

УДК 597.552.51(282.256.3)

**О.М. Исаева<sup>1</sup>, Н.Д. Гайденок<sup>2</sup>, В.А. Заделенов<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>*Камчатский государственный технический университет,  
Петропавловск-Камчатский, 683003;*

<sup>2</sup>*Красноярский государственный педагогический университет (КГПУ),  
Красноярск, 660049;*

<sup>3</sup>*Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов,  
Красноярск, 660097  
e-mail: nii\_erv@mail.ru*

**СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ПОЛУПРОХОДНЫХ РЫБ  
РЕКИ ЕНИСЕЙ НА ПРИМЕРЕ ДЛИННОЦИКЛОВОГО ВИДА  
*STENODUS LEUCICHTHYS NELMA* НЕЛЬМА**

Приведены новые сведения о структуре популяции нельмы р. Енисей. Пересмотрена современная размерно-возрастная структура и показана ее роль в формировании жилых популяций нельмы в бассейне р. Енисей и его притоках.

**Ключевые слова:** нельма, популяции, субпопуляции, р. Енисей и его притоки, п. Левинские пески, п. Сумароково.

**O.M. Isaeva<sup>1</sup>, N.D. Gaydenok<sup>2</sup>, V.A. Zadelenov<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>*Kamchatka State Technical University,  
Petropavlovsk-Kamchatsky, 683003;*

<sup>2</sup>*Krasnoyarsky State Pedagogical University,  
Krasnoyarsk, 660049;*

<sup>3</sup>*Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs,  
Krasnoyarsk, 660097  
e-mail: nii\_erv@mail.ru*

**THE STRUCTURE OF SEMI-ANADROMOUS FISH POPULATION  
OF THE YENISEI RIVER ON THE EXAMPLE OF LONG-CYCLE SPECIES  
*STENODUS LEUCICHTHYS NELMA* INCONNU**

We present new information on the structure of the population inconnu in the Yenisei River. We have revised the modern size-age structure and shown its role in forming residential inconnu populations in the Yenisei River basin and its tributaries.

**Key words:** inconnu, population, subpopulation, Yenisei River and its tributaries, v. Lewinsky Sands, v. Sumarokovo.

Ранее считалось, что нельма в р. Енисей образует две экологические формы: жилую и полу-проходную. Нагульные площади проходной нельмы – дельта и слабо осолоненные участки Енисейского залива. Жилая нельма нагуливается в реке, образуя, по-видимому, серию локальных стад. Нерестилища обеих форм совпадают. Массовое созревание происходит на десятом-одиннадцатом году жизни, иногда на 2–3 года раньше. Основные нерестилища нельмы – протоки Вороговского многоостровья. Соотношение полов сдвинуто в пользу самцов, что объясняется, вероятно, тем, что самцы пропускают между повторными нерестами один нерестовый сезон, а самки – не менее двух сезонов. Но в настоящее время произошли явные изменения в размерно-возрастном составе стада нельмы, а также в связи с зарегулированностью стока произошли изменения и в популяционной структуре стада нельмы р. Енисей. Настоящее исследование проводилось для выявления этих изменений.

## Материалы и методы

В работе использованы собственные и фондовые материалы по исследованию нерестового (Сумароково) 1978–1982 гг. (6589 экз.), 1994–1996 гг. (775 экз.) и нагульного (Усть-Порт – 2005, 105 экз.; Дорофеевск, 163 экз.; Левинские пески, 176 экз. – 1979–1981 гг.) стада нельмы. При сопоставлении размеров рыбы использован коэффициент, учитывающий массонакопление рыбы коэффициент  $l/Q$  – отношение длины тела к массе. Рассчитан показатель температурного ускорения биохимических реакций –  $Q_{10}$ .

## Результаты и обсуждение

Ранее Ф.И. Вовк [6], а в дальнейшем и А.В. Подлесный [10, 12], полагали, что в Енисее существуют две формы нельмы – полупроходная и жилая. У этого вида, подобно омулю и другим сиговым, ярко выражен нерестовый ход (рис. 1). Ареал полупроходной нельмы включал среднее и нижнее течение р. Енисей (от устья р. П. Тунгуски), дельту и эстуарий. В качестве границ ареала жилой формы нельмы вышеназванные авторы указывали Большой Порог и Игарку и показывали перекрытие ареалов обеих форм в местах нерестилищ, которые в период естественного стока р. Енисей локализовались от г. Енисейска ( $58^{\circ}$  N) до г. Игарки ( $67^{\circ}$  N) (рис. 1). Однако как показали дальнейшие исследования, границы ареала жилой формы нельмы значительно шире, чем указанные выше.

При анализе размерно-возрастного состава нельмы из разных участков р. Енисей выяснилось, что рыбы в возрасте  $3+...12+$  лет имеют различную длину и массу, при этом размеры рыб из района п. Сумароково выше таковых из дельты Енисей. Так, в районе Сумароково самцы в возрасте  $7+...14+$  лет имеют длину 67–82 см и массу – 3,5–7,0 кг.

В местах нагула размеры этой же возрастной группы значительно меньше: длина – 44–61 см и масса – 0,9–2,4 кг.

Для количественного подтверждения проделанного анализа нами предложен коэффициент  $l/Q$  (отношение длины тела к массе рыбы), на основании которого можно дифференцировать неполовозрелую часть стада нельмы.

Для наглядности нами были выбраны крайние группировки нельмы по показателю  $l/Q$ : условно названные «верхняя» (район Сумароково – Ворогово), «средняя» (район устья р. Бахты – устье р. Курейки) и «нижняя» группировка (район дельты – Дорофеевск, Левинские пески, рр. М. Хета, Танама).

Если принять во внимание тот факт, что в зависимости от температуры воды происходит сдвиг пика активного нерестового хода нельмы: у «нижних» группировок он начинается раньше (рис. 1) – в июне, у «средних» – в июле-августе, и у «верхних» пик активности хода смещается на сентябрь (собственные материалы и данные ФГУ «Енисейрыбвод»), то можно предположить, что это одна и та же проходная нельма поднимается выше по течению. Но согласно данным вылова последних десятилетий проходная часть популяции не поднимается выше р. Курейки, где ее нерестовый ход отмечается уже в начале июня («верхние» популяции). Негативное влияние оказывает браконьерский промысел и перелов последних десятилетий, поставивший популяцию енисейской нельмы на грань полного уничтожения.

Проведенный нами анализ размерно-весовых характеристик показал, что темп роста трех выбранных группировок неполовозрелой части популяции нельмы абсолютно разный. «Нижние» субпопуляции нельмы растут медленнее, чем «верхние», а «средние» субпопуляции пред-

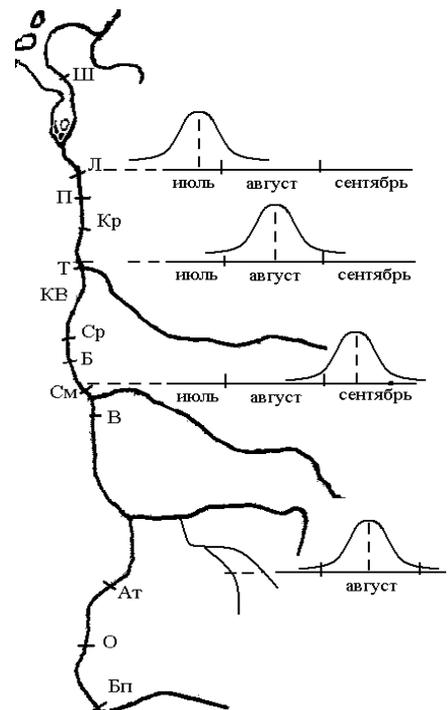


Рис. 1. Характеристика нерестового хода нельмы р. Енисей.

Обозначения: Бп – Большой Порог, О – Означенная, Ат – Атаманово, В – Ворогово, См – Сумароково, Б – Бахта, Ср – Сугрутиха, КВ – Костино – Верещагино, Т – Туруханск, Кр – Карасино, П – Потапово, Л – Левинские пески, Ш – м. Шайтанский

ставляет собой смешанный тип первых двух групп (рис. 2). Таким образом, можно предположить, что это не единая группировка, а микс отдельных жилых форм, имеющих различные размерные показатели, сроки нереста, нагула и различные экотопы обитания.

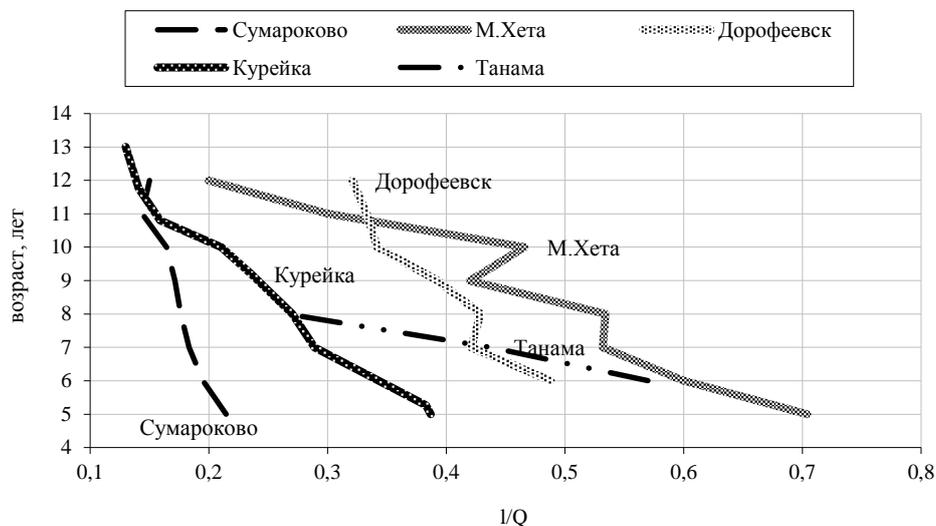


Рис. 2. Отношение длины тела и массы ( $l/Q$ ) нельмы (4+ ... 12+ лет) на различных участках р. Енисей (архивные данные ФГБНУ «НИИЭРВ»)

Зависимость метаболизма рыб, как и других пойкилотермных животных, зависит от температуры окружающей среды, и при ее изменении будут изменяться и биохимические процессы, протекающие в организме. На основании полученных данных рассчитан показатель температурного ускорения биохимических реакций –  $Q_{10}$  нельмы, который имеет значение 4,2, близкое к среднему для других водных животных и рыб в т. ч. (2,2 – 10,9) [1, 7, 16] (рис. 3). Это может быть обусловлено тем, что исследуется отношение биологических показателей, а не сами показатели.

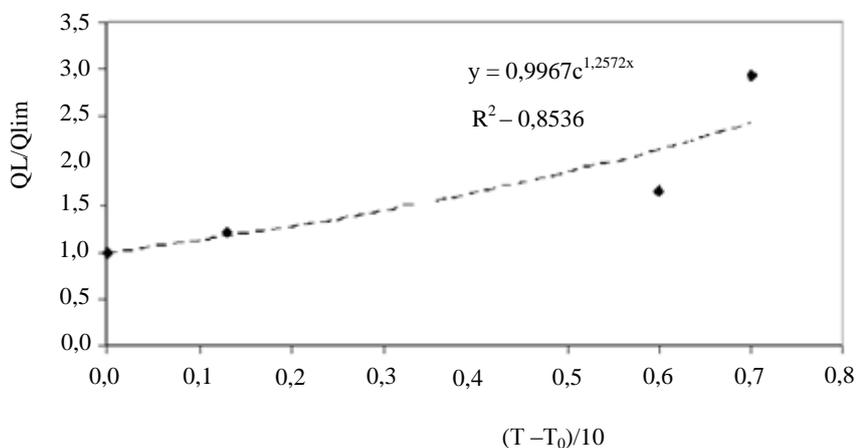


Рис. 3. Зависимость относительного роста молоди нельмы от показателя температурного ускорения биохимических реакций  $Q_{10} = (T - T_0)/10$

Помимо температурной дифференциации, указывающей на различные субпопуляции нельмы, локализованные на соответствующих участках Енисея, в 70-х гг. XX в. обнаружены обособленные субпопуляции в ряде других притоков. В исследованиях Г.И. Головки отмечается [3] наличие «жилой» и «полупроходной» форм, заходящих из дельты Енисея и не поднимающихся выше устья р. Вымской в р. Турухан. При этом автор указывает на ежегодный нерест жилой формы в верхнем течении и наличие в уловах рыб различных возрастных групп. Но, по А.В. Подлесному [12], в притоках Енисея и также наиболее крупных его притоках нельма неизвестна, и наши исследования впервые изменяют это положение.

По исследованиям 30-х гг., нерестилища нельмы находились в районах Сумароково – устье

р. Б. Пит – Казачинский порог [11, 15]. Согласно данным некоторых авторов [18], в правых притоках р. Енисей существуют обособленные местные стада нельмы (см. рис.1). По свидетельству П.В. Тюрин, а в 30-х гг. XX в. нельму ловили в устье р. Ангары в районе Стрелки [15], в районе п. Верхнеимбатский – в притоке р. Сургутиха и в р. Хантайке. В ранних исследованиях также отмечалось наличие Снежнегорского нерестилища нельмы, расположенного на р. Хантайке по строительства Хантайской ГЭС. Таким образом, можно провести аналогию с исследованиями А.Ф. Устюгова по карской ряпушке и допустить наличие двух форм нельмы – первичной (нерестящейся в Енисее) и более поздней, проникшей в Енисей [17].

В работе Г.И. Головки [3] говорится, что нельма использует для питания тихие, мелкие плесы (где много молоди других видов), а таких участков в горном по характеру Енисее в верхнем и среднем течении и его притоках не так уж много. Однако дельта и губа, по сути, представляют собой именно такой плес, являющийся выростным районом для молоди сиговых рыб. Кроме того, в Енисейском заливе, где также встречалась нельма, преобладают именно младшие возрастные классы сиговых рыб. Таким образом, второе объяснение природы «низовых» субпопуляций нельмы, это активное хищничество, в очень раннем возрасте по достижении длины 5 см.

Итак, имеются две гипотезы дифференциации популяций нельмы в р. Енисей:

- 1) геологическое прошлое р. Енисей;
- 2) наличие выростных районов (песов) для молоди нельмы.

Они тесно переплетены между собой, но механизм «выростной площади» действует постоянно, независимо от удаленности моря или даже полного отсутствия. Вдобавок ко всему, очевидным фактом является то, что в основном русле р. Енисей отсутствует достаточное количество плесов для откорма молоди нельмы, поэтому наиболее предпочтительной становится нынешняя устьевая область р. Енисей и Енисейская губа. В то же время в результате сокращения морских трансгрессий [4] как в самом Енисее, так и в его придаточной сети образовывались местные субпопуляции, типа «верховой» туруханской нельмы, а также субпопуляции крупных и мелких притоков Енисея. Поэтому очевидно, что геологические причины играли наиболее важную роль в прошлом, а значит и в становлении популяционной структуры нельмы.

Согласно своему поведению нельма является активным хищником, для нее как «разумного хищника» (цит. по [2]) характерны следующие формы поведения. Во-первых, нельме свойственно «разграничивать» свои и чужие охотничьи участки, во-вторых, охранять свою охотничью территорию, а для такой крупной рыбы охотничий участок тоже должен быть достаточным (как минимум 500 м). Эта же форма поведения свойственна всем пресноводным лососям и хариусу [16]. Острота зрения позволяет нельме активно проявлять свои хищнические инстинкты уже в раннем возрасте (малек), рост в длину преобладает над весовым ростом уже на стадии свободной личинки до стадии малька, фактически за одно лето нельма способна вырастать от 1,1 до 9,8 см [8], тем самым выходя из-под пресса других хищников (например, щуки). В мелких пойменных озерах, куда мальки пассивно скатываются с нерестилищ, происходит их быстрый рост, к концу лета на первом году жизни нельма уже достигает длины 12–15 см. Те же данные были зафиксированы нами в районе нерестилищ в районе Сумароково – Ворогово, что позволяет предположить, что вся акватория р. Енисей «разделена» между различными крупными группировками нельмы на охотничьи участки, которые и обеспечивают ее потребности (как на нагуле, так и во время нереста).

Перейдем к анализу полевых данных по нельме для различных участков Енисея. Рассмотрим рис. 4, где показано размерно-возрастное распределение нельмы в Енисейской губе и на нерестилищах у п. Сумароково. Отсюда видно, что за исключением одного экземпляра, распределения не пересекаются. Это означает, что для данных участков схема А.В. Подлесного [12] о наличии всего двух форм (жилой и полупроходной) в настоящее время не отражает действительной популяционной структуры нельмы.

Добавим сюда размерно-возрастное распределение нельмы на Левинских песках (рис. 4), которое, можно сказать, органически дополняет картину и как нельзя лучше вписывается в схему А.В. Подлесного, и она оказывается, по крайней мере, на визуальном уровне, корректной для миграций нельмы. Однако необходимо познакомиться с тем, что дают статистические критерии.

Добавим к рис. 5 распределение степени не значимости различий по t-критерию Стьюдента. Для тех возрастов, где имеется число экземпляров позволяющее вычислить среднее значение и дисперсию, получено (рис. 6). Отсюда видно, что подавляющая часть возрастов (15+ ... 22+ лет) достоверно различается по средним значениям, т.к. степень не значимости различий равна 0.0000001. Для остальных возрастов (14+, 23+ ... 25+ лет), где число экземпляров для анализа бы-

ло в пределах 2–6, степень не значимости различий даже не доходит до практической ошибки.

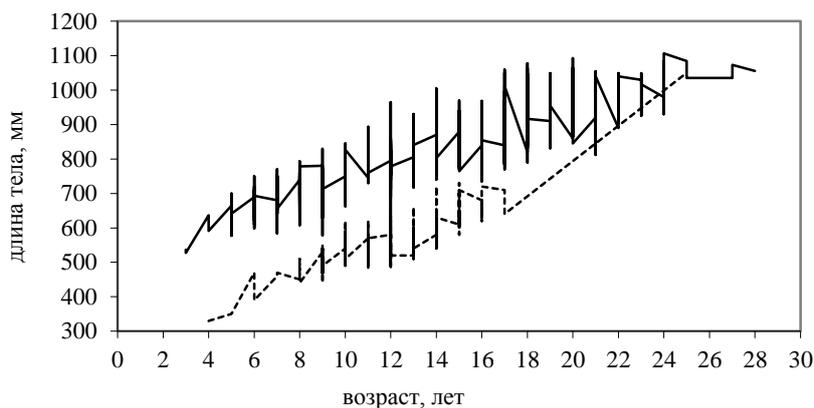


Рис. 4. Размерно-возрастное распределение нельмы на нагуле в Енисейской губе (п. Дорофеевское – «нижние» субпопуляции) и на нерестилище (п. Сумароково – «средние» субпопуляции)

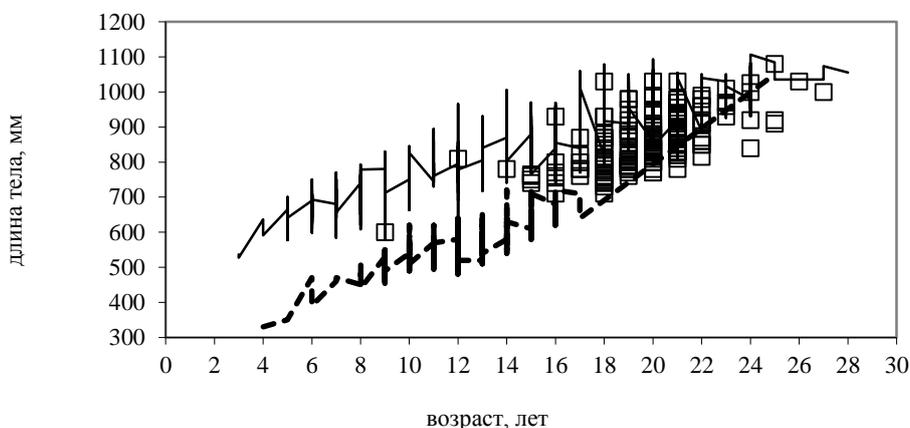


Рис. 5. Размерно-возрастное распределение нельмы в Енисейской губе (п. Дорофеевское), на Левинских песках («нижние» субпопуляции) и на нерестилище (п. Сумароково – «средние» субпопуляции)

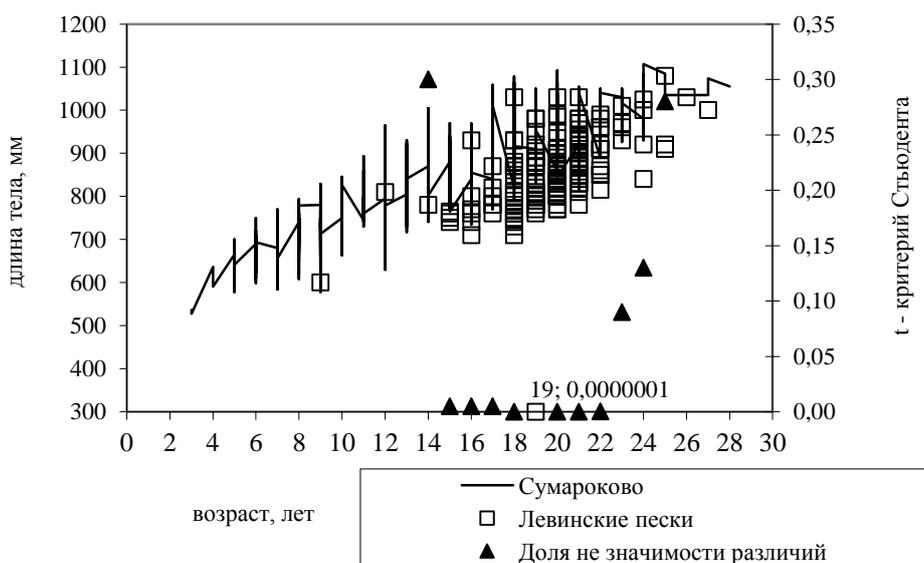


Рис. 6. Размерно-возрастное распределение нельмы на Левинских песках («нижние» субпопуляции) и на нерестилище (п. Сумароково – «средние» субпопуляции) (слева)

и степени незначимости различий по t-критерию Стьюдента (справа)

Более детальный статистический анализ размерных распределений нельмы по конкретным возрастам рассмотрен ниже. Здесь были проведены следующие процедуры анализа:

1. Определение критериев проверки различий средних «Z-критерия», критерия Стьюдента  $T_{st}$  и критерия согласия Колмогорова – Смирнова  $\lambda(n, m)$ . Они приводятся в табл. 1–3.

2. Медианное сглаживание исходных выборок, которое более адекватно позволяет выявить картину событий (рис. 8–10).

Таблица 1

Величины статистических критериев проверки гипотез Z и  $T_{st}$  и согласия Колмогорова – Смирнова  $\lambda(n, m)$  по рисунку 7

Z =	$T_{st}$	$T_{st}^{T(0.001)}$	$\lambda_{100/6}$	$\lambda_{6/6}$	$\lambda_T(0.01)$
2.23	3.44	3.385	2.43	1.77	1.36

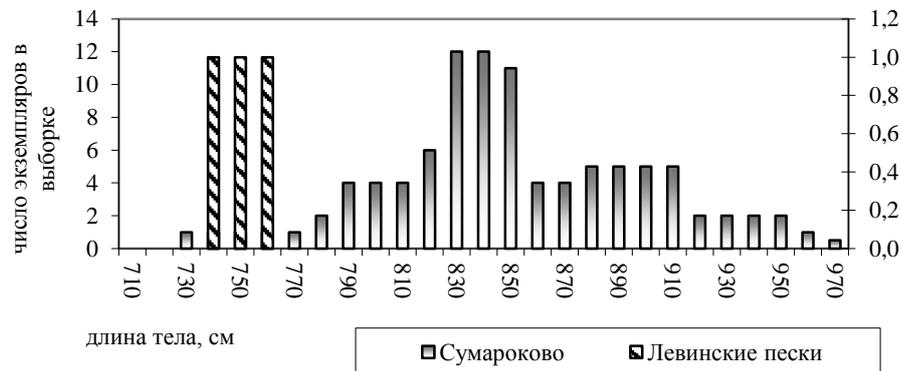


Рис. 7. Медианное сглаживание размерного распределения нельмы возраста 16+ лет «нижней» субпопуляций (на Левинских песках) и «средней» субпопуляций (n. Сумароково)

Как видно из рис. 7, для возраста 16+ лет происходит перекрытие размерных распределений субпопуляций «нижней» (Левинских песков) и «средней» (Сумароково). Но степени незначимости различий по указанным критериям говорят о том, что более 99% «нижней» субпопуляции отсутствует на «средних» нерестилищах (Сумароково). И в соответствии с величиной степени незначимости различий причиной перекрытия может быть только ростовая дивергенция сумароковской («средней») субпопуляции.

Таблица 2

Величины статистических критериев проверки гипотез Z и  $T_{st}$  и согласия Колмогорова – Смирнова  $\lambda(n, m)$  по рисунку 8

Z =	$T_{st}$	$T_{st}^{T(0.000005)}$	$\lambda_{20/38}$	$\lambda_{20/20}$	$\lambda_T(0.01)$
5.05	5.18	5.032	3.45	3.01	1.36



Рис. 8. Размерное распределение нельмы возраста 21+ лет «нижней» субпопуляций (на Левинских песках)

и «средних» субпопуляций (п. Сумароково)

Подобные заключения можно сделать и для возраста 21+ лет (рис. 8 и табл. 2). Медианное сглаживание позволяет также определить кратность нереста нельмы, которая равна 4.

Для возраста 23+ лет после медианного сглаживания просто отсутствует перекрытие распределений (рис. 9). Поэтому здесь были рассчитаны только критерии проверки гипотез  $Z$  и  $T_{st}$  (табл. 3).

Таблица 3

Величины статистических критериев проверки гипотез  $Z$  и  $T_{st}$  по рисунку 9

$Z$	$T_{st}$	$T_{st}^{T_{st}(0.07)}$
1.99	2.04	1.974

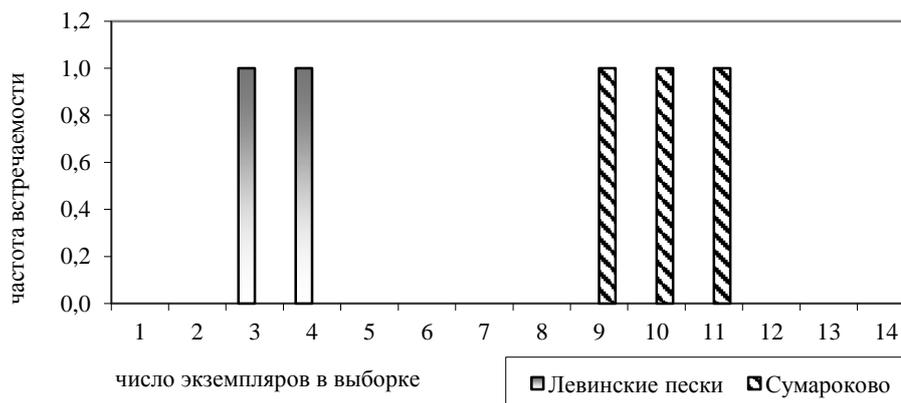


Рис. 9. Размерное распределение нельмы возраста 23+ лет «нижних» субпопуляций (на Левинских песках) и «средних» субпопуляций (п. Сумароково)

Полученные результаты убедительно говорят о том, что практически вся (даже с учетом ростовой дивергенции) «нижняя» субпопуляция нельмы, отловленная на Левинских песках, либо не доходит до нерестилищ (п. Сумароково), либо поднимается выше него.

Продолжая анализ «средних» субпопуляций нельмы, можно полагать, что сумароковская субпопуляция представляет собой вообще отдельную группировку со своей размерно-возрастной характеристикой, ареал обитания которой ограничен окрестностями мест своего нереста (т. е. довольно небольшой участок) и представляет в настоящее время предмет потребительского, лицензионного, а также браконьерского промысла. Помимо указанной «средней» субпопуляции на нерестилищах Сумароково могут нереститься также и другие субпопуляции, обладающие близкими размерно-весовыми характеристиками. В придаточной системе р. Енисей могут таким же образом существовать и другие «жилые» субпопуляции нельмы, например в верховьях р. Турухан или нижнего течения р. Курейки.

### Выводы

Таким образом, схема миграций нельмы подобна низовой популяции осетра [2, 5], она либо поднимается до района Костино – Верещагино, либо рассеивается мелкими партиями по акватории среднего течения р. Енисей и его притоков, где нерестится, а затем скатывается в устьевую область основного русла р. Енисей для нагула в течение трех-четырёх лет, далее этот цикл повторяется.

В качестве источника пополнения «нижних» субпопуляций можно рассматривать вынос мальков во время паводка с различных нерестилищ, разбросанных ныне по всему среднему течению, части нижнего течения р. Енисей и его притоков. В период естественного стока Енисея (до строительства Красноярской ГЭС) вынос мальков паводком происходил также и из его верхнего течения.

### Литература

1. Биоэнергетика и рост рыб. – М.: Легкая пром-сть, 1983. – 406 с.
2. Гайденок Н.Д., Заделёнов В.А., Чмаркова Г.М. Некоторые проблемы исследования популяции осетра р. Енисей // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной

Сибири. – Красноярск: КНИИГиМС, 2004. – Вып. 6. – С. 43–47.

3. Головкин Г.И. Состояние рыбных запасов реки Турухан и меры их рационального использования // Отчет по х/д теме с Крас-им рыбопром объедин. Науч. рук. Гундризер А.Н. – Томск, 1971. – 170 с.

4. Данилов И.Д., Власенко А.Ю., Луковкин Д.С. Формирование криогенной экосистемы Арктического океана // Геоэкология. – 2000. – № 3. – С. 197–206.

5. Заделёнов В.А., Гайденок Н.Д. К структуре популяции сибирского осетра р. Енисей // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития: Материалы докладов 4 Международ. науч.-практ. конф. – М.: Изд-во ВНИРО. – 2006. – С. 199–202.

6. Исаченко В.Л. Рыбы Туруханского края, встречающиеся в Енисее // Материалы по исследованию р. Енисей в рыбопромысловом отношении. – Красноярск, 1912. – Т. 1. – Вып. 6. – 111 с.

7. Карамушко Л.И. Биоэнергетика рыб северных морей. – М.: Наука. – 2007. – 252 с.

8. Макеева А.П., Павлов Д.С. Ихтиопланктон пресных вод России (Атлас). – М.: Изд-во МГУ, 1998. – 216 с.

9. Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Вып. 30. – 115 с.

10. Пирожников П.Л. Сиговые рыбы сибирских рек // Изв. ВНИОРХ. – М., 1949. – Т. 44. – С. 97–179.

11. Подлесный А.В., Лобовикова А.А., Вовк Ф.И. Рыбное хозяйство на р. Енисее (от г. Красноярска до р. Курейки) // Рукописный фонд ФГНУ «НИИЭРВ». – 1939. – Т. 3. – Ч. 1, 2. – 569 с.

12. Подлесный А.В. Рыбы р. Енисей, условия их обитания и использование // Изв. ВНИОРХ. – М.: Пищепромиздат. – 1958. – Т. 44. – С. 97–178.

13. Попов П.А., Головкин Г.И. Состояние рыбных запасов реки Танама и меры их рационального использования // Отчет по х/д теме с Крас-им рыбопром. объедин. Науч. рук. Головкин В.И. – Томск, 1974. – 70 с

14. Сакс В.Н. Условия образования донных осадков в арктических морях СССР // Тр. НИИГА. – Л.-М., 1952. – 140 с.

15. Тюрин П.В. Предварительный отчет о работах по научно-промысловому обследованию р. Енисей в районе г. Красноярска, устье р. Ангары, проведенному в 1928 г. // Рукописный фонд ФГНУ «НИИЭРВ», 1928. – Т. 5. – 38 с.

16. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 324 с.

17. Устюгов А.Ф. О происхождении двух экологических форм сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей // Вопросы ихтиологии. – 1976. – С. 773–783.

18. Филиппов К.А., Башимаков В.Н. Предварительный отчет по изучению нерестилищ нельмы, ряпушки и муксуна р. Енисей // Рукописный фонд ФГНУ «НИИЭРВ», 1937. – Т. 6. – 51 с.