

Классификация рыб Сибири по некоторым параметрам их экологии

Попов П. А. (popov@ad-sbras.nsc.ru)

Новосибирский государственный университет

Введение

Первые научные сведения о рыбах Сибири находим в трудах П. Палласа (1773–1776, 1811, цит. по: [1]). К настоящему времени отечественными, прежде всего сибирскими, ихтиологами опубликованы десятки монографий и несколько тысяч статей и тезисов докладов, посвященных преимущественно вопросам систематики, распространения, экологии, состояния и динамики численности и промысла рыб, обитающих в водоемах (реках, озерах и водохранилищах) Сибири. При этом в работах монографического плана содержится информация или об отдельных видах рыб или их совокупности в пределах надвидовых таксонов (например, семейства сиговых), или об ихтиофауне того или иного водоема, бассейна реки, региона Сибири.

Высокая научная и практическая значимость большинства публикаций по рыбам Сибири несомненна. Вместе с тем, развитие сибирской ихтиологии достигло такого состояния, при котором необходимо создание общей ихтиологической картины этой географической страны. Актуальность реализации данной задачи определяется не только теоретическими, но и практическими интересами в свете оптимизации стратегии охраны и рационального использования и рыб Сибири и ее гидроэкосистем в целом.

В настоящей работе приводится общий видовой состав ихтиофауны и классификация рыб Сибири по таким параметрам, как размеры, рост и продолжительность жизненного цикла, миграции, размножение и питание. По некоторым другим параметрам (отношение к гидродинамическому, температурному и газовому факторам среды обитания, состояние численности и вылов) рыбы Сибири будут охарактеризованы в самостоятельной публикации.

Фактической основой для данного обобщения явились результаты проведенного автором анализа около 1300 публикаций по рыбам Сибири, предварительно изданного небольшим тиражом (150 экз.) в виде повидовых очерков в двух частях учебного пособия [2, 3]. Система и латинские названия рыб приводятся в соответствии с «Атласом пресноводных рыб России» [4].

1. Видовой состав

В настоящее время в водоемах Сибири обитает 2 вида миног – тихоокеанская и сибирская, и 91 вид пресноводных костных рыб (таблица). Из них 76 видов рыб являются аборигенами, а 15 – акклиматизантами, интродуцированными в водоемы Сибири целенаправленно или попавшими в них в той или иной степени случайно. Из общего числа (91) видов рыб 24% приходится на долю представителей отряда лососеобразных (семейства лососевых и сиговых), 25,3% – карпообразных, 4,4% – окунеобразных, 40% – скорпенообразных, из которых эндемики Байкала составляют более трети (34%) от всего списка рыб Сибири. Всего же в этом водоеме обитает 56 видов рыб, что связано с высоким разнообразием в нем экологических ниш [5–7].

Таблица

Общий состав ихтиофауны Сибири

Класс CEPHALASPIDOMORPHI – МИНОГИ

Отряд PETROMYZONTIFORMES – МИНОГООБРАЗНЫЕ

Семейство Petromyzontidae – Миноговые

Род *Lethenteron* – тихоокеанские миноги

1. *Lethenteron japonicum* (Martens, 1868) – японская (тихоокеанская) минога
2. *Lethenteron kessleri* (Anikin, 1905) – сибирская минога

Класс OSTEICHTHYES – КОСТНЫЕ РЫБЫ

Отряд ACIPENSERIFORMES – ОСЕТРООБРАЗНЫЕ

Семейство Acipenseridae – Осетровые

Род *Acipenser* – осетры

1. *Acipenser baeri* Brandt, 1869 – сибирский осетр
2. *Acipenser ruthenus* Linne, 1758 – стерлядь

Отряд SALMONIFORMES – ЛОСОСЕОБРАЗНЫЕ

Семейство Salmonidae – Лососевые

Род *Brachymystax* – ленки

3. *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) – ленок

Род *Hucho* – таймени

4. *Hucho taimen* (Pallas, 1773) – обыкновенный таймень

Род *Salmo* – лососи

5. *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) – ручьевая форель*

6. *Salmo gairdneri* (Richardson, 1856) – радужная форель*

Род *Salvelinus* – гольцы

7. *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) – арктический голец

Семейство Coregonidae – Сиговые

Род *Coregonus* – сиви

8. *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776) – омуль

9. *Coregonus lavaretus* (Linne, 1758) – обыкновенный сиг

10. *Coregonus pravdinellus* Dulkeit, 1949 – сиг Правдина

11. *Coregonus lavaretus ludoga* Poljakow, 1874 – сиг-лудога*

12. *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) – муксун

13. *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) – чир

14. *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) – пелядь

15. *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 – сибирская ряпушка

16. *Coregonus albula morpha vimba* (Linne, 1758) – рипус*

17. *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) – тугун

Род *Prosopium* – вальки

18. *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant, 1784) – обыкновенный валец

Род *Stenodus* – белорыбицы, нельмы

19. *Stenodus leucichthys* (Güldenstädt, 1772) – нельма

Семейство Thymallidae – Хариусовые

Род *Thymallus* – хариусы

20. *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) – сибирский хариус

21. *Thymallus brevirostris* Kessler, 1879 – монгольский хариус

Семейство Osmeridae – Корюшковые

Род *Hypomesus* – малоротые корюшки

22. *Hypomesus olidus* (Pallas, 1811) – малоротая корюшка

Род *Osmerus* – корюшки

23. *Osmerus mordax* (Mitchill, 1815) – азиатская зубатая корюшка

Семейство Esocidae – Щуковые

Род *Esox* – щуки

24. *Esox lucius* Linnaeus, 1758 – обыкновенная щука

Отряд CYPRINIFORMES – КАРПООБРАЗНЫЕ

Семейство Cyprinidae – Карповые

Род *Abramis* – лещи

25. *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) – лещ*

Род *Alburnus* – уклейки

26. *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) – уклейка**

Род *Carassius* – караси

27. *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) – серебряный карась (в т. ч. амурская форма*)

28. *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) – золотой, или обыкновенный карась

Род *Stenopharyngodon* – белые амурь

29. *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) – белый амур*

Род *Cyprinus* – карпы

30. *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 – сазан, или обыкновенный карп*

Род *Gobio* – пескари

31. *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) – пескарь

32. *Gobio soldatovi* Berg, 1914 – пескарь Солдатова

Род *Leucaspius* – верховки

33. *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) – верховка**

Род *Leuciscus* – ельцы

34. *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) – язь

35. *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowski, 1874) – сибирский елец

Род *Oreoleuciscus* – алтайские османы

36. *Oreoleuciscus potanini* (Kessler, 1879) – алтайский осман Потанина

Род *Phoxinus* – гольяны

37. *Phoxinus czekanowskii* Dybowski, 1869 – гольян Чекановского

38. *Phoxinus lagowskii* Dybowski, 1869 – гольян Лаговского (амурский гольян)

39. *Phoxinus perenurus* (Pallas, 1814) – озерный гольян

40. *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный (речной) гольян

Род *Pseudorasbora* – псевдоразборы

41. *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) – амурский чебачек**

Род *Rutilus* – плотвы

42. *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) – плотва

Род *Tinca* – лини

43. *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) – линь

Семейство Catostomidae – Чукучановые

Род *Catostomus* – чукучаны

44. *Catostomus catostomus* (Forster, 1773) – обыкновенный чукучан

Род *Ictiobus* – буффало

45. *Ictiobus cyprinellus* (Valenciennes, 1844) – большеротый буффало*

Семейство Balitoridae – Балиториевые

Род *Barbatula* – усатые гольцы, барбатули

46. *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) – сибирский голец-усач

Семейство Cobitidae – Вьюновые

Род *Cobitis* – щиповки

47. *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925 – сибирская щиповка

Отряд SILURIFORMES – СОМООБРАЗНЫЕ

Семейство Siluridae – Сомовые

Род *Parasilurus* – дальневосточные сомы

48. *Parasilurus asotus* (Linnaeus, 1758) – амурский сом*

Отряд GADIFORMES – ТРЕСКООБРАЗНЫЕ

Семейство Lotidae – Налимовые

Род *Lota* – налимы

49. *Lota lota* (Linnaeus, 1758) – налим

Отряд GASTEROSTEIFORMES – КОЛЮШКООБРАЗНЫЕ

Семейство Gasterosteidae – Колюшковые

Род *Pungitius* – многоиглые колюшки

50. *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) – малая южная колюшка**

51. *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) – девятииглая колюшка

Отряд PERCIFORMES – ОКУНЕОБРАЗНЫЕ

Семейство Percidae – Окуневые

Род *Gymnocephalus* – ерши

52. *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ерш

Род *Perca* – пресноводные окуни

53. *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 – речной окунь

Род *Stizostedion* – судаки

54. *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный судак*

Семейство Eleotrididae – Головешковые

Род *Perccottus* – головешковые

55. *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 – головешка-ротан**

Отряд SCORPAENIFORMES – СКОРПЕНООБРАЗНЫЕ

Семейство Cottidae – Керчаковые

Род *Cottus* – подкаменщики

56. *Cottus poecilopus* Heckel, 1836 – пестроногий подкаменщик

57. *Cottus sibiricus* Kessler, 1899 – сибирский подкаменщик

Род *Leocottus* – песчаные широколобки

58. *Leocottus kesslerii* (Dybowski, 1874) – песчаная широколобка

Род *Paracottus* – каменные широколобки

59. *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874) – каменная широколобка

Род *Triglopsis* – рогатки

60. *Triglopsis quadricornis* (Linnaeus, 1758) – четырехрогий бычок, или рогатка

Эндемики Байкала:

Род *Batrachacottus* – большеголовые широколобки

61. *Batrachacottus baicalensis* (Dybowski, 1874) – большеголовая широколобка

62. *Batrachacottus multiradiatus* Berg, 1907 – пестрокрылая широколобка

63. *Batrachacottus nicolskii*, (Berg, 1900) – жирная широколобка

64. *Batrachacottus talievi* Sideleva, 1999 – широколобка Талиева

Род *Cottocomephorus* – желтокрылки

65. *Cottocomephorus alexandrae* Taliev, 1935 – северобайкальская желтокрылка

66. *Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski, 1874) – желтокрылая широколобка

67. *Cottocomephorus inermis* (Jakowlew, 1890) – длиннокрылая широколобка

Семейство Comephoridae – Голомянковые

Род *Comephorus* – голомянки

68. *Comephorus baicalensis* (Pallas, 1776) – большая голомянка

69. *Comephorus dybowski* Korotneff, 1905 – малая голомянка

Семейство Abyssocottidae – Глубоководные широколобки

Род *Abyssocottus* – глубинные широколобки

70. *Abyssocottus elochini* Taliev, 1955 – елохинская широколобка

71. *Abyssocottus gibossus* Berg, 1906 – белая широколобка

72. *Abyssocottus korotneffi* Berg, 1906 – малоглазая широколобка

Род *Asprocottus* – шершавые широколобки

73. *Asprocottus abyssalis* Taliev et Korjakov, 1947 – глубоководная широколобка

74. *Asprocottus herzensteini* Berg, 1906 – шершавая широколобка Герценштейна

75. *Asprocottus korjakovi* Sideleva, 2001 – широколобка Корякова

76. *Asprocottus parmiferus* Taliev, 1955 – панцирная широколобка

77. *Asprocottus platycephalus* Taliev, 1948 – плоскоголовая широколобка
78. *Asprocottus pulcher* (Taliev, 1948) – осторылая широколобка
Род *Cottinella* – короткоголовые широколобки
79. *Cottinella boulegeri* (Berg, 1906) – короткоголовая широколобка Буленже
Род *Cyphocottus* – горбатые широколобки
80. *Cyphocottus eurystomus* (Taliev, 1955) – ширококрылая широколобка
81. *Cyphocottus megalops* (Gratzianow, 1902) – горбатая широколобка
Род *Limnocottus* – озерные широколобки
82. *Limnocottus bergianus* Taliev, 1935 – плоская широколобка
83. *Limnocottus godlewskii* (Dybowski, 1874) – крапчатая широколобка
84. *Limnocottus griseus* Taliev, 1948 – темная широколобка
85. *Limnocottus pallidus* Taliev, 1948 – узкая широколобка
Род *Neocottus* – рыхлые широколобки
86. *Neocottus thermalis* Sideleva, 2002 – тепловодная широколобка
87. *Neocottus werestschagini* (Taliev, 1935) – рыхлая широколобка
Род *Procottus* – красные широколобки
88. *Procottus gotoi* Sideleva, 2001 – широколобка Гото
89. *Procottus gurwici* Taliev, 1946 – карликовая широколобка
90. *Procottus jeittelesii* (Dybowski, 1874) – красная широколобка
91. *Procottus major* Taliev, 1944 – большая широколобка

Примечание. * – акклиматизанты, ** – случайные акклиматизанты.

2. Размеры, рост и продолжительность жизни

Большинство видов рыб Сибири имеет небольшие размеры. У 45 из них максимальная длина тела обычно не превышает 15 см, а масса тела – 100 г. Это сиг Правдина, тугун, малоротая корюшка, уклейка, пескари, верховка, гольяны, амурский чебачок, сибирский голец-усач, сибирская щиповка, колюшки, подкаменщики, песчаная и каменная широколобки, рогатка, голомянки и глубоководные широколобки Байкала (22 вида). У 35 видов рыб максимальная длина тела превышает 15 см, но редко бывает более 100 см (чаще не более 50 см), а масса тела превышает 100 г, но, как правило, не достигает 10 кг (чаще не более 5 кг). К рыбам этой группы следует отнести стерлядь, ленка, форелей, арктического гольца, омуля, обыкновенного сига, муксуна, чира, пелядь, сибирскую ряпушку, рипуса, валька, хариусов,

зубатку, леща, карасей, язя, ельца, османа, плотву, линя, чукучана, ерша, окуня, головешку-ротана, большеголовых широколобок (4 вида) и желтокрылок (3 вида). Наконец, у 10 видов рыб максимальная длина тела превышает, как правило, 100 см, а масса тела – 10 кг. Из рыб-аборигенов это сибирский осетр, таймень, нельма, щука и налим, из рыб-акклиматизантов – белый амур, сазан, большеротый буффало, амурский сом и судак. Царь-рыбой в Сибири по праву называют сибирского осетра, отдельные особи которого достигают 200 см длины и 50–100 кг массы [8–11]. Некоторые виды рыб представлены в ряде водоемов Сибири тугорослыми формами, размеры которых могут не достигать указанных величин. Прежде всего, это относится к сибирской ряпушке, сибирскому хариусу, щуке, карасям и окуню.

Как и у большинства пресноводных рыб умеренных и высоких широт [12–14], у рыб Сибири в первые годы жизни преобладает темп линейного роста, после наступления половозрелости – весового роста. Например, у обского муксуна средний годовой прирост массы тела у неполовозрелых особей составляет около 200 г, а у половозрелых в интервале от 7 до 14 лет – около 300 г. Для енисейского муксуна средний годовой прирост массы тела в возрасте от 5 до 10 лет равен 113 г, от 11 до 16 лет – 220 г [15]. В водоемах высоких широт и высокогорий Сибири рыбы половозрелыми становятся не в год начала превышения темпа весового роста над линейным, а, как правило, через 1–2 года, в течение которых у них происходит окончательное формирование системы размножения и половых продуктов [12, 15–19].

Наиболее интенсивный рост рыб в водоемах Сибири наблюдается в теплое время года, то есть в период наиболее активного питания этих гидробионтов. Прежде всего, это касается сравнительно теплолюбивых рыб. Так, молодь язя и плотвы в притоках оз. Чаны в период открытой воды отстает в росте от молоди этих рыб из озера, температурные и кормовые условия питания (прежде всего зоопланктоном) в котором лучше [20].

Ранее считали [21–24], что сиговые, будучи холодолюбивыми рыбами, зимой в условиях сибирских рек и озер питаются и растут. На самом деле, факт питания сиговых и многих других рыб Сибири в период ледового режима водоемов следует считать бесспорным [12, 15, 16, 17, 18]. Что же касается более или менее активного роста сиговых зимой, то накопленные к настоящему времени сведения вынуждают сомневаться в этом. Например, проведенный Е. Н. Кузнецовой [25] анализ данных линейных и весовых размеров ряпушки из уловов 1961–1965 гг. в низовьях Лены и побережья моря Лаптевых позволил ей сделать вывод, что в первой и последней трети зимы рост этого вида рыб весьма замедлен, а с ноября по январь включительно он отсутствует совсем. Наиболее активный прирост длины и массы тела у ряпушки этого региона наблюдается лишь один месяц в году – в июле, менее активный – в августе и сентябре, слабый – в октябре. Ранее А. А. Нейман [26] на основании результатов ана-

лиза чешуи сига-пыжьяна из дельты Енисея пришла к выводу, что, несмотря на хорошо развитую кормовую базу для бентофагов, рост сига в условиях низких температур этого участка реки даже в период открытой воды замедлен: линейный прирост у большинства особей рыб начинается в конце июня – начале июля и заканчивается в конце сентября.

Обобщив результаты, полученные по росту ряпушки и других сиговых (муксун и омуль) из низовьев Лены [25, 27, 28], В. В. Кузнецов [29] сделал вывод, что в условиях высоких широт основной нагул и рост и солоноватых и пресноводных сигов происходит только в период открытой воды; в остальное время года наблюдается преимущественно поддерживающий метаболизм и развитие половой системы (у неполовозрелых особей) и половых продуктов. В этих условиях малый прирост или полное его отсутствие наблюдается у значительной части производителей в год их нереста и в летние месяцы. В работе В. В. Кузнецова и К. Махди [27] читаем: «Очевидно, что остановка роста у сигов в арктических водоемах в зимний период прежде всего определяется непосредственным воздействием температуры на процессы жизнедеятельности рыб». Эту же точку зрения высказывает относительно роста солоноватоводных сигов Е. Н. Кузнецова [30]: «Рост происходит только в период открытой воды, что определяется влиянием температурных условий на жизнедеятельность рыб. Это не медленно растущие рыбы, как принято считать, а растущие очень ограниченное время». Ранее аналогичный вывод по отношению к сиговым Кольского п-ова был сделан Ю. С. Решетниковым [12, 31].

Известно, что темп роста и конечные размеры рыб (как и характеристики этапов их развития в онтогенезе) определяются не только от условиями обитания, но и являются видоспецифичными [14, 32–37]. В полной мере это относится и к рыбам Сибири. Например, по данным Б. Г. Москаленко [15], среди сиговых наиболее быстро растут чир и пелядь. Темп роста муксуна и пеляди примерно одинаков. Сиг растет медленнее всех этих рыб. В условиях низовьев Оби в 5+ чир достигает 1300 г массы, пелядь – 850, муксун – 550, омуль – 500, сиг – 470, ряпушка – 150 г. Безусловно, эти показатели могут изменяться по годам, но характер их соподчинения по видам рыб достаточно стабилен.

Те виды сибирских рыб, которые имеют небольшие размеры тела, живут обычно сравнительно недолго – 5–6 лет, половозрелыми становятся рано – в 1+–2+, в неблагоприятных условиях обитания – в 2+–3+, размножаются, как правило, ежегодно. Рыбы средних размеров живут обычно в 2–3 раза дольше рыб предыдущей группы – до 15–20, а некоторые из них (стерлядь, арктический голец, муксун, сазан, налим) – до 25–30 и даже 35 (осман) лет, половозрелыми становятся на 1–3 года позже, а в неблагоприятных условиях обитания еще позднее – в 12+ (арктический голец) – 14+ (муксун), нерестятся в течение жизни большее число раз, чем рыбы с коротким жизненным циклом.

У самых крупных рыб Сибири продолжительность жизни разная: у осетра – до 60 лет, у тайменя, сазана и налима – до 30, у нельмы и буффало – до 20, у щуки и амурского сома – до 18, у судака – до 14 лет. Половозрелыми самцы осетра становятся в 12–16 лет, самки – в 18–24 года. Таймень впервые нерестится в возрасте 5–6 лет, нельма – в 6–7, в плохих условиях обитания – в 8–14 лет. Другие виды рыб этой группы, имеющие в среднем меньшие размеры тела, чем осетр, таймень и нельма, половозрелыми становятся сравнительно рано – в благоприятных условиях жизни в 2–3 года, в неблагоприятных – в 5–8 лет. В водоемах высоких широт и высокогорий многие виды сибирских рыб живут дольше и половозрелыми становятся позже, чем в водоемах низких широт и равнин [12, 17, 18, 31, 38–45]. Потенциальная возможность ускоренного созревания рыб проявляется при их разведении в прудах или теплых водах ГРЭС, ТЭЦ и т. п. [12, 13, 19, 46–49]. Поздносозревающий в реках Сибири осетр при создании благоприятных условий содержания половозрелым становится в 7–8 лет, т. е. в 1,5–2 раза быстрее обычного [11, 50, 51].

3. Миграции

По типу миграций и тесно связанным с миграциями характеру размножения, питания, осморегуляции, среди рыб Сибири выделяют две основные группы – полупроходные и туводные. В соответствии с классификацией, предложенной Е. В. Бурмакиным и П. В. Тюриным [52], это солоноватоводные проходные и пресноводные непроходные группы. К первой из них относятся рыбы, нагуливающиеся как в пределах пресных вод дельтовых участков сибирских рек, так и в прилежащих к этим участкам морских водах разной степени солености, а для размножения (а частично и питания) поднимающиеся в реки и соединяющиеся с реками озера. Это сибирский осетр, арктический голец, омуль, обыкновенный сиг, муксун, чир, пелядь, сибирская ряпушка, нельма, азиатская корюшка и налим. Из них ряпушка встречается в морских водах с соленостью до 26‰, омуль – до 20–22, чир – до 15, нельма – до 9, муксун – до 6–8‰. П. Л. Пирожников [53] относит полупроходных рыб (на примере рыб низовьев р. Лены) к речным эвригаллиным.

Все указанные виды рыб этой группы представлены в водоемах Сибири не только полупроходными, но и туводными формами, жизненный цикл которых проходит в пресных водах при наличии небольших по протяженности миграций. Как отметил Б. Г. Иогансен [54], свойства туводности и проходности у рыб обратимы и связаны со сменой их стратегии выживания. Это особенно характерно для сиговых [12]. В частности, наличие обширной опресненной акватории в Обской и Тазовской губах определило формирование полупроходных стад тех видов сиговых (пелядь, чир), которые в других бассейнах существуют только как озерные или озерно-речные [55]. Напротив, такой, типичный полупроходной, вид, как мук-

сун, встречается в озерах Ямала, Гыданской и Таймырской тундр в качестве жилой озерной или озерно-речной форм.

Остальные виды рыб, обитающие в пресных водах Сибири, являются туводными, но и они совершают в течение года миграции различной протяженности (от сотен метров до сотен километров), адаптивное предназначение которых – обеспечение наиболее благоприятных условий для зимовки, нагула и размножения той или иной популяции рыб [12, 34, 54, 56–58]. Среди этой группы рыб выделяют речные формы, жизненный цикл которых проходит в речных водах, озерно-речные – нагуливающиеся в озерах, а на нерест заходящие в реки и наоборот, и озерные – вся жизнь которых проходит в пределах одного озера. Большинство видов рыб Сибири представлено в пределах ареала как речными популяциями, так и озерно-речными, а некоторые из них, как, например, пелядь и ряпушка – и озерными. Только золотого карася можно с большой долей уверенности отнести к сугубо озерной рыбе. Серебряный карась нередко обитает и в речных водах. Это же относится к озерному гольяну. Обязатно озерными является большинство видов рыб Байкала, прежде всего из отряда скорпенообразных. Согласно классификации П. Л. Пирожникова [53], все туводные рыбы Сибири являются речными стеногалинными, а ледовитоморская рогатка относится к мезогалинным (эстуарным) рыбам. Проходные рыбы, которые большую часть жизни проводят в морских водах и только для размножения входят в реки, в сибирской ихтиофауне отсутствуют.

К типичным реофилам, проводящим большую часть жизненного цикла в сравнительно быстро движущихся речных водах и имеющим соответствующие адаптивные формы тела и поведение [14], из рыб Сибири следует отнести 18 видов: осетр, стерлядь, ленок, таймень, ручьевая и радужная форели, арктический голец, омуль, муксун, валец, сибирский хариус, монгольский хариус, корюшка азиатская, белый амур, пескарь, елец, гольян Чекановского и обыкновенный гольян. К типичным лимнофилам, предпочитающим малоподвижные воды, из рыб Сибири правомерно отнести 8 видов: золотой карась, серебряный карась, сазан, верховка, озерный гольян, линь, большеротый буффало и головешка-ротан. Большинство скорпенообразных рыб ведет придонный образ жизни в оз. Байкал, а те из них, которые живут в быстротекущих водах рек (подкаменщики, рогатка), большую часть времени проводят среди камней, где скорость течения существенно ниже, чем в толще водного потока [59–62]. Часть видов скорпенообразных ведет или пелагический (голомянки), или придонно-пелагический (желтокрылки, песчаная и каменная широколобки) образ жизни [6, 63, 64]. Безусловно, приведенная классификация рыб не является абсолютной и представители типичного вида-реофила могут иногда обитать (постоянно или временно) в условиях сравнительно малоподвижных вод озер (арктический голец, хариус, гольяны), а вида-лимнофила – на участках рек с относительно быстрым течением (серебряный карась, сазан).

4. Размножение

Почти все виды рыб Сибири являются полициклическими, то есть нерестятся с возраста наступления половозрелости и до конца жизни [14, 34, 65]. К моноциклическим рыбам, производители которых гибнут вскоре после первого нереста, из сибирских рыб относятся только два вида – большая и малая голомянки. К ним следует присовокупить оба вида миног. Не ежегодность размножения отмечена у 14 видов рыб: осетр, стерлядь, таймень, арктический голец, омуль, обыкновенный сиг, муксун, чир, пелядь, сибирская ряпушка, валец, нельма, язь и налим. Особенно характерны пропуски нереста для сиговых в водоемах Субарктики Сибири [12, 16, 18, 19]. Например, в оз. Таймыр двух- и, возможно, трехлетняя периодичность нереста выявлена у сига, чира и озерно-речного муксуна. Среди молодых самок наблюдается значительный процент особей, у которых происходит тотальная резорбция икры. В итоге только одна треть самок репродуктивной части популяций этих рыб ежегодно участвует в размножении [66].

В благоприятных условиях обитания число лет, в которые производители указанных видов рыб не участвуют в размножении, может существенно сокращаться. Например, процесс вителлогенеза у осетра в теплых водах Конаковской ГРЭС длится 1–2 года, а в условиях Лены – не менее 5 лет [50].

Характерным для многих рыб Сибири, прежде всего средне- и длиннопериодических, является растянутость полового созревания одного поколения на несколько лет. Следует отметить и тот факт, что практически все виды рыб Сибири размножаются половым путем, что, как известно [36, 67], повышает степень гетерозиготности потомства организмов и способствует увеличению как индивидуальной, так и популяционной жизнеспособности. Не является исключением из этого правила и серебряный карась, гиногенез у которого является, по всей видимости, факультативным и имеет место в популяциях, находящихся в благоприятных условиях обитания [68–72]. Высокая пластичность физиологии и экологии размножения сиговых Сибири показана Б. К. Москаленко [15], Ф. Н. Кирилловым [16], Ю. С. Решетниковым [12], В. Д. Богдановым [73], А. Г. Селюковым [74, 75], М. Н. Вторушиным [76] и рядом других исследователей.

Шестнадцать видов рыб, обитающих в водоемах Сибири, относятся к порционнонерестующим: уклейка, серебряный карась, золотой карась, сазан, пескарь, пескарь Солдатова, верховка, осман, голянь Лаговского, озерный голянь, обыкновенный голянь, линь, малая южная колюшка, девятииглая колюшка, ерш, ротан. Однако, при неблагоприятных условиях жизни число откладываемых самками этих видов рыб порций икры может сокращаться, вплоть до единственной за сезон размножения. Например, нерест сазана в озерах Алтайского

края и леща в водоемах бассейна Оби и Енисея, в отличие от леща и сазана из ряда водоемов бассейна Азовского и Черного морей, единовременный [77]. Ротан в мелководных заливах Байкала откладывает две порции икры [78, 79], а в условиях Томи (Средняя Обь) – только одну [80].

Нерест (вымет и оплодотворение икры) у 51 вида и одного подвида (баунтовский многотычинковый сиг) рыб Сибири происходит в период с ранней весны до конца июля – начала августа. К таким, весенне-летне-нерестящимся видам рыб относятся осетр, стерлядь, радужная форель, ленок, таймень, баунтовский многотычинковый сиг (в конце марта – начале апреля), оба вида хариусов, корюшки, щука, все виды карпообразных, амурский сом, оба вида колюшек, все представители окунеобразных, подкаменщики, песчаная и каменная широколобки, большеголовые широколобки (из них большеголовая широколобка нерестится в феврале – марте), желтокрылки (в феврале – апреле), большая голомянка (оплодотворение икры – в марте – апреле, живорождение – в сентябре – октябре) и 18 видов глубоководных широколобок.

Вскоре после освобождения рек от ледового покрова, часто еще во время ледохода, приступает к размножению щука. Поскольку на юге Сибири реки вскрываются в конце апреля, а в зоне тундры только в конце мая – июне, то и общий период нереста щуки (как вида) в пределах Сибири соответственно растянут. С конца апреля до середины мая нерестится в водоемах Якутии малоротая корюшка. Вслед за щукой нерестятся такие виды рыб, как елец, язь, плотва, ерш, окунь, судак и др.

Преимущественно в июне – июле выметывают икру представители карпообразных: уклейка, караси, пескари, верховка, осман, гольяны, амурский чебачок, линь, чукучан, голец-усач, сибирская щиповка, а также колюшки и ротан. Тот факт, что указанные виды рыб нерестятся летом, не всегда означает соответствующие (высокие) температуры воды, хотя, как правило, они все-таки заметно выше, чем в апреле – мае. Многое зависит от широтного и высотного (в горах) расположения водоема, источника его питания, скорости течения реки или степени проточности озера. В целом же летне-нерестящихся рыб Сибири правомерно отнести по срокам размножения (и соответствующим температурам воды) к теплолюбивым. Но и у тех рыб, которые нерестятся в период с конца апреля до конца мая, температура воды к концу срока размножения соответственно возрастает, приближаясь к летним.

В водоемах тундры и лесотундры Сибири рыбы этих двух групп нерестятся в более поздние сроки, чем в водоемах южнее расположенных ландшафтно-географических зон, что связано с необходимостью прогрева воды в северных водоемах до соответствующей температуры. То же самое наблюдается в горах при сравнении сроков нереста рыб одного вида из водоемов, расположенных в высокогорьях и низкогорьях. Зависимость сроков начала нерес-

та от температурного диапазона жизни рыб в водоемах разных широт европейской части России показана Б. В. Кошелевым [13, 19, 81] и другими авторами [82].

Осенью – с сентября по ноябрь включительно, иногда до середины декабря, в условиях Сибири размножается 15 видов рыб: ручьевая форель, арктический голец, омуль, обыкновенный сиг, сиг Правдина, муксун, чир, пелядь, сибирская ряпушка, рипус, тугун, обыкновенный валец, нельма, малая голомянка (оплодотворение икры – в сентябре – октябре, живорождение – в феврале – апреле), большая широколобка. Нерест у этих рыб начинается обычно до ледостава – с конца второй – начала третьей декады сентября, и заканчивается в первой декаде ноября, уже подо льдом. У некоторых популяций сиговых (особенно у озерных популяций пеляди, сига, чира и ряпушки) он целиком проходит подо льдом при соответствующих температурах воды.

В уральских притоках Нижней Оби у самок пеляди гонады имеют V стадию зрелости (текучая икра) при температуре воды от 8 до 0,2 °С, у сига – от 7 до 0,2, тугуна – от 11,2 до 4, чира – от 0,4 до 0,2, нельмы – от 8 °С и ниже. По мере снижения температуры воды первым начинает нереститься тугун, затем нельма, пелядь, сиг и чир [73]. Как было показано Б. К. Москаленко [15], сроки нереста озерных форм сиговых подвержены в пределах сибирского ареала значительным колебаниям. Так, озерная пелядь в Обском бассейне нерестится в ноябре – декабре, спустя много времени после замерзания озер, а пелядь в озерах бассейна Вилюя размножается как до ледостава – в сентябре – октябре, так и после него. Мелкая форма ряпушки в Норильских озерах нерестится в начале сентября (до начала осеннего выравнивания температуры воды), а крупная – в ноябре – декабре.

Только 5 видов рыб Сибири нерестится в зимний период. Это налим (январь – февраль), четырехрогий бычок (вторая половина декабря – середина февраля) и 3 глубоководных широколобки Байкала: белая широколобка (январь – февраль), широколобка Гото (февраль – март) и красная широколобка (январь – середина марта).

У рыб размножающихся в весенне-летний период процесс созревания половых продуктов генерации следующего года начинается вскоре после вымета половых продуктов, наиболее активно происходит в летние и осенние месяцы, но не прекращается полностью и зимой. У рыб с осенне-зимним нерестом активный вителлогенез наблюдается в конце лета – осенью, у зимненерестящихся рыб – в конце осени – начале зимы. В течение нескольких месяцев (включая летние) после нереста у рыб двух последних групп, помимо линейного и весового роста, осуществляются процессы восстановления затрат энергии и медленное созревание половых продуктов новой генерации [11, 13, 19, 50, 64, 81, 83–89].

В качестве нерестового субстрата рыбы Сибири используют растительность или откладывают икру непосредственно на донный грунт: песчаный, песчано-галечный или каменистый, который может быть в разной степени заиленным. К рыбам первой группы – фитофилам, из сибирских рыб относят 19 видов: щука, лещ, уклея, караси, сазан, верховка, язь, озерный голец, плотва, линь, большеротый буффало, голец-усач, амурский сом, малая и девятиглая колюшка, окунь, судак и ротан. Большинство из них выметывает икру как на свежесоздаваемую, так и на прошлогоднюю растительность. Но сазан нерестится только среди свежесозданной растительности. Колюшки строят среди растений гнезда. Нередко при отсутствии или недостаточности растительного субстрата некоторые фитофилы откладывают икру на иной донный субстрат. Например, судак в Новосибирском водохранилище выметывает икру на разные субстраты – от заиленных песков до остатков затопленных кустарников [58].

Преимущественно на каменистый грунт откладывает икру 21 вид сибирских рыб-литофилов: ленок, таймень, омуль, сиг, муксун, хариусы, корюшки, подкаменщики, рогатка, каменная и песчаная широколобки, все четыре вида большеголовых широколобок и все три вида желтокрылок. К псаммолитофилам, откладывающим икру на песчано-галечный (или галечно-песчаный) грунт, из рыб Сибири относят 23. Это осетр, стерлядь, радужная и ручьевая форели, арктический голец, сиг Правдина, чир, пелядь, сибирская ряпушка, рипус, валец, нельма, оба вида пескарей, елец, осман, голец (кроме озерного), чукучан, щиповка, налим и ерш. Некоторые из них, например елец, осман и ерш, могут выметывать икру и на растительность. Амурский чебачок откладывает икринки на камни, ветки, пустые раковины моллюсков [90, 91].

Все глубоководные широколобки Байкала являются или литофилами или псаммолитофилами. Только три вида рыб, живущих в водоемах Сибири, являются пелагофилами: белый амур выметывает в толщу воды икринки, а голомянки Байкала, для которых присуще внутреннее оплодотворение и развитие икринок в теле матери, – личинок [6, 63, 92].

Количество откладываемых (выметываемых) самкой икринок в течение одного сезона размножения колеблется у рыб Сибири от нескольких десятков и сотен (глубоководные широколобки Байкала) до нескольких миллионов (сазан, белый амур, судак, налим). У крупных рыб-фитофилов индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) составляет сотни тысяч икринок (до 150–160 тыс. – у окуня и плотвы, до 200 тыс. – у амурского сома, до 300 тыс. – у щуки, золотого карася, язя, линя, до 400 тыс. – у серебряного карася, до 750–800 тыс. – у леща и большеротого буффало, до 1200 тыс. – у судака, до 1800 тыс. – у сазана). У мелких рыб-фитофилов ИАП не превышает нескольких тысяч икринок, лишь у гольца-усача она может достигать 30 тыс., а у озерного гольца – 85 тыс. Максимальное число икринок откла-

дываемых за сезон размножения самкой уклейки не превышает 10 тыс., ротана – 5 тыс., верховки – 2 тыс., девятииглой колюшки – 1 тыс., малой южной колюшки – 0,5 тыс.

У обитающих в водоемах Сибири рыб-псаммолитофилов и литофилов обнаруживается эта же закономерность – чем меньше предельные размеры (длина и масса) тела того или иного вида, тем меньше у него максимальная величина индивидуальной абсолютной плодовитости. Самка налима выметывает за сезон размножения до 3,0–5,5 млн икринок, осетра – до 1 млн, нельмы – до 600 тыс, пеляди (озерная форма) и сига – до 200–210, муксуна и чира – до 160–170, омуля, чукучана и зубатки – до 60, ельца и ерша – до 30–50, валька, сибирского и монгольского хариусов – до 20–22, пескаря Солдатова – до 14, тугуна – до 10–11, гольянов – до 3–8, щиповки – до 3,5, амурского чебачка – до 3,0 тысяч. Однако было бы неверным считать эту закономерность абсолютной, поскольку имеется целый ряд исключений. Так, у тайменя максимальная ИАП составляет 35 тыс., у ленка – 16 тыс, арктического гольца – 9 тыс. икринок. В то же время у стерляди, максимальные размеры которой существенно уступают таковым тайменя, ИАП достигает 100 тыс. и более. Как было показано отечественными ихтиологами [14, 19, 57, 93–95], плодовитость рыб является адаптивным свойством, обеспечивающим выживание вида в тех условиях, в которых он возник и существует. У рыб, имеющих крупные размеры тела, выживанию вида способствует (наряду с другими адаптациями) высокая индивидуальная плодовитость при значительной гибели развивающегося потомства, у рыб с небольшими размерами тела и низкой плодовитостью имеются адаптации, снижающие гибель икринок и молоди. Так, почти все рыбы из отряда скорпенообразные, особенно эндемики Байкала, откладывают икру в специально построенное самцом гнездо (или несколько гнезд), который затем охраняет и икринки (одновременно аэрируя их), а у ряда видов – и личинок. То же самое делают колюшки и головешка-ротан.

У сибирских рыб, нерестящихся весной и в начале лета в плохо прогретых водоемах (щука, елец, язь, плотва и некоторые другие), развитие оплодотворенных икринок обычно составляет 10–15 суток. У рыб, размножающихся летом при более высоких температурах воды, инкубационный период в 2–3 раза короче и обычно длится от 4 до 7 суток. В последнюю группу входят осетр, стерлядь, лещ и многие другие виды. Таймень, ленок и оба вида хариусов размножаются в реках горного и полугорного характера с относительно низкими температурами воды, в связи с чем период эмбрионального развития у них длительный: у сибирского хариуса при температуре воды 4–5 °С – в течение 40–45 суток, при 8–9 °С – 20–25 суток, у тайменя – 15–49, у ленка – 28–38 суток. Инкубация икринок радужной форели при температуре 3 °С продолжается в течение 85 суток, при 10 °С – 34, при 12 °С – 26 суток [96]. У живущих в холодных водах Байкала каменной и песчаной широколобок этот про-

цесс длится 28–32 и 30–50 суток соответственно. По этой же причине в течение 58–85 суток развивается икра у размножающегося в конце марта – начале апреля баунтовского сига [97].

У всех рыб Сибири, нерестящихся осенью, оплодотворенные и развивающиеся икринки находятся в интервале температур от близкой к 0 до 4 °С в течение нескольких месяцев – вплоть до конца зимы – начала весны. В отличие от весенненерестящихся рыб, у рыб этой экологической группы заметное повышение температуры воды в период инкубации, как правило, приводит к гибели развивающейся икры [85, 98].

У арктического гольца инкубационный период составляет 120–150 суток, у муксуна – 132–182, у пеляди (в условиях эксперимента) – 80–123, у сига, чира, тугуна и нельмы – 180–210 суток. В уральских притоках Нижней Оби выклев большинства зародышей тугуна начинается после 200 суток инкубации, пеляди – 195, сига и чира – 185–190 суток [73]. У размножающихся зимой налима и ледовитоморской рогатки инкубационный период длится 60–90 суток. В течение месяца развиваются икринки в теле самок большой голомянки и трех месяцев – малой голомянки. Не изученными в рассматриваемом аспекте остаются глубоководные бычки Байкала, но и у них, вероятнее всего, инкубационный период длительный. Также следует отметить сравнительно недавно выявленный, весьма важный факт того, что в Субарктике Сибири и почти повсеместно в Якутии происходит массовое вымерзание икры лососеобразных рыб на нерестилищах в озерах в результате падения в них уровня воды в течение зимы [45]. Ранее К. И. Мишарин [99] отмечал, что до 60% нерестилищ байкальского омуля в зимний период промерзают. Правда, эти данные входят в противоречие с информацией о том, что икра сиговых способна развиваться при температуре около 0 °С будучи замороженной в лед. Последнее наблюдалось как в природных условиях [100], так и в эксперименте [64, 85, 101,]. Ж. А. Черняев [85] считает, что диапазон оптимальной температуры развития икры (от момента оплодотворения до выклева личинок) байкальского омуля и большинства других сиговых рыб Сибири лежит в пределах от 0,5 до 1,5 °С. В опытах, поставленных этим автором [85], в случае быстрого замораживания (в течение часа до –2 и –4 °С в микрохолодильнике) выживаемость оплодотворенных икринок омуля составила 100% (но при охлаждении до –6 °С вся икра погибла); при медленном замораживании (в течение 1,5 часа) при –2 °С погибало 84,8% икринок, при –4 °С – 100%. Этот автор предполагает, что будучи замороженными в лед в естественных условиях, икринки впадают в диапаузу и могут существовать в таком состоянии при очень низком уровне дыхательной активности.

Условия проведения и результаты экспериментов Ж. А. Черняева наводят на мысль: поскольку в естественных условиях охлаждение воды и замерзание водоемов происходит довольно медленно, то, возможно, этим и объясняется массовая гибель икры сиговых при

промерзании озер Субарктики? В работе Д. Л. Венглинского [45] не указана температура среды, в которой находятся замороженные в лед икринки – в условиях отсутствия подстилающей лед воды она может быть существенно более низкой, чем в опытах Ж. А. Черняева. Видимо, последующие исследования внесут ясность в этот, весьма актуальный вопрос.

Эффективность икромета, развития икры на нерестилищах и воспроизводства рыб в целом зависит не только от температуры воды, но и от многих других факторов, из которых в публикациях по рыбам Сибири особое внимание уделяется уровенному режиму водоемов [55, 102–110]. В годы с высоким уровнем или последующие за ними годы (в зависимости от экологии рыб) численность популяций рыб, как правило, возрастает. Например, положительная корреляция между высотой уровня и продолжительностью половодья, с одной стороны, и уловами рыб через три года, с другой стороны, выявлена В. П. Соловьевым [104] в Верхней Оби. В условиях Средней Оби в многоводные 1973 и 1975 гг. (продолжительность залития поймы 98 и 85 дней соответственно) эффективность нереста и нагула плотвы, язя и окуня была гораздо выше, чем в маловодные 1974 и 1976 гг. (продолжительность залития поймы 47 и 42 дня соответственно). При этом отмечается интегральный характер зависимости эффективности размножения рыб от условий их обитания [105]. Существенное влияние колебаний уровенного режима на численность рыб в течение года и по годам выявлено М. В. Селезневой и О. В. Трифионовой [111] в Новосибирском водохранилище. В. Д. Богдановым и Л. И. Агафоновым [112] показано, что в многоводные годы с длительным периодом затопления низкой поймы Оби возникают предпосылки для появления в последующие годы многочисленных генераций пеляди и чира; влияние водности на динамику численности сига-пыжьяна выражено в гораздо меньшей степени. Если рост генераций пеляди и чира, вступающих в воспроизводство, происходит в условиях маловодных лет, то темп роста и полового созревания, упитанность и плодовитость рыб низкие. Наиболее благоприятные условия для роста и развития этих видов сиговых складываются при высокой водности в течение двух лет подряд. Ранее влияние многолетних колебаний уровня воды в Оби на рост, плодовитость и размножение ряда видов рыб этой реки исследовалось Б. К. Москаленко [102], предложившего следующую схему эффективности воспроизводства и продуктивности популяций: высота уровня воды на речной магистрали → продолжительность стояния уровня в заливных пойменных водоемах → продолжительность летнего нагула рыб → темп роста рыб → размеры рыб ко времени полового созревания → величина плодовитости рыб. Б. В. Кошелев [19] ввел в эту схему еще один пункт – интенсивность нереста рыб, которая, по его мнению, тесно связана с продолжительностью затопления нерестилищ. Л. Ф. Калягиным [107] выявлена прямая зависимость выживаемости омуля от личинки до годовика от уровня воды

в Байкале в апреле – июле; при этом отмечается опосредованное влияние уровня режима на рыб через температурный и кормовой факторы.

Однако высокий уровень воды не всегда обуславливает улучшение условий питания, роста и созревания рыб, многое зависит от конкретной ситуации. Например, при высоком летнем уровне воды в низовьях Лены рост муксуна, особенно в популяциях с преимущественно бентосным питанием рыб, замедлялся в результате снижения доступности кормовых организмов [27, 29]. Для ранних стадий личинок сиговых в сорах поймы Нижней Оби наиболее благоприятные условия нагула складываются не в многоводные или чрезмерно маловодные годы, а в годы со средним или несколько ниже уровнем [73]. В водохранилищах быстрый подъем уровня в период весеннего паводка часто не совпадает с адекватным, оптимальным для нереста прогревом воды на нерестилищах, что в итоге приводит к снижению численности размножающихся в это время года рыб [108]. Сложная зависимость характера размножения рыб от уровня режима выявлена и в водоемах европейской части России [13, 19, 113–115]. Как было показано Б. В. Кошелевым [13, 19], для успешного воспроизводства рыб необходимо оптимальное сочетание комплекса факторов: динамики уровня режима, температуры воды и содержания в ней кислорода, наличия соответствующего нерестового субстрата, условий питания молоди после вылупления и др..

5. Питание

По характеру питания к хищным рыбам Сибири относятся таймень, ленок, арктический голец, нельма, щука, налим, амурский сом и судак – в качестве основной пищи они поедают других рыб. Мирные рыбы Сибири питаются беспозвоночными гидробионтами и, частично, водными растениями и детритом. Только белый амур является во взрослом состоянии фитофагом и питается (в водоемах Амура) водными растениями [68].

Молодь всех рыб Сибири, наряду с организмами зоопланктона, питается в той или иной степени и фитопланктоном. Молодь хищных рыб очень быстро переходит на энергетически более выгодное для них питание сравнительно крупными беспозвоночными бентоса и нектобентоса, а вскоре – и на питание рыбами. В пищевом рационе мирных рыб роль зоопланктона и фитопланктона может быть заметной и во взрослом состоянии, особенно зоопланктона. Рыбы, которые питались бы в течение всей жизни только организмами планктона (планктофаги) в сибирской ихтиофауне отсутствуют. Причины этого – слабое развитие в водоемах Сибири, особенно поздней осенью и зимой, гидробионтов данной экологической группы. Показателен в этом отношении опыт выращивания растительноядных рыб (белого амура, белого и пестрого толстолобиков, гибридов белого и пестрого толстолобиков) в озерах Тюменской области: кроме фитопланктона и гидрофитов (преимущественно рдестов),

существенную роль в питании молоди (от 0+ до 4+) играли организмы зоопланктона и зообентоса [116]. В прудах Алтайского края значительную долю в питании белого амура и гибрида белого и пестрого толстолобиков занимает детрит [117].

Основу пищевого рациона большинства видов мирных рыб составляют организмы зообентоса. В небольшой, а нередко и в заметной степени, беспозвоночными этой группы питаются во взрослом состоянии и хищные рыбы. Многие мирные рыбы поедают и молодь и взрослых рыб, в том числе своего вида. Это относится даже к таким, сугубо мирным рыбам, как сиговые, плотва, лещ, язь, голяны. Явление каннибализма часто встречается у щуки, зубатки, судака, окуня, песчаной широколобки, в небольшой степени – у голомянок [118]. У щуки каннибализм в одних водоемах Сибири наблюдается редко, в других – сравнительно часто, что зависит от условий питания хищника. И то и другое отмечено в одном и том же регионе, например, в водоемах бассейна Оби, системе Баунтовских озер, Ивано-Арахлейских и Еравнинских озерах, озерах Сордоннохского плато [16, 119–122].

Таким образом, правомерно сделать вывод, что практически все виды рыб Сибири потребляют в пищу широкий набор кормов и являются по-существу эврифагами. Связано это с относительно невысоким разнообразием и, главное, развитием (численностью и биомассой) в водоемах Сибири беспозвоночных гидробионтов – кормовой базы рыб. Например, в Байкале взрослая плотва питается преимущественно организмами зообентоса и нектобентоса (ракообразные), но присутствует в пище и растительность – нитчатые и харовые водоросли, а также молодь рыб. Елец, в случае конкуренции на почве питания с другими рыбами, активными потребителями зоопланктона и зообентоса, поедает не только беспозвоночных, но в значительной мере фитопланктон, нитчатые водоросли, гидрофиты и детрит. Голомянки во взрослом состоянии питаются как беспозвоночными макропланктона, так и молодь рыб. Осетр, будучи типичным бентофагом, в условиях Колымы в отдельные годы почти полностью переходит на питание придонным планктоном [123]. Как было показано Ю. С. Решетниковым [12, 31, 124], характер питания (эврифагия) является одной из главных причин многообразия форм сигов в водоемах Субарктики.

Как отмечено выше, все сибирские рыбы, включая осетровых [10, 11], питаются практически круглый год. При этом интенсивность питания теплолюбивых рыб в зимний период существенно ниже, чем в период открытой воды, а холодолюбивые рыбы активно потребляют пищу и зимой. У лососевых (арктический голец) и сиговых интенсивность переваривания пищи сравнительно высока во время их зимнего нагула в солоноватых и соленых водах при температуре $-2-4$ °C. По мнению Б. К. Москаленко [15], косвенным показателем этого является тот факт, что у анабарского муксуна отложение жира происходит в основном в зимние месяцы. Усиленное питание муксуна в феврале в осолоненной воде Анабарского залива свя-

зано с миграцией в реку из моря рачка лимнокалянуса. Угасание интенсивности питания в первой половине зимы и резкое усиление этого процесса в феврале – марте наблюдалось также у анабарской ряпушки. Однако, в ряде работ [25, 27–30] приводятся факты низкой интенсивности питания муксуна, омуля и ряпушки в низовьях Лены в зимний период. Такого рода противоречия могут свидетельствовать как о многообразии форм проявления экологии питания сиговых при низких температурах воды, так и о необходимости продолжения исследований в этом направлении.

В. И. Пономаревым [125] в процессе изучения активности пищеварительных ферментов рыб [семги, хариуса, голяна, налима и подкаменщика (*Cottus gobio*) в условиях Северного Урала – в р. Щугор (бассейн р. Печоры)], выявлено, что благодаря реализации эффекта температурной компенсации пищеварительной функции рыбы обладают способностью к достаточно эффективному гидролизу пищи и в зимнее время при низких (близких к 0 °С) температурах воды. О. А. Поповой [126] показано, что активный откорм и интенсивное переваривание пищи у судака и окуня в дельтовых водоемах Каспийского, Аральского и Азово-Черноморского бассейнов начинается при температуре воды 8–10 °С и продолжается в течение 6–7 месяцев, в водоемах средней полосы России этот период сокращается до 5,5, в водоемах Карелии – до 4,5 месяцев. В Рыбинском водохранилище, Псковско-Чудском озере и на северной границе ареала судак и окунь продолжают питаться и зимой, но их рост (линейный и весовой) в это время или крайне замедлен или отсутствует совсем [126, 127]. В водоемах на юге Средней Азии активность питания (и рост) судака и окуня снижается в летние месяцы при прогреве воды до 25 °С и выше [128]. Аналогичные результаты получены Ю. Ю. Дгебугадзе [129] при изучении широтной зависимости (в европейской части России) интенсивности питания и роста леща: на юге ареала рост рыб прекращался в более поздние сроки, чем на севере.

Литература

1. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 468 с.
2. Попов П. А. Рыбы Сибири: круглоротые – корюшковые. Учебное пособие. Часть 1. Новосибирск: Изд-во Новосибирского ун-та, 2001. 173 с.
3. Попов П. А. 2005. Рыбы Сибири: щуковые – керчаковые. Учебное пособие. Часть 2. Новосибирск: Изд-во Новосибирского ун-та, 2005. 193 с.
4. Атлас пресноводных рыб России. В 2-х т. М. : Наука, 2003. Т. 1, 379 с. Т. 2, 252 с.

5. Кожов М. М. Биология озера Байкал. М.: Наука, 1962. 315 с.
6. Коряков Е. А. Пелагические бычковые Байкала. М.: Наука, 1972. 155 с.
7. Биоразнообразие байкальской Сибири. Новосибирск: Наука, 1999. 349 с.
8. Петкевич А. Н., Башмаков В. Н., Башмакова А. Я. Осетр Средней и Верхней Оби // Тр. Барабинского отделения ВНИОРХ, 1950. Т. 4. С. 3–54.
9. Подлесный А. В. Осетр р. Енисея // Вопр. ихтиологии, 1955. Вып. 4. С. 21–40.
10. Егоров А. Г. Байкальский осетр // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958. С. 101–129.
11. Рубан Г. И. Сибирский осетр. Структура вида и экология. М.: ГЕОС, 1999, 235 с.
12. Решетников Ю. С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 301 с.
13. Кошелев Б. В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икрометания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. М., 1971. С. 186–218.
14. Никольский Г. В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 445 с.
15. Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Сибири. М.: Наука, 1971. 182 с.
16. Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 359 с.
17. Попов П. А. О росте и времени наступления половой зрелости у чира и сига-пыжьяна реки Танама // Вопр. ихтиологии, 1976. Т. 16, вып. 3 (98). С. 461–466.
18. Попов П. А. Адаптации рыб к условиям обитания в субарктических водоемах Западной Сибири // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин, 1984. С. 141–145.
19. Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 309 с.
20. Ядренкина Е. Н. Разнокачественность раннего онтогенеза карповых в бассейне озера Чаны // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 161–163.
21. Пирожников П. Л. О питании сиговых в приустьевых районах // Зоол. журн., 1950. Т. 29, вып. 2. С. 140–147.
22. Пирожников П. Л. Материалы по биологии промысловых рыб Лены // Известия ВНИОРХ, 1955. Т. 25. С. 61–127.
23. Пирожников П. Л. Питание и пищевые отношения рыб в эстуарных районах моря Лаптевых // Вопр. ихтиологии, 1955. Вып. 3. С. 140–185.
24. Пирожников П. Л. О морфобиологической и экологической дифференциации сиговых // Лососевидные рыбы: морфология, систематика и экология. Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1976. С. 85–86.
25. Кузнецова Е. Н. О сезонности роста солоноватоводных сиговых на примере ряпушки р. Лена // Вопр. ихтиологии, 1993. Т. 33, вып. 2. С. 198–203.

26. Нейман А. А. Рост и созревание сига в дельте Енисея // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959. С. 73–78.
27. Кузнецов В. В., Махди К. Дж. О сезонности роста, образования колец на чешуе и питания ленского муксуна // Вопр. ихтиологии, 1991. Т. 31, вып. 4. С. 622–630.
28. Кузнецова Е. Н. О сезонности роста ленского омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas) // Биол. науки, 1993. Вып. 3. С. 83–90.
29. Кузнецов В. В. Рост морфологических форм ленского муксуна и влияние на него абиотических факторов // Вопр. ихтиологии, 1994. Т. 34, вып. 2. С. 243–251.
30. Кузнецова Е. Н. Рост рыб и стратегии их жизненных циклов. Автореф. дис....докт. биол. наук. М., 2003. 49 с.
31. Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М., 1966. С. 93–155.
32. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во Московского ун-та, 1962. 444 с.
33. Цепкин Е. А., Соколов Л. И. О максимальных размерах и возрасте некоторых осетровых рыб / Вопр. ихтиологии, 1971. Т. 11, вып. 3. С. 541–542.
34. Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая пром-ть, 1980. 182 с.
35. Кошелев Б. В. Исследование эколого-морфологических особенностей развития рыб в связи с изменением среды // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М., 1978. С. 3–9.
36. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. М.: Наука, 1987. 518 с.
37. Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
38. Решетников Ю. С. Сиговые рыбы в северных экосистемах // Вопр. ихтиологии, 1979. Т. 19, вып. 3. С. 419–433.
39. Решетников Ю. С. Адаптивные особенности водных организмов высоких широт на примере рыб // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин, 1984. С. 160–165.
40. Гундризер А. Н. Рыбы Тувинской АССР // Автореф. дис.... докт. биол. наук. Томск: ТГУ, 1975. 35 с.
41. Попов П. А. Темп роста и время наступления половой зрелости у промысловых сиговых рыб реки Танама (Гыданский полуостров) // Вторая Всес. конф. молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. М., 1975. С. 76–78.

42. Попов П. А. Морфоэкологическая характеристика сибирского ельца бассейна р. Танама // *Вопр. ихтиологии*, 1975. Т. 15, вып. 6 (95). С. 1011–1016.
43. Попов П. А. Морфоэкологическая характеристика щуки реки Танама (Гыданский полуостров) // *Фауна, экология и зоогеография позвоночных и членистоногих*. Новосибирск, 1989. С. 125–134.
44. Венглинский Д. Л. Экологические черты адаптации сиговых к условиям существования в водоемах Субарктики // *Эколого-физиологические адаптации животных и человека к условиям Севера*. Якутск, 1977. С. 96–121.
45. Венглинский Д. Л. Особенности экологии, биологии и промысла рыб Северной Якутии // *Сиб. экол. журн.*, 1998. № 3–4. С. 331–335.
46. Нестеренко Н. А., Кассихина Н. М. Итоги и перспективы выращивания сиговых рыб в оз. Сартлан // *Зоологические проблемы Сибири*. Новосибирск, 1972. С. 260–261.
47. Нестеренко Н. А., Парамонов О. П., Сецко Р. И. Эффективность выращивания сиговых в крупных озерах Новосибирской области // *Материалы Всерос. совещ. по проблеме: «Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых»*. Л., 1976. С. 56–60.
48. Сигиневич Г. П., Романов Н. С. Опыт выращивания лососевых рыб в соленых озерах на юге Красноярского края // *Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока*. М., 1984. С. 54–61.
49. Решетников Ю. С., Мухачев И. С., Болотова Н. Л. и др. Пелядь *Coregonus peled*. М.: Наука, 1989. 302 с.
50. Акимова Н. В. Гаметогенез и половая цикличность сибирского осетра в естественных и экспериментальных условиях // *Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт*. М., 1985. С. 111–112.
51. Остапенко В. А. Выращивание молоди сибирского осетра на рыбоводном комплексе Новосибирской ТЭЦ-2 для воспроизводства рыбных запасов р. Оби // *Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования*. Томск, 1998. С. 236–238.
52. Бурмакин Е. В., Тюрин П. В. О биологической классификации рыб // *Вопр. ихтиологии*, 1959. Вып. 13. С. 19–25.
53. Пирожников П. Л. Фаунистические комплексы и экологическая классификация рыб низовья реки Лены // *Биологические основы рыбного хозяйства*. Томск, 1959. С. 91–100.

54. Иоганзен Б. Г. Этюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. II. Эколого-географический очерк рыб бассейна реки Оби // Уч. записки Томского ун-та, 1947. № 3. С. 43–60.
55. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 596 с.
56. Пирожников П. Л. Особенности расселения сиговых в реках Сибири и их происхождение // Биология сиговых рыб. М., 1988. С. 28–30.
57. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая пром-ть, 1974. 447 с.
58. Воскобойников В. А., Феоктистов М. И., Щенев В. А. Сезонные миграции промысловых рыб в озере Чаны в связи с изменением экологических условий // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 11.
59. Талиев Д. Н. Бычки-подкаменщики Байкала. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 602 с.
60. Михалев Ю. В. Особенности экологии реликтовой ледовитоморской рогатки из пресноводного озера Кета (бассейн р. Пясины) // Вопр. экологии, 1962. Т. 5. С. 137–138.
61. Богданов Б. Э. Экология бычков-подкаменщиков верхнего течения Ангары и ее притоков // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX векстолетия. Иркутск, 1996. С. 126–134.
62. Богданов Б. Э. Экология реофильных видов подкаменщиков в водоемах Байкальской рифтовой зоны // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2000. 18 с.
63. Стариков Г. В. Голомянки Байкала. Новосибирск: Наука, 1977. 94 с.
64. Черняев Ж. А. Морфо-экологические особенности размножения и развития песчаной широколобки оз. Байкал // Вопр. ихтиологии, 1977. Т. 29, вып. 3. С. 501–503.
65. Монастырский Г. Н. О типах нерестовых популяций у рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.–Л., 1953. С. 295–305.
66. Володин В. М. К вопросу о половом цикле сиговых рыб оз. Таймыр // Ин-т биологии внутренних вод РАН. Деп. в ВИНТИ 18. 11. 93, № 2858-В93. Борок, 1993, 21 с.
67. Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М.: Наука, 1974. 247 с.
68. Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956, 551 с.
69. Сорокин В. Н., Сорокина А. А. Экология воспроизводства рыб Байкала. Иркутск: Наука, 1991. 172 с.
70. Гончаренко Н. И. Особенности половой структуры популяции карася серебристого в низовье Дуная // Вестник зоологии, 2001. Т. 35, № 2. С. 89–92.
71. Мухачев И. С., Янкова Н. В., Алешина О. А. Серебряный карась как индикатор состояния экосистемы заморного озера при антропогенном воздействии // Проблемы

- природопользования в районах со сложной экологической ситуацией. Тюмень, 2003. С. 113–115.
72. Скакун В. А., Горюнова А. И. О происхождении серебряного карася в водоемах Южного Казахстана // Сибирская зоологическая конференция. Тез. докладов. Новосибирск, 2004. С. 189.
73. Богданов В. Д. Экология молоди и воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1997. 38 с.
74. Селюков А. Г. Репродуктивная система сиговых рыб как индикатор состояния экосистемы Оби. 2. Половые циклы муксуна // Вопр. ихтиологии, 2002. Т. 42, вып. 2. С. 225–235.
75. Селюков А. Г. Репродуктивная система сиговых рыб как индикатор состояния экосистемы Оби. 1. Половые циклы пеляди. // Вопр. ихтиологии, 2002. Т. 42, вып. 1. С. 85–92.
76. Вторушин М. Н. Экологическая пластичность морфо- и гаметогенеза рыб под влиянием антропогенных факторов различной природы // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2003. 25 с.
77. Журавлев В. Б. Рыбы бассейна Верхней Оби. Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та, 2003. 291 с.
78. Демин А. И. К проблеме сохранения биоразнообразия в озере Байкал // Первый конгресс ихтиологов России. Тез. докладов. М., 1997.
79. Скрыбин А. Г. Экология и морфология рыб Восточной Сибири // Автореф. дис.... докт. биол. наук. Иркутск, 1997, 39 с.
80. Петлина А. П., Рябова Т. С. К экологии ротана водоемов окрестностей г. Томска // Сибирская зоологическая конференция. Тез. докладов. Новосибирск, 2004. С. 303–304.
81. Кошелев Б. В. Эколого-морфологические исследования гаметогенеза, половой цикличности и размножения рыб // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М., 1978. С. 10–42.
82. Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт (сб. работ). М., 1985, 316 с.
83. Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищевая пром-ть, 1972. 368 с.
84. Черняев Ж. А. Размножение и развитие байкальского озерного сига в связи с вопросами его искусственного разведения // Вопр. ихтиологии, 1973. Т. 139, вып. 2. С. 259–274.

85. Черняев Ж. А. Воспроизводство байкальского омуля. М.: Наука, 1982. 127 с.
86. Сорокин В. Н. Налим озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1976. 144 с.
87. Кафанова В. В., Петлина А. П., Усынин В. Ф. Размножение и половой цикл сибирской плотвы в бассейне р. Чулым // Вопр. зоологии Сибири. Томск, 1979. С. 59–69.
88. Кафанова В. В., Петлина А. П. Годовой половой цикл сибирского ельца // Новые данные о природе Сибири. Томск, 1980. С. 18–24.
89. Структура биоты водных экосистем. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. 256 с.
90. Мухачева В. А. К биологии амурского чебачка (*Pseudorasbora parva* Schlegel) // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции, 1945–1949 гг. М., 1950. Т. 1. С. 365–374.
91. Фролова Л. А. Ареал амурского чебачка *Pseudorasbora parva* и факторы способствующие его расширению // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия. Борок, 2002. С. 227–235.
92. Коряков Е. А. Биология, ресурсы и хозяйственное значение голомянок // Тр. Лимнол. Ин-та СО АН СССР, 1964. Т. 2 (22), часть 3. С. 3–75.
93. Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, 1949. Вып. 1. С. 5–332.
94. Иоганзен Б. Г., Кафанова В. В., Петлина А. П. Плодовитость рыб как популяционное приспособление // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М., 1984. С. 235–245.
95. Шатуновский М. И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости плодовитости у рыб // Известия РАН. Серия биологическая, 2006. № 2. С. 244–247.
96. Ростовцев А. А. Автоматический электроподогрев воды при инкубации радужной форели // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск, 1983. С. 136–138.
97. Черняев Ж. А., Пичугин М. Ю. Особенности раннего онтогенеза весеннерестующего баунтовского сига // Вопр. ихтиологии, 1999. Т. 39, № 1. С. 78–88.
98. Мешков М. М., Лебедева О. А. Видовая специфика темпа индивидуального развития лососевидных рыб // Эволюция темпов индивидуального развития животных. М., 1977. С. 200–217.
99. Мишарин К. И. Биология байкальского омуля // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. Иркутск, 1958. С. 130–287.
100. Богданов В. Д. Видовые особенности личинок некоторых сиговых рыб на этапе вылупления // Вопр. ихтиологии, 1983. Т. 23, вып. 3. С. 449–459.

101. Черняев Ж. А. О возможности развития икры байкальских сиговых рыб в переохлажденном состоянии пагона // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1971. Вып. 42. С. 67–73.
102. Москаленко Б. К. Влияние многолетних колебаний уровня реки Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых рыб // Зоол. журн., 1956. Т. 35, вып. 5. С. 746–752.
103. Замятин В. А. Влияние гидрологического режима на рыбные запасы р. Оби // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна (Тр. Обь-Тазовского отд. СибрыбНИИпроекта), 1977. Т. 4. С. 76–84.
104. Соловов В. П. Рыбохозяйственное значение и пути увеличения уловов рыбы в верховьях Оби // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л., 1986. С. 45–52.
105. Трифонова О. В. Влияние водности Средней Оби на воспроизводительную способность некоторых рыб // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л., 1986. С. 34–44.
106. Купчинская Е. С., Купчинский Б. С., Ананьина Л. Е., Купчинский А. Б. Влияние уровня режима на рыбное население Братского водохранилища // Оценка состояния водных и наземных экологических систем. Новосибирск, 1994. С. 70–74.
107. Калягин Л. Ф. Влияние изменения сезонной динамики уровня режима Байкала на выживаемость личинок байкальского омуля // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 155–156.
108. Селезнева М. В., Визер А. М., Мазченко Э. Ю., Трифонова О. В. Уровеньный режим как экологическое ограничение рыбопродукционного процесса в Новосибирском водохранилище // Сибирская зоологическая конференция. Новосибирск, 2004. С. 186.
109. Терещенко В. Г., Терещенко Л. И. Влияние изменения уровня воды крупного мелководного оз. Убинское на структуру его рыбного населения // Биология внутренних вод, 2004. № 1. С. 80–87.
110. Попов П. А., Воскобойников В. А., Щенев В. А. Рыбы озера Чаны // Сиб. экол. журн., 2005, № 2. С. 279–293
111. Селезнева М. В., Трифонова О. В. Влияние режима эксплуатации Новосибирского водохранилища на состояние рыбных запасов // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск, 2005. С. 147–150.
112. Богданов В. Д., Агафонов Л. И. Влияние гидрологических условий поймы Нижней Оби на воспроизводство сиговых рыб // Экология, 2001, № 1. С. 50–56.

113. Тюрин П. В. Влияние уровня режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов // Известия ГосНИОРХ, 1961. Т. 50. С. 395–410.
114. Ильина Л. К., Гордеев Н. А. Уровень режим и воспроизводство рыбных запасов водохранилищ // Вопр. ихтиологии, 1972. Т. 12, вып. 3. С. 411–421.
115. Ильина Л. К., Гордеев Н. А. Значение уровня режима для рыбного хозяйства водохранилищ // Водные ресурсы, 1980. № 2. С. 123–136.
116. Ниязов Н. С., Самусина В. В. Результаты выращивания растительноядных рыб в озерах Тюменской области // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 245–246.
117. Филлипов К. К., Филлипова А. В. Возможности использования растительноядных рыб в прудах Алтайского края // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 271–272.
118. Волерман И. Б. Хищничество и каннибализм у голомянок // Эколого-физиологические исследования рыб Байкала. Иркутск, 1981. С. 88–98.
119. Ефимова А. И. Щука Обь-Иртышского бассейна // Известия ВНИИОРХ. 1949. Т. 28. С. 114–174.
120. Кузьмич В. Н. Питание промысловых рыб Ивано-Арахлейских озер (Забайкалье) // Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Иркутск, 1971. 28 с.
121. Демин А. И. Рыбы и биологические основы интенсификации рыбного хозяйства Еравнинских озер (Бурятская АССР) // Автореф. дис. ...канд. биол. Наук. Иркутск, 1973. 20 с.
122. Скрябин А. Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1977. 231 с.
123. Новиков А. С. Рыбы реки Колымы. М.: Изд-во АН СССР, 1966. 134 с.
124. Решетников Ю. С. Изменчивость и многообразие форм сигов в связи с особенностями их обитания в водоемах Севера // Доклады АН СССР, 1963. Т. 152, № 6. С. 1465–1466.
125. Пономарев В. И. Межсезонные изменения уровня активности пищеварительных ферментов у рыб северных широт // Вопр. ихтиологии, 1993. Т. 33, вып. 3. С. 401–406.
126. Попова О. А. Питание и пищевые взаимоотношения судака, окуня и ерша в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979. С. 93–112.
127. Лапицкий И. И. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. Волгогр. отд. ГосНИОРХ, 1970. Т. 4. С. 6–280.

128. Попова О. А. Биологические показатели щуки и окуня в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью // Закономерности роста и созревания рыб. М., 1971. С. 102–152.
129. Дгебуадзе Ю. Ю. Рост леща в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979. С. 74–91.