

УДК 591.524.12:597

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ИКРЫ И ЛИЧИНОК НЕКОТОРЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ И МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ В ОЗЕРЕ ТУНАЙЧА (ЮГО-ВОСТОЧНЫЙ САХАЛИН)

О. Н. Мухаметова (СахНИРО)



Приведены данные по сезонной изменчивости видового состава, пространственного распределения, плотности скоплений и частоты встречаемости ихтиопланктона в поверхностном слое солоноватоводного озера Тунайча (Юго-Восточный Сахалин). Основное внимание уделено структуре скоплений пелагических личинок массовых видов рыб. Показана динамика размерного состава личинок. Выделены виды, доминирующие в ихтиопланктоне в течение всего периода исследований и в определенные сезоны. Показано, что ихтиопланктонный комплекс озера сформирован в основном пелагическими личинками полупроходных и амфидромных видов рыб, имеющих демерсальную икру и приспособленных к развитию в условиях низкой солености.

O. N. Mukhametova. The features of spatial distribution and development of egg and larva of several fishery and mass species of fish in the lake Tunaycha, South-East Sakhalin // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 7. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2004. P. 149–159.

The data concerning seasonal variations of species composition, spatial distribution, aggregation density and frequency of ichthyoplankton in the surface layer of brackish-water Lake Tunaycha (South-East Sakhalin). Structure of pelagic aggregations of larvae of mass fish species has been analyzed principally. Dynamics of composition of larval sizes has been demonstrated. Ichthyoplankton dominant species for the whole period of observations and by particular seasons have been determined. Ichthyoplankton complex has been demonstrated to be formed mostly by pelagic larvae of semi- and amphidromous fish species having demersal egg and accustomed to the development in the conditions of low salinity.

Озеро Тунайча относится к водоемам лагунного происхождения. Кроме того, что озеро получило статус памятника природы областного значения, оно имеет существенное рыбохозяйственное значение. В недалеком прошлом здесь велся промысел тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, дальневосточной наваги *Eleginus gracilis*, звездчатой камбалы *Platichthys stellatus*, малоротых корюшек р. *Hypomesus* (Пробатов, Фролов, 1951; Иванков и др., 1999). Ко всему прочему Тунайча является благоприятным местом для нагула скатывающейся сюда молоди лососевых рыб. При этом сведения об ихтиофауне озера носят отрывочный характер, а изучение размножения обитающих в озере рыб и развития их ранних стадий вообще не проводилось. В 70-х годах прошлого столетия в результате искусственного сужения протоки Красноармейской водообмен озера с морем практически прекратился, что привело к значительному снижению солености (Микишин и др., 1995; Бровко и др., 2002). В поверхностном однородном слое, залегающем до глубины 13–15 м, соленость снизилась с 6,0 до 2,3‰. В придонном слое максимальная соленость в 1970–1980-е годы достигала 20,0‰ (Усова и др., 1980), в 2001–2002 гг. — уже не превышала 15,1‰. Изменение гидролого-гидрохимических параметров воды в озере привело к изменению структуры сообществ планктонных и бентосных организмов (Саматов и др., 2002).

С 2001 г. Сахалинским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства и океанографии были начаты комплексные гидробиологические исследования Тунайчи для оценки экологического со-

стояния озера и выработки рекомендаций по предотвращению негативных изменений, происходящих в водоеме. В 2002 г. в рамках этих исследований впервые было предусмотрено изучение ихтиопланктона как показателя, характеризующего репродуктивное значение этого водоема. Целью ихтиопланктонных исследований являлось выяснение значимости озера для воспроизводства, прежде всего, промысловых видов рыб, а также получение общего представления о сезонном изменении видового состава, пространственного распределения и численности икры и личинок рыб. Некоторые результаты этих исследований приведены в настоящей работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования ихтиопланктона озера Тунайча проводились с апреля до конца октября 2002 г. при помощи малой икорной сети ИКС-50 с площадью входного отверстия 0,2 м². Сбор проб осуществлялся методом горизонтального 5-минутного траления в поверхностном слое в соответствии с существующими методиками сбора ихтиопланктона (Расс, 1965; Расс, Казанова, 1966; Рекомендации ..., 1987). Количество выполняемых станций изменялось в зависимости от интенсивности нереста массовых видов рыб. В апреле была проведена однократная рекогносцировочная съемка на шести станциях. В дальнейшем в период нереста большинства видов рыб, населяющих озеро Тунайча, съемки проводились два раза в месяц. В мае, в период появления в поверхностном слое личинок сельди, количество станций было увеличено до 54. В третьей декаде мая более детально была

обследована юго-восточная часть Тунайчи, где наблюдался наиболее интенсивный нерест сельди. В период с июня по сентябрь съемки проводились по отработанной схеме станций, включавшей 55–57 точек отбора проб (рис. 1). В октябре в связи с прекращением нереста рыб количество станций было сокращено до 39.

В уловах ихтиопланктонной сети в поверхностном слое озера в большом количестве присутствовала демерсальная икра сельди, малоротых корюшек и саланкса *Salangichthys microdon*, вынесенная с мест нереста вместе с субстратом или без него. В работе приводятся данные по ее распространению и плотности, исходя из предположения, что пространственное распределение и структура скоплений демерсальной икры в пелагиали озера (за исключением данных по распределению ее на донных нерестилищах) в некоторой степени может давать представление о локализации мест нереста и структуре скоплений икры на донных нерестилищах.

Видовая идентификация икры и личинок проводилась в камеральных условиях. Уловы на станциях пересчитывались на 1 м^3 с применением коэффициента уловистости сети, равного 0,9 (Рекомендации..., 1987). Статистическая обработка материала проводилась с использованием статистической функции «Т-тест» приложения «Microsoft Excel» для «Windows».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро Тунайча — солоноватоводный водоем, имеющий форму эллипса с наибольшими размерами 28×10 км. Максимальная глубина здесь достигает 39,0 м, средняя составляет 12,8 м (Усова и др., 1980; Микишин и др., 1995). В озере выделяются следующие структуры: протока Красноармейская, соединяющая озеро с морем; меньший по размерам западный плес, называемый Малой Тунайчей; больший по площади и глубине восточный плес, называемый Большой Тунайчей (рис. 1). Температура поверхностного слоя в весенне-летний период определяется

погодными явлениями и подвержена значительным суточным и сезонным изменениям. Максимально (свыше 28°C) прогреваются в летний период прибрежные участки. Ниже слоя скачка (15 м) сохраняется постоянная температура в пределах $11\text{--}14^\circ\text{C}$.

Соленость в поверхностном слое озера до глубины 15 м имеет практически постоянные значения — $2,1\text{--}2,4\text{‰}$, снижаясь до $0,1\text{--}0,3\text{‰}$ вблизи устьев рек. Небольшие изменения солености однородного слоя связаны с интенсивностью стока водотоков, впадающих в Тунайчу. Влияние морских вод сказывается на гидролого-гидрохимических показателях только в районе протоки, где соленость во время приливов достигает $8,7\text{‰}$. В интервале глубин $15\text{--}20$ м наблюдается увеличение солености до $8,0\text{--}9,0\text{‰}$. Далее увеличение солености происходит менее резко, и на максимальных глубинах $35\text{--}39$ м соленость не превышает $15,1\text{‰}$ (Саматов и др., 2002).

Гидролого-гидрохимические особенности озера отразились на формировании его ихтиофауны, которая включает морские эвригалинные виды рыб (тихоокеанская сельдь, навага, звездчатая камбала), проходные и полупроходные виды (семейства Salmonidae, Salangidae, Osmeridae), амфидромные виды эстуарного комплекса (семейство Gobiidae), а также виды пресноводного комплекса (серебряный карась *Carassius auratus gibelio*). Но несмотря на то, что список видов рыб, встречающихся в Тунайче круглогодично или сезонно, насчитывает порядка 35 видов (Иванков и др., 1999; Саматов и др., 2002), непосредственно в озере размножаются и проходят ранние этапы развития немногие из них.

Видовой состав ихтиопланктона озера в 2002 г. включал икру и личинок десяти видов рыб, относящихся к пяти семействам: сельдевым Clupeidae, корюшковым Osmeridae, саланксовым Salangidae, бычковым Gobiidae и колюшковым Gasterosteidae. Икра и личинки рыб, встреченные в Тунайче, принадлежали представителям трех фаун: арктическо-бореальной, широкобореальной и низкобореальной. Причем

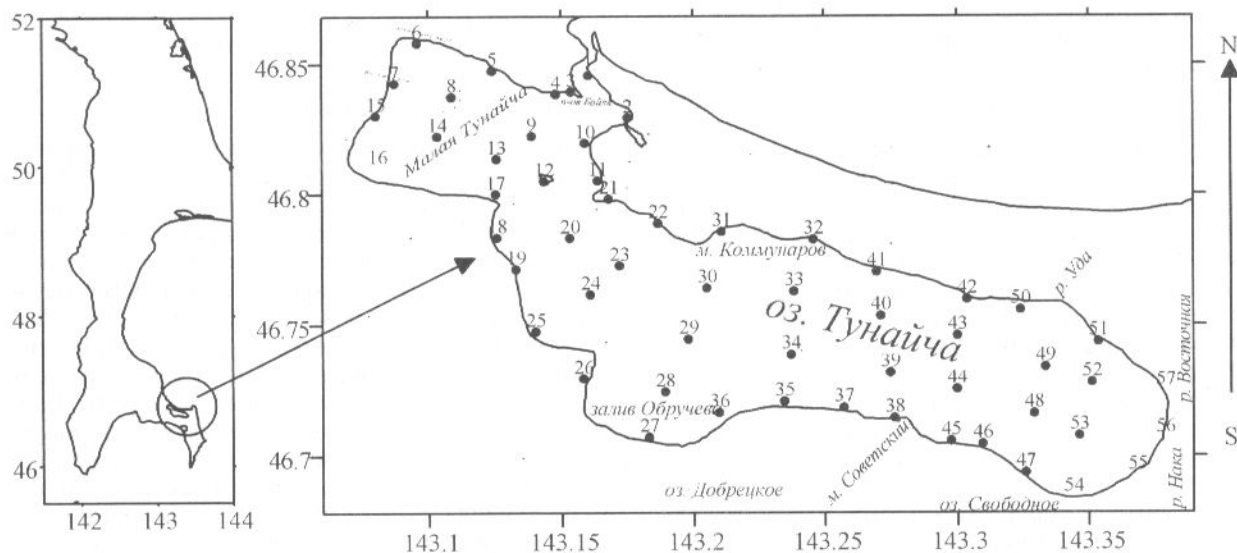


Рис. 1. Схема ихтиопланктонных станций в озере Тунайча в период максимальной численности ихтиопланктона (координаты десятичные)

доля ранних стадий развития низкобореальных видов достигала 50% от видового состава ихтиопланктона. Элементы низкобореального комплекса были представлены личинками трех видов семейства бычковых Gobiidae, максимальное видовое разнообразие которого наблюдается в водоемах Японии и Кореи (Кондратьева, Соколовский, 2001). В эту же группу входили икра и личинки японской малоротой корюшки *Hypomesus nipponensis* и саланкса.

Все размножавшиеся в озере Тунайча виды рыб имеют демерсальную икру и являются фиго-, лито- и псаммофилами. Пелагическую стадию проходят только их личинки. Тем не менее в мае–июне наблюдался вынос значительного количества демерсальной икры сельди, малоротых корюшек и саланкса в поверхностный слой озера.

Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*. Сельдь озера Тунайча относится к озерной экологической форме сельдей, для которых характерно размножение в опресненных закрытых прибрежных районах и солоноватых озерах, соединяющихся с морем протоками (Иванкова, Козлов, 1968). В 2002 г. в период нереста сельди в мае придонная температура на глубинах от 2 до 5 м составляла в среднем 10,1°C, на глубинах более 10 м — 8,5°C. В поверхностном слое наблюдались широкие суточные температурные вариации — от 10,0 до 16,0°C. Соленость находилась в пределах 2,2–2,3‰. Пороговой даже для озерных сельдей считается, по данным одних авторов, соленость 4,0–5,0‰ (Душкина, 1988). С другой стороны, отмечаются повышенная скорость дифференцировки органов и выживаемость у эмбрионов лагун Северо-Восточного Сахалина при низкой (2,6‰) солености (Гриценко, Шилин, 1979). В солоноватых озерах Камчатки лагунные формы сельди образуют нерестовые скопления вблизи устьев крупных рек и также нерестятся при низкой солености (Мешкова, Смирнов, 2003; Трофимов, 2003).

Зона нереста сельди в озере Тунайча начиналась с глубины более 1–2 м. Максимальная глубина, на которой была обнаружена икра в пробах бентоса, составила 9 м. Икра откладывалась на рдестах (р. *Potamogeton*) и кладофоре (р. *Cladophora*). Большое количество икры, прикрепленной на обрывках кладофоры и рдестов, выносилось в поверхностный слой. Вынос мог происходить под воздействием волн и ветра. Наиболее мощные поверхностные выбросы икры были обнаружены в уловах в восточной части озера во второй декаде мая. Икра, вынесенная с нерестилищ на поверхность, распределялась в основном в узкой прибрежной зоне. В начале июня площади, занятые поверхностными выбросами икры, увеличились, но основные скопления были зафиксированы уже в юго-западном углу Малой Тунайчи (рис. 2).

В середине мая количество икры на субстрате, попавшем в толщу воды, варьировало от 318,2 до 4359,0, в среднем — 1848,0 экз./кг сырой биомассы растений. В скоплениях икры преобладали ранние стадии развития, свидетельствовавшие об интенсивном протекавшем нересте сельди (Расс, 1965). На I стадии находилось 58,9%, на II — 2,5%, столько же — на III и на завершающей IV стадии — 4,9%. Доля мертвых икринок достигала 31,3%. В третьей декаде мая количество икринок на I стадии снизилось до 8,9% от

общей численности. Большая часть икры перешла на II стадию — 22,2%. Доля икры на III стадии составляла 2,2%, икра на IV отсутствовала. Процент погибшей икры среди вынесенной от нерестилищ достиг 66,7%. В первой половине июня вновь было отмечено увеличение относительной численности икры на I стадии до 53,3%, что, вероятно, было связано с волновыми подходами сельди. Доля икры на IV стадии развития оставалась незначительной — 1,3%. Процент мертвой икры несколько снизился.

В третьей декаде июня в поверхностном слое облавливалась только мертвая икра. В течение всего периода исследований большое количество икры сельди в поверхностных выбросах было поражено грибом.

Первые личинки появились в поверхностном слое в середине мая. Они отмечались на отдельных участках в очень незначительном количестве. Личинки встречались как в прибрежной зоне у юго-восточного побережья Большой Тунайчи, так и у северо-западного побережья Малой Тунайчи и вблизи о. Птичий над глубинами более 10 м. Плотность личинок в поверхностном слое в среднем составляла 0,002 экз./м³ (табл. 1). Все выловленные личинки имели желточный мешок. Длина личинок варьировала в пределах от 7,5 до 8,4 мм (7,8 в среднем). В конце мая в юго-восточной части озера среднее количество личинок в 1 м³ возросло в 10 раз — до 0,02 экз./м³. Средняя длина личинок увеличилась до 8,9 мм. Наряду с только что выклюнувшимися личинками длиной около 7 мм, в уловах присутствовали личинки размерами более 10 мм (рис. 3А). Только 25% личинок имели желточный мешок.

Наблюдалось два участка повышенной плотности личинок: первый — недалеко от протоки, соединяющей озеро Свободное с Тунайчей, и второй — в районе протоки, соединяющей озеро Открытое с Тунайчей. К середине июня средняя плотность личинок сократилась до 0,001 экз./м³. Личинки ловились на небольших по площади участках вблизи восточного берега залива Обручева и в районе протоки озера Крестеножки. К концу июня, несмотря на то, что до середины месяца на отдельных участках отмечались скопления икры на начальных стадиях развития, личинки полностью исчезли из уловов.

В период исследований участки выноса икры и распределения личинок сельди в большинстве случаев были локализованы в районах устьев рек Ударницы, Наки, Восточной, Комиссаровки, а также проток озер Открытого, Крестеножки, Добрецкого и Свободного. Отсутствие исследований донных нерестилищ не позволяет выявить четкую связь мест размножения сельди со стоком пресных вод, как это было установлено для солоноватых озер Камчатки (Трофимов, 2003). Но на основании распределения ранних стадий развития можно предположить о существовании такой связи и для озерной формы сельди озера Тунайча.

Малоротые корюшки (р. *Hypomesus*). В озере Тунайча обитают три вида малоротых корюшек: японская *Hypomesus nipponensis*, обыкновенная *Hypomesus olidus* и морская малоротая *Hypomesus japonicus*. Японская и обыкновенная малоротые корюшки помимо проходных форм в некоторых районах, в частности на о. Сахалин, образуют пресноводные (озерные и озерно-речные) формы.

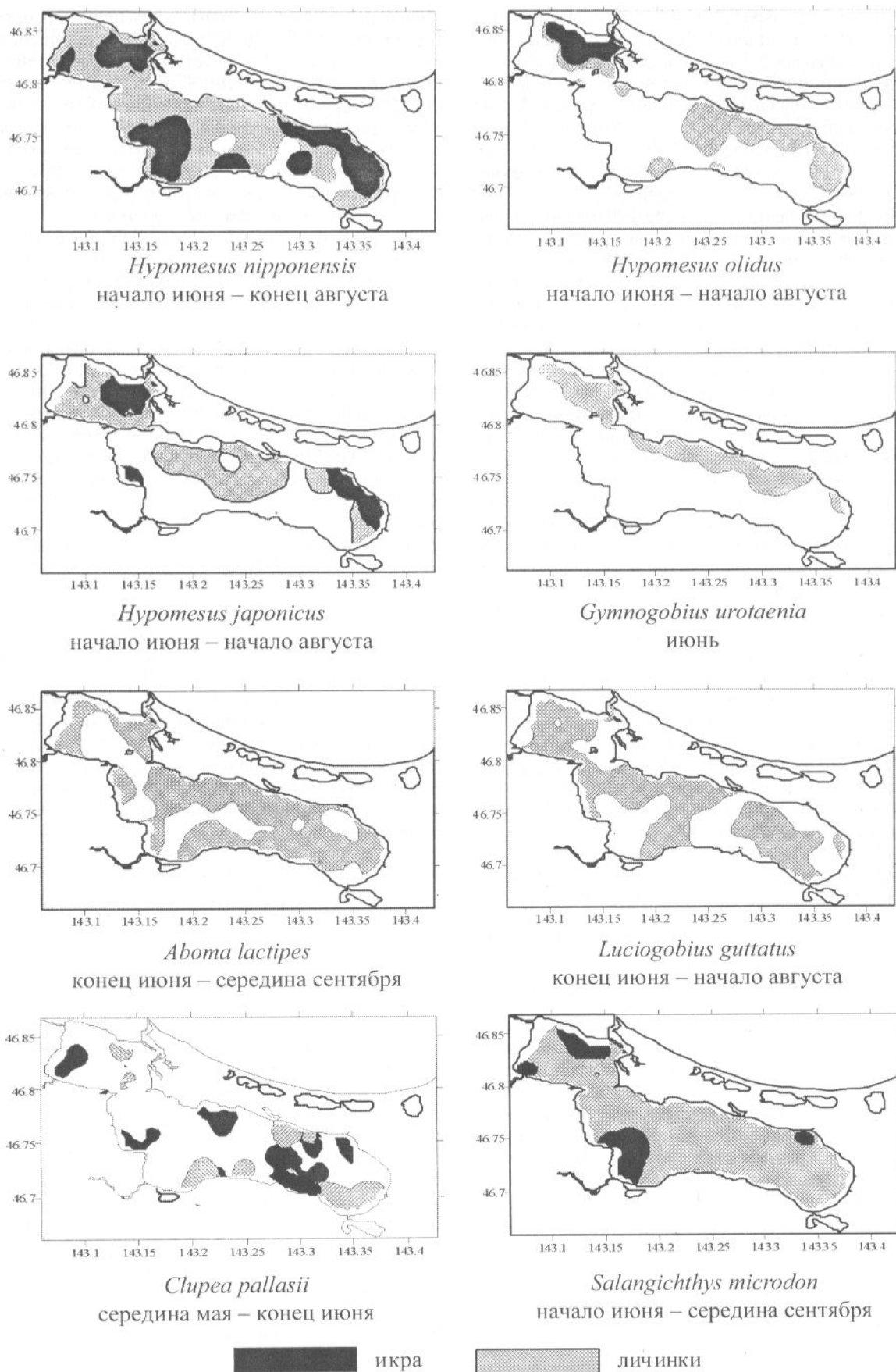


Рис. 2. Локализация икры и личинок рыб в озере Тунайча в мае–сентябре 2002 г. (координаты десятичные)

Таблица 1. Сезонное изменение частоты встречаемости (%) и средней плотности (экз./м³) пелагических личинок и мальков рыб в поверхностном слое озера Тунайча в 2002 г.

Видовой состав	Частота встречаемости (%) и плотность (экз./м ³) *									
	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь	Октябрь
	2 декада	3 декада	1–2 декады	3 декада	2 декада	3 декада	1 декада	3 декада	2 декада	3 декада
Сем. Clupeidae										
<i>Clupea pallasii</i> Valenciennes, 1847, личинки	11,1	44,4	3,6	–	–	–	–	–	–	–
	0,002	0,020	0,001	–	–	–	–	–	–	–
Сем. Osmeridae										
<i>Hypomesus nipponensis</i> McAllister, 1963, личинки	–	–	57,1	63,2	20,0	8,9	23,6	1,8	–	–
	–	–	0,088	0,448	0,023	0,007	0,015	0,001	–	–
<i>Hypomesus olidus</i> (Pallas, [1814]), личинки	–	–	10,7	15,8	–	3,6	1,8	–	–	–
	–	–	0,009	0,240	–	0,001	0,003	–	–	–
<i>Hypomesus japonicus</i> (Brevoort, 1856), личинки	–	–	8,9	1,6	–	–	1,8	–	–	–
	–	–	0,013	0,027	–	–	0,002	–	–	–
Сем. Salangidae										
<i>Salangichthys microdon</i> (Bleeker, 1860), личинки	–	–	–	47,37	18,0	28,6	66,0	49,1	1,8	–
	–	–	–	0,051	0,020	0,031	0,209	0,049	0,001	–
Сем. Gobiidae										
<i>Aboma lactipes</i> (Hilgendorf, 1878), личинки	–	–	–	1,6	14,0	14,3	60,0	58,2	5,45	–
	–	–	–	0,001	0,024	0,033	0,074	0,060	0,004	–
<i>Gymnogobius urotaenia</i> (Hilgendorf, 1878), личинки	–	–	8,9	17,5	–	–	0,03	–	–	–
	–	–	0,003	0,010	–	–	0,001	–	–	–
<i>Luciogobius guttatus</i> Gill, 1859, личинки	–	–	–	8,8	6,0	8,9	29,1	16,4	–	–
	–	–	–	0,004	0,008	0,004	0,017	0,006	–	–
Сем. Gasterosteidae										
<i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758, личинки, мальки	–	–	–	5,3	–	–	5,45	18,2	1,8	–
	–	–	–	0,002	–	–	0,001	0,007	0,001	–
<i>Pungitius sinensis</i> (Guichenot), 1869, мальки, половозрелые	–	–	–	–	–	–	–	1,8	1,8	5,1
	–	–	–	–	–	–	–	0,001	0,001	0,008

Примечание. * – в числителе — частота встречаемости, в знаменателе — средняя плотность

В Тунайче эти два вида в основном представлены озерными формами. В то же время имеются данные о существовании в Тунайче проходной японской малоротой корюшки.

Морская малоротая корюшка является неритическим видом. В большинстве районов ее нерест связан с распресненными участками морской прибрежной зоны. Но на юге Сахалина она входит для нереста в лагуну Буссе и озеро Тунайча (Шадрин, 1989а; Парпура, Колпаков, 2001; Гриценко, 2002). По данным Шадрина (1989б), оптимальной для развития икры этого вида является соленость от 4,0 до 12,0‰.

Наиболее массовым видом является японская малоротая корюшка. Нерест японской малоротой корюшки в Тунайче длится с конца мая до начала августа. Этот вид является типичным рео- и литофилом. В бассейне Тунайчи японская корюшка заходит для нереста как в крупные реки (р. Ударница), так и в мелкие ручьи с покатыми песчаными устьями, в большом количестве впадающие в озеро. Нерестилища в самой реке Ударница обнаружены не были. Размножение японской корюшки происходило на расстоянии около 1 км от устья реки в ключе Рыбоводный (Гриценко, 2002). В мелких ручьях, впадающих в Тунайчу, икра откладывается на перекатах с песчаным дном и достаточно быстрым течением. Глу-

бины на нерестилищах изменяются от 0,1 до 0,3 м. Участки, пригодные для нереста, ограничены 5–11-метровой зоной от устья ручья. В литературе упоминаются и озерные нерестилища японской корюшки, расположенные на мелководьях у берегов озер (Шадрин, 1989в). В Тунайче такие участки не обнаружены. Ручьевые нерестилища заканчивались в 0,5–1,0 м от мест впадения ручьев в озеро, где наблюдалось ослабление течения и волновое воздействие. На прибрежную часть озера зона нереста не распространялась. Тем не менее огромная протяженность Тунайчи и многообразие группировок корюшек не исключает возможность нереста этого вида в озере.

В 2002 г. массовый нерестовый ход японской корюшки в озере Тунайча наблюдался в третьей декаде мая. Икра в большом количестве выносилась в поверхностный слой в первой половине июня. Скопления икры в уловах ихтиопланктонной сети в середине июня почти на 63,0% состояли из икры на I и II стадиях развития. Доля мертвых икринок была незначительна — 16,3%. В поверхностном слое икра распределялась в виде отдельных достаточно обширных агрегаций (рис. 2). К концу июня вынос икры наблюдался на единственном участке в прибрежной зоне северо-восточного побережья Большой Тунайчи.

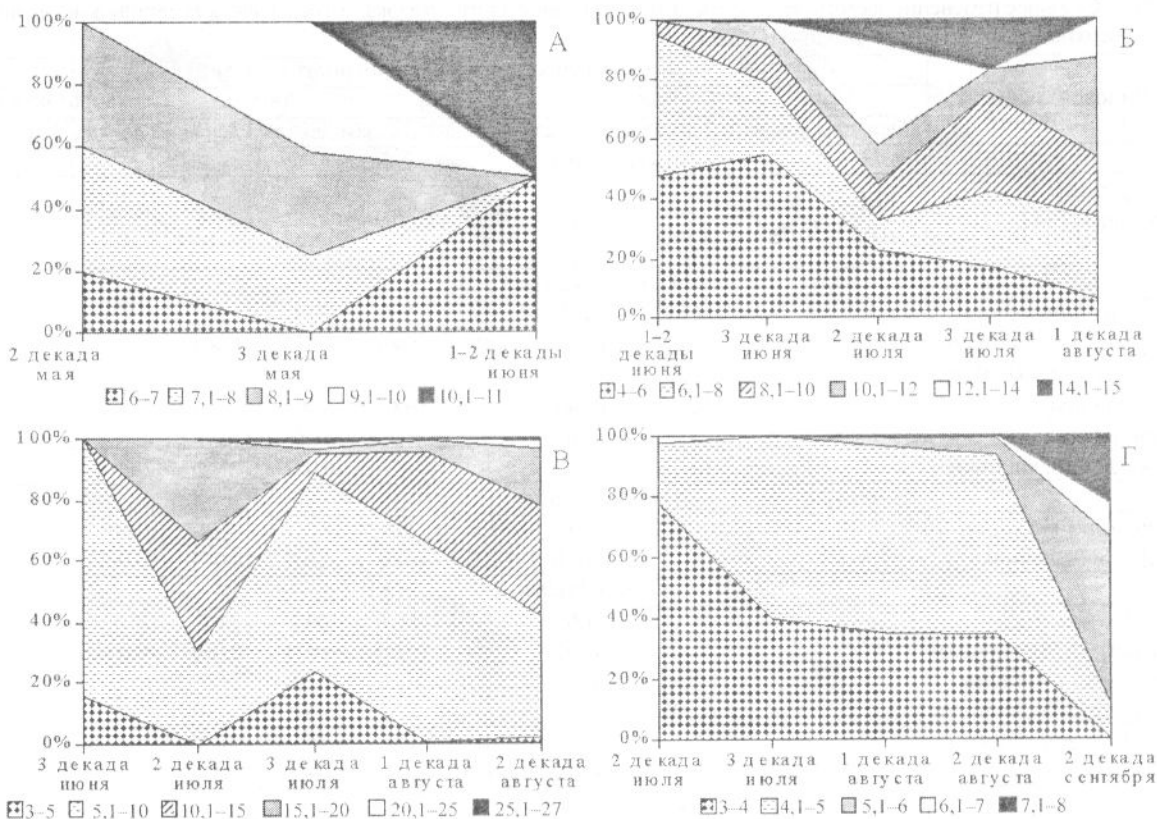


Рис. 3. Сезонное изменение размерного состава личинок наиболее массовых видов рыб в озере Тунайча в 2002 г.: А — *Clupea pallasii*; Б — *Hypomesus nipponensis*; В — *Salangichthys microdon*; Г — *Aboma lactipes*

Личинки в поверхностном слое озера встречались в течение длительного периода — с начала июня до конца августа, но их максимальная численность была зафиксирована в конце июня. В первой половине месяца личинки были распространены практически по всей акватории озера. Повышенная плотность скоплений отмечена в основном в прибрежной зоне к юго-востоку от мыса Меньшикова. Но даже здесь максимальное количество личинок в 1 м³ составило 0,72 экз./м³. В среднем же для озера этот показатель не превышал 0,09 экз./м³. Частота встречаемости личинок в уловах достигала 57,1% (табл. 1). Около 63,0% личинок имели желточный мешок. Стандартная длина в уловах варьировала от 4,5 до 8,7 мм, составив в среднем 6,1 мм. Около 50,0% приходилось на личинок размерной группы от 4 до 6 мм, около 47,0% — на личинок длиной 6–8 мм (рис. 3Б).

В конце июня плотность скоплений личинок увеличилась, площадь же их распространения несколько сократилась. Личинки придерживались в основном прибрежной зоны северо-восточного побережья озера. Максимальная плотность личинок достигала 16,81 экз./м³. Скопление с плотностью личинок более 10–15 экз./м³ наблюдалось к северо-западу от протоки озера Открытого. На остальных участках плотность личинок не превышала 5 экз./м³. Максимальный размер личинок увеличился до 12,4 мм. Средняя длина личинок составила 6,7 мм. По-прежнему высокой была доля личинок с желточным мешком — 52,5%. В размерном составе преобладали только что вышедшие из икры личинки — более 54,0%.

Нерест японской корюшки в водотоках Большой Тунайчи начался несколько раньше, чем в водотоках Малой Тунайчи. Сравнение размеров личинок из первого и второго районов в 1–2 декадах июня выявило достоверные различия по этому признаку (p=0,004). В конце месяца размерный состав личинок в обеих частях озера различался уже несущественно (p=0,361) в результате смешивания личинок разных возрастных групп из разных водотоков.

В середине июля основные скопления личинок были сосредоточены в заливе Обручева (южная часть озера). Плотность скоплений была значительно меньше, чем в период предыдущей съемки, максимальная — не превышала 0,47 экз./м³. В поверхностном слое также присутствовали личинки с желточным мешком, но их относительная численность снизилась до 8,3%. Средняя длина личинок возросла до 10,8 мм, максимальная — до 16,0 мм. К концу июля личинки также в основном сосредоточивались в южной части озера. Площадь распространения несколько сократилась. Произошло снижение показателя средней плотности и частоты встречаемости. Отмечалось снижение среднего размера до 8,4 мм.

В июле из размерного ряда выпали несколько групп личинок. Причина, скорее всего, заключалась в снижении уловистости сети, связанной с неблагоприятными погодными условиями, что не позволило качественно обловить личинок и достаточно точно оценить их размерный состав. В то же время нельзя исключить и более высокую смертность личинок,

вызванную сильным волнением и штормовыми ветрами, преобладавшими в течение всего месяца.

В начале августа, как и в первой половине июня, личинки снова распределялись по всей акватории озера. В уловах по-прежнему отмечались только что выклюнувшиеся личинки длиной до 6,0 мм. На долю личинок с желточным мешком приходилось 6,7% личинок. Преобладали личинки длиной 6–8 мм, 8–10 мм, и наиболее массово были представлены личинки длиной 10–12 мм, составившие 33,3% от общей численности личинок.

Предельные размеры личинок японской корюшки в поверхностных уловах в течение всего периода исследований не превышали 16 мм. Это, очевидно, та предельная длина, при достижении которой личинки прекращают облавливаться в поверхностном слое. Личинки длиной 34,0–36,0 мм встречались в пробах дночерпателя на глубине 0,2–0,3 м в зарослях водной растительности.

В целом распределение личинок в течение периода исследований носило пятнистый характер. Скопления возникали то в одном, то в другом районах озера, что, вероятно, определялось очередностью скапа личинок из разных водотоков.

Нерест обыкновенной малоротой корюшки в Тунайче не изучен. Этот вид на Сахалине является типичным фитофилом, откладывающим икру на глубинах до 1 м в пойменных озерах. В притоках р. Амур икра откладывается на песчано-галечных и каменистых грунтах (Василец и др., 2000; Гриценко, 2002). В озере Тунайча обыкновенная малоротая корюшка встречается в уловах совместно с японской (Саматов и др., 2002).

Первое появление икры и личинок обыкновенной малоротой корюшки в уловах икорной сети было отмечено в 1–2 декадах июня. Икра, прикрепленная на кладофоре, в большом количестве выносилась в поверхностный слой озера Тунайча в конце июня. Озерное нерестилище этого вида было обнаружено в районе устья р. Подорожная в Малой Тунайче (рис. 2). Нерест на этом участке протекал в несколько этапов. Первый вымет икры был отмечен в начале июня. Максимальная плотность икры в поверхностном слое не превышала 0,08 экз./м². В это же время в пробах встречались личинки. В конце месяца наблюдался более интенсивный нерест. В поверхностных выносах преобладала икра на I и II стадиях развития. Максимальная плотность икры достигала 5,61 экз./м³ при оставшейся прежней площади выноса икры. Доля мертвых икринок в июне изменялась от 20,0 до 8,3%.

Личинки встречались в горизонтальных уловах с начала июня до начала августа. Их распределение носило локальный характер. В первой половине июня заметное скопление отмечалось в районе озера Червячного в Малой Тунайче. Размерный ряд личинок ограничивался 4–8 мм. Причем недавно выклюнувшиеся личинки с желточным мешком длиной до 6,0 см составляли 65,0% от численности всех личинок. Максимальная плотность личинок составляла 0,19 экз./м³.

В конце июня кроме скопления в Малой Тунайче было обнаружено второе скопление личинок — в районе протоки оз. Открытого в Большой Тунайче. Наибольшая плотность личинок в первом скоплении возросла до 3–4 экз./м³, во втором достигала 5–6 экз./м³.

Максимальная длина личинок увеличилась с 7,6 до 12,6 мм. Основу уловов по-прежнему формировали недавно вышедшие из икры личинки длиной 3–6 мм (87,7% от численности всех личинок этого вида). На долю предличинок с желточным мешком приходилось 74,7%. В июле и августе личинки обыкновенной малоротой корюшки встречались в уловах единично. В конце июля они были распространены в районе протоки и юго-западного берега Малой Тунайчи. Максимальная плотность не превышала 0,06 экз./м³. В начале августа личинки длиной 7,5–8,5 мм концентрировались на ограниченном прибрежном участке в районе устья р. Ударница. Максимальная плотность скоплений личинок достигала 0,14 экз./м³.

Пик нереста морской малоротой корюшки, характеризующийся появлением в планктонных пробах большого количества икры, пришелся на первую половину июня. Скопления икринок отмечались в прибрежной зоне с юго-западной стороны п-ова Бойля, в районе устьев рек Ударница, Восточная и Нака. Небольшое пятно выноса икринок отмечалось к северо-западу от мыса Лазо на некотором удалении от берега, над мелью с глубинами 3–5 м. В поверхностном слое присутствовала икра на всех стадиях развития, но большая часть находилась на ранних (I, II) стадиях — 57,2%. Доля икры на завершающей IV стадии развития составляла 9,5%. Процент мертвых икринок достигал 28,6%, что несколько выше, чем у двух предыдущих видов малоротых корюшек. В первой половине июня в уловах встречались и личинки морской малоротой корюшки длиной 6,9–9,8 мм (7,8 мм в среднем). Из них 92,0% имели желточный мешок. Часть личинок имела остатки желточного мешка при длине более 9,0 мм. Небольшое количество личинок концентрировалось в протоке Красноармейской. Скопление с наибольшей плотностью было локализовано в районе устьев рек Восточная и Нака вместе с вынесенной икрой этого вида. Отдельные личинки, видимо, сносимые с мест размножения, расположенных на мелководье в районе мыса Лазо, встречались над глубинами 10–20 м к юго-востоку от м. Коммунаров. Максимальная плотность личинок составляла 0,53 экз./м³. Основу размерного ряда (88,0%) формировали личинки длиной 7,0–9,0 мм, появившиеся из икры в конце мая–начале июня. В конце июня произошло значительное увеличение площади распространения личинок. Наибольшая плотность скоплений личинок отмечалась в Малой Тунайче. Длина личинок варьировала от 6,1 до 14,3 мм. Из них желточный мешок имели 28%. Основу размерного ряда составляли личинки длиной 6–9 мм — 81%. В период двух июльских съемок личинки морской малоротой корюшки в уловах отсутствовали. В первой декаде августа они были отмечены в западном углу Малой Тунайчи, недалеко от устья р. Комиссаровки. К этому периоду основная масса личинок, вероятно, уже покинула озеро через протоку Красноармейскую.

С а л а н к с. Биотопическая принадлежность саланкса озера Тунайча остается невыясненной. В водах Западного Сахалина обитает проходная форма этого вида, заходящая на нерест в реки (Фридлянд, 1949). В сходном по гидролого-гидрохимическим условиям оз. Абасири (глубина более 15 м, соленость 0,9–1,5‰), находящемся на севере о. Хоккайдо

(Япония), симпатрично обитают озерная и проходная формы саланксов (Arai et al., 2003). В озере Тунайча саланкс является одним из массовых видов.

Личинки саланкса в Тунайче уступали по численности только личинкам малоротых корюшек. В поверхностном слое озера они встречались с конца июня до середины сентября. Икра саланкса, как и икра корюшковых, появилась в планктонных пробах в первой половине июня. Она встречалась на трех участках: в заливе Обручева, в районе п-ова Бойля и в районе устья р. Комиссаровки (рис. 2). Икра крепилась к кладофоре или находилась в свободном состоянии. В конце июня наибольшие скопления икры отмечались в районе п-ова Бойля. В течение всего месяца в поверхностном слое озера Тунайча преобладала икра на I стадии развития. В конце месяца увеличилась доля икры на II стадии.

В первой половине июня личинки саланкса в планктоне не были обнаружены. В третьей декаде июня личинки уже распределялись практически по всей акватории озера, облавливаясь даже в центральной части озера с глубинами 10–20 м. Основное скопление личинок было расположено в районе протоки оз. Открытого. Размерный ряд личинок саланкса в момент их первого появления в поверхностном слое озера ограничивался длиной от 3 до 10 мм. Основу скоплений составляли личинки длиной 5–6 мм — 40,0% от общей численности личинок. Выклев предличинок саланкса происходил при длине 3,7–4,5 мм. Желточный мешок у большинства личинок рассасывался к длине 5 мм. Доля недавно выклюнувшихся личинок в конце июня была невелика — 15,8% (рис. 3В). Остатки желточного мешка наблюдались только у 7,5%.

Во второй декаде июля основные концентрации личинок были сосредоточены у противоположного берега вблизи устья р. Казачки. Площадь их распространения, по сравнению с предыдущим периодом, несколько снизилась. В третьей декаде июля скопления личинок снова отмечались в районе протоки озера Открытого, а также к юго-востоку от мыса Макарова в районе устья р. Соловьевки.

В начале августа личинки вылавливались по всей акватории озера Тунайча. Районы с повышенными концентрациями личинок саланкса сместились в основном от побережья к центральной части озера. В этот период были отмечены максимальные значения плотности и частоты встречаемости личинок (табл. 1). В размерном ряду, по сравнению с предыдущим периодом, наблюдалось смещение максимума относительной численности в сторону увеличения длины личинок. В уловах преобладали личинки длиной 5–10 мм, составившие 65,9% от общего количества личинок.

В конце августа площадь распространения личинок снова сократилась. Скопления формировались в районе устья Казачки и Малой Тунайчи. В середине сентября в уловах отмечались единичные личинки саланкса.

Сравнение средних размеров личинок из разных участков Тунайчи дало следующие результаты: в конце июня в Малой Тунайче в районе устья реки Подорожной средняя длина личинок составила 5,6 мм, вблизи протоки озера Крестоножка — 5,7 мм, в Большой Тунайче возле протоки оз. Открытого — 5,2 мм,

на остальной акватории озера — 7,6 мм. Таким образом, более мелкие личинки вылавливались вблизи устьев впадающих в Тунайчу водотоков, откуда, по всей видимости, происходил их скат. Появление ранних личинок в местах впадения рек и проток озера в Тунайчу происходило регулярно в течение всего периода исследований, приводя к преобладанию в уловах размерной группы 4–6 мм.

В то же время с середины июля до конца августа в заливе Обручева периодически появлялись скопления личинок старших возрастов со средней длиной 14,4–14,7 мм. В это же время на остальной акватории озера средняя длина личинок не превышала 8,5–10,0 мм. Появление крупных личинок в заливе может объясняться, с одной стороны, более поздним скатом с отдаленных нерестилищ, расположенных во впадающей в залив реке Казачке или озере Добрецком. С другой стороны, в закрытом заливе могут образовываться нагульные скопления личинок на определенном этапе их развития.

Личинки саланкса оставались в поверхностном слое дольше личинок корюшковых, исчезая из уловов ихтиопланктонной сети при длине свыше 26–27 мм.

Семейство бычковые (Gobiidae). В озере Тунайча обитают три вида семейства бычковых Gobiidae: японская абома *Aboma lactipes*, пятнистый щуковидный бычок *Luciogobius guttatus* и пресноводный дальневосточный бычок *Gymnogobius urotaenia*. Представители семейства являются эвригалными видами и населяют как пресные водоемы, так и прибрежные морские воды (Кондратьева, 2001; Кондратьева, Соколовский, 2001; Атлас пресноводных рыб..., 2002; Сафронов, Никифоров, 2003). Биология бычковых в озере Тунайча изучена слабо. В ихтиопланктоне значительной численности достигают личинки двух видов бычковых: японской абомы и щуковидного бычка. Численность личинок пресноводного дальневосточного бычка несколько ниже. Личинки японской абомы и щуковидного бычка достигали максимальной численности и частоты встречаемости в августе. У пресноводного бычка массовое появление личинок в поверхностном слое озера наблюдалось в более ранние сроки — в июне. В период пика численности (конец июня) наибольшая частота встречаемости личинок этого вида не превышала 17,5%. Максимальная плотность в этот период составляла 0,11 экз./м³. Места скопления личинок были достаточно стационарны в течение всего периода наблюдений и располагались у северо-восточного побережья Тунайчи (рис. 2). Если в первой половине июня распространение личинок носило локальный характер, то к концу месяца они распределялись в прибрежной зоне всего северо-восточного побережья озера. В июне в уловах встречались личинки длиной 3,6–7,2 мм. К началу августа длина единично попадавших в сеть личинок превышала 25,0 мм.

Личинки щуковидного бычка встречались в озере Тунайча с конца июня до конца августа, образуя небольшие скопления в разных районах озера. Частота встречаемости личинок в период максимальной численности (конец августа) достигала 29,1%, максимальная плотность 0,22 экз./м³. В июне наибольшее по плотности скопление наблюдалось в

Малой Тунайче. В середине июля личинки концентрировались в двух районах юго-восточного побережья озера: у восточного побережья залива Обручева и к западу от протоки озера Свободного. В конце месяца личинки встречались на ограниченных участках в бухте, расположенной к востоку от мыса Коммунаров, и возле противоположного берега к югу от мыса Макарова. В начале августа личинки распространились по акватории озера значительно шире. Участки с их повышенными плотностями отмечались даже над глубинами более 20 м. Личинки ловились не только в озере, но и в протоке Красноармейской. К концу августа площадь распространения личинок сократилась. Распределение личинок снова приняло локальный характер. Отдельные скопления встречались на глубинах от 2–3 до 16–18 м вдоль северо-западного побережья Большой Тунайчи. В Малой Тунайче личинки распространялись на значительной акватории, в основном концентрируясь в ее юго-западной части.

Личинки японской абомы, по сравнению с личинками двух предыдущих видов, были наиболее массово представлены в планктоне. В период пика численности (август) частота встречаемости личинок японской абомы достигала 58,2–60,0%, максимальная плотность — 0,69 экз./м³. В конце июня личинки ловились в небольшой бухте, расположенной северо-западнее протоки озера Открытого. В начале июля отдельные скопления личинок появились вблизи южного берега Большой Тунайчи. В конце июля личинки концентрировались в основном в районе северо-восточного побережья Большой Тунайчи. Достаточно обширный участок, на котором встречались личинки, был расположен в районе мыса Макарова. Но плотность личинок здесь не превышала 0,1 м³. В течение августа личинки распределялись на достаточно обширной акватории озера, но участки повышенной плотности отмечались в основном в прибрежных районах над глубинами до 10 м. В первой половине августа личинки были сосредоточены в основном в Большой Тунайче. В Малой Тунайче личинки встречались большей частью в районе протоки Красноармейской и устья реки Подорожной. В конце месяца несколько участков с повышенной плотностью личинок располагались в Большой Тунайче. Причем на участке между заливом Обручева и мысом Советским находились основные места концентраций личинок японской абомы. К середине сентября численность личинок японской абомы значительно снизилась, но в структуре ихтиопланктонного комплекса на фоне снижения численности личинок всех прочих видов они продолжали доминировать.

В отличие от личинок саланковских и корюшковых, личинки бычковых проводят в поверхностном слое короткий период времени. Размерный ряд пелагических личинок всех трех встречающихся в Тунайче видов исследований в основном был ограничен длиной 3–9 мм. Наиболее крупные пелагические личинки щуковидного бычка длиной 7–9 мм встречались только в период максимальной численности — в начале августа. В уловах постоянно преобладали личинки длиной 3–5 мм. При длине более 9 мм личинки щуковидного бычка, очевидно, переходили к донному образу жизни, перемещаясь на мелководье озе-

ра. В скоплениях личинок японской абомы практически во все периоды съемок в уловах преобладали ранние личинки двух размерных групп — 3–4 и 4–5 мм (рис. 3Г). Только в сентябре, в связи с прекращением нереста и выхода в поверхностный слой ранних личинок, было заметно увеличение относительной численности крупноразмерных личинок длиной 5–8 мм. С конца июля до середины сентября наблюдалось увеличение средней длины личинок — с 4,1 до 6,1 мм. До этого средняя длина незначительно изменялась то в сторону увеличения, то в сторону уменьшения размеров, характеризуя колебания численности ранних личинок, регулярно поступающих в поверхностный слой.

Семейство колюшковые (Gasterosteidae). Являясь наиболее массовым представителем в водах оз. Тунайча и водоемах его бассейна, колюшковые чрезвычайно слабо были представлены в планктоне на ранних стадиях развития. Небольшое количество личинок в уловах связано с особенностями размножения и выращивания потомства колюшковых (Зюганов, 1991). После выхода из гнезда личинки держатся в зарослях прибрежной растительности, попадая в ихтиопланктонную сеть только во время сильного волнения.

Доминировали по численности и частоте встречаемости в уловах личинки и мальки трехиглой колюшки, которая является самым многочисленным видом ихтиофауны Тунайчи. Первые личинки начали встречаться в уловах в конце июня на ограниченных участках в районе протоки Красноармейской, у северо-западного побережья Малой Тунайчи и в районе мыса Советский на юго-западном побережье Большой Тунайчи. Длина личинок находилась в пределах от 5,7 до 8,1 мм. Желточный мешок присутствовал у личинок длиной до 6 мм. Такие личинки ловились единично.

В июле личинки трехиглой колюшки в уловах отмечены не были. В конце августа личинки и мальки наиболее массово, по сравнению с другими периодами, встречались в уловах. В большом количестве личинки и мальки ловились в заливе Обручева. Но даже здесь их плотность на открытой акватории не превышала 0,11 экз./м³. Основная часть личинок и мальков образовывала скопления в прибрежных зарослях тростника и хорошо облавливалась сачком. Минимальная длина личинок в августе увеличилась до 15,9 мм, средняя составила 21,6 мм. Все личинки находились на стадии формирования лучей спинного и анального плавников. Интересен факт поимки во второй декаде сентября икры трехиглой колюшки на I стадии развития, которая попала в сеть вместе с разрушенным гнездом. Икра была выловлена на двух участках: в заливе Обручева и в бухте к северо-западу от мыса Лазо. Обнаружение икры дало возможность оценить продолжительность нерестового периода трехиглой колюшки в Тунайче, который ориентировочно длится с начала июня до середины сентября, а возможно и дольше. Помимо икры, в уловах единично присутствовали мальки этого вида.

Амурская девятииглая колюшка по численности в озере незначительно уступает трехиглой. Тем не менее за весь период исследований не было встречено ни одной личинки этого вида. В конце августа в юго-

восточной части Большой Тунайчи в ихтиопланктонную сеть попался единственный малек амурской колюшки длиной 23,2 мм. Очевидно, молодь этого вида ведет еще более скрытный образ жизни, чем молодь трехиглой колюшки. В сентябре–октябре в ихтиопланктонных уловах присутствовали сеголетки и половозрелые особи этого вида длиной 35–58 мм. Все крупные рыбы были выловлены в районе Малой Тунайчи и в протоке Красноармейской.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В озере Тунайча происходят нерест и развитие ранних стадий в основном мелких проходных, полупроходных и амфидромных видов рыб, которые составляют одно из промежуточных звеньев пищевой цепи и играют немаловажную роль в питании хищных представителей ихтиофауны, нагуливающих в озере. Эти виды являются характерными представителями эстуарного комплекса, репродуктивная зона которых не лимитируется критическим значением солености, являющейся границей для размножения пресноводных и морских видов (Хлебович, 1989). Все эти виды имеют демерсальную икру, но икра сельди, малоротых корюшек и саланкса в большом количестве встречается в поверхностном слое в период наиболее интенсивного нереста.

Места нереста проходных и полупроходных видов (тихоокеанской сельди, малоротых корюшек и саланкса), определяемые, прежде всего, по вынесенной в поверхностный слой икре и по скоплениям ранних личинок, большей частью локализованы в районах впадения в озеро Тунайча рек (Ударницы, Подорожной, Комиссаровки, Казачки, Восточной, Наки) и протоков озер (Открытого, Свободного, Крестоножки), а также в местах, находящихся под постоянным влиянием стоков пресных вод (Малая Тунайча). Для представителей семейства бычковых связи мест нереста со стоком пресных вод не выявлено. Размножение бычковых происходит в прибрежной зоне всего озера.

В 2002 г. в озере Тунайча наибольшие плотность и площадь распространения были отмечены для личинок японской малоротой корюшки, саланкса и японской абомы. Личинки этих же видов имели и максимальную плотность и частоту встречаемости в поверхностном слое.

Из промысловых видов в озере Тунайча размножалась только тихоокеанская сельдь, численность пелагических личинок которой, по сравнению с личинками других видов, находилась на низком уровне. Икра и личинки типично морских и типично пресноводных видов рыб в Тунайче не обнаружены.

По всей видимости, полупроходные и проходные корюшковые и саланксовые образуют в Тунайче группировки, различающиеся местами расположения нерестилищ и сроками нереста, что способствует более полному освоению видами этих семейств нерестовых площадей и кормовой базы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор статьи выражает благодарность за помощь в сборе материала В.С. Лабаю, И.Б. Пискунову, М.Г. Рогатневу, Д.С. Заварзину, П. Полупанову и другим

сотрудникам лаборатории гидробиологии, принимавшим участие в экспедициях по изучению биоты озера Тунайча, а также Ким Сен Току и Э.Р. Ившиной за ценные замечания, высказанные в процессе подготовки статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2002. М.: Наука, 253 с.

Бровко П.Ф., Микишин Ю.А., Рыбаков В.Ф., Володарский А.Н., Терентьев Н.С., Токарчук Т.Н. 2002. Лагуны Сахалина. Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та, 80 с.

Василец П.М., Максименков В.В., Травина Т.Н., Травин С.А. 2000. О биологии малоротой корюшки *N. olidus* в водах Камчатки. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 5. С. 94–100.

Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: ВНИРО, 248 с.

Гриценко О.Ф., Шилин Н.И. 1979. Экология размножения сельди Ныйского залива (Сахалин) // Биол. моря. № 1. С. 58–65.

Душкина Л.А. 1988. Биология морских сельдей в раннем онтогенезе. М.: Наука, 192 с.

Зюганов В.В. 1991. Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны // Фауна СССР. Рыбы. Т. 5. Вып. 1. Л.: Наука, 261 с.

Иванков В.Н., Андреева В.В., Тяпкина Н.В., Рухлов Ф.Н., Фадеева Н.П. 1999. Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни. Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та, 260 с.

Иванкова З.Г., Козлов Б.М. 1968. Сельдь восточного побережья Сахалина // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 65. С. 12–19.

Кондратьева Е.С. 2001. Ранний онтогенез пятнистого щуковидного бычка *Luciogobius guttatus* (Gobiidae) из вод южного Приморья // Изв. Тихоокеан. научно-исслед. рыбохоз. центра. Т. 128. С. 773–776.

Кондратьева Е.С., Соколовский А.С. 2001. Таксономический состав рыб семейства бычковых (Gobiidae) в водах залива Петра Великого // Изв. Тихоокеан. научно-исслед. рыбохоз. центра. Т. 128. С. 768–772.

Мешкова М.Г., Смирнов Б.П. 2003. Ихтиофауна озера Большой Виллюй // Материалы IV науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 18–19 ноября 2003 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 71–76.

Микишин Ю.А., Рыбаков В.Ф., Бровко П.Ф. 1995. Южный Сахалин. Озеро Тунайча. История озер севера Азии. СПб.: Наука. С. 112–120.

Партура И.З., Колпаков Н.В. 2001. Биология и внутривидовая дифференциация корюшек Приморья //

Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова (Владивосток, 20–22 марта 2001 г.). Вып. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 284–296.

Пробатов А.Н., Фролов А.И. 1951. Сельдь озера Тонай // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 35. С. 97–104.

Расс Т.С. 1965. Инструкция по поиску рыбы по плавающей икре. Пекин, 31 с.

Расс Т.С., Казанова И.И. 1966. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. М.: Пищ. пром-сть, 43 с.

Рекомендации по сбору и обработке ихтиоплankтона зоны течения Куро-сио. 1987. Владивосток: ТИПРО, 70 с.

Саматов А.Д., Лабай В.С., Мотылькова В.И., Могильникова Т.А., Заварзин Д.С., Ни Н.К. 2002. Краткая характеристика водной биоты оз. Тунайча (Южный Сахалин) в летний период // Тр. Сах. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Южно-Сахалинск. С. 258–269.

Сафронов С.Н., Никифоров С.Н. 2003. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 43. Вып. 1. С. 42–53.

Трофимов И.К. 2003. О расположении мест зимних скоплений и нерестилищ сельди *Clupea pallasii* в камчатских лагунах (озерах) Нерпичье, Калыгирь и Виллой // Материалы IV науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей»

(Петропавловск-Камчатский, 18–19 ноября 2003 г.). С. 222–224.

Усова Н.П., Филатова В.И., Чернышева Э.Р. 1980. О гидробиологическом состоянии озера Тунайча // Распределение и рациональное использование водных зооресурсов Сахалина и Курильских островов. Владивосток: РАН СССР. С. 8–18.

Фридлянд И.Г. 1949. Молодь рыб у западного побережья Сахалина // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 31. С. 193–196.

Хлебович В.В. 1989. Критическая соленость и хорогаллиникум: современный анализ понятий // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 196. С. 5–11.

Шадрин А.М. 1989а. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. III. Морская малоротая корюшка *Nuromesus japonicus* // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 2. С. 289–301.

Шадрин А.М. 1989б. Развитие дальневосточных корюшковых (Osmeridae) в условиях разной солености // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 23 с.

Шадрин А.М. 1989в. Эмбрионально-личиночное развитие корюшковых (Osmeridae) Дальнего Востока. IV. *Nuromesus nipponensis* // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 6. С. 960–972.

Arai T., Hayano H., Asami H., Miyazaki N. 2003. Coexistence of anadromous and lacustrine life histories of the shirauo, *Salangichthys microdon* // Fish. Oceanography. 12:2. P. 134–139.