

Федеральное государственное автономное образовательное
учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

_____ М. И. Гладышев

подпись инициалы, фамилия

« _____ » _____ 2017г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Сравнительная оценка роста муксуна в нижнем течении рек Енисей
и Хатанга

06.04.01. Биология

06.04.01.00.04 Гидробиология и ихтиология

Научный руководитель	_____	_____	_____
	подпись, дата	должность, ученая степень	инициалы, фамилия
Выпускник	_____		_____
	подпись, дата		инициалы, фамилия
Рецензент	_____	_____	_____
	подпись, дата	должность, ученая степень	инициалы, фамилия

Красноярск 2017

РЕФЕРАТ

Магистерская диссертация на тему: «Сравнительная оценка роста муксуна в нижнем течении рек Енисей и Хатанга» содержит 49 страниц и включает в себя 60 литературных источников, 6 таблиц и 11 рисунков.

ИНТЕНСИВНОСТЬ РОСТА, СООТНОШЕНИЕ ДЛИНЫ И МАССЫ, ОБРАТНОЕ РАСЧИСЛЕНИЕ РОСТА, МУКСУН, COREGONUS MUKSUN, РЕКА ХАТАНГА, РЕКА ЕНИСЕЙ

Цель работы: оценить ключевые рыбохозяйственные показатели популяций муксуна из р. Хатанга и нижнего течения р. Енисей.

Актуальность данной работы заключается в получении современных сведений об особенностях роста, размерно-возрастной и половой структуре популяций муксуна из рек Хатанги и Енисея, что необходимо для оценки их рыбохозяйственного потенциала, прогноза промысловых запасов и формирования представлений о пластичности вида к условиям окружающей среды.

В результате проведенных исследований выявлены различия в размерно-возрастной структуре промысловых уловов муксуна из рек Енисей и Хатанга, различия в скорости линейного роста и соотношения линейных размеров и массы. По результатам обратного расчисления длин, подобраны коэффициенты уравнения Берталанфи, позволяющие оценить скорость роста и предельные теоретические размеры и возраст рыб из двух популяций.

СОДЕРЖАНИЕ

РЕФЕРАТ	Ошибка! Закладка не определена.
ВВЕДЕНИЕ.....	Ошибка! Закладка не определена.
РАЗДЕЛ 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	Ошибка! Закладка не определена.
1.1 Общая характеристика муксуна <i>Coregonus muksun</i> (Pallas, 1776)	Ошибка! Закладка не определена.
1.2 Питание муксуна.....	Ошибка! Закладка не определена.
1.3 Распространение и миграция муксуна.....	Ошибка! Закладка не определена.
1.4 Особенности размножения	Ошибка! Закладка не определена.
1.5 Периодичность роста сиговых рыб..	Ошибка! Закладка не определена.
1.6 Соотношение между длиной и массой тела рыб	20
РАЗДЕЛ 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	22
РАЗДЕЛ 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	26
РАЗДЕЛ 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	39
ВЫВОДЫ.....	43
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	44

ВВЕДЕНИЕ

Сиговые - ценные промысловые рыбы. В арктических и субарктических пресноводных водоемах сиговые дают основную долю ихтиопродукции. Естественно, обеспечение высокой рыбопродуктивности этих водоемов возможно только на основе изучения роли сиговых рыб в северных экосистемах и оценки общего энергетического баланса этих систем, что в конечном счете и определяет выход продукции (Решетников, 1980).

Обеспечение растущего населения планеты продуктами питания дает существенную промысловую нагрузку на некоторых представителей сиговых рыб (FAO, 2011). Это осложняется отсутствием полной информации о состоянии популяций видов сиговых, необходимой для регулирования промысла и прогнозирования динамических показателей популяции.

Низкая степень изученности некоторых видов сиговых рыб связана с географическим расположением ареала их обитания. Так, например, муксун (*Coregonus muksun* (Pallas, 1776) населяет северные водоемы от полуострова Ямал на западе до Колымы на востоке (Лукьянчиков, 1967). Такая «географическая изоляция» привела к тому, что данный вид детально не изучался многие десятилетия и соответственно не проводился систематический мониторинг динамики популяции, что является недопустимым по отношению к промысловым рыбам. Менее всех изучен муксун бассейна реки Хатанга, в сравнении с обским муксуном, где исследования в этой области продолжаются и в настоящее время, в том числе и на генном уровне. Последние наиболее полные данные по биологии муксуна реки Хатанга представлены Лукьянчиковым в 1967 году.

Интенсивный промысел муксуна в 1960-х – 1980-х гг. сменился падением официального вылова и ростом браконьерства в последнем десятилетии прошлого века. В настоящее время по данным Енисейского Территориального

Управления Росрыболовства ОДУ муксуна по бассейнам рек Красноярского края на 2015 год составлял 410,60 тонн. Из них на бассейн реки Енисей приходится 300 тонн, а на бассейн реки Хатанга – 70 тонн (Отчет ФГТУР «Енисейрыбвод», 2015).

Цель работы: оценить ключевые рыбохозяйственные показатели популяций муксуна из р. Хатанга и нижнего течения р. Енисей.

Для достижения цели необходимо решить ряд задач:

1. Оценить размерно-возрастную структуру популяций муксуна из промысловых уловов за 2010, 2014, 2016 гг.;
2. Оценить распределение полов в популяциях муксуна в 2010, 2014, 2016 гг.;
3. Изучить соотношение линейного и весового роста муксуна как интегрального показателя, отражающего условия существования;
4. Сравнить линейный рост муксуна из рек Енисей и Хатанга по наблюдаемым данным и коэффициентам уравнения Берталанфи, полученным на основании данных обратного расчисления длин.

РАЗДЕЛ 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Общая характеристика муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1776)

Типичный *Coregonus muksun* описан впервые для Оби в 1776 г. Палласом. Позднее, в 1887 г., он был описан Смиттом для Енисея, как *Coregonus muksun* Pall. Обитатель опресненных предустьевых пространств Ледовитого моря, встречается во всех крупных реках Сибири от р. Кары до р. Колымы. Есть в водоемах Норило-Пясинской системы в р. Пясине, озерах Глубокое, Мелкое и Лама (Логашев 1940). Известен в реках Верхней и Нижней Таймыре и в оз. Таймыр (Михин, 1955), в р. Хатанге (Лукьянчиков, 1967). Свойствен он, главным образом, нижним течениям рек. В Енисее встречается от Енисейского залива до Осиновских порогов (около 1750 км), куда некоторые муксуны доходят на нерест. Постоянным местом обитания муксуна является Енисейский залив и Енисейская губа (Некрашевич, 1940). Наиболее благоприятны условия для обитания муксуна в Енисейской губе, являющейся слабоосолоняемым и довольно продуктивным водоемом. В летний период северная граница ареала муксуна находится в прибрежье Енисейского залива, а южная - в районе г. Дудинки (70°с.ш.). В зимний период вследствие осолонения эстуарной зоны (в связи с проникновением морских вод в губу) основные скопления муксуна мигрируют из устьевой зоны Енисея в более южные районы губы (Куклин, 1982).

По образу жизни муксун относится к полупроходным рыбам, которые большую часть года нагуливаются в опресненных районах моря, выдерживая соленость 6—8 ‰ (Москаленко, 1971), хотя для муксуна Лены приводятся и более высокие показатели солености (Пирожников, 1953). Заход в реки начинается в конце лета (июль - август), нерестилищ муксун достигает в октябре—ноябре. В Оби он проходит вверх по реке на 2 тыс. км со средней

скоростью 20 км/сут, в Енисее — на 500— 1500 км, и самый короткий путь у муксуна в Анабаре (Москаленко, 1955).

Нерестовое стадо муксуна представлено особями длиной 41-60 см, средняя длина рыб в уловах по годам наблюдений изменяется в пределах 49,2-51,6 см, средняя масса - 1380-1690 г. Возраст половозрелого муксуна - с 14+ до 28+ лет, большая часть нерестового стада представлена рыбами в возрасте 16+ - 21+ лет. Соотношение полов в нерестовом стаде в уловах на нагульных площадях обычно примерно одинаковое и значительно не изменяется, доля самок составляет 47-53 %. Во время хода в реке соотношение полов у нерестового муксуна меняется по годам более существенно, что обусловлено, в основном, сроками сбора материалов, количество самок составляет от 41 до 67 %.

Созревает муксун в возрасте 6 – 7 лет в Оби, 9 - 10 лет – в Енисее и 11 – 14 лет – в Лене и Анабаре. Обычно первый нерест бывает при достижении рыбой 0,8–1,5 кг веса. Нерестилища расположены чаще на перекатах с быстрым течением на глубинах 2–3 м или на плесах с замедленным течением на глубинах до 6 м. Нерест по времени совпадает с падением температуры воды до 1–2°С и началом образования льда (Кабицкая, 2016). Плодовитость муксуна колеблется от 9 до 167 тыс., в среднем 40–60 тыс. икринок. Скат взрослых рыб с нерестилищ бывает зимой. Отмечены пропуски нереста, т. е. повторный нерест бывает через 2 года (особенно у самок). Развитие икры длится 150–180 суток при сумме тепла 63,2 градусо - дня (Юхнева, 1963). Массовый выклев личинок приходится на апрель.

Хатангский муксун - долгоживущий вид, предельный возраст рыб в уловах за разные годы - от 22+ до 28+ лет. Максимальный возраст, отмеченный у муксуна промысловой длиной 65,5 см, массой 3,5 кг, выловленного в нижней части губы в 1980 г., - 30+ лет. Пол у этой особи визуально не определялся, внутренности были залиты жиром. Наибольшие размеры отметила Е.М. Кравчук у самца, выловленного в губе зимой 1942 г, промысловая длина которого была 71 см, масса - 4 кг. Половая зрелость у самцов впервые

наступает в возрасте 14+ лет при достижении 41 см длины и 800 г массы, у самок первое созревание отмечается в 15+ лет при достижении 45 см длины и 1000 г массы. Большая часть рыб созревает на 2-3 года позже. Нерест не ежегодный, что значительно снижает воспроизводительный потенциал популяции.

1.2 Питание муксуна

Литературные сведения о питании муксуна весьма ограничены (Романова, 1948). Наиболее полные данные по-зимнему и летнему питанию были представлены Куклиным А.А., позволяющие характеризовать некоторые особенности питания муксуна в низовьях Енисея. Использованы результаты летних экспедиционных сборов 1967 г. Красноярского отделения Сибрыб НИИ проекта и впервые полученные данные по зимнему питанию за 1976 г. Влияние возрастной изменчивости на характер питания в значительной степени исключалось, поскольку и в летний, и в зимний периоды исследовались желудки 7 – 14 - летних рыб.

В желудках муксуна в течение года встречаются представители девяти систематических групп: моллюски – *Pisidium sp.*, *Sphaerium sp.*, мизиды – *Mysis oculata v. relicta*; изоподы – *Mesidothea entomon*; амфиподы – *Pontoporeia affinis*, *P. filicornis* (для низовьев Енисея отмечена впервые), *Pseudalibrotus birulai*, *Gmelinoides fasciatus*; копеподы – *Limnocalanus grimaldii. var. macrurus*, *Acanthocyclops sp.*; клadoцеры – *Sida crystalline*, *Bosmina longirostris*; полихеты – *Marenzelleria wireni*; гелеиды – *Culicoides setosinervis*; хирономиды – *Cryptochironomus camptolabis*, *Prodiamesa bathyphila*, *Cricotopus versidentatus*, *Orthocladus sp.*, *Procladius sp.*, *Psectrocladius sp.* В состав пищевого комка входили также остатки растений (Куклин, 1980).

В летний период характер питания муксуна в значительной степени определяется особенностями отдельных биоценозов дельты и губы Енисея. Например, преобладание клadoцер в желудках муксуна из право - бережной

дельты (протока Малый Енисей) объясняется интенсивным развитием здесь макрофитов и связанной с этим повышенной встречаемостью зарослевых форм (Грезе, 1957), в основном *Sida crystallina*. В южной части губы в пище муксуна доминируют мизиды и моллюски, встречаемость которых на данном участке составляет соответственно 82 и 84% (Пирожников, 1941). В северной части губы большое значение в питании приобретают полихеты: встречаемость достигает 89%, биомасса колеблется от 7 до 10 г/м² (Пирожников, 1941). Роль растительных остатков в пище муксуна возрастает в направлении с юга на север. Вероятно, это связано с увеличением количества отложений в северной части губы, поскольку высшая водная растительность здесь почти отсутствует.

Состав пищи муксуна в летний период указывает на некоторую избирательность в питании этого вида. Так, амфиподы, составляющие 62% биомассы бентоса в дельте и 20% в губе (Грезе, 1957), не играют в пище муксуна заметной роли. Индекс избирания муксуна по отношению к амфиподам составляет в дельте 0,98, в губе – 0,9. Избираемость в питании муксуна проявляется и к изоподам (индекс избирания – 0,94), биомасса которых в губе достигает 37% (Грезе, 1957). Это, очевидно, связано с крупными размерами изопод и слабой их перевариваемостью (Романова, 1948).

Средний индекс наполнения желудков муксуна в губе колеблется от 29 до 43%, в дельте он равняется 72%. Однако эти величины занижены, так как материал на питание брали из ставных сетей, а интервал между их просмотрами составлял не менее суток.

Впервые факт зимнего питания муксуна был установлен для муксуна р. Лены П. Л. Пирожниковым (1950), указавшим, что подобное явление должно наблюдаться и в низовьях других северных рек, в частности Енисея. Эта точка зрения подтверждается материалами А.А. Куклина. Состав пищи муксуна в зимний период заметно отличается от такового в летнее время.

Зимой основным компонентом питания муксуна является планктонный солоновато – водный рачок *Limnocalanus grimaldii var. macrurus* (20 тыс. экз. в одном желудке). Размеры рачков в пищевом комке варьируют от 0,8 до 2 - 3

мм, количественно преобладают крупные взрослые особи (более 70%). Остальные организмы – амфиподы, мизиды, изоподы – не имеют существенного значения в питании муксуна. Средний индекс наполнения желудков муксуна зимой составляет 12%.

Преобладание в пище муксуна солоновато – водных копепод свидетельствует о довольно высокой численности последних в зимний период. Ежегодно в губе вылавливается 200–300 тыс. экз. муксуна, а общее стадо его в этом районе должно быть примерно втрое больше (при коэффициенте вылова порядка 30%). Обеспечение такого количества рыб пищей за счет зоопланктона возможно только при достаточно высокой численности и биомассе его в зимний период. Очевидно, осолонение губы создает благоприятные условия для развития комплекса солоновато – водных организмов, к которому относится и *L. grimaldii* v. *macrurus*. Возможно, переход муксуна на питание планктоном связан и с меньшей доступностью организмов бентоса, так как в зимнее время придонные горизонты губы подвергаются максимальному осолонению (Куклин, 1980).

Муксун питается планктонными и бентосными организмами разных систематических групп, что свидетельствует о его высокой пищевой пластичности. Эта особенность питания муксуна должна быть учтена при решении вопроса о его акклиматизации за пределами естественного ареала (Богданов, 2015).

1.3 Распространение и миграция муксуна

Муксун населяет все крупные реки Сибири, впадающие в Северный Ледовитый океан. Являясь типичным полупроходным видом, муксун образует локальные стада, связанные с Обью, Енисеем, Пясиной, Хатангой, Яной. Индигиркой, Колымой (Госькова, 2016).

Западная граница распространения муксуна – озера и реки западного побережья полуострова Ямал, а восточная – Колыма. Северная морская граница

распространения проходит по линии пресных материковых вод с осолоненными прибрежными водами полярных морей. Южная граница, по которой расположены нерестилища основных стад обского, енисейского и ленского муксуна, проходит по 58–62° с. ш.

Основные места обитания обского муксуна – южная опресненная половина Обской и Тазовская губы. Места нереста расположены в Средней Оби. В крупных озерно-речных системах Ямала – Ярро-То и Ней-То – обособились небольшие жилые стада муксуна, которые по рекам Юрибей и Морды-Яха спускаются летом в заливы по западному берегу этого полуострова (Госькова, 2016).

В Гыданском заливе муксун обитает в его южной части. Летом встречается у о. Оленьего, в районе Юрацкой губы. Заходит в реки Гыда и Юрибей. В озере Хоссин-то, связанном с р. Гыда, живет озерный муксун.

Енисейское стадо обитает: в Енисейском заливе к югу от линии, соединяющей р. Сосновую на западном берегу залива и бухту Слободчикова - на восточном, а также в губе и дельте Енисея. Нерестует муксун в нижнем течении Енисея. В р. Пясины муксун встречается на всем протяжении реки до Пясинского залива включительно. Имеется жилая форма муксуна в Норильских озерах. Небольшое стадо есть в Таймырской губе и р. Нижняя Таймыра, откуда муксун заходит в оз. Таймыр. Не исключена возможность, что в этом озере обособилось жилое стадо муксуна (Подлесный, Лобовикова, 1951).

Хатангское стадо обитает в Хатангском заливе, р. Хатанга с притоком Хета, где находятся его нерестилища. Стадо Хатангского залива связано с анабарским. Молодь встречалась в заливе Нордвик, лежащем между Хатангским и Анабарским заливами. Анабарский муксун нерестует в нижнем течении р. Анабар.

Основным местообитанием ленского муксуна является дельта Лены. В период летнего опреснения муксун выходит в придельтовую зону моря Лаптевых. По Лене муксун поднимается до Якутска и несколько выше его. Имеются нерестилища в притоке Лены – Вилюе.

Янское и индигирское стада обитают в дельтах этих рек, откуда летом выходят в опресненную морскую зону. По Индигирке муксун поднимается на нерест до поселка Крест-Майор.

Миграции и сезонное размещение каждого из локальных стад имеют особенности. Несмотря на большие различия в характере размещения и миграций муксуна локальных стад, определяемые гидрографической структурой и гидрологическими условиями бассейна, в котором они обитают, имеются общие черты, определяемые биологией вида.

У муксуна, как и у всех проходных и полупроходных рыб зоны воспроизводства и нагула разделены значительными расстояниями. Такое разграничение обеспечивает наилучшие условия существования, позволяет материковым, пресноводным по происхождению видам осваивать в качестве нагульных площадей обширные мелководные, богатые кормом предустьевые морские пространства. Эти пространства, подверженные резким колебаниям солености и температуры, непригодны для нереста, так как не обеспечивают благоприятных условий для эмбрионального и постэмбрионального развития (Богданов, 2015).

Зрелые, готовящиеся к икрометанию производители перед подъемом на нерестилища концентрируются в начале лета в более опресненной и прогретой воде, чем молодая часть стада. Эта биологическая закономерность и определяет сезонное размещение муксуна. Подрастающая часть стада, а также производители, которые не будут нерестовать в текущем году, занимают северные приморские участки ареала, подвергающиеся некоторому осолонению. В период летнего увеличения сброса речных вод и расширения опресненной зоны они рассредоточиваются на более обширных площадях. К зиме, с уменьшением речного стока, они отходят к дельтам, к предустьевым частям рек, заходят в низовья (Vorvinskaya, 2016).

Зрелая часть стада летом начинает ход по рекам к местам нереста. Поэтому в предустьевых районах моря, в дельтах и низовьях рек летом концентрируются более мелкие особи муксуна, чем на промыслах,

расположенных выше по реке. Такое распределение стада характерно для всех рек.

В Хатанге летом стадо муксуна, за исключением части, готовящейся к нересту, рассредоточивается по Хатангскому заливу, продвигаясь до зоны смешивания пресной речной воды с соленой морской. В зависимости от напора морской воды, связанного с силой и направлением ветра, и соответствующим опреснением или осолонением воды муксун то подвигается к северной границе залива, то откочевывает к югу – в предустьевую зону. Осенью и зимой под напором соленой воды муксун отходит из залива в Хатангскую губу, дельту и низовья Хатанги. Нерестовый ход зрелой рыбы по реке начинается в июле. Нерестилища расположены в р. Хета, в 250–400 км от устья. Так же муксун нерестует и в р. Хатанга.

Представляет интерес размещение и миграции муксуна сравнительно небольшой тундровой реке – Анабар. Зимой все стадо концентрируется в нижнем течении реки – от устья до первых перекатов, причем в устьевой части держится только неполовозрелая рыба, а выше – как неполовозрелая, так и зрелая, которая в этом районе и нерестует. Во второй половине зимы муксун уходит из устья и поднимается выше по реке, что связано с усиливающимся осолонением воды в нижнем участке реки до 4‰ и снижением температуры воды до минус 0.3°C. Весеннее передвижение муксуна с мест зимовки на места летнего нагула начинается с момента окончания гидрологической зимы (июнь). Ход рыбы вниз по реке продолжается около двух недель с пиком в первые дни после ледохода. Летом муксун размещается в устье реки и заливе, причем в заливе держится в основном молодая неполовозрелая часть стада, а в устье – как неполовозрелая, так и зрелая. Пребывание муксуна в заливе ограничивается периодом летнего опреснения воды. В сентябре при увеличении поверхностной солености до 6–8 ‰ он уходит в реку.

1.4 Особенности размножения

Муксун является монотипичным длинноцикловым представителем сиговых рыб. В Оби самки муксуна ранее созревали в 6-7 лет (Кириллов, 1972), в реках Якутии – от 9+...11+ до 13+...14+ (Кузьмин, 1975, 1976). В условиях современного загрязнения Оби их половое созревание задерживается до 8+...11+ и более лет (Исаков, 2010).

Показано, что при благоприятных температурных, кислородных и кормовых условиях содержания у особей обоих полов гониальная пролиферация понижена, а дифференцировка пола и начало формирования превителлогенных ооцитов растягивается на несколько месяцев. В сравнении с аналогичными процессами у молоди пеляди и тугуна (Селюков, 2010), у муксуна при сходных размерно-весовых параметрах уровень развития гонад неизмеримо ниже.

Низкий темп гонадогенеза и, соответственно, медленное половое созревание муксуна, очевидно, предполагает столь же длительный период накопления фонда половых клеток до перехода к половой зрелости. Эта тенденция сохраняется в дальнейшем, когда посленерестовая репарация репродуктивной системы у самок продолжается в течение двух- и трехлетнего цикла (Исаков, 2010). Только в благоприятных условиях за пределами естественного ареала (Балдина, 2010) продолжительность полового цикла не превышает двух лет.

Проведенные исследования с использованием анализа мтДНК и изоферментных локусов муксуна показали (Осинов, 2004), что этот вид характеризуется гибридным происхождением. Как предполагает автор, в истории его становления принимали участие некий пыжьяновидный сиг и виды комплекса ряпушек и пеляди. Именно с позиций гибридного происхождения муксуна может быть объяснимо столь медленное развитие его репродуктивной системы. Известно, что лососевидные рыбы, тетраплоидные по происхождению, включают сиговых и отличаются высоким темпом

гаметогенеза; среди монотипичных сиговых таковым является тугун (Селюков, 2010). Гибридам же свойственны стерильность, слабое развитие репродуктивной системы, задержка на одном из этапов гаметогенеза и интерсексуальность. В исследованиях на гибридной форме чира с пелядью (пелчир) было показано (Богданова, 1997), что у нее наблюдается задержка гаметогенеза на ранней профазе мейоза, блокировка перехода к превителлогенезу, появление и нарастание доли интерсексуальных особей в старших возрастных группах – как следствие изменения генома. То есть, гибридное происхождение отчетливо проявляется в характере функционирования репродуктивной системы, оказывая супрессивное влияние на сроки полового созревания и темп восстановления гонад в межнерестовый период. Еще одним возможным подтверждением гибридогенеза муксуна может служить достаточно высокая частота – 20-30% в 6+...9+ – интерсексуальных особей на салмах (мелководьях) Обской губы (Селюков, 2007).

Половая зрелость муксуна низовьев Яны наступает у самцов на 11+ и у самок на 13+ году жизни. На Индигирке самцы муксуна впервые становятся половозрелыми на девятом, самки - на десятом году жизни. Массовое половое созревание происходит на два года позже. В этом же возрасте муксун становится половозрелым и на Колыме. В Лене муксун достигает половой зрелости на десятом году, в Анабаре половозрелость муксуна наступает на двенадцатом году (Москаленко, 1955, Кириллов, 1972). Половая зрелость у самцов р. Хатанга впервые наступает в возрасте 14+ лет при достижении 41 см длины и 800 г массы, у самок первое созревание отмечается в 15+ лет при достижении 45 см длины и 1000 г массы. Очевидно, для созревания половых продуктов муксуна требуется определенная сумма тепла, одинаковая для всех локальных стад. Для получения этой суммы тепла в условиях Якутского Севера требуется больше времени, чем в низовьях Оби и Енисея (Богданов, 2015). Это означает, что возраст наступления половой зрелости муксуна можно понизить путем акклиматизации этой рыбы в водоемах Южной Сибири.

Несмотря на значительные различия в возрасте полового созревания муксуна в разных бассейнах, он созревает при одинаковой массе тела. Наиболее раннее созревание отмечается у рыб весом 0.8–1.0 кг, массовое созревание при весе 1,3–1,8 кг.

Созревание половых продуктов у муксуна идет довольно замедленно. Переход из II на III стадию зрелости происходит довольно медленно, III стадия у самцов продолжается в течение одного года, а у самок - в течение двух лет. Этим и обусловлено дальнейшее отставание самок в половом созревании. Переход же из III на IV стадию, начинается в августе и завершается к началу гидрологической весны. Таким образом, созревание половых продуктов у муксуна, как у холодолюбивой рыбы происходит в условиях пониженной температуры, интенсивность питания муксуна не прекращается. Нерест по времени совпадает с падением температуры воды до 1-2 градусов и началом образования льда. Развитие икры длится 150-180 суток при сумме тепла 63,2 градусо-дня (Юхнева, 1963).

Характер полового созревания и наличие рыб в возрасте 12+ и 13+ с половыми продуктами на II и III стадии зрелости подтверждают ранее высказанное мнение о неежегодном нересте муксуна (Москаленко, 1955, 1958). Позднее половое созревание и двухлетняя периодичность полового цикла у самок определяют большую уязвимость этого вида от промысла. Изменение структуры нерестового стада в сторону омоложения приводит к тому, что самка муксуна за свою двенадцатилетнюю жизнь примет участие в размножении один, максимум два раза. Это снижает эффект естественного воспроизводства и, в конечном результате, приводит к сокращению численности. Необходимость сохранения естественного соотношения возрастных классов в популяциях, состоящих до эксплуатации из 12-15 возрастных групп в условиях чрезвычайно напряженного состояния запасов муксуна, нужно сочетать с охраной численности муксуна на зимних и летних пастбищах (на местах нагула и формирования нерестовых скоплений).

Нерест муксуна начинается в период образования льда и заканчивается в конце ноября. Чаще всего нерестовые участки расположены на перекатах с крупнопесчаным и галечным дном на глубинах 2-3 м, но он откладывает икру и на плесах реки с замедленным течением на глубинах до 6-7 м. Скат взрослых рыб с нерестилищ бывает зимой (Кабицкая, 2016).

1.5 Периодичность роста сиговых рыб

Возраст сиговых рыб, как правило, определяется по чешуе, хотя годовые кольца видны на костях жаберной крышки, костях черепа, на клейтруме, телах позвонков, на спилах плавниковых лучей (Зубова, 2014). На примере американского сига показано, что число годовых колец на всех регистрирующих структурах одинаково, отмечены различия только в сроках закладки колец: годовые кольца появляются раньше на костях жаберной крышки, покровных костях черепа; чуть позднее кольца появляются на клейтруме и телах позвонков и самыми последними - на чешуе (Ovchynnyk, 1962).

Обычно годовые кольца хорошо видны на чешуе, и чешуя чаще других регистрирующих структур используется для определения возраста сиговых рыб. Хорошие результаты дает применение поляризованного света, особенно при просмотре костей.

На чешуе сигов северных водоемов нет четкого чередования зон широкого и узкого расположения склеритов, что свойственно рыбам средних широт и что обычно трактуется как зоны летнего и осеннего роста (Чугунова, 1959). Лишь у рыб младших возрастных групп на первом или втором годовом кольце чередуются узкие и широкие склериты, обычно же склериты у сиговых рыб расположены на одинаковом расстоянии один от другого. Равномерное расположение склеритов на чешуе нарушается тем, что 2–3 последних склерита годовой зоны роста не обходят дугу всей чешуи, а выклиниваются при переходе с переднего вектора чешуи на боковой («плечи» чешуи). Первый же

склерит будущей зоны роста охватывает всю чешую. Это «выклинивание склеритов» или «сломанные склериты» (cutting over) и дают четкую границу между зонами роста в виде годовых колец (Решетников, 1980).

Из трудностей определения возраста следует отметить появление у рыб старшего возраста добавочного кольца на первом или втором году жизни, что осложняет определение первого годового кольца. Добавочное кольцо такого же типа появляется иногда у молоди, но оно бывает не на всех чешуях и не всегда хорошо видно выклинивание склеритов. Образование добавочных колец может быть вызвано условиями, в которых обитает рыба. Иногда при вселении сигов в водоемы с высокой температурой в летний период рыбы прекращают питаться при температуре выше 26°C и на их чешуе образуются дополнительные кольца (Решетников, 1980).

Анализируя интенсивное питание муксуна Оби зимой, П.Л. Пирожников приводит к заключению, что, «потребляя за этот долгий период высококалорийную пищу, муксун увеличивается в длине и весе, то есть растет». Вместе с тем к концу августа, когда у муксуна в Оби кончается период весенне-летнего питания, приросты текущего года на чешуе как по числу склеритов, так и по размеру приближаются к соответствующим годовым приростам. Это и позволило В. Барсукову (1950, 1960) высказать предположение, что на чешуе обского муксуна образуются два кольца в год: одно из них соответствует перерыву в питании осенью перед миграцией в губу во время наибольшего прогрева воды, а второе закладывается в конце зимы, перед подъемом муксуна в реки. Однако эти высказывания не получили широкого признания (Москаленко, 1955, 1971).

Наблюдая за ростом американских сигов в аквариуме, Ван Оостен отмечал образование годового кольца на чешуе весной, в марте - апреле, а прирост рыбы и чешуи - с апреля по октябрь. Зимой роста не было. Число отложенных на чешуе колец точно соответствовало числу прожитых рыбой лет. Данные полученные Решетниковым (1966) свидетельствуют о том, что время закладки годового кольца и окончание роста зависят от возраста рыбы и от

характера роста отдельных особей в популяции. Первые 3 - 4 годовых кольца закладываются весной или в начале лета (май - июнь), и число отложенных колец на чешуе всегда соответствует числу прожитых рыбой лет. Ни у одной рыбы в возрасте 2+ или 3+, пойманной осенью, не отмечалось образования кольца. У некоторых пятилетних сига годовое кольцо закладывается в сентябре - октябре. На чешуе таких сига наблюдается не только выклинивание склеритов, но имеется склерит, охватывающий всю чешую, – характерный признак годового кольца. У единичных особей после этого охватывающего склерита в конце осени отмечались 1 - 2 склерита нового прироста. Значительного роста тела и чешуи после образования осеннего кольца не происходит (Зубова, 2014). Следует подчеркнуть еще одну закономерность: обычно в год первого икрометания у рыб отмечается узкая зона прироста текущего года. Несомненно, связано это с тем, что значительная часть энергии переключается на создание массы половых продуктов и рыба имеет большие энергетические затраты во время нереста. Как правило, после первого нереста многие особи пропускают следующий нерестовый сезон и нерестятся только через два года на третий (Решетников, 1980); у таких нагуливающих рыб на следующий год после нереста образуется широкая зона прироста на чешуе. У сеголетков период активного роста продолжается с момента выклева по октябрь. Первое годовое кольцо закладывается в мае или в конце апреля, то есть спустя ровно год (Зубова, 2014).

Потенциальные возможности роста у муксуна достаточно большие, как это видно на примере особей, вылавливавшихся в бассейне Гыданского залива. Наибольшая длина гыданского муксуна 94 см (Есипов, 1941). Как отмечает Дрягин (1949), половозрелость у рыб наступает при достижении длины, равной половине максимально наблюдаемой длины. Обский муксун созревает при длине от 45 до 48 см, следовательно, наибольшая длина, которой он может достигнуть 90 – 96 см. Это соответствует длине гыданского муксуна, с которым у него одинаковый темп роста. Муксун Енисея, Индигирки, Колымы созревает

при длине более 42 – 45 см, следовательно, потенциально возможные их размеры 84 – 90 см (Богданов, 2015).

При оценке скорости роста муксуна из различных районов нужно иметь в виду большой размах колебания длины и веса в пределах каждого возраста. Муксун растет очень неравномерно. В бассейне р. Пясины длина типичной морфы - до 69,7 см, озерной до 63 см (Остроумов, 1937). Размах колебаний увеличивается с возрастом. Так, для анабарского муксуна колебания длины одного и того же возраста составляют до 8 - 10 см и веса до 1 - 1,2 кг при средней длине данной группы 55- 65 см и среднем весе 2 - 3 кг. На Енисее колебания длины для отдельных возрастов достигают 7–10 см (Счастнев, 1938). Такие же большие расхождения имеются и у обского муксуна. Среди десятигодовиков можно встретить экземпляры длиной от 51 до 62 см и весом от 1240 до 3200 г. У гыданского муксуна колебания длины и веса в пределах одной и той же возрастной категории достигают 15 см и 2,3 кг (Есипов, 1941).

По росту муксун из бассейна р. Пясины обгоняет муксуна из других водоемов Сибири (Белых, 1940). Муксун из бассейна оз. Таймыр отличается более угнетенным ростом, но с меньшей суммой тепла, получаемого водоемом в самых высоких широтах (Михин, 1955). Рост в Хатангском заливе сопоставим с ростом муксуна на оз. Таймыр (Лукьянчиков, 1967). Обращает на себя внимание значительная амплитуда колебания длины одной и той же возрастной группы. Различия в длине тела одновозрастных самцов и самок выражены слабо, и резких расхождений средних длин не наблюдается. Но в то же время следует отметить незначительное превышение длины самок над длиной самцов.

1.6 Соотношение между длиной и массой тела рыб

Согласно существующим представлениям (Константинов, 1969), между длиной L и массой W тела у рыб обычно сохраняется аллометрическое соотношение:

$$W = a * L^b$$

где W – индивидуальная масса, г;

L – длина рыбы, мм;

a и b – константы

По своей математической форме аллометрическое соотношение длина-масса является уравнением степенной функции. Константа a в этом уравнении численно характеризует массу тела особей при длине $L = 1$.

Константа b определяет форму и степень кривизны кривых аллометрического роста, показывая, на сколько процентов изменяется масса тела рыбы, если ее длина изменяется на 1% (Жирмунский, Кузьмин, 1990). В случае увеличения значений константы b кривые аллометрического соотношения приобретают более выпуклую, округлую форму. Если в аллометрическом соотношении длина - масса значение константы b близко к 3, рост массы считается изометрическим (Froese, 2006). Исследования (Зыков, 2005) показали, что значения констант a , b аллометрического соотношения у разных видов рыб могут варьировать в значительных пределах. Так, исходя из результатов работ Зыкова, значение константы a у разных видов рыб может изменяться от 0,0011 до 0,091, в среднем составляя 0,016, значение b - от 2,35 до 3,78, составляя в среднем 3,0. Низкие значения $b = 2,439 - 2,6$, как правило, наблюдаются у видов, имеющих биологически обусловленную вытянутую или прогонистую форму тела (щука Рыбинского водохранилища, шип р.Урал и др.), а также у видов, обитающих в малокормных и низко продуктивных водоемах высоких широт (плотва, окунь, ерш субарктических водоемов и др.) (Зыков, 2005). К группе рыб со средними значениями $b = 2,97 - 3,1$ относится большинство рыб бореального равнинного комплекса, обитающих в умеренных широтах. Самые высокие значения $b = 3,5 - 3,66$ характерны для рыб с относительной высокой или широкой формой тела (карась, лещ, пелядь, муксун, язь, и др.), а также для видов с вальковатой (цилиндрической) его формой (елец, ряпушка, тугун, таймень, лососевые, и др.).

РАЗДЕЛ 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалами послужили пробы муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1776), собранные в нижнем течении р. Хатанга и р. Енисей в 2010, 2014 и 2016 годах (см. Рисунок 1). Отлов производился ставными сетями с размером ячеи от 45 до 65 мм, высота сети составляла 2 – 2,5 метра. Данные для работы были предоставлены сотрудниками ФГБНУ «НИИ Экологии Рыбохозяйственных Водоемов». В работе использованы параметры длины – l и L_{sm} в мм, половая принадлежность для каждого экземпляра (самец - ♂, самка - ♀). Пробы муксуна из реки Енисей содержали информацию о длине рыбы – l в мм и массе тела M (полная масса), в пробах, собранных на реке Хатанга, дополнительно был определен пол каждой особи. Выборка была представлена особями от 7+ до 25+ лет. Общее количество экземпляров, пойманных в реке Енисей за 2010, 2014 и 2016 годы, составило 582, в Хатанге – 693.



Рисунок 1- Карта - схема района исследований: ● - место отлова рыб

Возраст рыб определялся по чешуе, которая предварительно была очищена 10 %-ным раствором гидроксида аммония (см. Рисунок 2). После, чешуи помещали между двумя предметными стеклами. Препараты рассматривали под бинокулярным микроскопом и фотографировали с помощью цифровой фотокамеры. Возраст определяли по годовым кольцам по стандартной методике (Дгебуадзе, 2001; Брюзгин, 1969).

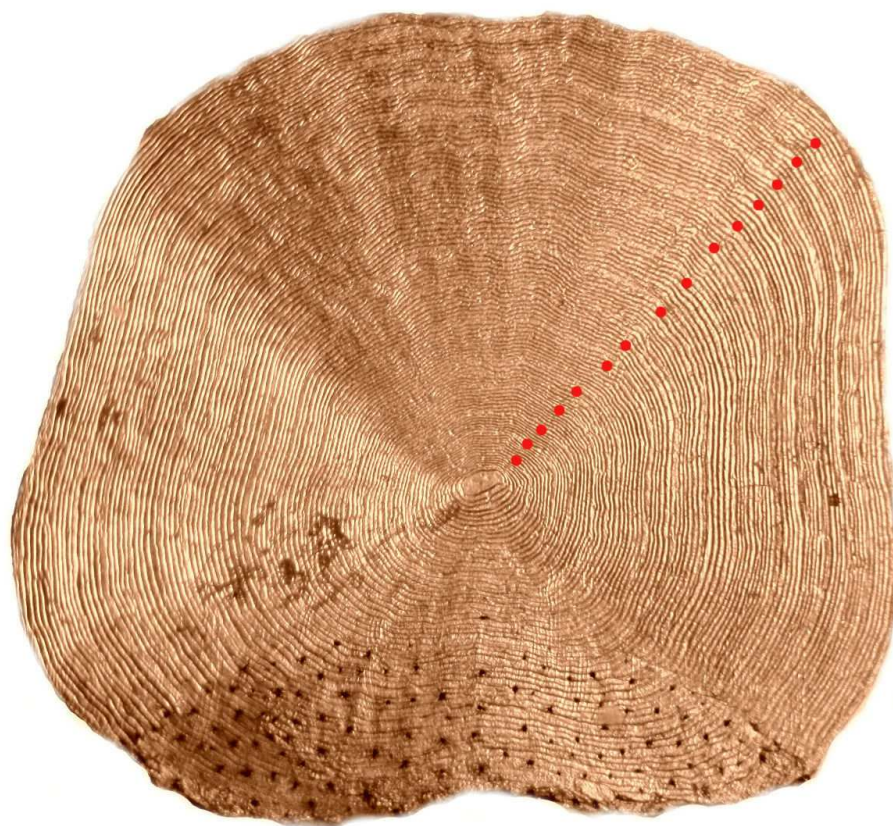


Рисунок 2 – Препарат чешуи муксуна для определения возраста, полученный при 2-х кратном увеличении: ● - место закладки годовых колец

Измерения радиусов чешуи производили по фотографиям в графическом редакторе ImageJ. Измеряли радиусы от центра чешуи (места закладки первичного кольца) до края каждого из годовых колец (R1, R2 и т.д.), и в итоге, до края чешуи, получая при этом полный радиус этой чешуи. Линию при этом

проводили от центра чешуи в переднем диагональном направлении. В редакторе ImageJ все измерения получали в пикселях. Затем значения радиусов каждого годового кольца в пределах одной возрастной группы усредняли.

Обратное расчисление темпа роста рыб проводилось методом Scale proportional hypothesis (SPH) (Francis, 1990; Escot, 1999).

Уравнение SPH:

$$L_t = - (a/b) + (L_c + (a/b)) * S_t/S_c \quad (1)$$

где L_t – длина рыбы в момент времени t , мм;

a и b – коэффициенты уравнения регрессии длина тела и радиуса чешуи;

L_c – известная длина рыбы;

S_t – радиус чешуи в момент времени t ;

S_c – известный максимальный радиус чешуи.

Коэффициенты a , b , получили из уравнения линейной регрессии между полным диаметром чешуи и длиной тела (Pierce et al, 1996).

$$R = a + bl \quad (2)$$

где R – полный радиус;

l – длина тела;

a , b , – регрессионные коэффициенты.

Зависимость линейных размеров рыб от возраста аппроксимировали уравнением роста Бергаланфи:

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (3)$$

где L_t – длина рыбы в момент времени t , мм;

L_{∞} – асимптотическая (максимально возможная) длина рыбы в популяции, мм;

K – скорость роста;

t – возраст, лет;

t_0 – теоретический возраст при начальной (нулевой) длине, лет.

Подбор коэффициентов уравнения осуществляли в программе FAO FISAT II. В качестве линейного размера использовали l , мм.

Для нахождения зависимости массы тела (W , г) от длины тела (L , мм), муксуна в разных популяциях руководствовались следующими формулами (Froese, 2006):

$$W = a * L^b \quad (4)$$

где W – индивидуальная масса, г;

L – длина рыбы, мм;

a и b – константы уравнения линейной регрессии $\ln(W) = \ln(a) + b \ln(L)$.

Кроме того, было оценено значение коэффициента детерминации R^2 .

При начальной обработке материала рассчитывались: среднее арифметическое, стандартное отклонение, а также выделялись минимальные и максимальные значения параметров. По возможности, делились на группы по нескольким признакам: по возрасту (с шагом в 1 год), по полу (на ♂ и ♀) и по размеру тела.

Статистическая обработка данных выполнялась с использованием программы Microsoft Excel 2013 и PAleontological SStatistics (PAST Version 3.14) для Windows. Сравнение средних значений проводили с использованием коэффициента Стьюдента при уровне достоверности 0,05. Сравнение частоты ожидания распределений половых соотношений проводили по критерию χ^2 . Оценка зависимости между одной или несколькими независимыми величинами проводилась ковариационным анализом (ANCOVA). Для определения статистически значимых различий между средними из трех или более независимых групп использовался однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA).

ВЫВОДЫ

1. Средние промысловые длины муксуна в уловах из рек Енисей и Хатанга не различаются (за исключением Хатанги в 2014 г.), в то время как средний возраст енисейского муксуна достоверно ниже, чем рыб из р. Хатанга. Это свидетельствует об омоложении енисейской популяции вследствие перелова.

2. Распределение самцов и самок в промысловых уловах из реки Хатанга соответствует 1:1 и не меняется в течение исследованного периода.

3. Енисейскому муксуну свойственна большая скорость набора массы, чем рыбам из р. Хатанга, что сближает его с популяций из р. Обь (по данным FishBase).

4. В сходных возрастных группах муксун из енисейской популяции как правило имеет большие линейные размеры, чем муксун из р. Хатанга. Для хатангского муксуна характерна низкая скорость роста ($K=0,05$), предельные теоретические размеры составляют 880 мм. Невозможность получения корректных коэффициентов уравнения Бергаланфи для енисейского муксуна связана с тем, что в исследованном диапазоне длин не наблюдается замедления скорости роста.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Балдина, С. Н. Внутривидовая генетическая дифференциация и филогеография сига (р. *Coregonus*) Сибири: Автореф. дисс. ... канд. биол. Наук / С. Н. Балдина - Москва: Ин-т общей генетики РАН, 2010. - 23 с.
2. Белых, Ф. И. Озеро Лама и его рыбохозяйственное использование: «Труды Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства» / Ф.И. Белых. – изд. Главсевморпути, 1940. – 69 с.
3. Богданов, В. А. Современное состояние и проблемы восстановления ресурсов сиговых рыб нижней Оби / В. А. Богданов // Экология Сибири и Урала. – 2015. - № 1. – С. 22 - 33.
4. Богданов, В. Д. Современное состояние ресурсов сиговых рыб Нижней Оби / В.Д. Богданов // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов: материалы докладов I Всероссийской конференции с международным участием (Борок, 12—16 сентября 2011 г.). — М.: АКВАРОС, 2011. С. 60—67.
5. Богданова, В. А. Нарушения оогенеза у гиногенетических и гибридных форм сиговых рыб / В.А. Богданова // Труды БиНИИ СПбГУ. - 1997. - Вып. 44. – С. 91-99.
6. Брюзгин, В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолидам / В.Л. Брюзгин // Киев: Наукова думка, 1969. - 33 с.
7. Госькова, О. А. К изучению биологии муксуна реки Юрибей (западный Ямал) / О. А. Госькова // Материалы 4-й международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов». – 2016. – С. 43 – 56.
8. Грезе, В. Н. Кормовые ресурсы рыб Енисея и их использование / В.Н. Грезе. – Москва, Изв. ВНИОРХ, 1957. т. 41. - 235 с.
9. Дормидонтов, А. С. Особенности гаметогенеза сига в северных водоемах Якутии / А.С. Дормидонтов. - Владивосток, 1974. - 169-173 с.
10. Есипов, В. К. Муксун (*Coregonus mukhsun*) Гыданского залива: «Труды Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства» / В.К. Есипов. - изд. Главсевморпути, 1941. вып. 15. – 24 с.

11. Жирмунский, А. В. Критические уровни в развитии природных экосистем / А. В. Жирмунский, В. И. Кузьмин // Наука. - 1990. - 222 с.
12. Зубова, Е.М. Морфология чешуи и рост сига *Coregonus lavaretus* (*Coregonidae*) Йокостровской Имандры / Е.М. Зубова // Вестник МГТУ. – 2014. - том 17, № 1, С. 139-152.
13. Зыков, Л. А. Биоэкологические аспекты теории естественной смертности рыб / Л. А. Зыков // Изд-во Астраханского госуниверситета, Астрахань. - 2005. – С. 369 - 373.
14. Ивлев, В. С. Экспериментальная экология питания рыб/ В.С. Ивлев. – Киев: 1977. - 36 с.
15. Исаков, П. В. Сиговые рыбы в экосистеме Обской губы: Монография П.В. Исаков, А.Г. Селюков. - Тюмень: ТюмГУ, 2010. - 184 с.
16. Исаков, П.В. Селюков А.Г. Сиговые рыбы в экосистеме Обской губы: Монография / П.В. Исаков, А.Г. Селюков. - Тюмень: ТюмГУ, 2010. - 184 с.
17. Кабицкая, Я. А. Муксун *Coregonus tixun* Обь-Иртышского бассейна / Я. А. Кабицкая // Молодой Ученый, Тюмень. - 2015. - С. 170- 173.
18. Кабицкая, Я. А. Современные подходы к изучению популяции муксуна Обь-Иртышского рыбохозяйственного района / Я. А. Кабицкая // Молодой Ученый, Тюмень. - 2016. - С. 73 - 77.
19. Кириллов, Ф. Н. Рыбы Якутии / Ф.Н. Кириллов. - Москва: Наука, 1972. - 359 с.
20. Константинов, А. С. Вес животных как функция их линейных размеров / А.С. Константинов // Журнал общей биологии. - 1969. - Т. 30. - Вып. 3. - С. 265-272.
21. Кузьмин, А. Н. Некоторые закономерности развития воспроизводительной системы и периодизация гаметогенеза у сиговых (ихтиофауны СССР, включая Сибирь) / А.Н. Кузьмин // Изв. ГосНИОРХ. - 1975. т. 104. - 17-27 с.

22. Кузьмин, А. Н. Развитие воспроизводительной системы у самок муксуна при выращивании их в водоемах северо-запада СССР / А.Н. Кузьмин, В.З. Крупкин // *Вопр. Ихтиологии.* - 1976. т. 16. Вып. 6. - 1033-1042 с.
23. Куклин, А. А. Созревание и воспроизводство муксуна (*Coregonus muksun*) реки Енисея / А.А. Куклин // *Вопросы ихтиологии.* - 1979. – 103 – 110 с.
24. Куклин, А. А. Созревание и воспроизводство муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) / А.А. Куклин // *Вопр. Ихтиологии: Ленинград.* - 1979. - 69 – 81 с.
25. Логашев, М. В. Озеро мелкое и его рыбохозяйственное использование: Труды Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства / М.В. Логашев. – Москва, 1940. – 26 - 34 с.
26. Лукьянчиков, Ф. В. Рыбы системы р. Хатанги: В кн.: Рыбы и рыбные ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири / Ф.В. Лукьянчиков. - Красноярск, 1967. - 58-74 с.
27. Лукьянчиков, Ф. В. Рыбы системы реки Хатанги: В сб.: Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири / Ф.В. Лукьянчиков. – Красноярск, 1967. т. 9. 11 - 93 с.
28. Меньшиков, М. И. О географической изменчивости муксуна (*Coregonus muksun* Pallas): Докл. АН СССР / М.И. Меньшиков. – 1946. т. 52. - 81 с.
29. Михин, В. С. Муксун р. Хатанги и Хатангского залива: «Труды Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства» / В.С Михин – 1955. вып. 11. - 63 с.
30. Михин, В. С. Рыбы и рыбный промысел р. Хатанги и Хатангского залива: «Труды Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства» / В.С Михин – 1941. вып. 16. - 5 с.
31. Москаленко, Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна / Б.К. Москаленко. - Тр. Обь-Тазовского отделения ВНИОРХ. Нов. Сер, 1958. - т. 1. - 60-83 с.
32. Москаленко, Б. К. Муксун реки Анабара / Б.К. Москаленко // *Известия ВНИОРХ: Москва.* - 1971. т. XXXV. - 44-60 с.

33. Некрашевич, Н. Г. К познанию муксуна Енисея: Труды Биологического института Томского университета / Н.Г. Некрашевич - Томск, 1940. - 89 – 95 с.
34. Никольский, Г. В. Частная ихтиология: учебное пособие / Г.В. Никольский. – Советская наука, Москва, 1950. – 157 с.
35. ОДУ водных биоресурсов в 2015 г. по бассейнам рек, Красноярский край: Отчет ФГТУР «Енисейрыбвод» - Красноярск: Енисейское территориальное управление Федерального агентства по рыболовству, 2015. – 5 с.
36. Ольшанская, О. Л. Обзор ихтиофауны р. Пясины. / О.Л. Ольшанская // В сб.: «Вопросы ихтиологии»: Москва. - 1965. т. 5. вып. 2.
37. Остроумов, Н. А. Рыбы и рыбный промысел реки Пясины: Труды полярного комитета АН СССР / Н.А. Остроумов. – 1937. т. 30. – 7 - 114 с.
38. Пирожников, П. Л. Некоторые данные по биологии муксуна / П.Л. Пирожников// Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва. - 1953. т. 5. - 339-348 с.
39. Пирожников, П. Л. О питании сиговых в приустьевых районах / П.Л. Пирожников // Зоологический журнал. - 1950. т. 29. Вып. 2. - 140-146 с.
40. Пирожников, П. Л. Основные черты донного населения низовьев Енисея и Енисейской губы: Труды Астраханск. техн. ин-та рыбной промышл. и хоз-ва / П.Л. Пирожников. – Астрахань, 1941. - 5 с.
41. Пирожников, П. Л. Питание и пищевые отношения рыб в эстуарных районах моря Лаптевых / П.Л. Пирожников. - Вопросы ихтиологии, 1955. - 140-185 с.
42. Подлесный, А. В. Рыбные ресурсы р. Хатанги и их использование: Рыбное хозяйство / А.В. Подлесный. - 1947. № 7. - 36 с.
43. Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб: учебное пособие: Пищ. Пром. / И.Ф. Правдин. – Москва, 1966. - 376 с.
44. Решетников, Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб / Ю.С. Решетников. — Москва, 1980. - 302 с.
45. Романова, Г. П. Питание рыб в нижнем Енисее: Труды Сиб. отд-ния ВНИОРХ / Г.П. Романова. – Красноярск, 1947. - т. 7. - Вып. 2. - 149-203 с.

46. Романова, Г. П. Питание рыб в нижнем Енисее: Труды Сибирского отделения ВНИОРХа, Изд-во «Красноярский рабочий» / Г.П. Романова. - Красноярск, 1948. т. 7. вып. 2. - 132 с.
47. Рыбохозяйственная характеристика основных естественных водоемов Красноярского края: В сб.: Рыбохозяйственные исследования на водоемах Красноярского края / А.И. Андриенко, Н.А. Богданов, Г.И. Богданова и др. – Тр. ГосНИОРХ, 1989. вып. 296. - 3-19 с.
48. Селюков, А. Г. Морфофункциональный статус рыб Обь - Иртышского бассейна в современных условиях / А.Г. Селюков. - Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2007. - 184 с.
49. Селюков, А. Г. Цитоморфологические преобразования первичных половых клеток в эмбриогенезе муксуна / А.Г. Селюков, Е.В. Ефремов, Г.Н. Бондаренко. – Вестник ТюмГУ, 2010. №3. – 45 – 51 с.
50. Счастнев, К. И. Биология и промысел муксуна низовьев р. Енисей: «Труды Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства» / К.И. Счастнев. – Москва, 1938. вып. 3. - 65 – 84 с.
51. Чугунова, Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб: уч. пособие / Н.И. Чугунова. – Москва: изд-во АН СССР, 1959. – 164 с.
52. Экологические закономерности изменчивости роста рыб: науч. изд. / Ю. Ю. Дгебуадзе, О.Ф. Чернова – Москва: Наука, С. 2001. – 276.
53. Юхнева, В. С. Эмбриональное развитие муксуна / В.С. Юхнева. - Тр. Обь-Тазовского отдел. ВНИОРХ. Тюмень, 1963. т.3. - 138-147 с.
54. Borvinskaya, E. V. Seasonal Variability of Some Biochemical Parameters in the Whitefish (*Coregonus muksun* and *Coregonus lavaretus*) / E. V. Borvinskaya // Contemporary Problems of Ecology. - 2016. - № 2. - pp. 195–202.
55. Escot, C. Comparison of four methods of back-calculating growth using otoliths of a European barbel, *Barbus sclateri* (Gunther) / C. Escot // Mar. Freshwater Res. – 1999. – 50 – 83 pp.
56. FAO. Report of the twenty-ninth session of the Committee on Fisheries. Fisheries and Aquaculture Report / Rome, 2011. - 59 p.

57. Francis, R. Back-calculation of fish length: a critical review / R. Francis // Journal of Fish Biology. – 1990. –T. 36, №. 6. – P. 883-902.
58. Froese, R. Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations / By R. Froese // J. Appl. Ichthyol. – 2006. - № 22.- pp. 241–253.
59. Ovchynnyk, M. M. The use of scales and bones for age determination of the Great Lakes whitefish *Coregonus clupeaformis clupeaformis* (Mitchill) / M.M. Ovchynnyk. - Zoologischer Anzeiger, 1962. - 198-217 p.
60. Pierce, C. L. Back-calculation of fish length from scales: empirical comparison of proportional methods / C. L. Pierce, J. B., Rasmussen, W. C. Leggett // Transactions of the American Fisheries Society. – 1996. –T. 125, №. 6 – P. 889-898.