

УДК [574.5+597.2/.5](282.256.1.044)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ПОДРАЩИВАНИЯ МОЛОДИ МУКСУНА В ЕСТЕСТВЕННОЙ СРЕДЕ

© 2023 г. Л. Н. Степанов^а *, В. Д. Богданов^а, М. Ю. Ильин^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: stepanov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 16.05.2023 г.

После доработки 21.05.2023 г.

Принята к публикации 24.05.2023 г.

Рассмотрены особенности питания молоди муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) при подращивании в садках, установленных на протоке Нижней Оби. Обнаружено, что наряду с искусственным кормом молодь питается организмами зообентоса и зоопланктона, попадающими в садки во время дрейфа — их потребление отмечено с первых и до последних дней подращивания. Основу массы пищевого комка составлял искусственный корм — 88.3–94.3%, на долю водных беспозвоночных приходилось 1.3–5.7% массы пищевого комка. Доминировали личинки хирономид. Не выявлены статистически значимые различия в потреблении молодь муксуна беспозвоночных животных до кормления и после него ($p = 0.442$) при средних значениях 0.005 и 0.006 г соответственно. Отмечена способность перехода молоди с искусственной на естественную кормовую базу на всех стадиях развития, что является показателем успешной адаптации к условиям среды при садковом подращивании в протоках р. Оби.

Ключевые слова: р. Обь, протока Лоранпосл, зоопланктон, зообентос, дрейф, искусственное воспроизводство, садковые линии, муксун, молодь, подращивание, питание

DOI: 10.31857/S0367059723050116, EDN: HZSADQ

Почти полное уничтожение муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) в Обь-Тазовском бассейне и увеличение антропогенной нагрузки на экосистемы Обской губы определяют необходимость срочного внедрения эффективных рыбоводных мероприятий. Одной из причин снижения численности популяции муксуна в р. Обь является утрата основных нерестилищ в результате возросшего антропогенного воздействия на экосистемы рек в середине XX в. Вследствие сброса стоков угледобывающих, металлургических и химических предприятий, добычи песчано-гравийной смеси нерестилища муксуна в р. Томь утрачены, а в р. Обь ниже устья р. Томь потеряли свое прежнее значение как место для нереста.

Помимо потери части основных нерестилищ, на состоянии популяции муксуна негативно сказалась возросшая во второй половине XX в. интенсивность промысла, базирующегося на эксплуатации нерестового стада, в том числе интенсивный браконьерский лов в Обской губе и на путях нерестовых миграций [1]. В результате нерестовое стадо обского муксуна не может обеспечить естественное восстановление промыслового запаса вида. Ввиду резкого снижения численности муксуна, ухудшения качества и снижения

площади нерестилищ искусственное воспроизводство муксуна должно быть усилено.

С 2016 г. производятся выпуски в Обь-Иртышский бассейн подрощенной в естественных сорах-питомниках молоди муксуна, но до настоящего времени этот метод искусственного воспроизводства не привел к началу восстановления численности популяции. За период 2016–2021 гг. в бассейне Нижней Оби было выпущено 155 млн шт. молоди муксуна массой от 0.5 до 1.5 г, из них 45 млн шт. выпустил Собский рыбозавод. По данным А.К. Матковского [2], для восстановления популяции обского муксуна до уровня 1970-х годов нужно выпускать ежегодно до 1448 млн экз. молоди массой 1.5 г. Кормовая база р. Оби очень высокая и позволяет обеспечивать существующие популяции доступным кормом. Поэтому считается, что выпуски молоди в предлагаемых объемах при фактическом прекращении естественного воспроизводства не нанесут экологического ущерба экосистеме р. Оби [2].

На Собском рыбозаводе разработана и внедрена технология выращивания молоди муксуна. По данной технологии молодь массой 0.4 г в начале лета пересаживается в садки, которые размещены в естественном водном объекте, являющемся ме-

стом обитания муксуна. Наряду с искусственными кормами молодь потребляет естественные корма (организмы зоопланктона и зообентоса). Выпуск осуществляется с минимальными потерями в тот водоем, где расположены садки.

В соответствии с “Методикой возмещения вреда водным биологическим ресурсам” [4] эффект от выпуска молоди массой свыше 10 г в 80–90 раз превосходит таковой от выпуска молоди массой 1.5 г, т.е. выпуск 7.8 млн шт. сеголеток муксуна массой свыше 10 г по эффективности заменяет восполнение стада 1.5 млрд личинок.

Существующая практика подращивания молоди муксуна в естественных сорах, которые являются питомниками, в настоящее время входит в противоречие с распоряжением Минсельхоза от 11.06.2021 г., в соответствии с которым выращивание молоди муксуна и нельмы на рыбноводных участках, переданных для аквакультуры, запрещено [5]. Тем не менее использование соров как неуправляемых питомников в пойме Оби продолжается. Согласно информации по выпуску, выживание молоди массой тела 1.5 г составляет 80–100% [6], что вызывает большие сомнения, так как это противоречит биологическим законам. Наши многолетние исследования выживания личинок сиговых рыб в сорах поймы Оби показали, что только в личиночный период выживание составляет в среднем 10%, а в исключительно благоприятные годы повышается до 30% [7].

Таким образом, для увеличения объемов выпусков молоди сиговых с крупной массой тела альтернативы выращиванию в садках, установленных в естественных водотоках поймы р. Оби, нет. В связи с этим важно рассмотреть экологические факторы, влияющие на рост и выживание молоди муксуна при выращивании в садках.

Изучение питания молоди сиговых рыб имеет большое значение для всего комплекса исследований трофических взаимосвязей в экосистеме Нижней Оби, так как это позволяет получить более полные данные о функциональной роли организмов разных трофических уровней в общем круговороте и трансформации энергии в водных экосистемах. Большинство работ посвящено изучению питания муксуна в возрасте от одного года и старше ([8–12] и др.). Литературные данные о росте, развитии и питании молоди муксуна в естественной среде в первый год жизни практически отсутствуют. Информация по питанию и биологии молоди муксуна р. Обь получена лишь при его выращивании в Сухоруковской курье (ХМАО) [3]. Отмечено, что в первый месяц выращивания муксун питается ветвистоусыми и веслоногими ракообразными. В конце периода нагула в составе пищи муксуна увеличивается доля хирономид — до 50% массы пищевого комка и более.

Для выявления экологических аспектов подращивания муксуна нами в 2021 г. было проведено изучение кормовой базы и спектра питания молоди муксуна, помещенного в садковые линии в протоке Лоранпосл (Нижняя Обь).

Целью работы было изучить экологические аспекты экспериментального подращивания молоди муксуна в естественной среде на садковых линиях, спектр питания, качественный и количественный состав кормовой базы естественного происхождения, адаптивные возможности молоди.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований. Длина реки Оби — 3676 км, площадь бассейна составляет около 3 млн км², годовой сток — 394 км³. Гидрографическая сеть хорошо развита (0.3–0.5 км/км²). Сток по сезонам в районе г. Салехарда распределяется следующим образом: зима — 8.4%, весна — 14.6%, лето — 56%, осень — 21% [13]. Ведущее значение в питании рек играет талая снеговая вода (до 80%), вклад дождевой воды значительно меньше, а доля грунтовых вод минимальна из-за вечной мерзлоты. Снеговое питание обуславливает малую минерализацию воды с преобладанием ионов HCO_3^{3-} и Ca^{2+} , которые доминируют в составе атмосферных осадков Тюменского севера [14]. В годовом режиме стока выделяются три периода: весенне-летнее половодье, летне-осенняя межень с дождями и низкая продолжительная межень в зимний период [15]. Подъем и спад уровней воды происходят медленно. Вскрытие ледяного покрова совпадает с началом повышения уровня воды. На всем протяжении река делится на сходные по гидрологическим условиям многочисленные протоки.

В конце июня 2021 г. Собским рыбноводным заводом на протоке Лоранпосл (20 км выше г. Салехарда) была введена в эксплуатацию садковая линия для подращивания молоди муксуна и чира с последующим их выпуском в естественные водоемы в целях восстановления запасов ценных сиговых рыб. Садковая линия состоит из 30 квадратных садков, выстроенных в два ряда: длина дели одной стороны садка — 4.9 м, рабочая глубина — 2.5 м, размер ячеи — 3 мм.

Судоходная протока Лоранпосл расположена в нижнем течении р. Оби: общая площадь — 103 га, глубины в межень — 12–14 м, скорость течения на стрежне — от 0.49 до 0.57 м/с, у берегов — 0.22 м/с, в месте расположения садковой линии — 0.33 м/с. Расположение точек отбора проб представлено на рис. 1.

Зарыбление садковой линии было проведено в период с 30 июня по 4 июля 2021 г. В садки заселили порядка 5 млн экз. молоди средней массой 0.4 г, по окончании периода выращивания в кон-

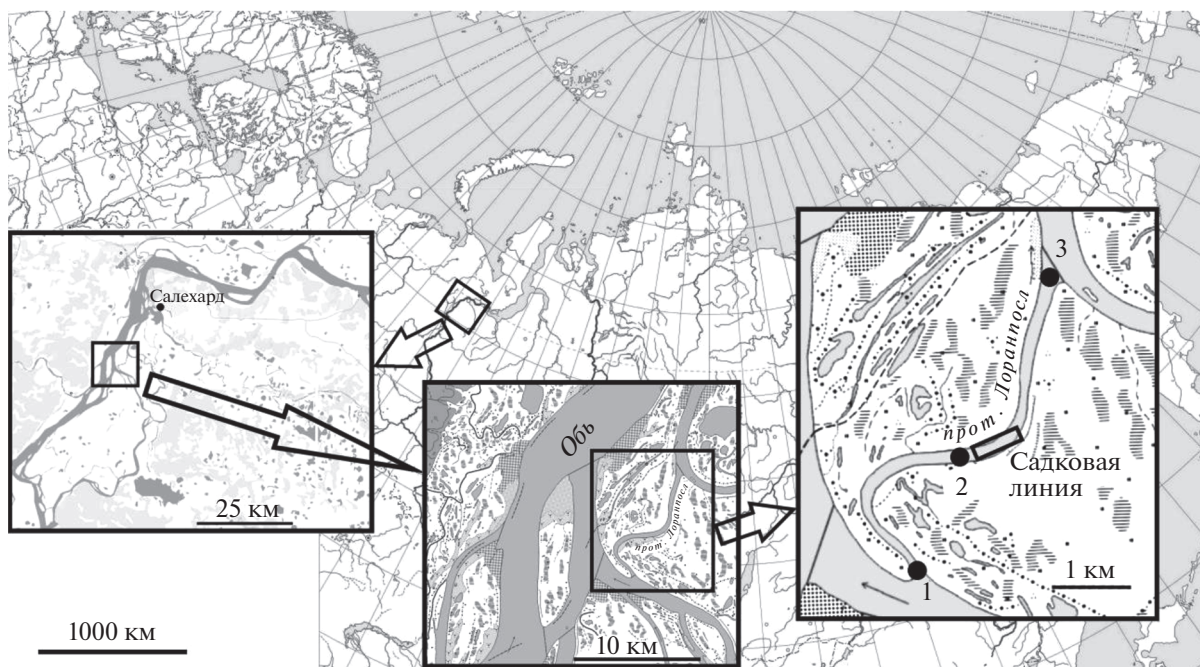


Рис. 1. Карта-схема района исследований: 1–3 – створы отбора гидробиологических и гидрохимических проб [пояснения в тексте].

це июля в естественную среду было выпущено 4198640 экз. молоди муксуна. Таким образом, выживаемость составила 84%.

Материал собран в июле–августе 2021 г. Отбор гидрохимических и гидробиологических проб, а также измерение гидрологических параметров протоки проводили в прибрежье (левый берег, правый берег) и на стрежне протоки на трех створах: 1 – выше линии садков (66°22'50" с.ш., 66°22'38" в.д.), 2 – в районе садковой линии (66°23'43" с.ш., 66°24'11" в.д.), 3 – ниже линии садков (66°24'53" с.ш., 66°25'03" в.д.).

Гидрохимия. При определении гидрохимических и гидрологических параметров использовали приборы экспресс-анализа. Глубину измеряли картплоттер-эхолотом LOWRANCE Mark-5x DSI, скорость течения (V) – измерителем скорости водного потока ИСВП-ГР-21М1 в комплекте с ИСО-1, температуру и водородный показатель (рН) – с помощью прибора HI 98128 Hanna. Минерализацию (TDS) определяли кондуктометром Hanna HI 8734, содержание растворенного кислорода (O_2) – термооксиметром Handy Polaris (Оху-Guard), азот аммонийный (NH_4^+), азот нитритный (NH_2^-), азот нитратный (NH_3^{2-}), фосфаты (PO_4^{3-}) и сульфаты (SO_4^{2-}) измеряли при помощи спектрофотометра Nach Lange DR 3900. Прозрачность воды оценивали с помощью диска Секки.

Зоопланктон. Отбор проб осуществляли процеживанием 200 л воды через планктонную ло-

вушку Апштейна, выполненную из мельничного капронового газа № 64. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку проб проводили в лабораторных условиях счетно-весовым методом согласно общепринятым методикам [16–19]. В камере Богорова по методу Гензена подсчитывали количество видов и организмов в пробе или в ее части. Взятие части пробы производили штемпель-пипеткой Самышева объемом 0.5, 1 и 2 мл. Крупные и редкие организмы подсчитывали во всей пробе.

При расчете численности мелких коловраток использовали коэффициент, равный 2 [18]. Подсчет числа организмов проводили с помощью бинокуляра “Ломо”. Видовую принадлежность определяли при помощи микроскопа “Carl Zeiss Axio Scope A1” с использованием отечественных определителей [18, 20–23]. Для расчета биомассы организмов зоопланктона использовали формулы связи массы с длиной тела [24].

Зообентос. Для отбора количественных проб зообентоса использовали дночерпатель Петерсена площадью захвата 0.025 м². Грунт промывали через капроновое сито с ячейей 0.26 мм (газ № 38). Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку проб проводили в лабораторных условиях согласно общепринятым методикам [25, 26]. Всего собрано 8 количественных проб зообентоса. При разборе проб, подсчете организмов и определении видов использовали микроскопы OLYMPUS OPTICAL

CZ6045 и OLIMPUS CX41RF. Численность и биомассу рассчитывали на 1 м² площади дна. Таксономическую принадлежность гидробионтов устанавливали по отечественным определителям [27–36]. Доминанты выделены согласно критериям, принятым в гидробиологии [24].

Дрифт водных беспозвоночных. Под дрифтом речного бентоса понимают пассивное перемещение водных беспозвоночных в речном потоке вниз по течению в толще воды, а также совокупность этих организмов [37]. Дрифт неразрывно связан с гидрологией водотока, наиболее важный показатель при его изучении — скорость течения. Дрифт способствует сохранению целостности сообществ донных беспозвоночных. Благодаря дрейфу происходит расселение гидробионтов, а кормовыми организмами обеспечиваются как половозрелые рыбы, так и их молодь [37–39]. Изучение закономерностей дрейфа важно для развития теории функционирования речных экосистем [40].

При сборе материала по дрейфу применяли метод учета стока [41]. Для отбора проб использовали ловушку из мельничного газа № 21: площадь входного отверстия — 0.25 м², длина — 1.5 м, длина сборного кармана из мельничного газа № 70 — 30 см, время экспозиции — 30–60 мин. Всего собрано 4 пробы, которые фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку проводили в соответствии с общепринятыми методами [25]. Определяли абсолютную и относительную численность отдельных таксонов и их биомассу с использованием торсионных весов WAGA TORSYIANA WT с точностью до 0.1 мг. Результаты пересчитывали на 100 м³ водного потока.

Питание молоди муксуна. Подращиваемая на протоке Лоранпосл молодь муксуна получена из икры от аквакультурных производителей маточного стада муксуна ООО “Форват” (Ленинградская область). Генетический анализ муксуна маточных стад рыбозаводов Собского и “Форват” не выявил отличий по используемым генетическим маркерам от природных популяций рек Западной Сибири [42]. В связи с этим полученное потомство может быть использовано для проведения мероприятий по восстановлению численности популяций этого ценного вида сиговых рыб в бассейне Оби.

При осуществлении индустриального рыбодводства применяется комбинированный метод выращивания, когда начальные стадии жизненного цикла молоди муксуна происходят на рыбозаводном заводе. По достижении массы 0.4 г молодь транспортируется на организованные садковые линии, расположенные в естественных водотоках, для дальнейшего подращивания до требуемых навесок.

Биотехника инкубации икры, выдерживания личинок, переход на активное питание личинок

сиговых рыб остаются общепринятыми и соответствуют биотехническим показателям по выращиванию молоди муксуна [43]. Учтены также методические рекомендации по подращиванию молоди муксуна, чира и нельмы в садках [44, 45]. Биологический анализ молоди муксуна проводили согласно общепринятым методикам [46]. Измеряли длину тела по Смиту (*L_{sm}*), промысловую длину (*L*) с точностью до 1 мм и взвешивали молодь рыб на электронных весах Tanita 1230 с точностью до 1 мг.

После проведения биологического анализа содержимое желудков обсушивали на фильтровальной бумаге. Дальнейшую обработку материалов по питанию осуществляли количественно-весовым методом согласно общепринятым методикам [47, 48]. Пищевой комок и его отдельные компоненты взвешивали на торсионных весах WAGA TORSYIANA WT с точностью до 0.1 мг. Кормовые объекты по возможности определяли до вида. Значение отдельных систематических групп организмов выражали в процентах от веса всей пищи и частоты встречаемости, индекс наполнения желудка — в процедициях. Всего обработано 59 экз. молоди муксуна.

Статистический анализ. Для характеристики параметров относительной и абсолютной численности и биомассы гидробионтов применяли методы описательной статистики. Анализ выполнен с использованием программы SPSS Statistics 14.0 [49]. Оценку значимости статистических различий между выборками определяли с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни (*U*).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрохимические исследования

Гидрохимические и гидрологические показатели, отмеченные на станциях, приведены в табл. 1. По солевому составу, согласно классификации О.А. Алекина [50], воды Нижней Оби относятся к слабоминерализованным, гидрокарбонатного класса, кальциевой группы. Температура воды в среднем по станциям составила +18.1°C, максимальные значения характерны для прибрежной зоны. Величины pH соответствуют фоновым значениям [51, 52] и лежат в пределах 6.0–9.0, не вызывающих гибель молоди сиговых. Содержание растворенного кислорода, ионов аммония, нитритов, нитратов, сульфатов и фосфатов не превышает пределов предельно допустимых концентраций для рыбохозяйственных водоемов [53].

Зоопланктон

Зоопланктон протоки включал 38 видов [54]. Наиболее разнообразно представлены коловратки — 19 видов. В составе ветвистоусых и веслоногих

Таблица 1. Гидрохимические и гидрологические показатели воды протоки Лоранпосл

Точки отбора проб	Глубина, м	$V_{\text{теч}}$, м/с	T , °C	Прозрач-ность, м	pH	O_2	TDS	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^{2-}	SO_4^{2-}	PO_4^{3-}
							мг/л					
Выше линии садков												
Левый берег	2.1	0.22	17.7	0.70	7.20	7.6	48.3	0.18	0.010	0.1	<1	0.68
Правый берег	1.5	0.22	19.2	0.65	7.50	9.1	»	»	»	»	»	»
Стрежень	6.0	0.57	17.1	0.72	7.10	8.5	»	»	»	»	»	»
Район садко-вой линии	3.0	0.33	17.1	0.75	7.10	7.9	»	»	»	»	»	»
Ниже линии садков							»	»	»	»	»	»
Левый берег	1.0	0.22	20.1	0.75	7.80	9.6	»	»	»	»	»	»
Правый берег	1.5	0.22	18.1	0.75	7.70	8.3	»	»	»	»	»	»
Стрежень	7.0	0.49	17.1	0.80	7.15	8.1	»	»	»	»	»	»

Таблица 2. Структура зоопланктона протоки Лоранпосл (N — численность, %, B — биомасса, %)

Группы	Выше линии садков						Район садковой линии		Ниже линии садков					
	левый берег		правый берег		стрежень		линии		левый берег		правый берег		стрежень	
	N	B	N	B	N	B			N	B	N	B	N	B
Rotatoria	85.3	52.0	88.4	2.4	96.6	57.7	97.8	58.6	87.6	2.3	85.1	46.6	96.4	66.3
Cladocera	1.7	23.3	10.8	97.4	0.4	30.3	0.5	7.3	11.1	97.4	1.8	27.5	0.5	14.1
Copepoda	13.0	24.7	0.8	0.2	3.0	12.0	1.7	34.1	1.3	0.3	13.1	25.9	3.1	19.6
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Численность, тыс. экз/м ³	25.54		105.04		84.91		83.42		63.36		25.51		0.798	
Биомасса, г/м ³	0.117		6.129		0.179		0.083		3.405		0.133		0.140	

рачков отмечены 12 и 7 видов соответственно. По численности доминировали коловратки — 85.1–97.8% плотности всех зоопланктеров. Структуру зоопланктоценозов по биомассе, как правило, также определяли коловратки.

Наибольшая численность планктонных организмов отмечена в прибрежье среди высшей водной растительности, а также на стрежневом участке протоки — 105.04 и 84.91 тыс. экз/м³ соответственно (табл. 2). На стрежне реки по численности доминировали *Keratella cochlearis cochlearis* (Gosse, 1851) и *Trichocerca weberi* (Jennings, 1903) — космополиты, широко распространены в разнотипных водоемах, а также распространенная в пресных водоемах холодолюбивая *Polyarthra dolichoptera* (Idelson, 1925). На литоральных станциях в зарослях водной растительности основу численности составлял широко распространенный вид-космополит, населяющий прибрежные зоны различных пресноводных водоемов, — коловратка *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1832).

Максимальная биомасса зоопланктона отмечена на прибрежных станциях — в среднем

4.767 г/м³. Доминировали крупные обитатели макрофитов прибрежных биотопов — ветвистые ракообразные *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) и *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761). На русловом участке и большинстве прибрежных станций без высшей водной растительности биомасса зоопланктона была относительно низкой — до 0.134 г/м³. Доминировали широко распространенные коловратки *Bipalpus hudsoni* (Imhof, 1891), *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850) и ветвистоусый рачок *Daphnia galeata* (Sars, 1864).

Количественное развитие планктонных организмов в месте расположения садковой линии характерно для стрежневой зоны протоки: доминантами по численности выступали коловратки *T. weberi*, *K. cochlearis* и *P. dolichoptera*, по биомассе — коловратка *B. hudsoni*.

Численность и биомасса зоопланктеров изменялись в широких пределах — от 0.798 до 105.04 тыс. экз/м³ и от 0.083 до 6.129 г/м³ соответственно. Максимальный уровень количественного развития планктона характерен для прибрежной

Таблица 3. Структура зообентоса протоки Лоранпосл (*N* – численность, %, *B* – биомасса, %)

Группы	Выше линии садков						Район садковой линии	Ниже линии садков						
	левый берег		правый берег		стрезень			левый берег		правый берег		стрезень		
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
Hydrozoa	—	—	—	—	—	—	—	—	3.2	29.7	—	—	—	—
Nematoda	—	—	—	—	—	—	3.1	0.5	16.1	5.9	12.5	20.8	—	—
Oligochaeta	—	—	—	—	76.4	43.8	12.6	12.4	29.0	25.6	12.5	33.3	5.4	4.4
Mollusca	—	—	—	—	7.0	54.5	—	—	—	—	—	—	43.2	78.2
Ostracoda	—	—	15.8	3.3	4.1	0.4	—	—	6.5	0.6	25.0	8.3	—	—
Collembola	—	—	0.4	0.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Trichoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.7	11.9
Ceratopogonidae	—	—	—	—	—	—	9.4	8.2	9.7	14.3	—	—	—	—
Chironomidae	100.0	100.0	83.8	95.9	12.5	1.3	74.9	78.9	35.5	23.9	50.0	37.6	48.7	5.5
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Численность, экз/м ²	3600		10 140		9680		12 700		12 400		320		1480	
Биомасса, г/м ²	3.600		4.870		9.632		8.740		6.730		0.096		3.632	

зоны. Средние величины численности и биомассы зоопланктона исследованного участка протоки составили 67.81 тыс. экз/м³ и 1.455 г/м³.

Зообентос

Створ 1. Видовой состав зообентоса **левобережной зоны** беден. В составе донной фауны определены 2 вида хирономид. Доминировали личинки *Paracladopelma nigrochalteralis* (Malloch, 1915) – 66.7% (2400 экз/м²) общей численности и 67% (2.4 г/м²) всей биомассы (табл. 3).

В составе зообентоса заиленных песков **правого берега** отмечены 6 видов беспозвоночных животных из трех систематических групп. Структуру зообентоса как по численности, так и по биомассе определяли хирономиды, представленные 4 таксонами. Доминировали личинки *Orthocladus* sp. – 74% (2400 экз/м²) общей численности и 51.3% (2.5 г/м²) биомассы всех гидробионтов. На долю куколок хирономид рода *Chironomus* при низкой численности (100 экз/м²) приходилось 32.9% (1.6 г/м²) суммарной биомассы.

На центральных участках русла протоки (**стрезень**) с глубинами до 6 м обнаружены 9 видов беспозвоночных животных. Уровень количественного развития зообентоса высокий. Структуру сообществ по численности определяли олигохеты – 7400 экз/м². Доминировали представители сем. Tubificidae *Spirosperma ferox* (Eisen, 1879) – 41.3% (4000 экз/м²) суммарной численности беспозвоночных. Второе место по плотности занимали личинки хирономид – 1200 экз/м². Биомассу гидро-

бионтов определяли моллюски и олигохеты – 98.3% (9.472 г/м²) всей биомассы. Доминирующие виды *Euglesa* sp., *Tetragonocyclas* sp. (двустворчатые моллюски), *S. ferox*, *Aulodrilus limnobius* Bretscher, 1899 (олигохеты) формировали 89.3% биомассы всего бентоса.

Створ 2. Зообентос в районе садков (глубина 1.5 м) представлен 9 видами и формами беспозвоночных животных, относящихся к 4 систематическим группам. Структуру бентоценозов определяли хирономиды – 74.8% (9500 экз/м²) общей численности и 78.9% (6.9 г/м²) суммарной биомассы. Доминировали личинки *Chironomus* sp. – 65.9% (5.76 г/м²) общей биомассы. Олигохеты формировали 12.6% (1600 экз/м²) плотности гидробионтов и 12.4% (1.08 г/м²) биомассы всего бентоса. Уровень количественного развития зообентоса высокий.

Створ 3. На глинистых биотопах **левобережной зоны** обнаружено 10 таксонов беспозвоночных животных из 6 систематических групп. Видовое обилие определяли хирономиды – 5 видов и форм, численность зообентоса – хирономиды и олигохеты: более 60% (8000 экз/м²) суммарной плотности гидробионтов (см. табл. 3). В составе хирономид по численности доминировали личинки *Chironomus* sp. (2000 экз/м²) и *Orthocladus* sp. (1200 экз/м²). Биомассу беспозвоночных также создавали хирономиды и олигохеты – 59.0% (3.3 г/м²). Заметный вклад в создание биомассы бентоценозов вносили гидры и мокрецы.

Количественные показатели развития зообентоса прибрежной зоны (**правый берег**) низкие (см.

Таблица 4. Количественные показатели дрейфа протоки Лоранпосл (в 100 м³)

Группа	30.06.2021 г., 13.00–13.35				02.07.2021 г., 19.00–19.30				04.07.2021 г., 13.00–14.00			
	численность		биомасса		численность		биомасса		численность		биомасса	
	экз.	%	г	%	экз.	%	г	%	г	%	г	%
Acariformes	—	—	—	—	67	4.5	0.027	2.0	7	8.0	0.002	2.4
Trichoptera	135	41.8	0.013	6.4	135	9.1	0.620	45.5	7	8.0	0.047	57.3
Ceratopogonidae	—	—	—	—	135	9.1	0.013	0.9	—	—	—	—
Ephemeroptera	—	—	—	—	—	—	—	—	7	8.0	0.011	13.4
Simuliidae	13	4.0	0.027	13.2	135	9.1	0.215	15.8	7	8.0	0.003	3.7
Chironomidae	175	54.2	0.164	80.4	1078	72.8	0.488	35.8	60	68.0	0.019	23.2
Всего	323	100.0	0.204	100.0	1482	100.0	1.363	100.0	88	100.0	0.082	100.0

табл. 3). Обнаружено 7 таксонов беспозвоночных животных. По численности доминировали хирономиды, второе место занимали ракушковые раки. Основу биомассы почти в равных долях составляли хирономиды и олигохеты.

На центральных участках русла (стрезень) протоки с глубинами до 7 м отмечены представители 4 групп беспозвоночных животных. Численность гидробионтов почти в равных долях определяли хирономиды и моллюски — 91.9% (1360 экз/м²) суммарной плотности. Ведущее место в создании биомассы занимали двусторчатые моллюски *Euglesa* sp., *Nucleocyclus radiate* (Westerlund, 1897) — 2.84 г/м², или 78.2% биомассы всего бентоса.

В составе донной фауны протоки Лоранпосл обнаружены 32 вида и таксона более высокого ранга беспозвоночных животных [54]. Встречались организмы из 12 систематических групп. По числу таксонов преобладали хирономиды — 15 видов и форм. Амфибиотические насекомые составляли 62.5% от общего числа видов. Все донные беспозвоночные животные входят в состав пищевых спектров различных видов бентосоядных рыб, в том числе и сиговых.

Численность и биомасса зообентоса изменялись в широких пределах — от 320 до 12400 экз/м² и от 0.096 до 9.632 г/м² соответственно. Выше линии садков в прибрежной зоне структуру зообентоса определяли хирономиды. На центральных участках русла по численности доминировали олигохеты и хирономиды. Биомассу бентоса формировали моллюски и олигохеты. Уровень количественного развития беспозвоночных на центральных участках русла протоки выше, чем в прибрежье.

В районе садков и на участке протоки ниже линии садков в прибрежной зоне в составе зообентоса доминировали хирономиды. На участке протоки ниже линии садков в прибрежной зоне количественные показатели беспозвоночных определя-

ли хирономиды. На центральных участках русла по численности доминировали хирономиды и моллюски. Биомассу бентоса формировали моллюски.

Не обнаружены статистически значимые различия в численности и биомассе зообентоса протоки Лоранпосл в прибрежье и на стрезне: для численности (экз/м²) — $U = 5.0$, $p = 0.724$, $n = 4$ и 3 соответственно; для биомассы (г/м²) — $U = 2.0$, $p = 0.157$, $n = 4$ и 3 соответственно.

Дрейф водных беспозвоночных

30.06.2021 г. Организмы дрейфа были представлены 4 таксонами беспозвоночных животных из 3 систематических групп (табл. 4). Плотность и биомассу дрейфа определяли хирономиды. В их составе отмечены личинки и куколки *Orthocladius* sp. и экзувии личинок *Chironomus* sp. На долю представителей подсем. Orthoclaadiinae приходилось 45.8% (148 экз/100 м³) плотности гидробионтов. Большой вклад вносили личинки ручейников. Количественные показатели дрейфа невысокие.

02.07.2021 г. В составе дрейфующих организмов встречаются водные клещи, ручейники, мокрецы, мошки и хирономиды, представленные 5 таксонами. Плотность дрейфа определяли хирономиды. Личинки *Orthocladius* sp. составляли 54.3% (808 экз/100 м³) численности гидробионтов. На долю куколок и имаго представителей подсем. Orthoclaadiinae приходилось 18.2% (270 экз/100 м³) плотности беспозвоночных. По биомассе доминировали ручейники (имаго) и хирономиды — их доля в общей биомассе составила более 90%. Заметный вклад в биомассу организмов дрейфа вносили личинки мошек.

04.07.2021 г. Беспозвоночные были представлены 5 таксонами из 5 систематических групп. Основу численности составляли хирономиды. Водные клещи, ручейники, поденки и мошки присутствовали в дрейфе в равных долях. В соста-

ве хирономид отмечены личинки и куколки *Orthocladius* sp. и *Chironomus melanescens* Keyl, 1961. Доминировали представители подсем. Orthocla-diinae — 60.2% (53 экз/100 м³) суммарной плотности сносимых беспозвоночных, по биомассе — ручейники (имаго). На долю хирономид и олигохет приходилось 36.6% суммарной биомассы гидробионтов. Количественные показатели дрефта невысокие.

28.07.2021 г. В дрефте отмечены только личинки хирономид *Chironomus* sp. Количественные показатели низкие: численность — 13 экз/100 м³, биомасса — 0.027 г/100 м³.

В дрефте протоки зарегистрировано 6 групп беспозвоночных: водные клещи (Acariformes) — *Hygrobates calliger* Piersig, 1896, поденки (Ephemeroptera) — *Ephemerella ignita* Poda, 1761, ручейники (Trichoptera n. det.), мокрецы (Ceratopogonidae) — *Probezzia seminigra* (Panzer, 1798), мошки (Simuliidae n. det.) и хирономиды (Chironomidae) — *Orthocladius* sp., *C. melanescens* и *Chironomus* sp. Постоянными компонентами дрефта являлись хирономиды, ручейники и мошки — частота их встречаемости составила 100%. Численность организмов изменялась от 13 до 1482 экз/100 м³, биомасса — от 0.027 до 1.363 г/100 м³. В вечернее время интенсивность дрефта значительно увеличивается. Плотность дрефта определяли хирономиды, биомассу — хирономиды и ручейники. Следует отметить, что в составе дрефта доля личинок хирономид *Orthocladius* sp. в суммарной плотности организмов достигает 54.3%. Этот таксон преобладал в составе донной фауны и в обрастаниях садков, а также доминировал по частоте встречаемости и численности в пищевом комке у питающихся беспозвоночными рыб. Не выявлены статистически значимые различия в потреблении молодью организмов дрефта до кормления и после него ($U = 196$, $p = 0.442$, $n = 30$, 15 соответственно) при средних значениях по выборкам 0.005 и 0.006 г соответственно.

Питание молоди муксуна

При кормлении молоди муксуна на Собском рыбоводном заводе применяется следующая единая принципиальная схема: на 2–3-и сутки после вылупления, еще до рассасывания желточного мешка, молодь муксуна начинают подкармливать планктонными личинками (науплиусами) жаброногого рачка *Artemia salina* (Linnaeus, 1758), инкубированными в цехе живых кормов. Выживаемость личинок после перехода на активное питание составляет не менее 95%. С ростом массы тела увеличивается норма кормления живым кормом до 60% от массы тела. Таким образом, уже на ранней стадии жизненного цикла во время периода кормления науплиусами *A. salina* у молоди

муксуна закладываются пищевые хватательные рефлексы на планктонные организмы, что немаловажно для последующей успешной пищевой адаптации после выпуска в естественные водные объекты.

Средние величины промысловой длины тела и массы молоди муксуна в конце периода выращивания увеличились в 1.4 (47.7 и 69.8 мм) и 3.4 (1.575 и 5.320 г) раза соответственно (табл. 5). Питающиеся особи составляли 90% от общего числа исследованных рыб.

До кормления по частоте встречаемости и массе в питании молоди преобладал искусственный корм “Skretting Nutra HP” — его доля в пищевом комке составляла 100% у 36.7% исследованных рыб. На долю беспозвоночных животных приходилось в среднем 5.5% массы содержимого желудков. В их составе отмечены паразитические нематоды (Nematoda), ракообразные (*Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1867), *D. galeata*), хирономиды (*Monodiamesa bathyphila* (Kieffer, 1918), *C. gr. sylvestris*, *Orthocladius* sp., *P. scalaenum*) и мошки (Simuliidae). Первое место по частоте встречаемости и массе в питании молоди среди гидробионтов принадлежало личинкам хирономид — их максимальная численность в пищевом комке составляла 7 экз. Второе место занимали ракообразные *D. galeata*.

Значение других организмов и растительных остатков в питании молоди муксуна было незначительным. Индекс наполнения желудка изменялся в пределах 0–92.7‰, средняя величина составила 32.8‰.

После кормления средние величины массы пищевого комка и индекса наполнения желудка практически не изменились. Все особи молоди муксуна питались. Биомассу пищевого комка определял искусственный корм (см. табл. 5). У 66.7% рыб корм составлял 100% содержимого желудков. В составе беспозвоночных животных в пищевом комке встречались ракообразные *M. leuckarti*, *D. galeata*, *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785) и хирономиды *Orthocladius* sp., *Polypedilum* (*Tripodura*) *scalaenum* (Schränk, 1803).

В качественных пробах единично попадались другие ракообразные — *HeterosCOPE appendiculata* (Sars, 1863), *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820), *Ceriodaphnia pulchella* (Sars, 1862), *S. crystallina*. Доминировали хирономиды, доля которых в биомассе пищи достигала 33.3%. Средняя численность гидробионтов составила 1.1 экз. в пищевом комке.

Непосредственно перед выпуском в протоку питающиеся особи составляли 85.7%. Наиболее часто в желудках встречался детрит, на биомассу которого приходилось более 75% (до 100%) веса пищевого комка. Второе место по частоте встречаемости и биомассе содержимого желудков занимали растительные остатки — их доля у отдельных особей достигала 70% веса пищевого комка.

Таблица 5. Биологические показатели и спектр питания молоди муксуна

<i>L</i> , мм	<i>Lsm</i> , мм	Масса молоди, г	Масса пищевого комка, г	Индекс наполнения желудка, ‰	Состав	Частота встреча- емости, %	Средняя численность в пищевом комке		Средняя масса в пищевом комке	
							экз.	%	г	%
Начальный период выращивания (до кормления), 30.06.2021 г. (<i>n</i> = 30)										
54.0 (44–70)*	49.2 (41–66)	1.677 (0.948–3.560)	0.0052 (0–0.0187)	31.0 (0–92.7)	Корм	90.0	—	—	0.0049	94.2
					Chironomidae	40.0	0.9	69.2	0.0002	3.8
					Mesocyclops	3.3	0.1	7.8	<0.0001	<0.1
					Daphnia	16.7	0.2	15.3	0.0001	2.0
					Nematoda	13.3	0.1	7.7	<0.0001	<0.1
					Simuliidae	3.3	<0.1	<0.1	<0.0001	<0.1
					Раст. остатки	3.3	—	—	<0.0001	<0.1
Начальный период выращивания (после кормления), 30.06.2021 г. (<i>n</i> = 15)										
53.0 (47–62)	47.7 (41–57)	1.575 (0.972–2.556)	0.0053 (0.0019–0.0119)	34.3 (12.0–89.1)	Корм	100.0	—	—	0.0050	94.3
					Chironomidae	26.6	0.5	45.5	0.0003	5.7
					Mesocyclops	13.3	0.2	18.2	<0.0001	<0.1
					Daphnia	6.7	0.1	1.0	<0.0001	<0.1
					Bosmina	13.3	0.3	27.3	<0.0001	<0.1
Перед выпуском (нет кормления), 28.07.2021 г. (<i>n</i> = 14)										
75.0 (43–90)	69.8 (38–84)	5.320 (0.692–9.008)	0.0077 (0–0.0216)	14.4 (0–33.3)	Корм	78.6	0.3	—	—	88.3
					Chironomidae	21.4	0.1	50.0	0.0001	1.3
					Trichoptera	7.1	0.1	16.7	0.0001	1.3
					Oligochaeta	7.1	0.1	16.7	<0.0001	<0.1
					Nematoda	7.1	0.1	16.6	<0.0001	<0.1
					Раст. остатки	42.9	0.0007	—	0.0007	—

* Пределы колебаний показателя.

Доля гидробионтов в питании была незначительна и составила в среднем 2.6% (0.0002 г) от массы пищевого комка при частоте встречаемости 35.7%. В составе водных беспозвоночных в пищевом комке отмечены нематоды (*Nematoda*), олигохеты (*Nais* sp.), хирономиды (*Orthocladus* sp., *C. gr. sylvestris*, *Dicrotendipes nervosus* (Staeger, 1839), *P. scalaenum*, *Chironomus* sp.) и ручейники (*Trichoptera*). Наиболее часто встречались хирономиды. Максимальное количество беспозвоночных животных в пищевом комке не превышало 3 экз., среднее количество гидробионтов в желудке рыб — 0.6 экз. Индекс наполнения желудка изменялся в пределах 0–33.3‰, средняя величина составила 14.4‰.

В питании молоди муксуна в протоке Лоран-посл основу биомассы пищевого комка составлял искусственный корм (88.3–94.3%). Не обнаружены статистически значимые различия в массе искусственного корма в желудках молоди сиговых рыб до кормления и после ($U = 202.5$, $p = 0.588$, $n = 30$ и 15 соответственно). Анализ индекса наполнения желудка у молоди сиговых рыб до и по-

сле кормления также не выявил статистически значимых различий ($U = 192$, $p = 0.427$, $n = 30$ и 15 соответственно). Доля питающихся особей от общего количества исследованных рыб составляла 85.7–100%. Водные беспозвоночные животные формировали 1.3–5.7% веса пищевого комка. В их составе отмечены нематоды (*Nematoda*), олигохеты (*Nais* sp.), ракообразные (*M. leucarti*, *D. galeata*, *B. longirostris*, единично — *H. appendiculata*, *M. viridis*, *Ceriodaphnia pulchella* (Sars, 1862), *S. crystallina*), хирономиды (*Orthocladus* sp., *M. bathyphila*, *C. gr. sylvestris*, *D. nervosus*, *P. scalaenum*, *Chironomus* sp.), ручейники (*Trichoptera*) и мошки (*Simuliidae*). Первое место по частоте встречаемости, количеству и массе в питании молоди занимали личинки хирономид. Однако оценка численности (%) *Chironomidae* в дрифте и пищевом комке не выявила статистически значимых различий ($U = 2$, $p = 0.275$, $n = 3$ и 3 соответственно), что может указывать на отсутствие избирательности в потреблении организмов дрифта молодью сиговых рыб при содержании в садках в естественных водотоках.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные показатели зоопланктонных сообществ (средняя биомасса, доля коловраток) свидетельствуют о низкой кормности исследованных водотоков для рыб-планктофагов, за исключением прибрежных биотопов с развитыми макрофитами, где формируются особые условия для развития гидробионтов [55]. Средняя численность зоопланктона в месте расположения садковой линии (82,74 тыс. экз/м³) согласуется с данными ранее проведенных исследований: численность и биомасса зоопланктона р. Оби в районе г. Салехарда (мыс Ангальский) изменялись в пределах 0,1–195 тыс. экз/м³ и 0,01–1892 мг/м³ соответственно [55].

Величины численности и биомассы донных беспозвоночных сопоставимы с данными исследований, проведенных ранее ([56, 57] и др.). Неравномерность распределения зообентоса по поперечному сечению русла определяется типом донных отложений: бентос подвижных песков медиали развит слабо, максимальное развитие зообентоса характерно для илистых биотопов и зарослей макрофитов. Из представителей зообентоса протоки в пищевой спектр молоди муксуна входят нематоды, олигохеты, ракообразные, ручейники, личинки мошек и хирономид. Во время дрифта организмы зоопланктона и бентоса попадают в садки и используются молодь в качестве пищи. Данный факт позволяет утверждать, что переход молоди на естественный корм после выпуска в протоки р. Оби будет успешным, так как навыки потребления живого корма получены молодь еще в период их подращивания в бассейнах Собского рыбозавода и были закреплены при подращивании в условиях садковых линий.

Отсутствие различий в массе искусственного корма и индексе наполнения желудка рыб до кормления и после него может указывать на то, что молодь к моменту очередного кормления не успевает полностью переварить порцию предыдущего корма. Из этого следует, что повторное кормление (раз в 2 ч) проходит в значительной мере “впустую”, а количество кормлений можно сократить без потери эффективности роста молоди. Хорошо известно [58], что у большинства лососевых и сиговых потребленная пища, в том числе гранулированная, трансформируется в пищеварительном тракте в течение 6–9 ч.

Эффект от искусственного воспроизводства в виде реального промвозврата может быть получен лишь в том случае, если места и сроки выпуска молоди будут соответствовать ее биологическим особенностям, которые сформировались в процессе эволюции и присущи муксуну Обского бассейна [3]. Установлено, что на росте муксуна в Сухоруковской курье негативно сказываются два фактора: чрезмерно большая плотность посадки

и высокая температура воды [3]. Поэтому для повышения эффективности искусственного воспроизводства муксуна необходимо внедрять прогрессивные методы подращивания молоди.

Сведения по питанию и выживаемости молоди муксуна при их выращивании в промышленных условиях на садковых линиях позволили дать объективную экологическую оценку процессам пищевой адаптации к естественной кормовой базе, что является критерием успешности проведения мероприятий по искусственному воспроизводству муксуна Оби.

Проведенные нами исследования являются пионерными для водных экосистем Сибири. Подтверждено предположение о том, что молодь муксуна, выращиваемая в промышленных условиях садковой линии, наряду с потреблением искусственных кормов питается организмами из естественной среды обитания — их потребление отмечено с первых дней подращивания в садках.

Успешность перехода молоди на питание естественными кормовыми организмами после ее выпуска является одним из важнейших критериев мероприятий по искусственному воспроизводству молоди муксуна. Выпущенная в протоки молодь будет мигрировать вместе с “дикими” в низовья р. Оби и далее в Обскую губу. Для рекомендаций по дополнительному выбору мест размещения садковых линий в целях увеличения эффективности искусственного воспроизводства муксуна в соответствии с исполнением поручения Президента Российской Федерации от 06.03.2023 г. № Пр-464 [59] необходимо провести дополнительные исследования.

Таким образом, к концу лета молодь муксуна адаптируется к среде обитания, проявляет естественные реакции, свойственные виду, активно использует естественные корма и достигает массы 12–17 г. Предварительное подращивание личинок муксуна в условиях рыбоводного завода положительно сказывается на адаптации к новым условиям обитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты могут быть использованы для повышения эффективности искусственного воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Обобщение данных позволит дать рекомендации по выбору мест и сроков выпуска в целях создания оптимальных условий для нагула и выживания молоди муксуна в Нижней Оби, для разработки антикризисных мер в сиговом рыболовстве, рационального использования водных биологических ресурсов, искусственному воспроизводству, охране и восстановлению рыбных запасов.

При подращивании молоди муксуна до массы тела 1.5 г соровая пойменная система р. Оби обычно еще залита водой. Температура воды в сорах в июле, при которой молодь муксуна начинает выходить из соров поймы Оби и мигрировать вниз по течению, как правило, бывает высокой (18–20°C). В процессе миграции молодь продолжает питаться и расти. Подращивание молоди до массы тела 10–11 г (середина–конец августа) в сорах поймы уже невозможно, так как они обсыхают. Такая возможность появляется при подращивании в садках, установленных в протоках. Рекомендуем выпускать молодь из садков непосредственно в протоки, в которых находятся садки. Выпуск молоди нужно растягивать во времени для формирования большего количества стай. Одновременный выпуск всех подрошенных сеголеток может создать слишком большую пищевую конкуренцию.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН по теме “Состояние и динамика биоресурсов животного мира Уральского региона, разработка научных основ его мониторинга и охраны” № 122021000084-4.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что в работе при использовании живых организмов в качестве объектов исследования соблюдались правовые и этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Матковский А.К.* Деградиационные процессы в популяции муксуна р. Оби и необходимые меры по восстановлению его численности // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень: Госрыбцентр, 2010. С. 176–181.
2. *Матковский А.К.* Причины сокращения запасов полупроходных сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна // Вестник рыбохозяйственной науки. 2019. Т. 6. № 1 (21). С. 1–22.
3. *Крохалевский В.Р., Замятин В.А., Захаренко А.А.* и др. Рост молоди муксуна в пойменных водоемах Нижней Оби // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования. СПб., 2018. С. 222–227.
4. Методика исчисления размера вреда, причиненного водным биологическим ресурсам. Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 31 марта 2020 г. № 167 [Электронный ресурс]. URL: <https://docs.cntd.ru/document/564859759> (дата обращения 17.11.2022).
5. Об утверждении Методики расчета объема подлежащих изъятию объектов аквакультуры при осуществлении пастбищной аквакультуры. Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 11 июня 2021 г. № 392 [Электронный ресурс]. URL: <https://base.garant.ru/402811612/> (дата обращения 17.11.2022).
6. Специалисты ВНИРО выпустили в 2022 г. более 165 млн штук молоди сиговых видов рыб в Обь-Иртышский бассейн. 23 августа 2022 г. [Электронный ресурс]. URL: <https://portnews.ru/news/334271/> (дата обращения 17.11.2022).
7. *Богданов В.Д.* Пространственная структура и выживаемость личинок сиговых рыб в пойменном водоеме // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск, 1992. С. 27–46.
8. *Москаленко Б.К.* Материалы к биологии сиговых рыб Обской губы // Изв. ВНИОРХ. 1958. Т. 44. С. 74–94.
9. *Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 302 с.
10. *Кузикова В.Б.* Питание муксуна *Coregonus muksun* (Pall.) на Кутотьюганских салмах // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л.: ГосНИОРХ, 1986. Вып. 243. С. 104–108.
11. *Степанова В.Б., Коришунов А.В., Коришунов С.А.* и др. Современные данные о питании сиговых рыб в эстуарии Оби // Современное состояние водных биоресурсов. Новосибирск: НГАУ, 2010. С. 110–112.
12. *Степанова В.Б.* Питание рыб в Обской губе Карского моря в подледный период // Вестник рыбохозяйственной науки. 2017. № 4(16). С. 94–100.
13. *Михайлов Н.И., Гвоздецкий Н.А.* Физическая география СССР. М.: Изд-во МГУ, 1978. 455 с.
14. *Дорожук С.Л.* Эколого-геохимические особенности нефтегазодобывающих районов Тюменской области: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. М., 2004. 25 с.
15. *Лёзин В.А.* Реки Ямало-Ненецкого автономного округа. Справочное пособие. Тюмень: Изд-во “Вектор Бук”, 2000. 142 с.
16. *Киселев И.А.* Планктон морей и континентальных вод. Л.: Наука, 1969. Т. 1. 657 с.
17. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах // Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.
18. *Кутикова Л.А.* Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
19. *Марузи И.В., Пищенко Е.В., Веснина Л.В.* Практикум по гидробиологии. Новосибирск, 2008. 148 с.
20. *Мануйлова Е.Ф.* Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.: Л., 1964. 327 с.
21. *Смирнов Н.Н.* Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. Л.: Наука, 1971. Т. 1. Вып. 2. 553 с.
22. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные / Под ред. Цалолихина С.Я. СПб.: Наука, 1995. Т. 2. 628 с.
23. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолихина С.Я. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. 495 с.
24. *Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок, 1987. Рук. деп. В ВИНТИ. № 8593-В87. 63 с.

25. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
26. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.
27. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Низшие беспозвоночные / Под ред. Цалолихина С.Я. СПб.: Наука, 1994. Т. 1. 394 с.
28. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Паукообразные. Низшие насекомые / Под ред. Цалолихина С.Я. СПб.: Наука, 1997. Т. 3. 444 с.
29. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые / Под ред. Цалолихина С.Я. СПб.: Наука, 1999. Т. 4. 998 с.
30. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые / Под ред. Цалолихина С.Я. СПб.: Наука, 2001. Т. 5. 836 с.
31. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Моллюски. Полихеты. Немертины / Под ред. Цалолихина С.Я. СПб.: Наука, 2004. Т. 6. 528 с.
32. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолихина С.Я. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2016. 457 с.
33. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1977. 152 с.
34. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1983. 295 с.
35. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1970. 343 с.
36. Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 411 с.
37. Чебанова В.В. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: ВНИРО, 2009. 172 с.
38. Allan J.D. Stream ecology: structure and function of running waters. Dordrecht: Springer, 2006. 388 p.
39. Naman S.M., Rosenfeld J.S., Third L.C. et al. Habitat-specific production of aquatic and terrestrial invertebrate drift in small forest streams: implications for drift-feeding fish // Can. J. Fish. and Aquat. Sci., 2017. V. 74. P. 1208–1217.
<https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0406>
40. Богатов В.В., Федоровский А.С. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.
41. Богданов В.Д. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. 60 с.
42. Yalkovskaya L.E., Krokhalova M.A., Bogdanov V.D. et al. Genetic differentiation of *Coregonus muksun* in natural populations and broodstocks of fish rearing farms “Forvat” and “Sobsky” in relation to the problem of re-storing the species population in Western Siberia // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science: Diversity of Soils and Biota of Northern and Central Asia. Ulan-Ude: IOP Publishing, 2021. V. 908. P. 1–5.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/908/1/012023>
43. Об утверждении “Методики расчета объема добычи (вылова) водных биологических ресурсов, необходимого для обеспечения сохранения водных биологических ресурсов и обеспечения деятельности рыболовства в целях аквакультуры (рыбоводства)” (с изменениями и дополнениями). Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 30 января 2015 г. № 25. [Электронный ресурс]. URL: <https://base.garant.ru/70877984/> (дата обращения 20.11.2021).
44. Костюничев В.В., Князева Л.М., Шумилина А.К. Методические рекомендации по выращиванию товарных сигов (чир, муксун) в промышленных условиях. СПб.: ГосНИОРХ, 1998. 21 с.
45. Костюничев В.В., Шумилина А.К. Рекомендации по выращиванию крупного посадочного материала сиговых рыб для решения проблемы их воспроизводства и сохранения генофонда в основных рыбохозяйственных водоемах Северо-Запада РФ // Сборник методических рекомендаций по индустриальному выращиванию сиговых рыб для целей воспроизводства и товарной аквакультуры. СПб.: ГосНИОРХ, 2012. С. 276–288.
46. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
47. Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях / Отв. ред. акад. Павловский Е.Н. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 262 с.
48. Желтенкова М.В., Боруцкий Е.В., Веригина И.А. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
49. Pallant J. SPSS survival manual. A step by step guide to data analysis using SPSS for Windows. Maidenhead: Open University Press, 2007. 335 p.
50. Алевкин О.А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 344 с.
51. Гидрология заболоченных территорий зоны многолетней мерзлоты Западной Сибири / Под. ред. Новикова С.М. СПб.: ВВМ, 2009. 536 с.
52. Уварова В.И. Гидрохимическая характеристика водотоков Нижней Оби // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2011. № 11. С. 132–142.
53. Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения (с изменениями на 10 марта 2020 года). Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 13 декабря 2016 года № 552. [Электронный ресурс]. URL: <https://docs.cntd.ru/document/42038-120> (дата обращения 20.11.2021).
54. Изучение питания молоди муксуна и чира, подращенной в промышленных условиях до навески

- 10 г и выше и выпущенной в водные объекты ЯНАО: Отчет о НИР, заключительный / Рук. В.Д. Богданов; ФГБУН Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 2021. 97 с.
55. Семенова Л.А., Алексюк В.А. Зоопланктон Нижней Оби // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2010. Вып. 10. С. 156–169.
56. Степанова В.Б. Макрозообентос Нижней Оби // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 9. С.155–162.
57. Ковешников М.И., Крылова Е.Н. Структура зообентоса и оценка качества воды на устьевом створе реки Обь в 2020 году // Научный вестник ЯНАО. 2022. № 4. (117). С. 6–22.
<https://doi.org/10.26110/ARCTIC.2022.117.4.001>
58. Щербина М.А., Гамыгин Е.А. Кормление рыб в пресноводной аквакультуре. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. 360 с.
59. Перечень поручений Президента РФ № ПР-464 от 6 марта 2023 года. [Электронный ресурс]. URL: <https://minobr74.ru/info/open/directcom/post/311> (дата обращения 02.05.2023).