

ВЫЖИВАНИЕ ИКРЫ СИГОВЫХ РЫБ НА НЕРЕСТИЛИЩАХ В УРАЛЬСКИХ ПРИТОКАХ НИЖНЕЙ ОБИ

В.Д. Богданов

Институт экологии растений и животных УрО РАН,

ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: bogdanov@ipae.uran.ru

Проблема выживания рыб на ранних этапах развития является одной из фундаментальных при изучении динамики их численности (Шатуновский, 1979). Выживание икры – процесс элиминации икры на любой стадии развития, зависящий от действия всех факторов, а выживаемость икры – внутреннее качество самой икры (Шапиро, 1975). Многочисленные факты показывают, что выживаемость икры может быть высокой, но реализуется она только при благоприятных условиях развития. Так, отмечается выживание 87% икры язя в сорах Иртыша (Зыкова, 1980), 99% икры снетка в Куршском заливе (Носкова, 1974), 90% икры чавычи р. Камчатка (Вронский, Леман, 1991) и т.д. Однако чаще выживание икры ниже и составляет около 20-30%.

Величина выживания икры сиговых рыб на речных нерестилищах с песчано-галечными грунтами приводится в литературе в основном для байкальского омуля. Выживание его икры в р. Селенге составляло в разные годы от 1.0 до 48.9% (Сорокин, 1968; Мишарин, 1974; Краснощеков, 1981; Афанасьев и др., 1981; Афанасьев и др., 1984; Воронов, 1994а, б), в р. Кичера – 46.8% (Шумилов, 1971), в р. Верхняя Ангара – от 3.2 до 11.8% (Афанасьев и др., 1984), в р. Ина – 10.8% (Шулев, 1981), в р. Баргузин – от 0.02 до 1.0% (Афанасьев и др., 1984). По сообщению В.Н. Сорокина, А.А. Сорокиной и др. (1981), Ж.А. Черняева (1982), высокое выживание икры омуля (до 90%) нередко имеет место на чистых нерестилищах даже в конце инкубации. В р. Сокна (Норвегия) выживает 44% отложенной икры сиговых рыб (Skurdal et al., 1985). Гибель икры сиговых рыб на речных нерестилищах возможна по следующим причинам: неполное оплодотворение, нарушения развития в процессе эмбриогенеза, поедание икры рыбами и беспозвоночными, паразитарные заболевания, а также перемерзание нерестилищ и вынос икры за их пределы. В последние годы на некоторых нерестовых реках появился современный фактор элиминации – загрязнение промышленными стоками и заиливание из-за проведения горных

работ. Установить величину выживания икры обычно сложно, но еще сложнее выделить влияние отдельных факторов.

Для оценки выживания икры проводили исследования дрефта и эксперименты по инкубации в лотках непосредственно на нерестилищах. Исследования по дрефту икры проводили на р. Манья (приток р. Северная Сосьва третьего порядка), реках Сыня, Войкар, Сось, Харбей. При сборе материала по дрефту икры применяли метод учета стока (Пахоруков, 1980; Павлов и др., 1981; Богданов, 1987). Использовали ловушки типа конусной сети, изготовленной из капронового сита №20, длиной 2.5 м, с площадью входного отверстия 0.25 м². Продолжительность взятия проб от 1 мин до 3 часов. Периодичность взятия проб составляла от 1 до 6 раз в сутки в период нереста и ската личинок. В зимний период наблюдения проводились раз в месяц. Во время взятия проб учитывали скорость течения, уровень, прозрачность и температуру воды, толщину и состояние льда, освещенность. Скорость течения измеряли гидрометрической вертушкой ГР-21 М, ГР-99.

Расчет общего количества икры, вынесенной за период инкубации, проводили по методу экстраполяции данных ее концентрации на суточные расходы воды по аналогии с расчетом численности покатных личинок. Для оценки концентрации икры в потоке пользовались формулой, предложенной Д.С. Павловым и др. (1981) и имеющей вид:

$$M_{100} = \frac{m \times 100}{Q_{\text{лова}}}, \text{ где}$$

- M_{100} – количество икры в 100 м³;
- m – среднее число икры в пробах за расчетный период времени;
- $Q_{\text{лова}}$ – расход воды через сетку = $S \cdot V \cdot t$ (м³/с);
- S – площадь входного отверстия (м²);
- V – скорость течения в сетке (м/с);
- t – время лова (секунды).

Гибель икры от выедания беспозвоночными животными. Дрифт икры

Некоторые сведения о выедании икры сиговых рыб на нерестилищах рек насекомыми-хищниками представлены в работах В.С. Юхневой (1967), J. Zawisza, T. Backiel (1970), И.П. Шумилова (1971), T. Nissinen (1972), P. Shemeikka et al., (1978), E. Lahti et al., (1979), H. Mikkola et al., (1979), В.Д. Богданова :М. Мельниченко (1979), О.П. Стерлиговой, А. Павловского (1984), М.Г. Воронова (1994а,б). Авторы полагают, что увеличение численности хищных представителей бентофауны может играть существенную роль в уменьшении численности икры сиговых рыб. По данным И.П. Шумилова (1971), потери фонда икры, уничтожаемой беспозвоночными, могут составлять 28.6% всего количества отложенной икры.

Гибель икры от естественных причин и выедания беспозвоночными животными оценивали методом учета стока в условиях нерестилищ, расположенных в р. Манья. При расчетах смертности икры предполагалось, что все остатки поеденной икры (оболочки) и мертвая икра выносятся с нерестилищ по мере гибели. Такое предположение возможно благодаря следующим наблюдениям. Весной совместно с покатыми личинками в уловах ловушек присутствует погибшая икра, но численность ее сопоставима с численностью погибшей икры в уловах в ноябре, т.е. спустя 1.5-2 месяца после нереста. Поскольку погибшая икра в течение зимы полностью не разлагается (данные получены на экспериментальных лотках), это подтверждает предположение о выносе икры с нерестилищ по мере ее гибели. Кроме того, по сведениям Ж.А. Черняева (1982) и А.Г. Егорова (1985) погибшая икра, пораженная сапролёгнией, теряет клейкость и легко смывается с поверхности кам-

ней, что приводит к «чистке» нерестилищ. Живая икра, сносимая с нерестилищ течением, обречена на гибель. Она выедается рыбами или, оказавшись на неблагоприятных заиленных грунтах, не может развиваться нормально (Венглинский и др., 1979; Краснощеков, 1981; Сорокин, 1981а, б).

Икра пеляди в уловах ловушек составляет подавляющее большинство, а чира, пыжьяна и тугуна встречается редко. В связи с этим более подробно анализируется вынос икры пеляди.

С началом нереста пеляди начинается снос икры, причем в ловушки сразу попадает живая, мертвая и поеденная беспозвоночными животными икра. Соотношение их в уловах непостоянное. Живая икра доминирует лишь в период массового нереста. Наибольшее ее количество попадает в ловушки спустя 5-10 суток после массового нереста. Затем дрифт живой икры значительно снижается, а при малой численности отнерестовавших производителей может отсутствовать совсем. По окончании нереста основное количество пойманной икры состоит из оболочек со следами выедания беспозвоночными хищниками. Численность мертвых икринок в уловах изменяется синхронно с численностью живой икры. Наиболее высокая средняя плотность икры в потоке реки отмечена в 1979 г. – 10.7 шт. живой и 8.9 шт. мертвой на 100 м³ воды. В последующие годы относительная численность икры в потоке уменьшилась, практически сойдя на нет в 1983-84 гг., а в 1985 г. была вновь высокой (табл. 1). В связи с межгодовыми различиями в расходах воды более точное представление о ежегодных колебаниях численности выносимой икры дают абсолютные величины.

Судя по стадиям развития икры, вынос ее с нерестилищ происходит спустя некоторое время

Таблица 1

Количество икры пеляди в осеннем дрифте, р. Манья

Год	Живая			Мертвая			Оболочки		
	экз./100 м ³	тыс. экз.	%	экз./100 м ³	тыс. экз.	%	экз./100 м ³	тыс. экз.	%
1979	10.7	366	38.8	8.9	266	32.2	8.0	232	29.0
1980	8.3	215	17.7	5.8	98	12.4	32.8	667	69.9
1981	4.1	124	47.1	1.0	34	11.5	3.6	100	41.4
1982	0.8	18	5.2	0.8	14	5.2	13.6	153	89.6
1983	0.4	12	22.2	0.3	8	16.6	1.1	31	61.1
1984	0.2	7	50.0	0.1	2	25.0	0.1	2	25.0
1985	11.1	266	36.6	3.4	87	11.2	5.8	246	52.2
1986	2.1	40	8.4	1.7	32	6.7	21.2	405	84.9

после выметывания. В период нереста в уловах преобладает икра, находящаяся на стадиях многоклеточной бластулы (в пик выносятся в основном икра, находящаяся на стадиях 2 и 4 бластомеров). К концу нереста выносятся икра как на стадиях двух бластомеров, так и на стадиях органогенеза. Количество дрейфующей живой и мертвой икры зависит, в основном, от численности отнерестовавших производителей, тогда как число поеденных икринок определяется еще и численностью беспозвоночных-хищников. В зимнее время в дрефте существенно преобладает поеденная икра (в феврале 1987 г. состав выносимой с р. Манья икры был следующий: оболочки со следами выедания – 95%, живая икра – 3%, мертвая икра – 2%).

Дрейф одиночных живых икринок чира начинается за несколько дней до ледостава, во время обильного шугохода. Выносимая икра находилась на стадиях 4-32 бластомеров. В дальнейшем в пробах изредка встречаются экземпляры мертвой и поеденной икры. Последняя, по сравнению с икрой пеляди, в зимнее время в дрефте не встречается, что свидетельствует о слабом влиянии беспозвоночных на икру чира (в основном в связи с тем, что она в основном развивается в заторах шуги). Икра пыжьяна и тугуна в уловах встречалась реже, чем чира.

Увеличение группы поеденных икринок относительно живой и мертвой происходит при увеличении численности беспозвоночных-хищников. Выявленные годовые изменения состава икры в дрефте соответствуют колебаниям численности основных бентосных хищников: веснянок, поденок, ручейников и жуков-плавунцов (Богданов и др., 1984). Из представителей хищных беспозвоночных на нерестилищах встречаются *Heptagenia sulfurea*, *Diura nanseni*, *Arctopsyche ladogensis*, *Hidropsyche crnatula*, *Rhyacophila nubila*, личинки и имаго жуков-плавунцов. На экспериментальных лотках численность насекомых-хищников (поденок, веснянок и жуков-плавунцов) в 1979 г. составляла около 1.4 экз./дм², в 1980 г. – 4.3 экз./дм², а в 1981 г. – 17 экз./дм². В 1982 г. были отмечены высокая численность крупных форм веснянок и наивысшее содержание поеденных икринок в дрефте.

Весной в период ската личинок в пробах встречается мертвая икра.

В р. Манья обычно при нормальных условиях доля мертвой икры не превышает 1.3% (табл. 2). На р. Манья за период наших наблюдений только в

1984 и 1998 гг. в дрефте увеличилось их содержание, что было связано с ухудшением условий инкубации икры в результате заиливания нерестилищ, вызванное горными работами на р. Няртау.

Таблица 2

Содержание мертвой икры сиговых рыб в весеннем дрефте (от общего числа икры и личинок), %

Годы	р. Манья		р. Сыня	р. Войкар
	Пелядь	Чир	Все виды	Все виды
1980	0.3	2.1	-	-
1984	8.6	24.9	-	-
1985	0.6	0.8	-	-
1986	0.45	0.3	-	0.02
1987	0.1	3.1	-	2.5
1988	0.1	2.8	-	23.9
1989	1.2	0.8	-	4.4
1990	-	-	-	0.3
1992	-	-	4.9	0.9
1993	-	-	1.0	-
1994	-	-	24.0	-
1996	-	-	0.5	-
1998	4.7	38.0	95*	-
1999	-	-	3.5	0
2000	-	-	38.4	0
2001	0.1	0.3	3.6	0.6
2002	0.2	0.01	2.2	0
2003	0.65	0.6	3.8	0
2004	0.4	0.3	0.7	0
2005	0	1.3	2.1	0
2006	1.3	0	3.9	0

Примечание: * учет не полный – пропущены первые дни покатной миграции

В отличие от р. Манья в р. Хулге в отдельные годы могут быть локальные заморы. Так, в 1987 г. перекасты в нижнем участке реки частично или полностью перемерзли, в результате произошла гибель большого количества икры и зимующих рыб. В уловах ловушек с 5 мая по 11 мая присутствовала только мертвая икра. После 12 мая с появлением покатных личинок в период незначительных изменений расхода воды мертвая икра составляла в уловах большинство (57.4-97.3%). После резкого увеличения общего стока реки ее значение в скате снизилось (10-50%). В нормальных условиях в весеннем дрефте в р. Хулге мертвые икринки встречаются редко (от 0 до 1.2%).

В реке Сыне в районах нерестилищ наблюдаются периодические (примерно два-три раза в десятилетие), локальные зимние «заморы» (например в 1994, 1998 гг.) или тотальный замор (например, в 2000 г.). В русле реки много мелководных участков, которые при малом стоке и в малоснежные зимы перемерзают, и проточность русла нарушается. Вследствие этого снижается содержание растворенного в воде кислорода, что приводит к гибели зимующих рыб, икры сиговых и налима, других гидробионтов. При отсутствии заморозов инкубация икры сиговых рыб в р. Сыня протекает в благоприятных условиях, о чем свидетельствуют материалы дрефта икры (табл. 2).

В низовьях р. Войкар количество мертвой икры в дрефте за период ската личинок редко превышает 4.4% (табл. 2). Причем, мертвая икра появляется в дрефте лишь в конце ската личинок (уже по открытой воде), что говорит о том, что условия для развития икры в русле р. Войкар лучше, чем в русле р. Танью. В 1992 г. в р. Танью в дрефте содержание мертвой икры составило 6.8%. С 2002 г. мертвой икры в весеннем дрефте р. Войкар не встречается, что связано с благоприятными условиями среды во время развития икры.

В р. Харбей в 1978 г. в весеннем дрефте присутствовала только мертвая икра сиговых рыб и налима. Судя по стадиям развития, гибель икры наступила в конце февраля – начале марта.

Из р. Лонготъеган в 1988 г. весной было вынесено 3.3 млн. мертвых икринок (88%) и 0.4 млн. покатных личинок (12%).

Таким образом, содержание икры в дрефте относительно покатных личинок является хорошим показателем условий инкубации на нерестилищах. В заполярных реках гибнет икры значительно больше, чем в более южных нерестовых притоках.

Гибель икры от выедания рыбами

Среди рыб, поедающих икру сиговых, известны хариус, молодь налима, бычок-подкаменщик, усатый голец, обыкновенный голянь, ерш, окунь, елец, молодь язя и сами сиговые (Москаленко, 1958; Петрова, 1971; Новиков, 1973; Потапова, 1978; Богданов и др., 1984; Стерлигова, Павловский, 1984; Павловский, Стерлигова, 1986).

В р. Собь наибольший ущерб фонду икры наносят ерш и молодь карповых рыб. Ерш в массе появляется в районе нижней границы нерестилищ в конце октября. По нашим данным за первые две декады октября 1976 г. на нерестилища прошло

около 30 тыс. ерша. В это время у каждого экспериментального лотка с икрой насчитывали до 50-70 ершей всех размеров, а язя, в основном мелкого, до 4-5 экз. Все рыбы активно питались икрой. Через некоторое время икра, лежащая на поверхности, была уничтожена, а сохранилась лишь попавшая под камни и гальку (не более 25% от общего числа). С середины инкубационного периода на лотках стали появляться сеголетки налима, которым, в отличие от ерша и язя, доступна икра, попавшая под камни (Сорокин, 1976).

Среди сиговых рыб наибольший ущерб икре наносят отнерестовавшие производители сига-пыжьяна и тугуна. Выедается в большей степени крупная икра – икра чира и сига-пыжьяна. Икра пеляди и тугуна уничтожается значительно меньше. Исходя из материалов по питанию этих видов в р. Манья и величины разового наполнения желудка, сделана попытка оценить выедание икры рыбами. Количество икры в желудке отнерестовавших рыб составляет в среднем, соответственно, 1067 и 156 икринок, а выедается ими около 5% отложенных икринок (Степанов, 1982). В расчетах учтено время активного питания – 2 месяца после нереста, так как с приближением сроков его завершения уменьшается встречаемость икры сиговых в желудках рыб (Юданов, 1932; Москаленко, 1958). Необходимо отметить, что оценить смертность икры сигов от выедания рыбами сложно, главным образом из-за затруднительной количественной оценки самих рыб. Более сильно выедается икра на нерестилищах, не подверженных зашуговыванию. В последние годы наблюдается рост численности зимующего в уральских нерестовых реках ельца, что должно повышать гибель икры.

Гибель икры от перемерзания и обсыхания нерестилищ

В литературе отмечается, что большое количество икры гибнет от перемерзания и обсыхания нерестилищ (Хохлова, 1965; Москаленко, 1971; Сорокин, 1981а, б; Краснощеков, 1981; Стерлягова, Картушин, 1981; Шулев, 1981), однако фактических данных, подтверждающих это положение, не приводится. Перемерзание грунтов может происходить вследствие падения уровня воды и за счет нарастания ледяного покрова. В первом случае икра может оказаться в зоне обсыхания, где ее гибель должна быть полной. Однако обсыхание береговой зоны не должно наносить значительного

ущерба фонду отложенной икры, поскольку основное количество икры располагается не в прибрежных участках (Прасолов, 1989). Во втором случае икра, вмораживаясь в лед, остается ниже уреза воды и, как будет показано ниже, не обязательно должна погибнуть. Бывают случаи, когда вследствие полного перемерзания перекатов и мелких плесов, а также слабого зимнего питания рек, прекращается течение воды и образуется дефицит кислорода. Такое явление часто бывает на маловодных полярных реках. Гибель икры от перемерзания обсохших нерестилищ имеет место почти на всех уральских нерестовых реках, но наиболее высока на рр. Харбей, Лонготъеган, в меньшей степени на рр. Соби, Сыне, Хулге и Тянью. На р. Манья гибель икры от перемерзания нерестилищ вследствие особенностей зимнего гидрологического режима (обилие зажорных явлений, более медленные приросты толщины льда и стабильное грунтовое питание – расход воды на протяжении зимы почти не изменяется, а уровень повышается) не наблюдается. Также почти нет гибели икры от перемерзания в русле р. Войкар.

Возможность развития икры сиговых в переохлажденном состоянии впервые предположил по косвенным данным И.Г. Юданов (1939) для ряпушки Обской губы. Ж.А. Черняев (1971) считает возможным развитие икры омуля на промороженных нерестилищах байкальских рек и подтверждает свое мнение лабораторными экспериментами. Нами отмечено развитие икры сиговых в р. Манья, вмороженной в лед и запрессованной в шугу (Богданов, 1983). Нерестилища в р. Манья во время ледостава подвергаются сильному зашуговыванию, а период шугохода совпадает по времени с массовым нерестом чира. В результате в заторах шуги оказывается «замурованным» большое количество икры, в основном чира. По мере промерзания реки часть икры, лежащая в поверхностных слоях шуги, оказывается во льду. Благополучно развивается 82-95% вмороженной икры. В начале мая 1980 г. было взято 13 проб промороженной шуги (общий объем воды – 45 л), в которой находилось 932 живых, 18 мертвых личинок и 26 погибших личинок чира, 7 живых личинок пеляди и 2 личинки пыжьяна. В 1988 г. 1 мая во льду, который, растаяв, образовал 30 л воды, было: 503 живых и 61 мертвых личинок, 37 живых и 10 мертвых икринок, а в 1989 г. 10 мая в 100 л – 273 живых и 60 мертвых личинок, две мертвые икринки. Эти данные показывают, что заторы шуги отнюдь не губительно действуют на икру, как это принято считать, а скорее наоборот, шуга предохраняет икру

от врагов и болезней. Данные о развитии икры во льду и в шуге подтверждают высокую оплодотворяемость и возможность низкой гибели икры и на естественных нерестилищах.

С помощью электротермометра нами прослежен температурный режим льда на нерестовой реке в точках 0.5-0.8 м от его поверхности. Оказалось, что температура нижних слоев льда в течение зимы (минимальная температура воздуха -36°C, снеговой покров 0.2 м) стабильна и равна 0°C. В поверхностных слоях льда, имеющего отрицательную температуру, икры почти нет, так как он образуется в результате наледей после окончания нерестового периода.

Расчет смертности икры

Чаще всего смертность икры сигов на нерестилищах оценивают прямым учетом отложенной икры с помощью донных скребков. Разность числа икринок в пробах в начале и в конце инкубационного периода характеризует смертность икры. В условиях уральских рек применение такого метода оказалось невозможным, поскольку значительная площадь нерестилищ зашуговывается. Смертность икры может быть учтена как разность фонда икры и числа вылупившихся личинок. Фонд икры обычно рассчитывают, зная численность отнерестовавших производителей, соотношение полов в стаде и среднюю плодовитость самок. Так как определение численности производителей сиговых рыб в р. Манья не проводилось, величину выживания икры определяли, сопоставив численность погибшей икры и вылупившейся молоди одной и той же генерации. Суммируя число личинок и погибшей икры, получали величину фонда икры (Характеристика экосистемы..., 1990). Необходимое для расчета условие было выполнено нами в сезоны 1979-1980, 1983-1984, 1984-1985, 1985-1986 гг. Расчеты показали, что выживание икры пеляди на нерестилищах р. Манья составляло у поколения 1979 года рождения 91.4%, 1980 г. – 92.9%, 1981 г. – 90.7%, 1982 г. – 90.4%, 1983 г. – 77.1%, 1984 г. – 59.5%, 1985 г. – 77.6%, 1986 г. – 92.5%.

Из-за меньшей численности сига-пыжьяна и тугуна, по сравнению с пелядью, подсчитать выживание их икры в р. Манья, используя данные по выносу икры, трудно. Интенсивность дрейфа икры чира также не отражает численность производителей, так как значительная ее часть развивается в шуге. Вероятно, смертность икры этих видов, как и у пеляди, незначительная.

Отмеченные особенности качественного состава дрефта свидетельствуют о том, что условия развития икры в р. Манья уникальные. По сравнению с другими нерестовыми реками бассейна Нижней Оби выживание икры сиговых рыб на нерестилищах в р. Манья стабильно высокое. Высокое выживание икры в процессе эмбриогенеза в условиях р. Манья является следствием чистоты вод, низкой численности беспозвоночных и рыб, поедающих икру. Кроме того, обширные многокилометровые заторы шути в русле реки надежно защищают икру от хищников, препятствуют сносу икры и перемерзанию нерестилищ.

Гибель икры сиговых рыб на нерестилищах р. Ляпин и в низовьях р. Хулги выше, чем в р. Манья. Только за счет перемерзания перекаатов и образования участков заморных зон может погибнуть около половины отложенных икринок. Кроме того, выедание икры рыбами в этом районе нерестилищ должно быть существенным, так как на рр. Ляпин и Хулга зимует много рыбы, способной питаться икрой.

В более северных нерестовых притоках Оби, таких как рр. Сось, Харбей, Лонготъеган, гибель икры сиговых значительно выше. Нередко происходит даже полная ее гибель. Используя данные по абсолютной численности производителей, количеству продуцируемой ими икры и количеству вылупившихся личинок, подсчитали, что выживание икры сиговых рыб в р. Войкар составляет около 20-30%, а в р. Соби – 18% для чира и 0.4% для пыжьяна.

Заключение

На всех нерестилищах сиговых рыб в уральских притоках Нижней Оби дрейф икры происходит с общей закономерностью. Снос икры начинается от нереста сиговых рыб и заканчивается весной одновременно с окончанием ската личинок. В дрефте присутствует живая, мертвая и поеденная беспозвоночными животными икра. Соотношение их в уловах непостоянное. Живая икра доминирует в дрефте в период массового нереста, оболочки со следами выедания – в течение зимнего периода инкубации, а мертвая икра – в период весеннего освежения воды (рис. 1). Численность мертвой икры в дрефте в районе нерестилищ при очень хороших условиях инкубации составляет не более 3-4% от общей численности скатившихся личинок. При возникновении замора на нерестилищах доля мертвых икринок в весеннем дрефте повышается и может

даже составлять 100% (Богданов, 1983). Относительное количество мертвой икры в весеннем дрефте служит хорошим критерием при оценке влияния

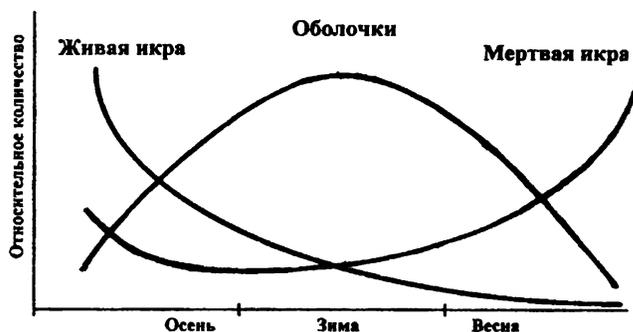


Рис. 1. Схема динамики выноса икры сиговых рыб с нерестилищ в период инкубации

Одна из адаптаций сиговых рыб к существованию в субарктических и арктических водоемах – возможность развития икры во льду. Наши исследования (Богданов, 1983) подтвердили предположения И.Г. Юданова (1939) и экспериментальные проработки Ж.А. Черняева (1971) о возможности развития икры сиговых рыб, замороженной в лед. Выживает икра, которая развивается в слое льда с температурой около 0°C.

Ухудшение условий инкубации икры в одном притоке Нижней Оби может быть компенсировано выживанием икры в другом. Основные факторы, определяющие гибель икры в уральских нерестовых притоках, – перемерзание нерестилищ, локальные заморы, выедание хищниками, второстепенные – неполное оплодотворение, паразитарные заболевания. Выживание икры сиговых рыб на нерестилищах в уральских притоках может изменяться от 0 до 93%. Полная гибель от перемерзания всей отложенной икры возможна только в маловодных притоках, расположенных в полярных широтах. Условия для высокого выживания икры формируются на участках рек со стабильным грунтовым питанием, обильными зажорными явлениями, незначительной скоростью нарастания льда, низкой численностью хищников. На уральских нерестовых притоках такие нерестилища находятся в предгорных участках рек. Поэтому преимущественный подъем производителей на верхние участки нерестилищ (расположенные на высоте более 50 м над уровнем моря) создает предпосылку для формирования высокочисленных поколений.

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьев Г.А., Сорокин В.Н., Сорокина А.А. 1981. Экология ската личинок омуля в Селенге // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: 44-55.
- Афанасьев Г.А., Войтов А.А., Калягин Л.Ф., Шулев В.В. 1984. Оценка современного состояния естественного воспроизводства байкальского омуля // Сб. тр. / ГосНИОРХ. Вып. 211: 29-35.
- Богданов В.Д. 1983. Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков Нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: 55-79.
- Богданов В.Д. 1987. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Препринт. Свердловск: 1-60.
- Богданов В.Д., Мельниченко С.М. 1979. Влияние рыб и водных беспозвоночных на выживание икры сиговых // Информ. материалы Института экологии растений и животных. Свердловск: 15-16.
- Богданов В.Д., Добринская Л.А., Лугаськов А.В. и др. 1984. Аспекты изучения экосистемы реки Маньи. Препринт. Свердловск: 1-70.
- Воронов М.Г. 1994а. Закономерности распределения икры омуля на нерестилищах реки Селенги и эффективность его воспроизводства // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Тез. докл. Пятого Всерос. совещ. СПб: 38-40.
- Воронов М.Г. 1994б. Условия естественного воспроизводства байкальского омуля в реке Селенге // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Тез. докл. Пятого Всерос. совещ. СПб: 41-43.
- Венглинский Д.Л., Шишмарев В.М., Паракецов И.А., Мельниченко С.М. 1979. Экологические аспекты естественного воспроизводства и охраны сиговых рыб // Морфологические особенности рыб бассейна реки Северной Сосьвы. Свердловск: 3-37.
- Вронский Б.Б., Леман В.Н. 1991. Нерестовые станции, гидрологический режим и выживание потомства в гнездах чавычи в бассейне р. Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 31, вып. 2: 282-291.
- Егоров А.Г. 1985. Рыбы водоемов юга Восточной Сибири. Иркутск: 1-361.
- Зыкова Г.Ф. 1980. Выживаемость икры язя на естественных нерестилищах в соровой системе Нижнего Иртыша // Биология и биотехника разведения ценных видов рыб. Л.: 66-70.
- Краснощечков С.И. 1981. Биология омуля озера Байкал. М.: 1-144.
- Мишарин К.И. 1974. Результаты исследования воспроизводства байкальского омуля и их внедрение // Исследование природных ресурсов Восточной Сибири (1923-1973 гг.). Иркутск: 32-42.
- Москаленко Б.К. 1958. Биологическая мелиорация приуральских нерестовых рек // Вопр. ихтиологии. Вып. 10: 111-126.
- Москаленко Б.К. 1971. Сиговые рыбы Сибири. М.: 1-182.
- Новиков А.С. 1973. Материалы по биологии чира *Coregonus nasus* (P.) реки Колымы // Биологические проблемы Севера. Вып. 2. Магадан: 81-86.
- Носкова Е.Д. 1974. Результаты экологических исследований икры и личинок снетка в Куршском заливе // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития: Тез. докл. Мурманск, 4-7 марта, 1974 г. Мурманск: 147-148.
- Павлов Д.С., Нездолий В.К., Ходоревская Р.П. и др. 1981. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: 1-320.
- Павловский С.А., Стерлигова О.П. 1986. О роли ерша *Gymnocephalus cernuus* (L.) и донных беспозвоночных как потребителей икры сига (*Coregonus lavaretus pallasi* (Val.) Сямозера // Вопр. ихтиологии. Вып. 26, №5: 765-770.
- Пахоруков А.М. 1980. Изучение распределения рыб в водохранилищах и озерах. М.: 1-64.
- Петрова Н.А. 1971. Естественное воспроизводство нельмы в Обь-Иртышском бассейне в условиях гидростроительства // Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. Тюмень: 246-253.
- Потапова О.Н. 1978. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: 1-133.
- Прасолов П.П. 1989. К экологии нереста и раннего онтогенеза сиговых рыб в бассейне р. Войкар // Экологическая обусловленность фенотипа рыб и структура их популяций. Свердловск: 89-91.
- Сорокин В.Н. 1968. О состоянии икры байкальского омуля на нерестилищах р. Селенги // Рыб. хозяйство. №8: 18-19.

- Сорокин В.Н. 1976. Налим озера Байкал. Новосибирск: 1-144.
- Сорокин В.Н. 1981а. Проблемы естественного воспроизводства байкальского омуля // II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб: Тез.докл. Петрозаводск, окт. 1981 г. Петрозаводск: 136-138.
- Сорокин В.Н. 1981б. Условия естественного воспроизводства омуля в Селенге // Экология, болезни, разведение байкальского омуля. Новосибирск: 34-44.
- Сорокин В.Н., Сорокина А.А., Михалкин А.Ф., Щербакова А.М. 1981. Характеристика нерестилищ и ската личинок северобайкальского омуля // Озера Прибайкальского участка зоны БАМ. Новосибирск: 185-194.
- Степанов Л.Н. 1982. Питание сига-пыжьяна в р. Манье // Экологические аспекты изучения рыб Обского бассейна. Свердловск: 26-29.
- Стерлигова О.П., Павловский С.А. 1984. Экспериментальное изучение выедания икры сига *Coregonus lavaretus* L. (Salmonidae) ершом *Gymnocephalus cernua* (L.) и беспозвоночными // Вопр. ихтиологии. Т. 24, №1: 1036-1039.
- Стерлягова М.А., Картушин А.И. 1981. Воспроизводство чивыркуйского омуля // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: 82-88.
- Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы. 1990. Свердловск: 1-252.
- Хохлова Л.В. 1965. Колебания урожайности молоди омуля р. Селенги // Вопр. ихтиологии. Т. 5, вып. 3: 419-425.
- Черняев Ж.А. 1971. О возможности развития икры байкальских сиговых рыб в переохлажденном состоянии «пагона» // Сб.тр. / Сев.-Вост. комплекс. ин-т. Вып. 42: 67-73.
- Черняев Ж.А. 1982. Воспроизводство байкальского омуля. М.: 1-127.
- Шапиро Л.С. 1975. Выживание икры рыб и его значение в формировании урожайности поколения на примере салаки Вислинского залива // Вопр. ихтиологии. Т. 15, вып. 6: 1046-1052.
- Шатуновский М.И. 1979. Роль исследований обмена веществ в решении некоторых вопросов динамики численности рыб // Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.: 34-41.
- Шулев В.В. 1981. Состояние естественного воспроизводства омуля в реке Баргузин // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: 75-81.
- Шумилов И.П. 1971. Выживаемость икры байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* на нерестилищах р. Кичеры и влияние водности реки на урожайность поколений // Вопр. ихтиологии. Т. 2, вып. 2: 280-289.
- Юданов И.Г. 1932. Река Сыня и её значение для рыболовства Обского Севера // Работы Обь-Тазов. науч. рыбохоз. станции. Т. 1, вып. 1. Тобольск: 1-92.
- Юданов И.Г. 1939. Условия нереста и развитие икры ряпушки в заморной зоне Обской губы // Рыб. хозяйство. №4: 34-36.
- Юхнева В.С. 1967. Наблюдения за нерестом и развитием икры сиговых рыб на реке Сыня // Озерное и прудовое хозяйство в Сибири и на Урале. Тюмень: 190-199.
- Lahti E., Oksman H., Shemeikka P. 1979. On the survival of vendace eggs in different lake types // Aqua fenn. N 9: 62-67.
- Mikkola H., Oksman H., Shemeikka P. 1979. Experimental study of mortality in vendace and whitefish eggs through predation by bottom fauna and fish // Aqua fenn. N 9: 68-72.
- Nissinen T. 1972. Matitiheys ja madin eloonjaaminen muikun (*Coregonus albula* L.) kutupai-Koilla Puruvedessa ja Oulujarvessa // Tiedonat kalantutkimusosato Riista – ja kalitalonden tutkimslaitos. V. 1, N 1: 114.
- Shemeikka P., Oksman H., Mikkola H. 1978. On some factors affecting the survival of vendace (*Coregonus albula*) and whitefish (*Coregonus oxyrhynchus*) eggs (In Finnish, with an English summary) // Savon Luonto. N 10: 23-39.
- Skurdal J., Bleken E., Stenseth N. 1985. Cannibalism in whitefish (*Coregonus lavaretus*) // Oecologia. V. 67, N 4: 566-571.
- Zawisza J., Backiel T. 1970. Gonad development fecundity and egg survival in *Coregonus albula* L. // Biology of Coregonid fishes / University of Manitoba Press. Winnipeg: 363-397.