

УДК 597.5

¹Н.Ш. Мамилов, ²А.Ф. Кириллов¹Казахский национальный университет имени аль-Фараби, факультет биологии и биотехнологии, Казахстан, г. Алматы²Якутский филиал федерального государственного учреждения «Госрыбцентр», Россия, г. Якутск
e-mail: mamilov@gmail.com**Сравнительная морфобиологическая характеристика обыкновенной плотвы (*Rutilus rutilus*; Cypriniformes; Actinopterygii) из рек Нура и Лена**

Изучение морфологической изменчивости рыб в различных условиях обитания важно для разработки системы ихтиомониторинга. Проведено сравнительное изучение плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) из рек Нура и Лена по 9 счетным и 28 пластическим признакам. Выявлены различия по многим сравнивавшимся признакам. Значительная изменчивость счетных признаков у плотвы из Нуры и изменение обмена веществ в сторону жироснакопления, отражают интенсивное антропогенное воздействие на экосистему данной реки. Полученные результаты свидетельствуют о широких адаптивных возможностях обыкновенной плотвы.

Ключевые слова: морфобиология, плотва, экоморфология, признак, изменчивость, антропогенный

Н.Ш. Мамилов, А.Ф. Кириллов

Нура және Лена өзендеріндегі кәдімгі тортаның (*Rutilus rutilus*; Cypriniformes; Actinopterygii) салыстырмалы морфобиологиялық сипаттамасы

Өртүрлі жағдайда тіршілік ететін балықтардың морфологиялық өзгергіштіктерін зерттеу ихтиомониторинг системасын өндеуде маңызы жоғары. Нура және Лена өзендеріндегі тортаның *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) сандық 9 және пластикалық 28 белгілері бойынша салыстырмалы зерттеу жүргізілді. Көптеген салыстырған белгілерден өзгерістер анықталды. Нурадан зерттелген торта балығының сандық көрсеткіштерінің өзгеруі мен зат алмасуы майжинақталуына қарай өзгерген, бұл көрсетілген өзеннің экосистемасына антропогендік әсердің қарқынды екенін көрсетеді. Алынған нәтижелер кәдімгі тортаның бейімделушілігінің кең екенін көрсетеді.

Түйін сөздер: морфобиология, торта, экоморфология, белгілер, өзгергіштік, антропогендік

N.Sh. Mamilov, A.F. Kirillov

A comparative description of the roach (*Rutilus rutilus*; Cypriniformes; Actinopterygii) from the Nura and Lena Rivers

Examination of morphological variability of fishes in different living conditions has importance for development of system of ichthyological monitoring. With that purpose an comparative examination of roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) from the Nura and Lena Rivers was provided. 9 counted and 28 measured characteristics had been investigated. Differences in many of characteristics revealed. Significant variability of counted characteristics and shift of metabolism to the adiposis reflect intensive anthropogenic impact to the roach in the Nura River. The obtained data show wide adaptivity of the roach.

Key words: morphobiology, roach, ecomorphology, characteristic, variability, anthropogenic

Рыбы являются одной из самых многочисленных и разнообразных групп животных. В отличие от большинства других позвоночных животных морфологические особенности рыб в большой степени зависят от конкретных условий среды обитания. Рыбы, населяющие пресноводные экосистемы, испытывают значительное

неблагоприятное антропогенное воздействие в связи с использованием воды для различных целей, ее загрязнением. Этим определяется интерес к изучению морфологии и биологии рыб во многих странах мира. Экологическая морфология (экоморфология) рыб является, пожалуй, самой бурно развивающейся отраслью зооло-

гических исследований. Экоморфология рыб объединяет усилия специалистов самых разных специальностей: ихтиологов, цитологов, химиков, генетиков, экологов, биофизиков и др. Углубленное изучение особенностей изменчивости рыб в разнотипных водоемах позволяет выявлять новые виды, полнее изучать закономерности функционирования и контролировать состояние естественных экосистем [1-3]. Рыбы привлекают особое внимание исследователей, поскольку их внешний облик под воздействием конкретных условий среды обитания изменяется гораздо сильнее, чем у большинства других видов животных [4]. Это, в свою очередь, представляет большие возможности для разработки системы ранней диагностики загрязнения природных вод, включая определение уровня, представляющего угрозу благополучию человека [5 – 8].

Задачей проведенного нами исследования являлось изучение морфобиологической изменчивости плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) из рек Нура и Лена с целью выявления адаптивной пластичности данного вида. В выбранных для исследования реках обитает один вид – *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенная плотва.

Материалы и методики

Для отлова рыб использовали стандартный набор жаберных сетей с размером ячеи от 20 до 50 мм с длиной 25 и крючковая снасть. Предназначенную для изучения изменчивости морфометрических показателей рыбу живьем помещали в 2% раствор формалина на 2-4 часа, после чего проводили постоянную фиксацию в 4% растворе формалина [9, 10].

Биологический и морфологический анализ рыб проводили по общепринятым в ихтиологии схемам [10, 11]. Для обозначения морфометрических признаков использованы распространенные в ихтиологических работах символы: полная длина (L), стандартная длина тела (l), полная масса (Q), **масса тела без внутренностей (q)**, коэффициент упитанности по Фультону (Fulton), коэффициент упитанности по Кларку (Clark), расстояние до спинного плавника (aD), **постдорсальное расстояние (pD)**, **расстояние до анального плавника (aA)**, расстояние до брюшного плавника (aV), расстояние до грудного плавника (aP), расстояние между грудными и брюшными плавниками (P-V), **расстояние между брюшными и анальным плавниками (V-A)**, **длина хво-**

стового стебля (ca), наибольшая высота тела (H), наименьшая высота тела (h), длина головы (с), длина рыла (ao), диаметр глаза горизонтальный (o), заглазничное расстояние (op), длина нижней челюсти (md), **длина верхней челюсти (mx)**, **высота головы у затылка (h c)**, **межглазничное расстояние (io)**, **длина спинного плавника (lD)**, **высота спинного плавника (hD)**, длина анального плавника (lA), высота анального плавника (hA), длина грудных плавников (lP), длина брюшных плавников (lV), **длина верхней лопасти хвостового плавника (lCs)**, **длина средних лучей хвостового плавника (lCm)**, **длина нижней лопасти хвостового плавника (lCi)**, количество чешуй в боковой линии и хвостовом стебле – соответственно (l.l., l.l.ca); число неветвистых лучей в спинном плавнике (Dr), число ветвистых лучей в спинном (Dsf) и **анальном плавниках – соответственно (Ar) и (Asf)**, **число лучей в грудных плавниках (P)**, число жаберных тычинок – Sp.br., туловищных, переходных, хвостовых и общее число позвонков – соответственно Vert. corp., Vert inter, Vert caud, Vert.

Статистическую обработку данных проводили согласно руководству [12]. Для обозначения статистических показателей использованы следующие сокращения: min – минимальное значение, max – максимальное значение, M – среднее значение, $\pm m$ – **среднее отклонение**. Достоверность различий (Pi) оценивали на основании критерия Стьюдента [12]. Также в качестве критериев различия были использованы «подвидовой» коэффициент различия CD, предложенный Э. Майром [13] и «дивергенция» $d^2_{1,2}$ [14].

Результаты и обсуждение

Данные морфобиологического анализа представлены в таблице. Выборка из р. Лена представлена более крупными особями, однако максимальные размеры исследованных рыб намного меньше известных для этой реки [15]. Максимальные размеры сибирской плотвы из р. Нура также меньше максимальных известных для водоемов Казахстана [16]. Различия в размерах между выборками из рек Нура и Лена не превышают условного подвидового уровня по критерию Э. Майра, что позволяет проводить сравнение пластических признаков без учета аллометрической изменчивости. Упитанность рыб из р. Нура оказалась гораздо выше, чем в р. Лена. Таким образом, меньшие размеры рыб из Нуры не связаны с дефицитом пищи. Рост и

Таблица - Сравнительная морфобиологическая характеристика сибирской плотвы из рек Нура и Лена

Признак	Р. Нура, 2008 г., n=18				Р. Лена, 2001 г., n=12				CD	Pi	d ² _{1,2}
	min	max	M	±m	min	max	M	±m			
L, мм	109	200	160.7	19.22	140	245	194.7	20.83	0.63	<0.01	0.20
l, мм	87	153	125.7	15.70	114	192	153.7	16.89	0.66	<0.01	0.20
Q, г	13.4	92.0	51.34	19.630	28.32	116.51	70.26	22.078	0.37	>0.05	0.04
q, г	12.8	74.0	43.95	15.848	22.93	100.26	59.29	18.447	0.36	>0.05	0.03
Fulton	1.86	2.66	2.36	0.191	1.61	2.12	1.85	0.129	1.34	<0.001	2.69
Clark	1.65	2.39	2.05	0.125	1.39	1.72	1.56	0.074	1.85	<0.001	9.12
Счетные признаки:											
l.l.	38	43	39.9	1.14	40	44	42.5	0.83	1.03	<0.001	1.44
l.l.ca	7	10	8.1	0.62	9	12	10.3	0.54	1.29	<0.001	1.27
Dr	2	3	2.9	0.20	2	2	2.0	0.00	2.75	<0.001	Const
Dsf	9.5	11	10.5	0.42	9	11	10.0	0.17	0.51	<0.01	0.22
Ar	2	3	2.7	0.40	2	2	2.0	0.00	1.57	<0.001	Const
Asf	10	12	11.1	0.38	8	12	10.5	0.83	0.38	>0.05	0.72
P	14	18	16.2	0.72	16	18	16.5	0.58	0.17	>0.05	0.27
sp.br	7	12	9.6	1.32	8	13	11.1	1.25	0.50	<0.05	0.03
Vert	38	45	40.4	1.48	37	41	39.1	0.93	0.40	<0.05	0.88
B % от l:											
aD	52.3	59.6	55.7	1.17	49.7	54.3	52.4	0.94	1.15	<0.001	1.41
pD	15.6	35.6	31.5	3.62	36.1	40.5	38.2	1.10	0.91	<0.001	17.44
aA	72.7	78.5	75.4	1.39	69.0	76.2	73.1	1.61	0.59	<0.01	0.21
aV	51.0	56.2	52.7	1.14	46.7	51.0	48.6	1.06	1.47	<0.001	0.02
aP	24.4	29.8	25.7	0.82	21.1	25.2	23.6	0.72	0.91	<0.001	0.61
PV	25.7	28.8	27.1	0.67	22.8	27.9	25.2	1.27	0.77	<0.001	0.86
VA	23.0	27.6	25.1	1.05	20.7	27.3	24.7	1.75	0.11	>0.05	0.51
ca	12.6	20.2	15.4	1.20	17.4	22.2	18.9	0.89	1.13	<0.001	2.32
c	23.7	27.3	25.2	0.58	21.7	23.8	22.7	0.51	1.70	<0.001	3.07
ao	6.1	8.3	7.1	0.36	5.3	7.0	5.8	0.33	1.35	<0.001	0.57
o	5.7	7.4	6.3	0.33	4.3	6.1	5.1	0.35	1.31	<0.001	1.10
op	10.4	13.1	11.8	0.51	10.1	12.1	11.1	0.50	0.57	<0.01	0.00
mx	7.0	10.1	8.5	0.64	5.9	8.2	7.2	0.40	0.88	<0.001	1.31
md	7.1	10.9	8.3	0.72	6.1	9.6	6.7	0.68	0.80	<0.001	0.26
hc	16.3	20.7	18.5	0.64	15.5	17.4	16.5	0.48	1.32	<0.001	3.79
io	7.9	10.5	8.7	0.53	7.0	8.1	7.7	0.21	1.08	<0.001	8.06
H	28.0	35.7	32.4	1.82	24.7	30.4	27.2	1.16	1.38	<0.001	3.00
h	8.5	11.1	9.9	0.60	8.2	9.7	8.9	0.38	0.84	<0.001	1.48
l D	13.8	18.5	15.8	1.10	12.2	15.7	13.9	0.66	0.83	<0.001	1.45
h D	20.9	25.5	23.0	1.03	21.0	23.8	22.5	0.76	0.20	>0.05	0.29
l A	10.2	15.3	12.3	1.46	8.8	12.9	10.5	0.86	0.63	<0.01	0.89
h A	11.2	15.2	13.9	0.74	11.6	15.2	13.8	0.88	0.05	>0.05	0.01
l P	16.6	20.2	18.3	0.61	16.1	18.4	17.4	0.65	0.59	<0.01	0.16
l V	16.6	19.3	18.2	0.63	16.7	19.0	17.7	0.54	0.27	>0.05	0.06
Cs	23.5	28.8	25.9	1.34	21.9	29.3	25.8	1.72	0.03	>0.05	0.23
Cm	8.9	13.7	11.4	1.05	7.8	13.9	10.2	1.43	0.38	>0.05	0.01
Ci	18.5	29.8	26.0	1.88	21.9	29.1	26.4	1.62	0.07	>0.05	0.12
Const – признак не варьирует в одной из выборок											

упитанность рыб являются одними из показателей состояния среды их обитания и зависят от абиотических (особенно температуры) и биотических условий (плотность популяции, доступность пищи, интенсивность конкуренции) [17]. В условиях повышенного антропогенного загрязнения у рыб может происходить изменение обмена веществ в сторону замедления скорости линейного роста и увеличения жиронакопления [7].

Сравнение счетных признаков сибирской плотвы из рек Нура и Лена выявило различия «подвидового» уровня в числе прободенных чешуй в хвостовом стебле, неветвистых лучей в спинном и анальном плавниках. Различия в счетных признаках могут быть обусловлены как генетическими особенностями популяций [18, 19], так и влиянием различных внешних факторов [20-22]. У плотвы из р. Нура размах изменчивости числа чешуй в боковой линии, лучей в грудных плавниках и позвонков больше пределов варьирования соответствующих признаков у плотвы из р. Лена.

У плотвы из Лены выявлены различия и во временном аспекте: по сравнению с данными 1950-1970-х годов [15], к началу 21 века в среднем уменьшилось количество чешуй в боковой линии, увеличилось число ветвистых лучей в спинном плавнике, и уменьшилось число лучей в анальном плавнике и число жаберных тычинок. По мнению Ю.С. Решетникова [23], изменения в экосистеме вызывают сдвиг вариационных кривых признаков, что позволяет предположить изменения в экосистеме Лены, вызванные усилением антропогенной нагрузки. Современное развитие г. Якутска характеризуется относительно высокими темпами строительства промышленных предприятий, увеличением площадей, занятых жилыми постройками, дорогами, дренажно-канализационной сетью, что сопровождается увеличением водопотре-

бления и объема поступающих сточных вод в Лену. В результате этого вода в среднем течении реки загрязнена тяжелыми металлами, нефтепродуктами, бытовыми стоками, что привело к существенным перестройкам в экосистеме этого речного участка [24]. Кроме того, в экосистемах арктических водоемов в индустриальный период наблюдаются существенные изменения, вызванные общим изменением климата [25, 26]. По данным климатических наблюдений, за последние 30 лет на территории Сибири произошло повышение средней температуры воздуха на 0.9° C [27].

Счетные признаки плотвы из Нуры изучались нами впервые, поэтому невозможно проследить их изменение в данной популяции во времени. Известно, что в последние годы обследованный участок реки Нуры подвергался значительному загрязнению тяжелыми металлами [28, 29]. Поэтому значительная изменчивость счетных признаков у плотвы из Нуры, как и изменение обмена веществ в сторону жиронакопления, отражают интенсивное антропогенное воздействие на экосистему данной реки.

Между выборками плотвы из двух рек достоверные различия выявлены по большинству изученных пластических признаков, причем различия в форме тела, размере головы и положению брюшных плавников достигают условного подвидового уровня. У рыб из р. Нура тело заметно выше, голова больше, рыло длиннее, и брюшные плавники расположены заметно дальше от головы. Различия в форме тела и положении плавников определяют гидродинамические особенности рыб [30, 31], поэтому обнаруженные нами различия указывают на особенности локомоции каждой популяции в конкретных условиях каждой реки.

В целом полученные результаты свидетельствуют о широких адаптивных возможностях обыкновенной плотвы.

Литература

- 1 Motta Ph.J., Norton S.F., Luczkovich J.J. Perspectives on the ecomorphology of bony fishes// Environmental biology of fishes – 1995, v.44, pp.11-20
- 2 Smirnov S.A., Makeyeva A.P., Smirnov A.I. Development of ecomorphology of fishes in Russia// Environmental biology of fishes – 1995, v.44, pp.23-33
- 3 Svanbäck R. Ecology and evolution of adaptive morphological variation in fish populations – Umea University, 2004, 35 p.
- 4 Webb P.W. Body form, locomotion, and foraging in aquatic vertebrates// American Zoologist – 1984. – 24 – P. 107-120.
- 5 Norton S.F., Luczkovich J.J., Motta Ph.J. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes// Environmental biology of fishes – 1995, v.44, pp.287-304/

- 6 Чеботарева Ю.В., Савоскул С.П., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А., Максимов С.В. Характеристика аномалий в строении внешних и внутренних органов у рыб// Разнообразие рыб Таймыра. – М.: Наука. 1999. С.142-146
- 7 Решетников Ю.С., Попова О.А., Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.-А., Сталдвик Ф. Оценка благополучия рыбной части водного сообщества по результатам морфопатологического анализа рыб// Успехи современной биологии. 1999. №2. С.165-177
- 8 Grabarkiewicz J.D., Davis W.S. An introduction to freshwater fishes as biological indicators – Washington: United States Environmental Protection Agency, 2008. 96 p.
- 9 Барсуков В.В., Световидов А.Н. Изменения длины и пропорций тела рыб при фиксации.// Вопросы ихтиологии – 1966. – Т.6, вып.3(40). – С.468-476.
- 10 Holcik J. General introduction to fishes. 2. Determination criteria.// The freshwater Fishes of Europe.- Aula-Verlag Wiesbaden, 1989. – Vol.1, Part 2. – P.38-58.
- 11 Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. – М.: Пищевая промышленность, 1966. – 376 с.
- 12 Лакин Г.Ф. Биометрия – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
- 13 Майр Э. Принципы зоологической систематики. – М.: Мир, 1971. – 454 с.
- 14 Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа.// Вопросы ихтиологии. 1977. – Т.17, вып. 5. – С.862-878.
- 15 Кириллов Ф.Н. Водоемы Якутии и их рыбы. Якутск. 1955. 48 с. – Рыбы Якутии. М.: Наука. 1972. 360 с.
- 16 Дукравец Г.М., Солонинова Л.Н. *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas) – сибирская плотва.// Рыбы Казахстана – Алма-Ата: Наука, 1987. – Т.2. – С.13-32.
- 17 Rose K.A., Cowan J.H., Winemiller K.O., Myers R.A., Hilborn R. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis // Fish and Fisheries. – 2001. – V.2. – P.293–327.
- 18 Яблоков А.В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987. – 286 с.
- 19 Bergeck S., Sundblad G. and Björklund M. Population differentiation in perch *Perca fluviatilis*: environmental effects on gene flow?// *Journal of Fish Biology* – 2010. – № 76. – P.1159–1172.
- 20 Любичкая А.И., Дорофеева Е.А. Влияние видимого света, ультрафиолетовых лучей и температуры на метамерию тела рыб// Вопросы ихтиологии – 1961 – Т.1. – Вып.3 (20). – С.497-509.
- 21 Татарко К.И. Влияние температуры на меристические признаки рыб// Вопросы ихтиологии – 1968. – Т.8. – Вып.3(50). – С.425-439.
- 22 Levin B.A. Drastic shift in the number of lateral line scales in the common roach *Rutilus rutilus* as a result of heterochronies: experimental data// *Journal of applied ichthyology* – 2010. – V.26. – P.303-306.
- 23 Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 1980. 301 с.
- 24 Kirillov A.F., Salova T.A., Ivanov Ye.V., Labutina T.M., Mamilov N.Sh., Sobakina I.G., Sokolova V.A., Solomonov N.M., Fedorova Ye.A., Shakhtarin D.V. Hydrobionts of the Middle Reaches of the Lena river in the System of Monitoring// *Hydrobiological Journal* – 2009. – Vol. 45. №2. – P. 43-47.
- 25 Overpeck, J., Hughen, K., Hardy, D., Bradley, R., Case, R., Douglas, M., Finney, B.P., Gajewski, K., et al. Arctic environmental change of the last four centuries// *Science* – 1997. – Vol.278. – P.1251–1266.
- 26 Prowse T.D., Wrona F.J., Reist J.D., Gibson J.J., Hobbie J.E., Lévesque L.M.J., Vincent W.F. Historical Changes in Arctic Freshwater Ecosystems// *Ambio* – November 2006. – Vol. 35, № 7. – P.339-346.
- 27 Shulgina T., Bogomolov V., Genina E., Gordov E. Spatiotemporal behavior of climatic characteristics determining evolution of forest ecosystems in Siberia in the second half of XX century// *Geophysical Research Abstracts*. EGU General Assembly 2010 – 2010, Vol. 12, EGU2010-9059.
- 28 Казбекова К.Е., Дускаев К.К. Современное состояние качества поверхностных вод в бассейне р.Нура// Вестник КазНУ, серия экологическая – 2007. №1(20). С.20-27.
- 29 Сливинский Г.Г. Уровень техногенного загрязнения тяжелыми металлами водных и наземных зооценозов бассейна реки Нура в зоне влияния Карагандинского промышленного комплекса// Вестник КазНУ, серия экологическая – 2007. №1(20). С.99-106.
- 30 Blake R.W. Fish Locomotion. – Cambridge University Press, Cambridge. – 1983.
- 31 Langerhans R.B. Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes// *Integrative and Comparative Biology* – 2008. – 48. – P. 750-768.

Reference

- 1 Motta Ph.J., Norton S.F., Luczkovich J.J. Perspectives on the ecomorphology of bony fishes// *Environmental biology of fishes* – 1995, v.44, pp.11-20
- 2 Smirnov S.A., Makeyeva A.P., Smirnov A.I. Development of ecomorphology of fishes in Russia// *Environmental biology of fishes* – 1995, v.44, pp.23-33
- 3 Svanbäck R. Ecology and evolution of adaptive morphological variation in fish populations – Umea University, 2004, 35 p.
- 4 Webb P.W. Body form, locomotion, and foraging in aquatic vertebrates// *American Zoologist* – 1984. – 24 – P. 107-120.
- 5 Norton S.F., Luczkovich J.J., Motta Ph.J. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes// *Environmental biology of fishes* – 1995, v.44, pp.287-304/
- 6 Чеботарева Ю.В., Савоскул С.П., Пичугин М.Ю., Савваитова К.А., Максимов С.В. Характеристика аномалий в строении внешних и внутренних органов у рыб// Разнообразие рыб Таймыра. – М.: Наука. 1999. С.142-146

- 7 Reshetnikov Ju.S., Popova O.A., Kashulin N.A., Lukin A.A., Amundsen P.-A., Staldevik F. Ocenka blagopoluchija rybnoj chasti vodnogo soobshhestva po rezul'tatam morfopatologicheskogo analiza ryb// *Uspehi sovremennoj biologii*. 1999. №2. S.165-177
- 8 Grabarkiewicz J.D., Davis W.S. An introduction to freshwater fishes as biological indicators – Washington: United States Environmental Protection Agency, 2008. 96 p.
- 9 Barsukov V.V., Svetovidov A.N. Izmenenija dliny i proporcij tela ryb pri fiksacii.// *Voprosy ihtologii* – 1966. – T.6, vyp.3(40). – S.468-476.
- 10 Holcik J. General introduction to fishes. 2. Determination criteria.// *The freshwater Fishes of Europe*.- Aula-Verlag Wiesbaden, 1989. – Vol.1, Part 2. – R.38-58.
- 11 Pravdin I.F. Rukovodstvo po izucheniju ryb. – M.: Pishhevaja promyshlennost', 1966. – 376 s.
- 12 Lakin G.F. Biometrija – M.: Vysshaja shkola, 1990. – 352 s.
- 13 Majr Je. Principy zoologicheskoy sistematiki. – M.: Mir, 1971. – 454 s.
- 14 Andreev V.L., Reshetnikov Ju.S. Issledovanie vnutrividovoj morfologicheskoy izmenchivosti siga *Coregonus lavaretus* (L.) metodami mnogomernogo statisticheskogo analiza.// *Voprosy ihtologii*. 1977. – T.17, vyp. 5. – S.862-878.
- 15 Kirillov F.N. Vodoemy Jakutii i ih ryby. Jakutsk. 1955. 48 s. – Ryby Jakutii. M.: Nauka. 1972. 360 s.
- 16 Dukravec G.M., Soloninova L.N. *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas) – sibirskaja plotva.// *Ryby Kazakhstana* – Alma-Ata: Nauka, 1987. – T.2. – S.13-32.
- 17 Rose K.A., Cowan J.H., Winemiller K.O., Myers R.A., Hilborn R. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis // *Fish and Fisheries*. – 2001. – V.2. – P.293–327.
- 18 Jablockov A.V. Populjacionnaja biologija. – M.: Vysshaja shkola, 1987. – 286 s.
- 19 Bergek S., Sundblad G. and Björklund M. Population differentiation in perch *Perca fluviatilis*: environmental effects on gene flow?// *Journal of Fish Biology* – 2010. – № 76. – R.1159–1172.
- 20 Ljubickaja A.I., Dorofeeva E.A. Vlijanie vidimogo sveta, ul'trafioletovyh luchej i temperatury na metameriju tela ryb// *Voprosy ihtologii* – 1961 – T.1. – Vyp.3 (20). – S.497-509.
- 21 Tatarko K.I. Vlijanie temperatury na meristicheskie priznaki ryb// *Voprosy ihtologii* – 1968. – T.8. – Vyp.3(50). – S.425-439.
- 22 Levin B.A. Drastic shift in the number of lateral line scales in the common roach *Rutilus rutilus* as a result of heterochronies: experimental data// *Journal of applied ichthyology* – 2010. – V.26. – P.303-306.
- 23 Reshetnikov Ju.S. Jekologija i sistematika sigovyh ryb. M.: Nauka. 1980. 301 s.
- 24 Kirillov A.F., Salova T.A., Ivanov Ye.V., Labutina T.M., Mamilov N.Sh., Sobakina I.G., Sokolova V.A., Solomonov N.M., Fedorova Ye.A., Shakhtarin D.V. Hydrobionts of the Middle Reaches of the Lena river in the System of Monitoring// *Hydrobiological Journal* – 2009. – Vol. 45. №2. – P. 43-47.
- 25 Overpeck, J., Hughen, K., Hardy, D., Bradley, R., Case, R., Douglas, M., Finney, B.P., Gajewski, K., et al. Arctic environmental change of the last four centuries// *Science* – 1997. – Vol.278. – P.1251–1266.
- 26 Prowse T.D., Wrona F.J., Reist J.D., Gibson J.J., Hobbie J.E., Lévesque L.M.J., Vincent W.F. Historical Changes in Arctic Freshwater Ecosystems// *Ambio* – November 2006. – Vol. 35, № 7. – P.339-346.
- 27 Shulgina T., Bogomolov V., Genina E., Gordov E. Spatiotemporal behavior of climatic characteristics determining evolution of forest ecosystems in Siberia in the second half of XX century// *Geophysical Research Abstracts*. EGU General Assembly 2010 – 2010, Vol. 12, EGU2010-9059.
- 28 Kazbekova K.E., Duskaev K.K. Sovremennoe sostojanie kachestva poverhnostnyh vod v bassejne r.Nura// *Vestnik KazNU, serija jekologicheskaja* – 2007. №1(20). S.20-27.
- 29 Slivinskij G.G. Uroven' tehnogennogo zagriznenija tjazhelymi metallami vodnyh i nazemnyh zoocenozov bassejna reki Nura v zone vlijanija Karagandinskogo promyshlennogo kompleksa// *Vestnik KazNU, serija jekologicheskaja* – 2007. №1(20). S.99-106.
- 30 Blake R.W. *Fish Locomotion*. – Cambridge University Press, Cambridge. – 1983.
- 31 Langerhans R.B. Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes// *Integrative and Comparative Biology* – 2008. – 48. – P. 750-768.