

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ РЕДКИХ ВИДОВ РЫБ ФАУНЫ РЕКИ ЕНИСЕЙ

© 2015 г. В. А. Заделёнов

Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов,
Красноярск, 660097
E-mail: zadelenov58@mail.ru

Поступила в редакцию 24.04.2014 г.

За последние десятилетия в ихтиофауне бассейна реки Енисей произошли существенные изменения, связанные с антропогенным воздействием. Наиболее значимыми факторами явились зарегулирование стока рек в результате гидростроительства, проникновение в водоемы чужеродных видов, нерациональный промысел, загрязнение водоемов. *Ключевые слова:* сибирский осетр, стерлядь, таймень, ленок, нельма, валёк, тугун, речной сиг-пыжьян, чир.

Зарегулирование и создание крупных водохранилищ (общей площадью около 13 тыс. км²) на Енисее и его притоках привело к значительным нарушениям условий обитания и воспроизводства многих видов рыб, заметно изменило их ареалы, вызвало перестройки в структуре рыбных сообществ (Космаков и др., 2011).

Наряду с русловым регулированием существенное воздействие на обитателей водоемов оказывают промысел и загрязнение водотоков. Негативные изменения условий обитания туводных рыб и особенно условий нереста лососевидных (тайменя, ленка) наблюдаются в водотоках Красноярского края в результате золотодобычи, добычи песчано-гравийного материала, строительства мостовых переходов и т.д. (Заделёнов и др., 2001). При этом сукцессионные процессы в биоценозах после прекращения действия антропогенного фактора не приводят и не могут привести к восстановлению исходных ихтиоценозов. Весьма существенные перестройки ихтиоценозов и водных сообществ в целом происходят вследствие натурализации экзотов. В середине—конце 20-го столетия в водоемы края проникли горбуша, микижа, сазан, лещ, судак, ранее здесь не обитавшие (Куклин, 1999). Расселение леща по всему бассейну реки создает серьёзные проблемы для рыб-

аборигенов, в первую очередь для осетровых видов (Куклин, 1999; Заделёнов и др., 2008; Заделёнов, Долгих, 2009; Isaeva et al, 2013).

Необходимо отметить, что для промышленного рыболовства квоты на вылов ценных видов рыб распределяются среди многочисленных заготовителей (так, в 2013 г. в зоне деятельности Енисейского территориального управления Росрыболовства их было 259) и малыми объемами (менее 1 т на отдельный вид). После использования квоты рыбаки прекращают лов или скрывают выловленную рыбу, в том и другом случае объективность информации искажается. Кроме того, официальные статистические данные по уловам ценных видов рыб в значительной степени занижены относительно фактического вылова. Некоторые виды рыб, пользующиеся повышенным спросом, стали за последние 30 лет в бассейне р. Енисей уже редкими. К ним относятся: сибирский осетр, стерлядь, таймень, ленок, нельма, валёк, тугун, речной сиг-пыжьян, чир (Заделёнов, 2011).

СЕМЕЙСТВО ОСЕТРОВЫХ ACIPENSERIDAE

Запасы сибирских осетровых рыб необходимо рассматривать как составную часть общего осетрового хозяйства России.

В то же время они уникальны, поскольку являются чисто пресноводными формами и нигде больше в мире не встречаются. Наиболее массовым представителем осетровых рыб Сибири является сибирский осетр.

Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt, 1869 широко распространен во всех крупных реках Сибири: от Оби на западе до Колымы — на востоке.

Сибирский осетр, имеющий наиболее широкую среди других осетровых область распространения, удаленную от исторического центра ареала этой группы видов, обладает комплексом специфических адаптаций, включающим следующее: повышенную по сравнению с другими видами осетровых эврифагию, эвритермность, более высокий уровень энергетических запасов, высокую лабильность соотношения соматического роста и генеративного обмена и, соответственно, темпа роста, размеров, возраста созревания и плодовитости, а также соотношения продолжительности жизни самцов и самок в зависимости от обеспеченности пищей; более эффективное расходование желтка в эмбриональном и постэмбриональном периодах развития; ускоренное постэмбриональное развитие с практически полным отсутствием периода питания в толще воды. Эти адаптации позволили виду освоить не только бореальные, но и арктические водоемы.

Темп роста осетра на протяжении жизни непостоянен. Наиболее высок он в первые годы жизни (Курбатский и др., 2009). Несмотря на продолжительный перерыв в питании (до полугода), осетр относится к наиболее быстро растущим и самым крупным рыбам на Енисее. Известен достоверный случай поимки в дельте в 1960-х гг. осетра массой 124 кг (остальные параметры рыбы не были определены). Подлесный (1958) отмечал поимку в дельте осетра массой 101 кг в возрасте 65 лет. В декабре 2004 г. в дельте Енисея добыта самка осетра массой 90 кг в возрасте 81 год, ее абсолютная длина достигала 2,24 м.

У осетров, принадлежащих одному поколению, наблюдаются значительные ко-

лебания размеров. Рыбы в возрасте 6+ могут иметь абсолютную длину от 0,52 до 0,76 м, массу от 0,5 до 1,9 кг, в 22+ — соответственно 0,91—1,50 м и 3,8—16,0 кг (Подлесный, 1958). Растут поколения енисейского осетра, народившиеся в разные годы, по-разному. Так, рыбы в возрасте 16+ в 1947 г. имели массу (в среднем) 4,7 кг, в 1960—3,3, в 1964—2,3, в 2000—3,5 кг; в возрасте 20+ — соответственно 6,3, 6,0, 5,4 и 4,9 кг; в возрасте 25+ — 8,2, 9,0, 7,2 и 7,1 кг; в возрасте 35+ — 11,1, 18,1, 12,6 и 14,0 кг (Михалев, 1967).

По фондовым материалам ФГБНУ «НИИЭРВ» сибирский осетр из р. Ангара в возрасте 7+ лет достигал массы 3,3 кг (23 экз.), в 20+ лет — 11,0 (2 экз.), в 33+ лет — 11,3 кг (1 экз.).

Самки сибирского осетра енисейской популяции созревают в возрасте 19+—23+ (первый нерест после подъема в реку и зимовки происходит в полные 20—24 года) при длине тела 0,85—1,0 м и массе 4,5—8,0 кг. В течение жизни потенциально самка участвует в нересте неоднократно. По мнению Михалёвых (Михалёв, Михалёва, 1999), промежуток между двумя последовательными нерестами составляет не менее 5—6 лет, из них только на миграции, зимовку в районе нерестилищ и нерест тратится полтора года (два лета и зима).

Самцы созревают на 2—3 года раньше самок при длине от 0,75 м и массе тела не менее 3 кг. Они участвуют в нересте чаще и поэтому в нерестовом стаде по численности преобладают.

Абсолютная индивидуальная плодовитость осетра колеблется от 51 до 714 тыс. икринок, для периода 1947—1988 гг. в среднем 181 ± 5 тыс. икринок, в 1989—1998 гг. в среднем ниже — 146 ± 3 тыс. икринок (Михалев, 1967).

Промышленный лов осетра начался с развитием пароходного сообщения на Енисее — в конце XIX в., когда вывоз его из низовьев достиг 75—150 т (в пересчете на сырец). Наиболее интенсивная эксплуатация его промысловых запасов началась в 1930-х

гг., во время освоения Арктики. После максимума добычи в 1934 г. (504 т) уловы начали падать и даже в 1942–1945 гг., когда в низовьях было занято ловом рыбы более 6 тыс. человек, они не превысили 200 т. С 1947 по 1953 гг. на Енисее действовал первый запрет на лов осетра. Высокий уровень добычи осетра, наблюдаемый в 1955–1959 гг., обусловлен в основном улучшением материально-технической базы (моторы, капроновые сети, а также хорошие заработки и повышение квалификации рыбаков), а не накоплением промысловых запасов за слишком короткий срок действия запрета. Вводимые с 1960 г. жесткие ограничения объемов лова не дали желаемого результата, и с 1971 г. введен новый запрет «до восстановления запасов». Положительные результаты этого запрета начали сказываться к 1985 г. (увеличение значений основных показателей состояния популяции — численности, доли созревающих самок и др.), но возрастающее несанкционированное изъятие осетра, особенно в реке, не замедлило проявиться. С 1988 г. по настоящее время понижаются эффективность лова и доля самок, готовых к нересту. С 1998 г. введен третий запрет промыслового лова осетра на Енисее.

Нерестилища енисейской популяции сибирского осетра находятся на участке реки от устья р. Курейка до с. Атаманово (845–2324 км от устья), лучшими считаются нерестилища на участке Ворогово–Сумароково (1509–1630 км от устья), примыкающие к устью р. Подкаменная Тунгуска. Подъем длится практически все лето, после зимовки на «ямах» осетр нерестует в июне–июле на песчано-галечниковых и галечниковых грунтах на глубине 4–8 м при скорости течения 2–4 км/ч при температуре воды 8,5°C (до 24°C).

Относительная численность поколений (урожайность) сибирского осетра р. Енисей зависит от множества причин (например, от числа пришедших на нерест производителей, их плодовитости, масштаба несанкционированного лова на нерестилищах и т.п.), в том числе и от условий, при которых

протекает нерест, развитие икры и первые дни и недели жизни народившегося потомства. Выяснено, что урожайность поколений зависит от уровня воды в период нереста и после него. К оптимуму близки средние значения уровней. Наиболее сильное влияние имеет уровень воды в июне (корреляционное отношение к относительной численности поколений равно 0,7), сентябре (0,6) и октябре (0,6), ниже — в мае, июле и августе (соответственно 0,5, 0,46 и 0,4) (Михалёв, 1967).

В 1990-е г. популяция сибирского осетра в Енисее испытала, пожалуй, наиболее сильный антропогенный пресс в форме незаконного вылова (браконьерства) за всю историю освоения Енисея. Это привело к тому, что численность воспроизводящей части популяции полупроходной формы осетра, ежегодно поднимающегося на нерест в реку, по сравнению с 1930-ми гг. снизилась с 1,2 до 0,2 млн экз. Причем, енисейское стадо осетра уже на 51% состоит из впервые созревающих рыб, что нехарактерно для рыб с длительным жизненным циклом (1947 г. — 30%, 1960 г. — 40%) (Михалёв, 1967; Курбатский и др., 2009).

За последнее десятилетие из уловов исчезли особи, достигающие длины 1,4–1,6 м, их доля в 2006–2008 гг. не превышала 0,5%. Доля особей длиной 1,2 м (повторно созревающих) также продолжает уменьшаться: если в 1980-е гг. для самок она составляла 58,7%, для самцов — 45,6%, то в 2010-х упала до 23,6 и 9,3% соответственно. Изменение размерной структуры стада сибирского осетра в Енисее свидетельствует о том, что уровень естественного воспроизводства на протяжении последних тридцати лет неуклонно снижался из-за уменьшения доли крупных особей, так как плодовитость осетра положительно коррелирует с его массой (Михалёв, Михалёва, 1999; Заделёнов, 2002).

Стерлядь *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758 в р. Енисей ранее встречалась по всему среднему и нижнему течению реки, включая ряд крупных притоков, таких как Ангара, Подкаменная и Нижняя Тунгуска, Сым (Хохлова, 1955). После зарегу-

лирования стока рек Енисей и Ангара ареал стерляди заметно сократился: в настоящее время она обитает в Енисее в основном на участке ниже устья Ангары, а также в некоторых притоках, впадающих в Красноярское и Саяно-Шушенское водохранилища. В настоящее время заметно сократилась численность стерляди в нижнем течении Ангары, а также на Енисее в пределах Казачинского и Енисейского районов, являвшихся ранее традиционными местами ее обитания (Хохлова, 1955; Заделёнов, 2004). Сведения о наличии стерляди в Нижней и Подкаменной Тунгусках отрывочны. Это связано с отсутствием промысла на этих реках и удаленностью их от основной транспортной магистрали региона — р. Енисей. Известно, что стерлядь в Тунгусках концентрируется вблизи крупных притоков, имеющих длину более 600 км (реки Виви, Тутончана и некоторые другие).

Хохлова (1955) разделяла енисейскую популяцию стерляди на две формы — быстро- и медленнорастущую, выделяя и промежуточную форму (среднерастущую). По мнению Михалёвых (Михалёв, Михалёва, 1999), в Енисее можно выделить только две формы стерляди — тупорылую, обитающую на каменистых и галечных грунтах и сравнительно быстром течении на всем протяжении реки, и длиннорылую, обитающую на мягких песчаных грунтах в некоторых протоках дельты Енисея. Стерлядь в условиях повышенных скоростей течения приобретает фенотип тупорылой формы и по внешнему облику напоминает осетра (Заделёнов, 2004, 2012).

По особенностям биологии стерлядь относится к типично речным рыбам: придерживается преимущественно участков реки с быстрым течением и галечно-песчаными грунтами, как правило, не совершает значительных миграций, нагул и нерест ее часто происходят на одних и тех же местах. Стерлядь зимует на «ямах» в русле р. Енисей и отдельных его притоках.

Нерестилища стерляди располагаются в местах нагула. Нерест происходит в конце мая—июне на галечных грунтах при

температуре воды 8°C и выше. На нерестилищах в районе Сумароково преобладают зрелые самцы, по числу их может быть в 12 раз больше, чем зрелых самок. По Заделёнову (2004), самцы стерляди созревают в возрасте 6—8 лет, самки — в возрасте 9—13 лет. После достижения размеров массовой половой зрелости наряду со зрелыми особями встречаются рыбы со второй стадией зрелости, которые явно пропускают нерест. Показано, что промежутки между двумя последовательными нерестами у самцов составляют не менее 2—3 лет, у самок — не менее 4 лет (Ольшанская, 1959; Заделёнов, 2005).

Нерест стерляди в Енисее происходит с конца мая до третьей декады июня на галечных и каменистых грунтах при температуре воды от 8,0 до 22,9°C (Хохлова, 1955; Заделёнов, 2004). Нерестилища, как правило, находятся ближе к фарватеру, где выше скорость течения. По данным Хохловой (1955) и Заделёнова (2004), нерест стерляди происходит на одну—две недели раньше, чем у осетра. Плодовитость енисейской стерляди колеблется от 20 до 98 тыс. икринок, средняя — 36,9 тыс. икры. По данным Михалёвых (Михалёв, Михалёва, 1999), средняя плодовитость стерляди составляет 45,4±1,6 тыс. икринок. В 1994 г. вблизи пос. Сумароково отловили самку массой 8,5 кг, от которой получили 153 тыс. икринок (Заделёнов, 2004).

Роль стерляди в рыбном промысле на Енисее всегда была невелика, ее доля в годовом улове, как правило, не превышала 1%. Максимальные уловы (до 160 т) регистрировались в 1942—1945 гг. Гораздо больше вылавливалось стерляди в р. Ангара. В 1920-х гг. только в Ангаре в пределах Красноярского края добывали до 1300 т стерляди, с 1962 г. вылов настолько сократился, что промысловой статистикой не регистрировался.

С 1998 г. промысел стерляди запрещен по всему бассейну Енисея. До введения запрета меры по регулированию промысла стерляди ограничивались последовательными запретами применения самоловов, лова на зимовальных ямах, лова плавными сетями,

ограничением минимальной промысловой меры и ячеи в сетях, сроками и местами лова и лимитированием объемов добычи.

Размерный состав стерляди в уловах нагульного стада в 1991–2005 гг. показывает, что число крупных рыб (не только самок, но и самцов) от года к году снижается. В результате уменьшения доли повторно нерестующих самок (рыбы длиной от 0,6 м) уровень воспроизводства енисейской стерляди снизился. Так, доля самок длиной более 0,61 м в 1991 г. достигла 54,6%, а уже в 2005 г. — 46,9%. В сочетании с понижением плотности распределения рыб на нагульных площадях это явление свидетельствует о том, что промысловая нагрузка на популяцию была в предзапретный период (до 1998 г.) чрезмерной. Численность воспроизводящей части популяции в настоящее время ниже не менее чем в 2,5 раза по сравнению с 1950-ми гг.

С учетом указанных обстоятельств состояние запасов сибирских осетровых в бассейне Енисея и уровень их естественного воспроизводства следует охарактеризовать как весьма напряженные.

СЕМЕЙСТВО ЛОСОСЕВЫХ SALMONIDAE

Таймень *Nucho taimen* (Pallas, 1773)

является самым крупным представителем семейства лососевых в водоемах Красноярского края, Республик Хакасия и Тыва. Его ареал в водных объектах региона — бассейны рек Обь, Енисей, Пясины, Хатанга, Лена, обычные места обитания — горные и предгорные реки и озера (Берг, 1948; Разнообразие рыб Таймыра, 1999; Атлас пресноводных рыб, 2002; Заделёнов, 2003, 2007).

В специальной литературе вопрос о статусе тайменя, населяющего сибирские реки, не обсуждался. По мнению Павлова с соавторами (Разнообразие рыб Таймыра, 1999) и Дорофеевой (Атлас пресноводных рыб, 2002; Рыбы в заповедниках России, 2010), подвидов у тайменя в пределах ареала нет.

Подлесный (1958), а затем Романов (2004) отмечают, что таймень из бассейна Енисея имеет малое число чешуи в боковой линии, не типичное для этого вида (Берг, 1948).

Таймень характеризуется быстрым ростом. В притоках Енисея (реки Агул, Ангара, Большой Пит, Маковская, Курейка, П. Тунгуска, Турухан и др.) вылавливали рыб в возрасте от 1+ до 36+ лет длиной тела 0,20–1,44 м и массой 0,09–28,3 кг (Подлесный, 1958; Головкин, 1971; Мамонтов, 1977; Заделёнов и др., 2001, 2003). Во всех водотоках бассейна Енисея отмечена неравномерность роста тайменя в одних возрастных группах: масса рыб может отличаться не менее чем в три раза (Попов, 1983; Заделёнов, 2003). Показано, что размеры тайменя во многом зависят от размера водного объекта. Так, самые крупные таймени отмечаются в р. Енисей (Заделёнов и др., 2001; Заделёнов, Шадрин, 2003) в районах миграций полупроходных сиговых рыб. Заделёнов и соавторы (2001) описали тайменя длиной 1,8 м и массой 76 кг, отловленного в районе деревни Сумароково — места нереста омуля, нельмы и ряпушки. Очевидно, рост тайменя зависит от местоположения водного объекта, его кормности и ряда других факторов (Заделёнов, 2007).

Предельный возраст тайменя не превышает 30–40 лет. Но имеются данные, что таймень доживает и до более преклонного возраста — 55–60 лет (Подлесный, 1958).

По данным ряда исследователей тайменя, в бассейне р. Енисей рыба достигает половой зрелости в разное время — с 5 до 9 лет при достижении длины и массы тела выше соответственно 0,51 м и 2,4 кг (Мамонтов, 1977; Заделёнов, Шадрин, 2003).

Нерестится таймень в конце апреля — июне. Сроки нереста зависят, главным образом, от температуры воды. О возможном начале икромета свидетельствует прогрев воды выше 7,0°C на спаде весеннего половодья. Обычные нерестилища тайменя — галечные перекаты малых речек.

Индивидуальная абсолютная плодовитость тайменя в бассейне Енисея неве-

лика и составляет от 6 до 22 тыс. икринок, относительная — от 1,68 до 2,03 икринок (Подлесный, 1958; Мамонтов, 1977; Заделёнов, 2007).

Ленок *Brachymistax lenok* (Pallas, 1773). Ареал этого вида в Красноярском крае связан с водоемами горного и предгорного характера. Он водится в Белом и Черном Июсах, верховьях Чулыма (бассейн р. Обь). В бассейне Енисея — это обычная рыба, которая обитает в его верховьях, притоках Саяно-Шушенского и правобережных реках Красноярского водохранилища. Ниже Красноярска ленок встречается только в правобережных притоках, в самом Енисее он довольно редок, нижняя граница его расселения — район города Игарка.

Рыба средней величины, обычно достигает массы 8 кг, чаще встречаются экземпляры от 1 до 3 кг. У ленка, вероятно, главный фактор, ограничивающий его размеры, — кормовая база.

Созревает ленок на 5–7-м году жизни при достижении длины > 35 см и массы > 600 г. Особи старше 15-летнего возраста в бассейне Енисея не отмечены.

Нерестится ленок в мае–июне. Сроки нереста зависят от температуры воды и ее чистоты. Обычно нерест начинается только после осветления паводковых вод. Температура, при которой происходит нерест, составляет от 3 до 9°C (Смолянов, 1961; Кифа, 1975; Заделёнов и др., 2013).

Нерестилища ленка — галечные плесы и перекаты притоков с глубиной от 0,1 до 0,7 м. Скорость течения на нерестилищах составляет 0,8–1,2 м/с. Как и таймень, ленок закапывает икру в грунт, иногда на глубину до 0,3–0,4 м. В то же время имеются сведения, что ленок не делает нерестовых бугров (Смолянов, 1961). Средние значения плодовитости у ленка бассейна р. Агул следующие: индивидуальная абсолютная плодовитость — 3420 ± 230 икринок, индивидуальная относительная плодовитость — $3,85 \pm 0,18$ икринок на 1 г массы тела (Заделёнов и др., 2013). Развитие икры в «бугре» продолжается около двух недель. Примерно такое же

время выклюнувшиеся личинки существуют за счет желточного мешка. Первоначальной пищей малька служат мелкие водные организмы и их личинки. Молодь ленка держится стайками вблизи берега или на мелких перекатах. Осенью мальки вырастают до 90–100 мм в длину.

СЕМЕЙСТВО СИГОВЫХ COREGONIDAE

Нельма *Stenodus leucichthys nelma* (Güldenstädt, 1772). Вовк (1948) и Подлесный (1958) полагали, что в р. Енисей нельма представлена двумя экологическими формами — жилой и полупроходной, слабо различающимися в морфологическом отношении. Жилая нельма постоянно обитает на речных участках, известна в ряде крупных притоков Енисея — реках П. и Н. Тунгуска, Курейка, Хантайка и других. В реках Яра и Танама, пойменных озерах левобережной дельты Енисея встречается молодь нельмы, взрослая нельма в них не обитает. Жилая форма от полупроходной отличается быстрым ростом и более ранним созреванием.

Полупроходная нельма нагуливается в низовьях Енисея (дельте, губе и прибрежной части залива), для нереста поднимается вверх по реке на расстояние до 1,5 тыс. км (и более) от мест нагула. Сроки и места нереста жилой и полупроходной форм совпадают, основные нерестилища расположены на участке Ворогово–Сумароково. По численности полупроходная форма значительно превосходит жилую, жизненный цикл которой, очевидно, менее продолжителен. Нерестовая миграция полупроходной нельмы из низовьев Енисея начинается после распаления льда, максимум хода в районе г. Дудинка наблюдается во второй–третьей декадах июля, нерестилищ (д. Сумароково) производители достигают спустя 2,0–2,5 месяца — в сентябре–начале октября.

Накопленная к настоящему времени информация по исследованию ихтиофауны бассейна р. Енисей позволяет предположить наличие более сложной структуры

стада нельмы этого бассейна (Гайденок и др., 2008; Isaeva et al, 2008). Нельма, обитающая в р. Енисей, представлена несколькими (по крайней мере, тремя) популяциями (или жилыми формами), которые отличаются друг от друга как по морфологическим, так и по генетическим признакам (Исаева и др., 2012).

Половое созревание нельмы довольно позднее, самцы впервые становятся половозрелыми в возрасте 5–6 лет при достижении длины 0,51 м и массы 2,0 кг, самки — в 8–9 лет при длине 0,71 м и массе 4,5 кг. Эти показатели характерны для жилой формы, так как в низовьях Енисея не встречаются зрелые самцы длиной менее 0,68 м (масса 3,2 кг) и самки длиной меньше 0,80 м. Массовое созревание полупроходной нельмы происходит у самок в возрасте 16–18 лет, у самцов — 14–16 лет. Зрелые самки значительно превосходят одновозрастных самцов по длине (в среднем на 50–120 мм) и массе тела (на 2,0–3,5 кг).

Нерестовое стадо нельмы включает производителей 17–22 генераций, по структуре относится к третьему типу нерестовых популяций (преобладает остаток) (Монастырский, 1949). Основу нерестового стада составляют самцы длиной 0,75–0,9 м в возрасте 14–19 лет и самки размером 0,87–1,02 м в возрасте 17–22 лет.

Индивидуальная абсолютная плодовитость нельмы, по обобщенным материалам 1977–1982 гг., колеблется от 53 до 416 тыс. икринок, она функционально зависит от длины и массы тела самок (Куклин, Лопатин, 1983). По материалам 1994–1996 гг., плодовитость нельмы колеблется от 130 тыс. (длина самки 0,8 м) до 395 тыс. (длина самки 1,1 м) икринок (Заделёнов, 1999). В 2006–2008 гг. величина этого показателя составила от 70 до 249 тыс. икринок (в среднем — 150 тыс.). Относительная плодовитость нельмы в среднем составляет 23–25 икринок на 1 г массы тела. Масса икринок у нельмы изменяется от 6–7 мг в начале хода до 11–13 мг — в конце. Для оценки уровня воспроизводства популяции нельмы в раз-

личные годы был произведен расчет количества производителей на нерестилищах, расположенных выше д. Сумароково, и общего фонда икры (Заделёнов, 1999; Белов, Заделёнов, 2010).

Полученные результаты показали стабильный уровень воспроизводства в 1970–1990-х гг., в начале XXI в. отмечается снижение числа производителей на подходе к нерестилищам и, как следствие, уменьшение общего фонда икры.

В статистике промысловых уловов на Енисее нельма отмечается с конца XIX столетия; ее уловы в то время не превышали 15 т. К концу дореволюционного периода вылов возрос до 24 т (Вовк, 1948). В довоенные годы XX в. максимальные уловы зарегистрированы в 1937 г. — 126 т. Промысел нельмы основывался на облове нерестовой части популяции во время миграции (на подъеме и скате рыбы), в это время отлавливали 75–80% от общей добычи, при этом на нерестилищах — 10–12% и на нагуле — 5–6%. Основу вылова составляли рыбы со средней длиной по Смитту 0,88–0,92 м (Вовк, 1948).

Добыча нельмы во время Великой отечественной войны была резко интенсифицирована. В это время правила рыболовства не выполнялись, нельма отлавливалась везде. Уловы достигли 171 т, в промысловый оборот были вовлечены молодые возрастные группы в возрасте 3–4 лет. В послевоенный период (1946–1955 гг.) уловы нельмы (при наличии той же производственной базы и числа рыбаков) снизились и составили в среднем около 85 т (Подлесный, 1958). С 1956 по 1970 гг. шло неуклонное снижение лова нельмы (до 9 т), вследствие чего в 1970 г. был введен запрет на специализированный лов этого вида в бассейне Енисея (Красиков, 1967; Андриенко и др., 1989). В то же время установленный запрет не ограничивал добычу нельмы в качестве прилова к другим видам, в основном к сиговым.

Таким образом, в 1970–1980-е гг. произошла смена промысловой стратегии — вылов, иначе прилов, нельмы стал базиро-

ваться на неполовозрелой части популяции, которая еще не принимала участия в нересте. «Новая промысловая политика» в отношении этого вида сразу сказалась на уловах: в 1980-е гг. годовой вылов составлял около 70 т, но уже с 1991 г. он постоянно сокращался, а в 1993–1994 гг. добыча упала до уровня менее 30 т. В то время сокращение вылова объяснялось общей тенденцией ухудшения организации промысла сиговых рыб в низовьях Енисея, вызванной развалом рыбной промышленности (Заделёнов, 1999). Тем не менее на нерестилищах (д. Сумароково) с 1980 по 1982 гг. доля самцов размером $< 0,75$ м (в возрасте младше 13 лет) сократилась в 1,5 раза, а крупных особей длиной $> 0,90$ м (старше 19 лет) увеличилась вдвое. За этот же период доля самок размером < 87 см (младше 16 лет) сократилась в 1,5 раза, а особей $> 1,02$ м (старше 22 лет) увеличилась в 1,6 раза. В 1994 г. в размерно-возрастной структуре нерестового стада стали заметны некоторые изменения. У самок возросла доля крупных ($> 1,02$ м) особей при практически неизменном числе рыб младших возрастов. У самцов при стабильном размерном составе наблюдалось увеличение доли особей в возрасте младше 14 лет и заметное уменьшение числа рыб старших (19–22 лет) возрастов (Заделёнов, 1999). То есть в промысловом стаде снизилась доля пополнения.

Влияние антропогенного фактора, не связанного с промысловым ловом, на численность и запасы нельмы отмечалось уже в 1980-х гг. Так, в работе Ивановой (1985), пожалуй, впервые прозвучало, что основными ограничивающими численность нельмы факторами являются антропогенные, которые проявляются в снижении чистоты воды и увеличении непромыслового изъятия рыбы.

В середине 1990-х гг. резко возросло незаконное изъятие полупроходных видов фауны Енисея, связанное с социальными преобразованиями в стране (Заделёнов, 1999). Основная часть мужского населения побережья Енисея, оставшись без средств существования, переключилась на «подножный корм», как правило, добычу рыбы. Из-

за высокой потребительской стоимости нельмы и ее доступности для промысла с каждым годом стали возрастать масштабы изъятия из популяции особей всех возрастов и в особенности зрелых производителей (Болотова, 2001; Лопатин, Заделёнов, 2006).

В настоящее время нельма отлавливается в низовьях Енисея в качестве прилова при добыче сиговых рыб. Уровень ее вылова неизвестен, так как создание многочисленных предприятий по промышленному лову рыбы на Енисее привело к полному развалу достоверной статистики. Кроме того, возросла и «утечка» рыбы из уловов. На нерестовых миграциях нельма длиной тела $> 0,75$ – $1,20$ м отлавливается в основном плавными сетями с размером ячеи 70–90 мм.

Наряду с сокращением уловов произошло и качественное изменение нерестового стада. Так, в 1994 г. длина нельмы в уловах составляла в среднем $0,86 \pm 0,04$ м, а в 2006 г. — $0,79 \pm 0,01$ м. Если в 1994 г. уловы состояли из рыб в возрасте от 5 до 29 лет, то в 2006 г. возрастной ряд был представлен рыбами в возрасте 7–20 лет. Большим «подспорьем» нелегальному сетному лову служит и проводимый лицензированный лов этого вида. Фактически этим мероприятием дан своего рода карт-бланш для частичного узаконивания орудий лова (плавные сети для использования в бассейне Енисея запрещены), добычи и вывоза рыбы с мест лова до потребителя. Кроме того, нельму стали отлавливать и орудиями лова, ранее не применяемыми. В уловах стала попадаться рыба с характерными шрамами, возникающими в результате схода нельмы с крючков-самоловов. Доля таких рыб составила от 2 (2006 г.) до 5% (2007 г.). Следует отметить, что в 1978–1982, 1994, 1996 гг. рыб со шрамами в уловах не регистрировали. Очевидно, что браконьерство приняло такие размеры, что практически все русло Енисея в пределах миграций нельмы заставлено этими ловушками.

Зарегулирование стока реки сыграло огромную роль в изменении обычных условий обитания рыб. Помимо прямого сокращения

ареала нельмы на Енисее произошло увеличение теплового стока воды в зимний период в связи с функционированием Красноярской ГЭС (Космаков и др., 1980; Космаков, 2001). Влияние «теплового загрязнения» инструментально прослеживается вплоть до устья р. Подкаменная Тунгуска (Космаков и др., 1980).

Известно, что сиговые рыбы весьма требовательны к однообразным условиям воспроизводства, протекающим в узком диапазоне температур, которые наступают в период осенней гомотермии (Кошелев, 1984). Основная стратегия размножения сиговых рыб, по мнению Решетникова (2001), направлена на то, чтобы вышедшие из икринки личинки могли найти корм и успеть подрасти.

В речных системах Восточной Сибири покатые миграции сиговых, в том числе и нельмы, наступают во время ледохода. Пик ската совпадает с резким и значительным увеличением расхода воды в реке (Шестаков, 1990).

Развитие икры всех сиговых рыб после ледостава проходит при температуре воды около 0°C. Скорость ее развития во время эмбриогенеза находится в прямой связи с температурой воды, которая в естественных системах меняется только в период от нереста до ледостава (Богданов, 1983). В естественных условиях время инкубации икры нельмы в Енисее Вовк (1948) определял в 180 сут. — от ледостава до распаления льда. Причем выклев и скат личинок, по его мнению, был приурочен именно к распалению льда, то есть ко времени подъема уровня воды в Енисее. Преждевременная инкубация икры, по мнению этого автора, приводила бы к неизбежной гибели личинки из-за отсутствия пищи для нее — зоопланктона. По мнению Грезе (1957), зоопланктон в русле Енисея как стабильно функционирующее сообщество не развивается. Основным «поставщиком» пищи молодежи (зоопланктон и микрозообентос) в весенний период в Енисее являются крупные левобережные притоки (Кас, Сым, Елогуй, Дубчес и др.), которые после перекрытия реки

распалются позднее, чем магистраль реки. Очевидно, что именно тепловое загрязнение Енисея в результате функционирования Красноярской ГЭС приводит к преждевременной инкубации сиговых рыб. При исследовании естественного размножения нельмы выяснилось, что основными факторами, которые определяют численность поколений и темп роста нельмы в первый год жизни, являются уровень и температурный режимы воды (Иванова, 1985). Известно, что при преждевременном выклеве часть личинок сиговых рыб имеет меньшую жизнеспособность (Богданов, 1983).

Енисейскими ихтиологами (Андриенко, 1985; Андриенко и др., 1989) установлено, что после перекрытия плотиной Красноярской ГЭС русла Енисея (1970—1980-е гг.) при стабильной интенсивности промысла произошло падение среднегодовой добычи всех полупроходных сиговых видов в 1,3—1,5 раза по сравнению с 1956—1970-ми гг., а также резкое снижение урожайности (в 2—3 раза) поколений начиная с генерации 1970 г. По их мнению, падение добычи рыбы явилось следствием прекращения пропусков паводковых вод Красноярской ГЭС и соответствующего снижения температуры в низовьях реки в весенний (май-июнь) период.

В этой связи необходимо отметить, что нерестилища нельмы на Енисее расположены в основном выше всех других полупроходных сиговых, т.е. негативное влияние руслового регулирования должно было сказаться в первую очередь на этом виде, о чем косвенно свидетельствует снижение доли нельмы в прилове в низовьях Енисея в начале-середине 1990-х гг. Как уже было сказано выше, в том районе отлавливалась именно мелкая, неполовозрелая нельма. Кроме того, в эти же годы и в уловах нерестового стада произошло сокращение доли впервые нерестующих рыб (Заделёнов, 1999).

Необходимо отметить, что кроме перечисленных факторов значительное влияние на воспроизводство сиговых рыб оказывает изменение осеннего ледового и термического режимов Енисея ниже плотины, которые

распространяются на значительную протяженность. По исследованиям Космакова с соавторами (2011), в зарегулированных условиях изменились сроки наступления ледовых явлений (шугохода и ледостава).

В 1960-х гг. Гидроэнергопроект и Красноярский УГМС проводили наблюдения за стоком льда во время осеннего шугохода (Ресурсы ..., 1973). За 25 дней шугохода у Енисейска проходило 60 млн м³ льда, за 24 дня у Подкаменной Тунгуски — 70,8 млн м³. При зарегулированном режиме количество льда, проходящего у Енисейска, возросло в два раза, у П. Тунгуски — на треть.

Площадь поверхности проток Вороговского многоостровья составляет 93,2 км². Если принять среднюю глубину проток за 1 м, то объемы воды и шуги становятся соразмерными, что может свидетельствовать о возможности забития русел шугой до дна. При этом нерестовый субстрат оказывается перекрытым ледяным материалом, который в первую очередь ограничивает доступ кислорода к икре, а во вторую — при подвижках может сдвинуть ее с субстрата в места с не подходящими для ее развития условиями. Кроме того, увеличенная продолжительность переохлаждения воды в реке, а также сокращения сроков ледостава должны сказаться на ходе инкубации икры (Космаков и др., 2011).

Нерациональный промысел прошлых лет, браконьерский и неучтенный вылов нельмы в пределах ареала, гидростроительство на Енисее, загрязнение реки сточными водами привели к снижению численности и воспроизводства этого ценного вида рыб. Учитывая, что в перспективе планируется строительство новых крупных ГЭС в Ангаро-Енисейском бассейне (Бурков, 2007), велика вероятность исчезновения нельмы не только из промысла, но и как вида.

Тугун *Coregonus tugin* (Pallas, 1814) — эндемик Сибири, населяет реки от Оби до Яны (Рыбы в заповедниках России, 2010). Распространен по всему Енисею, от пос. Шушенское до устья. Обитает во многих крупных притоках среднего и нижнего Енисея (Кан, Ангара, Большой Пит, Под-

каменная и Нижняя Тунгуски), некоторых озерах Игарского района и Таймыра, в которых представлен озерно-речной формой. В Подкаменной и Нижней Тунгусках образует локальные стада. Наибольшие концентрации отмечаются в нижнем Енисее от Ангары до Н. Тунгуски, в П. Тунгуске самый многочисленный вид. Встречается как в самой магистрали реки, так и в ряде крупных притоков — Камо, Чуня, Вельмо. Тугун предпочитает плесовые участки с замедленным течением, сравнительно небольшими глубинами и галечно-песчано-гравийными грунтами.

Рыбы небольшой величины. В уловах в П. Тунгуске и Большой Хете представлены экземплярами с длиной тела от 59 до 154 мм (в среднем — 110 мм), массой от 1,7 до 46 г (в среднем — 16 г) (Заделёнов, Шадрин, 2010).

Основную долю в уловах составляют особи в возрасте 1+—3+, это 92,8% от общего числа проанализированных рыб. Рыбы в возрасте 5+ и 0+ малочисленны, и их доля не превышает 0,8%. Соотношение самок и самцов близко к равному.

Длина самок в уловах колеблется в пределах 86—154 мм, масса — 7—46 г, во время как линейные размеры одновозрастных (1+—4+) самцов составляют 78—140 мм, а масса — 4—29 г. Тем не менее при сравнении линейных размеров и массы самцов и самок достоверных различий во всех возрастных группах не обнаружено ($p < 0,95$).

Максимальный возраст самок составил 5+, самцов — 4+. Очевидно, это объясняется ранним половым созреванием самцов, которое приводит к сокращению жизненного цикла. Для тугуна исследуемых популяций характерно раннее половое созревание, которое наступает в возрасте 1+. Тугун нерестится в конце сентября—начале октября, обычно в период ледостава при температуре воды не выше 4°C. Самки откладывают икру на мелкогалечных и песчаных косах в русловой части рек на глубине 1,5—2,0 м (Подлесный, 1958).

Плодовитость тугуна невелика. Индивидуальная абсолютная плодовитость ко-

леблется в зависимости от возраста и размера рыбы от 200 до 3700 икринок, в среднем составляя 1460 ± 30 икринок. Икринки желтоватого цвета с красноватым оттенком диаметром до 2,0 мм. Средние значения индивидуальной абсолютной плодовитости по возрастам составляют от 516 до 2950 икринок. Наибольшую абсолютную плодовитость (3700 икринок) имела шестилетняя самка длиной 154 мм и массой 46 г (Заделёнов, Шадрин, 2010).

В начале XXI в. тугун практически не имеет промыслового значения; занесен в Красную книгу Республики Хакасия как уязвимый вид с сокращающейся численностью.

Речной сиг Coregonus lavaretus pidschian nat. Fluviatilis Issatschenko, 1919. Эта форма сига впервые описана основателем Енисейской ихтиологической лаборатории (ныне — ФГБНУ «НИИЭРВ») Исаченко (1925). В начале прошлого столетия численность этой формы сига была довольно высока, и рыба играла существенную роль в местном промысле. Вторая вспышка численности этой рыбы в XX в. произошла после перекрытия Енисея плотиной Красноярской ГЭС. Ниже плотины создались благоприятные условия для нагула и нереста сига. Он начал ловиться на любительские снасти в середине 1970-х гг. К началу 1980-х численность сига в нижнем бьефе Красноярской ГЭС возросла до довольно высокого уровня. Управление «Енисейрыбвод» оперативно отреагировало на эти изменения в структуре ихтиоценоза в районе полыньи (участок р. Енисей от г. Дивногорск до с. Казачинское протяженностью около 220 км по лоцманской карте) — для вторичных заготовителей и рыболовов-любителей стали реализовываться лицензии на лов сига. Причиной повышения численности этой рыбы, очевидно, был комплекс факторов абиотической и биотической природы — понижение температуры воды, появление нерестилищ и нагульных мест (ям) в результате дноуглубительных работ на фарватере реки; увеличение кормности Енисея в нижних бьефах Ангаро-Енисейского каскада ГЭС.

Енисейский речной сиг, очевидно, самая крупная форма пыжьяна в России. Масса взрослого сига достигает 7–9 кг (по опросным данным, 12 кг). По внешнему виду эта рыба очень напоминает муксуна: у него относительно большая голова и наибольшая ширина тела в районе спинного плавника. Рот небольшой, нижний. Тело покрыто чешуей среднего размера, которая легко опадает, особенно у молодых рыб. Спина сига темная, бока серебристые (у взрослых особей — латунного оттенка), брюхо белое. Размерно-возрастной смены окраски нет.

В настоящее время енисейский речной сиг встречается в р. Енисей от плотины Красноярской ГЭС до пос. Туруханск. Наибольшее его количество отмечается до устья Ангары. С конца 1980-х гг. численность сига резко падает. В настоящее время поимка этой формы регистрируется чрезвычайно редко.

Речной сиг впервые созревает в возрасте 6–8 лет, при этом размеры самок у отдельных стад (в частности, на р. Енисей от плотины Красноярской ГЭС до д. Сумароково) превышают 2,0 кг, самцов — 1,3–1,4 кг. Предельный возраст, по нашим данным, не более 20 лет. Нерестится на галечных грунтах в ямах ниже перекатов глубокой осенью — с конца сентября до конца ноября (в зависимости от района его обитания). У рыб семейства сиговых начало нереста совпадает с понижением температуры до определенного уровня. Для описываемого сига эта температура составляет 3°C и ниже.

Плодовитость сига Исаченко приведена по возрастам и составляет следующие значения: 9+ — 73 ± 29 ; 10+ — 132; 12+ — 107 ± 11 ; 15+ — 250; 17+ — 366 тыс. икринок.

Чир Coregonus nasus (Pallas, 1776). Ареал чира в бассейне Енисея практически полностью совпал с местами добычи и транспортировки углеводородов, только одно это заставляет задуматься о сохранении его как объекта рыболовства в северных водоемах Красноярского края. В связи с обустройством Ванкорской группы месторождений нефти необходимо иметь базовую информацию о современном состоянии водных био-

ресурсов для того, чтобы дать рекомендации по снижению негативного влияния этих работ на популяцию. Это могут быть мероприятия, направленные на воспроизводство рыбных запасов путем строительства и эксплуатации систем (комплексов) по искусственному получению и подращиванию молоди ценных видов рыб, в том числе и чира, на нарушаемых землях.

В низовьях Енисея чир обитает в основном в придаточной системе. Для него характерна значительная вариабельность длины и особенно массы для особей одного возраста — у рыб в возрасте 5+ масса различается в 17 раз. В уловах отмечены чирьи длиной от 110 до 670 мм и массой 15–6570 г в возрасте от 1+ до 25+ (Заделёнов, Шадрин, 2007).

Соотношение полов примерно равное. Различия в росте самцов и самок не существенны. В бассейне р. Б. Хета, как и в низовьях Енисея, для особей одного возраста чира характерна вариабельность размеров. В половозрелой части различия у рыб в возрасте 13+ в длине составляют до 24, в массе — до 57%. У молоди эти отличия выражены еще в большей степени. Различий в значениях длины и массы самок и самцов не обнаружено.

Отдельные особи достигают половой зрелости в возрасте 7+. Длина тела впервые созревших рыб составляет более 380 мм, масса — 850 г. Основная часть рыбы созревает двумя-тремя годами позже. Нахождение в уловах рыб старше 10+ на 2-й стадии зрелости указывает на неежегодный нерест чира в бассейне р. Енисей. Различий в размерах самок и самцов не обнаружено.

По данным Заделёнова и Шадрина (2007), средняя индивидуальная абсолютная плодовитость чира в 1986–1988 гг. в низовьях Енисея составила 82,8 тыс. икринок, относительная — 31,5 икринок на 1 г массы тела при колебаниях: индивидуальная абсолютная плодовитость — от 23 тыс. икринок у чира в возрасте 16+ (масса — 1450 г) до 271 тыс. икринок в возрасте 12+ (масса — 6960 г); индивидуальная относительная

плодовитость — от 18,2 икринок на 1 г массы у чира в возрасте 18+ до 52,4 у чира в возрасте 8+ (масса 5050 г).

Обыкновенный валёк — *Prosopium cylindraceum* Pallas et Penn, 1784. Речная рыба, западная граница его ареала проходит по правобережным притокам Енисея, встречается он в горных озерах плато Путорана, предпочитает чистые воды. Особенности биологии изучены недостаточно.

Занимая обширный ареал, большой численности не образует. В большинстве водоемов существенной роли в уловах не играет и промысловой статистикой не учитывается. Некогда обширный ареал валька на юге Сибири заметно сократился: южнее Ангары в пределах Красноярского края он встречается только в бассейне р. Туба. В настоящее время его уже нет в таких реках, как Сисим, Дербина, Мана, Оя, Кан, Ангара.

Размеры валька из правобережных притоков Енисея в возрасте 2+–15+ составляют в длину 245–490 мм при массе 160–1390 г.

В большинстве водных объектов бассейна Енисея вальки единично созревают на 5–6-м годах жизни, массово — на 1–2 года позднее. В р. Казыр половозрелыми особи становятся в возрасте 4+–5+ при длине 31 см и массе 300 г (Красная книга Красноярского края, 2012), в р. Курейка — в возрасте 5+ при достижении длины 350 мм и массы 400 г.

Индивидуальная абсолютная плодовитость валька изменяется в пределах 1,79–12,85 тыс. икринок и зависит в основном от размеров самок. У самок отмечаются пропуски нерестового сезона (Романов, 2004).

Валёк относится к рыбам с относительно коротким жизненным циклом. Предельный наблюдаемый возраст в р. Курейка — 15+, в оз. Кутарамакан (система р. Хантайка) — 9+, в р. Казыр — 7+.

Ранее этот вид в притоках Енисея встречался от его устья до верховьев. В настоящее время в южной части ареала он сохранился только в реках бассейна р. Туба (Красная книга Красноярского края, 2012). Внесен в региональные Красные книги

Красноярского края, Республики Хакасия, Иркутской области в категории «популяция с ограниченным ареалом, находящаяся под угрозой исчезновения».

Лов валька в южных реках запрещен в нерестовый период — в течение сентября и первой декады октября. Участок р. Казыр в границах распространения валька объявлен заказником. Необходимо создать заповедную зону и на р. Казыр в современных границах распространения валька, разработать биотехнику его искусственного воспроизводства и начать работы по расселению вида в водоемы его прежнего обитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сибирский осетр, стерлядь, таймень, ленок, нельма, валёк, тугун, речной сигпыжьян, чир либо их отдельные популяции в начале XXI столетия из-за различных факторов антропогенного характера в бассейне р. Енисей находятся в угнетенном состоянии. Подорванное состояние популяций и тенденция к дальнейшему сокращению численности указанных видов рыб, обитающих в водных объектах бассейна Енисея, обуславливают необходимость выработки особых мер, направленных на их охрану.

Для восстановления численности ценных видов рыб в водоемах Красноярского края успешно осуществляется выпуск в Енисей подращенной молодежи осетра и стерляди, полученной в результате искусственного выращивания. В северные водоемы (оз. плато Путорана) регулярно выпускают молодь сиговых рыб. Отрабатывается методика искусственного воспроизводства тайменя и ленка во временных рыбообразных комплексах, нельмы — в установках замкнутого водоснабжения.

Положительную роль в сохранении наиболее ценных видов рыб играет создание особо охраняемых территорий — объектов водных биоресурсов. Кроме того, практически все из перечисленных видов рыб включены в Красные книги Российской Федерации, Красноярского края, Республик Хакасии и Тыва.

Очевидно, что восстановление численности рыб с помощью указанных выше способов — это небольшая часть мер, которые следует предпринять. Необходим более жесткий контроль за изъятием и использованием водных биологических ресурсов, особенно это касается участков рек, озер и водохранилищ, взятых в аренду предпринимателями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрюченко А.И. Современное состояние популяций сиговых Нижнего Енисея // Матер. III Всесоюз. совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 182—185.

Андрюченко А.И., Богданов Н.А., Богданова Г.И. и др. Рыбохозяйственная характеристика основных естественных водоемов Красноярского края // Тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 3—19.

Атлас пресноводных рыб России. Т. 1 / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. 379 с.

Белов М.А., Заделёнов В.А. Характеристика основных биологических показателей нерестового стада енисейской нельмы // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов мирового океана». Ч. 1. Владивосток: Дальрыбвтуз, 2010. С. 28—31.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 466 с.

Богданов В.Д. Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков Нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 55—79.

Болотова Н.Л. Особенности популяций сиговых рыб на южной границе их ареала в Вологодской области // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб. Тюмень: СибрыбНИИпроект, 2001. С. 22—27.

Бурков С. Нижнеангарскую ГЭС будем строить по норвежской технологии?

// Проекты большого края. 2007. № 8. С. 30–31.

Вовк Ф.И. Нельма р. Енисей // Тр. СО ВНИОРХ. 1948. Т. 7. Вып. 2. С. 81–109.

Гайденок Н.Д., Исаева О.М., Заделёнов В.А. О неоднородности популяции енисейской нельмы // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. Вып. 10. Красноярск: Изд-во КНИИГиМС, 2008. С. 30–33.

Головки В.И. Рыбы реки Турухан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1971. 20 с.

Грезе В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование // Изв. ВНИОРХ. Т. 41. М.: Пищепромиздат, 1957. 235 с.

Заделёнов В.А. Характеристика структуры нерестового стада и условий воспроизводства енисейской нельмы // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск: Изд-во КГПУ, 1999. С. 41–47.

Заделёнов В.А. Эколого-биологические основы увеличения численности осетровых рыб в бассейне р. Енисей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: КрасГАУ, 2002. 22 с.

Заделёнов В.А. Методические аспекты сохранения тайменя *Nucho taimen* (Pallas) в водоёмах Красноярского края // Матер. Междунар. симпозиума «Холодно-водная аквакультура: старт в XXI век». М.: Росинформгротех, 2003. С. 174–175.

Заделёнов В.А. Стерлядь бассейна р. Енисей: естественное и искусственное воспроизводство // Состояние популяций стерляди в водоёмах России и пути их стабилизации. М.: Экономика и информатика, 2004. С. 77–93.

Заделёнов В.А. Соотношение полов в нерестовом и нагульном стаде енисейской стерляди // Проблемы гидробиологии Сибири. Томск: Дельтаплан, 2005. С. 109–112.

Заделёнов В.А. Таймень в водоёмах Красноярского региона // Рыб. хоз-во. 2007. № 5. С. 90–93.

Заделёнов В.А. Состояние запасов и естественного воспроизводства осетровых и лососевидных рыб бассейна р. Енисей // Матер. Всерос. конф. «Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования». Томск: ТГУ, 2011. С. 187–190.

Заделёнов В.А. Осетровые рыбы бассейна р. Енисей — промысел и структура популяций к началу 21 столетия // Матер. Всерос. конф. «Биологическое разнообразие и продуктивность водных экосистем Севера». Якутск: ЯФ Госрыбцентра, 2012. С. 124–132.

Заделёнов В.А., Долгих П.М. Результаты вселения леща в бассейн р. Енисей // Матер. X съезда Гидробиол. общ-ва РАН. Владивосток, 2009. С. 143.

Заделёнов В.А., Шадрин Е.Н. Весенненерестующие лососевидные рыбы Центральной Сибири // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. Вып. 4. Красноярск: Изд-во КНИИГиМС, 2003. С. 244–254.

Заделёнов В.А., Шадрин Е.Н. Чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) (Salmoniformes, Coregonidae) водоемов Красноярского региона // Вестн. КрасГАУ. 2007. № 6. С. 133–139.

Заделёнов В.А., Шадрин Е.Н. Тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) (Salmoniformes, Coregonidae) реки Подкаменной Тунгуски (бассейн Енисей) // Матер. VII Междунар. конф. «Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб». Тюмень: Госрыбцентр, 2010. С. 113–117.

Заделёнов В.А., Шадрин Е.Н., Долгих П.М. Состояние рыбного хозяйства в водохранилищах Ангаро-Енисейского каскада // Рыб. хоз-во. 2008. № 6. С. 66–69.

Заделёнов В.А., Шадрин Е.Н., Кривцов М.И. Лососевидные рыбы реки Агул (бассейн р. Енисей) // Рыбоводство и рыб. хоз-во. 2013. Вып. 4. С. 14–24.

Заделёнов В.А., Шадрин Е.Н., Трофимова М.А., Щур Л.А. Исследования видов рыб, занесённых в Красную книгу Красноярского края // Проблемы

использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. Вып. 3. Красноярск: Изд-во КНИИГиМС, 2001. С. 170–180.

Иванова Н.В. Естественное воспроизводство печорской нельмы в условиях запрета режима // III Всесоюз. совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 199–201.

Исаева О.М., Заделёнов В.А., Белов М.А. и др. Морфология и генетическая структура популяций нельмы р. Енисей // Матер. Всерос. конф. «Биологическое разнообразие и продуктивность водных экосистем Севера». Якутск: ЯФ Госрыбцентра, 2012. С. 147–154.

Исаченко В.Л. Новый вид сига из бассейна р. Енисей // Тр. Сиб. ихтиол. лаборатории. 1925. Т. 2. Вып. 2. С. 1–19.

Кифа М.И. Материалы по плодовитости двух форм ленка (род *Brachymistax*) из бассейна Амура // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Т. 16. Л.: ГосНИОРХ, 1975. С. 8–10.

Космаков И.В. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск: Кларентиум, 2001. 144 с.

Космаков И.В., Петров М.В., Андreeва Т.Г. Некоторые особенности гидрологического режима глубоководного Красноярского водохранилища в период нормальной эксплуатации // Биологические процессы и самоочищение Красноярского водохранилища. Красноярск: Ред.-издат. отдел КГПУ, 1980. С. 3–26.

Космаков И.В., Петров В.М., Заделёнов В.А. Воздействие изменения ледового режима Енисей ниже плотины Красноярской ГЭС на ихтиофауну реки // Геориск. № 1. 2011. С. 32–36.

Кошелев Б.В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 307 с.

Красиков С.П. Техническая база промышленного рыболовства и показатели рыбного промысла по бассейнам рек Красноярского края // Тр. Краснояр. отд. СибНИИРХ. 1967. Т. 9. С. 246–260.

Красная книга Красноярского края. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / Под ред. А.П. Савченко и др. Красноярск: СФУ, 2012. 205 с.

Куклин А.А. Ихтиофауна водоемов бассейна Енисей: изменения в связи с антропогенным воздействием // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 4. С. 478–485.

Куклин А.А., Лопатин В.В. Структура нерестовой части популяции енисейской нельмы // Тез. X Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». Ч. 2. Магадан, 1983. С. 187–188.

Курбатский А.А., Заделёнов В.А., Мучкина Е.Я. К современной характеристике размерно-возрастной и половой структуры популяции сибирского осетра в бассейне Енисей // Вестн. КрасГАУ. № 12. 2009. С. 119–123.

Лопатин В.Н., Заделёнов В.А. Сохранение биологического разнообразия редких и исчезающих видов рыб в водоемах Красноярского края // Рыб. хоз-во. 2006. № 5. С. 43–46.

Мамонтов А.М. Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1977. 248 с.

Михалёв Ю.В. К биологии и регулированию промысла проходного осетра р. Енисей // Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. Т. 9. Красноярск: КО СибНИИРХ, 1967. С. 104–107.

Михалёв Ю.В., Михалёва Т.В. О биологических показателях состояния популяций осетра и стерляди Енисей // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск: Изд-во КГПУ, 1999. С. 63–72.

Монастырский Г.И. О типах нерестовых популяций у рыб // Зоол. журнал. 1949. Т. 28. Вып. 6. С. 535–544.

Ольшанская О.Л. О случаях не ежегодного нереста енисейской стерляди // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: Изд-во ТомГУ, 1959. С. 64–67.

- Подлесный А.В.* Рыбы р. Енисей, условия их обитания и использование // Изв. ВНИОРХ. 1958. Т. 44. С. 97–178.
- Попов В.А.* К изучению биологии рыб р. Нижней Тунгуски // Вопр. географии Сибири. Вып. 14. Томск: Изд-во ТомГУ, 1983. С. 89–97.
- Разнообразие рыб Таймыра / Под ред. Д.С. Павлова, К.А. Савваитовой. М.: Наука, 1999. 207 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 16. Ангаро-Енисейский район. Вып. 1. Енисей. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 723 с.
- Решетников Ю.С.* Сиговые рыбы в водоемах Арктики // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб. Тюмень: СибрыбНИИпроект, 2001. С. 144–148.
- Романов В.И.* Ихтиофауна плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М.: Россельхозакадемия, 2004. С. 29–91.
- Рыбы в заповедниках России. Т. 1. Пресноводные рыбы / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Т-во науч. изд-ний КМК, 2010. 627 с.
- Смольянов И.И.* Развитие ленка *Brachymystax lenok* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1. Вып. 1 (18). С. 136–138.
- Хохлова Л.В.* Стерлядь р. Енисей // Там же. 1955. Вып. 4. С. 41–56.
- Шестаков А.В.* Некоторые итоги исследований покатоной миграции личинок сиговых рыб в реке Анадырь // Матер. IV Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Л., 1990. С. 74–75.
- Isaeva O.M., Zadeleyonov V.A., Belov M.A.* Ecological differentiation of spawning inconnu in the Yenisey River // 10th Int. Symp. «On the Biology and Management of Coregonid Fishes». Winnipeg, 2008. P. 30.
- Isaeva O.M., Gadinov A.N., Zadelenov W.A., Wishegorodcev A.A.* Acclimatization and disperse of bream in the Yenisei River basin // The IV Int.l Symp. invasion of alien species in holarctic (Borok-4). Yaroslavl, 2013. P. 64.

TO THE CHARACTERISTICS OF THE RARE SPECIES OF FISH FAUNA OF THE YENISEI RIVER

© 2015 y. V. A. Zadelenov

Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs, Krasnoyarsk, 660097

The fish fauna of Yenisei River basin has undergone significant changes due to anthropogenic impacts in recent decades. Overregulated river water flow as a result of hydro construction was the most significant factor. Just had a strong negative impact penetration into waters of alien species, pollution and wasteful catch fish.

Keywords: Siberian sturgeon, sterlet, taimen, lenok, inconnu, round whitefish, siberian whitefish, humpback whitefish, broad whitefish.