

УДК 597.0/.5

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СКАТА ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ МИГРАЦИОННОМ ПУТИ

© 2012 г. В. Д. Богданов, Е. Н. Богданова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

E-mail: bogdanov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 18.01.2012

Рассмотрены экологические аспекты покатной миграции личинок сиговых рыб, проходящей в низовье р. Северной Сосьвы (крупнейшем нерестовом притоке нижней Оби): многолетняя, сезонная и суточная динамика интенсивности ската, а также пространственное распределение, рост и питание личинок в потоке. Выявлены значительные изменения численности генераций сиговых рыб. Установлено, что для ската личинок при длительном миграционном пути характерны особенности, отличающие его от ската на нерестилищах, а именно: массовый скат проходит после ледохода; интенсивность миграции не связана с изменениями расхода воды; наименьшие концентрации личинок наблюдаются в поверхностном слое потока; для личинок свойственно видоспецифичное распределение в потоке, линейный рост тела, потеря значительного количества эндогенных запасов, переход на внешнее питание.

Ключевые слова: покатная миграция, личинки сиговых рыб, численность, распределение в потоке, динамика, эндогенные запасы, внешнее питание, р. Северная Сосьва.

Покатная миграция личинок (скат) — широко распространенное для рыб явление, в том числе сиговых *Coregonidae*, считается приспособлением к распределению по местам нагула.

Покатная миграция молоди представителей десяти семейств рыб, куда не входили сиговые, подробно рассмотрена Д.С. Павловым и его коллегами (Павлов и др., 1979; 1981, 1985, 2007; и др.). На большом фактическом и литературном материале показана адаптивная природа миграций, способствующих расселению вида, увеличению площадей нагула и в конечном счете сбалансированному функционированию популяций в колеблющихся условиях среды. Несмотря на циркулярное обитание и важное значение сиговых рыб как биоресурса, покатная миграция личинок сиговых рыб наиболее исследована на примере лишь нескольких нерестовых рек трех бассейнов (Обский, Байкальский и Анадырский). Для североамериканского континента сходная информация отсутствует. В литературе имеется довольно много данных о скате личинок байкальского омуля (Мишарин, 1953; Краснощеков, 1958; Топорков, 1964; Хохлова, 1965; Шумилов, 1970; Сорокин, Сорокина, 1977; Сорокин и др., 1981; Афанасьев и др., 1981; Щербаков, 1983; Семенченко, Семенченко, 1988) и сиговых р. Анадырь (Юсупов, 1990; Шестаков, 1991а, б). Сведения о скате личинок сиговых рыб в некоторых нерестовых притоках нижней Оби приводятся в работах

В.Г. Иванчинова (1935), В.А. Замятина (1971), П.П. Прасолова (1988), О.А. Госьковой (2010). Более подробно покатная миграция личинок обских видов сиговых, особенно на нерестилищах, описана авторами статьи (Богданов, 1983, 1987, 2006; Богданов, Богданова, 1984; Богданов и др., 1991; Богданов, Кижеватов, 2000).

Обобщая все имеющиеся в литературе сведения, можно сказать, что у полупроходных и туповодных сиговых рыб покатная миграция личинок проходит на различных реках однотипно, что связано в первую очередь со сходством биологических аспектов размножения: нерест происходит осенью, а вылупление личинок — ранней весной в период прохождения паводковой волны. Существующие различия ската личинок в разных реках определяются экологическими особенностями динамики освещенности и скорости течения воды, протяженностью миграционного пути, кормовыми условиями. При определенных условиях на скате личинки сиговых рыб (омуля, валька) могут переходить на потребление внешней пищи.

Цель настоящей работы — на основе многолетних данных выявить особенности многолетней, сезонной и суточной динамики интенсивности ската, пространственно-временной структуры, роста и поведения личинок сиговых рыб при длительном миграционном пути.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования покатной миграции личинок сиговых рыб проводили в 1981–2011 гг. в низовье р. Северной Сосьвы (учетный створ находился в 400 км от верхней и 280 км нижней границы нерестилищ), которая считается самым крупным притоком нижней Оби, имеет длину 866 км и площадь бассейна 89.7 тыс. км², ее водный режим зависит от выпадения и таяния осадков на Урале (Кеммерих, 1961). Ширина русла в учетном створе составляет в паводок 400 м, наибольшая глубина в межень – 6 м, в паводок – 13.8 м, прозрачность воды в паводок изменяется от 0.5 до 1.2 м. Ниже учетного створа начинается пойменная система нижней Оби – основные места нагула личинок (Богданов, 1988).

Пробы брали ежегодно от начала и до конца ската одновременно в разных горизонтах потока и поперечному сечению реки. Всего собрано 3120 проб, определено до вида 58 тыс. личинок. При сборе материала по скату личинок применяли метод учета дрейфа (Пахоруков, 1980; Павлов и др., 1981; Богданов, 1987). Использовали ловушки типа конусной сети, изготовленной из капронового сита № 20, длиной 2.5 м и площадью входного отверстия 0.25 м². Время экспозиции определяли в зависимости от интенсивности миграции и засоряемости ловушки от 1 мин до 30 мин (чаще 5–10 мин). Периодичность взятия проб составляла от 1 до 6 раз в сутки. Измерение длины тела личинок проводили на особях, фиксированных 4%-ным раствором формалина.

Во время взятия проб регистрировали скорость течения (использовали гидрометрическую вертушку ГР-99), уровень и температуру воды.

Для оценки концентрации покатной молодежи в потоке пользовались формулой, предложенной Д.С. Павловым и др. (1981):

$$M_{100} = m100/Q,$$

$$Q = SVt,$$

где M_{100} – количество рыб в 100 м³; m – среднее число рыб в пробах за расчетный период времени; Q – расход воды через сетку (м³/с); S – площадь входного отверстия (м²); V – скорость течения в сетке (м/с); t – время лова (с).

При определении погрешности метода учета численности личинок использовали ошибки, возникающие за счет изменения количества личинок в пробах, величины расхода воды и эффективности фильтрации ловушки. Общая погрешность применяемого метода не превышала 40%, чаще была близка к 30% (Богданов, 1987).

Эндогенные запасы пищи (наличие и размеры желтка без жировой капли) определяли у личинок пеляди (1981–2001 гг.). При исследовании экзогенного питания личинок использовали опубли-

кованные рекомендации (Методическое пособие..., 1974). На анализ взяты личинки пеляди, скатывающиеся в 1981–2001 гг., тугуна, сига-пыжьяна и чира – в 1981, 1982, 1985 гг.

Видовую принадлежность личинок устанавливали по разработанному нами определителю (Богданов, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основные нерестилища пеляди *Coregonus peled* (Gmelin), чира *C. nasus* (Pallas), сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* (Gmelin) и тугуна *C. tugin* (Pallas) Обского бассейна расположены в уральских притоках нижней Оби, в предгорных и горных участках рек (Москаленко, 1958; Характеристика экосистемы..., 1990). Важнейшие из них находятся в р. Северной Сосьве (Богданов, 1998). Личинки с паводковой волной выносятся с нерестилищ, перемещаются в низовье реки и распределяются по местам нагула. Сравнивая абсолютную численность покатных личинок во всех основных нерестовых притоках нижней Оби (Богданов, 2005), установили, что доля р. Северной Сосьвы в воспроизводстве обских сиговых рыб составляет 80.0% по пеляди, 45.6% – по чире, 6.1% – по сигу-пыжьяну и 90.4% – по тугуну.

По р. Северной Сосьве скатываются личинки пяти видов сиговых рыб: пеляди, тугуна, чира, сига-пыжьяна и нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas). Среди покатных личинок обычно преобладает пелядь (средняя многолетняя численность – 1770.1 млн. экз.). Чир, как правило, занимает второе место (75.7 млн. экз.). Его доля существенно повышается в годы низкой численности пеляди. Тугун среди покатных личинок стоит на третьем месте (50.5 млн. экз.). Численность личинок сига-пыжьяна – самая низкая из сиговых (5.7 млн. экз.), исключая нельму. Личинки нельмы встречаются единично и крайне редко. Они были зарегистрированы в 1983, 1988, 1989, 1998, 2004 гг. в первые дни покатной миграции.

За 30 лет выявлены четыре пика численности личинок пеляди и каждый последующий был меньше предыдущего (рис. 1). Наблюдается затухающая амплитуда колебания численности рождаемых поколений. Наиболее значимые повышения численности личинок пеляди происходили после годов рекордно высокой водности Оби (после 1979 и 2007 гг.). Однако в 2000-е годы амплитуда колебания численности генераций пеляди сильно сократилась за счет повышения численности в фазе депрессии и понижения – в фазе подъема (см. рис. 1). У других сиговых рыб аналогичных “волн жизни” (связанных с водностью поймы Оби) не наблюдается (Богданов, Агафонов, 2001). При общем снижении численности генераций всех видов полупроходных сиговых рыб

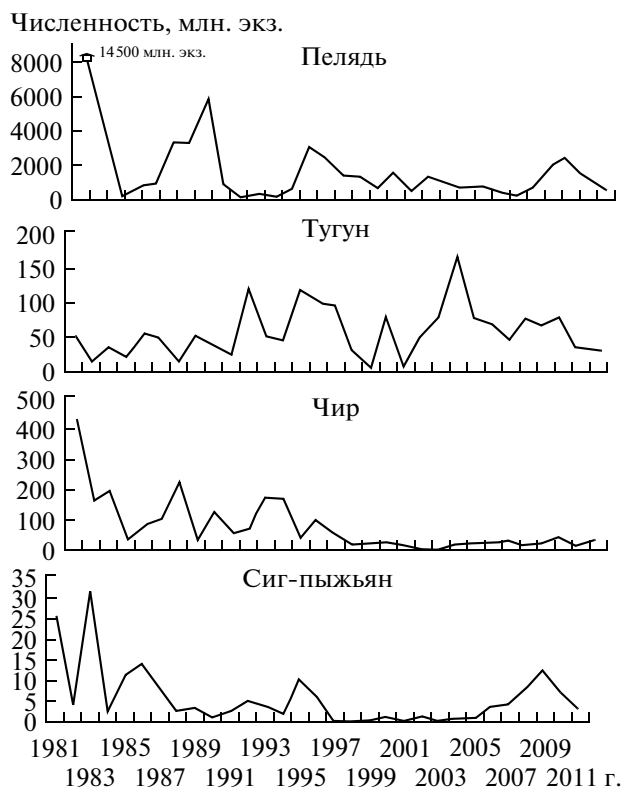


Рис. 1. Численность покатных личинок сиговых рыб, низовье р. Северной Сосьвы.

наиболее сильно снизил численность чир. В р. Северной Сосьве сиг-пыжыян после 1980-х годов стал малочислен, но в последние годы его численность несколько возросла. В отличие от полупроходных сиговых рыб численность личинок тугуна (туводный вид) устойчиво высокая в последние два десятилетия, отмечены лишь кратковременные спады.

Личинки, вылупившиеся первыми, скатываются медленнее, чем вылупившиеся в пик ската, поскольку в начале паводка скорости течения меньше. Если последним требуется всего 5–6 сут для того, чтобы достигнуть районов нагула, то у первых миграция при возврате холодов затягивается до 15–20 сут.

В период ската личинок в низовье р. Северной Сосьвы расход воды был наиболее высоким в 1987 г. (максимум 4800 м³/с) и наиболее низким – в 1984 г. (максимум 1950 м³/с). В районе учетного створа скорость течения воды изменялась за все годы исследований на стрежне у поверхности от 0.55 до 1.2 м/с, в нижних горизонтах потока – от 0.46 до 1.1 м/с, температура – от 1 до 12°C.

В районе учетного створа личинки появляются после ледохода (рис. 2), через 13–17 сут от начала заливки соров водой, реже позднее или раньше. Часть личинок (различная у отдельных

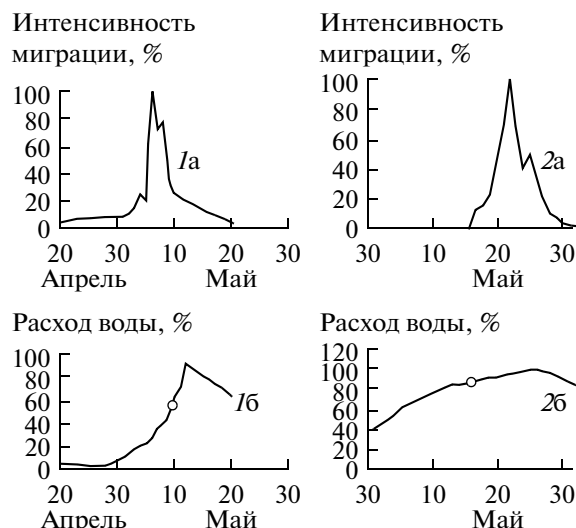


Рис. 2. Интенсивности покатной миграции личинок сиговых рыб (а) и расхода воды (б) в р. Северная Сосьва (схема): 1 – район нерестилищ; 2 – низовье реки; о – дата ледохода.

видов) выносятся в русло и далее в пойму Малой Оби и даже достигает дельты Оби (чир), а часть (тугун почти весь) остается в пойме р. Северной Сосьвы (Богданов, 1988).

Скат в низовье реки длится от 10 до 35 сут, чаще – от 16 до 17 сут. В 1980-е годы средняя продолжительность ската составляла 18.7 сут, в 1990-е – 16.6 сут, а в 2000-е уменьшилась до 12 сут. Сокращение продолжительности ската связано с устойчивым трендом на снижение численности личинок за многолетний период наблюдений. Первые покатные личинки появляются обычно 17–23 мая (самая ранняя дата появления первых личинок – 25 апреля, самая поздняя – 31 мая). Основное их количество скатывается чаще в третью декаду мая, реже – в первую декаду июня. Пик ската всегда происходит за короткий период времени – от 2 до 5 сут. В пик скатывается около 80–90% всех личинок. Среди скатывающихся личинок всегда есть мертвые особи, которые дрейфуют в нижних горизонтах потока. Подсчитано, что в среднем в период покатной миграции гибнет около 1% личинок за 10 км пути.

Ежегодно колебания численности покатных личинок происходят независимо от изменений расхода воды в реке (Богданов, 1987). Наиболее интенсивно скат может происходить в различные периоды прохождения паводковой “волны”: при увеличении уровня и расходов воды в реке (чаще всего – 61% от всех лет наблюдений); в период наибольших уровней и расходов воды (24%); в период снижения паводковой “волны” (15%).

Скат личинок проходит круглосуточно, при этом не отмечено четко выраженного ритма в из-

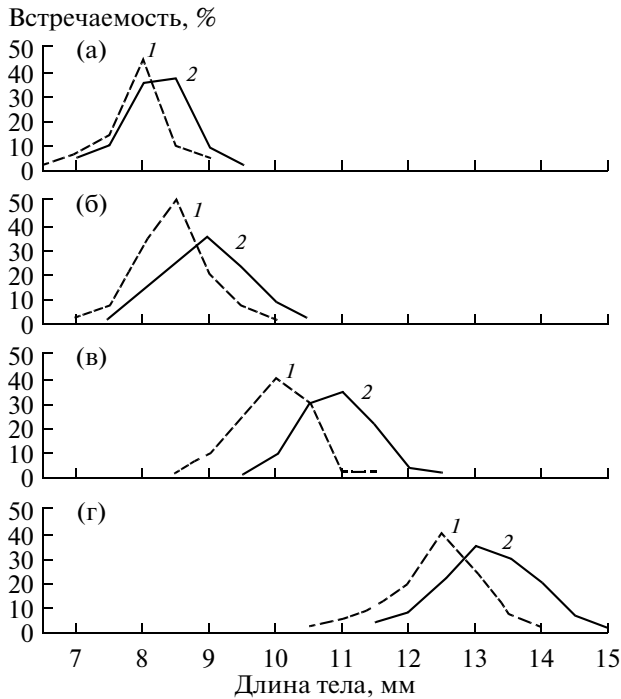


Рис. 3. Вариационные кривые размеров тела покатных личинок сиговых рыб (р. Северная Сосьва): 1 – район нерестилищ; 2 – низовье реки; а – тугун; б – пелядь; в – сиг-пыжьян; г – чир.

менении интенсивности миграции. Наиболее равномерно распределены по вертикали личинки чира и сига-пыжьяна. При общем сходстве горизонтального распределения личинок различных видов у каждого из них есть особенности. Тугун распределяется более равномерно, а пелядь – менее.

Как правило, концентрация покатных личинок в нижних горизонтах в 0.5–2 раза выше, чем в поверхностных, что прежде всего относится к пеляди. У чира, пеляди и сига-пыжьяна горизонтальное распределение в потоке сохраняется таким же, как на нерестилищах, – наиболее интенсивный скат происходит на стрежне и у вогнутого берега излучин, тогда как у тугуна распределение в потоке более равномерное. Специфическое распределение личинок тугуна в потоке связано с его повышенной подвижностью. Поведение тугуна во время покатной миграции в русле р. Северной Сосьвы направлено на выход из потока, что способствует расселению в пойме родной реки, а у пеляди, чира, сига-пыжьяна – на удержание в потоке, что приводит к преимущественному расселению в пойме Оби (Богданов, 1988, 1992).

Смена поведения личинок в конце миграционного пути по сравнению со скатом в районе нерестилищ связана с уменьшением объема желточного мешка, выполняющего, помимо энергетических, и гидростатическую функцию (Черняев,

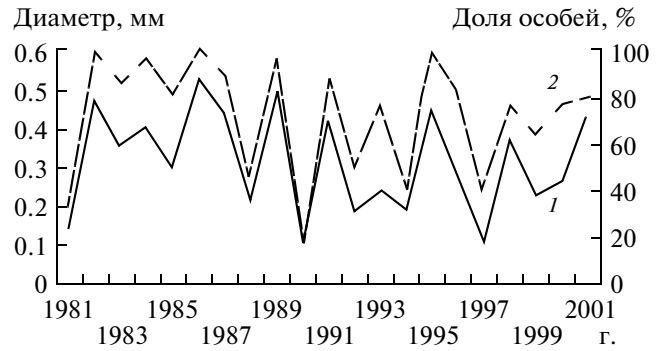


Рис. 4. Наличие и размер желтка личинок пеляди во время массового ската, низовье р. Северной Сосьвы: 1 – диаметр желтка; 2 – доля особей с желтком.

1968), а также с усталостью личинок, которые становятся менее подвижными.

Средняя длина тела личинок тугуна изменялась в суточных пробах от 7.1 ± 0.08 до 8.5 ± 0.04 мм, пеляди – от 8.0 ± 0.03 до 9.9 ± 0.04 , сига-пыжьяна – от 9.8 ± 0.15 до 11.1 ± 0.13 , чира – от 12.2 ± 0.03 до 12.9 ± 0.05 мм. Средняя масса особи составляла соответственно 2.6; 3.5; 5.4; 10.7 мг. В низовьях реки покатные личинки имеют большую длину тела, чем в районах нерестилищ (рис. 3). Прирост во время ската от нерестилищ до районов нагула составляет у разных видов от 0.3 до 1.0 мм. Личинки, скатывающиеся позднее, имеют в среднем большую длину тела. Линейный рост происходит за счет внутренних резервов, в первую очередь за счет желтка. При этом у личинки несколько снижается масса тела. По размерам и морфологическим показателям тела покатные личинки сиговых рыб в р. Северной Сосьве за все годы были в пределах нормы (Богданов, 1998).

Личинки пеляди, скатываясь по р. Северной Сосьве, к местам нагула подходят каждый год с разным количеством эндогенных запасов, заключенных в желтке – депо, из которого личинки черпают энергетические и пластические материалы (рис. 4). Особи ранних сроков ската имеют их больше, чем особи, скатывающиеся в более поздние сроки: за 21 год наблюдений в начальный период ската все личинки имели желток в 60% случаев (лет), в массовый период – 14%, в последние дни ската – 0%; в разные периоды ежегодного ската количество личинок, сохранивших желток, варьировало в значительных пределах – соответственно от 24 до 100%, от 16 до 100% и от 5 до 80%; уровень потери эндогенных запасов от первоначальных изменялся соответственно от 8.6% до 58.1%, от 14.2 до 99.7% и от 99.6 до 99.9%.

Разнокачественность личинок по величине эндогенных запасов при подходе к нагульным водоемам определена неоднородностью таковых при вылуплении (Богданов, 1983; Богданов и др., 1991)

Таблица 1. Коррелятивная связь ($p < 0.01$) количества эндогенных запасов пищи личинок пеляди массового ската и абиотических факторов (низовье р. Северной Сосьвы)

Фактор	Наличие желтка	Размер желтка
Температура воды, °С	-0.59	-0.46
Продолжительность покатной миграции, сут	-0.68	-0.68

Таблица 2. Активность перехода покатных личинок сиговых рыб на внешнее питание (низовье р. Северной Сосьвы)

Вид	Год	Период ската					
		начальный		массовый		конечный	
		ВП	НЛ	ВП	НЛ	ВП	НЛ
Пелядь	1981* 21**	0	0	2	1	13	10.8 ± 1.1
Тугун	1981 (3)	0	0	0	0	18	9.3 ± 1.8
	1985	0	0	0	0	3	1
Сиг-пыжьян	1981 (3)	0	0	17	3.9 ± 0.5	н	н
Чир	1981 (3)	0	0	41	4.1 ± 0.9	56	9.2 ± 1.2
	1985	19	Следы пищи	35	3.2 ± 0.7	65	3.4 ± 0.6

Примечание. * – год, когда личинки питались экзогенно, ** – период исследований, лет; ВП – доля личинок, перешедших на внешнее питание, %; НЛ – накормленность личинок, экз. жертв на питающуюся особь; н – из-за малочисленности личинки не обнаружены.

и влиянием абиотических факторов (табл. 1). Из представленных данных следует, что, чем выше температура воды в реке и чем дольше скатываются личинки пеляди, тем больше они расходуют эндогенной пищи.

Для сохранения жизнеспособности особей при потере эндогенных запасов частично или полностью важен скорейший переход личинок на активное (смешанное или экзогенное) питание. Сиговые выдерживают голодание после полной резорбции желтка при 0.2–1.5°С максимально 10 сут, при 4–5°С – 5 сут (Сергиенко, 1995). Имеются данные (Максимова и др., 1967; Дмитриева, Воинова, 1988; Семенченко, 1988; и др.), что длительное голодание (например, у байкальского омуля дольше 15 сут) приводит к необратимым изменениям в организме и гибели личинок, сиговых рыб даже при наличии пищи. Личинки сиговых рыб при покатной миграции готовы к приему экзогенной пищи извне за счет функционирования ротового аппарата и пищеварительной системы, но для этого им нужны благоприятные кормовые условия (трофический фактор), определяемые в основном температурой воды, концентрацией кормовых организмов и освещенностью. Для личинок сиговых при переходе на внешнее питание (смешанное или экзогенное) характерна видоспецифичность по отношению к перечисленным факторам, что доказано экспериментально в условиях рыбоводов (Кугаевская, Сергиенко, 1985; Широбоков, 1987; Сергиенко, Кугаевская, 1990; Сергиенко, 1995). Так, например, нижняя поро-

вая величина температуры воды для перехода на внешнее питание для личинок чира и сига-пыжьяна равна 4–5°С, для пеляди – 8°С.

На нерестилищах р. Северной Сосьвы личинки сиговых рыб не переходят на внешнее питание из-за экологических условий: температура воды не превышает 2°С; кормовая база отсутствует (Богданова, 2005).

В низовье р. Северной Сосьвы на учетном створе были обнаружены питающиеся личинки всех обследованных видов (табл. 2). Однако личинки пеляди и тугуна, которые смогли перейти на потребление экзогенной пищи, отмечены в небольшом количестве только в конце ската одного года (1981 г.), отличающегося поздними сроками ската и ранним половодьем. В этот же год во время массового ската питалась небольшая часть личинок и сига-пыжьяна. За три года наблюдений чир потреблял пищу извне в течение двух лет на протяжении всего ската, активность перехода на смешанное и экзогенное питание потребления пищи была выше, чем у других видов, и возрастала от начала к концу ската.

Рацион покатных личинок всех видов сиговых состоял из зоопланктонных (Cyclopoidea науплиальных и копеподных стадий, половозрелые *Acanthocyclops* sp., молодь Cladocera – *Holopedium gibberum*, *Alonella exisa*, *Bosmina longirostris*, *B. longispina*) и меропланктонных организмов (larve Chironomidae и larve Ephemeroptera, с длиной тела менее 1.1 мм). Первые преобладали в рационе

личинки пеляди (98.5%), вторые — остальных видов (тугун — 58.1%, сиг-пыжьян — 66.8%, чир — 58.9%).

Как видим, в районе исследований наиболее благоприятные условия для перехода на внешнее питание формируются для личинок самого “крупного” вида — чира, что обусловлено прежде всего его способностью переходить на внешний корм при более низких температурах, чем, например, пелядь, и потреблять организмы широкого размерного диапазона с преобладанием в рационе меропланктона. Стартовым кормом личинок пеляди являются мелкие зоопланктонные организмы (не более 0.5 мм) (Норенко и др., 1977; Коква, 1978), прежде всего науплиусы веслоногих рачков (Богданова, 1985). За годы исследований численность молоди веслоногих рачков в русле Северной Сосьвы во время ската личинок не превышала во время массового ската 0.15 тыс. экз./м³ и 1.00 тыс. экз./м³ — в конце ската, т. е. кормовая база личинок пеляди не успевала развиваться к подходу их с нерестилищ.

Температурные условия за годы наблюдений во время ската личинок не всегда были благоприятными для питания сиговых, особенно для пеляди: в начале ската вода не прогревалась выше 5°C и в 76% случаев (лет) была ниже 4°C; во время массового ската разных лет температура была равна 2.5–10°C и в 62% случаев (лет) была ниже 6°C; в последние дни ската вода прогревалась от 6 до 12°C.

Отсюда следует, что в условиях р. Северной Сосьвы наиболее приспособлены к трофическим условиям во время ската личинки тугуна и чира: тугун скатывается раньше других видов при низкой температуре, поэтому желток резорбируется медленно, при повышении температуры может питаться меропланктонными организмами, нагуливается “близко” — в пойме родной реки; у чира темп резорбции желтка ниже, чем у пеляди, примерно в 2 раза (Сергиенко, 1995), при этом он сравнительно активно питается в потоке. Наиболее уязвимый вид — пелядь. Основываясь на литературных данных (Волкова, 1965; Кугаевская, Сергиенко, 1985; Ширококов, 1987; Семенченко, 1988; Решетников и др., 1989; Сергиенко, Кугаевская, 1990 и др.), считаем, что отсутствие возможности питаться на скате на фоне значительных потерь эндогенных запасов может привести к повышенной смертности личинок пеляди как при дальнейшей миграции (до 5 сут), так и на местах нагула.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплексы причинно-следственных связей, реализующих покатные миграции молоди рыб, включают три порядка механизмов (Павлов и др., 2007). Механизмы первого порядка создают предпосылки миграции, второго — реализуют их, тре-

тьего — определяют пространственно-временную структуру распределения молоди в потоке.

Нами установлено, что у сиговых рыб существуют специфические механизмы первого порядка, к которым относятся: морфологические адаптации — большой желточный мешок и способность личинок к длительной двигательной активности при отсутствии корма; фотореакция и специфическая поведенческая реакция, обеспечивающая векторизацию движения личинок в потоке. Скаты личинок сиговых рыб происходят “пассивно” (механизмы второго порядка), что связано с физической невозможностью сопротивляться потоку. Однако личинки реагируют на течение и при длительном скате могут в определенной мере изменять свое положение в потоке вплоть до выхода из него (механизмы третьего порядка). Механизмы, обеспечивающие пассивный скат и корректирующие пространственное распределение личинок, у сиговых и других видов рыб во многом сходны.

Скаты личинок сиговых рыб в низовье р. Северной Сосьвы, т. е. при длительном миграционном пути, имеет ряд особенностей, отличающий его от ската на нерестилищах: пик ската происходит после ледохода; интенсивность миграции не связана с изменениями расхода воды; нет четкого суточного ритма; наименьшие концентрации личинок наблюдаются в поверхностном слое потока; видоспецифическая векторизация движения личинок в транзитном потоке; за счет внутренних резервов происходит линейный рост; эндогенные запасы личинок значительно растрачиваются; личинки сиговых рыб переходят на внешнее питание.

Отметим характерные черты ската на нерестилищах (Богданов, 1983; Богданов и др., 1991; Госькова, 2010): пик ската происходит на сутки — двое раньше ледохода; наблюдается прямая зависимость интенсивности миграции от изменений расходов воды; проявляется суточная динамика в начальный период миграции (при ночных заморозках); преимущественное распределение личинок в верхних горизонтах потока; векторизация движения личинок по направлению к струям потока с наибольшими скоростями течения, положительная фотореакция; личинки имеют значительные запасы эндогенной пищи и не питаются.

Выявлены значительные изменения абсолютной численности покатных личинок сиговых рыб: пеляди — в 500 раз, чира — в 150 раз, сига-пыжьяна и тугуна — в 30 раз. Наиболее устойчивым снижением численности отличается чир, в меньшей степени пелядь. Только у пеляди наблюдаются четкие “волны” численности при затухающей амплитуде колебаний.

Работа выполнена при поддержке Программ Президиумов РАН и УрО РАН (П.30, №12-П-4-1043, № 11-45-09-УПП).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев Г.А., Сорокин В.Н., Сорокина А.А.* Экология ската личинок омуля в Селенге // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск, 1981. С. 44–55.
- Богданов В.Д.* Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск, 1983. С. 55–79.
- Богданов В.Д.* Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Препринт. Свердловск: УрО АН СССР, 1987. 60 с.
- Богданов В.Д.* Пространственное распределение личинок сиговых рыб по акватории Нижней Оби // Биология сиговых рыб. М., 1988. С. 178–191.
- Богданов В.Д.* Особенности пространственного распределения личинок тугуна *Coregonus tugin* бассейна реки Обь // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. № 1. С. 64–69.
- Богданов В.Д.* Морфологические особенности развития и определитель личинок сиговых рыб р. Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 54 с.
- Богданов В.Д.* Состояние ихтиофауны Нижней Оби // Научный вестник. Вып. 1 (32). Салехард, 2005. С. 40–49.
- Богданов В.Д.* Особенности ската личинок сиговых рыб при длительном миграционном пути // Биота Ямала и проблемы региональной экологии / Научный вестник. Вып. 1 (38). Салехард, 2006. С. 85–91.
- Богданов В.Д., Агафонов Л.Н.* Влияние гидрологических условий поймы Нижней Оби на воспроизводство сиговых рыб // Экология. 2001. № 1. С. 50–56.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н.* Особенности ската личинок сиговых рыб в низовьях р. Северной Сосьвы // Морфологическая характеристика некоторых видов рыб Обь-Иртышского бассейна. Свердловск, 1984. С. 11–28.
- Богданов В.Д., Кижеватов Я.А.* Динамика ихтиофауны р. Сосьвы // Материалы к познанию фауны и флоры Ямало-Ненецкого автономного округа / Научный вестник. Салехард, 2000. Вып. 4. Ч. 2. С. 3–15.
- Богданов В.Д., Мельниченко С.М., Мельниченко И.П.* Скаты личинок сиговых рыб в районе нерестилищ на р. Манья (бассейн нижней Оби) // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. С. 776–782.
- Богданова Е.Н.* Экологические аспекты питания личинок обской пеляди // III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез докл. Тюмень, 1985. С. 54–56.
- Богданова Е.Н.* Зоопланктон притоков р. Ляпин (восточный склон Приполярного Урала) // Экологические исследования на Ямале: итоги и перспективы / Научный вестник. Салехард, 2005. Вып. 1 (32). С. 68–77.
- Волкова Л.В.* Эколого-морфологические закономерности развития пеляди: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1965. 17 с.
- Госькова О.А.* Межгодовые колебания численности генераций сиговых рыб в р. Сыне (Нижняя Обь) // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: Мат-лы совещ. Тюмень: Изд-во Госрыбцентр, 2010. С. 105–109.
- Дмитриева Т.М., Воинова Н.В.* Особенности энергетического обмена в раннем постнатальном онтогенезе омуля // III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам: Тез. докл. Тольятти, 1988. С. 88–89.
- Замятин В.А.* Эффективность естественного воспроизводства сиговых рыб в реке Оби // Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. Тюмень, 1971. С. 96–101.
- Иванчинов В.Т.* Река Щучья. Биология и промысел обской сельди // Работы Обь-Тазовской научной рыбхоз. станции. 1935. Т. 1. Вып. 2. С. 1–139.
- Кеммерих А.О.* Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 138 с.
- Кокова В.Е.* Питание личинок сига *Coregonus lavaretus ludoga* Poljakow, байкальского омуля *C. autumnalis migratorius* (Georgi) и пеляди *C. peled* (Gmelin) // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18. Вып. 6. С. 1072–1079.
- Краснощечков С.И.* О биологии личинок байкальского омуля // Науч.-техн. бюл. ВНИОРХ. 1958. № 6–7. С. 51–54.
- Кугаевская Л.В., Сергиенко Л.Л.* Экологические требования личинок сиговых к некоторым факторам внешней среды // III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл. Тюмень, 1985. С. 88–89.
- Максимова Л.П., Лебедева Л.И., Коровина В.М.* Опыт подрашивания личинок сиговых рыб с применением живых кормов // Сб. тр. Карел. отд. ГосНИОРХ. 1967. Т. 5. Вып. 1. С. 421–425.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Мишарин К.И.* Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля в Байкале // Изв. БГИ при Иркутском ун-те. Иркутск, 1953. Т. 14. Вып. 1–4. С. 3–133.
- Москаленко Б.К.* Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень: Средне-Урал. кн. изд-во, 1958. 251 с.
- Норенко Д.С., Дзюменко И.Ф., Дзюменко З.М.* О результатах выращивания молоди омуля, пеляди и осетра в прудах Вельского рыбоводного завода // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1977. С. 9–37.
- Павлов Д.С.* Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П.* и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волге и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Нездолий В.К.* и др. Покатная миграция рыб из водоемов с замедленным водообменом. М.: Изд-во ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. 136 с.
- Павлов Д.С., Михеев В.К., Васильев М.В., Пехливанов Л.З.* Питание, распределение и миграции молоди рыб из водохранилища “Александр Стамбульский”. М.: Наука, 1988. 120 с.
- Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В.* Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука, 2007. 212 с.
- Пахоруков А.М.* Изучение распределения рыб в водохранилищах и озерах. М.: Наука, 1980. 64 с.
- Прасолов П.П.* Оценка естественного воспроизводства сиговых рыб в бассейне р. Войкар // Пути повышения

- продуктивности и рационального использования рыбных ресурсов внутренних водоемов: Тез. докл. Тюмень, 1988. С. 20–22.
- Решетников Ю.С., Мухачев К.С., Болотова Н.Л.* и др. Пелядь. М.: Наука, 1989. 302 с.
- Семенченко С.М.* Влияние продолжительности голодания личинок байкальского омуля на последующий рост и энергообмен // IV конф. по раннему онтогенезу рыб: Тез. докл. Мурманск, 1988. Ч. II. С. 90–92.
- Семенченко С.М., Семенченко И.В.* Питание личинок баргузинской популяции байкальского омуля в период ската // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. 3-й Всесоюз. конф. Ч. 3. Иркутск, 1988. С. 141.
- Сергиенко Л.Л.* Биологические основы совершенствования заводского воспроизводства сиговых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 19 с.
- Сергиенко Л.Л., Кугаевская Л.В.* Нижний температурный порог начала питания личинок сиговых рыб // IV Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез. докл. Л., 1990. С. 67–8.
- Сорокин В.Н., Сорокина А.А.* Воспроизводство селенгинской популяции омуля и экология ее молоди // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск, 1977. С. 141–155.
- Сорокин В.Н., Сорокина А.А., Михалкин А.Ф., Шербакова А.М.* Характеристика нерестилищ и ската личинок северобайкальского омуля // Озера Прибайкальского участка зоны БАМ. Новосибирск, 1981. С. 185–194.
- Топорков И.Г.* Скаты личинок байкальского омуля по реке Большой в 1961–1962 гг. // Краткие сообщения и доклады о научной работе. Иркутск, 1964. С. 39–48.
- Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы. Свердловск: УрО РАН СССР, 1990. 256 с.
- Хохлова Л.В.* Колебания урожайности молоди омуля р. Селенги // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 3. С. 419–425.
- Черняев Ж.А.* Эмбриональное развитие байкальского омуля. М.: Наука, 1968. 91 с.
- Шестаков А.В.* Некоторые итоги исследований экологии сиговых рыб на ранних этапах онтогенеза в реке Анадырь // Биологические проблемы Севера: Современ. пробл. сиговых рыб. Владивосток, 1991а. С. 239–248.
- Шестаков А.В.* Первые данные по динамике ската личинок сиговых рыб в реке Анадырь // Вопр. ихтиологии. 1991б. Т. 31. Вып. 1. С. 65–72.
- Широбоков И.И.* Влияние биотических и абиотических факторов на сроки перехода личинок озерного сига к активному питанию // Морфология и экология рыб. Новосибирск, 1987. С. 64–77.
- Шумилов И.П.* Динамика ската личинок омуля с нерестилищ реки Верхней Ангары // Биология озер. Вильнюс, 1970. С. 290–298.
- Шербаков А.М.* Динамика ската личинок омуля с нерестилищ р. Кичеры // Динамика численности продуцирования рыб Байкала. Новосибирск, 1983. С. 141–152.
- Юсупов Р.Р.* Динамика ската и численность личинок сиговых рыб реки Анадырь // Сб. тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва. 1990. № 59. С. 175–183.