Иннокентий Сергеевич НЕКРАСОВ[1]
Александр Германович СЕЛЮКОВ[2]

УДК 597.4/.5

РЕПРОДУКЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ОЗЕРНОЙ ФОРМЫ МОНГОЛЬСКОГО ХАРИУСА *THYMALLUS BREVIROSTRIS* (KESSLER, 1879)[1]

[1] ассистент кафедры зоологии
и эволюционной экологии животных,
Тюменский государственный университет
innok373@mail.ru

[2] доктор биологических наук,
профессор кафедры зоологии
и эволюционной экологии животных,
Тюменский государственный университет
ags-bios@yandex.ru

Аннотация

В работе приведена размерно-весовая характеристика озерной (бентосоядной) формы монгольского хариуса в горном холодноводном водоеме Тувы. Изучен репродукционный потенциал хариуса. Установлено, что самки созревают в возрасте 4+, а пик нерестовой активности наблюдается в 5+. Самцы созревают на год раньше самок. В яичниках половозрелых рыб в летний период старшей генерацией половых клеток являются ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы; очередные генерации представлены многочисленными превителлогенными ооцитами; незначительная часть самок пропускает очередной нерестовый сезон. В семенниках проходит волна сперматогенеза.

[1] Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-34-00272 мол_а.

Цитирование: Некрасов И. С. Репродукционный потенциал озерной формы монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* (Kessler, 1879) / И. С. Некрасов, А. Г. Селюков // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. 2016. Т. 2. № 4. С. 57-67.
DOI: 10.21684/2411-7927-2016-2-4-57-67

Ключевые слова

Гонады, монгольский хариус, гистология.

DOI: 10.21684/2411-7927-2016-2-4-57-67

Введение

Исследования семейства хариусовых Thymallidae — типичных представителей лососевидных рыб бореального предгорного фаунистического комплекса — проводятся уже более столетия [2; 8; 13–16]. В ряде водоемов ареала хариусовые имеют важное значение в структуре рыбного населения литорали, являясь доминирующими видами среди остальных компонентов ихтиоценоза. Происхождение этой группы приурочено к водоемам Алтая и Монголии, где отмечено их наибольшее видовое разнообразие [1; 2; 5; 8]. Однако, если европейский и сибирский хариусы широко распространены, и их биология достаточно хорошо исследована, то наименее изученным представителем семейства является монгольский хариус.

Монгольский хариус распространен во внутренних водоемах северо-западной Монголии, в бассейнах рек Кобдо и Дзабхан и в ряде озер [3; 13], некоторые из которых находятся в горных регионах и характеризуются экстремальными гидрологическими условиями. В настоящее время считается [5; 12], что монгольский хариус бассейна р. Кобдо представлен крупной (хищной) и мелкой (бентосоядной) формами. Генетическое единство крупной и мелкой форм, их однородность по меристическим признакам, сходство в характере варьирования окраски чешуйного покрова и рисунка на спинном плавнике свидетельствуют об их принадлежности к одному виду. Водоемы Центрально-Азиатского бассейна также населяют популяции монгольского хариуса со смешанным типом питания и признаками внешнего строения, в разной степени свойственными обеим формам.

Цель работы состояла в исследовании размерно-возрастного состава и гистофизиологического состояния гонад монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь (Тува) для оценки состояния этого вида при минимальных среднегодовых температурах воды.

Характеристика оз. Хиндиктиг-Холь

Оз. Хиндиктиг-Холь моренно-подпрудного происхождения расположено в пределах высокогорной тундры на высоте 2 306 м над уровнем моря. Площадь озера — 6 700 га; питание смешанное, в основном ледниковое. В западной части из него вытекает река Моген-Бурен, являющаяся притоком р. Кобдо (бассейн Больших Бессточных озер Монголии). Преобладающие глубины в северной части озера — 20-25 м, в восточной — более 35 м. Сход льда наблюдается в конце июня. По температурному режиму озеро является самым холодноводным среди основных промысловых водоемов Тувы. Температура воды в конце июня у поверхности — до 5,7ºC, в конце июля — до 11-12ºC. Вода слабоминерализованная — до 30 мг/л, относится к гидрокарбонатному классу, группе натрия. Прозрачность воды по стандартному диску Секки — 16 м.

Материалы по характеру питания и гидробиологическим показателям озера предоставлены А. Н. Гадиновым (ФГБНУ «НИИЭРВ»). По биомассе (0,2 г/м^3) и доминирующему комплексу зоопланктона (Calanoida) озеро характеризуется как олиготрофный водоем. Биомасса зообентоса в литорали составляет в среднем — 2,9 г/м^2, в профундали — 1,9 г/м^2. По биомассе в литорали доминируют моллюски, хирономиды и гаммарусы, в профундали — хирономиды.

В озере Хиндиктиг-Холь обитает только один вид рыб — монгольский хариус.

Материал и методы

Отлов рыб был проведен с 12 по 20 июля 2010 г. В ходе исследования проводились измерения их линейных размеров и массы; гонады фиксировали в смеси Буэна. Гистологический анализ проводили по стандартным методикам [6]. Серийные парафиновые срезы толщиной 5 мкм готовили на автоматизированном ротационном микротоме HM 335S (MICROM), препараты окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну, заключали в среду Bio Mount (Bio Optica) и анализировали на микроскопе AxioImager A1 (Zeiss) при увеличениях 40×, 100×, 200×, 400× и 1000×.

С использованием программного обеспечения AxioVision 4.7.1. (Zeiss) на срезах яичников измеряли диаметр ооцитов и их ядер, подсчитывали число ооцитов разных фаз развития. На препаратах семенников у каждой особи произвольно выбирали по 3 среза, на которых выделяли по 7 областей площадью 80 мкм^2 каждая; на этих участках подсчитывали число сперматогониев А- и Б-типов, сперматоцитов I и II порядков.

Препараты фотографировали камерой AxioCam MRc5 (Zeiss).

Всего было исследовано 52 экземпляра монгольского хариуса, 50 из них изучено с применением гистологических методов, приготовлено 50 препаратов гонад.

Все расчеты проводили с помощью программы MS Excel 2007.

Результаты

Размерно-весовые показатели самок и самцов монгольского хариуса, отловленного в июле, приведены в таблице 1. В наших уловах преобладали особи в возрасте 4+…5+, по размерным показателям соответствующие литературным данным [5], что свидетельствует о нормальном развитии этого вида в оз. Хиндиктиг-Холь, несмотря на холодноводный режим этого водоема. Тем не менее, вследствие устойчиво низких температур воды в течение года, метаболизм у рыб должен быть понижен и сопровождаться замедлением полового созревания, низкой плодовитостью и неежегодным нерестом.

Гонады. *Яичники* у большинства самок монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь находились в III стадии зрелости, старшей генерацией половых клеток в которых были вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы. Очередное поколение половых клеток представлено превителлогенными ооцитами (рис. 1), которые в большом количестве (до 77%) присутствовали у отнерестившихся и пропускавших последующий нерест особей.

У части рыб в возрастных группах 4+…7+, по сравнению с трех- и четырехлетними особями, число вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы значительно возрастало. Существенное отличие соотношения ооцитов разных фаз в старших возрастных группах может свидетельствовать о том, что в оз. Хиндиктиг-Холь хариус созревает в возрасте 4+ и старше. У самок в возрасте 5+…7+ некоторые вителлогенные ооциты начинали резорбироваться, тогда как другие вступали в период накопления желтка при одновременной дегенерации постовуляторных фолликулов. Следовательно, такие самки отнерестились в текущем году и готовятся к нересту в следующем.

Анализ половых клеток на разных стадиях оогенеза показал (таблица 2), что у разновозрастных самок размеры ооцитов сходных фаз достоверно не различались ($p>0{,}05$) или варьировали незначительно.

Семенники у основной массы самцов находились во II стадии зрелости, а половые клетки были представлены сперматогониями; у части особей появлялись цисты со сперматоцитами. В гонадах большинства самцов присутствовали все типы клеток, но количество сперматоцитов II порядка с возрастом увеличивалось. У рыб в 2+…4+ в семенниках преобладали сперматоциты II порядка и сперматогонии Б-типа. В меньшем количестве присутствовали сперматоциты I порядка и сперматогонии А-типа. В возрасте 5+ и старше наибольшую долю половых клеток составляли сперматоциты II порядка (рис. 2), в семенных канальцах присутствовали группы остаточных спермиев от прошедшего нереста.

Таблица 1

Размерно-весовые показатели монгольского хариуса в оз. Хиндиктиг-Холь

Table 1

The size and weight parameters of the Mongolian grayling in the Hindiktig-Khol lake

Параметры	Пол	Возраст, лет			
		2+…3+	4+	5+	6+
Длина по Смитту, мм	♀	218,0 ± 3,44 208–230 7 экз.	250,4 ± 6,49 215–270 9 экз.	273,6 ± 3,31 256–300 11 экз.	285,0 ± 10,19 265–323 5 экз.
	♂	218,4 ± 9,87 190–247 5 экз.	248,8 ± 4,40 235–260 5 экз.	274,1 ± 4,90 255–292 9 экз.	286 1 экз.
Масса, г	♀	86,0 ± 4,96 70–110 7 экз.	126,2 ± 8,64 82–160 9 экз.	159,5 ± 5,80 124–196 11 экз.	190,8 ± 20,46 142–266 5 экз.
	♂	88,4 ± 10,98 54–106 5 экз.	128,8 ± 5,78 110–142 5 экз.	156,7 ± 7,81 122–192 9 экз.	202 1 экз.

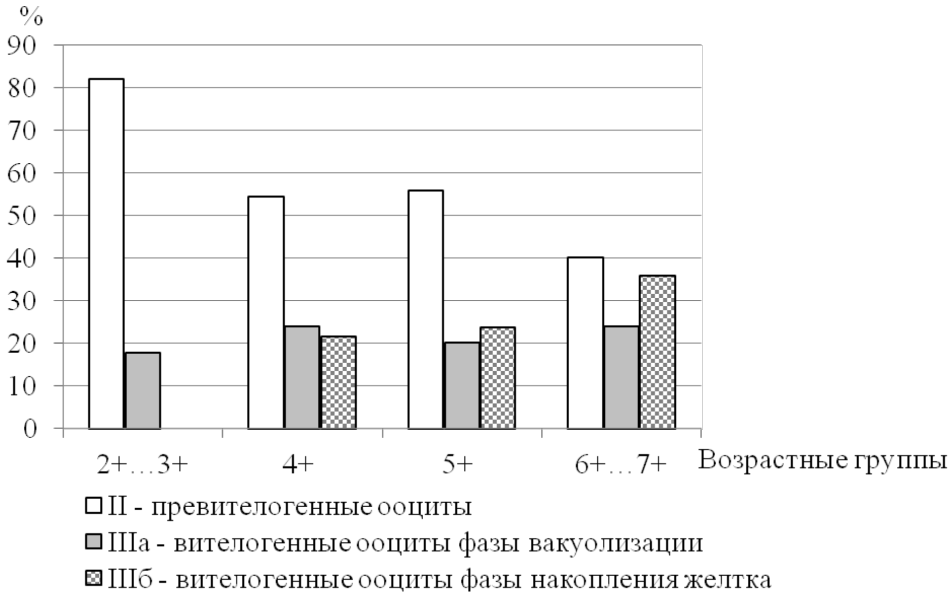

Рис. 1. Соотношение (%) фаз ооцитов у разных возрастных групп монгольского хариуса

Fig. 1. The % ratio of oocytes phases in different age groups of the Mongolian grayling

Таблица 2

Генеративные показатели разновозрастных групп монгольского хариуса

Table 2

The generative indicators of different age groups of the Mongolian grayling

Показатели	Возраст, лет				
	2+…3+		6+…7+		
	Превителло-генные ооциты	Вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы	Превителло-генные ооциты	Вителлогенные ооциты	
				Фазы вакуолизации цитоплазмы	Фазы накопления желтка
Диаметр ооцитов	258,2 ± 7,56 240–273	494,9 ± 10,28 485–505	271,4 ± 2,11 266–275	454,2 ± 31,55 423–486	638,8 ± 47,14 533–745
Диаметр ядер	105,3 ± 1,68 101–109	179,7 ± 13,52 166–193	107,3 ± 2,52 103–112	151,0 ± 6,77 144–158	200,4 ± 9,42 184–226

Примечание: В каждой возрастной группе по 4 особи

Note: Each age group includes 4 species

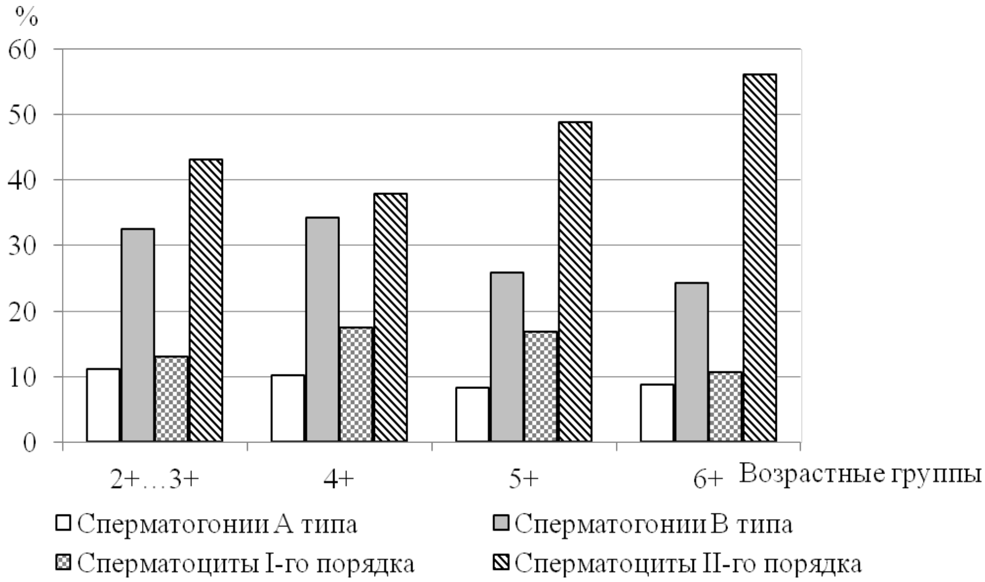

Рис. 2. Соотношение (%) половых клеток в семенниках монгольского хариуса

Fig. 2. The % ratio of germ cells in the testes of the Mongolian grayling

Обсуждение

В настоящем исследовании представлено описание репродукционного потенциала монгольского хариуса в олиготрофном оз. Хиндиктиг-Холь.

Согласно ранее выполненным исследованиям [5; 12], представленная в оз. Хиндиктиг-Холь «бентосоядная» форма монгольского хариуса по размерным показателям вполне сопоставима с особями из других водоемов [7; 13].

В размерных характеристиках ооцитов монгольского хариуса явных различий с ооцитами байкальского хариуса [4] нами не наблюдалось. По аналогии с исследованиями состояния репродуктивной системы и жаберного аппарата сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна [9-11], можно считать, что монгольский хариус успешно освоил экстремальные условия оз. Хиндиктиг-Холь. Так, у большинства самок гонады находились в III стадии зрелости, в которых вителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы являлись старшей генерацией половых клеток. Очередной пул клеток во всех возрастных группах был представлен превителлогенными ооцитами; они же в своем большинстве присутствовали у отнерестившихся и пропускавших очередной нерест особей. У части самок в возрастных группах 4+…7+, по сравнению с трех- и четырехлетними особями, число вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы значительно возрастало. Существенное различие соотношения ооцитов разных фаз в разных возрастных группах может свидетельствовать о том, что в данном озере хариус созревает в возрасте 4+ и старше. У самок в возрасте 5+…7+ некоторые вителлогенные ооциты начинали резорбироваться, но основная масса половых клеток приступала к накоплению желтка.

У большей части самцов семенники пребывали во II стадии зрелости, а половые клетки были представлены сперматогониями. В гонадах остальных самцов присутствовали все типы клеток. В возрастной группе 2+…3+ наблюдалось преобладание сперматоцитов II-го порядка и сперматогониев В типа, что свидетельствовало о высокой вероятности этих особей отнереститься в следующем нерестовом сезоне, т. е. самцы созревали на год раньше самок. У некоторых рыб старших возрастных групп, находящихся в посленерестовом состоянии и готовящихся к очередному нересту, в просветах семенных канальцев наблюдались остаточные спермии. В целом в развитии гонад каких-либо существенные отклонения отсутствовали.

Заключение

Подводя итоги настоящего исследования, отметим, что самки «бентосоядной» формы монгольского хариуса в олиготрофном озере Хиндиктиг-Холь созревают в возрасте 4+, а пик нерестовой активности наблюдается в 5+. Состояние внутренних органов у рыб этой популяции не несет в себе признаков токсического стресса, но отражает физиологические процессы, сопутствующие нормальному гаметогенезу.

Таким образом, можно считать, что, несмотря на экстремально низкие температуры воды на протяжении всего года и короткого нагульного периода, внутренние органы монгольского хариуса находится в приемлемом состоянии, обеспечивающем активное освоение данного водоема.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баасанжав Г. 1988. К изучению хариусов водоемов реки Кобдо / Г. Баасанжав, Ю. Ю. Дгебуадзе, В. И. Лапин // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии / И. А. Губанов, Н. И. Дорофеюк, В. М. Неронов (ред.). Пущино: Научный центр биологических исследований АН СССР в Пущине. С. 319-330.
2. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л. С. Берг. М.-Л.: АН СССР, 1948. Ч. 1. 468 с.
3. Гундризер А. Н. 1966. О нахождении монгольского хариуса *Thymallus brevirostris* Kessler в водоемах СССР // Вопросы ихтиологии. Т. 6. № 4. С. 638-647.
4. Зайцева А. Н. Сравнительный анализ роста ооцитов у двух форм байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* (Thymallidae) / А. Н. Зайцева, Н. С. Смирнова-Залуми, Н. И. Захарова // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50. №4. С. 541-547.
5. Книжин И. Б. Хариусы (Thymallidae) водоемов западной Монголии: морфологическое и генетическое разнообразие / И. Б. Книжин, С. Д. Вайс, Б. Э. Богданов, Т. Копун, О. В. Музалевская // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48. № 6. С. 745-766.
6. Микодина Е. В. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы / Е. В. Микодина и др. М.: ВНИРО, 2009. 112 с.
7. Рыбы Монгольской Народной Республики / под ред. М. И. Шатуновского. М.: Наука, 1983. 277 с.

8. Световидов А. Н. Европейско-азиатские хариусы (genus *Thymallus* Cuvier) / Световидов А. Н. // Труды Зоологического института АН СССР. 1936. Т. 3. С. 183-301.
9. Селюков А. Г. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. I. Половые циклы пеляди *Coregonus peled* / А. Г. Селюков // Вопросы ихтиологии. 2002. Т. 42. № 1. С. 85-92.
10. Селюков А. Г. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. II. Половые циклы муксуна *Coregonus muksun* / А. Г. Селюков // Вопросы ихтиологии. 2002. Т. 42. № 2. С. 225-235.
11. Селюков А. Г. Состояние гонад у лососевидных рыб в субарктических озерах Ямала и Гыдана / А. Г. Селюков, Л. А. Шуман, И. С. Некрасов // Вестник Тюменского государственного университета. Медико-биологические науки. 2012. № 6. С. 31-40.
12. Слынько Ю. В. К вопросу о внутривидовых формах монгольского хариуса (*Thymallus brevirostris* Kessl.) озера Хотон Нур (Западная Монголия) / Ю. В. Слынько, Б. Мендсайхан, А. Н. Касьянов // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50. №1. С. 32-41.
13. Тугарина П. Я. 1972. Монгольский хариус *Thymallus brevirostris* Kessler бассейна р. Дзабхан / П. Я. Тугарина, А. Дашидоржи // Вопросы ихтиологии. Т. 12. № 5. С. 843-856.
14. Kessler K. Beitrage zur Ichthyologie von Central-Asien / K. Kessler // Mélanges biologiques tirés du Bulletin de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. 1879. Vol. 10. Pp. 233-272.
15. Koskinen M. T. Mitochondrial and Nuclear DNA Phylogeography of *Thymallus* spp. (Grayling) Provides Evidence of Ice-Age Mediated Environmental Perturbations in the World's Oldest Body of Freshwater, Lake Baikal / M. T. Koskinen, I. Knizhin, C. R. Primmer et al. // Molecular Ecology. 2002. Vol. 11. Pp. 2599-2611.
16. Weiss S. Secondary Contact between Two Divergent Lineages of Grayling *Thymallus* in the Lower Enisey Basin and Its Taxonomic Implications / S. Weiss, I. Knizhin, V. Romanov, T. Kopun // Journal of Fish Biology. 2007. Vol. 71. Suppl. C. Pp. 371-386.

Innokentii S. NEKRASOV[1]
Alexander G. SELYUKOV[2]

REPRODUCTIVE POTENTIAL OF THE LAKE FORM OF THE MONGOLIAN GRAYLING *THYMALLUS BREVIROSTRIS* (KESSLER, 1879)[1]

[1] Instructor, Department of Zoology
and Evolution Ecology of Animals,
Tyumen State University
innok373@mail.ru

[2] Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Zoology
and Evolution Ecology of Animals,
Tyumen State University
ags-bios@yandex.ru

Abstract

The article provides the dimensional and weight characteristic of a lake (benthophagic) form of the Mongolian grayling in a mountain cold water reservoir of Tuva. The reproductive potential of a grayling is studied. It is established that the females mature at the age of 4+, and the peak of spawning activity is observed in 5+. The males mature a year before females. In ovaries of the sexually mature fishes during the summer period, the senior generation of gametes is the cytoplasm vakuolization phase of oocytes; the next generations are represented by numerous previtellogenous oocytes; an insignificant part of females passes the next spawning season. In the testis a wave of spermatogenesis passes.

Keywords

Gonads, Mongolian grayling, histology.

DOI: 10.21684/2411-7927-2016-2-4-57-67

[1] The research has been carried out with the financial help of the Russian Foundation for Basic Research in terms of the project no 16-34-00272 mol_a.

Citation: Nekrasov I. S., Selyukov A. G. 2016. "Reproductive Potential of the Lake Form of the Mongolian Grayling *Thymallus brevirostris* (Kessler, 1879)". Tyumen State University Herald. Natural Resource Use and Ecology, vol. 2, no 4, pp. 57-67.
DOI: 10.21684/2411-7927-2016-2-4-57-67

REFERENCES

1. Baasanzhav G., Dgebuadze Yu. Yu., Lapin V. I. 1988. “K izucheniyu khariusov vodoemov reki Kobdo” [For Studies of Grayling in the Kobdo River Basin]. In: Gubanov I. A., Dorofeyuk N. I., Neronov V. M. (eds). 1988. Prirodnye usloviya, rastitelnyy pokrov i zhivotnyy mir Mongolii, pp. 319-330. Pushchino: Scientific Center of Biological Research of the USSR in Pushchino.
2. Berg L. S. 1948. Ryby presnykh vod SSSR i sopredelnykh stran [Freshwater Fish of the USSR and Adjacent Countries], part 1. Moscow, Leningrad: AN SSSR.
3. Gundrizer A. N. 1966. “O nakhozhdenii mongolskogo khariusa *Thymallus brevirostris* Kessler v vodoemakh SSSR” [Finding the Mongolian grayling *Thymallus brevirostris* Kessler in the reservoirs of the USSR]. Voprosi ikhtiologii, vol. 6, no 4, pp. 638-647.
4. Kessler K. 1879. “Beitrage zur Ichthyologie von Central-Asien.” Mélanges biologiques tirés du Bulletin de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg, vol. 10, pp. 233-272.
5. Knizhin I. B., Vays S. D., Bogdanov B. E., Kopun T., Muzalevskaya O. V. 2008. “Khariusy (Thymallidae) vodoemov zapadnoy Mongolii: morfologicheskoe i geneticheskoe raznoobrazie” [The Graylings (Thymallidae) of the Western Mongolia Reservoirs: Morphological and Genetic Diversity]. Voprosy ikhtiologii, vol. 48, no 6, pp. 745-766.
6. Koskinen M. T., Knizhin I., Primmer C. R. et al. 2002. “Mitochondrial and Nuclear DNA Phylogeography of *Thymallus* spp. (Grayling) Provides Evidence of Ice-Age Mediated Environmental Perturbations in the World’s Oldest Body of Freshwater, Lake Baikal.” Molecular Ecology, vol. 11, pp. 2599-2611.
7. Mikodina E. V. et al. 2009. Gistologiya dlya ikhtiologov: Opyt i sovety [Histology for Ichthyologists: The Experience and Advice]. Moscow: VNIRO.
8. Selyukov A. G. 2002. “Reproduktivnaya sistema sigovykh ryb (Coregonidae, Salmoniformes) kak indikator sostoyaniya ekosistemy Obi. I. Polovye tsikly pelyadi *Coregonus peled* ” [Reproductive System of the Whitefish (Coregonidae, Salmoniformes) as an Indicator of the Ob Ecosystem. I. Sexual Cycles of *Coregonus peled*]. Voprosi ikhtiologii, vol. 42, no 1, pp. 85-92.
9. Selyukov A. G. 2002. “Reproduktivnaya sistema sigovykh ryb (Coregonidae, Salmoniformes) kak indikator sostoyaniya ekosistemy Obi. II. Polovye tsikly muksuna *Coregonus muksun*” [Reproductive System of the Whitefish (Coregonidae, Salmoniformes) as an Indicator of the Ob Ecosystem. I. Sexual Cycles of Whitefish *Coregonus muksun*]. Voprosi ikhtiologii, vol. 42, no 2, pp. 225-235.
10. Selyukov A. G., Shuman L. A., Nekrasov I. S. 2012. “Sostoyanie gonad u lososevidnykh ryb v subarkticheskikh ozerakh Yamala i Gydana” [The Status of Gonads of Salmonid Fish in Subarctic Lakes in Yamal and Gydan]. Tyumen State University Herald. Medical and Biological Sciences, no 6, pp. 31-40.
11. Shatunovskiy M. I. (ed.). 1983. Ryby Mongolskoy Narodnoy Respubliki [The Fish of Mongolian People’s Republic]. Moscow: Nauka.
12. Slynko Yu. V., Mendsaykhan B., Kasyanov A. N. 2010. “K voprosu o vnutrividovykh formakh mongolskogo khariusa (*Thymallus brevirostris* Kessl.) ozera Khoton Nur (Zapadnaya Mongoliya)” [On the Issue of Intraspecific Forms of Mongolian grayling

(*Thymallus brevirostris* Kessl.) of the Khoton Nur Lake (Western Mongolia)]. Voprosy ikhtiologii, vol. 50, no 1, pp. 32-41.

13. Svetovidov A. N. 1936. "Evropeysko-aziatskie khariusy (genus *Thymallus* Cuvier)" [Euro-Asian Grayling (Genus *Thymallus* Cuvier)]. Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR, vol. 3, pp. 183-301.
14. Tugarina P. Ya., Dashidorzhi A. 1972. "Mongolskiy kharius *Thymallus brevirostris* Kessler basseyna r. Dzabkhan" [Mongolian Grayling *Thymallus brevirostris* Kessler in the Dzabkhan River Basin]. Voprosy ikhtiologii, vol. 12, no 5, pp. 843-856.
15. Weiss S., Knizhin I., Romanov V., Kopun T. 2007. "Secondary Contact between Two Divergent Lineages of Grayling *Thymallus* in the Lower Enisey Basin and Its Taxonomic Implications." Journal of Fish Biology, vol. 71, suppl. C, pp. 371-386.
16. Zaytseva A. N., Smirnova-Zalumi N. S., Zakharova N. I. 2010. "Sravnitelnyy analiz rosta ootsitov u dvukh form baykalskogo khariusa *Thymallus baicalensis* (Thymallidae)" [Comparative Analysis of the Growth of Oocytes in the Two Forms of Baikal Grayling *Thymallus baicalensis* (Thymallidae)]. Voprosy ikhtiologii, vol. 50, no 4, pp. 541-547.