменения признаков. На примере многих видов рыб установлено, что пластические признаки меняются по мере роста особей. Для молоди характерны большая голова, большой размер глаза, низкое и вытянутое тело, короткие плавники [Березовский, 1924; Борисов, 1928; Есипов, 1938, 1941а; Васнецов, 1948; Меньшиков, 1949, 1951; Носков, 1956; Красикова, 1960; Куликова, 1960; Савваитова, 1961; Никаноров, 1964; Яковлева, 1966; Смирнов, 1969, 1974; Канеп, 1971, 1976; Игнатьев, 1972; Смирнов, Шумилов, 1974; Лебедев, 1975; Яковлева, Следь, 1976; Koelz, 1930, 1931; Mannsfeld, 1930; Kennedy, 1953a; и др.]. Несомненно, что изменение одного признака коррелятивно влечет за собой изменение и ряда других [Канеп, 1968, 1971; Александрова, Кузнецов, 1972а; Андреев, Решетников, 1976, 1977; Тищенко, 1976].

На примере отдельных стад байкальского омуля показано, что стада (расы) омуля отличаются не только значениями пластических признаков, но и характером возрастных изменений.

Разная направленность возрастных изменений признаков позволила установить три типа кривых по их принадлежности к различным локальным стадам [Смирнов, 1969; Смирнов, Шумилов, 1974].

Анализ возрастных изменений признаков у мелкого сига-нельмушки и крупного сига-казарки оз. Кубенского позволил установить, что крупные сиги представляют собой не отдельную форму, а являются старшими по возрасту особями сига-нельмушки [Лебедев, 1975].

Не только размеры, но и темп роста влияет на пластические признаки рыб; обычно тугорослые рыбы имеют голову и глаза большего размера по сравнению с быстрорастущими особями той же популяции [Svärdson, 1970]. Подробный анализ таких изменений проведен Т. Н. Лягиной [1967] на примере плотвы. На примере американской ряпушки *C. artedii* Lesueur из водоемов штата Висконсин отмечены различия морфологических признаков рыб разных поколений [Hart, 1931a], а на примере ряпушки Якутии показаны различия в пробах по сборам разных лет [Кириллов, 1972]. Наши материалы по сигам показывают, что пластические признаки более тесно связаны не с возрастом рыб, а с размерами и темпом роста (рис. 1).

Относительный размер глаза уменьшается в старшем возрасте у всех рыб, но если популяция живет при низкой освещенности и при низкой прозрачности воды, то относительный размер глаза может остаться сравнительно большим даже у старших по возрасту особей. Так, на примере планктофагов (пелядь, рипус и ряпушка) показано, что относительный размер глаза зависит от прозрачности воды [Лопатышкина, 1957; Петрова, 1965; Канеп, 1971; Потапова, 1978; Airaksinen, 1968]. Очевидно, функциональным приспособлением к глубоководному образу жизни можно объяснить большеглазость байкальских омулей, которые нагуливаются на больших глубинах и на нерест идут в малые реки [Смирнов, 1969], и большие размеры глаз у глубинных форм ряпушки типа кильца [Правдин, 1939; Стерлигова, 1972; Thienemann, 1933].

Изменение признаков в новых условиях обитания. Видимо, у сиговых рыб экстерьер в большей степени контролируется условиями жизни, чем передается по наследству от родителей. Можно привести довольно много примеров, когда генетически однородные особи при выращивании в разных условиях имели разный темп роста и в конечном итоге превращались в рыб, совершенно непохожих друг на друга. Причем резко менялись даже такие признаки, которые раньше считались таксономическими ценными и на основе которых проводилось разделение на внутривидовые формы [Dymond, 1943].

Резкие изменения экстерьерных признаков наблюдаются при выращивании сиговых в прудах, в водоемах-охладителях ТЭС, во вновь создаваемых водохранилищах и при акклиматизации в

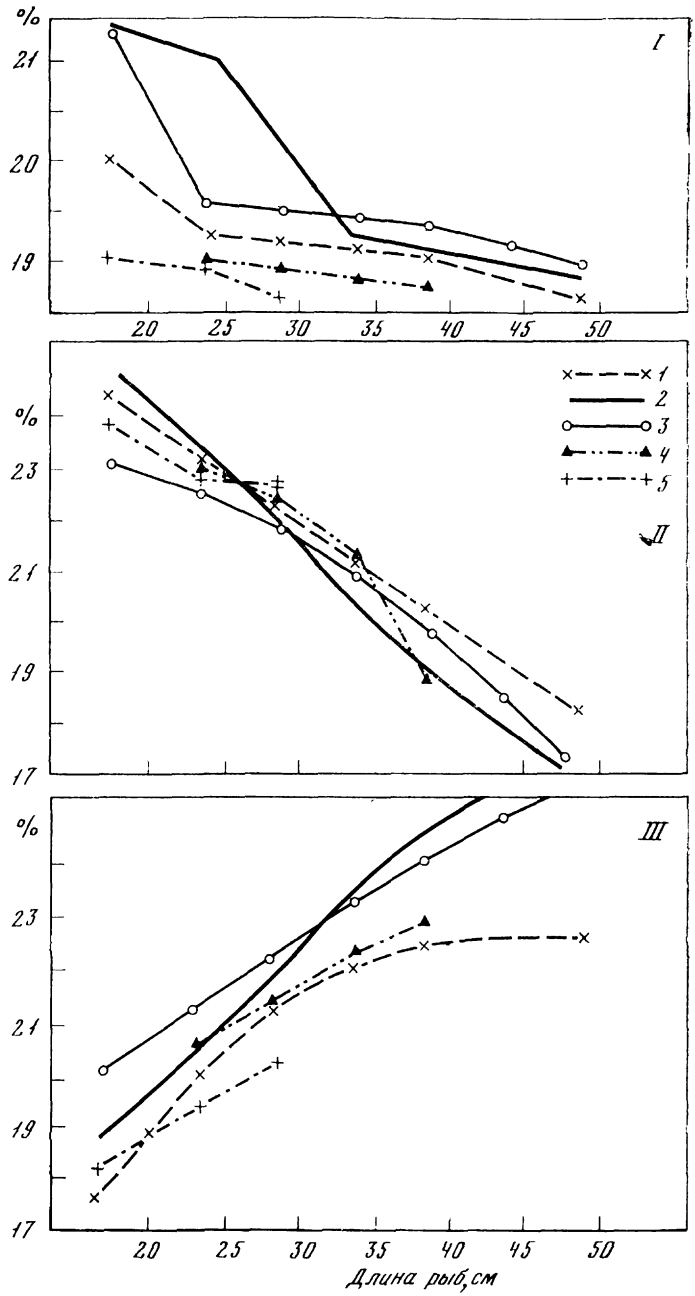


Рис. 1. Изменение длины головы (*I*), диаметра глаза (*II*) и наибольшей высоты тела (*III*) в связи с размерами тела у некоторых популяций сигов Лапландии

1 — Чунозеро; *2* — Имандра; *3* — Охтозеро; *4* — Чингльс-явр и Кензис-явр (малотычинковые сиги); *5* — Чингльс-явр и Кензис-явр (многотычинковые сиги)

новых водоемах [Суховерхов, 1943; Волошенко, 1972; Кириллов и др., 1974; Горбунова и др., 1976; Попков, 1977]. Вместе с тем при обитании в одном водоеме в сходных условиях даже генетически разные формы имеют много общих черт строения [Odenwall, 1929; Svärdson, 1950; Gasowska, 1967]. Например, при посадке двух шведских сигов (*aspsik* и *storsik*) в два новых водоема выявились большие различия как между этими формами в новых поколениях, так и между каждой формой и исходной родительской популяцией [Svärdson, 1950]. Наибольшие отличия полученного потомства от родителей наблюдались в размерах головы, длине хвостового стебля, диаметре глаза и высоте тела. При выращивании чира в прудах у него увеличивается размер головы, ее заглазничный отдел и длина рыла по сравнению с чиром из озер. Озерная форма пеляди имеет более высокое тело и бо́льшую голову по сравнению с озерно-речной пелядью [Канев, 1968, 1971].

Однако общий экстерьер все же в какой-то мере наследуется и может долго сохраняться в потомстве даже при скрещивании с другими формами. В этом плане интересна история вселения сигов в оз. Севан. В 1924—1928 гг. в Севан были вынущены икра и личинки сига-лудоги *C. lavaretus ludoga* (Poljakov) и чудского сига *C. lavaretus maraenoides* (Poljakov). Подробное исследование севанских сигов в 1952—1953 гг. показало, что лудога и чудской сиг существенно отличались от родительских форм [Маилян, 1954, 1957]. К этому времени два подвида еще сохранили свои характерные признаки, хотя и наметились тенденции к их сближению [Решетников, 1963а]. В конце 1960-х годов ни А. И. Смолей [1964], ни мы [Новиков, Решетников, 1969; Решетников, Ермохин, 1975] не смогли выделить чистые линии чудского сига и лудоги — большинство исследованных особей имели промежуточные признаки. Несомненно, что массовое появление промежуточных форм связано с гибридизацией. В работах последних лет отмечается, что в Севане образовалось единое стадо сигов [Шапошникова, 1971а; Южакова, Пивазян, 1975; Никитин, 1976; Рухкян, Аракелян, 1978], хотя, по нашим наблюдениям, отдельные особи имели признаки чудского сига или лудоги даже в сборах 1978 г. При перевозке севанских сигов в оз. Иссык-Куль (1965 г.) в новом для них водоеме они сохранили промежуточный тип строения между чудским сигом и лудогой [Никитин, 1976]. Однако даже в Иссык-Куле встречаются единичные особи с характерными признаками чудского сига: продолговатое тело и отвисшее спереди брюшко, четко выраженный зоб и прямоусеченная рыльная площадка.

Таксономическая значимость пластических признаков. Использование пластических признаков в качестве видового или подвидового критерия, особенно если выводы основаны только на одном признаке, часто может привести к путанице. Поясним это на наиболее характерных примерах. Так, разделение двух близ-

ких видов ряпушек—европейской *C. albula* и сибирской *C. sardinella* — проводилось по антедорсальному расстоянию (*AD*): у европейской оно более 42% длины тела, у сибирской — менее 42% [Берг, 1948]. Отметим, что этот признак можно использовать только при сравнении группы рыб, а не единичных особей. Вообще меньшая величина *AD* характерна для полупроходных крупных ряпушек, поэтому, естественно, что *AD* менее 42% длины тела чаще встречается у сибирских ряпушек. Однако у старых особей величина *AD* может быть равной или большей 42%. По нашим данным, у крупных ряпушек из озер бассейна Амгуэмы величина *AD* колебалась от 42 до 49%, составляя в среднем 44,1% длины тела; у ряпушки анадырской величины *AD* равна 39—45%. Такие же показатели антедорсального расстояния отмечались и для ряпушек из озер Якутии [Кириллов, 1972], бассейна рек Печоры, Усы, Мезени и оз. Белого [Покровский, 1967]. У ряпушки р. Енисей пределы колебаний *AD* равны 38—46% [Устюгов, 1972]. С другой стороны, по нашим данным, у некоторых особей ряпушки Чудского озера и Сямозера величина *AD* была меньше 42%; по данным С. В. Канепа [1976], у двухлеток полупроходной ряпушки р. Невы антедорсальное расстояние равнялось 39—41%; у типичной европейской ряпушки из оз. Лукомль (Белоруссия) расстояние *AD* едва достигает 41,7% [Штейнфельд, 1958]; ряпушка из карельских озер Топозеро, Пяозеро и Кереть имеет *AD* от 40,1 до 44,7, в среднем 42,7% длины тела (Берг, 1948]. Следовательно, этот показатель имеет ограниченную таксономическую ценность и не может быть использован в качестве видового критерия [Березовский, 1924; Покровский, 1953, 1967; Дрягин и др., 1969а; Соловкина, 1974а]. Но это еще не значит, что эти два вида можно рассматривать как один, просто ранее применявшийся критерий оказался непригодным, когда его использовали как единственный видовой признак (см. гл. VI).

Другой пример относится к сигам. Для разделения подвидов ледовитоморского и балтийского сигов Л. С. Берг [1948] предлагал использовать соотношение длины нижней челюсти к наименьшей высоте тела. В частности, он отмечал, что среди сигов Кольского полуострова имандровские сиги отличаются тем, что у них «у всех нижняя челюсть чуть длиннее наименьшей высоты тела» [Берг, 1948, с. 389]. Из 38 промеренных нами сигов оз. Имандра этому условию отвечали только 29 рыб, у 2 особей эти признаки были равны и у 7 особей нижняя челюсть была меньше наименьшей высоты тела. Если всех малотычинковых сигов из озер Лапландского заповедника (бассейн оз. Имандра) сгруппировать по этому признаку, то оказывается, что с увеличением размера сигов возрастает доля рыб, у которых длина нижней челюсти (l_{md}) равна или меньше наименьшей высоты тела (h):

	15 —20	—25	—30	—35	—40	—45	—50	n
$l_{md} > h$	3	29	87	62	22	4	1	208
$l_{md} = h$	—	1	8	5	4	—	—	18
$l_{md} < h$	—	—	8	4	5	2	1	20

Та же закономерность наблюдается и у остальных сигов Кольского полуострова [Решетников, 1963а]. Самые разные сочетания этих двух признаков встречаются на всем ареале сигов в пределах СССР (рис. 2). Высокий хвостовой стебель характерен для крупных озерных сигов и полупроходных. Преобладание размеров нижней челюсти над высотой хвостового стебля характерно для сигов Кольского полуострова и Карелии, у беломорских сигов эти показатели примерно равны, а начиная с Северной Двины и далее на восток у сигов наименьшая высота тела превосходит длину нижней челюсти (хотя есть и исключения) [Шапошникова, 1974]. Таким образом, проведенный анализ показывает, что основной признак, по которому различаются два подвида — *C. lavaretus lavaretus* (L.) и *C. lavaretus pidschian* (Gmelin), далеко не всегда применим на практике.

Все вышеизложенное позволяет сделать вывод, что использование пластических признаков в виде средних индексов для целей систематики сиговых рыб пригодно лишь при соблюдении ряда условий (учет возрастной и размерной изменчивости, зависимости экстерьера от темпа роста сигов и т. д.). Приведение же среднего значения индексов для рыб разной длины и возраста в качестве доказательства географической изменчивости или биологической неоднородности выборок методически неверно. Отметим, что к аналогичным выводам пришел Х. Х. Хаберман [1974] при исследовании географической изменчивости морфологических признаков у леща, М. В. Мина [1968] и О. А. Попова [1968] — при анализе различных форм трески. Однако не следует отрицать возможность использования пластических признаков при популяционных или других исследованиях [Смирнов, 1969; Смирнов, Шумилов, 1974; Лебедев, 1975] или при использовании современных методов математического анализа высокой разрешающей способности и с применением ЭВМ [Андреев, Решетников, 1976, 1977, 1978б; Решетников, 1977в.].

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕРИСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У СИГОВЫХ РЫБ

По сравнению с пластическими счетные признаки менее изменчивы, однако в оценке их значимости в экологических и таксономических исследованиях существуют самые разные точки зрения. Многие авторы подчеркивали географическую закономерность изменений меристических признаков, в частности уменьшения числа тычинок и увеличения числа чешуй и позвонков у

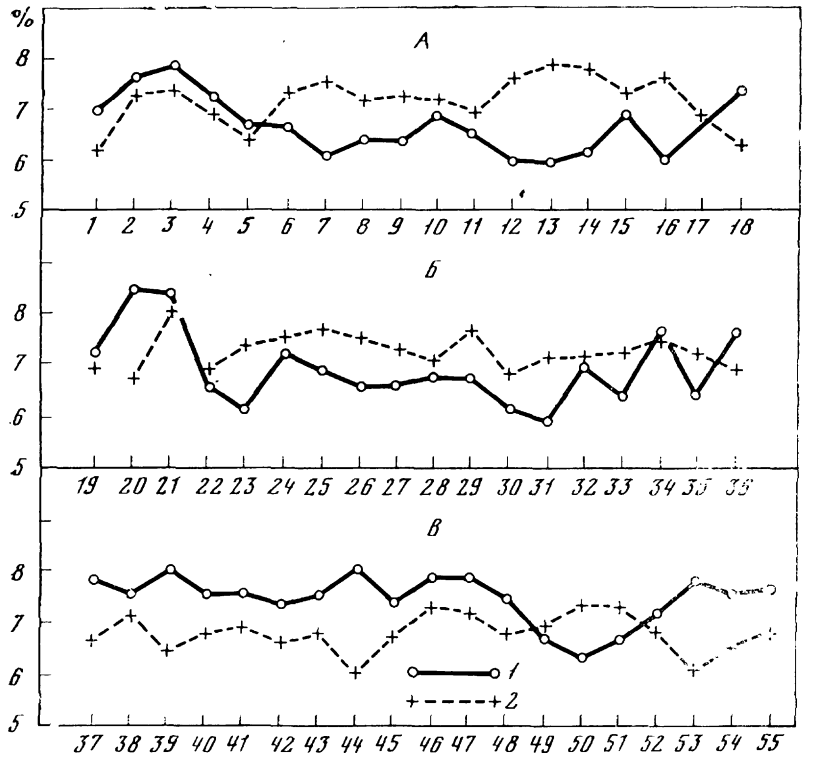


Рис. 2. Средние показатели наименьшей высоты тела (*1*) и длины нижней челюсти (*2*) (в % от длины тела) у полупроходных (*А*), речных и озерно-речных (*Б*) и озерных (*В*) сигов

Цифрами на оси абсцисс обозначены следующие водоемы: *1* — р. Воронья; *2* — р. Тулома; *3* — р. Поной; *4* — р. Кемь; *5* — реки Белого моря; *6* — р. Кара; *7* — р. Юрибей; *8* — р. Сибирча; *9* — р. Обь, низовья; *10* — р. Обь; *11* — р. Гыда; *12* — р. Енисей, устье; *13* — р. Енисей; *14* — р. Оленек; *15* — р. Лена; *16* — р. Хрома; *17* — р. Колыма; *18* — р. Анадырь, сиг-востряк; *19* — р. Нявка (Кольский полуостров); *20* — оз. Подпахтинское; *21* — р. Вожа (Карелия); *22* — р. Северная Двина; *23* — реки Печора, Усть-Цильма; *24* — реки Печора, Уса; *25* — р. Уса; *26* — р. Енисей; *27* — оз. Мелкое (бас. р. Пясина); *28* — р. Ангара; *29* — Братское водохранилище; *30* — реки Северного Байкала; *31* — р. Баргузин; *32* — р. Вилюй; *33* — р. Лена; *34* — р. Чара, бассейн Лены; *35* — р. Анадырь (сиг-горбун); *36* — р. Пенжина; *37* — оз. Имандра, Нестеров о-в; *38* — оз. Имандра, губы Печа и Белая; *39* — оз. Осиновское; *40* — Чунозеро; *41* — Охтозеро; *42* — Чинглъс-явр; *43* — Кензис-явр (малотычинковый сиг); *44* — Кензис-явр (многотычинковый сиг); *45* — Пиозеро; *46* — Топозеро; *47* — Вингльозеро; *48* — Керетьозеро; *49* — оз. Кета; *50* — оз. Мелкое; *51* — оз. Таймыр (высокотелый сиг); *52* — оз. Таймыр (низкотелый); *53* — оз. Телецкое; *54* — озера Верхнего Енисея; *55* — оз. Леприндо, бассейн Лены

сиговых рыб с запада на восток [Световидов, 1934, 1936; Букирев, 1938; Есипов, 1938; Меньшиков, 1946, 1949, 1951; Суворов, 1948; Кириллов, 1967, 1972; Vladykov, 1934]. Впоследствии было установлено, что это связано не столько с местоположением водоема, сколько с температурой, соленостью и некоторыми другими факторами, поэтому общие географические закономерности часто перекрываются влиянием местных экологических условий. Многочисленными экспериментами и наблюдениями в природе на примере многих видов рыб подтверждена зависимость меристических признаков от условий внешней среды, и в первую очередь от температуры, света, солености [Татарко, 1968; Gabriel, 1944; Taning, 1952; Lindsey, 1962a; Hemper, Blaxter, 1961].

Поскольку в литературе встречаются расхождения в методике подсчета числа лучей в плавниках, позвонков и чешуй в боковой линии, то следует описать нашу систему, которой мы пользовались и к которой старались привести опубликованные данные других авторов.

Число лучей в плавниках. Число лучей в парных и непарных плавниках у сиговых рыб мало изменчиво, часто одно и то же число лучей характерно для разных видов рыб, а небольшие различия средних значений перекрываются методическими погрешностями счета разных авторов. У сиговых рыб лучи в плавниках начинают закладываться на ранних этапах личиночного развития и обычно к концу первого месяца жизни формируется окончательное число лучей [Европейцева, 1949; Смольянов, 1957], которое не меняется с возрастом.

Отметим, что обычно последние лучи в спинном и анальном плавниках разветвлены, они считаются одним лучом. Особенно внимательно следует считать неветвистые лучи, поскольку первые лучи в *D* и *A* очень маленькие и плохо видны. Подсчет лучей в плавниках лучше проводить с помощью препаровальной иглы. Брюшные плавники у сиговых рыб, как правило, имеют два неветвистых луча, причем первый луч лежит в другой плоскости, поэтому многие авторы его пропускают при подсчетах. Обычная формула брюшного плавника II 10 и грудного I 15 с небольшими отклонениями повторяется у многих видов сиговых рыб.

Число позвонков. Число позвонков зависит от числа миомеров, их окончательное число определяется на ранних эмбриональных этапах развития и не меняется с возрастом. В полевых условиях число позвонков мы просчитывали на свежих рыбах: рыбу разрезали ножом вдоль позвоночника и очищали края позвонков от мышц. При известном навыке ошибка практически исключена и можно получать массовый материал. У музейных экземпляров позвонки просчитывали по рентгеноснимкам. Поскольку нет единообразия в системе подсчета позвонков у сиговых рыб, то на методике подсчета стоит 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]. Первым считался такой позвонок, который имел два сочленения (справа и слева); этот четкий признак всегда позволяет фиксировать начало отсчета. Последние три позвонка у всех сиговых рыб загнуты вверх, причем самый последний позвонок имеет только одно, проксимальное сочленение и в отличие от всех остальных характерную форму флажка или вымпела (рис. 3). Из последнего позвонка выходит мягкий уростиль, который не учитывается при подсчете числа позвонков.

Обычно колебания числа позвонков у определенного вида не превышают 5—6. Приводимые иногда в литературе пределы колебании числа позвонков порядка 10—15 для нельмы, чира, сига, тугуна, пеляди и муксуна из водоемов Сибири [Новиков, 1966; Карантонис и др., 1956; Кириллов, 1972; Шилин, 1974] следует считать сомнительными и нуждающимися в проверке, так как они противоречат всем другим известным данным. Даже у мурен при колебании числа позвонков в семействе от 120 до 180 пределы колебаний у одного вида не превышают 8—9 позвонков [Mc-Cleneghan, 1976].

Наши подсчеты числа позвонков у сига Чунозера не выявили никакой коррелятивной связи между средним числом позвонков в поколении и температурой воды во время инкубации икры в естественных условиях (с октября по апрель). Не отмечено также закономерных изменений числа позвонков у сигов разных поколений (рис. 4) и у рыб разного возраста (табл. 1). Незначительные колебания средних вызваны малыми выборками или случайными отклонениями средних. Поэтому мы полагаем, что подмеченные В. Я. Ермохиным [1974] изменения числа позвонков имеют характер фенотипической изменчивости, представляют собой частный случай и не имеют направленного характера, как считал этот автор. Сборы разных лет практически дают идентичные результаты по всем меристическим признакам, если их оценки базируются на достаточно многочисленных выборках (табл. 2).

Число чешуй в боковой линии окончательно формируется в первые месяцы жизни и в течение жизни у каждой особи остается постоянным (если они не повреждены). Иногда расхождения средних значений этого признака обусловлены разными методиками подсчета [Борисов, 1928; Сыч-Аверинцева, 1933]. Обычно принято считать только прободенные чешуи, в противном случае необходимо указывать, 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 в боковой линии прободенные. Но у некоторых особей на хвосте имеются очень мелкие 1—3 чешуйки без пор. В наших данных эти мелкие чешуйки в

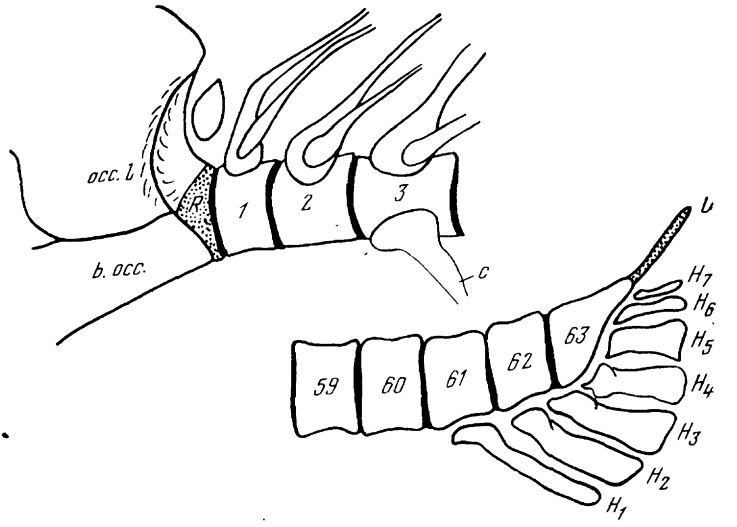


Рис. 3. Схема просчета краниальных и каудальных позвонков у сиговых рыб

Цифрами обозначены позвонки; *c* — ребро; $H_1, \ldots, H_7$ — гипуралии; *U* — уростиль; *occ. l.*— боковая затылочная кость; *b. occ.*— основная затылочная кость; *R* — рудиментарный позвонок

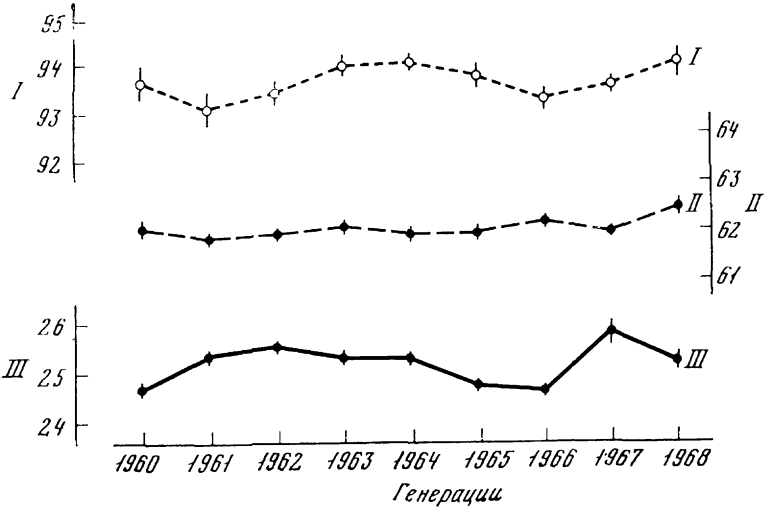


Рис. 4. Изменение числа чешуй в боковой линии (*I*), позвонков (*II*) и жаберных тычинок (*III*) у разных генераций сига Чунозера

Показаны среднее значение и ошибка средней

расчет не принимались (но отмечались на карточках). Отметим, что некоторые американские авторы считают чешуи только до конца позвоночника [Dymond, 1943], другие считают все чешуи, в том числе и мелкие на хвосте [Lindsey, 1962b]. Отсюда могут быть расхождения средних величин.

Многие авторы отмечали изменения числа чешуй у разных популяций в зависимости от условий обитания. Часто северные популяции сигов имеют больше чешуй в боковой линии и соответственно более мелкую чешую, чем южные. Эксперименты по пересадке сигов в Швеции из холодной реки Индальсельвен в пруды с более теплой водой показали, что в новых условиях потомство имело меньше чешуй в боковой линии, чем их родители: в реке у сигов было 89—110, в среднем 97,0 чешуй, а в прудах — 80—93, в среднем 85,7 чешуй в *ll* [Svärdson, 1970]. Свердсон [Svärdson, 1952] отмечал также тесную коррелятивную связь между средним числом чешуй в *ll* у каждой популяции и средним размером рыб в нерестовом стаде: для 94 шведских популяций коэффициент корреляции (r) между этими величинами равен 0,7004 при $P < 0{,}001$.

Наши данные показывают, что практически со второго года жизни число чешуй в боковой линии у чунозерских сигов остается постоянным, не зависит от года сбора материала (см. табл. 2) и мало меняется от поколения к поколению (см. рис. 4), т. е. при неизменных условиях обитания число чешуй в боковой линии — достаточно стабильный признак для каждой популяции сигов.

Число жаберных тычинок с давних пор используется при разделении видов и внутривидовых форм у сигов. Подсчет числа тычинок ведется на левой первой жаберной дужке, иногда полезно учитывать отдельно число тычинок на верхней и нижней частях жаберной дужки; при исследовании рыб малого размера необходимо пользоваться бинокуляром или лупой. Просчитываются все тычинки, в том числе и зачаточные, которые бывают плохо видны, особенно у многотычинковых форм сига и других видов.

Некоторые авторы отмечали увеличение числа тычинок с возрастом рыб, часто это относится к видам с большим числом тычинок типа ряпушки, пеляди, омуля [Букирев, 1938; Есипов, 1938; Меньшиков, 1951; Покровский, 1953; Канеп, 1971]. Но следует иметь в виду, что иногда такие выводы делаются на малых выборках (нет статистически достоверных различий), а, кроме того, у молодых рыб при большом числе жаберных тычинок легко пропустить зачаточные. Поэтому авторы, работающие с большими выборками, склонны считать, что у ряпушки [Гальцова, 1953; Лопатышкина, 1957; Никаноров, 1964], байкальского омуля [Смирнов, 1974; Смирнов, Шумилов, 1974], сига [Яковлева, 1968; Järvi, 1940] число тычинок не меняется с возрастом. В противоположность этому у нельмы отмечается уменьшение числа тычинок с возрастом [Меньшиков, 1935; Красикова, 1960], что

Таблица 1. Возрастные изменения меристических признаков чунозерского сига (*по сборам 1961–1971 гг.*) (указаны пределы колебаний, средняя, ошибка средней, коэффициент вариации, число рыб)

Возраст, лет	Число жаберных тычинок		*CV*	*n*	Число чешуй в *ll*		*CV*	*n*	Число позвонков		*CV*	*n*
	Пределы	$\bar{X}\pm m$			Пределы	$\bar{X}\pm m$			Пределы	$\bar{X}\pm m$		
1+	24–29	25,50±0,567	6,29	8	90–97	94,10±0,978	2,54	6	60–63	62,00±0,466	1,76	6
2+	22–30	25,39±0,350	6,75	22	87–100	93,05±0,665	3,36	22	60–63	61,72±0,177	1,21	18
3+	21–30	24,91±0,180	6,92	92	85–104	93,89±0,331	3,77	92	59–64	61,49±0,128	1,98	90
4+	21–28	25,25±0,140	6,55	139	83–103	93,61±0,262	4,15	219	59–65	61,97±0,079	1,50	141
5+	19–30	24,98±0,080	6,92	458	81–105	93,63±0,202	4,06	407	59–64	62,00±0,076	1,72	198
6+	19–30	25,08±0,073	6,94	565	82–105	93,76±0,186	4,30	472	59–65	62,08±0,051	1,46	310
7+	21–30	25,39±0,095	6,82	330	80–102	93,60±0,212	3,76	275	60–64	62,01±0,068	1,51	189
8+	20–29	24,98±0,138	6,89	155	80–105	94,09±0,313	4,07	150	60–64	62,23±0,078	1,30	107
9+	21–28	24,86±0,239	6,88	51	85–104	94,59±0,540	4,19	54	59–64	62,13±0,228	2,07	32
10+	23–29	25,91±0,315	5,72	22	87–98	92,48±0,780	3,68	19	60–63	61,93±0,266	1,61	14
11+	23–29	25,57±0,441	6,45	14	84–100	92,50±0,126	5,09	14	59–63	62,00±0,406	1,97	9
12+	23–27	25,00±0,578	6,12	7	92–105	96,00±1,635	4,51	7	62–63	62,10±0,143	0,59	7
–	19—30	25,06±0,037	7,01	1863	80–107	93,82±0,086	4,39	1737	59–65	61,98±0,024	1,56	1615

Таблица 2. Меристические признаки чунозерского сига по сборам разных лет (пределы колебаний, средняя, ошибка)

Год лова	Число жаберных тычинок		n	Число чешуй в *ll*		n
	Пределы	$\bar{X}\pm m$		Пределы	$\bar{X}\pm m$	
1962	19–30	25,20±0,077	521	82–103	94,23±0,260	151
1968	21–30	25,40±0,070	338	80–104	93,08±0,193	331
1969	21–30	26,66±0,070	394	81–105	93,97±0,206	331
1970	20–30	25,10±0,103	362	84–104	93,66±0,204	363
1971	19–29	25,43±0,107	279	80–105	94,00±0,174	547
1972	20–29	24,43±0,086	378	84–107	94,15±0,165	535
–	19–30	25,06±0,37	2272	80–107	93,82±0,086	2258

можно объяснить или редукцией крайних тычинок в связи с переходом к хищному образу жизни, или селективной смертностью особей с разным числом тычинок. Небольшое снижение числа жаберных тычинок с возрастом отмечалось у хищного озерного гольца из водоемов Камчатки [Решетников, 1961; Савваитова, Решетников, 1961].

У чунозерского сига окончательное число тычинок устанавливается на первом году жизни и не меняется в онтогенезе (см. табл. 1). Постоянное число тычинок в пробах рыб разного возраста отмечалось нами у анадырских сигов (востряк и горбун), чира и сибирской ряпушки.

На примере сига *C. lavaretus* доказано, что число жаберных тычинок контролируется генетическим фактором; этот признак передается по наследству от родителей потомству и в меньшей степени зависит от условий жизни. Проиллюстрируем это положение несколькими примерами.

В потомстве сигов всегда четко наследуется мода по числу жаберных тычинок, поэтому даже при пересадке в новый водоем отклонения среднего числа жаберных тычинок невелики (рис. 5). При скрещивании самцов и самок с одинаковым числом тычинок (брались крайние варианты для данной популяции) в потомстве хотя и наблюдаются колебания числа тычинок, но средняя близка к исходному числу тычинок у родительских пар (рис. 6). При скрещивании разных форм сига (мало- и многотычинковая) получается потомство с промежуточным числом тычинок, этот новый признак передается по наследству достаточно долгое время (рис. 7).

Опыты по акклиматизации двух форм сига (лудога и чудской) в Севане показали, что в природных условиях наряду с новой гибридной формой довольно долго сохраняются родительские черты. Эти данные представлены на рис. 8, который составлен по материалам И. Ф. Правдина [1925, 1931], Р. С. Маиляна [1954, 1957],

Число позвонков		n
Пределы	$\bar{X}\pm m$	
59–65	61,90±0,111	123
59–64	61,50±0,059	303
59–64	61,99±0,029	289
61–65	61,94±0,110	149
60–65	61,30±0,033	351
60–65	61,30±0,042	400
59–65	61,98±0,24	1615

Г. Х. Шапошниковой [1973], А. А. Никитина [1976] с добавлением данных С. А. Пивазяна за 1971—1972 и 1975—1976 гг. (который любезно предоставил их в наше распоряжение) и наших сборов севанских сигов (1967 г.) и чудского сига (1975—1976). Даже при пересадке новой гибридной формы севанских сигов в оз. Иссык-Куль число тычинок у потомства в новых условиях повторяет число тычинок родительского севанского стада: в оз. Иссык-Куль — 21—37, в среднем 30, 46, а в малом озерке Восточного Приссыккулья — 20—38, в среднем 30, 85 жаберных тычинок.

В то же время неизвестно ни одного случая быстрого превращения многотычинкового сига в малотычинкового или наоборот [Берг, 1915]. Многовековая история сигов из альпийских озер служит тому примером [Thienemann, 1911, 1914; Surbeck, 1921; Kreitmann, 1924, 1929; Wagler, 1933; Dottrens, Quartier, 1949; Dottrens, 1950, 1955, 1959; Steinmann, 1950a, b, 1951; Batias, 1958; Spillmann, 1958; Vivier, 1958; Berg, Grimaldi, 1965; Lampert, 1971; Spreafico et al., 1974]. Закономерные изменения числа тычинок сигов обычно связаны с характером питания. Так, Ярви [Järvi, 1928] приводит данные по увеличению числа тычинок у более южных популяций балтийского сига, что связано не только с температурой развития этих рыб, но и с обильным развитием планктона в более южных районах. Аналогичное явление отмечено и для сигов Северной Америки: северные популяции американских сигов имеют меньшее число жаберных тычинок по сравнению с южными [Vladykov, 1934; Dymond, 1943; Lindsey, 1926b; Lindsey et al., 1970]. Если нанести на карту среднее число тычинок для разных популяций, то получается наглядный пример клинальной изменчивости признака. Такие карты приводятся для сигов Балтийского бассейна [Himberg, 1970] и сигов Северной Америки [Lindsey et al., 1970]. В гл. VI приводятся такие данные для сигов Сибири и пограничных районов (см. рис. 45). В табл. 3 приведены данные по тычинкам сигов Кольского полуострова.

Распределение популяций с разным числом тычинок в Европе имеет определенную широтную зональность. Ареал многотычинковых сигов приурочен к Балтийскому бассейну. Так, в реках и озерах Северной Лапландии (Северная Швеция, Северная Финляндия, Кольский полуостров) имеется четкая бимодальная кривая частоты встречаемости популяций с разным числом тычинок, которая соответствует двум формам сигов: малотычинковой с 20—30 тычинками с бентосным питанием и многотычинковой (сиги-

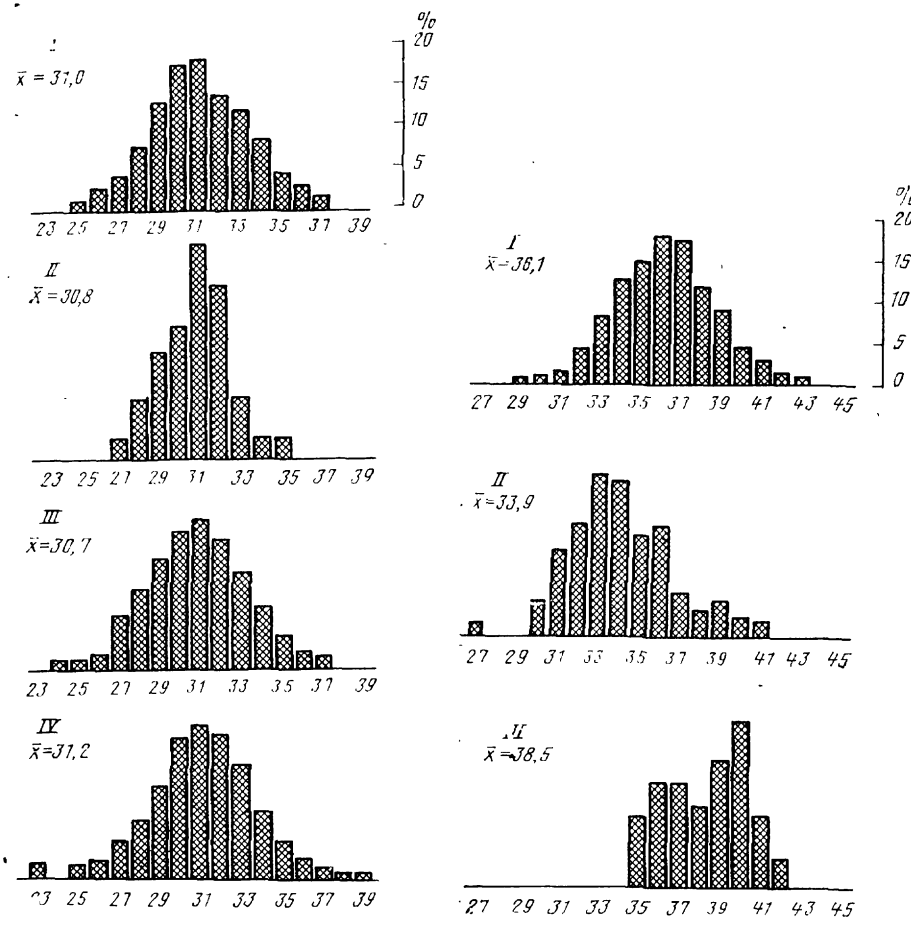


Рис. 5. Частоты встречаемости сигов с разным числом жаберных тычинок при выращивании особей одной популяции в разных условиях обитания [по: Svärdson, 1957, 1970]

I — родительское стадо, р. Индальсельвен (455 экз.); *II* — сиги, выращенные в более теплом пруду Каларне (38 экз.); *III* — сиги, акклиматизированные в оз. Кольсон, спустя 10 лет после пересадки из р. Индальсельвен (602 экз.); *IV* — эти же сиги спустя 20 лет после пересадки (602 экз.)

Рис. 6. Распределение числа особей с разным числом жаберных тычинок среди родительского стада и потомства, полученного при скрещивании пар производителей с крайними вариантами числа тычинок [по: Svärdson, 1970]

I — родительское стадо сигов, оз. Идсьон (782 экз.); *II* — потомство от родителей с 32×32 тычинками (120 экз.); *III* — потомство от родителей с 41×41 тычинками (40 экз.)

планктофаги) с 30—50 тычинками. В водоемах средней Финляндии и Карелии появляется в большом количестве промежуточная форма (возможно, гибридного происхождения) и кривая уже не имеет четких двух вершин. Эти формы сигов прослеживаются до альпийских озер (рис. 9).

Таким образом, подмеченная закономерность изменения числа жаберных тычинок в зависимости от широты расположения водоема, с одной стороны, связана с разными генетическими линиями сигов в водоемах балтийского бассейна (мало- и многотычинковые формы), а с другой стороны, отражает характер питания и преобладание в питании южных популяций более мелких кормовых организмов [Walczak, 1953; Svärdson, 1952]. Аналогичным образом можно объяснить уменьшение числа жаберных тычинок у глубоководных форм в связи с переходом на более крупные корма [Koelz, 1931].

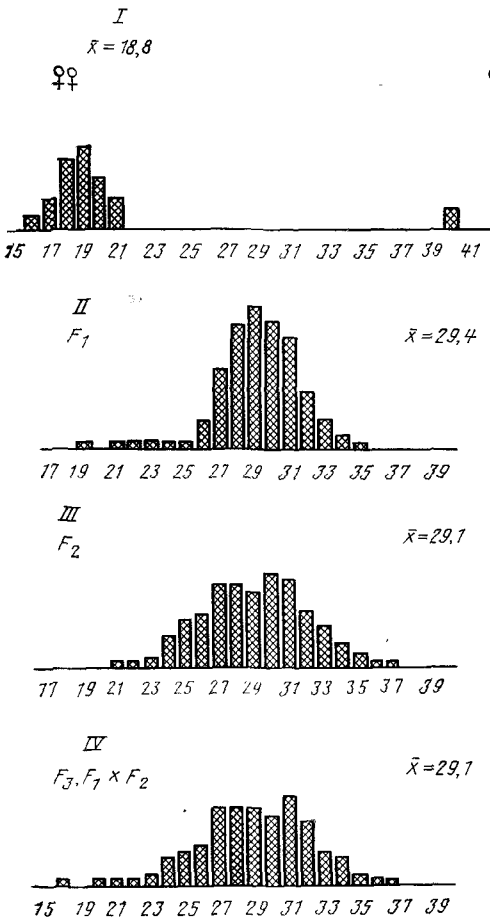


Рис. 7. Число жаберных тычинок у двух исходных родительских форм сига и трех поколений гибридов [по: Svärdson, 1970] *I* — скрещиваемые родительские формы: самки малотычинкового сига (17 экз.) и самцы многотычинкового сига (26 экз.); *II* — гибриды первого поколения (528 экз.); *III* — гибриды второго поколения (430 экз.); *IV* — гибриды третьего поколения (586 экз.)

Таблица 3. Число жаберных тычинок у сигов Кольского полуострова

Водоем	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Бассейн оз. Имандра:																	
Чунозеро	—	—	—	3	4	37	67	228	353	483	446	269	104	43	10	—	—
Кензис-явр	1	1	0	2	7	17	16	19	5	—	—	1	1	2	2	2	3
Чингльс-явр	—	—	—	—	—	1	7	10	9	16	9	8	5	2	2	—	6
Охтозеро	—	—	—	4	14	17	29	23	32	19	22	15	7	3	3	—	—
Румель-явр [1]	—	—	—	—	—	—	5	0	0	1	2	0	0	1	—	—	—
Р. Нявка	—	—	1	0	1	0	2	7	11	17	13	12	7	3	—	—	—
Р. Мавра	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	3	3	4	3	2	—
Оз. Осиновское [1]	—	—	—	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Оз. Имандра:																	
Нестеров остров	—	—	1	8	24	35	32	37	20	8	8	3	1	1	—	—	—
Белая губа [1]	—	—	—	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Хибины [1]	—	—	—	—	—	—	—	1	0	1	—	—	—	—	—	—	—
Печа-губа [1]	—	—	—	—	—	—	—	2	1	0	1	1	1	1	1	1	—
Р. Тулома [1]	—	—	—	—	2	0	2	7	15	10	5	5	3	—	—	—	—
Оз. Кильдинское [2]	—	—	—	—	—	—	5	3	1	3	1	2	—	—	—	—	—
Р. Кола и Колозеро [1]	—	—	—	—	—	1	0	1	2	2	1	1	—	—	—	—	—
Р. Нота и Нотозеро [1]	—	—	—	—	1	0	0	0	5	0	0	2	0	0	1	—	—
Р. Воронья	—	—	—	—	—	1	4	4	8	10	5	7	2	0	2	0	0
Оз. Подпахтинское	—	—	—	—	—	—	1	7	4	4	8	2	2	1	1	—	—
Ловозеро [3] (р. Воронья)	—	2	0	8	19	34	39	14	4	2	3	4	8	9	10	9	3
Р. Поной [1]	—	—	—	—	—	—	—	2	5	0	7	3	1	0	2	—	—
Р. Варзуга [1]	—	—	—	—	—	—	1	0	0	0	1	—	—	—	—	—	—
Ондозеро [1] (р. Чаванга)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 3 (окончание)

Водоем	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	Среднее		Число рыб
														I	II	
Бассейн оз. Имандра:																
Чунозеро	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25,3	—	2017
Кензис-явр	8	5	5	1	0	0	1	—	—	—	—	—	—	21,6	32,7	98
Чингльс-явр	17	23	16	9	5	2	1	2	—	—	—	—	—	25,1	34,8	150
Охтозеро	—	—	—	2	3	5	6	4	4	5	2	1	—	23,8	39,6	221
Румель-явр [1]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24,0	—	21
Р. Нявка	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25,4	—	74
Р. Мавра	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27,8	—	21
Оз. Осиповское [1]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20,0	—	4
Оз. Имандра:																
Нестеров остров	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22,3	—	178
Белая губа [1]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21,5	—	4
Хибины [1]	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	24,0	—	2
Печа-губа [1]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26,8	38	10
Р. Тулома [1]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24,6	—	49
Оз. Кильдинское [2]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23,9	—	15
Р. Кола и Колозеро [1]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24,4	—	8
Р. Нота и Нотозеро [1]	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24,9	33	10
Р. Воронья	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25,0	—	43
Оз. Подпахтинское	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25,2	—	30
Ловозеро [3] (р. Воронья)	2	6	4	2	1	2	3	3	5	1	1	1	2	22	30–40	204
Р. Поной [1]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25,8	—	20
Р. Варзуга [1]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24,0	—	2
Ондозеро [1] (р. Чаванга)	—	—	1	0	0	2	—	—	—	—	—	—	—	—	37,0	3

Примечание. 1 — по коллекциям ЗИН АН СССР; 2 — по Л. С. Бергу и И. Ф. Правдину [1948]; 3 — по И. Ф. Правдину [1957]; остальные — наши данные по сборам разных лет. Приведены средние значения для малотычинковых (I) и многотычинковых (II) форм сига.

Между числом жаберных тычинок на первой дуге и относительной длиной наибольшей жаберной тычинки имеется прямая коррелятивная связь, что можно продемонстрировать на примере сигов из лапландских озер [Решетников, 1963а]:

	Среднее число тычинок	Длина наибольшей тычинки*		Среднее число тычинок	Длина наибольшей тычинки*
	Малотычинковый сиг			Многотычинковый сиг	
Кензис-явр	21,6	15,4	Кензис-явр	32,7	21,1
Оз. Имандра	22,3	14,1	Чингльс-явр	34,6	23,6
Охтозеро	24,3	15,3	Охтозеро	39,0	21,6
Р. Нявка	25,4	15,5			
Чунозеро	25,2	16,3			
Чингльс-явр	25,5	18,6			

* В % к длине жаберной дуги.

Канадские авторы [Scott, Smith, 1962] предлагают для разделения ряпушек оз. Эри пользоваться суммой числа тычинок и относительной длины центральной жаберной тычинки (в % к длине жаберной дуги), полагая, что по этому показателю можно разграничить два вида: *C. alpenae* имеет условный индекс 64—77, в среднем 69,2; *C. artedii* —82—96, в среднем 89,5.

Иногда для практических целей пытаются строить рабочую схему для разделения форм сигов только по числу жаберных тычинок и размерам тела [Китаев, 1976]. Как ни велика таксономическая значимость числа жаберных тычинок, нельзя построить систему сигов только по одному этому признаку; примером тому является искусственная система Г. Свердсона [Svärdson, 1957a].

Число пилорических придатков относится к наиболее вариабельным из всех меристических признаков у рыб. Оно находится в тесной зависимости и от характера питания данной популяции или вида, что было показано на примере сельдевых, тресковых, лососевых, осетровых, камбаловых, бычковых и других рыб [Световидов, 1932, 1953; Решетников, 1961; Каневская и др., 1968; Савваитова, 1976; Vladykov, 1934; и др.]. Число пилорических придатков и их длина меняются с возрастом, как правило, больше, чем у хищных рыб. Таксономическое значение этого признака невелико, но полагают, что он может служить видовым критерием для некоторых сиговых рыб [Vladykov, 1934; Himberg, 1970].

В табл. 4 приведены данные о числе жаберных тычинок, чешуй в боковой линии, позвонков и пилорических придатков у сиговых из водоемов СССР. Эти данные несколько отличаются от тех, что приводились нами ранее [Nikolsky, Reshetnikov, 1970], поскольку они дополнены нашими сборами по нельме, чиру, сигу, ряпушке и вальку и многочисленными новыми материалами, опубликованными в последние годы. Данные из литературы сопоставлены между собой, сверены с нашими данными и музейными коллекциями; число позвонков проверено по рентгеноснимкам коллекций ЗИН АН СССР. Все сомнительные и резко отклоняющиеся данные

в табл. 4 не включены, в большой мере это касается числа позвонков (более подробно об этом см. в гл. VI). Поэтому приводимые в табл. 4 данные, с нашей точки зрения, характеризуют пределы колебаний данного признака для вида в целом. Имеются лишь небольшие исключения для некоторых зарубежных водоемов. Так, для ряпушки польских озер пределы колебаний числа пилорических придатков равны 51—110 [Walczak, 1953]. У вида *C. sardinella* в водоемах Аляски и Канады число придатков имеет пределы 74—111 [McPhail, Lindsey, 1970], а для вида *C. clupeaformis* вместе с пыжьяном отмечают от 140 до 264 пилорических придатков [Koelz, 1930; Dymond, 1943; McPhail, Lindsey, 1970; Scott, Crossman, 1974].

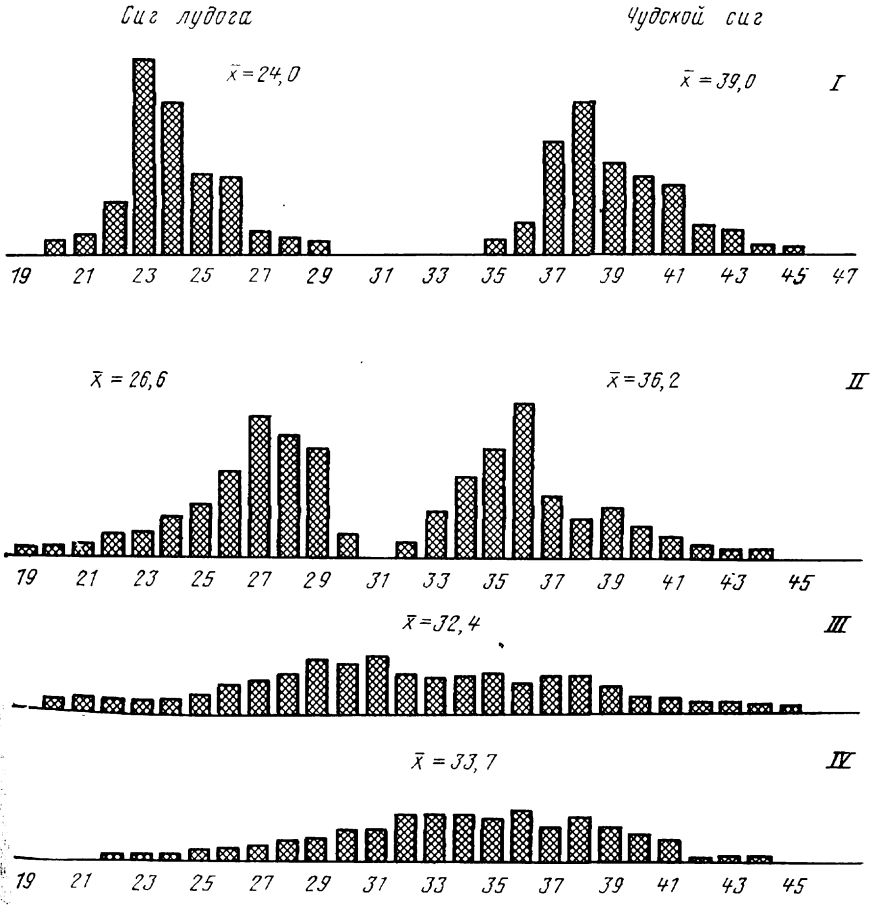


Рис. 8. Число жаберных тычинок у исходных родительских форм и смешанной популяции севанских сигов

I — сиг-лудога (123 экз.) и чудской сиг (80 экз.) в своих родных водоемах; *II* — севанские сиги в 1950-х годах (200 экз.); *III* — севанские сиги в 1967—1971 гг. (491 экз.); *IV* — севанские сиги в 1975—1976 гг. (237 экз.)

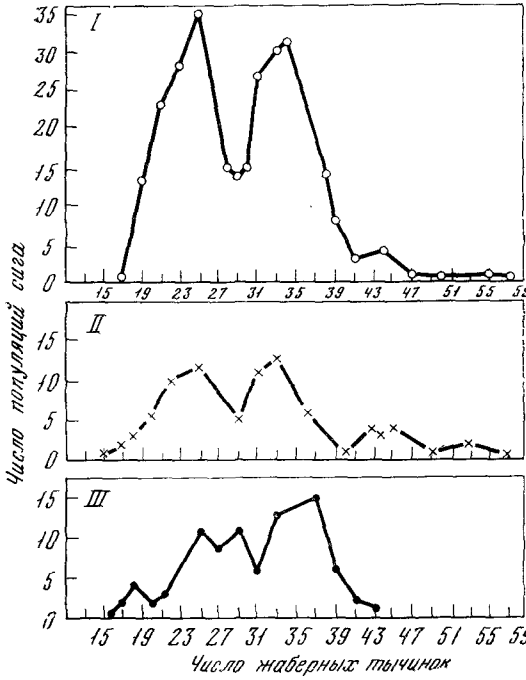


Рис. 9. Среднее число жаберных тычинок у популяций сига из водоемов Северной Швеции и Лапландии (*I*), Средней Финляндии и Карелии (*II*) и Альпийской зоны (*III*) [по: Himberg, 1970, с добавлением наших данных]

По степени изменчивости меристических признаков все исследованные популяции сиговых рыб в порядке возрастания коэффициентов вариации (*CV*) располагаются в такой последовательности: позвонки — число чешуй в *ll* — ветвистые лучи в *P*, *V*, *D*, *A* — жаберные тычинки — пилорические придатки (табл. 5). Мы полагаем, что степень изменчивости признака зависит от сроков, когда формируется окончательное число счетных элементов в онтогенезе: чем раньше закладывается признак, тем меньше его степень изменчивости. Возможно, это является специфичным не только для сиговых рыб, но и для многих других, поскольку аналогичная закономерность подмечена нами для лососевых, карповых и окуневых рыб. Примерно такую же последовательность по степени изменчивости меристических признаков отмечал С. В. Канеп [1976] для ряпушки, рипуса, сибирской ряпушки, пеляди, тугуна, омуля и муксуна; он полагал, что такая последовательность признаков по степени их изменчивости «свидетельствует о порядке их наследуемости» [Канеп, 1976, с. 618]. Это не совсем верно, скорее эта последовательность отражает продолжительность влияния внешних условий на формирование окончательного числа счетных элементов в онтогенезе.

Анализ наших данных показывает, что коэффициент вариации зависит от значения измеряемого признака, на что обращал внимание еще Э. Майр [1971]. Обычно коэффициент вариации боль-

Таблица 4. Пределы колебаний некоторых меристических признаков сиговых рыб из водоемов СССР

Вид	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число позвонков	Число пилорических придатков
Stenodus leucichthys	17–27	88–121	65–71	99–239
Coregonus albula	35–58	67–98	51–59	40–88
C. sardinella	35–56	62–102	57–64	38–112
C. tugun	21–39	53–82	50–57	12–56
C. peled	46–69	76–102	57–63	70–170
C. autumnalis	35–54	80–111	59–67	128–290
C. a. migratorius	35–52	80–107	59–64	128–290
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. nasus	18–28	76–107	60–65	118–360
C. muksun	42–65	80–107	61–65	163–326
Prosopium cylindraceum	14–22	72–109	59–65	52–114

шинства пластических и меристических признаков не превышает 10%, что свидетельствует об однородности выборок и небольших погрешностях промеров. Однако коэффициенты вариации верхнечелюстной кости (10—12%), высоты рыла (12%) и других малых величин бывают явно завышены (до 28%). Причины этого явления имеют двойственный характер. С одной стороны, это отражает большую изменчивость самого признака: у многих сиговых рыб на верхней челюсти имеется хрящевой вырост, поэтому трудно бывает замерить с достаточной точностью высоту и ширину рыла, длину верхнечелюстной кости и некоторых других. С другой стороны, коэффициент вариации, как выражение среднеквадратичного отклонения в процентах от средней, зависит от значения признака: чем меньше значение признака, тем выше коэффициент вариации и наоборот. Особенно наглядно это проявляется при самых крайних значениях средних величин (рис. 10). По этой причине в табл. 5 не включено число неветвистых лучей в плавниках, так как при средних порядка 3,5—4,0 и небольших средних квадратичных отклонениях порядка 0.3—0,6 коэффициенты вариации равны 13—21%.

Таксономическая значимость меристических признаков. Таким образом, приведенные выше материалы позволяют сделать следующее заключение. Меристические признаки можно использовать в таксономических и популяционных исследованиях, если сборы охватывают рыб разного возраста и выборки достаточно велики (*не менее 30 экз.*) *или если пробы собирались* в течение

Таблица 5. Коэффициенты вариации меристических признаков у исследованных популяций сиговых рыб

Вид, водоем	Число позвонков	Число чешуй в *ll*	Число жаберных тычинок	Число ветвистых лучей в				Число пилорических придатков	Число рыб
				P	*V*	*D*	*A*		
Сиг, Чунозеро	1,5	4,4	7,0	–	–	6,6	6,4	14,9	154
Сиг, Охтозеро	1,6	3,8	10,7	–	–	6,8	6,1	16,2	81
Р. Воронья	1,3	4,4	8,4	–	–	6,4	6,3	11,3	36
Чудское оз.	0,7	6,1	4,0	2,2	3,3	5,0	4,0	10,3	26
Сямозеро	2,0	4,5	6,2	3,8	5,3	6,7	4,5	13,6	100
Сиг-горбун, р. Анадырь	1,4	4,7	5,8	4,9	5,2	6,5	6,4	12,9	350
Сиг-востряк, р. Анадырь	1,6	4,2	6,0	5,4	5,1	6,5	6,8	13,5	250
Чир, р. Анадырь	1,4	3,5	4,9	4,6	5,5	4,5	6,1	17,0	100
Р. Амгуэма	2,0	2,9	7,6	–	–	6,7	7,9	–	35
Рянушка, Чудское оз.	2,0	4,7	4,2	6,1	4,9	7,4	6,4	10,0	80
Сямозеро	2,1	4,7	4,7	3,9	5,1	6,7	6,5	15,2	200
Уросозеро	2,3	5,7	4,8	–	–	–	–	12,5	100
Рянушка сибирская									
Р. Анадырь	1,6	4,3	3,8	5,9	5,0	6,4	6,3	13,3	155
Р. Амгуэма	2,1	3,8	5,7	–	–	7,1	5,6	–	100
Нельма, р. Анадырь	1,2	3,2	5,2	4,9	3,8	4,6	6,0	–	155
Валек, р. Анадырь	1,4	3,5	5,8	4,2	4,7	5,3	6,7	–	356
Р. Амгуэма	1,6	3,7	5,4	3,2	3,0	3,9	5,3	–	85
Р. Пенжина	1,4	3,2	5,6	5,2	4,1	5,8	7,1	–	205

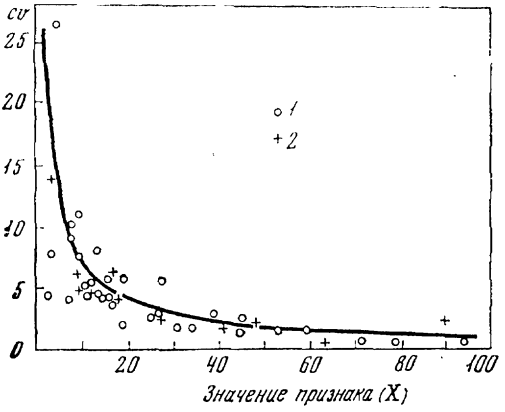


Рис. 10. Соотношение между значениями пластических (*1*) и меристических признаков (*2*) и их коэффициентами вариации на примере анадырского валька [Решетников и др., 1975]

ряда лет. В этом случае возможные небольшие различия средних значений у рыб разных поколений (генераций) нивелируются. Можно полагать, что каждую популяцию характеризует свой устойчивый набор меристических признаков, что позволяет использовать их для внутривидовой систематики. Из всех счетных признаков наиболее ценным является число жаберных тычинок, так как у сиговых рыб число тычинок находится под генетическим контролем и их можно использовать в качестве «генетического маркера» [Koelz, 1930; Dymond, 1943; Svärdson, 1952, 1970; Lindsey et al., 1970].

ИНТЕРЬЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ, ИЛИ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ

В работах по экологической физиологии и популяционных исследованиях иногда используют относительный вес глаз, сердца, мозга, почек и печени [Амстиславский, 1968; Яковлева, 1968, 1970а, 1970б; Яковлева, Следь, 1976; Смирнов и др., 1972; Канеп, 1976; Шишмарев, 1976; и др.]. Фактически это та же система индексов, только применительно к внутренним органам. Установлено, что у каждой популяции сиговых рыб имеется свое соотношение веса мозга (иногда и веса сердца) и общего веса тела рыбы. Для распознавания отдельных популяций иногда применяют относительный вес почек и сердца. Следует отметить, что в отличие от высших позвоночных у рыб вес особи практически продолжает расти всю жизнь, поэтому индексы внутренних органов находятся в большой зависимости от типа аллометрии между весом органа и весом рыбы; с нашей точки зрения, все эти показатели для рыб имеют очень ограниченное применение. Несомненно, что они не могут быть использованы как видовые или подвидовые критерии, поскольку для разных видов сиговых установлен единый тип аллометрических изменений [Канеп, 1976]. Кроме того, подобно пластическим признакам, все эти показатели в процессе онтогенеза могут ме-

нять свое значение в зависимости от темпа роста особи, поэтому соотношение веса тела и веса органа в процессе онтогенеза может меняться и аллометрия может быть как положительной, так и отрицательной [Канен, 1976].

Из всех морфофизиологических показателей следует выделить вес печени. Индекс печени вообще не применим для таксономических исследований, поскольку его изменения в зависимости от сроков нагула, характера жиронакопления и созревания гонад в течение года намного перекрывают различия между популяциями [Новиков, Решетников, 1969; Решетников и др., 1970, 1971, и др.].

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ ИСХОДНЫХ ДАННЫХ

Методика морфометрических исследований может быть самой разнообразной. Это подсчет меристических признаков, простое нахождение линейных размеров признаков, выражение одного признака в простом, процентном или продецимильном отношении к другому (метод индексов), выражение зависимости между признаками в виде линий регрессии, нахождение коэффициентов корреляции и аллометрии.

Обычно зависимость величины одного признака от другого выражается уравнением

$$Y = bX^{\alpha}, \qquad (1)$$

где X и Y — размеры двух признаков; b — константа; α-коэффициент аллометрии. При $\alpha=1$ наблюдается изометрический рост, при $\alpha=0$ — признаки равны ($X=Y$), при $\alpha>1$ — положительная аллометрия, при $\alpha<1$ — отрицательная аллометрия [Huxley, 1932].

Морфометрия и биостатистика. В зарубежной ихтиологической литературе для сравнения морфологических признаков широко используются уравнения регрессии, в отечественной литературе этот метод применяется сравнительно редко. Более широкое применение у нас нашел метод индексов. К нам он пришел из работ Гейнке [Heincke, 1898] по сельдевым рыбам, впервые для сигов рода *Coregonus* этот метод использовал Смитт [Smitt, 1886]. Эта методика сводится к выявлению признаков количественного характера, когда между двумя группами рыб по ряду признаков наблюдается разрыв (*hiatus*). С развитием методов вариационной статистики и с введением критерия достоверности Стьюдента (t) (в ранних ихтиологических работах он фигурирует как M_{diff}) деление на внутривидовые таксономические единицы стали проводить по этому чисто формально-статистическому пути. У нас в стране впервые метод морфометрии для изучения подвидов плотвы, горбуши, а затем и сигов стал широко применять И. Ф. Правдин [1924, 1925, 1931 и др.].

Однако уже в те времена некоторые авторы предостерегали от чрезмерного дробления видов и увлечения биостатистикой [Гудвил, 1915; Березовский, 1924]. Об этом же писал и сам И. Ф. Правдин [1931, с. 171]: «Метод далеко не всегда указывает безусловно действительные различия морфологических признаков в тех случаях, когда формальные (расчисленные) расхождения рядов этих признаков имеются».

Вопрос о достоверности различий двух выборок заслуживает подробного обсуждения, поскольку с математической точки зрения в «Руководстве по изучению рыб» [Правдин, 1966а] имеется много ошибок. Обычно [1] для расчета средних значений X и среднеквадратичного отклонения σ пользуются формулой

$$\overline{X} = \frac{1}{N}\sum_{k}^{N} X_{ik}; \qquad \sigma = \sqrt{\frac{1}{N-1}\sum_{k}^{N}(X_{ik} - \overline{X}_i)^2}\ , \tag{2}$$

где X_{ik} — значения i-го признака у k-й особи; N — число рыб в пробе.

Для разделения двух популяций рекомендуется использовать формулу дифференции рядов [Правдин, 1966а]:

$$Diff = \pm\frac{\overline{X}_1 - \overline{X}_2}{\sqrt{\sigma_1^2/N_1 + \sigma_2^2/N_2}} > 3, \tag{3}$$

где N_1 и N_2 — численность двух выборок.

Несомненно, что «дифференция рядов» — это переименованный критерий Стьюдента для проверки гипотезы о равенстве средних значений при неравенстве дисперсий признака. Однако эта формула позволяет выявить только грубые различия, а ее применение может привести к нежелательным последствиям [2].

Малая мощность критерия дифференции становится особенно очевидной, если учесть, что при использовании формулы (3) число степеней свободы f связано с численностью выборок следующим соотношением:

$$f = (N_1 + N_2 - 2)\left(\frac{1}{2} + \frac{\sigma_1^2 \cdot \sigma_2^2}{\sigma_1^4 + \sigma_2^4}\right), \tag{4}$$

которое при сильных различиях дисперсий меньше суммарной численности примерно вдвое. К сожалению, важный вопрос о числе степеней свободы при расчете «дифференции» в «Руководстве» совсем не затрагивается. Видимо, по этой причине в последние

---

[1] В некоторых случаях при ручном счете рекомендуется группировать исходные данные в ряды, что позволяет существенно сократить объем вычислений [Плохинский, 1961; Правдин, 1966а], но при группировке происходит потеря информации [Кульбак, 1967].

[2] Некоторые авторы предлагают использовать $Diff > 8$ для меристических признаков и $Diff > 10$ — для пластических признаков [Кириллов, 1972], наивно полагая, что этим они повышают достоверность различий.

годы все больше ихтиологов начинают ссылаться на специальные руководства по математической статистике [Урбах, 1964].

Уместно отметить и такую немаловажную деталь. Формула (3) применяется для проверки нуль-гипотезы о равенстве средних значений ($H_0 \div \overline{X}_1 = \overline{X}_2$), когда заведомо ясна принадлежность выборок к разным популяциям. В практике же ихтиологических исследований чаще бывает противоположное явление, когда принадлежность сравниваемых выборок к разным популяциям неизвестна, а следовательно, и нуль-гипотеза ($H_0 \div \overline{X}_1 = \overline{X}_2$, $\sigma^2 = \sigma_2^2$), и способы ее проверки должны быть иными [Урбах, 1964].

Устранение перечисленных недостатков позволяет существенно улучшить результаты сравнения, однако и такое улучшение может оказаться недостаточным. Дело в том, что рассматриваемые критерии являются «одномерными», т. е. такими, которые используются при измерениях единственного признака и не учитывают его связей со всеми остальными. Поскольку в морфологических исследованиях измеряется некоторое множество признаков, то игнорирование коррелятивной взаимосвязи приводит к существенной потере информации, заключенной в измерениях.

Кроме перечисленных недостатков, нельзя не отметить путаницы в употреблении таких разных понятий, какими являются «достоверность различий средних значений признака» и «различия по учитываемому признаку». Например, из формулы (3) следует, что величина *Diff* зависит от численности проб и, следовательно, хотя бы по этой причине, не может характеризовать различия или расхождения. Между тем именно в этом смысле употребляется значение *Diff* на примере анализа сходства и различий биологических форм плотвы по числу чешуй в боковой линии [Правдин, 1966а]. По этой же причине нельзя использовать для этих же целей среднее по всем признакам значение *Diff* или их суммировать. Статистические свойства таких показателей не выяснены, поэтому и нет оснований для их применения при решении вопроса о достоверности различий.

Увлечение формально-статистическими методами привело к бесконечному описанию разных внутривидовых форм. Внутривидовая систематика, выраженная в описании подвидов, в руках некоторых специалистов, оказавших немалое влияние на развитие науки, превратилась в простое средство формального описания морфологического разнообразия составляющих вид популяций [Шварц, 1963]. Для суждения о структуре вида следует рассматривать вид в целом, в совокупности всех его экологических форм и подвидов. И, хотя в литературе иногда еще появляются описания новых форм на примере только своего местного материала, все же можно полагать, что на сегодняшний день старый формально-статистический метод практически себя не оправдал. Таким образом, статистически достоверные различия между выборками не могут применяться в качестве критерия таксономической близости или расхождения, они предназначены исключительно для провер-

ки гипотезы о равенстве средних значений признака в двух выборках [Андреев, Решетников, 1977]. Об этом всегда следует помнить.

Применявшиеся до сих пор методы морфометрии обладают многими недостатками: они не составляли целостной системы расчета, имели слабые возможности уплотнения информации, малую мощность критериев и другие недостатки, что часто приводило к неэффективному использованию исходной информации. Поэтому в последнее время все чаще для этих целей используют математический аппарат теории информации [Кульбак, 1967]. Рассмотрим некоторые из этих методов, которые мы применяли при исследовании внутривидовой изменчивости сигов.

МЕТОДЫ МАТЕМАТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ИЗ ТЕОРИИ ИНФОРМАЦИИ

Если морфометрию и биостатистику можно рассматривать как первый этап применения математических методов в ихтиологии, то в настоящее время развитие электронно-вычислительной техники дает возможности для применения более строгих и эффективных методов анализа признаков любой природы [Бартлетт, 1968; Блэкит, 1968]. Применение современных методов математического анализа позволяет эффективно использовать ЭВМ как в таксономических, так и в зоогеографических исследованиях. Эти методы позволяют уплотнять исходный цифровой материал до легко обозримых форм, повышать мощность многомерных критериев различия, учитывать коррелятивные и нелинейные связи между признаками, определять ценность отдельных признаков при выделении групп.

Математический анализ нашего материала проведен совместно с В. Л. Андреевым, которому принадлежат выбор нужного математического метода, его видоизменения для целей нашего анализа. Все расчеты выполнены на ЭВМ «МИР-2», все исходные данные и расчеты можно найти в опубликованных работах [Андреев, Решетников, 1977, 1978а]. Остановимся на некоторых основных задачах и результатах их решения.

Структура коррелятивных связей признаков. Существование тесной коррелятивной связи между признаками позволяет отбросить некоторые из них. Поэтому часто при анализе целесообразно сначала выяснить, какие некоррелированные комбинации определяют различия между особями. В качестве примера такого анализа использованы морфометрические данные по сигу Чупозера, использованы промеры 154 рыб размером от 15 до 45 см. Сиги Чупозера — это некрупные рыбы, достигающие возраста 13 лет и веса 1 кг, созревают в возрасте 5—6 лет при достижении 28—30 см длины и веса около 300 г.

В таблицах и на рисунках приняты следующие условные обозначения морфометрических признаков:

AC — длина тела по Смитту, L_i — длина до конца чешуйного покрова, AD — антедорсальное расстояние, PD — постдорсальное расстояние, pl — длина хвостового стебля, H — наибольшая высота тела, h — наименьшая высота тела, l_D — длина основания спинного плавника, h_D — высота D, l_A — длина основания анального плавника, h_A — высота анального плавника, l_P — длина грудного плавника, l_V — длина брюшного плавника, C — длина головы, O — горизонтальный диаметр глаза, r — длина рыла, l_r — ширина рыла, h_r — высота рыла, l_{mx} — длина верхнечелюстной кости, h_{mx} — ее ширина, l_{md} — длина нижней челюсти. Меристические признаки: $sp.br.$— число жаберных тычинок на первой левой дужке, ll — число прободенных чешуй в боковой линии, D_1 и D_2 — число соответственно неветвистых и ветвистых лучей в спинном плавнике, A_1 и A_2 — соответственно число неветвистых и ветвистых лучей в анальном плавнике.

Отметим, что весь исходный материал промерен автором лично на свежем материале. Это имеет немаловажное методическое значение.

Подсчет коэффициентов парной корреляции (КК) вели в двух системах: в системе непосредственно замеряемых значений (НЗЗ), т. е. самих промерах рыб в мм, и в системе индексов, т. е. в процентах от длины тела или длины головы. В первом случае учитывали 21 пластический признак и соответственно 210 значений КК, во втором —20 признаков и 190 КК. Результаты расчетов представлены в виде одномерных распределений КК (рис. 11). Если в системе НЗЗ все корреляции являются высокими и достоверными ($p>0{,}99$), то в случае системы индексов, наоборот, доля значимых КК составляет всего лишь 9% и все они имеют сравнительно низкие значения (рис. 11).

Более детальное и наглядное представление о структуре связей можно получить при помощи специальных графиков — так называемых дендрограмм сходства, для построения которых в данном случае использован «взвешенный парногрупповой метод» [Бейли, 1970] (см. рис. 12).

Расчеты показали, что в системе НЗЗ корреляции признаков настолько жестко связаны, что, по существу, представляют собой единую группировку. В ней можно наметить три подгруппы: высота спинного плавника (h_D) тесно коррелирует с длиной грудного (l_P) и брюшного (l_V) плавников; размер глаза (O) тесно связан с длиной хвостового стебля (pl); наибольшая высота тела (H) коррелирует с высотой и длиной анального (h_A, l_A) и длиной спинного плавников; естественно, что высота рыла (h_r) тесно коррелирует с его шириной (l_r). В то же время в системе индексов значения КК составляют множество ясно выраженных группировок, содержащих внутри себя слабо сцепленные подгруппы (рис. 13). По числу «ветвей» на дендрограмме можно выделить 3 плеяды: первая включает 11 признаков, в основном признаки головы и плавников (от h_r до h_D на рис. 13); вторая — всего один (l_{mx}) и третья — 8 признаков. Корреляция индексов с размерами тела показана на рис. 1.

Поскольку в практике ихтиологических работ для пластических

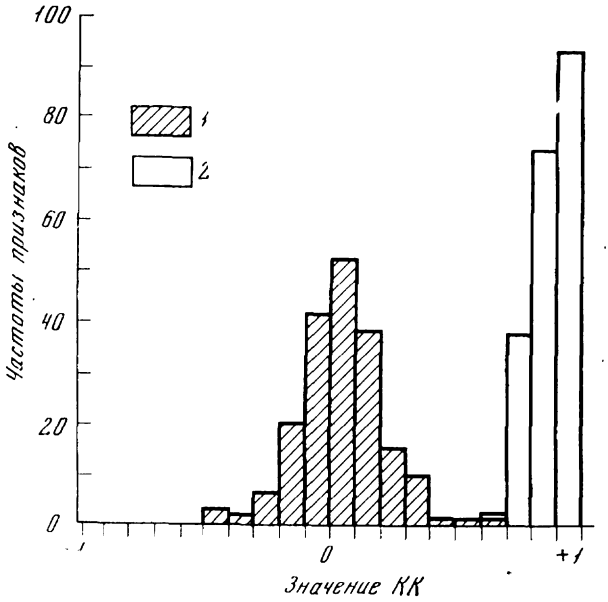


Рис. 11. Распределение коэффициентов парной корреляции (КК) в системе индексов (*1*) и в системе непосредственно замеряемых значений признаков (*2*) [Андреев, Решетников, 1977]

признаков нашла применение система индексов, а не система НЗЗ, то в дальнейшем все операции будут проводиться именно в системе индексов.

Сравнение нескольких популяций по многим признакам. Обычно в прежних ихтиологических работах было принято попарное сравнение двух популяций или выборок по каждому признаку отдельно. В данном случае на примере 11 популяций мы покажем иные возможности. Фактически это будет одновременное сравнение q-выборок (в нашем случае 11 популяций) в p-мерном пространстве (26-мерном) на примере n-особей (612 экз.) без существенной потери информации.

Для удобства изложения материала всем выборкам присвоена следующая нумерация: 1 — сиг Чунозера (154 экз.), 2 — малотычинковый сиг Охтозера (84 экз.), 3—многотычинковый сиг Охтозера (12 экз.), 4— многотычинковый сиг Чингльс-явра (15 экз.), 5 — малотычинковый сиг Чингльс-явра (17 экз.), 6 — многотычинковый сиг Кензис-явра (12 экз.), 7—малотычинковый сиг Кензис-явра (51 экз.), 8 — сиг оз. Подпахтинского (31 экз.), 9 — сиг р. Воронья (36 экз.), 10 — сиг-востряк р. Анадырь (120 экз.), 11 — сиг-горбун р. Анадырь (80 экз.). Среди анализируемых популяций есть мелкие сиги 24—26 см длиной и весом 200—250 г (популяции под номерами 4, 5, 6, 7); сиги 29—30 см длиной и весом около 300 г (номер 1); более крупные озерные и полупроходные сиги

30—35 см длиной и весом 400—700 г (номера 3, 8, 9) и самые крупные сиги размером до 35—40 см и весом до 1 кг (номера 2, 10, 11). Все промеры сделаны автором на свежих рыбах. Первые девять выборок относятся к сигам Кольского полуострова, основные моменты биологии которых описаны ранее [Решетников, 1963а,б, 1964, 1966].

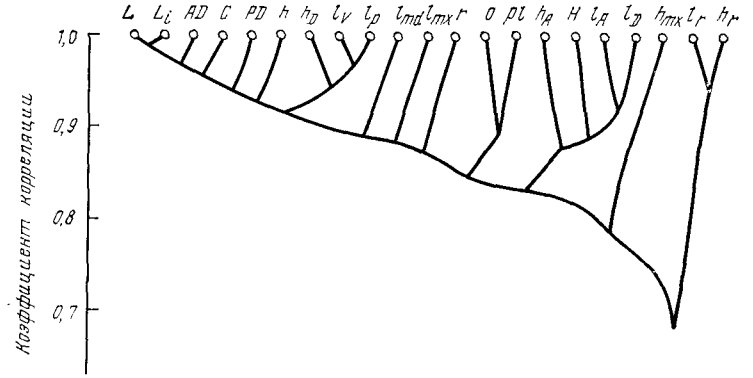


Рис. 12. Дендрограмма сходства непосредственно замеряемых значений признаков у сига Чунозера

Пояснения в тексте

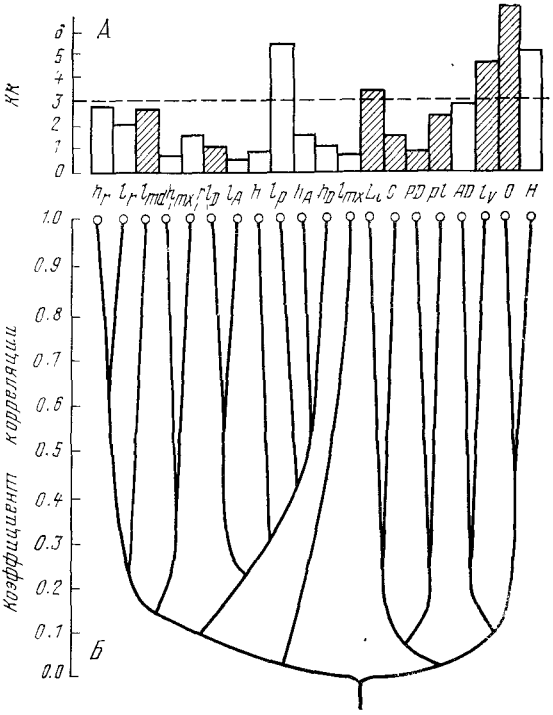


Рис. 13. Значения коэффициентов корреляции индексов пластических признаков с длиной тела по Смитту (*А*) и дендрограмма сходства морфометрических признаков (*Б*) сига Чунозера [Андреев, Решетников. 1977]

Вверху: заштрихованные столбики — отрицательная корреляция; белые — положительная корреляция; пунктирная линия — 99%-ный доверительный интервал. Остальные обозначения те же, что и на рис. 12

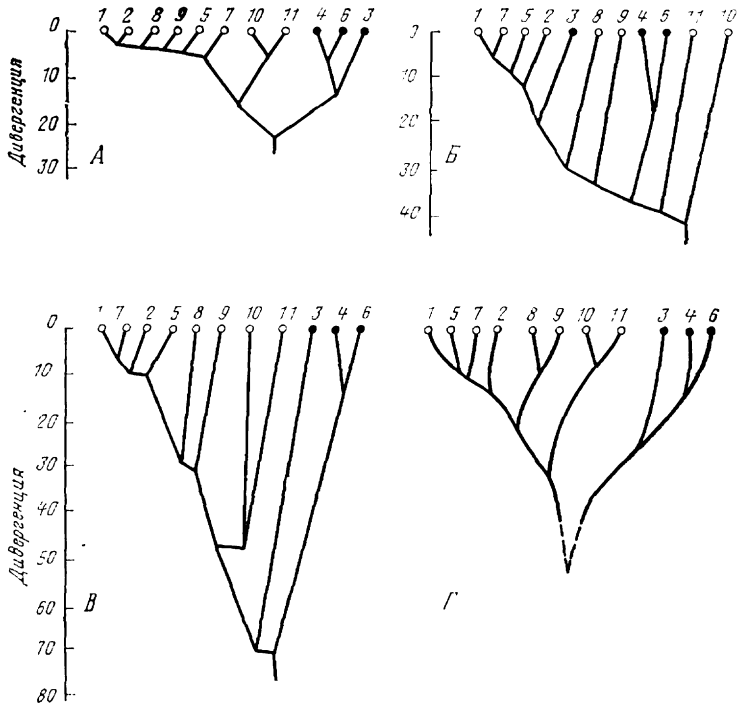


Рис. 14. Дендрограмма сходства 11 популяций сига

А — по меристическим признакам; *Б* — по пластическим признакам; *В* — по всем признакам; *Г* — гипотетическая схема генетической связи всех исследуемых сигов [Андреев, Решетников, 1977]. Номера выборок (популяций): *1* — Чунозеро; *2* — Охтозеро, малотычинковый сиг; *3* — Охтозеро, многотычинковый; *4* — Чингльс-явр, многотычинковый; *5* — Чингльс-явр, малотычинковый; *6* — Кензис-явр, многотычинковый; *7* — Кензис-явр, малотычинковый; *8* — оз. Подпахтинское; *9* — р. Воронья; *10* — р. Анадырь, сиг-востряк; *11* — р. Анадырь, сиг-горбун

Если признаки статистически независимы, то расчет дивергенции между двумя совокупностями (выборками) сильно упрощается и может быть выполнен вручную. Так, для одного признака выражение дивергенции d можно записать следующим образом:

$$d^2_{1,2} = \frac{(\sigma_1^2 - \sigma_2^2)^2 + (\sigma_1^2 + \sigma_2^2)(\overline{X}_1 - \overline{X}_2)^2}{2\sigma_1^2\sigma_2^2}. \qquad (5)$$

Подсчет ее значения для всех признаков можно получить простым сложением дивергенций по всем признакам. Отметим некоторые дополнительные свойства формулы (5). Если дисперсии сравниваемых выборок равны, то

$$d^2_{1,2} = \left(\frac{\overline{X}_1 - \overline{X}_2}{\sigma}\right)^2, \qquad (6)$$

т. е. она отличается от квадрата критерия Стьюдента отсутствием множителя N-суммарной численности выборок, а от квадрата известного коэффициента *CD* Э. Майра [1971] — наличием в знаменателе усредненного значения дисперсий. В то же время при абсолютном равенстве средних арифметических значений признака дивергенция равна

$$d_{1,2}^2 = \frac{(\sigma_1^2 - \sigma_2^2)^2}{2\sigma_1^2\sigma_2^2}, \qquad (7)$$

т. е. отличается от нуля, если дисперсии сравниваемых выборок различны. Таким образом, значения дивергенции всегда положительны или равны нулю, причем равенство нулю достигается только тогда, когда $\bar{X}_1 = \bar{X}_2$ и $\sigma_1^2 = \sigma_2^2$. Следовательно, увеличение числа признаков при сравнении выборок не уменьшает дивергенцию и не ухудшает распознавание объектов.

Отметим, что формула (6) является выражением для подсчета «расстояния Махаланобиса», которое Э. Майр [1971] справедливо считает более точным, чем коэффициент *CD*. В этом плане «дивергенция» является показателем более точным, чем показатель «расстояние Махаланобиса», и включает последнее как частный случай.

Опуская описание построения матрицы дивергенции, представим полученные материалы в виде дендрограмм (см. рис. 14), построенных отдельно по пластическим, меристическим и, наконец, по всем признакам. При анализе только меристических признаков четко выделяется группа многотычинковых сигов (6, 4, 3), четко обособляются и сиги Анадыря (10, 11). Все малотычинковые сиги Кольского полуострова по числу тычинок, числу чешуй в *ll* и числу лучей в плавниках образуют довольно однородную группу (рис. 14, *а*).

Анализ дендрограммы, построенной только по пластическим признакам, позволяет отметить зависимость близости популяций на дендрограмме от темпа роста: большое сходство наблюдается среди мелких медленнорастущих сигов (1, 7, 5), от них обособляются крупные быстрорастущие озерные и полупроходные сиги Кольского полуострова (2, 3, 8, 9). Самостоятельную группу образуют мелкие многотычинковые сиги-планктофаги Чинглъс-явра и Кензис-явра (4, 6). Крайнее положение на дендрограмме занимают крупные сиги Анадыря, причем при сравнении дендрограмм по пластическим и меристическим признакам сига-горбуна и сига-востряка (10, 11) видно, что различия между ними обусловлены преимущественно пластическими признаками.

По своим показателям ближе всех находятся мелкие малотычинковые сиги ((1, 7, 2, 5) при d=10—12. На более низком уровне при d=31 к этой группе присоединяются сиги из бассейна Баренцева моря (8, 9). Довольно четко среди всех выделяются сиги Анадыря, и совсем обособленную группу образуют многотычинковые

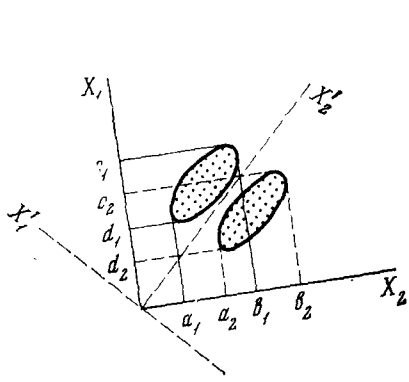
сиги (3, 4, 6). Полученная дендрограмма сходства по всем 26 признакам показывает хорошее соответствие с нашей гипотетической схемой генетической связи всех исследуемых популяций сигов (рис. 14, *г*).

Выделение биологически неоднородных группировок. В статистических исследованиях, какими являются и морфометрические исследования, даже сравнительно большие значения расхождений не дают основания считать существование выделенных группировок доказанным. С другой стороны, при явно разных совокупностях морфологические признаки могут сильно трансгрессировать, и в этом случае ни по одному из признаков невозможно получить достоверные различия между ними. Поэтому принадлежность одной взятой наугад особи к той или иной совокупности можно определить с большой ошибкой [Андреев, Решетников, 1977].

В практике биологических исследований часто возникают задачи выявления неоднородности некоторой группы объектов в рамках общей совокупности. Это и выделение стад среди общего улова рыб в море, разделение экологических форм среди рыб одного вида в водоеме, разделение разных популяций при совместном их обитании и т. д. Особенно трудно, когда все признаки трансгрессируют и ни по одному из исследуемых признаков эти две формы невозможно точно разделить. Именно с такой ситуацией встретились мы при изучении двух симпатрических форм сига р. Анадырь (сиг-востряк и сиг-горбун). По внешнему виду они весьма схожи, и только опытный исследователь после известной практики может рассортировать рыб из единой пробы. В связи с этим была предпринята попытка использовать принципы формальной процедуры сортировки неоднородного материала при помощи высокоэффективных методов математического анализа. Подобного рода процедура хорошо известна в кибернетике и носит название «алгоритм распознавания без учителя» или «самообучение ЭВМ». Использовались некоторые модификации, предназначенные специально для решения биологических задач.

Материалом послужили промеры 200 экз. сигов из р. Анадырь, результаты которых были предложены машине в виде общей выборки, без указания их принадлежности к той или иной форме сига.

В данном случае анализируемая выборка может быть геометрически представлена как два поля точек: n — точек в p-мерном пространстве признаков R_p. Схематически это можно пояснить на рис. 15, на котором в пространстве координат двух признаков X_1 и X_2 (двумерное пространство) исследуемые объекты представлены в виде точек, оконтуренных двумя эллипсами групп рассеивания. Если спроектировать оба эллипса на каждую из осей X_1 и X_2, то в обоих случаях обнаруживается сильная трансгрессия (зона перекрывания признаков). На оси X_1 эта зона равна отрезку c_2d_1, на оси X_2 — отрезку a_2b_1. Однако если оси координат повернуть в направлении наибольшего разброса точек, то их проекции на новое направление (ось X'_1) не будут перекрываться, причем



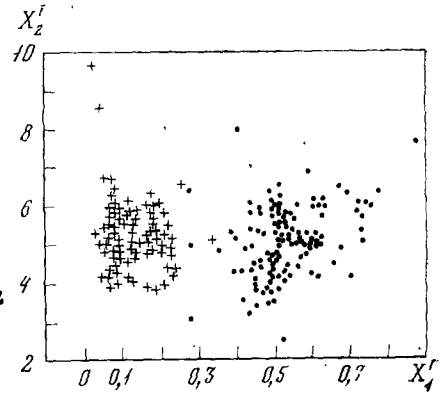


Рис. 15. Распределение двух группировок в пространстве двух признаков
Пояснения в тексте

Рис. 16. Проекция 200 выборочных точек сига-горбуна (кресты) и сига-востряка (точки) относительно двух главных направлений

По оси абсцисс — значения первой главной компоненты, по оси ординат — второй главной компоненты [по: Андреев, Решетников, 1978б]

для разделения двух совокупностей точек (кластеров) достаточно только одной оси X'_1. На практике это разделение идет не в двумерном пространстве, а в n-мерном [Андреев, Решетников, 1978б].

На рис. 16 приведены проекции 200 точек в новое двумерное подпространство R_2 и таким образом выделены две четко различающиеся плеяды, которые, по предположению, соответствуют двум симпатрическим формам (востряку и горбуну). На этом рисунке крестиками обозначены те особи, которые при полевых сборах материала были отнесены автором к горбуну, а точками — к востряку. Как видно из рисунка, расхождения между определением ЭВМ и автора составили только две особи, которые машина определила как востряков, а автор отнес к горбунам. Причина расхождения, видимо, заключается в том, что машина рассматривала всего лишь 12 признаков. Однако во всех случаях полученные результаты позволяют утверждать, что, во-первых, в р. Анадырь обитают морфологически различимые две симпатрические формы сига и, во-вторых, что результаты их различения с помощью ЭВМ вполне сравнимы с результатами определений достаточно опытного специалиста.

Опыт по отнесению особей неизвестного происхождения к одной из групп сига (на примере 11 популяций и их группировки в четыре подгруппы) показал, что во всех случаях «теоретические» ошибки распознавания не превышают 3%. Примечательно, что такие формы сига, как востряк и горбун, различались машиной

с ошибкой не более 2%. Причем машина позволила сократить число рассматриваемых признаков до шести. Была предложена простая формула с учетом линейной дискриминантной функции каждого из оставшихся признаков:

$$L_k = 1/AC\,(-1{,}092\,h_D - 0{,}382\,h_A - 2{,}104\,l_V + 1{,}355\,C + \\ + 0{,}892\,r + 4{,}784\,l_{mx}) - 0{,}07. \qquad (8)$$

При $L_k \leqslant 0$ исследуемая особь относится к сигу-горбуну, а при $L_k > 0$ — к сигу-востряку.

Здесь мы практически встречаемся с новой задачей: ранжирование признаков или оценка удельного «веса» каждого признака при разделении внутривидовых форм сига.

Ранжирование признаков по их разделительной ценности. Естественно, что при разделении внутривидовых форм сига разные признаки имеют разную ценность, поэтому может оказаться, что при данной задаче нецелесообразно измерять такие признаки, *которые не несут добавочной информации при разделении.* Так, на практике установлено, что малоизменчивыми признаками у сигов являются число лучей в грудном и брюшном плавниках: их обычная формула *P* I 15 и *D* II 10 с небольшими отклонениями повторяется у всех рыб. Поэтому эти признаки и не были включены нами в анализ 11 популяций сига.

Несомненно, что различная значимость «веса» в заданной системе признаков должна определяться объективно, с помощью математической процедуры, позволяющей максимально усилить степень обособления группы [Блэкит, 1968]. На примере 11 популяций сигов значение каждого meристического и пластического признака определяли по доле вклада каждого из них в дивергенцию между всеми плеядами одновременно (табл. 6).

Оказалось, что наиболее значимыми признаками в порядке убывания являются: жаберные тычинки, длина тела до конца чешуи, число чешуй в *ll*, постдорсальное расстояние и т. д. Первые четыре признака (sp. br., L_1, *ll*, *PD*) обеспечивают 54,4% всех различий, в то время как четыре последних (D_1, l_A A_1, h_{mx}) — всего лишь 0,9%. Резкое снижение дивергенции наблюдается при отбрасывании только первых шести признаков, а при дальнейшем отбрасывании признаков ее значение убывает гораздо медленнее. Расчеты показали, что 6—8 первых признаков из табл. 6 являются вполне достаточными для разделения всех анализируемых групп сига с приемлемой ошибкой.

Заметим, что в общем случае приведенная процедура ранжирования признаков оправдывается в каждой конкретной ситуации. Так, для разделения анадырских сигов порядок признаков был иным. Поэтому в каждом конкретном случае ранжировка будет несколько отличаться. Чем больше будет взято исходных разных внутривидовых группировок, тем больше будет таксономическая значимость полученных данных при ранжировании признаков.

Таблица 6. Разделительная значимость морфометрических признаков при разделении 11 популяций сига (ранжирование признаков)

Признак	«Вес» признака	Признак	«Вес» признака	Признак	«Вес» признака
sp. br.	0,208	l_{md}	0,029	*AD*	0,012
L_i	0,153	l_D	0,026	D_2	0,011
ll	0,104	A_2	0,025	*H*	0,006
PD	0,079	L_V	0,024	l_r	0,005
O	0,062	l_{mx}	0,021	h_{mx}	0,003
h_A	0,049	*C*	0,020	A_1	0,003
h_r	0,038	*pl*	0,016	l_A	0,002
l_P	0,038	h_D	0,016	D_1	0,001
h	0,038	*r*	0,013		

Отметим, что в нашем случае с 11 популяциями (см. табл. 6) полученные данные хорошо согласуются с известной практикой внутривидовой систематики сигов, когда решающее значение придается числу жаберных тычинок. И в нашем случае «вес» числа жаберных тычинок (0,208) почти вдвое превосходит «вес» всех других признаков. Из остальных счетных признаков большое значение имеет число чешуй в *ll* (0,104), доля которого в разделении значительно превосходит число ветвистых (0,011—0,025) и неветвистых (0,001—0,011) лучей в плавниках. Малозначимым признаком является и число позвонков. Уместно отметить, что дискриминационная полезность признака не обязательно соответствует величине критерия Стьюдента, поскольку последний не учитывает корреляции.

Возможности и ограничения математических методов. В практике ихтиологических исследований часто приходится иметь дело с установлением сходства и родства изучаемых таксономических категорий. Иногда более глубокие и четкие результаты могут быть получены с помощью перевода исходной информации на язык математики с использованием арсенала ее мощных средств. Применение ЭВМ позволяет более эффективно использовать исходную информацию, экономить время при обработке. Выше были рассмотрены лишь некоторые примеры такого использования новых методов анализа при исследовании внутривидовых группировок сига.

На основе методов теории множеств был проведен анализ состава пресноводной ихтиофауны Северо-Востока СССР (гл. VII). На конкретном материале собственных данных по составу ихтиофауны и по литературным данным мы пытались показать, что наряду со старыми приемами зоогеографического анализа можно успешно применять и новые методы. Математическая сторона этих вопросов более подробно изложена в соответствующих книгах

и статьях [Бартлетт, 1968; Блэкит, 1968; Бейли, 1970; Андреев, 1971; Семкин, 1973; Семкин, Двойченков, 1973; Андреев, Решетников, 1976, 1977, 1978а, 1978б, 1978в; и др.].

Наконец, сделаем несколько замечаний о доли субъективности и объективности при работе с ЭВМ. Окончательная оценка полученных данных проводится исследователем и зависит от того, какие признаки и какие гипотезы о структуре групп в многомерном пространстве признаков были использованы. Независимо от принципа отбора признаков и соблюдения ряда правил, на которые указывают систематики [Майр, 1971], все же окончательный выбор признаков несет в себе «элемент субъективности», и поэтому полученные результаты следует считать в какой-то мере «субъективными». Вместе с тем при любой системе признаков получаемые варианты группировок объективно существуют в природе и чем выше опыт исследователя и чем больше признаков самой разной природы используется, тем больше будет приближение полученных выводов к естественной системе. Пожалуй, главная трудность в этом плане заключается в получении добротных исходных данных, собранных по единой методике и желательно одним оператором.

Предлагаемые методы машинной обработки следует рассматривать как один из новых методов, который ни в коей мере не заменяет других методов систематики и зоогеографии. Не следует переоценивать его возможностей, но не следует и игнорировать. Наш опыт работы с внутривидовыми группировками сига не является призывом к «нумерической или машинной систематике», свободной от субъективных оценок исследователей [Sokal, Sneat, 1963; Sokal, 1966]. Скорее применение ЭВМ означает качественно новый этап в исследованиях по морфометрии рыб. Новые методы не отрицают старых, проверенных практикой методов и приемов таксономического анализа. Выбор какой-либо одной группы признаков приводит или к заведомо неверным выводам, или к ограниченности наших суждений. В этом плане и применение ЭВМ не разрешает всех трудных вопросов таксономии сиговых рыб, но оказывается необходимым и мощным средством обобщения любой информации.

БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА

В последние годы широкое применение находят биохимические методы исследования как при решении вопросов систематики рыб, так и при анализе ряда экологических вопросов (рост, созревание, периодика нереста и т. д.).

Электрофорез белков мышц и сыворотки крови. В целях систематики к настоящему времени проведено много исследований по выявлению биологической специфичности белков различных видов рыб, причем в основном при помощи иммунологических и электро-

форетических методов[1]. Обзоры подобных исследований имеются в ряде сводок [Шульман, Куликова, 1966; Новиков, 1970; Кирпичников, 1973; Алтухов, 1974; Nyman, 1965, 1965—1966, 1966; Koehn, 1969; Cushing, 1970; Ridgway, 1971; и др.]. Многими авторами показаны четкие различия состава белков у различных видов рыб, в частности на примере лососевых и сиговых [Кирсипуу, 1969; Остроумова, 1967; Новиков, Решетников, 1969; Ирискин, 1972, 1974; Жуков, 1974; Алтухов, 1974; Омельченко, 1975; Шарипов, 1975; Vanstone, Chung Wai Ho, 1961; Bargetzi, 1958; Drilhon, Fine, 1963; Booke, 1964, 1968; Sanders, 1964; Nyman, 1965, 1967, 1972; Tsuyuki et al., 1966; Scagnetti, Parisi, 1967; Chellevold, 1970; Engel et al., 1970, 1971; Lindsey et al., 1970; Ferguson, 1974; Kothbauer, Schenkel-Brunner, 1975; и др.].

В частности, наши электрофоретические исследования белков сыворотки крови различных форм сига, семги, кумжи, севанской форели гегаркуни, арктического гольца и европейского хариуса показали, что для каждого вида характерно специфическое распределение белковых фракций [Новиков, Решетников, 1969; Решетников, 1969, Reshetnikov, 1976].

У трех исследованных популяций сигов Кольского полуострова и севанских сигов характер распределения белковых фракций и их число в сыворотке крови было одинаковым. Различия отмечены лишь в процентном соотношении фракций. Так, у севанских сигов было меньше альбуминов (26% вместо 40—46% у северных форм) и α-глобулины преобладали над всеми другими фракциями. Соответственно этому соотношение альбуминов и глобулинов (А : Г) у севанских сигов было 0,31—0,44, а у северных популяций — 0,65—0,80.

Однако исследованиями многих авторов показано, что соотношение белковых фракций в сыворотке крови зависит от способов хранения материала, условий опыта, физиологического состояния рыбы и ряда экологических факторов [Шульман, Куликова, 1966; Остроумова, 1967; Кирсипуу, 1969; Новиков, Решетников, 1969; Новиков, 1970; Решетников и др., 1970; Шатуновский, Новиков, 1971; Ирискин, 1972; Booke, 1964; и др.].

В настоящее время общепризнано, что генетическая информация записана в виде специфических последовательностей пар азотистых оснований в структуре ДНК. У большинства высших организмов ДНК входит в состав нуклеопротеидов [Меттлер, Грегг, 1972]. Считается, что многие изменения (мутации) в полипептидной цепи меняют заряд белковой молекулы и могут быть уловлены при электрофоретическом анализе (обычно улавливается до 30—40% всех замен). Электрофорез в крахмальном и полиакриламидном гелях позволяет фиксировать изменения биохи-

[1] Интересно упомянуть практическое применение метода электрофореза мышечных белков при определении вида рыб в консервированных продуктах для пресечения замены ценных видов рыб малоценными [Morel, 1974].

мического состава белковых фракций. Совершенствование методов электрофоретического анализа позволило разделять гомо- и гетерозиготных особей. Биохимический полиморфизм на уровне белков крови и тканей (гемоглобинов, трансферинов, гаптоглобинов, альбуминов, водно-растворимых ферментов и т. п.) отмечен для многих видов рыб. Многие авторы отмечали полиморфизм белковых фракций у лососевых и сиговых рыб [Vanstone, Chung Wai Ho, 1961; Drilhon, Fine, 1963; Booke, 1964; Sanders, 1964; Nyman, 1966, 1967, 1972; Tsuyuki et al., 1966; Chellevold, 1970; Clayton, Franzin, 1970; Lindsey et al., 1970; Engel et al., 1970, 1971; Clayton et al., 1973; Ferguson, 1974, 1975; Pethon, 1974; Ferguson et al., 1978].

На примере сиговых рыб показано, что белки хрусталика глаза могут служить хорошим диагностическим признаком на уровне семейства, быстро двигающиеся фракции сыворотки крови — на уровне рода, а медленные трансферины — на уровне вида и популяции [Chellevold 1970]. Использование биохимических меток в виде маркеров генов используется при описании полиморфизма и у сиговых рыб.

В связи с этим следует подчеркнуть точку зрения Р. Коена [Koehn, 1969], который писал, что хотя электрофоретически изоаллели могут быть различными в электрофоретическом поле, по физиологически они могут быть равными, тем более что различия в электрофоретической подвижности белков свидетельствуют прежде всего о разном заряде и молекулярном весе белков, по которым можно лишь косвенно судить о структуре белков. Не следует забывать и о тех непременных условиях, при соблюдении которых возможна лишь генетическая интерпретация электрофоретических белковых вариаций: 1) воспроизводство электрофоретических типов при анализе тех же особей, 2) наблюдаемые типы должны соответствовать схеме простого менделевского наследования, 3) сохранение типа в течение длительного периода онтогенеза, 4) распределение фенотипов должно соответствовать правилу Харди — Вайнберга [Салменкова, Малинина, 1976]. В итоге не столь велика разница между числом жаберных тычинок у сигов (тоже признак, который контролируется генотипом) и числом полос на электрофореграмме или количеством энзимов их лактатдегидрогеназы — все это признаки фенотипа, по которым можно лишь косвенно судить о генотипе. В любом случае биохимические и генетические методы исследования должны сочетаться с анализом экологии изучаемой популяции.

Структуры РНК и ДНК. В последние годы все большее внимание уделяется сравнению первичных структур РНК и ДНК как основных носителей наследственности. Это позволяет судить о структуре генома и строить систематику рыб по генетическому родству [Белозерский, 1969; Антонов, 1972; Медников и др., 1973, 1977; Попов и др., 1973; Медников, Антонов, 1974; Попов, Антонов, 1974; Медников, Ахундов, 1975; Mednikow et al., 1977]. Впервые для сиговых рыб это сделал Х. Бук [Booke, 1968], который

Таблица 7. Нуклеотидный состав некоторых представителей лососевидных рыб
[по: Медников и др., 1973; Попов, Антонов, 1974]
(среднее значение и ошибка средней)

Вид	*n*	Содержание, моль%		5-МЦ / ГЦ+5-МЦ
		ГЦ	5-МЦ	
Oncorhynchus keta	5	44,9±0,5	1,7±0,2	7,6
O. gorbuscha	5	45,5±0,8	1,6±0,3	7,0
O. tschawytscha	6	45,0±0,4	1,5±0,1	6,7
O. kisutch	9	47,0±0,6	1,6±0,5	6,8
O. masu (Камчатка)	5	44,6±1,3	1,6±0,1	7,2
O. masu (Тихий океан)	5	45,2±0,3	1,7±0,2	7,5
Salmo penshinensis	6	44,7±0,9	1,7±0,2	7,6
S. mykiss	5	44,9±0,1	1,9±0,1	8,5
S. irideus	6	44,8±0,6	1,8±0,1	8,0
Salvelinus alpinus	6	43,6±0,4	1,8±0,3	8,3
S. leucomaenis	6	45,6±0,5	1,5±0,1	6,6
Coregonus albula	6	46,3±0,8	1,8±0,1	7,8
C. lavaretus s. lato	6	46,1±0,6	1,9±0,1	8,3
C. l. pidschian	6	45,9±1,5	1,7±0,2	7,6
C. peled	6	46,6±0,1	1,8±0,1	7,7
C. nasus	6	45,5±0,9	1,7±0,1	7,4
C. muksun	6	45,7±0.6	1,9±0,1	8,3
Osmerus mordax dentex	6	46,1±0.5	1,8±0.1	7,8

показал, что по сравнению с другими лососевыми рыбами сиговые имеют несколько иной нуклеотидный состав.

Методы, применяемые для анализа первичной структуры генома имеют разную разрешающую способность. Одним из методических приемов анализа нуклеотидного состава является определение количественного содержания гуанин-цитозиновых пар (ГЦ-пар) нуклеотидов и степени метилированности цитозина (5-МЦ) в их ДНК [Попов, Антонов, 1974; Booke, 1968; Shigemitsu, Soichiro. 1976].

Среди костистых рыб лососеобразные отличаются высоким содержанием ГЦ-пар нуклеотидов и 5-метилцитозина (5-МЦ): в среднем лососеобразные имеют 45,5—46,6 моль% и 1,7—1,9 моль% 5-МЦ при соотношении 5-МЦ к сумме ГЦ+5—МЦ порядка 6,6—8,5 (табл. 7). Анализ нуклеотидных последовательностей при помощи кинетики реассоциации их ДНК позволил установить некоторые отличия строения ДНК у двух популяций чира р. Северная Сосьва [Амстиславский и др., 1976].

Большей разрешающей способностью обладает метод молекулярной гибридизации ДНК—ДНК по Денхардту с последующим

анализом термостабильности гибридных комплексов, что позволяет разделять не только разные виды, но и внутривидовые формы. Эта методика усовершенствована в Межфакультетской лаборатории биоорганической химии имени А. Н. Белозерского МГУ. Совместно с сотрудниками этой лаборатории мы проводили исследования сиговых рыб [Медников, Решетников, Шубина, 1977; Mednikov, Reshetnikov, Savvaitova, 1977].

Оставляя в стороне техническую сторону, которая подробно изложена в ряде статей [Медников и др., 1973, 1977; Медников, Антонов, 1974; и др.], остановимся кратко на специфике этого метода и его методических постулатах. Метод молекулярной гибридизации ДНК—ДНК позволяет судить о генетическом родстве изучаемых видов. Принимается, что с момента дивергенции форм от предкового вида эволюция их геномов протекает независимо, без сглаживающего влияния генетических рекомендаций, поэтому в нуклеотидной последовательности накапливаются различия. Подсчитано, что 1% нуклеотидных замен вызывает снижение температуры плавления гибридных дуплексов на 1,5°. Поэтому п е р в ы м критерием степени дивергенции одного вида от другого может быть снижение точки плавления гибридных дуплексов ДНК.

Процент связывания меченной радиоактивным изотопом ДНК в термостабильные дуплексы может служить в т о р ы м критерием близости видов или форм друг другу. И, наконец, т р е т ь и м критерием родства может быть сам характер кривой стабильности гибридных молекул при нагреве.

Каждая серия опытов выполнялась не менее чем в двух повторах. Случайные отклонения на кривых элюции выравнивали методом скользящей средней. Использовали также обобщенный показатель, обозначенный нами как индекс дивергенции (ИД), равный сумме квадратов отклонений (d) профиля кривой элюции исследуемой формы от референтной с приданием «веса» в зависимости от температуры плавления (t) [Медников и др., 1977]. В общем виде формула имеет вид: $ИД = \Sigma d^2 \log t$. Температура ранжирована от 62 до 90° как 1, 2, 3,... по точкам элюции. При этом мы исходили из положения, что снижение температуры плавления гибридных молекул прямо пропорционально числу нуклеотидных замен, логарифм же температуры прямо пропорционален времени, прошедшему с момента дивергенции сравниваемых форм. Результаты анализа изложены в гл. V.

Липидный обмен. Успешно применяются биохимические методы и в экологических исследованиях. Изучение сезонных изменений биохимических показателей во многих случаях позволяет понять те тонкие физиологические перестройки, которые происходят в организме рыб в связи с созреванием и ростом. В своих исследованиях мы сочетали электрофоретический анализ белков и липидов сыворотки крови с анализом характера жироотложения и распределения липидов по отдельным органам. Использовали наиболее простые и доступные для полевых сборов материала

методики: электрофорез на агаре [Грабар, Буртэн, 1963; Новиков, Решетников, 1969] и метод определения количества жира в аппаратах Сокслета [Кривобок, Тарковская, 1957].

Проведенный анализ различных методов исследования сиговых рыб заставляет прежде всего подчеркнуть, что:

1) особое внимание должно быть уделено сбору добротного исходного материала, сбор данных должен проводиться по стандартным методикам или все отклонения от стандарта должны быть четко описаны, чтобы полученные результаты можно было сравнивать с ранее опубликованными;

2) выбранные методы исследования должны соответствовать поставленным задачам, выводы не должны превышать разрешающую способность метода. В этом плане следует отметить многие работы, когда на основе весьма лабильных морфофизиологических показателей пытаются судить о генетической разобщенности сравниваемых группировок;

3) современные методы математического анализа дают новые возможности в использовании той информации, которая заключена в эмпирических данных; в этом плане использование современного арсенала математических методов и ЭВМ можно рассматривать как новый этап в развитии морфометрических исследований;

4) для изучения внутривидовой структуры сиговых рыб с успехом могут быть использованы меристические признаки, если сборы охватывают рыб разного возраста и проводятся в течение ряда лет. Пластические признаки менее пригодны для этих целей, но при соблюдении ряда условий (учет возрастных и размерных изменений, характера аллометрии и т. п.), особенно в сочетании с современными методами математической обработки, также в ряде случаев могут давать неплохие результаты;

5) методы электрофореза сывороточных и мышечных белков, ферментов и энзимов еще не получили широкого распространения при исследовании внутривидовой структуры сиговых рыб. Большой разрешающей способностью обладает метод молекулярной гибридизации ДНК—ДНК с последующим анализом термостабильности гибридных дуплексов, применение этого метода позволяет судить о генетическом родстве исследуемых внутривидовых групп и отдельных видов сиговых рыб, а также о генетической близости сиговых с другими группами лососевидных рыб.

ГЛАВА ВТОРАЯ

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ СИГОВЫХ РЫБ В ВОДОЕМАХ СЕВЕРА И ОСОБЕННОСТИ ИХ ПИТАНИЯ

Исходя из положения, что изменчивость и многообразие форм сиговых рыб отражают особенности обитания их в водоемах Севера, приведем краткую характеристику условий жизни рыб в этих водоемах. Основное внимание будет уделено водоемам Кольского полуострова (в частности озерам Лапландского заповедника), где проводились наши основные стационарные работы. Для сравнения дадим краткие сведения по водоемам Северо-Востока СССР [1].

КЛИМАТ И ТЕПЛОВОЙ РЕЖИМ ВОДОЕМОВ

Все водоемы Кольского полуострова расположены на 120—160 км севернее Полярного круга, где зимой некоторое время солнце вовсе не показывается из-за горизонта, а летом не менее 100 дней продолжается светлая полярная ночь. Низкое положение солнца над горизонтом в полярных областях вызывает потерю значительного количества тепла в плотных слоях атмосферы. В прибрежных районах частые туманы еще больше сокращают число солнечных дней. Если в Москве и Киеве продолжительность солнечного сияния достигает 1600—1700 часов в год, то в далеком Заполярье (Северная Земля, Новая Земля, о-в Врангеля, побережье Чукотки) — всего лишь 1000 час. Это минимальное число для всего Советского Союза в пределах 50—60° с. ш.

На климат Кольского полуострова накладывают отпечаток, с одной стороны, холодное Белое море и Арктика, а с другой — теплое течение Атлантического океана, омывающее весь Скандинавский полуостров с севера. Поэтому здесь, на побережье, бывают оттепели даже зимой, а зимние температуры воздуха достаточно высоки даже для этих широт. Теплое течение Атлантики вызывает смещение к северу природных зон. Так, на Мурманском побережье нет типичной арктической зоны, а южная граница Субарктики находится на 67° с. ш., тогда как на севере Дальнего Востока она опускается до 58° с. ш. Аналогичная картина наблюдается и в Северной Америке.

---

[1] Описание приводится в основном по «Гидрологическим ежегодникам ГМС СССР» за 1960—1970 гг. и по сводкам [Озера Карелии, 1959; Север Дальнего Востока, 1970; Большие озера Кольского полуострова, 1975].

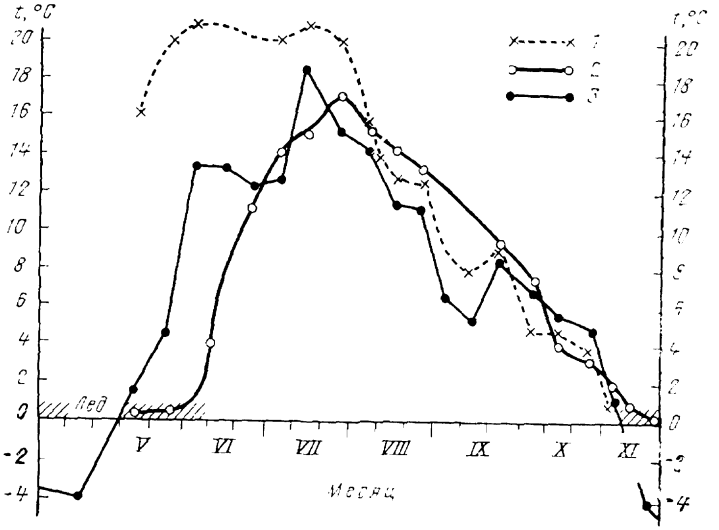


Рис. 17. Подекадные изменения температуры воздуха по ГМС «Хибины» (*3*), температуры воды на поверхности Чупозера (*2*) и максимальные дневные температуры воздуха (*1*) в районе Чупозера в 1961 г.

Лето на Севере короткое и холодное, вторая его половина часто сопровождается дождями. На Кольском полуострове первый месяц с температурой воздуха выше 0° — май, а последний — сентябрь или октябрь. Собственно лето (переход температуры воздуха через 10°) очень короткое: до 70—75 дней в районе оз. Имандра и 59 дней в районе Ловозера. В любой из летних месяцев можно ожидать похолодания и выпадения снега.

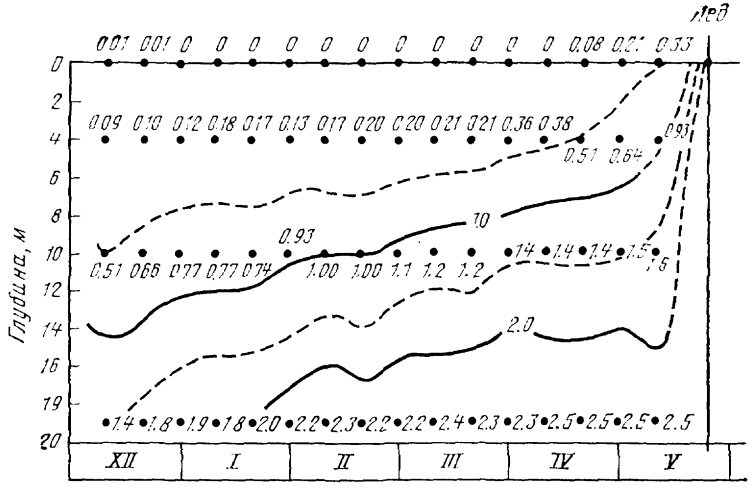
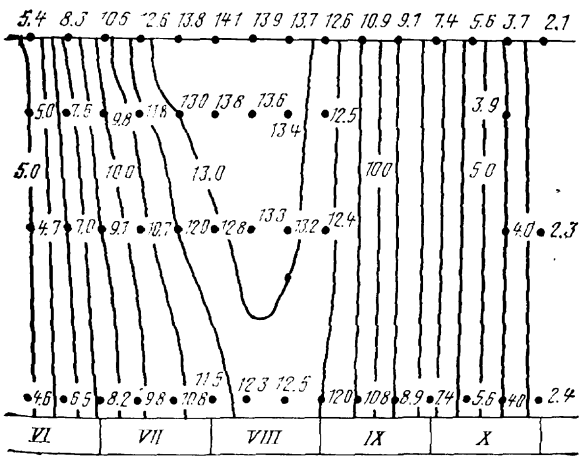


Рис. 18. Сезонный ход температуры воды в оз. Имандра в среднем за 1948—

Большинство озер Кольского полуострова вскрываются в конце мая—начале июня, а начало ледостава приходится на конец октября—начало ноября. Продолжительность периода открытой воды для Чунозера составляет 156—172 дня (за 1958—1970 гг.). Сразу же после вскрытия озер начинается повышение температуры воды на поверхности, а вслед за ним и прогревание вод в глубину. Наиболее интенсивное прогревание воды происходит в июне — начале июля за счет высокой солнечной радиации в эти месяцы. Максимальная температура воды достигает 19—20° у поверхности и 15° у дна в июле—августе. Обычно же в большинстве озер поверхностная температура воды бывает не выше 13—16° (рис. 17). При сильном ветре вдоль оси озера происходит перемешивание водных масс и выравнивание температуры, при устойчивых сильных ветрах в больших озерах прогревание идет до самых глубин. Полная гомотермия в Большой Имандре наступает при температуре 10—13° в третьей декаде августа или в первой декаде сентября (рис. 18). Обычно с началом гомотермии связано и начало охлаждения воды. До температуры 4° водная масса охлаждается к началу октября, и в дальнейшем наблюдается переход к обратной стратификации температуры [Рихтер, 1934]. Особенно быстро идет охлаждение мелких озер и закрытых заливов, которые уже в конце сентября начинают покрываться льдом. В конце октября многие озера покрываются льдом. По многолетним данным, средний срок замерзания Чунозера — 12 ноября, оз. Имандра — 11 ноября. На время замерзания озер, помимо сроков наступления осенних холодов, влияют и осенние штормы: они часто ломают образовавшийся лед, вызывают переохлаждение воды и затягивают время замерзания озер. Это характерно для Умбозера и Имандры. Так, в 1938 г. оз. Имандра замерзло только 1 декабря.



1970 гг. по данным ГМС «Зашеек» [Большие озера..., 1975]

В реках благодаря быстрому течению и питанию ручьями с гор (тундры [1]), где лежит снег, и малой глубине температура воды меняется очень быстро, вода скорее охлаждается, и поэтому первый ледостав может наступить рано. Например, р. Верхняя Чуна в 1939 г. замерзла 29 сентября [Семенов-Тян-Шанский, 1960].

За последние 23 года рассчитан теплозапас оз. Имандра: минимальный теплозапас равен 684, максимальный — 17 709 кал/см^2 при годовом теплообороте 17 025 кал/см^2 [Большие озера..., 1975].

По сравнению с другими местностями Севера климат Кольского полуострова более мягкий (здесь нет многолетней мерзлоты), но все же остается достаточно суровым. Длительность периода с температурами воздуха выше 0° здесь составляет 170—180 дней, продолжительность вегетационного периода (со средней температурой не ниже +5°) — 119—125 дней. Период открытой воды в озерах продолжается 150—160 дней [Материалы Мончезерской лимнологической экспедиции, 1935; Баранов, 1957].

Многие же районы арктического Севера имеют слой многолетней мерзлоты и более суровый климат — типа арктических пустынь и арктической тундры (низовья сибирских рек, в частности дельта Амгуэмы). Водоемы бассейнов рек Анадырь, Пенжина, водоемы Северной Камчатки и Чукотки по климату относятся к тундре и лесотундре, для которых характерно избыточное увлажнение, холодное лето, снежная и морозная зима со средней температурой января около 30°. Арктическое лето в этих краях длится с середины июня по I декаду августа [Север Дальнего Востока, 1970]. При существовании слоя мерзлоты некоторые реки зимой промерзают до дна (Амгуэма и некоторые реки бассейна Колымы). Максимальная летняя температура воды в реках Чукотки не превышает 16—18°, как редкое явление отмечена температура воды в Анадыре 21° (20.VII 1956 г.). В озерах Нижне-Анадырской тундры температура воды в августе в эпилимнионе может достигать 16°, в оз. Джека Лондона (бассейн Колымы) — 10—12°; в гиполимнионе же она обычно не превышает 4—6°.

ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДОВАННЫХ ОЗЕР

Все озера Кольского полуострова имеют ледниково-тектоническое происхождение. Среди них четко выделяются две группы: глубокие озера, расположенные в тектонических трещинах со скалистыми крутыми берегами (например, Чунозеро), и мелководные озера, заполнившие ледниковое ложе или образовавшиеся в результате запруживания русла реки остатками ледниковых наносов. Озера на Кольском полуострове занимают до 10% всей

[1] Слово «тундра» саамского происхождения и означает «возвышенность, выходящую за пределы зоны лесной растительности». Чуна-тундра, Монче-тундра, Ловозерские и Хибинские тундры — типичные горы. Позднее это слово было перенесено на безлесные равнины Арктики, часто низкие, заболоченные побережья Ледовитого океана.

Таблица 8. Основные черты морфологии исследованных озер

Водоем	Абсолютная высота над ур. моря, м	Длина и ширина, км	Наибольшая глубина, м	Площадь, га
Чунозеро	128	20×3	41	1 219
Чингльс-явр	262	2,5×0,8	23	125
Кензис-явр	222	2,5×0,9	5	112
Охтозеро	140	10×2	45	1 220
Пиренга	136	12×8	28	2 013
Имандра	128	65×16	67	81 258

площади, на долю болот приходится 30—35%. Большинство озер являются проточными.

Наши сборы сиговых рыб в водоемах Кольского полуострова относятся к следующим водоемам: Чунозеро и р. Верхняя Чуна, Охтозеро, оз. Пиренга и р. Нявка, озера Чингльс-явр и Кензис-явр в бассейне р. Кислой, оз. Имандра в районе Нестерова острова. Все эти реки и озера принадлежат к бассейну оз. Имандра. Основные показатели этих озер приводятся в табл. 8.

Кроме того, мы имели сбор сига из оз. Подпахтинского в бассейне р. Воронья.

Чунозеро (1219 га) расположено в тектонической трещине, по морфологии и кормовой базе это типичный олиготрофный водоем, хотя его заливы Ель-лухт и Западный Кут имеют черты мезо- и эвтрофных водоемов [Гиляров, Горелова, 1974]. Длина озера 20 км, ширина от 0,5 до 3 км, максимальная глубина по нашим эхолотным промерам равна 41 м. Две мели делят все Чунозеро на три части, каждая из которых имеет свое углубленное ложе, к мелям глубина постепенно уменьшается. Из Чунозера вытекает короткая и порожистая Нижняя Чуна, она впадает в сообщающееся с Имандрой мелкое озеро Воче-ламбина. Уровень воды Чунозера на 1—2 м выше водного зеркала Имандры; колебания уровня в течение года незначительны, максимальный уровень бывает сразу же после вскрытия ледового покрова, минимальный — летом.

Чингльс-явр (125 га) и Кензис-явр (112 га) находятся в 8—10 км на север от базы Лапландского заповедника, которая располагается в северной части зал. Ель-лухт на берегу Чунозера. Оба эти озера относятся к бассейну р. Кислой, впадающей в одноименную губу Большой Имандры. Вытекая из восточной части Чингльс-явра (в переводе с саамского «Глубокое озеро»), р. Кислая протекает через Тулп-явр («Плоское озеро»), Кензис-явр («Узкое озеро») и Куркен-явр («Журавлиное озеро»). Чингльс-явр относится к олиготрофным озерам тектонического происхождения, его максимальная глубина 23 м. Все же остальные озера в

Таблица 9. Численность и биомасса зоопланктона и бентоса в озерах Мурманской области в летний период

[по: Рыбы Мурманской области, 1966; Большие озера..., 1975]

Водоем	Зоопланктон		Бентос	
	Численность, тыс. экз/м³	Биомасса, г/м³	Численность, тыс. экз./м²	Биомасса, г/м²
Оз. Имандра	30–207	0,30	660	1,2–1,9
Пиренгские озера *	7–9	0,16–0,21	456	1,0
Охтозеро *	2,9	0,06	382	0,3
Умбозеро *	6,9	0,25	520	0,7
Канозеро *	6,0	0,06	684	2,7
Ковдозеро	26,2	0,50	368	0,7
Нотозеро	19,2	0,42	186	0,8
Оз. Сенное	25,7	0,28	187	0,7
Малое Пулозеро	–	–	353	0,9
Вялозеро	38–180	1,00	1023	6,4
Ловозеро	114,0	1,10	490	2,1
Сейдозеро	210,0	1,50	1250	3,5

* Для этих водоемов указаны численность и биомасса только рачкового зоопланктона.

бассейне р. Кислой мелководны и скорее являются подпруженными участками реки.

Охтозеро (1220 га) принадлежит к системе Пиренгских озер и сейчас, по существу, представляет залив оз. Нижнее Пиренга. Восточный конец Охтозера, так называемая Пасма-ламбина, раньше был самостоятельным водоемом, но после постройки плотины на р. Пиренге (1939 г.) вода во всех Пиренгских озерах поднялась и Охтозеро соединилось с Пасма-ламбиной. С поднятием воды затопились прежние поросшие деревьями берега Охтозера. Само Охтозеро относится к олиготрофным водоемам, а Пасма-ламбина по морфологии и трофности может быть отнесена к эвтрофным.

Оз. Имандра (81 258 га) подробно описано в литературе [Рихтер, 1934; Рыбы Мурманской области, 1966; Большие озера..., 1975]. Это самый крупный водоем Кольского полуострова, состоит из трех самостоятельных водоемов — Большая, Экостровская и Бабинская Имандры. До сооружения ГЭС на р. Ниве годовая амплитуда уровня озера составляла 70—80 см, уровень воды был минимальным в апреле и максимальным в июне. В первые годы после постройки ГЭС уровень озера поднялся на 1,5 м, затем стал снижаться; минимальным уровень был в 1960 г. (4—5 м ниже нормы), отмечены колебания уровня в разные годы.

Поскольку очень мало данных о кормовой базе исследованных озер [Гиляров, Горелова, 1974], в табл. 9 приводятся данные о биомассе планктона и бентоса основных озер Кольского полуост-

рова. Отметим, что из наших озер самым холодноводным и олиготрофным является Чунозеро; далее идут Чингльс-явр и Кензис-явр, которые в целом представляют собой единую цепь водоемов по р. Кислой — это мелкие и хорошо прогреваемые озера. Далее в порядке увеличения трофности идут Охтозеро с Пасма-ламбиной, Пиренгские озера и оз. Имандра. Чем больше в озере зона мелководной, хорошо прогреваемой литорали, тем лучше условия для развития зоопланктона и бентоса. Не случайно, что самые крупные сиги живут в оз. Имандра и Пиренгских озерах и что многотычинковые сиги-планктофаги не встречаются в холодном и бедном планктоном Чунозере.

Вода северных озер мягкая, минерализация слабая, порядка 20—60 мг/л, активная реакция близка к нейтральной (pH равна 6,0—7,5), бедна органикой, прозрачность воды 4—6 м и в горных озерах достигает 15 м. Вода озер богато насыщена кислородом, даже в придонных слоях насыщение достигает 70—80%, а в поверхностных часто 100%, и даже бывает пересыщение кислородом в период массового развития фитопланктона [Материалы Мончезерской лимнологической экспедиции, 1935]. Обычно вода озер принадлежит к гидрокарбонатному или карбонатно-кальциевому классу. Особенности минерализации зависят от типа притоков, впадающих в озеро, а на степень минерализации последних влияет химический состав горного массива, по которому они протекают. Характерной особенностью озерно-болотных притоков по сравнению с горными является повышенное содержание солей кальция, железа, магния, кремниевой кислоты и меньшее содержание щелочей. Содержание растворенных в воде органических веществ составляет примерно половину минеральных: 13—15 мг/л гумуса [Рихтер, 1934; Материалы Мончезерской лимнологической экспедиции, 1935; Рыбы Мурманской области, 1966].

КОРМОВАЯ БАЗА И УСЛОВИЯ ПИТАНИЯ РЫБ

Приведем краткую характеристику кормовой базы и условий питания рыб в озерах Кольского полуострова и некоторых других водоемах Севера.

Высшая водная растительность в озерах Кольского полуострова очень бедна, занимает не более 1% площади, и ее роль в образовании органического вещества невелика.

Большие площади дна озер заняты илами, часто встречаются диатомовые илы (Сейдозеро), меньшие площади обычно принадлежат песчаным и каменистым грунтам. В донных отложениях за счет деятельности бактерий минерализуется до 30—40% всего окисляемого в озере органического вещества, т. е. процессы окисления в донных отложениях играют существенную роль в общем круговороте органического вещества. Суточная продукция бактерий составляет 2—60 мг С/м^3 (Вялозеро, Ловозеро).

Фитопланктон в озерах Кольского полуострова хорошо развит как в количественном, так и в качественном отношении (181 форма); в основном он представлен синезелеными, иногда диатомовыми (Вялозеро). Первое место среди всех озер по продуктивности фитопланктона занимает Вялозеро: месячная продукция для всего озера составляет 115 ккал/м², или 10,1 г С/м² при биомассе 14 ккал/м² (или 2—3 г/м³). Месячный Р/В-коэффициент равен 6,6. За весь вегетационный сезон (4 месяца) продукция фитопланктона равна 400 ккал/м². Обычно же все олиготрофные озера Кольского полуострова имеют не более 200 ккал/м² при месячной продукции фитопланктона 7,7 г С/м². Месячный Р/В-коэффициент равен 33—38 (Большие озера... 1975).

Низкие величины первичной продукции характерны для небольших озер, каким является оз. Зеленецкое (21 ккал/м²) в районе пос. Дальние Зеленцы и оз. Круглое (36 ккал/м²) в Северной Карелии [Винберг, 1976].

Зоопланктон насчитывает всего 40 форм и представлен 4 группами (простейшие, коловратки, кладоцеры и копеподы). Большинство форм зоопланктона относится к широко распространенным и массовым, но есть виды, характерные только для северных и альпийских водоемов. В литоральной зоне озер из кладоцер наиболее массовое развитие получают *Eurycercus, Acroperus, Polyphemus, Alona, Chydorus, Bosmina.* Для многих форм кладоцер и копепод отмечены два пика массового развития: один в мае—июне и второй в августе (реже в сентябре) [Рылов, 1922; Материалы Мончезерской лимнологической экспедиции, 1935]. В конце лета массовое развитие получают *Eurycercus, Holopedium, Copepoda.* В пелагической части озер рачковый планктон представлен *Bosmina pediculus, B. coregoni, Eudiaptomus gracilis, Daphnia longispina, D. cristata, Polyphemus pediculus, Leptodora kindti.*

В летнее время средняя биомасса зоопланктона невелика и в большинстве озер составляет 0,1—0,6 г/м³, в том числе в Охтозере, Пиренгских озерах и оз. Имандра (см. табл. 9). Лишь в Вялозере, Ловозере и Сейдозере биомасса зоопланктона поднимается до 1,0—1,5 г/м³ или 0,51 г С/м² [Рыбы Мурманской области, 1966; Большие озера..., 1975]. Ведущее место в зоопланктоне литорали занимают коловратки, в пелагиали и в глубоководной части — копеподы и кладоцеры. Обычно биомасса зоопланктона в 2—3 раза ниже биомассы фитопланктона. Зимой планктон беден как в количественном, так и в качественном отношении.

Точных данных о годовой продукции зоопланктона в озерах Кольского полуострова нет. Для 4 северных озер (Зеленецкое, Круглое, Кривое и Большое Харбейское) продукция зоопланктона составляет 2—35% от первичной продукции, Р/В-коэффициенты для нехищного планктона составляют 3,5—13,0 и для хищного — 1,8—11,2 [Винберг, 1976].

Обычно численность и биомасса зоопланктона в северных водоемах гораздо ниже, чем в водоемах, расположенных южнее,

однако в некоторых озерах Кольского полуострова эти цифры вполне сопоставимы с аналогичными показателями южных озер. *Так, в озерах Южной Карелии численность зоопланктона* составляет 10—100 тыс. экз/м³ при биомассе 0,2—1,0 г/м³; в озерах Средней Карелии (Сямозеро) эти числа соответственно составляют 8—16 тыс. экз/м³ и 0,43—0,55 г/м³; в озерах Северной Карелии — 1,5—12 тыс. экз/м³ и 0,12—0,25 г/м³ [Озера Карелии, 1959; Урбан, 1962].

Невысокие оценки численности зоопланктона приводятся и для водоемов Северной Сибири и Дальнего Востока. Так, в пойменных озерах Анадыря его численность составляет 1,8—95 тыс. экз/м³ и биомасса — 0,12—0,26 г/м³ [Шилин, 1975]. Невысокая биомасса зоопланктона отмечена и в Норильских озерах, причем здесь планктонные организмы преобладают летом в поверхностном слое и в прибрежной зоне [Гордеева, 1962]. Исключение из общего правила составляют некоторые озера на Ямале (оз. Ямото) и Вашуткины озера. В Вашуткиных озерах отмечено обильное развитие зоопланктона, особенно в зарослевой зоне (оз. Дияты) при численности 233—920 тыс. экз/м³ и при максимальной биомассе до 86 г/м³ [Изъюрова, 1966]. Пока что нет объяснения этому явлению, но высокие показатели численности и биомассы планктона Вашуткиных озер выделяют их среди всех ранее исследованных северных водоемов.

В некоторых северных озерах зоопланктон не может полностью использовать фитопланктон (Вялозеро), из-за низких температур воды значительная часть органического вещества не успевает разложиться в водной толще и оседает в илы. Это создает хорошие условия для развития бентоса.

Зообентос, как и планктон, получает большее развитие в мелководных озерах с хорошо развитой зоной литорали. В озерах Волчье и Монче-тундра биомасса бентоса колеблется от 0,03 до 0,98 г/м², биомасса и численность бентоса в других озерах показана в табл. 9. В общей сложности в озерах Кольского полуострова отмечено 14 групп бентоса и более 90 видов и внутривидовых форм, среди которых преобладают личинки хирономид (70—80% по весу и 66% по численности всех видов); среди других групп бентоса следует выделить моллюсков, олигохет, нематод, бокоплавов, *личинок ручейников, поденок, веснянок — все ценные виды* корма для рыб. Крупные ракообразные редко попадают в пробы гидробиологов, но часто встречаются в пище рыб; из 5 видов реликтовых рачков два вида встречаются в озерах чаще других: это мизида — *Mysis oculata var. relicta* и понтопорея — *Pontoporeia affinis*. В прибрежной зоне понтопорея встречается редко и только при некотором заилении грунтов. С увеличением глубины ее численность возрастает и достигает максимума в профундальной части; так, в Имандре и Ковдозере на глубинах более 50 м ее численность превышает 1000 экз/м² [Рыбы Мурманской области, 1966; Большие озера..., 1975].

Среди всех озер Кольского полуострова выделяются Вялозеро и озера его бассейна с богатой биомассой бентоса порядка 6,3 г/м^2. В других районах Крайнего Севера также есть немало озер с богатой донной фауной. Это прежде всего Ващуткины озера Большеземельской тундры, где численность бентоса составляет 0,4—97 тыс. экз/м^2 при максимальной 203 тыс. экз/м^2, а биомасса — 1,3—30 г/м^2 с максимальной 60 г/м^2 в основных озерах и 103 г/м^2 в малых озерах [Зверева, 1966; Сидоров, 1974]. Высокая биомасса бентоса отмечена также в оз. Ямбу-То (9,1 г/м^2) в тундре Гыданской губы [Бурмакин, 1941б], в Обской губе и прилегающих водоемах — 8—33 г/м^2 [Лещинская, 1962; Венглинский, 1976]; в пойменных протоках и озерах Средней Оби [Романова, 1947; Сальдау, 1949]; в низовьях Енисея — 3,9—4,9 г/м^2 [Грезе, 1959]; в заполярных якутских озерах Белое и Тундровое (3,4—6,6 г/м^2); в водоемах Чукотки — 1—6 г/м^2 [Леванидов, 1976].

Очевидно, что озера с обильным развитием бентоса не являются исключением для Севера. Это заставляет пересмотреть прежнее представление о бедности и олиготрофности всех северных озер, в частности и озер Кольского полуострова. Наряду с действительно бедными озерами, в которых биомасса достигает 1—2 г/м^2, имеются озера с биомассой бентоса 6—7 г/м^2 и выше (Вялозеро). Важно почеркнуть и то, что для последних характерен «эвтрофированный» видовой состав бентоса, аналогичный видовому составу мезотрофных или эвтрофных озер Прибалтики [Большие озера..., 1975]. Отмечены большие колебания численности биомассы планктона и бентоса по сезонам и в зависимости от гидрологического режима данного года.

Таким образом, условия питания сиговых рыб в водоемах Севера характеризуются изменчивой кормовой базой, сравнительно небольшим числом слагающих ее видов и отсутствием не только одного преобладающего вида, но и одной группы видов, на которой бы популяция сигов могла бы кормиться круглый год. Такие условия исключают стенофагию. В свое время нами был выдвинут тезис, что причину большой изменчивости и пластичности сиговых рыб надо искать в специфике питания [Решетников, 1963а]. Приспособления у сигов к жизни в суровых и изменчивых условиях северных водоемов шли по двум направлениям: с одной стороны, это эврифагия и большая пластичность в выборе объектов питания, что позволяло потреблять самые разнообразные кормовые организмы, а с другой стороны, полиморфизм, который давал возможность разным экологическим формам вида занимать различные пищевые ниши и существовать симпатрически. Попытаемся продемонстрировать эти положения на примере питания различных форм одного вида — *C. lavaretus*.

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВЫХ ОТНОШЕНИЙ В ПРЕДЕЛАХ ОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ СИГА

Изучению пищевых отношений разных видов рыб посвящено немало работ [Шорыгин, 1952; Ивлев, 1955; Желтенкова, 1964; и др.]. Особенности пищевых отношений в пределах вида обобщены Г. В. Никольским [1953б, 1974]. Установлено, что характер внутривидовых отношений по линии питания направлен на более полное и эффективное использование кормовой базы водоема. Это — расхождение в питании рыб разного размера и возраста, различия питания самцов и самок, образование у ряда видов рыб разных экологических форм с различными спектрами питания. При низкой обеспеченности пищей наблюдается расчленение популяции на группы медленно- и быстрорастущих особей и переход быстрорастущих особей на другие корма, что наиболее ярко продемонстрировано на примере карпа и окуня [Поляков, 1975; Попова, 1971].

В данном разделе мы попытаемся проследить различия питания между разными экологическими формами сига, а на примере одной популяции рассмотрим изменения спектра питания по годам, смену объектов питания у рыб разного размера и возраста и различия питания сигов в пределах одной популяции между особями с крайними вариантами числа жаберных тычинок.

Как мы уже отмечали, все многообразие сигов Кольского полуострова по числу жаберных тычинок разбивается на две группы: малотычинковые сиги с числом тычинок от 16 до 30, которые ведут свое происхождение от сига-пыжьяна, и многотычинковые сиги с 40—50 тычинками, происходящие от сигов бассейна Балтийского моря (см. табл. 3, рис. 9).

Особенности питания и пищевые отношения в пределах одной популяции рассмотрим на пример сига Чунозера.

Спектр питания. При исследовании более 2400 экз. чунозерского сига в их желудках встречены представители 18 групп организмов, в общей сложности более 60 видов животных. Этот список включает планктонные организмы, личинок и куколок хирономид, мошек, ручейников, поденок, веснянок, молодь и взрослых особей остракод, водяных клопов и клещей, моллюсков, бокоплавов, олигохет, нематод, различные группы наземных и воздушных насекомых, молодь рыб (ерш, окунь, гольян) и икру ряпушки, сига, хариуса.

По характеру питания сига Чунозера можно отнести к бентофагам с широким спектром питания. Сезонные изменения в питании отражают изменения кормовой базы водоема. Примерно такие же спектры питания имеют малотычинковые сиги и в других водоемах Кольского полуострова.

Сезонная смена пищи. Сезонные изменения в питании сигов в значительной мере отражают сезонные изменения кормовой базы.

В зимний период сиги питаются с наименьшей интенсивностью (40—50% просмотренных желудков пустые, и индексы на-

полнения не превышают 2–4‰), в питании отмечено небольшое число форм (до двух—трех). Чаще в желудках сигов встречаются личинки хирономид, реже — планктонные организмы (Cladocera, Cyclopoida). В мартовских пробах отмечены личинки хирономид, моллюски, мальки рыб (окунь, ерш), пиявки и *Eurycercus lamellatus*. В целом в период ледостава чунозерские сиги питаются бентосом, преимущественно личинками хирономид. Примерно такой же состав пищи имеют в этот период сиги и в других озерах заповедника.

Аналогичный характер питания отмечен и для малотычинковых сигов озер Карелии [Кожин, 1936; Потапова, Соколова, 1962; Соколова, Филимонова, 1962]. Интенсивно питаются в зимний период только полупроходные сиги в предустьевых районах сибирских рек [Бурмакин, 1941а, 1941б; Шапошникова, 1941; Пробатов, 1947; Пирожников, 1950, 1953, 1955; Венглинский, 1963; Юхнева, 1955; Кузнецов, Александрова, 1966; Кузнецов, 1971; Дрягин и др., 1973].

В северных озерах прогревание воды начинается в апреле—мае, еще подо льдом; в это время стоят ясные солнечные дни, и к моменту вскрытия ледового покрова температура в толще воды близка к 4°. Перед вскрытием озер образуются полыньи и промоины на мелких местах, лед становится столбчатым. В это время наблюдается массовый выход веснянок на поверхность льда; поэтому перед полным таянием льда веснянки довольно часто (47,6%) и в большем количестве (до 20% по весу) встречаются в желудках сигов. Но все же характер питания сигов в мае продолжает оставаться зимним с преобладанием организмов бентоса (моллюски, личинки ручейников, хирономиды, поденки). В это время в желудках сигов можно встретить икру весенненерестующих рыб (2% — икра хариуса), впервые в питании появляются воздушные насекомые (1,3%), что свидетельствует о том, что в поисках веснянок сиги поднимаются вверх, к кромке льда, и подходят к полыньям. Из прочих организмов отмечены в небольшом количестве Hemiptera. В мае активность питания сигов увеличивается, средний индекс наполнения возрастает до 20‰, процент рыб с пустыми желудками снижается до 14.

В июне продолжается быстрое прогревание воды озера, больше становится доступных для сига видов корма, большая часть рыб переходит на активное питание. В начале месяца в питании преобладают личинки ручейников (43%), моллюски (25,6%), личинки двукрылых, поденок, веснянок; часто встречаются личинки хирономид и воздушные насекомые (9%). В теплые годы в июне бывает массовый вылет комаров и звонцов, поэтому, естественно, что в конце июня в желудках сигов в большом количестве встречаются личинки и куколки хирономид. Из других групп кормовых организмов следует отметить пресноводных клещей *Hydrachnella* и планктонных ракообразных. В конце июня начинается самый активный откорм сигов.

В июле продолжается прогревание воды, к концу месяца температура воды иногда даже достигает оптимальных значений и даже превышает их, поэтому сиги начинают избегать мелких, прогреваемых участков и держатся на глубине или в пелагиали озера. В этом месяце основу питания сига составляют моллюски, ручейники, хирономиды. Из хирономид в желудках часто встречались *Limnochironomus* из гр. *tritomus, Psectrocladius medius, P. psilopterus, Anatopynia* sp., *Ablabesmyia* sp. В одном желудке бывает до 1200 личинок хирономид, в среднем 157 экз. Возрастает в питании и роль планктонных ракообразных: мелкие формы *Bosmina, Daphnia* и крупные — *Eurycercus, Bythotrephes, Leptodora.* Естественно, что характер откорма сигов зависит от места обитания. Так, в районе базы заповедника они питались в основном моллюсками (*Pisidium, Valvata*), в районе Куснярка — личинками хирономид, поденок и ручейников, а в Западном Куту Чунозера — личинками ручейников (*Leptocerus sp., Phryganea striata, Molanna sp.*). В июле индексы наполнения продолжают оставаться высокими (30‰) и число рыб с пустыми желудками невелико (20%).

В августе температура воды в озерах достигает максимума, причем повышение температуры захватывает и глубинные слои. Многие насекомые, у которых личиночные стадии проходят в воде, заканчивают свои циклы развития, покидают дно и мигрируют к поверхности воды. Питание чунозерского сига в этот период представлено в большей мере куколками и предимагинальными стадиями ручейников (50—70% по весу). В августе или в сентябре в озерах отмечается вспышка зоопланктона, поэтому кладоцеры и копеподы часто встречаются в пище сигов, занимая значительное место в рационе (20—40% по весу); из планктонных ракообразных преобладают *Bosmina coregoni, Bythotrephes longimanus, Eurycercus lamellatus.* Во время сильных ветров желудки сигов бывают набиты воздушными и наземными насекомыми, сдуваемыми в воду с прибрежной растительности (Odonata, Homoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera). В отдельные годы воздушные насекомые составляют до 20% пищевого комка. В августе сиги питаются чаще в толще воды и в поверхностных слоях, но и донные организмы по-прежнему встречаются в их рационе, особенно часто мелкие моллюски — *Pisidium, Valvata, Spherium, Gyraulus, Radix.* В конце августа в небольшом количестве в питании появляется икра осенненерестующих рыб (преимущественно икра ряпушки и сига).

Иногда массовая вспышка зоопланктона бывает в сентябре, и сиги охотно переходят на питание его крупными формами, в этот период сиги питаются почти исключительно планктоном. В среднем за сентябрь доля планктона в рационе составляет 39,2% по весу при частоте встречаемости 59%. Особенно охотно сиги поедают *Eurycercus lamellatus.* Из других групп корма следует отметить моллюсков (27,2%), ручейников (6,6%) и воздушных насекомых (8,6%). В сентябре, когда сиги образуют преднересто-

вые скопления, интенсивность питания снижается, индекс наполнения падает до 11‰, число непитающихся рыб возрастает до 58%.

В октябре перед нерестом, который начинается перед самым ледоставом, интенсивность питания резко падает, однако полного прекращения питания не наблюдается: в это время продолжают питаться как рыбы с незрелыми гонадами (молодые и пропускающие нерест), так и половозрелые рыбы, готовые к нересту (IV стадия). В желудках в это время встречаются личинки ручейников, поденок, хирономид; единично встречаются воздушные насекомые и планктонные организмы. Во время нереста в желудках сигов появляется сиговая икра.

Таким образом, основной откорм чунозерского сига приходится на летне-осенние месяцы, причем основной пищей служат моллюски, личинки насекомых (хирономиды, ручейники, поденки, веснянки) и планктонные организмы[1]. В некоторые месяцы ведущую роль в питании играют воздушные насекомые и икра рыб; часто встречаются водяные жуки и клопы, водяные клещи; сюда же следует добавить олигохет, нематод, пиявок, коловраток, обрывки водорослей, т. е. спектр питания почти полностью повторяет списки организмов планктона и бентоса с добавлением воздушных и наземных насекомых, которые попадают в воду.

Смена пищи с возрастом. При ярко выраженной эврифагии наблюдаются различия питания разных групп сига. Это прежде всего различия питания разных возрастных групп. Сразу же после выклева сигов из икринок, который в озерах Кольского полуострова бывает в середине мая до вскрытия ледового покрова, личинки с нерассосавшимся желточным мешком переходят в пелагиаль и часто ловятся у кромки льда (20—25 мая 1963 и 1965 гг.). На этом этапе смешанного питания [по: Крыжановский, 1948] они потребляют мелкие формы планктона: инфузорий, коловраток, жгутиковых, низшие водоросли. Спустя некоторое время в питании сигов, помимо планктона, начинают встречаться и мелкие личинки хирономид. В наших сборах в желудках годовиков размером 132 мм и весом 18 г были *Eurycercus lamellatus* и мелкие личинки хирономид (*Procladius, Psectrocladius).* В октябре у годовиков были найдены в желудках *Bosmina coregoni, E. lamellatus,* личинки хирономид *Limnochironomus* gr. *tritomus* и поденок *Baëtis* sp., а также мелкие личинки ручейников *Oxyethira distinctella.*

Аналогичный характер питания на ранних этапах и в течение первого года жизни отмечен и для других сигов [Европейцева, 1949; Смольянов, 1957; и др.].

Двухлетки и трехлетки сига также питаются преимущественно планктоном, личинками хирономид и мелкими личинками поденок;

[1] Имеется в виду потребление кладоцер и копепод, хотя их разделение на планктонные и донные формы трудно провести [Изъюрова, 1966]; например, *Eurycercus lamellatus* часто встречается среди зарослей или около дна.

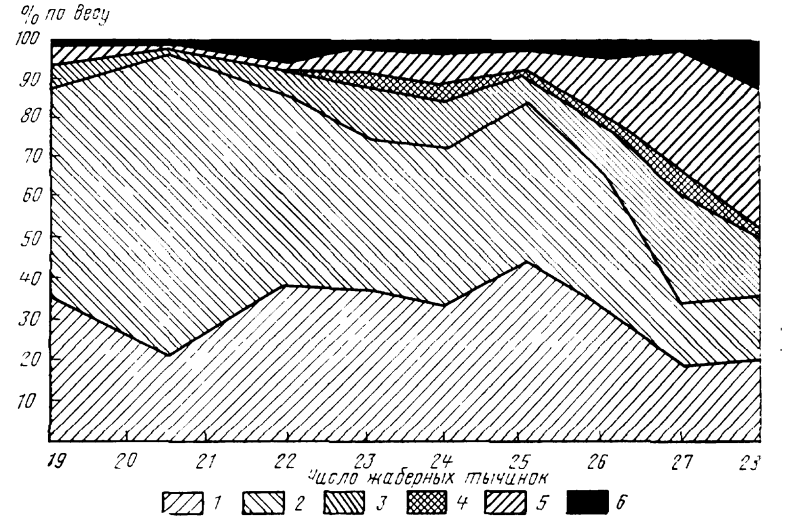


Рис. 19. Изменение характера питания сигов Чунозера в связи с числом жаберных тычинок

1 — моллюски; *2* — ручейники; *3* — двукрылые; *4* — воздушные насекомые; *5* — кладоцеры; *6* — прочие организмы

моллюски и крупные личинки ручейников встречаются очень редко и играют незначительную роль в питании сигов этого возраста. В общем, для молоди характерно питание в толще воды и в ее поверхностных слоях за счет планктона и насекомых. С возрастом питание рыб становится все более придонным, и к трехлетнему возрасту бентос занимает ведущее место в питании сигов, причем в питании старших возрастных групп ведущим становится крупный бентос (до 80—90% по весу), представленный моллюсками *Radix, Valvata, Gyraulus,* крупными личинками ручейников сем. Molannidae, Phryganeidae (табл. 10).

С характером питания сигов тесно связано строение пищеварительной системы, в частности строение ротового аппарата [Васнецов, 1948, 1953а; Ивлев, 1955]. Максимальные размеры объектов питания определяются шириной и высотой раскрытия зева, а минимальные размеры зависят от возможностей цедильного аппарата, т. е. от длины и густоты жаберных тычинок. Чем длиннее жаберные тычинки и чем их больше (теснее расположены и меньше расстояние между ними), тем меньшие по размеру организмы они задерживают (рис. 20). Минимальное расстояние между тычинками — у молодых рыб, с увеличением возраста расстояние между тычинками увеличивается (см. табл. 10). У двухлеток чунозерского сига это расстояние точно соответствует наименьшим размерам пищевых организмов (*Cyclopoida, Bosmina*), в этом возрасте им еще недоступны крупные личинки ручейников и мол-

Таблица 10. Изменение состава пищи чунозерского сига с возрастом (в % по весу) и среднее расстояние между жаберными тычинками

Компонент	Возраст, лет										
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+
Копеподы	–	–	0,01	1,40	0,01	0,3	0,01	0,01	–	–	—
Кладоцеры мелкие	9,4	65,2	42,50	18,50	15,60	8,5	1,00	2,00	0,2	–	–
» крупные	9,4	2,0	22,30	1,60	7,80	2,4	4,00	0,30	0,7	–	–
Водяные клещи	–	–	0,20	0,03	0,20	2,5	0,10	0,05	7,7	0,08	–
Хирономиды, личинки	40,0	0,8	3,00	9,30	3,50	6,7	6,20	0,70	0,3	1,22	–
Хирономиды, куколки	8,0	8,8	8,40	4,70	9,40	6,6	10,40	6,00	11,0	2,10	0,02
Прочие двукрылые	–	–	–	0,60	0,03	0,4	0,06	–	–	–	–
Поденки и веснянки	20,0	10,3	7,00	5,30	2,40	16,7	10,70	2,60	0,3	16,70	–
Ручейники, личинки	13,2	3,4	0,40	0,10	27,60	22,4	13,10	11,10	61,0	30,60	89,40
Моллюски	–	8,2	6,40	39,77	30,36	29,7	46,90	75,50	17,5	48,80	10,50
Воздушные насекомые	–	1,3	8,60	16,90	2,60	1,7	3,90	0,30	1,2	0,30	–
Прочие организмы	–	–	1,19	1,80	0,50	2,1	3,63	1,44	0,1	–	0,08
Средний размер кормовых организмов, мм	2,0	2,3	2,4	4,1	8,1	11,1	10,4	13,6	15,9	19,3	10,9
Расстояние между тычинками, мм	0,20	0,42	0,61	0,73	0,78	0,84	0,88	0,94	0,96	1,03	1,00
Число рыб	2	7	12	12	43	47	31	10	7	2	2

люски. Моллюски впервые появляются в пище трехлеток,— видимо, только в этом возрасте ротовой аппарат сигов достигает таких размеров, что они могут заглатывать мелкие формы моллюсков рода *Pisidium*. С увеличением возраста сигов появляется возможность захватывать все более крупные организмы и снижается возможность успешного питания мелкими организмами.

Переход в трехлетнем возрасте на питание бентосом отмечен для сигов Енисея [Романов, 1947]. Взрослые особи сига во многих водоемах питаются бентосом [Остроумов, 1937; Шапошникова, 1941; Романова, 1947; Сальдау, 1949; Пирожников, 1950, 1955; Подлесный, 1958; Куликова, 1960; Крестьянникова, 1964; Постников, 1965; Соловкина, 1966; Кончина, 1968; Новиков, 1966; Салазкин, 1969; Скрябин, 1969а, 1977; Титова, 1969; Тугарина, Постников, 1970; Москаленко, 1971; Сидоров, 1974; Халатян и др., 1974; Романова, Романов, 1975; Венглинский, 1976; и др.].

В настоящее время большинство исследователей считают, что рыбы-планктофаги не являются *только пассивными фильтраторами*, они активно хватают пищевые объекты поодиночке или группами [Ивлев, 1955; Медников, 1962]. Исключение составляют только амурский толстолобик, веслонос и китовая акула. Подавляющее большинство рыб-планктофагов относится к категории «хватателей». Питание самыми мелкими организмами энергетически выгодно *лишь при соответствующем* строении цедильного аппарата и при сравнительном обилии объектов питания, когда получаемая с пищей энергия больше энергии, затраченной на поиск и захват добычи.

В нашем случае переход взрослых малотычинковых сигов на питание планктоном наблюдается только в периоды его массового развития, когда он делается легкодоступным в виде агрегаций и сиги могут захватывать его небольшими порциями сразу.

Различия в питании особей одной популяции с крайними вариантами числа жаберных тычинок. Если бо́льшее число жаберных тычинок позволяет питаться более мелкими организмами, то даже в пределах одной однородной по числу тычинок популяции сига Чунозера можно ожидать расхождения в питании рыб с крайними значениями числа жаберных тычинок. Это демонстрируют рис. 19 и 20. Действительно, если для всей популяции сигов Чунозера характерно питание донными формами с небольшим количеством планктонных организмов, то у сигов с 19—20 тычинками моллюски и ручейники составляют до 88% по весу пищевого комка, тогда как у сигов с 27—28 тычинками крупные формы бентоса составляют только 36%, а бо́льшую часть пищевого комка занимают личинки хирономид, планктон и воздушные насекомые (см. рис. 19). На рис. 20 показана частота встречаемости рыб, у которых тот или иной компонент составляет по весу больше половины пищевого комка. Этот показатель характеризует частоту встречаемости данного компонента и его роль (% по весу) в питании сигов: он показывает, сколько рыб питалось преимущественно данным

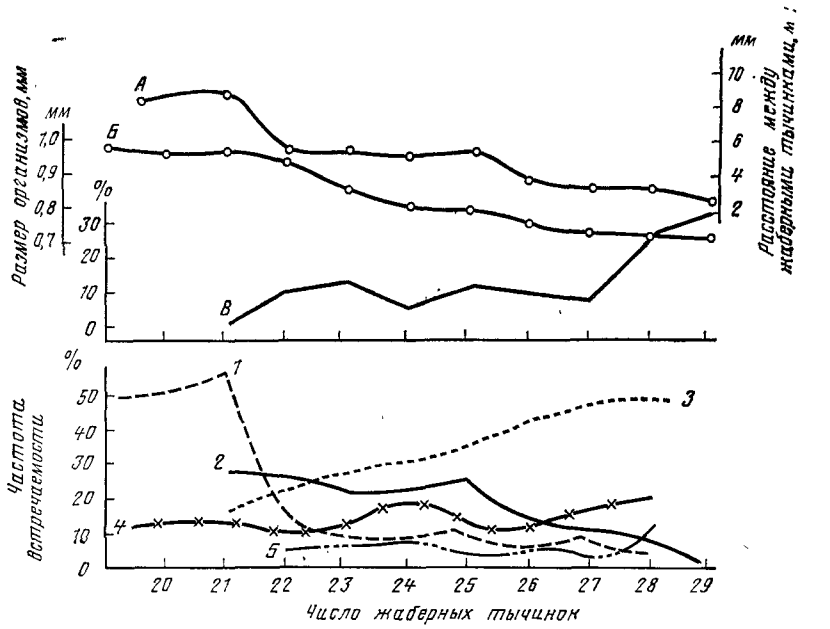


Рис. 20. Соотношение между числом жаберных тычинок и составом пищи у сигов Чунозера

А — расстояние между жаберными тычинками в зависимости от их числа; *Б* — средний размер объектов питания; *В* — частота встречаемости рыб, в пищевом комке которых доля самых мелких организмов (циклопов) превышает 50%. *1* — то же, но личинок ручейников; *2* — моллюски; *3* — кладоцеры; *4* — личинка хирономид; *5* — воздушные насекомые

видом корма, причем кормом, который составляет половину рациона. У рыб с 28 тычинками в 50% просмотренных желудков преобладающим видом корма были кладоцеры, в 12% — личинки хирономид, в 8% — моллюски, в 4% — личинки ручейников. Среди сигов с 19—20 тычинками 50% всех исследованных рыб имели в желудках крупных личинок ручейников. С увеличением числа жаберных тычинок возрастает частота встречаемости самых мелких организмов (циклопов) и уменьшается средний размер потребляемых организмов (рис. 20). Таким образом, характер питания сигов тесно связан с числом жаберных тычинок. Особенно наглядно это проявляется в том случае, когда в озере вместе живут малотычинковые и многотычинковые сиги. Остановимся на различиях в питании этих двух экологических форм.

ПИТАНИЕ МАЛОТЫЧИНКОВЫХ И МНОГОТЫЧИНКОВЫХ СИГОВ

Питание малотычинковых сигов. Характер питания у малотычинковых сигов в Охтозере, Кензис-явре и Чингльс-явре и у чунозерских сигов во многом сходен. То же наблюдается и в других озерах. Ведущими группами являются моллюски, личинки хирономид, поденок, ручейников, веснянок и бокоплавы. Довольно часто в желудках встречаются крупные планктонные и микробентические ракообразные, осенью в питании малотычинковых сигов появляются воздушные насекомые и икра рыб. Зимой спектр питания сужается и чаще представлен одной—двумя группами кормовых организмов. Но узкий спектр питания характерен не только при низкой обеспеченности пищей, но, наоборот, он наблюдается даже при интенсивном питании, когда сиги переходят на потребление массового вида корма (планктон и воздушные насекомые), поэтому, с нашей точки зрения, узкий спектр питания не всегда свидетельствует о низкой обеспеченности пищей, как это принималось ранее [Никольский, 1974].

Различия в питании малотычинковых сигов отчасти обусловлены особенностями водоемов. Так, в Охтозере, в его мелководной части (Пасма-ламбина), сиги в осенние месяцы питаются моллюсками, ручейниками и прибрежными планктонными организмами (*Eurycercus*). В районе Гольцового мыса, где имеется резкий свал глубин до 36 м, пища сигов состоит из придонных бокоплавов (*Gammarus* sp., *Pontoporeia affinis*). Бокоплавы появляются в пище охтозерских сигов вместе с моллюсками при достижении рыбой более 23 см длины (рис. 21). С увеличением размера рыб в их питании все больше возрастает доля бокоплавов, моллюсков, крупных ручейников. Эта закономерность — увеличение размера потребляемых кормов с увеличением размера рыб — проявляется у всех исследованных нами сигов.

У сигов свыше 30 см длиной в пище появляется рыба. Питание малотычинковых сигов молодью рыб отмечалось в Чунозере, Охтозере, Кензис-явре, Чингльс-явре, Сейдозере и Имандре; в желудках сигов отмечена молодь окуня, ерша, корюшки и девятииглой колюшки. Рыба в питании сигов встречается нечасто, но если в водоеме имеется доступная по размерам молодь, то сиги охотно поедают ее. Так, в октябре 1962 г. после нескольких штормовых дней в одном из заливов Охтозера скопилось много сеголеток корюшки; вечером, когда ветер стих, можно было наблюдать массовый жор окуней, вместе с окунем корюшкой питался и сиг. На другой день у пойманных в этом месте сигов встречалось до 7 корюшек в желудке.

Питание сига рыбой отмечено и в других водоемах [Сыч-Аверинцева, 1933; Шапошникова, 1941; Кудерский, Эрастова, 1962; Соловкина, 1962; Кириллов, 1972; Большие озера..., 1975; Решетников и др., 1979]. Переход на хищничество — довольно частое

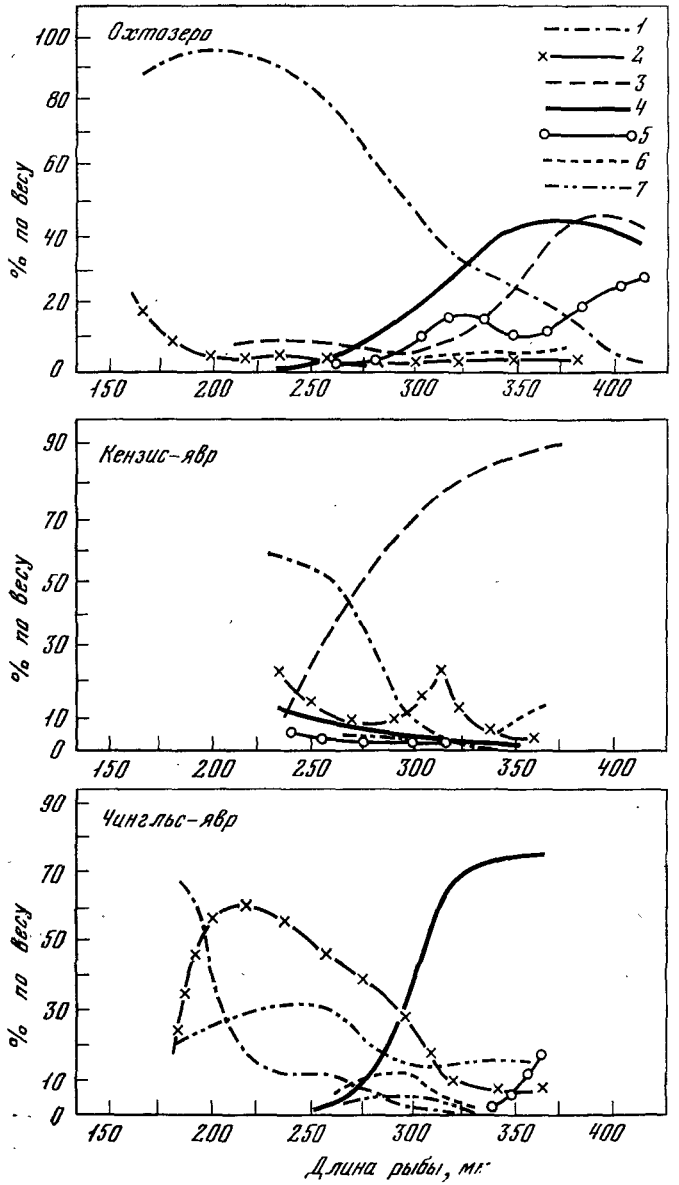


Рис. 21. Изменение питания малотычинковых сигов в связи с размерами тела

1 — кладоцеры; *2* — личинки хирономид; *3* — личинки ручейников; *4* — моллюски; *5* — бокоплавы; *6* — рыбы; воздушные насекомые

явление в водоемах Арктики даже для типично нехищных рыб. Так, в озерах Чукотки мы отмечали хищничество, а иногда и каннибализм у харпуса, даллии, девятииглой колюшки и сибирской ряпушки. Несомненно, что рыба в питании сигов не относится к ведущим видам корма. Более важное значение в рационе сига занимают мизиды и бокоплавы.

Обычно в крупных озерах Кольского полуострова сиги охотно переходят на питание крупными ракообразными, особенно *Pontoporeia affinis*. Так, крупные и жирные сиги Сейдозера, Имандры, озер Волчьей и Монче-тундр питаются преимущественно бокоплавами [Крогиус, 1926, 1928; Материалы Мончезерской лимнологической экспедиции, 1935]. Большое значение имеют крупные ракообразные и в питании крупных сигов Онежского озера [Герд, 1951], переход акклиматизированных сигов в озерах Урала [Грандилевская-Дексбах, 1957] и Севане [Маилян, 1957; Смолей, 1964; Пивазян, 1977] на питание высшими ракообразными сопровождался увеличением размеров сигов.

Питание многотычинковых сигов в летне-осенние месяцы чаще представлено планктонными организмами и воздушными насекомыми (рис. 22). Пища мелких сигов Кензис-явра и Чинглс-явра состоит из мелких форм кладоцер (*Bosmina*, *Sida*, *Daphnia*) и воздушных насекомых. Аналогичный характер питания и у более крупных многотычинковых сигов Охтозера (рис. 22).

В отличие от малотычинковых сигов в спектре питания многотычинковых отсутствуют рыба, моллюски, бокоплавы; очень редко и в небольшом количестве в пище многотычинковых сигов встречаются фрагменты макрофитов (они не питаются фауной обрастаний) и типично донные организмы. В желудках многотычинковых сигов хирономиды, ручейники и поденки чаще представлены не личиночными стадиями, а куколками и субимаго, т. е. они появляются в пище этих сигов, когда перед вылетом покидают дно и переходят в толщу воды. У крупных многотычинковых сигов в желудках часто встречаются крупные формы планктона (*Bythotrephes cederstroemi*, *Leptodora kindti*). Примерно такой же спектр питания имеют многотычинковые сиги в Ловозере, Вялозере и Сейдозере [Большие озера..., 1975].

Таким образом, двум формам сигов соответствуют и два типа питания; придонный и донный тип характерен для малотычинковых сигов, и пелагический, планктонный,— для многотычинковых сигов. Спектры питания этих форм совпадают только в периоды массового развития планктона, когда обе формы сигов переходят на питание планктоном, или в период осенних ветров, когда они начинают питаться наземными и воздушными насекомыми, падающими в воду. У всех исследованных популяций малотычинковых сигов планктонные организмы встречаются в питании в небольшом количестве и представлены крупными формами, мелкие формы зоопланктона встречаются единично; у многотычинковых сигов планктонная пища представлена мелкими формами.

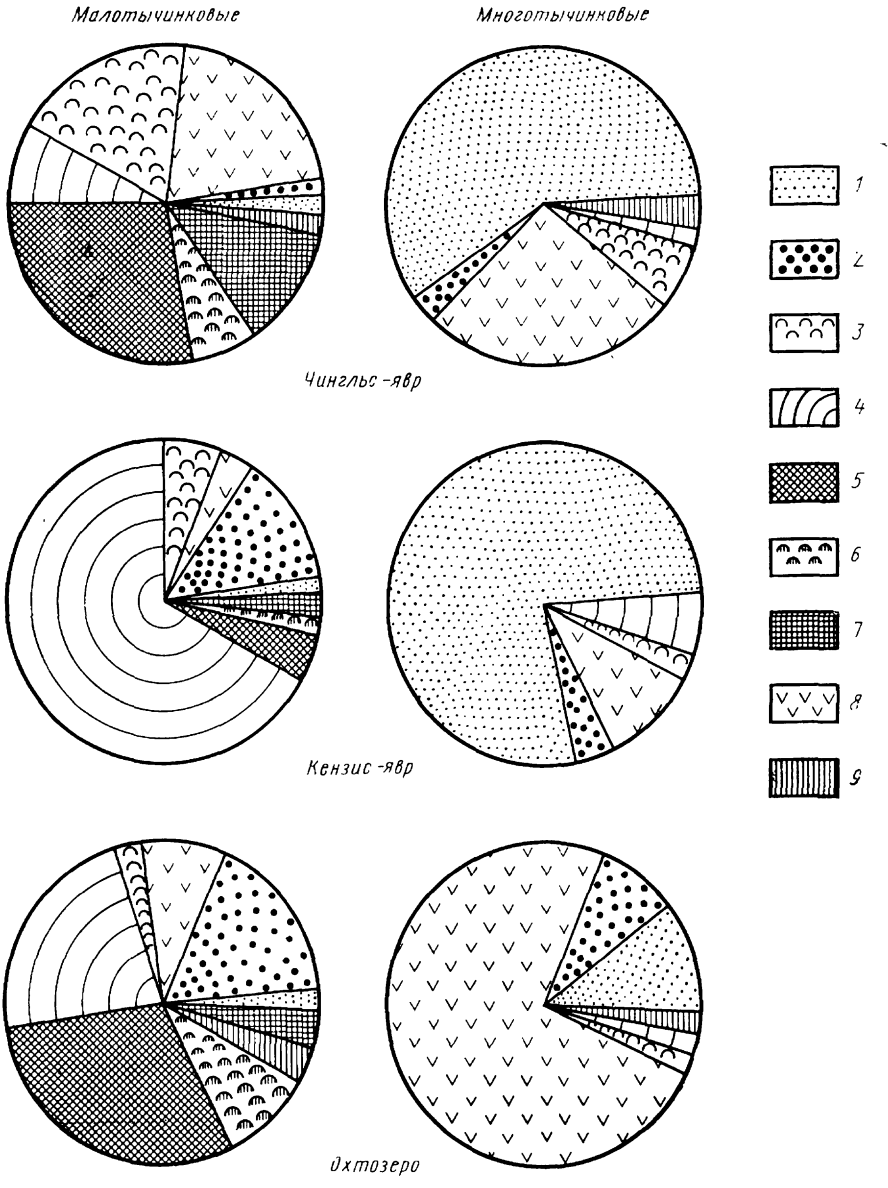


Рис. 22. Спектры питания малотычинковых и многотычинковых сигов

1 — кладоцеры мелкие; *2* — кладоцеры крупные; *3* — личинки хирономид; *4* — ручейники, поденки, веснянки; *5* — моллюски; *6* — бокоплавы; *7* — рыба; *8* — воздушные насекомые; *9* — прочие организмы

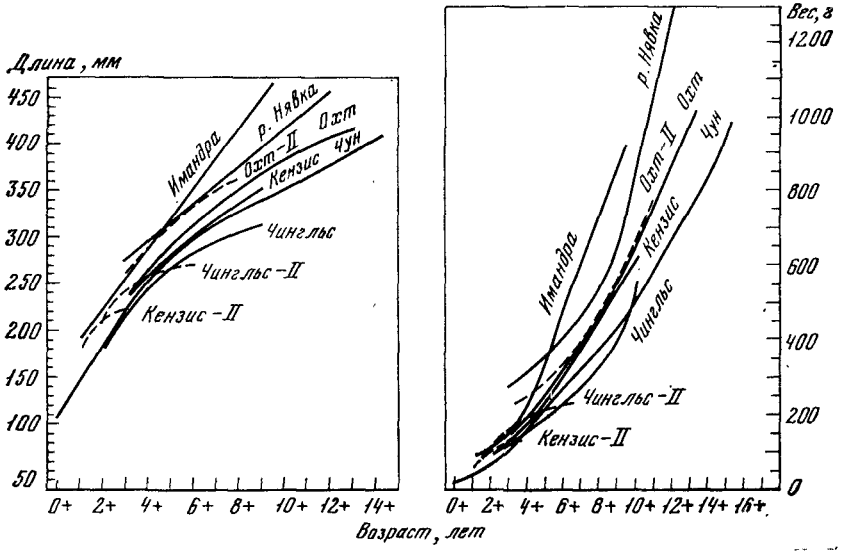


Рис. 23. Весовой и линейный рост сигов из исследованных озер
Сплошные линии — малотычинковые сиги, пунктир — многотычинковые

Многотычинковые сиги встречаются в небольших мелководных хорошо прогреваемых озерах и в крупных водоемах типа Иманды, Ловозера, Вялозера, их нет в холодных и глубоких озерах, каким является Чунозеро.

Вероятно, в северных озерах многотычинковые сиги хуже обеспечены пищей, чем малотычинковые. Невысокая продукция зоопланктона северных водоемов не позволяет им достигать крупных размеров, или же при крупных размерах они должны переходить на другие виды корма. Максимальные размеры рыб-планктофагов определяются размерами и качеством потребляемых ими кормов [Медников, 1962, 1963]. К типичным планктофагам северных озер относится европейская ряпушка, достигающая в озерах Карелии и Кольского полуострова 10—20 см длины и имеющая совершенный цедильный аппарат из 35—56 жаберных тычинок. Крупные же формы ряпушки (ладожский рипус и онежский килец, вырастающие до 30—45 см длины и достигающие веса 1—2 кг) не являются только планктофагами: ладожский рипус потребляет преимущественно корюшку и лишь летом переходит на питание планктоном, а килец в основном питается мизидами. Мы уже отмечали выше переход крупной сибирской ряпушки чукотских озер на хищный образ жизни. Очевидно, типичные планктофаги северных озер не могут быть крупнее европейской ряпушки, в противном случае они по достижении этих размеров или вынуждены резко замедлить темп роста, или перейти на питание биологически более ценными кормами.

Многотычинковые сиги питаются не только планктоном, но и воздушными насекомыми, и мелкими организмами бентоса. Роль данных организмов, несомненно, возрастает в зимнее время, когда снижается численность и биомасса планктона. Некрупный многотычинковый сиг Сямозера (Карелия) обладает смешанным характером питания, спектр его, по нашим наблюдениям и опубликованным данным [Соколова, Филимонова, 1962; Потапова, Соколова, 1962; Титова, 1973; Титова, Стерлигова, 1977], включает как планктонные, так и донные организмы; в период нереста сигов он питается их икрой; в последние годы при резком увеличении биомассы зоопланктона в Сямозере доля последнего в рационе сямозерского сига резко возросла. В то же время раннее созревание на 3—4 году жизни и более короткий жизненный цикл сближают его с ряпушкой. Многотычинковые сиги ряда шведских озер по достижении 15 см длины переходят с чисто планктонного питания на потребление более крупных организмов [Nilsson, 1958].

Интересно подчеркнуть, что многотычинковые сиги, родиной которых является Фенноскандия и бассейн Балтийского моря, не получили такого широкого распространения, как малотычинковые сиги. Они проникли только на юг и юго-запад до южных альпийских озер и совсем не расселились на восток вдоль Азиатского побережья Ледовитого океана. На восток прошли только малотычинковые сиги-бентофаги с широким спектром питания. Эта особенность распространения многотычинковых сигов связана не только с тем, что они относятся к озерным формам. Скорее всего многотычинковые сиги не смогли найти себе достаточно пищи в озерах Ледовитоморского побережья, тем более что пищевые ниши планктофагов в этих озерах, помимо сибирской ряпушки, заняты также омулем, пелядью и муксуном [Решетников, 1964]. Отметим, что и такие планктофаги этих озер, как омуль, пелядь и муксун, имеют смешанный характер питания и используют для нагула осолоненные участки дельт рек. Муксун зимой питается зоопланктоном, а летом — бентосом; такой тип питания проявляется в особенностях строения его ротового аппарата (много жаберных тычинок и нижний рот), на что обратил внимание и дал расшифровку этому феномену еще П. Л. Пирожников [1950]. В этой же связи замечателен и такой факт: многотычинковый сиг в ряде шведских озер имеет планктонное питание, но в оз. Стораван переходит на питание насекомыми, так как здесь его пищевая ниша занята другим сигом [Lindström, Nilsson, 1962].

Северные водоемы характеризуются сравнительно бедной и весьма изменчивой кормовой базой; в них нет в достаточном количестве какого-либо одного вида корма, которым бы сиги могли питаться круглый год. Чем менее стабильны условия питания, тем большую многоядность обнаруживают рыбы. Если в тропиках пресноводные рыбы имеют довольно узкий спектр питания и в значительной степени являются стенофагами, то для рыб се-

верных широт более характерны эврифагия и полиморфизм. Спектр питания у одного вида сильно меняется в разных точках ареала и в разные годы, в пределах одной популяции также могут быть значительные различия даже по доле основных видов корма в спектре питания. Большая лабильность питания сигов, несомненно, проявляется в широкой изменчивости их морфологических признаков. Как один из возможных путей адаптации к таким условиям можно рассматривать возникновение в пределах одного вида разных экологических форм, которые занимают в водоеме разные пищевые ниши.

В большинстве озер бассейна Балтийского моря, Карелии и Кольского полуострова сиги представлены генетически разными формами — многотычинковые сиги-планктофаги и малотычинковые сиги-бентофаги. Аналогичные различия в питании этих двух форм наблюдаются в большинстве озер Карелии [Правдин, 1954], Швеции [Nilsson, 1958, 1960; Lindström, Nilsson, 1962], Финляндии [Järvi, 1928, 1955; Odenwall, 1929] и Канады [Hart, 1931b]. Интересно подчеркнуть, что подмеченная нами закономерность расхождения питания сигов с разным числом жаберных тычинок даже в пределах одной популяции [Решетников, 1964] (см. рис. 19, 20) получила подтверждение на примере сигов Финляндии [Himberg, 1970] и Канады [Kliewer, 1970]. Отметим, что процесс дивергенции на экологические формы обычно наблюдается у рыб-эврифагов.

ГЛАВА ТРЕТЬЯ

РОСТ СИГОВ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

В данной главе на примере сигов Кольского полуострова будут рассмотрены особенности роста и созревания сиговых рыб, время наступления половой зрелости, плодовитость, воспроизводительная способность популяции и некоторые другие моменты, отражающие динамику популяций сиговых рыб в связи с обеспеченностью их пищей.

ПЕРИОДИЧНОСТЬ РОСТА СИГОВЫХ РЫБ

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

Обычно годовые кольца хорошо видны на чешуе, и чешуя чаще других регистрирующих структур используется для определения возраста сиговых рыб [Крогиус, 1926; Радченко, 1938; Нейман, 1959, 1961; Решетников, 1966; Редкозубов, 1968; Скрябин, 1969; Смирнов, Шумилов, 1974; и др.]. Хорошие результаты дает применение поляризованного света, особенно при просмотре костей.

На чешуе сигов северных водоемов нет четкого чередования зон широкого и узкого расположения склеритов, что свойственно рыбам средних широт и что обычно трактуется как зоны летнего и осеннего роста [Чугунова, 1959]. Лишь у рыб младших возрастных групп на первом или втором годовом кольце чередуются узкие и широкие склериты, обычно же склериты у сиговых рыб расположены на одинаковом расстоянии один от другого.

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 дают четкую границу между зонами роста в виде годовых колец.

Из трудностей определения возраста следует отметить, во-первых, плохую видимость колец у рыб старше 10 лет (в данном случае приходится использовать другие регистрирующие структуры) и, во-вторых, появление у рыб старшего возраста добавочного кольца на первом или втором году жизни, что осложняет определение первого годового кольца. Добавочное кольцо такого же типа появляется иногда у молоди, но оно бывает не на всех чешуях и не всегда хорошо видно выклинивание склеритов [Решетников, 1966]. По нашим данным, на основе обратного расчисления добавочное кольцо соответствует размеру сига 40—50 см. В таких сомнительных случаях точное определение первого годового кольца можно корректировать только поимкой молоди.

По наблюдениям некоторых исследователей, у проходной и озерной ряпушки в водоемах Сибири в первый год может не закладываться годовое кольцо и первое по счету кольцо на чешуе образуется лишь на втором календарном году жизни [Кириллов, 1972; Устюгов, 1972]. Много дополнительных колец бывает на чешуе нельмы, образование которых связывают с резкими различиями характера питания в связи с хищным образом жизни. Образование добавочных колец может быть вызвано в условиях эксперимента, когда ежегодно на чешуе сиговых может образовываться два кольца: одно из которых (годовое) образуется весной и второе (добавочное) — осенью [Hogman, 1968]. Иногда при вселении в южные водоемы с высокой температурой в летний период сиговые рыбы прекращают питаться при температуре выше 26° и на их чешуе образуются дополнительные кольца [Золотавина, Мухачев, 1976]. Достоверных фактов, свидетельствующих о том, что в природных условиях ежегодно могут образовываться два кольца, нет. Было высказано только несколько предположений о возможности образования двух колец на чешуе обского муксуна [Барсуков, 1950, 1960]. Дело в том, что многие сиговые рыбы продолжают питаться в зимний период. Анализируя интенсивное питание муксуна Оби зимой, П. Л. Пирожников [1950, с. 144] приходит к заключению, что, «потребляя за этот долгий период высококалорийную пищу, муксун увеличивается в длине и весе, т. е. растет». Вместе с тем к концу августа, когда у муксуна в Оби кончается период весенне-летнего питания, приросты текущего года на чешуе как по числу склеритов, так и по размеру приближаются к соответствующим годовым приростам. Это и позволило В. В. Барсукову [1950, 1960] высказать предположение, что на чешуе обского муксуна образуются два кольца в год: одно из них соответствует перерыву в питании осенью перед миграцией в губу во время наибольшего прогрева воды, а второе закладывается в

конце зимы, перед подъемом муксуна в реки. Однако эти взгляды не получили широкого признания [Москаленко, 1955, 1971].

Сезонный рост сиговых и время закладки годового кольца. Несомненно, что чередование годовых слоев на регистрирующих структурах отражает сезонные изменения темпа роста рыб [Мина, Клевезаль, 1976]. Рост чешуи и образование годовых колец на ней связаны прежде всего с глубокими биохимическими изменениями, происходящими в организме рыбы, поэтому тесная связь между ростом рыбы и ростом ее чешуи является только частным случаем таких изменений. Сезонные ритмы роста рыб и других животных подробно освещены в отечественных сводках [Мина, 1973; Мина, Клевезаль, 1976]. Замедление темпа роста рыбы осенью и почти полное прекращение его зимой вызывает замедление и остановку роста чешуи. Весной, с началом нового периода роста рыбы, возобновляется и рост чешуи, причем с некоторым запаздыванием. Переход от стадии покоя к началу активного роста[1] отражается на чешуе и других регистрирующих структурах в виде годового кольца. Таким образом, по общепринятой схеме закладка годового кольца приходится на начало интенсивного линейного роста рыбы.

Сезонные ритмы роста характерны для животных не только высоких и умеренных широт, но и тропиков. Образование таких годовых колец и годовых зон роста у глубоководных рыб свидетельствует о том, что в выработке периодики роста важную роль играют не только экзогенные факторы, но и факторы эндогенной природы.

Наблюдая за ростом американских сигов в аквариуме, Ван Оостен [Oosten van, 1923] отмечал образование годового кольца на чешуе весной, в марте—апреле, а прирост рыбы и чешуи — с апреля по октябрь. Зимой роста не было. Число отложенных на чешуе колец точно соответствовало числу прожитых рыбой лет.

В экспериментальных условиях Уоллин [Wallin, 1957] установил связь между началом активного роста плотвы и повышением температуры воды: с повышением температуры весной начинают увеличиваться длина и вес рыб. Температура, конечно, не является непосредственной причиной начала активного роста, но с ее повышением весной связано начало усиленного питания и повышение общего обмена. Поэтому в природных условиях начало интенсивного роста прямо или косвенно связано с весенним повышением температуры воды.

В литературе можно найти много противоречивых суждений о сроках закладки годового кольца у сиговых рыб: одни авторы полагают, что годовое кольцо может закладываться зимой [Владимирская, 1956; Световидова, 1958]. Другие исследователи относят этот срок на позднюю весну или начало лета [Нейман, 1959, 1961;

[1] Чтобы выделить период роста, когда происходит наиболее интенсивный весовой и линейный рост рыбы, мы пользуемся термином «период активного роста», невзирая на всю его условность.

Редкозубов, 1968; Сидоров, 1974; Hart, 1931a; Hile, 1936a; Deson, Hile, 1947; Oosten van, Hile, 1949; Edsall 1960; Ovchynnyk, 1962]. Так, рост американских сигов Великих озер, как и рост многих других видов рыб, в водоемах, расположенных на этой широте, начинается в мае [Hile, 1936a; Beckman, 1943; Deason, Hile, 1947; Oosten van, Hile, 1949]. Годовое кольцо образуется перед началом роста рыбы, и время его закладки тесно связано с температурным режимом данного водоема, а в больших водоемах — даже с температурным режимом отдельных его частей. Так, в оз. Мичиган образование годового кольца у рыб в южной части озера приходится на середину мая, а в его северных районах — на конец июня [Beckman, 1943].

Противоречивость суждений о сроках закладки годового кольца на чешуе сиговых рыб заставила нас тщательно проанализировать собственные данные [Решетников, 1966]. Поскольку темп роста может резко меняться по годам, за основу были взяты сборы двух смежных лет (1961—1962 гг.). Результаты исследований представлены в табл. 11.

Материалы по чунозерскому сигу свидетельствуют о том, что время закладки годового кольца и окончание роста зависят от возраста рыбы и от характера роста отдельных особей в популяции. Первые 3—4 годовых кольца закладываются весной или в начале лета (май—июнь), и число отложенных колец на чешуе всегда соответствует числу прожитых рыбой лет. Ни у одной рыбы в возрасте 2+ или 3+, пойманной осенью, не отмечалось образования кольца. У некоторых пятилетних сигов годовое кольцо закладывается в сентябре—октябре (табл. 11). На чешуе таких сигов наблюдается не только выклинивание склеритов, но имеется склерит, охватывающий всю чешую, — характерный признак годового кольца. У единичных особей после этого охватывающего склерита в конце осени отмечались 1—2 склерита нового прироста.

Закладка кольца осенью у сига Чунозера отмечалась чаще у рыб с хорошо развитыми половыми продуктами и с самым большим приростом за последний год жизни. В зависимости от скорости снижения температуры воды осенью сроки закладки годового кольца могут варьировать: при раннем похолодании рыбы с осенним кольцом встречаются уже в начале сентября, а при теплой осени — в конце сентября—начале октября. Однако следует отметить, что кольцо осенью образуется не у всех рыб. В зимних пробах сигов Чунозера всегда можно выделить две группы рыб: 1) у одной группы последнее годовое кольцо идет по самому краю и имеется узкий прирост в 1—2 склерита, что соответствует приросту 9—10 мм и 2) у второй группы рыб широкая зона прироста последнего года жизни 6—9 склеритов, что соответствует линейному приросту 34—40 мм. Это вторая группа рыб по числу склеритов последней зоны и по величине прироста явно относится к рыбам, у которых осенью не было закладки годового кольца. В то же время у первой группы, вероятно, узкая зона последнего при-

Таблица 11. Время закладки годового кольца на чешуе и прирост последнего года жизни сига Чунозера

Показатель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Март
Сеголетки, 0+							
Длина, мм	–	–	–	70	95	106	–
Вес, г	–	–	–	5	6	12	–
Прирост текущего года:							
число склеритов	–	–	–	7	10	20	–
прирост, мм	–	–	–	70	95	106	–
Кольца на чешуе нет, %	–	–	–	100	100	100	–
Число рыб	–	–	–	1	2	1	–
Возраст 1 и 1+							
Длина, мм	80	132	–	150	176	–	–
Вес, г	4	18	–	30	50	–	–
Прирост текущего года:							
число склеритов	2	10	–	10	13	–	–
прирост, мм	8	54	–	70	79	–	–
Кольца в % от всех рыб:							
$К_{n-1}$ и прирост	–	–	–	–	–	–	–
$К_n$ по краю	100	100	–	–	–	–	–
$К_n$ и прирост	–	–	–	100	100	–	–
Число рыб	6	1	–	2	4	–	–
Возраст 2 и 2+							
Длина, мм	–	–	–	164	188	203	–
Вес, г	–	–	–	43	68	85	–
Прирост текущего года:							
число склеритов	–	–	–	5,4	9,6	10,1	–
прирост, мм	–	–	–	30	45	55	–
Кольца в % от всех рыб:							
$К_{n-1}$ и прирост	–	–	–	–	–	–	–
$К_n$ по краю	–	–	–	–	–	–	–
$К_n$ и прирост	–	–	–	100	100	100	—
Число рыб	–	–	–	7	9	3	—
Возраст 3 и 3+							
Длина, мм	206	210	222	232	241	–	–
Вес, г	107	100	128	140	147	–	–
Прирост текущего года:							
число склеритов	10	2	4,4	10	11	–	–
прирост, мм	56	20	32	46	56	–	–
Кольца в % от всех рыб:							
$К_{n-1}$ и прирост	100	–	–	–	–	–	–
$К_n$ по краю	–	100	–	–	–	–	–
$К_n$ и прирост	–	–	100	100	100	–	–
Число рыб	1	2	6	22	21	–	–

Таблица 11 (продолжение)

Показатель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Март
Возраст 4 и 4+							
Длина, мм	261	269	263	270	275	278	262
Вес, г	183	205	205	217	226	230	182
Прирост текущего года:							
число склеритов	9	6	7	8	9	10	9
прирост, мм	48	20	28	31	40	51	48
Кольца в % от всех рыб:							
$К_{n-1}$ и прирост	50	33	–	–	–	–	–
$К_n$ по краю	50	67	76	21	7	20	–
$К_n$ и прирост	–	–	24	79	93	80	100
Число рыб	2	56	8	14	27	5	1
Возраст 5 и 5+							
Длина, мм	280	280	284	281	282	286	290
Вес, г	230	231	250	258	244	260	244
Прирост текущего года:							
число склеритов	3	5	6	6	7	9	2 и 6
прирост, мм	10	17	22	28	25	33	10 и 40
Кольца в % от всех рыб:							
$К_{n-1}$ и прирост	30	30	–	–	–	–	–
$К_n$ по краю	70	60	10	8	6	2	50
$К_n$ и прирост	–	10	90	92	94	98	50
Число рыб	23	20	40	37	89	36	4
Возраст 6 и 6+							
Длина, мм	290	290	293	298	290	291	291
Вес, г	245	258	283	286	295	299	264
Прирост текущего года:							
число склеритов	4	4	5	6	6	7	2 и 9
прирост, мм	14	15	24	23	24	25	9 и 34
Кольца в % от всех рыб:							
$К_{n-1}$ и прирост	72	70	6	2	–	–	–
$К_n$ по краю	28	30	75	70	3	2	40
$К_n$ и прирост	–	–	19	28	97	98	60
Число рыб	40	40	42	40	60	100	5
Возраст 7 и 7+							
Длина, мм	303	305	306	307	305	310	309
Вес, г	290	297	317	315	310	320	300
Прирост текущего года:							
число склеритов	5	5	5	6	7	7	1
прирост, мм	10	16	19	27	22	21	5

Таблица 11 (*окончание*)

Показатель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Март
Кольца в % от всех рыб:							
$К_{n-1}$ и прирост	57	71	47	3	–	–	–
$К_n$ по краю	43	29	19	11	17	27	100
$К_n$ и прирост	–	–	34	86	83	73	–
Число рыб	42	38	59	65	80	74	2
Возраст 8 и старше							
Прирост текущего года:							
число склеритов	3 и 6	3	3	6	6	6	4
прирост, мм	5 и 12	10	12	20	22	23	15
Кольца в % от всех рыб:							–
$К_{n-1}$ и прирост	70	69	46	–	–	–	
$К_n$ по краю	30	31	37	46	5	21	–
$К_n$ и прирост	–	–	17	54	95	79	100
Число рыб	17	29	40	13	43	64	2

Примечание. $К_{n-1}$ и прирост — число колец на 1 меньше, чем возраст рыбы; имеется годовое кольцо предыдущего года и прирост; $К_n$ по краю — число колец соответствует числу прожитых рыбой лет, годовое кольцо текущего года находится около края чешуи; $К_n$ и прирост — имеется годовое кольцо текущего года и новый прирост. Например, в мае среди рыб в возрасте 4+ одна особь имела 4 годовых кольца на чешуе и небольшой прирост; другая же особь прожила также 4 года, но на чешуе у нее было только 3 годовых кольца и широкий прирост прошлого года, годовое кольцо текущего года еще не заложилось.

роста на чешуе связана с тем, что у них годовое кольцо образовалось осенью.

«Нерестовые отметки» на чешуе сиговых рыб. Нерестовых отметок на чешуе сиговых рыб, аналогичных нерестовым отметкам сельдевых и лососевых, не обнаружено. Имеются лишь сомнительные указания о наличии «нерестовых меток» на чешуе байкальского омуля [Лобовикова, 1964], но метки обнаружены только у двух особей, причем у старых рыб в возрасте 18 и 22 лет; резорбции склеритов на чешуе не было, а наблюдалось только утолщение по заднему сектору чешуи. Последующие исследования не подтвердили наличия нерестовых меток у омуля [Редкозубов, 1968]. Наши многочисленные просмотры чешуи сигов Кольского полуострова не выявили никаких изменений строения чешуи ни перед нерестом, ни во время нереста, ни после него. Однако сдвиг времени образования кольца у старших особей сига на осеннее время фактически означает, что у этих рыб закладка годового кольца по времени совпадает с нерестом [Решетников, 1966].

Осеннее кольцо чаще образуется у созревающих рыб с хорошим темпом роста. Возможно, что у этих сигов раньше прекраща-

Таблица 12. Различия в приростах последнего года жизни у созревающих и несозревающих сигов Чунозера (по материалам сентября–октября 1964 г.)

Возраст, лет	Стадия зрелости	Длина рыбы, мм	Вес рыбы, г	Прирост последнего года на чешуе						Число рыб
				Число склеритов			Прирост, мм			
				Колебания	$\bar{X}\pm m$	t	Колебания	$\bar{X}\pm m$	t	
4+	II	275	225	6–14	9,8±0,37	1,79	20–60	42,3±0,41	5,29	22
	IV	280	230	8–10	9,0±0,25		25–40	33,3±1,65		4
5+	II	288	260	5–13	7,6±0,09	2,70	10–60	34,6±2,40	2,46	23
	IV	294	288	3–10	6,4±0,28		10–55	27,3±1,74		35
6+	II	295	273	4–11	7,0±0,29	3,22	10–65	26,9±1,53	2,84	43
	IV	297	289	3–9	5,9±0,18		5–55	21,7±1,01		72
7+	II	296	291	3–10	5,6±0,25	1,01	10–35	19,2±0,79	0,91	38
	IV	303	324	3–9	5,3±0,16		5–35	18,2±0,77		36

Примечание. Линиями подчеркнуты достоверные различия (одной — $P>0,5$, двумя $P>0,9$, тремя — $P>0,99$).

ется линейный рост и в дальнейшем имеют место главным образом весовой рост и созревание гонад. Во время созревания сигов несколько замедляется темп линейного роста и наблюдается снижение среднего числа закладывающихся склеритов по сравнению с несозревающими особями этого же возраста и сходной длины (табл. 12). Это особенно наглядно проявляется у впервые нерестящихся рыб в возрасте 4+, 5+ и 6+. У рыб более старшего возраста эта закономерность нарушается и не удается получить статистически достоверные различия, поскольку в группе несозревающих сигов появляются особи, пропускающие нерест, а среди созревающих и нерестящихся рыб возрастает доля с повторным нерестом. Приостановка линейного роста отражается и на замедлении роста чешуи, по краю чешуи начинают выклиниваться склериты, а у некоторых рыб даже формируется законченное годовое кольцо. Значительного роста тела и чешуи после образования осеннего кольца не происходит. Следует подчеркнуть еще одну закономерность: обычно в год первого икрометания у рыб отмечается узкая зона прироста текущего года. Несомненно, связано это с тем, что значительная часть энергии переключается на создание массы половых продуктов и рыба имеет большие энергетические затраты во время нереста. Как правило, после первого нереста многие особи пропускают следующий нерестовый сезон и нерестятся только через два года на третий [Решетников, 1966, 1967, 1968]; у таких нагуливающихся рыб на следующий год после нереста образуется широкая зона прироста на чешуе. Интересно подчеркнуть, что часто в пробах бывают особи, у которых на чешуе после 5—6-годового кольца наблюдается чередование

узких и широких зон роста. Иногда по аналогии с осетровыми [Roussow, 1957] по ним пытаются определить периодичность икрометания. Но это лишь косвенный признак и нет точных данных, доказывающих, что в год икрометания всегда наблюдается малая зона прироста на чешуе.

Таким образом, образование у сиговых рыб годового кольца в осеннее время послужило основой для предположения о возможных «нерестовых метках». Подобные же явления отмечались на чешуе амурского сига [Световидова, 1958] и байкальского омуля [Редкозубов, 1968]. Но образование колец осенью отмечено не только у сигов, готовых к нересту, но и у рыб с гонадами во II и II—III стадиях зрелости (в том числе и у рыб, пропускающих нерест).

Ритмичность роста сиговых рыб. Есть много гипотез и предположений относительно причин образования годового кольца и факторов, которые могут влиять на его закладку. Обзор этих гипотез приводится в работах Ван Оостена [Oosten van, 1929], В. Бекмана [Beckman, 1943] и в последней сводке М. В. Мины и Г. А. Клевезаль [1976]. Часто образование годовых колец на регистрирующих структурах по времени совпадает с нерестом рыб, это характерно и для тропических видов [Решетников, Кларо, 1976а, б]. Периодичность роста рыб, которая проявляется в образовании на регистрирующих структурах годовых колец, свидетельствует о глубоких физиологических перестройках в организме рыб. Причины периодичности роста, видимо, следует искать в совокупности внешних и внутренних факторов. Вероятно, под влиянием сезонных изменений внешних условий у рыб вырабатывается внутренний биологический ритм. Отражение периодики роста рыбы в виде колец на чешуе, костях и отолитах можно рассматривать как отражение этого эндогенного ритма, который в природных условиях четко согласуется с периодикой экзогенных факторов. Иногда эти годовые отметки бывают плохо видны или совсем отсутствуют, в других же случаях в год может закладываться несколько колец [Мина, Клевезаль, 1976]. В момент закладки годового кольца всегда есть опасность спутать небольшую зону старого прироста с новым приростом у тех рыб, у которых годовое кольцо текущего года уже заложилось. В этом смысле, с нашей точки зрения, можно выделить «запретные периоды» для сбора материала с целью анализа возраста: для сиговых рыб это май—июнь, когда наиболее велика возможность ошибки в точной датировке возраста. Если нет возможности собрать материал в другое время, то необходимо контролировать определение возраста по чешуе чтением и других структур (кости, отолиты).

Проведенный нами анализ показал, что у сигов Кольского полуострова период активного роста продолжается с конца мая до конца сентября или начала октября. Увеличение в уловах доли рыб с весенней закладкой кольца́ создает ложную картину увеличения приростов в зимние и весенние месяцы (когда анализ ведет-

ся по числу склеритов). У сигов с весенней закладкой кольца началом активного роста следует считать время образования годового кольца весной и появления зоны нового прироста; характерным признаком таких рыб является появление склерита, охватывающего всю чешую. Этот полный склерит дает четко выраженное годовое кольцо. Растянутость во времени образования годового кольца свидетельствует о разном физиологическом состоянии рыб. У молоди закладка кольца происходит раньше, чем у половозрелых рыб. Подобная картина характерна не только для сиговых, но и для многих других видов пресноводных рыб. У особей с осенней закладкой кольца трудно судить о начале роста весной по чешуе; возможно, здесь поможет параллельный анализ других регистрирующих структур. В весенних уловах сигов таких рыб можно легко выделить по широкой зоне прироста на чешуе.

Следует подчеркнуть, что практически никогда нельзя зафиксировать момент образования годового кольца, так как и на чешуе, и на костях, и на отолитах новое кольцо можно увидеть лишь после образования (пусть даже незначительной) новой зоны прироста.

У сеголетков сига период активного роста продолжается с момента выклева по октябрь. Первое годовое кольцо закладывается в мае или в конце апреля, т. е. спустя ровно год. Примерно на эти же сроки приходится время закладки кольца у рыб в возрасте от двух до пяти лет, начиная с пятилетнего возраста закладка кольца все чаще сдвигается на июнь—август. Чем старше рыба, тем позднее закладывается кольцо, поэтому в год сдвига сроков закладки (чаще это бывает в возрасте достижения половой зрелости) годовое кольцо и зона прироста за этот год отражают не полный календарный год, а более — 13—15 месяцев. Для точной датировки возраста это не столь существенно, но в период с мая по август существует большая вероятность ошибок, поэтому лучше этот период исключить из анализа возрастного состава стада и отдать предпочтение осенним сборам, когда подавляющее большинство рыб уже имеют сформированное годовое кольцо. По нашим данным, у всех сигов рост приостанавливается в зимний период и вновь начинается только в мае [Решетников, 1966].

ТЕМП РОСТА СИГОВ

Темп роста сигов приводится нами в основном по наблюдаемым длинам (эмпирические данные). Расчисление темпа роста сигов проводили по промерам переднего радиуса чешуи по методу прямой пропорциональной зависимости. Работами многих авторов показано, что чаще всего прямой зависимости между длиной тела и размерами чешуи нет, такая зависимость носит более сложный характер. Поэтому при обратных расчислениях лучше для каждой популяции пользоваться «номограммами чешуи» или соотношением «тело—чешуя» [Чугунова, 1959; Мина, Клевезаль,

1976]. Для составления таких номограмм у нас не было в достаточном количестве молоди сигов. Отметим, что у сигов старших возрастов (от 3+ и выше) соотношение длины тела и размера чешуи можно выразить прямой линией, а корреляционные поля, отражающие зависимость «тело—чешуя» почти идентичны для всех малотычинковых сигов и резко отличаются от таковых для многотычинковых сигов. Для целей нашего анализа было не столь важно абсолютное значение расчисленных значений, сколько получение сравнительных данных о росте разных популяций и форм сига, поэтому ошибки метода обратных расчислений не влияли на результаты сравнения. В добавление к расчисленным длинам всегда привлекались также и эмпирические данные о росте сигов.

Рост малотычинковых сигов. Малотычинковые сиги Чунозера растут довольно медленно во все годы жизни, в возрасте 11—12 лет они достигают 35—39 см длины и веса 500—750 г. Из 4000 экз. исследованных чунозерских сигов лишь две рыбы имели возраст 15+, максимальный размер 42 см и вес 1100 г. Вероятно, это предельный возраст чунозерских сигов.

Различий в темпе роста самцов и самок не обнаружено, поэтому в дальнейшем приводятся обобщенные данные. Темп роста как самцов, так и самок замедляется на шестом году жизни; у самцов это приходится на год массового созревания, а у самок — за год до массового нереста.

Для сиговых рыб отмечено увеличение темпа роста при омоложении стада [Clady, 1976] и при увеличении трофности водоема (см. гл. VIII). Появление в популяции мощных поколений вызывает замедление темпа роста особей смежных поколений [Барсуков, 1961; Титова, 1973; Nümann, 1959; Healey, 1975]. Появление мощных поколений (генераций) иногда рассматривается как «волны численности» [Johnson, 1976]. Отметим, что, по нашим данным, наблюдаются значительные колебания средних размеров сигов по годам. Понижение среднего размера сигов приходится на 1969 г., причем в этот год отмечалось необычно раннее созревание отдельных особей в возрасте 3+ и 4+ при достижении 24 см длины (преимущественно самцы).

Анализируя питание чунозерских сигов, мы отмечали, что даже в пределах одной малотычинковой популяции спектры питания у особей с разным числом жаберных тычинок могут различаться. Однако существенных различий в темпе роста сигов с разным числом тычинок не обнаружено.

Для многих лососевых рыб характерно расчленение всей популяции на рыб с быстрым и медленным ростом. Среди сигов такое явление отмечено только для чудского сига [Сорокин, 1939]. Потенциальные возможности роста сиговых рыб велики, и при попадании в хорошие условия отдельные особи или группа особей может резко увеличить темп роста. Это особенно заметно проявляется при акклиматизации или при процессах эвтрофикации. Как

правило, если в одном водоеме имеются разные экологические формы сигов, то они характеризуются и разным темпом роста.

При сравнении темпа роста малотычинковых сигов из озер Лапландского заповедника обнаруживается четкая зависимость между темпом роста и кормовой базой водоема. В глубоких и холодных озерах с небольшой зоной мелководья и относительно бедным развитием бентоса и планктона (Чунозеро, Чинглъс-явр) сиги растут медленно. Относительно низким темпом роста характеризуются малотычинковые сиги Кензис-явра. Значительно быстрее растут сиги в более высококормных озерах (Охтозеро, Имандра). Сравнительно высокий темп роста у сигов, идущих на нерест в р. Нявку из Охтозера и Пиренгских озер. Эти сиги с 4—5-го года жизни переходят на питание бокоплавами, и именно с этого возраста темп роста охтозерских сигов значительно превосходит темп роста сигов из остальных озер. Столь же быстро растут сиги оз. Имандра, а также из озер Волчьей и Монче-тундр. Здесь еще раз подтверждается общая закономерность, что достижение большего размера возможно лишь в том случае, если сиги переходят на питание биологически более ценными кормами (рис. 23).

На примере сигов показано, что темп роста зависит от географической широты расположения водоема: чем севернее находится водоем, тем медленнее растут населяющие его сиги [Крогиус, 1926, 1928; Световидов, 1936; и др.]. Это правило справедливо только в самой общей форме, поскольку северные водоемы, как правило, беднее по кормовой базе, имеют более низкую температуру воды и более короткий период открытой воды. Так, высокий темп роста отмечен у сигов Ладожского озера, в озерах Средней Финляндии и Карелии рост сигов уже снижается, в ряде водоемов появляются мелкие, тугорослые формы. Сравнительно низким темпом роста характеризуются и сиги Кольского полуострова.

Темп роста многотычинковых сигов. Сравнение темпа роста много- и малотычинковых сигов из озер Кензис-явр и Чинглъс-явр показывает, что многотычинковые сиги быстро растут на первых годах жизни, а затем значительно уступают росту малотычинковых сигов. Наиболее медленный рост отмечается для многотычинковых сигов из глубоких и малокормных озер, более высокий темп роста наблюдается у многотычинковых сигов Охтозера, где хорошо развита зона мелководья (см. рис. 23).

По темпу роста многотычинковые сиги на первых годах жизни более схожи с малотычинковыми сигами из этого же водоема, чем с многотычинковыми сигами из других озер. По-видимому, условия обитания на первых годах жизни сходны для всех сигов данного водоема и определяются составом и количеством планктона. Малотычинковые сиги питаются планктоном только на первых годах жизни, в дальнейшем они переходят на питание бентосом; для многотычинковых сигов планктон остается ведущим кормом в течение всей жизни. Эти изменения в характере питания отражаются и на темпе роста сигов. Темп роста сигов тесно связан со

временем наступления половой зрелости и структурой стада, о чем будет сказано ниже.

Изменение темпа роста при акклиматизации. Рост сиговых рыб, акклиматизированных в южных водоемах с более высокой температурой воды и лучшей кормностью, заметно ускоряется. Это отмечено для некоторых водоемов Европейской части СССР, Украины, Молдавии, Грузии, оз. Севан и горных озер Средней Азии [Алешин, 1939; Конрадт, 1956; Гримальская, Поздняков, 1955; Ирихимович, 1957; Лопатышкина, 1957, 1975; Маилян, 1957; Нестеренко, 1957, 1962, 1966; Померанцев, 1957; Головков, 1959; Померанцев, Нестеренко, 1960; Нинуа, 1960; Кубрак, 1962; Мухачев, 1966; Носаль, 1968; Нестеренко, Леонтьев, 1973; Южакова, Пивазян, 1975; Воробьева, Фролова, 1976; Никитин, 1976; Смолей, 1976; Эланидзе и др., 1976]. Почти у всех сиговых, акклиматизированных в южных водоемах, нерест ежегодный и питание продолжается даже в зимний период. Приведем несколько примеров.

Чудской сиг в родном озере созревает на 4—5-м году жизни [Сорокин, 1939; Ширкова, 1974], а в озерах Урала впервые нерестится на год раньше; в прудах Молдавии и в Севане этот сиг созревает на втором году жизни, нерест его ежегодный [Ирихимович и др., 1960; Южакова, Пивазян, 1975].

При выращивании забайкальского баунтовского сига в прудах Ленинградской области при температуре около 20° большинство самок созревает на 3-м году жизни, а в прудах с температурой ниже 12° на 3-м году созревают только самцы; при выращивании в прудах с температурой 7—10° происходит передифференцировка пола [Аншилова, 1959, 1962, 1965].

В прудах Украины пелядь при благоприятных условиях нерестится ежегодно, а резкое ухудшение условий обитания сказывается в увеличении процента рыб, пропускающих нерест [Носаль, 1962].

Воспроизводительная система сигов в новых водоемах, как правило, развивается нормально. Случаи нарушения в развитии гонад наблюдаются при чрезмерно высокой температуре выращивания [Конрадт, 1956; Hochman, 1973] или связаны с недостатком корма при слишком плотных посадках в пруды, а также при скрещивании сиговых, когда получаются бесплодные гибриды, например при скрещивании рипуса и сига [Щупаков, Харченко, 1959; Нестеренко, 1962].

В водоемах, расположенных на одной широте и в сходных климатических условиях, темп роста сигов определяется в основном кормовой базой, в частности чем больше площадь хорошо прогреваемой литорали, тем лучше рост сигов. В озерах хорошим темпом роста обладают сиги, идущие на нерест в реки или использующие для нагула соседние мелководные озера. Сиги из больших озер (Чудское, Ладожское, Онежское, Имандра), как правило, растут быстрее, чем сиги из небольших озер; в одном озере среди разных экологических форм сига быстрее растут те, которые

переходят на питание мизидами и бокоплавами [Решетников, 1966]. Высокий темп роста наблюдается у проходных сиговых рыб наших северных рек, здесь сиговые часто используют для нагула предустьевые пространства. Зависимость роста сиговых рыб от температурного режима водоема и от величины энергетического обмена, возможно, объясняет известную закономерность увеличения предельного размера, веса и возраста сиговых рыб в направлении с запада на восток, по мере уменьшения суммы тепла в период открытой воды [Канеп, 1974, 1975].

В общем виде рост сиговых рыб, как и многих других, может быть выражен уравнением Берталанфи (формулы упрощены тем, что $t_0=0$):

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-kt}); \qquad P_t = P_\infty (1 - e^{-kt})^3,$$

где L_t, P_t — соответственно средняя длина и вес рыбы в возрасте t лет, L_∞, P_∞ — предельные длина и вес, характерные для данной популяции или группы популяций одного региона; k — константа, характеризующая степень нарастания длины или веса при $L \longrightarrow \infty$. Подробный анализ уравнений роста приводится в книге М. В. Мины и Г. А. Клевезаль [1976].

Вопросы созревания и периодики размножения сигов заслуживают подробного рассмотрения, поэтому они вынесены в самостоятельную главу. Остановимся кратко на структуре популяций разных форм сига и их воспроизводительной способности.

ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ СИГА

Плодовитость сигов. Плодовитость рыб тесно связана с типом динамики стада, в частности с особенностями его пополнения. Чем быстрее растет рыба, чем скорее она вступает в нерестовое стадо и чем выше ее индивидуальная плодовитость, тем выше воспроизводительная способность популяции, следовательно, пополнение может быть более значительным. Воспроизводительную способность популяции обычно оценивают по таким показателям, как абсолютная плодовитость, относительная плодовитость и показатели популяционной плодовитости. Показатель видовой плодовитости С. А. Северцова [1941] очень редко употребляется применительно к рыбам. Разбор различных методов количественной оценки плодовитости рыб и скорости воспроизводства разных популяций проводится Г. Д. Поляковым [1975].

Во многих работах неоднократно подчеркивается связь абсолютной плодовитости с размерами, весом и возрастом рыб. Это вполне закономерно, поскольку абсолютная плодовитость увеличивается по мере роста организма, а размер, вес и возраст есть функции развития и роста организма. Для мелких рыб типа салаки и ряпушки существует тесная коррелятивная зависимость абсолютной плодовитости от длины, для крупных рыб абсолютная

плодовитость более тесно коррелирует с весом. А. И. Зотин [1961] полагает, что на изменение условий жизни рыба реагирует только изменением абсолютной плодовитости, которая «автоматически» следует за изменением веса тела. Относительная же плодовитость или, точнее, коэффициент пропорционального увеличения r_0 абсолютной плодовитости r в зависимости от веса тела P в уравнении $r=r_0P+C$ не зависит ни от возраста, ни от веса и практически не меняется при изменении условий жизни [Зотин, 1961, 1968] [1]. Обзор различных точек зрения по поводу относительной плодовитости приводится в ряде работ [Зотин, 1961; Спановская и др., 1963; Решетников, 1966; Поляков, 1975].

Действительно, при графическом представлении наших данных (рис. 24) почти все популяции укладываются в пределах одного поля точек и могут быть описаны уравнением $r=0{,}032 \cdot P-4{,}00$, в котором значение $r_0=0{,}032$ остается постоянным почти для всех исследованных нами популяций. Однако анализ литературных данных по другим сигам и сиговым рыбам показывает, что угол наклона прямой меняется у разных экологических форм сига и даже в пределах одной популяции возможны колебания угла наклона прямой (а значит, и значения r_0) в разные годы. Так, свои выводы о сигах вида *C. lavaretus* А. И. Зотин [1961] строит на основании анализа материалов плодовитости чудского сига [Сорокин, 1939] и байкальского сига [Мишарин, 1947]. На рис. 25 представлены данные о плодовитости разных форм сига, которые показывают, что у разных популяций может меняться значение r_0 (угол наклона прямых).

Проведенный анализ показывает, что у сиговых рыб абсолютная плодовитость тесно связана с весом рыбы (рис. 25), поэтому, зная вес, можно с достаточной точностью рассчитать плодовитость рыбы, что важно в рыбоводстве. Абсолютная плодовитость меняется в зависимости от условий откорма в первую очередь в связи с изменениями веса рыбы, поэтому для суждения об адаптивном изменении плодовитости рыб нельзя пользоваться только показателем абсолютной плодовитости, а для сравнения необходимо привлекать и показатель относительной плодовитости, или коэффициент пропорциональности (r_0). Показатель относительной плодовитости полнее отражает закономерные изменения плодовитости, если его вычислять как отношение абсолютной плодовитости к весу порки.

Показатель относительной плодовитости меняется у разных популяций сига, а в пределах одной популяции наименьшие показатели отмечены у впервые нерестящихся рыб. Таким образом,

---

[1] Константа в приведенном выше уравнении может быть положительной, отрицательной или равной нулю; в последнем случае уравнение приобретает вид $r = r_0P$ и r_0 совпадает с относительной плодовитостью. Такой тип зависимости, по мнению А. И. Зотина [1961], характерен для белорыбицы, нельмы, муксуна и сига.

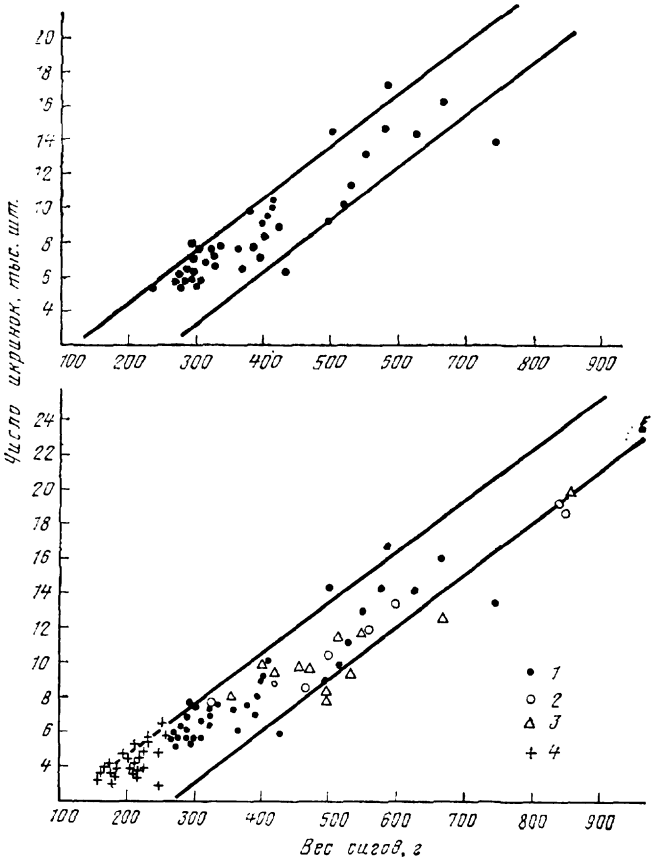


Рис. 24. Соотношение веса и абсолютной плодовитости исследованных сигов

Вверху и внизу двумя параллельными линиями обозначены пределы колебаний плодовитости сига Чунозера. *1* — сиг Чунозера; *2* — сиг Охтозера; *3* — сиг р. Нявки; *4* — многотычинковый сиг Чингльс-явра

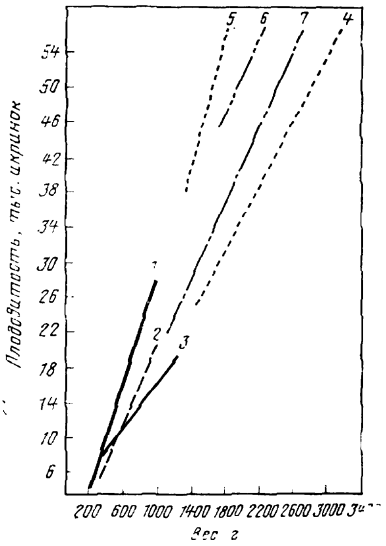


Рис. 25. Соотношение веса и абсолютной плодовитости у сига

1 — сиг Чунозера; *2* — сиг Харбейских озер; *3* — сиг Вашуткиных озер; *4* — байкальский маломорский сиг, сборы 1940 г.; *5* — то же, сборы 1963—1964 гг.; *6* — чивыркуйский сиг (Байкал); *7* — селенгинский сиг (Байкал

относительная плодовитость, как показатель физиологической способности самок продуцировать определенное количество икры на единицу веса, также может меняться по мере роста рыб и в зависимости от условий нагула. На примере сига-лудоги показано, что размеры икры увеличиваются с возрастом и размером рыб [Болотова, 1977б]. При достижении предельного возраста наблюдаются признаки старения, которые выражаются в снижении воспроизводительной способности сигов.

По нашим данным, самые низкие показатели абсолютной и относительной плодовитости отмечаются у многотычинкового сига Чингльс-явра [Решетников, 1966]. Темп роста особи почти не влияет на плодовитость сигов; решающее значение имеют размер и вес, которых достигают рыбы к началу созревания гонад. Чаще всего самые плодовитые рыбы оказываются и самыми быстрорастущими. Решающее влияние оказывают не характер роста особи за отдельные годы, а общий темп роста и те размеры, каких достигает рыба к началу интенсивного развития гонад. Если же рыбы к началу года первого икрометания имеют одинаковый размер и, возможно, одинаковый вес, то плодовитость оказывается выше у тех сигов, которые лучше росли в текущем году, перед самым нерестом [Решетников, 1966]. Таким образом, как на абсолютную, так и на относительную плодовитость сигов влияют, во-первых, общий рост рыбы за все предшествующие годы и, во-вторых, условия нагула в год нереста. На примере пеляди показано, что в годы с низким паводком, когда пелядь вынуждена раньше покидать места нагула, рост ее замедляется, вес снижается и плодовитость уменьшается [Москаленко, 1956]. Окончательное количество икры, созревающей в каждой особи, всегда зависит от условий нагула в год нереста (у рыб с осенним икрометанием). Даже во время созревания икры при резком ухудшении условий (голодание) у лососевых рыб наблюдается рассасывание икры, т. е. плодовитость каждой особи постоянно корректируется условиями питания вплоть до самого вымета икры [Персов, 1963].

Воспроизводительная способность популяций. Показатель видовой плодовитости С. А. Северцова [1941] был первой попыткой оценить воспроизводительную способность разных видов животных. В отношении рыб этот показатель оказался не совсем удобным, так как он не учитывал число нерестов каждой особи в течение жизни и поэтому лишь весьма приблизительно характеризовал воспроизводительную способность вида. Критические замечания по поводу этого показателя приведены Г. Д. Поляковым [1975], который на основе показателя С. А. Северцова предложил новый, индивидуальный показатель скорости воспроизводства самок (V_t), впервые созревающих в возрасте t лет и имеющих плодовитость r_t при постоянном соотношении полов (S). Формула имеет вид

$$V_t = \sqrt[t]{Sr_t}$$

и позволяет рассчитать число новых самок, которое может быть получено первоначально от одной самки в пересечете на 1 год. С нашей точки зрения, этот показатель еще дальше уводит от популяционной плодовитости, поскольку отражает лишь потенциальные возможности скорости воспроизводства популяции, решающее значение в данном случае придается возрасту впервые нерестящихся самок.

Проведенный нами анализ показателей популяционной плодовитости, рассчитанных по формуле В. С. Ивлева [1953], Г. В. Никольского [1960] или по предложенной нами формуле [Решетников, 1966], показал, что все они имеют ценность только в сравнительном плане; все это показатели популяционной плодовитости. Сама же величина популяционной плодовитости означает то количество икры, которое откладывается в данный год всей популяцией. Эту величину можно рассчитать только в том случае, если известна численность половозрелой части популяции. В ряде случаев для сиговых рыб такие расчеты приводятся [Болотова, 1977б].

Для исследованных нами сигов отметим, что высокой воспроизводительной способностью отличаются полупроходной сиг р. Нявки и сиги Охтозера, сравнительно невелики показатели популяционной плодовитости сига Чунозера.

Плодовитость многотычинкового сига Чингльс-явра невелика, но воспроизводительная способность популяции достаточно высока; она обеспечивается не высокой индивидуальной плодовитостью, а более ранним созреванием многотычинковых сигов.

Таким образом, плодовитость сигов находится в прямой зависимости от обеспеченности пищей и тесно связана с такими моментами экологии сигов, как условия нагула, темп роста, возрастная структура популяции.

Возрастная структура популяции. В сравнительно высококормных озерах (Имандра, Охтозеро, Пиренгских) популяции малотычинковых сигов представлены рыбами до 15—20-летнего возраста с относительно быстрым темпом роста. В глубоких и слабопрогреваемых озерах сиги растут медленнее, а возрастной состав популяции сокращается до 12—15 возрастных групп в Чунозере и до 11 в Чингльс-явре и Кензис-явре. Сиги в малокормных озерах созревают на 1—2 года раньше и при меньшем размере, чем сиги Охтозера и Имандры (табл. 13). Сиги из некоторых малокормных озер вообще не достигают такой максимальной длины, при которой наступает половозрелость в Имандре.

Более раннее созревание рыб одного и того же вида или популяции связано с укороченным жизненным циклом [Спановская и др., 1963; Alm, 1959]. Многотычинковые сиги-планктофаги в глубоких озерах характеризуются медленным темпом роста, созревают они при меньшем размере, а возрастная структура популяции сокращается до 5—7 возрастных групп. В Охтозере, где больше площадь мелководья и где многотычинковый сиг лучше обеспечен пищей,

Таблица 13. Возраст, размеры и вес впервые созревающих сигов

Водоем	Самцы				Самки			
	Возраст		Длина, мм	Вес, г	Возраст		Длина, мм	Вес, г
	от и до	чаще			от и до	чаще		
Малотычинковые сиги								
р. Нявка	4+ – 6+	5+	318	470	5+ – 7+	6+	335	508
Охтозеро	4+ – 8+	5+, 6+	309	340	5+ – 9+	6+, 7+	320	334
Чунозеро	4+ – 7+	5+	290	260	5+ – 8+	6+	295	290
Кензис-явр	4+ – 6+	5+	285	230	5+ – 7+	6+	295	300
Чингльс-явр		4+, 5+	260	200		5+, 6+	280	230
Многотычинковые сиги								
Чингльс-явр		3+, 4+	245	160		3+, 4+	260	190
Кензис-явр		3+, 4+	220	120		3+, 4+	235	140

рыбы растут быстрее и имеют больше возрастных групп в популяции.

Немногочисленность возрастных групп в популяции связана с высокой общей смертностью на старших возрастах (после наступления половой зрелости). На рис. 26 представлен возрастной состав уловов сигов из исследованных озер. По наклону кривых, изображенных на этом рисунке, можно рассчитать ежегодную смертность сигов старших возрастных групп, когда кривая после перегиба идет по нисходящей вниз [Баранов, 1918; Ricker, 1958]. Расчет основан на двух допущениях:

1) соотношение рыб старшего возраста в уловах отражает естественное соотношение численности этих возрастов в популяции;

2) флюктуации численности отдельных поколений невелики, или они нивелируются многолетними сборами.

Применение сетей с разным набором ячей, как полагают американские авторы [Ricker, 1958; Kennedy, 1954, 1963], исключает селективность орудий лова в отношении рыб старшего возраста. Поэтому правая часть кривых отражает соотношение этих возрастов в популяции: чем более пологий наклон правой части кривых, тем выше выживание. Расчет ежегодной смертности по Риккеру [Ricker, 1949, 1958] дает следующие величины:

у малотычинкового сига Чунозера в возрасте 6—12 лет гибель составляет 60—70% в год;

у малотычинкового сига Охтозера в возрасте 7—13 лет гибель составляет 63% в год.

Ввиду малочисленности материала для остальных озер расчисления дают лишь приблизительные значения, которые находятся примерно в таком же пределе. Отметим, что аналогичные числа по-

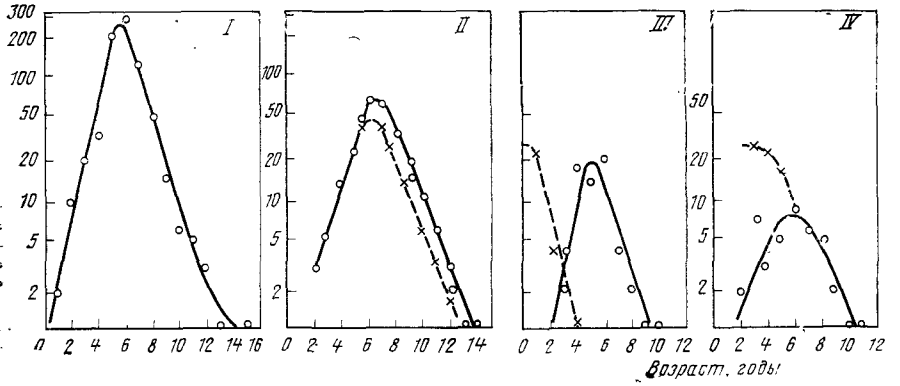


Рис. 26. Кривые для расчета естественной смертности сигов из исследованных озер

По оси абсцисс — возраст, по оси ординат — численность в масштабе натуральных логарифмов. *I* — сиги Чунозера; *II* — сиги Охтозера; *III* — сиги Чингльс-явра; *IV* — сиги Кензис-явра; сплошные линии — малотычинковые сиги; пунктирные — многотычинковые сиги [по: Решетников, 1966]

лучаются при вычислении средней убыли между смежными возрастными группами по многолетнему материалу [Тюрин, 1963]; для чунозерского сига общая смертность составляет 54%.

Расчисленные значения ежегодной смертности сигов из озер, где нет промыслового лова, отражают естественную смертность. Эти же значения можно рассчитать по методике И. Ф. Баранова [1918], предельному возрасту рыб или числу возрастных групп в пробе. Так, предельный возраст сига Чунозера в пробе более 1000 экз., составляет 15 лет, что соответствует общей смертности около 40%*.

Таким образом, среднюю ежегодную смертность сига Чунозера можно принять равной 40—60%. Примерно такие же значения смертности получены и для других форм сига и близких видов сиговых рыб. По П. В. Тюрину [1963], коэффициент общей смертности чудского сига составляет 50%, из которых 30% приходится на долю естественной смертности и 20% изымает промысел. Для сига-лудоги Ладожского озера коэффициент общей смертности равен 55% при коэффициенте вылова 34% [Болотова, 1977а]. Аналогичные значения высокой естественной смертности на старших возрастах (порядка 45—81%) приводятся и для американских сиговых рыб [Ricker, 1949; Kennedy, 1953b, 1954, 1963; Wohlschlag, 1954; Davidoff et al., 1973; Healey, 1975]. У карликовых сигов Америки, популяции которых представлены всего четырьмя возрастными группами, высокая естественная смертность отмечается со 2—3-го года

* Таблицы для расчета коэффициента общей смертности приводятся в работе П. В. Тюрина [1963, с. 62—63, табл. 18, рис. 2].

жизни [Ricker, 1949]. Очевидно, сходная картина наблюдается среди многотычинковых сигов Кензис-Явра и Чинглъс-явра, популяции которых представлены малым числом возрастных групп.

Основные моменты динамики численности различных популяций сигов могут быть сформулированы следующим образом.

Малотычинковые сиги-бентофаги, населяющие сравнительно малокормные глубоководные озера, характеризуются медленным темпом роста на всех возрастах. Половой зрелости самцы достигают чаще в возрасте 4+ и 5+, самки — в возрасте 5+ и 6+; предельный возраст особей в популяции составляет 10—15 лет. Воспроизводительная способность таких популяций невелика, почти у всех отмечены пропуски нереста. Естественная смертность рыб старших возрастов составляет 40—60%.

Малотычинковые сиги из сравнительно более высококормных озер растут быстрее, половой зрелости достигают в более старшем возрасте и при большем размере, чем сиги из малокормных озер: самцы созревают в возрасте 5+ и 6+, самки — в возрасте 6+ и 8+. Предельный возраст увеличивается до 20 лет и более. Максимальные размеры и вес этих сигов в несколько раз выше размеров и веса сигов из малокормных озер. Повышается абсолютная плодовитость и общая воспроизводительная способность популяций, хотя и для этих сигов известны пропуски нереста.

Многотычинковые сиги с преимущественно планктонным питанием отличаются быстрым темпом роста только на первых годах жизни (три года), после чего рост резко замедляется. Предельные размеры и возраст рыб в популяции обычно не превышают 30 см и 6—9 лет. Эти сиги впервые участвуют в нересте в возрасте 3+, пропусков нереста не отмечено, или они не носят закономерного характера. Вследствие небольших размеров рыб абсолютная плодовитость невелика, однако высокая воспроизводительная способность популяций обеспечивается не высоким значением индивидуальной плодовитости, а более ранним созреванием.

Среди многотычинковых сигов наблюдается переход к динамике численности популяций с коротким жизненным циклом типа ряпушки. Такой тип динамики стада позволяет мелким многотычинковым сигам (например, Кензис-явра и Чинглъс-явра) более лабильно реагировать изменением численности по годам на изменения кормовой базы. Отметим, что вместе с ряпушкой многотычинковые сиги редко встречаются в одном и том же водоеме. Таким образом, тип динамики стада различных популяций и экологических форм сига тесно связан с кормовой базой данного водоема и с доступностью кормовых организмов для данной формы сига.

Сиги в водоемах Севера имеют некоторые особенности в сроках закладки годовых колец на чешуе. Годовое кольцо у молоди закладывается весной, а у рыб в возрасте 4+ и старше — летом и осенью. Период интенсивного увеличения размеров и веса тела у сигов Кольского полуострова продолжается с июня до начала ок-

тября, причем у молоди он более продолжительный, чем у половозрелых рыб.

Темп роста сигов зависит от кормовой базы водоема, возраста рыб и времени наступления половой зрелости. Большие потенциальные возможности роста сигов проявляются при их акклиматизации в новых водоемах с более высокой температурой воды и хорошими условиями для нагула.

Популяции малотычинковых сигов слагаются из 15—20 возрастных групп, рыбы созревают при большем размере и позднее многотычинковых сигов. Ежегодная смертность особей старших возрастных групп достигает 40—60%.

Многотычинковые сиги-планктофаги по структуре популяции приближаются к европейской ряпушке: раннее созревание в возрасте 3+, предельный возраст 6—9 лет. Плодовитость многотычинковых сигов невелика, но сравнительно высокая воспроизводительная способность популяции достигается за счет раннего созревания и ежегодного нереста рыб.

ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ

СОЗРЕВАНИЕ И ПЕРИОДИЧНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ СИГОВЫХ РЫБ

СОЗРЕВАНИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ СИГОВ

Размеры половозрелых рыб. Обычно созревание у рыб наступает при достижении определенного размера [Васнецов, 1953а, 1953б; Alm, 1959]. 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 имеется свое соотношение между темпом роста и размерами, при достижении которых рыба становятся половозрелой [Дрягин, 1934; Лапин, Юровицкий, 1959; Спановская и др., 1963; Кошелев, 1966, 1971, 1978; и др.]. Подобная закономерность отмечена и для сиговых рыб.

Более подробно эти вопросы рассмотрим на примере сига Чунозера. В табл. 13 приведены размеры и возраст сигов во время первого икрометания для некоторых исследованных озер. Чем медленнее растут сиги, тем при меньшем размере и в более раннем возрасте они достигают половой зрелости.

Самцы чунозерского сига впервые участвуют в нересте в возрасте от 4+ до 7+, чаще — 5+ и 6+ при достижении 28—29 см длины и веса 300 г (табл. 14). Эта растянутость созревания связана с разным темпом роста особей. Отметим, что с увеличением возраста первого икрометания увеличивается, хотя и незначительно, размер и вес рыб. Повторно нерестящиеся сиги обычно крупнее впервые созревающих: впервые созревающие самки в возрасте 6+ имеют длину 29,7 см и вес 302 г, а повторно нерестящиеся в этом же возрасте — 33 см и вес 350 г. Разделение рыб на впервые и повторно нерестящихся проведено по внешнему виду гонад, весу стромы и некоторым другим показателям.

В осенних уловах среди рыб с гонадами на II стадии зрелости встречаются такие, у которых расчисленные размеры и вес за предыдущий год значительно превосходили размеры и вес впервые созревающих сигов. Значительная часть таких рыб, несомненно, может быть отнесена к половозрелым рыбам, пропускающим нерестовый сезон в год лова. Для краткости будем обозначать этих рыб как особей, пропускающих нерест, а сам процесс — пропуском нереста. Остановимся на некоторых методических вопросах.

Выявление рыб, пропускающих нерест. В наших умеренных широтах у рыб с единовременным икрометанием обычно продолжительность периода между последующими нерестами равняется

Таблица 14. Возраст, размеры и вес впервые созревающих сигов Чунозера (по осенним уловам 1961–1965 гг.)

Возраст, лет	Самцы				Число рыб
	Длина, см		Вес, г		
	колебание	средняя	колебание	средний	
4+	27–33	28,5	200–330	250	8
5+	27–33	29,1	210–350	268	88
6+	27–33	29,5	200–350	272	154
7+	27–32	29,5	230–320	285	60
8+	–	–	–	–	–

Возраст, лет	Самки				Число рыб
	Длина, см		Вес, г		
	колебание	средняя	колебание	средний	
4+	–	–	–	–	–
5+	27–33	29,2	250–390	300	30
6+	27–33	29,7	230–400	302	77
7+	28–33	30,4	225–400	322	51
8+	28–32	30,4	240–400	322	21

одному году и нерест каждой особи после достижения половой зрелости проходит ежегодно. Однако в ряде случаев при нересте всей популяции часть особей может нереститься не каждый год, а через более продолжительный период, т. е. пропускать один или несколько нерестовых сезонов. Отметим, что мы в данном случае не рассматриваем пропуски нерестовых сезонов, вызванные неблагоприятными факторами (плотины, преграждающие ход на нерест; утрата нерестилищ и т. п.), когда рыба не может выметать икру и резорбция этой невыметанной икры нарушает нормальный ход гаметогенеза. Здесь будут рассматриваться только такие случаи пропуска нереста, которые встречаются в природе без резкого изменения условий.

Случаи неежегодного нереста отмечались у многих рыб и особенно в северных водоемах. Периоды «отдыха» между икрометаниями наиболее продолжительны у осетровых рыб. Стерлядь старших возрастов пропускает два нерестовых периода, особь после нереста созревает через два года на третий [Ольшанская, 1959] или через еще более продолжительный срок [Шилов, 1964]. У осетра Оби гонады начинают развиваться только на третий год после нереста: у самцов начинается сперматогенез и они включаются в состав нерестового стада на третий год после предыдущего нереста, а у самок на третьем году только начинается вителлогенез, который завершается лишь на 4-м году. У белуги перерывы между нерестами достигают 5 лет, у севрюги интервалы

повторного икрометания особей колеблются от 3 до 7 лет [Трусов, 1971]. Определяя при помощи методики Руссова [Roussow, 1957] частоту икрометаний у осетра Волги по «нерестовым отметкам» на спилах грудного плавника, В. А. Будниченко [1965] нашел, что самцы повторно нерестятся через 4—6 лет и самки — через 5—8 лет. Аналогичные сроки указываются и для американских осетровых, причем развитие гонад у осетров в северных водоемах требует более продолжительного времени, чем у осетровых на юге [Roussow, 1957]. Отметим, что эта косвенная методика, основанная на чередовании узких (год нереста) и широких (год пропуска) зон на спилах плавника не дает прямых доказательств пропуска нереста. Узкие зоны могут быть и добавочными кольцами [Соколов, Акимова, 1976].

Кеннеди [Kennedy, 1953b] считает пропуски нерестовых сезонов (нерест через год и более) обычным явлением у многих пресноводных рыб Севера и связывает это с коротким сезоном откорма и роста в северных водоемах. Пропуски нерестовых сезонов, основанные на наблюдениях и системе косвенных показателей, отмечались для осетровых, лососевых, сиговых, карповых, окуневых и тресковых (налим) рыб.

Наблюдая в уловах перед нерестом среди рыб старшего возраста особей с гонадами на II, II—III стадиях зрелости, многие исследователи указывали на возможные пропуски нерестовых сезонов. Такие данные имеются о форели, кумже, лососе, семге и арктическом гольце [Дрягин, 1940, 1949; Берг, 1948; Савваитова, 1961; Негоновская, 1964; Решетников, Владимирская, 1964; Даниленко, 1965; Максунов, 1971; Волобуев, 1976; и др.], а из сиговых рыб — о нельме, белорыбице, сиге, муксуне, чире, омуле, пеляди, европейской и сибирской ряпушках [Гладкова, 1930; Дрягин, 1940, 1949; Шапошникова, 1941; Подлесный, 1947; Вовк, 1948а, 1948б; Пробатов, 1950; Москаленко, 1955, 1971; Нейман, 1959; Вотинов, 1960, 1963; Решетников, 1966, 1967, 1968; Горностаева, 1967; Подлесный, Сесягин, 1968; Скрябин, 1969; Кузьмин, 1969; Тяптиргянов, 1972; Иванова, 1974; Коломин, 1974; Кузьмин, Крупкин, 1976; Потапова; 1978; Kennedy, 1953b; Cuerrier, Schultz, 1957; и др.]. В реках Сибири нельма нерестится с перерывами в 3—4 года [Вовк, 1948а, б]. В бассейне Волги перерывы между икрометаниями у белорыбицы составляют 2—3 года. Обычно в течение всей жизни белорыбица нерестится один—два раза, лишь как исключение самки могут откладывать икру трижды [Подлесный, 1947]. У остальных сиговых рыб перерывы между икрометаниями, видимо, равняются 2 годам, т. е. пропускается один нерестовый сезон. Исключение может составить только чир, который для нагула заходит в пойменные озера и во время спада воды может быть отрезанным от основной реки на несколько лет; поскольку чир нерестится только на течении и в реке, то вынужденные пропуски нерестовых сезонов могут составлять и более года.

Помимо косвенных данных о возможных пропусках нереста, есть и прямые наблюдения за развитием половых желез сигалудоги [Лапицкий, 1949], муксуна [Вотинов, 1963], сибирской ряпушки [Иванова, 1974], которые прямо доказывают факт пропуска нереста.

Наши исследования по периодике икрометания у сигов Кольского полуострова мы проводили с контролем своих полевых наблюдений гистологическим анализом гонад. Вся гистологическая часть работы выполнена и опубликована Б. В. Кошелевым [1966, 1971, 1976, 1978]. Пропуск нерестового сезона для каждой сомнительной рыбы устанавливали следующим образом. По уловам определяли возрастной состав преднерестового стада сигов. По каждому озеру имеются данные о времени вступления рыб в нерестовое стадо (см. табл. 13). Из всех рыб с гонадами на II, II—III стадиях выделяли таких, которые по возрасту, размеру и весу значительно превосходили впервые созревающих сигов. Если по данным обратного расчисления эти рыбы в предыдущем году достигали размера и веса впервые созревающих сигов, то их условно относили к рыбам, пропускающим нерестовый период в год лова. Такой анализ также дополнялся анализом жирности, сывороточных белков крови, веса печени и стромы. У некоторых рыб, особенно в возрасте 6+ и 7+, которых можно было отнести и к неполовозрелым, и к рыбам, пропускающим нерестовый сезон, гонады фиксировали раствором Буэна. Гистологический анализ показал, что в большинстве случаев гонады имели четкие следы предыдущего нереста (рис. 27). Значит, эти рыбы действительно нерестились за год до вылова, а в год их поимки пропускали нерестовый сезон. Гистологический анализ гонад сигов проведен по материалам 1962, 1964 и 1965 гг. После окончательного выяснения количества рыб, пропускающих нерестовый сезон, определяли возрастной состав половозрелой части популяции (нерестующие плюс пропускающие) и вычисляли процент рыб, пропускающих нерест (табл. 15, рис. 28).

Следы предыдущего нереста в виде воспаленных кровеносных сосудов на гонадах, в виде отдельных невыметанных икринок хорошо заметны даже визуально до следующей весны. Гистологическая же картина следов предыдущего нереста в виде рассасывающихся фолликулов сохраняется до осени следующего года, т. е. практически год. У молодых неполовозрелых рыб яичник содержит овогонии в состоянии интенсивного деления, овоциты синаптенного пути развития и овоциты фазы однослойного фолликула (стадия зрелости I и II). Из всех рыб с гонадами на II, II—III стадиях зрелости можно выделить половозрелых особей, которые уже нерестовали раньше. У таких рыб в гонадах имеются остатки резорбирующих, невыметанных икринок предыдущего нереста и остатки лопнувших фолликулов на разных стадиях рассасывания [Кошелев, 1966, 1976, 1978].

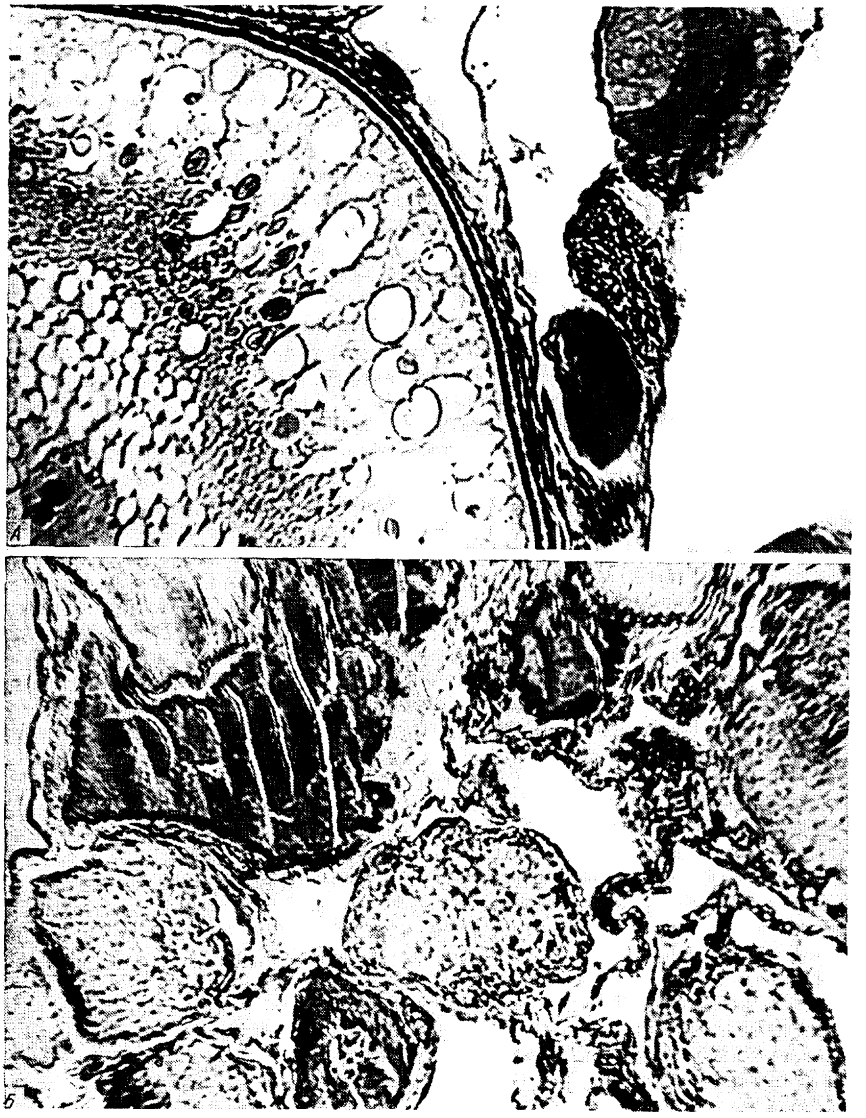


Рис. 27. Срезы яичников сига с ежегодным (*А*) и нерегулярным (*Б*) икрометанием [Кошелев, 1966]

А — сямозерский сиг 27 см длиной в возрасте 5+ (июль 1962); видны сгустки от дегенерирующего *опустевшего фолликула* (*1*), основная масса овоцитов находится в начальной фазе вителлогенеза (конец III стадии). *Б* — малотычинковый сиг Охтозера 31 см длиной в возрасте 6+ (октябрь 1962); видны следы предыдущего икрометания (*1*), основная масса овоцитов находится в стадии однослойного фолликула (пропуск нереста)

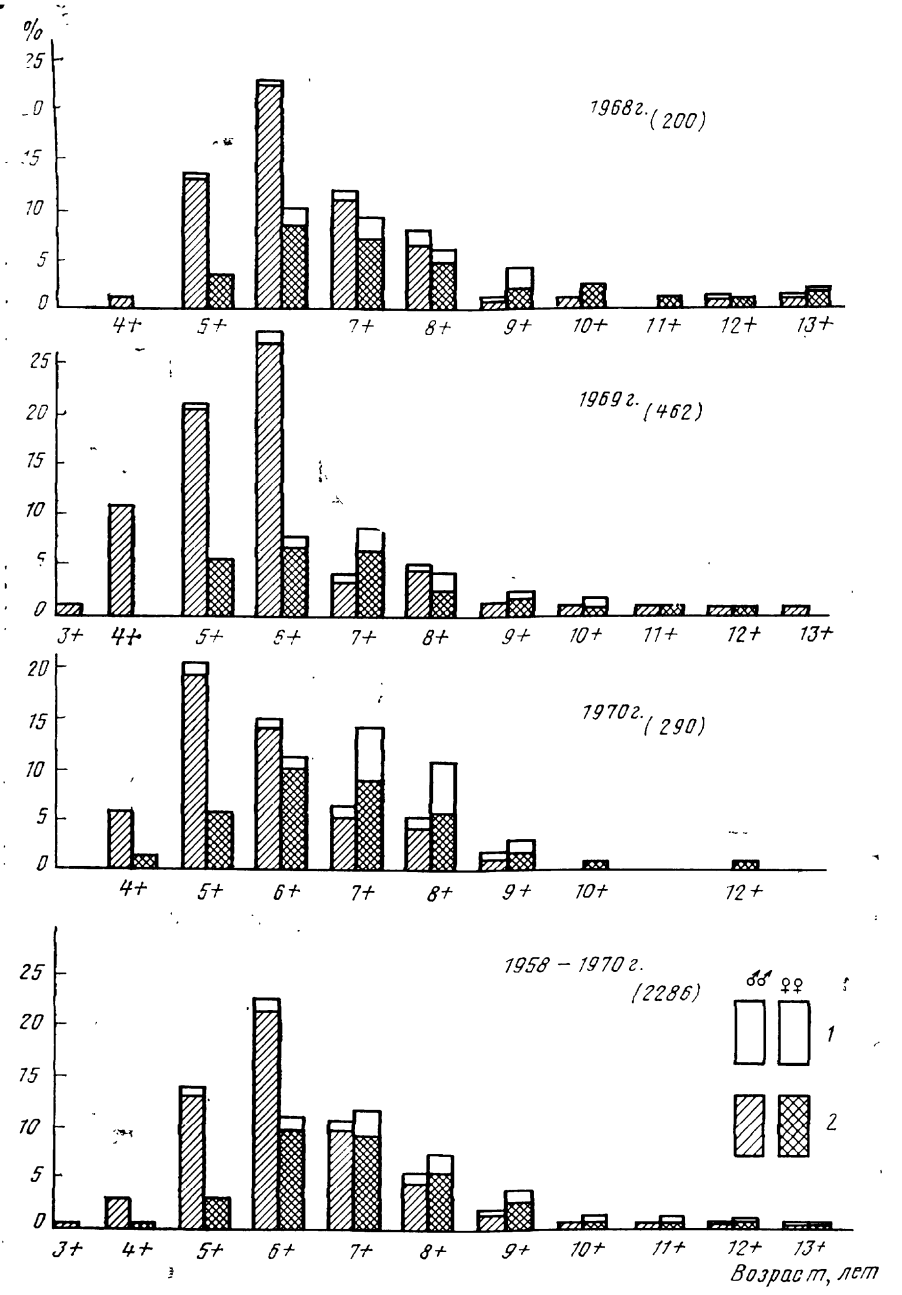


Рис. 28. Возрастной состав половозрелой части популяции сигов Чунозера (по осенним уловам в % от общего числа рыб, указанного в скобках)

1 — рыбы, пропускающие нерест; *2* — половозрелые особи, готовые к нересту

Таблица 15. Количество чунозерских сигов, пропускающих нерестовый сезон (в % от половозрелой части популяции)

Год лова	Возраст, лет								Все возраста	Общее число половозрелых рыб
	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+ и >		
1958	–	5,6	5,6	2,8	2,8	–	1,4	–	18,2	68
1960	–	0,7	2,8	5,6	2,1	0,7	–	0,7	12,6	142
1961	0,8	3,7	4,5	1,6	–	–	–	0,8	11,4	244
1962	–	4,8	7,1	7,0	–	–	–	–	18,9	85
1964	0,3	2,9	3,6	4,6	3,6	1,2	–	–	16,2	281
1965	–	4,0	4,7	4,7	1,3	–	–	–	14,8	149
1966	–	1,4	2,0	7,3	2,0	1,3	–	–	14,0	151
1967	–	1,8	4,5	4,6	3,2	1,8	0,9	–	16,8	219
1968	0,5	2,5	3,5	3,5	2,5	–	1,0	1,0	14,5	198
1969	0,2	2,6	2,8	2,3	1,1	0,4	–	–	9,4	462
1970	0,3	1,7	5,8	4,8	2,4	0,3	–	–	15,3	290
1958—1970 ♂♂	0,3	1,1	1,1	1,2	0,6	–	–	0,1	4,4	1341
♂♀	–	1,5	2,8	2,9	1,4	0,6	0,2	0,2	9,6	945
♀♀	0,3	2,6	3,9	4,1	2,0	0,6	0,2	0,3	14,0	2286

За 11 лет наблюдений количество особей чунозерского сига, пропускающих нерест, колебалось от 9,4 до 18,9%, в среднем 14,0% общего числа половозрелых рыб. Пропуски нерестового сезона чаще наблюдаются у самок (5—14, в среднем 9,6%), чем у самцов (2—8, в среднем 4,4%).

В одни годы (1958, 1962, 1967) количество рыб, пропускающих нерест, было больше, чем в другие. Несомненно, что это связано с условиями нагула. Основной откорм сигов приходится на летне-осенние месяцы, с июня по август; зимой интенсивность питания падает. В годы с хорошими условиями нагула (ранняя весна, раннее вскрытие озера и сравнительно высокая температура воды в летние месяцы) количество рыб, пропускающих нерестовый сезон, было значительно меньше, чем в холодные годы с затяжной весной. В ряду 10-летних наблюдений выделяется 1969 г. как по малому количеству рыб, пропускающих нерест, так и по раннему созреванию рыб.

Подмечена четкая корреляция между суммой средних месячных температур воды за июнь и июль и количеством рыб, пропускающих нерест (рис. 29). Если из общего числа лет исключить аномальный 1969 г., то для остальных 10 лет коэффициент корреляции равен $r=-0{,}71$ (при $P>0{,}95$).

В общей схеме цикл развития половых продуктов у сигов можно представить в следующем виде. Каждое поколение вступает в нерестовое стадо в зависимости от темпа роста отдельных особей: наиболее быстрорастущие — раньше, а тугорослые — на год—два позднее. У рыб, достигших половой зрелости, к осени начинает

увеличиваться вес гонад, и в сентябре—октябре они нерестятся. На следующий год после первого нереста у большинства нерестовавших рыб вновь начинается развитие половых продуктов, и они повторно нерестятся. Однако у некоторых особей на следующий год после нереста происходит только восстановление затраченных энергоресурсов, в первую очередь жира, и гонады этих рыб на протяжении всего года остаются на II стадии. Происходит пропуск нерестового сезона, и повторный нерест бывает через 2 года. Заметим, что нерестовый сезон чаще пропускают рыбы в возрасте 6+, 7+ и 8+, т. е. пропускается второй или третий нерест. Из всей популяции сига Чунозера каждый шестой половозрелый сиг пропускает нерест. На протяжении всей жизни самцы успевают отнереститься 4—6 раз, а каждая самка — всего лишь 3—5 раз. Нерестовое стадо каждый год обновляется наполовину, т. е. после достижения половой зрелости наблюдается довольно высокая естественная смертность (промысловая смертность ничтожно мала и включает только опытный лов).

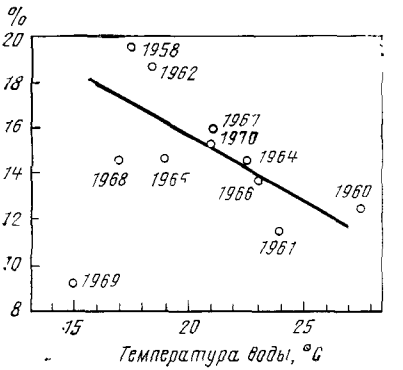


Рис. 29. Связь между количеством сигов, пропускающих нерест, и температурой воды за июнь—июль (Чунозеро)

У сигов с неежегодным нерестом яичник из VI стадии переходит в стадию II (или VI—II). Эта стадия может сохраняться до мая следующего года. Пропуск нереста не вызывает аномалий воспроизводительной системы сигов. Обычно эта задержка выражается в более продолжительном прохождении II стадии, т. е. в более позднем начале вителлогенеза.

В отношении пропуска нерестовых сезонов сигами в других водоемах можно привести самые приближенные данные. Так, в малокормных озерах Чингльс-явр и Кензис-явр, в которых сиги по темпу роста и возрастному составу популяции близки к чунозерскому сигу, количество рыб, пропускающих нерест, колебалось от 8 до 64%, в среднем 30% в Чингльс-явре и около 20% в Кензис-явре. В более кормном Охтозере таких рыб было 16—46%, в среднем 26,2% всех половозрелых рыб в популяции.

В отношении периодичности нереста многотычинковых сигов этих водоемов можно с известной долей вероятности утверждать, что у многотычинкового сига Чингльс-явра нерест ежегодный, по нашим материалам пропусков нереста не зарегистрировано. Среди многотычинкового сига Охтозера, возможно, имеются особи с двухгодичной цикликой развития гонад, так как в наших сборах были самки в возрасте 6+ и 8+ с гонадами на II стадии зрелости в преднерестовое время. По нашим наблюдениям, вероятно, в массе еже-

годный нерест имеется и у многотычинкового сига Сямозера, хотя по наблюдениям В. Ф. Титовой [1973] в некоторые годы возможны пропуски нереста и у этого сига.

Таким образом, пропуски нерестовых сезонов у сигов в северных водоемах — обычное явление. В первую очередь они обусловлены коротким вегетационным периодом, так как почти у всех сигов, акклиматизированных в южных водоемах, нерест ежегодный. Двух- или одногодичная цикличка развития половых продуктов у сигов в водоемах Севера прежде всего связана с принадлежностью к экологической форме: у большинства многотычинковых сигов-планктофагов с коротким жизненным циклом нерест ежегодный. Пропуски нереста у малотычинковых сигов-бентофагов зависят от возраста, пола, условий нагула и находятся в тесной зависимости от физиологического состояния рыбы.

Сезонные изменения веса гонад. Все сиговые рыбы имеют осенний или осенне-зимний нерест, в некоторых случаях вымет икры может сдвигаться на конец зимы — начало весны (весненерестящиеся ряпушки и баунтовские сиги). Большинство речных сигов Кольского полуострова нерестится в октябре-ноябре, а большинство озерных — с октября по январь [Крогиус, 1926, 1928; Берг, Правдин, 1948; Владимирская, 1956; Рыбы Мурманской области, 1966; Решетников, 1966; Большие озера..., 1975]. Икрометание одноразовое, но период нереста длится 2—3 недели. Это достигается за счет неодновременного перехода самок на IV—V стадию зрелости [Кошелев, 1976, 1978]. В других водоемах это происходит за счет значительного удлинения IV стадии зрелости гонад в течение полового цикла. Завершающие процессы сперматогенеза протекают незадолго до размножения сига, причем перед самым нерестом у самцов происходит некоторое снижение коэффициента зрелости — возможно, за счет обезвоживания гонад. Обычно один самец нерестится с несколькими самками, поэтому снижение коэффициента зрелости происходит постепенно. Порционность нереста самцов достигается тем, что выведение зрелых половых клеток из семенников происходит по частям. Интересно отметить, что сам семенник во время нереста обычно находится на стадиях IV—V или IV (стенки не оплывают при разрезе), но в ампуле в конце семенного канальца всегда имеется немного зрелой спермы и при легком надавливании на брюшко она вытекает из тела рыбы.

У сиговых, как и у большинства рыб с осенним икрометанием [Дрягин, 1949], гонады начинают интенсивно увеличиваться в весе за 1,5—2 месяца до начала нереста (рис. 30). Резкое возрастание веса гонад начинается в конце августа — начале сентября, т. е. сиговые рыбы имеют короткий период накопления питательных веществ в овоцитах.

Отметим, что практически во все летне-осенние месяцы можно выделить сигов, пропускающих нерест. Весной (в мае) по внешнему виду гонад легко выделяются сиги, нерестовавшие прошлой осенью (VI—II стадия зрелости), молодые, еще неполовозрелые

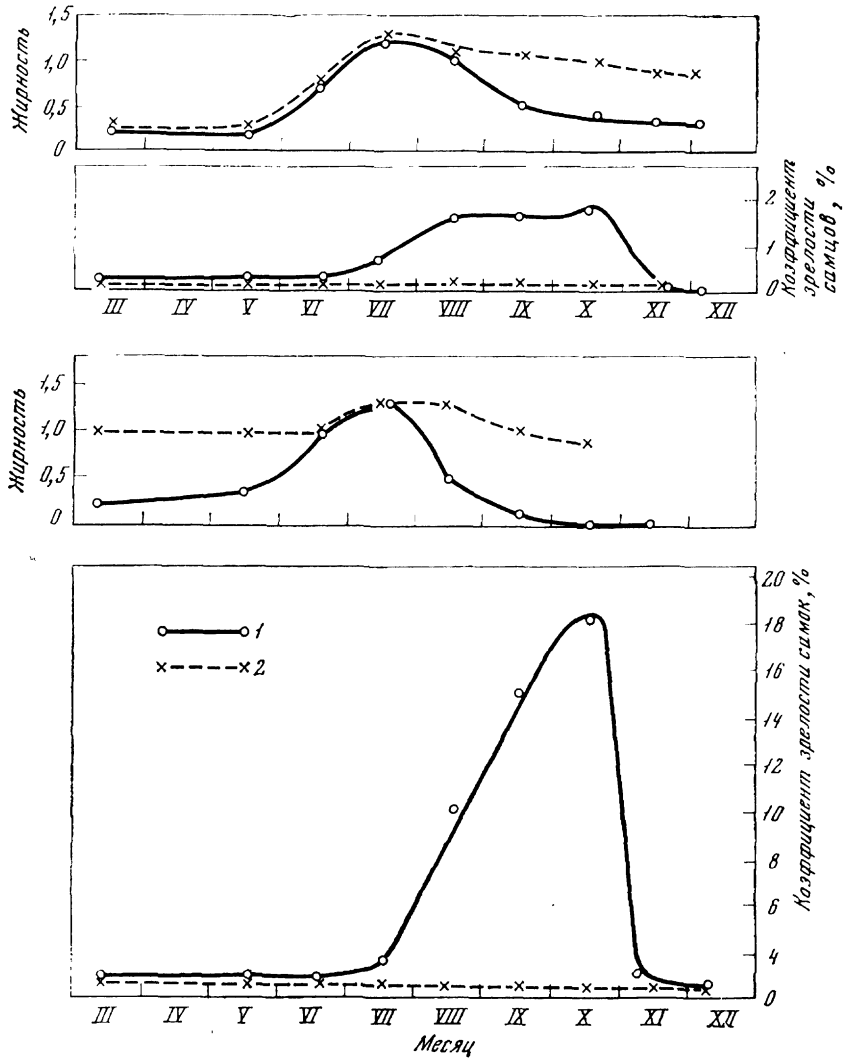


Рис. 30. Сезонные изменения коэффициента зрелости и количества жира на внутренностях (по 5-балльной шкале) у сигов Чунозера

Вверху — самцы, внизу — самки; *1* — созревающие и нерестящиеся особи; *2* — рыбы, *пропускающие нерест*

рыбы (II) и сиги, пропускавшие нерест в прошлую осень (II—III). Характерными признаками этих трех групп служат различия внешнего вида гонад и значение коэффициента зрелости. Ниже приводятся значения коэффициента зрелости чунозерского сига (май 1970) *.

* Значение коэффициента зрелости дается как отношение веса гонад к весу порки, в %.

Пол и стадия зрелости		Коэффициент зрелости		Число рыб
		пределы	$\bar{X}\pm m$	
♂♂	II	0,1–0,7	0,33±0,016	41
♂♂	VI–II	0,1–0,6	0,36±0,019	23
♀♀	II	0,5–1,5	0,81±0,113	8
♀♀	VI–II	0,1–2,5	1,20±0,310	19
♀♀	II–III	0,5–6,5	2,02±0,160	43

У самок, пропускавших нерест, высокое значение коэффициента зрелости сохраняется в июне—июле; в августе они уже имеют хорошо развитые гонады, и в конце сентября коэффициент зрелости приближается к максимуму. У самцов увеличение веса гонад начинается чуть раньше и в начале августа коэффициент зрелости достигает высокого значения. За все годы наблюдений коэффициент зрелости чунозерских сигов у самцов, готовых к нересту, колебался от 1 до 4%, составляя в среднем 2% от веса порки. У самок коэффициент зрелости возрастает к концу августа — 5—19 (в среднем 10,6%), в сентябре достигает 9—27 (в среднем 15,7%) и в октябре — 12—30 (в среднем 18,3%). Нерест чунозерского сига бывает в конце сентября — начале октября, когда температура воды снижается до 6° и ниже. В озерах Швеции нерест сигов происходит при температуре от +4 до +0,5° [Fabricius, 1950]. Нерестилища сига в Чунозере находятся на глубине 4—10 м, дно песчаное. Часть сигов поднимается на нерест в реку Верхняя Чуна.

У самцов во время нереста развивается брачный наряд в виде жемчужных органов на голове и в виде продольных роговых бугорков по бокам тела. В это время самцов легко отличить от самок по внешнему виду. Развитие брачного наряда характерно для всех сиговых рыб. У вальков (р. *Prosopium*) не бывает эпителиальных бугорков на голове, но зато брюшко приобретает желтовато-кремовый цвет и парные плавники становятся ярко-оранжевого цвета.

На примере сигов Чунозера рассмотрим основные сезонные изменения показателей крови, жирности и веса печени в связи с созреванием.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У СИГОВ В ПРОЦЕССЕ СОЗРЕВАНИЯ ГОНАД

Сезонные изменения белкового состава сыворотки крови. Функция сывороточных белков крови рыб до сих пор точно не выяснена; полагают, что они в основном выполняют в организме рыб те же функции, что и белки высших позвоночных. Установлено, что сывороточные α- и β-глобулины выполняют *липидотранспортную* функцию: переносят жиры, углеводороды, жирорастворимые витамины, гормоны, микроэлементы. Альбумины переносят ацетиллированные аминокислоты, жирные кислоты, кальций, сульфамид-

ные препараты, токсичные вещества. Вероятно, γ-глобулины в организме животных несут защитную функцию [Cushing, 1970].

Известно, что общее количество белка и процентное соотношение различных фракций в сыворотке крови непостоянно. Одним из решающих факторов, влияющих на соотношение белковых фракций, является процесс созревания половых продуктов. Интересно, что у неполовозрелых рыб и у половозрелых особей с гонадами на II и II—III стадиях зрелости не отмечено значительных различий в белковой картине крови [Кирсипуу, 1969; Шульман, Куликова, 1966; Новиков, Решетников, 1969; Новиков, 1970; Шатуновский, Новиков, 1971; Drilhon, Fine, 1963; и др.].

Остановимся на анализе сезонных изменений состава сывороточных белков крови сига Чунозера, уделив особое внимание процессам, связанным с созреванием гонад. Более подробно эти вопросы разбираются в специальных исследованиях [Новиков, Решетников, 1969; Решетников и др., 1970; Reshetnikov, 1976]. Анализ сезонных изменений сывороточных белков крови сигов основан на методике горизонтального электрофореза на агаре с мединал-вероналовым буфером [Грабар, Буртэн, 1963]. Для анализа взяты рыбы среднего размера — 27—37 см длиной, весом 200—600 г в возрасте от 4+ до 10+.

Возрастные изменения картины сывороточных белков крови отмечены только в количестве альбуминов, которое, как известно на примере многих видов рыб, уменьшается с возрастом. Так, и по нашим данным, у несозревающих самок отмечается слабая тенденция к снижению количества альбуминов с возрастом рыб.

Возраст, лет	Вес рыбы, г	Альбумины, %
7+	228–285	35,3±1,6
8+	232–309	34,8±0,9
9+	250–417	32,5±2,6

Соотношение белковых фракций у неполовозрелых самцов и самок остается удивительно постоянным на протяжении 4 месяцев (рис. 31). Отмечены только незначительные колебания количества альбуминов. Анализ сезонных изменений процентного состава фракций показывает, что наибольшее содержание альбуминов приходится на период откорма (июнь — июль). В отличие от самок у неполовозрелых самцов в сентябре α-глобулины плохо делятся на подфракции, что, возможно, связано с повышенным содержанием в крови липидов; липиды образуют с белками крови непрочные комплексы и затрудняют разделение α-глобулинов. У молодых и неполовозрелых рыб липиды крови обычно связаны с альбуминами, а у созревающих самок большое количество липидов крови имеет ту же электрофоретическую подвижность, что и β_1-глобулины (рис. 32).

Созревающие самки и самцы сига Чунозера имеют постоянное количество белковых фракций в сыворотке крови. Содержание

общего белка также меняется незначительно (средняя и ошибка средней в г%).

	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Самки	5,8±1,2	5,5±0,4	6,8±0,3	6,8±0,3
Самцы	5,7±0,3	5,7±0,2	6,0±0,4	6,3±0,3

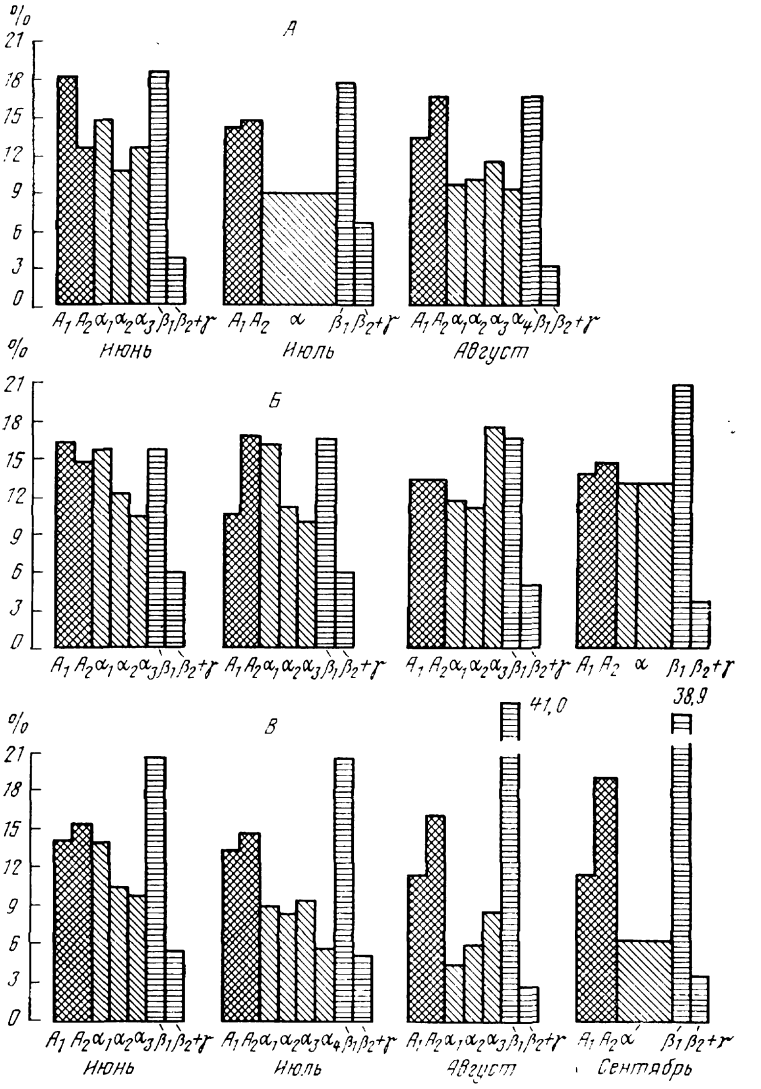


Рис. 31. Изменение соотношения белковых фракций сыворотки крови у неполовозрелых самок (*А*), неполовозрелых самцов (*Б*) и половозрелых созревающих самок (*В*) сига Чунозера в летне-осенний период [Решетников и др., 1970]

A_1, A_2 и A_3 — альбумины; α, β, γ-глобулины

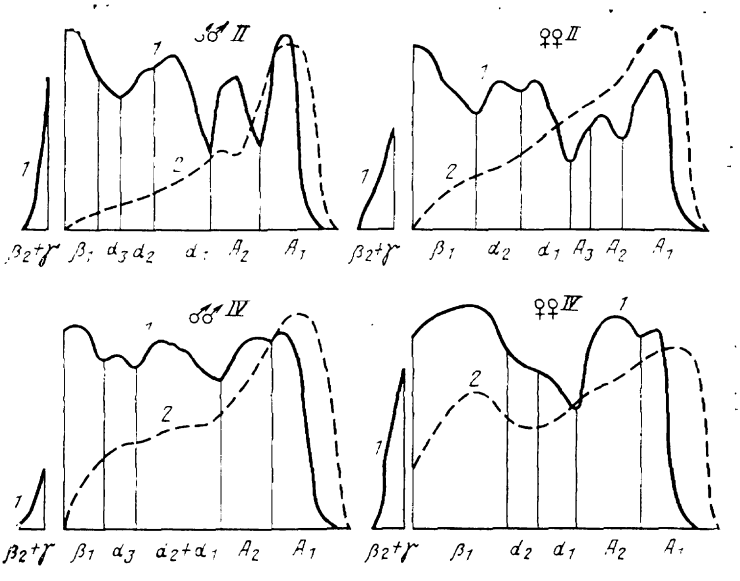


Рис. 32. Денситограммы белковых фракций (*1*) и липидов (*2*) сыворотки крови сигов Чунозера [по: Решетников и др., 1970]

Пол и стадии зрелости гонад указаны на рисунке

Изменения обмена веществ, происходящие у самцов в процессе созревания гонад, много меньше, чем у самок (см. рис. 32, 33). У созревающих самок в крови увеличивается содержание липидов, α-глобулиновая фракция в сентябре плохо разделяется на подфракции. Кроме того, общее количество белка в крови самок при переходе гонад на IV стадию зрелости не только не снижается, как это обнаружено у многих других видов рыб, а даже несколько увеличивается: у созревающих самок в августе—сентябре возрастает доля β_1-глобулина (см. рис. 32), а абсолютное количество β-глобулинов возрастает почти вдвое (54%) [1]. Одновременно в крови созревающих самок появляются новые липиды, имеющие ту же подвижность, что и β_1-глобулины (см. рис. 32). Эта новая липидная фракция появляется в августе у созревающих самок и отсутствует у всех остальных групп сига (по крайней мере, в такой степени, как у созревающих самок). У неполовозрелых рыб и созревающих самцов липиды переносятся в основном альбуминами или α-глобулинами, а в области β_1-глобулинов такого большого количества липидов никогда не отмечалось. Все это позволяет предполагать появление в крови созревающих самок нового липопротеида.

[1] Подобное явление отмечено у созревающих самок озерного гольца *Salvelinus fontinalis* [Love, 1970, fig. 28], пеляди и волховского сига [Черникова, 1967].

Таким образом, сезонные изменения белковых фракций сыворотки крови тесно связаны с нагулом, созреванием и накоплениями жира сигов. Сравнительный анализ сывороточных белков крови сигов из других водоемов Кольского полуострова (р. Воронья, оз. Подпахтинское) и оз. Севан показал, что по качественному составу сывороточные белки всех исследованных форм идентичны [Новиков, Решетников, 1969]. Примерно сходные сезонные изменения состава сывороточных белков крови отмечали для сиговых и другие авторы [Черникова, 1967; Ирискин, 1972; Booke, 1964; Fuller et al., 1976; и др.]. Одновременно с изменениями картины белков крови в процессе созревания гонад увеличивается активность и щитовидной железы, что было показано на примере наших сигов [Зайцев, 1971].

Сезонные изменения жирности сигов. Жиры в организме рыб — основной источник энергии, которая необходима для обеспечения процессов линейного и весового роста, для созревания гонад, для миграций и т. п. Жиры входят в состав тканей в виде структурных образований в протоплазме либо в виде отложений запасного и резервного жира. У различных видов рыб жир депонируется в самых разнообразных органах и тканях.

У сигов жир прежде всего накапливается в полости тела (на кишечнике, вокруг пилорических придатков) и в мускулатуре. По характеру отложения жира сиги, по терминологии Ф. Моравы [Morawa, 1954, 1956, 1960], стоят ближе к «жирным рыбам». Однако по общему количеству жира среди сиговых рыб много видов, которые скорее относятся к рыбам с относительно невысокой жирностью. В этом смысле и сиг Чунозера не может быть отнесен к «жирным» рыбам, поскольку в среднем жирность тела у него колеблется от 1 до 10% сырого веса тела. В целом же большинство крупных видов сиговых рыб имеет 5—15% жира (табл. 16) и относится к группе среднежирных и жирных рыб.

В настоящее время накоплено много данных о связи между созреванием рыб и накоплением жира. Именно особенности накопления жира во многом определяют особенности созревания рыб и время их вступления в нерестовое стадо. Обзоры подобного рода работ проведены рядом зарубежных [Ловерн, 1953; Lüman, 1955; Love, 1970] и советских исследователей [Шульман, 1960, 1972; Шатуновский, 1963; Белянина, Макарова, 1965; Белянина, 1966; Липская, 1967; Лапин, 1971; Никольский, 1974; и др.]. По отношению к сиговым рыбам наиболее полно эти вопросы разобраны на примере сига и европейской ряпушки [Маликова, Никаноров, 1961; Решетников, 1967, 1968, 1969, 1973; Потапова и др., 1975; Решетников и др., 1970, 1971; Лизенко, 1973; Чеченков, 1973а, 1973б, Решетников, Ермохин, 1975; Болотова, 1976; и др.].

На примере сигов показано, что наступление половой зрелости связано не только с достижением рыбой определенного размера и возраста, но и с определенным уровнем жировых запасов. После достижения половой зрелости меняется соотношение между

Таблица 16. Химический состав тела сиговых рыб [по: Клейменов, 1971] (в % к общему весу, осредненные данные)

Вид, район	Жир, %		Протеин, % (N6,25)	Минеральные вещества, %	Влага, %	Калорийность, ккал/кг
	колебания	$\bar{X}$				
Белорыбица, Волга	–	21,0	20,0	2,0	57,0	2773
Нельма, Сибирь	2–14	10,9	19,0	1,1	69,0	1900
Омуль »	1–18	11,1	19,5	1,1	68,3	1832
Пелядь »	7–15	11,0	18,5	4,0	66,5	1782
Тугун, р. Сосьва	7–14	10,8	19,3	1,7	68,2	1796
Тугун, р. Енисей	–	10,6	19,8	1,4	68,2	1794
Муксун, Сибирь	6–13	9,4	17,6	1,2	71,8	1598
Ряпушка сибирская	3–11	7,0	17,6	1,4	74,0	1418
Чир, Сибирь	1–9	5,3	18,1	1,2	75,4	1230
Сиг ладожский	7–10	8,3	19,1	1,2	71,4	1700
» волховский	–	7,5	19,0	1,2	72,3	1476
» балтийский	7–10	8,7	19,2	1,2	70,9	1559
Сиг-пыжьян, р. Печора	–	5,0	18,0	1,0	76,0	1203
Сиг-пыжьян, р. Обь	2–9	5,2	17,7	1,3	75,8	1214
Сиг-пыжьян, р. Колыма	2–6	4,0	17,5	1,2	77,3	677
Сиг баргузинский	–	3,0	19,0	1,0	77,0	1058
» чунозерский *	1–5	2,0	18,24	1–2 **	74–77	1000 *
» севанский *	2–15	8,5	15–21	1–2 **	65–72	1600 *

* Наши данные, средние за период нагула. ** Расчисленные данные.

белковым и жировым обменом, после первого икрометания возрастает жирность сигов. Сезонные изменения жирности сига Чунозера представлены на рис. 33.

Минимальная жирность у сига отмечается после зимовки (апрель — май), уровень жирности определяется условиями нагула в предыдущий год и условиями зимовки. В начале периода открытой воды начинается нагул сига, интенсивное жиронакопление приходится на вторую половину лета, причем сначала жир откладывается на внутренностях, главным образом вокруг кишечника, а затем переходит в мышцы и гонады. К началу нерестового сезона жирность всех сигов достигает максимального значения. Накопленный жир расходуется на созревание гонад и на покрытие энергетических затрат во время нереста.

У молодых неполовозрелых рыб (группа I на рис. 33) в течение всего летне-осеннего периода идет накопление жира и к осени КОЖ достигает 1,1—1,3%. Распределение жира по органам в течение всего этого периода остается примерно постоянным: 75—80% всего жира находится в мышцах, 2—4% — в гонадах, 10—14% — на кишечнике и 1—2% — в печени. Наши данные показы-

вают, что печень у сигов не имеет большого значения в качестве жирового депо, поскольку у всех сигов в ней бывает не более 2—3% от общего количества жира.

У созревающих самцов (группа II) наблюдается похожее жиронакопление, но в отличие от молодых особей у созревающих самцов осенью уменьшается количество полостного жира, который частично переходит в гонады. Жирность гонад возрастает до 20% (у неполовозрелых она ниже). Жирность мышц практически остается на уровне жирности мышц у молодых особей и составляет 4—6% жира в пересчете на сухой вес или 1,0—1,5% — на сырой вес. К началу нереста КОЖ достигает 1,2—1,3%, но абсолютное количество жира у созревающих самцов выше, чем у неполовозрелых рыб, поскольку они имеют бóльшую массу тела. Распределение жира по органам сходно с таковым у неполовозрелых особей: 83% в мышцах, 10% в гонадах, 7% на кишечнике и 1% в печени.

Самки, которые готовятся к нересту (III группа на рис. 33), по уровню жира в весенний период практически мало отличаются от остальных рыб. Во время нагула они быстро жиреют, причем сначала жир откладывается на кишечнике и в мышцах. Но уже с июля начинает возрастать жирность гонад, и перед нерестом основная доля жира у таких самок концентрируется в гонадах (69%) и только третья часть жира (29%) остается в теле; почти совсем нет жира на кишечнике (1%) и в печени (1%). Жирность гонад достигает 21% на сухой вес.

Примерно такие же показатели жирности икры отмечены у ряпушки [Потапова, Титова, 1969]. Это намного больше, чем показатели жирности икры у лососей родов *Salmo* и *Oncorhynchus*, у которых жирность текучей икры составляет 6—12% в пересчете на сухой вес [Смирнов и др., 1968]. Помимо жира, в зрелой икре сиговых рыб содержится 60—70% воды, 16—20% белка, незначительное количество углеводов и нуклеиновых кислот. Более полный химический состав икры приводит А. С. Гинзбург [1968]. В соответствии с разным содержанием белков и жиров энергетические свойства икры разных видов лососевидных рыб существенно различаются.

У созревающих и нерестящихся самок значительная часть жира уходит из организма вместе с икрой. По нашим подсчетам, во время нереста самки сига теряют около 65% всего жира, бóльшая часть которого уходит вместе с половыми продуктами и меньшая часть расходуется на покрытие энергетических затрат во время нереста. У самцов же, наоборот, жир в основном расходуется в процессе нереста. Сходные затраты на нерест приводятся и для других видов рыб [Белянина, Макарова, 1965; Белянина, 1966].

Большие энергетические затраты во время нереста сильно истощают организм сигов. Вероятно, в этот период происходит и основная гибель сиговых рыб. Мы отмечали массовую гибель сибирской ряпушки после нереста в р. Анадырь осенью 1972 г. Обессиленные

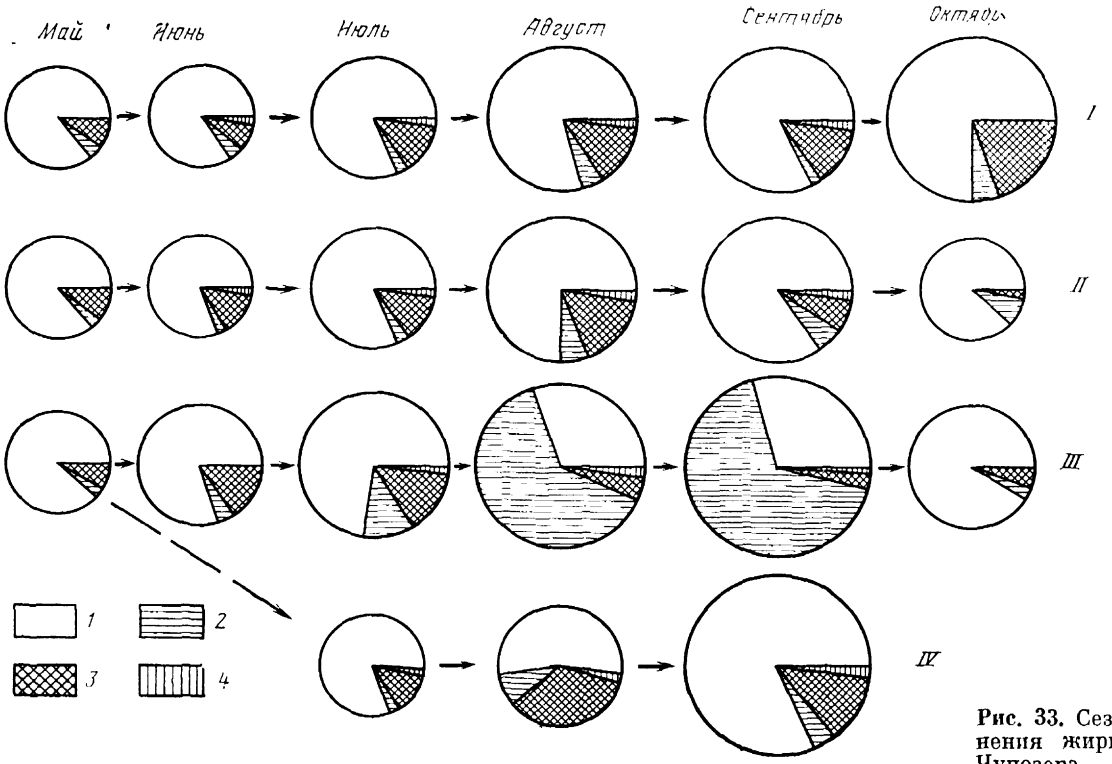


Рис. 33. Сезонные изменения жирности сигов Чупозера

Площадь круга соответствует коэффициенту общей жирности в каждом месяце. Секторами каждого круга показано количество жира в мышцах (*1*), гонадах (*2*), на кишечнике (*3*) и в печени (*4*). *I* — неполовозрелые самцы и самки; *II* — созревающие самцы; *III* — созревающие самки; *IV* — самки, пропускающие нерест [Reshetnikov, 1976]

Таблица 17. Изменение относительного веса печени сига Чунозера в *летне-осенний период*

Пол и стадия зрелости	Май	Июнь	Июль
Неполовозрелые самцы, II	0,6–1,4 0,98±0,03	0,5–1,1 0,83±0,03	0,5–1,1 0,75±0,03
Созревающие самцы, VI–II, II, III, IV, V	0.6–1,5 0.98±0,04	0,4–1,5 0,90±0,04	0,4–1,3 0,82±0,08
Неполовозрелые самки, II	0,8–1,6 1.00±0,13	0,7–1,1 0,90±0,05	0,5–1,1 0,81±0,06
Самки, *пропускающие нерест*, II–III	0,6–2,0 1.23±0,05	0,8–1,2 0,99±0,04	0,8–1,4 1,09±0,05
Созревающие самки, VI–II, II, III, IV, V	0,6–0,8 1,11±0,07	0,5–1,7 1,04±0,04	0,7–1,8 1,08±0,05
Число рыб	122	93	73

Примечание. Первая строка цифр — пределы колебаний, вторая — среднее значение и ошибка средней.

после нереста рыбы выносились на перекаты, выбрасывались на мелководья и в массовом количестве поедались налимом и хищными птицами. Много погибших ряпушек лежало по берегам. У сигов подобные явления не описаны. Однако нерест сигов настолько сильно истощает организм, что на следующий год некоторые из них вынуждены пропускать нерестовый сезон. У таких особей в течение следующего после нереста года гонады остаются на II—III стадии зрелости, они восстанавливают израсходованные ресурсы и накапливают жир (группа IV на рис. 33). Пропуски нерестовых сезонов встречаются чаще у молодых, менее жирных рыб (после первого нереста) и наблюдаются чаще у самок, которые почти полностью расходуют свои жировые запасы.

Таким образом, особенности жиронакопления у сигов тесно связаны с созреванием гонад, начало полового созревания — не только с достижением рыбой определенного возраста и размера, но и с определенным уровнем жировых запасов. Повторный нерест у сигов наступает в том случае, если рыба после нереста и зимовки имеет к началу нового нагульного сезона достаточные жировые запасы. Естественно, что этот уровень специфичен для каждой популяции. Так, для мелких и тощих чунозерских сигов коэффициент общей жирности (КОЖ) должен быть не ниже 1%, а у крупных севанских сигов — не ниже 3%, чтобы рыба имела возможность нереститься в данном году (III путь на рис. 33).

Роль печени в период созревания половых продуктов. Одновременно с созреванием гонад отмечено увеличение веса печени у

Август	Сентябрь	Октябрь
0,5–1,2 0,83±0,02	0,3–1,3 0,81±0,01	0,6–1,1 0,88±0,04
0,5–1,2 0.79±0,02	0,4–1,4 0,76±0,01	0,6–1,4 0,87±0,06
0,6–1,2 0,84±0,01	0,5–1,4 0,83±0,01	0,7–1,0 0,85±0,05
0,7–1,4 1,07±0,06	0,6–1,7 0,98±0,03	0,7–1,1 0,93±0,05
1,1–3,0 1,82±0,05	0,9–3,3 1,76±0,02	0,8–1,9 1,25±0,01
218	947	39

созревающих самок. Резкое увеличение абсолютного и относительного веса печени (отношение веса печени к весу рыбы без внутренностей) происходит в августе, когда гонады созревающих самок переходят на III стадию зрелости и их вес начинает быстро возрастать (табл. 17). Одновременно в сыворотке крови сигов резко увеличивается доля β-глобулиновой фракции и появляется много липидов [Reshetnikov, 1976].

Известно, что одними из важнейших функций печени являются выработка желчи и обезвреживание ядовитых веществ; кроме того, в печени рыб откладываются некоторые запасы гликогена для регулирования уровня сахара в крови. У тресковых и бычковых рыб печень выполняет функцию жирового депо. Возможно, перед началом вителлогенеза в печени некоторых видов рыб идет накопление белка и углеводов, которые затем расходуются на рост гонад. У лососевых рыб основные запасы жира концентрируются не в печени, а в полости тела и в мышцах, лишь у ручьевой форели и некоторых других лососей жир частично может откладываться и в печени [Факторович, 1967]. Обычно даже в период длительного голодания у лососевых рыб жиры печени не расходуются как материал для поддержания обмена, за исключением проходных лососей.

Печень как депо жира у сиговых рыб не имеет большого значения. Однако несомненно и другое, что к моменту нереста резко возрастает функциональная активность печени и увеличивается ее вес (см. табл. 17). Увеличение веса печени во время развития гонад отмечалось у многих видов рыб, амфибий, рептилий и птиц [Кривобок, 1964]. Мы отмечали увеличение веса печени у созревающих самок семги, кумжи, форели, хариуса, арктического гольца [Новиков, Решетников, 1969; Решетников и др., 1971] и у всех сиговых рыб, с которыми приходилось работать в полевых условиях (валек, нельма, чир, сибирская ряпушка, европейская ряпушка и различные формы сига).

В период интенсивного роста гонад в крови самок появляется новый липопротеид, названный Ванстон и Хо [Vanstone, Chung-Wai Ho, 1961] сывороточным вителлином. Иногда его еще называют оовителлином или протеином созревающих самок, который

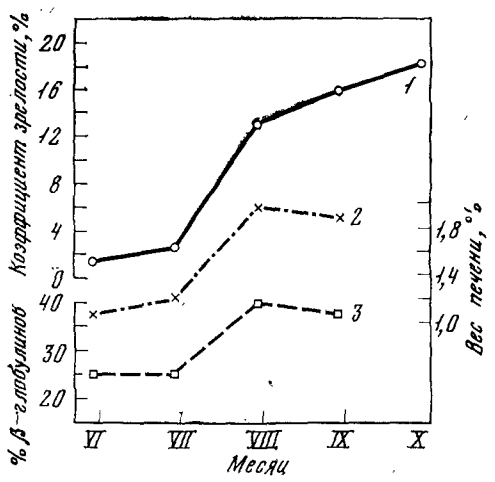


Рис. 34. Изменение коэффициента зрелости (*1*), относительного веса печени (*2*) и процентного соотношения β-глобулинов в сыворотке крови (*3*) у созревающих самок сига Чуно-зера в летне-осенний период [Reshetnikov, 1976]

отмечен в крови сельдей и лососей. Отметим, что этот оовителлин обнаружен только в сыворотке крови созревающих самок и не найден ни у самцов, ни у неполовозрелых рыб. При различных методах анализа он имеет различную электрофоретическую подвижность но, как правило, это медленно движущийся липопротеид. В нашем случае новый липопротеид имеет ту же электрофоретическую подвижность, что и β_1-глобулин (см. рис. 32). Поскольку у сигов эта липидная фракция впервые появляется в августе—сентябре и обнаружена только у созревающих самок, то с большой долей вероятности можно утверждать, что этот липопротеид является оовителлином. Поэтому увеличение веса печени у созревающих самок связано с повышением ее активности и синтезом в ней новых белков.

Таким образом, можно дать следующую схему участия печени в процессе созревания гонад. Под воздействием женского полового гормона одновременно с увеличением веса гонад резко возрастает функциональная активность печени, повышаются ее вес и метаболическая активность. Возможно, это увеличение активности печени вызвано деятельностью фолликулина [Zahnd, 1959]. В печени начинает синтезироваться новый липопротеид, который кровью (у сигов это β-глобулиновая фракция) транспортируется в овоциты, где и используется для интенсивного роста гонад. У сигов увеличение веса гонад, возрастание доли β-глобулинов и увеличение веса печени начинаются почти одновременно (рис. 34). По-видимому, возрастание доли тяжелых глобулиновых фракций за счет появления в крови сывороточного оовителлина в период созревания гонад — общая закономерность для всех рыб.

На примере сигов показано, что наступление половой зрелости связано не только с достижением рыбой определенного возраста и

размера, но и с определенным уровнем жировых запасов. После достижения половозрелости меняется соотношение между белковым и жировым обменом в сторону преобладания последнего.

В водоемах Севера цикл развития гонад у сиговых рыб может длиться не один год, а более; при ежегодном нересте всей популяции некоторые особи могут пропускать один или несколько нерестовых сезонов. У нельмы цикл повторного созревания гонад длится 3—4 года, у чира — 2—4 года, у остальных сиговых рыб он может растягиваться на 2 года. Пропуски переста у малотычинковых сигов составляют 15—30% от числа всех половозрелых рыб в популяции. В годы с затяжной весной и холодным летом количество особей, пропускающих нерест, увеличивается. Обычно пропуски переста отмечены чаще у самок; как правило, пропускается второй или третий нерестовый сезон. На протяжении всей жизни сиги успевают отнереститься только 4—6 раз. Во многих водоемах нерестовое стадо сигов почти наполовину состоит из впервые нерестующих рыб.

Пропуски переста у сиговых рыб в северных водоемах — обычное явление. Периодичность икрометания тесно связана с условиями жизни сигов, их питанием, ростом и характером накопления жира.

Отмечены большие изменения состава сывороточных белков крови и характера жиронакопления у созревающих рыб. В крови созревающих самок появляется новый липопротеид, который имеет ту же электрофоретическую подвижность, что и тяжелые глобулиновые фракции.

Логическим завершением исследования всех рассмотренных вопросов экологии является анализ роли сиговых рыб в северных экосистемах (гл. VIII).

ГЛАВА ПЯТАЯ

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ СИГОВЫХ РЫБ СРЕДИ ГРУППЫ ЛОСОСЕВИДНЫХ

Раньше большинство исследователей рассматривало лососевых рыб и близкие к ним семейства как подотряд Salmonoidei отряда сельдеобразных [Берг, 1955; Regan, 1913, 1914]. Классификация лососевидных в последнее время претерпела большие изменения, и все больше авторов склонны выделять их в самостоятельный отряд Salmoniformes [Расс, Линдберг, 1971; Световидов и др., 1975; Gosline, 1960; Greenwood et al., 1966; Nybelin, 1971; Rosen, 1974]. В отряд лососеобразных включаются следующие подотряды: Salmonoidei, Argentinoidei, Galaxioidei Stomiatoidei, Esocoidei, Astronesthoidei, Alepocephaloidei, Macristioidei. В настоящее время нет общепринятой точки зрения на систему подотряда лососевидных рыб (Salmonoidei) и разные авторы в этот подотряд объединяют неодинаковое число семейств. На основании анализа морфологических (в основном остеологических) признаков некоторые авторы включают в подотряд Salmonoidei только три семейства: Salmonidae (включая сюда Coregonidae и Thymallidae), Osmeridae, Plecoglossidae [Световидов и др., 1975; Greenwood et al., 1966]. Подробный исторический обзор разных точек зрения дается в книге Л. С. Берга [1955] и в ряде статей [Световидов и др., 1975; Norden, 1961].

Много разногласий вызывает установление таксономического ранга лососевых, сиговых, хариусовых и корюшковых рыб, особенно много противоречивых точек зрения высказано о положении корюшковых, которых некоторые склонны отделять от лососевых и придавать им ранг надсемейства [Gosline, 1960] или даже подотряда [Расс, Линдберг, 1971; Weitzmann, 1967; McDowall, 1969]. Поэтому имеет смысл разобрать более подробно положение всех этих групп: лососевые, сиговые, хариусовые, корюшковые — в системах разных авторов.

Сиговые рыбы были выделены из лососевых в самостоятельное семейство Coregonidae Копом [Cope, 1872] в основном потому, что теменные кости у сиговых соединены по средней линии, а у лососевых разделены верхнезатылочной. Им же были выделены в самостоятельное семейство и хариусовые по длинному спинному плавнику (более 17 ветвистых лучей) и по присутствию эпиплевральных отростков на передних ребрах. Сначала выделение хариусовых признали [Gill, 1893, 1895; Jordan, Evermann, 1896],

но позднее сиговые и хариусовые вновь были введены в сем. Salmonidae.

Риген [Regan, 1914] в подотряде лососевидных выделял семейства Osmeridae и Salmonidae, причем последнее подразделялось на подсемейства Salmoninae (рыбы с крупными зубами, разъединенными теменными костями, мелкой чешуей) и Coregoninae (рыбы с крупной чешуей, слабыми зубами и соединенными теменными костями). Хариусовые относились в подсемейство Coregoninae из-за слабого развития зубов, срастания теменных костей и крупной чешуи.

В. В. Чернавин [Чернавин, 1923; Tchernavin, 1939] выделяет хариусовых в самостоятельное семейство (но близкородственное лососевым) на том основании, что у них нет орбитосфеноида (*orbitosphenoideum*), а от корюшковых хариусовые отличаются отсутствием зубов на мезоптеригоиде (*mesopterigoideum*).

Л. С. Берг [1926, 1932, 1948, 1955] признал правомочным выделение хариусовых в самостоятельное семейство Thymallidae, но лососевых и сиговых он рассматривал как одно сем. Salmonidae с двумя подсемействами Salmoninae и Coregoninae. Эту систему Л. С. Берга приняли все отечественные ихтиологи. Большинство зарубежных авторов придерживались другой точки зрения, признавая самостоятельными семействами Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae [Jordan et al., 1930; Koelz, 1931; Dymond, 1943; Carl et al., 1959; Hubbs, Lagler, 1964; Vladykov, 1963, 1970; Nybelin, 1971].

Норден [Norden, 1961] на основании остеологического анализа хариусов и других лососевых рыб пришел к выводу, что хариусовых и сиговых следует рассматривать только как подсемейства Thymallinae и Coregoninae в пределах семейства Salmonidae. Фактически с этими выводами согласились лишь некоторые зарубежные и отечественные ихтиологи [Световидов и др., 1975; Клюканов, 1975а; Шапошникова, 1975; Greenwood et al., 1966; Norman, 1966; Behnke, 1972; Rosen, 1974], которые считают, что подотряд Salmonoidei состоит из трех семейств: Osmeridae, Plecoglossidae, Salmonidae, причем последнее семейство представлено тремя подсемействами Salmoninae, Coregoninae, Thymallinae. К сожалению, этот вывод основан только на морфологических признаках. Отметим, что многие систематики не приняли вывод К. Нордена о введении хариусовых в семейство лососевых рыб [Линдберг, 1971; Никольский, 1971; Расс, Линдберг, 1971; Пирожников и др., 1975; Vladykov, 1963, 1970; Hubbs, Lagler, 1964; и др.]. Более того, в литературе можно часто встретить замечание о правомочности выделения и сиговых рыб в самостоятельное семейство [Шмидт, 1950; Лебедева, Мешков, 1973; Медников и др., 1973, 1977; Пирожников, 1973; Решетников, 1975, 1977а; Лебедева, 1974; Пирожников и др., 1975; Мешков, Лебедева, 1977].

Таким образом, видно, что о таксономическом статусе сиговых и хариусовых рыб нет единого мнения. Отсутствует четкое пред-

ставление о степени родства и близости корюшковых с собственно лососевыми, сиговыми и хариусовыми. В последней работе Розен [Rosen, 1974] в подотряде лососевидных выделяет надсемейство Salmonoidea (с семействами Galaxiidae и Salmonidae) и противопоставляет ему надсемейство Osmeroidea с семействами Osmeridae, Plecoglossidae, Retropinnidae, Salangidae. С одной стороны, корюшковые рассматриваются как носители примитивных признаков и их помещают в основание подотряда лососевидных [Клюканов, 1969, 1975а, 1975б, 1977; Световидов и др., 1975], а с другой стороны, корюшковых помещают в верхней части (молодая группа) эволюционного древа лососевидных [Gosline, 1960].

Нет единого представления и о понятии «примитивность». Так, одни авторы трактуют наличие орбитосфеноида как примитивную черту скелета [McDowall, 1969; Norden, 1961], другие же полагают, что окостенение орбитосфеноида произошло позднее [Клюканов, 1975а; Weitzmann, 1967]. По второй точке зрения у предковой формы был массивный орбитальный хрящ, а орбитосфеноид появился только у лососевых и сиговых; у хариусовых и аювых (Plecoglossidae) нет ни орбитосфеноида, ни хрящевой перегородки, а межглазничное пространство затянуто лишь перепонкой. Часто понятие «примитивный признак» зависит от того, какая группа рыб ставится в основу эволюционного древа.

Современная классификация лососевидных должна основываться как на старом методе тройного параллелизма (морфология, эмбриология, палеонтология), так и на новых данных, полученных с помощью современных биохимических и генетических методов. Эту же идею высказывали и ведущие систематики: необходимо иметь тесный контакт с «другими областями биологии — с генетикой и цитологией, биогеографией и экологией, сравнительной анатомией и палеонтологией» [Майр и др., 1956, с. 30]. Ихтиологи и прежде подчеркивали, что классификация должна основываться на комплексе морфологических особенностей, функционально связанных с наиболее характерной экологической спецификой изучаемой группы [Световидов, 1948, с. 19; 1952, с. 11]. Фактически это развитие идей А. Н. Северцова [1912,] и И. И. Шмальгаузена [1913, 1916, 1964] о неразрывности между формой и функцией, о связи формы и функции с их экологической основой. Если для других групп рыб (тресковые, сельдевые) этот комплекс морфологических признаков был связан с движением и обитанием в разных условиях водной среды, то у всех сиговых рыб они в первую очередь связаны с питанием и размножением. Таким образом, систематика должна быть тесно связана с экологией. Поэтому наш систематический анализ следует после разбора основных особенностей экологии сиговых рыб.

В настоящее время невозможно строить систему, руководствуясь только морфологическими признаками, тем более что нет надежных и единых морфологических критериев при выделении семейств среди лососевидных рыб. Кроме того, при разделении

рыб на семейства, надсемейства и отряды всегда можно встретить известную долю субъективности. Именно поэтому мы проводим сравнительный анализ всех пригодных для систематики данных о лососевых, сиговых, хариусовых и корюшковых рыбах. Стремясь дать объективную оценку признакам, разбор филогенетических отношений мы приводим в конце главы. Все данные сгруппированы в четыре раздела (эмбриология, морфология, генетика и биохимия, палеонтология), причем особое внимание уделено различию между сиговыми и лососевыми рыбами.

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Для суждения о родственных отношениях лососевидных рыб желательно привлекать и данные о ранних стадиях онтогенеза. Признаки икринок и личинок в ряде случаев не менее характерны для различных таксономических групп, чем признаки взрослых особей [Расс, 1936, 1953, 1977]. Наличие зародышевого сходства позволяет судить об общности их происхождения, в то время как различие на ранних стадиях онтогенеза свидетельствует о разных исторических путях развития [Соин, 1968; Коровина, 1974, 1977].

Краткое описание характерных особенностей эмбрионального развития лососевидных рыб представлено в табл. 18 по материалам из разных источников [Соин, 1947; 1963; Европейцева, 1949; Крыжановский и др., 1951; Дислер, 1953; Смольянов, 1957, 1966; Тугарина, 1958; Унанян, Соин, 1963; Юхнева, 1963; Черняев, 1969; Лебедева, Мешков, 1973; Савваитова и др., 1973; Лебедева, 1974; Малышев, 1974; Смирнов, 1975; Коровина, 1977; Мешков, Лебедева, 1977; Price, 1934a, 1934b, 1935].

Для хариусовых и корюшковых рыб характерен весенний нерест с коротким инкубационным периодом (14—18 дней) при температуре воды 4—14°. Обычно нерест этих рыб проходит в сжатые сроки: 8—15 дней. Оптимальная температура инкубации лежит в пределах 8—16°. Период инкубации короткий; так, у корюшки, он составляет 80—180 градусо-дней.

У сиговых рыб вымет икры, как правило, бывает осенью и зимой, у некоторых видов и форм нерест отмечен в зимне-весенние месяцы, только у баунтовского сига отмечен весенний нерест с относительно коротким инкубационным периодом. Обычно нерест у сиговых растянут, продолжается 15—35 дней при температуре воды от 7° и ниже; оптимальная температура инкубации — 0,5—5°, развитие в икре продолжается 150—230 дней.

Лососевые рыбы имеют весенний или осенне-зимний нерест. Осенний нерест проходит при температуре воды 2—5° и длится 15—20 и даже 60 дней; инкубационный период продолжается 200—250 суток при температуре 2—10°. Весенний нерест проходит в более сжатые сроки при температуре 4—8°, иногда нерест затягивается до июня, когда вода прогревается до 10° и выше. У радужной форели период инкубации длится 85—100 суток при

Таблица 18. Эмбриональные особенности лососевидных рыб [*Решетников, 1975*]

№ п/п	Признак	Лососевые
	Нерест	
1	Время нереста	Осень, весна
2	Температура воды во время нереста, °	1–14
3	Оптимальная температура инкубации,°	2—10
	Икра	
4	Тип икринки	Олигоплазматический
5	Диаметр, мм	4–9
6	Объем, мм^3	33–382
	Эмбриогенез	
7	Доля обрастания желтка к моменту появления краевого узелка	1/8–1/10
8	Формирование эмбриона начинается	Когда обрастание достигает 1/3
9	Каротиноиды	Много
10	Сосудистая система желточного мешка (ЖМ)	Покрывает весь ЖМ, есть дыхательная система и на коже
11	Эмбриональная (нервно-мышечная) моторика	Начинается до замыкания желточной пробки в период сегментации тела
12	Железы вылупления	Не сохраняются после вылупления
	Личиночное развитие	
13	Вылупление	Растянутое или дружное
14	Размер личинок при вылуплении, мм	12–25
15	Личинки в момент вылупления	Малоподвижны, хорошо сформированы; ЖМ небольшой; основной органогенез (формирование непарных и парных плавников) – в период эндогенного питания

Сиговые	Хариусовые	Корюшковые
	Нерест	
Осень–зима–(весна)	Весна	Весна—лето
0,2–7	3–15	1–14
0,5–5	7–14	9–16
	Икра	
Олиго- и мезоплазмати-	Олигоплазматический	Полиплазматический, икра клейкая
2–4	2,5–3,5	0,75–1,11
4–33	8–22	0,22–0,71
	Эмбриогенез	
1/2–1/3	1/3	Более 1/3
В момент замыкания желточной пробки или перед этим	Перед замыканием желточной пробки	После замыкания желточной пробки
Мало	Среднее, мало	Очень мало
Покрывает 2/3 ЖМ дыхательная система в собственном теле отсутствует		У эмбрионов не развита, ЖМ не пигментирован, дыхание поверхностью тела
Начинается после замыкания желточной пробки и обособления хвоста		Появляется позднее, но более интенсивная
Фермент вылупления выделяется несколько раз, железы сохраняются после вылупления		Железы появляются позднее и сохраняются после вылупления
	Личиночное развитие	
Дружное 8–16	Дружное 8–16	Очень дружное 4–6
Подвижны, ЖМ небольшой, слабо пигментирован; основной органогенез – в период смешанного и внешнего питания		Личинки ведут пелагический образ жизни; ЖМ небольшой; основной органогенез – в большей степени в период внешнего питания

температуре 1,5—10°. Многие лососевые рыбы закапывают свою икру в грунт.

Корюшковые отличаются от остальных рыб прежде всего размерами и строением икры: икра мелкая 0,75—1,11 мм в диаметре, икринка имеет две оболочки, содержит мало желтка и относится к полиплазматическому типу, икра корюшки очень клейкая. У корюшковых и аювых желток глыбчатый и в икре очень мало каротиноидов. Морские формы (мойва) мечут икру в море у берегов в весенне-летние месяцы, икра приклеивается к субстрату. У корюшек с набухшей икринки вторичная оболочка сползает с первичной и преобразуется в ножку прикрепления. Характерной особенностью корюшковых рыб является быстрое развитие. Выходящие из оболочек личинки находятся на ранних стадиях развития, имеют длину 4—6 мм, ведут пелагический образ жизни и очень скоро переходят на активное питание. Поэтому основной органогенез, сопровождающийся формированием парных и непарных плавников, приходится на период экзогенного питания.

Прямой противоположностью корюшкам являются лососевые рыбы. Они имеют крупную икру, которая у тихоокеанских лососей достигает 6—9 мм в диаметре, с большим запасом питательных веществ. Икра сильно пигментирована, откладывается в каменисто-галечный грунт (нерестовые бугры). Мелкую икру 3—4 мм в диаметре имеет только ленок *Brachymystax lenok*. У эмбрионов лососевых довольно рано возникает эмбриональная нервно-мышечная моторика, которая способствует лучшему снабжению зародыша кислородом. Развитие происходит в течение нескольких осенне-зимних месяцев или ранней весной. Личинки выходят из оболочек весной и первое время живут в гнездах за счет эндогенного питания, ведя малоподвижный образ жизни. Характерной особенностью всех лососевых рыб является сильно развитая сосудистая система на желточном мешке. Рассасывание желточного мешка у личинок проходит медленно, и основной органогенез приходится на период эндогенного питания; после резорбции желточного мешка наступает мальковый период.

Сиговые рыбы сближаются с лососевыми лишь по немногим признакам (признаки 1—3, табл. 18), гораздо больше между ними различий. Много больше общих особенностей эмбрионального развития имеют сиговые и хариусовые (признаки 7—15); они различаются между собой по времени и температуре нереста (признаки 1—4). Обычно сиговые имеют олигоплазматическую икру (объем плазмы составляет менее 25% объема желтка) 2—4 мм в диаметре или мелкую, менее 2 мм в диаметре, мезоплазматическую икру (объем плазмы 25—40% — ряпушки), причем по соотношению плазмы и желтка икра ряпушек приближается к икре корюшки. Мальки сиговых рыб (за исключением валька) никогда не имеют окраски пестрятки с темными полосами на боках тела.

Таким образом, анализ особенностей эмбрионального развития лососевидных рыб показывает, что крайнее положение занимают

лососевые и корюшковые, промежуточное между ними — сиговые и хариусовые, причем по ряду признаков сиговые существенно отличаются от лососевых и имеют больше общих черт с хариусовыми, чем с лососевыми [Решетников, 1975]. Предположение о происхождении щуковидных от древних корюшковых на эмбриологическом материале не подтвердилось; своим типом развития корюшки скорее напоминают сельдевых [Соин, 1976]. По строению икры, характеру эмбриогенеза и строению личинок корюшковые имеют большое сходство с аювыми, что, по мнению В. М. Коровиной [1977], свидетельствует об общности их происхождения, и вместе с тем «по тем же данным корюшковые и аювые сильно отличаются от лососевых, что не говорит об их филогенетической близости» [Коровина, 1977, с. 11]. На основании анализа эмбриологических данных мы вслед за некоторыми авторами [Лебедева, Мешков, 1973; Лебедева, 1974; Мешков, Лебедева, 1977] приходим к заключению, что сиговые рыбы по ряду признаков существенно отличаются от лососевых и поэтому могут быть выделены в самостоятельное семейство. Следует отметить, что существует и противоположная точка зрения [Коровина, 1974].

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Обычно морфологическим признакам взрослых организмов придается решающее значение в систематических исследованиях, особенно если решались вопросы в ранге рода, семейства и выше. Тем не менее следует подчеркнуть, что морфологические признаки (в том числе и остеологические) у многих лососеобразных весьма изменчивы [Решетников, Савваитова, 1962; Решетников, 1963а; Куликова, 1973; Медведева, 1977а, 1977б; Русских, Зиновьев, 1977]. Поэтому для характеристики семейств желательно избегать количественных показателей и в выборе остеологических признаков мы пользовались таким критерием, как наличие или отсутствие данного элемента у всей группы рыб. Морфологические данные представлены в табл. 19, составленной по материалам многих авторов [Чернавин, 1923; Берг, 1948, 1955; Решетников, Савваитова, 1962; Покровский, 1966; Шапошникова, 1967, 1968, 1971б, 1972, 1977а, б; Клюканов, 1969, 1975а, 1975б, 1977; Никольский, 1971; Световидов и др., 1975; Дорофеева, 1975б; Кифа, 1976; Norden, 1961, 1970; Rounsefell, 1962; Vladykov, 1962, 1963, 1970].

Подотряд лососевидных, объединяющий семейства Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae, Osmeridae, Plecoglossidae, имеет следующие общие черты строения: у всех есть жировой плавник, стенки слуховой капсулы спереди образованы *prooticum*, имеется лишь одна *supramaxillare*, есть полная серия окологлазничных костей, парапофизы прекаудальных позвонков и невральные дуги не сливаются с телами позвонков, тазовые кости соединяются друг с другом при помощи медиальных отростков.

Раньше отличие лососевых от сиговых рыб строилось на следующих признаках; у лососей зубы на *maxillare*, есть *suprapraeoperculum*, теменные кости разделены верхнезатылочной, нет гипэтмоида (*hypoethmoideum*) и дермосфенотикума (*dermosphenoticum*) [Берг, 1955; Никольский, 1971]. Однако такой признак, как присутствие дермосфенотикума только у сиговых, нельзя считать вполне точным, так как под этим названием обычно подразумевается верхняя заглазничная косточка из полной серии костей окологлазничного кольца, а эта кость имеется у всех лососевидных рыб [Шапошникова, 1972]. Точно так же соединение или разъединение теменных костей не является признаком семейства, так как у крупных сигов теменные кости могут не соединяться на всем протяжении, а у мелких особей этих же видов они соединяются [Шапошникова, 1968, 1972]. Поэтому в табл. 19 приводятся лишь основные отличительные черты лососевых, сиговых, хариусовых и корюшковых рыб.

Все лососевые рыбы имеют характерную «форелеобразную» форму тела с мелкой чешуей (более 120 чешуй в *ll*), в период нереста чешуя врастает в кожу, частично резорбируется. Во время нереста у лососевых хорошо выражен половой диморфизм, появляются яркая брачная окраска и изменения строения черепа; жемчужных органов, как правило, не бывает, а если они есть (подрод *Cristivomer*), то другие, чем у сиговых рыб. Из особенностей строения черепа следует отметить присутствие *suprapraeoperculum*, крупного орбитосфеноида, который составляет часть межглазничной перегородки, нет гипэтмоида[1], большое число tabulare и крупные зубы на челюстях, сошнике и небных костях. Это типично пресноводные, полупроходные или проходные рыбы, уходящие на откорм в море.

Сиговые рыбы имеют сплющенное с боков тело, крупную чешую (менее 120 в *ll*), в период нереста чешуя не врастает в кожу, половой диморфизм выражен слабо или его вообще нет, яркой брачной окраски не бывает, но на голове и по бокам тела развиваются эпителиальные бугорки («жемчужные органы»). В отличие от лососевых у сиговых есть гипэтмоид, орбитосфеноид небольшой и межглазничная перегородка в значительной степени соединительнотканная, suprapraeoperculum отсутствует, нет эпиплеуралий. У сиговых рыб зубов или совсем нет, или они имеют иную форму и иной способ прикрепления, чем зубы лососевых рыб; у сиговых не бывает зубов на верхнечелюстной кости. Это большей частью пресноводные или полупроходные виды, которые далеко в море не уходят и нагуливаются в опресненных районах моря. В северных водоемах они, подобно карповым в умеренных водах, занимают экологические ниши планктофагов и бентофагов.

---

[1] Возможно, какой-то аналог гипэтмоида имеется у рода *Salmothymus* [Hadžišče, 1962], однако структура и местоположение этого образования вызывают сомнение в такой аналогии [Световидов, 1975].

Таблица 19. Сравнительные морфологичекие признаки лососевидных рыб [Решетников, 1975]

№ п/п	Признак (кости)	Лососевые	Сиговые	Хариусовые	Корюшковые
1	Позвонки	Три последних хвостовых позвонка загибаются вверх, преуральный и уральный не сливаются в один конечный, с ними не сливается и stegurale			Не загибаются, преуральный и уральные позвонки сливаются в один
2	*Mesethmoideum*	Есть, непарный	Есть, непарный	Есть, непарный	Есть, может быть парным или непарным
3	*Basisphenoideum*	Есть	Есть, *слабо развит*	Есть	Нет
4	*Hypethmoideum*	Нет	Есть	Нет	Есть
5	*Orbitosphenoideum*	Есть	»	»	Нет
6	Межглазничная перегородка	Состоит из крупного орбитосфеноида и хряща	В значительной степени *соединительнотканная*; доля орбитосфеноида невелика, хряща нет	Соединительнотканная, *хряща, нет*	Хрящевая или *соединительнотканная*
7	Сейсмосенсорные каналы головы	Закрытые	Закрытые	Закрытые	Открытые
8	*Suprapraeoperculum*	Есть	Нет	Нет	Нет
9	*Tabularia* (пар)	4—6	2—3	2—3	3
10	*pipleuralia*	Обычно нет, есть у гольцов	Нет (бывает очень редко)	Всегда есть	Есть
11	Костная пластинка на базихиале	Одна; варьирует степень развития зубов на ней	Одна; варьирует по форме и степени развития зубов	Одна, зубы слабо развиты	Две накладные кости с зубами, одна впереди другой
12	Зубы на максилляре	Есть	Нет	Есть	Есть
13	Зубы на мезоптеригоиде	Нет	»	Нет	»
14	Размер и положение зубов	Крупные зубы на сошнике, челюстях, небных костях и на языке	Если зубы и есть, то мелкие и слабо развиты; на максилляре зубов нет	Средние, только на челюстях, сошнике и небных костях	Средние, на челюстях, сошнике, небных костях и на мезоптеригоиде
15	Боковая линия	Полная	Полная	Полная	Чаще неполная
16	Размер и форма чешуи	Мелкая, передний край круглый	Крупная, передний край круглый или волнистый	Средняя, передний край выемчатый	Мелкая, легко опадающая, передний край круглый
17	Число чешуй в *ll*	Более 120	Менее 120	72—110	53—70
18	Ветвистых лучей в *D*	Менее 17 лучей	Менее 17 лучей	Более 17 лучей	Менее 10 лучей
19	Желудок	В виде расширенной петли кишечника			Чаще в виде слепого мешка
20	Пилорические придатки	100—250	10—326	11—30	2—7

Хариусовые отличаются от сиговых по пяти признакам из 20, приводимых в табл. 19 (номера 4, 5, 12, 16, 18); от лососевых — по семи признакам (5, 8, 9, 16—18, 20). Для хариусовых характерно отсутствие орбитосфеноида и наличие длинного спинного плавника, в котором более 17 ветвистых лучей. Это типично речные и озерно-речные виды.

Как видим, отличия между сиговыми и лососевыми (по признакам 4, 6, 8, 9, 12, 14, 16, 17) не меньше, а даже больше различий между лососевыми и хариусовыми (признаки 5, 8, 9, 16, 17, 18, 20). По строению кишечника хариусовые также стоят ближе к лососевым, чем к сиговым рыбам [Коровина, Васильева, 1976; Коровина, Шустов, 1976]. Одновременно все три группы (лососевые, хариусовые и сиговые) имеют общие черты строения, отличающие их от корюшковых: у всех трех групп последние три хвостовых позвонка загибаются вверх, преуральный и уральный позвонки не сливаются в один конечный, а stegurale не сливается с ними, сейсмосенсорные каналы головы закрытые, боковая линия полная, желудок в виде расширенной петли кишечника, на языке одна костная пластинка, нет зубов на мезоптеригоиде. По совокупности всех этих признаков есть основания объединить эти три семейства в надсемейство Salmonoidea, как это делает В. Гослайн [Gosline,1960].

Таким образом, семейство Coregonidae по ряду признаков хорошо обособляется от остальных семейств, поэтому если выделять в отдельное семейство хариусовых [Чернавин, 1923; Берг, 1926, 1955; Линдберг, 1971; Никольский, 1971; Расс, Линдберг, 1971; Пирожников и др., 1975; Vladykov, 1963, 1970; Hubbs, Lagler, 1964], то не меньше оснований для выделения и сиговых рыб в самостоятельное семейство. В этом плане морфологические критерии, по которым проводится разделение корюшковых на 3 подсемейства [Клюканов, 1975б, 1977; Световидов и др., 1975], с нашей точки зрения, рангом ниже, чем отличия сиговых от лососевых.

БИОХИМИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

В систематических целях было проведено много исследований с целью выявления биологической специфичности различных видов рыб при помощи иммунологических и электрофоретических методов. Разбор этих данных частично дается в гл. I настоящей монографии и в нашей статье [Reshetnikov, 1976a]. Отметим лишь последние работы по сиговым рыбам, в которых отмечается большой полиморфизм по сывороточным белкам, гемоглобину, миоглобину и различным дегидрогеназам (Chellevold, 1970; Clayton, Franzin, 1970; Engel et al., 1970; Lindsey et al., 1970; Clayton et al., 1973; Ferguson, 1974, 1975].

При анализе электрофореграмм белковых фракций было подмечено, что все сиговые рыбы могут быть разбиты на четыре

группы: Stenodus, Prosopium, Coregonus, Leucichthys [Chellevold, 1970]. Однако анализ, проведенный по 27 локусам изоферментов мышц, сердца, печени, глаз, мозга методом электрофореза в крахмальном геле, и анализ белковых спектров белых мышц из 35—45 фракций в полиакриламидном геле 35 популяций ряпушки, сига, омуля, пеляди, не подтвердили правомочность выделения в пределах рода *Coregonus* двух подродов — *Coregonus* и *Leucichthys* [Ferguson et al., 1978]. Изучение полиморфизма белков в систематических целях без знания направления отбора, как справедливо отмечали некоторые авторы, «может привести к ошибочным заключениям» [Ferguson et al., 1978, p. 222].

Очень часто для систематических целей привлекаются данные по числу и форме хромосом, которые рассматриваются как генотипические признаки, связанные с генетической структурой вида, рода и семейства. К настоящему времени известны кариотипы более 500 видов рыб [Denton, 1973]. В табл. 20 приводятся основные данные по числу хромосом у лососевидных рыб [1].

По кариологическим данным, сиговые рыбы представляют собой довольно однородную группу с почти постоянным числом хромосом ($2n$=80) для *Coregonus* или одинаковым числом плеч (NF=100) для р. *Prosopium*. Несомненно, что эволюция хромосомного аппарата этой кариологически однородной группы шла по пути хромосомных перестроек типа робертсоновских транслокаций и перицентрических инверсий: у вальков р. *Prosopium* — это слияние хромосом и снижение их диплоидного числа от 82 до 64 при постоянстве числа плеч, а у ряпушек и сигов рода *Coregonus* — изменения числа плеч при постоянстве диплоидного набора [*Booke*, 1974]. Кариотип нельмы (р. *Stenodus*) похож на кариотип американского сига *C. clupeaformis*: нельма имеет $2n$=74, 20 мета-, 14 субмета- и 40 акроцентрических хромосом [Booke, 1975]. Возможно, эволюция кариотипа нельмы шла по пути слияния хромосом.

У лососевых рыб диплоидное число хромосом колеблется от 52 до 80, а число плеч варьирует от 72 до 108. Отмечены различия числа хромосом у разных подвидов и у жилых и проходных форм. Больше всего хромосом (94—102) и число плеч (130—170) у хариусовых рыб; это группа, кариологически обособленная как от сиговых, так и от лососевых рыб. Наименьшее число хромосом (50—58) и плеч (60—70) встречается у корюшковых; по числу хромосом (56) и числу плеч (44) к ним близки аювые.

Таким образом, по набору хромосом все лососевидные распадаются на четыре группы, которые в порядке увеличения числа плеч и хромосом располагаются в такой последовательности: корюшковые—лососевые—сиговые—хариусовые. Часто хромосомные

[1] В таблице не приводятся сомнительные данные Е. Купки [Kupka, 1948] и Е. Карбе [Karbe, 1964] о числе хромосом у сигов из альпийских озер, так как они противоречат всем известным данным по сиговым рыбам и нуждаются в проверке [Решетников, 1975, Booke, 1968].

Таблица 20. Число хромосом у лососевидных рыб

Вид, форма, район	Характеристика хромосом				Источник данных
	2n	*M*	*A*	*NF*	
Сем. Salmonidae					
Oncorhynchus keta	74	28	46	102	Simon, 1963
O. keta летняя	74	20	54	94	Куликова, 1971
осенняя	74	28	46	102	То же
O. nerka	56	46	10	102	Simon, 1963
жилая	58	44	12	104	Sasaki et al., 1968
весенняя	58	46	12	104	Горшкова, Горшков, 1978
летняя	56	46	10	102	То же
O. kisutch	60	52	8	112	Simon, 1963
	58–60	–	–	104	Ohno, 1970
O. tschawytscha	68	36	32	104	Simon, 1963
O. gorbuscha	52	52	0	104	То же
O. masu	66	34	32	100	Черненко, Викторовский, 1971
Salvelinus leucomaenis	84–86	14–16	68–72	100	То же
S. alpinus Европа	80	16	64	96	Svärdson, 1945
Камчатка	80	20	60	100	Nygren et al., 1971a
Камчатка	80–82	12–20	60–64	98–100	Васильев, 1975
S. malma	68–80	16–18	56–64	96	Викторовский, 1976
S. malma curillus	84–86	14–16	68–72	100	То же
S. m. krascheninnikovi	84	14	70	98	»
S. fontinalis	84	16	68	100	Svärdson, 1945
	80–82	–	–	100	Васильев, 1975
S. namaycush	84	16	68	100	Wahl, 1960
Salmo salar Европа	60	12	48	72	Прокофьева, 1934
Северная Америка	58	16	44	76	Nygren et al., 1971c
	56	16	40	72	Boothroyd, 1959
S. trutta trutta	80	16	64	96	Svärdson, 1945
	80	20	60	100	Nygren et al., 1971a
	77–82	–	–	100	Ohno, 1970
S. trutta labrax	80	18	62	98	Дорофеева, 1965
S. trutta caspicus	80	18	62	98	То же
S. ischchan	80	16	64	96	Дорофеева, 1967
S. letnica	80	24	56	104	Димовска, 1959
S. carpio	80	18	62	96	Merlo, 1957
S. gairdneri	60	44	16	104	Simon, Dollar, 1963
	62	42	20	104+2	Васильев, 1975
S. clarki lewisi	64	42	22	106	Simon, Dollar, 1963
S. clarki clarki	64	–	–	106	Behnke, 1970
S. clarki henschawi	64	–	–	106	То же

Таблица 20. (продолжение)

Вид, форма, район	Характеристика хромосом				Источник данных
	2n	M	A	NF	
S. mykiss	60–62	46–48	12–16	108	Саввайтова и др., 1973
	60	44	16	104	Васильев, 1975
S. apache	56	50	6	106	Miller, 1972
S. aguabonita	58	46	12	104	Behnke, 1970
Salmothymus obtusirostris	82	12	70	94	Berberovic et al., 1970
Brachymystax lenok	92	10	82	102	Дорофеева, 1975а
Hucho taimen	84	18	66	102	Кирпичников, 1974
Сем. Coregonidae					
Coregonus albula	80	16	64	96	Svärdson, 1945; Nygren et al., 1971b, 1971d
C. artedii	80	26	54	106	Booke, 1968
C. reighardi	80	24	56	104	То же
C. zenithicus	80	18	62	98	»
C. hoyi	80	18	62	98	»
C. peled	80	10–12	68–72	92	Викторовский, 1964
C. peled	74	–	–	96	Кайданова, 1978
C. ussuriensis	80–82	18–20	60–64	100	Викторовский, Максимова, 1978
C. muksun	74	–	–	96	Кайданова, 1978
C. lavaretus	80	16	64	96	Svärdson, 1945
C. l. pidschian	80	12–18	62–68	–	Nygren et al., 1971a
C. l. maraenoides	80	22	58	102	Рухкян, Аракелян,, 1978
C. l. ludoga	80	18	62	98	То же
C. l. baeri	80	16	64	96	Викторовский, Максимова, 1978
C. l. baunti	80	16–20	56–64	96	Викторовский, 1964
C. clupeaformis	80	28	52	108	Booke, 1968
Prosopium cylindraceum	78	22	56	100	То же
P. coulteri	82	18	64	100	»
P. williamsoni	78	22	56	100	Booke, 1970
P. spilonotus	74	26	48	100	Booke, 1974
P. abyssicola	72	28	44	100	То же
P. gemmiferum	64	36	28	100	»
Stenodus leucichthys nelma	74	34	40	108	Booke, 1975
Сем. Thymallidae					
Thymallus thymallus	102	28	74	130	Svärdson, 1945
	94	—	–	146	Ohno, 1970
	102	68	34	170	Nygren et al., 1971b

Таблица 20. (окончание)

Вид, форма, район	Характеристика хромосом				Источник данных
	2n	*M*	*A*	*NF*	
Сем. Osmeridae					
Osmerus eperlanus	58	10	48	68	Svärdson, 1945
	54	16	38	70	Nygren et al., 1971c
Hypomesus pretiosus	50	–	–	60	Klose et al., 1968
Spirinchus starksi	50	–	–	60	Ohno, 1970
Сем. Plecoglossidae					
Plecoglossus altivelis	56	12	44	68	Yamazaki, 1971

Примечание. *2n* — диплоидный набор хромосом; *M* — число мета- и субметацентрических хромосом; *A* — число акроцентрических хромосом; *NF* — общее число плеч.

перестройки используют для суждения о степени репродуктивной изоляции, о родственных связях между популяциями и как видовой критерий. В связи с этим следует подчеркнуть, что для млекопитающих считается необходимым наличие по крайней мере пяти перестроек в хромосомном наборе, чтобы утверждать, что это генетически разобщенные формы, а одна — две перестройки еще не дают полной изоляции [Орлов, 1974]. У рыб весьма распространены робертсоновские перестройки, наблюдается дивергенция по числу хромосом не только между родами и видами, но и внутри популяций одного вида, а также хромосомный мозаицизм клеток одного индивидуума [Denton, 1973].

Многие авторы вслед за Свердсоном [Svärdson, 1945] писали о полиплоидном происхождении лососевых рыб [Kupka, 1948; Ohno, Atkin, 1966; Ohno et al., 1968; Ohno, 1970; Кирпичников, 1974; Дорофеева, 1975а, 1977; Викторовский, 1976; Черненко, 1976; и др.]. Первоначальная схема Свердсона, базирующаяся на исходном предке лососевых с 10 хромосомами, не получила подкрепления в исследованиях количества ДНК [Ojima et al., 1963; Rees, 1964; Booke, 1968]. Обычно полиплоидия связана с увеличением количества ДНК в клетках. Все плацентарные млекопитающие имеют от 12 да 92 хромосом и постоянное количество ДНК — $7{,}0\times10^{-9}$ мг. У птиц количество ДНК равно 44—59%, у крокодилов и черепах — 80—90%, у змей — 60—67% от уровня ДНК млекопитающих и человека [Ohno et al., 1968; Ohno, 1970]. По гипотетической схеме Оно [Ohno, 1970] исходным предком наземных позвоночных были рыбы с 48 акроцентрическими хромосомами и количеством ДНК около 20%; от этого предка путем генной дупликации произошли все наземные позвоночные, эволюция шла по пути увеличения содержания ДНК. Однако в на-

стоящее время не все принимают эту гипотезу, да и в отношении рыб это не всегда справедливо. У рыб наименьшее количество ДНК и хромосом имеют сравнительно молодые группы (камбаловые и окуневые), и, наоборот, относительно древние ветви рыб имеют больше и хромосом, и ДНК: у сельдевых 48—52 хромосомы и 30—44% ДНК, у окуневых рыб с 48 акроцентрическими хромосомами 31% ДНК, у камбаловых — 20%; в то же время древние миноги и миксины имеют 48—150 хромосом и 78% ДНК, у африканского *Lepidosiren paradoxa Fitz*, имеющего диплоидный набор из 38 хромосом, количество ДНК равно 35—40% [Ohno, 1970]. Несомненно, что в эволюции животных наблюдалось закономерное увеличение сблоченности пиримидиновых оснований в структуре ДНК [Белозерский, 1969], однако этот процесс не всегда шел прямолинейно. По степени сплоченности пиримидиновых оснований и неуклеотидов ДНК от общего направления уклоняются амфибии, а по количеству ДНК — двоякодышащие рыбы [Никольский, 1973].

На примере сигов показано, что имеется прямое соотношение между числом плеч и количеством ДНК [Booke, 1968]. По материалам некоторых авторов [Klose et al., 1968; Ohno et al., 1968; Ohno, 1970] приводим диплоидное число хромосом ($2n$), общее число плеч (NF) и количество ДНК (в % от количества у млекопитающих) для сельдевидных и лососевидных рыб:

	$2n$	Число плеч NF	ДНК, %
Сем. Clupeidae			
Clupea harengus pallasi	52	60	28
Сем. Engraulidae			
Engraulus mordax	48	48	44
Сем. Osmeridae			
Spirinchus starksi	50	60	24
Hypomesus pretiosus	50–52	60	21
Сем. Thymallidae			
Thymallus thymallus	102	130–170	60
Сем. Salmonidae			
Salmo trutta	80	100	80
Salmo gairdneri	58–64	104	80
Oncorhynchus kisutch	58–60	104	87
Сем. Coregonidae			
Coregonus lavaretus	80	100	90

Ни один из современных видов сиговых, лососевых и харпусовых рыб не имеет удвоенного числа хромосом или удвоенного количества ДНК по сравнению с другими видами [Rees, 1964; Booke, 1968; Roberts, 1970], поэтому, с нашей точки зрения, полиплоидия не играла решающей роли в эволюции современных видов лососевидных рыб. Можно лишь искать гипотетического предка

для всех лососевидных (кроме корюшковых) с числом хромосом около 40 и количеством ДНК 40% и рассматривать всех сиговых, лососевых и хариусовых как тетраплоидов, как это делает Оно [Ohno, 1970], но тогда мы отодвигаем возникновение полиплоидии к мелу или началу третичного периода [Дорофеева, 1977]. Если признавать лососевидных родоначальниками большой группы костистых рыб [Greenwood et al., 1966], то приходится допускать, что полиплоидия возникла у предковых форм (мел) и что эволюция шла не только по пути усложнения хромосомного аппарата и увеличения ДНК, но в некоторых группах рыб и в обратном направлении. Так, у лососевых р. *Salmo* (кроме форелей) и р. *Oncorhynchus* идет снижение числа хромосом за счет перестроек (см. табл. 20).

Из лососевидных рыб наименьшее число хромосом, плеч и количество ДНК имеют корюшковые; наибольшее количество ДНК отмечено у сиговых. Однако по такому показателю, как процент гуанина и цитозина (Г+Ц), процент молярного основания метилированного цитозина (5-МЦ), доля которого в ДНК является дополнительным критерием ее специфичности, корюшковые очень близки к сиговым рыбам: у сигов ГЦ% колеблется от 45,5 до 46,6, в среднем 46,0; у корюшковых ГЦ% равен 46,1 [Медников и др., 1973; Попов, Антонов, 1974]. Специфичный состав ДНК сиговых, отличный от состава ДНК лососевых, отмечал Бук [Booke, 1968].

Особенно интересные данные получены методом молекулярной гибридизации, когда по доле гомологичных последовательностей нуклеотидов в структуре ДНК можно судить о таксономическом ранге. Если принять как первую рабочую гипотезу предположение Б. М. Медникова [Медников и др., 1973], что разные классы дают 5—15% гомологий, отряды —20—45, семейства —50—70 и разные роды и виды в пределах одного семейства —75—100% гомологий, то интересно привести следующие цифры. Различные виды сигов по этому показателю дают 83—100% гомологичных последовательностей нуклеотидов, лососевые рыбы с сиговыми — 58—65, лососевые с корюшковыми —53% [Медников и др., 1973; Попов и др., 1973], т. е. степень родства лососевых и корюшковых равна степени генетической близости лососевых и сиговых. Обособленное положение корюшковых в системе лососевых отмечено и *при исследовании фракции уникальных последовательностей ДНК* [Татуров, Омельченко, 1976].

Наши данные о молекулярной гибридизации ДНК различных видов сиговых, лососевых и корюшковых показали, что профили элюции гибридных комплексов ДНК невского проходного сига с ДНК ленка (сем. Salmonidae) и азиатской корюшки (сем. Osmeridae) значительно отличаются от других сиговых рыб (рис. 35). Заштрихованы на этом рисунке доли наиболее термостабильных гибридных дуплексов, т. е. практически идентичные у сопоставляемых видов. Более наглядно эти данные представлены на рис. 36 в показателях ИД (индекса дивергенции). Ближе всех к

реперному виду (невский проходной сиг — *C. lavaretus lavaretus*) стоит сиг-пыжьян (ИД = 23,0), далее следует муксун (54,1) и чир (58,5). Вся эта группа сигов с нижним ртом имеет сходный тип кривых термостабильных гибридных комплексов ДНК (подрод *Coregonus sensu stricto*), значительно дальше от репера находятся ряпушка (145) и омуль (160), а также нельма (154). Все они имеют сходный профиль кривых (см. рис. 35). Примерно такого же порядка дивергенция генотипа у валька (157), однако он отличается совсем другим профилем элюции. Все сиговые рыбы имеют дивергенцию по ИД не более 200; за пределами этой величины находятся представители других семейств: корюшка (211,7) и ленок (258,2).

Интересно отметить, что довольно похожую картину кривых элюции имеют ряпушка и омуль. К ним приближается нельма, которая отстоит дальше от сига, чем омуль от ряпушки. У ряпушки и омуля максимум температуры плавления гибридного комплекса равен 68°, а у нельмы он сдвинут на 64°. Совершенно своеобразный характер кривой у валька с максимумами 70 и 78°. У ленка максимум приходится на 64°, у корюшки — на 68° (см. рис. 35).

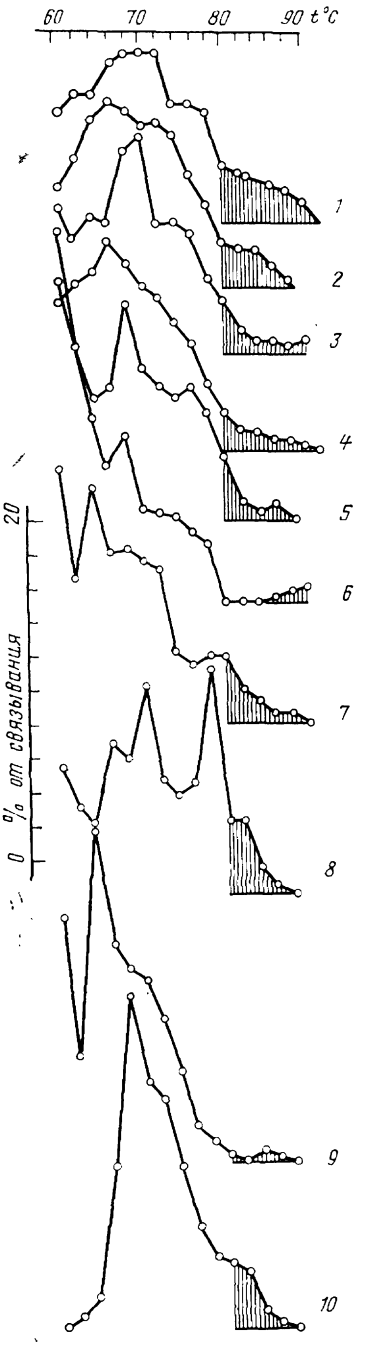
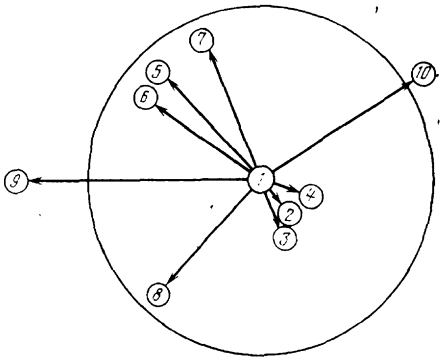


Рис. 35. Термоэлюция гибридных комплексов ДНК лососевидных рыб [Медников и др., 1977]

Заштрихована наиболее термостабильная часть, элюирующая в интервале температур от 80 до 90°. *1* — невский проходной сиг (гомологичная реакция); *2* — сиг×сиг-пыжьян; *3* — сиг×муксун; *4* — сиг×чир; *5* — сиг×европейская ряпушка; *6* — сиг×омуль; *7* — сиг×нельма; *8* — сиг×валек; *9* — сиг×ленок; *10* — сиг×корюшка



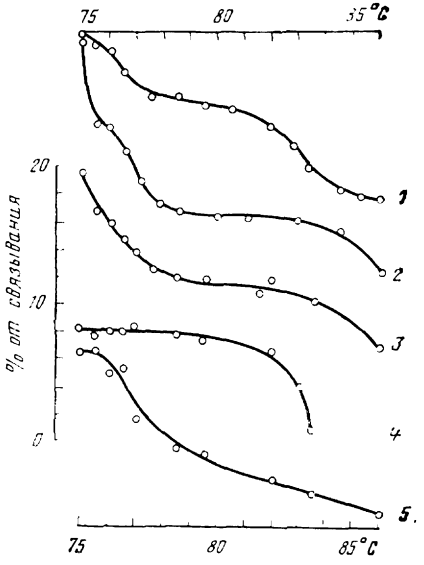


Рис. 36. Дивергенция нуклеотидных последовательностей ДНК лососевидных рыб от ДНК реперного вида (невского проходного сига № 1) по индексу дивергенции (ИД)

Расстояния пропорциональны величине ИД. *1* — невский проходной сиг (гомологичная реакция); *2* — сиг×сиг=пыжьян; *3* — сиг×муксун; *4* — сиг×чир; *5* — сиг×ряпушка; *6* — сиг×омуль; *7* — сиг×нельма; *8* — сиг×валек; *9* — сиг×ленок; *10* — сиг×корюшка [Медников и др., 1977]

Рис. 37. Типы кривых термостабильности гибридных комплексов ДНК сиговых рыб в зоне температур 75—85° (реперный вид — европейская ряпушка)

1 — ряпушка (гомологичная реакция); *2* — ряпушка×омуль; *3* — ряпушка×нельма; *4* — ряпушка×валек; *5* — ряпушка×сиг [Медников и др., 1977]

Аналогичные данные получены в другой серии опытов, когда реперной ДНК была ДНК европейской ряпушки (рис. 37). По типу кривых термостабильности гибридных комплексов среди исследуемых видов сиговых рыб также можно выделить три группы: 1) ряпушка, омуль и близкая к ним нельма; 2) сиг и 3) валек [Медников и др., 1977; Mednikov et al., 1977].

Таким образом, на основе методов молекулярной гибридизации показано, что сиговые, лососевые и корюшковые хорошо выделяются в самостоятельные группы, примерно равные по степени генетической близости.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Палеонтологические данные о сиговых рыбах весьма скудные. Особенности скелета сиговых и всех лососевидных рыб состоят в том, что у них имеется большое количество хряща. Условия захоронения этих рыб оставляют мало надежд на возможный успех поисков и в будущем.

Находки представителей подотряда лососевидных относятся к промежутку от верхнего мела до нижнего эоцена. Подробный анализ этих находок приводится в ряде статей [Яковлев, 1960, 1961; Данильченко, 1964; Сычевская, Яковлев, 1976; Norden, 1961]. Ископаемые остатки лососей, сигов, хариусов и корюшек встречаются в верхнетретичной фауне рыб [Norden, 1961; Берг, 1962; Данильченко, 1964; Ohe, 1974; Wilson, 1977]. Из среднеэоценовых отложений Британской Колумбии описан *Eosalmo driftwoodensis*, который по морфологическим признакам занимает среднее положение между хариусовыми и лососевыми [Wilson, 1977]. Для сиговых рыб следует упомянуть находки чешуи из миоцена Сибири [Шталько, 1934] и из верхнего эоцена или раннего олигоцена Калифорнии [David, 1946]. В последнее время появилось краткое сообщение (без подробного описания) о находке целых скелетов сиговых рыб из отложений нижнего эоцена [Bonde, 1966].

Все эти находки позволяют отметить, что сиговые рыбы обитали в это время в пресных водоемах Азии и Америки и занимали в фауне подчиненное положение. Таким образом, род *Coregonus* уже встречался в пресноводной фауне рыб эоцена Европы и Америки, род *Thymallus* — в эоцене — миоцене Западной Европы, род *Salmo* — в миоцене Чехословакии и плиоцене Закавказья, остатки корюшек, родственные р. *Osmerus*, достоверно известны из олигоцена или нижнего миоцена.

Со второй половины третичного периода пресноводная ихтиофауна приобретает все более современные черты: в эоцене появились все современные семейства пресноводных рыб, а с середины плиоцена ихтиофауна приобретает свой современный видовой состав [*Лебедев, 1960; Цепкин, 1967*]. *Достоверные остатки* вальков известны из плейстоценовых отложений Северной Америки [Smith et al., 1968; Миллер, 1969], причем виды, населявшие оз. Айдахо и бывший Бонневильский бассейн, были очень близки, если не индентичны, современным видам вальков [Miller, Smith, 1969]. Таким образом, вряд ли можно сегодня принять точку зрения, что виды сиговых возникли в четвертичный период [Правдин, 1954; Москаленко, 1971]. Все современные виды сиговых рыб ведут свое происхождение с плиоцена, а возможно, возникли и раньше. Несомненно, что сиговые рыбы как самостоятельная группа существовали уже в середине третичного периода со всеми характерными для них признаками и с подразделениями на современные роды. Предполагаемая филогенетическая схема лососевидных рыб представлена на рис. 38.

Норден [Norden, 1961] относит происхождение подотряда лососевидных к промежутку от верхнего мела до нижнего эоцена, а отделение семейств Argentinidae Osmeridae от лососевых датирует началом миоцена. Розен [Rosen, 1974] полагает, что лучше всех современное распространение представителей отряда лососеобразных объясняет гипотеза дрейфа материков, поэтому возраст

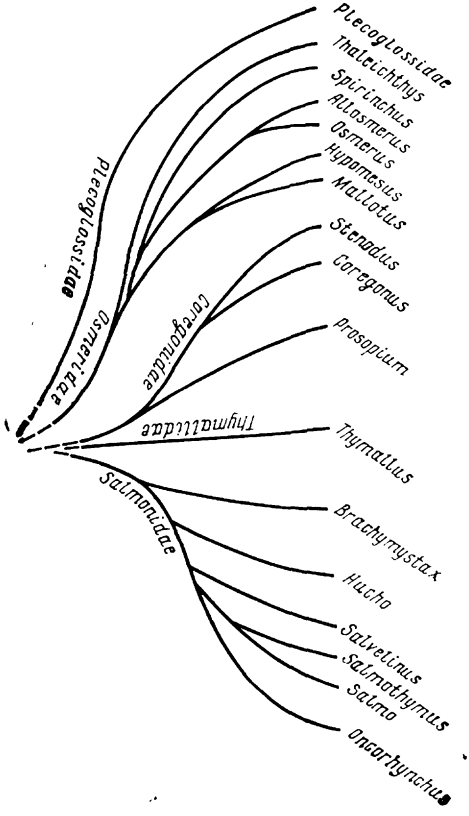


Рис. 38. Филогенетические отношения лососевидных рыб

основной группы лососеобразных он определяет 180 млн. лет, а южных групп (галаксииды) — 90 млн. лет.

Отметим, что есть несколько точек зрения о возможной древности современных групп лососеобразных. Так, иногда рассматривают корюшковых как группу, наиболее древнюю и наиболее близкую к исходному предку всех лососевидных рыб [Клюканов, 1975а, б; Световидов и др., 1975]. В последнее время некоторые палеонтологи считают, что именно сиговые рыбы обладают наиболее примитивными чертами строения среди всех лососеобразных рыб и являются родоначальниками всех лососевидных [Cavender, 1970; Nybelin, 1971].

Нибелин [Nybelin, 1971] на основании изучения ископаемых остатков трех видов рода *Elops* и сравнения их с другими семействами сельдеобразных и лососевидных рыб приходит к выводу о сходстве многих остеологических признаков элопсов с сиговыми рыбами; по его мнению, сиговые происходят от элопсо-лососевой линии, представляя собой примитивную стадию эволюции всех лососевидных, и заслуживает выделения в самостоятельное семейство [Nybelin, 1971, с. 46]. Остатки Elopiformes широко встречаются в морских отложениях начиная с верхней юры, а находки мезозойских Salmoniformes довольно редки и принадлежат к уже специализированным формам. Поэтому можно полагать, что ранняя эволюция лососеобразных происходила в пресноводных бассейнах, отложения которых известны для этого времени очень неполно [Сычевская, 1976а; Gosline, 1960; Greenwood et al., 1966]. Довольно рано на уровне древнейших протосолмоноидов обособились древнейшие щуковидные [Сычевская 1976а, б].

Таким образом, по примитивности строения сиговые не только не уступают другим лососевидным рыбам, но даже превосходят их. Ни одна из современных групп лососеобразных не обладает

достаточным набором примитивных черт, чтобы ее можно было расценивать как предковую, поэтому попытки охарактеризовать общего предка лососеобразных обычно сводятся к реконструкции не существовавшей гипотетической формы.

ОБЩЕЕ ОБСУЖДЕНИЕ И СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Для суждения о таксономическом положении сиговых рыб необходимо привлекать не только морфологические критерии, а строить естественную систему с учетом всех современных материалов из области эмбриологии, морфологии, биохимии, генетики и палеонтологии. Выбор только одной группы признаков приводит или к заведомо неверным выводам, или к ограниченности наших суждений о родственных связях лососевидных рыб.

Проведенный анализ доступных материалов по четырем группам признаков приводит нас к выводу, что сиговые рыбы по многим показателям хорошо обособляются от лососевых и хариусовых рыб. Различия между лососевыми и сиговыми по морфологическим, биохимическим и генетическим критериям часто превышают различия между сиговыми и хариусовыми. К сожалению, даже при комплексном анализе признаков разделение лососевых рыб на семейства несет известную долю субъективности и зависит от того, какую группу рыб принимать за эталон (что считать «хорошим семейством»). Если за эталон семейства принять корюшковых, то будут одни критерии; если же хариусовых рыб считать отдельным семейством, как это делают многие отечественные ихтиологи [Чернавин, 1923; Берг, 1926, 1948, 1955; Линдберг, 1971; Никольский, 1971; Расс, Линдберг, 1971; и др.], то не меньше оснований и для выделения сиговых рыб в самостоятельное семейство.

С нашей точки зрения, логично и вполне обоснованно считать самостоятельными семействами Coregonidae, Thymallidae, Salmonidae [Решетников, 1975, 1977а]. Вместе с тем лососевые, сиговые и хариусовые имеют много общих черт строения, по которым они отличаются от корюшковых, поэтому все они могут быть объединены в надсемейство Salmonoidea. Сложную группу корюшковых тогда тоже надо рассматривать как надсемейство Osmeroidea [Rosen, 1974]. Таким образом, Salmonoidei можно рассматривать как подотряд, включающий 2 группы:

1) надсемейство Salmonoidea с семействами Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae;

2) надсемейство Osmeroidea с одним семейством Osmeridae и 3 подсемействами: Thaleichthyinae, Osmerinae, Hypomesinae;

семейство Plecoglossidae (специализированная ветвь с одним родом).

Cope, Trans. Am. Philos. Soc., 14 (2), 1871, p. 445. Jordan, Evermann, Clark, Checklist fishes N. a. M. America, 2 (IV), 1930, p. 16. Hubbs, Lagler, Fishes Great Lakes region, 1964, p. 48—49. McPhail, Lindsey; Freshwater fishes N.-W. Canada a. Alaska, 1970, p. 69—70. Reshetnikov, Acta Biol. Jugosl., 8 (1), 1976, p. 92. Mednikov, et al., Cybium, 3 (1), 1977, p. 113. Шмидт, рыбы Охотского моря, 1950, с. 46. Пирожников и др., Изв. ГосНИОРХ, 104, 1975, с. 6—7. Решетников, Зоол. журн., 54 (11), 1975, с. 1667.— Мединков и др., Зоол. журн., 56 (3), 1977, с. 333.

Как хариусовые и лососевые, сиговые рыбы имеют жировой плавник, один спинной и один анальный плавник с мягкими лучами. Тело покрыто плотной чешуей. Три последних хвостовых плавника загнуты вверх, преуральный и уральные позвонки не сливаются в один конечный. Имеются орбитосфеноид, непарный мезэтмоид, слабо развитый базиофеноид. Костная пластинка на базибранхиале в виде одной накладной кости. Сейсмосенсорные каналы на голове закрытые, боковая линия полная. Желудок в виде расширенной петли кишечника без слепого мешка. Пилорические придатки многочисленные (10—330). Плавательный пузырь большой. Яйцеводы зачаточные или совсем отсутствуют. Имеются четыре жабры и псевдобранхия, жаберные перепонки не сращены с межжаберным промежутком.

Отличительными признаками сиговых рыб являются крупная чешуя (менее 120 в *ll*), которая во время нереста не врастает в тело, слабо выраженный половой диморфизм и отсутствие яркой брачной окраски. У сиговых рыб имеется гипэтмоид, зубов на *maxillare* не бывает, а если и имеются зубы на других костях, то они имеют другую форму и иной способ прикрепления, чем у лососевых рыб. Орбитосфеноид у сиговых рыб небольшой, межглазничная перегородка в значительной мере соединительнотканная, suprapraeoperculum отсутствует, обычно нет эпиплеуралий. В отличие от хариусовых у сиговых имеется гипэтмоид и короткий спинной плавник, в котором менее 17 ветвистых лучей.

Сиговые рыбы населяют реки и озера, большей частью это пресноводные и полупроходные рыбы, которые далеко в море не уходят и нагуливаются в опресненных районах моря. Нерест у всех видов происходит только в пресной воде. Икрометание бывает осенью или зимой, у некоторых форм ряпушки и сига отмечен нерест в зимне-весенние месяцы. Обычно нерест длится 2 — 4 недели, начинается при температуре воды от 7° и ниже, оптимальная температура инкубации 0,5 — 5°. Характерной особенностью сиговых является мелкая (2—4 мм) и слабо пигментированная икра.

В кариологическом отношении сиговые рыбы представляют собой довольно однородную группу: род *Coregonus* имеет постоянный диплоидный набор хромосом (80) при колебаниях общего числа плеч от 92 до 106; род *Prosopium* имеет одинаковое число плеч (100) при колебаниях диплоидного набора от 64 до 82; род *Stenodus* имеет диплоидный набор из 74 хромосом при общем числе

плеч 108. Сиговые рыбы имеют специфический состав ДНК: содержание ГЦ% колеблется у 6 исследованных видов от 45,5 до 46,6, в среднем 46,0. Процент молярного основания метилированного цитозина (5-МЦ) равен 1,5—1,9.

Сиговые рыбы широко распространены в водоемах Голарктики от водоемов Англии и Дании (реки бассейнов Северного и Балтийского морей) вдоль берегов Северного Ледовитого океана, включая реки и озера Европы, Сибири и Северной Америки. Семейство включает 3 рода — *Prosopium, Coregonus, Stenodus* — и насчитывает около 30 видов, в водах СССР они представлены 3 родами и 12 видами. Большинство из них относятся к ценным промысловым рыбам. Среднегодовой улов сиговых рыб, по данным ФАО, составляет 42—60 тыс. т., в 1971—1975 гг. он составил 45,2 тыс. т., из которых на долю СССР приходится 52,6%.

Ключ для определения родов сиговых рыб

1а. Рыбы средних размеров с небольшим ртом, тело валковатое, чешуя мелкая, особенно в боковой линии. У молоди на голове и на боках тела могут быть темные пятна, у взрослых рыб в брачный период появляется окраска плавников и низа брюшка желтовато-оранжевого цвета. Носовое отверстие поделено одной круглой лопастинкой. Зубы слабо развиты, или их нет. На базибранхиале имеется костная пластинка . . . . . род *Prosopium*.

1б. Рыбы не имеют валковатого тела, обычно тело слегка уплощено с боков, чешуя крупная, и размер чешуи в боковой линии такой же, как и по всему телу. Окраска тела у молоди и взрослых рыб однотонная, без темных полос и поперечных пятен, яркой окраски в брачный период не бывает. Носовое отверстие поделено двумя перегородками. Костной пластинки на базибранхиале нет 2

2а. Рыбы небольшие, средних размеров или крупные; рот небольшой и может занимать верхнее, конечное или нижнее положение. Нижняя челюсть сочленяется с черепом на вертикали заднего края глаза или чуть впереди, верхняя челюсть обычно не заходит за середину глаза. Зубы на челюстях слабо развиты, или их нет. Орбитальное кольцо разорвано сверху, и дермосфенотикум не соединяется с первой надглазничной костью. Позвонков 53—66, обычно менее 65 . . . . . род *Coregonus*.

2б. Крупные рыбы с большим ртом, сочленение нижней челюсти с черепом лежит за задним краем глаза. На челюстях, сошнике, нёбных костях и языке имеются зубы. Орбитальное кольцо замкнуто, и длинная первая надглазничная кость соединяется с дермосфенотикум. Позвонков 66—71 . . . . . род *Stenodus*.

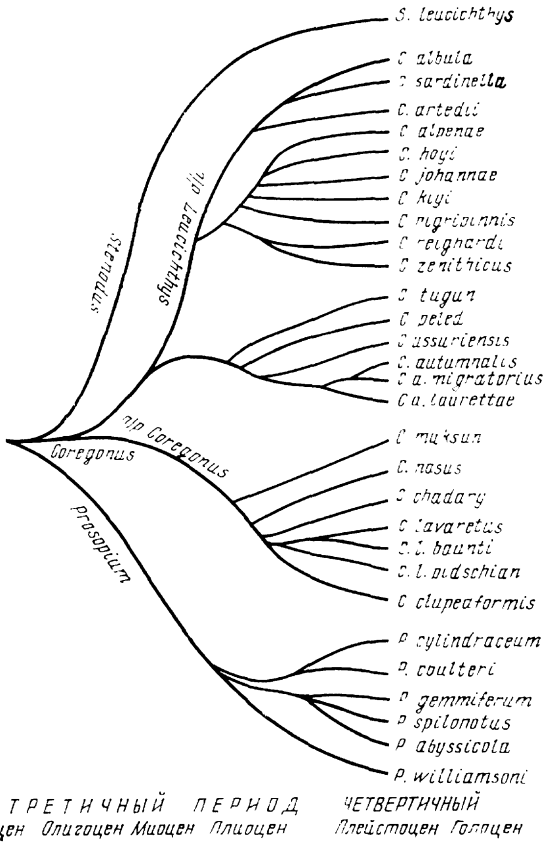


Рис. 39. Предполагаемые филогенетические связи сиговых рыб [Решетников, 1977а]

На основании наших данных по молекулярной гибридизации род *Stenodus* оказался близкородственным ряпушкам (подрод *Leucichthys*) [Медников и др., 1977]. Однако морфологические различия р. *Stenodus* и *Coregonus* значительно превышают различия между подродами *Leucichthys* и *Coregonus*. Род *Stenodus* отличается от прочих сиговых рядом признаков, связанных с хищным образом жизни (зубами), а также замкнутым орбитальным кольцом, крупной чешуей и большим числом позвонков. Поэтому, допуская генетическую близость нельмы и группы сиговых с конечно-верхним ртом, мы полагаем, что скорость эволюции генома не была одинаковой у всех групп сиговых. Поэтому род *Stenodus* приобрел специфические черты и достаточно четко обособился от рода *Coregonus*. Интересно подчеркнуть, что эту же мысль о недавнем ответвлении нельмы от сигов высказывали и другие авторы [Пирожников и др., 1975; Norden, 1961]. Род *Prosopium* сох-

ранил примитивные признаки (форма тела, темные полосы по бокам; черты скелета и др.) и, видимо, раньше всех остальных отделился от общего предка сиговых рыб. После этого произошло разделение собственно сиговых на группу с нижним ртом (подрод *Coregonus* sensu stricto) и группу с конечно-верхним ртом (подрод *Leucichthys*), причем от последней группы ряпушек сравнительно недавно отделился род *Stenodus*.

Наши представления о филогении современных видов сиговых рыб представлены на рис. 39.

Род *Prosopium* включает шесть видов, только один из которых встречается в водоемах СССР, остальные пять являются эндемиками Северной Америки. Род *Stenodus* представлен одним видом. Род собственно сигов *Coregonus* разделяется на два подрода: *Leucichthys* — группа рыб с конечным и верхним ртом (европейская ряпушка, сибирская ряпушка, омуль, пелядь, тугун, уссурийский сиг) и *Coregonus* sensu stricto — рыбы с нижним ртом (сиг, сиг-хадары, чир, муксун). Имеются некоторые разногласия о положении уссурийского сига *C. ussuriensis* Berg: Л. С. Берг [1948], а вслед за ним и другие исследователи [Шапошникова, 1968; Пирожников и др., 1975] относят его к подроду *Coregonus*, однако по положению рта и по строению челюстей больше оснований помещать его в подрод *Leucichthys* [*Gasowska*, 1960; Nikolsky, Reshetnikov, 1970; Решетников, 1977а]. В связи с переходом на хищное питание уссурийский сиг приобрел специфические черты строения: массивную нижнюю челюсть и зубы. Ниже приводится ключ для определения видов рода *Coregonus*.

Определительная таблица видов рода *Coregonus* в водоемах СССР

1а. Рот конечный или верхний, нижняя челюсть выдается вперед из-под верхней или челюсти равной длины. Проксимальная часть maxillare меньше половины дистальной; ширина supramaxillare составляет $^1/_3$ ее длины. Верхняя челюсть заходит за вертикаль переднего края глаза. Ось тела (прямая линия, соединяющая передний край ротовой щели при закрытом рте и средние лучи хвостового плавника) проходит через глазное яблоко (подрод *Leucichthys*) 2

1б. Рот нижний или полунижний, верхняя челюсть заметно выдается над нижней. Проксимальная часть maxillare больше половины дистальной, изредка равна длине последней или даже превосходит ее; ширина supramaxillare составляет $^1/_2$ ее длины. Верхнечелюстная кость почти у всех видов не заходит за вертикаль переднего края глаза. Ось тела проходит ниже глазного яблока (подрод *Coregonus*) . 7

2а. Рот верхний, верхняя челюсть явно короче нижней, нижняя челюсть круто загнута кверху. Жаберных тычинок 35—58 3

2б. Рот конечный, верхняя челюсть примерно равной длины с нижней или чуть длинные ее, но никогда не бывает короче 4

3а. Глаз большой, его диаметр равен 21—31% длины тела и составляет более 70% ширины лба, часто равен или больше ширины лба. Спинной плавник сдвинут назад, поэтому антедорсальное расстояние (*AD*) часто больше 42% длины тела (но не всегда); вентроанальное расстояние (*V — A*) в процентах от *AD* составляет в среднем 56%. Позвонков 51—59. Преимущественно пресноводные формы размером до 25 см, населяют реки и озера бассейнов Балтийского, Баренцева и Белого морей; есть в озерах Верхней Волги . . . . . *C. albula* (Linné).

3б. Рыбы часто более 26 см длиной, глаз обычно меньше ширины лба. Расстояние *AD* часто меньше 42% длины тела; расстояние *V — A* обычно более 62% от *AD*. Как правило, антевентральное расстояние (*AV*) меньше расстояния от начала брюшных плавников до конца чешуйного покрова. Позвонков 57—64, в среднем более 60. Мигрирующие речные формы, реки Сибири и Северной Америки. . . . . *C. sardinella* Valenciennes.

4а. Мелкие рыбы до 20 см длиной и весом до 80 г. типично речные фомы. Жаберных тычинок 21—39. Чешуя тонкая, легко опадающая, обычно 53—76 чешуй в *ll*, чаще 60—68. Позвонков 50—57. Пилорических придатков 12—56. Реки Сибири от Оби до Яны . . . . . *C. tugun* (Pallas).

4б. Рыбы достигают больших размеров, жаберных тычинок часто более 35. Чешуя плотно сидящая, обычно более 76 чешуй в *ll*. Позвонков 57—67. Пилорических придатков более 70 5

5а. Верхнечелюстная кость заметно заходит за передний край глаза. Рот конечный, почти полунижний, верхняя челюсть едва выдается над нижней. Темных пятен на голове и теле нет. На сошнике имеются зубы. Бассейн Амура и у берегов Сахалина . . . . . *C. ussuriensis* Berg.

5б. Верхняя челюсть не заходит далеко за передний край глаза. Рот конечный, челюсти равной длины, или нижняя челюсть слегка выдается над верхней. Жаберных тычинок более 35. На теле могут быть черные точки. Сошник без зубов 6

6а. Тело высокое, более 24% длины тела, сразу же за затылком круто поднимается вверх. На верхнезатылочной кости име-

ется большой гребень. Жаберных тычинок 46—69. В анальном плавнике 12—16 ветвистых лучей. Окраска может быть более темной, чем обычно у сиговых, на голове и по бокам тела имеются круглые темные пятнышки, на спинном плавнике много черных точек. Пилорических придатков 70—152. В реках и озерах от Мезени до Колымы, обычно в море не выходит . . . . . *C. peled* (Gmelin).

6б. Тело невысокое и круто не поднимается вверх за головой. Окраска обычная, темных пятен нет. Жаберных тычинок 35—54. В анальном плавнике 10—12 ветвистых лучей. Пилорических придатков 128—291. Гребень на верхнезатылочной кости небольшой. На откорм уходят в море (кроме байкальского подвида), на нерест поднимаются в реки Сибири и Северной Америки . . . .*C. autumnalis* (Pallas).

7а. Верхнечелюстная кость короткая и широкая, ее длина менее 22% длины головы, а ширина обычно больше 1/2 длины кости. Ширина *supramaxillare* больше половины ее длины. Рыло впереди глаз горбатое. Жаберных тычинок 18—28. Проксимальная часть *maxillare* больше дистальной или равна ей. Бассейн Северного Ледовитого океана . . . . . *C. nasus* (Pallas).

7б. Верхнечелюстная кость узкая, ее длина обычно больше 22% длины головы. Рыло впереди глаз не горбатое . . . 8

8а. Рыло высокое, высота рыльной площадки больше ширины в 1,1—1,5 раза. Орбитальное кольцо замкнуто, или имеется едва заметный промежуток между первой верхнеглазничной костью и дермосфенотикум. Теменные кости сдвинуты назад. Жаберных тычинок 23—28. В боковой линии 72—88 чешуй. Бассейн Амура . . . *C. chadary* Dybowski.

8б. Высота рыльной площадки обычно меньше ее ширины, реже равна или больше. Орбитальное кольцо не замкнуто. Теменные кости не сдвинуты назад. Водоемы Европы и Сибири (не бассейн Амура) 9

9а. Череп вытянут в передней части, круто поднимается к затылку и заканчивается хорошо развитым гребнем на верхнезатылочной кости. Ширина рыльной площадки в 1,5—2,2 раза больше ее высоты. Жаберных тычинок обычно 42—72. Водоемы Сибири от Кары до Колымы . . . . . *C. muksun* (Pallas).

9б. Череп не вытянут в передней части, нет крутого подъема головы к затылку, гребень на затылке небольшой. Жаберных тычинок 15—60. Широко распространен в водоемах Голарктики . . . . . .*C. lavaretus* (Linné).

На сегодняшний день можно принять, что объем подотряда лососевидных рыб Salmonoidei состоит из следующих групп: лосо-

севые, сиговые, хариусовые, корюшковые и аювые. Относительно их таксономического ранга и объединения в более крупные категории имеются две точки зрения:

Первая	Вторая
Подотряд Salmonoidei	Подотряд Salmonoidei
Надсемейство Salmonoidea	Семейство Salmonidae
Сем. Salmonidae	П/сем. Salmoninae
Сем. Coregonidae	П/сем. Coregoninae
Сем. Thymallidae	П/сем. Thymallinae
Надсемейство Osmeroidea	Семейство Osmeridae
Сем. Osmeridae	П/сем. Thaleichthyinae
П/сем. Thaleichthyinae	П/сем. Osmerinae
П/сем. Osmerinae	П/сем. Hypomesinae
П/сем. Hypomesinae	Семейство Plecoglossidae
Семейство Plecoglossidae	

Отметим, что различия между этими точками зрения не столь существенны и состоят в основном в присвоении ранга семейства или подсемейства лососевым, сиговым и хариусовым рыбам. Проведенный нами анализ всех доступных и пригодных для систематики данных позволял прийти к заключению, что логичнее принять первую точку зрения и рассматривать сиговых рыб в ранге самостоятельного семейства Coregonidae с тремя самостоятельными родами: *Prosopium, Coregonus, Stenodus.*

ГЛАВА ШЕСТАЯ

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ РОДОВ И ВИДОВ СИГОВЫХ РЫБ

В данной главе основное внимание будет уделено тем видам, с которыми имел дело сам автор. На основании прежних представлений и полученных новых данных приводится уточненный диагноз вида, краткое морфологическое описание, его распространение с картой ареала, структура вида, основные черты биологии и хозяйственное значение.

Род *Prosopium* Milner, 1878 — вальки

Salmo Pallas in: Pennant, Arctic Zoology, I, 1784, p. CIII (тип: *Salmo cylindraceus* — Лена, Индигирка, Колыма).

Salmo Pallas, Zoog. Rosso-Asiat., III, [1814] [1], p. 405 (тип: *Salmo* microstomus = *S. cylindraceus* — частью Лена, Индигирка, Колыма).

Coregonus Richardson in: Franklin, Narrative of Journey of the Polar Sea, 1823, p. 714 (тип: *Coregonus quadrilateralis* Rich.).

Prosopium Milner in: Jordan, Man. Vert., ed. 2, 1878, p. 361 (тип: *Prosopium* = *C. quadrilateralis*).

Prosopium в переводе означает маска, название обусловлено тем, что перед глазами рыбы из-за больших костей возникает подобие маски. Обычное название — вальки или коньки.

Это рыбы небольшого и среднего размера. Рот чаще маленький и занимает нижнее положение. Тело вальковатое, у молоди на боках и на спине заметны темные пятна. У взрослых рыб во время нереста грудные и брюшные плавники могут окрашиваться в желтовато-оранжевый цвет; эпителиальные бугорки, или жемчужные органы развиваются только на боках тела и не бывают на голове. Носовое отверстие поделено одной круглой лопастинкой. Чешуя в боковой линии (свободный край) обычно мельче остальной. Зубы слабо развиты, чаще их нет, но могут быть зубы на языке. На базибранхиале имеется костная пластинка, которая покрывает II—IV базибранхиале, или вместо нее имеется гребень. Позвонков 50—65. Род насчитывает 6 видов в Северной Америке, из которых только один встречается в водоемах Сибири.

---

[1] О цитировании труда П. С. Палласа дается объяснение А. Н. Световидовым [1978]. Синонимия приводится сокращенно.

Prosopium cylindraceum (Pallas et Pennant, 1784) — валек

Salmo cylindraceus — Pallas in: Pennant, Arctic Zoology, I, 1784, p. CIII (тип: Лена, Индигирка, Колыма).

Salmo microstomus — Pallas, Zoog. Rosso-Asiat., III, [1814], p. 405 (частично: Лена, Индигирка, Колыма, Анадырь, Охота, Камчатка).

Salmo omul — Pallas, [1814], p. 406 (частично из Енисея).

Coregonus mongolicus — Варпаховский, 1900, с. 424 (Северная Монголия).

Coregonus cylindraceus (Pallas) (Pennant) — Берг, 1908, с. 86.

Coregonus cylindraceus (Pallas et Pennant) — Березовский, 1924, с. 89.

Coregonus (Prosopium) cylindraceus (Pallas et Pennant) — Берг, 1933, с. 846; Berg, 1936, p. 57; 1948, с. 417.

Prosopium cylindraceum (Pallas) — Dymond, 1947, p. 8; Scott, Crossman, 1974, p. 308.

Prosopium cylindraceum (Pallas et Pennant) — Шапошникова, 1968, с. 251.

Видовое название *cylindraceum* означает цилиндрический, что связано с округлой формой тела, похожей на цилиндр.

Характерные признаки. Тело в сечении округлое, вальковатое; рот маленький, узкое рыло, голова небольшая. Между ноздрями нет задней плоской лопастинки (есть передняя круглая). На *operculum* имеются радиальные полоски. На голове и жировом плавнике могут быть мелкие темные пятнышки. Свободные края чешуи в боковой линии меньше остальных. Жировой плавник маленький.

D III—IV 10—13, *P I* 12—15, *V* II 9—11, *A* III—IV 8—12. Жаберных тычинок 14—22, чешуй в боковой линии 79—109, позвонков 59—65 и 52—114 пилорических придатков у вальков из водоемов СССР, а в водоемах Северной Америки валек имеет 14—21 тычинки, 74—108 чешуй в *ll*, 58—65 позвонков и 61—130 пилорических придатков [*Scott, Crossman,* 1974]. Наибольшая высота тела равна 14—20%, длина головы 13—18% длины тела; диаметр глаза 1,5—3,3% длины тела или 14—20% длины головы.

Окраска спины взрослых рыб темно-серая, иногда с синеватым или коричневым отливом; бока серебристые с желтоватым оттенком. У некоторых особей на голове и жировом плавнике могут быть темные пятнышки, у молоди до 18 см длиной на боках тела бывает 7—13 крупных овальных пятен. Ярко выраженного полового диморфизма нет, за исключением нерестового периода, когда у самцов в большей степени проявляется брачный наряд в виде эпителиальных бугорков на теле (не бывает на голове), а низ брюшка и парные плавники приобретают желто-оранжевый и даже красноватый цвет.

Длина обычно 20—40 см, отдельные особи достигают 51 см длины и веса до 2 кг. Предельный возраст 10—15 лет.

Распространение. В водоемах СССР встречается от Чукотки до восточных притоков Енисея. Валек обитает в каменистых речках с быстрым течением, его нет в левых болотистых притоках Енисея, он отмечен только в правых горных притоках, текущих

со Среднесибирского плоскогорья. По Енисею валек встречается от устья до верховьев — р. Тува, р. Абакан и горные озера Северной Монголии. Отмечен валек в бассейне Пясины, Хатанги, Лены, Яны, Индигирки, в оз. Лабынкыр; в бассейне Колымы встречается повсеместно от верховьев до дельты [Березовский, 1924; Берг, 1926; Сыч-Аверинцева, 1933; Остроумов, 1937; Логашев, 1940; Лукьянчиков, 1967; Красикова, 1968; Кириллов, 1972]. В большом количестве отмечен нами в Анадыре, Амгуэме, Пенжине [Решетников и др., 1975, 1976]. В реках Тихоокеанского побережья валек встречается от Чукотки на юг до зал. Корфа (57° с. ш.), его отмечали в реках Карагинского района Камчатки — Ука, Начика, Озерная, Хайлюля и Дранка [Остроумов, 1964; Грачев, Тиллер, 1979]. В реках Охотского побережья он обитает, кроме Пенжины, в реках Кухтуй и Охота. Ареалы распространения вальков рода *Prosopium* показаны на рис. 40. *P. cylindraceum* широко распространен на Американском побережье от Аляски до Гудзонова залива и побережья Атлантики, населяет все Великие озера (кроме оз. Эри), найден валек в некоторых глубоких и холодных озерах на севере штатов Нью-Йорк и Нью-Гэмпшир (США), доходя на юг до оз. Ист-Твин (42° с. ш.). В Америке валек на севере обитает в реках, а на юге живет в озерах.

Структура вида. Анализ морфометрических данных по вальку на всем ареале вида показал, что этот вид относительно стабилен, не образует четко выраженных ни экологических форм, ни подвидов [Решетников и др., 1975]. Пределы колебаний, ряды и средние значения числа жаберных тычинок, чешуй в *ll* и позвонков для вальков Сибири приводятся в табл. 21—23.

Отметим, что по меньшему числу чешуй в боковой линии анадырский валек был отнесен Л. С. Бергом [Berg, 1936; Берг, 1948] к американскому подвигу. Действительно, по ряду признаков анадырские валь ки обнаруживают большое сходство с вальком из водоемов Америки, чем с соседним колымским, отличаясь от колымского меньшим числом тычинок и меньшим числом чешуй в *ll*, меньшими размерами глаз и более узким лбом, однако ни по одному из этих признаков различия не достигают подвидового ранга [Решетников и др., 1975]. Кроме того, изменения среднего числа чешуй у вальков из разных мест обитания носят мозаичный характер, варьируя в разных популяциях в зависимости от условий обитания (см. табл. 22). Поэтому, с нашей точки зрения, нет оснований для выделения подвидов среди вальков.

Биология. Населяет преимущественно верхние участки рек с каменистыми и песчаными грунтами. В водоемах СССР валек имеет высокий темп роста, особенно в Анадыре и реках Камчатки. Половозрелость у анадырского валька наступает в возрасте 5—6 лет при достижении самцами 27 см и самками —30 см длины. Половозрелые особи в конце августа поднимаются в верхние участки Анадыря на 50—70 км, нерест в Анадыре в районе пос. Марково отмечен в сентябре—октябре, в Индигирке — в октябре—

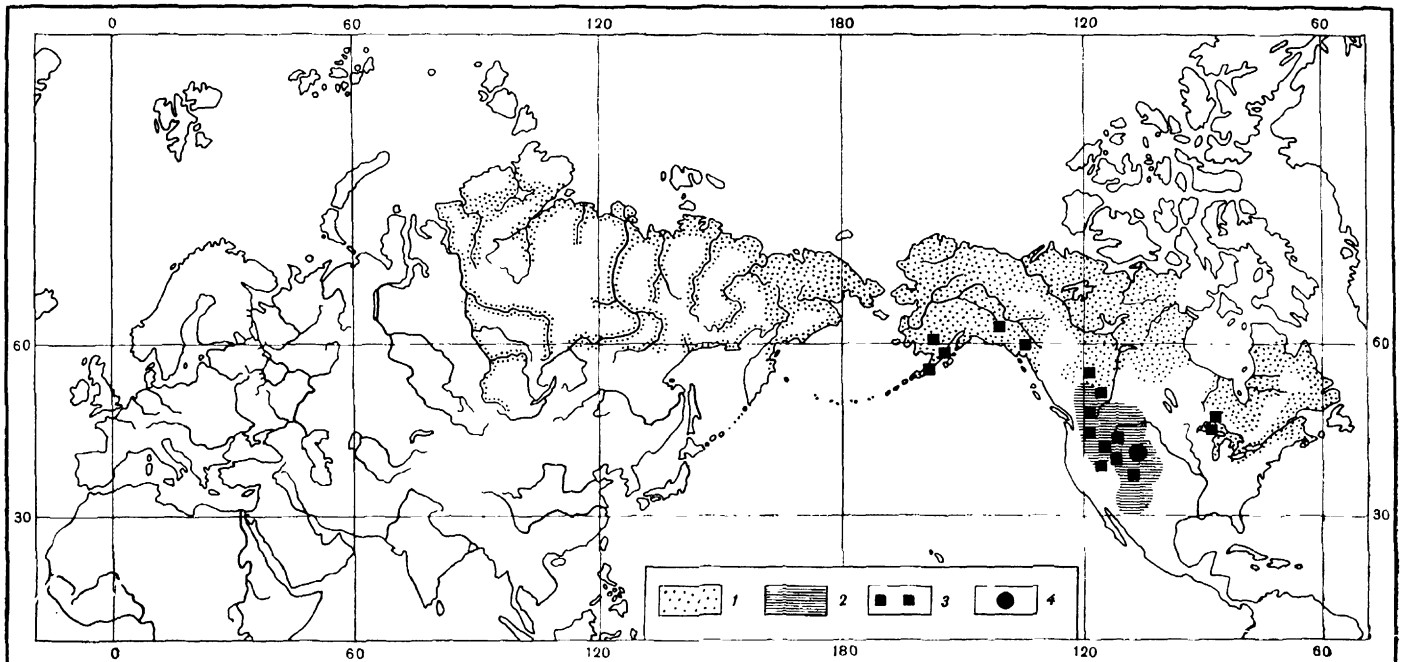


Рис. 40. Географическое распространение вальков рода ***Prosopium***

1 — P. cylindraceum; 2 — P. williamsoni; 3 — P. coulteri; 4 — P. abyssicola + P. gemmiferum + P. spilonotus

Таблица 21. Число жаберных тычинок у валька *P. cylindraceum* в разных водоемах Советского Союза и Северной Америки

Водоем	14	15	16	17	18	19	20	21	22	Колебание	Среднее	Число рыб	Источник материала
Бассейн Енисея	–	–	1	2	–	–	–	–	–	16–17	16,7	3	ЗИН АН СССР; Варпаховский, 1900
Бассейн р. Пясины													
Р. Норильская	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	18,0	2	Березовский, 1924
Р. Самоедская	–	–	–	–	–	–	–	–	–	16–22	18,5	163	Остроумов, 1937
Оз. Мелкое	–	–	–	–	–	2	1	–	–	19–20	19,5	3	Логашев, 1940
Бассейн р. Хатанги	–	–	–	–	–	–	–	–	–	16–20	18	?	Лукьянчиков, 1967
Оз. Есей	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	19	1	Берг, 1926
Р. Лена	–	–	–	2	11	12	4	1	–	17–21	18,7	30	Борисов, 1928
То же	–	–	2	8	11	16	2	1	–	16–21	18,3	40	Сыч-Аверинцева, 1933
»	–	–	–	–	–	–	–	–	–	16–21	18,4	32	Кириллов, 1972
верховья, Чая	–	–	–	–	–	–	–	–	–	17–23	20,0	?	Скрябин, 1979
Индигирка	–	–	–	–	–	–	1	0	1	20–22	21,0	2	Кириллов, 1972
Бассейн р. Колымы													
Р. Колыма	–	–	–	2	8	3	2	1	–	17–21	18,5	16	Новиков, 1966; ЗИН АН СССР
Р. Камешкова	–	–	–	–	5	21	38	5	–	18–21	19,5	69	Решетников и др., 1975
Оз. Нижнее Илирней	–	–	–	–	8	13	9	1	–	18–21	19,1	31	То же
Р. Амгуэма	1	2	10	24	10	3	–	–	–	14–19	17,0	50	Наши данные
Р. Анадырь	1	3	15	78	135	91	32	1	–	14–21	18,1	356	То же
Р. Пенжина	–	–	1	20	68	67	43	5	1	16–22	18,7	205	»
Р. Хайлюля (Камчатка)	1	12	28	9	1	1	–	–	–	14–19	16,0	52	Грачев, Тиллер, 1979
Северная Америка	2	22	20	47	61	48	28	9	–	14–21	17,9	237	McPhail, Lindsey, 1970

Таблица 22. Число чешуй в боковой линии у валька *P. cylindraceum* в водоемах СССР и Америки

Водоем	Колебание	Среднее	Число рыб	Источник материала
Р. Енисей	91–93	92,3	3	ЗИН АН СССР; Варпаховский, 1900
Бассейн р. Пясины				
Р. Норильская	97–99	98,0	2	Березовский, 1924
Р. Самоедская	90–109	99,5	163	Остроумов, 1937
Оз. Мелкое	98–104	100,0	3	Логашев, 1940
Р. Хатанга	90–103	95	?	Лукьянчиков, 1967
Р. Лена, верховья	95–103	98,4	10	Борисов, 1928
То же, низовья	89–106	96,3	20	То же
Р. Лена	87–102	95,4	40	Сыч-Аверинцева, 1933
То же, среднее течение	91–105	98,7	32	Кириллов, 1972
Р. Лена, верховья	91–110	99,8	?	Скрябин, 1979
Р. Индигирка	84–94	90,0	3	ЗИН АН СССР
Бассейн р. Колымы				
Р. Колыма	96–105	100,0	8	Новиков, 1966
То же	85–95	91,4	8	ЗИН АН СССР
Р. Камешковая	86–101	93,8	69	Решетников и др., 1975
Оз. Нижнее Илирней	97–107	101,3	31	То же
Р. Амгуэма	86–107	93,7	50	Наши данные
Р. Анадырь	79–97	89,0	285	То же
Р. Пенжина	81–99	90,4	205	»
Р. Хайлюля (Камчатка)	82–95	88,1	54	Грачев, Тиллер, 1979
Арктическая Аляска	89–101	95,0	24	Dymond, 1943
Р. Юкон	–	90	1	То же
Оз. Большое Медвежье	90–100	95,0	4	»
Оз. Бэкер	86–99	92,0	6	»
Оз. Большое Невольничье	86–97	90,6	8	Walters, 1955
Оз. Верхнее	74–98	89,7	69	Koelz, 1930
Оз. Мичиган	84–100	91,9	65	То же
Оз. Гурон	80–95	88,1	64	»
Оз. Онтарио	74–100	87,5	16	Dymond, 1943
Северо-восток США	79–98	83–89	40	Koelz, 1931

ноябре. По нашим данным, коэффициент зрелости половозрелых самцов 4—9 (в среднем 6,5) % веса порки и самок —11—26, (в среднем 17) %. Плодовитость индигирского валька 7,4—8,5 тыс. икринок [Кириллов, 1972], анадырского —4,3—12,7 тыс. икринок [Штундюк, 1976].

Таблица 23. Число позвонков у валька *P. cylindraceum* в разных водоемах Советского Союза (ряды, пределы, среднее)

Водоем	59	60	61	62	63	64	65	Колебание	Среднее	Число рыб	Источник материала
Р. Хатанга (оз. Есей)	–	–	–	–	–	1	–	–	64	1	ЗИН АН СССР
Р. Лена	–	3	3	15	16	7	–	60–64	62,5 *	44	Сыч-Аверинцева, 1933
Р. Лена, среднее течение	–	–	–	–	–	–	–	59–65	62,2	32	Кириллов, 1972
Р. Лена, верховья	–	–	–	–	–	–	–	61–63	62,2	?	Скрябин, 1979
Р. Индигирка	–	–	–	3	3	1	–	62–64	62,6	7	ЗИН АН СССР
Бассейн р. Колымы											
Р. Колыма	1	0	0	6	1	–	–	59–63	61,8	8	Новиков, 1966
Р. Камешкова	–	–	16	35	18	–	–	61–63	62,0	69	Решетников и др., 1979
Оз. Нижнее Илирней	–	2	6	10	10	2	1	60–65	62,2	31	То же
Р. Амгуэма	–	2	6	14	21	7	–	60–64	62,5	50	Наши данные
Р. Анадырь	–	3	20	64	68	16	–	60–64	62,4	171	То же
Р. Пенжина	–	5	25	79	58	8	–	60–64	62,2	177	»
Р. Хайлюля (Камчатка)	–	8	6	2	–	–	–	60–62	60,6	16	Грачев, Тиллер, 1979

* В этих данных число позвонков уменьшено на 1 по сравнению с данными автора.

Род *Coregonus* (Linne) Lacepede, 1804 — сиги

«Coregoni» Linné, Syst. Nat., ed. X, 1758, p. 310 (тип: *Salmo lavaretus* — Европа).
Coregonus Lacepède, Hist. Poiss., V, 1804, p. 48 (тип: *C. lavaretus* L.).
Argirosomus Agassiz, Lake Superior, 1850, p. 330 (тип: *C. clupeiformis* Agass, non Mitchill = *C. harengus* Rich.) (non *Argyrosomus* Pylaie 1834 = *Sciaena aquila* Cuvier).
Leucichthys Dybowski, Fische Baikal-Wassersysteme, Verh. Zool-bot. Gesell Wein, XXIV, 1874, p. 390 (тип: *Salmo omul Pallas* = *C. autumnalis migratorius*).
Allosomus Jordan, Man. Vert., ed. 2, 1878, p. 361 (тип: *C. tullibee* Richardson).
Coregonus + *Argirosomus* Jordan et Evermann, Fish. N. America, I, 1896, p. 461.
Thrissomimus Gill, in: Jordan et Evermann, Bull. U. S. Bur. Fish., XXIX, 1909 (1911), p. 3 (тип: *C. artedi* Le Sueur).
Cisco Jordan et Evermann, Bull. U. S. Bur. Fish., XXIX, 1909 (1911), p. 3 (тип: *Argyrosomus nigripinnis* Gill).
Coregonus + *Leucichthys* Koelz, Bull, Bur. Fish., XLIII, (1927) 1929, p. 340, 515.
Coregonus + *Leucichthys* + *Argirosomus* Пирожников и др. Изв. ГосНИОРХ, 104, 1975, с. 13.

Coregonus в переводе означает косоглазый, поскольку зрачок глаза не круглый, а выступает вперед небольшим углом. Предельный возраст в водоемах СССР — 11 лет, в водоемах Северной Америки — 15 лет. Питается валек личинками мошек, хирономид, ручейников, поденок, веснянок и моллюсками; в питании преобладают организмы бентоса, во время нереста сиговых поедает их икру.

Хозяйственное значение невелико, имеет местное значение и встречается в качестве прилова. В бассейнах Колымы и Анадыря может иметь промысловое значение, уловы на Колыме в 1963—1964 гг. составляли 0,26 т ежегодно [Новиков, 1966]. Ловится неводами и ставными сетями.

Сравнительные заметки. Кроме этого вида, в Северной Америке известно еще 5 видов рода *Prosopium*, которые отличаются образом жизни, ареалами и некоторыми признаками, связанными с питанием. В западных штатах США обитает речной вид *P. williamsoni* (Girard), населяя холодные речки бассейна Миссури и Колумбии. В некоторых озерах Тихоокеанского побережья встречается небольшой по размеру вид *P. coulteri* (Eigenmann et Eigenmann), реликтовая популяция которого отмечена в оз. Верхнем. На границе штатов США Юта и Айдахо в оз. Бэр живут три эндемичных вида: *P. gemmiferum* (Snyder), *P. spilonotus* (Snyden), *P. abyssicola* (Snyder), которые в настоящее время не встречаются ни в каких других озерах, но ископаемые останки этих видов найдены в плейстоценовых отложениях Бонневильского бассейна [Smith et al., 1968]. Скорее всего эти три вида ведут свое происхождение от горного валька *P. williamsoni,* который живет в этом районе (см. рис. 40) и имеет широкое распространение [Norden, 1970]. Основные различия между шестью видами вальков состоят в характере питания, образе жизни и некоторых морфологических признаках, которые приводятся в табл. 24, по данным американских авторов [Norden, 1970; McCart, 1970; Lindsey, Franzin, 1972] и нашим данным для водоемов СССР.

Таблица 24. Морфологические признаки вальков Северной Америки и СССР

Вид	Число		
	жаберных тычинок	чешуй в *ll*	пилорических придатков
P. williamsoni	19–26	75–94	82–133
P. gemmiferum	37–45	71–77	84–86
P. spilonotus	18–26	74–94	135–140
P. abyssicola	19–26	67–78	73–78
P. coulteri	19–21	51–81	10–33
P. cylindraceum (Америка)	15–20	84–101	87–117
P. cylindraceum (СССР)	14–22	79–109	52–114

Крайними вариантами в широком диапазоне изменчивости по этим признакам выступают *P. cylindraceum* и *P. gemmiferum*: первый вид имеет маленький рот, короткое рыло и питается в основном беспозвоночными со дна; второй, подобно ряпушкам, живет в толще воды, имеет густой цедильный аппарат в виде 37—45 жаберных тычинок и питается планктоном, из всех вальков он имеет самое длинное рыло и большой рот [Norden, 1970]. Все шесть видов встречаются в Северной Америке. Вдоль Тихоокеанского побережья далеко на север до Бристольского залива проникает карликовый валик *P. coulteri*, населяя в основном озера. Отметим, что из всех сиговых рыб этот вид имеет наименьшее число позвонков —50—55.

Тело удлиненное и слегка уплощенное с боков, рыбы разного размера. Рот небольшой, нижний, конечный или верхний. Верхняя челюсть короткая, не заходит за середину глаза; 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. 30 видов в водоемах Европы, Сибири, Северной Америки.

Coregonus muksun (Pallas, 1814) — муксун

Salmo muksun Pallas, Zoogr. Rosso-Asiat, III [1814], p. 398 (реки Сибири, тип из Оби).
Coregonus muksun (Pallas) — Smitt, Salmonider, 1886, p. 272 (Енисей).

Видовое название происходит из остяцкого (хантского) мухсун или мухсын.

Характерные признаки. Рот нижний, рыло тупое и вытянутое. Череп спереди сужается. Большая верхняя челюсть заметно вы-

дается над нижней, ее длина равна 24—31% длины головы; длина верхней челюсти в 2,5—3,5 раза больше ее ширины. Рыло широкое, ширина рыльной площадки в 1,5—2,2 раза больше ее высоты. Тело за головой круто поднимается вверх. Обычно много жаберных тычинок —42—65. Впервые это странное сочетание большого числа жаберных тычинок и нижнего рта было подмечено П. Л. Пирожниковым [1950, 1953, 1955] и правильно объяснено особенностями питания муксуна.

Краткое описание вида приводится по Н. В. Сыч-Аверинцевой [1933] с добавлением новых данных [Берг, 1948; Подлесный, 1948; Пирожников, 1953, 1955, 1967; Новиков, 1966; Лукьянчиков, 1967; Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Вышегородцев, 1974а; Яковлева, Следь, 1976; Куклин, 1976].

D III—V 9—13, чаще IV 11; *P* I 13—17; *V* II 9—13 и *A* III—V 10—14, чаще IV 12. Жаберных тычинок от 42 до 65, лишь в Норильских озерах бывает до 78 тычинок. Чешуй в боковой линии 80—107, чаще 87—94. Позвонков, по нашим просчетам у муксуна Оби 61—64, в среднем 62,4; по данным Н. В. Сыч-Аверинцевой [1933], у 84 экз. муксуна Лены 61—65, в среднем 62,6 позвонка. Приводимые данные по числу позвонков (55—66) для муксуна из водоемов Якутии [Кириллов, 1972], с нашей точки зрения, являются сомнительными. Пилорических придатков 163—326. Пределы колебаний и среднее значение основных меристических признаков муксуна из разных районов показано в табл. 25.

Окраска серебристая, обычная для всех сиговых, у муксуна из Норильских озер она может быть золотисто-желтой.

Длина половозрелых рыб 33 см, вес 1—2 кг, отдельные особи достигают 75 см и веса 7—8 кг; в бассейне Гыданской губы ловился муксун до 94 см длиной и весом 13,8 кг. Предельный возраст в Оби, Индигирке, Колыме равен 16 годам, в Енисее и Хатанге —18—19 лет, в Норильских озерах —20 лет, в Лене —25 лет.

Распространение. Муксун населяет все крупные реки Сибири, от Кары на западе до Колымы на востоке (рис. 41). Западнее Кары муксуна нет; многотычинковые сиги Карелии, описанные как *C. muksun aspius* [Берг, 1948], на самом деле относятся к виду *C. lavaretus* [Правдин, 1954, 1966б]. Муксун отмечен в реках Кара, Сибирча; встречается он в Обской и Тазовской губах, ранее по Оби поднимался на нерест до низовьев Иртыша и чуть выше устья р. Томь, теперь доходит до Новосибирской ГЭС. В Енисее поднимается до Осиновского порога, чаще встречается в низовье, в дельте и в заливе. Есть муксун в Пясине и в озерах Глубокое, Мелкое и Лама; известен из р. Нижняя Таймыр и оз. Таймыр [Подлесный, Лобовикова, 1951]; отмечен в реках Хатанга и р. Хета, в нижнем течении р. Анабар и в ее притоках Суольма и Харабыл; в р. Оленек они поднимаются выше 72° с. ш. В Лене муксун чаще встречается в дельте и в притоках, на нерест поднимается до Якутска и выше, в Вилюе — до устья р. Мархи. В Индигирке встречается до с. Крест-Майор, заходит в Алазею; в Колыме под-

Таблица 25. Пределы колебаний (верхние числа) и среднее значение (нижнее число) меристических признаков муксуна, *C. muksun*

Водоем	Число рыб	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число позвонков	Число ветвистых лучей в плавниках	
					спинном	анальном
Р. Юрибей [1]		53–68	78–88	60–63	–	–
		61,8	85,0	61,0		
Р. Обь [2]	100	42–56	80–100	61–64	10–13	10–14
		48,8	91,7	62,3	11,2	12,6
Р. Пур [3]	50	44–55	85–97	–	10–13	10–14
		49,7	90,4		11,4	12,4
Р. Гыда [4]	30	42–60	83–101	57–66 *	10–13	10–14
		50,8	88,9	61,7	11,3	11,8
Р. Енисей [5]	140	49–64	85–102	–	–	11–14
		54,8	93,4			
Р. Пясина [6]	28	44–65	88–107	–	–	–
		56,4	93,5			
Норильские [6] озера	28	45–78	82–98	–	–	–
		62	92			
Р. Хатанга [7]	186	42–72	79–103	60–64	10–14	10–14
		55	90			
Р. Лена [8]	84	45–62	83–98	61–65	9–13	10–14
		52,3	91,2	62,6	11,1	11,6
Р. Вилюй [9]		55–56	87–94	60–64	11–13	11–13
Р. Колыма [10]	25	45–63	80–100	60–61	10–12	10–13
		51,4	88,3	60,6 *	11,3	11,3

* Сомнительные данные, нуждаются в проверке; 1 — по А. А. Вышегородцеву [1974а]; 2 — по М. И. Меньшикову [1946], число позвонков по рентгеноснимкам; 3 — по А. С. Яковлевой и Т. В. Следь [1976]; 4 — по В. К. Есипову [1941а]; 5 — по А. И. Березовскому [1924]; 6 — по Н. А. Остроумову [1937]; 7 — по Ф. В. Лукьянчикову [1967]; 8 — по Н. В. Сыч-Аверинцевой [1933]; 9 — по Ф. Н. Кириллову [1972]; 10 — по А. С. Новикову [1966] и Л. С. Бергу [1948].

нимается до Среднеколымска, и отдельные особи — до заимки Родчево. В Анадыре муксуна нет [Кагановский, 1933; Агапов, 1941; Решетников и др., 1976].

Структура вида. Жилая форма муксуна из Норильских озер отличается несколько более высоким телом (19—28%), небольшой, но более высокой головой; у взрослых рыб спина может быть с горбом.

Описана малотычинковая форма муксуна из рек Лена и Оленек с числом тычинок от 25 до 45 [Александрова, Кузнецов, 1972а; Кириллов, 1972; Дормидонтов, 1974]. У этого муксуна, который выделяется Ф. Н. Кирилловым [1972] в особый подвид *C. muksun* drjagini, тело менее горбатое, рыльная площадка слабо скошена и рот полунижний, длинные грудные плавники, рыло узкое (ши-

рина 14% длины головы). Отметим, что раньше сиговые рыбы с малым числом тычинок из Печоры также отмечались как муксун, но, как было показано позднее, это оказались разновидности сига-пыжьяна или его помеси с омулем [Берг, 1948]. Если среди вида *C. muksun* (Pallas) действительно существуют малотычинковые формы, то практически исчезают различия между *C. lavaretus* sensu lato и *C. muksun* (*Pallas*). Поскольку в наших сборах муксуна не было и малотычинковой формы нет в музейных коллекциях, то мы пока воздерживаемся от окончательного суждения по этому вопросу.

Биология. По образу жизни муксун относится к полупроходным рыбам, которые большую часть года нагуливаются в опресненных районах моря, выдерживая соленость 6—8% [Новиков, 1966; Москаленко, 1971], хотя для муксуна Лены приводятся и более высокие показатели солености [Пирожников, 1953]. Заход в реки начинается в конце лета (июль—август), нерестилищ муксун достигает в октябре—ноябре. В Оби он проходит вверх по реке на 2 тыс. км со средней скоростью 20 км/сут, в Енисее — на 500—1500 км, и самый короткий путь у муксуна в Анабаре [Москаленко, 1955, 1971]. В оз. Таймыр и в Норильских озерах имеется жилая форма муксуна. Созревает муксун в возрасте 6—7 лет в Оби, 9—10 лет — в Енисее и 11—14 лет —В Лене и Анабаре. Обычно первый нерест бывает при достижении рыбой 0,8—1,5 кг веса. Нерестилища расположены чаще на перекатах с быстрым течением на глубинах 2—3 м или на плесах с замедленным течением на глубинах до 6 м. Нерест по времени совпадает с падением температуры воды до 1—2° и началом образования льда. Плодовитость муксуна колеблется от 9 до 167 тыс., в среднем 40—60 тыс. икринок. Скат взрослых рыб с нерестилищ бывает зимой. Отмечены пропуски нереста, т. е. повторный нерест бывает через 2 года (особенно у самок). Развитие икры длится 150—180 суток при сумме тепла 63,2 градусо-дня [Юхнева, 1963]. Массовый выклев личинок приходится на апрель. Основу питания молоди составляет рачковый зоопланктон, в меньшей степени — придонные ракообразные и личинки хирономид. Зоопланктон играет ведущую роль в питании взрослого муксуна в зимнее время [Романова, 1947; Пирожников, 1950, 1953, 1955]. В солоноватых водах северных рек главной пищей является рачок *Limnocalanus grimaldii.* Летом в питании преобладает бентос (моллюски, полихеты, личинки насекомых), придонные мизиды и бокоплавы.

Хозяйственное значение. Муксун — важнейшая промысловая рыба в реках Сибири, его ежегодные уловы достигали 7 тыс. т, или 6—7 млн. экз. [Андрияшев, 1954]. В последние годы многие стада муксуна находятся в подорванном состоянии, и в конце 1960-х годов уловы муксуна в водоемах Якутии (Лена, Яна, Индигирка и Колыма) составляли около 1 тыс. т [Кириллов, 1972]. За последнюю пятилетку среднегодовой улов муксуна в СССР составлял 2,1 тыс. т.

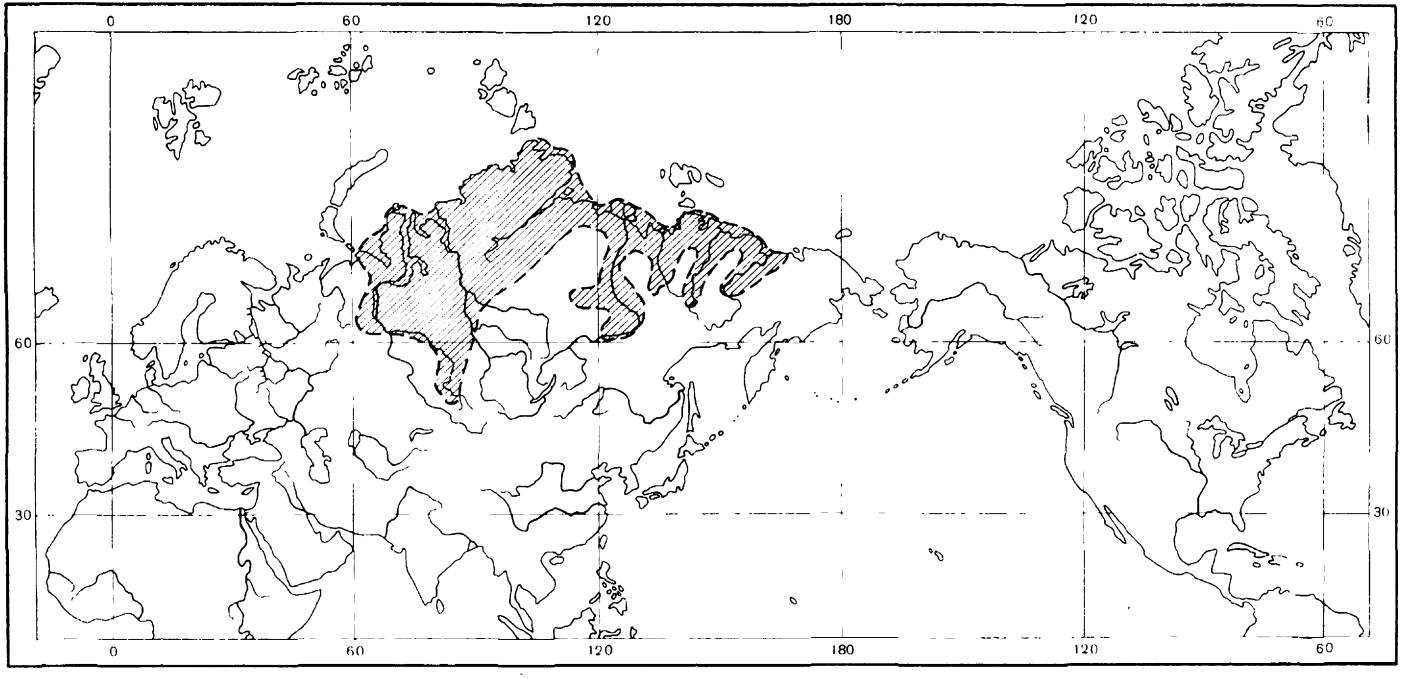


Рис. 41. Ареал муксуна *Coregonus muksun* (Pallas)

Coregonus nasus (Pallas, 1776) — чир

Salmo nasus Pallas, Reise, III, 1776, p. 79, 705 (тип из Обской губы).
Salmo schokur Pallas, l. c., 1776, p. 80, 705 (р. Обь).
Salmo lavaretus (var *shokur*) Pallas, Zoogr. Rosso-Asiat., III, [1814], p. 397 (р. Обь; возможно, Колыма).
Salmo nasutus Pallas, l. c. [1814], p. 401 (Обь, Енисей, Индигирка, Колыма).
Coregonus nasus (Pallas) — Smitt, Salmonider, 1886, p. 273 (Енисей).

Видовое название *nasus* означает носатый и происходит от горбатого рыла. Обычное название чир или щокур, крупный озерный горбатый чир на Енисее называется мокчегор или макчугор.

Характерные признаки. Голова маленькая с небольшим глазом, тело высокое и уплощенное с боков, рот нижний. Рыло впереди чуть с горбом. Верхнечелюстная кость короткая и широкая, ее ширина обычно больше половины длины; длина верхнечелюстной кости менее 22% длины головы. Жаберные тычинки короткие. Икра у чира светло-желтая, крупная до 4,0—4,2 мм в диаметре.

Новые данные позволили уточнить степень изменчивости меристических признаков (табл. 26, 27) и более точно дать ареал вида [Берг, 1948; Андрияшев, 1954; Новиков, 1966, 1973; Шилин, 1974; Решетников и др., 1976; Lindsey, 1962b; McPhail, Lindsey, 1970; Scott, Crossman, 1974]. В водоемах СССР у чира *D* III—V 9—12, *P* I 14—16, *V* II 10—12, *A* III—V 9—13, жаберных тычинок 18—28, в боковой линии 76—107 чешуй, позвонков 60—65 * и пилорических придатков 118—360. В Северной Америке чир имеет 18—25 жаберных тычинок, 86—102 чешуй в боковой линии, позвонков 60—63 и в среднем 148 пилорических придатков.

Окраска чира серебристая, но более темная, чем у других сиговых; на боках тела могут быть серебристо-желтые полосы. В период нереста у самок первый неветвистый луч грудного плавника может быть эмалево-белым, остальные же лучи остаются темными. Во время нереста голова, тело и плавники покрываются белыми эпителиальными бугорками, которые лучше заметны у самцов.

Обычно это крупные рыбы, достигающие 36—60 см длины и веса 5—6 кг, иногда встречаются особи до 12—16 кг.

Распространение. Чир встречается почти во всех реках бассейна Северного Ледовитого океана от р. Волонги в Чешской губе на западе (46° в. д.) до Чукотки и Аляски, на востоке граница ареала доходит до зал. Куин-Мод (102° з. д.) (рис. 42). Это озерно-речной вид, но выходит на откорм в море, хотя и редко встречается в солоноватой воде при солености свыше 9‰; отмечен чир и островов Большой Бенечев, Большой Ляховский и Котельный [Рутилевский, 1970], а у берегов Канады у о-ва Хершел. Чир встречается в реках Волонга, Печора (до устья р. Усы), Кара, Сибирча, в озерах и реках Ямала и Гыданского полуострова. На Оби подни-

* Все отклонения от этой нормы и указанные пределы колебаний числа позвонков (55—66) [Кириллов, 1972; Новиков, 1973; Шилин, 1974] нуждаются в дополнительной проверке.

Таблица 26. Число жаберных тычинок и чешуй в боковой линии у чира *C. nasus* в водоемах СССР и Северной Америки (пределы колебаний и среднее значение)

Водоем	Число рыб	Число жаберных тычинок	Число *чешуй* в *ll*	Источник данных
Р. Печора	84	19–25	90–107	Зверева и др., 1953
		22,2	97,2	
Реки и озера Ямала	–	19–26	85–100	—
Р. Кара, р. Сибирча	–	22,8	96,8	Яковлева, 1966, 1968
Оз. Ярротo	–	23,9	95,6	То же
Оз. Ворга-то	–	22,6	–	»
Р. Юрибей	40	23,7	95,7	Куликова, 1960
Р. Юрибей	51	22,5	92,8	Вышегородцев, 1974б
Реки Гыданского полуострова	–	18–26	76–98	Есипов, 1941а
		22,2	90,8	
Р. Обь	88	20–26	86–101	Меньшиков, 1949
		23,3	93,4	
Р. Надым	100	20–25	84–102	Игнатьев, 1972
Р. Таз	45	23,6	93,5	Амстиславский, 1976
Р. Пур	56	24,5	93,0	То же
Р. Енисей	–	23,0	98,0	Волгин, Лобовикова, 1958
Р. Пясина	45	21–27	88–103	Красикова, Сесягина, 1967
		24	96	
Оз. Лама	–	20–25	84–104	Белых, 1940
Оз. Мелкое	47	21–27	92–106	Логашев, 1940
		23,5	98,8	
Р. Хатанга	109	20–28	86–102	Лукьянчиков, 1967
		23,0	94,0	
Р. Лена	20	21–24	90–100	Борисов, 1928
То же		22	96	
	40	18–25	90–100	Сыч-Аверинцева, 1933
		21,8	94,4	
Оз. Чировое (р. Лена)	–	21–24	94–100	Карантонис и др., 1956
Р. Вилюй	169	19–25	84–102	Кириллов, 1972
		22,0	94,1	
Р. Яна	–	21,9	91,8	То же
Р. Хрома	–	22,2	92,8	»
Р. Колыма	*100*	*19–27*	*82–100*	Новиков, 1966
		22,9	94,3	
Р. Большой Анюй (бас. Колымы)	–	22–24	86–102	Постников, 1977
Реки Чаунской губы	34	20–23	78–97	Шилин, 1974
		21,5	92,0	
Р. Пенжина	10	21–23	87–93	Наши данные
		22,0	89,2	

Таблица 26. (окончание)

Водоем	Число рыб	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Источник данных
Р. Анадырь	175	20–27 21,8	82–98 88,8	То же
Р. Амгуэма	35	20–26	85–97	»
Р. Кускоквим	3	21–23 22	86–94 89,3	Lindsey, 1962b
Р. Юкон	30	21–25 23,5	84–97 89,0	То же
Р. Колвилл	3	21–23 22	89–91 90,0	»
Р. Маккензи	17	19–25 21,2	83–92 89,0	»
Р. Андерсон	80	18–24 20,7	83–98 88,1	»
Р. Коппермайн	22	21–25 22,6	85–102 91,6	»

мался до устья Васюгана и по Иртышу — до устья Тобола (58° с. ш. в последние годы в Иртыше чир почти не встречается), в Енисее — до Подкаменной Тунгуски, в реках Пясине и Хатанге встречается на всем их протяжении и в заливах; известен из Норильских озер, из рек Анабара и Оленек. В Лене чир поднимается до Якутска, довольно часто встречается в Вилюе, Яне, Хроме, Индигирке; особенно многочислен чир в пойменных озерах Колымо-Индигирской низменности. В Колыме южной границей распространения можно считать 62° с. ш., хотя здесь он довольно редок. Имеется чир в Чабагинской группе озер, в бассейне Алазеи, Чукочьей, в озерах Нижний и Верхний Илирней из бассейна Малого Анюя. Нами отмечен чир в пойменных озерах и реках Анадырь, Пенжина и Амгуэма; известен чир из бухты Мелкой и устья р. Туманной [Агапов, 1941; Берг, 1948; Постников, 1965, 1977; Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Решетников и др., 1976; Штундюк, 1975; Андреев, Решетников, 1978а]. На Американском континенте чир встречается в р. Кускоквим, на всем протяжении Юкона и его притоках, р. Ноатак, Колвилл, Маккензи (чуть севернее Форт-Симпсона), Андерсон, Тактояктук, Коппермайн, Бернсайд (восточная граница ареала 102° з. д.). Озеро Теслин (60° с. ш.) — самая южная граница ареала чира в Америке. Неизвестен чир с островов Берингова моря или Северного Ледовитого океана, за исключением о-ва Хершел [Walters, 1955; Lindsey, 1962b; McPhail, Lindsey, 1970).

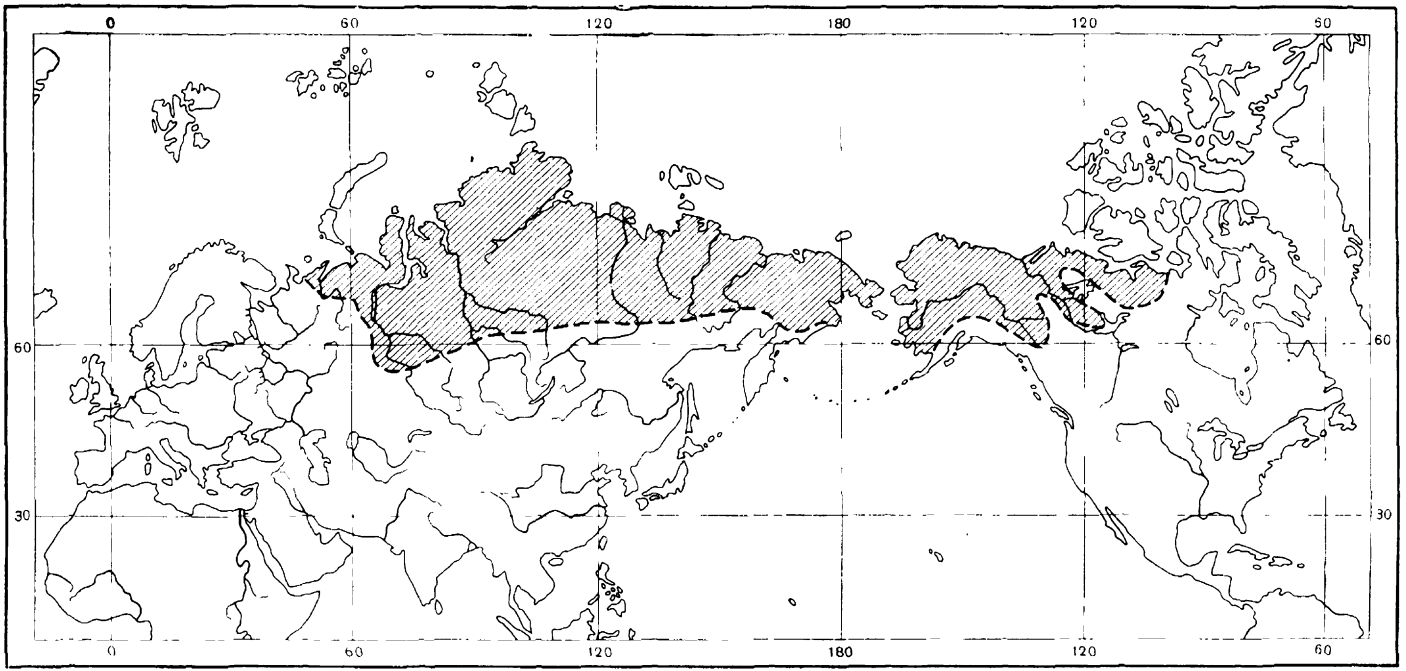


Рис. 42. Ареал чира *Corehgonus nasus* (Pallas)

Таблица 27. Число позвонков у чира *C. nasus* в разных водоемах Советского Союза и Северной Америки

Водоем	60	61	62	63	64	65
Ропша (р/завод)	–	–	7	29	19	–
Р. Юрибей	–	–	–	–	–	–
Р. Надым	–	–	–	–	–	–
Р. Обь	–	3	62	75	30	3
Р. Танама	1	5	12	34	15	7
Р. Пясина	–	–	–	–	–	–
Р. Индигирка	1	0	2	4	–	–
Р. Лена	–	2	3	4	7	–
Р. Анадырь	4	32	73	47	9	–
Р. Пенжина	1	1	1	1	–	–
Р. Амгуэма	–	5	9	11	5	–
Р. Большой Анюй	–	–	7	18	20	5
Северная Америка	3	0	5	1	–	–

Структура вида. Относительно стабильный вид, в котором трудно объективно выделить подвиды или какие-либо географические единицы. Из водоемов Америки чир раньше описывался как *C. kennicotti* или *C. nasus kennicotti.* Описанный ранее Л. С. Бергом [1932] новый подвид *C. nasus canadensis* по 1 экз. из оз. Биворт (провинция Альберта) с большим числом жаберных тычинок и крупной чешуей является сомнительным, так как в этом водоеме обитали крупные особи *C. clupeaformis,* которые принимались за чира [Lindsey, 1962b; McPhail, Lindsey, 1970]. Хотя американский сиг и чир в водоемах Северной Америки имеют равное число жаберных тычинок, но в последнее время американские ихтиологи четко выделяют чира по широкой голове и коротким жаберным тычинкам: у чира самая длинная тычинка равна $^1/_5$ длины межглазничного расстояния [Lindsey, 1962b; McPhail, Lindsey, 1970]. В пределах СССР самые западные популяции чира (бассейн Печоры и п-ов Ямал) имеют более мелкую чешую и чуть больше жаберных тычинок (см. табл. 26), однако такое же число тычинок можно встретить и у чира из водоемов Северной Америки. С нашей точки зрения, нет веских оснований для выделения подвидов в пределах *C. nasus* [Nikolsky, Reshetnikov, 1970; Игнатьев, 1976а]. По меристическим признакам чир Амгуэмы сближается с чиром Анадыря, Пенжины, Юкона и Маккензи.

Биология. Обитание чира в солоноватых водах ограничено соленостью порядка 9—15‰. Чир чаще обитает в реках, используя для нагула пойменные озера, где иногда может оставаться отшнурованным на несколько лет, поэтому у чира известны многолетние пропуски нереста. Нерестится чир в реках на течении в октябре —

66	Колебание	$\bar{X}$	Число рыб	Источник данных
–	62–64	63,2	55	Коровина и др., 1973
–	60–64	62,4	51	Вышегородцев, 1974а. 1974б
–	60–63		100	Игнатьев, 1972
–	62–63		10	Меньшиков, 1949
1	60–66	63,1	75	Попов, 1978
–	60–63	62,0	45	Красикова, Сесягина, 1967
–	60–63	62,3	7	ЗИН АН СССР
–	61–64	63,0	16	Сыч-Аверинцева, 1933
–	60–64	62,3	175	Наши данные, 1972—1976 гг.
–	60–63	61,5	4	То же, 1974 г.
–	61–64	62,6	30	Решетников и др., 1976
–	62–65	63,4	50	Постников, 1977
–	60–63	61,4	9	Scott, Crossman, 1974

ноябре, часто подо льдом. Созревает в возрасте 6—8 лет при достижении 40—50 см длины и веса 1,0—1,5 кг. Как и муксун, чир относится к долгоживущим рыбам, предельный возраст 13—16 лет. Абсолютная плодовитость колеблется от 20 до 130 тыс. икринок. Молодь чира сначала питается зоопланктоном, но быстро переходит на бентос. Взрослый чир питается преимущественно организмами бентоса: личинками хирономид, моллюсками, олигохетами, личинками насекомых, придонными ракообразными.

Хозяйственное значение. В реках Сибири чир — одна из ценных промысловых рыб. Самые высокие уловы отмечены в бассейнах рек Индигирки и Колымы, где в 1960—1968 гг. ежегодно вылавливалось по 20—30 т [Новиков, 1966; Кириллов, 1972]. В последние годы чир стал важным объектом акклиматизации, среднегодовой улов за 1971—1975 гг. равен 2,1 тыс. т.

Coregonus lavaretus (Linné, 1758) — сиг

Salmo lavaretus Linné, 1758, p. 310 (Европа).
Salmo oxyrhynchus Linné, 1758, p. 311 (Северное море).
Salmo pidschian Gmelin — in: Linne, 1788, p. 1377 (Обь).
Salmo polcur Pallas. [1814], p. 400 (Обь).
Coregonus pallasi Valenciennes in: Cuv.— Val., 1848, p. 483 (Р. Нева у Петербурга).
Coregonus conorhynchus Valenciennes, l. c., 1848, p. 485 (sec. *Salmo oxyrhynchus* Pallas).
Coregonus widigreni Malmgren, 1863, p. 52 (сев. часть Ладожского озера, валаамка).
Coregonus fera (non Jurine) Кесслер, 1864, p. 136, 138 (частью Мста, Сясь, Ладожское и Онежское озера, сиг-лудога).
Coregonus baeri Кесслер, 1864, с. 138 (южная часть Ладожского озера, р. Волхов, Ильмень, Мста, Сясь).

Coregonus maraena (non Bloch) Кесслер, 1864, с. 149 (Чудское).
Coregonus pachycephalus Malmgren, 1864, p. 350 (Ладожское оз.).
Coregonus tscholmugensis Данилевский, 1873, р. 69 (Онежское озеро, Чолмужская губа).
Coregonus ludoga Поляков, 1874, с. XXX (р. Свирь), с. XXXI (Волхов; частично Ладожское и Онежское озера).
Coregonus maraenoides Поляков, 1874, l. c. (= *C. maraena* Kessler).
Coregonus megalops Widegren — Поляков, там же (оз. Лача, Воже).
Coregonus baicalensis Dybowski, 1874, p. 389 (Байкал).
Coregonus microps Smitt, 1886, tab. XII (Ладога — валаамка).
Coregonus lavaretus (L.) — Smitt, 1886, N 365—370, 373—374, 380.
Coregonus smitti Варпаховский, 1900, с. 414 (Телецкое озеро).
Coregonus nelssoni (non Val.) Schneider, 1913, XIV (Чудское озеро).
Coregonus fluviatilis Исаченко, 1925, с. 3 (Енисей).
Coregonus muksun aspius Правдин, 1931, с. 223 (Сямозеро).
Coregonus anaulorum Кагановский (?) — Берг, 1948, с. 409 (Анадырь).
Coregonus sardinella baunti Мухомедияров, 1948, с. 270 (Баунтовские озера бассейна р. Витим).

Видовое название *lavaretus* означает мытый или чистый. Русское название «сиг» происходит от угро-финских слов sig, sik, siika.

Характерные признаки трудно выделить. Сиг относится к группе сиговых с нижним ртом, хотя положение рта может меняться от типично нижнего до почти конечного. Часто имеется хорошо выраженная рыльная площадка, высота которой меньше ее ширины.

Формула плавников *D* III—V 9—13, *P* I 14—15, *V* II 10—11, *A* III—IV 9—14. Жаберных тычинок 15—64, чешуй в боковой линии 69—109, позвонков 58—65, пилорических придатков 89—280.

Окраска обычная для сиговых рыб: серебристое тело с темной спинкой, плавники могут быть темными, иногда даже черными. Брачный наряд в виде эпителиальных бугорков ярче проявляется у самцов.

Длина сигов варьирует от 10—15 см у мелких форм и до 30—60 см у крупных. Полупроходные и озерные сиги часто достигают крупного размера (до 68 см и весом 1—2 кг), максимальный известный вес сига равен 12 кг.

Распространение. Сиг имеет циркумполярное распространение, он населяет водоемы Англии, Швеции, Финляндии, Норвегии, Дании и других стран бассейна Балтийского моря. В СССР обитает почти во всех водоемах бассейна Северного Ледовитого океана от Баренцева и Белого морей до Чукотки, отмечен нами в реках Пенжина и Анадырь, но не встречен в Амгуэме. В море далеко не уходит и придерживается опресненных участков, сиг часто встречается в восточной части Баренцева моря и особенно у островов Карского моря, на Новосибирских островах зарегистрированы лишь единичные заходы сига [Рутилевский, 1970]. В Балтике часто встречается в Рижском, Финском и Ботническом заливах [Пирожников, 1971; Кострячкина, 1974; Valtonen, 1976]. На Американском континенте сиг отмечен в водах Аляски и Канады, близ-

кая форма *C. clupeaformis* (Mitchill) обитает во многих водоемах Северной Америки.

Структура вида. Для водоемов СССР Л. С. Бергом [1948] описано 19 подвидов, позднее И. Ф. Правдин [1954] добавил еще 10 для водоемов Карелии; для водоемов Сибири описан подвид баунтовского сига [Аннилова, 1956] и подвид оронского сига [Калашников, 1968]. Этот процесс выделения новых подвидов продолжается и сейчас [Шапошникова, 1974], особенно после выхода Международного кодекса зоологической номенклатуры [1966], который не рассматривает названный ниже ранга подвида. В общей сложности число подвидов в водоемах Советского Союза достигло 33, а число форм в ранге *natio, subnatio* и т. п. перевалило за 100. Г. В. Никольский и Ю. С. Решетников [Nikolsky, Reshetnikov, 1970] отмечали, что среди сигов *C. lavaretus* в водоемах СССР можно выделить только два хороших подвида: *C. lavaretus pidschian* (*Gmelin*), *C. lavaretus baunti* (Muchom.) Г. Х. Шапошникова [1977б] полагает, что вид *C. lavaretus* можно разделить на 16 подвидов, из которых 10 встречаются в водоемах СССР.

Если исходить из положения, что подвид должен иметь четко выраженные границы ареала и должно соблюдаться «правило 75%», то вряд ли можно согласиться, что в крупных озерах при полном совпадении ареалов могут жить одновременно 5—8 подвидов, причем они встречаются только здесь. В тех случаях, когда выделение подвидов затруднительно, не имеет смысла вообще их выделять, так как в противном случае мы опять вернемся к системе И. Ф. Правдина [1954], только все формы, *natio* и прочие категории будут повышены до ранга подвида. В такой ситуации есть два выхода: или прибегнуть к понятию «политопный подвид», понимая всю искусственность такой классификации, или «вообще не выделять подвиды» [Майр, 1971, с. 222]. С нашей точки зрения, в рамках вида *C. lavaretus* можно выделить не более шести подвидов (рис. 43).

1. *C. lavaretus lavaretus L.*— проходные малотычинковые (16—48 тычинок) сиги бассейнов Балтийского моря, образуют озерно-речные и озерные формы. Сюда относятся малотычинковые сиги из группы «*fera-holsatus*» (Thienemann, 1922, 1926], *C. l. ludoga, C. l. baeri, C. l. widigreni* и другие формы. Интересно отметить одну экологическую форму с удлиненным рылом, обитающую в Северном море [Regan, рис. 15] и в озерах Южной Швеции [*Svärdson, Freidenfelt,* 1974], — *näbbsik,* что означает «сиг с птичьим носом», из оз. Венерн, обычно обозначаемую как *C. lavaretus oxyrhynchus.* Такие сиги с сильно развитой мясистой верхней губой и с вершиной рыла, сильно скошенной назад, встречаются не только среди этого подвида, но и среди пыжьяновидных сигов: это горбоносый речной енисейский сиг и анадырский сиг-востряк (рис. 44).

2. *C. lavaretus pallasi* (*Valenciennes*) — многотычинковый сиг, имеющий в среднем 40 и более жаберных тычинок. Это чаще мел-

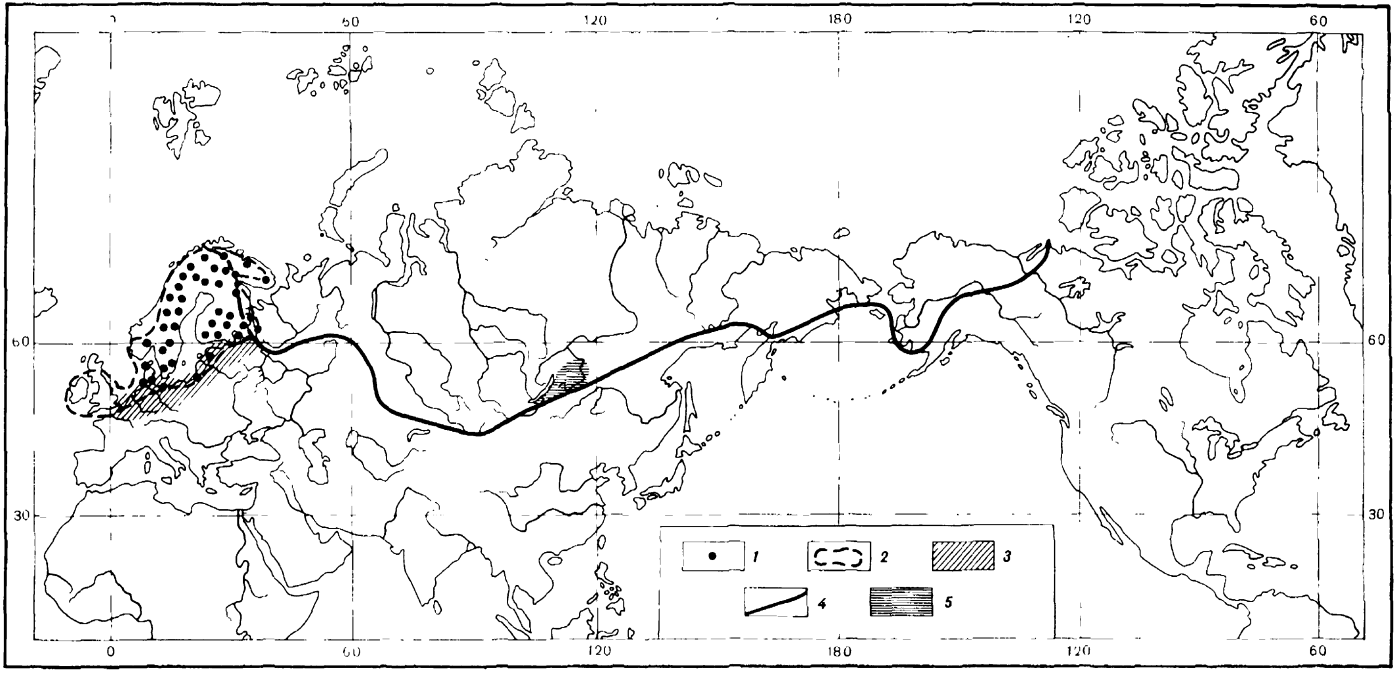


Рис. 43. Ареалы различных подвидов сига Coregonus lavaretus (L.)

1 — C. l. pallasi + C. l. mediospinatus; 2 — C. l. lavaretus; 3 — C. l. maraena; 4 — C. l. pidschian; 5 — C. l. baunti

кие озерные сиги, но есть и крупные проходные, и средние по размерам озерно-речные сиги. Этот подвид населяет водоемы бассейна Балтийского моря (Карелия, Кольский полуостров, *Финляндия*, *Швеция*, Дания); его ареал совпадает с ареалом *C. l. lavaretus*, но значительно уже, и встречается этот подвид мозаично (см. рис. 44).

3. *C. lavaretus mediospinatus* Pravdin — промежуточная форма между много- и малотычинковыми сигами, ее трудно считать хорошим подвидом, так как эти сиги не имеют ни четко выраженного ареала, ни отличительных признаков, за исключением тычинок, скорее всего эта форма имеет гибридное происхождение [Решетников, 1963а, 1977а; Himberg, 1970]. К этому подвиду могут быть отнесены *C. l. lavaretoides* и большинство сигов Карелии и Кольского полуострова — *C. l. chibinae*, *C. l. bergianus*, *C. l. voronensis*. Ареал этого подвида совпадает с ареалом *C. l. pallasi*. Несомненно, что это сборная группа, и ее выделение может быть оправдано только прагматическими соображениями.

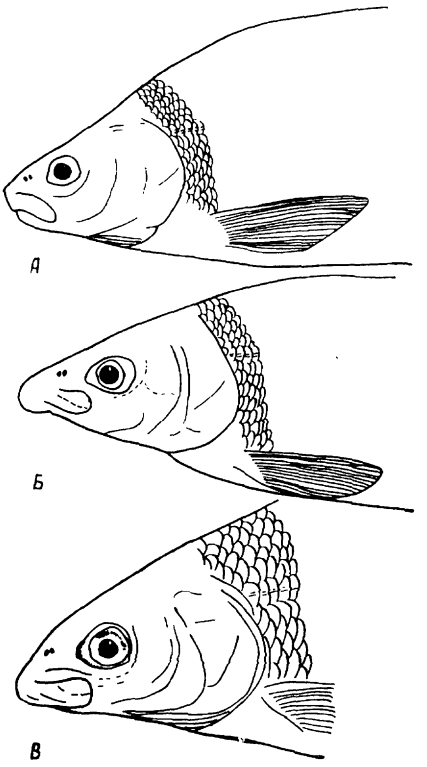


Рис. 44. Голова различных форм сига
А — анадырский сиг-горбун; *Б* — анадырский сиг-востряк; *В* — енисейский горбатоносый сиг

4. *C. lavaretus maraenoides* (Poljakow) — чудской сиг в пределах СССР и группа сигов из водоемов Польши, ФРГ, ГДР и Дании (*C. l. generosus*, *C. l. maraena*, *C. l. wartmani*). Этот подвид занимает южную границу ареала многотычинковых сигов, населяя водоемы вдоль южных берегов Балтики. От *C. l. pallasi* они отличаются почти конечным ртом, вертикально усеченным рылом и челюстями почти равной длины; жаберных тычинок 30—45. Это озерно-речные и озерные сиги с коротким и высоким хвостовым стеблем.

5. *C. lavaretus pidschian* (Gmelin) — малотычинковые сиги из бассейна Северного Ледовитого океана. Их характерная черта — малое число тычинок и короткая нижняя челюсть. Сюда же входят многочисленные *natio* и *subnatio* сибирских сигов и описанные Г. Х. Шапошниковой [1974, 1977б] подвиды *C. l. fluviatilis*,

C. l. glacialis, C. l. pravdinellus, C. l. oronensis, C. l. baicalensis. Выше уже отмечалось, что енисейский горбоносый сиг *C. l. fluviatilis* по форме головы и рыла похож на проходных сигов Северного моря, озерных сигов Швеции и анадырского востряка (см. рис. 44) [1]; не имеет он и других черт, специфичных для этой формы, чтобы его можно было выделить в ранг подвида, хотя он и имеет четко оконтуренный ареал. Выделение в самостоятельный подвид *C. l. glacialis* ледниково-равнинного горбатого сига из р. Хромы столь же мало обосновано, так как «горбатость» часто встречается и у других сигов (сиг-горбун в Анадыре, горбатые (*humpback*) сиги Аляски); по числу чешуй в боковой линии он не отличается от сигов Гыды, Лены, Чукотки и Пенжины. Малое число позвонков у этого сига вызывает большие сомнения в правильности их подсчета, так как данные Ф. Н. Кириллова [1972] по числу позвонков у сигов рек Лены, Хромы, оз. Лабынкыр и р. Колымы резко отличаются от всех известных в литературе и от результатов нашего анализа музейных коллекций по рентгеноснимкам (табл. 28, 29). Поэтому, с нашей точки зрения, данные по хромскому сигу и сигу оз. Лабынкыр нуждаются в дополнительной проверке.

Выделение пыжьяна в самостоятельный вид [Пирожников и др., 1975; Gasowska, 1960] малообоснованно.

6. *C. lavaretus baunti* (Muchomedijarov) — баунтовский сиг. Это мелкие многотычинковые или, точнее, среднетычинковые сиги (тычинок 28—42), преимущественно с планктонным питанием, ранним созреванием и весенним икрометанием. Баунтовские сиги имеют короткий жизненный цикл, редко достигают длины более 30 см и возраста старше 7 лет. Они имеют 78—104 чешуи в боковой линии, 55—59 позвонков и 94—172 пилорических придатка [Скрябин, 1977]. Более подробно вопрос о сигах этого района будет рассмотрен ниже.

Биология. Циркумполярный вид *C. lavaretus* sensu lato образует большое разнообразие экологических форм. Это проходные, речные и озерные сиги, в больших озерах они подразделяются на прибрежных, глубоководных и пелагических. Каждая форма имеет свои особенности питания, роста, созревания, продолжительности жизни и др. Частично это разбиралось в предыдущих главах.

Хозяйственное значение. Ценный промысловый вид во многих водоемах Европы и Сибири. Ежегодные уловы составляют около 4—5 тыс. т., в озерах сиг дает до 30% всего вылова сиговых.

Сравнительные заметки. Обычно в водоемах Арктики сиги представлены малотычинковыми пыжьяновидными сигами с бентосным питанием. Закономерности распределения сигов с разным

---

[1] Отметим, что острорылые и тупорылые формы встречаются и среди других групп рыб: у сибирского осетра они рассматриваются как экологические формы [Соколов, 1966]. У ленка *Brachymystax lenok* такие формы иногда выделяются в самостоятельные виды [Кифа, 1976] или же рассматриваются как разные формы в пределах одного вида [Мина, 1977].

числом тычинок в водоемах Европы обсуждались в гл. II. Многотычинковые сиги-планктофаги, как правило, не встречаются в Сибири. Возможно, ограниченное распространение многотычинковых сигов в Сибири объясняется тем, что их пищевые ниши здесь заняты другими видами-планктофагами — пелядью, омулем, сибирской ряпушкой, муксуном [Решетников, 1964]. Типичные пыжьяновидные сиги Сибири характеризуются малым числом жаберных тычинок и относительно короткой нижней челюстью. Если среднее число жаберных тычинок нанести на карту (рис. 45), то можно наглядно проследить закономерности распределения сигов в Сибири. Все Ледовитоморское побережье СССР и Аляски населяют сиги с модой 19—22 жаберные тычинки. Чем выше в верховьях рек обитает популяция, тем больше у нее тычинок (в среднем 23—25). Малое число тычинок 17—23, в среднем 20,8 имеют сиги из монгольских озер Дархатской котловины бассейна В. Енисея [Дулмаа, 1973]. Сиги с большим числом тычинок из группы среднетычинковых встречаются лишь в Телецком озере (две симпатрические популяции с модой 26 и 33), в Байкале (25 и 29) и в Баунтовских озерах (36 и 39 тычинок).

Довольно сложную картину представляют сиги из Ципа-Ципиканского района (бассейн р. Витим). Это озера Большое Капылюши (ранее именовалось оз. Орон) и Малое Капылюши, которые рекой Ципикан связаны с оз. Баунт и р. Ципа. Из оз. Доронг начинается р. Верхняя Ципа, которая впадает в оз. Баунт, вытекает из него под названием р. Ципа и впадает в р. Витим. Отдаленность этого района и ограниченные сборы сигов из этих мест позволяют сделать только общие замечания на основании опубликованных данных [Мухомедияров, 1948; Анпилова, 1956, 1967; Стерлягова, 1964; Калашников, 1968; Скрябин, 1977, 1979].

В этом районе имеются три группы сигов: малотычинковые озерно-речные, малотычинковые озерные и многотычинковые озерные. Первые две группы, возможно, представляют смешанные популяции — по крайней мере, обмен между ними допускается [Стерлягова, 1964]. Озерно-речные сиги имеют размеры 37—40 см, жаберных тычинок 20—25 с модой 22—23 для разных популяций, чешуй в боковой линии 76—98 с модой 84—86, позвонков 58—61 с модой 60—61 и пилорических придатков 89—233, чаще 136—141. По всем морфометрическим показателям они не отличаются от малотычинковых пыжьяновидных сигов из соседних регионов (р. Лена и оз. Большое Леприндо) и, несомненно, должны быть отнесены к подвиду *C. lavaretus pidschian*. Почти все озерно-речные и озерные малотычинковые сиги имеют осеннее икрометание: в оз. Малое Капылюши — осенне-зимний нерест сигов, в оз. Большое Капылюши (=Орон) — в феврале—марте, в оз. Доронг — в октябре и марте. В оз. Баунт нерест озерных сигов, по мнению М. А. Стерляговой [1964], также бывает осенью (октябрь) в период ледостава; однако А. Г. Скрябин [1977] отмечает для озерных сигов оз. Баунт только весенний нерест (ряпушка в этом озере

Таблица 28. Число позвонков у сигов *C. lavaretus* в водоемах СССР (ряды, пределы колебаний, среднее)

Водоем	58	59	60	61	62	63	64	65	Колебание	$\bar{X}$	Число рыб	Источник материала
Кольский полуостров, р. Воронья	–	–	2	9	20	8	–	–	60–63	61,3	8	Наши данные, сборы 1967 г.
Оз. Подпахтинское	–	3	5	14	8	1	–	–	59–63	61,0	31	То же
Чинглье-явр	–	–	3	9	12	5	3	–	60–64	61,8	32	» 1961—1962 гг.
Кензис-явр	–	–	7	14	11	5	2	–	60–64	61,5	42	»
Чунозеро	–	15	69	352	683	421	69	6	59–65	62,0	1615	» 1961—1971 гг.
Охтозеро	–	–	2	9	20	8	1	–	60–64	61,9	40	» 1961—1964 гг.
Оз. Имандра	–	–	1	5	2	6	1	–	60–64	62,1	15	» 1962 г.
Карелия												
Р. Поньгома	–	–	–	2	8	5	2	–	61–64	62,4	17	» 1977 г.
Сямозеро	4	13	27	29	24	7	3	–	58–64	60,8	107	» 1976—1979 гг.
Онега, сунский сиг	–	–	–	–	–	–	–	–	59–65	61,2	51	Правдин, 1954
Оз. Куйто	–	–	2	1	3	1	–	–	60–63	61,4	7	ЗИН АН СССР
Ладога, волховский	–	–	–	–	–	–	–	–	58–63	61,0	63	Правдин, 1954
» озерный	–	–	–	–	–	–	–	–	59–62	61,0	31	То же
» сиг-лудога	–	–	4	8	15	30	8	3	60–65	62,5	68	ЗИН АН СССР; Болотова, 1977а
» сиг-лудога	–	–	–	–	–	–	–	–	62–64	62,6	49	Правдин, 1954
Оз. Отрадное (Ладога)	–	–	–	1	1	2	–	–	61–63	62,2	4	ЗИН АН СССР, сборы 1958
Р. Нева, невский сиг	–	–	1	0	2	0	1	–	60–64	62,0	4	То же, сборы 1971
Р. Нева, »	–	1	6	1	8	2	–	–	59–63	61,2	18	Болотова, 1977а
Чудское озеро	–	1	4	5	–	–	–	–	59–61	60,4	10	Наши данные, сборы 1976 г.
Р. Северная Двина	–	1	22	13	11	3	–	–	59–63	60,8	50	Данные Н. К. Протопопова
Р. Печора, низовья	–	1	61	34	2	1	–	–	59–63	60,4	99	Сборы 1975 г.
Р. Печора	–	–	–	–	–	–	2	–	–	64	2	ЗИН АН СССР
Вашуткины озера	–	–	–	–	–	2	1	–	63–64	62,3	3	То же
Р. Обь	–	3	11	53	136	61	14	1	59–65	62,0	279	Данные А. Ф. Павлова
Р. Обь									58–64	61,7	73	Меньшиков, 1949
Р. Таз	3	10	26	18	9	3	–	–	58–63	60,4	69	Данные А. З. Амстиславского

Р. Енисей, Нижняя Тунгуска	—	1	0	0	2	2	—	—	59–63	62,0	5	ЗИН АН СССР, сборы 1914
Р. Енисей (Тува)	—	—	—	—	—	—	—	—	60–64	62,5	110	Гундризер, 1975
Р. Хатанга	—	—	—	—	—	—	—	—	59–64	61,5	214	Лукьянчиков, 1967
Р. Лена, ср. течение	—	1	1	8	30	22	8	—	59–64	61,4	70	Сыч-Аверинцева, 1933
Р. Лена	—	—	—	—	—	—	—	—	54–62	59,1 *	168	Карантонис и др., 1956
Оз. Байкал	—	—	—	—	1	1	—	—	62–63	62,5	2	ЗИН АН СССР
Оз. Баунт	—	1	1	—	—	—	—	—	59–60	59,5	2	То же

Таблица 29. Число позвонков у сигов *C. lavaretus* в водоемах Восточной Сибири и Северной Америки

Водоем	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	Колебание	$\bar{X}$	Число рыб	Источник материала
Р. Вилюй	—	—	—	—	—	1	13	24	30	5	8	59–64	60,9	81	Кириллов, 1972
Р. Оленек	—	—	—	—	—	11	31	36	28	6	—	59–63	60,8	112	То же
Р. Хрома	1	4	14	21	27	5	1	—	—	—	—	54–60	57,2 *	73	»
Оз. Лабынкыр	1	1	19	12	14	8	4	—	—	—	—	54–60	57,3 *	59	»
Р. Колыма	—	1	4	22	30	73	43	14	12	2	—	55–63	59,1 *	201	»
Р. Чаун (Паляваам)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	57–64	60,8 *	52	Шилин, 1974
Р. Анадырь, горбун	—	—	—	—	4	6	32	107	138	59	4	58–64	61,6	350	Наши данные, 1972—1974
востряк	—	—	—	—	1	10	54	124	102	59	1	58–64	61,2	321	То же
Р. Белая, востряк	—	—	—	—	—	—	3	4	7	5	—	60–63	61,7	19	»
Анадырский лиман	—	—	—	—	—	2	26	30	14	3	1	59–64	60,8	75	» 1974
	—	—	—	—	—	—	2	3	3	1	—	60–63	61,2	9	ЗИН АН СССР, сборы 1927 г.
Р. Пенжина	—	—	—	—	1	1	3	4	1	—	—	58–62	60,3	10	Наши данные, 1974, 1976
Аляска	—	—	—	—	—	—	1	2	0	1	—	60–63	61,3	4	ЗИН АН СССР, сборы 1956 г.
Аляска, Канада	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	59–64	61,3	?	McPhail, Lindsey, 1970

* Сомнительные данные, нуждаются в проверке.

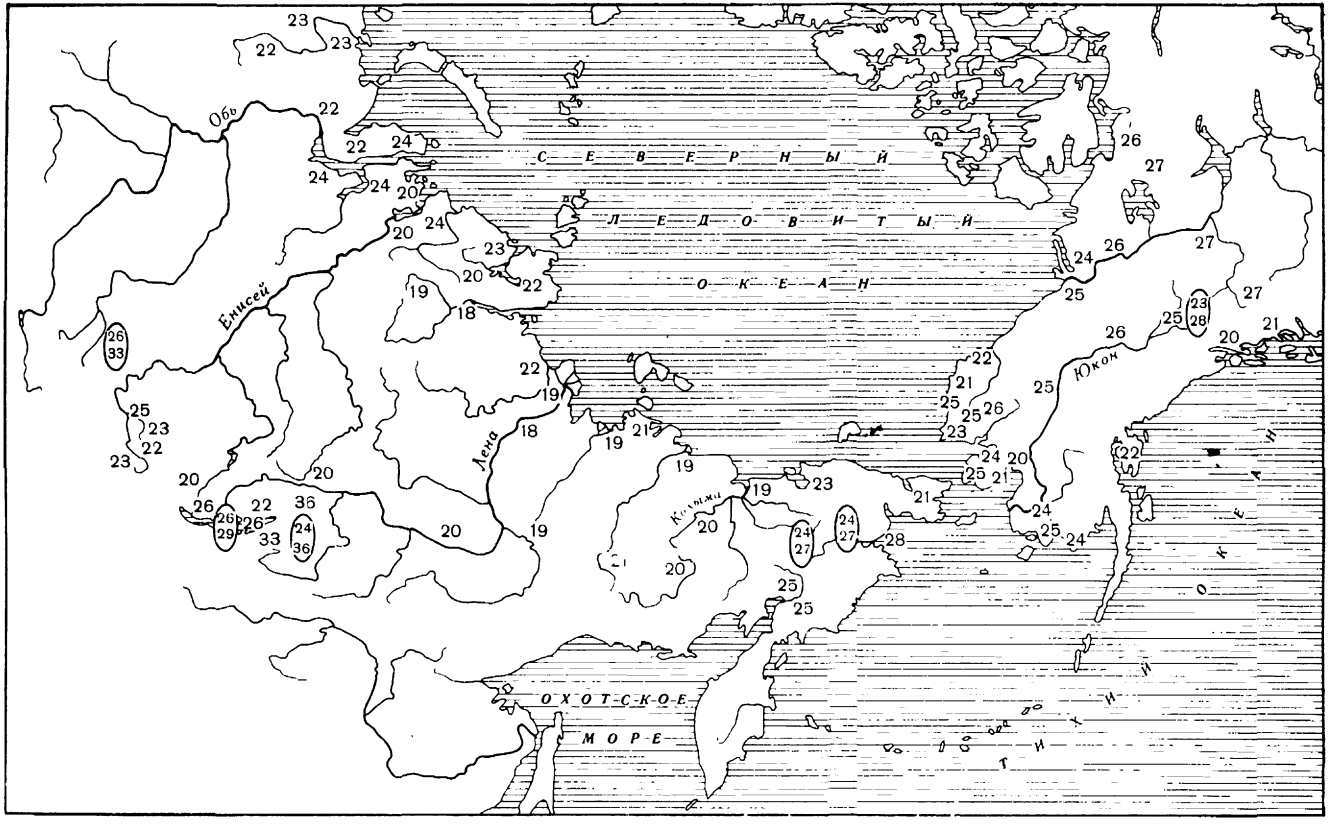


Рис. 45. Среднее число жаберных тычинок у сига в различных водоемах Сибири и Северной Америки
Существование в одном водоеме двух симпатрических форм отмечено овалом

Таблица 30. Морфологические признаки малотычинковых сигов Баунтовских озер (пределы колебаний и средняя) [по: Скрябин, 1977]

Признак	Большое Капылюши	Малое Капылюши	Доронг	Баунт	Объединенные данные	
					по всем озерным сигам	по озерно-речным сигам
Длина, см	19–45 28	18–44 32	12–40 24	24–40 31	12–45 29	12–39 28
Число жаберных тычинок	20–28 22,5	20–28 22,8	20–28 22,7	21–26 23,2	20–28 22,6	20–25 22,4
Число чешуй в *ll*	80–109 97,9	78–108 93,8	76–95 85,4	81–97 89,2	76–109 93,0	76–98 85,2
Число ветвистых лучей в спинном плавнике	8–12 10,0	8–12 10,3	8–13 9,9	8–12 9,7	8–13 9,3	10–12 10,9
Число ветвистых лучей в анальном плавнике	10–13 11,4	10–13 11,4	10–13 11,7	10–13 11,3	10–13 11,3	11–13 12,0
Число пилорических придатков	118–188 148	115–242 160	113–202 159	98–242 155	98–242 156	89–233 139
Время нереста	Февраль – март	Осень – зима	Октябрь и март	Апрель (осень)	Осень – зима	Осень – зима

тоже нерестится весной), а осенний нерест бывает только у озерно-речных сигов, которые в августе покидают озеро и поднимаются в реки Верхняя Ципа и Точа. Отметим, что в оз. Баунт нет многотычинкового озерного сига. Все малотычинковые озерные сиги имеют 20—28 жаберных тычинок, достигают 30—44 см длины и веса 500—800 г созревают в возрасте 5—7 лет и доживают до 14—15 лет. В отличие от пыжьяна эти озерные сиги имеют меньше позвонков: 54—62 с модой 58 позвонков (табл. 30).

Все многотычинковые озерные сиги относятся к подвиду баунтовских сигов *C. lavaretus baunti*, имеют весенний нерест в апреле—мае, они редко достигают 25—20 см длины и веса 60—80 г, созревают в раннем возрасте (2+ и 3+) и имеют предельный возраст 7+. Их описание приводится выше в характеристике подвида и в табл. 31. Характерные признаки этих сигов — большое число жаберных тычинок, весенний нерест, малые размеры, раннее созревание и планктонный характер питания. Впервые эти сиги описаны Ф. Б. Мухомедиаровым [1948] как «баунтовская ряпушка» по объединенной пробе из озер Большое и Малое Капылюши. Позднее В. И. Анпилова [1956] правильно подметила, что это не ряпушка, а сиг и дала описание по общей пробе из этих же озер,

Таблица 31. Морфологические признаки многотычинковых баунтовских озерных сигов (пределы колебаний и средняя)

Признак	Малое Капылюши V	Большое Капылюши (=оз. Орон)					Доронг V	По всем озерам I—V
		I	II	III	IV	V		
Длина, см	14–29	–	14–21	11–26	18–28	11–22	12–21	11–29
	17		17	16	22	16	16	16
Число жаберных тычинок	31–40	–	30–41	30–40	30–38	33–42	28–39	28–42
	36,4	36,0	36,3	36,2	33,6	37,1	32,6	35
Число чешуй в *ll*	87–104	–	91–101	76–89	77–90	86–102	78–93	78–104
	95,6	93,6	93,8	80,6	81,8	94,2	86,7	90
Число позвонков	55–58	–	55–59	55–59	–	55–59	55–59	55–59
	56,8	–	57,5	57,5	–	56,8	57,0	57
Число ветвистых лучей в спинном плавнике	9–11	–	–	8–11	8–11	9–12	8–11	8–12
	9,6	9,5	9,9	9,7	9,6	9,8	9,7	9,7
Число ветвистых лучей в анальном плавнике	9–12	–	–	10–13	9–13	9–12	10–13	9–13
	10,9	10,6	11,0	11,4	11,3	10,8	11,3	11,0
Число пилорических придатков	94–172	–	–	–	–	98–156	98–160	94–172
	127	–	–	–	–	123	135	128

Примечание. I — по Ф. Б. Мухомедиярову [1948]; II — по В. И. Анциловой [1956]; III — по Ю. Е. Калашникову [1968] как *C. lavaretus baunti*; IV — по Ю. Е. Калашникову [1968] как *C. lavaretus oronensis*; V — по А. Г. Скрябину [1977].

собранной во время нереста (2.IV 1953 г.). Ю. Е. Калашников [1968] приводит описание двух форм оронского многотычинкового сига (оз. Большое Капылюши): один мелкий сиг с конечным ртом и 30—40 тычинками описывается как новое племя баунтовского сига *C. lavaretus baunti n. tomilovi*, и второй, чуть более крупный сиг с нижним ртом и 30—38 тычинками описывается как новый подвид *C. lavaretus oronensis*. Сборы проведены летом 1965 г., о времени нереста оронского подвида точных данных не приводится; известно, что в начале августа сиг имел гонады в III стадии зрелости и коэффициент зрелости был 1,6—4,1%; летом оронский сиг держался в южной, более глубокой части озера. Ю. Е. Калашников [1968] на основании опросных данных полагает, что нерест баунтовского подвида «протекает со второй половины ноября по декабрь, с максимумом в начале декабря» (с. 642). Однако А. Г. Скрябин отмечает в этом озере осенний нерест только у малотычинковых сигов, а многотычинковый озерный сиг, который по многим признакам практически был идентичен сигу в описании Ю. Е. Калашникова [1968], имел весенний нерест в апреле. Таким образом, естественно предположить, что все многотычинковые баунтовские сиги имеют весенний нерест.

С нашей точки зрения, все малотычинковые озерные и озерно-речные сиги из системы Ципа-Ципиканских (Баунтовских) озер, несомненно, относятся к подвиду ледовитоморского пыжьяна. Выделение же среди многотычинковых сигов самостоятельного подвида *C. lavaretus oronensis*, как это делают некоторые авторы [Калашников 1968; Шапошникова, 1974], лишено серьезных оснований. Мы полагаем, что сибирские среднетычинковые сиги (Баунтовские озера, Байкал, Телецкое озеро) ведут свое происхождение не от современных пыжьяновидных сигов из соседних регионов, как это допускают некоторые ихтиологи [Пирожников и др., 1975; Скрябин, 1977], а являются реликтовыми популяциями более широко распространенного в прошлом европейского многотычинкового сига *C. lavaretus pallasi*. В настоящее время они сохранились только в верховьях рек; вероятно, в результате частичной гибридизации с малотычинковыми сигами уменьшили число тычинок и превратились в группу среднетычинковых сигов *C. lavaretus mediospinatus*. Однако своеобразные черты экологии, в частности весеннее икрометание, и четко выраженный ареал в бассейне р. Ципа позволяют выделить среднетычинковых баунтовских сигов в самостоятельный подвид *C. lavaretus baunti* (Muchomedijarov).

Малое число позвонков у сиговых рыб Баунтовских озер характерно не только для сигов, но и ряпушки. Если нет различий в системе подсчета числа позвонков[1], то, вероятно, необычайно малое число позвонков у сиговых рыб связано с какими-то специфическими условиями обитания в этих озерах [Скрябин, 1977].

[1] По нашим подсчетам, у 2 экз. сига оз. Баунт из коллекций ЗИН АН СССР число позвонков равнялось 59 и 60 (см. табл. 28).

Для Крайнего Северо-Востока СССР характерны сиги с малым числом тычинок [Берг, 1948; Шилин, 1974; Черешнев, 1976а; Решетников и др., 1976, 1979] (см. рис. 45). Лишь в Анадыре вновь появляются сиги с бо́льшим числом тычинок, чем у типичного пыжьяна. Так, в Анадыре имеются две популяции сигов-бентофагов. Это сиг-востряк с вытянутым рылом и сиг-горбун. По числу чешуй в боковой линии и позвонков они не различаются, есть небольшие различия числа жаберных тычинок:

	Число жаберных тычинок	Число чешуй в боковой линии	Число позвонков
Востряк	24–32	72–91	58–64
	27,0	80,4	61,2
Горбун	20–27	73–90	58–64
	24,1	82,3	61,6

По совокупности других признаков анадырские сиги далеко отстоят от всех исследованных нами сигов, нет аналогов сигам Анадыря и Пенжины и в близлежащих водоемах СССР, лишь на Американском континенте можно обнаружить близкие формы.

Аналогичные анадырским симпатрические пары сигов встречаются в Канаде: две формы сигов со средним числом тычинок 23 и 28 описаны из оз. Скванга в верховьях Юкона [Lindsey, 1963a], с числом тычинок 25 и 27 — из оз. Дракон в бассейне р. Фрезер [Lindsey et al., 1970] и из других водоемов (Kennedy, 1943; Lindsey et al., 1970].

Интересно подчеркнуть, что на Северном побережье Сибири и в некоторых реках Аляски (Кускоквим, Кобук, Колвилл) преобладают популяции сигов с малым числом тычинок (20—22), а по Тихоокеанскому побережью в бассейне рек Анадырь и Юкон наряду с этими малотычинковыми сигами появляются формы с несколько большим числом тычинок (25—27). Из водоемов Аляски и Канады эти сиги описывались как *C. clupeaformis* (Mitchill), *C. pidschian* Gmelin, *C. nelsonii* Bean [Walters, 1955; Lindsey, 1962b, 1963a, 1963b; Scott, Crossman, 1974; Lindsey at al., 1970; Alt, Kogl, 1973; McPhail, Lindsey, 1970]. Мы уже отметили ранее близкое родство, если не идентичность, видов *C. lavaretus* (L.) и *C. clupeaformis* (Mitchill) [Решетников, 1963а]. В отличие от водоемов Евразии сиги *C. lavaretus* s. lato в водоемах Северной Америки представлены меньшим числом форм.

Отметим как пример параллельной изменчивости [Вавилов, 1967] появление у генетически разнородных и географически разобщенных форм сигов хрящевого и вытянутого рыла, образование высокотелых или горбатых сигов или, наоборот, образование продолговатых и вытянутых форм тела у речных и озерно-речных сигов.

Coregonus chadary **Dybowski, 1869 — сиг-хадары**

Salmo lavaretus (non Linné) — Georgi, 1775, Reise, I, с. 355 (окрестности Нерчинска).

Coregonus chadary Dybowski, 1869, Verh. Zool.-bot. Gesell. Wien, XIX, p. 954 (р. Онон).

Coregonus pidschian chadary — Gąsowska, Ann. Zool., 1960, XVIII, p. 480 (= *C. chadary* Dybowski).

Видовое название происходит от монгольского названия этой рыбы. Обычное название — сиг-хадары или хадары.

Характерные признаки. Рот обычно нижний, рыльная площадка высокая и косо срезана назад и вниз. Высота рыльной площадки больше ее ширины в 1,1—1,5 раза. Нижняя челюсть сочленяется с черепом на уровне середины глаза. Зубы на языке хорошо заметны. Орбитальное кольцо почти замкнутое, теменные кости сдвинуты назад и почти целиком закрывают верхнезатылочную кость. По сравнению с амурским сигом у хадары более крупная чешуя и более длинное рыло. Икра крупная и ярко окрашена (оранжевая).

Описание этого вида приводится согласно данным Л. С. Берга [1948], музейным коллекциям по 5 экз. из сборов Г. В. Никольского [1956] и по 28 экз. из сборов М. В. Подушко [1967б].

D III 10—13, *A* III—IV 12—15, чешуй в боковой линии 72—88, чаще 79—80. Жаберных тычинок 23—28, в среднем 24,9. Пилорических придатков 122—179, в среднем 150. Позвонков (по 8 экз. из коллекций) 60—62, в среднем 61,3. Длина головы составляет 22—24%, в среднем 23% длины тела по Смитту; диаметр глаза 4—8, в среднем 5,5%; длина рыла 4—8, в среднем 5,9%; наибольшая высота тела 17—30, в среднем 23% и наименьшая высота тела 7—9, в среднем 8%.

Окраска тела обычная для сиговых, но на голове и на спине имеются темные точки и концы всех плавников черные.

Сиг-хадары достигает до 59 см длины, в возрасте 8 лет имеет длину 41 см и вес 840 г. Обычно в пробах рыбы 15—30 см длиной.

Распространение. Ареал сига-хадары включает весь бассейн Амура, это реки и притоки верхнего и среднего Амура. Встречается в Монголии и Северном Китае [Дашдорж, 1976; Miyadi, 1940]. Раньше считалось, что сиг-хадары не встречается в низовьях Амура, теперь отмечены случаи его поимки в устье Амура [Подушко, 1967б]. Возможно, сиг из рек Уда и Тугур (Охотское море) с числом тычинок 22—23 и числом чешуй в боковой линии 84—85 также относится к этому виду [Линдберг, Дулькейт, 1929; Берг, 1948]. Таким образом, ареал сига-хадары, по новым данным, почти совпадает с ареалом амурского сига (рис. 46), но в отличие от последнего сиг-хадары встречается в речках с быстрым течением, постоянно холодной водой и каменистым руслом, поэтому он больше приурочен к верховьям Амура и его притокам; не отмечен этот вид в Амурском лимане и на Сахалине.

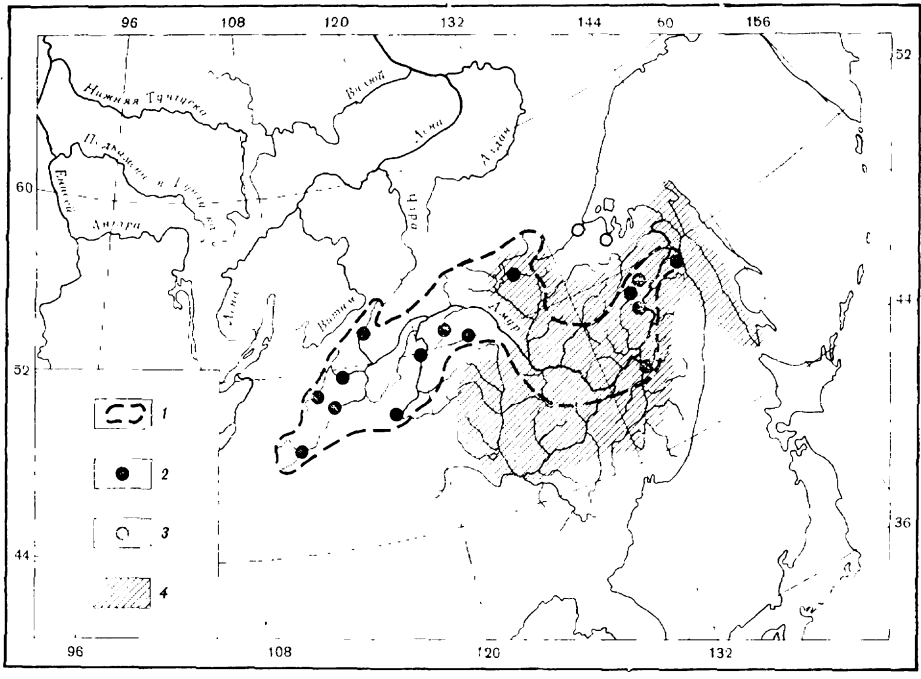


Рис. 46. Ареалы *C. chadary* (*1—3*) и *C. ussuriensis* (*4*)

1 — ареал сига-хадары; *2* — достоверные находки сига-хадары; *3* — находки, которые предположительно относятся к сигу-хадары; *4* — ареал амурского сига

Биология. Многие стороны биологии этого вида все еще не ясны. В бассейне Амура сиг-хадары обитает в горных речках, лишь осенью спускается в нижнее течение до лимана. Питается личинками двукрылых, ручейниками, мизидами и рыбой (корюшкой). Там, где он обитает вместе с амурским сигом, их пищевые спектры расходятся [Подушко, 1967а, б, 1970]. Точные сроки нереста неизвестны, но полагают, что по времени он совпадает с нерестом амурского сига. Абсолютная плодовитость в среднем 12 тыс. икринок.

Хозяйственное значение невелико, ежегодно добывают около 1 т.

Сравнительные заметки. Очень близок к пыжьяну, от которого, несомненно, ведет свое происхождение.

***Coregonus ussuriensis* Berg, 1906 — амурский сиг**

Coregonus ussuriensis Berg, Zool. Anz., 1906, XXX, p. 396 (р. Уссури и оз. Ханка).

Видовое название по р. Уссури, откуда он был впервые описан. Общепринятое название — амурский сиг или уссурийских сиг.

Характерные признаки. У амурского сига челюсти почти равной длины, верхняя челюсть едва выдается над нижней, рот чаще полунижний или конечный. Верхняя челюсть заметно заходит за край глаза. По форме челюстной и надчелюстной костей он стоит ближе к группе *Leucichthys* [Gasowska, 1960]. Лучше, чем у других сигов, развиты зубы на языке и сошнике. Нижняя челюсть массивная, на *pteroticum* имеется острый шип [Шапошникова, 1968].

Описание вида составлено по рыбам 20—57 см длиной по данным Г. В. Никольского [1956], Г. Х. Шапошниковой [1968], М. В. Подушко [1967а, 1970а, 1970б] и по видовому диагнозу Л. С. Берга [1948]; значения меристических признаков приведены в табл. 32. D III—V 9—12, A III—V 12—15. Жаберных тычинок 24—32, чаще 28—29; в боковой линии 79—98 чешуй, в среднем 88; пилорических придатков 126—232, в среднем 170 (по 12 экз.); позвонков у 3 экз. 60—61, в среднем 61,6. Длина головы в процентах от длины тела, по Смитту, составляет 17—25, в среднем 21,4%; глаз 2—6, в среднем 4,6%; длина рыла 3,5—7,0%; наибольшая высота тела 20—30, чаще 22—23%; наименьшая высота тела 5—10, чаще 7—8% и длина хвостового стебля 10—16, чаще 12—13%.

Окраска амурского сига обычная для сиговых. Он имеет серовато-зеленоватую или серовато-желтоватую спинку и серебристые бока. На голове и теле темных пятнышек нет, иногда бывает темное пятно на предкрышке и могут быть пятна на хвостовом плавнике.

Длина до 60 см и вес до 2 кг.

Распространение. Ареал амурского сига охватывает среднее и нижнее течение Амура, Амурский лиман и южную часть Охотского моря (см. рис. 46). Известен из Уссури и оз. Ханка, в Амуре встречается чуть выше Благовещенска. В Сунгари поднимается выше г. Харбина, встречается на участке Гирин-Нуньцзян [Miyadi, 1940]. В Амуре ниже Хабаровска довольно обычен, известен из многих рек и пойменных озер; многочислен в Амурском лимане, Татарском проливе и лагунных озерах Сахалина [Berg, 1906; Берг, 1909, 1948; Солдатов, Линдберг, 1930; Таранец, 1937а, 1937б; Шмидт, 1950; Никольский, 1956].

Биология. Летом амурский сиг держится в притоках с холодной водой и в русле Амура, используя для нагула пойменные озера, но на зиму уходит из них в русло реки. Созревает в возрасте 5—8 лет, в нерестовом стаде встречаются особи в возрасте до 10—11 лет, т. е. нерестовое стадо в значительной мере состоит из впервые нерестующих особей. Плодовитость колеблется от 25 до 90 тыс. икринок. Нерест в октябре-ноябре в притоках и горных речках, после нереста взрослые рыбы скатываются вниз по течению Амура. Личинки выходят из икры в мае и скатываются вниз по течению. Молодь до трех лет питается зоопланктоном и мелкими формами бентоса, взрослые особи переходят на питание рыбой [Лишев, 1950].

Хозяйственное значение. Важнейшая промысловая рыба в нижнем течении Амура, уловы 110—200 т [Никольский, 1956].

Таблица 32. Основные меристические признаки амурского сига *C. ussuriensis* (пределы колебаний и среднее значение)

Район сбора	Число рыб	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число ветвистых лучей в плавнике	
				спинном	анальном
Р. Амур [1]	–	26–30	86–92	9–11	13–15
Северный Китай [2]	–	26–28	86–92	9–11	13–15
Р. Бира [3]	58	27–31	80–97	9–11	13–15
		29,1	88,6	10,0	14,0
Оз. Удыль [3]	92	25–31	80–96	9–11	13–15
		28,3	87,2	10,2	14,1
Оз. Чля [3]	90	27–31	82–96	9–11	13–15
		28,6	87,4	10,2	14,0
Р. Джапи [4]	29	24–30	83–92	10–12	12–15
		27,8	86,2	10,8	14,3
Амурский лиман					
Р. Нале [3]	25	27–32	80–95	9–11	13–15
		29,5	88,0	10,2	14,0
О-в Байдукова [3]	58	27–31	83–95	9–11	13–15
		28,8	88,0	10,0	14,0
С. Макаровка [3]	90	28–31	80–98	9–12	13–15
		29,3	88,0	10,2	14,0
Р. Мы [3]	85	26–31	82–94	9–11	13–15
		28,5	87,1	10,2	13,9
Мыйский залив [5]	19	27–30	80–92	9–11	13–15
		28,8	84,9	9,9	14,1
С. Алексеевка [3]	100	27–31	79–97	9–11	13–15
		29,0	87,7	10,2	14,2
Лиман [4]	–	25–30	79–90	–	12–15
		27,6	84,9	–	14,2
Татарский пролив [5]	29	27–31	75–88	9–12	12–16
		28,8	82,6	10,2	13,9

Примечание. [1] — по Л. С. Бергу [1948]; [2] — по D. Miyadi [1940]; [3] — по данным М. В. Подушко [1967а]; [4] — по Г. В. Никольскому [1956]; [5] — материалы О. Ф. Гриценко.

Сравнительные заметки. Основные отличия амурского сига от сига-хадары заключаются в форме рыльной площадки; у амурского сига отношение высоты рыльной площадки к ее ширине равно 0,6—1,0 в среднем 0,8; у сига-хадары — 1,1—1,5. Кроме того, у амурского сига не бывает темных пятен на голове и на теле, мелкая чешуя и короче рыло. Икра у амурского сига светло-желтая, а у сига-хадары окрашена более ярко.

Coregonus autumnalis (Pallas, 1776) — омуль

Salmo migratorius Georgi, Reise, 1775, I, p. 182 (Байкал).
Salmo autumnalis Pallas, Reise, 1776, III, p. 32 (р. Кара, устье) p. 79, 705 (частью входит из Северного Ледовитого океана в Печору, Енисей, оз. Байкал).
Salmo omul Pallas, Zoogr. Rosso-Asiat., III [1814], p. 411 (частью Печора, Енисей, Лена, Колыма, Байкал).
Coregonus omul (Pallas) — Данилевский, Журн. Мин. гос. имущ., 74, 1860, p. 301 (Печора, Мезень, Кара).
Coregonus autumnalis (Pallas) — Smitt, Ofvers. Vet. Akad. Förhandl., 1882, XXXIX, p. 36 (Югорский Шар у Хабарова), p. 37 (Енисей).
Coregonus lepechini (Georgi) — Варпаховский, Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, 1901, VI, с. 592 (Печора, Индига).
Coregonus migratorius (Georgi) — Берг, Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, V, 1900, с. 366 (Байкал и его притоки); Мухомедияров, 1942, с. 35; Gasowska, 1960, p. 480; Шапошникова, 1968, с. 232.
Coregonus subautumnalis Kaganovsky — Берг, 1932 с. 215 (р. Пенжина).
Leucichthys migratorius (Georgi) — Пирожников и др. Изв. ГосНИОРХ, 1975, 104, с. 13.

Видовое название *autumnalis* означает осенний и связано с осенним ходом проходного омуля на нерест в реки Северного Ледовитого океана. Общепринятое название — омуль или ледовитоморский (арктический) омуль в противовес байкальскому омулю.

Характерные признаки. Рот конечный, ось тела проходит через середину глаза, нижняя челюсть не заходит за верхнюю, обычно челюсти равной длины.

В водоемах СССР омуль имеет *D* III—V 8—13, чаще IV 10; *P* I 15—17; *V* II 11—12 и *A* III—IV 10—14. Жаберных тычинок 35—54, в среднем 42—46; чешуй в боковой линии 80—111, позвонков 60—66 (67). Число пилорических придатков равно 133—217. Пределы колебаний и средние значения меристических признаков арктического омуля приведены в табл. 33, составленной по Л. С. Бергу [1948] с добавлением новых данных по омулю Печоры [Зверева и др., 1953], р. Юрибей [Вышегородцев, 1974б], рекам Оленек и Индигирка [Кириллов, 1972; Игнатьев, 1976б], Колыме [Новиков, 1966]; для омуля Лены приведены обобщенные данные [Борисов, 1928; Сыч-Аверинцева, 1933]; для омуля Северной Америки — по последним сводкам [Walters, 1955; McPhail, Lindsey, 1970]. Число позвонков проверено по рентгеноснимкам музейных экземпляров, и эти данные приводятся для омуля Печоры, Кары, добавлены в данные по Обской губе и Индигирке; данные Н. В. Сыч-Аверинцевой [1933] для омуля р. Лены уменьшены на один позвонок.

Окраска омуля сверху от коричневой до зеленой, бока серебристые. Явного полового диморфизма нет, за исключением нерестового периода, когда эпителиальные бугорки сильнее выражены у самцов.

Длина до 64 см, обычно размер половозрелых рыб 26—40 см и вес до 1 кг; в северных районах преобладают рыбы в возрасте 10—11 лет, предельный возраст 16 лет, в Лене — до 20 лет. В Байкале встречались особи весом 7—10 кг.

Таблица 33. Основные меристические признаки ледовитоморского омуля *C. autumnalis* (пределы колебаний и среднее)

Водоем	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число позвонков	Число рыб
Чешская губа	42–44	86–88	–	2
	43,0	87,0	–	
Р. Печора	38–48	83–104	61–64	35
	43,3	91,1	62,0	
Р. Кара	40–45	87–99	61–64	64
	42,6	91,9	62,6	
Р. Юрибей	40–47	88–103	–	?
	43,7	96,2		
Обская губа	41–49	91–109	60–66	100
	45,1	99,4	63,1	
Р. Енисей	36–50	87–108	63–65	525
	44,7	97,7		
Р. Хатанга	38–49	84–111	60–68	117
Р. Оленек	41–50	91–108	59–66	110
	46,1	100,2	63,8	
Р. Лена	40–51	89–108	60–67	57
	45,5	100,0	63,5	
Р. Индигирка	38–46	85–101	59–67	44
	43,9	94,6	63,7	
Р. Колыма	37–54	87–106	61–65	58
	42,5	96,0	63,0	
Р. Пенжина	44–48	81–89	61–63	5
	45,6	84,8	62	
Северная Америка	33–50	80–110	64–67	?

Распространение. В СССР омуль населяет арктические реки от Мезени на западе до Чаунской губы на востоке (рис. 47). Не заходит в заморную Обь, но встречается в Обской губе и соседних притоках. В Анадыре, Амгуэме, и в водоемах Чукотки не встречается [Решетников и др., 1976; Решетников, 1979б, в]. Из всех сиговых рыб омуль занимает наиболее северные районы, выдерживает соленость до 20—22‰ [Москаленко, 1971], временами заходит в воды с более высокой соленостью [Пирожников, 1955]; в период летнего нагула встречается в Карском море и доходит до Новосибирских островов [Рутилевский, 1970]. Различают печорское, енисейское, хатангское, ленское, индигирское и колымское стада омуля. Встречается омуль и по Американскому побережью от м. Барроу (р. Колвилл) до зал. Куин-Мод вдоль Арктического побережья, а близкая форма *C. laurettae* Bean встречается от м. Барроу до Бристольского залива вдоль Берингова пролива [McPhail, 1966; McPhail, Lindsey, 1970; Alt, 1973b; Scott, Crossman, 1974].

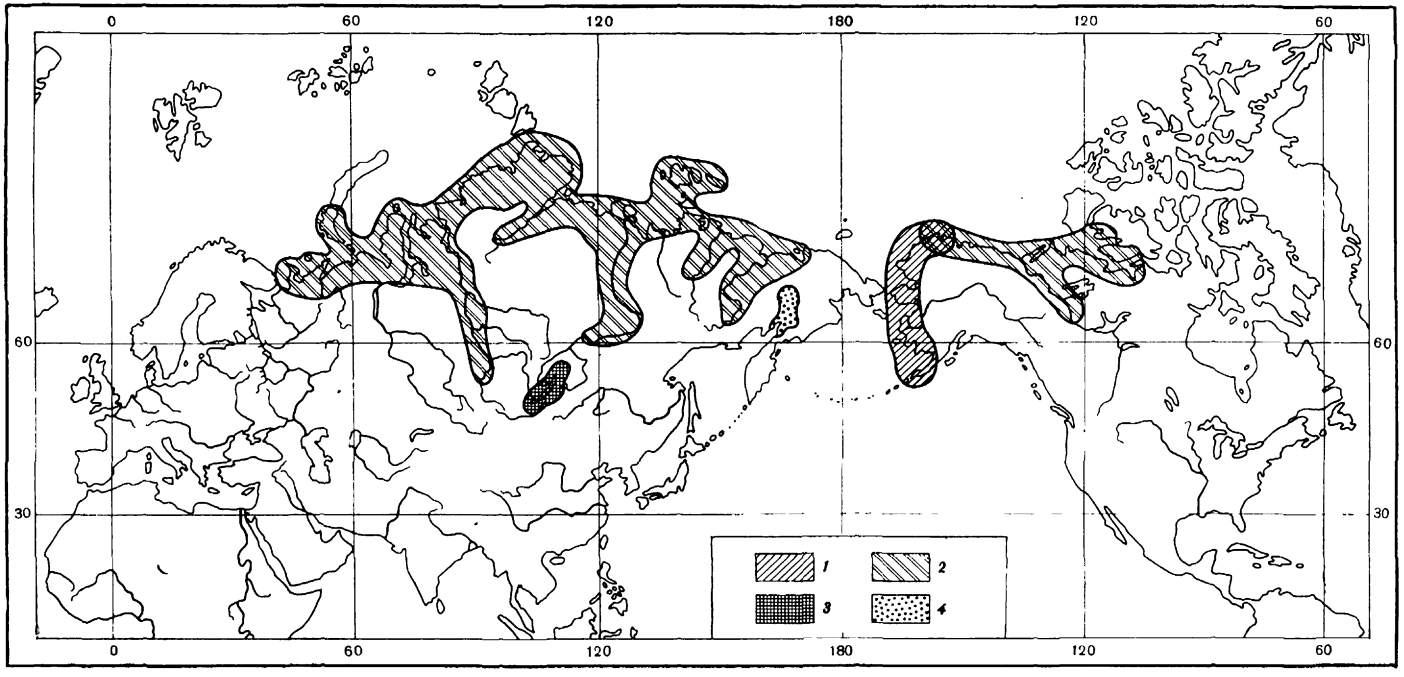


Рис. 47. Ареалы различных форм омуля Coregonus autumnalis — complex

1 — C. laurettae; 2 — C. autumnalis autumnalis; 3 — C. autumnalis migratorius; 4 — C. subautumnalis.

Структура вида. В пределах вида *C. autumnalis* в водоемах СССР можно выделить 2 подвида: *C. autumnalis autumnalis* (Pallas) — ледовитоморский, или арктический, омуль и *C. autumnalis migratorius* (Georgi) — байкальский омуль[1]. Вероятно, американский вид *C. laurettae* Bean можно рассматривать как третий подвид — *C. autumnalis laurettae* (Bean).

Биология. Из сиговых рыб омуль дальше всех уходит на нагул в море, используя не только заливы и губы, но и всю прибрежную зону полярных морей. В море питается ракообразными и молодью рыб. На нерест поднимается в реки, иногда на довольно большие расстояния (в Енисее до 1500 км). Во время нерестового хода омуль не питается и теряет в весе. Половозрелым становится в возрасте 6—8 лет при достижении 35 см длины. Плодовитость колеблется от 16 до 90 тыс. икринок в зависимости от веса рыбы. Нерест бывает в сентябре—октябре, отмечены пропуски нереста, за всю жизнь самка успевает отнереститься всего 2—3 раза. После нереста омуль скатывается в море (ноябрь—декабрь).

Хозяйственное значение. Важная промысловая рыба в водоемах Сибири, уловы достигали 2000 т [Андрияшев, 1954]. В Байкале за 1960—1969 гг. вылавливалось 1060—4860 т при максимальном вылове 9134 т в 1942 г. [Смирнов, Шумилов, 1974].

Сравнительные заметки. Байкальский омуль может рассматриваться как самостоятельный подвид, поскольку имеет четко выраженный ареал (Байкал и его притоки) и отличается от проходного ледовитоморского омуля узким межглазничным расстоянием и большим глазом: у байкальского омуля ширина лба равна 24—28%, а у ледовитоморского — 28—37% длины головы; диаметр глаза у первого равен 77—81% ширины лба, а у второго — 41—57% [Берг, 1948]. Байкальский омуль представлен 4 экологическими формами (расами), они различаются местами нереста и некоторыми морфологическими признаками [Мухомедияров, 1942; Мишарин, 1958; Смирнов, Шумилов, 1974]. Ниже приводятся основные меристические признаки байкальского омуля по материалам В. В. Смирнова (устное сообщение) и литературным данным:

	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число позвонков	Число пилорических придатков
Северо-Байкальский	38–47	86–102	59–64	136–261
	42,5	95,3	62,2	180
Селенгинский	44–52	85–102	59–64	128–291
	47,8	93,9	61,6	171
Посольский	35–49	80–102	59–64	128–234
	42,0	90,8	61,4	176
Чивыркуйский	37–41	78–107	60–63	–
	39,3	93,3	61,0	

[1] Иногда байкальского омуля пытаются выделить в самостоятельный вид *C. migratorius* Georgi [Мухомедияров, 1942; Шапошникова, 1968; Пирож-

Омуль р. Пенжины был описан Л. С. Бергом [1932, с. 215] по сборам А. Г. Кагановского (1 экз.) из района с. Пенжино как самостоятельный вид *C. subautumnalis* Kaganowsky. Одна рыба длиной 375 мм была поймана в июле 1929 г.; она имела конечный рот и челюсти равной длины, 45 жаберных тычинок и 83 чешуи в боковой линии; от типичного омуля она отличалась тем, что ее межглазничное расстояние было меньше длины верхнечелюстной кости. С тех пор не было поймано ни одного экземпляра этого вида.

В сентябре 1975 г. нами были пойманы 3 экз. у Шаман-горы (р. Пенжина в 30 км ниже пос. Аянка, место впадения р. Черной). Рыбы имели 33—40 см длины, вес 557—857 г, их гонады находились на IV стадии зрелости. В этом же месте 19 июля 1976 г. был пойман еще один экземпляр 36 см длиной. Все рыбы в наших сборах имели ярко выраженный конечный рот, челюсти равной длины. Лишь у 1 экз. межглазничное расстояние было меньше длины верхнечелюстной кости, а у 3 остальных — больше, поэтому этот «видовой» признак оказался непригодным для выделения пенжинского омуля в самостоятельный вид. Все пенжинские рыбы по широкому лбу (28,7%) и малому диаметру глаза (17—20% длины головы или в среднем 65,5% от межглазничного расстояния) явно стоят ближе к ледовитоморскому омулю, чем к байкальскому. Омули Пенжины имели 44, 44, 47 и 48 жаберных тычинок, причем на нижней части дужки было 29, 30, 31 и 33 тычинки. Число чешуй в боковой линии равнялось 81, 84, 87, 89. Более подробные сведения и промеры пенжинских омулей приведены в специальной работе [Решетников, 1979в].

Таким образом, по описанным признакам все исследованные особи *C. subautumnalis* не отличаются от *C. autumnalis* и этот вид следует рассматривать как синоним омуля [Решетников, 1979б, 1979в; Walters, 1955; Reshetnikov, 1975]. В небольшом количестве пенжинский омуль ловится на всем протяжении реки, а во время нерестового хода в октябре его много бывает в низовьях Пенжины и в р. Таловой [Решетников и др., 1976].

В Северной Америке различают две формы сиговых рыб с конечным ртом из группы *C. autumnalis-complex*:

1) с числом тычинок 41—48 (или 26—30 на нижней части дуги), живет в реках Арктического побережья;

2) с 33—40 тычинками (21—25 на нижней части дужки), входит в реки Берингова пролива.

Первую форму Мак-Фейл [McPhail, 1966] относит к *C. autumnalis* (Pallas), а вторую считает самостоятельным видом *C. laurettae* Bean. По последней сводке Скотта и Кроссмана [Scott, Crossman, 1974], *C. autumnalis* (Pallas) в водах Северной Америки имеет 41—48 тычинок, 82—110 чешуй в *ll*, 113—183 пилорических придатков и 64—67 позвонков; а вид *C. laurettae* Bean

---

ников и др., 1975; Gasowska, 1960]. Мы уже отмечали слабую обоснованность этого положения [Nikolsky, Reshetnikov, 1970].

имеет 33—40 тычинок, 76—95 чешуй в *ll*, 71—123 придатков и 62—65 позвонков. По всем этим показателям *C. laurettae* укладывается в диапазон колебаний признаков у омуля *C. autumnalis* (см. табл. 33).

Следует подчеркнуть, что омуль в водоемах СССР имеет от 35 до 54 жаберных тычинок, омуль Колымы и Индигирки по этому признаку занимает промежуточное положение между двумя американскими видами. Байкальский омуль имеет 35—52 тычинки, а его чивыркуйская «раса» — 34—41, в среднем 39,27 [Мишарин, 1958; Смирнов, Шумилов, 1974]. Таким образом, если строго придерживаться видовых критериев Мак-Фейла (число тычинок и возможность симпатрического существования с омулем), то чивыркуйский омуль также должен быть отнесен к виду *C. laurettae*. С нашей точки зрения, доводы Мак-Фейла о выделении *C. laurettae* в особый вид неубедительны, в лучшем случае его можно рассматривать как подвид омуля. Гораздо больше доводов в пользу точки зрения других авторов, по которой *C. laurettae* должен быть включен в синонимию омуля [Dymond,, 1943; Walters, 1955]. Другой американский вид — *C. alascanus Scofield* — давно рассматривается как синоним омуля [Dymond, 1943; Walters, 1955; McPhail, 1966; Scott, Crossman, 1974].

Coregonus peled **(Gmelin, 1789) — пелядь, сырок**

Salmo vimba Pallas, 1776, p. 80 (сырок — р. Обь); Zoogr. Rosso-Asiat., III [1814], p. 409 (Печора, Обь и другие реки Сибири, озера), пелядь — Лепехин, Дневн. записки, 1780, III, с. 14 (Печора).

Salmo peled Gmelin in: Linné, Syst. nat., ed. XIII, v. 1, pt. III, 1789, p. 1379 (по Лепехину).

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

Salmo pelet Pallas [1814], l. c., p. 412 (низовья Енисея, Печора).

Coregonus peled (Gmelin) — Данилевский, Исслед. о сост. рыбол. в России, 1862, VI, с. 55 (Печора, Кара, Обь, редко в Мезени).

Leucichthys peled (Gmelin) — Пирожников и др. Изв. ГосНИОРХ, 1975, 104, с. 13 (по Бергу).

Видовое название происходит от зырянских (коми) слов пелять, пеледь, пельдятка, пелятка. Общепринятое русское название — пелядь, на Оби — сырок.

Характерные признаки. Рот конечный, верхняя челюсть несколько выдается над нижней, верхнечелюстная кость заходит за вертикаль переднего края глаза. Тело высокое (более 20% длины тела), сразу же за затылком спина круто поднимается вверх, тело в сечении не круглое, а сплющенное с боков. В анальном плавнике чаще 12—16 ветвистых лучей. По сравнению с другими сиговыми пелядь более темно окрашена, на голове и по бокам имеются крупные пятнышки, на спинном плавнике масса черных точек в несколько рядов, могут быть черные точки и на переднем крае чешуи. Икра мелкая — 1,3—1,5 мм в диаметре, желтоватого цвета.

D III—V 8—12, *P* I 14—16, *V* II (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]. Описание и табл. 34 составлены по Л. С. Бергу [1948] на основании анализа музейных коллекций и по последним публикациям [Подлесный, 1958; Венглинский, 1963, 1976; Новиков, 1966; Лукьянчиков, 1967; Шапошникова, 1968; Кириллов, 1972; Коровина и др., 1973; Сидоров, 1974; Попов, 1978].

Окраска спины, головы и плавников темная, брюшка и боков — светлая; на теле могут быть темные пятнышки. Во время нереста появляются эпителиальные бугорки, более заметные у самцов; спина и голова у затылка могут приобретать бирюзовый цвет [Кириллов, 1972].

Длина 40—55 см и вес 2—2,5 кг, иногда 5—6 кг. Карликовая пелядь достигает 30 см длины и веса 300—400 г.

Распространение. Пелядь — эндемичный вид СССР, она населяет озера и реки от Мезени на западе до Колымы на востоке; в Северной Двине не встречается. Отмечена в озерах п-ова Канин и Ямала, есть на о-ве Колгуев, изредка попадается в солоноватых водах Карской губы, но обычно в море не выходит. Высоко вверх по рекам не идет. Так, в Печоре в промысловых количествах встречается до устья Усы, в Оби — до устья рек Тым и Катунь, в последние годы пелядь поднимается только до Новосибирской ГЭС, в Иртыше — до р. Томи, в Енисее — до Подкаменной Тунгуски и устья р. Сым. На п-ове Таймыр есть в бассейне Хатанги, Хеты, Боганиды. Отмечена пелядь во многих реках Якутии (Анабар, Оленек, Лена, Яна, Индигирка, Алазея и Колыма), часто представлена озерной формой, лишь изредка выходящей в море. Южной границей распространения пеляди в бассейне Лены является р. Олекма, в бассейне Колымы — р. Коркодон; в бассейне Колымы пелядь представлена озерными и озерно-речными формами, есть «карликовая», или тугорослая, форма; имеется пелядь в р. Большой Анюй и в Илирнейских озерах. В бассейне Индигирки она встречается от устья Момы до морского побережья; в бассейне Яны наиболее многочисленна в северной части Янской низменности; в бассейне р. Оленек заселяет озера среднего и нижнего течения. Южная граница распространения сибирской озерно-речной пеляди проходит до 60° с. ш., северная — по 70°—72° с. ш. Полупроходная обская пелядь проникает на юг до 56° с. ш. Интересно отметить, что пелядь населяет преимущественно проточные озера, поэтому многие озера Центральной Якутии, где раньше водилась пелядь, при усыхании и потере проточности теряют и пелядь (оз. Неджели). Особенно богаты пелядью левобережные озера Колымы. Ареал пеляди показан на рис. 48. В последние годы он значительно расширился за счет акклиматизационных работ.

[1] Указание на число позвонков менее 57, очевидно, следует считать сомнительными [Букирев, 1938; Берг, 1948; Новиков, 1966; Кириллов, 1972 и др.].

Таблица 34. Основные меристические признаки пеляди *C. peled* в водоемах СССР (пределы колебаний и среднее)

Водоем	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число позвонков	Число ветвистых лучей в *A*	Число рыб
Р. Печора	46–65	80–96	61–63 *	13–16	12
	57,3	88,6	62,0	14,0	
Озера Большеземельской тундры	49–65	76–96	61–63 *	12–14	55
	56,7	85,2	61,7	13,1	
Харбейские озера	51–62	84–95	60–62 *	12–15	30
	58,5	89,3	61,0	13,6	
Падимейские озера	52–60	86–94	–	13–15	16
	56,1	90,2		13,4	
Р. Обь, низовья	53–67	83–98	59–63 *	12–16	100
	57,6	90,8	61,7	14,2	
Р. Обь, верховья	60,9	88,6	60,9	14,5	300
Р. Северная Сосьва	57,1	87,5	–	14,5	58
Р. Иртыш	54–63	82–93	59–63	13–15	92
	57,7	88,1	61,7	14,2	
Оз. Ендырь (Иртыш)	53–66	83–98	57–61	12–16	100
	57,6	90,8	58,8	14,2	
Р. Танама	52,8	90,7	61,2	13,1	25
Р. Енисей	52–68	75–96	–	11–15	60
	59,0	88,0		14,1	50
Р. Пясина	47–60	78–101	–	13–15	
	53,0	89,0	–	–	
Р. Хатанга	52–65	81–102	60	12–15	111
Р. Лена	56–60	86–89	57–61	14–15	41
	57,0	87,0	59,1	14,6	
Озера бассейна Вилюя	62,2	91,5	59,7	13,5	324
Р. Оленек	55,5	91,1	59,7	13,5	100
Р. Колыма	42–58	78–97	57–63	12–15	150
	52,4	87,2	59,2	13,5	

* Число позвонков приводится по музейным коллекциям ЗИН АН СССР.

Структура вида сравнительно проста (без четких подвидов и внутривидовых форм), хотя в каждом водоеме пелядь способна образовывать локальные стада с явно выраженными различиями меристических и пластических признаков. При изоляции в озерах речная форма пеляди довольно скоро приобретает черты типично озерной. Часто в озерах обитают две формы пеляди, одна из которых имеет нормальный темп роста, а вторая — тугорослая (карликовая); такие формы свойственны озерам Большеземельской тундры, Обского бассейна, Енисея и Колымы.

Биология. Пелядь живет преимущественно в озерах и реках, по сравнению с другими сиговыми менее требовательна к кислороду и

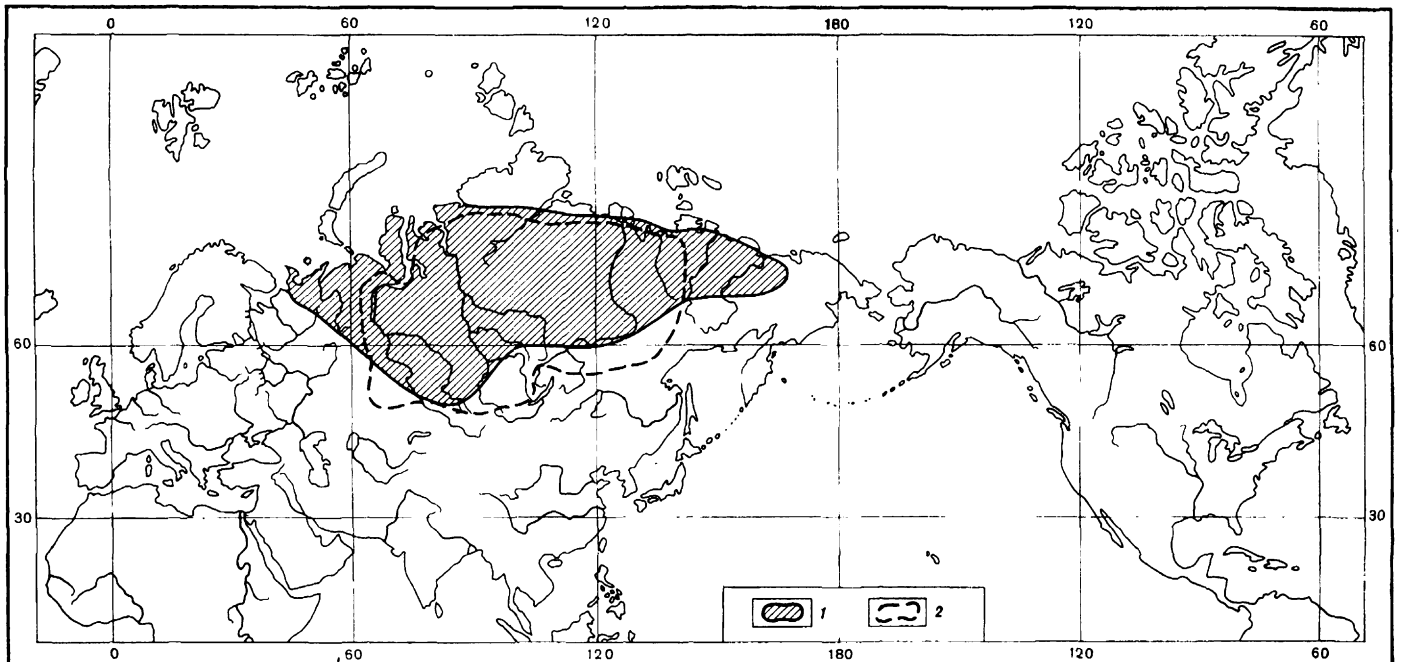


Рис. 48. Ареалы пеляди *C. peled* (*1*) и тугуна *C. tugun* (*2*)

может жить даже в эвтрофных озерах; угнетение дыхания наступает при снижении растворенного в воде кислорода до 2,3 мг/л. Пелядь питается в основном планктоном, но во многих северных озерах наряду с планктоном в ее желудках часто встречается бентос. Пелядь не прекращает питаться и зимой [Бурмакин, 1941а; Пробатов, 1947; Пирожников, 1950; Юхнева, 1955; Венглинский, 1963]. Жизненный цикл пеляди ограничен 8—11 годами, темп роста и возраст наступления половой зрелости зависят от питания: акклиматизированная и быстрорастущая пелядь в возрасте 1+ и 2+ становится половозрелой, в водоемах Кары она созревает в возрасте 3+, в водоемах Якутии — 5+ и 6+. Тугорослые формы пеляди при посадке в новые водоемы часто показывали хороший темп роста. Колебания абсолютной плодовитости у вида в целом очень велики: от 3 тыс. до 175 тыс. икринок, т. е. максимальные значения больше минимальных в 60 раз; в среднем плодовитость равна 20—50 тыс. икринок. Сроки нереста колеблются в разных водоемах от сентября—октября до декабря—января, икрометание начинается при температуре воды ниже 8°, чаще близкой к 0°. Нерест ежегодный, достоверных данных о пропусках нереста нет.

Хозяйственное значение. Ценная промысловая рыба, уловы которой в озерах составляют около 6% от вылова всех сиговых рыб; в водоемах Сибири добывалось ежегодно 3,5 тыс. т [Андрияшев, 1954]. В последние годы пелядь успешно акклиматизирована во многих водоемах СССР и используется как объект товарного выращивания.

Coregonus tugun (Pallas, 1814) — тугун

Salmo tugun Pallas, Zoogr. Rosso-Asiat., III [1814], p. 414. (устье Енисея, Тунгуска до Рыбинского, Хатанга, Лена).
Coregonus (*Leucichthys*) *tugun* (Pallas) — Дыбовский, Изв. Сиб. отд-ния Географ. об-ва, VII, № 1/2, 1876, с. 18 (Ангара у Падуна).
Coregonus tugun (Pallas) — Smitt, Salmonider, 1886, p. 240 (р. Енисей).
Leucichthys tugun (Pallas) — Пирожников и др.— Изв. ГосНИОРХ, 104, 1975, с. 13.

Видовое название происходит от уральских слов тугун, тогун, тугунок, тугунец. Общепринятое русское название этого вида — тугун, реже сосьвинская сельдь.

Характерные признаки. Из сиговых рыб с конечным ртом тугун больше всех походит на ряпушку, но в отличие от последней он имеет конечный рот и малое число жаберных тычинок. Это небольшие рыбы с вальковатым телом и широкой спиной, имеют тонкую, легко опадающую чешую. Из всех сиговых тугун имеет наименьшее число позвонков (50—57).

D III — V 7—12, *P* I 12—15, *V* II 8—11, *A* III—IV (V) 10—14. Жаберных тычинок 21—39, чаще 26—28; в боковой линии 53—80 (82) чешуй, чаще 60—68; позвонков 50—57 и пилорических придатков 12—56 (табл. 35).

Таблица 35. Меристические признаки тугуна *C. tugun* из различных водоемов СССР

Водоем	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *l*	Число позвонков	Число ветвистых лучей в		Число рыб
				D	*A*	
Бассейн Оби [1, 2]	25–34	58–80	53–57 *	8–10	10–14	12 *
Р. Манья [2]	29,1	68,8	–	9,8	12,7	50
Р. Северная Сосьва	29,9	69,4	53,6	9,2	11,9	150
Р. Томь [3]	29,4	67,8	53,6	8,6	–	–
Бассейн Енисея [3, 4]	22–33	58–77	52–54	7–10	10–14	
Подкаменная Тунгуска [4]	28,7	67,3	53,3	8,8	11,9	226
Верховья Енисея [3]	28,6	70,4	54,3	8,8	11,7	50
Норильские озера [5]	26–39	56–75	50–57 **	8–11	11–13	
Оз Мелкое	28,7	64,7	52,4	–	–	29
Оз. Глубокое	27,6	63,4	53,8	–	–	12
Оз. Лама	29,2	60,3	51,9	–	–	23
Оз. Собачье	27,4	62,8	51,7	–	–	28
Р. Ока (Ангара) [6]	27,6	61,5	51,2	8,7	11,6	50
Р. Хатанга [7]	25–32	60–78	50–55 **	8–12	10–14	200
	26,0	65,0				
Р. Лена [8, 9]	25–30	54–66	51–52	7–10	11—14	30
	27,5	60,9	51,3	8,6	11,5	
Р. Лена, верховья	28,7	67,3	52,1	8,7	11,5	
Бассейн Лены [10]	21–39	53–75	50–56 **	8–12	10–14	
Витим [11]	26,3	67,2	51,8	9,1	11,7	77
Алдан [10]	28,0	65,8	51,3	8,6	11,8	40
Вилюй [10, 12]	27,0	63,2	51,3	8,7	11,8	140
Яна [10]	26,7	63,8	50,2	8,7	11,9	140

* По рентгеноснимкам музейных экземпляров. ** Указанное число позвонков из этих водоемов менее 50 и более 57 нуждается в проверке.

Примечание. [1] — по Л. С. Бергу [1948]; [2] — по А. С. Яковлевой и В. М. Шишмаревой [1974]; [3] — по А. Н. Гундризеру [1969]; [4] — по П. В. Тюрину [1929]; [5] — по В. А. Красиковой [1967]; [6] — по А. М. Мамонтову [1977]; [7] — по Ф. В. Лукьянчикову [1967]; [8] — по П. Г. Борисову [1928]; [9] — по Н. В. Сыч-Аверинцевой [1933]; [10] — по Ф. Н. Кириллову [1972]; [11] — по Ю. Е. Калашникову [1967]; [12] — по Г. П. Кожевникову [1960].

Окраска обычная для сиговых рыб с темной спинкой и светлым брюшком. Длина обычно до 20 см, вес 80 г, обычно в уловах встречаются рыбы 20—30 г весом. Максимальный возраст 7+.

Распространение. Тугун — эндемик Сибири, населяет реки от Оби до Яны. В море никогда не выходит. В Оби известен из притоков нижней Оби и вверх до р. Томи. В Енисее встречается от низовьев до верховьев и в р. Ангаре; известен из бассейна р. Пясины, Норильских озер, бассейна Хатанги, Лены и ее притоков. Ареал тугуна почти целиком совпадает с ареалом пеляди (см. рис. 48).

Структура вида. Тугун р. Лены был описан как особый подвид *C. tugun lenensis* [Берг, 1932, 1948] на том основании, что в отличие от типичного енисейского тугун Лены имел короткий спинной плавник и более крупную чешую: у енисейского тугуна в среднем 67,3 чешуй в *ll*, а у ленского — 61,0. Однако новые данные по тугуну из Норильских озер [Красикова, 1967] и бассейна Лены [Кожевников, 1960; Калашников, 1967; Кириллов, 1972] показали, что в бассейне Лены есть не только формы тугуна с более крупной чешуей, но имеются и такие, у которых число чешуй в *ll* почти такое же, как у енисейского тугуна, енисейский — 67,3 чешуй, витимский — 67,2, алданский — 65,8, янский — 63,8 и вилюйский — 63,2 (см. табл. 35). Малая длина основания спинного плавника характерна только для популяции тугуна среднего течения Лены (8—13, в среднем 10,8% длины тела у тех 20 экз., по которым был описан новый подвид), остальные же популяции тугуна из притоков Лены мало отличаются от енисейского тугуна по этому признаку; р. Енисей — 11—14, в среднем 12,2%; Норильские озера — 9—15, в среднем 11,6%; среднее течение Лены — 8—13, в среднем 10,8%; р. Витим — 11,3%; р. Олекма — 11,5%; р. Алдан — 11,6%; р. Яна — 11,4%. Поэтому, с нашей точки зрения, нет оснований для выделения ленского тугуна в особый подвид [Nikolsky, Reshetnikov, 1970]; к аналогичному выводу пришли и другие исследователи [Гундизер, 1969; Кириллов, 1972; и др.].

Биология. Среди сибирских сиговых тугун является самым теплолюбивым видом, на откорм уходит в мелкие, хорошо прогреваемые участки водоемов, где температура временами достигает 20°. После вскрытия ледового покрова тугун скатывается в низовья рек, где и нагуливается в пойменных озерах (бассейн Оби). С началом спада воды тугун поднимается вверх по рекам, нерестится осенью на течении, зимует в реках. В норильских озерах тугун представлен озерно-речной формой. Питается тугун в основном планктоном, насекомыми, падающими в воду, а также поедает икру рыб. Созревает в возрасте 1+ при достижении 13 см длины и веса 20—22 г. Плодовитость 900—8500 икринок.

Хозяйственное значение. В некоторых реках достигает высокой численности, в бассейне Лены ежегодный вылов достигал 300—400 т [Кожевников, 1960], но в 1960—1967 гг. снизился до 240 т [Кириллов, 1972].

Coregonus albula (Linné, 1758) — европейская ряпушка

Salmo albula Linné, Syst. nat., ed. X, 1758, p. 310 (Европа, озера Швеции).
Coregonus albula (Linné) — Кесслер, Рыбы Спб. губ., 1964, с. 132 (озера Ладожское, Онежское, Псковское, Валдайское).
Coregonus sardinella maris-albi — Берг, Рыбы и пресн. вод России, 1916, с. 83 (частью: Сегозеро, Выгозеро и другие озера бас. зап. части Белого моря); 1932, с. 208 (озера Карелии, Имандра).
Coregonus sardinella vessicus — Дрягин, Изв. ВНИОРХ, XVI, 1933, с. 23 (Белоозеро).
Argyrosomus sardinella albula Linné — Пирожников и др. Изв. ГосНИОРХ, 104, 1975, с. 13 (европейская ряпушка).

Видовое название *albula* означает белая и связано с серебристо-белой окраской. Общепринятое название — европейская ряпушка или просто ряпушка.

Характерные признаки. Рот верхний, нижняя челюсть заметно выступает вперед и круто поднимается вверх. Глаз большой, его диаметр более 70% ширины лба. Вентроанальное расстояние составляет 56% антедорсального (не достигает 60%). Спинной плавник часто бывает сдвинут назад, поэтому антедорсальное расстояние часто (но не всегда) бывает больше 42% длины тела. Преимущественно пресноводные и озерные (кроме невской) формы размером до 25 см. Позвонков 51—59.

D III—IV 7—11, *P* I 11—16, *V* II 8—11, *A* III—IV 9—14. Жаберных тычинок 35—58, чаще 40—44. Число чешуй в боковой линии 67—98, чешуя нежная, легко опадающая. Позвонков 51—59, чаще 55—56. Пилорических придатков 40—88.

Окраска тел серебристо-белая, спинка с зеленоватым отливом, верхушка рыла темная; иногда взрослые особи бывают золотисто-розовой окраски (Водлозеро).

Длина мелкой формы 10—12 см, вес 50—70 г, крупная форма ряпушки достигает 20—28 см и веса 200 г; ладожский рипус и онежский килец достигают 23—46 см длины и веса 1 кг.

Распространение. Ареал европейской ряпушки охватывает бассейны Балтийского и Северного морей, она встречается также на Кольском полуострове в бассейнах Баренцева и Белого морей. Ряпушка населяет реки и озера Южной Норвегии, Швеции, Финляндии, Кольского полуострова и Карелии, есть в озерах Верхней Волги (Селигер, Вселуг, Белое, Переславское), имеется в водоемах Северо-Запада СССР, в водоемах Эстонии, Латвии, Литвы, Белоруссии, в озерах северной части Польши, ГДР, ФРГ, Дании. К настоящему времени зарегистрировано около 1000 озер, населенных европейской ряпушкой, причем 500 из них приходится на озера СССР [Потапова, 1978]. Подавляющее большинство популяций представлено мелкой ряпушкой весом 20—30 г. В море европейская ряпушка встречается в опресненных участках Финского и Ботнического заливов. Типично полупроходных форм, поднимающихся на нерест высоко в реки, у европейской ряпушки нет. Ряпушка с островов Великобритания и Ирландия несколько отличается от типичной европейской ряпушки по числу позвонков и положению рта (см. ниже), но, несомненно, ряпушка Англии также относится к виду *C. albula* (L.). На восток ареал европейской ряпушки простирается до Печоры (см. рис. 49) [Берг, 1948; Покровский, 1953, 1967; Потапова, 1978; Smitt, 1886; Järvi, 1928, 1950; Airaksinen, 1967; Gasowska, 1973; Bernatowicz, Radziej, 1974; Valtonen, 1976; Wheeler, 1977].

Типичная печорская ряпушка описана как *C. sardinella marisalbi* Berg [Берг, 1948, с. 332], она имеет 53—60, в среднем 55,8 позвонка и вентроанальное расстояние (*V—A*) меньше 62% от антедорсального расстояния, т. е. по этим признакам она должна

быть отнесена к *C. albula*. По числу позвонков ряпушка из озер Большеземельской тундры (53—60, в среднем 55,8) явно стоит ближе к европейской [Есипов, 1941б]. Да и по остальным признакам крупная ряпушка из Вашуткиных озер, оз. Ватьярто, озер Харбейской и Падимейской систем (р. Коротаиха) и бассейна р. Адзьвы явно относится к европейскому виду *C. albula* (*L.*) [Сидоров, 1974; Соловкина, 1974а]. Анализ ряпушки из Усы и Печоры показывает, что она занимает промежуточное положение между европейской и сибирской: из 92 исследованных экземпляров 60% оказались ближе к европейской и 40% — к сибирской [Соловкина, 1974а]. Точно такую же картину дает и общее число позвонков у печорской ряпушки (сборы в районе Усть-Цильмы) (табл. 36, 37). Несомненно, что в бассейне Печоры происходит перекрывание ареалов *C. albula* и *C. sardinella*, поэтому в этом районе возможно не только существование двух самостоятельных видов, но и образование зоны гибридных форм. Отметим, что здесь также совпадают ареалы сибирского и европейского хариусов; здесь проходит западная граница многих сибирских видов рыб и восточная граница европейских видов [Соловкина, 1969, 1974б]

Структура вида. Выделение самостоятельных подвидов в пределах *C. albula* лишено смысла, поскольку нет надежных морфологических критериев и разобщенных ареалов. Деление на мелкую и крупную ряпушку тоже в значительной мере условно.

Биология. Обычно европейская ряпушка достигает 10—25 см длины и веса 50—60 г, созревает в возрасте 1+ и имеет предельный возраст 6—7 лет. Питается преимущественно планктоном. Ряпушка образует озерно-речные и типично озерные формы, обычно преобладают озерные формы. В озерах ряпушка часто подразделяется на крупную и мелкую, в ряде крупных озер ряпушка иногда образует очень крупные формы типа финского и шведского рипусов, ладожского рипуса и онежского кильца, которые достигают 46 см длины и веса 1,0—1,2 кг [Дрягин, 1933б; Правдин, 1939, 1956; Берг, 1948; Беляева, 1953; Покровский, 1967; Стерлигова, 1972; Потапова и др., 1973; Стерлигова, Егорова, 1976; Смирнов, 1977; Потапова, 1978; и др.]. Крупная ряпушка живет в больших и холодных озерах, часто на глубинах 15 м и более; питается она не только планктоном, но охотно поедает корюшку, молодь рыб и мизид. Рипус созревает позднее ряпушки и имеет более продолжительный цикл. Европейская ряпушка имеет осенне-зимний нерест, осенненерестующая ряпушка нерестится на глубине 3—7 м, а зимненерестующая — на глубине 10—20 м. Интересна находка ряпушки с зимне-весенним икрометанием в озерах Швеции и Финляндии, которая откладывает икру в марте — апреле на глубине 25—28 м [Airaksinen, 1968].

Нерестилища расположены на песчаных, песчано-галечных и каменистых участках. Нерест ежегодный, пропуски нереста отмечены только у вендюрской и кимасозерской ряпушки из Северной Карелии [Потапова, 1978].

Таблица 36. Число позвонков у европейской ряпушки *C. albula* из разных водоемов

Водоем	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	Пределы колебаний	$\bar{X}$	Число рыб	Источник данных
Озера Польши	—	—							—	—	—	—	53–58	56,0	206	Gasowska, 1973
Оз. Нарочь (БССР)	—	—	—					—	—	—	—	—	54–57	55,5	50	Гальцова, 1953
Озера Латвии	—	—							—	—	—	—	53–53	55,2	80	Никаноров, 1964
Озера Финляндии	—	—	—							—	—	—	54–59	55,5	?	Airaksinen, 1967
Оз. Конневести (Финляндия)	—	1	0	8	16	11	6	2	1	—	—	—	52–59	55,6	45	Материалы Himberg, сборы 1977 г.
Чунозеро (Кольский полуостров)	—	—	—	3	5	14	22	11	2	—	—	—	54–59	56,7	57	Наши данные, сборы 1969 г.
Губа Канда Белого моря	—	—	—	1	5	27	30	23	12	2	—	—	54–60	57,1	100	Сборы 1976 г.
Кимасозеро (Карелия)	—	—	6	16	24	17	6	1	—	—	—	—	53–58	55,0	70	Материалы Первозванского
Нотозеро	—	—						—	—	—	—	—	53–57	55,1	49	Берг, 1948
Оз. Онежское (килец)	—	—	—	—	—	1	0	1	—	—	—	—	56–58	57,0	2	ЗИН АН СССР
(ряпушка)	—	—	—	—						—	—	—	55–59	56,9	100	Покровский, 1967
(ряпушка)	—	—	—	2	13	27	34	20	4	—	—	—	54–59	56,1	100	Наши данные, сборы 1977 г.
Лижмозеро	—	—	—					—	—	—	—	—	54–57	55,2	55	Беляева, 1953
Чужмозеро	—	—	—	—					—	—	—	—	55–58	56,3	40	Потапова, 1978

Таблица 37. Число позвонков у сибирской ряпушки *C. sardinella* из разных водоемов (ряды, пределы колебаний, среднее)

Водоем	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65			Пределы колебаний	$\bar{X}$	Число рыб	Источник материала
Р. Печора	—	2	4	2	2	0	1	—	—	—			57—62	58,7	11	ЗИН АН СССР
Р. Танама (Гыданский полуостров)														61,4	25	Попов, 1978
Р. Енисей																
туруханская ряпушка								—	—	—			56—62	58,0	100	Устюгов, 1972
«карская» ряпушка	—	—											58—65	60,0	100	То же
Р. Хатанга	—	—								—			58—64	60,9	220	Лукьянчиков, 1967
Р. Обь	—	—							—	—			58—63	60,9	?	Берг, 1948
Р. Лена	—	—	—	3	31	40	24	6	—	—			59—63	61,0	106	Сыч-Аверинцева, 1933
	—	—								—			58—64	61,1	81	Кириллов, 1972
Р. Яна	—	—								—			58—64	61,5	170	То же
Р. Оленек	—	—								—			58—64	61,2	90	»
Р. Индигирка	—	—								—			58—64	61,2	108	»
Р. Колыма	—	—											58—65	61,3	145	Новиков, 1966
Р. Анадырь	—	—	—	4	37	28	27	6	—	—			59—63	60,9	102	Наши данные
Р. Амгуэма	—	1	2	3	27	28	22	17	1	—			57—64	61,2	100	То же
Северная Америка	—	—								—			58—64	—	?	McPhail, Lindsey, 1970
Сямозеро	—	—	1	32	75	77	64	24	3	—	—	—	53—59	55,9	276	Наши данные, сб. 1976—79 гг.
Святозеро	—	—	6	21	20	9	2	2	—	—	—	—	53—58	54,8	60	Материалы Стерлиговой
Уросозеро	4	6	10	33	54	11	2	—	—	—	—	—	51—57	54,3	100	Материалы Кожиной
Топозеро	—	—						—	—	—	—	—	53—57	55,1	49	Беляева, 1953
Водлозеро	—						—	—	—	—	—	—	52—56	53,9	30	Берг, 1948
Оз. Отрадное (Ладога)	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	56—57	56,5	2	ЗИН АН СССР
Оз. Ладожское (рипус)	—	—	—							—	—	—	54—59	56,6	105	Берг, 1948
Р. Нева	—	—	—	—	—	—				—	—	—	57—59	58,0	23	То же
Чудское озеро	—	—	1	16	29	22	6	2	—	—	—	—	53—58	55,2	80	Наши данные, сборы 1975 г.
Оз. Переславское	—								—	—	—	—	52—58	55,0	33	Берг, 1948
	—	1	1	0	3	—	—	—	—	—	—	—	52—55	54,0	5	Наши данные, сборы 1978 г.
Оз. Белое	—	—	—					—	—	—	—	—	54—57	55,5	16	Берг, 1948
Озера Большеземельской тундры	—	—									—	—	53—60	55,8	71	Есипов, 1941б
Р. Печора, Усть-Цильма	—	—	—	—	—	—	2	4	2	2	0	1	57—62	58,7	11	ЗИН АН СССР

Хозяйственное значение. Ценная промысловая рыба в озерах Европейской части СССР, где ее уловы дают 40—50% от общего вылова сиговых рыб. Крупные формы ряпушки (рипус) успешно акклиматизированы во многих водоемах СССР.

Сравнительные заметки. Основные отличительные черты европейской ряпушки *C. albula* (L.) от сибирской *C. sardinella* Valenciennes были предложены Смиттом [Smitt, 1886]:

1) антедорсальное расстояние (AD) больше 42% у европейской и менее 42% у сибирской;

2) вентроанальное расстояние ($V-A$) в процентах AD составляет в среднем 56% у европейской и свыше 62% у сибирской.

Эти же критерии были приняты *Л. С. Бергом* [1948, с. 315—316], хотя еще А. И. Березовский [1924] показал, что первый признак не является надежным при выделении сибирской ряпушки. По этой причине некоторые формы ряпушки Карелии и бассейна Белого моря были описаны как подвид сибирской ряпушки *C. sardinella maris-albi* Berg. Анализ таксономической ценности первого признака приводится в гл. I. Таким образом, положение спинного плавника не может служить четким видовым критерием для разделения двух видов ряпушек; остается только второй признак, расстояние $V-A$, по которому хорошо выделяется европейская ряпушка из водоемов Латвии, Белоруссии, Польши [Штейнфельд, 1958; Никаноров, 1964; Gasowska, 1973]. Нечеткость видовых критериев явилась причиной того, что некоторые ихтиологи стали рассматривать ряпушек как один вид [Покровский, 1967; Дрягин и др., 1969; Шапошникова, 1968, 1976; Устюгов, 1972; Соловкина, 1974а]. Мы уже отмечали что еще одним критерием для разделения двух видов ряпушек может быть число позвонков (см. табл. 36, 37).

Подвид белозерской ряпушки *C. sardinella vessicus* Drjagin имеет 54—57 позвонков, расстояние AD равно 39—45%, в среднем 41,7% длины тела, расстояние $V-A$ в процентах AD — 52—65, в среднем 57,0%, т. е. по всем этим показателям белозерская ряпушка должна быть отнесена к виду *C. albula.* Зарегулирование стока Волги создало хорошие условия для расширения ареала белозерской ряпушки: в 1943 г. она проникла из Белого озера по р. Шексне в Рыбинское водохранилище, с 1956 г. ее стали отмечать в Горьковском водохранилище, с 1964 г.— в Куйбышевском, с 1967 г.— в Саратовском. В новых условиях обитания ряпушка приобрела некоторые признаки, по которым она отличается от исходной белозерской ряпушки (высота тела, длина плавников, длина верхнечелюстной кости) [Коскова, 1977].

***Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 — сибирская ряпушка**

Salmo clupeoides (non Lacepède) Pallas, *Zoogr. Rosso-Asiat., III [1814], p.* 410 (Колыма, Алазея, Индигирка, Сев. Ледовитое море).

Salmo albula (non Linné) Pallas, l. c. [1814], p. 413 (частью: Обь, Енисей).

Coregonus sardinella Valenciennes, Hist. nat. poiss., XXI, 1848, p. 517 (Иртыш, Колыма; nomen novum для *S. clupeoides* Pallas).

Coregonus merki Günther, Cat. fish., VI, 1866, p. 195 (Колыма; nomen novem для *S. clupeoides* Pallas).
Coregonus albula sardinella (Valenciennes) — Дрягин и др. Вопр. ихтиол., 9 (1), 1969, с. 20.
Argyrosomus sardinella (Valenciennes) — Пирожников и др. Изв. ГосНИОРХ, 104, 1975, с. 13 (сибирская ряпушка).

Видовое название *sardinella* означает маленькая сардинка. Общепринятые названия — сибирская ряпушка, обская сельдь, сельдятка.

Характерные признаки. Рот верхний, нижняя челюсть заметно выступает вперед и вверх. Расстояние $V - A$ составляет более 62% от расстояния AD. В отличие от американского вида *C. artedii* у сибирской ряпушки антевентральное расстояние (AV) меньше расстояния от начала брюшных плавников до конца основания позвоночного столба [McPhail, Lindsey, 1970]. По сравнению с европейской ряпушкой спинной плавник сдвинут вперед, поэтому расстояние AD часто менее 42% длины тела (но не всегда); у сибирской ряпушки больше чешуй в ll, пилорических придатков и позвонков. Число позвонков 57—64, часто в среднем более 60. D III — V 8—12, P I (11) 12—16, V II (8) 9—13, A III — V 10—15. Жаберных тычинок 35—56, чаще 42—56, чешуй в боковой линии 62—102, чешуя легко опадающая, но у проходных форм сидит крепче, чем у европейской ряпушки. Пилорических придатков 38—112, чаще 75—102; позвонков 57—64 (см. табл. 37). Основные счетные признаки сибирской ряпушки из Лены [Сыч-Аверинцева, 1933; Борисов, 1928], Колымы [Новиков, 1966] и по нашим данным из водоемов Северо-Востока СССР (Анадырь, Амгуэма, Чукотка) приводятся в табл. 38.

Таблица 38. Меристические признаки сибирской ряпушки *C. sardinella* (колебания и среднее)

Водоем	Число рыб	Число жаберных тычинок	Число чешуй в ll	Число ветвистых лучей в		Число пилорических придатков
				D	A	
Р. Лена	106	38–52	79–95	9–11	11–14	38–112
		44,9	86,0	9,6	12,5	77
Р. Колыма	145	35–48	75–99	8–12	10–14	–
		41,1	83,7	9,7	12,2	
Р. Анадырь	102	40–50	74–93	8–12	10–14	–
		46,1	81,4	9,8	11,9	
Р. Амгуэма	100	43–56	80–100	8–11	10–12	75–88
		49,4	90,2	9,4	10,8	80
Оз. Аччен	8	45–50	86–94	9–10	10–11	–
		47,5	90,6	9,5	10,5	–
Оз. Иони	2	44–46	86–88	9–10	10–11	–
		45,0	87,0	9,5	10,5	

Окраска спинки от коричневой до оливково-зеленой, бока и брюшко серебристые. Мигрирующие формы часто имеют темные точки на спинном и жировом плавниках, а также на затылке; парные плавники у полупроходных форм часто темнее, чем у немигрирующих рыб [McPhail, Lindsey, 1970]. Полового диморфизма не отмечено, лишь во время нереста у самцов сильнее выражены эпителиальные бугорки по бокам тела.

Длина мигрирующих форм достигает 42 см, вес 800 — 1000 г, жилые формы редко бывают крупнее 23 см.

Распространение. Ареал сибирской ряпушки простирается от Белого моря (типично сибирской — от Кары) на западе до Берингова моря на востоке (рис. 49). В период открытой воды ряпушку можно встретить в проливе Югорский Шар, имеется она в оз. Песчаном на о-ве Колгуев, встречается сибирская ряпушка в Карской губе, в устьях рек западного Ямала (Юрибей, Мордыяха и др.). Наиболее крупное стадо сибирской ряпушки обитает в Обской и Тазовской губах. В Енисейском заливе она доходит на север до островов Олений и Сибирякова; имеется на Новосибирских островах — Большой и Малый Ляховский, населяет озера о-ва Айон. Сибирская ряпушка широко встречается в пойменных озерах Колымы, есть она и в пойменных озерах Пенжины. В Анадыре поднимается чуть выше пос. Марково, нагуливается во многих пойменных озерах (Лисьи озера). В Амгуэме нами отмечена в среднем течении реки и в озерах, имеется на Чукотке в озерах Аччен и Иони [Решетников и др., 1976]. На Камчатке ряпушка поймана в оз. Тхуклу в бассейне р. Облуковина. Южная граница распространения в Оби проходит по Иртышу, в Енисее — по Подкаменной Тунгуске, в Лене — по устью Алдана и чуть выше, в Индигирке — по с. Крест-Майор, в Колыме — по Среднеколымску [Берг, 1948; Бурмакин, 1957; Куренков, Остроумов, 1965; Новиков, 1966; Рутилевский, 1970; Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Решетников и др., 1976]. Имеется сибирская ряпушка и на Американском континенте в Бристольском заливе и в бассейнах рек Кускоквим, Юкон, Танана, Ноатак, Колвилл, Маккензи (до Форт-Симпсона) и далее на восток до пролива Дис, известна с островов Виктория и Банкс [Walters, 1955; McPhail, Lindsey, 1970; Scott, Crossman, 1974]. Из водоемов Аляски и дельты Маккензи был описан идентичный вид *C. pusillus* Bean, теперь он расценивается как синоним сибирской ряпушки. Другой близкородственный вид *C. artedii* Lesueur живет в Большом Медвежьем озере и в более южных водоемах, на Аляске и в Северной Канаде он замещается типичной *C. sardinella.* Два вида — *C. sardinella* и *C. artedii* — имеют аллопатрическое распространение; возможно, они представляют один вид [Walters, 1955], а возможно, их отношения такие же, как и *C. albula* и *C. sardinella* в Старом Свете.

Структура вида. Сибирская ряпушка не имеет четко выраженных подвидов, хотя ее западные популяции по ряду морфологических и экологических признаков отличаются от восточных:

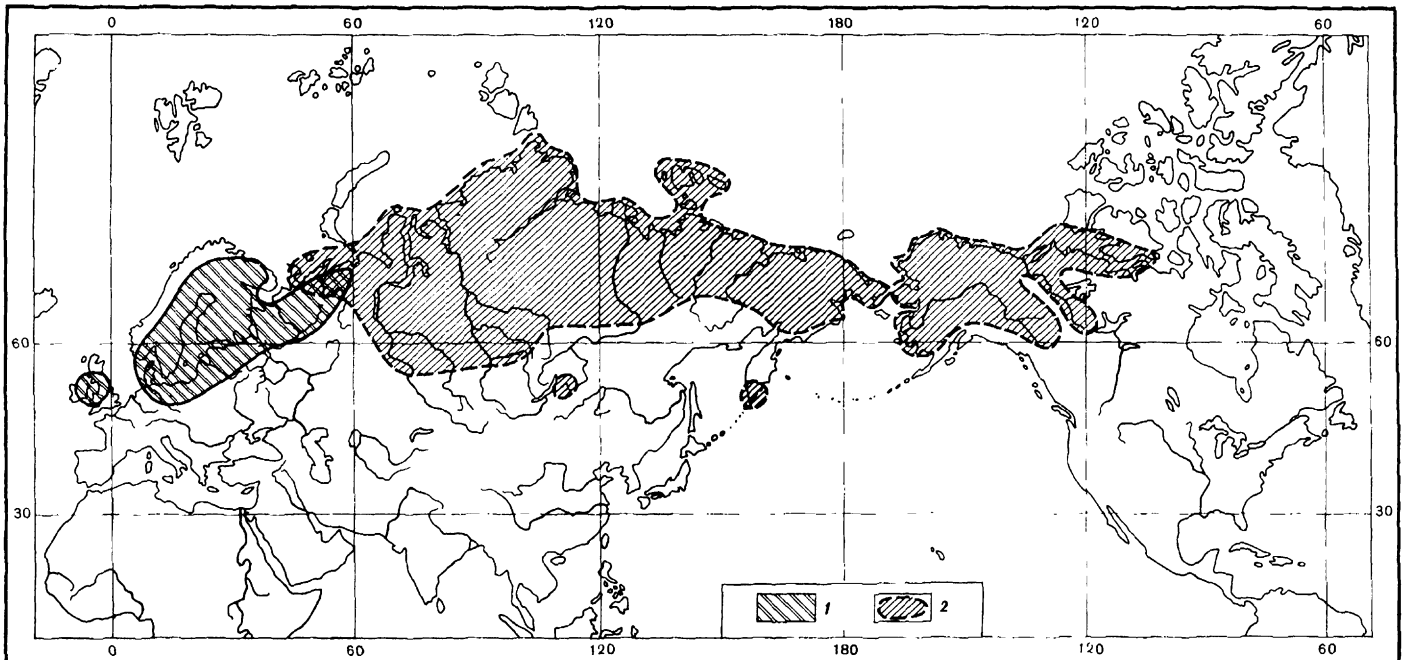


Рис. 49. Ареалы *C. albula* (*1*) и *C. sardinella* (*2*)

обычно у западных популяций меньше число элементов в счетных признаках, эти рыбы раньше созревают, жизненный цикл их короче, как правило, они не достигают такого крупного размера, как рыбы восточных популяций. Отметим, что, по нашим данным, ряпушка из Амгуэмы и водоемов Чукотки имеет большее сходство с ряпушками Северной Америки [Решетников и др., 1976; Решетников, 1979б].

Биология. Сибирская ряпушка часто использует для нагула дельтовые участки рек и опресненные районы моря, в водах Сибири она встречается при солености 28‰ и, возможно, выше [Пирожников, 1955]. Хорошо изучена биология ленского и янского стад ряпушки [Пирожников, 1955; Кириллов, 1972]. Основу питания ряпушки составляют планктонные организмы, преимущественно копеподы и кладоцеры, но у крупных рыб спектр питания расширяется и включает крупных мизид, бокоплавов, организмы бентоса, икру и молодь рыб [Пирожников, 1955; Юхнева, 1955; Кузнецов, 1971]. В озерах бассейна Амгуэмы крупная ряпушка довольно часто хищничает. Созревает сибирская ряпушка в возрасте 3—5 лет, возраст вступления в нерестовое стадо может быть растянут на 4—5 лет; предельный возраст рыб в популяции — 11—12 лет. Плодовитость 4—50 тыс., в среднем 10—20 тыс. икринок; отмечены пропуски нереста. Икрометание чаще бывает в осенние месяцы, и у проходных форм нерестилища расположены в реках на течении, но отмечен нерест ряпушки в бухтах и в открытых участках заливов полярных морей [Москаленко, 1971]. Выклев личинок приходится на май — июнь и обычно по времени совпадает с началом вскрытия ледового покрова.

Хозяйственное значение. По численности и удельному весу в вылове сиговых рыб занимает первое место (47—50% по весу); ежегодный вылов составлял 4—8 тыс. т, или 60—80 млн. экз. [Андрияшев, 1954].

Сравнительные заметки. Ряпушка *C. sardinella* из водоемов Северной Америки имеет 42—53 жаберные тычинки, 78—98 чешуй в *ll*, 58—64 позвонка и 74—111 пилорических придатков [McPhail, Lindsey, 1970]. Много нерешенных таксономических проблем остается в группе ряпушек Северной Америки. Их основные меристические признаки приводятся в последней сводке [Scott, Crossman, 1974], в которой для водоемов Канады указываются следующие виды: *C. sardinella* Valiencinnes, *C. artedii* Lesueur, *C. alpenae* (Koelz), *C. hoyi* (Gill), *C. johannae* (Wagner), *C. kiyi* (Koelz), *C. nigripinnis* (Gill), *C. reighardi* (Koelz), *C. zenithicus* (Jordan et Evermann). Эволюция ряпушки в Европе пошла по линии обилия форм в пределах одного вида, а в водоемах Северной Америки — по пути возникновения «букета видов». Однако таксономический статус многих видов вызывает сомнение. Так, совсем недавно Хаббс и Лаглер [Hubbs, Lagler, 1964] описали 22 подвида в пределах одного вида *C. artedii*, одновременно отмечая

большую пластичность и неопределенность подвидовых единиц среди сиговых рыб.

Недавно вновь появилось описание баунтовской ряпушки с весенним икрометанием (март—апрель) из оз. Баунт [Скрябин, 1977, 1979]. Это мелкая рыба 10—15 см длиной, она имеет 7—10, в среднем 8,4 луча в спинном плавнике; 10—15, в среднем 11,7 луча в анальном; 14—19, в среднем 16,2 — в грудном и 9—12, в среднем 10,3 луча в брюшном. Жаберных тычинок 40—48, в среднем 42,7. Чешуя мелкая, в боковой линии 72—96, в среднем 83,9 чушеи. Позвонков 51—55, в среднем 52,8, т. е. если подсчет позвонков проведен правильно, то это наименьшее число позвонков не только у ряпушек, но и всех прочих сиговых рыб в водоемах СССР. Описание сделано по 38—49 экз., рисунка нет. Можно полагать, что это действительно ряпушка и второй случай с так называемой баунтовской ряпушкой не повторится [Мухомедияров, 1942; Аннилова, 1956]. Интересно отметить, что обычно мелкие виды сиговых рыб имеют меньше и позвонков (тугун), и чешуй в боковой линии. В данном случае при малом числе позвонков наблюдается увеличение числа чешуй в *ll;* это весьма необычное явление.

Как у всяких мелких форм, у баунтовской ряпушки длиннее голова, больше диаметр глаза, длиннее рыло и нижняя челюсть по сравнению с обычной сибирской ряпушкой. Отметим, что поблизости в озерах совсем нет ряпушки (но есть многотычинковые сиги), она появляется чуть севернее, но уже с осенним нерестом. Баунтовская ряпушка по расстоянию *AD*, равному 40—48, в среднем 45% длины тела, и по расстоянию *V—A* в % *AD*, равному 39—55, в среднем 47,7% стоит ближе к европейской ряпушке. Как и у европейской ряпушки, у нее меньше позвонков. Отметим, что весеннее икрометание известно для некоторых популяций европейской ряпушки из финских озер, а снижение числа позвонков у видов, населяющих более южные водоемы, известно и для ряпушек Северной Америки [Scott, Crossman, 1974]. Пока не совсем ясен таксономический статус баунтовской ряпушки. Отметим, что специфика Баунтовских озер накладывает большой отпечаток на особенности экологии обитающих в нем сиговых рыб. Это прежде всего сдвиг нереста на последние зимние или на весенние месяцы (или же уход на нерест в реки), что, видимо, закреплено отбором в ходе эволюции от растянутого осенне-зимнего икрометания и что связывается с неблагоприятными условиями для развития икры сиговых рыб в зимний период [Скрябин, 1977].

Род *Stenodus* Richardson, 1836 — нельмы или белорыбицы

Stenodus Richardson in: Back, Narrative of the Arct. Exp., London, 1836, p. 521 (тип: *Salmo mackenzii* Richardson из р. Маккензи = *S. nelma* Pallas). *Luciotrutta* Günther, Cat. fish., IV, 1866, p. 164 (тип: *S. mackenzii* Rich.).

Родовое название *Stenodus* означает узкий зуб.

Это крупные рыбы с большим конечно-верхним ртом. Нижняя

челюсть выдается вперед и спереди круто загибается вверх, в виде «зуба» входит в выемку верхней челюсти. Сочленение нижней челюсти с черепом лежит за задним краем глаза. На челюстях, сошнике и языке имеются мелкие зубы, но нет зубов на *basibranchiale*. Тело не вальковатое, а щукообразное, сплющенное с боков; чешуя крупная, циклоидная. Окраска тела у молоди и взрослых особей однотонная, без темных поперечных полос, плавники темные. Носовое отверстие поделено двумя перегородками. Орбитальное кольцо замкнутое, узкая и длинная первая надглазничная кость соединяется с *dermosphenoticum*. Костной пластинки на *basibranchiale* нет. С внешней стороны нижней челюсти, в месте сочленения *dentale* и *articulare* бывает небольшая косточка *supraarticulare*. Позвонков много больше, чем у других сиговых рыб: 64—71. Всего один вид в бассейне рек Северного Ледовитого океана и Каспийского моря.

Stenodus leucichthys (Güldenstadt, 1772) — белорыбица, нельма

Salmo leucichthys (Güldenstadt), Novi Commen. Petropol., XVI (1771), 1772, p. 533—540 (Каспийское море, р. Волга, р. Урал).
Salmo nelma Pallas, Reise, II, 1773, p. 216 (р. Тура, бассейн Оби), p. 716 (реки Сибири).
Salmo leucichthys Pallas, Zoogr. Rosso-Asiat., III [1814], p. 392 (частью: Обь, Лена, Колыма, Индигирка, Каспийское море, Урал, Волга, Кама), p. 395 (оз. Кубенское).
Salmo mackenzii Richardson, Franklin's Journ., 1823, p. 707 (р. Маккензи).
Coregonus lucius Nilsson, Scandin. fauna, IV, 1853, p. 466 (Архангельск).
Coregonus leucichthys (Güld.) — Кесслер, Тр. СПб. об-ва ест., I, 1870, с. 270 (Волга, Шексна).
Stenodus nelma (Pallas) — Smitt, Salmonider, 1886, p. 207 (Северная Двина, Енисей).
Stenodus leucichthys (Güld.) — Smitt, l. c., 1886, p. 207 (р. Кама).

Видовое название *leucichthys* означает белая рыба. В бассейне Каспийского моря — белорыбица, для северных рек — нельма.

Характерные признаки те же, что и для рода в целом. *D* III — V (9) 10—13, *P* I 12—17, *V* II 9—11, A III — V 11—16. Жаберных тычинок 17—27, число чешуй в боковой линии (88) 96—121, позвонков 66—71, пилорических придатков 88—239. Основные меристические признаки нельмы из водоемов СССР приведены в табл. 39. В водоемах Северной Америки нельма имеет 19—24 жаберные тычинки 90—110 чешуй в *ll*, 64—69 позвонков и 150—202 пилорических придатка.

Окраска от темно-зеленой до светло-коричневой сверху, бока и брюшко серебристые, спинной плавник обычно темнее остальных, темные затылок и конец нижней челюсти. Явного полового диморфизма не отмечено.

Нельма достигает длины 150 см и веса 28 кг (изредка 40 кг); белорыбица — соответственно 130 см и 12 кг.

Распространение. В Каспийском море и в бассейне Волги и Урала живет белорыбица. Нельма населяет все реки Северного

Таблица 39. Основные меристические признаки белорыбицы и нельмы *S. leucichthys leucichthys, S. leucichthys nelma* (пределы колебаний и среднее)

Водоем	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число позвонков	Число ветвистых лучей в плавнике				Число пилорических придатков	Число рыб
				спинном	анальном	грудном	брюшном		
Реки СССР [1]	17–24	88–118	59–68	10–13	11–16	–	–	–	–
Бассейн Волги [2]	19–26	99–120	68–70 *	9–15	9–15	–	–	191–193	199
(р. Уфа, Белая)	22,7	109,3	69	–	–	–	–	–	–
Оз. Кубенское [3]	18–23	103–113	–	–	14–16	–	–	–	–
Р. Северная Двина [4]	20–22	98–112	–	10–12	13–15	–	–	–	–
	21,1	105,9	–	11,1	14,1	–	–	–	
Р. Печора [4, 5]	18–24	101–119	–	10–12	11–15	–	–	–	57
	21,0	108,2	–	10,9	14,9	–	–	–	–
Р. Обь [4]	19–22	101–113	–	–	–	–	–	–	–
	20,9	106,4	–	–	–	–	–	–	
Р. Иртыш [6]	18–23	96–112	67–68 *	10–13	13–16	13–16	10–11	99–239	90
	20,7	104,7	68	11,1	14,3	14,6	10,4	–	–
Р. Енисей [7]	18–25	102–121	–	10–13	12–16	–	–	–	–
	21,0	—	–	11,0	14,0	–	–	–	–
Р. Пясина [8]	19–26	101–115	–	–	–	–	–	–	–
	21,0	109,5	–	–	–	–	–	–	–
Р. Хатанга [9]	18–23	104–117	–	10–12	12–14	14–16	–	175–215	18
Р. Лена [10]	18–21	107–115	–	10–12	12–15	–	–	до 150	22
	19,5	111,5	–	–	–	–	–	–	
Р. Лена [11]	17–22	97–112	66–70	10–13	11–15	15–16	10–12	–	65
	20,3	107,5	68,1	11,1	13,8	15,8	11,1	–	
Р. Вилюй [12]	19–23	100–118	60–71 **	10–14	9–16	12–17	9–11	**101–234**	80
	20,7	110,2	–	11,4	13,2	14,9	10,0	–	

Таблица 39 (окончание)

Водоем	Число жаберных тычинок	Число чешуй в *ll*	Число позвонков	Число ветвистых лучей в плавнике				Число пилорических придатков	Число рыб
				спинном	анальном	грудном	брюшном		
Р. Колыма [13]	18–27	100—118	61–71 **	10–14	12–16	12–17	9–11	–	80
	20,9	107,8	65,4	11,4	13,5	14,7	10,2	–	
Р. Анадырь [14]	18–25	99–120	66–71	10–12	12–16	14–17	10–11	–	155
	21,5	108,0	68,9	11,1	13,6	15,5	10,1	–	
Водоемы СССР	18–27	96–121	66–71	10–13	11–16	12–17	9–11	99–239	
Водоемы Северной Америки [15]	19–24	90–110	64–69	12–19+	15–18+	16–17+	11+	150–202	

* — число позвонков приводится по рентгеноснимкам; ** — сомнительные данные, нуждаются в проверке; + — приводится общее число лучей (ветвистых + неветвистых).

Примечание. [1] — по Л. С. Бергу [1948]; [2] — по А. В. Подлесному [1947]; [3] — по П. С. Титенкову [1961]; [4] — по О. С. Зверевой и др. [1953]; [5] — по Е. С. Кучиной [1971]; [6] — по М. И. Меньшикову [1935]; [7] — по В. А. Красиковой [1969]; [8] — по Н. Н. Остроумову [1937]; [9] — по Ф. В. Лукьянчикову [1967]; [10] — по П. Г. Борисову [1928]; [11] — по Н. В. Сыч-Аверинцевой [1933]; [12] — по Ф. Н. Кириллову [1972]; [13] — по А. С. Новикову [1966]; [14] — наши данные; [15] — по W.[16] — материалы Шилинского. W.B. Scott и E. J. Crossman [1974].

Ледовитого океана от Белого моря до Анадыря, Юкона и Маккензи на востоке (рис. 50). В некоторых озерах образует жилые формы. В Европейской части СССР нельма отмечена в реках Поной, Кемь, Онега (оз. Воже и Лача), в Северной Двине и Вычегде до верховьев, жилая форма есть в Кубенском озере. В Печоре нельма идет на нерест высоко вверх по реке, отмечена в притоках (Илыч), описаны случаи захода нельмы в реки Коротаиха и Адзьва (до Вашуткиных озер). Есть нельма в реках Ямала, Обской губе и Гыданском заливе. В Оби она поднимается вверх до Бии и Катуни, отмечены нерестилища в Чулыме; в Иртыше заходит выше Тобольска, отмечена в Черном Иртыше и оз. Зайсан; нельма есть в реках Тобол, Тур, Тавда, Ишим. В Байкале ее нет. По Енисею нельма поднимается до Подкаменной Тунгуски, но отдельные особи доходили до Красноярска и выше; отмечена в Норильских озерах, в Хатанге и Хатангском заливе, есть в реках Анабар, Оленек, Лена, Яна, Индигирка, Алазея, Колыма, Анадырь. В Лене она поднимается до г. Витима, имеется в реках Витим и Олекма; в Алдан заходит до устья Амги (раньше доходила до Усть-Мая). В Колыме нельма поднимается до Сеймчана. В Анадыре нельма нерестится в районе пос. Марково, но отдельные особи ловятся и выше по реке до горы Опаленной. В Пенжине и Амгуэме нельма нами не встречена, но ее нахождение в Амгуэме вполне вероятно. В реках и озерах нельма иногда образует жилые формы, но часто ведет полупроходной образ жизни, спускаясь на нагул в низовья рек и в опресненные участки моря, встречаясь при солености до 18—20‰; известны случаи поимки нельмы у Новосибирских островов [Меньшиков, 1935; Подлесный, 1947; Берг, 1948; Вовк, 1948а, 1948б; Пирожников, 1955; Красикова, 1960; Титенков, 1961; Новиков, 1966; Лукьянчиков, 1967; Рутилевский, 1970; Кучина, 1971; Кириллов, 1972; Лобовикова, 1972; Решетников и др., 1967]. В водоемах Северной Америки нельма известна из рек Кускоквим, Юкон и Теслин (до верховьев), Ноатак, Колвилл, Маккензи (поднимается высоко вверх, известны жилые формы в озерах Большое Медвежье и Большое Невольничье) и Андерсон (130° з. д. — самая восточная граница нельмы в Канаде) [Dymond, 1943; Fuller, 1955; Walters, 1955; McPhail, Lindsey, 1970; Alt, 1973a; Scott, Crossman, 1974].

Структура вида. В бассейне Волги обитает особый подвид — белорыбица *S. leucichthys leucichthys* (Güldenstadt), которая по некоторым остеологическим признакам незначительно отличается от нельмы [Берг, 1948; Шапошникова, 1967]. Бассейны северных рек Европы, Сибири и Северной Америки населяет другой подвид — нельма *S. leucichthys nelma* (Pallas). По основным признакам американская нельма не отличается от азиатской, поэтому нет оснований для выделения ее в особый подвид, что отмечали многие ихтиологи [Берг, 1948; Шапошникова, 1967; Walters, 1955; McPhail, Lindsey, 1970; Scott, Crossman, 1974].

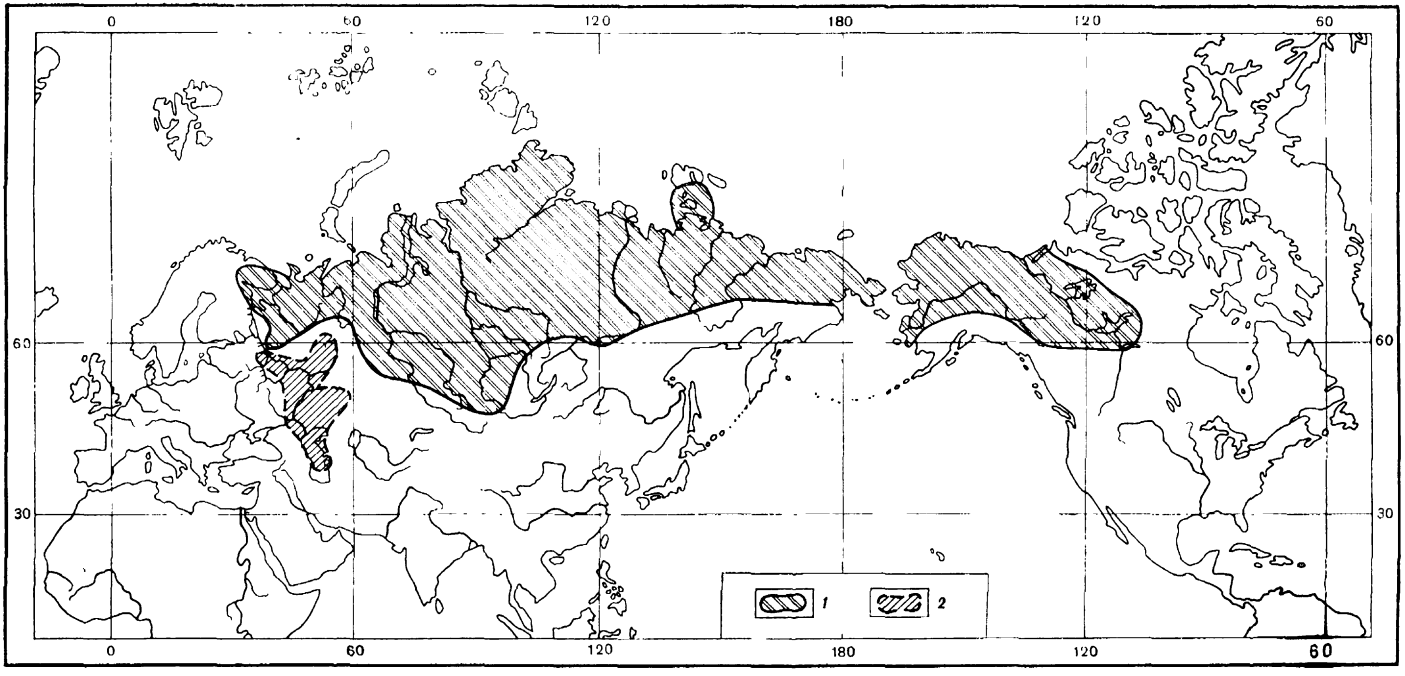


Рис. 50. Ареалы нельмы ***Stenodus leucichthys nelma*** (*1*) и белорыбицы ***S. leucichthys leucichthys*** (*2*)

Биология. Нельма — единственный вид сиговых рыб, ведущий исключительно хищный образ жизни; на хищное питание она полностью переходит при достижении 30 см длины. Из рыб в пище нельмы часто встречаются молодь сиговых (ряпушка, омуль, тугун, чир), карповые и окуневые рыбы [Пирожников, 1955; Новиков, 1966; Кириллов, 1972]. В желудках анадырской нельмы нами часто обнаруживались валек (23%), гольян (23%), подкаменщик (18%) и хариус (12% по частоте встречаемости), реже встречались минога, корюшка, щука. Молодь нельмы питается мизидами, личинками насекомых и молодью рыб. Нельма созревает в возрасте 9—15 лет при достижении 70 см длины. В Анадыре нельма впервые нерестится в возрасте 9—10 лет (самцы) и 11—13 лет (самки) при достижении 76 см длины и среднего веса 4,5 кг; нерест неежегодный, повторный нерест бывает через 2 года и более. Максимальный возраст анадырской нельмы равен 22 годам при длине 122 см и весе 16,5 кг. Примерно в таком же возрасте впервые созревает и нерестится нельма в Вилюе, Колыме, Кобуке и Маккензи.

Хозяйственное значение. Нельма относится к ценным промысловым рыбам, уловы которой в наших реках достигали 1500—5500 т [Андрияшев, 1954]; однако в последние годы численность нельмы во многих реках заметно снизилась, в 1960—1968 гг. ее уловы в Якутии составляли в среднем 64,2 т в год [Кириллов, 1972]. Современное стадо белорыбицы находится в хорошем состоянии благодаря искусственному воспроизводству и в бассейне Волги насчитывается около 20 тыс. экз. половозрелых рыб [Летичевский, 1975, 1976].

Сиговые рыбы в водоемах СССР представлены тремя родами и 12 видами, пять из которых являются эндемиками Сибири. На основании собственных сборов автора настоящей монографии по разным видам рыб, анализа музейных коллекций проведена ревизия всех имеющихся в литературе данных по основным меристическим признакам, уточнены ареалы видов. До уровня подвида рассмотрен современный статус всех сиговых рыб СССР, восстановлен видовой статус сибирской ряпушки и сведен в синонимию арктического омуля пенжинский омуль. Все многообразие форм вида *C. lavaretus* (L.) сведено к 6 подвидам. Весьма своеобразный пример параллельной изменчивости ряпушки и сига наблюдается в системе Баунтовских озер, а в пределах одного вида *C. lavaretus* (L.) — это образование высокотелых (горбатых) сигов и сигов с хрящеватым рылом, отмечен мозаичный характер встречаемости этих форм в рамках ареала вида. Аналогичным образом в качестве экологических форм можно рассматривать сига-лудогу, волховского сига, глубоководного или ямного сига и другие формы сигов из крупных озер Северо-Запада СССР. Различия морфологических признаков между ними удовлетворяют «правилу 75%», но все они не имеют четко обособленного ареала, поэтому нет оснований рассматривать их как самостоятельные подвиды.

ГЛАВА СЕДЬМАЯ

ОСОБЕННОСТИ РАССЕЛЕНИЯ СИГОВЫХ РЫБ И ПРОБЛЕМЫ ЗООГЕОГРАФИИ

Остановимся прежде всего на некоторых вопросах таксономии и родственных связях сиговых рыб из водоемов Европы, Сибири и Северной Америки.

РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ СИГОВЫХ РЫБ ИЗ ВОДОЕМОВ СССР И ЗАПАДНОЙ ЕВРОПЫ

Прежде всего следует еще раз подчеркнуть ошибочность систематики Свердсона [Svärdson, 1957a], которая до сих пор вносит путаницу в работы не только зарубежных, но и советских ихтиологов. Исходя из положений, что, «во-первых, две симпатрические популяции должны принадлежать к разным видам, а во-вторых, что генетико-морфологическим критерием вида является в основном число жаберных тычинок», Свердсон [Svärdson, 1957a, с. 274] делит всех скандинавских сигов группы *lavaretus* на 5 видов: *C. pidschian, C. nasus, C. lavaretus, C. oxyrhynchus, C. peled.* В результате этого он под названием *C. peled* объединяет типичную сибирскую пелядь, муксуна и многотычинковых сигов Швеции, Финляндии и Карелии. Такая система, безусловно, искусственна, и ее критику можно найти во многих работах [Решетников, 1963а, 1975, 1977а; Gasowska, 1960; Behnke, 1970, 1972; Nikolsky, Reshetnikov, 1970]. Отметим, что в последней работе Свердсона с соавторами [Ferguson et al., 1978] показано, что по характеру электрофореграмм энзимов все эти «виды» представляют собой единую группу *C. lavaretus* и хорошо отличаются от сибирской пеляди, омуля и ряпушки. Таким образом, в водоемах Швеции, как и в водоемах всех стран Балтийского и Северного морей обитают только два вида сиговых рыб: *C. albula* (L.) и *C. lavaretus* (L.) [Решетников, 1963а].

В отношении европейских сигов существуют большие трудности при идентификации близких форм и при прослеживании возможных путей расселения. Представление о близких формах сигов Западной Европы и их эквивалентах в водоемах СССР может дать табл. 40.

В Великобритании и Ирландии сиговые рыбы отмечены в 15 водоемах (рис. 51, табл. 41). Все они могут быть отнесены к двум видам: европейская ряпушка *C. albula* и сиг *C. lavaretus* [Maitland, 1970; Wheeler, 1977]. Сиги Англии представлены среднетычинко-

Таблица 40. Систематическое положение европейских сигов вида *C. lavaretus* в трактовке разных авторов (цифрами показаны колебания среднего числа жаберных тычинок)

Центральная Европа		
Thienemann [1922]	Steinmann [1950a, 1951]	Dottrens [1959]
Fera-holsatus 19–25	*Profundus* 19–20	*C. acronius* 20–22
	Litoralis 22–29	*C. fera* 24–25
Lavaretus 29–32	*Primigenius* 24–34	*C. lavaretus* 29–30
Generosus-wartmanni 35–54	*Nanus* 28–40	*C. wartmanni* 35–56
		C. macrophthalmus 40
	Pelagicus 31–36	

Таблица 41. Систематическое положение сиговых рыб рода *Coregonus* Англии и Ирландии в трактовке разных авторов

Место обитания	Местное название	Латинское наименование
		Regan [1908, 1911]
Loch Eck	Powan	*Clupeoides clupeoides*
Loch Lomond	Powan	*Clupeoides clupeoides*
Ullswater	Schelly	*Clupeoides stigmaticus*
Red Tarn	Schelly	*Clupeoides stigmaticus*
Haweswater	Schelly	*Clupeoides stigmaticus*
Lake Bala	Gwyniad	*Clupeoides pennantii*
Mill Loch	Vendace	*Vandesius vandesius*
Castle Loch	Vendace	*Vandesius vandesius*
Derwenthwater	Vendace	*Vandesius gracilior*
Bassenthwaite	Vendace	*Vandesius gracilior*
Lough Ree	Pollan	*Pollan elegans*
Lough Derg	Pollan	*Pollan elegans*
Up. Lough Erne	Pollan	*Pollan altior*
L. Lough Erne	Pollan	*Pollan altior*
Lough Neagh	Pollan	*Pollan pollan*

* Из этих мест автором просмотрены музейные коллекции ЗИН АН СССР.

Северная Европа		
Jarvi [1928, 1943]	Svärdson [1957a]	Берг [1948]
C. pidschian	*C. pidschian*	*C. l. pidschian*
19–25	19–20	*C. l. baeri*
	C. nasus	*C. l. ludoga*
	23–24	*C. l. holsatus*
C. lavaretus forma typica	*C. lavaretus*	*C. l. lavaretus*
29–32	33–34	*C. l. mediospinatus*
C. lavaretus forma Järvi	*C. oxyrhynchus*	*C. l. oxyrhynchus*
		C. l. lavaretoides
33–38	38–41	*C. l. maraena*
		C. l. maraenoides
		C. l. generosus
C. muksun forma aspius	*C. peled*	*C. l. pallasi*
42–56	35–50	*C. l. aspius*

в трактовке разных авторов			Точка зрения автора [Решетников, 1977а]
Schindler [1957]	Svärdson [1957a]	Gasowska [1964, 1965]	
Acronius	*Lavaretus*	–	*C. lavaretus*
Acronius	*Lavaretus*	*Lavaretus*	*C. lavaretus* *
Acronius	*Oxyrhynchus*	–	*C. lavaretus*
Acronius	–	–	*C. lavaretus*
Acronius	*Oxyrhynchus*	–	*C. lavaretus*
Acronius	*Oxyrhynchus*	*Lavaretus*	*C. lavaretus* *
Albula	*Albula*	–	*C. albula*
Albula	*Albula*	–	*C. albula*
Albula	*Albula*	–	*C. albula*
Albula	*Albula*	–	*C. albula*
Albula	–	–	*C. albula*
Albula	–	–	*C. albula*
Albula	*Oxyrhynchus*	–	*C. albula* *
Albula	*Oxyrhynchus*	–	*C. albula* *
Albula	*Oxyrhynchus*	*Leucichthys*	*C. albula* *
			C. lavaretus *

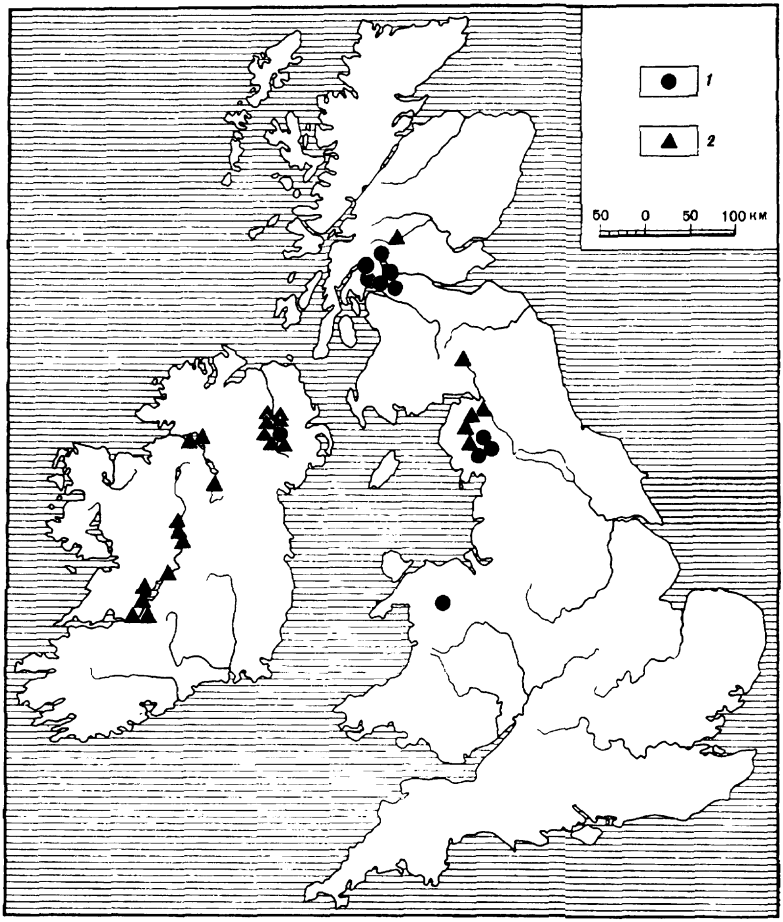


Рис. 51. Современное распространение популяций сига *C. lavaretus* (*1*) и ряпушки *C. albula* (*2*) в водоемах Великобритании и Ирландии (по материалам P. S. Maitland [1970] и A. Wheeler [1977])

выми формами с числом тычинок от 28 до 42, а ряпушки имеют 35—47 тычинок, причем в оз. Лох-Ней имеются одновременно и сиг и ряпушка. На основании нашего анализа музейных коллекций ЗИН АН СССР можно сделать заключение, что в оз. Лох-Ней наряду с обычной ряпушкой есть гибридная форма с конечным ртом [1]. Подобные формы получаются при скрещивании сига и ря-

[1] В коллекциях ЗИН АН СССР под названием *Coregonus pollan* Thompson за № 40021, сборы 29 декабря 1927 г. в Лох-Ней (Северная Ирландия), имеются две рыбы, одна из которых — типичная ряпушка с верхним ртом 210 мм длиной, имеет более 30 тычинок (разорвана дужка), 81 чешую в *ll* и 61 позвонок; вторая — похожа на сига, но имеет конечный рот, 35 жаберных тычинок, 86 чешуй в *ll* и 62 позвонка.

пушки в искусственных условиях. Видимо, подобная форма в оз. Лох-Ней встречается довольно часто, так как она была в сборах М. Гасовской [Gasowska, 1964, fig. 1]; эта форма относится М. Гасовской к группе *leucichtys*. С нашей точки зрения, среди рыб вида *C. pollan* Thompson есть типичные ряпушки и типичный сиг (по коллекциям ЗИН АН СССР), но среди рыб этого вида в оз. Лох-Ней и особенно в оз. Лох-Эрн часто встречаются особи, похожие по своим морфологическим признакам на рипуса или омуля: рот конечный, глаз большой, жаберных тычинок 32—39, позвонков 61—63, чешуй в *ll* 79—85, *D* III 10 и *A* III — IV 7—10. Мы склонны рассматривать этих особей как гибридные формы между ряпушкой и сигом [Решетников, 1977а]. Известно, что гибриды между этими видами часто встречаются в природе и легко могут быть получены в искусственных условиях; у гибридов даже такой признак, как форма верхнечелюстной кости, на основании которого проводится подразделение на подроды, приобретает промежуточное положение [Gasowska, 1958, 1960; Pethon, 1974]. Роль гибридизации в образовании разных форм у европейского сига подчеркивали многие исследователи [Dottrens, 1959; Himberg, 1970; Svärdson, 1970].

Однако недавно появилась и другая точка зрения, согласно которой ирландский вид *C. pollan* сближается с омулем *C. autumnalis* [Behnke, 1972; Ferguson et al., 1978]. Сравнительный электрофоретический анализ энзимов и белков сига, ряпушки, пеляди, арктического омуля и ирландского вида *C. pollan* Thompson показал, что все виды разбиваются на 4 группы: 1) *C. pollan* и *C. autumnalis*, 2) *C. peled*, 3) *C. albula*, 4) *C. lavaretus*. По набору энзимов *C. pollan* резко отличается как от *C. lavaretus* и *C. albula*, так и от их гибридов [Ferguson et al., 1978]. Теоретически можно предположить, что в недалеком прошлом омуль имел более широкий ареал, после окончания оледенения английских островов проник в водоемы Ирландии, где и дал начало нескольким пресноводным популяциям (типа байкальского подвида). Предполагается, что в тех водоемах, где был сиг *C. lavaretus*, омуль в результате гибридизации с последним полностью исчез [Behnke, 1972]. По числу позвонков *C. pollan* также стоит ближе к омулю или сигу, чем к ряпушке. Добавим, что по Атлантическому побережью Северной Америки изредка встречается другой сиг с конечным ртом, которого описывают как *C. canadensis* Scott [Scott, Crossman, 1974], но этот вид имеет мало тычинок (23—27), поэтому его трудно выводить из арктического омуля. Таким образом, окончательное решение о таксономическом статусе вида *C. pollan* остается делом будущих исследований.

ОСОБЕННОСТИ РАССЕЛЕНИЯ СИГОВЫХ РЫБ В ВОДОЕМАХ СИБИРИ И АМЕРИКИ

Сиговые рыбы населяют почти все водоемы Голарктики, за исключением Гренландии. Их северная граница проходит по побережью и островам Северного Ледовитого океана, а южная — по водоемам 50—60° с.ш. За счет акклиматизационных работ их естественный ареал значительно продвинут на юг, и сейчас сиговые рыбы (особенно сиг и пелядь) успешно прижились в высокогорных водоемах Альп, Кавказа, Средней Азии и Алтая.

Современные ареалы многих видов сиговых рыб являются результатом сложной истории их возникновения и расселения. В водоемах Сибири живет 5 эндемичных видов рода *Coregonus*: *C. peled, C. tugun, C. muksun, C. ussuriensis, C. chadary*. Если из этого списка исключить два вида, которые встречаются только в бассейне Амура, то распространение остальных видов сиговых рыб в водоемах СССР и соседних стран можно представить следующим (табл. 42). Среди них можно отметить относительно стабильные виды с узким ареалом (тугун, пелядь, чир, муксун) и полиморфные виды с циркумполярным распространением (сиг, ряпушка). В водоемах Европы заселение экологических ниш велось только двумя видами (*C. lavaretus* и *C. albula*) путем создания множества форм в пределах каждого вида.

История четвертичного периода с его колоссальными изменениями климата, неоднократными колебаниями уровня океана, образованием ледников и изменением гидрографической сети пресноводных водоемов сказалась на степени изменчивости сиговых рыб и во многом определила их современные ареалы. Сиги

Таблица 42. Географическое распространение сиговых рыб в некоторых водоемах Евразии и Северной Америки

Вид	Бассейн Балтийского моря	Бассейн Белого моря	Печора	Обь	Енисей	Лена	Колыма	Пенжина	Анадырь	Амгуэма	Воды Чукотки	Юкон	Маккензи
S. leucichthys	—	+	+	+	+	+	+	—	+	—?	+	+	+
C. albula	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. sardinella	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
C. lavaretus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+
C. nasus	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
C. autumnalis	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+
C. peled	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
C. muksun	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
C. tugun	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
P. cylindraceum	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
P. coulteri	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—

населяли преимущественно приледниковые озера, спускаясь на юг или поднимаясь на север вместе с движением ледника. В глубоких озерах в теплый межледниковый период они уходили на глубину, давая начало глубоководным формам. И сейчас можно встретить реликтовые популяции сигов в альпийских озерах Швейцарии и ФРГ, в ряде наших озер (Плещеево, Белое, Кубенское), в горных озерах Алтая и Северной Монголии, в Великих озерах Северной Америки. Этот процесс расселения наблюдается и в наши дни, например когда европейская ряпушка по системе водохранилищ спускается вниз по Волге.

О происхождении и распространении сиговых рыб писалось много и противоречиво [Дрягин, 1933а; Правдин, 1954; Тюрин, 1958; Покровский, 1967; Дрягин и др., 1969а, 1969б; Москаленко, 1971; Пирожников, 1973; Пирожников и др., 1975; Шапошникова, 1976; Walters, 1955; Smith, 1957; Behnke, 1970, 1972; Himberg, 1970; Norden, 1970; и др.]. Так, П. А. Дрягин, П. Л. Пирожников и В. В. Покровский [1969б] считали, что центр возникновения всех сиговых рыб находится в Восточной Сибири. Позднее П. Л. Пирожников [1973] писал, что основным очагом видообразования сиговых рыб была Западная Сибирь. Причину противоречивых суждений о расселении сиговых рыб, видимо, следует искать в том, что все они построены на гипотезах геологов об истории четвертичного периода и о возможных связях водных систем, а эти гипотезы на протяжении последних 30 лет менялись коренным образом и были так же изменчивы, как и воззрения ихтиологов.

Если исходить из гипотезы, что центр возникновения группы находится там, где больше всего видов (спорное положение), то можно согласиться с многими авторами, что центр возникновения рода *Coregonus*, а возможно, и всего семейства Coregonidae находится в Восточной Сибири [Дрягин, 1933а; Дрягин и др., 1969б; Шапошникова, 1976; Walters, 1955; Smith, 1957; Himberg, 1970). Вряд ли можно принять положение, что виды сиговых рыб возникли в четвертичный период [Правдин, 1954; Москаленко, 1971]. Все больше фактов свидетельствует о том, что пресноводная четвертичная ихтиофауна уходит своими корнями в третичный период и что уже к середине третичного периода были все современные семейства рыб [Лебедев, 1960; Цепкин, 1967]. Окончательное же решение вопроса о центре возникновения сиговых рыб будет за палеонтологами. На сегодняшний день есть веские основания полагать, что сиговые рыбы как самостоятельная группа с разделением на три рода обитали в водоемах Азии и Америки вместе с другими лососевидными рыбами уже в третичное время [Яковлев, 1961; Решетников, 1975, 1977а; Berg, 1932].

Многие авторы склонны искать центр возникновения рода *Prosopium* в Северной Америке [Шапошникова, 1976; Smith, 1957; Norden, 1970; Booke, 1974] на том основании, что там больше все-

го видов этого рода. Но положение, что центр находится там, где больше всего видов, применительно к Северной Америке часто не подтверждается. Приведем пример со щуковыми рыбами. Большинство щук живут в Северной Америке (4 вида), а в Азии — всего два вида, но данные палеонтологов [Сычевская, 1976а] свидетельствуют о том, что род *Esox* ведет свое происхождение из Восточного Казахстана. В Северной Азии в течение почти всего неогена господствующей формой щуки был вид *E. sibiricus* Sytchevskaya, который населял огромную территорию до позднего плиоцена: от водоемов Западной Сибири до Забайкалья и Западной Монголии. От этого вида происходит современный амурский вид *E. reicherti* Dybowski. Первые достоверные находки *E. lucius* L. относятся к концу плиоцена, когда он быстро расселился по водоемам Северной Азии, проник в Европу и Северную Америку, оттеснив старый сибирский вид на юг в бассейн Амура, реликтом последнего можно рассматривать *E. reicherti.* Проникновение щук в Северную Америку было неоднократным, причем одно из них было еще в третичном периоде, когда вселенцы дали начало американским щукам подрода *Kenoza,* а попадание мигрантов вида *E. lucius* на Американский континент датируется концом плиоцена—началом плейстоцена [Сычевская, 1976а]. Аналогичная картина наблюдалась и при проникновении судака в водоемы Северной Америки, когда от одного исходного вида произошли два новых. Подобных примеров можно привести много и по другим группам животных. Мы полагаем, что возникновение американских рямушек также могло произойти путем создания «букета видов» от единого вида-мигранта. Если принимать род *Prosopium* как более древний род среди сиговых рыб и вести происхождение сиговых из Восточной Сибири, то нет оснований и для суждений об американском происхождении рода *Prosopium* [1]. Несомненно, что уже в плиоцене представители этого рода были в Северной Америке [Миллер, 1969; Smith et al., 1968]. Поэтому и вопрос о возможном предке всех вальков пока остается открытым.

Из шести видов американских вальков р. *Prosopium* лишь один вид, *P. cylindraceum,* прошел через Берингию из Америки в Азию. Несомненно, что была не одна, а две или несколько миграций валька в Азию, которые разделены по времени теплыми межледниковыми периодами. Первые вселенцы дошли до Енисея, но их продвижение дальше было приостановлено болотами Западно-Сибирской низменности, поэтому этот реофильный вид и не встречается в Оби. Валькиже Чукотки, Анадыря, Амгуэмы и Пенжины, несомненно, более позднего проникновения; они имеют много общих черт с вальками Аляски, чем с таковыми из Колымы и Лены.

[1] Бук [Booke, 1974] помещает в основании филогенетического древа рода *Prosopium* виды *P. cylindraceum* и *P. coulteri.* Норден [Norden, 1970] родоначальником всего рода считает вид *P. williamsoni*; по его точке зрения, все вальки возникли в Северной Америке, на западе США, в районе современного ареала вида *P. williamsoni* (см. рис. 41).

Вопросы расселения сиговых рыб в прошлом невозможно рассматривать без анализа обмена ихтиофаун в целом между водоемами Азии и Северной Америки, без полного зоогеографического анализа.

О связи ихтиофаун Сибири и Северной Америки писали многие авторы [Линдберг, 1955, 1972; Яковлев, 1961; Сычевская, 1976б; Bean, 1882; Dymond, Vladykov, 1934; Berg, 1936; Dymond, 1943; Walters, 1955; Gasowska, 1960; и др.] Однако в отношении сиговых рыб еще много было неясного, так как не было достаточно данных о рыбах Чукотки и Аляски. В последние годы появились новые публикации об ихтиофауне Канады и Аляски [Lindsey, 1962b, 1963a, 1963b; McPhail, 1966; McPhail, Lindsey, 1970; Lindsey et al., 1970; McCart, 1970; Norden, 1970; Lindsey, Franzin, 1972; Alt, 1973a, 1973b; Alt, Kogl, 1973], а сборы последних лет значительно уточнили состав пресноводной ихтиофауны Северо-Востока СССР из бассейна рек Анадырь, Амгуэма, Пенжина и водоемов Чукотки [Барсуков, 1958; Черешнев, 1974, 1976а, 1976б; Решетников и др., 1975, 1976, 1979; Штундюк, 1975, 1976; Новиков и др., 1975; Решетников, 1977а, 1979а, 1979в; Андреев, Решетников, 1978а]. На основании наших материалов по сиговым рыбам, анализа музейных коллекций и опубликованных ранее данных табл. 43 представлены родственные отношения сиговых рыб Америки и Азии.

РАЙОНИРОВАНИЕ ВОДОЕМОВ СИБИРИ

Лишь в последнее время появилась возможность составить точные списки видов пресноводных рыб из водоемов Чукотки и Северо-Востока СССР. Так, раньше в список рыб Анадыря ошибочно включались чукучан, омуль, трехиглая колюшка; многие зоогеографические построения Г. У. Линдберга [1955, 1972] основаны на присутствии чукучана в Анадыре. Поэтому одновременно с уточнением списков видов необходимо было заново пересмотреть зоогеографические границы, в первую очередь это относится к водоемам Сибири и Северо-Востока СССР. Наряду со старыми приемами зоогеографического анализа мы старались использовать и новые методы из теории множеств с применением ЭВМ. Более подробно техника такого анализа приводится в специальной работе [Андреев, Решетников, 1978а], здесь же мы остановимся на основных выводах.

На рис. 52 показана дендрограмма сходства по «взвешенному парно-групповому методу» [Бейли, 1970; Андреев, 1971] 8 исследованных регионов. Полученные данные четко свидетельствуют о возможном разделении восьми регионов на две группы: 1) Обь, Енисей, Лена, Колыма и 2) Амгуэма, Анадырь, Пенжина и Чукотка. Интересно, что если к 8 исследуемым районам добавить реки Аляски, то получается более тесное родство по составу ихтиофауны рек второй группы с реками Аляски (Юкон, Кобук, Кол-

Таблица 43. Родственные отношения сиговых рыб Америки и Азии

Виды из водоемов СССР	Идентичные или близкородственные виды из водоемов Северной Америки
GENUS *STENODUS*	
S. leucichthys leucichthys (Güld.)	S. leucichthys (=S. mackenzii Richardson)
S. leucichthys nelma (Pallas)	
GENUS *COREGONUS*	
Subgenus *Leucichthys*	
C. albula (L.)	
C. sardinella Valenciennes	*C. sardinella* Valen.
C. tugun (Pallas)	*C. artedii* Lesueur = *C. pusillus* Bean
C. peled (Gmelin)	
C. ussuriensis Berg	
C. autumnalis (Pallas) = *C. subautumnalis* Kaganovsky	*C. autumnalis* (Pallas) = *C. laurettae* Bean = *C. alascanus* Scofield
C. autumnalis migratorius (Georgi)	
Subgenus *Coregonus*	
C. muksun (Pallas)	
C. nasus (Pallas)	*C. nasus* (Pallas)
C. lavaretus (L.)	(*C. kennicotti* = *C. nelsoni*) = *C. clupeaformis* (Mitchill) = *C. pidschian* = *C. lavaretus pidschian* = *C. nelsoni* Bean?
C. lavaretus pidschian (Gmelin)	
C. lavaretus baunti (Muchom.)	
C. chadary Dybowsky = *C. lavaretus* pidschian?	
GENUS *PROSOPIUM*	
P. cylindraceum (Pallas et Pennant)	*P. cylindraceum quadrilateralis* (Richardson)
	P. williamsoni (Girard)
	P. gemmiferum (Snyder)
	P. spilonotus (Snyder)
	P. abyscicola (Snyder)
	P. coulteri (Eigenmann et Eigenmann)

вилл), чем с другими сибирскими реками. В более общем случае с помощью дендрограмм можно наглядно представить иерархию всех объединений.

Разделение первой и второй групп районов проводится по 11 видам. Довольно многочисленной оказалась группа повсеместно распространенных видов рыбообразных и рыб (минога, нельма, сиг, арктический голец, сибирский хариус, гольян, налим, девятииглая

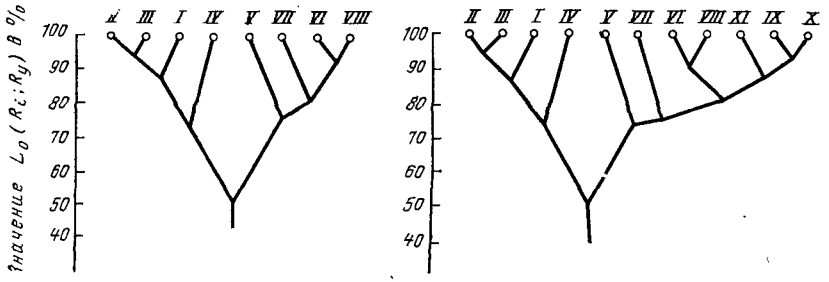


Рис. 52. Дендрограмма сходства «по Серенсену» состава ихтиофаун Сибири (слева) и водоемов Сибири и Аляски (справа)

I — Обь; *II* — Енисей; *III* — Лена; *IV* — Колыма; *V* — Пенжина; *VI* — Анадырь; *VII* — Амгуэма; *VIII* — реки Чукотки; *IX* — Юкон; *X* — Кобук; *XI* — Колвилл [Андреев, Решетников, 1978а]

колюшка), многие из которых относятся к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу [Никольский, 1953а]. Колыма явилась тем пограничным рубежом, далее которого на восток не прошли осетровые, таймень, ленок, все карповые (кроме гольяна *Phoxinus phoxinus* L.), окунь, ерш, тугун, пелядь и муксун.

Фауна Пенжины, Анадыря и водоемов Чукотки носит промежуточный характер между ихтиофауной Азии и Америки. Верховья бассейнов рек Колымы, Анадыря и Пенжины разделены всего лишь десятком километров, однако по составу ихтиофауны бассейны Анадыря и Пенжины резко отличаются от бассейна Колымы. Пенжина вообще занимает несколько обособленное положение: по сравнению с Анадырем в ней нет нельмы, но появляются кунджа и омуль, в ней живет обычный для водоемов Сибири пестроногий подкаменщик *Cottus poecilopus Heck.*, тогда как на крайнем Северо-Востоке он заменяется американским видом *C. cognatus* Rich. Для многих сиговых рыб Пенжина и близлежащие речки Камчатки являются южной границей ареала, как и для щуки, налима, пестроногого подкаменщика [Остроумов, 1964; Куренков, 1965; Куренков, Остроумов, 1965]. Пенжину можно рассматривать ка переходный район между Чукоткой и Камчаткой.

Пресноводная ихтиофауна Камчатки (южнее 60° с. ш.) носит типично островной характер, из пресноводных рыб здесь встречается только хариус, остальные же виды рыб в большей или меньшей мере связаны с морем. Характерной чертой Камчатки является присутствие микижи *Salmo mykiss* Walbaum — лосося с весенним икрометанием, что характерно для американских представителей рода *Salmo* (подрод *Parasalmo*), с которыми микижа имеет много общих черт [Савваитова, Лебедев, 1966; Савваитова и др., 1973]. Вероятно, раньше сиговые рыбы более широко встречались на Камчатке, о чем свидетельствует находка их паразитов на других видах рыб [Коновалов, 1969].

Чем дальше на восток, тем беднее состав пресноводной ихтиофауны. Так, ихтиофауна Амгуэмы представлена всего 14 видами как азиатского (ряпушка, чир, голец, гольян), так и северо-американского происхождения (даллия, американский подкаменщик, валек). Чукотский полуостров в кайнозое то покрывался водами моря, то осушался. На сегодняшний день можно считать доказанным существование сухопутного моста в виде Берингии между Америкой и Азией в палеогене и плио-плейстоцене [Хопкинс, 1976] (рис. 53, 54). Заселение Чукотки пресноводными рыбами проходило как со стороны Америки, так и со стороны Азии; именно через Берингию из Азии в Америку еще в третичном периоде прошли щука и окунь [Яковлев, 1961; Сычевская, 1976а, 1976б]. И хотя сейчас окуня на Чукотке нет, но характерные для окуня паразиты сохранились на щуке в р. Пенжина [Коновалов, 1967]. Позднее этим же путем в Америку проникли сиг, омуль, сибирская ряпушка, нельма, чир. С другой стороны, из Америки в Азию проникли лососи р. *Salmo* и пресноводные рыбы родов *Catostomus, Dallia, Prosopium.* Современная ихтиофауна Чукотки сформировалась сравнительно недавно (около 10 тыс. лет назад), ее становление продолжается и в настоящее время.

При таянии ледников и при высоком уровне океана большая часть Чукотки находилась под водой, и, естественно, пресноводная фауна погибала или отступала. В холодные ледниковые периоды, когда уровень океана опускался до 60 м и ниже современного, осушались шельфовые районы Чукотского и Берингова морей, создавая единые речные системы Юкона и Анадыря, Амгуэмы и Кобука [Линдберг, 1955, 1972; Хопкинс, 1976]. Именно в такие периоды ряпушка, чир, пелядь, ерш, озерный гольян и налим попали на острова Северного Ледовитого океана [Бурмакин, 1957; Рутилевский, 1970]. Судя по палеонтологическим данным [Сычевская, 1976а, б], более широкий ареал в прошлом имели даллия и чукучан, теперь же чукучан встречается только в Колыме, а даллия не встречается западнее Амгуэмы.

Вероятно, было два пути обмена фауной между Азией и Америкой: 1) через бассейны рек Ледовитого океана по осушенным шельфам Чукотского моря и 2) по осушенным районам Берингова моря по единой речной системе Юкона и Анадыря. Первым путем из Азии в Америку проникли сиговые рыбы (нельма, омуль, чир, сиг-пыжьян, сибирская ряпушка). Причем во время последнего соединения Азии и Америки в районе Колымы, видимо, существовал ледниковый барьер — «сибирский ледниковый комплекс» [Walters, 1955], который узким языком простирался от Сибири до Берингова моря и делил сухопутный мост на арктическую и тихоокеанскую зоны. Вероятно, поэтому значительную часть своей ихтиофауны Чукотка получила с Американского континента (вторым путем.) Именно этим можно объяснить отсутствие восточнее Колымы осетровых, карповых, окуневых, ленка, тайменя, тугуна, пеляди и муксуна. С другой стороны, до Колымы не до-

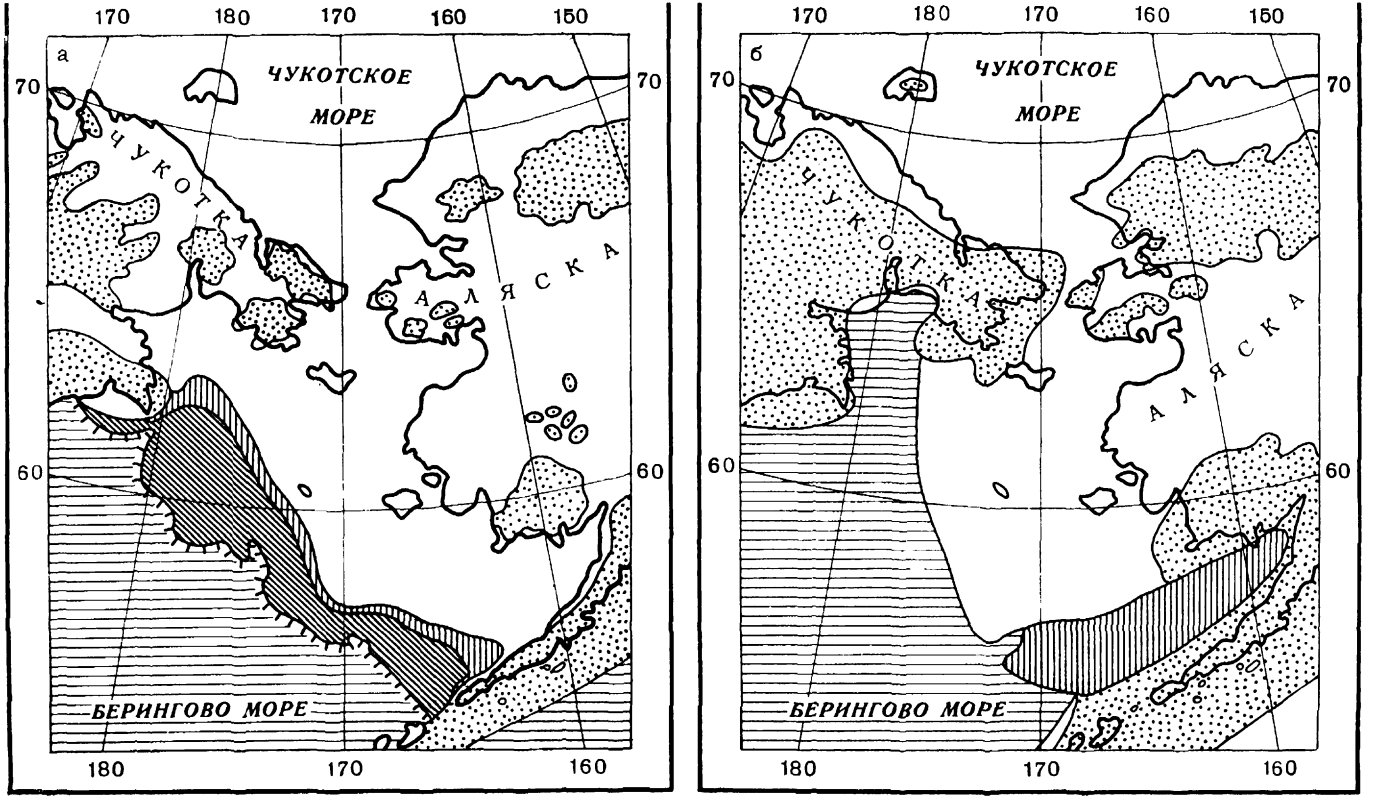


Рис. 53. Палеогеография района Берингова пролива во время максимального висконсинского (слева) и предпоследнего (справа) оледенений [по: Хопкинс, 1976]

Море показано горизонтальной штриховкой, ледники — точками

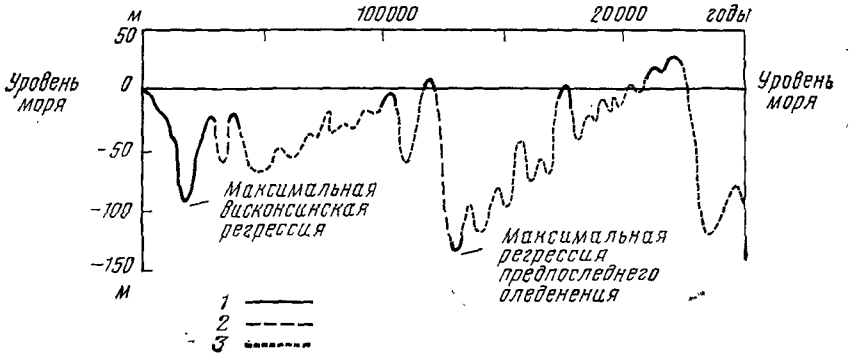


Рис. 54. История уровня моря в Берингии за последние 250 тыс. лет [по: Хопкинс, 1976]

Сплошная линия основана на точных данных (*1*), прерывистая — на корреляции с климатическими кривыми Брокера и Ван-Донка (*2*), точечная — гипотетичная (*3*)

шли последние вселенцы из Америки (даллия); по этой же причине многие сиговые рыбы Анадыря имеют больше общих черт с таковыми Аляски, чем рыбами Колымы.

Аналогичное явление наблюдается среди птиц и наземных животных. Только на Аляске и Чукотке в тундре гнездятся гусь-белошей, американский бекасовидный веретенник, в чукотских тундрах выводят своих птенцов канадский журавль, перепончатый песочник Бэрда и другие виды, свойственные северу Америки. Наземная фауна чукотских тундр также близка к фауне тундр Аляски [Север Дальнего Востока, 1970]. Это нашло отражение и в характере связей между этими районами по составу пресноводной ихтиофауны. Более подробно связь флоры и фауны этих двух континентов рассматривается в серии статей сборников «Берингия в кайнозое» [Сычевская, 1976б; Хопкинс, 1976], «Пресноводная фауна Чукотского полуострова» [Старобогатов, Будникова, 1976; Черешнев, 1976; и др.] и «Четвертичный период в США» [Миллер, 1969; и др.].

Разделенные во времена Берингии ледовитоморские и тихоокеанские популяции рыб дали начало новым подвидам или видам; такой изоляцией можно объяснить существование двух форм омуля вдоль берегов Аляски: *C. autumnalis autumnalis* и *C. autumnalis laurettae*; от первых вселенцев сибирской ряпушки произошел озерный вид *C. artedii* и другие виды американских ряпушек; от первых мигрантов сига-пыжьяна ведет свое происхождение американский сиг *C. clupeaformis*.

Полученные данные по расселению сиговых и других пресноводных рыб позволяют заново пересмотреть некоторые зоогеографические границы. Так, например, оказалось, что Сибирский округ Циркумполярной подобласти в понимании Л. С. Берга [1949] имеет четкую границу только в районе Колымы. Не нашла подтвер-

ждения точка зрения Б. Г. Иоганзена [1946] о делении Сибирского округа на 3 самостоятельных округа: 1) западно-сибирский (бассейн Оби); 2) средне-сибирский (Енисей, Пясина, Таймыр) и 3) восточно-сибирский (от Хатанги на восток). О недостаточности фактических данных для такого деления писал еще Л. С. Берг [1949, с. 1242]. Не получила подверждения и точка зрения П. А. Дрягина [1933а], с которой соглашался Л. С. Берг [1949], о подразделении Сибирского округа на две части: западносибирскую (от Оби до правых притоков Енисея) и восточносибирскую (от Хатанги и Лены до Колымы). По результатам нашего анализа фауны Оби и Лены обнаруживают очень тесную связь и имеют много общих видов (см. рис. 52). Спецификой Оби является то, что в ее верховьях из нагорно-азиатской подобласти проникли виды рода *Oreoleuciscus*, и она является восточной границей губана *Nemachilus strauchi* (Kessler). В бассейне Енисея встречаются некоторые представители байкальской фауны (*Cottus kessleri* Dyb., *C. kneri* Dyb.), и в оз. Косогол, в верховьях Енисея, встречается эндемичный вид хариуса *Thymallus nigrescens* Dorogost. Кроме того, лишь до Енисея доходит западная граница валька. Следует отметить, что начиная с Лены и восточнее ее в реки в небольшом количестве заходят кета и горбуша — единственные представители рода Oncorhynchus в арктическом бассейне; в верховьях Лены встречается амурский гольян *Phoxinus lagowskii* Dyb.

Таким образом, по составу пресноводной ихтиофауны четкую границу в пределах Сибирского округа можно провести только между Колымой и Амгуэмой.

С другой стороны, с нашей точки зрения, нет оснований включать Пенжину в состав Анадырского округа Тихоокеанской провинции, так как связи Пенжины с Анадырем и Амгуэмой очень слабые (см. рис. 52). Пенжина должна входить в состав Охотско-Камчатского округа, так как по составу ихтиофауны она занимает промежуточное положение между побережьем Охотского моря и Камчаткой. Однако для более полного анализа необходимо рассмотреть состав ихтиофауны соседних округов и провинций.

О РАЙОНИРОВАНИИ ВОДОЕМОВ ГОЛАРКТИКИ

Подробный анализ состава ихтиофауны и географического районирования не входит специально в задачу нашего исследования, поэтому отметим только такие моменты, которые касаются сиговых рыб. Вопросам зоогеографии посвящено много работ как советских, так и зарубежных авторов; во многом выводы зависят от специфики анализируемой фауны, а дробность районирования связана со способностью животных к расселению (вагильности), поэтому при высокой вагильности удается охарактеризовать анализируемой фауной лишь самые крупные зоогеографические подразделения [Старобогатов, 1970]. Сошлемся лишь на последние ихтиологические работы, посвященные зоогеографии северных

водоемов СССР [Берг, 1949; Правдин, 1964; Куренков, 1965; Соловкина, 1969, 1974б; и др.].

Голарктическая область подразделяется Л. С. Бергом [1949] на три подобласти: Циркумполярную, Байкальскую и Средиземноморскую. Первая подобласть имеет следующие подразделения:

Циркумполярная подобласть:

1. Ледовитоморская провинция:
   1a) Европейский округ,
   1b) Сибирский округ:
      Западно-Сибирский участок,
      Восточно-Сибирский участок,
   1c) Гудзонов округ;
2. Тихоокеанская провинция:
   2a) Анадырский округ,
   2b) Охотско-Камчатский округ,
   2c) Юконский округ.

Для более дробного анализа удобнее принять систему И. Ф. Правдина [1964] и делить округа на подокруга, районы и подрайоны. Вместо Европейского округа лучше употреблять название «Северо-Европейский округ» [Соловкина, 1974б]. В пределах этого Северо-Европейского округа выделяют Западный и Восточный подокруга [Правдин, 1964] или, более дробно, Норвежский (от м. Стад до м. Нордкап), Кольско-Северокарельский (весь Кольский полуостров и Северная Карелия с бассейнами рек Белого моря до Онеги), Печоро-Северодвинский и Карский подокруга [Соловкина, 1974б]. О возможном подразделении водоемов Сибири мы уже писали в предыдущем разделе.

Мы попытались проанализировать списки видов пресноводных рыб 40 регионов Циркумполярной подобласти, причем большая часть из них включает водоемы Северо-Европейского округа. Общий список включает 216 видов рыб из 27 семейств. Результаты обработаны математически и в виде дендрограммы сходства представлены на рис. 55. Прежде всего следует сделать несколько замечаний о материале. Вместе с водоемами Ледовитоморской провинции умышленно взято несколько водоемов из бассейна Балтийского моря — Балтийской провинции Средиземноморской подобласти по Л. С. Бергу или, точнее, Атланто-Балтийской провинции Европейско-Средиземноморской подобласти по Банареску [Banarescu, 1960]. Это обусловлено тем, что именно в бассейне Балтийского моря встречается обилие форм ряпушки и сига. Кроме списков видов рыб по речным бассейнам в наших данных выделено несколько характерных регионов: Южная Норвегия (бассейн Северного моря), Западная Норвегия (узкая полоса Норвежского побережья от м. Стад до 68° с. ш.), Северная Норвегия (все остальное); Кольский полуостров поделен на бассейны рек Баренцева моря (от Колы до Поноя) и Белого моря (от Поноя до Кандалакши); Северная Карелия включает реки и озера бассейна Белого моря; Южная Карелия — реки и озера бассейна

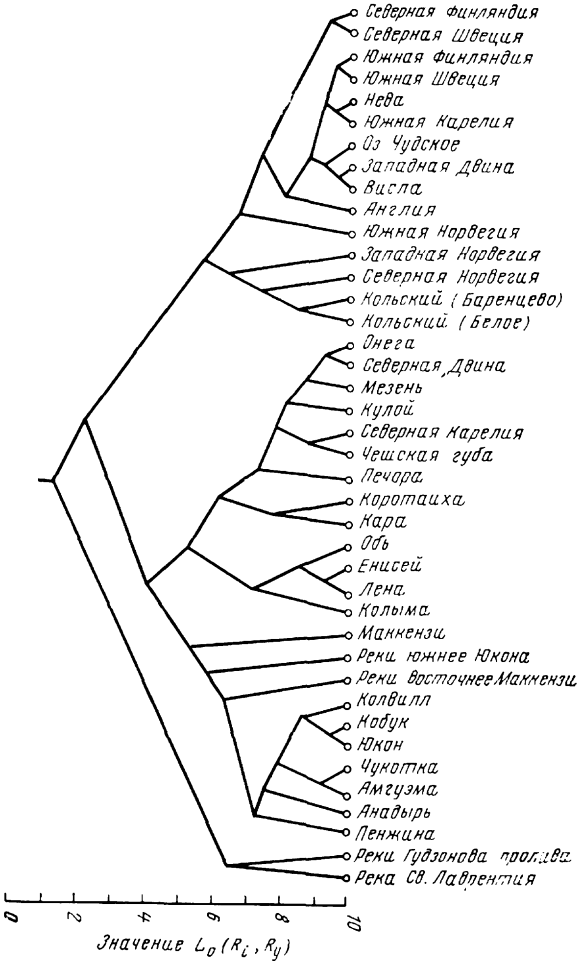


Рис. 55. Дендрограмма сходства состава ихтиофаун 40 исследованных регионов Голарктики

Балтики. В Северной Америке также выделено несколько условных регионов: 1) реки южнее Юкона вдоль Тихоокеанского побережья до 41° с. ш.; 2) реки восточнее Маккензи — от р. Андерсон на восток до Гудзонова залива; 3) все реки, впадающие в Гудзонов залив. Такой подход требует специального анализа полученных данных.

Анализ дендрограммы сходства всех исследуемых регионов (см. рис. 55) показывает, что прежде всего в компактную группу выделяются все регионы бассейна Балтийского моря (от Северной Швеции до Вислы), к ним же примыкает и Англия. Реки и озера Южной Норвегии также тяготеют к этой группировке, а реки Западной и Северной Норвегии имеют больше черт сходства с водо-

емами Кольского полуострова. Таким образом, хорошо выделяется Атланто-Балтийская провинция[1], а водоемы Северной Норвегии и Кольского полуострова образуют самостоятельную группу. Если бы включить в анализ все другие бассейны рек Балтийского и Северного морей, то отчленение кольско-норвежской группы было бы еще отчетливее; тесная же связь рек и озер Кольского полуострова с водоемами Балтийского бассейна, несомненно, свидетельствует о том, что часть своей ихтиофауны Кольский полуостров получил из Атланто-Балтийской провинции.

Район Западной Норвегии характеризуется преобладанием проходных (миноговые, лососевые, сельдевые, осетр и угорь) и широко распространенных видов (трехиглая колюшка, девятииглая колюшка, налим); из типично пресноводных рыб здесь встречаются речной окунь и европейский хариус. Район Северной Норвегии очень близок по составу фауны к району Кольского полуострова (бассейн Баренцева моря); оба района имеют в своем составе 20 видов рыб, представленных в основном эвригалинными видами (80%). По сравнению с районом Западной Норвегии здесь увеличивается число типично пресноводных видов рыб, из сиговых появляется нельма, карповые (гольян) и щуковые, но исчезают сельдевые. Все эти 3 района можно объединить в Кольско-Скандинавский подокруг.

Совершенно самостоятельную плеяду образуют остальные водоемы Северо-Европейского округа: от водоемов Северной Карелии до Кары, причем на дендрограмме хорошо видно обособленное положение рек Кары и Коротаихи. В этом Восточном подокруге преобладают сиговые (8 видов) и карповые (14 видов). Наибольшее разнообразие видов отмечено в Северной Двине, поскольку она в прошлом имела тесные связи с верховьями рек Балтийского бассейна и Волги [Берг, 1948; Линдберг, 1972]. В Северной Двине встречаются карповые рыбы южного происхождения: голавль, язь, красноперка, пескарь, уклейка, густера, золотой и серебряный караси. Продвижение к северу этих пресноводных рыб южного происхождения шло по двум направлениям: 1) на северо-запад через Южную Карелию и Финляндию и 2) на северо-восток через Северную Двину, Мезень, Печору. В реки Кулой, Мезень и водоемы Чешской губы типично пресноводные рыбы проникли из Северной Двины, а заселение Печоры шло как через Северную Двину, так и через бассейн Волги [Никольский и др., 1947]. По нашим данным (рис. 56), большее число видов проникло по второму пути.

Таким образом, Северо-Европейский округ имеет четкую границу между Карой и Обью; в пределах этого округа можно выделить Западный, или Кольско-Скандинавский, подокруг и Восточный подокруг.

---

[1] Отметим, что примерно здесь же проходит граница Восточно-Атлантической морской бореальной области (Балтика, Северное море и Северная Атлантика вдоль Северной Норвегии до Скагеррака) [Briggs, 1974].

Самостоятельную плеяду представляет группа рек Сибирского округа (Обь, Енисей, Лена, Колыма), из которых несколько обособленное положение занимает Колыма; Сибирский округ имеет четкие географические границы в виде Уральского хребта на западе и хр. Черского на востоке.

Все реки бассейнов морей Чукотского, Берингова и Бофорта (от Чаунской губы до р. Маккензи) образуют сложную группу, в которой четко выделяются совместно на уровне округа реки Чукотки, Анадырь, Амгуэма, Юкон, Кобук и Колвилл. Их всех можно объединить в Берингийский округ, который имеет границы от Чаунской губы до Маккензи (за исключением Пенжины). Маккензи отличается от остальных рек Аляски тем, что она течет с юга на север и имеет длину 4240 км, в ее верховьях появляются хиодонтиды, карповые, новый вид колюшки *Culaea incostans* (Kirtland) и новые для Арктики окуневые. Поэтому в целом состав ее ихтиофауны отличается от рек Аляски, но в своем нижнем течении (севернее 60° с. ш.) по составу фауны она практически идентична остальным рекам Аляски и Канады. Реки Арктического побережья восточнее р. Андерсон не имеют специфичных видов в составе ихтиофауны, они скорее характеризуются бедностью фауны и потерей многих видов, которые являются общими для водоемов Азии и Америки. Таким образом, если взять только нижнее течение р. Маккензи, то все реки восточнее Колымы и западнее бассейна Гудзонова залива группируются в Берингийский округ (как свидетели единой связи в прошлом). Реки же Гудзонова залива выделяются в самостоятельный округ, который имеет тесную связь с бассейном Атлантического океана (р. Святого Лаврентия).

Таким образом, на основании проведенного анализа можно предложить следующее районирование Циркумполярной подобласти:

1. Циркумполярная подобласть:
   1. Ледовитоморская провинция:
      1а. Северо-Европейский округ:
         Западный или Кольско-Скандинавский подокруг,
            район Западной Норвегии,
            » Северной Норвегии,
            » Кольского полуострова,
         Восточный подокруг,
            район Северной Карелии,
            » Северо-Двинский (от Онеги до Чешской губы),
            » Печоры,
            » рек Коротаихи и Кары;
      1б. Сибирский округ:
         район рек Оби, Енисея, Лены,
            » Колымы;

1в. Берингийский округ:
район Анадыря,
» Чукотки (Амгуэма и водоемы Чукотского полуострова),
» Аляски (Кускоквим, Юкон, Кобук, Колвилл),
» Маккензи,
» Андерсон-Бак;
1г. Гудзонов округ
2. Тихоокеанская провинция:
2а. Охотско-Камчатский округ (включая Пенжину),
2б. Округ Британской Колумбии.

Проведенный анализ по стандартной процедуре с использованием ЭВМ нельзя считать окончательным и предлагаемую схему зоогеографических подразделений следует рассматривать как еще один шаг по пути обобщений.

Если принять постулат, что центр расселения видов находится там, где наблюдается наибольшее богатство систематических категорий животных и растений [Леме, 1976], то на основании анализа 40 исследованных районов по мерам специфичности можно графически представить возможное расселение рыб по бассейнам (см. рис. 56). В Северо-Европейском округе основным направлением расселения рыб было направление с юга на север и с запада на восток, что хорошо согласуется с точкой зрения большинства ихтиологов. Примечательно, что в целом орграф получился несвязанным, связи отсутствуют как раз там, где есть естественные преграды: Уральские горы между точками 16 и 17 или хр. Черского между точками 13 и 11—12. Следует отметить обособленное положение Пенжины (12), которая отграничена горными хребтами как от Колымы, так и от Анадыря. Заслуживает внимания факт сильного связывания вершин (графа 8, 5, 6, 7, 9, 10, 11), которые обладают к тому же большим сходством (см рис. 55). Это, несомненно, свидетельствует о большом родстве ихтиофаун Чукотско-Анадырского и Юконо-Аляскинского бассейнов. Примерно такая же тесная связь наблюдается между ихтиофауной Англии и Ирландии и Европейским материком (связи точки 31). Следует еще раз отметить обособленное положение сибирских рек (точки 13—16).

В заключение рассмотрим некоторые отношения на множественных классификациях, т. е. проведем анализ не по регионам, а по видам рыб. В нашем случае представляет интерес проанализировать распределение видов наиболее представительных семейств: 1 — сиговые (20 видов), 2 — лососевые (15), 3 — корюшковые (5), 4 — карповые (63), 5 — чукучановые (15), 6 — ушастые окуни (10), 7 — вьюновые (4), 8 — окуневые (15), 9 — подкаменщиковые (11 видов) и 10 — все семейства и все виды в целом (216 видов). Интересно отметить, что наиболее близко следует за распределением всех рыб по регионам семейство сиговых, за ним следуют лососевые и корюшковые рыбы, что, собствен-

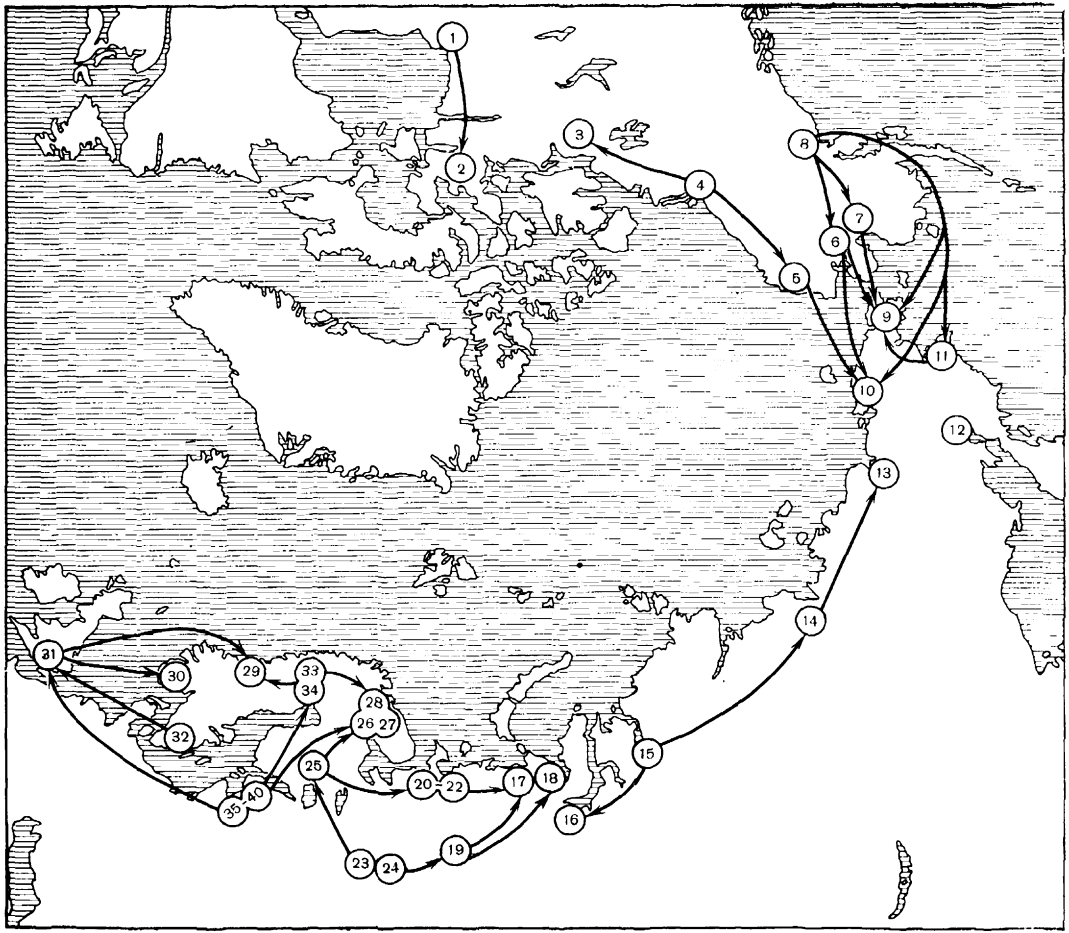


Рис. 56. Орограф структурных отношений по мере специфичности («эндемизму» $\langle B_{0,1}, R^1 \rangle$) 40 исследованных регионов Голарктики

Условные обозначения регионов: *1* — р. Св. Лаврентия; *2* — реки Гудзонова залива; *3* — реки Арктики от Гудзонова залива на востоке до р. Андерсон на западе; *4* — р. Маккензи; *5* — р. Колвилл; *6* — р. Кобук; *7* — р. Юкон; *8* — реки Тихоокеанского побережья от 141° до р. Кускоквим; *9* — водоемы Чукотки; *10* — р. Амгуэма; *11* — р. Анадырь; *12* — р. Пенжина; *13* — р. Колыма; *14* — р. Лена; *15* — р. Енисей; *16* — р. Обь; *17* — р. Кара; *18* — р. Коротаиха; *19* — р. Печора; *20* — реки Чешской губы; *21* — р. Мезень; *22* — р. Кулой; *23* — р. Северная Двина; *24* — р. Онега; *25* — водоемы Северной Карелии; *26* — водоемы Кольского полуострова (бассейн Белого моря); *27* — то же (бассейн Баренцева моря); *28* — Северная Норвегия; *29* — Западная Норвегия; *30* — Южная Норвегия; *31* — Англия; *32* — Южная Швеция; *33* — Северная Швеция; *34* — Северная Финляндия; *35* — Южная Финляндия; *36* — р. Нева; *37* — Южная Карелия; *38* — оз. Чудское, р. Нарва; *39* — р. Западная Двина; *40* — р. Висла

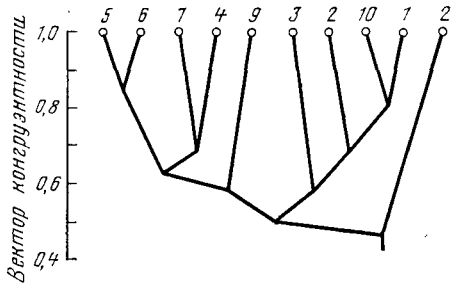


Рис. 57. Дендрограмма сходства зоогеографических подразделений, проведенных по распространению 10 групп рыб

1 — сиговые; *2* — лососевые; *3* — корюшковые; *4* — карповые; *5* — чукучановые; *6* — ушастые окуни; *7* — вьюновые; *8* — окуневые; *9* — подкаменщики; *10* — все семейства и виды (пояснение в тексте)

но, и отражает специфику водоемов Циркумполярной подобласти и всей Голарктики. Зоогеографическое районирование совершенно не отражает распределения окуневых рыб; другие семейства (карповые, чукучановые, вьюновые, ушастые окуни и подкаменщиковые) также образуют плеяду наиболее несхожих со всеми остальными семействами (рис. 57). Таким образом, еще раз подтверждается основное положение Л. С. Берга [1949], что именно лососевидные рыбы (сиговые, лососевые, хариусовые, корюшковые) определяют характерный облик не только Ледовитоморской провинции, но и всей Циркумполярной подобласти и даже Голарктики. Именно распределению лососевидных рыб должно уделяться основное внимание при зоогеографическом анализе.

Проведенный анализ показал, что история расселения сиговых рыб тесно связана с историей расселения всех пресноводных рыб в водоемах Евразии, установлено тесное родство ихтиофауны Северо-Востока СССР (Амгуэма, Анадырь, Пенжина, Чукотка) с ихтиофауной Северной Америки. Основной обмен сиговыми рыбами проходил из Азии в Америку, причем в Америке первые вселенцы дали вспышку новых видов. Так, если в водоемах Европы эволюция сиговых пошла по пути создания обилия форм в пределах двух видов (сиг и европейская ряпушка), то в водоемах Северной Америки — по пути создания «букета видов» среди ряпушек и вальков. Предлагается новая простая и математически строгая техника зоогеографического анализа на основе методов теории множеств, дается зоогеографический анализ водоемов Сибири и основных регионов Голарктики.

ГЛАВА ВОСЬМАЯ

СИГОВЫЕ РЫБЫ В ОЛИГОТРОФНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Большинство северных водоемов по своей кормности относятся к олиготрофному (малокормному) типу, лишь немногие из них обладают чертами мезотрофии; кормовые ресурсы таких водоемов невелики. Еще Н. Я. Данилевский [1862/1865] писал о скудности северных водоемов.

Интересная мысль Н. Я. Данилевского, что кормность определяется количеством поступающих питательных веществ, нашла отражение в новом показателе трофности водоема — морфоэдафическом индексе (МЭИ), т. е. в отношении общего количества взвешенных частиц (в мг/л) к средней глубине водоема (в м) [Ryder, 1965] [1]. Примерные колебания МЭИ для типично олиготрофных озер составляют 1—6, для мезотрофных — порядка 6—8 и эвтрофных — 10—50 [Adams, Olver, 1977]. Конечно, это не идеальный показатель для всех регионов, но в добавлении к уже известным критериям олиготрофности озер (высокий уровень кислорода, низкая температура воды, невысокая биомасса планктона и бентоса и т. п.) он представляет собой простой по технике расчета количественный индекс.

В данной главе, основываясь на общих понятиях экосистемы и тенденциях ее развития, мы попытаемся подойти к оценке возможного выхода продукции сиговых рыб, путей развития и управления экосистемами в современных условиях. Все рассуждения относятся к северным европейским олиготрофным (реже — мезотрофным) озерам, для сравнения привлекаются данные по олиготрофным горным озерам [Решетников, 1977б; 1979г].

СОСТАВ ИХТИОФАУНЫ СЕВЕРНЫХ И ВЫСОКОГОРНЫХ ОЗЕР

Состав ихтиофауны европейских северных водоемов и субальпийских озер однообразен: она представлена 10—15 видами рыб, из которых преобладают сиговые, лососевые, довольно часто встре-

[1] Ценность этого показателя широко обсуждалась на двух международных симпозиумах: «Лососевые сообщества в олиготрофных озерах — Salmonid communities in oligotrophic lakes (SCOL)».— J. Fis. Res. Bd. Canada, 1972, v. 29, N 6 и «Окуневый международный симпозиум — Percid International Symposium (PERCIS)».— J. Fish. Res. Ed. Canada, 1977, v. 34, N 10.

чаются хариусовые, колюшки, щука, налим; небольшим числом видов представлены окуневые и карповые. Более сложный состав ихтиоценозов — в водоемах Сибири. В арктических и субарктических пресноводных водоемах сиговые рыбы составляют основную долю ихтиопродукции, давая 70—80% общей добычи рыб. Так, в арктических озерах Канады и Фенноскандии основу уловов дают озерный голец и сиг (до 90%), причем численность и биомасса каждого из этих двух видов находятся в обратной зависимости. В последние годы популяции сига в шведских озерах количественно доминируют над популяцией гольца [Svärdson, 1976].

Здесь уместно отметить общие тенденции развития экосистем[1]. Экосистема — это взаимосвязанное сообщество организмов, которые взаимодействуют с физической средой таким образом, что создают четко выраженный поток энергии, трофическую структуру и круговорот веществ внутри системы [Одум, 1975]. Это незамкнутая система со стабильной структурой во времени и пространстве, это те «блоки», из которых состоит вся биосфера. Любая экосистема имеет свою историю развития и эволюцию. Развитие экосистемы, часто называемое экологической сукцессией, идет «по правилу максимума энергии в биологических системах», т. е. со сдвигом потока энергии в сторону увеличения количества энергии, направленного на поддержание системы.

В зрелых экосистемах наблюдается большое видовое разнообразие, хорошо выражена специализация по пищевым нишам, имеются длинные и разветвленные пищевые цепи и длинные жизненные циклы. По сравнению с молодыми, развивающимися системами в зрелых экосистемах отношение продукции к биомассе (P/B) невелико, а отношение продукции к обмену приближается к единице ($P/R \approx 1$). Теоретически в зрелых системах высокая биомасса поддерживается поступающим потоком энергии, достигая максимума на зрелых стадиях, и, как следствие этого, чистая продукция сообщества (в нашем случае и рыбопродукция) велика на ранних стадиях развития экосистемы и мала или практически равна нулю в зрелой экосистеме. По многим показателям девственные северные озера приближаются к зрелым экосистемам. Можно сказать, что лососево-сиговые олиготрофные озера — это климаксное, зрелое состояние водных экосистем Севера. Это состояние преобладает и будет преобладать при естественном состоянии водного режима, при данном уровне поступления биогенов и данном энергетическом потоке. Обычно все изменения в природе имеют тенденцию к образованию устойчивых экосистем при высокой биомассе и малой продукции. Эта закономерность часто находится в противоречии со стремлением человека иметь высокий

[1] Понятие «экосистема» очень близко понятию «биогеоценоз» [Сукачев, 1967], однако мы пользуемся понятием «экосистема», которое более принято в ихтиологии и экологии. Для характеристики состава рыбного сообщества и системы отношений среди рыб применяется термин ихтиоценоз.

выход продукции при небольшой ее биомассе, что характерно для молодых, незрелых систем типа пашни или луга [Дажо, 1975; Одум, 1975].

Общепризнано, что устойчивость и сложность экосистем зависят от разнообразия составляющих ее видов и функциональных связей. Сложность северных экосистем достигается не столько увеличением числа видов (их там немного), сколько обилием различных экологических форм, которые в биоэнергетическом отношении эквивалентны разным видам. Поэтому большое разнообразие форм у сиговых и лососевых рыб можно рассматривать как результат развития северных экосистем по пути усложнения связей.

Обычно первичная продукция арктических и субарктических озер невелика и составляет около 8 г С/м² в год. Так, первичная продукция озер Кольского полуострова и озер Большеземельской тундры за вегетационный период составляет не более 200 ккал/м² при месячной продукции фитопланктона 7,7 г С/м², или 60—77 ккал/м², и его биомассе 1,2—1,9 ккал/м², или 0,19 г С/м² [Большие озера Кольского полуострова, 1975; Винберг, 1976]. Однако при низких значениях первичной продукции имеющаяся в озерах ихтиомасса может быть достаточно высокой (до 50 кг/га и более), что свидетельствует о низкой скорости потока энергии. Значения P/B-коэффициента фитопланктона для 4 северных озер составляет 86—110, для бактериопланктона — 30—40, зоопланктона — 2—13 и бентоса — 1,1—3,0 [Винберг, 1976]. К сожалению, в ихтиологии очень мало данных о продукции рыб, поэтому приходится оперировать уловами и рассчитывать условный P′/B-коэффициент по количеству выловленной рыбы. Обычно принимается, что вылов составляет значительную или даже большую часть общей годовой продукции ихтиомассы промысловых озер. Для ряда водоемов вылов оценивается долей порядка 0,30—0,70% от первичной продукции [Винберг, 1976]. По нашим расчетам на основании материалов Т. Т. Болотовой [1977а], P′/B-коэффициент для сига-лудоги равен 13%. Для севанских сигов P/B-коэффициент равен 25%. Оценка ихтиомассы 95 озер Балтийского бассейна севернее 60° с. ш. после их обработки ихтиоцидами колебалась от 3 до 200 кг/га, составляя в среднем 31±3 кг/га [Китаев, 1977]; близкие числа приводятся и для озер Канады: 11—80, в среднем 32 кг/га, т. е. это оценка всей имеющейся ихтиомассы в данный момент.

Ежегодные стабильные уловы для большинства водоемов Северной Карелии до бурного развития любительского рыболовства (до 1955 г.) составляли 2—5 кг/га, и грубый подсчет P/B-коэффициента дает 16—30%. Это подтверждает тезис о том, что значительная часть энергии идет на поддержание имеющейся биомассы.

Сукцессии в олиготрофных экосистемах происходят под влиянием климатических факторов (стойкие и длительные изменения температуры и водности) или под влиянием человеческой деятель-

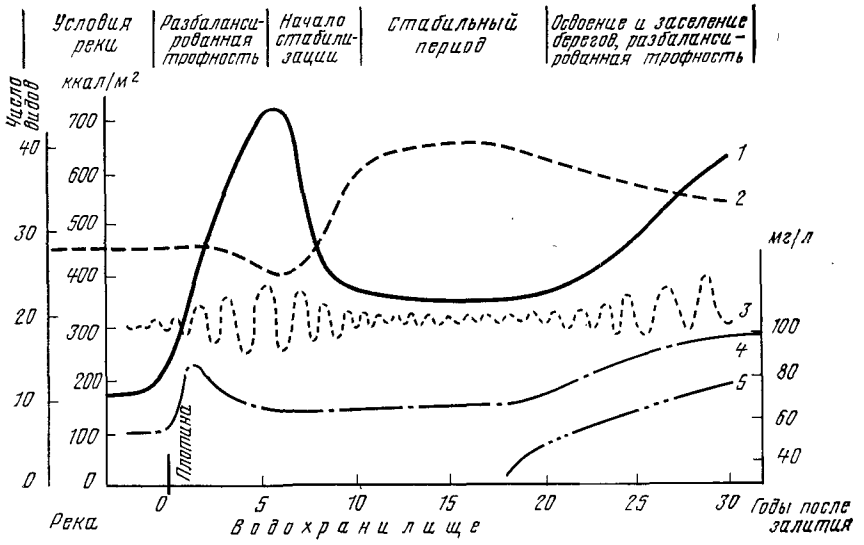


Рис. 58. Схема основных изменений в экосистеме при образовании водохранилища [по: Balon, 1974, с изменениями]

1 — общая продукция экосистемы; *2* — разнообразие видов; *3* — размах изменчивости морфоэкологических параметров; *4* — приток биогенных элементов; *5* — приток биогенов сельскохозяйственного происхождения за счет заселения берегов и бытовых стоков

ности: 1) создание водохранилищ; 2) неправильное ведение рыболовства в течение ряда лет, которое расценивается как стрессовый фактор; 3) вселение новых видов рыб; 4) изменение условий обитания путем загрязнения водоема, вырубки лесов на площади водосбора и т. п. Пример такой сукцессии можно видеть при создании водохранилища, которая в схематическом виде изображена на рис. 58. Сначала происходит резкое увеличение изменчивости, темпа роста и биомассы всех живых компонентов системы (в том числе и рыб). Затем наступает снижение изменчивости, падение биомассы и переход системы в стационарное состояние на новом уровне. В отношении сиговых рыб хороших примеров нет, поэтому остановимся подробнее на анализе трех других факторов (промысел, акклиматизация, эвтрофирование).

ВЛИЯНИЕ ПРОМЫСЛА

Рыбопродуктивность северных водоемов на основании статистики прошлых лет определяется невысокими значениями: для 70 озер провинции Онтарио в Канаде выход продукции сиговых рыб за долгий период составил 0,1—7,0 кг/га, в среднем 0,75 кг/га [Adams, Olver, 1977]; близкие числа приводятся для финского

оз. Инари — 1,34 кг/га [Toivonen, 1972]; для оз. Имандра и озер Кольского полуострова — 0,4—0,6 кг/га по сигу или 1,3—2,5 кг/га по ряпушке и сигу [Решетников, Владимирская, 1964]. Рыбопродуктивность водоема принимается как ежегодная норма вылова, которая дает стабильные уловы достаточно долгий период и не подрывает запасов.

Обычно северные водоемы мало устойчивы к воздействию внешних условий, и чрезмерный вылов может приводить к резким сукцессиональным изменениям экосистемы. Интенсивный промысел сокращает численность крупных рыб старшего возраста, и требуется 8—10 лет запуска, чтобы популяция вернулась к своему первоначальному состоянию [Решетников, Владимирская, 1964]. Кроме того, чрезмерный вылов ведет к сдвигу состава ихтиофауны и ценные промысловые рыбы с длительным жизненным циклом (нельма, сиги, лососи) вытесняются короткоцикловыми видами вроде ерша, окуня, плотвы. Такие изменения состава ихтиофауны, связанные с промыслом и с процессами эвтрофикации, отмечались на примере озер Имандра, Сямозеро и Псковско-Чудского водоема (рис. 59).

Влияние интенсивного промысла на состав рыбного населения прослежено нами на примере нетронутых озер Лапландского заповедника и оз. Имандра [Решетников, Владимирская, 1964; Решетников, 1979г].

Чем большим числом возрастных групп представлена популяция и чем позднее наступает половая зрелость, тем больше времени требуется для восстановления прежнего состояния системы после интенсивного промысла.

Следует отметить еще один момент. Очень часто чрезмерный вылов ведет к обеднению экологического разнообразия сиговых рыб, когда доведенные до минимальной численности отдельные экологические формы и популяции прекращают свое существование. Опыт показывает, что восстановление численности таких форм совсем не наступает или для этого нужны определенные усилия со стороны человека. Интересно отметить явление, названное Г. Свердсоном [Svärdson, 1957a] генетическим паразитизмом, когда обитавшие вместе в одном водоеме крупные и долгоживущие формы сигов при нарушении репродуктивной изоляции вытеснялись мелкими, короткоцикловыми сигами. В этом плане утеря генетического разнообразия вида рассматривается не только как утрата многотысячелетних результатов предшествующей эволюции, но и как снижение устойчивости вида к воздействию неблагоприятных факторов среды [Тимофеев-Ресовский и др., 1977].

Среди сиговых рыб наряду с длинноцикловыми рыбами имеются и такие, которые по типу динамики стада приближаются к короткоцикловым рыбам (европейская ряпушка, многотычинковые сиги, тугун, пелядь). Быстрый весовой прирост ихтиомассы и высокий P/B-коэффициент позволяют брать основной улов

именно за счет рыб-планктофагов: из всех сиговых рыб ряпушка дает 34,8%, омуль — 20,4 и пелядь — 8,5%, т. е. в сумме доля этих рыб-планктофагов составляет 63,7% всего улова сиговых рыб в озерах СССР.

Если в арктических и субарктических водоемах преобладают рыбы с продолжительным циклом, то в водоемах Южной Каре-

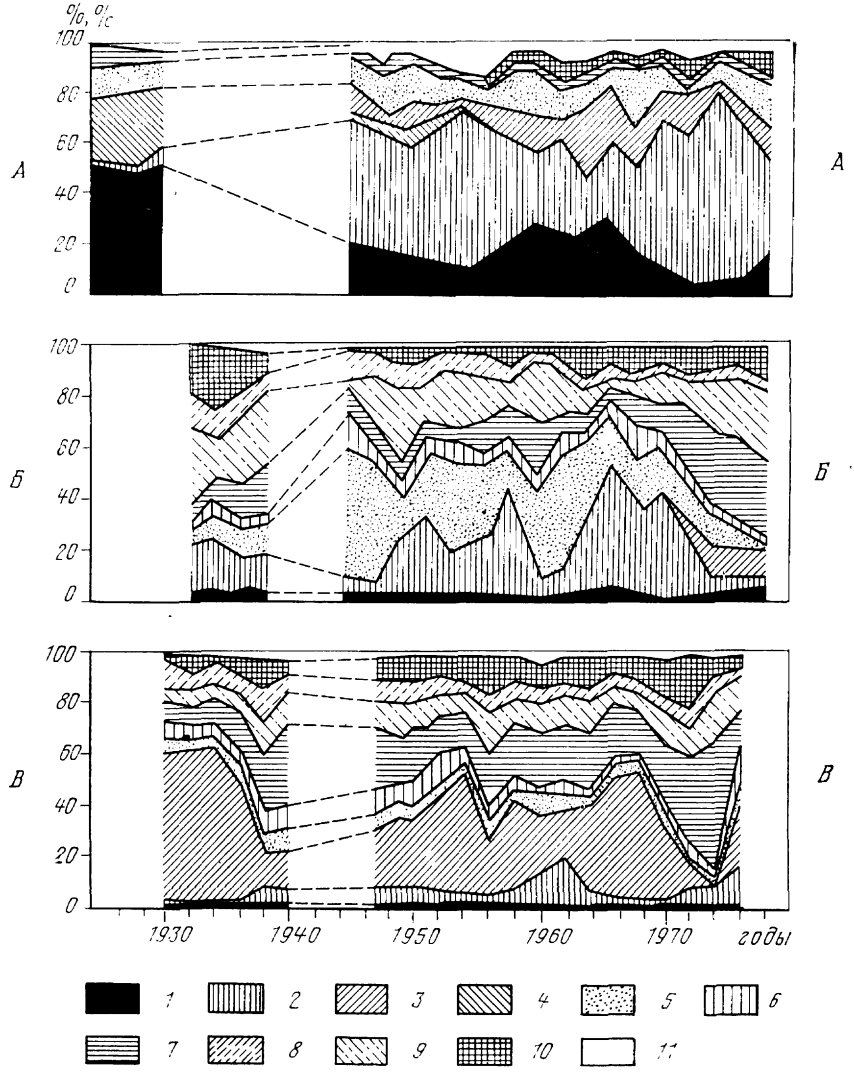


Рис. 59. Соотношение разных видов рыб в уловах (в %) озер Имандра (*А*), Сямозеро (*Б*) и Псковско-Чудского водоема (*В*) за 1924—1978 гг.

1 — сиг; *2* — ряпушка; *3* — снеток или корюшка; *4* — озерная кумжа; *5* — хищные рыбы (щука ,судак, налим); *6* — лещ; *7* — окунь; *8* — плотва; *9* — ерш; *10* — «мелочь»; *11* — прочие виды рыб

лии, Финляндии возрастает доля короткоцикловых рыб. В этих водоемах сиговые рыбы характеризуются высоким темпом роста, ранним созреванием, в больших озерах каждый вид представлен многими экологическими формами. Общая продуктивность таких водоемов достаточно высока, но доля сиговых рыб в общем улове снижается (20—30%) за счет увеличения численности и биомассы окуневых и карповых рыб. Интенсивный промысел без соответствующих рыбоводных мероприятий, как правило, приводит к резкому снижению численности сиговых и их замещению малоценными рыбами.

В некоторых случаях в водоемах этой зоны только путем искусственного разведения и подсадки молоди в естественные водоемы удается сохранить сиговых рыб при жесткой конкуренции со стороны окуневых и карповых рыб и добиться создания промыслового стада даже при нарушенных нерестилищах или при полном отсутствии условий для естественного нереста сигов. Так, в норвежском эвтрофном озере Хогатерн (9,1 га), где сиги не имели мест нереста и не жили до этого, подсадка молоди давала на протяжении 50 лет средние уловы 56 кг/га при максимальном улове 350 кг/га [Ausen, 1976]. В последние годы все больше полупроходных сиговых рыб в бассейне Балтийского моря теряют свои нерестилища из-за лесосплава и загрязнения, поэтому единственный путь их сохранения — это взять под строгий контроль воспроизводство и ранние стадии развития; чаще всего это возможно только за счет искусственного разведения. С экономической точки зрения, может быть, более эффективно переходить на подращивание молоди в заводских условиях или в водоемах-питомниках и выпускать молодь в виде сеголеток, когда они минуют критический этап высокой смертности, которая в период смешанного питания сигов достигает 80—90% [Dabrowski, 1976; Braum, 1978].

АККЛИМАТИЗАЦИЯ СИГОВ

В данном разделе не будут затронуты все вопросы, связанные с акклиматизацией сиговых рыб; отметим лишь, что в новых водоемах у сиговых возрастает изменчивость морфологических признаков [Попков, 1977], увеличивается темп роста и часто раньше наступает половозрелость. Попытаемся кратко сформулировать, что может дать акклиматизация в смысле увеличения продукции и отметить отрицательные последствия этого явления.

С давних пор ведутся успешные работы по расширению ареала сиговых рыб путем пересадки их в более южные водоемы (альпийские озера, Лаго-Маджоре, Камо, Севан и др.), где они образовали местные популяции и дают хорошие уловы. Так, за последние 10 лет уловы пеляди в СССР возросли в 10 раз, причем в значительной мере за счет акклиматизационных работ и товарного выращивания в новых водоемах. Во многих новых водоемах

сиговые заменяют малоценные виды-аборигены, давая продукцию более высокого качества. Поэтому акклиматизация, как правило, не дает существенного прироста продукции экосистемы, но позволяет заменить малоценные виды на высококачественный продукт, поэтому результаты акклиматизационных работ оценивают не только по биомассе, но и по стоимости. Иногда возможно увеличение выхода рыбопродукции за счет сокращения пищевых цепей, в отношении сиговых это происходит при использовании планктофагов типа пеляди, ряпушки, рипуса как объектов акклиматизации.

Однако даже при акклиматизационных работах не следует забывать о возможных отрицательных последствиях. Даже тщательно запланированная и обоснованная интродукция нового вида в какую-либо экосистему таит в себе большой экологический и экономический риск, поскольку вселение нового вида ведет к коренной перестройке пищевых цепей и всей экосистемы. Яркий пример — история акклиматизации сигов в Севане, которые успешно прижились, дают большие уловы, но в какой-то мере оказались виновными в сокращении численности севанской форели (эндемичного вида). Поэтому работы по акклиматизации должны не только строиться на биологическом обосновании возможного вселения данного вида, но и включать анализ возможных изменений экосистемы и вероятных отрицательных последствий такого мероприятия.

Следует подчеркнуть, что сами северные водоемы нуждаются в охране от вселения новых видов, поскольку это часто приводит к невыгодным для человека последствиям [Николаев, 1979]. В этом плане вызывает серьезные опасения появление в низовьях Оби, судака, который перешел на питание молодью сиговых рыб [Анчутин, 1976]. Хищные рыбы являются необходимым элементом любой системы, так как они выступают не только как биологические мелиораторы, но и как стабилизирующий фактор, который поддерживает сбалансированную структуру экосистемы [Popova, 1978]. Попадание же в сложившуюся экосистему нового вида хищника, принадлежащего к другому фаунистическому комплексу, может привести к истреблению местных видов рыб. Морская минога и пресноводная сельдевая рыба шэд явились одной из причин снижения численности сиговых рыб в Великих озерах [Smith, 1972].

ВЛИЯНИЕ ЭВТРОФИКАЦИИ

В последние годы под влиянием хозяйственной деятельности человека резко возросла эвтрофикация водоемов. Эвтрофикация — это естественный процесс «старения» водоемов озерного типа, определяемый избытком биогенных элементов и чрезмерной продукцией органического вещества. Обычно все северные озера имеют естественную тенденцию развития от олиготрофных к эвтроф-

ным. Однако этот процесс резко увеличил свои темпы с середины 1950-х годов и проблема эвтрофикации стала одной из важнейших проблем современности [Буяновская, 1977]. Впервые эвтрофикация отмечена для европейских альпийских озер с высокой численностью населения по берегам, а затем и для водоемов Швеции, Финляндии, Канады, США, СССР и других стран [Nümann, 1970, 1972; Colby et al., 1972; Grimaldi, Nümann, 1972; Adams, Olver, 1977; Hartmann, Nümann, 1977; Kitchell et al., 1977; Leach et al., 1977]. Основные изменения экосистемы под влиянием хозяйственной деятельности человека («культурная эвтрофикация», или антропогенное эвтрофирование) по этим материалам представлены в табл. 44, 45. В последние годы эвтрофируются не только озера и водохранилища, но и эстуарии, замкнутые и полузамкнутые моря (Каспийское, Балтийское, Средиземное).

Обычно «культурная эвтрофикация» начинается с увеличения притока биогенов, в первую очередь фосфора и азота. Увеличение количества взвешенных частиц в толще воды ведет к снижению прозрачности, а в некоторых случаях даже к увеличению температуры воды [Hartmann, 1972]. Вслед за обогащением водоема биогенами следует увеличение продукции и биомассы начальных звеньев трофической цепи: обильное развитие бактерио-, фито- и зоопланктона. В гиполимнионе озер и даже морей (Балтика) появляется дефицит кислорода и образуются заморные зоны, которые уже не исчезают. В озерах отмечается ежегодное «цветение воды», усиленное образование детрита и заиление грунтов. Вслед за этим наступают изменения состава бентоса и ихтиофауны. Более подробно влияние разных этапов эвтрофикации на состав ихтиофауны в олиготрофных водоемах Европы представлено в табл. 44.

Вначале эвтрофикация положительно сказывается на темпе роста и созревании сиговых рыб, поскольку в мезотрофных водоемах ухудшаются лишь условия воспроизводства, но улучшаются условия для роста и быстрого созревания сигов (рис. 60). Затем с увеличением заиления нерестилищ, зарастанием береговой зоны макрофитами и снижением прозрачности воды начинаются сукцессионные процессы в экосистемах, которые ведут к изменениям соотношения численности и биомассы основных видов, к перестройкам пищевых цепей. Прежде всего в результате этих процессов из водоемов исчезают гольцы, затем нарушаются условия нормального воспроизводства и сиговых рыб. На этом этапе эвтрофикации лишь при интенсивном искусственном разведении сиговых рыб их численность может быть поддержана на прежнем уровне, а иногда даже и увеличена, поскольку в целом эвтрофикация повышает продукционные возможности экосистемы. В данном случае приходится заниматься созданием новых ихтиоценозов в старых водоемах и их поддержанием.

Предполагаемая связь между увеличением трофности водоема и соотношением численности сиговых, окуневых и карповых рыб

Таблица 44. Основные изменения в экосистемах озер Боденское и Унтер-Зе под влиянием «культурной эвтрофикации» [по Hartmann, Nümann, 1977]

Показатель	оз. Боденское		оз. Унтер-Зе	
	1928—1937 гг.	1952—1972 гг.	1928—1936 гг.	1952—1972 гг.
Площадь, км²	476		63	
Максимальная глубина, м	252		46	
Средняя глубина, м	100		13	
Изменения свойств воды				
Цвет	Сине-зеленый	Оливково-коричневый	–	–
Прозрачность, м	9,5	8,2	5,6	4,5
Кислород, % насыщения				
поверхность	115	228	144	–
дно	82	29	5	0
Фосфор, мг/м³				
поверхность	1	70	10	86
дно	–	–	170	248
Азот, кг/м³				
NO_3	600	800	600	950
NH_3	–	–	500	1800
Изменения кормовой базы				
Жгутиковые, экз/мл	3	11	3	21
Фитопланктон, экз/мл	240	1900	360	3400
Планктон рачковый, экз/м³	0,02	0,26	0,08	0,38
Тубифициды, макс., экз/м²	3000	177000	4450	10200
Изменения состава ихтиофауны				
Общий вылов, кг/га	8	23	15	42
В том числе доля, %				
сиговых	75	26	27	29
карповых	12	24	43	44
окуневых	9	48	13	15
прочих	4	2	17	12

представлена на рис. 61. А общие представления о связи между трофностью водоема и эволюцией его ихтиофауны изображены на рис. 62. Довольно бедные ихтиоценозы горных озер Фенноскандии представлены в основном двумя видами (*Salvelinus alpinus* (L.), *Salmo trutta* L.), им на смену приходят ихтиоценозы крупных озер Лапландии, в составе которых имеются рыбы родов *Salmo, Coregonus, Thymallus* и реже — *Stenodus;* далее, при повышении трофности, происходит замена сиговых рыб на корюшко-

Таблица 45. Основные параметры олиготрофных озер и основные изменения в составе рыбных сообществ в связи с процессами эвтрофикации (по материалам SCOL, PERCIS)

Водоемы	Широта, °с. ш.	Площадь, км²	Глубина, м		МЭИ	Изменения в экосистемах и в составе ихтиофауны
			макс.	средн.		
Северная Америка						
Оз. Келлер	64	406	36	12	6,3	Небольшие изменения в структуре сообщества, промысла нет
Большое Невольничье	62	27 195	625	62	2,4	Существенных изменений нет, за последние 20 лет снизились уловы на усилие озерного сига, озерного гольца и возросли уловы рямушки
Оз. Онтарио	44	19 477	237	80	1,7	Снизились численность и доля в уловах озерного гольца, рямушки и сига; возросли уловы окуня и корюшки; увеличилась зараженность корюшки паразитом; многие виды рыб лишились мест нереста в притоках из-за вырубки леса
Оз. Эри	42	25 719	64	18	1,5	
Оз. Кайюга	43	172	133	55	2,8	Озерный голец теперь не имеет естественных нерестилищ
Англия и Скандинавия						
Оз. Ветерн	58	1 900	128	40	2,2	Увеличились уловы сига, но упали уловы гольца
Лох-Ломонд	56	71	198	37	0,3	Существенных изменений нет, но ожидаются в связи с увеличением численности населения по берегам; в 1967 г. отмечена гибель сига; в оз. Каст-Лох снижается численность сигов и увеличивается численность карповых

Таблица 45 (окончание)

Водоемы	Широта, °с. ш.	Площадь, км²	Глубина, м		МЭИ	Изменения в экосистемах и в составе ихтиофауны
			макс.	средн.		
Альпийские озера						
Оз. Боденское	47	538	252	100	1,9	Увеличился темп роста сигов, но снизилась их численность, ухудшилость их воспроизводство, возросла зараженность паразитами; возрастает численность карповых и окуневых рыб; *летом на глубине более 30 м не живет никто, кроме налима*; налим все больше уходит в литораль
Оз. Женевское	46	583	310	154	1,0	Сиги и голец исчезают, возрастает численность окуня и карповых рыб
Оз. Унтер-Зе	47	63	46	13	15,0	С 1950 г. в озере отмечена мезотрофия, сейчас — эвтрофия; втрое возросли уловы рыбы, в том числе и сигов; увеличился темп роста сигов; возросла численность окуня и карповых рыб
Оз. Невшательское	47	—	—	—	—	Уменьшилась численность сиговых, ухудшились условия их естественного нереста, возросла численность окуня и карповых
Оз. Зиль (Швейцария)	47	5	68	—	—	Сиги-бентофаги исчезли и вновь появились в озере после их интродукции; в уловах преобладают карповые рыбы
Другие швейцарские озера	46–47	—	—	—	—	Общие уловы возросли за счет увеличения численности карповых и окуневых рыб; лососевые и сиговые исчезают во многих озерах, так как нарушается их естественное воспроизводство; иногда при общем снижении уловов сиговых отмечается увеличение их темпа роста.

вых, окуневых и карповых в водоемах Европы или на окуневые, сельдевые и ушастых окуней — в водоемах Америки.

Отрицательные последствия эвтрофикации усиливаются еще интенсивным промыслом, на практике трудно разделить влияние промысла и процесса эвтрофикации. Рассмотрим влияние этих двух факторов в совокупности на изменения состава уловов на примере исследованных нами водоемов; почти все они расположены в зонах активной хозяйственной деятельности человека. Отметим общую закономерность: чем севернее расположен водоем и чем он крупнее, тем в меньшей степени заметны результаты эвтрофикации.

Озеро Имандра — крупный заполярный водоем. Ряд заливов Имандры подвержен загрязнению промышленными стоками, что уже сказалось на изменении цветности и прозрачности воды, на снижении биомассы бентоса [Рыбы Мурманской области, 1966]. В последние годы в связи с увеличением численности населения и улучшением автомобильных дорог возросла доступность водоема для рыболовов-любителей, вылов рыбы которыми превышает промысловый лов. До 60-х годов основу уловов составляли лососевые и сиговые рыбы, в последние годы из промысла практически исчезла кумжа, озерный лосось и крупные сиги [Решетников, Владимирская, 1964]; в уловах возросла доля крупной ряпушки, т. е. происходит замена длиннопикловых сигов на короткопикловую ряпушку-планктофага (рис. 63). В дальнейшем с увеличением численности ряпушки будет возрастать доля окуня и ерша.

Сямозеро — типичный водоем Южной Карелии, который уже в 50-х годах имел признаки эвтрофикации [Правдин, 1954]. В последние годы резко возросла численность населения по берегам озера, в десятки раз возрастает плотность населения в летние месяцы. Процесс эвтрофикации резко усилился в последние годы: отмечен дефицит кислорода в придонных слоях, в летние месяцы теперь бывает ежегодное «цветение воды», однако в связи с падением уровня озера биомасса бентоса снизилась, но при общей невысокой биомассе бентоса возрастает численность и биомасса олигохет [Титова и др., 1977; Титова, Стерлигова, 1977; Фрейндлинг и др., 1977]. Биомасса планктона увеличилась и теперь составляет в среднем более 1 г/м^3, причем в планктоне появились коловратки, характерные для водоемов прудового типа. На питание планктоном в 1975 г. полностью перешел сямозерский многотычинковый сиг и даже лещ. С конца 60-х годов в Сямозере появилась корюшка — новый вселенец, который быстро увеличивает свою численность и все в большем количестве появляется в промысловых уловах (рис. 64). Если раньше в питании хищных рыб преобладали ряпушка и молодь сига [Соколова, Филимонова, 1962], то теперь преобладают корюшка и окунь; увеличился темп роста щуки и судака. В заливах озера резко возросла численность уклеи, появилось много крупных особей, что свидетельствует о хорошем обеспечении пищей всех рыб-планктофагов.

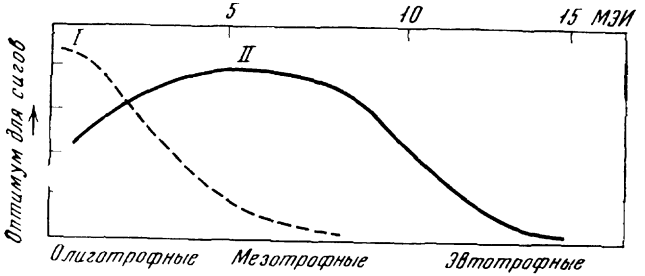


Рис. 60. Оптимальные условия для размножения (*I*) и питания и роста (*II*) сигов в водоемах разного типа

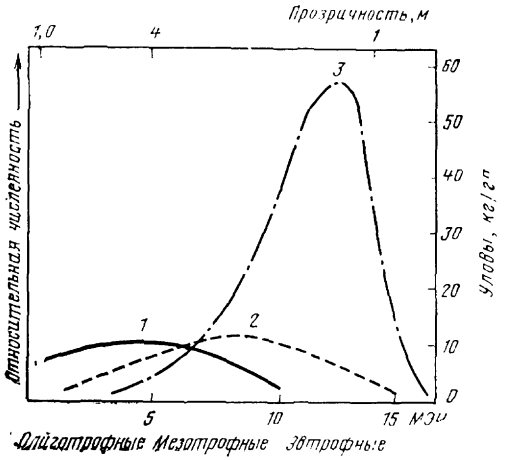


Рис. 61. Соотношение между биомассой сиговых (*1*), окуневых (*2*) и карповых (*3*) рыб в зависимости от трофности водоема (суммарные данные по европейским озерам [Leach et al., 1977, с добавлениями]

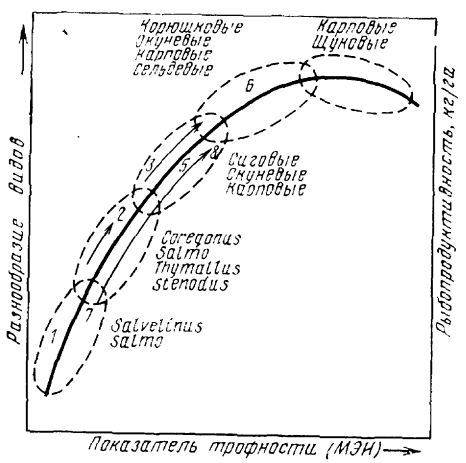


Рис. 62. Схема предполагаемых корреляций между сложностью северных экосистем (число таксонов), возможной рыбопродуктивностью (кг/га) и трофностью водоема (МЭИ) [Colby et al., 1972, с добавлениями]

На схеме показано положение исследованных водоемов:
1 — озера Лапландского заповедника;
2 — оз. Имандра;
3 — Сямозеро в 1950-х годах;
4 — Сямозеро в 1975—1978 гг.;
5 — Чудское озеро;
6 — Псковское озеро;
7 — оз. Севан в 1930-х годах;
8 — оз. Севан в 1978 г.

Таким образом, в экосистеме Сямозера идут большие перестройки пищевых цепей, водоем из ряпушко-сигового превращается в корюшко-карповый; по сравнению с Имандрой это следующий этап в системе преобразований ихтиоценоза. Совершенно ясно, что без активного вмешательства человека (подсадка в озеро молоди сига и ряпушки) численность сиговых рыб не может быть не только увеличена, но и сохранена на существующем уровне.

Псковско-Чудской водоем — один из крупных водоемов Северо-Запада СССР, динамика уловов в этом озере подробно анализировалась рядом авторов [Гальцова, 1974; Тюрин, 1974; Ширкова, 1974; и др.]. Применение мелкоячейных орудий лова для ловли снетка началось еще с XVIII в. в связи с переездом на этот водоем осташковских рыбаков с Селигера, которые привезли с собой и все время применяли для лова снетка мелкоячейные тугопосаженные осташковские невода. С 1884 г. ведется лов снетка неводами (ризцами) во время его нереста. Конечно, вместе со снетком невода в виде прилова ловили много молоди рыб, с середины прошлого века снеток уже составлял главный предмет лова, а запасы других рыб пошли на убыль [Бэр, 1860]. Максимальные уловы снетка были в 1908—1917 гг., они составляли 150—200 тыс. ц, или до 70 кг/га; велика была численность окуня, ерша, плотвы. Вылов молоди и большой пресс со стороны малоценных рыб был настолько велик, что популяции сига, леща, судака и щуки находились в угнетенном состоянии. Таким образом, промысел на Чудском озере использовал принцип молодых экосистем с высоким значением *P/B*-коэффициента и базировался в значительной степени на вылове молоди. Уловы сига в озере низкие и составляли за период 1960—1977 гг. около 1 тыс. ц, или 0,1—0,2 кг/га. В настоящее время запасы сига невелики и без соответствующих рыбоводных мероприятий его численность не может быть увеличена; чудской сиг сильно заражен сосальщиком (тетракотилез), что снижает его темп роста и упитанность [Ширкова, 1974]. Как и во всех эвтрофированных водоемах, уловы ряпушки значительно превышают уловы сига, отмечены значительные колебания численности ряпушки в озере, причем колебания численности ряпушки находятся в противофазе с колебаниями численности снетка (рис. 65).

Озеро Севан является аналогом альпийских озер, имеет простой состав ихтиофауны из 3 видов-аборигенов. В этот водоем в 1925—1929 гг. были завезены чудской сиг и сиг-лудога. До 1960 г. Севан сохранял черты олиготрофного озера, его современная эвтрофикация в значительной мере связана с искусственным изменением уровня озера и заселением его берегов. В последние годы в гиполимнионе озера образуется дефицит кислорода, происходит значительное обогащение вод озера биогенными элементами, с 1964 г. отмечается регулярное «цветение» воды синезелеными водорослями; продукция и биомасса фитопланктона возросла в 10 раз, а биомасса зоопланктона — в три—пять раз, отмечается заиление грунтов и наблюдаются изменения состава бентоса [Южа-

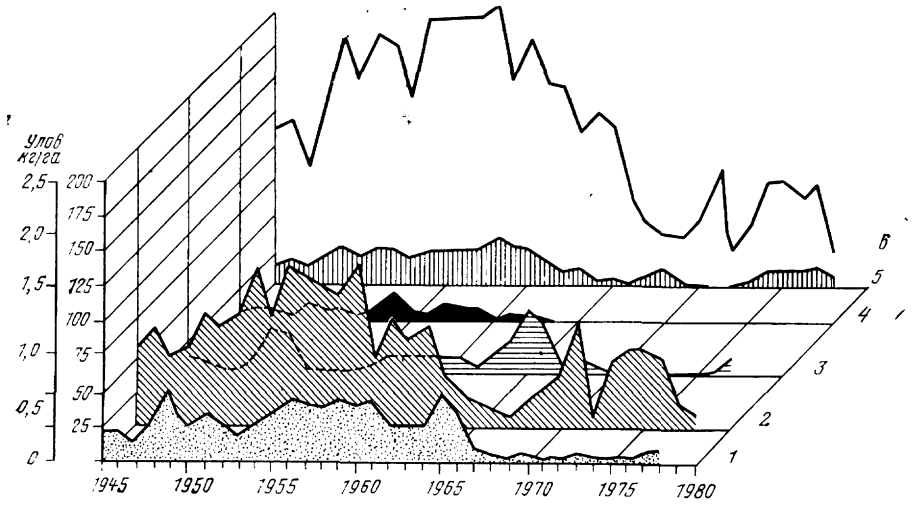


Рис. 63. Промысловые уловы основных видов рыб в оз. Имандра в 1945—1978 гг.

6 — общий улов; *5* — щука, налим; *4* — другие лососевые; *3* — корюшка; *2* — ряпушка; *1* — сиг

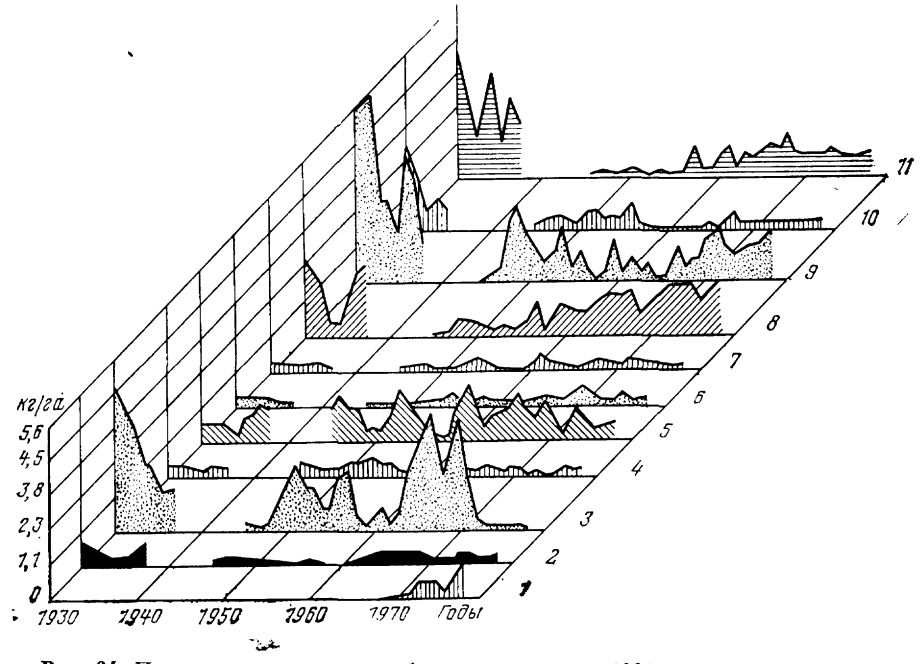


Рис. 64. Промысловые уловы рыбы в Сямозере за 1930—1978 гг.

11 — мелочь; *10* — плотва; *9* — ерш; *8* — окунь; *7* — лещ; *6* — судак; *4* — щука; *1* — корюшка; *3* — ряпушка; *2* — сиг

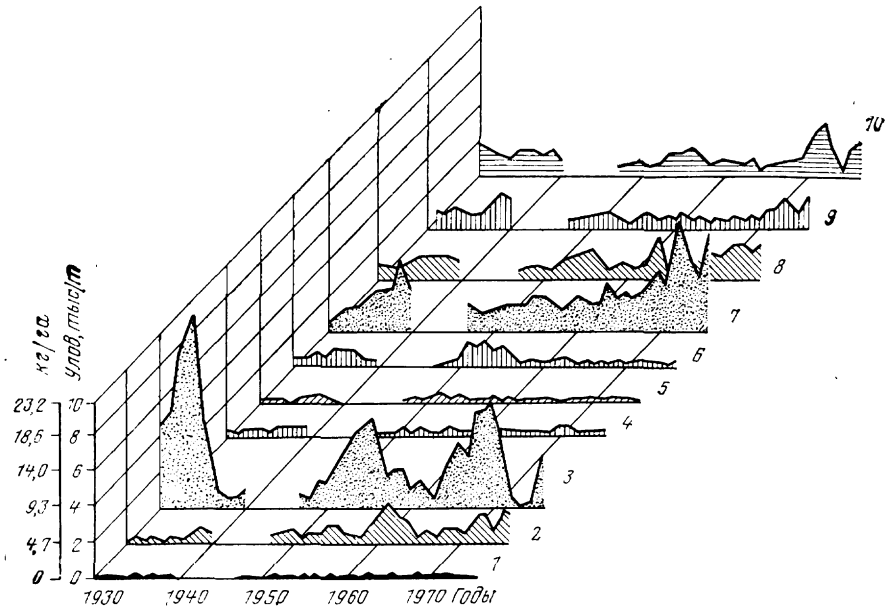


Рис. 65. Промысловые уловы рыбы в Псковско-Чудском водоеме за 1930—1976 гг.

1 — сиг; *2* — ряпушка; *3* — снеток; *4* — щука; *5* — судак; *6* — лещ; *7* — окунь; *8* — ерш; *9* — плотва; *10* — мелочь

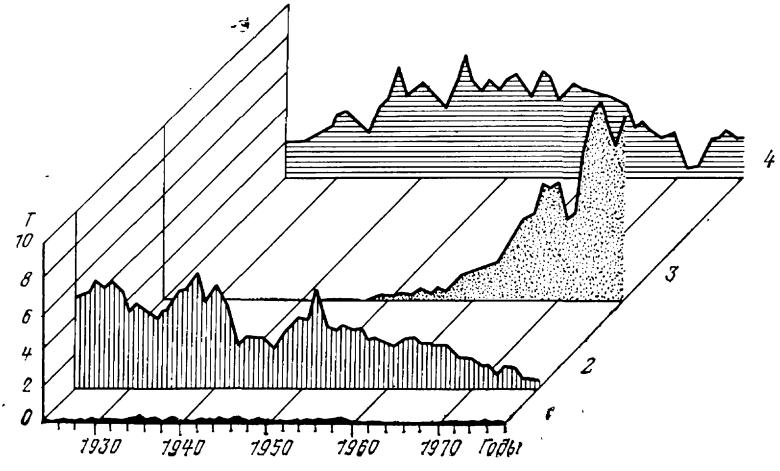


Рис. 66. Промысловые уловы рыбы в оз. Севан за период 1925—1978 гг.

1 — усач; *2* — форель; *3* — сиг; *4* — храмуля

Таблица 46. Изменение основных лимнологических показателей оз. Севан за последние 20 лет [по: Смолей, 1976; Оганесян и др., 1977]

Показатель	1958—1960 гг.	1975—1977 гг.	Показатель	1958—1960 гг.	1975—1977 гг.
Площадь, км²	1413	1244	Первичная продукция фитопланктона за год, ккал/м²×10³	1,58	10,00
Средняя глубина, м	41,3	27,6			
Прозрачность, м	10,9	4,4			
Минимальное содержание O_2 у дна, мг/л	6,2	0,0	Продукция зоопланктона, г/л	1,76	11,80
Отношение максимального содержания O_2 в гиполимнионе к таковому в эпилимнионе	1,2	0,04	Величина изъятия рыбы из водоема, кг/га	10,0	20,9
			в том числе, %		
			форели	30	4
Содержание фосфатов, мг/л	0,19	0,06	сига	10	76
			храмули и усача	60	20
Содержание азота, мг/л	Следы	0,14			

кова, Пивазян, 1975; Оганесян и др., 1977; Пивазян, 1977; Парпаров и др., 1977]. Вместе с тем рыбопродуктивность Севана возросла с 9,2 до 20—21 кг/га в 1975—1977 гг. До начала спуска воды Севан по рыбопродуктивности стоял в одном ряду с субальпийскими озерами (Женевское, Боденское, Лаго-Маджоре). С падением уровня озера на 19 м обнажились основные нерестилища форели и резко ухудшились условия ее воспроизводства в озере. Практически до критического минимума сведена популяция зимнего боджака, а современное стадо севанской форели на 80% представлено гегаркуни и летним бахтаком, воспроизводство запасов которых на протяжении последних 30 лет происходит исключительно за счет рыбоводных заводов [Смолей, 1976]. Одновременно с падением численности форели в озере резко возросла численность сига: уловы сига возросли с 4 кг/га в 1964 г. до 16—20 кг/га в 1975—1977 гг. [Южакова, Пивазян, 1975] (рис. 66). Однако эта благополучная картина может очень скоро, согласно приведенной схеме (см. рис. 62), смениться резким падением численности сигов, если сохранятся основные тенденции изменения гидрохимии и гидрологии озера. По наблюдениям Г. Г. Южаковой (устное сообщение), у сига уже отмечены пропуски нереста и встречаются особи с невыметанной икрой. Поэтому уже сейчас необходимо позаботиться об искусственном воспроизводстве сигов (табл. 46).

В средней полосе процесс эвтрофикации охватывает практически все водоемы, так как приток биогенных элементов в 2—3 раза превышает их расход. Так, в Рыбинском водохранилище ежегодный приток за счет городов и сельскохозяйственных угодий составляет ежегодно 666 т фосфора и 13 000 т азота, а ежегодный расход этих элементов соответственно равен 200 и 5000 т [Константинов и др., 1976].

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЫБ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ПРОГНОЗИРОВАНИЕ

По аналогии с недавней историей водоемов Средней Европы экосистемы Крайнего Севера, в частности водоемы Сибири, в ближайшем будущем столкнутся с 3 факторами: интенсивный промысел, эвтрофикация и интродукция новых видов. Перед ихтиологами уже сегодня стоит задача разработки методов экологического прогноза и популяционных аспектов устойчивости живых систем к мощным и длительным внешним воздействиям [Решетников, 1977б, 1979а]. Теоретической основой такого прогноза может быть анализ морфоэкологических показателей рыб для характеристики отдельных популяций или экосистем в целом. И хотя в этом направлении делаются только первые шаги [Никольский, 1974; Одум, 1975], но уже имеются первые обнадеживающие успехи и разработки. Так, по совокупности признаков и их изменчивости можно судить о характере зимовки рыб в пруду [Поляков, 1975], а по ряду морфоэкологических и физиолого-биохимических показателей можно с большой долей вероятности делать вывод о том, находится ли популяция в хорошем или угнетенном состоянии.

Известно, что устойчивость системы зависит от сложности ее структуры и ее функциональных связей, причем по мере развития экосистемы меняются ее структура и устойчивость. Есть веские основания полагать, что расположение частот признаков и форма вариационных кривых отражают состояние популяции и ее положение в системе. Логическим завершением должен стать многофакторный анализ различных показателей, позволяющий с помощью небольшого количества чисел или качественных оценок давать достаточно полную информацию о состоянии системы.

Теоретически можно допустить, что любые изменения в экосистеме вызывают сдвиг вариационных кривых в одном или нескольких направлениях. Если в ходе экологической сукцессии изменения системы идут в постоянном направлении, то можно ожидать постоянных изменений морфоэкологической структуры популяции. И в этом случае на основе тенденций морфологической изменчивости появляется возможность прогнозировать состояние как одной популяции, так и экосистемы в целом. В этом плане весьма перспективным является поиск признаков-индикаторов для характеристики состояния популяции.

Экологическая устойчивость — очень многоплановый термин, и на сегодняшний день для нее нет четких количественных показателей. Общим критерием благополучия экосистемы может быть ее способность сохранять во времени свою структуру, и одним из показателей этого можно принять способность экосистемы сохранять качественный состав воды. В таком случае показателями устойчивости могут быть термодинамическая упорядоченность, постоянство трофических связей, стабильность и разнообразие видового состава, цикличность круговорота важнейших веществ,

норма популяционной изменчивости и интенсивность гомеостазных реакций [Пичахчи и др., 1977].

В настоящее время насчитывается множество различных методов прогнозирования в различных областях науки и техники, однако, все они могут быть сгруппированы в три категории: экстраполяция, экспертная оценка и моделирование.

Метод экстраполяции и интерполяции широко применяется в практике ихтиологических исследований, особенно при краткосрочных прогнозах. Его методическая основа — логическое продолжение тенденций прошлых лет на их развитие и в будущем. Все экстраполяции справедливы лишь при условии, что в системе не происходит качественных изменений.

Метод эвристического прогнозирования, или специальная экспертная оценка, часто применяется в тех случаях, когда исходные данные не поддаются формализации. Этот метод основан на профессиональном опыте и интуиции, поэтому таит в себе элемент субъективности, но в сочетании с другими методами дает хорошие результаты.

Метод математического моделирования широко используется в экологических работах [Смит, 1976], однако попытки моделирования сложных экосистем все еще находятся на примитивном уровне. В ихтиологии ведущими исследованиями в разработке моделей популяций и простых сообществ являются работы В. В. Меншуткина [1971]. Математическое моделирование, как основа экологического прогноза, позволяет проанализировать те критические ситуации и положения, когда система уже не может сохранить свою структуру и функции (анализ критических ситуаций). Естественно, что проведение таких экспериментов в природе невозможно, так как может привести к гибели всей системы или ее отдельных элементов.

Актуальность разработки методов экологического прогнозирования резко возрастает в связи с мощным и усиливающимся влиянием на северные экосистемы хозяйственной деятельности человека. Ихтиологи становятся свидетелями больших экологических сдвигов в водоемах, причем оказывается, что для анализа и построения возможного прогноза не хватает не только данных о первых этапах таких изменений, но нет и характеристики первоначального, исходного состояния системы. Идеи мониторинга еще только начинают проникать в ихтиологические исследования. К сожалению, подобного рода экологических ошибок довольно много [Дажо, 1975; Николаев, 1979; Решетников, 1979а].

И в заключение хотелось бы отметить еще один аспект — это охрана водных ресурсов и рыбных богатств. Давно подмечено, что сохранить исчезающий вид, взятый в отдельности, очень трудно, для этого необходимо охранять всю экосистему. Охрана природных экосистем оправдывается многими научными, экономическими и даже эстетическими причинами. Сохранение красивого ландшафта с прекрасной чистой водой и замечательными видами си-

говых[1] и лососевых рыб в этом отношении столь же оправданно, как и сохранение памятников старины. Сохранение естественной структуры сообществ лососевидных рыб является главной задачей в отношении прогнозирования будущей судьбы северных и высокогорных экосистем.

Таким образом, учитывая ведущую роль сиговых рыб в создании ихтиомассы в северных экосистемах и принимая во внимание три основные формы их хозяйственного использования (промысел, акклиматизация и товарное выращивание), можно дать общую оценку потенциальных возможностей сиговых рыб и наметить перспективные пути ведения сигового хозяйства.

1. Промысел в северных водоемах при существующих его формах приближается к максимально возможному пределу изъятия, и вряд ли можно рассчитывать на резкое увеличение уловов, поскольку все меньше остается необлавливаемых водоемов, а существующие нормы вылова приближаются к годовому приросту продукции и в некоторых случаях даже превосходят их. Подсадка молоди — один из возможных путей увеличения уловов, особенно в тех водоемах, где нарушается естественное воспроизводство.

2. Акклиматизация не дает существенного прироста продукции, но заменяет малоценные виды на ценные виды сиговых рыб, часто для заселения используются такие водоемы, где раньше вообще не было промыслового лова рыбы. В сочетании с удобрением и при использовании искусственных кормов выход продукции может быть увеличен.

3. Товарное выращивание сиговых рыб, рыбоводство или иные формы интенсификации — единственно возможный путь увеличения продукции сиговых рыб. Это создание специальных товарных хозяйств как на уже существующих, так и на вновь возникающих водоемах. Использование принципа эксплуатации молодых экосистем, в которых основная энергия идет на прирост продукции и использование принципа поликультуры, позволяет получать большой выход продукции. Так, по данным Г. Д. Титовой [1978], подселение сеголетков пеляди дает выход дополнительной продукции порядка 24 кг/га, товарное выращивание сеголетков пеляди — 30 кг/га; трехлетнее выращивание в поликультуре сиговых с применением удобрений — 97 кг/га и однолетнее подращивание двухгодовиков карпа и сеголетков пеляди с кормами и удобрениями — 253 кг/га (из них около 60 кг/га на пелядь). Несомненно, заслуживает внимания опыт выращивания сиговых рыб в садках в водохранилищах, в естественных водоемах, особенно в зоне действия теплых вод (атомные электростанции в Заполярье, водоемы-охладители ТЭС, геотермальные воды).

Подводя итоги, можно отметить, что решение конкретных рыбохозяйственных задач тесно связано с разработкой общих теоретических вопросов экологии и систематики сиговых рыб.

[1] В «Красной книге» из сиговых рыб уже зафиксировано два вида, можно считать, две внутривидовые формы вида *C. artedii* из Великих озер.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной книге мы пытались изложить главные современные вопросы экологии и систематики сиговых рыб, связанные с их большой изменчивостью и полиморфизмом. Факты излагались на единой методической основе, и им давалась собственная трактовка. Как и всякое обобщение, проведенное с любой доступной исследователю степенью точности, такая сводка может содержать спорные положения, порой не совпадающие с традиционными представлениями ихтиологов. Однако мы взяли на себя смелость сделать некоторые теоретические обобщения, так как, с нашей точки зрения, четко сформулированные положения, даже если они недостаточно обоснованы, должны послужить началом будущих исследований, выполненных на более высоком уровне, способствуя тем самым развитию науки.

Эти спорные вопросы касаются современного статуса сиговых рыб в системе подотряда лососевидных, таксономического ранга европейской и сибирской ряпушек, некоторых вопросов внутривидовой структуры. В процессе расселения особей вид распадается на более или менее обособленные популяции; в условиях частичной пространственной и экологической изоляции некоторые популяции вида дифференцируются на экологические формы и подвиды. У сиговых рыб это подразделение даже на самых ранних этапах поддерживается репродуктивной изоляцией по срокам и местам нереста. Целостность таких систем поддерживается панмиксией, а границы определяются генетическими и экологическими барьерами. Сложность структуры вида у некоторых сиговых рыб мы связываем в первую очередь с особенностями питания и рассматриваем их как адаптацию к условиям обитания в изменчивых условиях северных водоемов. В этом плане большая изменчивость и полиморфизм сиговых рыб вместе с их эврифагией трактуются как основные эволюционные пути в этой группе рыб.

Поэтому, заканчивая рассмотрение круга вопросов по экологии и систематике сиговых рыб, необходимо кратко остановиться на дальнейших задачах, которые порой перерастают не только в общеихтиологические, но и общебиологические.

Прежде всего необходимо уделить самое серьезное внимание разработке методик ихтиологических работ. Именно здесь часто кроются многие ошибки как в сборе материала, так и в трактовке и в обработке полученных данных. Одной из первоочередных за-

дач следует считать разработку методов оценки абсолютной численности рыб в водоемах, поскольку многие выводы строятся на численности, биомассе и продукции. В наше время не приходится рассчитывать на универсальное применение какого-либо одного метода исследования. Часто для решения проблемы исследователь обязан применять целую серию методических приемов из разных областей науки. Вопросы экологии и систематики нередко решаются с привлечением биохимических и генетических методик, с использованием современных методов математического анализа при обработке исходных данных. Весьма актуальными становятся комплексные исследования с привлечением специалистов разного профиля.

Естественно, что решение любой научной проблемы должно учитывать запросы практики. Автор глубоко убежден, что наука может оказать действенную помощь практике лишь путем новых теоретических обобщений и новых приемов анализа эмпирических данных. Поэтому исходя из этих соображений мы старались разработать теоретическую основу принципиальных вопросов экологии и систематики рыб, понимая, что лишь серьезный теоретический анализ любой проблемы даст в дальнейшем должный практический эффект. Вместе с тем многие вопросы, в частности экосистемный подход в оценке дальнейшей судьбы лососевых и сиговых сообществ и оценка продуктивности северных экосистем, могут уже сегодня послужить основой для разработки конкретных рыбохозяйственных мероприятий; представления о структуре вида и родственных связях сиговых рыб являются практической основой для выбора стратегии и тактики рыболовства в условиях северных водоемов.

В настоящее время все формы ведения сигового хозяйства можно свести к трем главным: промысел, акклиматизация в новые водоемы и товарное выращивание. Промысел во многих северных водоемах при существующих его экстенсивных формах приближается к максимально возможному пределу изъятия, и вряд ли можно рассчитывать на резкое увеличение уловов, поскольку все меньше остается необлавливаемых водоемов, а существующие нормы вылова приближаются к годовому приросту продукции. Один из возможных путей управления — взять в свои руки нарушенное воспроизводство сигов и создать благоприятные условия для их роста и созревания. Акклиматизация сигов, как правило, редко дает существенный прирост продукции экосистемы, но позволяет перестраивать пищевые цепи в водоеме и иметь на выходе высококачественный продукт в виде ценных промысловых рыб (пелядь, ряпушка, сиг, муксун, чир). Товарное выращивание и озерные хозяйства, пожалуй, единственно возможный путь увеличения продукции сиговых рыб. Использование принципа молодых экосистем, когда основная часть поступающей энергии идет на прирост продукции, и применение принципа поликультуры позволяют получать на выходе высокую рыбопродукцию.

Широкий круг вопросов встает перед рыбным хозяйством в связи с использованием теплых вод (атомные электростанции в Заполярье, водоемы-охладители ТЭС, геотермальные воды).

Охватывая весь широкий круг рыбохозяйственных вопросов в целом, приходится констатировать, что решение конкретных практических задач зависит от степени разработки общих теоретических вопросов. Это особенно четко проявляется при рассмотрении методов экологического прогнозирования и управления экосистемами. Вопросы дальнейшей судьбы северных экосистем и разработка возможных мер управления ими, несомненно, должны стать ведущими в экологических исследованиях в ближайшее время. В конечном итоге мы выходим на общую проблему взаимоотношений человека и биосферы.

Новые вопросы требуют проведения серии долгосрочных наблюдений в природе (мониторинг) и широкого проведения больших экологических экспериментов в природе. Отметим, что сама хозяйственная деятельность человека ставит неповторимые биологические эксперименты в широком масштабе, и надо быть готовым их использовать. Это и исследования по формированию фауны вновь создаваемых водохранилищ, проблема эвтрофикации водоемов, круг вопросов, связанных с «тепловым загрязнением» северных озер, и многие другие, когда в природе возникают новые экологические ситуации и необходимо дать прогноз возможных изменений экосистемы.

Несомненно, что такие же задачи стоят не только перед советскими учеными, но и перед исследователями многих стран мира.

ЛИТЕРАТУРА

Агапов И. Д. Рыбы и рыбный промысел Анадырского лимана.— Труды Науч.-исслед. ин-та полярн. землед. и пром. хоз-ва, 1941, вып. 16, с. 73—113.

Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Наука, 1963. 247 с.

Александрова Е. Н., Кузнецов В. В. Дифференциация муксуна р. Лены. I. Морфометрическая характеристика четырех форм муксуна.— Вестн. МГУ. Биология, почвовед., 1972а, № 4, с. 8—15.

Александрова Е. Н., Кузнецов В. В. Дифференциация муксуна р. Лены. 2. Корреляционные системы, выбор информативных признаков и морфологическое сравнение форм.— Вестн. МГУ. Биология, почвовед., 1972б, № 4, с. 15—23.

Алешин Г. В. Материалы по сигу и ряпушке, акклиматизированным в озерах Урала.— Труды Уральск. отд-ния ВНИОРХ, 1939, т. 1, с. 142—178.

Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1974. 247 с.

Амстиславский А. З. Возрастные изменения относительного веса сердца на примере двух популяций сига-пыжьяна.— В кн.: Материалы Отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии позвоночных животных Ин-та экологии растений и животных Уральск. фил. АН СССР. Свердловск, 1968, с. 40—41.

Амстиславский А. З. Морфология и экология чира рек Таз и Пур.— Труды Ин-та экологии раст. и животн. Уральск. науч. центра АН СССР, 1976, вып. 99, с. 60—72.

Амстиславский А. З., Владычевская Н. С., Кедрова О. С. Морфоэкологические особенности и строение ДНК двух популяций чира.— В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 3.

Андреев В. Л. Автоматическая классификация биологических объектов, составляющих неоднородную совокупность.— В кн.: Управление и информация. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971, вып. 1, с. 76—81.

Андреев В. Л., Решетников Ю. С. Применение ЭВМ для морфологического анализа сиговых рыб.— В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 4—5.

Андреев В. Л., Решетников Ю. С. Исследование внутривидовой и морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа.— Вопр. ихтиол., 1977, т. 17, вып. 5, с. 862—878.

Андреев В. Л., Решетников Ю. С. Анализ состава пресноводной ихтиофауны северо-восточной части СССР на основе методов теории множеств.— Зоол. журн., 1978а, т. 57, вып. 2, с. 165—175.

Андреев В. Л., Решетников Ю. С. Использование ЭВМ для распознавания симпатрических форм сига р. Анадырь.— В кн.: Систематика и экология пресноводных организмов Северо-Востока Азии. Владивосток, 1978б, с. 123—135. (Труды Биол.-почв. ин-та. Нов. сер.; т. 49(152).

Андреев В. Л., Решетников Ю. С. Анализ фенотипической изменчивости географически отдаленных популяций одного вида.— В кн.: Математические методы в экологии и географии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978в, с. 98—110.

Андриашев А. П. Рыбы северных морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.
Аннилова В. И. О систематическом положении баунтовской ряпушки (р. Витим).— Докл. АН СССР, 1956, т. 111, № 4, с. 898—900.
Аннилова В. И. Влияние температуры на половое созревание баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* (Muchomedijarov).— Докл. АН СССР, 1959, т. 129, № 5, с. 1162—1164.
Аннилова В. И. Развитие воспроизводительной системы у сига с ранневесенним нерестом в новых условиях обитания.— Вопр. экологии, 1962, т. V, с. 7.
Аннилова В. И. Передифференцировка пола у баунтовских сигов *Coregonus lavaretus baunti* (Muchomedijarov) под влиянием экологических условий.— Вопр. ихтиол., 1965, т. 5, вып. 1, с. 207—209.
Аннилова В. И. О систематическом положении баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* (Muchomedijarov).— Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 62, с. 129—140.
Антонов А. С. О специфичности первичных структур ДНК хордовых животных.— В кн.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М.: Изд-во МГУ, 1972, с. 237—249.
Анчутин В. М. О нахождении судака *Lucioperca lucioperca* (L.) в бассейне Тазовской губы.— Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 3, с. 556—557.
Баранов И. В. Классификация озер Карело-Кольской лимнологической области.— В кн.: Рыбное хоз-во Карелии, 1957, вып. 7, с. 180—193.
Баранов Ф. И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства.— Изв. Отд. рыбовод. и науч.-промысл. исслед., 1918, т. 1, вып. 1, с. 84—128.
Барсуков В. В. О возрасте обского муксуна.— Докл. АН СССР, 1950, т. 74, № 6, с. 1131—1134.
Барсуков В. В. Рыбы бухты Провидения и сопредельных вод Чукотского полуострова.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1958, т. 25, с. 130—163.
Барсуков В. В. О возрасте обского муксуна и о некоторых теоретических вопросах.— Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 10, с. 1525—1529.
Барсуков В. В. О зависимости темпа роста особей в поколениях.— Бюл. Ин-та биол. водохранилищ, 1961, № 11, с. 37—41.
Барсуков В. В., Световидов А. Н. Изменение длины и пропорций тела рыб при фиксации.— Вопр. ихтиол., 1966, т. 6, вып. 3, с. 468—476.
Бартлет М. С. Многомерная статистика.— В кн.: Теоретическая и математическая биология. М.: Мир, 1968, с. 221—246.
Бейли Н. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 1970. 326 с.
Белозерский А. Н. Нуклеиновые кислоты и их связь с эволюцией, филогенией и систематикой организмов. Ташкент: Фан, 1969. 38 с.
Белых Ф. И. Озеро Лама и его рыбохозяйственное использование.— Труды Ин-та полярн. землед. Сер. Пром. хоз-во, 1940, вып. 11, с. 73—100.
Беляева К. И. Экологические и биологические особенности крупных ряпушек из озер Карельской АССР: Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1953. 21 с.
Белянина Т. Н., Макарова Н. П. Некоторые закономерности распределения жира в организме рыб в связи с созреванием гонад.— В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, с. 42—46.
Белянина Т. Н. Сезонные изменения жирности беломорской корюшки в связи с созреванием гонад.— В кн.: Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1966, с. 156—180.
Берг Л. С. Список рыб Колымы.— Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук. СПб., 1908, т. XIII, с. 69—107.
Берг Л. С. Рыбы бассейна Амура.— Зап. Акад. наук (8) по физ.-мат. отд., 1909, т. XXIV, № 9, с. 3—270.
Берг Л. С. К вопросу об изменчивости у сигов.— Ежегодн. Зоол. музея Акад. наук, 1915, т. XX, № 4, с. 631—634.
Берг Л. С. Рыбы бассейна Хатанги.— В кн.: Матер. Комиссии АН СССР по изучению Якутской АССР, 1926, вып. 2, с. 1—22.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1932. Т. 1. 543 с.
Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1933. Т. 2. 850 с.
Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. I. 466 с.
Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. III, с. 1195—1315.
Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1955, т. XX, с. 7—265.
Берг Л. С. Обзор распространения пресноводных рыб Европы.— В кн.: Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1962, т. 5, с. 238—319.
Берг Л. С., Правдин И. Ф. Рыбы Кольского полуострова.— Изв. ВНИОРХ, 1948, т. XXVI, вып. 2, с. 3—24.
Березовский А. И. О сиговых (*g. Coregonus*) реки Енисея.— Труды Сиб. ихтиол. лаб. Красноярск, 1924, т. 2, вып. 1, с. 81—97.
Блэкит Р. Э. Морфометрический анализ.— В кн.: Теоретическая и математическая биология. М.: Мир, 1968, с. 247—273.
Болотова Т. Т. Динамика жирности сига-лудоги *Coregonus lavaretus ludoga* Poljakow Ладожского озера в связи с созреванием гонад.— Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 5, с. 916—922.
Болотова Т. Т. Размерно-возрастная характеристика и рост сига-лудоги Ладожского озера.— Изв. ГосНИОРХ, 1977а, т. 116, с.
Болотова Т. Т. О плодовитости и нересте сига-лудоги Ладожского озера.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1977б, № 19, с. 40—45.
Большие озера Кольского полуострова / Под ред. Л. Ф. Форш, В. Г. Драбкова. Л.: Наука, 1975. 350 с.
Борисов П. Г. Рыбы реки Лены.— Труды Комиссии АН СССР по изучению Якутской АССР. Л., 1928, т. IX, с. 1—181.
Будниченко В. А. Распределение и состав стада волжского осетра в Волгоградском водохранилище.— Вопр. ихтиол., 1965, т. 5, вып. 4, с. 657—661.
Букирев А. И. К географической изменчивости пеляди (*Coregonus peled* (Gmelin).— Изв. Пермск. биол. ин-та, 1938, т. 2, № 7/8, с. 221—255.
Бурмакин Е. В. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin) бассейна Гыданского залива.— Труды Науч.-исслед. ин-та полярн. землед., животновод. и промысл. хоз-ва, 1941а, вып. 15, с. 89—117.
Бурмакин Е. В. Кормовые ресурсы Гыданского залива и близлежащих водоемов.— Труды Науч.-исслед. ин-та полярн. землед., животновод. и промысл. хоз-ва, 1941б, вып. 15, с. 159—177.
Бурмакин Е. В. Рыбы островов Советской Арктики.— Труды Аркт. ин-та, 1957, т. 205, с. 127—151.
Буяновская А. А. Проблема антропогенного эвтрофирования в Академии наук СССР.— В кн.: Антропогенное эвтрофирование природных вод. Черноголовка: АН СССР; 1977, т. 1, с. 7—12.
Бэр К. М. Материалы для истории рыболовства в России и принадлежащих ей морях.— Цит. по кн.: Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 5—23.
Бэр К. М. Рыболовство в Чудском и Псковском озерах и в Балтийском море.— В кн.: Исследования о состоянии рыболовства в России. СПб., 1860, т. 1, с. 21—22, 25—30.— Цит. по кн.: Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 24—29.
Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: Линнеевский вид как система. М.: Наука, 1967, с. 5—84.
Варпаховский Н. А. Рыбы Телецкого озера.— В кн.: Ежегодник Зоол. музея Акад. наук. СПб., 1900, т. 5, с. 412—427.
Васильев В. П. Хромосомные наборы некоторых лососевых рыб Камчатки в связи с их систематическим положением: Автореф. канд. дис. М.: МГУ, 1975. 25 с.

Васнецов В. В. Этапы развития системы органов, связанных с питанием у леща, воблы и сазана.— В кн.: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 233—253.

Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953а, с. 207—217.

Васнецов В. В. О закономерностях роста рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953б, с. 218—226.

Венглинский Д. Л. Особенности биологии пеляди.— *Coregonus peled* (Gmelin) из озер Вилюйской низменности.— Вопр. ихтиол., 1963, т. 3, вып. 3, с. 477—489.

Венглинский Д. Л. Условия питания сиговых рыб в бассейне реки Северной Сосьвы.— Труды Ин-та экол. раст. и животн. Уральск. науч. центра АН СССР. Свердловск, 1976, вып. 99, с. 3—11.

Викторовский Р. М. Хромосомные наборы пеляди и баунтовского сига.— Цитология, 1964, т. VI, вып. 5, с. 636—638.

Викторовский Р. М. Сравнительная кариология, эволюция и видообразование у гольцов рода *Salvelinus*.— В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 16—19.

Викторовский Р. М., Максимова Т. Г. Хромосомный набор амурского сига и некоторые вопросы эволюции кариотипа сигов.— Цитология, 1978, т. 20, № 8, с. 967—970.

Винберг Г. Г. Итоги исследований пресноводных сообществ всех трофических уровней.— В кн.: Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1976, вып. 2, с. 145—157.

Владимирская М. И. Сиги бассейна озера Имандры.— Вопр. ихтиол., 1956, вып. 6, с. 136—148.

Вовк Ф. И. Нельма р. Оби.— Труды Сиб. отд-ния ВНИОРХ, 1948а, т. VII, вып. 2, с. 1—80.

Вовк Ф. И. Нельма р. Енисея.— Там же, 1948б, т. VII, вып. 2, с. 81—109.

Волгин М. В., Лобовикова Л. Н. Чир реки Енисея — *Coregonus nasus* (Pallas).— Изв. ВНИОРХ, 1958, т. 44, с. 190—196.

Волобуев В. В. Систематика и экология нейвы *Salvelinus neiva* (Taranetz) оз. Угинского (бассейн р. Охты).— Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 6, с. 989—999.

Волошенко Б. Б. Морфологическая характеристика сеголетков чира *Coregonus nasus* (Pallas), выращенных в прудах Литовской ССР.— Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов, 1972, № 10, с. 3—7.

Воробьева Н. Б., Фролова Л. И. Акклиматизация сиговых в озерах Северного Казахстана.— Рыбн. хоз-во, 1976, № 9, с. 20—22.

Вотинов Н. П. Половое созревание муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) в условиях перерыва нерестовой миграции.— Докл. АН СССР, 1960, т. 134, № 3, с. 699—701.

Вотинов Н. П. Муксун как объект искусственного разведения и акклиматизации.— Труды Обь-Тазовского отд-ния ВНИОРХ, Тюмень, 1963, т. III, с. 115—137.

Вышегородцев А. А. Сиговые бассейна р. Юрибей.— В кн.: Биология и биофизика. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1974а, с. 16—21.

Вышегородцев А. А. Биология чира бассейна реки Юрибей.— Труды Ин-та биологии и биофизики при Томск. ун-те, 1974б, т. 4, с. 113—118.

Гальцова М. З. Ряпушка (*Coregonus albula* L.) озера Нарочь.— Учен. зап. Белорус. ун-та. Сер. биол., 1953, вып. 17, с. 96—108.

Гальцова М. З. Ряпушка Чудского озера.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 83, с. 77—88.

Герд С. В. Особенности питания подвидов *Coregonus* lavaretus Онежского озера.— Труды Карельск. НИОРХ, 1951, т. III, с. 89—94.

Гиляров А. М., Горелова Т. А. Корреляция между трофической структурой, видовым разнообразием и биомассой зоопланктона северных озер.— Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 1, с. 25—38.

Гинзбург А. С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии. М.: Наука, 1968. 358 с.

Гладкова З. И. Возраст и темпы роста сибирского сига низовьев р. Обь.— Труды Сибирск. науч. рыбохоз. станции, 1930, т. V, вып. 1.

Головков Г. А. Итоги первых лет акклиматизации пеляди в водоемах Европейской части СССР.— В кн.: Труды 5-й научной конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. 1957. Минск: изд-во Белорус. ун-та, 1959, с. 123—129.

Горбунова З. А., Дмитриенко Ю. С., Дмитриенко Ю. Ю., Носатова Г. М., Стерлигов А. В. Сравнительная морфология сиговых, акклиматизируемых в водоемах Карелии.— В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 21—22.

Гордеева Л. Н. Особенности зоопланктона Норильских озер в связи с их географическим положением.— В кн.: Вопросы экологии. М.: Высшая школа, 1962, т. 5, с. 37—39.

Горностаева Н. Н. Биологическая характеристика сига нижней Печоры (*Coregonus* lavaretus pidschian Gmelin).— В кн.: Материалы рыбохоз. исследов. Северного бассейна. Мурманск, 1967, вып. 9, с. 27—31.

Горшкова Г. В., Горшков С. А. Хромосомные наборы рас нерки озера Азабачьего (Камчатка).— Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 9, с. 1382—1384.

Грабар П., Буртэн П. Иммуноэлектрофоретический анализ. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. 209 с.

Грандилевская-Дексбах М. Л. Питание чудского сига, рипуса и их гибридов, акклиматизированных в озерах Урала.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 39, с. 181—207.

Грачев Л. И., Тиллер О. О. Валек Камчатки.— Вопр. ихтиол., 1980, т. 19, вып. 20.

Грезе В. Н. Продуктивность реки Енисея и возможности ее повышения.— В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1959, с. 243—248.

Гримальский В. Л., Поздняков Ю. Ф. Выращивание сиговых рыб в прудах Молдавии.— Труды Кишиневск. сельскохоз. ин-та, 1955, т. 5, с. 39—77.

Гудвил С. Методологическая ошибка систематиков-ихтиологов.— Вестн. рыбопромышленности, 1915, № 12, с. 675—680.

Гундризер А. Н. К систематике тугунов Сибири.— В кн.: Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Западной Сибири. Новосибирск, 1969, с. 16—29.

Гундризер А. Н. Рыбы Тувинской АССР: Автореф. докт. дис. Томский гос. ун-т, 1975, 48 с.

Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.

Данилевский Н. Я. Исследования о состоянии рыболовства в России. Т. VI. Рыбные и звериные промыслы на Белом и Ледовитом морях. СПб., 1862—1865.— Цит. по кн.: Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 34—52.

Даниленко Л. А. Биология и численность семги реки Волонги: Автореф. канд. дис. Л., 1965. 21 с.

Данильченко П. Г. Надотряд Teleostei, костистые рыбы.— В кн.: Основы палеонтологии: Бесчелюстные рыбы. М.: Наука, 1964, с. 396—472.

Дашдорж А. Распределение и происхождение рыб Монголии.— Эрдэм шинжилгээний бичиг, 1976, № 4 (58), с. 5—40.

Димовска А. Хромосомска гарнитура на популациите на охридеката пастрмска *Salmo letnica* Karaman.— Годишен. зб. природно-матем. фак. унив. Скопје, 1959, т. 12, № 7, с. 117—135.

Дислер Н. Н. Эколого-морфологические особенности развития осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Амура.— Труды Всесоюз. конф. по вопр. рыбн. хоз-ва, вып. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 354—362.

Дормидонтов А. С. Муксун Лены — комплекс родственных рас.— В кн.: Биол. проблемы Севера. VI Симпозиум: Тез. докл. Якутск, 1974, вып. 2, с. 51—55.

Дорофеева Е. А. Кариологическое обоснование систематического положения

каспийского и черноморского лососей (*Salmo trutta caspius* Kessler, *S. trutta* labrax Pallas).— Вопр. ихтиол., 1965, т. 5, вып. 1, с. 38—45.

Дорофеева Е. А. Хромосомные комплексы севанских форелей *Salmo ischchan* в связи с кариосистематикой лососевых.— Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 2, с. 248—253.

Дорофеева В. А. Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевых рыб.— В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 1974 г.: Тез. докл. Л.: Наука, 1975а, с. 10—11.

Дорофеева В. А. Систематические отношения лососей рода *Salmo*.— Зоол. журн., 1975б, т. 54, вып. 4, с. 583—589.

Дорофеева Е. А. Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевидных рыб.— В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977, с. 86—96.

Дрягин П. А. Рыбные ресурсы Якутии.— В кн.: Труды Совета по изучению производительных сил Якутской АССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1933а, вып. 5, с. 3—94.

Дрягин П. А. Белозерская ряпушка и вопросы акклиматизации сигов в Белом озере.— Изв. ВНИОРХ, 1933б, т. 16, с. 22—39.

Дрягин П. А. Размеры рыб при наступлении половозрелости.— Рыбное хозво, 1934, № 4, с. 24—30.

Дрягин П. А. О яловости у рыб.— Информ. сб. Консульт. бюро ВНИОРХ, 1940, № 4, с. 9—13.

Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1949, т. 28, с. 3—113.

Дрягин П. А., Пирожников П. Л., Покровский В. В. Полиморфизм сиговых рыб (Coregoninae) и его биологическое и рыбохозяйственное значение.— Вопр. ихтиол., 1969а, т. 9, вып. 1, с. 14—25.

Дрягин П. А., Пирожников П. Л., Покровский В. В. Вопросы филогении сиговых (Coregoninae): Тез. докл. на VIII сессии Ученого совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Петрозаводск, 1969б, с. 90—92.

Дрягин П. А., Пирожников П. Л., Покровский В. В. Сезонность в росте сиговых рыб и факторы ее определяющие.— В кн.: Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Минск: высшая школа, 1973, с. 173—181.

Дулмаа А. К биологии *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) из озер Дархатской котловины.— В кн.: Природные условия и ресурсы Прихубсугулья.— Труды Советско-Монгольской комплексн. экспед. Иркутск; Улан-Батор, 1973, вып. 2, с. 439—467.

Европейцева Н. В. Морфологические черты постэмбрионального развития сигов.— Труды Лабор. основ рыбоводства. Л., 1949, с. 229—249.

Ермохин В. Я. Изменчивость числа позвонков в нерестовой части популяции малотычинкового сига-бентофага *Coregonus lavaretus* (L.) Кольского полуострова.— Вопр. ихтиол., 1974, т. 14, вып. 6, с. 955—967.

Есипов В. К. О пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) из озер Большеземельской тундры.— Зоол. журн., 1938, т. 17, вып. 2, с. 303—314.

Есипов В. К. О щокуре *Coregonus nasus* (Pallas) Гыданского залива.— Труды Науч.-исслед. ин-та полярн. земледел., животновод. и промысл. хоз-ва. Сер. Промысл. хоз-во, 1941а, вып. 15, с. 119—130.

Есипов В. К. Ряпушка (*Coregonus sardinella* Valenciennes) северной части Обской губы и Гыданского залива.— Там же, 1941б, вып. 15, с. 7—36.

Желтенкова М. В. Межвидовые и внутривидовые взаимоотношения бентосоядных рыб Азовского моря.— Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 3, с. 545—561.

Жуков В. В. Антигенные связи некоторых видов рода *Coregonus*.— Вопр. ихтиол., 1974, т. 14, вып. 4, с. 558—565.

Зайцев А. В. Изучение структуры и функции щитовидной железы у самок малотычинкового лапландского сига (*Coregonus lavaretus* (L.)) при ежегодном и неежегодном икрометании.— Докл. АН СССР, 1971, т. 198, вып. 5, с. 1229—1231.

Зверева О. С. Бентос и общие вопросы гидробиологии Вашуткиных озер.— В кн.: Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, 1966, с. 112—136.

Зверева О. С., Кучина Е. С., Остроумов Н. А. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1953, с. 3—229.

Золотавина Л. А., Мухачев И. С. Причина появления дополнительных колец на чешуе пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) и чира *Coregonus nasus* (Pallas).— Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 1, с. 171—176.

Зотин А. И. Относительная плодовитость рыб и размеры яиц.— Вопр. ихтиол., 1961, т. 1, вып. 2, с. 307—313.

Зотин А. И. Относительная плодовитость (определение, приспособительное изменение).— Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 1, с. 182—184.

Иванова В. Е. Особенности гаметогенеза ряпушки в условиях севера Якутии.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974, вып. 2, с. 49—51.

Ивлев В. С. Метод оценки популяционной плодовитости рыб.— Труды Латв. отд-ния ВНИРО, 1953, вып. 1, с. 37—42.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 251 с.

Игнатьев В. А. Биология чира реки Надым.— В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972, с. 242—243.

Игнатьев В. А. К вопросу внутривидовой дифференциации чира Сибири.— В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976а, с. 42—43.

Игнатьев В. А. Морфологические особенности омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas) р. Индигирка.— В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976б, с. 43—44.

Изъюрова В. К. Зоопланктон и бентические ракообразные озерно-речной системы бассейна р. Верхней Адзьвы.— В кн.: Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, 1966, с. 37—50.

Иоганзен Б. Г. Этюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. I. Зоогеография Сибири и место в ней бассейна р. Оби.— Учен. зап. Томск. ун-та, 1946, № 1, с. 26—27.

Ирискин Н. Т. Электрофоретический анализ белков сыворотки крови пеляди, чира и муксуна, акклиматизируемых в Ленинградской области.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1972, № 10, с. 8—12.

Ирискин Н. Т. Электрофоретический анализ белков сыворотки крови ряпушки и рипуса Ладожского озера.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 92, с. 136—140.

Ирихимович А. И. Особенности роста чудского сига в прудах Молдавии в связи с его акклиматизацией.— Изв. Молд. филиала АН СССР, 1957, № 8 (41), с. 83—100.

Ирихимович А. И., Статова М. П., Кубрак И. Ф. Половой цикл самок чудского сига, акклиматизируемого в прудах Молдавии.— Труды Ин-та биол. Молд. филиала АН СССР, 1960, т. 2, № 2, с. 77—100.

Кагановский А. Г. Промысловые рыбы реки Анадырь и Анадырского лимана.— Вестн. Дальневост. филиала АН СССР, 1933, № 1/2, с. 137—139.

Кайданова Т. И. Сравнительный кариологический анализ некоторых лососевых и сиговых рыб: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биохим. генетике, кариолог. полиморфизму и мутагенезу у рыб. Л.; 1978, с. 7.

Калашников Ю. Е. К морфобиологической характеристике тугуна системы р. Витим.— Изв. Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутск. ун-те, 1967, т. 205, с. 329—332.

Калашников Ю. Е. Многотычинковые сиги озера Орон системы реки Витим.— Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 4, с. 637—645.

Каневская Н. К., Попова О. А., Решетников Ю. С. О количестве и длине пилорических придатков в связи с характером питания на примере баренцевоморской трески.— В кн.: Материалы по экологии трески Северной Атлантики. М.: Наука, 1968, с. 89—95.

Канеп С. В. Метод последовательных корреляционных путей.— Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 12, с. 1851—1856.
Канеп С. В. Некоторые вопросы функциональной морфологии озерной пеляди *Coregonus peled* (Gmelin).— Вопр. ихтиол., 1971, т. 11, вып. 6, с. 975—986.
Канеп С. В. Рост, продуктивность и половое созревание сиговых рыб и водоемах Крайнего Севера СССР.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Якутск; 1974, вып. 2, с. 15—16.
Канеп С. В. Закономерности изменения продуктивности сиговых в водоемах различных физико-географических зон.— Рыбное хоз-во, 1975, № 1, с. 20—22.
Канеп С. В. Анализ изменчивости пластических, меристических и интерьерных признаков сиговых рыб (сем. Coregonidae).— Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 4, с. 610—623.
Карантонис Ф. Э., Кириллов Ф. Н., Мухомедияров Ф. Б. Рыбы среднего течения реки Лены.— Труды Ин-та биол. Якутск. филиала АН СССР, 1956, вып. 2, с. 3—142.
Кириллов Ф. Н. Сибирская ряпушка — *Coregonus sardinella* Val.— В кн.: Любите и охраняйте природу Якутии. Якутск, 1967, с. 188—194.
Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.
Кириллов Ф. Н., Тяптиргянов М. М., Кириллов А. Ф. Промысловые и популяционные аспекты рыб Вилюйского водохранилища.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974, вып. 2, с. 60—67.
Кирпичников В. С. Биохимический полиморфизм и процессы микроэволюции у рыб.— В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л.: 1973, с. 7—23.
Кирпичников В. С. К вопросу об эволюции кариотипа рыбообразных и рыб.— Усп. соврем. биол., 1974, т. 78, вып. 3, с. 404—422.
Кирсипуу А. О связи белковой системы сыворотки крови с обменом веществ у некоторых пресноводных рыб.— В кн.: Гидробиология и рыбное хозяйство внутренних водоемов Прибалтики. Таллин: Валгус, 1969, с. 251—256.
Китаев С. П. Морфоэкологическая структура вида *Coregonus lavaretus* L.— В кн.: Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1976, с. 42—46.
Китаев С. П. Зависимость ихтиомассы озер бассейна Балтийского моря от лимнологических показателей.— В кн.: XIX науч. конф. по изучению и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии: Тез. докл. Минск: 1977, с. 71—72.
Кифа М. И. Морфология двух форм ленка (род *Brachymystax,* сем. Salmonidae) из бассейна Амура и их систематическое положение.— В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 142—156.
Клейменов И. Я. Пищевая ценность рыбы. М.: Пищевая пром-сть, 1971. 150 с.
Клюканов В. А. Морфологические основы систематики корюшек рода *Osmerus* (Osmeridae).— Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 1, с. 99—109.
Клюканов В. А. Положение корюшковых в системе отряда Salmoniformes.— Вопр. ихтиол., 1975а, т. 15, вып. 1, с. 3—20.
Клюканов В. А. Систематика и родственные отношения корюшек родов *Osmerus* и *Hypomesus* (Osmeridae) и их расселение.— Зоол. журн., 1975б, т. 54, вып. 4, с. 590—596.
Клюканов В. А. Происхождение, расселение и эволюция корюшковых (Osmeridae).— В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977, с. 13—28.
Кожевников Г. П. Тугун (*Coregonus tugun lenensis* Berg) р. Вилюя.— Вопр. ихтиологии, 1960, вып. 14, с. 22—28.
Кожин Н. И. Питание сигов Шальской губы и Онежского озера.— Труды Карельск. науч.-исслед. рыбохоз. станции, 1935, т. 1, с. 359—370.
Коломин Ю. М. Экология сига-пыжьяна из реки Надым.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Якутск, 1977, вып. 2, с. 86—89.
Коновалов С. М. Особенности паразитофауны щуки р. Пенжины.— Паразитология, 1967, т. 1, № 6, с. 539—546.

Коновалов С. М. Зоогеографический анализ паразитофауны рыб Тихоокеанской провинции.— Паразитология, 1969, т. 3, № 4, с. 331—339.

Конрадт А. Г. Развитие воспроизводительной системы чудского сига в прудах Молдавии.— Изв. Молд. филиала АН СССР, 1956, № 2, с. 97—129.

Константинов А. С., Никольский Г. В., Поддубный А. Г., Романенко В. И., Строганов Н. С., Яковлева А. Н. Рыбопродуктивность волжских водохранилищ и пути ее повышения в условиях комплексного использования водных ресурсов.— Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 2, с. 233—246.

Кончина Ю. В. Питание сигов и хариусов в районе Ушканьих островов оз. Байкал.— Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 3, с. 591—595.

Коровина В. М. Значение морфологических особенностей зародышей и личинок некоторых лососевидных для выяснения родственных отношений этих рыб.— В кн.: Всесоюз. конф. «Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития»: Тез. докл. Мурманск, 1974, с. 116—117.

Коровина В. М. Эмбриологические материалы, свидетельствующие о филогенетической близости корюшковых (Osmeridae) и аювых (Plecoglossidae).— В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977, с. 5—13.

Коровина В. М., Васильева Н. Е. Сравнительно-гистологическое исследование кишечника некоторых костистых рыб и использование этих материалов для уточнения их филогенетических связей.— В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 157—183.

Коровина В. М., Лебедева Л. И., Природина В. П. Морфологические особенности реципрокных гибридов чир × пелядь (*Coregonus nasus* (Pallas) × ×*C. peled* (Gmelin)). Сообщение 2. Остеологические материалы.— Вопр. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 3, с. 423—435.

Коровина В. М., Шустов Ю. А. Значение некоторых анатомо-гистологических особенностей кишечника хариусов для определения их положения в системе.— В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 51—55.

Коскова Л. А. Белозерская ряпушка *Coregonus sardinella vessicus* Drjagin в Саратовском водохранилище.— Вопр. ихтиол., 1977, т. 17, вып. 3, с. 545—548.

Костричкина Е. М. Суточный ритм питания и рационы некоторых бентосоядных рыб Рижского залива.— В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига: Звайгзне, 1974, № 10, с. 28—37.

Кошелев Б. В. Некоторые особенности половых циклов у рыб с синхронным и асинхронным ростом овоцитов в водоемах различных широт.— В кн.: Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1966; с. 79—92.

Кошелев Б. В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икрометания у рыб.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971, с. 186—218.

Кошелев Б. В. Особенности гаметогенеза и ритма размножения сигов (на примере *Coregonus lavaretus* (L.).— В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 58—60.

Кошелев Б. В. Эколого-морфологическое исследование гаметогенеза, половой цикличности и размножения рыб.— В кн.: Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М.: Наука, 1978, с. 10—42.

Красикова В. А. Морфологическая характеристика нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) Енисея.— Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 7, с. 1103—1106.

Красикова В. А. Тугун *Coregonus tugun* (Pallas) из норильских озер.— В кн.: Вопр. ихтиол., 1967, т. 7, вып. 4, с. 601—608.

Красикова В. А. Материалы по биологии сига-валька (*Coregonus cylindraceus* (Pallas et Pennant)) из Норильской озерно-речной системы.— Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 2, с. 377—380.

Красикова В. А., Сесягин С. М. Биология и промысел чира *Coregonus nasus* (Pallas) р. Пясины.— В кн.: Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. Красноярск, 1967, с. 231—245.

Крестьянникова Р. С. Питание некоторых сиговых рыб реки Пясины.— В кн.: Рыбное хозяйство Восточной Сибири. Красноярск, 1964, с. 161—169.

Кривобок М. Н. О роли печени в процессе созревания яичников салаки *Clupea harengus membras L.*— Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 3, с. 483—494.

Кривобок М. Н., Тарковская О. И. Связь между созреванием половых продуктов салаки и количеством жира в ее теле.— Труды Латв. отд-ния ВНИРО, 1957, вып. 2, с. 301—316.

Крогиус Ф. В. Материалы по возрасту и темпу роста сига оз. Имандры: Работы Мурман. биол. ст., 1926, т. II, с. 77—87.

Крогиус Ф. В. Сейдозерский сиг.— В кн.: Доклады и сообщения Общества изучения Мурманского края. 1928, вып. II, с. 97—103.

Крыжановский С. Г. Экологические группы рыб и закономерности их развития.— Изв. ТИНРО, 1948, т. 27, с. 4—414.

Крыжановский С. Г., Смирнов А. И., Соин С. Г. Материалы по развитию рыб р. Амура.— В кн.: Труды Амурск. ихтиол. эксп. М.: МОИП, 1951, с. 33—35.

Кубрак И. Ф. Особенности онтогенеза чудского сига, акклиматизируемого в прудах Молдавии.— В кн.: Вопросы экологии. М.: Высшая школа, 1962, т. V, с. 109—110.

Кудерский Л. А., Эрастова В. М. Материалы по питанию беломорского сига (*Coregonus lavaretus pidschian* u. *pidschianoides* Pravdin).— Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 3, с. 506—510.

Кузнецов В. В. Сравнительный анализ питания солоноватоводных сигов моря Лаптевых. II. Питание сигов в летне-осенний период в Оленекском заливе.— Вестн. МГУ. Сер. биол., 1971, № 6, с. 14—21.

Кузнецов В. В., Александрова Е. Н. Осенне-зимнее питание проходных сиговых рыб р. Лены.— Вестн. МГУ. Сер. биол., 1966, № 4, с. 43—48.

Кузьмин А. Н. Развитие воспроизводительной системы у самок чира (*Coregonus nasus* (Pallas)), выращиваемых в прудах и озерах Северо-Запада СССР.— Вопр. ихтиол., 1969, т. 9, вып. 2, с. 260—269.

Кузьмин А. Н., Крупкин В. З. Развитие воспроизводительной системы у самок муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) при выращивании их в водоемах Северо-Запада СССР.— Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 6, с. 1033—1042.

Куклин А. А. Особенности распределения популяции муксуна в низовьях Енисея.— В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 61—63.

Куликова Е. Б. Сиги Ямала.— Труды Ин-та океанологии АН СССР, 1960, т. XXXI, с. 111—143.

Куликова Н. И. Внутривидовая изменчивость кариотипов кеты (*Oncorhynchus keta* (Walbaum).— Вопр. ихтиол., 1971, т. 11, вып. 6, с. 1106—1111.

Куликова Н. И. Внутривидовая изменчивость остеологических признаков кеты *Oncorhynchus keta.*— Изв. ТИНРО, 1973, т. 87.

Кульбак С. Теория информации и статистика. М.: Наука, 1967. 364 с.

Куренков И. И. 1965. Зоогеография пресноводных рыб Камчатки.— В кн.: Вопросы географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1965, вып. 3, с. 25—34.

Куренков И. И., Остроумов А. Г. Нахождение ряпушки (*Coregonus sardinella* Val.) на Камчатке.— Вопр. ихтиол., 1965, т. 5, вып. 3, с. 558—560.

Кучина Е. С. Биологическая характеристика промысловых рыб Приусинского участка Печоры.— Труды Коми филиала АН СССР, 1971, № 22, с. 139—156.

Лапин В. И. Количество и качественный состав липидов различных органов и тканей речной камбалы *Platichtys flesus* Белого и Черного морей в период нереста.— В кн.: Экология морских организмов. М.: Изд-во МГУ, 1971, с. 48—50.

Лапин Ю. Е., Юровицкий Ю. Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости рыб.— Журн. общ. биол., 1959, т. 20, № 6, с. 439—446.

Лапицкий И. И. Овогенез и годичный цикл яичников у сига-лудоги.— Труды Лаборатории основ рыбоводства. Л., 1949, т. 2, с. 37—63.

Лебедев В. Г. Некоторые особенности размерно-возрастной изменчивости карликового сига *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin.— Вопр. ихтиол., 1975, т. 15, вып. 4, с. 740—742.

Лебедев В. Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. 402 с.

Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1967. 212 с.

Лебедева О. А. Эколого-морфологические особенности развития сиговых: Автореф. канд. дис. М.: МГУ, 1974. 20 с.

Лебедева О. А., Мешков М. М. Приспособительные особенности развития лососевидных рыб.— В кн.: Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Минск: Высшая школа, 1973, с. 194—197.

Леванидов В. Я. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова.— В кн.: Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток, 1976, с. 104—122.

Леме Ж. Основы биогеографии. М.: Прогресс, 1976. 309 с.

Летичевский М. А. Опыт определения численности белорыбицы и эффективность ее заводского разведения в условиях дельты и Нижней Волги.— Вопр. ихтиол., 1975, т. 15, вып. 4, с. 632—634.

Летичевский М. А. Пути повышения эффективности заводского воспроизводства и размножения белорыбицы в условиях дельты и Нижней Волги.— В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 77—81.

Лещинская А. С. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база для рыб.— Труды Салехард. стационара Уральск. филиала АН СССР, 1962, вып. 2, с. 3—75.

Лизенко Е. И. Содержание липидов в органах крупной ряпушки *Coregonus albula L.* в зависимости от некоторых экологических и физиологических факторов: Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1973. 21 с.

Лизенко Е. И., Сидоров В. С., Потапов О. И. Сезонные изменения липидного состава органов и тканей крупной ряпушки *Coregonus albula L.* Карелии.— Вопр. ихтиол., 1975, т. 15, вып. 3, с. 519—526.

Линдберг Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 334 с.

Линдберг Г. У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны.— Л.: Наука, 1971. 470 с.

Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период.— Л.: Наука, 1972. 492 с.

Линдберг Г. У., Дулькейт Г. А. Материалы по рыбам Шантарского моря.— Владивосток, 1929. 139 с.

Липская Н. Я. Об оценке энергетических трат на построение половых продуктов у рыб.— Вопр. ихтиол., 1967, т. 7, вып. 6, с. 1123—1126.

Лишев М. Н. Питание и пищевые отношения хищных рыб бассейна Амура.— В кн.: Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг. М.: МОИП, 1950, т. 1, с. 19—146.

Лобовикова А. А. Расовый состав омуля в Малом море (оз. Байкал).— Труды Сиб. отд-ния ГосНИОРХ, 1964, т. VIII, с. 289—297.

Лобовикова А. А. К биолого-промысловой характеристике нельмы р. Енисея.— В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972, с. 257—258.

Ловерн Д. А. Химия жиров и жировой обмен рыб.— В кн.: Биохимия рыб. М.: Изд-во иностр. лит., 1953, с. 70—88.

Логашев М. В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование.— Труды Ин-та полярн. землед. Сер. Пром. хоз-во, 1940, вып. 11, с. 7—71.

Лопатышкина Г. М. Морфологические изменения рипуса при его акклиматизации в озерах Урала.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 39, с. 60—72.
Лопатышкина Г. М. Особенности размножения чудского сига в связи с акклиматизацией его в разнотипных водоемах Урала.— Труды Уральск. отд-ния Сиб. науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва, 1975, т. 9, ч. 1, с. 29—41.
Лукьянчиков Ф. В. Рыбы системы реки Хатанги.— В кн.: Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. Красноярск, 1967, с. 11—93.
Лягина Т. Н. Об изменении морфологических признаков у плотвы Можайского водохранилища.— Вопр. ихтиол., 1967, т. 7, вып. 6, с. 1119—1123.
Маилян Р. А. Систематика севанских сигов.— Изв. АН АрмССР. Биол. и сельскохоз. науки, 1954, т. 7, № 9, с. 37—46.
Маилян Р. А. Сиги озера Севан.— Труды Севанск. гидробиол. станции АН АрмССР, 1957, т. XV, с. 137—195.
Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 352 с.
Максунов В. А. О неежегодном нересте некоторых видов рыб Средней Азии.— Вопр. ихтиол., 1971, т. 11, вып. 2, с. 240—247.
Маликова Е. М., Никаноров Ю. И. О весовом и химическом составе ряпушки в озерах Латвийской ССР.— Труды Науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва ЛатвССР, 1961, т. 3, с. 461—471.
Малышев В. И. Эмбриональное развитие тугуна.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 92, с. 98—101.
Мамонтов А. М. Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1977. 246 с.
Материалы Мончезерской лимнологической экспедиции 1933 г.— Труды Отд-ния гидрол. Ленингр. обл. управл., 1935. Сер. 1, т. 1. 220 с.
Медведева Е. Д. Внутрипопуляционная изменчивость хондрокрания и некоторых других остеологических признаков у гольца (*genus Salvelinus*, Salmoniformes, Salmonidae) острова Беринга (Командорские острова).— Зоол. журн., 1977а, т. 56, вып. 4, с. 563—575.
Медведева Е. Д. Внутрипопуляционная изменчивость некоторых покровных костей черепа гольца *Salvelinus alpinus* (Salmoniformes, Salmonidae) острова Беринга (Командорские острова).— Зоол. журн., 1977б., т. 56, вып. 5, с. 725—735.
Медников Б. М. Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов.— Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 2, с. 299—308.
Медников Б. М. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования.— Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 1, с. 70—77.
Медников Б. М., Антонов А. С. О статусе двоякодышащих рыб и их положении в системе.— Докл. АН СССР, 1974, т. 218, № 6, с. 1485—1487.
Медников Б. М., Ахундов А. Г. Систематика рода благородных лососей *Salmo* (Pisces, Salmonidae) в свете данных по молекулярной гибридизации ДНК.— Докл. АН СССР, 1975, т. 222, № 3, с. 744—746.
Медников Б. М., Попов Л. С., Антонов А. С. Характеристика первичной структуры ДНК как критерий для построения естественной системы рыб.— Журн. общ. биол., 1973, т. 34, № 4, с. 516—529.
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.
Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным зоологическим конгрессом. М.; Л.: Наука, 1966; с. V—XXXV, с. 1—100.
Меншуткин В. В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука, 1971. 196 с.
Меньшиков М. И. Материалы по систематике и биологии нельмы (*Stenodus leucichthys nelma*) низовьев р. Иртыша.— Изв. Биол. ин-та Перм. ун-та, 1935, т. 10, вып. 1/2, с. 1—26.

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.— Труды Карельск. отд-ния ВНИОРХ, 1951, т. 3, с. 292—306.
Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М.: Наука, 1972. 323 с.
Мешков М. М., Лебедева О. А. Видовая специфика темпа индивидуального развития лососевидных рыб (Salmonoidei).— В кн.: Эволюция темпов индивидуального развития животных. М.: Наука, 1977; с. 206—216.
Миллер Р. Четвертичные пресноводные рыбы Северной Америки.— В кн.: Четвертичный период в США. М.: Мысль, 1969, т. II, с. 174—192.
Мина М. В. О формах трески Белого моря.— В кн.: Материалы по экологии трески Северной Атлантики. М.: Наука, 1968; с. 79—88.
Мина М. В. Рост рыб (методы исследования в природных популяциях).— В кн.: Рост животных. Зоология позвоночных: Итоги науки и техники. М.: ВИНИТИ, 1973, т. 4, с. 68—115.
Мина М. В. Данные по морфологии и систематике ленка (род *Brachymystax*) из рек Онон и Керулен (МНР).— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1977, т. 82, вып. 5, с. 58—65.
Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
Мишарин К. И. Байкальские сиги.— Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркут. унте, 1947, т. X, вып. 1, с. 22—65.
Мишарин К. И. Байкальский омуль *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi).— В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. Иркутск, 1958, с. 130—287.
Москаленко Б. К. Муксун р. Анабары.— Изв. ВНИОРХ, 1955, т. 35, с. 44—60.
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. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищепромиздат, 1971. 182 с.
Мухачев И. С. Интродукция новых видов рыб в водоемы Челябинской области.— Труды Уральск. отд.-ния Сиб. / НИИРХ, 1966, т. 7, с. 207—216.
Мухомедияров Ф. Б. Расы Байкальского омуля *Coregonus migratorius* Georgi, их морфологические и биологические особенности и роль в промысле.— Известия Биол.-геогр. ин-та Вост.-Сибир. ун-та, 1942, т. IX, № 3/4, с. 35—95.
Мухомедияров Ф. Б. Ряпушка *Coregonus sardinella baunti subsp.* nova из системы Ципа-Ципиканских озер бассейна реки Витим.— В кн.: Докл. на 1-й науч. сессии Якутск. базы АН СССР. Якутск, 1948, с. 270—280.
Негоновская И. Т. О природе ялового стада и периодичности нереста севанской форели.— Изв. ГосНИОРХ, 1964, т. 57, с. 188—192.
Нейман А. А. Рост и созревание сига в дельте Енисея.— В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1959, с. 73—78.
Нейман А. А. О закономерности роста восточносибирского сига в дельте Енисея.— Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 2, с. 286—288.
Нестеренко Н. В. Опыт гибридизации уральского рипуса с чудским сигом в прудовых условиях.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 39. с. 41—59.
Нестеренко Н. В. Особенности гибрида рипуса как производителя.— Рыбн. хоз-во, 1962, № 12, с. 28—31.
Нестеренко Н. В. Морфологические особенности гибридов рипуса с чудским сигом.— Труды Уральск. отд-ния СибНИИРХ, 1966, т. 7, с. 185—196.
Нестеренко Н. В., Леонтьев А. И. Некоторые особенности биологии пеляди солоноватого озера Щучье Курганской области.— В кн.: Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1973, с. 98—99.

Никаноров Ю. И. Морфологические особенности локальных стад европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) в зависимости от условий обитания.— Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 3, с. 411—422.
Никитин А. А. Акклиматизация и искусственное воспроизводство сиговых рыб в водоемах Киргизии. Фрунзе: Илим, 1976. 122 с.
Николаев И. И. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры.— В кн.: Экологическое прогнозирование. М.: Наука, 1979.
Никольский Г. В. Рыбы Аральского моря. М.: МОИП, 1940. 216 с.
Никольский Г. В. О биологической специфичности фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953а, с. 65—76.
Никольский Г. В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб.— Там же, 1953б, с. 261—281.
Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956.
Никольский Г. В. О формах приспособлений к саморегуляции численности популяций у рыб.— Журн. общ. биол., 1960, т. 21, № 4, с. 233—244.
Никольский Г. В. Об относительной стабильности вида и некоторых вопросах таксономии.— Зоол. журн., т. 47, вып. 6, 1968, с. 860—874.
Никольский Г. В. Частная ихтиология. 3-е изд. М.: Высшая школа, 1971. 470 с.
Никольский Г. В. О взаимосвязи изменчивости признаков, энергетики и кариотипа у рыб.— Журн. общ. биол., 1973, т. 34, № 4, с. 503—515.
Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1974. 447 с.
Никольский Г. В., Васильев В. П. О некоторых закономерностях в распределении числа хромосом у рыб.— Вопр. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 1, с. 3—22.
Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И., Пикулева В. А. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: МОИП, 1947. 202 с.
Нинуа Н. Т. Табискурский сиг: Биология и состояние запасов (по материалам 1958 г.).— Труды Науч.-исслед. рыбохоз. станции Грузии, 1960, т. 5, с. 38—53.
Новиков А. С. Рыбы реки Колымы. М.: Наука, 1966. 134 с.
Новиков А. С. Материалы по биологии чира *Coregonus nasus* (Pall.) р. Колымы.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Магадан, 1973, вып. 2, с. 81—86.
Новиков А. С., Простантинов В. Е., Штундюк Ю. В. К вопросу о распространении сибирского чукучана.— В кн.: Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 303—308.
Новиков Г. Г. Изменчивость белкового состава сыворотки крови некоторых видов лососевых рыб в связи с их биологическим состоянием и видовой принадлежностью: Автореф. канд. дис. М., 1970. 23 с.
Новиков Г. Г., Решетников Ю. С. Исследование белкового состава сыворотки крови лососевых рыб.— Вопр. ихтиол., 1969, т. 9, вып. 1, с. 163—171.
Носаль А. Д. Биология пеляди, акклиматизируемой на Украине.— В кн.: Рыбное хозяйство. Киев: 1968, с. 55—65.
Носков А. С. Ряпушка Рыбинского водохранилища: Автореф. канд. дис. М.: Мосрыбтуз, 1956. 21 с.
Оганесян Р. О., Парпаров А. С., Симонян А. А. Биологические аспекты Севанской проблемы.— Биол. журн. Армении, 1977, т. 30, № 10, с. 101—106.
Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
Озера Карелии: Природа, рыбы и рыбное хозяйство. Петрозаводск: Госиздат, 1959. 618 с.
Ольшанская О. Л. О случаях неежегодного нереста енисейской стерляди.— В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1959, с. 64—67.
Омельченко В. Т. Применение электрофореграмм белков в систематике видов рода *Oncorhynchus*.— Биология моря, 1975, № 4, с. 76—79.

Орлов В. Н. Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1974. 207 с.
Остроумов А. Г. О нахождении щуки и некоторых пресноводных рыб Анадырского зоогеографического округа в водоемах Камчатки.— Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 2, с. 385—386.
Остроумов Н. А. Рыбы и рыбный промысел реки Пясины.— Труды Поляр. комитета АН СССР, 1937, вып. 30, с. 7—114.
Остроумова И. Н. Белковый состав сыворотки крови лососевых рыб.— В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967, с. 283—290.
Парпаров А. С., Парпарова Р. М., Симонян А. А. Некоторые показатели интенсивного процесса эвтрофикации озера Севан.— В кн.: Антропогенное эвтрофирование природных вод. Черноголовка: АН СССР, 1977, с. 160—162.
Персов Г. М. Потенциальная и конечная плодовитость рыб на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), акклиматизируемой в бассейнах Белого и Баренцева морей.— Вопр. ихтиол., 1963, т. 3, вып. 3, с. 490—496.
Петрова Г. А. Ряпушка озер системы Куйто: Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1965. 21 с.
Пивазян С. А. Питание и пищевые взаимоотношения лососевых рыб оз. Севан в годы запрета их лова в период нагула и после снятия его.— Биол. журн. Армении, 1977, т. 30, № 2, с. 45—52.
Пирожников П. Л. О питании сиговых в приустьевых районах.— Зоол. журн., 1950, т. 29, вып. 2, с. 140—146.
Пирожников П. Л. Некоторые данные по биологии муксуна.— Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, 1953, т. 5, с. 339—348.
Пирожников П. Л. Питание и пищевые отношения рыб в эстуарных районах моря Лаптевых.— Вопр. ихтиол., 1955, вып. 3, с. 140—185.
Пирожников П. Л. О распределении и численности сиговых в реках и эстуарных районах Сибири.— Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 62, с. 6—15.
Пирожников П. Л. Распределение и питание проходного сига *Coregonus lavaretus* (L.) в Финском заливе.— Вопр. ихтиол., 1971, т. 11, вып. 6. с. 993—1001.
Пирожников П. Л. О формообразовании у сиговых (Coregonidae, Pisces) в связи с особенностями их расселения.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973, т. 3, с. 132—142.
Пирожников П. Л., Дрягин П. А., Покровский В. В. О таксономическом ранге и филогении сиговых (Coregonidae, Pisces).— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 104, с. 5—17.
Пичахчи И. Д., Верниченко А. А., Васьковец Л. А., Беличенко Ю. П. К вопросу об оценке состояния водных экосистем, подверженных эвтрофированию.— В кн.: Антропогенное эвтрофирование природных вод. Черноголовка: Наука, 1977, с. 34—38.
Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск: Изд-во АН СССР, 1961. 362 с.
Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 307 с.
Подлесный А. В. Белорыбица (*Stenodus leucichthys* Güld.).— Труды Сиб. отд-ния ВНИОРХ, 1947, т. 7, вып. 1, с. 142—169.
Подлесный А. В. Муксун реки Енисея.— Труды Сиб. отд-ния ВНИОРХ, 1948, т. 7, вып. 2, с. 151—202.
Подлесный А. В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования. Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1958, т. 44, с. 97—178.
Подлесный А. В., Лобовикова А. А. Рыбы Таймырского озера.— В кн.: Вопросы географии Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1951, т. 2.
Подлесный А. В., Сесягин С. М. Енисейская пелядь *Coregonus* peled (Gmel.): (промыслово-биологическая характеристика).— Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 6, с. 1094—1096.
Подушко М. В. Характеристика питания амурского сига в лимане Амура.— Изв. ТИНРО, 1967а, т. 61, с. 75—83.
Подушко М. В. К распространению и биологии сига-хадары *Coregonus chadary* Dybowski.— Изв. ТИНРО, 1967б, т. 61, с. 322—327.

Подушко М. В. Питание амурского сига *Coregonus ussuriensis* Berg в низовье Амура.— Изв. ТИНРО, 1970а, т. 74, с. 146—152.

Подушко М. В. Рост и возрастной состав амурского сига *Coregonus ussuriensis* Berg.— Изв. ТИНРО, 1970б, т. 74, с. 112—129.

Покровский В. В. Ряпушка озер Карельской АССР. Петрозаводск: 1953, с. 3—107.

Покровский В. В. О рудиментарных элементах в переднем отделе позвоночника у рыб семейства Salmonidae.— Труда Карельск. отд-ния ГосНИОРХ, 1966, т. 4, вып. 1, с. 10—18.

Покровский В. В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg.— Изв. ВНИОРХ, 1967, т. 62, с. 100—114.

Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 1975. 158 с.

Померанцев Г. П. Акклиматизация рипуса в озерах Урала и колебание численности его стада.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 39, с. 10—40.

Померанцев Г. П., Нестеренко Н. В. О гибридизации сиговых на Урале.— В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 532—536.

Попков В. К. Изменчивость интерьерных признаков пеляди, интродуцированной в озере Алтайско-Саянского нагорья.— В кн.: Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб: Тез. докл. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1977, с. 81—83.

Попов Л. С., Антонов А. С. Нуклеотидный состав ДНК представителей некоторых отрядов рыб.— Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1974, № 6, с. 33—39.

Попов Л. С., Антонов А. С., Медников Б. М., Белозерский А. Н. О естественной системе рыб: итоги применения метода гибридизации ДНК.— Докл. АН СССР, 1973, т. 211, № 3, с. 737—739.

Попов Н. А. Морфоэкологическая и промысловая характеристика рыб бассейна Танамы как типичной реки Субарктики Сибири: Автореф. канд. дис. М.: МГУ, 1978. 16 с.

Попова О. А. Морфологические показатели разных популяций атлантической трески в связи с питанием.— В кн.: Материалы по экологии трески Северной Атлантики. М.: Наука, 1968, с. 26—69.

Попова О. А. Биологические показатели щуки и окуня в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971, с. 102—152.

Постников В. М. О сырьевых ресурсах основных озер Чукотки.— Изв. Тихоокеан. Науч.-исслед. ин-та ТИНРО, 1965, т. 59, с. 227—245.

Постников В. М. К вопросу о морфобиологической характеристике чира нижнего течения р. Большой Анюй.— В кн.: Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб: Тез. докл. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1977, с. 83—84.

Потапова О. И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука, 1978. 132 с.

Потапова О. И., Соколова В. А. О питании и пищевых взаимоотношениях некоторых бентосоядных рыб Сямозера.— В кн.: Гидробиологические исследования. Тарту, 1962, т. 3, с. 225—233.

Потапова О. И., Стерлигова О. П., Егорова Л. В., Силиванова Н. П. Биологическая характеристика крупной ряпушки (*Coregonus albula* L.) некоторых озер Южной Карелии.— В кн.: Лимнология Северо-Запада СССР. Таллин: 1973, № 3, с. 43—46.

Потапова О. И., Титова В. Ф. Изменение жирности крупной ряпушки в связи с созреванием гонад.— В кн.: Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1969, с. 61—68.

Правдин И. Ф. Биометрическая характеристика промысловых признаков волховского сига.— В кн.: Материалы по исследованию р. Волхов и его бассейна. Л., 1924, т. 3, ч. 1, с. 115—141.

Правдин И. Ф. Вопросы классификации и биологии ладожских сигов.— Изв. Отдела приклад. ихтиол. Гос. ин-та опытной агрономии, 1925, т. 3, вып. 1, с. 47—56.

Правдин И. Ф. Сиги озерной области СССР.— Изв. ВНИОРХ, 1931, т. 12, вып. 1, с. 166—235.

Правдин И. Ф. О ладожском рипусе *Coregonus albula ladoga* Pravdin и онежском кильце *Coregonus albula infraspecies kiletz* Michailowsky.— Изв. ВНИОРХ, 1939, т. 21, с. 251—267.

Правдин И. Ф. Морфобиологическая классификация и генезис сигов (*Coregonus* s. str.) Онежского озера и его бассейна.— Изв. Карельск. науч.-исслед. базы АН СССР. Петрозаводск, 1949, с. 40—46.

Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карельской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.

Правдин И. Ф. Видовой состав ихтиофауны Ладожского озера и Приладожья.— Изв. ВНИОРХ, 1956, т. 38, с. 12—30.

Правдин И. Ф. Сиги Ловозера (Бассейн Баренцова моря).— Учен. зап. Петрозавод. ун-та, 1957, т. 7, вып. 3, с. 158—170.

Правдин И. Ф. Об ихтиофауне Кольского полуострова.— Учен. зап. Карельск. гос. пед. ин-та, 1964, № 15, с. 40—46.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966а. 376 с.

Правдин И. Ф. Есть ли в водоемах Европейского Севера сиг-муксун? — Труды Карельск. отд-ния ГосНИОРХ, 1966б., т. 4, вып. 1, с. 3—9.

Пробатов А. Н. Об особенностях в питании рыб водоемов Крайнего Севера.— Докл. АН СССР, 1947, т. 6, № 6, с. 667—668.

Пробатов А. Н. О миграциях и размножении омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas) в бассейне Карского моря.— Учен. зап. Томск. ун-та, 1950, № 15, с. 141—170.

Прокофьева А. А. О морфологии хромосом некоторых рыб.— Цитология, 1934, т. 5, с. 488—506.

Радченко Е. П. Сиг (*Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin) низовьев реки Енисея.— Труды Ин-та полярного земледелия. Сер. Промысл. хоз-во, 1938, вып. 3, с. 5—40.

Расс Т. С. О типах строения икринок и их значении для классификации рыб.— Докл. АН СССР, 1936, т. 2, № 7, с. 299—302.

Расс Т. С. Значение строения икринок и личинок для систематики рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 183—198.

Расс Т. С. Географические закономерности размножения и развития рыб в разных климатических поясах.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1977, т. 109, с. 7—41.

Расс Т. С., Линдберг Г. У. Современные представления о естественной системе ныне живущих рыб.— Вопр. ихтиол., 1971, т. 11, вып. 3, с. 380—407.

Редкозубов Ю. Н. Чешуя байкальского омуля как показатель некоторых моментов его биологии.— Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 5, с. 919—930.

Решетников Ю. С. О связи между количеством жаберных тычинок и характером питания у гольцов рода *Salvelinus*.— Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 10, с. 1574—1576.

Решетников Ю. С. Об изменчивости сигов.— Зоол. журн., 1963а, т. 42, вып. 8, с. 1187—1199.

Решетников Ю. С. Изменчивость и многообразие форм сигов в связи с особенностями их питания в водоемах Севера.— Докл. АН СССР, 1963б, т. 152, № 6, с. 1465—1466.

Решетников Ю. С. Питание разных внутривидовых форм сига и ряда озер Лапландского заповедника.— Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 4, с. 679—694.

Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера.— В кн.: Закономерности роста и динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1966, с. 93—155.

Решетников Ю. С. О периодичности размножения у сигов.— Вопр. ихтиол., 1967, т. 7, вып. 6, с. 1019—1031.

Решетников Ю. С. О периодичности размножения сигов Кольского полуострова.— Труды Карельск. отд-ния ГосНИОРХ, 1968, т. 5, вып. 2, с. 112—116.

Решетников Ю. С. Применение некоторых биохимических показателей при изучении сигов. 8-я сессия Ученого совета Карельск. филиала АН СССР: Тез. докл. Петрозаводск, 1969, с. 98—100.

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.— В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977а, с. 71—78.

Решетников Ю. С. Роль сиговых рыб в северных экосистемах.— В кн.: Всесоюзное совещание по биологии и биогенетике разведения сиговых рыб. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1977б, с. 5—8.

Решетников Ю. С. Опыт применения ЭВМ при исследовании сиговых рыб.— В кн.: Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сыктывкар, 1977в, с. 109—110.

Решетников Ю. С. О связи сиговых рыб Сибири и Северной Америки.— В кн.: Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979а.

Решетников Ю. С. Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование.— В кн.: Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979б.

Решетников Ю. С. Омуль реки Пенжины.— В кн.: Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток, 1979в.

Решетников Ю. С. Сиговые рыбы в северных экосистемах.— Вопр. ихтиол., 1979 г., т. 19, вып. 3, с. 419—433.

Решетников Ю. С., Белянина Т. Н., Паранюшкина Л. П. Характер жиронакопления и созревания сигов.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971, с. 60—77.

Решетников Ю. С., Владимирская М. И. Особенности экологии рыб в северных водоемах и рыбопродуктивность озер Кольского полуострова.— Рыбное хоз-во, 1964, № 10, с. 16—19.

Решетников Ю. С., Ермохин В. Я. Содержание жира у сигов в весенний период.— Вопр. ихтиол., 1975, т. 15, вып. 1, с. 173—176.

Решетников Ю. С., Кларо Р. М. Цикличность биологических процессов у тропических рыб на примере биахайбы *Lutjanus synagris* (L.).— Вопр. ихтиол., 1976а, т. 16, вып. 5, с. 784—796.

Решетников Ю. С., Кларо Р. М. О времени закладки годового кольца у лучановых рыб.— Гидробиол. журн., 1976б, т. 12, вып. 3, с. 41—47.

Решетников Ю. С., Новиков А. С., Слугин И. В., Штундюк Ю. В., Постников В. М. Валек *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant) Чукотки.— Вопр. ихтиол., 1975, т. 15, вып. 5, с. 788—804.

Решетников Ю. С., Паранюшкина Л. П., Киняшко В. И. Сезонные изменения белкового состава сыворотки крови и жирности сигов.— Вопр. ихтиол., 1970, т. 10, вып. 6, с. 1065—1078.

Решетников Ю. С., Савваитова К. А. Некоторые особенности строения черепа и хвостового отдела скелета у гольцов рода *Salvelinus*.— Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 3, с. 433—440.

Решетников Ю. С., Слугин И. В., Мамонтова Т. Г. О симпатрических популяциях сига реки Анадырь.— В кн.: Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979, с. 113—136.

Решетников Ю. С., Слугин И. В., Штундюк Ю. В., Простантинов В. Е., Черешнев И. А. Систематика и экология лососевидных рыб рек Амгуэма, Анадырь, Пенжина.— В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 82—87.

Рихтер Г. Д. Физико-географический очерк озера Имандра и его бассейна.— Труды Геогр.-эконом. науч.-исслед. ин-та при ЛГУ, 1934, вып. 5, с. 141—144.

Романова Г. П. Питание рыб в нижнем Енисее.— Труды Сиб. отд-ния ВНИОРХ, 1947, т. 7, вып. 2, с. 149—203.
Романова И. М., Романов Н. С. Питание сигов системы озера Таймыр.— В кн.: Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975, с. 75—77.
Русских В. С., Зиновьев Е. А. О видовой специфике и внутривидовой изменчивости остеологических признаков трех видов хариусов.— В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977, с. 65—71.
Рутилевский Г. Л. Животный мир.— В кн.: Советская Арктика (моря и острова Северного Ледовитого океана). М.: Наука, 1970, с. 274—314.
Рухкян Р. Г., Аракелян Г. В. Кариологическое обоснование гибридного происхождения севанских сигов. В кн.: II Всесоюз. Совещ. по биохим. генетике, кариол. полиморфизму и мутагенезу у рыб: Тез. докл. М.: 1978, с. 12—14.
Рыбы Мурманской области. Мурманск: 1966. 334 с.
Рылов В. М. Материалы к фауне свободноживущих пресноводных Copepoda северной России. Ч. 1. Calanoida и Cyclopoida.— Ежегодник Зоол. музея Российск. акад. наук, 1922, т. 22, с. 247—310.
Савваитова К. А. О внутривидовых биологических формах *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки.— Вопр. ихтиол., 1961, т. 1, вып. 4, с. 695—706.
Савваитова К. А. Гольцы (род *Salvelinus*) озера Начикинского (Камчатка) и некоторые проблемы систематики озерных гольцов Голарктики.— Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 2, с. 274—282.
Савваитова К. А., Лебедев В. Д. О систематическом положении камчатской семги *Salmo penschinensis* Pallas и микижи *Salmo mikiss* Walbaum и их взаимоотношениях с американскими представителями рода *Salmo*.— Вопр. ихтиол., 1966, т. 6, вып. 4, с. 593—608.
Савваитова К. А., Максимов В. А., Мина М. В., Новиков Г. Г., Кохменко Л. В., Мацук В. Е. Камчатские благородные лососи. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1973. 118 с.
Савваитова К. А., Решетников Ю. С. Питание различных биологических форм гольца — *Salvelinus malma* (Walb.) в некоторых водоемах Камчатки.— Вопр. ихиол., 1961, т. 1, вып. 1, с. 127—135.
Салазкин А. А. О питании нельмы и сиговых рыб в полоях Оби и Иртыша.— Изв. ГосНИОРХ, 1969, т. 65, с. 121—130.
Салменкова Е. А., Малинина Т. В. Применение электрофоретических методов в популяционно-генетических исследованиях рыб.— В кн.: Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1976, с. 82—92.
Сальдау М. П. Питание рыб Обь-Иртышского бассейна.— Изв. ВНИОРХ, 1949, т. 28, с. 175—225.
Световидов А. Н. О зависимости между характером пищи и числом пилорических придатков у сельдей.— Докл. АН СССР, 1932, А, № 8, с. 202—204.
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).— Труды ЗИН АН СССР, 1936, т. 4, вып. 2, с. 299—425.
Световидов А. Н. Трескообразные.— Фауна СССР. Рыбы, 1948, т. 9, вып. 1, 222 с.
Световидов А. Н. Сельдевые (Clupeidae).— Фауна СССР. Рыбы, 1952, т. 2, вып. 1. 333 с.
Световидов А. Н. О зависимости между количеством пилорических придатков и характером питания рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953; с. 282—289.
Световидов А. Н. Сравнительно-остеологическое изучение балканского эндемического рода *Salmothymus* в связи с классификацией.— Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 8, с. 1174—1190.
Световидов А. Н. Типы видов рыб, описанных П. С. Палласом в «Zoographia Rosso-Asiatica». Л.: Наука, 1978. 34 с.

Световидов А. Н., Дорофеева Е. А., Клюканов В. А., Шапошникова Г. Х. Морфологические основы классификации лососевидных рыб.— Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 4, с. 559—574.
Световидова А. А. Материалы по возрастному составу и росту жилых лососевых бассейна Амура.— В кн.: Труды Амур. ихтиол. эксп., М.: Изд-во МГУ, 1958, т. 4, с. 45—47.
Север Дальнего Востока/Под ред. Н. А. Шило. М.: Наука, 1970. 488 с.
Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции: (Индивидуальное развитие и эволюция).— Собр. соч. М.: Изд-во АН СССР, 1945, т. 3, с. 1—130.
Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. 3-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1967, с. 6—139.
Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.: Изд-во АН СССР, 1941. 315 с.
Семенов-Тян-Шанский О. И. Лапландский государственный заповедник. Мурманск, 1960, 135 с.
Семкин Б. И. Дескриптивные множества и их применение.— В кн.: Исследование систем. Владивосток, 1973, т. 1, с. 83—94.
Семкин Б. И., Двойченков В. И. Об эквивалентности мер сходства и различия.— В кн.: Исследование систем. Владивосток, 1973, т. 1, с. 95—105.
Сидоров Г. П. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1974. 163 с.
Скрябин А. Г. Биология байкальских сигов. М.: Наука, 1969. 111 с.
Скрябин А. Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1977. 231 с.
Скрябин А. Г. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 1979, 229 с.
Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей.— М.: Изд-во МГУ, 1975. 334 с.
Смирнов А. И., Камышная М. С., Калашникова З. М. Величина, биохимические показатели и калорийность зрелых яиц представителей рода *Oncorhynchus* и *Salmo*.— Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 4, с. 653—661.
Смирнов А. Н. Ряпушка Финского залива *Coregonus albula* (L.) — Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 123, с. 71—80.
Смирнов В. В. Возрастная изменчивость байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi).— Вопр. ихтиол., 1969, т. 9, вып. 3, с. 508—515.
Смирнов В. В. Основные направления микроэволюции байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi).— В кн.: Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974, с. 145—152.
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.— Петрозаводск: Карелия, 1972, с. 3—168.
Смит Д. М. Модели в экологии. М.: Мир, 1976. 184 с.
Смолей А. И. О питании сигов озера Севан.— Изв. АН АрмССР. Биол. и сельскохоз. науки, 1964, т. 17, № 6.
Смолей А. И. Динамика численности лососевых рыб оз. Севан в условиях изменения его режима.— В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 107.
Смольянов И. И. Развитие белорыбицы, нельмы и сига-нельмушки.— Труды Ин-та морфол. животных АН СССР, 1957, т. 20, с. 275—292.
Смольянов И. И. Эмбриональное развитие муксуна *Coregonus muksun* (Pallas).— Вопр. ихтиол., 1966, т. 6, вып. 1, с. 59—70.
Соин С. Г. Размножение и развитие малоротой корюшки *Hypomesus olidus* (Pallas).— Изв. ТИНРО, 1947, т. 25, с. 210—220.
Соин С. Г. О размножении и развитии черного байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis* Dybowski).— Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 12, с. 1817—1839.
Соин С. Г. Приспособительные особенности развития рыб.— М.: Изд-во МГУ, 1968. 88 с.

Соин С. Г. Эколого-морфологические особенности развития лососеобразных рыб.— В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 108—109.
Соколов Л. И. О тупорылых и осторылых формах сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены.— Бюл. МОИП, 1966, т. 71, № 1, с. 152.
Соколов Л. И., Акимова Н. В. К методике определения возраста сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены — Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 5, с. 853—858.
Соколова В. А., Филимонова З. И. Питание рыб Сямозера.— Труды Сямозерск. комплексной эксп., 1962, т. 2, с. 114—139.
Солдатов В. К., Линдберг Г. У. Обзор рыб дальневосточных морей.— Изв. ТИНРО, 1930, т. 5, с. 3—576.
Соловкина Л. Н. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы.— В кн.: 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.— В кн.: Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, 1966, с. 137—163.
Соловкина Л. Н. Обоснование ихтиогеографических границ и районов Европейского Северо-Востока СССР.— Изв. Коми филиала Географ. об-ва СССР, 1969, т. 2, № 2, с. 79—84.
Соловкина Л. Н. Ряпушка *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна Печоры.— Вопр. ихтиол., 1974а, т. 14, вып. 5, с. 769—781.
Соловкина Л. Н. О нижних единицах зоогеографического районирования (на примере деления Европейского Севера по ихтиофауне пресных вод).— Изв. Всесоюз. Географ. об-ва, 1974б, т. 106, вып. 2, с. 160—164.
Сорокин С. М. Материалы по биологии и промыслу чудского сига.— Труды ВНИОРХ, 1939, т. 21, с. 237—250.
Спановская В. Д., Григораш В. А., Лягина Т. Н. Динамика плодовитости рыб на примере плотвы *Rutilus rutilus* (L.).— Вопр. ихтиол., 1963, т. 3, вып. 1, с. 67—83.
Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука, 1970. 372 с.
Старобогатов Я. И., Будникова Л. Л. О фауне пресноводных брюхоногих моллюсков крайнего северо-востока СССР.— В кн.: Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток, 1976, с. 72—88.
Стерлигова О. П. О кильце *Coregonus albula kiletz* Michailowsky Онежского озера.— В кн.: Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1972, вып. 1, с. 70—73.
Стерлигова О. П., Егорова Л. В. О биологии зимненерестующей ряпушки (*Coregonus albula* L.) Риндозера (бассейн р. Суны).— В кн.: Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1976, вып. 2, с. 70—75.
Стерлягова М. А. Биология и промысел баунтовских сигов *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin).— Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. 2, с. 249—254.
Суворов Е. К. Основы ихтиологии. Л.: Сов. наука, 1948. 580 с.
Сукачев Н. В. Биогеоценология и ее современные задачи.— Журн. общ. биол., 1967, т. 28, № 5, с. 501—509.
Суховерхов Ф. М. Опыт выращивания рипуса и ряпушки в прудах.— Зоол. журн., 1943, т. 22, вып. 2, с. 77—91.
Сыч-Аверинцева Н. В. О меристических признаках некоторых представителей сем. Salmonidae реки Лены.— Труды Якутск. рыбохоз. ст. СевНИОРХ, 1933, вып. 2, с. 175—208.
Сычевская Е. К. Ископаемые щуковидные СССР и Монголии. М.: Наука, 1976а. 116 с.
Сычевская Е. К. Роль берингийской суши в расселении щуковидных.— В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1976б, с. 242—248.
Сычевская Е. К., Яковлев В. Н. Современные представления о филогенетических взаимоотношениях лососеобразных.— В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 111—112.

Таранец А. Я. К вопросу об ихтиофауне верхнего Амура и районов соприкосновения бассейнов Ингоды, Селенги и Витима.— Вестн. ДВфил. АН СССР, 1937а, № 27, с. 107—124.

Таранец А. Я. Краткий очерк ихтиофауны бассейна Среднего Амура. —Изв. ТИНРО, 1937б, т. 12, с. 51—69.

Татарко К. И. Влияние температуры на меристические признаки рыб.— Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 3, с. 426—439.

Татуров Ю. А., Омельченко В. Т. Определение степени гомологии ДНК некоторых представителей Salmoniformes кинетическим методом.— В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 94—98.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 300 с.

Титенков П. С. Кубенская нельма. М.: Рыбное хоз-во, 1961. 43 с.

Титова В. Ф. Многотычинковый сиг Сямозера. Петрозаводск: Карелия, 1973. 87 с.

Титова В. Ф., Завьялова Л. И. О динамике жирности и упитанности сигов вида *Coregonus lavaretus.*— В кн.: Лимнология северо-запада СССР, № 3. Таллин, 1973, с. 133—136.

Титова В. Ф., Потапова О. И., Стерлигова О. П., Бушман Л. Г. Многолетние изменения промысловой продуктивности основных рыб Сямозера.— В кн.: XIX науч. конф. по изучению и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии: Тез. докл. Минск: 1977, с. 148—150.

Титова В. Ф., Стерлигова О. П. Ихтиофауна.— В кн.: Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск, 1977, с. 125—185.

Титова Г. Д. Экономическая эффективность интенсификации рыбных хозяйств на мелких и средних озерах: Автореф. канд. дис. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1978. 24 с.

Титова К. Н. Состав пищи и рост молоди сиговых рыб в прибрежной зоне моря Лаптевых.— В кн.: Биологическая продуктивность водоемов Сибири. Иркутск: Наука, 1969, с. 111—115.

Тищенко Ю. Ф. Изменчивость и корреляционная связь морфологических признаков у сеголетков чудского сига (*Coregonus lavaretus maraenoides* Pol.).— Изв. ВНИОРХ, 1976, т. 107, с. 76—85.

Трусов В. З. Созревание половых желез самцов севрюги *Acipenser stellatus* Pallas в морской период жизни.— Вопр. ихтиол., 1971, т. 11, вып. 2, с. 271—279.

Тугарина П. Я. Байкальские хариусы.— В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство в в бассейне Байкала. Иркутск: 1958, с. 311—333.

Тугарина П. Я., Постников В. М. Питание и пищевые взаимосвязи рыб водоемов Илирнейско-Анюйской системы (Чукотка).— Изв. ТИНРО, 1970, т. 71, с. 259—282.

Тюрин П. В. Тугун р. Енисея *Coregonus tugun* (Pallas) в систематическом и биологическом отношениях.— Труды Сиб. науч. рыбохоз. станции, 1929, т. 3, № 3, с. 1—104.

Тюрин П. В. О происхождении рипусов северо-западных озер СССР.— Вопр. ихтиол., 1958, вып. 11, с. 129—135.

Тюрин П. В. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах. М.: Пищепромиздат, 1963. 119 с.

Тюрин П. В. Биологические обоснования реконструкции рыбных запасов Псковско-Чудского водоема.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 83, с. 153—187.

Тяптиргянов М. М. Рыбы бассейна Хромской губы.— В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972, с. 290—291.

Унанян Ю. М., Соин С. Г. О размножении и развитии беломорской корюшки.— Вестн. МГУ. Сер. биол. и почвовед., 1963, № 4, с. 25—36.

Урбан В. В. Характеристика зоопланктона карельских озер и значение его в питании рыб.— В кн.: Биология внутренних водоемов Прибалтики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962; с. 144—150.

Урбах В. Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.

Устюгов А. Ф. Эколого-морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Valenciennes) бассейна реки Енисей.— Вопр. ихтиол., 1972, т. 12, вып. 5, с. 811—826.

Факторович К. А. Об особенностях жирового обмена в печени некоторых видов рода *Salmo* в связи с различиями их биологии.— В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967, с. 112—117.

Фрейндлинг В. А., Васильева Е. П., Литинская К. Д., Маслова Н. П., Мартынова Н. Н., Поляков Ю. К. Гидрологический и гидрохимический режим Сямозера.— В кн.: Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: 1977, с. 5—43.

Хаберман Х. Х. Морфометрические вариации и систематика леща.— В кн.: Гидробиол. исслед. Тарту, 1974, т. 6, с. 119—133.

Халатян О. В., Ленина Р. П., Кириллова Г. Г., Силина Н. И., Безродных Н. А. Распределение и питание молоди сиговых рыб р. Лены в летний период.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974, вып. 2, с. 37—40.

Хопкинс Д. М. История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет.— В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 9—27.

Цепкин Е. А. Влияние изменений климата в голоцене на фауны рыб континентальных водоемов СССР.— Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1967, № 8, с. 29—32.

Черешнев И. А. Видовой состав и история формирования пресноводной ихтиофауны бассейна Амгуэмы.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974, вып. 2, с. 67—70.

Черешнев И. А. О находке сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) на Чукотском полуострове.— Вопр. ихтиол., 1976а, т. 16, вып. 5, с. 939—940.

Черешнев И. А. О систематическом положении бычка-подкаменщика рода *Cottus* (Cottidae, Pisces) Чукотского полуострова.— В кн.: Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток, 1967б, с. 123—128.

Чернавин В. В. Опыт систематической группировки некоторых Salmonoidei.— Известия Гос. ин-та опытн. агрономии, 1923, т. 1, № 3, с. 103—106.

Черненко Е. В. Геномные мутации среди эмбрионов проходной и карликовой нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Дальнего (Камчатка).— Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 3, с. 416—423.

Черненко Е. В., Викторовский Р. М. Хромосомные наборы кунджи, симы, южной мальмы.— Науч. сообщ. Ин-та биологии моря, 1971, вып. 2, с. 232—235.

Черникова В. В. Показатели крови у пресноводных рыб в летне-осенний период.— В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967, с. 163—168.

Черняев Ж. А. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М.; Л.: Наука, 1968, 91 с.

Чеченков А. В. Жиронакопление и белковый рост ряпушки.— В кн.: Лимнология Северо-Запада СССР. Таллин. 1973а, вып. 3, с. 171—174.

Чеченков А. В. Изменение физиологического состояния ряпушки *Coregonus albula L.* во время созревания гонад.— Вопр. ихтиол., 1973б, т. 13, вып. 3, с. 436—443.

Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб.— М.: Изд-во АН СССР, 1959. 162 с.

Шапошникова Г. Х. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian natio gydanus* nova) Гыданского залива.— Труды Ин-та полярн. земледелия. Сер. Промысл. хоз-во, 1941, вып. 15, с. 63—82.

Шапошникова Г. Х. Сравнительная характеристика нельмы *Stenodus leucichtys nelma* (Pallas) и белорыбицы *Stenodus leucichthys leucichthys* (Güldenstädt).— Вопр. ихтиол., 1967, т. 7, вып. 2, с. 225—239.

Шапошникова Г. Х. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1968, т. 46, с. 207—256.

Шапошникова Г. Х. Сравнительно-морфологическое описание сигов рода *Coregonus* оз. Севан.— Вопр. ихтиол., 1971а, т. 11, вып. 4, с. 575—586.

Шапошникова Г. Х. Сравнительно-морфологическое описание некоторых видов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1971б, т. 48, с. 4—29.
Шапошникова Г. Х. Роль остеологического метода в изучении систематики рыб.— В кн.: Методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: 1972, с. 9—12.
Шапошникова Г. Х. К систематике сигов *Coregonus lavaretus* (L.) Ладожского озера.— Вопр. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 1, с. 43—66.
Шапошникова Г. Х. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза.— Вопр. ихтиол., 1974, т. 14, вып. 5, с. 749—768.
Шапошникова Г. Х. Систематические отношения некоторых представителей семейства Salmonidae.— Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 4, с. 575—582.
Шапошникова Г. Х. История расселения сигов рода *Coregonus*.— В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 54—67.
Шапошникова Г. Х. О некоторых морфологических особенностях *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant).— Вопр. ихтиол., 1977а, т. 17, вып. 4, с. 744—747.
Шапошникова Г. Х. История расселения сигов полиморфного вида и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации.— В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977б, с. 78—86.
Шарипов К. О. Иммуносерологические особенности севанских форелей в связи с их классификацией— Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 11, с. 1731—1734.
Шатуновский М. И. Динамика жирности и обводненности мяса и гонад балтийской речной камбалы и ее связь с особенностями созревания гонад.— Вопр. ихтиол., 1963, т. 3, вып. 4, с. 652—667.
Шатуновский М. И., Новиков Г. Г., Изменения ряда биохимических показателей мышц и крови в ходе созревания половых продуктов.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971, с. 78—89.
Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения.— Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 3, с. 417—433.
Шилин Ю. А. Морфобиологическая характеристика промысловых рыб рек Чаунской губы.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974, вып. 2, с. 70—73.
Шилин Ю. А. Некоторые данные о зоопланктоне водоемов нижнего течения р. Анадырь.— В кн.: Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 196—210.
Шилов В. И. Созревание и повторность нереста стерляди Волгоградского водохранилища.— Труды ВНИРО, 1964, т. 56, № 3, с. 79—104.
Ширкова А. П. Чудской сиг.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 83, с. 68—76.
Шишмарев В. М. Морфофизиологические особенности популяции пеляди бассейна реки Северная Сосьва.— В кн.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 126—127.
Шмальгаузен И. И. Непарные плавники и их филогенетическое развитие.— Зап. Киев. об-ва естествоиспыт., 1913, т. 23. 256 с.
Шмальгаузен И. И. О функциональном значении плавников рыб.— Русск. зоол. журн., 1916, т. 1, № 6/7, с. 185—214.
Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964. 271 с.
Шмидт П. Ю. Рыбы Охотского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 370 с.
Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 286 с.
Шталько Б. А. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири.— Труды Всесоюз. геол.-развед. управления, 1934, вып. 359, с. 1—96.
Штейнфельд А. Л. Акклиматизация сиговых рыб в озере Лукомль.— Труды Белорус. науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва, 1958, т. 2, с. 26—59.

Штундюк Ю. В. Материалы по морфологии и биологии чира *Coregonus nasus* (Pallas) р. Анадырь.— В кн.: Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 272—286.

Штундюк Ю. В. Материалы по биологии валька р. Анадырь— В кн.: Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976, с. 103—104.

Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб.— Усп. совр. биол., 1960, т. 49, вып. 2, с. 225—239.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1972. 368 с.

Шульман Г. Е., Куликова Н. И. О специфичности белкового состава сыворотки крови рыб.— Усп. совр. биол., 1966, т. 62, вып. 1, с. 42—60.

Щупаков И. Г., Харченко Л. Н. Об аномалиях, образующихся у гибридов при скрещивании ладожского рипуса с чудским сигом, и значении их для рыбохозяйственной практики.— В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1959, с. 84—90.

Эланидзе Р. Ф., Деметрашвили М. Г., Кохия А. Б. Систематика и биоэкология сиговых рыб, акклиматизированных в озерах (Паравани, Табацкури) Грузии.— В кн.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1976, ч. 4, с. 156—203.

Южакова Г. Г., Пивазян С. А. Состояние запасов сигов, акклиматизированных в озере Севан.— В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Л.: Наука, 1975, с. 202—206.

Юхнева В. С. Годовой цикл питания тазовской ряпушки (*Coregonus sardinella* Valenciennes).— Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 1, с. 158—161.

Юхнева В. С. Эмбриональное развитие муксуна.— Труды Обь-Тазовск. отд-ния ГосНИОРХ, 1963, т. 3, с. 138—147.

Яковлев В. Н. О систематическом положении пресноводных рыб из неогена Западной Европы.— Палеонтол. журн., 1960, № 3, с. 102—109.

Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование.— Вопр. ихтиол., 1961, т. 1, вып. 2, с. 209—220.

Яковлева А. С. Материалы по морфологии чира (щокура) озер Центрального Ямала.— Труды Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, 1966, вып. 49.

Яковлева А. С. Материалы по внутривидовой дифференциации чира (щокура) в условиях Крайнего Севера.— В кн.: Материалы отчетной сессии Лаборатории популяционной экологии позвоночных животных Ин-та экологии растений и животных Уральск. филиала АН СССР. Свердловск, 1968, вып. 2, с. 38—40.

Яковлева А. С. Особенности возрастных изменений интерьерных признаков чира *Coregonus nasus* (Pallas) из водоемов Ямала и Полярного Урала.— Труды Ин-та экологии растений и животных, 1970а, вып. 72, с. 56—68.

Яковлева А. С. О размерах и скорости роста мозга чира северных популяций.— Экология, 1970б, № 6.

Яковлева А. С., Следь Т. В. Морфологическая характеристика муксуна реки Пур.— Труды Ин-та экологии растений и животных, 1976, вып. 99, с. 27—40.

Яковлева А. С., Шишмарева В. М. Морфологическая характеристика тугуна *Coregonus tugun* (Pallas) р. Маньи.— Вопр. ихтиол., 1974, т. 14, вып. 6, с. 1131—1133.

Aass P. Age determination and year-class fluctuations of cisco, *Coregonus albula* L., in the Mjasa hydroelectric reservoir, Norway.— Rept Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1972, N 52, p. 5—22.

Adams G. F., Olver C. H. Yield properties and structure of boreal percid communities in Ontario.— J. Fish. Res. Board Canada, 1977, vol. 34, N 10, p. 1613—1625.

Airaksinen K. J. Varmavirran muikku.— Suomen kalatalous, 1967, N 30, p. 1—32.

Airaksinen K. J. Preliminary notes on the winter-spawning vendace (*Coregonus albula* L.) in some Finnish lakes.— Ann. zool. fenn., 1968, vol. 5, N 3, p. 312—314.
Alm G. Connection between maturity, size and age in fishes.— Rept Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1959, N 40, p. 1—145.
Alt K. T. Age and growth of the inconnu *Stenodus leucichthys* in Alaska.— J. Fish. Res. Board Canada, 1973a, vol. 30, N 3, p. 457—459.
Alt K. T. Contributions to the biology of the Bering cisco (*Coregonus laurettae)* in Alaska.— J. Fish. Res. Board Canada, 1973b, vol. 30, N 12, p. 1825—1888.
Alt K. T., Kogl D. R. Notes on the whitefish of the Colville River, Alaska.— J. Fish. Res. Board Canada, 1973, vol. 30, N 4, p. 554—556.
Ausen V. Age, growth, population size, mortality and yield in the whitefish (*Coregonus lavaretus /L.//* of Haugatjern — a eutrophic Norwegian lake.— Norw. J. Zool., 1976, vol. 24, N 4, p. 378—405.
Balon E. K. Fish production of a tropical ecosystem.— In: Lake Kariba: a man-made tropical ecosystem in Central Africa. Hague: Dr. Junk b. v. Publ., 1974, pt II, p. 253—676.
Banarescu P. Einige Fragen zur Herkunft und Verbreitung der Süsswasserfischfauna der europäischmediterranen Unterregion.— Arch. Hydrobiol., 1960, Bd. 57, H. 1/2, S. 16—134.
Bargetzi J. P. Application de méthodes d'analyse biochimique d'une étude taxonomique: les corégones du lac de Neuchatél. I. Method immunologiques.— Experientia (Basel), 1958, vol. 14, N 5, p. 187—188.
Batias A. Le lavaret du lac Bourget (*Coregonus lavaretus L.).*— Ann. Stat. centr. hydrobiol., 1958, N 7, p. 99—186.
Bean T. H. A preliminary catalogue of the fishes of Alaskan and adjacent waters.— Proc. U. S. Nat. Mus., 1882, v. 4, p. 239—272.
Beckman W. C. Annulus formation on the scales of certain Michigan game fishes.— Pap. Mich. Acad. Sci. Arts and Lett., (1942) 1943, v. 28, p. 281—312.
Behnke R. J. The application of cytogenetic and biochemical systematics to phylogenetic problems in the family Salmonidae.— Trans. Amer. Fish. Soc., 1970, v. 99, N 1, p. 237—248.
Behnke R. J. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes.— J. Fish. Res. Board Canada, 1972, v. 29, N 6, p. 639—671.
Berberovic L., Curic M., Hadziselimovic R., Safradzia A. Hromosomka garnitura neretvanska mekausne *Salmothymus obtusirostris oxyrhynchus* (Steindachner).— Genetica (Acta biol. jugosl.), 1970, v. 2, N 1, p. 5—63.
Berg A., Grimaldi E. Biologia delle due di coregone (*Coregonus sp.*) del Lago Maggiore.— Mem. Ist. ital. idrobiol., 1965, v. 18, p. 25—196.
Berg L. S. (*Берг Л. С.*) Übersicht der Salmoniden vom Amur-Becken.— Zool. Anz., 1906, Bd. 30, S. 395—398.
Berg L. S. (*Берг Л. С.*) Übersicht der Verbreitung der Süsswasserfische Europas.— Zoogeographica, 1932, Bd, I. N 2, S. 107—208.
Berg L. S. Note on *Coregonus* (*Prosopium*) *cylindraceus* (Pallas).— Copeia, 1936, N 1, p. 57—58.
Bernatowicz S., Radziej J. Rozsiedlenie sielawy (*Coregonus albula* (L.)) w jeziorach Polski.— Acta hydrobiol., 1974, vol. 16, N 2, p. 209—219.
Bonde N. The fishes of the Mo-clay formation (lower Eocene).— Medd. Dansk. geol. fören., 1966, vol. 16, p. 198—201.
Booke H. E. A review of variations found in fish serum proteins.—N. Y. Fish and Game J., 1964, vol. 11, N 1, p. 47—57.
Booke H. E. Cytotaxonomic studies of the Coregonine fishes of the Great Lakes, USA: DNA and karyotype analisis.— J. Fisch. Res. Board Canada, 1968, vol. 25, N 8, p. 1667—1687.
Booke H. E. Speciation parameters in coregonine fishes. I. Egg size. II. Karyotype.— In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 61—66.
Booke H. E. A cytotaxonomic study of the round whitefishes, genus *Prosopium.*— Copeia, 1974, N 1, p. 115—119.

Booke H. E. Cytotaxonomy of the salmonid fish *Stenodus leucichthys.*— J. Fish. Res. Board Canada, 1975, vol. 32, N 2, p. 295—296.
Boothroyd E. R. Chromosome studies on three canadian populations of atlantic salmon, *Salmo salar.*— Canad. J. Genet. and Cytol., 1959, vol. 1 (2), p. 161—172.
Braum E. Ecological aspects of the survival of fish eggs, embryos and larvae.— In: The biological basis of freshwater fish production / Ed. Sh. D. Gerking. Oxford; Edinburgh: Blackwell, 1978, p. 113—131.
Briggs J. C. Marine zoogeography. New York: McGraw-Hill Book Co., 1974. 475 p.
Carl G. C., Clemens W. A., Lindsey C. C. The freshwater fishes of British Columbia. 3rd ed.— Brit. Columbia Prov. Mus. Handb., 1959, N 5, 192 p.
Cavender T. M. A comparison of Coregonines and other salmonids with the earliest known teleostean fishes.— In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 1—32.
Chellevold J. R. The genetic relationships of intergeneric and intergeographical Coregonids as determined by protein properties.— In: Biology of Coregonid Fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 115—126.
Clady M. D. Distributions and abundance of larval ciscoes, *Coregonus artedii,* and burbot, *Lota lota,* in Oneida Lake.— J. Great Lakes Res., 1976, vol. 2. N 2, p. 234—247.
Clayton J. W., Franzin W. G. Genetics of multiple lactate dehydrogenase isozymes in muscle tissue of lake whitefish.— J. Fish. Res. Board. Canada, 1970, vol. 27, N 6, p. 1115—1121.
Clayton J. W., Franzin W. C., Tretiak D. N. Genetic of glycerol-3-phosphate dehydrogenase isozymes in white muscle of lake whitefish, *Coregonus clupeaformis.*— J. Fish. Res. Bd. Canada, 1973, vol. 30, N 2, p. 187—193.
Colby P. J., Spangler G. R., Hurley D. A., McCombie A. M. Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes.— J. Fish. Res. Board Canada, 1972, vol. 29, N 6, p. 975—983.
Cope E. D. Contributions to the ichthyology of the Lesses Antilles.— Trans. Amer. Philos. Soc., 1871, vol. 14 (2), p. 445—483.
Cuerrier J. P., Schultz F. H. Studies of lake trout and common whitefish in Waterton Lake, Waterton Lakes National Park, Alberta.— Wildlife Man. Bull., ser. 3, 1957, N 5, p. 1—41.
Cushing J. E. Immunology of fish.— In: Fish physiology/Ed. W. S. Hoar, I.-S. Randall. Acad. Press, 1970, vol. IV, p. 465—500.
Dabrowski K. R. How to calculate the optimal density of food for fish larvae.— Environ. Biol. Fish., 1976, vol. 1, N 1, p. 87—89.
David L. R. Some typical Upper Eocene fish scales from California.— Contribs Paleontol. Carnegie Inst. Wash. Publ., 1946, N 551, p. 47—79.
Davidoff E. B., Rybicki R. W., Doan K. H. Changes in the population of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Lake Winnipeg from 1944 to 1969.— J. Fish. Res. Board Canada, 1973, vol. 30, N 11, p. 1667—1682.
Deason H. J., Hile R. Age and growth of the kiyi, *Leucichthys kiyi* Koelz, in Lake Michigan.— Trans. Amer. Sich. Soc., (1944) 1947, vol. 74, p. 88—142.
Denton T. E. Fish chromosome methodology. Springfield: C. C. Thomas, 1973. 166 p.
Dottrens E. Le Corégone actual du Léman.— Rev. suisse zool. (Geneve), 1950, vol. 57, N 37, p. 789—813.
Dottrens E. Acclimation et hybridization de Corégones.— Rev. suisse zool. (Geneve), 1955, vol. 62, fasc. suppl., p. 101—118.
Dottrens E. Systématique des Corégones de l'Europe occidentables, basée sur une étude biometrique.— Rev. suisse zool. (Geneve), 1959, vol. 66, fasc. I, N 1, p. 1—66.
Dottrens E., Quartier A. Les Corégones du lac Neuchatel, étude biometrique.— Rev. suisse zool (Geneve), 1949, vol. 56, N 37/4, p. 689—730.
Drilhon A., Fine J. M. Dimorphisme sexual dans les proteines seriques de *Salmo salar*: etude electrophoretique.— Compt. rend. Soc. biol., 1963, vol. 157, N 11.

Dymond J. R. The Coregonine fishes of North-Western Canada.— Trans. Roy. Canad. Inst., 1943, v. 24 (2), p. 171—232.
Dymond J. R., Vladykov V. D. The distribution and relationship of the salmonid fishes of North America and North Asia.— Proc. 5th Pacif. Sci. Congr., 1934, N 5, p. 3741—3750.
Edsall T. A. Age and growth of the whitefish, *Coregonus clupeaformis*, of Munising Bay, Lake Superior.— Trans. Amer. Fish. Soc., 1960, vol. 89, N 4, p. 323—332.
Engel W., Opt'Hof J., Wolf U. Genduplication durch polyploide Evolution: die Isoenzime der Sorbitoldehydrogenase bei Herrings und lacksartigen Fisches (Isospondyli).— Humangenetik, 1970, vol. 9, p. 157—163.
Engel W., Schmidtke J., Wolf U. Genetic variation of a glicerophosphate dehydrogenase isoenzimes in clupeoid and salmonid.— Experientia, 1971, vol. 27, N 2, p. 1489—1491.
Fabricius E. Heterogenous stimulus in the release of spawning activities in fish.— Rept Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1950, N 31, p. 57—99.
Ferguson A. The genetic relationships of the Coregonid fishes of Britain and Finland indicated by electrophoretic analysis of tissue protein.— J. Fish Biol., 1974, vol. 6, N 3, p. 311—315.
Ferguson A. Myoglobin polymorphism in the pollan (Osteichthyes, Coregoninae).— Anim. Blood Groups Biochem. Genet., 1975, vol. 6, p. 25—29.
Ferguson A., Himberg K.-J. M., Svärdson G. Systematics of the Irish pollan (*Coregonus pollan* Thompson): an electrophoretic comparison with other Holarctic Coregoninae.— J. Fish Biol., 1978, vol. 12, N 3, p. 221—233.
Fuller J. D., Scott D. B. C., Fraser R. The reproductive cycle of *Coregonus lavaretus* (L.) in Loch Lomond, Scotland, in relation to seasonal changes in plasma corticol concentration.— J. Fish Biol., 1976, vol. 9, N 2, p. 105—117.
Fuller W. A. The inconnu (*Stenodus leucichthys mackenziei*) in Great Slave Lake and adjoining waters.— J. Fish. Res. Board Canada, 1955, vol. 12, N 5, p. 768—780.
Gabriel M. L. Factors effecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*.— J. Exp. Zool., 1944, vol. 95, N 1, p. 105—147.
Gąsowska M. The morphology of hybrids and the ways of inheriting parental features by reciprocal hybrids: whitefish×small whitefish (*Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakov×C. *albula* L.).— Pol. Arch. Hydrobiol., 1958, vol. 4, p. 277—287.
Gąsowska M. Rodsaj *Coregonus L.* w swietle nowej cechy systematycznej — ksztaltu i proporji os maxillare i os supramaxillare.— Ann. Zool. Polska Acad. Nauk, 1960, t. 18, N 26, p. 471—513.
Gąsowska M. Coregonids classification discussed on the basis of *Coregonus pollan* Thompson from Lough Neagh (Northern Ireland).— Ann. Zool. Polska Acad. Nauk, 1964, t. 22, N 18, p. 413—419.
Gąsowska M. A preliminary taxonomic revision of the British whitefish with special reference to the gwyniad of Llin Tegid (Bala).— Proc. Zool. Soc. London, 1965, vol. 45, pt 1, p. 1—8.
Gąsowska M. Analytic survey of Coregonids of three Polish lakes: Miedwie, Pelcz and Wielkie Okoninskie.— Ann. Zool. Polska Akad. Nauk, 1967, t. 24, N 3, p. 343—359.
Gąsowska M. Porownawcze, biometryczne studia sielawy (*Coregonus albula* /Linnaeus, 1758/) (Pisces, Coregoninae) z jeziorpolski i niektorych krajow osciennych.— Roczn. Nauk roln., 1973, t. 95, H 1, p. 41—54.
Gill T. Families and subfamilies of fishes.— Mem. Nat. Acad. Sci., 1893, vol. 6, p. 127—138.
Gill T. The differential characters of the Salmonidae and Thymallidae.— Proc. Univ. St. Nat. Mus. for 1894, Washington, 1895, vol. 17, p. 117—122.
Gosline W. A. Contributions toward a classification of modern Isospondylous fishes.— Bull. Brit. Mus. Nature Hist., 1960, vol. 6, N 6, p. 327—365.
Gosline W. A. Functional morphology and classification of Teleostean fishes. Honolulu, 1971. 208 p.

Greenwood P. H., Rosen D. E., Weitzman S. H., Myers G. C. Phyletic studies of Teleostean fishes with a provisional classification of living forms.— Bull. Amer. Mus. Nature, Hist. 1966, vol. 131, art. 4, p. 341—455.
Grimaldi E., Nümann W. The future of salmonid communities in the European subalpine lakes.— J. Fish. Res. Board Canada, 1972, vol. 29, N 6, p. 931—936.
Hadzisce S. Zur Kenntnis der Gattung *Salmothymus Berg* zugleich ein Beitrag zur Systematik der Familie der Salmoniden (Pisces).— Завод за рибарство на НР Македонја. 1962, t. 3, N 2, p. 39—50.
Hart J. L. The growth of the whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill).— Contribs Canad. Biol. Fish N. S., 1931a, v. 6 (20), p. 427—444.
Hart J. L. The food of the whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill), in Ontario waters, with a notes on the parasites.— Ibidem, 1931b, vol. 6, N 21, p. 445—454.
Hartmann J., Nümann W. Percids of Lake Constance, a lake undergoing eutrophication.— J. Fish. Res. Board Canada, 1977, vol. 34, N 10, p. 1670—1677.
Hartman W. L. Lake Erie: effects of exploitation, environmental changes and new species on the fishery resources.— J. Fish. Res. Board Canada, 1972, vol. 29, N 6, p. 899—912.
Healey M. C. Dynamics of exploited whitefish populations and their management with special reference to the Northwest Territories.— J. Fish. Res. Board Canada, 1975, vol. 34, N 3, p. 427—448.
Heincke F. Die Naturgeschichte des Herings.— Abh. Dtsch. Seefisch., 1898, Ver. 2 (1). 223 S.
Hempel G., Blaxter J. H. S. The experimental modification of meristic characters in herring (*Clupea harengus* L.).— J. Conceil perman. intern. explorat. mér, 1961, vol. 26, N 3, p. 336—346.
Hile R. Age and growth of the cisco, *Leucichthys artedii* (Le Sueur), in the lakes of the Northeastern Highlands, Wisconsin.— Bull. U. S. Bur. Fish., 1936a, vol. 48, N 19, p. 211—317.
Hile R. Summary of investigations on the morphometry of the cisco, *Leucichthys artedii* (Le Sueur), in the lakes of the Northeastern Highlands, Wisconsin.— Rept Mich. Acad. Sci. Arts and Lett., 1936b, vol. 21 (1935), p. 619—634.
Himberg K.-J. M. A systematic and zoogeographic study of some North European coregonids.— In: Biology of Coregonid fishes. Univ. Manitoba Press, 1970, p. 219—250.
Hochman L. Reproductive properties of *Coregonus lavaretus maraena* (Bloch) in pond culture.— Sb. Vysokejškoly zemed. Brně, A, 1966, N 3, p. 453—468.
Hogman W. Annulus formation on scales of four species of coregonids reared under artificial conditions.— J. Fish. Res. Board Canada, 1968, vol. 25, N 10.
Hubbs C. L., Lagler K. F. Fishes of the Great Lakes region. Revised (3rd) ed. Univ. Michigan Press, 1964. 213 p.
Huxley J. Problems of relative growth. London, 1932. 276 p.
Järvi T. H. Ueber die Arten und Formen der Coregonen s. str. in Finland.— Acta zool. fenn., 1928, vol. 5, p. 1—259.
Järvi T. H. Ueber den Maränenbestand im Pyhäjärvi.— Acta zool. fenn., 1940, vol. 28, p. 1—86.
Järvi T. H. Zur Kenntnis der Coregonenformen Nord-Finnlands insbesondere der Kuusamo-Gebietes.— Acta zool. fenn., 1943, vol. 40, p. 1—91.
Järvi T. H. Kleinmaränenbestände in ihren Beziehungen zu der Umwelt (*Coregonus albula* L.).— Acta zool. fenn., 1950, vol. 61, p. 1—116.
Järvi T. H. Ueber die Coregonen s. str. im Päijänne und in einigen anderen Gewässern Mittelfinlands.— Acta zool. fenn., 1953, vol. 75, p. 3—33.
Järvi T. H. Uebereigeführte Maränenbestände in einigen Kleingewässern der Gegend von Rovaniemi in Nordfinnland.— Acta zool. fenn., 1955, vol. 89, p. 1—74.
Johnson L. Ecology of arctic populations of lake trout, *Salvelinus namaycush*, lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* arctic char, *S. alpinus*, and associated species in unexploited lakes of the Canadian Northwest Territories.— J. Fish. Res. Board Canada, 1976, vol. 33, N 11, p. 2459—2488.

Jordan D. S., Evermann B. W. The fishes of North and Middle America, pt I.— Bull. U. S. Nat. Mus., 1896, v. 47, N 1, p. 1—1240.

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. Washington: U. S. Govt Print. Off. 1955 (1930). 670 p.

Karbe L. Die Chromosomenverhältnisse bei den Coregonen des Bodensees und einiger weiterer voralpiner Seen, ein Beitrag zum Problem der Speziation in der Gattung *Coregonus*.— Z. Zool. Syst. Evol., 1964, Bd. 2, N 1, p. 18—40.

Kennedy W. A. The fishes, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill), of Lake Opeongo, Algonquin Park, Ontario.— Univ. Toronto Stud. Biol., Ser. 51, 1943, p. 21—66.

Kennedy W. A. The morphometry of the coregonine fishes of Great Bear Lake, N. W. T.— J. Fish. Res. Board Canada, 1953a, vol. 10, N 2, p. 51—61.

Kennedy W. A. Growth, maturity, fecundity and mortality in the relatively unexploited whitefish, *Coregonus clupeaformis*, of Great Slave Lake.— J. Fish. Res. Board Canada, 1953b, vol. 10, N 7, p. 413—441.

Kennedy W. A. Tagging returns, age studies and fluctuations in abundance of Lake Winnipeg whitefish, 1931—1951.— J. Fish. Res. Board Canada, 1954, vol. 11, N 3, p. 284—309.

Kennedy W. A. Growth and mortality of whitefish in three unexploited lakes in Northern Canada.— J. Fish. Res. Board Canada, 1963, vol. 20, N 2, p. 265—272.

Kitchell J. P., Johnson M. G., Minns C. K., Loftus K. H., Greig L., Olver C. H. Percid habitat: the river analogy.— J. Fish. Res. Board Canada, 1977, vol. 34, N 10, p. 1936—1940.

Kliewer E. V. Gillraker variation and diet in lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, in Northern Manitoba.— In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 147—165.

Klose J., Wolf U., Hotzeroth H., Ritter H., Atkin N. B., Ohno S. Duplication of the LDH gene loci by polyploidization in the fish order Clupeiformes.— Humangenetik, 1968, vol. 5, N 3, p. 190—196.

Koehn R. K. Biochemical polymorphisms: a population strategy.— In: Spec. Meeting «The Biochemical and Serological identification of fish stocks», Intern. Council Exploitat, Seas, 1969, N 14, p. 1—8.

Koelz W. Coregonid fishes of the Creat Lakes.— Bull. U. S. Bur. Fish., 1930, vol. 43, pt 2 (doc. 1048), p. 297—643.

Koelz W. N. The coregonid fishes of Northeastern America.— Pap. Mich. Acad. Sci., Arts and Lett., 1931, vol. 13, p. 303—432.

Kothbauer H., Schenkel-Brunner H. Hemagglutinins in fish eggs: comparative studies on different Salmonidae species.— Comp. Biochem. and Physiol., 1975, A 50, N 1, p. 27—29.

Kreitmann M. L. Les Corégones de France.— Rev. Eaux. Forets, 1924, vol. 62, N 11, p. 501—514.

Kreitmann M. L. L'acclimation du lavaret du Bourget dans de Lac Leman et sa relation avec la systematique des Corégones.— Verh. Intern. Ver. Limnol., 1929, vol. 11, fasc. IV, p. 415—433.

Kupka E. Chromosomale Verschiedenheiten bei schweizerischen Coregonen.— Rev. suisse zool., 1948, vol. 55, p. 285—293.

Lampert W. Untersuchungen zur Biologie und Populationdynamik der Coregonen im Schluchsee.— Arch. Hydrobiol., 1971, Bd. 38, N 3, S. 237—314.

Leach J. H., Johnson M. G., Kelso J. R. M., Hartmann J., Hümann W., Entz B. Responses of percid fishes and their habitats to eutrophication.— J. Fish. Res. Board Canada, 1977, vol. 34, N 10, p. 1964—1971.

Lindsey C. C. Experimental study of meristic variation in a population of threespine stiklebacks, *Gasterosteus aculeatus*.—J. Fish. Res. Board Canada, 1962a, vol. 40, N 2, p. 271—312.

Lindsey C. C. Distinctions between the broad whitefish, *Coregonus nasus*, and other North American whitefish.— J. Fish. Res. Board Canada, 1962b, vol. 19, N 4, p. 687—714.

Lindsey C. C. Sympatric occurence of two species of humpback whitefish in Squanga Lake, Yukon Territory.— J. Fish. Res. Board Canada, 1963a, vol. 20, N 3, p. 749—767.

Lindsey C. C. Status of the whitefish species *Coregonus nelsonii* Bean, and designation of a new type.— Copeia, 1963b, N 1, p. 173—174.

Lindsey C. C., Clayton J. W., Franzin W. G. Zoogeographic problems and protein variation in the *Coregonus clupeaformis* whitefish species complex.— In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 127—146.

Lindsey C. C., Franzin W. G. New complexities in zoogeography and taxonomy of the pigmy whitefish (*Prosopium coulteri*).— J. Fish. Res. Board Canada, 1972, vol. 29, N 12, p. 1772—1775.

Lindström T., Nilsson N.-A. On the competition between whitefish species.— In: The exploitation of natural animal population. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1962, p. 326—340.

Love R. M. The chemical biology of fishes. London; New York: Acad. Press, 1970. 547 p.

Lüman M. Ueber die Fettspeicherung bei der Kleinem Maräne *Coregonus albula* L.— Arch. Fisch., 1955, Bd. 6, H 1/2, S. 61—74.

Maitland P. S. The origin and present distribution of *Coregonus* in the British Isles.— In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 99—114.

Mannsfel D. W. Studien an Coregonen des Ostbaltikums.— Arch. Hydrobiol., 1930, Bd. 21, S. 65—94.

McCart P. Evidence for the existence of sibling species of pigmy whitefish (*Prosopium coulteri*) in three Alaskan lakes.— In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 81—98.

McCleneghan K. Vertebral counts of some pacific morays (family Muraenidae).— Copeia, 1976, N 1, p. 207—210.

McDowall R. M. Relationships of galaxioid fishes with a further discussion of salmoniform classification.— Copeia, 1969, N 4, p. 796—826.

McPhail J. D. The *Coregonus autumnalis* complex in Alaska and Northwestern Canada.— J. Fish. Res. Board Canada, 1966, vol. 23, N 1, p. 141—148.

McPhail J. D., Lindsey C. C. Freshwater fishes of Northwestern Canada and Alaska.— Bull. Fish. Res. Board Canada, 1970, N 173, p. 1—381.

Mednikov B. M., Reshetnikov Yu. S., Savvaitova K. A. (*Мединков Б. М., Решетников Ю. С., Савваитова К. А.*) Molecular DNA hybridization — an approach to disputable issues in fish taxonomy.— Cybium, 3e Ser., 1977, N 1, p. 111—119.

Merlo S. Oservazioni cariologiche su *Salmo carpio.*— Boll. zool., 1957, vol. 24, N 2, p. 253—258.

Miller R. R. Classification of the native trouts of Arizona with the description of a new species, *Salmo apache.*— Copeia, 1972, N 3, p. 401—432.

Miller R. R., Smith G. R. New fossil fishes from Plio-Pleistocene Lake Idaho.— Ocass. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich., 1967, N 654, p. 1—24.

Miyadi D. Freshwater fishes of Kwangtung and Manchuria.— Rept Limnobiol. Surv., 1940, vol. 5, p. 22—88.

Morawa F. W. F. Die Verteilung des Fettes in Körper einiger Süsswasserfische (Flussbarsch, kleine Maräne, Plötze und Quappe).— Dtch. Fischwirtsch., 1954, H. II, p. 115—132.

Morawa F. W. F. Die regionale Verteilung des Fettes bei verschiedenen Süsswasserfischarten.— Z. Fisch., N. F., 1956, Bd. 5, H. 1/2, p. 115—132.

Morawa F. W. F. Variations annuelles de la composition chimique et pondérale de *Coregonus fera* Jurine du lac de Genève.— Ann. Stat. Centr. Hydrobiol., 1960, Appl., N 8, p. 281—306.

Morel M. Identification des espéces de poissons par électrophorese des proteines du muscle.— Sci. peche. Bull. Inst. Peches Marit., 1974, N 234, p. 1—16.

Nikolsky G. V., Reshetnikov Yu. S. (*Никольский Г. В., Решетников Ю. С.*) Systematics of Coregonid fishes in the USSR; intraspecies variability and

difficulties in taxonomy.— In: Biology of Coregonid fisches. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 251—266.
Nilsson N.-A. On the food competition between two species of *Coregonus* in a North-Swedish lake.— Rept Inst. Freshwater Res., Drottningholm, 1958, N 39, p. 146—161.
Nilsson N.-A. Seasonal fluctuations in the food segregation of trout, char and whitefish in 14 North-Swedish lakes.— Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1960, N 41, p. 185—205.
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.*— In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 67—80.
Norman J. R. A draft synopsis of the orders, families and genera of recent fishes and fishlike vertebrates.— Brit. Mus. Natur. Hist., London, 1966, p. 108—109.
Nümann W. Das Wachstum der Blaufelchen und seine Berechung bei Erfassung aller Individuen der einzelnen Jahrgänge in Abhängigkeit von der Stäkke des Jahrganges, den jährlich variirenden Aussenfaktoren, der Eutrophierung und den regionalen Unterschieden des Sees.— Arch. Fischereiwiss., 1959, Bd. 10, H. 1/2, p. 5—20.
Nümann W. The «Blaufelchen» of Lake Constance (*Coregonus wartmanni*) under negative and positive influences of man.— In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 531—552.
Nümann W. The Bodensee: effects of exploitation and eutrophication on the salmonid community.— J. Fish. Res. Board Canada, 1972, vol. 29, N 6, p. 833—847.
Nybelin O. On the caudal skeleton in *Elops* with remarks on other teleostean fishes.— Acta Regiae soc. sci. et litt. Gothoburg. Zool., 1971, N 7, p. 3—52.
Nygren A., Nilsson B., Jahnke M. Cytological studies in *Salmo trutta* and *Salmo alpinus.*— Hereditas, 1971a, vol. 67, N 2, p. 259—267.
Nygren A., Nilsson B., Jahnke M. Cytological studies in *Thymallus thymallus* and *Coregonus albula.*— Hereditas, 1971b, vol. 67, N 2, p. 269—274.
Nygren A., Nilsson B., Jahnke M. Cytological studies in the smelt (*Osmerus eperlanus* (L.).— Hereditas, 1971c, vol. 67, N 2, p. 283—286.
Nygren A., Nilsson B., Leijon U., Jahnke M. Cytological studies in *Coregonus* from Sweden.— Acad. reg. Sci. upsal., 1971d, vol. 15, N 5.
Nyman L. Species specific proteins in freshwater fishes and their suitability for a «protein taxonomy».— Hereditas, 1965, vol. 53, p. 117—126.
Nyman L. Inter- and intraspecific variations of proteins in fishes.— Ann. Acad. regiae Sci. Upsal., 1965—1966, N 9/10, p. 84—101.
Nyman L. Biochemical systematics in fishes.— Acta zool., 1966, vol. 47, N 289—294.
Nyman L. Protein variations in Salmonidae.— Rept Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1967, N 47, p. 1—38.
Nyman L. A new approach to the taxonomy of the «*Salvelinus alpinus* species complex».— Rept Inst. Fresh. Res., 1972, N 52, p. 103—131.
Odenwall E. On the classification of the various forms of Coregoni s. str. of Northern Europe.— Mem. Soc. fauna et flora fenn., 1929, N 5, p. 116—125.
Ohe F. A fossil salmonid fish of Upper Tertiary from Japan collection of Monomushisanjin: *Oncorhynchus* of O. *nerka.*— Chigaku kenkyu (Geosci. Mag.), 1974, vol. 25, N 1—6, p. 199—217.
Ohno S. The enormous diversity in genome sizes of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication.— Trans. Amer. Fish. Soc., 1970, vol. 99, N 1, p. 120—130.
Ohno S., Atkin N. B. Comparative DNA values and chromosome complements of eight species of fishes.— Chromosoma, 1966, vol. 18, N 3, p. 455—461.
Ohno S., Wolf U., Atkin N. B. Evolution from fish to mammals by gene duplication.— Hereditas, 1968, vol. 59, N 1, p. 169—187.

Ojima J., Maeni H., Takayama S., Nogussa S. A cytotaxonomic study on the Salmonidae.— Nucleus, 1963, N 6, p. 91—98.
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.
Pallas P. S. Reise durch veschiedene Provinzen des Russischen Reiches. St. Petersb., 1773, Bd. II; 1776, Bd. III.
Pallas P. S. Zoographia Rosso-Asiatica. St. Petersb. [1814], t. 2 (1), p. 3—368; t. 3 (1), p. 3—454; t. 3 (II), p. 231—744.
Pethon P. Naturally occurring hybrids between whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and cisco (*Coregonus albula* L.) in Orrevann.— Norw. J. Zool., 1974, vol. 22, p. 287—293.
Popova O. A. (*Попова О. А.*) The role of predaceous fish in ecosystems.— In: Ecology of freshwater fish production/Ed. S. D. Gerking. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1978, p. 215—249.
Price J. W. The embryology of the whitefish *Coregonus clupeaformis* (Mitchill). I. Organogenesis.— Ohio. J. Sci., 1934a, vol. 34, N 5, p. 287—305.
Price J. W. The embryology of the whitefish *Coregonus clupeaformis* (Mitchill). II. Organogenesis. Ohio J. Sci., 1934b, vol. 34, N 6, p. 399—414.
Price J. W. The embryology of the whitefish *Coregonus clupeaformis* (Mitchill). III. The second half of the incubation period.— Ohio J. Sci., 1935, vol. 35, N 1, p. 40—53.
Rees H. The question of polyploidy in the Salmonidae.— Chromosoma, 1964, Bd. 15, H. 3, S. 275—279.
Regan C. T. A revision of the British and Irish fishes of genus *Coregonus*.— Ann. Mag. Nat. Hist., 1908, vol. 8, N 2, p. 482—490.
Regan C. T. The freshwater fishes of the British Isles. London: Methuen, 1911, 287 p.
Regan C. T. Antarctic fishes of the Scottish National Antarctic Expedition.— Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 1913, vol. 49, N 11, p. 229—292.
Regan C. T. The systematic arrangment of the fishes of the family Salmonidae.— Ann. Mag. Natur. Hist., Ser. 8, 1914, N 13, p. 405—408.
Reshetnikov Yu. S. (*Решетников Ю. С.*) Relations between Coregonid fishes of the USSR and North America.— In: Report on 13th Pacific Sci. Congress. Moscow: Nauka-Press, 1975, p. 1—18.
Reshetnikov Yu. S. (*Решетников Ю. С.*) The application of biochemical indices in the investigation of Salmonidae.— Acta biol. jugosl., Ichthyologica (Beograd), 1976a, vol. 8, N 1, p. 91—99.
Reshetnikov Yu. S. (*Решетников Ю. С.*) Zoogeographic aspects of Coregonid fish.— Rev. trav. Inst. Pêches marit., 1976b, t. 40, fasc. 3/4, p. 725.
Ricker W. E. Mortality rates in some little-exploited populations of freshwater fishes.— Trans. Amer. Fish. Soc., 1949, vol. 77 (1947), p. 114—128.
Ricker W. E. Handbook of computations for biological statistics of fish populations.— Bull. Fish. Res. Board Canada, 1958, N 119, 300 p.
Ridgway G. J. Problems in the application of serological methods to population studies in fish.— Rapp. process-verbaux reun. Conseil intern. explor. mér., 1971, N 161, p. 10—11.
Roberts F. L. Atlantic salmon (*Salmo salar*) chromosomes and speciation.— Trans. Amer. Fish. Soc., 1970, vol. 99, N 1, p. 105—111.
Rosen D. E. Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroidea*.— Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1974, vol. 153, art. 2, p. 265—326.
Rounsefell G. A. Relationships among North America Salmonidae.— Fish. Bull. Fish and Wildlife Serv. U. S. Dept. Inter., 1962, vol. 62, N 209, p. 235—270.
Roussow G. Some considerations concerning sturgeon spawning periodity.— J. Fish. Res. Board Canada, 1957, vol. 14, N 4, p. 553—572.
Ryder R. A. A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes.— Trans. Amer. Fish. Soc., 1965, vol. 94, p. 214—218.

Sanders B. G. Electrophoretic studies of serum proteins of three trout species and the resulting hybrids within the family Salmonidae.— In: Taxonomic biochemistry and serology. N. Y.: Roy. Press Cons., 1964, p. 673—679.
Sasaki M., Hitotsumachi S., Makino S., Terao T. A comparative study of the chromosomes in the chum salmon, the kokanes salmon and their hybrids.— Caryologia, 1968, vol. 21, N 4, p. 389—394.
Scagnetti S., Parisi V. Ricerce immunologiche ed electroforetiche sulla sistematica e la biologia dei salmonidi.— Boll. pesca, piscicolt. e idrobiol., 1967, vol. 22, fasc. 2 (1969), p. 121—147.
Schindler O. Guide to freshwater fishes. London: Thames and Hudson, 1957, 300 p.
Scott W. B., Crossman E. J. Freshwater fishes of Canada.— Bull. Fish. Res. Canada, 1974, N 184, 966 p.
Scott W. B., Smith S. H. The occurrence of the longjaw cisco, *Leucichthys alpinae*, in Lake Erie.— J. Fish. Res. Board Canada, 1962, vol. 109, N 6, p. 1013—1023.
Shigemitsu T., Soichiro S. Comparisons of the melting temperature of DNA in the family Salmonidae.— Jap. J. Genet., 1976, vol. 51, N 2, p. 89—91.
Simon R. C. Chromosome morphology and species evolution in the five North American species of pacific salmon (*Oncorhynchus*).— J. Morphol., 1963, vol. 11, N 1, p. 77—97.
Simon R. S., Dollar A. M. Cytological aspects of speciation in two North American teleosts, *Salmo gairdneri* and *Salmo clarkii lewisi*.— Canad. J. Genet. and Cytol., 1963, vol. 5, N 1, p. 43—49.
Smith G. R., Stoke W. L., Horn K. F. Some Late Pleistocene fishes of Lake Bonneville.— Copeia, 1968, N 4, p. 807—816.
Smith S. H. Evolution and distribution of the Coregonids.— J. Fish. Res. Board Canada, 1957, vol. 14, N 4, p. 599—604.
Smith S. H. Factors in ecological succession in oligotrophic fish communities of the Laurentian Great Lakes.— J. Fish. Res. Board Canada, 1972, vol. 29, N 6, p. 717—730.
Smitt F. A. Kritisk Förteckning över de i Riksmuseum befintliga Salmonider.— Kgl. swenska vetenskapakad. handl., 1886, bd. 21, N 8, s. 3—290.
Sokal R. R. Numerical taxonomy.— Sci. Amer., 1966, vol. 215, N 6, p. 106—116.
Sokal R. R., Sneath P. H. A. Principles of numerical taxonomy. San Francisco: W. H. Freeman and Co., 1963, 259 p.
Spillmann J. Sur deux poissons des collections de Muséum, témoins de l'existence au XIX siécle, dans de lac Léman, de corégones du type «dispersus».— Bull. Mus. Nat. hist. natur., 1958, vol. 30, N 2, p. 144—145.
Spreafico E., Berg A., Grimaldi E. Accrescimento e fecondita del coregone bondella (*Coregonus sp.*) considerati in rapporto alle modificazioni trofishe del Lago Maggiore.— Mem. Ist. ital. idrobiol., 1974, vol. 31, p. 205—220.
Steinmann P. Monographie der Schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der einsteiung neuer Arten.— Schweiz. Z., Hydrobiol., 1950a, Bd. 12, H. 1, S. 109—189.
Steinmann P. Monographie der Schweizerischen Koregonen (Spezieller Teil, Fortsetzung).— Schweiz. Z. hydrobiol., 1950b, Bd. 12, H. 2, S. 340—491.
Steinmann P. Monographie der Schweizerischen Koregonen. III Teil.— Schweizer. Z. Hydrobiol., 1951, Bd. 13, H. 1, S. 54—156.
Svärdson G. Chromosome studies in Salmonidae.— Rept Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1945, N 23, p. 1—151.
Svärdson G. Coregonid problem. I. Some general aspects of the problems.— Rept Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1949, N 29, p. 89—101.
Svärdson G. The Coregonid problem. II. Morphology of two coregonid species in different environments.— Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1950, N 30, p. 151—162.
Svärdson G. The Coregonid problem. IV. The significance of scales and gillrakers.— Rept Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1952, N 33, p. 204—232.

Svärdson G. The Coregonid problem. VI. The palearctic species and their intergrades.— Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1957a, N 38, p. 267—356.
Svärdson G. Sikar och siklöjor inte två men sju oloka fiskar.— Swensk. fisk. tidskr., 1957b, vol. 66, N 1, p. 1—4.
Svärdson G. Tvillingarter bland brackvattensfis — karna.— Fauna och flora, 1958, N 3/4, p. 150—174.
Svärdson G. The Coregonid problem. VII. The isolating mechanism in sympatric species.— Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1965, N 46, p. 95—123.
Svärdson G. Significance of introgression in Coregonid evolution.— In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 33—59.
Svärdson G. Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes.— Rept. Inst. Freshwater Res., Drottningholm, 1976, N 55, p. 144—171.
Svärdson G., Freidenfelt T. Sikarna i Vänern.— Inform. från Sötvattens-Lab. Drottningholm, 1974, N 10, p. 2—37.
Surbeck A. Beitrag zur Kenntniss der Schweizerischen Coregonen.— Schweiz. Fisch.-Z., 1921, Bd. 29, N 3, S. 52—59.
Szczerbowski J. A. Wybrane elementy biologii siei i ich aspekt gospodarzy.— Zesz. nauk. WSR Olszt., Ser. C, 1970, suppl. 1.
Tåning A. V. Experimental study of meristic characters in fishes.— Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc., 1952, vol. 27, N 1, p. 169—183.
Tchernavin V. V. The origin of salmon. Is its ancestory marine or freshwater?— Salmon and Trout Mag., 1939, N 95, p. 120—140.
Thienemann A. Die Entstehung einer neuen Coregonenform in einem Zeitraum von vierzig Jahren.— Zool. Anz., 1911, N 38, S. 301—303.
Thienemann A. Die Ausbildung einer neuen Felcheart in einem Zeitraum von 40 Jahren.— Naturwissenschaften, 1914, N 2, S. 393—396.
Thienemann A. Weitere Untersuchungen an Coregonen.— Arch. Hydrobiol., 1922, N 13, S. 415—471.
Thienemann A. Coregonen aus dem Ladogasee.— Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 1926, vol. 6, N 7, p. 1—8.
Thienemann A. Coregonus albula leucinensis eine Tiefenform der Kleinen Maräne aus einem Norddeudchen See. (Zugleich ein Beitrag zur Rassenbildung bei *Coregonus albula*).— Z. Morphol. und Oekol. Tiere, 1933, Bd. 27, N 4, S. 654—683.
Toivonen J. The fish fauna and limnology of large oligotrophic glacial lakes in Europe (about 1800 A. D.).— J. Fish. Res. Board Canada, 1972, vol. 29, N 6, p. 629—637.
Tsuyuki H., Uthe J. F., Roberts E., Clarke L. W. Comparative electrophoregrams of *Coregonus clupeaformis, Salvelinus namaycush, S. alpinus, S. malma* and *S. fontinalis* from the family Salmonidae.— Ibidem, 1966, vol. 23, N 10, p. 1599—1606.
Valtonen T. Identification of whitefish specimens in the Bothnian Bay.— Acta Univ. Ouluen, Ser. A, 1976, N 42, p. 113—119.
Vanstone W. E., Chung-Wai Ho. Plasma proteins of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) as separated by zone electrophoresis.— J. Fish. Res. Board Canada, 1961, vol. 18, N 3, p. 393—399.
Vivier P. Un exemple d'acclimation ancienne. Les. Corégones der Lacs du Massif Central.— Ann. Stat. Centr. hydrobiol. Applig., 1958, v. 7, p. 241—250.
Vladykov V. D. Environmental and taxonomic characters of fishes.— Trans. Roy. Canad. Inst., 1934, v. 20, pt 1, N 43, p. 100—140.
Vladykov V. D. Osteological studies on pacific salmon of the genus *Oncorhynchus.*— Bull. Fish. Res. Board Canada, 1962, N 136, p. 1—172.
Vladykov V. D. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution.— Trans. Roy. Soc. Canada, 1963, N 1, p. 459—504.
Vladykov V. D. Pearl tubercles and certain cranial peculiarities useful in the taxonomy of Coregonid genera.— In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970, p. 167—193.

Wagler E. Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes. VII. Ueber Eier und Blut der Bodenseecoregonen.— Arch. Hydrobiol., 1933, vol. 25, N 1, p. 1—21.
Wahl R. W. Chromosome morphology in lake trout, *Salvelinus namaycush.*— Copeia, 1960, N 1, p. 16—19.
Walczak J. Sielawa (*Coregonus albula* L.) kilku jezior Pomorza Lachodniego.— Roczn. nauk roln., 1953, t. 67, S. B., N 1, p. 21—37.
Wallin O. On the growth structure and developmental physiology of the scale of fishes.— Rept Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1957, N 38, p. 385—447.
Walters V. Fishes of Western Arctic America and Eastern Arctic Siberia. Taxonomy and zoogeography.— Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1955, vol. 106, art. 5, p. 255—368.
Weitzmann S. H. The origin of the stomiatoid fishes with comments on the classification of salmoniform fishes.— Copeia, 1967, N 3, p. 507—540.
Wheeler A. The origin and distribution of the freshwater fishes of the British Isles.— J. Biogeogr., 1977, vol. 4, N 1, p. 1—24.
Wilson M. V. H. Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia.— Life Sci. Contrib. Rept Ontario Mus., 1977, N 113, p. 1—56.
Wohlschlag D. E. Mortality rates of whitefish in an arctic lake.— Ecology, 1954, vol. 35, N 3, p. 388—396.
Yamazaki F. A chromosome study of the ayu, a salmonid fish.— Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1971, N 37, p. 707—710.
Zahnd J. P. Modifications hepatiques liees au cycle ovarien chez deux poissons ovovipares: *Xiphophorus helleri et Lebistes reticulatus.*— Arch. anat. microsc. et morphol. exp., 1959, vol. 48, N 2, p. 231.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

Глава первая

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МЕТОДИКИ И ВЫБОР ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ 6

Изменчивость и структура вида у сиговых рыб 6
Выбор объектов исследования 9
Изменчивость пластических признаков у сиговых рыб 11
Изменчивость меристических признаков у сиговых рыб 17
Интерьерные признаки, или морфофизиологические индикаторы . . . 35
Математические методы обработки исходных данных 36
Методы математического анализа из теории информации 39
Биохимические методы анализа 49

Глава вторая

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ СИГОВЫХ РЫБ В ВОДОЕМАХ СЕВЕРА И ОСОБЕННОСТИ ИХ ПИТАНИЯ 55

Климат и тепловой режим водоемов 55
Характеристика исследованных озер 58
Кормовая база и условия питания рыб 61
Особенности пищевых отношений в пределах одной популяции сига 65
Питание малотычинковых и многотычинковых сигов 73

Глава третья

РОСТ СИГОВ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ 80

Периодичность роста сиговых рыб 80
Темп роста сигов 89
Воспроизводительная способность и структура популяций различных форм сига 93

Глава четвертая

СОЗРЕВАНИЕ И ПЕРИОДИЧНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ СИГОВЫХ РЫБ 102

Созревание и размножение сигов 103

Физиолого-биохимические изменения у сигов в процессе созревания гонад 112

Глава пятая

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ СИГОВЫХ РЫБ СРЕДИ ГРУППЫ ЛОСОСЕВИДНЫХ 124

Эмбриологические данные 127

Морфологические признаки 131

Биохимические и генетические данные 134

Палеонтологические данные 142

Общее обсуждение и систематическая часть 145

Семейство Coregonidae — сиговые 146

Ключ для определения родов сиговых рыб 147

Определительная таблица видов рода *Coregonus* в водоемах СССР 149

Глава шестая

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ РОДОВ И ВИДОВ СИГОВЫХ РЫБ 153

Род *Prosopium* Milner, 1818 — вальки 153

Prosopium cylindraceum (Pallas et Pennant), 1784 — валек . . 154

Род *Coregonus* (Linné) Lacépède, 1804 — сиги 160

Coregonus muksun (Pallas), [1814] — муксун 161

Coregonus nasus (Pallas), 1776 — чир 166

Coregonus lavaretus (Linné), 1758,— сиг 171

Coregonus chadary Dybowski, 1862 — сиг-хадары 185

Coregonus ussuriensis Berg, 1906 — амурский сиг 186

Coregonus autumnalis (Pallas), 1776 — омуль 189

Coregonus peled (Gmelin), 1789 — пелядь, сырок 194

Coregonus tugun (Pallas), [1814] — тугун 198

Coregonus albula (Linné), 1758 — европейская ряпушка . . 200

Coregonus sardinella Valenciennes, 1848 — сибирская ряпушка 205

Род *Stenodus* Richardson, 1836 — нельмы, белорыбицы 210

Stenodus leucichthys (Güldenstädt), 1772 — белорыбица, нельма 211

Глава седьмая

ОСОБЕННОСТИ РАССЕЛЕНИЯ СИГОВЫХ РЫБ И ПРОБЛЕМЫ ЗООГЕОГРАФИИ 217

Родственные связи сиговых рыб из водоемов СССР и Западной Европы 217

Особенности расселения сиговых рыб в водоемах Сибири и Америки 222
Районирование водоемов Сибири 225
О районировании водоемов Голарктики 231

Глава восьмая

СИГОВЫЕ РЫБЫ В ОЛИГОТРОФНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ 239
Состав ихтиофауны северных и высокогорных озер 239
Влияние промысла 242
Акклиматизация сигов 245
Влияние эвтрофикации 246
Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование 257

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 260

ЛИТЕРАТУРА 263

Юрий Степанович Решетников

ЭКОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА СИГОВЫХ РЫБ

Утверждено к печати
Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Редактор Н. И. Кашкин
Редактор издательства А. М. Гидалевич
Художник А. А. Кущенко
Художественный редактор Н. М. Власик
Технические редакторы Р. Г. Грузинова, В. Д. Прилепская
Корректор В. С. Федечкина

ИБ № 17288

Сдано в набор 14.12.79.
Подписано к печати 02.07.80.
Т-11045. Формат 60×90¹/₁₆.
Бумага типографская № 2
Гарнитура обыкновенная
Печать высокая
Усл. печ. л. 19,0. Уч.-изд. л. 22,0
Тираж 1300 экз. Тип. зак. 2845
Цена 3 р. 50 к.

Издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10