

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ПРОИЗВОДСТВЕННЫЙ ЦЕНТР РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ СЕВЕРНОГО ЗАУРАЛЬЯ

На правах рукописи

ТУНЁВ ВИТАЛИЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И
ПРОМЫСЕЛ ПЕЛЯДИ *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) ТАЗОВСКОГО
БАССЕЙНА**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

03.02.06 – ихтиология

Диссертация на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
А. И. Литвиненко

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
В. Р. Крохалевский

Тюмень – 2015

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И ОБОЗНАЧЕНИЙ

ВБР – водные биологические ресурсы;

ВВ – возможный вылов;

ОДУ – общий допустимый улов;

B – биомасса промыслового запаса или улова, ихтиомасса;

N – численность рыб;

$W_{инд.}$ – индивидуальная масса рыбы;

$\Delta W_{инд.}$ – прирост индивидуальной массы рыбы;

Y – улов;

Z – мгновенная общая смертность;

M – мгновенная естественная смертность;

F – мгновенная промысловая смертность;

R – пополнение промыслового запаса;

n – количество экземпляров;

W – масса рыбы;

w – масса рыбы без внутренностей;

X_{cp} – среднее арифметическое значение;

m_x – ошибка среднего арифметического значения;

CV – коэффициент вариации;

r – коэффициент корреляции;

m_r – ошибка коэффициента корреляции;

C_l – удельная скорость линейного роста;

C_w – удельная скорость весового роста;

АИП – абсолютная индивидуальная плодовитость;

ИОП – индивидуальная относительная плодовитость;

ОПП – относительная популяционная плодовитость.

Список сокращений связанный с проведением морфометрического анализа приведен в 3 главе.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1 ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О БИОЛОГИИ, СИСТЕМАТИКЕ И УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ ПЕЛЯДИ В ОБЬ-ТАЗОВСКОМ БАССЕЙНЕ	7
1.1 Биологическая характеристика пеляди Обь-Тазовского бассейна	7
1.2 Условия обитания пеляди в Тазовском бассейне	26
1.3 Ихтиофауна и сезонное распределение	30
1.4 Гидрохимическая характеристика	40
1.5 Гидробиологическая характеристика	42
2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	45
3 МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ПЕЛЯДИ ТАЗОВСКОГО БАССЕЙНА	50
3.1 Половой диморфизм тазовской пеляди	51
3.2 Внутрипопуляционные различия морфометрических признаков пеляди	53
3.3 Популяционные различия морфометрических признаков пеляди из разных водотоков Обь-Тазовского бассейна	62
4 ОСОБЕННОСТИ РОСТА ПЕЛЯДИ	69
4.1 Рост чешуи как регистрирующей возраст структуры	70
4.2 Индивидуальный рост пеляди за период нагула	73
4.3 Групповой рост пеляди	78
5 ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ, ПЛОДОВИТОСТЬ И ВОСПРОИЗВОДСТВО ПЕЛЯДИ	89
5.1 Половое созревание и периодичность нереста	89
5.2 Абсолютная плодовитость	90
5.3 Относительная и популяционная плодовитость	94
5.4 Воспроизводство пеляди	98
6 ПРОМЫСЕЛ И ДИНАМИКА ЗАПАСА ПЕЛЯДИ ТАЗОВСКОГО БАССЕЙНА	101
6.1 Организация промысла и уловы	101
6.2 Оценка величины промыслового запаса пеляди	114
ВЫВОДЫ	127
ЛИТЕРАТУРА	129
ПРИЛОЖЕНИЕ А	148
ПРИЛОЖЕНИЕ В	149

ВВЕДЕНИЕ

Благодаря своей экологической пластичности пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) имеет широкое распространение и обитает во многих водоёмах Евразии. Приспосабливаясь к различным условиям, пелядь образует популяции, различающиеся по некоторым биологическим и морфологическим признакам [Решетников и др., 1989].

В Обь-Тазовском бассейне обитают две локально изолированные популяции пеляди – обская и тазовская [Москаленко, 1958]. Пелядь – основной промысловый объект в этих бассейнах. Наибольшей численности пелядь достигает в Обском бассейне, где вылавливают 80 % общего количества этой рыбы, добываемой в России. В последние годы в связи со снижением численности обской популяции, роль тазовской пеляди существенно возросла. Ее вылов на территории ЯНАО в настоящее время составляет 768,9 т или 50,4% от суммарного вылова пеляди в водных объектах округа [Крохалевский, Тунев, 2014]. Поэтому вопросы рационального использования её запасов заслуживают самого пристального внимания.

Цель исследований: изучение морфологических особенностей, роста, плодовитости, динамики численности и промысла тазовской популяции пеляди.

Задачи исследований:

1. Изучить закономерности морфологии, роста, полового созревания и плодовитости пеляди в Тазовском бассейне.
2. Выяснить основные закономерности формирования численности поколений и величины промыслового запаса тазовской популяции.
3. Оценить воздействие промысла на размерно-возрастную структуру популяции пеляди.
4. Разработать рекомендации по организации рационального промысла.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

1. Условия и продолжительность нагула пеляди в годы разной водности существенно влияют на величину пластических признаков, одиннадцать из которых достоверно различались по своей величине при сравнении в маловодные

и многоводные годы.

2. Популяция пеляди, обитающая в Тазовском бассейне, характеризуется высокой изменчивостью характеристик линейного и весового роста, плодовитости и численности отдельных поколений, которые в значительной степени определяются непостоянством гидрологического режима р. Таз и носят адаптационный характер.

3. Промысел пеляди характеризуется высокой интенсивностью и существенно влияет на темп смертности, продолжительность жизни, величину и структуру промыслового запаса.

Научная новизна. Проведена комплексная оценка тазовской популяции пеляди, выполнен анализ её морфобиологических показателей в годы разной водности, изучены биолого-промысловые показатели и проанализирована динамика численности. Показано, что все многообразие условий обитания пеляди в бассейне р. Таз обусловлено главным образом уровнем водности рассматриваемого бассейна (многоводный, средний и маловодный), каждому из них присущи определенные условия нагула пеляди, обеспеченности пищей, что и определяет особенности ее роста и численности.

Практическая значимость. Результаты исследований являются одной из составных частей научно-исследовательских работ ФГБНУ «Госрыбцентр» по прогнозированию ОДУ, ВВ и экологическому мониторингу в Тазовском бассейне. Ежегодно на основе исследований разрабатываются предложения по организации рационального промысла пеляди в Тазовском бассейне.

Данные диссертации используются в работах ихтиологов ФГБНУ «Госрыбцентр» при составлении прогнозов промысловых уловов, а также в курсе лекций по "Промысловой ихтиологии" и при подготовке дипломных работ студентов ГАУ Северного Зауралья.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на научно-практических конференциях молодых ученых и студентов «Актуальные вопросы сельского хозяйства» (Тюмень, 2004), на Всероссийской конференции «Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования» (Томск, 2011), на

Всероссийской конференции молодых ученых и специалистов (Тюмень, 2012), на восьмом международном научно-производственном совещании «Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб» (Тюмень, 2013). Кроме того они неоднократно рассматривались на заседаниях Нижнеобского научно-промышленного совета Западно-Сибирского рыбохозяйственного бассейна при обсуждении режима промысла сиговых в Тазовском бассейне.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 9 научных работ, из них три – в журналах, входящих в Перечень ВАК.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 149 страницах машинописного текста. Состоит из введения, 6 глав, выводов. Содержит 45 таблиц, 32 рисунка и 2 приложения. Список литературы включает 210 источников, из них 22 – зарубежных авторов.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность руководителям научной работы, доктору биологических наук А. И. Литвиненко и кандидату биологических наук В. Р. Крохалевскому за методические рекомендации, направляющие советы и всестороннюю помощь при подготовке диссертации. Так же считаю долгом выразить благодарность кандидату биологических наук Н. В. Янковой за содействие на различных этапах работы. Всем ихтиологам Госрыбцентра и другим добровольным помощникам выражаю свою искреннюю признательность за помощь в сборе материала и подготовке рукописи диссертационной работы.

1 ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О БИОЛОГИИ, СИСТЕМАТИКЕ И УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ ПЕЛЯДИ В ОБЬ-ТАЗОВСКОМ БАССЕЙНЕ

1.1 Биологическая характеристика пеляди Обь-Тазовского бассейна

Морфологическая характеристика и пространственная структура вида

Видовое название *Coregonus peled* происходит от зырянских (коми) слов «пелять», «пеледь», «пельдятка», «пелятка». Общепринятое русское название – пелядь, на Оби – сырок, от хантыйского «сорых».

Пелядь – эндемичный вид России. Распространение пеляди в водоёмах показано на рисунке 1. Пелядь населяет озера и реки от Мезени на западе до Колымы на востоке [Берг, 1948]; в Северной Двине не встречается, как не было ее в Западной Европе и в Америке. Отмечена в озерах п-овов Канин и Ямал, есть на о-ве Колгуев, изредка попадает в солоноватых водах Карской губы, но обычно в море не выходит. Высоко вверх по рекам не идет. В последние годы ареал пеляди значительно расширился за счет акклиматизационных работ, причем во многих местах созданы маточные стада, или имеется естественный нерест пеляди. Её новый ареал протянулся от Мурманской области на севере до Таджикистана на юге и от Германии на западе до Забайкалья и Китае на востоке. Теперь пелядь есть в Германии, Польше, Словакии, Чехии, Венгрии, Финляндии, Монголии и Китае [Решетников и др., 1989; Атлас пресноводных рыб ..., 2002].

В пределах ареала пелядь представлена двумя типами популяций: речными (мигрирующими) и озерными, среди которых часто встречаются и карликовые (медленнорастущая) форма.

Естественный ареал пеляди в настоящее время значительно расширился за счет проведения рыбоводных работ. В бассейне Тазовской губы обитает многочисленная популяция полупроходной пеляди. Ее современный ареал на севере ограничивается Тазовской губой, южная граница распространения расположена в районе Верхнетазовской возвышенности в зоне «ледниковой аккумуляции» [Бешкильцев, 1951; Венглинский, 1969; Анчутин 1975; Стариков, 1978; Шумилов, Колеватов, 1983; Иванов, 1988; Парамонов, 1992].

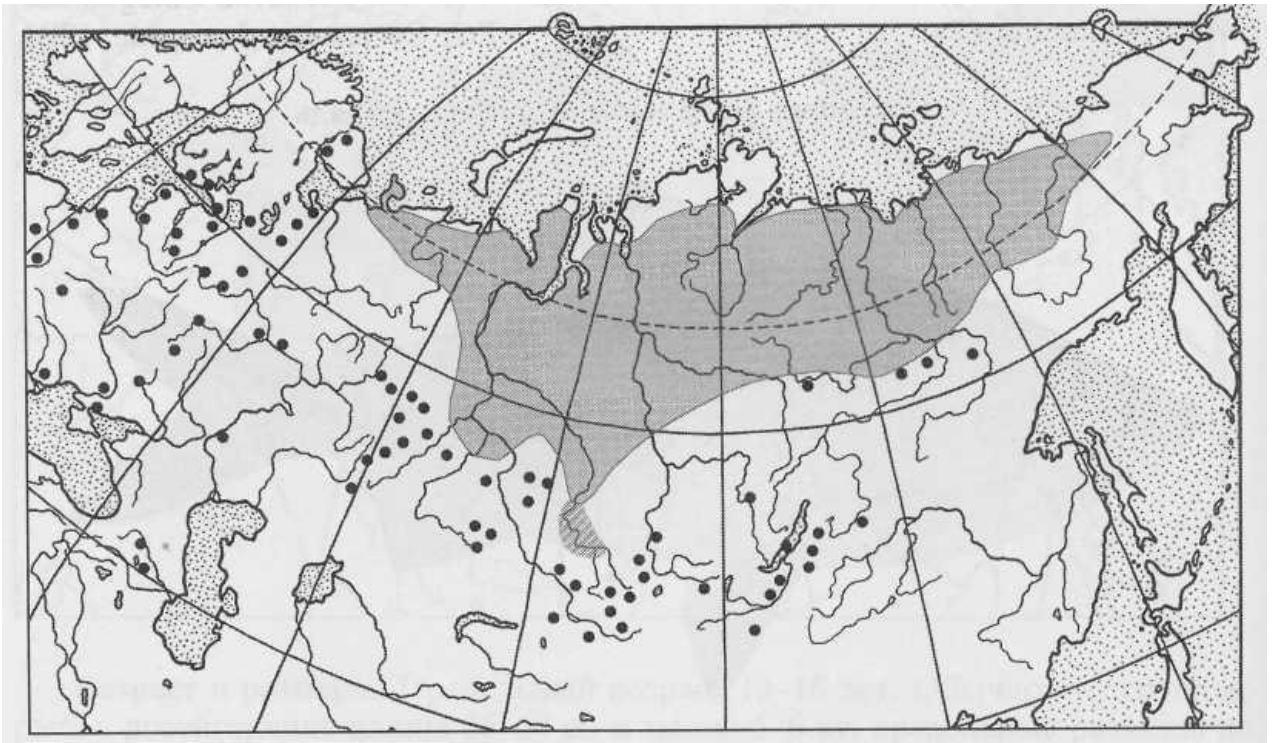


Рисунок 1 – Ареал пеляди (штриховкой показан естественный ареал пеляди, кружками – пелядь в новых местах обитания в результате акклиматизационных работ) [Решетников, 1989]

Обская и тазовская популяции пеляди географически изолированы, и поэтому вслед за Москаленко Б.К. [1958], принято считать, что каждой из них присущи свои особенности экологии и динамики численности. Пелядь в Западной Сибири обитает также в озерах Ямала, Гыданского полуострова и таежной зоны. Эти популяции в настоящее время изолированы от тазовской пеляди, хотя в историческом плане их происхождение, несомненно, связано с полупроходной пелядью.

Значительная протяженность ареала тазовской пеляди, наличие нескольких центров размножения, а также такого мощного экологического фактора как ежегодные заморы в реке Таз определяют длительные миграции пеляди и вносят своеобразие в структуру ее популяции.

Тело у пеляди (рис. 2), как и у других сиговых, слегка уплощено с боков, в поперечном сечении имеет вид овала. Спинной плавник находится посередине спины, под ним расположены парные брюшные плавники. Грудные плавники сдвинуты вперед и располагаются под задним концом жаберной крышки.

Анальный плавник начинается сразу за анальным отверстием. Жировой плавник располагается на спине напротив конца анального плавника. Хвостовой стебель небольшой, хвостовой плавник равнолопастной. Тело у пеляди высокое (более 20% длины тела), сразу же за затылком спина круто поднимается вверх [Судаков, 1976; Аннотированный каталог...1998; Cope, 1872; Jordan et al., 1930; Dymond, 1943; McPhail, Lindsey, 1970; и др.].

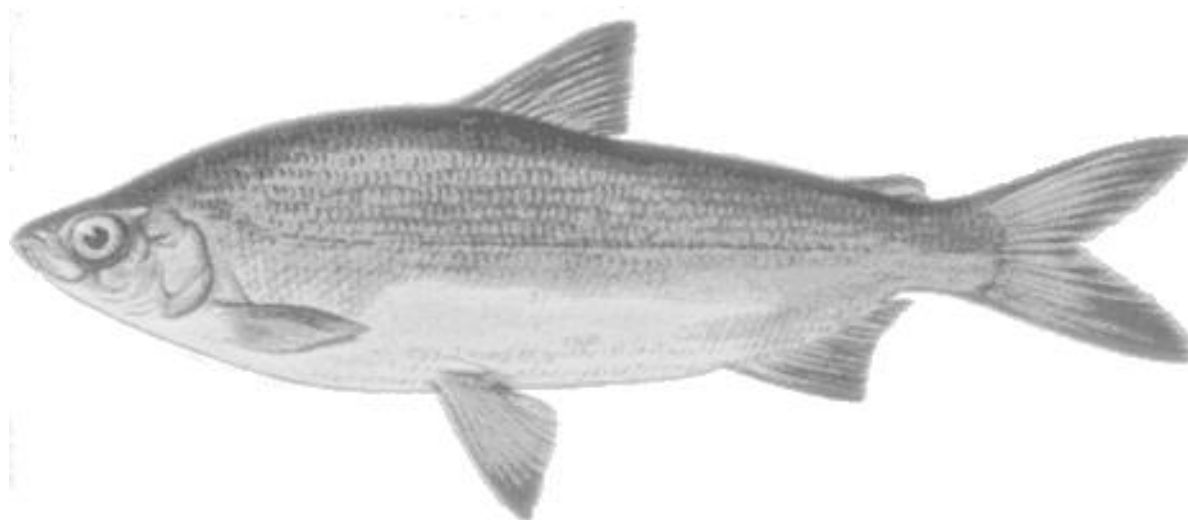


Рисунок 2 – Пелядь (*Coregonus peled*, (Gmelin, 1789))

По сравнению с другими представителями семейства сиговых, пелядь более тёмно окрашена. Окраска спины, головы и плавников тёмная, брюшка и боков – светлая. На голове и по бокам могут быть тёмные пятнышки-меланофоры, на спинном плавнике масса чёрных точек в несколько рядов.

Фенотипический признак – пятнистость головы – встречается во всех популяциях, градации признака хорошо выражены, и он наследуется моногенно, кодируемый у пеляди одним геном с двумя аллелями [Кочнев и др., 1985].

Во время нереста появляются эпителиальные бугорки («жемчужные органы»), более заметные у самцов; спина и голова у затылка могут приобретать бирюзовый цвет [Беляев, Венглинский, 1976].

Рот конечный, верхняя челюсть несколько выдается над нижней, верхнечелюстная кость заходит за вертикаль переднего края глаза. В анальном плавнике чаще 12-16 ветвистых лучей, что больше по сравнению с другими

сиговыми рыбами. Икра мелкая, от 1,3 до 1,5 мм в диаметре, желтовато-оранжевого цвета. В пределах ареала пелядь достигает 58 см длины тела и массы до 2,7 кг, хотя есть ссылки на поимки особей пеляди до 3-4 кг массой.

Формула плавников пеляди имеет следующий вид: В III-V 8-12, Р I 14-16, V II 10-14, А III-V 12-16. Жаберных тычинок 46-69, чешуй в боковой линии 76-102, пилорических придатков 70-170, позвонков 57-63 [Бурмакин, 1953; Венглинский, 1966; Канеп, 1971; Решетников и др., 1989].

Структура вида у пеляди сравнительно проста, нет четких подвидов или внутривидовых форм, хотя в каждом водоеме пелядь способна образовывать локальные стада с явно или неявно выраженными различиями в меристических и пластических признаках.

П. А. Дрягин [1933] описал карликовую озерную пелядь как форму *C. peled m. nana Drjagin, 1933* из небольших мелководных озер, которая, помимо тугорослости, отличалась от речной формы некоторыми пластическими признаками. Вместе с тем в других озерах часто встречается обычная озерная пелядь, её нерест проходит в ноябре–декабре. Речная пелядь получила название *C. peled m. elongate Drjagin, 1933*. Она отличалась от озерной продолговатым телом и более длинными плавниками; нерест в сентябре-октябре. Однако, по наблюдениям В. Н. Полимского [1965, 1971], типичной речной формы пеляди в р. Таз нет, а форма, описанная П. А. Дрягиным, скорее является озерно-речной. Пясинскую пелядь Н. А. Остроумов [1937] выделял в особое племя *C. peled m. pjasinae Ostroumov, 1937* на основании таких признаков, как малые размеры головы, низкое тело и невысокий спинной плавник, малое число жаберных тычинок (в среднем 51-53). Позднее он же выделил печорскую речную пелядь в особое племя *C. peled m. petchorae Ostroumov, 1953* [Зверева и др., 1953].

Однако последние ревизии [Решетников, 2010] показали несостоятельность такого дробления видов у сиговых рыб, когда теряется объективный критерий для такого разделения, и практически каждую популяцию можно описать как самостоятельное племя, что и делалось в прошлом – например, дробление вида *C. lavaretus (L)* на сотни внутривидовых форм [Берг, 1948; Правдин, 1954]. Вопрос о

внутривидовой структуре пеляди в бассейне крупной реки неоднократно обсуждался в литературе. Одни исследователи полагали, что в реке обитает единое стадо пеляди, поскольку нет барьеров между отдельными группировками, и пелядь совершает большие миграции в бассейне реки [Бурмакин, 1940; Венглинский, 1963; Коломин, 1976; Вышегородцев, 1977; Крохалевский, 1978; Новоселов, 1988; Журавлев, 2003; Матковский, 2005]. В то же время пелядь не выходит в море, поэтому обмен популяциями отдельных рек разных речных бассейнов невозможен. Так же считал и Б. К. Москаленко [1971], разделяя в Обском бассейне два однородных обособленных стада: более крупное – обское и менее значительное по численности – тазовское стадо. По его мнению, первое не распространяется севернее южной части Обской губы, а встречающиеся единичные особи летом в прибережной зоне и на устьях тундровых рек средней и северной части этой губы относятся к стадам, обитающим в озёрно-речных системах Ямальского полуострова. Распространение же тазовского стада ограничено бассейном Тазовской губы и впадающими в неё реками. Другие авторы, принимая точку зрения о едином обособленном стаде в бассейне каждой реки, считали, что это единое стадо состоит из более мелких группировок; нерест каждой из них приурочен к определенному участку или притоку реки. Наиболее наглядно это представлено на примере пеляди Печоры и Оби.

Изучая биологию пеляди Печорского бассейна, Н. А. Остроумов [1951] полагал, что в каждом крупном бассейне имеется своя географическая группа пеляди (племя), в зависимости от условий обитания подразделяющаяся на ряд биологических групп. Примерно такого же деления придерживаются и современные авторы [Козьмин, Петров, 1981; Новоселов, 1988]. Вместе с тем в самой Печоре обитает речная и озерно-речная пелядь, которая по всем признакам представляет собой однородную группу [Остроумов, 1951; Зверева и др., 1953; Соловкина, 1962].

При детальном анализе морфометрических признаков видно, что достоверных различий между выборками из разных мест Печоры и ее притоков по меристическим признакам нет, а различия в пластических признаках чаще всего

обусловлены тем, что для сравнения берутся рыбы разного размера и разного темпа роста. Поэтому тугорослая пелядь имеет больший относительный размер глаз и головы. Она более низкотелая и прогонистая, часто имеет более длинные парные и более высокие непарные плавники. Таким образом, существенных различий между быстрорастущей пелядью из озер и тугорослой пелядью в бассейне Нижней Печоры нет, так как эти формы имеют единое происхождение [Решетников и др., 1989]. Разведение речной формы пеляди из Печоры в реках и озерах Архангельской области показало, что в зависимости от мест обитания она способна образовывать типично речную, озерно-речную и типично озерную формы [Новоселов, 1988].

Судя по наблюдениям в природе, карликовая форма пеляди образуется в небольших озерах Большеземельской тундры при временной изоляции озер (обмеление рек). Причем основой для появления карликов обычно служат мигранты крупной поименно-речной пеляди, заходящей по системе водотоков из Печоры. Оказавшись изолированной, такая быстрорастущая пелядь замедляет рост и приобретает признаки озерной формы. Карликовость пеляди не является необратимым явлением: пересадка таких рыб в более кормные водоемы приводила к ускоренному росту и изменению формы тела [Козьмин, Петров, 1981]. Скорее всего, карликовые особи не способны в течение жизни превратиться в быстрорастущую форму, хотя и могут увеличить темп роста. Образование быстрорастущей формы пеляди от тугорослой (карликовой) происходит в последующих поколениях.

Таким образом, в бассейне Печоры все формы пеляди не имеют генетически закрепленных различий и могут переходить одна в другую. Подтверждением этому служит и тот факт, что быстрорастущая пелядь, пойманная в озерах, по своим экстерьерным признакам почти не отличается от речной пеляди Печоры. В свою очередь, речная пелядь может частично оставаться на зимовку в озерах, соединенных с рекой. В то же время сравнение озерной пеляди из бассейнов разных рек (Индиги, Печоры, Коротаихи) показывает существенные различия в меристических признаках [Решетников и др., 1989].

В Обском бассейне картина внутривидовой структуры у пеляди имеет более сложный характер. Это связано и с заморными явлениями в Нижней Оби. По мнению И. Г. Юданова [1932], в Обском бассейне имеются две расы (формы) пеляди: одна нагуливается в сорах Малой Оби и нерестится в уральских притоках – Сосьве, Сыне, Войкаре и др., а другая форма проводит нагульный период в сорах Большой Оби и идет на нерест в ее верховья. Примерно такой же точки зрения придерживался и Е. В. Бурмакин [1953], разделяя пелядь на пойменно-речную с центром размножения в уральских притоках Оби и приустьевую, размножающуюся в Средней и Верхней Оби. Последний автор считал, что каждая форма обладает морфоэкологическими особенностями и существует, по крайней мере, как самостоятельное стадо. Дальнейшее подробное изучение пеляди в уральских притоках Оби позволило некоторым авторам считать, что в Северной Сосьве обитает самостоятельное стадо, использующее верховья рек для нереста и пойменные озера и сора как места нагула. По ряду морфометрических и морфофизиологических показателей сосьвинская пелядь отличается от пеляди из других мест [Венглинский, 1966; Беляев, Венглинский, 1976; Шишмарев, 1976, 1979; Павлов, 1980, 1984; Мельниченко, Богданов, 2006].

Однако имеется и другое мнение по вопросу о внутривидовой дифференциации обской пеляди. Так, Б. К. Москаленко [1956, 1958] на основании анализа размерно-возрастного состава, темпа роста и динамики численности пеляди из различных притоков Оби делает вывод о существовании в бассейне Оби только единой популяции полупроходной пеляди. В. Р. Крохалевский [1978, 1981], используя морфометрический анализ и результаты мечения, рассматривает пелядь р. Обь как единую популяцию с единым генофондом, определенным типом динамики численности и другими биологическими показателями. Подробный анализ пеляди из уральских притоков Оби, проведенный А. Ф. Павловым [1978, 1981], позволил прийти к заключению, что между разными стадами пеляди нет существенных различий по морфометрическим признакам. Наблюдаемые различия чаще вызваны сезонной, половой и экологической изменчивостью многих пластических признаков или разными просчетами

меристических признаков разными операторами, и только в редких случаях наблюдаются достоверные различия между стадами [Решетников и др., 1989].

Специфика гидрологических условий в бассейне Оби (зимние заморы и резкие изменения уровня воды в ее горных притоках по годам) способствует тому, что пелядь может образовывать в отдельных районах временные обособленные группировки. Частые смены условий обитания в притоках приводят к миграциям рыб. Многие авторы отмечали, что при низком уровне воды пелядь меняет места нереста и часто идет для размножения в другой приток [Меньшиков, 1948; Дрягин, 1948; Замятин, 1977; Крохалевский, Полымский, 1979; Венглинский, 1981; Богданов, Агафонов 2001]. Аналогичное явление отмечалось и при внезапном воздействии результатов хозяйственной деятельности человека (загрязнение воды в верховьях реки, прокладка трубопровода по дну реки). Все это, несомненно, способствует постоянному генетическому обмену между стадами разных рек, что в конечном итоге и определяет однородность пеляди Оби в систематическом отношении.

Таким образом, вопрос о степени обмена между разными стадиями пеляди Обского бассейна будет определять и внутривидовую структуру стад в этом регионе: если этот обмен достаточно высок (более 30%), то логичнее считать пелядь Обского бассейна единой популяцией; если же обмен незначителен, то целесообразнее рассматривать отдельные стада как самостоятельные популяции и проводить рыбохозяйственные мероприятия и промысел с учетом обособленности стад. Вопрос этот требует специальных исследований [Решетников и др., 1989]. С точки зрения последних авторов, сегодня целесообразно считать, что в Обском бассейне существуют две большие популяции пеляди: ареал одной из них охватывает все уральские притоки (места нереста), соры Северной Сосьвы и низовья Оби (места нагула), вторая – это речная пелядь, идущая на нерест в Верхнюю и Среднюю Обь и нагуливающаяся в низовьях Оби. В реках, впадающих в Обскую, Тазовскую и Гыданскую губу, имеются свои обособленные стада [Бурмакин, 1940; Москаленко, 1958; Вышегородцев, 1977; Матковский, Крохалевский, 2010].

Таким образом, анализ внутривидовой структуры пеляди показывает, что нет оснований для выделения подвидов или других таксономических категорий. Как и у других сиговых рыб, эволюция пеляди пошла по пути эврифагии и морфологической пластичности, но вид *C. peled* при этом остался монотипическим [Решетников, 1980, 1988].

В пределах вида можно выделить следующие экологические формы: речную пелядь, озерно-речную и типично озерную, которые различаются экстерьером и некоторыми пластическими признаками [Решетников и др., 1989].

Миграции и сезонное размещение

Ареал тазовской популяции пеляди включает в себя Тазовскую губу, реки Таз, Пур и их притоки.

После зимовки в южной части Тазовской губы стадо пеляди движется в дельту Таза. Она первой открывает «вонзевой» ход – миграцию из Тазовской губы к местам нагула. Вслед за ней идут сиг, чир, нельма и другие рыбы. Пелядь проходит губу подо льдом. В дельте р. Таз она появляется вскоре после вскрытия. Двигается она, главным образом, левым более глубоким рукавом дельты, причем наиболее плотный ход бывает в начале «вонзевых» ходов. В ходе участвует как половозрелая, так и неполовозрелая рыба, причем последней много больше, чем половозрелой [Иванов, 1988; Парамонов, 1992].

Пелядь не задерживается в дельте, а поднимается выше, распределяясь по пойменным водоемам (сорам). Во многих из них летом она является преобладающей рыбой.

При раннем «вонзе» распределение по сором сиговых рыб заканчивается в последней декаде июня, при позднем – в первой декаде июля. Сроки выхода рыбы из соров сильно колеблются. В мелководных сорах, особенно в маловодные годы, пелядь держится недолго. Эти сора быстро мелеют, и рыба рано покидает их. Период нагула здесь длится всего 20-30 дней. Затем пелядь перекочевывает в более глубокие сора, где продолжается ее нагул. Половозрелые особи, готовящиеся к нересту, заканчивают нагул раньше, чем неполовозрелая часть стада, и начинают подниматься к местам нереста в начале августа. В глубоких

сорох неполовозрелая пелядь продолжает нагул до сентября включительно [Москаленко, 1958].

Е. В. Бурмакин [1953], проанализировав условия выхода пеляди из соров, сделал вывод, что главной, возможно единственной, причиной ската пеляди из нагульных соров является резкое понижение уровня в водоеме, а не повышение температуры воды. Сроки выхода пеляди из сора сильно различались, но сам выход происходил при одинаковой гидрологической обстановке: при сравнительно низкой, т.е. благоприятной для питания рыбы температуре воды и при резком падении уровня. На этом основании можно сделать вывод, что в маловодные годы, отличающиеся низкими уровнями и ранним спадом воды, рыба выходит из соров раньше, чем в годы полноводные, когда высокий уровень воды в сорах держится долго.

В годы с ранним спадом воды сроки выхода из соров половозрелой и неполовозрелой рыбы сближаются. За выходом производителей непосредственно следует выход неполовозрелых особей. Получается как бы единый ход, не имеющий интервалов. В годы с поздним спадом воды неполовозрелая часть стада после выхода производителей долго еще остается в сорах, а затем осенью постепенно сплывает вниз по р. Таз и зимой рассеивается в южной части Тазовской губы.

Большая часть производителей, выйдя из соров, поднимается по р. Таз к местам нереста (Худасей, Печалька, Ратта, Покалька, Каралька, Толька, Малая Ширта) [Венглинский, 1969; Экология...2006].

Сиговые, распределяясь по центрам размножения, не стремятся к родной реке. В доказательство этому в промысловой практике имеется случай, который можно рассматривать как эксперимент, отвечающий на этот вопрос. В 1948 г. на устье одного из главных нерестовых притоков р. Таз – р. Худосее было установлено в период подъема производителей сиговых – с 1 августа по 25 сентября – сплошное преграждение, в результате чего все нерестовое стадо пеляди, идущее в эту реку, было изъято до икрометания (было выловлено 116,4 т – около 250 тыс. особей). Следовало ожидать, что поколение пеляди, которое

должно было бы появиться на свет в 1949 г., будет отсутствовать в последующие годы в этой реке. Однако анализ возрастного материала, собранного в р. Худосей в сентябре 1954 г., показал, что удельный вес поколения 1949 г. (в возрасте 5+) в составе нерестового стада 1954 г. хотя несколько и уступал удельному весу этой возрастной группы из приплода, родители которого не подвергались разгрому, но все же был значителен [Москаленко, 1958].

Из этих данных можно сделать вывод, что нерестовое стадо пеляди, идущее в р. Худосей, формируется не только из особей, родившихся в этой реке, но и из уроженцев других районов Тазовского бассейна. Иначе трудно объяснить появление в 1954 г. в этой реке большого количества производителей в возрасте 5+ лет [Москаленко, 1958].

После нереста большая часть производителей скатывается в Тазовскую губу, часть производителей остается на зимовку в незаморной зоне в районах нерестилищ. В основном скат с мест зимовки происходит в период весеннего освежения воды и ледохода. Весной и в начале лета отнерестовавшую пелядь можно встретить в пойменных водоемах среднего и нижнего Таза и его притоков еще до того, как появляются вонзевые косяки, поднимающиеся из Тазовской губы.

Тазовское стадо пеляди имеет обособленные места нагула, зимовки и нереста. Пути его миграции не совпадают с миграционными путями обского стада. Зиму тазовская пелядь проводит в северной части Тазовской губы – в районе от р. Поилова до мыса Наблюдений. За мысом Наблюдений по направлению к Обской губе она обычно не встречается. Таким образом, места зимовки обской и тазовской пеляди разобщены. В районе зимовки пелядь, как и другие сиговые рыбы, совершает лишь ограниченные передвижения, определяемые в основном распространением заморных вод.

Весенняя миграция начинается, когда губа еще закрыта льдом, но вскрывшиеся тундровые реки уже освежают прибрежные воды. Первые весенние косяки появляются в устьях р. Таз и Пур позже, чем в дельте Оби. Продолжительность хода – 10-15 дней, хотя начало, интенсивность и окончание

его могут меняться в зависимости от гидрологических условий года. Войдя в реки, пелядь рассеивается для нагула по многочисленным сора́м и протокам нижних течений р. Таз и Пур. Подъем производителей к местам нереста начинается в июле. Основные нерестилища тазовской пеляди расположены в верховьях правого притока р. Таз – р. Худосей, на расстоянии 200–300 км от места его впадения в р. Таз. В р. Худосей пелядь появляется в начале августа, заканчивается ход во второй половине сентября. Кроме р. Худосей, пелядь нерестует, очевидно, и в других притоках верхнего течения р. Таз. Имеются нерестилища и в р. Пур, но их удельный вес в воспроизводстве этой рыбы невелик. В октябре начинается скат рыбы в Тазовскую губу, заканчивающийся в конце ноября или в декабре. Часть производителей остается на зимовку в незаморных притоках Таза [Москаленко, 1958; Иванов, 1988; Парамонов, 1992].

Д. Л. Венглинский [1969] разделяет тазовскую пелядь на три экологические группы по размерно-весовому, возрастному, физиологическому состоянию (степень зрелости половых продуктов), и, наконец, сезонному размещению и миграциям:

– Первая (основная) группа тазовской пеляди состоит из молоди всех возрастов, обитающих в зимнее время в Тазовской губе (так же, как и впервые и повторно нерестящиеся особи). С наступлением летнего периода косяки молоди и других возрастных категорий с различным состоянием половых продуктов входят в р. Таз и поднимаются в нижнюю и среднюю часть её бассейна на нагул. По завершении его молодь и взрослые неполовозрелые рыбы вновь скатываются обратно в губу на зимовку.

– Впервые и повторно нерестящиеся особи после нагула поднимаются выше по р. Таз и её незаморным притокам на нерест. Впоследствии часть этих рыб, нерестующая несколько раньше (пелядь р. Ратты – сентябрь) или в местах, расположенных сравнительно близко от устья р. Таз и Тазовской губы (р. Худосей 412 км) после нереста также скатываются на зимовку в губу. Это вторая экологическая группа.

– Другая часть – впервые и повторно нерестящиеся особи, обладающие по тем или иным причинам более поздними сроками полового созревания и икрометания (вторая половина октября – ноябрь). Нерестится в местах, весьма удалённых от устья р. Таз (на 814-970 км – такие её притоки, как Каралька, Покулька, Ратта и некоторые другие), остаётся на зимовку в средних и особенно верхних участках бассейна, составляя третью экологическую группу. Там же располагаются места нереста и зимовок этих рыб и в дальнейшем.

За счёт экологической дифференциации популяции пеляди р. Таз достигается наивысшая степень сохранности численности особей в условиях резких и сильных колебаний гидрологического, газового и гидробиологического режимов, а также наиболее полное, всестороннее использование ими кормовых ресурсов, улучшение внутривидовых и межвидовых взаимоотношений (ослабление конкуренции в питании – особенно в первую половину нагульного периода). Места нагула особей всех трёх групп в основном одинаковы, но сроки различны. Зимующая в верховьях р. Таз пелядь, так же как и обская, скатывается вниз по течению в весенне-летний период с потоком свежих (богатых кислородом) талых вод и достигает мест нагула раньше особей, поднимающихся после зимовки из губы. Это обеспечивает им более длительные сроки нагула и своевременное созревание гонад. Идя на нерест, взрослые особи двух последних экологических групп покидают нагульные пространства раньше молоди первой (на месяц и более).

В озерных системах верховьях р. Таз существуют временно изолированные локальные стада пеляди, которые связаны происхождением с популяцией речной пеляди. Обитающие здесь стада формируются за счет речной пеляди, которая может оставаться в озерах для нагула и зимовки [Венглинский, 1969; Полымский, 1971].

Рост пеляди

Количественной стороной развития организма является его рост, проявляющийся в увеличении размеров и массы тела. Рост рыбы – это один из важнейших механизмов, при помощи которого отдельная особь и популяция в

целом автоматически реагирует на изменения обеспеченности пищей перестройкой темпа своего размножения и интенсивности потребления кормов. На протяжении всего онтогенеза скорость роста постоянно меняется и является видовым свойством [Васнецов, 1947, 1953; Никольский, 1965, 1971]. Изучение процесса роста рыб имеет важное значение для познаний условий обитания и динамики численности рыб.

Под скоростью роста рыбы подразумевают увеличение её длины или массы с каждым годом жизни. Скорость роста рыбы называют также «темпом» её роста [Мина, Клевезаль, 1976].

Процесс роста специфичен для различных видов рыб. Он является, как и другие видовые признаки, приспособлением, обеспечивающим единство вида и среды. Характер роста определяется особенностью тех условий, к которым рост является приспособлением [Винберг, 1966; Никольский, 1980; Кузнецов, 1994; Кузнецова, 2003].

Изменчивость роста рыб в популяции приспособительно меняется в связи с изменением обеспеченности пищей. В неблагоприятных условиях годовые приросты до достижения половой зрелости изменяются значительно сильнее, чем у рыб, достигших половой зрелости.

Темп роста пеляди, по сравнению с другими сиговыми рыбами, высокий и уступает только темпу роста чира. Пелядь достигает промысловой длины 26 см на третьем году жизни и в возрасте 3-4 лет имеет вес, значительно превосходящий вес муксуна и сига этого же возраста. Эта рыба, по сравнению с другими сиговыми, наиболее эффективно использует богатую кормовую базу соровой системы. За два месяца откорма она намного увеличивает свои размеры и вес. Рост пеляди сильно колеблется по годам. В многоводные годы она растёт быстрее, чем в маловодные. Кроме того, она продолжает нагул и в Тазовской губе [Москаленко, 1958; Слепокурова, Андриенко, 1978].

На основе анализа всех обследованных в XX веке естественных популяций озёрной, озёрно-речной и речной форм пеляди, обитающей в пределах

европейской и азиатской частей России, Ю. С. Решетниковым [1989] выполнены расчёты средних показателей длины и массы девяти возрастных групп (табл. 1).

По этой градации самым высоким темпом роста обладает пелядь из озёр Аай (бассейн Вилюя), Тюэренкей (бассейн Лены) и Белоногого (бассейн Колымы), а самый низкий темп роста имеет пелядь из озёр Налимье и Мугурдах (бассейн Турухана). В бассейне Печоры озёрно-речная форма пеляди обладает, как правило, высоким темпом роста, под градацию «средний рост» попадают только озёрные формы пеляди из Просундуйских, Вашуткиных и Падимеиских озёр [Козьмин, Петров, 1981].

Темп роста речной пеляди р. Оби можно охарактеризовать как «высокий», причём в многоводные годы с хорошими условиями нагула он приближается к категории «очень высокий», а в маловодные и малокормные годы снижается до категории «средний».

Таблица 1–Условные градации линейного и весового роста пеляди в водоёмах естественного ареала [по Решетникову Ю.С., 1989]

Условные градации роста	Возраст, лет								
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
Линейный рост, мм									
Очень высокий	190	310	340	380	410	440	470	500	540
Высокий	160	220	270	320	350	390	420	450	480
Средний	120	160	200	240	280	310	350	390	430
Низкий	90	130	160	200	240	270	310	350	390
Очень низкий	70	90	130	160	200	230	270	300	330
Весовой рост, г									
Очень высокий	110	400	600	850	1050	1250	1550	2150	2700
Высокий	80	270	450	650	800	1000	1200	1400	1800
Средний	60	210	300	450	580	700	800	950	1200
Низкий	40	80	150	220	320	450	550	700	850
Очень низкий	10	20	50	80	100	150	200	350	500

У обской пеляди отмечаются большие колебания длины и веса в каждой возрастной группе: так, у рыб в возрасте 4+ крайние величины длины тела различаются более чем в 2 раза, а массы – в 12 раз [Бурмакин, 1953]. Эти различия

обусловлены как принадлежностью к разным стадам пеляди, так и особенностями гидрологического режима, которые определяют продолжительность нагула рыб и величину их приростов.

С увеличением возраста рыб уменьшаются приросты длины (рис. 3), наибольший прирост массы тела у пеляди отмечен в возрасте её массового полового созревания, после чего приросты падают. Таким образом, в водоемах естественного ареала пеляди ее линейный и весовой рост определяется, прежде всего, кормовыми условиями. Широта расположения водоема и его температурный режим оказывают косвенное влияние через уровень развития кормовой базы [Крохалевский, 1980].

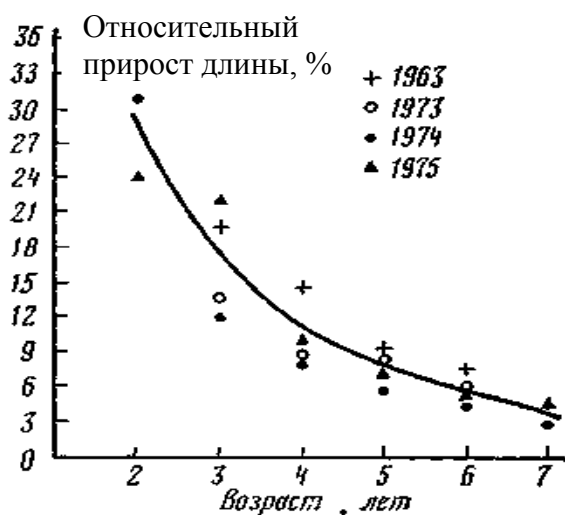


Рисунок 3 – Изменение относительных приростов длины обской пеляди в зависимости от возраста [Крохалевский, 1980].

Вероятно, максимальный темп роста имеет пелядь в том случае, если в возрасте 5+ она достигает около 40 см длины и массы более 1000 г, а в возрасте 9+ она достигает 54 см длины и массы 2700 г. Наибольший возраст пеляди в материнских водоемах – 15 лет [Бурмакин, 1953]. Речная и озерно-речная пелядь из бассейнов рек Обь, Енисей, Лена и Колыма доживает до 12 лет [Дрягин, 1933]. Примерно таков же предельный возраст пеляди оз. Ендырь. Как правило, озерные популяции пеляди отличаются большим долголетием, чем речные [Решетников и др., 1989]. Для обской популяции предельный возраст пеляди равен 19 годам [Крохалевский, 1980].

Половое созревание

К настоящему времени накоплены многочисленные данные о сроках наступления половой зрелости у пеляди в водоемах ее естественного ареала. Еще в самых ранних исследованиях обращалось особое внимание на время наступления половозрелости у разных экологических форм пеляди [Дрягин, 1933; Бурмакин, 1940, 1953; Крохалевский, 1978; Венглинский и др., 1979; Кошелев, 1984; Селюков, 1986, 1989, 2002]. На сроки полового созревания пеляди оказывают влияние, прежде всего, климатический фактор и обеспеченность рыб пищей. Естественно, при вселении пеляди в южные водоемы с более длительным периодом открытой воды и лучшей обеспеченностью пищей во многих случаях наблюдается раннее достижение половозрелости. Учитывая разнообразие условий на огромной территории ареала пеляди, включающего тундровую, лесотундровую и таежные зоны, становится понятной значительная разница в сроках наступления половой зрелости: от 2+ при самом раннем созревании до 5+ или 6+ при позднем созревании.

Половое созревание каждого поколения растягивается на несколько лет. Пелядь из обского стада созревает, начиная с третьего года жизни, но большая часть на четвертом и пятом году. Тазовская пелядь созревает на год позже – на четвертом, а в массе на пятом и шестом году. Размеры, при которых пелядь становится половозрелой, сильно колеблются по годам. Так, анализ 1016 особей из р. Сыни, произведенный [Никоновым 1998], показал, что наименьшая длина половозрелых самок была 29 см, а самцов – 28 см. В августе-сентябре 1953 г., по данным анализа 1784 особей из этой же реки [Юхнева, 1968], наименьшая длина половозрелых самок и самцов составляла 22 см.

Мнения некоторых авторов по связи созревания пеляди с другими биологическими показателями сильно расходятся. Так, Б. К. Москаленко [1958], в опровержение Г. В. Никольскому [1975], полагает, что половое созревание пеляди определяется возрастом и меньше зависит от темпов роста. А. Ф. Кириллов [1983] считает, что сроки созревания напрямую зависят от генетических составляющих темпа роста. В то же время, Ю. С. Решетников [1989], проанализировав мнения

вышеуказанных авторов, считает, что, по аналогии с другими видами рыб, доля генетической компоненты в темпе роста пеляди составляет не более одной трети, а две трети приходится на внешние условия.

Проведя сравнения различных популяций пеляди по многолетним данным, Ю. С. Решетников [1989] сделал вывод, что в большинстве водоемов естественного ареала пеляди возраст вступления в нерестовое стадо колеблется от 2+ до 5+, размеры же и масса рыб, при достижении которых они становятся половозрелыми, характерны для каждой популяции. Вступление каждого поколения в нерестовое стадо растягивается на три-четыре года, а у значительной части рыб нерест не ежегодный. Анализ данных таблицы 2 показывает, что за 1973-1979 гг. доля самок, возможно пропускающих нерест, составила около 5% с колебаниями по годам от 1,6 до 15%. Пропуски нереста чаще отмечены у рыб в возрасте 5+ и 6+, т. е. после первого икротетания.

Таблица 2 – Возраст впервые созревающей пеляди в бассейне Печоры (% от всех рыб) [Чистобаева, 1983]

Река	Пол	Возраст, лет					Всего	
		2+	3+	4+	5+	6+	%	Экз.
Печора	Самки	5,0	31,2	12,0	2,0	-	50,2	79
	Самцы	1,0	22,1	18,7	8,0	-	49,8	66
Уса	Самки	8,2	22,0	17,3	4,0	-	51,5	77
	Самцы	3,4	19,3	12,5	9,1	4,2	48,5	63
По всей пробе		8,8	47,4	30,5	11,2	2,1	100	285

Многие ихтиологи неоднократно обращали внимание на связь абсолютной плодовитости с весом, размерами и возрастом рыб. Колебания абсолютной плодовитости пеляди как вида в целом намного больше, чем у других сиговых рыб: так, минимальное значение плодовитости превышает максимальное более чем в 60 раз [Иогансен, 1955; Спановская, Григоращ, 1976; Крохалевский, 1980; Решетников, 1980; Богданов, 2003; Госькова, Гаврилов, 2007]. Поскольку плодовитость, прежде всего, является функцией массы, то естественно, что малые значения плодовитости характерны для тугорослых и карликовых форм пеляди, а

высокие значения абсолютной плодовитости – для крупных и быстрорастущих рыб.

Минимальная абсолютная плодовитость – 3,6 тыс. икринок отмечена для пеляди из Мастахской группы озер в Якутии [Кириллов, 1983]. Примерно такая же плодовитость у медленнорастущей пеляди из оз. Мундуйского (4,8 тыс. икр.) и дельтовых озер Лены (5,1 тыс. икр.). В новых местах обитания такую же плодовитость имеют рано созревающие особи в Андозере из Архангельской области (5,2 тыс. икр.), в озерах Карелии, Латвии, Ленинградской области и Алтая (около 8 тыс. икр.) [Бурмакин, 1953; Кириллов, 1983; Новоселов, 1988]. Максимальные значения абсолютной плодовитости для пеляди из водоемов естественного ареала отмечены для р. Печоры – 184,9 тыс. икр. [Новоселов, 1988], р. Турухан – 183,3 тыс. икр. [Головко, 1973], р. Оби – 146,1 тыс. икр. [Йогансен, Петкевич, 1958]. Таким образом, для пеляди из естественных водоемов максимальное значение плодовитости превышает минимальное в 51 раз. Наивысшая индивидуальная плодовитость зафиксирована для пеляди, акклиматизированной в оз. Сон-Куль, когда самка массой 3,9 кг имела плодовитость 300 тыс. икринок. В целом для вида колебания абсолютной плодовитости составляют от 3,6 до 300 тыс., или 83 раза [Новоселов, 1988].

По данным, полученным на основе гистологических исследований, половое созревание у самок обской пеляди растягивается на период от трех до шести лет [Крохалевский, 1983]. В возрасте 2+ количество половозрелых самок не превышает 10%, а самцов – 15%. Массовой половой зрелости обская пелядь достигает на пятом году жизни. Анализ развития яичников показал, что значительное количество особей нерестится не ежегодно. Продолжительность полового цикла у пеляди зависит от условий нагула, жирности самок и изменяется по годам. Относительная численность нерестящихся рыб изменяется в пределах 14-43% и в среднем составляет 23% от величины промыслового запаса [Крохалевский, 1983].

Таким образом, исходя из анализа литературных данных, можно утверждать, что биология пеляди в пределах ее ареала в настоящее время изучена

достаточно хорошо и прекрасно освещена в коллективной монографии «Пелядь» [Решетников, Мухачев, 1989]. Однако тазовской популяции пеляди уделялось гораздо меньше внимания. Поэтому автор и счел необходимым более детально изучить экологию этой популяции.

1.2 Условия обитания пеляди в Тазовском бассейне

Бассейн Тазовской губы издавна известен крайней суровостью природно-климатических условий. Тазовский бассейн включает в себя Тазовскую губу и его крупные притоки р. Таз, Пур, Мессо-Яха. Менее многоводны реки Пойлово-Яха (173 км), Адер-Паюта (267 км), Анти-Паюта (242 км) и Чугорь-Яха (152 км). Остальные речки невелики, типично тундровые, с быстрым весенним паводком, маловодные летом и промерзающие до дна зимой [Экология рыб.....,2006].

Особенности климата бассейна связаны с его северным расположением (63°-68° с.ш.) и обусловлены малым притоком солнечной радиации, повышенной циклонической деятельностью и равнинным характером территории. Большое влияние на формирование климата оказывают многолетняя мерзлота, близость холодного Карского моря, обилие болот, озер и рек.

В связи со значительной меридиональной протяженностью бассейна (около 500 км) действие перечисленных выше факторов различно, что в конечном итоге сказывается на смене ландшафтно-климатических зон. В северной части территории (низовья Таза) располагаются зоны тундры и лесотундры. В средней и южной частях – подзона северных таежных лесов.

Климат рассматриваемой территории резко континентальный. Годовые амплитуды температуры воздуха превышают 40°C. Среднегодовые температуры на всем протяжении бассейна отрицательные (-6...9°C). Тундра и лесотундра характеризуются избыточной влажностью, холодным летом [Ресурсы поверхностных..., 1964; Гвоздецкий, 1973]. Таежная зона находится в условиях влажного климата с умеренно теплым летом. Как в тундре, так и в таежной зоне зима суровая и снежная.

В зимний период в связи с активизацией циклонической деятельности отмечается частая смена местных погод: от умеренно морозной до значительно

морозной. Последняя в зонах тундры и тайги может держаться 10–12 дней с температурами воздуха $-40...50^{\circ}\text{C}$. Иногда температура воздуха может понижаться до -63°C .

Гидрология и гидрография

Тазовская губа, протяженностью более 300 км, вдается в восточный берег средней части Обской губы по линии, соединяющей мысы Трехбугорный ($69^{\circ}04' \text{N } 73^{\circ}52' \text{E}$) и Круглый ($68^{\circ}42' \text{N } 74^{\circ}29' \text{E}$).

Сама Тазовская губа подразделяется на две части: северную и южную. Их границей служит линия, соединяющая мысы Пойловосаля ($68^{\circ}29' \text{N } 77^{\circ}20' \text{E}$) и Южный ($68^{\circ}27' \text{N } 77^{\circ}55' \text{E}$).

Большую часть года Тазовская губа покрыта льдом. Неподвижный ледяной покров (припай) достигает максимального развития в апреле-мае. Разрушение ледяного покрова под влиянием таяния за счет радиационного тепла, ветра и увеличения объема паводковых вод в южной части Тазовской губы происходит в первой половине июня, а в ее северной части – в первой декаде июля.

После выноса льда из Тазовской губы и сопредельных районов Обской губы вода быстро спадает и через 2–3 недели устанавливается средний навигационный уровень. В навигационный период наибольшее влияние на изменчивость динамики вод в Тазовской губе оказывает ветровое воздействие.

В северной части Тазовской губы наибольшего прогрева (до $10\text{--}15^{\circ}\text{C}$) вода достигает в июле-августе. В сентябре ее температура понижается в среднем до $4\text{--}5^{\circ}\text{C}$, а в октябре – до 0°C . Воды не стратифицированы. Вода в Тазовской губе пресная [Ресурсы поверхностных..., 1964; Экология рыб..., 2006].

С Верхне-Тазовской возвышенности из двух соединенных между собой озер Тыниль-Ку и Кулы-Ту берет начало крупнейшая в бассейне Тазовской губы река Таз. Направление течения реки в верхнем и нижнем участках – северо-западное, в среднем течении – строго на север. Длина реки 1401 км, площадь водосбора около 150 тыс. км² [Ресурсы поверхностных вод СССР..., 1964]. Русло Таза в месте впадения в Тазовскую губу разделяется на протоки и рукава. Наиболее крупная –

протока Ере-Ям (Малый Таз). В устьевом участке Таз образует эстуарий с многочисленными островами и мелями. Общая ширина устья – 15 км.

Значительно уступает р. Таз по величине река Пур (образуется слиянием рек Пяку-Пур и Айваседа-Пур). Ее длина 389 км, площадь водосбора 112 тыс. км², среднегодовой расход воды 930 м³/с.

Совместный сток р. Таз и р. Пур составляет около 1/5 стока р. Обь (расход воды р. Обь у Салехарда 12,5 тыс. м³/с, р. Таз и р. Пур – 2,4 тыс. м³/с).

Третий крупный приток – река Мессо-Яха. Ее длина 466 км. Мессо-Яха – главная нерестовая река Тазовского стада ряпушки.

Основным гидрографическим объектом бассейна р. Таз являются реки. Особенно их много в верхнем и среднем участках бассейна. В р. Таз впадает 356 притоков первого порядка общей протяженностью 10035 км. Наиболее крупными из них являются: Худосей (409 км), Толька (391 км), Большая Ширта (301 км) и Часелька (295 км).

Многие реки начинают свой путь в болотах и озерах бассейна. Равнинность территории обуславливает повышенную извилистость рек и слабое их течение. Коэффициент извилистости реки Таз равен 1,62 (для сравнения у р. Тура – 1,24), а у многих притоков он возрастает до 2 и более [Малик, 1974].

Бассейн Таза изобилует мелкими и крупными озерами. Общее их число составляет 35440, а занимаемая площадь равна 5310 км². Из указанного количества 4638 озер являются пойменными. Их общая площадь равна 337 км². Озерами изобилует, главным образом, левобережье нижней части бассейна, а меньше всего озер на водораздельных склонах северного и западного участков. Большинство озер малые по площади (менее 100 га), бессточные (80%), мелководные (2-3 м), но некоторые имеют глубину более 20 м [Полымский, 1971].

Ширина р. Таз в верхнем течении около 80 м, в среднем – порядка 400 м, а в нижнем течении – до 1 км [Ресурсы поверхностных вод СССР..., 1964].

Для р. Таз, как и для многих других рек Тазовского бассейна, характерна значительная флуктуация сезонных и годовых уровней воды, смена циклов многоводных и маловодных лет, ярко выраженное весеннее половодье и

продолжительная зимняя межень. Особенностью бассейна является преобладание поверхностного стока (54%). В связи с наличием многолетней мерзлоты через почву проходит ограниченное количество влаги. Поэтому доля грунтового питания рек составляет всего порядка 30% [Малик, 1974].

В межень в верховьях Таза средняя скорость потока не превышает 0,7 м/с, в среднем течении составляет 0,5–0,6 м/с, в нижнем участке – 0,3 м/с. В период половодья скорости потока могут возрастать до 1,25 м/с, а в зимнюю межень, наоборот, снижаться до 0,09 м/с [Малик, 1974].

Река Таз является сравнительно мелководной рекой, что, в свою очередь, сдерживает развитие судоходства. Глубина изменяется от 0,8–3,0 м в верховьях и до 10,0–14,5 м в низовьях реки [Ресурсы поверхностных вод СССР..., 1964].

В бассейне Таза сильно развиты русловые процессы, что приводит к постоянному изменению дна и берегов реки. Преобладает боковая эрозия.

В верхнем течении весеннее половодье начинается в конце апреля, а в нижнем – лишь в конце мая. Освобождение реки ото льда происходит спустя 20 дней после начала половодья. Продолжительность подъема воды составляет порядка 25 дней, а период спада – 50–60 дней. Завершается половодье в конце июля – начале августа.

Установление положительных температур воздуха обеспечивает прогрев речной воды и переход через отметку 0,2°C: в верхнем течении – в третьей декаде мая; в нижнем – в первой декаде июня. В среднем через 3–7 дней после перехода температуры воды через 0,2°C река освобождается ото льда. Прогрев воды идет сравнительно быстро, достигая своего максимума в июле (в среднем 17,4°C). Период положительных температур воды составляет 5 месяцев.

С августа по октябрь наступает период летне-осенней межени, которая часто сглаживается обильными дождями в конце лета. В отдельные годы дождевой сток может существенно продлить высокое стояние уровней воды. Однако никогда уровень летне-осенних паводков не превышает уровень весеннего половодья [Экология рыб..., 2006].

Процесс осеннего льдообразования на реках начинается в октябре и завершается к концу месяца. Ледяной покров интенсивно формируется по всей длине рек, чему способствуют низкие скорости течения, небольшие глубины и сравнительно малый теплозапас водной массы. Севернее Полярного круга ледостав продолжается более 200 дней, а в среднем и верхнем течении – 180-200 дней. Толщина льда на тундровых участках в апреле достигает 100 см, в тайге – 80-90 см [Михайлов, Добровольский, 1991].

В зимнюю межень питание рек происходит за счет грунтового стока. Минимальные расходы наблюдаются непосредственно перед началом снеготаяния. Зимой в результате уменьшения питания и потери воды на льдообразование возможно промерзание рек до дна. Промерзанию в основном подвержены мелководные притоки нижнего Таза, имеющие сравнительно слабый подземный сток.

Для бассейна Таза характерны сравнительно высокие значения модуля стока – 10,4 дм³/с км² (в р. Пур – 9,27, в р. Надым – 5,61 дм³/с км²), что обеспечивается большим количеством атмосферных осадков и низкой дренирующей способностью реки [Малик, 1974]. Максимальный сток приходится на период весеннего половодья (60-70%). В целом многолетнее чередование фаз высокой и низкой водности определяет жизненные циклы рыб и оказывает существенное влияние на формирование промысловых запасов.

1.3 Ихтиофауна и сезонное распределение

Видовой состав ихтиофауны

Ихтиофауна Тазовского бассейна разнообразна и представлена как озерными, так и речными видами рыб, видами, обитающими в определенном районе, а также совершающими значительные по протяженности миграции [Венглинский, 1968; Сидоров, 1978; Колеватов, 1983].

Видовой состав ихтиофауны Тазовского бассейна насчитывает более 30 видов рыб, относящихся к различным семействам [Полымский, 1966; Решетников, 1998].

1. Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt

2.	Сибирская стерлядь	<i>Acipenser ruthenus marsiglii</i> Brandt
3.	Горбуша	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum)
4.	Таймень	<i>Hucho taimen</i> (Pallas)
5.	Арктический голец	<i>Salvelinus alpinus</i> (L.)
6.	Сибирский хариус	<i>Thymallus arcticus</i> (Pallas)
7.	Нельма	<i>Stenodus leucichthys nelma</i> (Pallas)
8.	Муксун	<i>Coregonus muksun</i> (Pallas)
9.	Чир	<i>Coregonus nasus</i> (Pallas)
10.	Ледовитоморский сиг	<i>Coregonus autumnalis</i> (Pallas)
11.	Сиг-пыжьян	<i>Coregonus lavaretus pidschian</i> (Gmelin)
12.	Пелядь	<i>Coregonus peled</i> (Gmelin)
13.	Сибирская ряпушка	<i>Coregonus sardinella</i> (Valenciennes)
14.	Тугун	<i>Coregonus tugun</i> (Pallas)
15.	Обыкновенная щука	<i>Esox lucius</i> Linnaeus
16.	Азиатская корюшка	<i>Osmerus mordax dentex</i> (Mitchill)
17.	Лещ	<i>Abramis brama</i> (L.)
18.	Сибирская плотва	<i>Rutilus rutilus lacustris</i> (Pallas)
19.	Сибирский елец	<i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i> (Dybowski)
20.	Язь	<i>Leuciscus idus</i> (L.)
21.	Золотой карась	<i>Carassius carassius</i> (L.)
22.	Серебряный карась	<i>Carassius auratus gibellio</i> (Bloh.)
23.	Сибирский пескарь	<i>Gobio gobio cynocephalus</i> (Dybowski)
24.	Обыкновенный гольян	<i>Phoxinus phoxinus</i> (L.)
25.	Озерный гольян	<i>Phoxinus perenurus</i> (Pallas)
26.	Речной окунь	<i>Perca fluviatilis</i> (L.)
27.	Обыкновенный ёрш	<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.)
28.	Обыкновенный судак	<i>Stizostedion lucioperca</i> (L.)
29.	Налим	<i>Lota lota</i> (L.)
30.	Девятииглая колюшка	<i>Pungitius pungitius</i> Linnaeus
31.	Сибирский голец-усач	<i>Barbatula toni</i> (Dybowski)
32.	Сибирская щиповка	<i>Cobitis melanoleuca</i> (Nichols)

Кроме перечисленных, из рыбообразных встречается сибирская минога (*Lethenteron kessleri* (Anikin)), образующая на отдельных участках Тазовского бассейна достаточно высокие скопления.

В Тазовской губе, в отличие от Обской губы, не встречаются представители морской ихтиофауны, то есть на всем её протяжении сформировался пресноводный ихтиоценоз.

Из ценных сиговых рыб в бассейне Тазовской губы и его протоках, обитают пелядь, чир, сиг-пыжьян, создающие промысловые концентрации. В меньших количествах встречаются муксун и нельма, которые в последние годы весьма

малочисленны. Из других ценных видов рыб в Тазовском бассейне очень редок осётр, случайно попадает стерлядь, горбуша. Осётр запрещен для промысла как вид, включенный в Красную Книгу МСОП, Красную Книгу РФ и региональные Красные Книги ЯМАО, ХМАО и Тюменской области.

Таймень – вид с убывающей численностью, также внесённый в региональные Красные Книги, встречается преимущественно в верховьях незаморных тазовских притоков.

Карповые рыбы в Тазовском бассейне представлены многочисленными промысловыми видами – язём, плотвой, ельцом, а в некоторых озёрах – золотым и серебряным карасями. В значительных количествах встречаются непромысловые рыбы: пескарь, голяны обыкновенный и озёрный.

Массовыми и промысловыми видами являются щука, ёрш, окунь, налим.

Регулярно, но редко в уловах нижнего течения Таза попадает судак, а в последнее время всё чаще – лещ, который начал встречаться и в верхнем течении реки. Эти два случайных для р. Таз акклиматизанта проникают сюда из р. Обь, где давно успешно натурализовались и наращивают свою численность, особенно лещ.

Особенности сезонного распределения рыб в бассейне Тазовской губы

В связи с существующими сезонными миграциями рыб ихтиофауна по акватории Тазовской губы и другим водоемам ее бассейна в течение года распределена неравномерно (рис. 4).

В силу особенностей биологии видов рыб и непостоянства среды их обитания распределение ихтиофауны подвержено существенным пространственным и сезонным изменениям. Основными абиотическими факторами, определяющими эти процессы, являются гидрологические и гидрохимические условия, а также наличие необходимых для воспроизводства рыб нерестовых субстратов. Из биотических факторов можно выделить различный уровень развития кормовой базы рыб водоемов.

Ихтиофауна бассейна р. Таз в основном представлена двумя фаунистическими комплексами – арктическим пресноводным и бореальным равнинным. Поэтому на распределении рыб сказывается не только разобщенность

мест нереста, нагула и зимовок, но и внутривидовые приспособления к обитанию в тех или иных условиях.

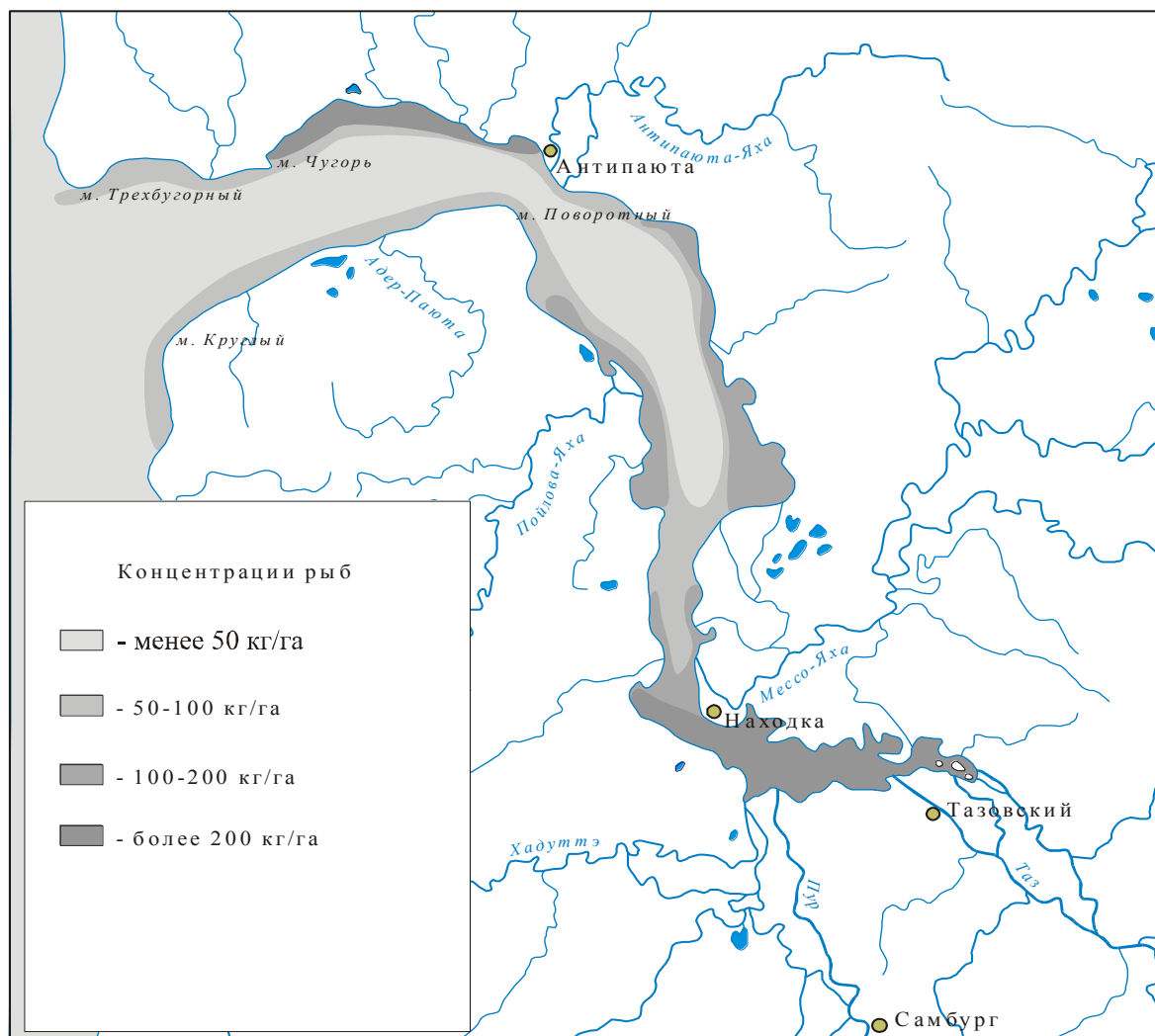


Рисунок 4 – Распределение ихтиомассы в Тазовской губе (по материалам ФГБНУ «Госрыбцентр»)

Общей закономерностью распределения ихтиоценозов является приуроченность представителей арктического пресноводного комплекса к нижнему течению р. Таз, а видов бореального равнинного комплекса к остальным более южным участкам бассейна. Основные промысловые запасы сиговых рыб сосредоточены в нижней части реки. Здесь вылавливается 90% от общей годовой добычи сиговых рыб. В пределах нижнего и среднего течения сосредоточены все места нагула сиговых. Места нереста расположены в средних и верхних притоках. На годовое распространение сиговых влияет, с одной стороны, уровень воды, а с другой – ежегодно повторяющийся зимний замор, поэтому все сиговые не

являются постоянными обитателями речной системы р. Таз, вследствие замора они осенью скатываются в Тазовскую губу, где зимуют. Скаты пеляди, чира, нельмы, муксуна и сига-пыжьяна в Тазовскую губу начинается задолго до появления замора в реке. Часть рыбы остается на зимовку в незаморных частях нерестовых притоков р. Таз.

После зимовки значительной части своих популяций в Тазовской губе сиг, пелядь, чир, муксун и нельма поднимаются на нагул в низовье и среднее течение Таза. Вонзевой ход сиговых в низовьях Таза наблюдается сразу после ледохода (обычно это середина – конец июня), а иногда и до ледохода [Бешкильцев, 1951].

Для нагула сига используют пойменные водоемы, курьи, старицы, протоки и приустьевые участки притоков с хорошо развитой кормовой базой. Продолжительность нагульного периода сиговых рыб в соровой системе варьирует от 1 до 1,5 месяцев. Неполовозрелые особи нагуливаются более продолжительное время, чем половозрелые, которые выходят из соровой системы иногда со второй половины июля. Чир и сиг-пыжьян меньше связаны с пойменными водоемами и после обсыхания поймы продолжают питаться в протоках, приустьевых участках притоков и на заиленных песках магистрали Таза. После нагула половозрелая часть популяций сигов поднимается на нерест в среднюю часть и верховья нерестовых притоков р. Таз. Вместе с производителями до 600 км р. Таз мигрируют на нагул и неполовозрелые особи. В районе 800 км р. Таз молодь сиговых не встречается. Разделение нагульного и нерестового стад сиговых отмечается выше устья р. Часелька.

Нерест у сиговых происходит в октябре-ноябре на песчано-галечниковых грунтах [Венглинский, 1968, Колеватов, 1983]. Отнерестившиеся рыбы скатываются вниз по течению рек, начиная свою катадромную зимовальную миграцию в Тазовскую губу. В первую очередь скатываются нельма и чир, не достигший половой зрелости либо пропускающий нерест. Заканчивает скат сиг-пыжьян. Часть сиговых, нерест которых приходится на более поздние сроки, не успевает скатиться в Тазовскую губу и остается на зимовку в незаморной зоне нерестовых притоков. После распада льда эти особи скатываются на нагул в

среднее течение р. Таз и до начала вонзевго хода сигов из губы здесь встречаются только половозрелые особи.

Незначительная часть сиговых, в основном пыжьян и пелядь, не скатывается на нагул в среднее течение р. Таз, а остается в устьевой части нерестовых притоков и на магистрали р. Таз. Некоторые особи этих видов, а также чир поднимаются ежегодно на нагул по притокам рек Толька, Часелька в озера, в частности в Чертовые, Часельские, Нумтовские, и могут образовывать в определенной мере обособленные озерно-речные стада [Полымский, 1965; Пивоварчик, 1983].

Плотва, елец, язь, щука, окунь, ерш, налим и караси являются туводными и обитают в р. Таз круглый год, совершая нерестовые и зимовальные миграции, иногда значительные по протяженности. Основные места зимовки туводных рыб расположены по притокам рек Худосей, Печалька, Каралька, Часелька, Поколька, Большая и Малая Ширта, Ратта. В этих реках нерестятся сиговые и налим, а в отдельных – также таймень. Перезимовавшие рыбы скатываются в магистраль и широко распространяются на нерест и нагул по притокам и пойменным водоемам среднего и нижнего течения р. Таз. Нерест у частичковых наблюдается после ледохода при прогреве воды до 6-15 °С (у щуки до 3-5 °С).

Для язя, плотвы и ельца характерен короткий интенсивный период нагула. В конце июня–июле они уже начинают подниматься к местам зимовок, образуя при миграциях значительные концентрации. Уровень воды в низовьях Таза в это время значительный, и интенсивно мигрирующий язь слабо облавливается только открывающимся неводным промыслом [Колеватов, 1983, Парамонов, 1992]. Частиковые, особенно щука и язь, используют для нереста и нагула и крупные озерные системы: Чертовые, Часельские, Нумтовские озера [Полымский, 1965; Пивоварчик, 1983].

Таким образом, в бассейне р. Таз распределение ихтиофауны имеет ярко выраженный сезонный характер, обусловленный происходящими изменениями в среде обитания и нашедший отражение в адаптивных свойствах популяции рыб к данным конкретным условиям.

Среднее и нижнее течение р. Таз, так же как и многие его притоки, зимой подвержено дефициту кислорода в воде, при котором происходит «замор» [Мосевич, 1947]. Замор – это снижение растворенного в воде кислорода до концентраций, вызывающих гибель рыб. Зимние заморные явления охватывают значительную акваторию бассейна р. Таз. Источником образования заморов являются грунтовые и болотные воды, имеющие низкое содержание растворенного кислорода и, наоборот, высокое содержание органических веществ и соединений железа, на окисление которых также расходуется кислород [Мосевич, 1947]. Несмотря на это неблагоприятное для рыб явление, заморная зона не является сплошной. Существуют участки, так называемые «живуны», с относительно высоким содержанием кислорода. Их наличие обусловлено аэрацией воды в ручьях, родниках, а также имеются глубокие омуты, где на протяжении всей зимы сохраняется благоприятный для жизни рыб кислородный режим. «Живуны» служат местом зимовки многих рыб, и, как правило, они расположены в верховьях малых рек, а также в крупных проточных и сточных озерах.

Туводные виды (карповые, окунёвые, щука) в конце лета – осенью собираются по многим озёрно-речным системам средних и мелких притоков р. Таз 1-3 порядков на всём его протяжении, в которых сохраняется кислород зимой. Часть из них концентрируется в местах локальных выходов обогащённых кислородом вод в заморных зонах «живунах». В отдельные многоснежные, или маловодные, или чрезвычайно морозные зимы во многих обычно благоприятных для зимовки рыб речках и на «живунах» наблюдается дефицит кислорода, а поскольку к тому же плотность зимующих рыб обычно велика, то происходит замор с массовой их гибелью. В Тазовском бассейне такие явления отмечаются нередко [Экология рыб ..., 2006].

Кроме динамичных, но привычно-постоянных природных факторов на гидробионты вообще и тазовскую ихтиофауну, в частности, возрастает воздействие различных антропогенных факторов. Так, велико влияние промысла, как официального, так и браконьерского, на ценные виды сиговых рыб, осетра,

тайменя. Запасы последних двух видов резко сокращаются, так же как муксуна, нельмы и чира. Возобновляются объёмы лесозаготовок, влияющие на режим рек. Быстро растёт число разведочных экспедиций, обустроиваются и расширяются нефтяные, газовые и нефтегазоконденсатные месторождения, через водотоки и водосборные территории прокладываются трассы продуктопроводов, дороги, другие коммуникации. В поймах и руслах рек и озёр осуществляют карьерные разработки нерудных строительных материалов. При этих различных строительно-технологических действиях отмечается загрязнение водных объектов и резко возрастает вероятность техногенных аварий.

Влияние гидрологического режима р. Таз на экологию рыб

По гидрологическому режиму р. Таз относится к рекам западно-сибирского типа [Алекин, 1970; Привезенцев, 1973; Лезин, 1995]. Для нее характерно растянутое, сглаженное половодье, повышенный летне-осенний сток и низкая зимняя межень. Подъем уровня воды весной происходит еще до ледохода. Повышенные уровни держатся в течение всего лета, что объясняется замедленным стоком с плоского рельефа местности, регулирующим влиянием болот и растянутостью половодья на большинстве притоков [Алекин, 1970; Привезенцев, 1973; Лезин, 1995].

Наиболее характерным элементом тазовской поймы являются соры – большей частью временные водоемы, образующиеся при заполнении паводковыми водами понижений речной долины и соединяющиеся с р.Таз одной или несколькими протоками.

Большинство глубоких материковых соров р. Таз обсыхают при понижении уровня по Тазовскому гидропосту ниже 650 см. Поэтому дата перехода уровня через эту отметку означает время прекращения нагула пеляди в сорах [Москаленко, 1956; Иванов, 1986; Парамонов, 1992].

Гидрологический режим р. Таз отличается значительным непостоянством, что определяет различия в развитии кормовой базы и условия нагула пеляди. С другой стороны, это крайне затрудняет анализ воздействия экологических факторов на рост, размножение и промысел пеляди. Поэтому для удобства

анализа все многообразие гидрологических ситуаций на р. Таз было сведено к трем уровням водности: многоводному, среднему и маловодному. Каждый конкретный год был отнесен к определенному уровню водности, с помощью правила трех сигм $X_{\min} < X_{\text{cp}} \pm \sigma < X_{\max}$ найден интервал среднегодовых значений уровня воды от 618 до 643 см. Все года, у которых значения среднегодового уровня попали в этот диапазон, были отнесены к средневодному году. Для многоводных лет среднегодовое значение выше – 643 см, а для маловодных лет – ниже 618 см (рис. 5).

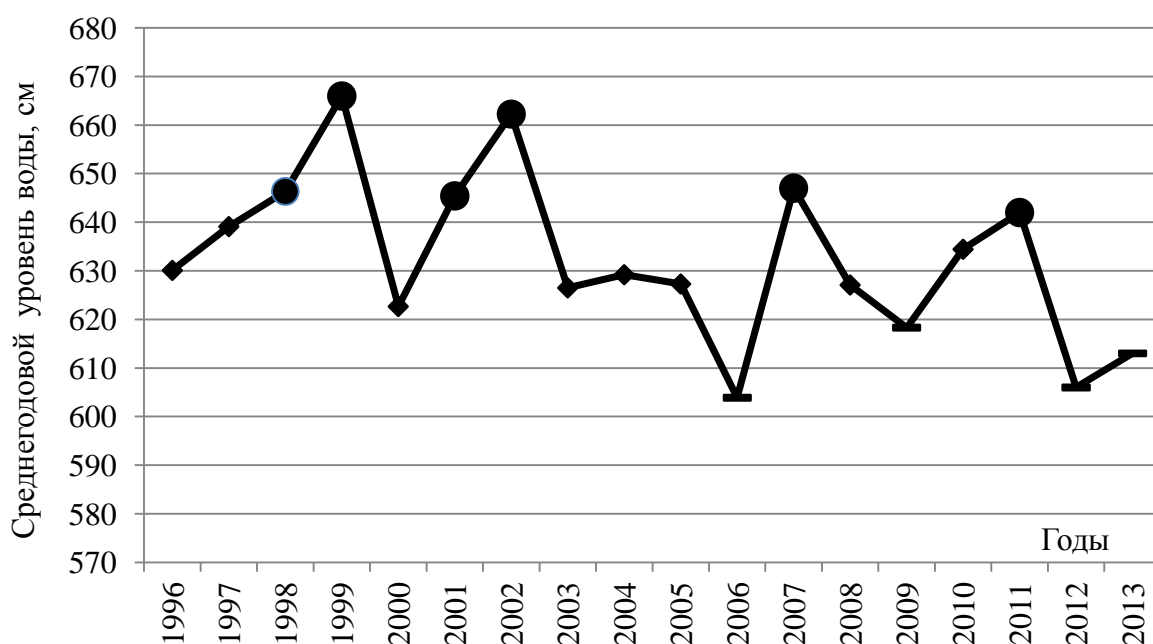


Рисунок 5 – Среднегодовые уровни воды в низовьях Таза в районе пос. Тазовский

К годам низкой водности отнесены: 2006, 2009, 2012, 2013 гг., к средневодным годам – 1996, 1997, 2000, 2003-2005, 2008 и 2010 гг. и к годам высокой водности – 1998, 1999, 2001, 2002, 2007 и 2011 гг. (см. рис. 5).

Для каждого года водности найдены средние значения основных гидрологических характеристик и продолжительности залиitia поймы (табл. 3).

Таблица 3 – Основные гидрологические характеристики р. Таз в годы разной водности

Показатель	Уровни водности		
	многоводный	средний	маловодный
среднегодовой уровень воды, см	653,4±4,4	630,9±2,1	610,3±3,3
диапазон колебаний, см	645,4-662,2	622,6-639,1	603,9-618,3
продолжительность залития поймы, сут.	54,2±2,6	46,0±1,8	32,4±3,7

Продолжительность половодья на р. Таз изменяется в широком диапазоне. В многоводные годы пойма обсыхает в начале августа, в маловодные – в начале июля. Графики уровней для наиболее показательных годов (рис. 6) дают представление о продолжительности половодья в р. Таз и окончании нагула пеляди в ссорах.

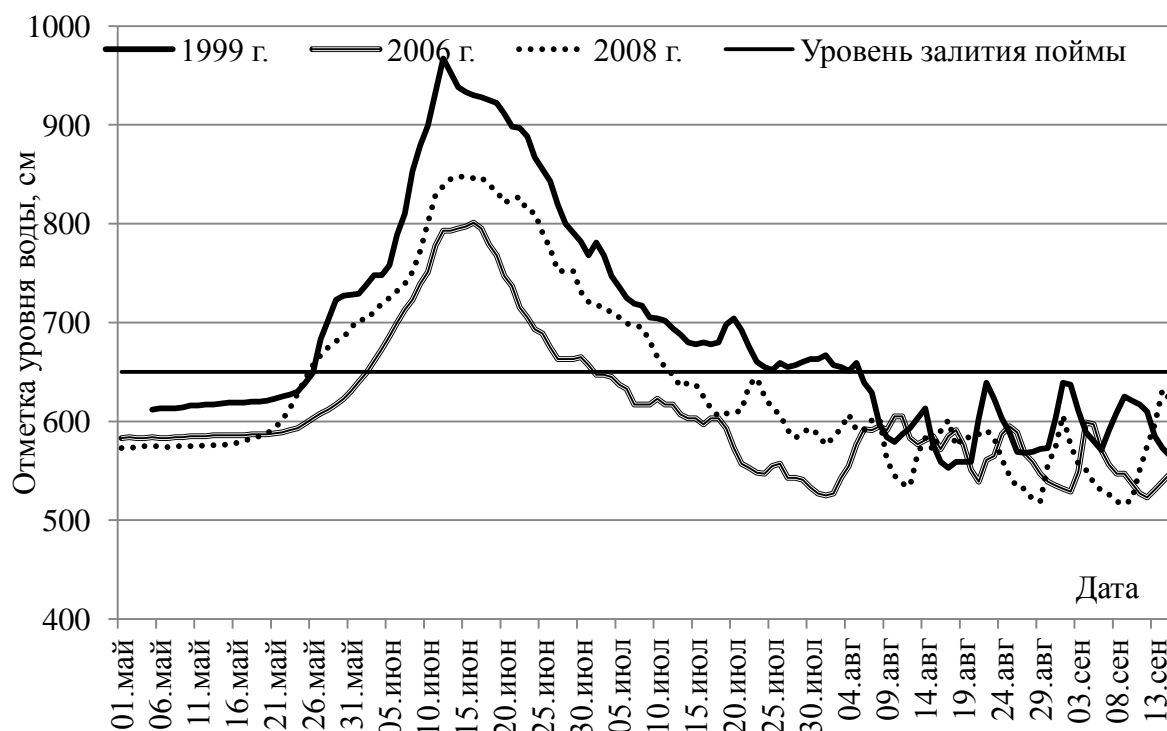


Рисунок 6 – Уровни воды в реке Таз у п. Тазовский в различные годы водности

Ниже в соответствующих главах будет рассмотрено влияние уровня водности на различные экологические характеристики, динамику численности и промысла тазовской популяции пеляди.

1.4 Гидрохимическая характеристика

Вода в р. Таз по классификации О. А. Алекина [1970], является маломинерализованной, гидрокарбонатного класса, натриевой группы. Общая минерализация изменяется от 39 до 152 мг/дм³ [Ресурсы поверхностных вод..., 1964]. Минерализация воды увеличивается от нижнего к верхнему течению и от паводка к межени. В отдельных притоках Таза минерализация может достигать 176 мг/дм³. Малая минерализация речных вод обусловлена рядом особенностей климата (обилием осадков, малым испарением, низкими температурами воздуха), наличием многолетней мерзлоты, ограничивающей поступление в реки более минерализованных грунтовых вод, а также низким содержанием солей в почвенном покрове [Малик, 1974].

Химический состав воды в р. Таз во все сезоны года характеризуется преобладанием гидрокарбонатных ионов (30–47% экв.) при содержании SO₄ и Cl от 1 до 12% экв. Среди катионов во все фазы водного режима преобладают Ca (25–30% экв.) при содержании Mg от 15 до 23% экв., ионов Na +K от 2 до 21% экв. [Ресурсы поверхностных вод..., 1964].

Вода в р. Таз очень мягкая: показатели жесткости не превышают 0,5–3 мг-экв. Жесткость как функция минерализации возрастает от устья к истоку реки и снижается во время паводка.

Все жизненные явления в водоеме тесно связаны с интенсивностью биохимических процессов, содержанием в воде различных биогенов (азота, фосфора, железа, кремния). Основной формой минерального азота является аммонийный. Концентрация этого вещества варьирует от 0,16 до 1,25 мг/дм³, максимум, как правило, приходится на подледный период. Нитритный и нитратный азот, как неустойчивые соединения, регистрируются в воде в очень низких концентрациях – от 0,001 до 0,36 мг/дм³ [Привезенцев, 1973].

Фосфор, необходимый для развития фитопланктона, в весенний период в виде различных соединений присутствует в воде в значительном количестве (0,23–0,42 мг/дм³). В осеннюю межень при минимальном поверхностном стоке и

сохраняющейся достаточно высокой численности фитопланктона концентрация фосфора существенно снижается.

Для р. Таз, так же как и для р. Обь, характерно повышенное содержание в воде железа. Концентрация этого элемента варьирует от 0,6 до 2,0 мг/дм³.

Содержание кремния в течение года меняется в диапазоне от 2,1 до 21,0 мг/дм³. Минимальная концентрация отмечается в весенний период, а максимальная – в осеннюю межень, когда в питании реки возрастает роль грунтовых вод, богатых этим элементом [Толпыго, 1993].

Перманганатная окисляемость воды варьирует в диапазоне от 8,0 до 19,4 мг О/дм³. Значения окисляемости возрастают от истока к устью реки, отражая увеличение количества растворенных в воде органических веществ [Толпыго, 1993].

Наиболее высокие концентрации биогенов и органических веществ присутствуют в пойменных озерах (сорах). Содержание в воде минерального фосфора здесь составляет от 0,01 до 0,20 мг/дм³, азота аммонийного – от 0,02 до 1,39 мг/дм³, железа общего – от 0,31 до 7,03 мг/дм³, кремния – от 1,0 до 7,9 мг/дм³, окисляемость варьирует от 11,0 до 15,2 мг О/дм³. Реакция среды – слабокислая или близка к нейтральной: рН от 6,7 до 7,3 [Матковский, 2006].

Существенное воздействие на ихтиофауну и другие гидробионты в бассейне р. Таз оказывают зимние заморные явления. В летнее время концентрация растворенного в воде кислорода находится в пределах нормального насыщения. Однако с процессом льдообразования и прекращением поверхностной аэрации концентрация кислорода в воде быстро снижается. Первыми подвергаются замору мелкие водоемы озерного или болотного типа, а также придаточные и пойменные озера со слабой проточностью. На самой же реке и ее основных притоках заморные явления начинают проявляться с середины ноября, причем замор распространяется от среднего к нижнему течению. Наиболее резкое снижение концентрации происходит спустя три недели после ледостава. Аналогичный процесс отмечается и в нижнем течении р. Таз. Только здесь сроки сдвигаются на две-три недели. У пос. Тазовский благоприятный для рыб кислородный режим

(81-93%) сохраняется лишь до середины ноября, а полный замор регистрируется уже в конце декабря. Раннее развитие замора препятствует своевременной миграции некоторой части производителей сиговых рыб после нереста, которые остаются на зимовку в верховьях р. Таз [Москаленко, 1971; Патин, 1997].

В течение всей зимы незамерзлыми остаются верховья р. Таз, верхнее и среднее течение крупных притоков, многочисленные малые реки [Венглинский, 1974].

Весеннее освежение вод также происходит в направлении от верховьев к нижнему течению реки. В районе Красноселькупа это конец апреля – начало мая, а у пос. Тазовский – третья декада мая. К 1 июня концентрация растворенного в воде кислорода в нижнем течении реки достигает 7,2–8,2 мг/дм³.

В целом заморные явления в бассейне р. Таз не носят такого тотального и продолжительного характера, как, например, в бассейне р. Пур, что, несомненно, положительно сказывается на условиях обитания и воспроизводства рыб.

1.5 Гидробиологическая характеристика

Кормовая база рыб в реке Таз изучалась сотрудниками СибрыбНИИпроекта, а ныне ФГБНУ «Госрыбцентра» неоднократно, начиная с 1965 г. [Полымский, 1965; Венглинский, 1968; Стариков, 1978; Полукеев, 1983; Толпыго, 1993; Шарапова, 2000; Мисейко, 2003; Матковский, 2006; Кочетков, 2013]. Поэтому характеристика кормовой базы рыб приводится по литературным данным.

Зоопланктон. В различные периоды исследований в пробах зоопланктона бассейна р. Таз были обнаружены представители 35 видов и разновидностей зоопланктеров, в том числе 26 коловраток, 7 ветвистоусых рачков и 2 вида веслоногих ракообразных. Численность организмов зоопланктона варьировала от 16,56 до 71,41 тыс. экз./м³, а биомасса – от 67,5 до 340,9 мг/м³. По численности (86%) и биомассе (74%) в зоопланктоне доминировали коловратки. В среднем численность составила 43,98 тыс. экз./м³ при средней биомассе 204,2 мг/м³ [Шумилов, 1983]

Наибольшие значения численности и биомассы отмечены в летний период. В пространственном отношении максимальные количественные показатели были

отмечены в пойменных водоемах р. Таз. Наиболее продуктивными являются мелкие непроточные и слабопроточные соры, подверженные значительной зарастаемости водной растительностью. Биомасса зоопланктона в таких сорах может достигать $1,8 \text{ г/м}^3$. Зоопланктон р. Таз и многочисленных протоков в качественном и количественном отношении значительно беднее. Он формируется из представителей реофильного комплекса и видов, выносимых из соров. В протоках достаточно четко прослеживается общая закономерность для зоопланктона текучих вод – чем выше скорость течения, тем меньше биомасса зоопланктона [Грезе, 1957; Алексеев, Потина, 1986; Константинов, 1986; Крупенникова, 1983]. Поэтому в пойменных протоках биомасса зоопланктона несколько выше, чем в русловых.

Площадь соров, в которых нагуливается пелядь, была определена экспедицией Обь-Тазовского отделения СибрыбНИИпроекта [Венглинский, 1969] и составляет 800 км^2 . Эта оценка площади нагульных водоемов и использована для определения продукции зоопланктона тазовской поймы. Средняя глубина водоемов в годы разной водности вычислена по отметкам уровня воды Тазовского гидропоста.

Средняя биомасса зоопланктона в пойменных водоемах р. Таз определена по результатам многолетних данных в размере $0,8 \text{ г/м}^3$ [Венглинский, 1969]. При определении продукции зоопланктона величина сезонного Р/В коэффициента составляет 10 [Грезе, 1957], то есть суточный Р/В коэффициент зоопланктона для периода наиболее интенсивного его развития составляет 0,08. Продукция зоопланктона в пойменных водоемах р. Таз за период нагула пеляди в годы разной водности определена путем умножения биомассы на Р/В коэффициент, объем водных масс и продолжительности заливания поймы. Такой расчет выполнен нами для трех уровней водности (табл. 4).

Таблица 4 – Расчет продукции зоопланктона в сорах р. Таз в годы разной водности

Уровень водности	Объем водных масс в сорах млн. м ³	Суточная продукция зоопланктона, т	Сезонная продукция, т
многоводный	1440	92,16	4995,1
средний	1168	74,75	3438,5
маловодный	920	58,88	1907,7

Хотя выполненный расчет несколько условен, он все же показывает, что в маловодные годы количество корма для пеляди сокращается в 2,6 раза. Кроме того, продукция зоопланктона в многоводные годы будет несколько выше, чем приведена в таблице 4, за счет увеличения площадей нагульных водоемов. Учесть эту дополнительную продукцию в настоящее время не представляется возможным, т.к. отсутствуют данные о зависимости площади поймы от уровня воды в р. Таз.

Зообентос. Донная фауна в реке Таз в различные периоды исследований представлена, в основном, двустворчатыми моллюсками и личинками двукрылых насекомых – мокрецов и хирономид, что делает ее довольно продуктивной в кормовом отношении для рыб. Плотность донных беспозвоночных составляла 1640–9420 экз./м², биомасса – от 4,68 до 9,82 г/м². Средняя биомасса зообентоса в р. Таз составила 7,25 г/м². По численности преобладали личинки хирономид (82–98%), по биомассе – моллюски (67%) или личинки хирономид (96 %). Наиболее многочисленными были личинки хирономид рода *Chironomus*. Их численность у правого берега реки составляла 1200 экз./м², а у левого берега достигала 8940 экз./м² [Шишмарев, Лугаськов, 1977; Шарапова, 2000].

Таким образом, экологические условия обитания пеляди в бассейне Тазовской губы существенно отличаются от таковых в Обском бассейне. Они характеризуются более ранним и интенсивным развитием заморных явлений, меньшей продолжительностью нагула в пойменно-соровой системе, более короткой нерестовой миграцией. Кроме того, тазовская пелядь в большей степени связана с озерно-речными системами притоков р. Таз, чем обская пелядь.

2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходные данные для диссертации были получены в результате исследований в 2001–2014 гг. на р. Таз (п. Надо-Марра) и в Тазовской губе (в районе фактории Халмер-Яха) (рис. 7). Биологический анализ проводился по общепринятой методике [Правдин, 1966] и сопровождался массовыми промерами. Длина пеляди приводится промысловая, от вершины рыла до конца чешуйного покрова. При определении плодовитости учитывались рекомендации П. А. Дрягина [1948] и Л. Е. Анохиной [1969]. Возраст пеляди определялся по чешуе [Кафанова, 1984]. За завершение годового кольца принималась зона выклинивания склеритов. Для определения величины прироста длины и массы тела за период нагула использован метод обратных расчислений [Lee, 1920]. Морфологическое описание пеляди приводятся по результатам измерений, выполненных автором на свежем материале по методике И. Ф. Правдина [1966]. Объем собранных материалов представлен в таблице 5.

Таблица 5 – Характеристика и количество материала пеляди р. Таз (2001-2013гг.)

Характер материала	Количество
Массовые промеры, экз.	20800
Биологический анализ, экз.	2120
Определение возраста, экз.	2120
Обратные расчисления длины, экз.	280
Морфометрический анализ, экз.	610
Определение плодовитости, экз.	420

Статистическая обработка собранного материала проводилась по Н. А. Плохинскому [1961], Г. Ф. Лакину [1980] и М.М. Сметанину[2003].

Для определения возраста по чешуе применяли бинокулярный микроскоп МБС–10. Массу тела рыб измеряли на электронных весах с точностью взвешивания до 0,1 г.

Визуально определяли пол и стадию зрелости гонад по шестибалльной шкале [Анисимова, Лавровский, 1991].

Морфометрические промеры пеляди производили по схеме измерений сиговых рыб И. Ф. Правдина [1966] с помощью мерной доски и штангенциркуля, с точностью измерения до 0,1 см.

Статистическая обработка велась с расчетом среднего значения (X_{cp}), стандартного отклонения (σ), ошибки средней ($m_{X_{cp}}$), коэффициента вариации (CV).

Достоверность различий средних оценивали по Критерию Стьюдента (t_{st}) для малых и разновеликих выборок [Аксютин, 1968]:

$$t_{st} = \frac{(\bar{x}_1 - \bar{x}_2)}{\sqrt{\frac{(\sigma_1^2 \cdot n_1 + \sigma_2^2 \cdot n_2) \cdot (n_1 + n_2)}{(n_1 + n_2 - 2) \cdot n_1 \cdot n_2}}}. \quad (1)$$

Статистическая обработка, регрессионный, кластерный и дискриминантный анализ проведены при помощи стандартных программ для персонального компьютера Excel и STATISTICA 6.0 [Боровиков, 1998; Интернет-ресурс: www.statsoft.ru].

Для оценки роста применяли уравнение [Bertalanffy, 1964] по модели Форда–Уолфорда.

Удельную скорость весового роста вычисляли по формуле Шмальгаузена–Броди [Шмальгаузен, 1935]:

$$C_w = \frac{\lg W_i - \lg W_0}{0,4343(t_i - t_0)}, \text{ где} \quad (2)$$

W_i – масса рыбы в конечный момент времени t_i ;

W_0 – масса рыбы в начальный момент времени t_0 .

Для определения скорости линейного роста использовали показатель относительного прироста [Шмальгаузен, 1935], вычисленный по формуле:

$$C_l = \frac{l_i - l_0}{l_0} \cdot 100, \text{ где} \quad (3)$$

l_i – длина в конечный момент времени t_i ;

l_0 – длина в начальный момент времени t_0 .

Использованы данные о плодовитости пеляди, собранные автором во время ее нерестовой миграции в р. Таз в августе – сентябре 2001-2013 гг. Гонады в

момент взятия навески находились на III-IV и IV стадии зрелости. Абсолютную индивидуальную плодовитость (АИП) определяли весовым методом [Дрягин, 1953; Правдин, 1966]. Относительная плодовитость (ОП) вычислена делением показателя АИП на показатель массы тела без внутренностей [Спановская, Григораш, 1976]. Статистическая обработка данных выполнена по В. Ю. Урбаху [1964] и Н. А. Плохинскому [1961].

Изучение закономерностей динамики численности пеляди р. Таз потребовало привлечения данных за длительный период наблюдений. Анализу была подвергнута вся доступная нам литература, содержащая сведения о размерно-возрастной структуре уловов и их величине. Наряду с опубликованными данными были использованы сведения, содержащиеся в научных отчетах ФГУП «Госрыбцентр», Обь-Тазовского отделения СибрыбНИИпроект.

При изучении влияния промысла на запасы пеляди и прогнозировании уловов использованы известные теоретические положения [Баранов, 1918, 1925; Бивертон, Холт, 1969; Засосов, 1976; Рикер, 1979; Крохалевский, 1975, 1979, 1981 Крохалевский и др., 2001; Матковский, 2001, 2006а, 2006б, 2006в, 2006г].

Для целей сравнительного анализа влияния промысла на запасы пеляди из всего многообразия данных было выделено три периода относительно стабильных уловов (1996-1999 гг., 2002-2005 гг. и 2010-2012 гг.). Для каждого из этих периодов были использованы:

- коэффициенты общей смертности были определены по нисходящей части кривой улова по уравнению Ф.И Баранова [1925]:

$$N_t = N_0 \cdot e^{-Z(t-t_0)} ; \quad (4)$$

- коэффициенты мгновенной естественной смертности пеляди по возрастным группам приняты по И. В. Князеву [2004], их средние величины для промыслового запаса вычислены с учётом частоты встречаемости в улове:

$$M = \frac{\sum(M_t \cdot p_t)}{\sum p_t} ; \quad (5)$$

- величина промыслового запаса определена как сумма численности отдельных возрастных групп, которые в свою очередь вычислены по уравнению У. Е. Рикера [1979] с учётом коэффициентов промысловой смертности:

$$N_i = \sum N_t, \quad (6)$$

$$N_t = \frac{Y_t \cdot Z_t}{F_t \cdot (1 - e^{-Z})}. \quad (7)$$

В приведенных выше уравнениях:

Z – мгновенный коэффициент общей смертности;

M – мгновенный коэффициент естественной смертности;

F – мгновенный коэффициент промысловой смертности;

N_t – численность рыб в возрасте t ;

N_o – численность при t_0 ;

Y_t – улов в возрасте t .

Улов на единицу пополнения рассчитан по модели Бивертон-Холта в модификации Рикера [Методические рекомендации..., 1980];

Оптимальная величина промысловой смертности для каждого периода промысла определена по критерию Гулланда [Gulland, 1965].

Ввиду отсутствия однозначного толкования большинства терминов, применяемых для обозначения внутривидовых группировок у рыб (раса, стадо), при изложении материала использованы лишь те из них, содержание которых не допускает разночтения.

Термин «популяция» применяется в общебиологическом смысле, и под ним понимается совокупность свободно скрещивающихся особей, длительное время населяющих определенную местность, которых объединяет взаимодействие и единство жизнедеятельности [Майр, 1974; Одум, 1975; Шилов, 1997]. При этом тазовская популяция пеляди рассматривается как одна из локальных популяций вида в пределах его ареала, пространственно изолированная от обской популяции пеляди.

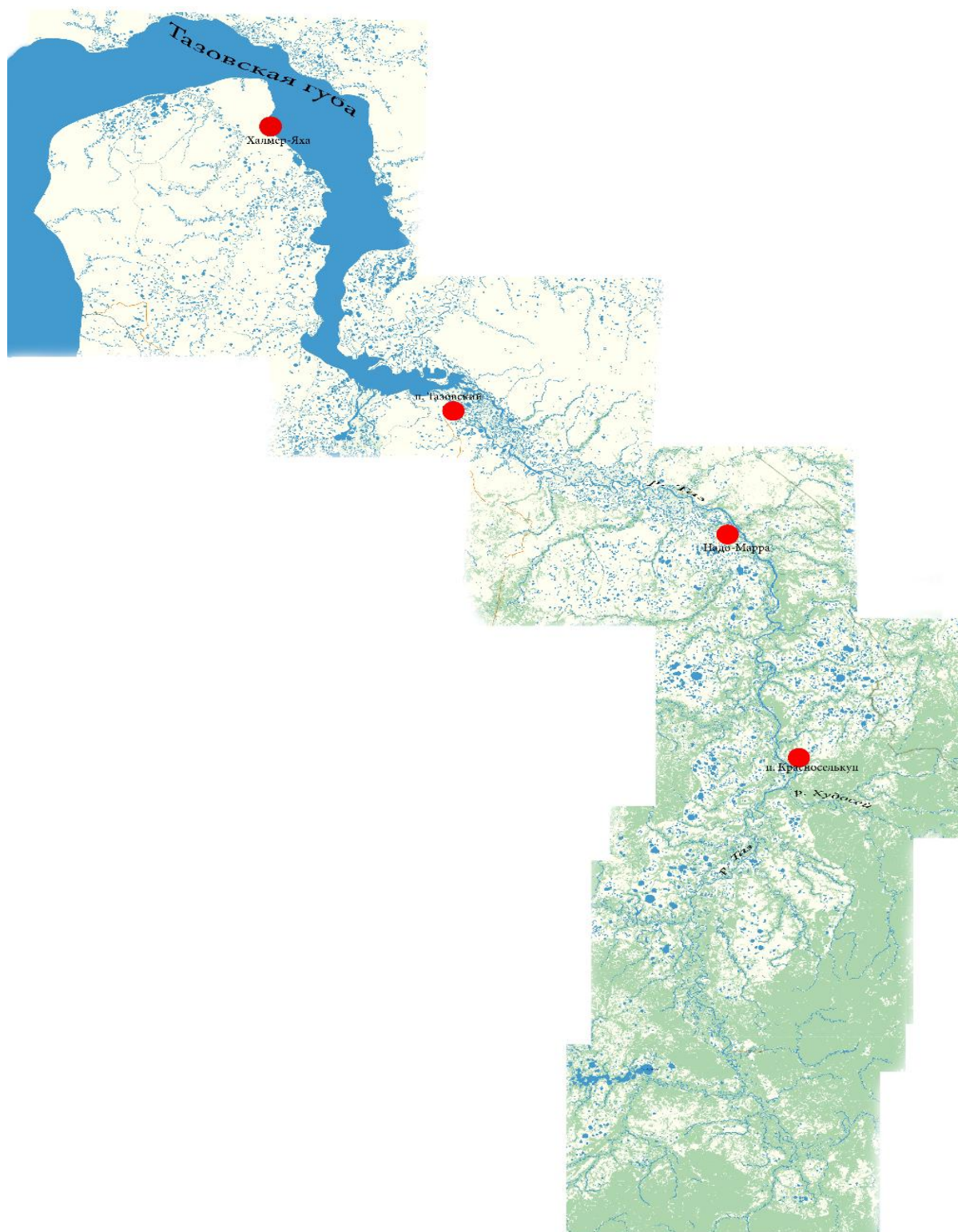


Рисунок 7 – Места сбора ихтиологического материала в Тазовском бассейне

3 МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ПЕЛЯДИ ТАЗОВСКОГО БАССЕЙНА

За длительный период многоплановых исследований различными авторами было выявлено, что на морфологические характеристики рыб, включая пелядь, оказывают влияние разнообразные факторы – географическое расположение, глубина, минерализация, скорость течения, температурный и гидрохимический режим, степень развития кормовой базы, темп роста, продолжительность миграций, численность популяции и т.п. [Меньшиков, 1946; Алеев, 1963; Венглинский, 1966; Gosline, 1971, Поляков, 1975; Никольский, 1980; Решетников, 1980, Крохалевский, 1981, Кириллов, 1983; Новоселов, Решетников, 1988; Решетников и др., 1989; Егоров, 2001; Пак, 2005, Янкова, 2001, 2002; Силивров, 2006; Vonlanthen et al., 2009; Костицын, 2010; Bittner et al., 2010, Петрачук и др., 2013, и пр.].

Морфологические особенности пеляди, населяющей Обь-Тазовский бассейн, рассматриваются в публикациях многих исследователей [Меньшиков, Козьмин, 1948; Бурмакин, 1953; Беляев, Венглинский, 1976; Крохалевский, 1978, 1981; Шишмарев, 1985; Решетников, 1980; Решетников и др., 1989; Пак, 2005], где отмечается высокая пластичность этого представителя сиговых. По мнению Ю. С. Решетникова [1980], пелядь способна в каждом водоеме образовывать локальные стада с явно выраженными различиями меристических и пластических признаков.

Методические преимущества морфологического подхода создают возможность изучать как индивидуальную (внутрипопуляционную), так и групповую (межпопуляционную) изменчивость на основе анализа большого числа морфологических признаков. Проявление индивидуальной и групповой фенотипической изменчивости представляет большой теоретический и практический интерес. Так, изучение индивидуальной изменчивости позволяет оценивать приспособительные возможности популяций (вида), их пластичность в неустойчивых условиях среды. В свою очередь, изучение межпопуляционной изменчивости помогает выявить наследственную неоднородность популяций, которая способствует сохранению целостности вида, когда приспособительные

возможности отдельных популяций оказываются исчерпанными из-за чрезмерного и устойчивого изменения условий жизни [Поляков, 1975].

Морфологические особенности тазовской популяции пеляди практически не исследованы, имеются только сведения И. В. Пак [2005] по пеляди р. Пур, относящейся к бассейну Тазовской губы. Поэтому изучение изменчивости морфометрических характеристик пеляди из р. Таз весьма актуально.

3.1 Половой диморфизм тазовской пеляди

У большинства сиговых рыб самки и самцы внешне трудноразличимы, но в преднерестовый период под воздействием гормонов у самцов сиговых рыб на голове и теле развиваются роговые образования белого цвета – «жемчужная сыпь» [Ильмаст, 2005].

Возникновение полового диморфизма в природе обычно связывают с разной подвижностью самок и самцов во время нереста. В частности, известно, что самцы многих видов рыб имеют относительно более длинные парные и непарные плавники [Никольский, 1971; Персов, 1975; Бознак, 2001; Силивров, 2008; Копориков, 2009], что может быть связано с их большей двигательной активностью во время нереста. Интересно подчеркнуть, что у тех видов рыб, у которых нерестовое поведение самцов и самок примерно одинаково, такого различия длины плавников не наблюдается [Решетников, 1980; Шишмарев, 1985; Морев, 1999; Кодухова, 2005].

Ярко выраженного полового диморфизма у сиговых рыб практически нет. Многие авторы отмечали почти полную идентичность самцов и самок сигов по пластическим признакам [Правдин, 1939; Ильмаст, 2005].

Чтобы оценить степень половых различий у тазовской пеляди, проанализировали 23 пластических признака и 3 меристических у одноразмерных близковозрастных самок и самцов. Сравнение показало, что различия незначительны, у самок достоверно больше длина головы, антевентральное расстояние и меньше наибольшая высота спинного плавника (на 1-ом уровне значимости), больше наибольшая высота тела и меньше наибольшая высота анального плавника (на 2-ом уровне). На третьем уровне значимости достоверных

различий самок и самцов не обнаружено ни по одному морфометрическому признаку (табл. 6).

Таблица 6 – Морфометрические признаки самок и самцов пеляди р. Таз

Признак	Самки (n=48 экз.)			Самцы (n=55 экз.)			Критерий Стьюдента
	X _{ср}	m _{Xср}	CV	X _{ср}	m _{Xср}	CV	
l, см	28,81	0,14	3,46	28,77	0,13	3,51	1,38
W, г	353,1	7,89	15,48	348,3	7,35	16,7	1,47
Меристические							
ll	87,24	0,46	3,90	86,10	0,43	3,50	1,80
D	9,63	0,09	1,44	9,59	0,09	1,79	0,23
A	13,87	0,09	3,78	14,20	0,07	3,12	1,20
Пластические в % от длины головы (С)							
an	23,63	0,37	10,89	23,17	0,32	10,29	0,92
np	22,66	0,38	11,57	22,36	0,29	9,62	0,63
po	53,11	0,40	5,24	53,64	0,33	4,61	1,01
nn	34,31	0,25	5,06	33,70	0,33	7,33	1,41
lm	69,60	1,03	10,21	70,94	0,95	9,91	0,95
aa ₅	71,52	0,58	5,66	70,15	0,63	6,65	1,56
aa ₆	32,54	0,33	6,93	31,75	0,28	6,49	1,85
k ₁ l ₁	42,12	0,50	8,17	43,36	0,38	6,52	1,98
Пластические в % от промысловой длины (l)							
ao	19,85	0,14	5,06	19,41	0,12	4,87	2,23*
qh	27,64	0,20	4,93	26,93	0,16	4,40	2,80**
ik	8,50	0,08	6,39	8,40	0,05	4,85	1,05
aq	45,98	0,23	3,48	45,47	0,21	3,37	1,65
rd	44,09	0,26	4,03	43,84	0,24	3,98	0,74
fd	12,42	0,12	6,97	12,27	0,10	5,93	0,94
qs	12,87	0,22	12,02	12,59	0,19	11,09	0,93
tu	19,88	0,14	5,04	19,39	0,15	5,57	2,34*
yy ₁	16,23	0,15	6,58	15,95	0,17	7,77	1,20
ej	12,33	0,13	7,53	12,90	0,12	6,99	3,09**
vx	14,28	0,12	5,74	14,28	0,12	6,19	0,01
zz ₁	16,38	0,17	6,99	16,62	0,12	5,48	1,17
az	47,35	0,21	3,01	46,65	0,20	3,25	2,35*
vz	26,97	0,23	5,92	26,72	0,18	4,94	0,84
zy	27,82	0,20	5,06	27,85	0,18	4,89	0,10

Примечание: l.l. – количество чешуй в боковой линии; Sp.bg. – число тычинок на первой жаберной дуге; D – количество лучей в спинном плавнике; A – количество лучей в анальном плавнике; an – длина рыла; np – диаметр глаза; po – заглазничный отдел головы; np – ширина лба; lm – высота головы у затылка; aa₅ – длина средней части головы; aa₆ – длина верхнечелюстной кости; k₁l₁ – длина нижней челюсти; ao – длина головы; gh – наибольшая высота тела; ik – наименьшая высота тела; aq – антедорсальное расстояние; rd – постдорсальное расстояние; fd – длина хвостового стебля; qs – длина основания спинного плавника; tu – наибольшая высота спинного плавника; yy₁ – длина основания анального плавника; ej – наибольшая высота анального плавника; vx – длина грудного плавника; zz₁ – длина брюшного плавника; az – антевентральное расстояние; vz – расстояние между P и V; zy – расстояние между V и A

Всего различия достоверны по 5 из 23 пластических, а по меристическим признакам достоверных различий нет. По всем анализируемым признакам различия составляют 19,2%. Наблюдаемые половые различия вполне согласуются с выявленными другими исследователями тенденциями проявления полового диморфизма у рыб: у самцов для обеспечения высокой манёвренности и подвижности на нерестилищах формируются относительно длинные плавники и соответствующие пропорции тела, тогда как у самок в связи с относительно более высоким темпом роста и продуцированием половых продуктов больше антевентральное расстояние, высота тела и число рядов чешуй над боковой линией.

В целом, половой диморфизм у пеляди в период ее нерестовой миграции выражен слабо, следовательно, дальнейший морфометрический анализ тазовской пеляди можно проводить без разделения по половому признаку.

На отсутствие полового диморфизма у обской популяции пеляди указывали В.Р. Крохалевский [1978] и А.Ф. Павлов [1981].

3.2 Внутрипопуляционные различия морфометрических признаков пеляди

Анализируя и выясняя причину морфологической разнокачественности пеляди будем исходить из положения, что изменчивость большинства признаков является ответной реакцией популяции на те или иные факторы внешней среды и носит приспособительный характер [Татарко, 1968; Никольский, 1980; Решетников, 1980; Sandlund, 1992; Пак, 2005 и др.; Etheridge et al., 2010; Jacobsen et al., 2012; Etheridge et al., 2012].

В ихтиологической литературе немало работ, затрагивающих вопросы влияния экологических условий среды обитания на фенотипические характеристики популяций пресноводных рыб [Алеев, 1963; Цой, 1971; Крохалевский, 1978; Решетников, 1980; Мухачев, Чупретов, 1981; Изюмов, Касьянов, 1995; Кожара и др., 1999; Пак, 2005; Янкова, 2002; Vonlanthen et al., 2009; Курицин, 2011].

Так, большинство авторов полагают, что формирование пластических признаков связано с движением, поэтому различие по этим признакам будет определяться различием гидродинамических характеристик [Алеев, 1963; Канеп, 1976; Heese, 1992].

Величина морфометрических признаков, как правило, бывает связана с условиями нагула и обеспеченностью рыб пищей, особенно на ранних стадиях онтогенеза, что зависит от гидрологических условий обитания и продолжительности миграций [Никольский, 1980; Крохалевский, 1981; Богданов, 1998 и др.].

Экологические условия нереста, инкубации икры, ската личинок и продолжительность миграций производителей пеляди в Тазовском бассейне в разные годы могут существенно различаться и в значительной мере определяются гидрологическими условиями. Для сравнения морфологических признаков в зависимости от гидрологических условий использованы годы с различным накопленным кумулятивным потенциалом водности, а, следовательно, и условий нагула и роста. Таким требованиям отвечали: 2002 г. – высокий уровень воды, 2004 г. – средний, 2013 г. – низкий уровень воды.

Для сравнения использовали выборки одноразмерных близковозрастных рыб, так как у сиговых рыб наблюдается значительная размерно-возрастная изменчивость морфологических показателей [Правдин, 1954; Решетников, 1980; Костицын, 2010; Курицын, 2011]. Результаты анализа изменчивости пластических и меристических признаков приведены в таблице 7.

Анализ значений коэффициентов вариации, который является надежной мерой фактической изменчивости признака [Лакин, 1990], показывает, что все меристические и большинство пластических признаков у пеляди при разных гидрологических условиях имеют слабую вариабельность ($CV < 10\%$). Число лучей в грудном и брюшном плавниках не изменялось совсем. Последнее свидетельствует о наличии жесткого отбора по величине этих признаков, снижающего их вариабельность.

Таблица 7 – Морфологическая характеристика пеляди р. Таз в различных гидрологических условиях

Показатель	Уровень водности в Тазовском бассейне								
	I – средний (35 экз.)			II – низкий (30 экз.)			III – высокий (25 экз.)		
	X _{ср.}	m _x	CV	X _{ср.}	m _x	CV	X _{ср.}	m _x	CV
l, см	28,36	0,21	4,43	28,36	0,15	2,90	28,47	0,11	1,99
W, г	338,77	11,81	20,62	305,37	5,71	10,24	347,76	6,22	8,94
Меристические признаки									
l.l.	88,46	0,41	2,73	86,30	0,64	4,08	85,64	0,67	3,89
D	9,60	0,11	1,35	9,70	0,14	1,27	9,32	0,12	1,24
A	14,10	0,05	1,91	14,11	0,06	1,81	13,81	0,14	4,26
Пластические признаки в % от длины головы (С)									
an	23,02	0,42	10,91	23,96	0,36	8,18	24,09	0,52	10,79
np	22,34	0,21	5,57	23,35	0,35	8,11	21,71	0,67	15,44
po	53,34	0,27	3,00	52,90	0,42	4,34	55,06	0,61	5,56
nn	33,85	0,39	6,78	33,15	0,29	7,20	33,97	0,40	7,50
lm	70,56	1,30	10,91	66,59	1,34	11,05	74,58	0,76	5,13
aa ₅	70,58	0,65	5,43	73,34	0,38	2,87	69,83	0,99	7,06
aa ₆	31,22	0,32	6,08	32,32	0,33	5,60	32,91	0,42	6,32
k ₁ l ₁	44,59	0,32	4,28	41,69	0,50	6,54	42,86	0,67	7,79
Пластические признаки в % от промысловой длины (l)									
ao	19,19	0,10	3,10	19,97	0,06	1,59	19,35	0,25	6,43
qh	27,55	0,26	5,56	26,57	0,19	3,98	27,59	0,21	3,77
ik	8,43	0,05	3,82	8,35	0,08	5,40	8,35	0,10	6,07
aq	45,79	0,23	2,94	45,16	0,37	4,48	46,01	0,23	2,49
rd	43,97	0,26	3,56	45,17	0,20	2,40	42,90	0,34	3,94
fd	12,47	0,13	6,08	12,71	0,14	6,03	11,88	0,12	4,94
qs	12,17	0,16	7,89	12,14	0,14	6,14	13,79	0,30	10,96
tu	19,39	0,18	5,61	20,08	0,17	4,55	19,44	0,21	5,33
yy ₁	15,73	0,12	4,54	16,14	0,18	6,21	16,41	0,33	10,05
ej	13,14	0,13	5,83	12,33	0,19	8,56	12,43	0,17	6,83
vx	14,13	0,12	5,09	14,10	0,13	5,04	14,57	0,21	7,29
zz ₁	16,68	0,13	4,44	17,20	0,12	3,85	15,77	0,22	6,99
az	46,31	0,28	3,61	46,30	0,20	3,50	47,53	0,21	2,16
vz	27,21	0,21	4,66	25,81	0,25	5,36	27,35	0,25	4,58
zy	27,36	0,17	3,74	28,32	0,28	5,41	27,76	0,28	5,10

Примечание: l.l. – количество чешуй в боковой линии; Sp.br. – число тычинок на первой жаберной дуге; D – количество лучей в спинном плавнике; A – количество лучей в анальном плавнике; an – длина рыла; np – диаметр глаза; po – заглазничный отдел головы; nn – ширина лба; lm – высота головы у затылка; aa₅ – длина средней части головы; aa₆ – длина верхнечелюстной кости; k₁l₁ – длина нижней челюсти; ao – длина головы; qh – наибольшая высота тела; ik – наименьшая высота тела; aq – антедорсальное расстояние; rd – постдорсальное расстояние; fd – длина хвостового стебля; qs – длина основания спинного плавника; tu – наибольшая высота спинного плавника; yy₁ – длина основания анального плавника; ej – наибольшая высота анального плавника; vx – длина грудного плавника; zz₁ – длина брюшного плавника; az – антевентральное расстояние; vz – расстояние между P и V; zy – расстояние между V и A

Средней степенью варьирования ($10 \% < CV < 25 \%$) отмечены пропорции головы – длина рыла, диаметр глаза, высота головы у затылка, а также пектоцентрально-анальное расстояние, длина спинного и анального плавников.

Диапазон колебаний коэффициентов вариации всех морфологических признаков свидетельствует об определенной изменчивости признаков. Так, по каждому признаку отдельно и в целом по выборке максимальные величины CV отмечены в год с высокой водностью, однако различия между средними показателями всех морфометрических признаков между выборками не достоверны, как и средняя величина коэффициента вариации по всем анализируемым морфометрическим признакам в отдельные годы, различающиеся гидрологическими условиями.

Судя по средним значениям коэффициентов вариации для всех анализируемых признаков (табл. 8) наибольшей изменчивостью пелядь характеризуется в год высокой водности, наименьшая изменчивость – в год средней водности.

Таблица 8 – Средние значения CV исследуемых признаков

Признаки	Средний	Низкий	Высокий
меристические	2,32	2,78	3,45
пластические	5,36	5,49	6,63

Такие признаки, как длина верхне- и нижнечелюстной кости, наибольшая и наименьшая высота тела, постдорсальное расстояние, длина хвостового стебля, пектоцентрально-анальное, вентроанальное расстояние, размеры спинного и анального плавника увеличиваются непропорционально длине туловища в годы разной водности. Причем достоверные различия на втором и третьем уровне значимости характерны только при сравнении высокого и среднего уровня водности с низким (табл. 9).

При сравнении высокого и среднего уровня водности таких изменений не прослеживается. По меристическим признакам достоверны различия между высоким и низким уровнем водности.

Таблица 9 – Значения критерия Стьюдента морфологических характеристик пеляди р. Таз в различных гидрологических условиях

Показатель	Критерий Стьюдента		
	I-II	I-III	II-III
l, см	0,01	0,35	0,56
W, г	2,38*	0,60	4,93***
Меристические признаки			
l.l.	2,86**	1,71	3,73***
D	0,57	0,41	1,67
A	0,18	0,39	2,07*
Пластические признаки в % от длины головы (С)			
an	1,65	0,73	1,58
np	2,52**	0,40	1,01
po	0,87	1,12	2,78**
nn	1,17	0,07	0,19
lm	2,08*	1,75	2,37*
aa ₅	3,46***	0,36	0,65
aa ₆	2,35*	1,30	3,21**
k ₁ l ₁	4,95***	1,07	2,50*
Пластические признаки в % от промысловой длины (I)			
ao	6,36***	0,17	0,66
qh	2,92*	0,04	0,12
ik	0,83	0,13	0,74
aq	1,46	0,23	0,65
rd	3,48**	0,92	2,47*
fd	1,26	0,87	3,19**
qs	0,14	1,50	4,97***
tu	2,71***	0,06	0,19
yy ₁	1,87	0,61	2,12*
ej	3,53**	0,88	3,32**
vx	0,16	0,49	1,89
zz ₁	2,91**	1,00	3,77***
az	0,03	1,30	3,16**
vz	4,20***	0,14	0,41
zy	2,98**	0,38	1,25
<p><i>Примечание:</i> уровень водности в Тазовском бассейне I – средний, II – низкий, III – высокий; различия достоверны * – на 1-м уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – на 2-м уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** – на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$) Обозначение аналогично табл. 6, 7</p>			

Для более углубленного изучения изменчивости пеляди по меристическим и пластическим признакам нами были использованы методы многомерной статистики. Они позволяют обеспечить, с одной стороны, более полное

(многоплановое) количественное описание биологических объектов и окружающей среды (с помощью большого числа переменных), а с другой стороны – представить огромные массивы информации в более наглядном, интегрированном, обобщенном виде [Боровиков, 1998].

В дискриминантном, каноническом, компонентном анализе можно рассчитывать несколько новых признаков, рассматривающих пространственные отношения объектов с разных точек зрения. Дискриминантный анализ позволяет распознавать (диагностировать) биологические объекты и явления, отличия между которыми неочевидны. Эта дифференциация объекта выполняется с помощью уравнения дискриминации (дискриминантной функции), которое воплощает в себе максимальное отличие между предварительно заданными группами. В кластерном анализе вычисляется один новый признак (абсолютное расстояние между объектами), многомерные отношения объектов нанизываются на одну ось [Боровиков, 1998; Ивантер, Коросов, 2000].

Результаты канонического анализа меристических признаков (рис. 8) иллюстрируют отсутствие существенных различий между выборками пеляди Тазовского бассейна в различные по водности годы, что обусловлено достаточной устойчивостью этих признаков под действием генетического контроля [Кирпичников, 1987; Пак, 2005].

Итоги дискриминантного анализа также подтверждают это: число переменных в модели – 3; анализируемых групп – 3; Лямбда Уилкса составляет 0,773. Значения этого показателя, лежащие около единицы, свидетельствуют о плохой дискриминации групп на основе имеющихся признаков. Показатель статистики при бл. $F(6,170) = 3,883$ $p \leq 0,0012$; ошибки дискриминации в обучающей выборке – 45,6% (41 особей из 90).

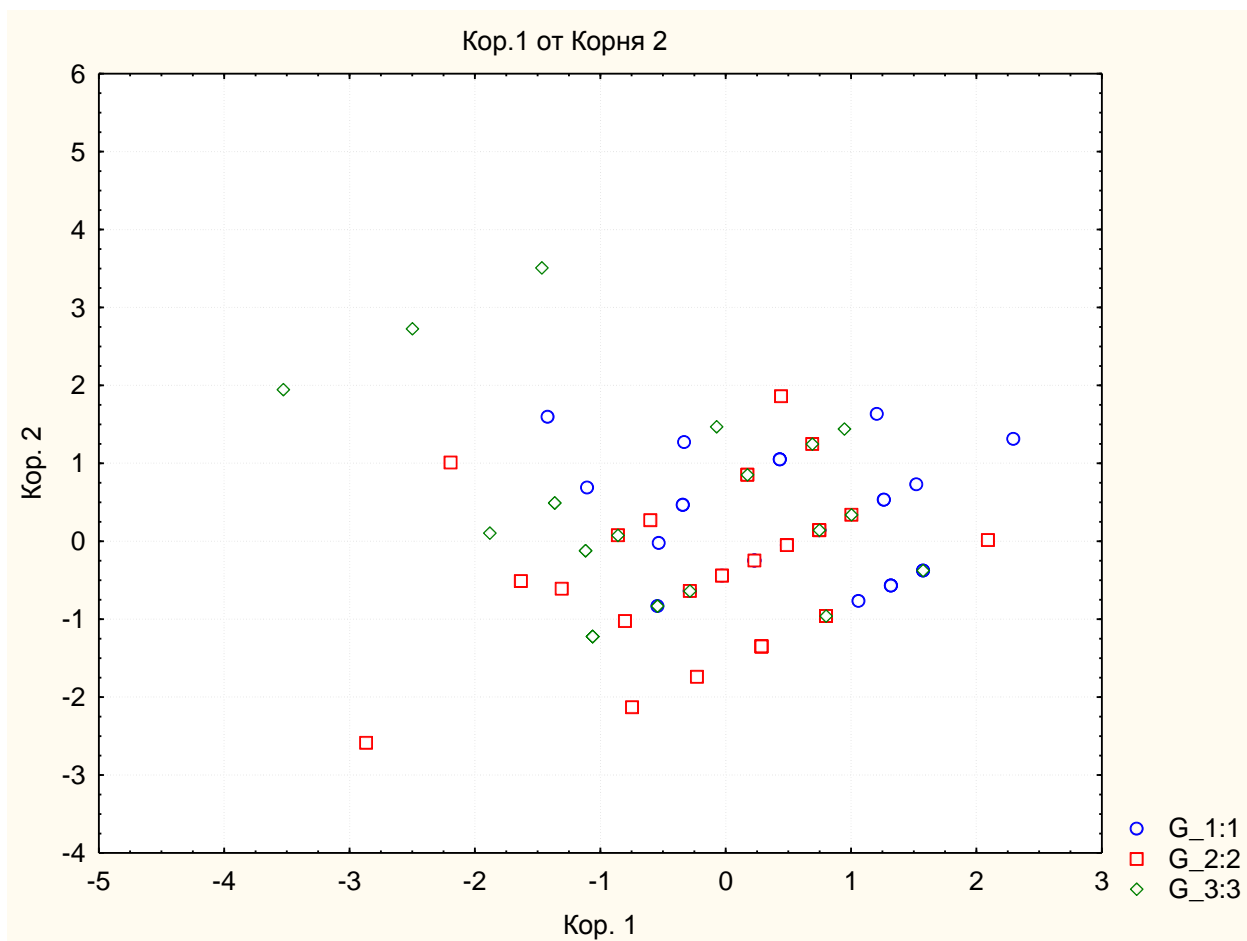


Рисунок 8 – Канонический анализ меристических признаков пеляди р. Таз в различных гидрологических условиях

Примечание: уровень водности G 1:1 – средний; G 2:2 – низкий; G 3:3 – высокий.

Результаты канонического анализа пластических признаков, напротив, отражают существенную закономерную изменчивость этих характеристик под воздействием условий нагула и роста. Пластические признаки распадаются на три достаточно обособленные группы (рис. 9).

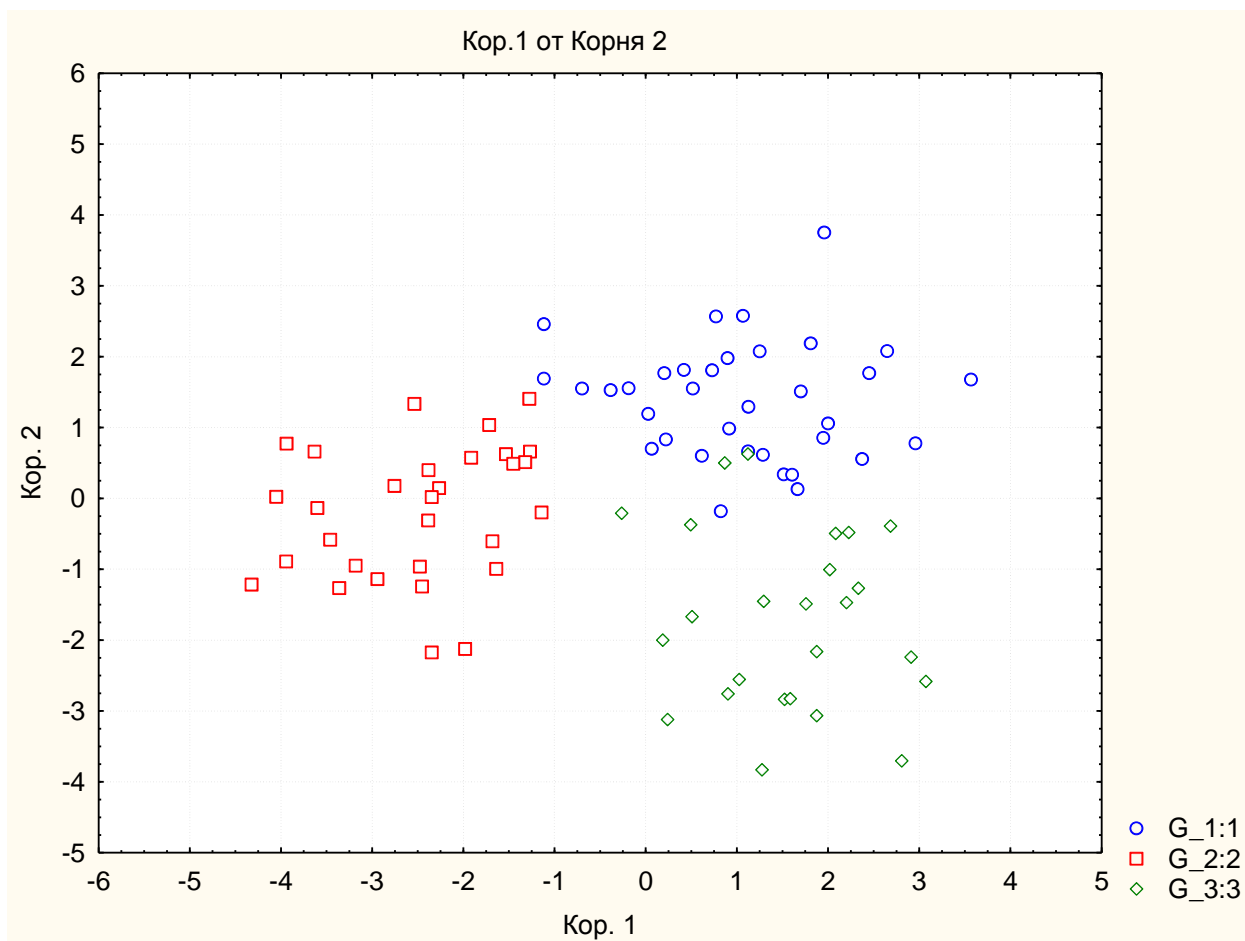


Рисунок 9 – Канонический анализ пластических признаков пеляди р. Таз в различных гидрологических условиях

Примечание: уровень водности G 1:1 – средний; G 2:2 – низкий; G 3:3 – высокий

Итоги дискриминантного анализа также подтверждают это: число переменных в модели – 21; анализируемых групп – 3; Лямбда Уилкса составляет 0,078. Значения этого показателя, лежащие около нуля, свидетельствуют о хорошей дискриминации групп на основе имеющихся признаков [Боровиков, 1998]. Показатель статистики при бл. $F(42,134) = 8,229$, $p \leq 0,0000$; ошибки дискриминации в обучающей выборке – 3,3% (3 особи из 90).

Исходя из результатов канонического и дискриминантного анализа, можно утверждать, что меристические и пластические признаки по-разному реагируют на условия нагула пеляди.

Канонический анализ пеляди по всем морфометрическим признакам показал максимально возможную дифференциацию трех сравниваемых выборок в

различные по гидрологическому режиму годы (рис. 10). Здесь также можно выделить три обособленных массива.

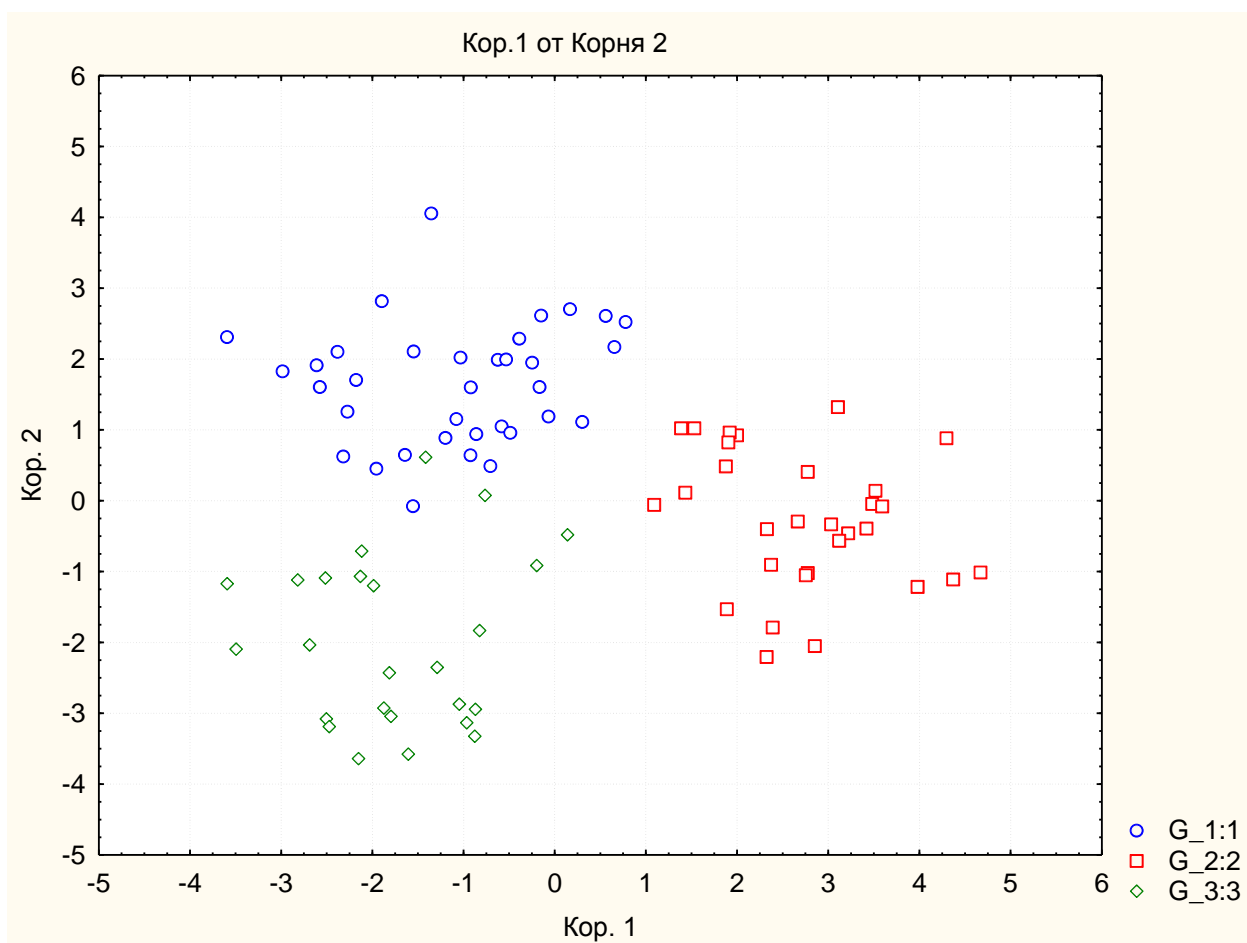


Рисунок 10 – Канонический анализ всех морфометрических признаков пеляди р. Таз в различных гидрологических условиях

Примечание: уровень водности G 1:1 – средний; G 2:2 – низкий; G 3:3 – высокий

Итоги дискриминантного анализа всех признаков следующие: число переменных в модели – 24; анализируемых групп – 3; Лямбда Уилкса составляет 0,06. Значения этого показателя, лежащие около нуля, свидетельствуют о хорошей дискриминации групп на основе имеющихся признаков [Боровиков, 1998]. Показатель статистики при бл. $F(48,128) = 7,023$, $p \leq 0,0000$; ошибки дискриминации в обучающей выборке – 3,3% (3 особи из 90).

Известно, что распределение внутри генетически однородной группы рыб близко к нормальному, но иногда, в частности, при высокой плотности и недостатке кормовых ресурсов распределение становится резко асимметричным. К растягиванию вариационного ряда в сторону крупных особей приводят

преимущества в питании, получаемые самыми крупными особями, фактически отнимающими пищу у своих сородичей [Кирпичников, 1987; Янкова, 2002].

Дифференцирующими признаками, то есть наиболее изменчивыми у тазовской пеляди при смене условий обитания, являются длина средней части головы, верхнечелюстной кости, нижней челюсти, хвостового стебля, основания спинного плавника, брюшного плавника, основания анального плавника и высота анального плавника.

Подводя итог анализу изменчивости морфологических признаков в различные по водности годы, можно заключить, что пелядь р. Таз в разные по условиям и длительности нагула годы характеризуется невысоким диапазоном изменчивости меристических и пластических признаков. Влиянию гидрологического режима более подвержены пластические признаки. Реализация генотипа зависит от конкретных экологических условий, в данном случае гидрологической характеристики года, что и обуславливает некоторую морфологическую разнокачественность пеляди в различные годы.

Полученные нами данные убедительно подтверждают вывод Ю. С. Решетникова и других исследователей [1980, 1989] о ненадежности морфометрического анализа для выделения внутривидовых группировок у сиговых рыб в силу высокой изменчивости пластических признаков пеляди в пределах одной популяции в зависимости от условий нагула.

3.3 Популяционные различия морфометрических признаков пеляди из разных водотоков Обь-Тазовского бассейна

Анализ изменчивости меристических признаков

Меристические признаки пеляди пяти водных объектов Обь-Тазовского бассейна приведены в таблице (табл. 10) с указанием средних значений и их ошибок, а также коэффициентов вариации. Количество лучей в грудном и брюшном плавниках не приведены, так как их значения не имели варьирования и были одинаковыми во всех выборках.

Таблица 10 – Меристические признаки пеляди из различных участков Обь-Тазовского бассейна

Водоем	Sp.br.			l.l.			D			A		
	X _{ср}	m _x	CV	X _{ср}	m _x	CV	X _{ср}	m _x	CV	X _{ср}	m _x	CV
1	58,90	0,26	3,59	88,46	0,41	2,73	9,60	0,11	1,35	14,10	0,05	1,91
2	58,26	0,39	6,54	88,34	0,32	3,55	9,76	0,09	9,02	13,91	0,08	5,68
3	59,90	0,25	3,79	88,56	0,30	3,05	9,81	0,04	4,08	14,50	0,08	4,83
4	60,00	0,38	3,90	86,50	0,24	1,69	9,60	0,04	2,50	14,50	0,05	2,14
5	58,94	0,32	3,99	86,00	0,41	3,50	9,61	0,10	7,60	14,39	0,11	5,63

Примечание: 1 – р. Таз (наши данные, n=103), 2 – р. Пур (Пак, 2005, n=96), 3 – р. Обь, (Бурмакин, 1953, n=100), 4 – р. Сев. Сосьва (Павлов, 1984, n=37), 5 – р. Войкар (Крохалевский, 1978, n=54).

Вариабельность счетных признаков во всех сравниваемых выборках была слабая и не превышала 10%. Наибольшие показатели изменчивости характеризуют популяцию р. Пур – водотока с самым длительным заморным периодом и слабым развитием пойменных водоемов [Экология рыб..., 2006].

При сравнительном анализе четырех меристических признаков пеляди р. Таз с четырьмя другими речными популяциями пеляди из Обь-Тазовского бассейна выявили, что на самом высоком уровне значимости ($p \leq 0,001$) отличия имеются по числу чешуй в боковой линии – с реками Войкар и Сев. Сосьва (2 из 4 пар сравнения), по числу ветвистых лучей в анальном плавнике – с рекой Сев. Сосьва (1 пара), на втором уровне – только с р. Обь по числу ветвистых лучей в анальном плавнике, на первом уровне – по числу жаберных тычинок в сравнении с рекой Обь и Сев. Сосьва, и по числу ветвистых лучей в спинном плавнике – с р. Обь (табл. 11).

Таблица 11 – Значения критерия Стьюдента меристических признаков пеляди различных водных объектов Обь-Тазовского бассейна

Признаки	Сравниваемые популяции			
	1-2	1-3	1-4	1-5
l.l.	0,20	0,19	4,13***	4,01***
Sp.br	0,93	2,19*	2,04*	0,08
D	0,98	2,11*	0,00	0,07
A	1,37	3,21**	5,29***	1,99

Примечание: 1 – р. Таз; 2 – р. Пур; 3 – р. Обь; 4 – р. Сев. Сосьва; 5 – р. Войкар. Различия достоверны * – на 1-м уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – на 2-м уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** – на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$)

Количество чешуй в боковой линии и количество тычинок на первой жаберной дуге являются видоспецифическими признаками, поэтому можно предположить, что в данном случае выборки представляют собой различные популяции.

В целом, достоверные отличия меристических признаков пеляди р. Таз наблюдаются по каждому счетному признаку хотя бы в одной группе сравнения с тремя другими речными популяциями, за исключением р. Пур, которая является наиболее близкой в географическом плане, так как р. Таз впадает в Тазовскую губу, где зимует основная часть стад пеляди из этих двух водотоков. Кроме того, в бассейне р. Пур нагуливаются преимущественно неполовозрелые особи, которые в последующем на нерест пойдут в притоки р. Таз. По меристическим признакам каждая исследованная выборка пеляди характеризуется большим своеобразием: отсутствием достоверных различий между выборками р. Таз и р. Пур, что может быть объяснено как генетической общностью [Кирпичников, 1987], так и тем, что рассматриваемые группировки – это генетически различные группы, но с одинаковой реакцией генотипа на воздействие внешних факторов [Макоедов, Коротаева, 1999].

Для выяснения различий между отдельными группировками, которые можно выделить в отдельные популяции, провели дополнительные исследования методом кластерного анализа.

На основе расчета Евклидова расстояния методом объединения полной связи меристических признаков обнаружено, что более всего с пелядью реки Таз схожа пелядь из р. Пур, они образуют один кластер на уровне объединения 1,97. Следовательно, пелядь в р. Пур принадлежит к Тазовской популяции. Другой кластер создают популяции пеляди Обского бассейна (рис. 11).

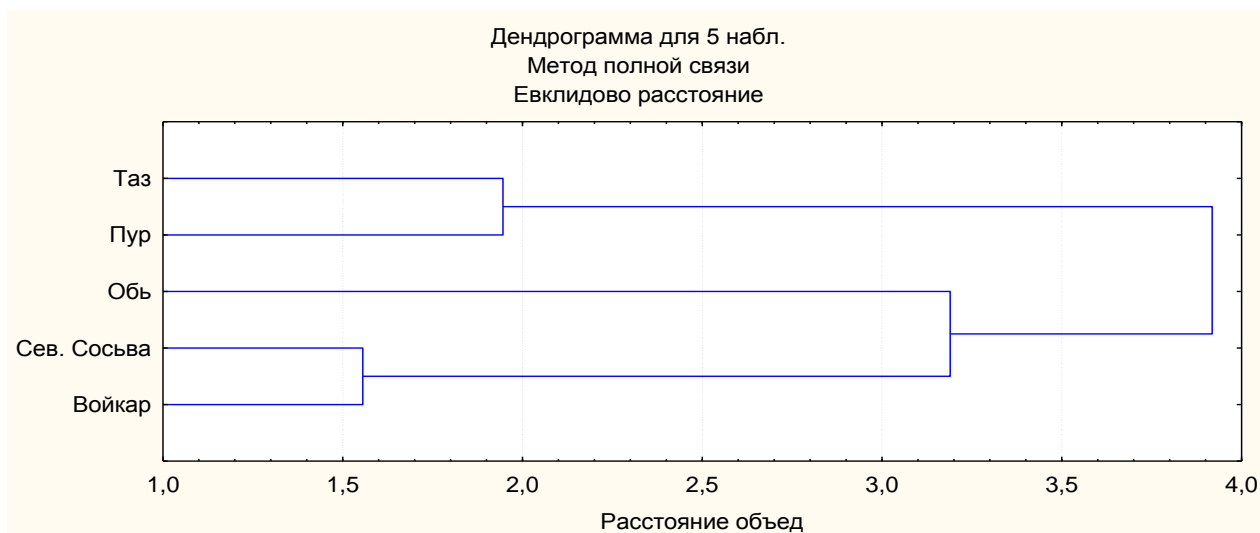


Рисунок 11 – Кластерный анализ меристических признаков пеляди р. Таз и других водотоков Обь-Тазовского бассейна

Такое объединение вполне согласуется с представлениями об интенсивности генетического обмена изученных локальных популяций пеляди между собой, т.к. в бассейне обитают две локально изолированные популяции пеляди – обская и тазовская [Москаленко, 1958], которые имеют обособленные места нагула, зимовки и нереста.

Анализ изменчивости пластических признаков.

Для более объективного межпопуляционного анализа пластических признаков пеляди, как и при изучении внутривидовой изменчивости, сравнение проводили только для тех выборок, где размеры анализируемых особей достоверно не различались (табл. 12, 13).

Изменчивость пластических показателей также была в основном низкой и не превышала 10%, только по трем характеристикам головы – длине рыла, ширине лба, высоте головы у затылка и по длине грудных плавников вариабельность пластических признаков оценивается как средняя [Лакин, 1990].

Сравнение морфометрических показателей пеляди р. Таз и других рек Обь-Тазовского бассейна выявило, что во всех четырех парах сравнения на третьем уровне значимости различаются 6 из 16 анализируемых признаков – это

максимальная и минимальная высота тела, антедорсальное и антевентральное расстояние, высота анального плавника и длина брюшного.

Таблица 12 – Характеристика пластических признаков пеляди из различных водных объектов Обь-Тазовского бассейна

Признаки	Таз (n=35 экз.)			Пур (n=96 экз.)			Обь (n=80 экз.)			Сев. Сосьва (n=37 экз.)			Войкар (n=54 экз.)		
	Хср	mx	CV	Хср	mx	CV	Хср	mx	CV	Хср	mx	CV	Хср	mx	CV
Пластические признаки в % от длины головы (С)															
an	23,02	0,42	10,91	21,78	0,14	6,29	21,30	0,17	7,14	20,80	0,17	4,95	23,00	0,18	5,74
np	22,34	0,21	5,57	21,78	0,19	8,45	24,00	0,19	7,08	24,10	0,19	4,81	21,11	0,22	7,67
po	53,34	0,27	3,00	54,10	0,25	4,55	54,80	0,24	3,92	55,30	0,21	2,31	52,95	0,40	5,55
nn	33,85	0,39	6,78	32,60	0,19	5,83	31,60	0,20	5,66	32,20	0,18	3,39	34,10	0,50	10,76
lm	70,56	1,30	10,91	70,36	0,48	6,69	70,40	0,31	3,98	80,60	0,74	5,58	73,75	0,88	8,80
Пластические признаки в % от промысловой длины (I)															
ao	19,19	0,10	3,10	19,06	0,06	3,10	18,12	0,05	2,92	19,22	0,07	2,91	19,25	0,09	3,62
qh	27,55	0,26	5,56	25,27	0,15	5,66	25,07	0,21	7,58	25,40	0,27	6,46	25,69	0,21	5,99
ik	8,43	0,05	3,82	8,08	0,04	4,83	7,99	0,03	3,75	7,80	0,05	3,85	8,11	0,05	4,56
aq	45,79	0,23	2,94	43,07	0,12	2,81	42,99	0,15	3,02	43,60	0,24	3,35	42,99	0,15	2,56
rd	43,97	0,26	3,56	42,71	0,18	4,21	43,80	0,12	2,53	43,60	0,18	2,50	42,54	0,22	3,81
tu	11,30	0,18	5,61	11,28	0,09	7,80	11,30	0,09	7,08	10,90	0,11	6,15	11,30	0,09	5,84
ej	13,14	0,13	5,83	15,10	0,09	6,16	14,73	0,10	6,11	14,90	0,13	5,30	14,91	0,11	5,43
vx	14,13	0,12	5,09	13,38	0,08	5,61	13,74	0,08	5,09	13,60	0,23	10,29	13,20	0,10	5,53
zz1	16,68	0,13	4,44	15,36	0,06	4,10	15,42	0,09	5,19	15,10	0,20	8,08	15,21	0,12	5,79
az	46,31	0,28	3,61	43,36	0,14	3,27	43,90	0,16	3,19	43,90	0,20	2,78	43,60	0,22	3,67
vz	27,21	0,21	4,66	25,93	0,17	6,44	26,73	0,19	6,36	26,40	0,23	5,30	26,06	0,29	8,17
zy	27,36	0,17	3,74	26,85	0,14	5,10	26,97	0,13	4,45	26,10	0,20	4,67	27,32	0,17	4,58
<p><i>Примечание:</i> 1 – р. Таз (наши данные); 2 – р. Пур, 96 экз. (Пак, 2005); 3 – р. Обь, 80 экз. (Бурмакин, 1953); 4 – р. Сев. Сосьва, (Павлов, 1984); 5 – р. Войкар, 54 экз. (Крохалевский, 1978)</p>															

При этом вентроанальное расстояние у пеляди р. Таз достоверно различается только с р. Сев. Сосьва, и нет достоверных различий только по высоте спинного плавника – следовательно, это наиболее консервативные, вероятно, генетически закрепленные пластические признаки пеляди.

По пластическим признакам тазовская пелядь характеризуется очень большим своеобразием: три из четырех пар сравнения с другими реками различаются по 11 из 16 признаков (68,8%), а максимум различий – 13 из 16 или 82,3% с популяцией Сев. Сосьвы – максимально удаленной от Тазовского бассейна.

Таблица 13 – Достоверность различий пластических признаков пеляди различных водных объектов Обь-Тазовского бассейна

Признаки	Сравниваемые популяции			
	1-2	1-3	1-4	1-5
Пластические признаки в % от длины головы (С)				
an	3,55***	4,47***	4,87***	0,04
np	1,66	5,14***	6,11***	3,79***
po	1,70	3,58***	5,69***	0,70
nn	3,13**	5,63***	3,88***	0,35
lm	0,17	0,16	6,71***	2,08*
Пластические признаки в % от промысловой длины (l)				
ao	0,35	9,03***	0,89	1,08
qh	7,86***	6,76***	5,67***	5,52***
ik	4,67***	6,96***	8,43***	4,10***
aq	10,94***	10,41***	6,50***	10,59***
rd	3,63***	0,64	1,14	4,06***
tu	0,11	0,00	1,86	0,00
ej	11,09***	9,04***	9,47***	10,19***
vx	5,08***	2,71*	1,98	5,84***
zz1	10,03***	7,88***	6,51***	8,09***
az	9,95***	7,93***	6,92***	7,59***
vz	4,10***	1,49	2,54*	2,85**
zy	1,99	1,66	4,66***	0,15

Примечание: 1 – р. Таз; 2 – р. Пур; 3 – р. Обь; 4 – р. Сев. Сосьва; 5 – р. Войкар.

Различия достоверны * – на 1-м уровне значимости ($p \leq 0,05$); ** – на 2-м уровне значимости ($p \leq 0,01$); *** – на 3-м уровне значимости ($p \leq 0,001$)

Кластерный анализ пластических признаков (рис. 12) выявил значительное расхождение морфологических признаков пеляди реки Таз с другими водотоками – она не входит в кластер, образованный другими реками. При этом ближе всего, как и при анализе меристических признаков, р. Пур, но при этом максимальная удаленность характеризует выборки из р. Таз и Сев. Сосьва, наиболее географически удаленных точек исследования.

В итоге, оценивая общую изменчивость морфометрических признаков пеляди из обследованных речных экосистем, следует отметить, что крайние значения средних как меристических, так и пластических признаков легко укладываются в пределы значений, характерные для представителей данного вида, обитающих в Обь-Тазовском бассейне [Берг, 1948; Решетников, 1980, 1989]. Очевидно, в этой гетерогенности отражается широта нормы реакции вида на вариативность средовых факторов различных мест обитания пеляди.

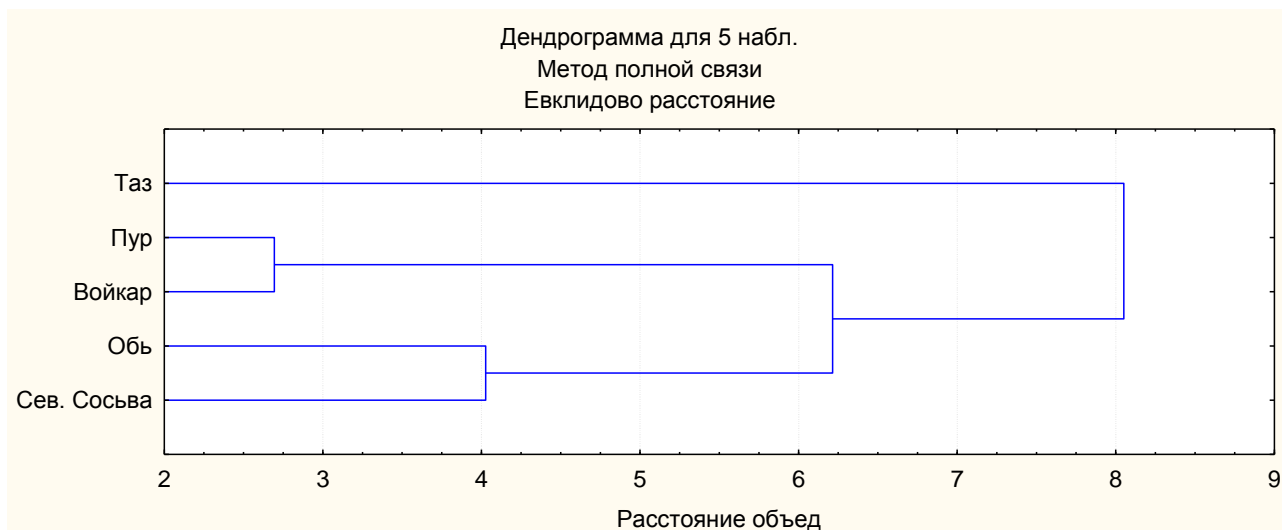


Рисунок 12 – Кластерный анализ пластических признаков пеляди р. Таз и других водотоков Обь-Тазовского бассейна

Характер морфологической изменчивости свидетельствует о том, что пелядь в р. Таз представлена локально изолированной популяцией от других рек Обь-Тазовского бассейна, которой свойственен широкий диапазон морфологической разнокачественности входящих в нее особей. Выявленная изменчивость морфометрических показателей пеляди р. Таз является следствием взаимодействия генотипа популяции и меняющихся условий окружающей среды.

Полученные нами материалы и их математическая обработка с применением методов многомерной статистики убедительно подтвердили вывод Б. К. Москаленко [1958] о том, что тазовская популяция пеляди локально изолирована от обской популяции, а пелядь, обитающая в р. Пур, принадлежит к тазовской популяции пеляди.

4 ОСОБЕННОСТИ РОСТА ПЕЛЯДИ

Рост рыб – один из основных процессов их жизнедеятельности, представляет собой увеличение массы тела при постоянной ее смене [Васнецов, 1953; Дгебуадзе, 2001]. При этом характер роста (скорость и размеры) рассматривается как видовое приспособление, находящееся в динамическом равновесии с обеспеченностью пищей, и, в свою очередь, определяющее численность, биомассу популяции и темп ее воспроизводства [Никольский, 1974; Кузнецова, 2003].

Именно поэтому вопросы изучения роста и возраста рыб имеют первостепенное значение для познания биологии и динамики численности [Москаленко, 1956; Крохалевский, 1979]. Кроме того, точное знание возрастной структуры популяции и скорости роста рыб крайне важно для рационального использования запасов и прогнозирования уловов [Тюрин, 1973; Матковский, Крохалевский, 2010; Тунёв, 2014].

При изучении роста пеляди р. Таз наибольшее внимание было уделено вопросам, имеющим непосредственное значение для познания закономерностей формирования размерно-возрастной структуры популяции и динамики ее ихтиомассы. Рассматриваются две стороны процесса роста: во-первых, – индивидуальный рост особей за период нагула и, во-вторых, – изменение средних размеров пеляди в разные годы как проявление «группового» роста [Мина, Клевезаль, 1976]. Индивидуальный рост анализируется на основании данных, полученных методом обратных расчислений размеров рыб, а групповой – исходя из размерно-возрастной структуры популяции в разные годы.

Образование чешуи и закладка первого склерита у пеляди происходит при длине тела 2,5-4 см и массе 0,15-0,7 г [Никонов, 1948]. По времени это приурочено ко второй половине июня. За первый год жизни на чешуе обычно закладывается от 18 до 31 склерита, в среднем около 24.

В отдельные годы на чешуе сеголеток образуется зона уплотненных склеритов. Впервые на это указывается в работах Г.И. Никонова [1948]. Эти авторы показали, что данное уплотнение склеритов не является зимним, т.к.

расчисленная по нему длина сегментов слишком мала в сравнении с фактическими размерами пеляди в конце первого года жизни. Поэтому данное образование следует считать добавочным или покатым кольцом. При определении возраста пеляди уплотнение склеритов, начинающееся от центра ближе 15-17 склерита, принималось за дополнительное кольцо. Следует отметить, что на образование дополнительного кольца на чешуе пеляди в летний период указывают и другие авторы [Крохалевский, 1979; Решетников, Мухачев, 1989].

Зимнему периоду жизни пеляди соответствует зона выклинивания склеритов, образование которой начинается в конце осени и завершается к моменту начала «вонзевых» ходов. Выклинивание склеритов дает четкую границу между годовыми зонами роста и является надежным ориентиром при определении возраста как у пеляди, так и у других сигов [Москаленко, 1958; Решетников, 1980]. Зона нового прироста у годовиков и более старых рыб закладывается весной во время анадромной миграции пеляди из Тазовской губы в сортовую систему р. Таз (Приложение А).

4.1 Рост чешуи как регистрирующей возраст структуры

Для определения величины прироста пеляди за период нагула использован метод обратных расчислений [Lee, 1920], т.к. он дает более точное представление об изменении размеров рыб, чем сравнение одновозрастных рыб, пойманных в начале и конце периода нагула [Мина и др., 2006].

Основным объектом для определения возраста и дальнейшей реконструкции роста послужила чешуя, так как именно она используется для определения возраста у сиговых. Наилучшей зоной изъятия чешуи считается такая, где эти структуры образуются в первую очередь [Мина, Клевезаль, 1976]. Кроме того, чешуя в этой зоне должна быть, возможно, более крупной, так как именно эти чешуи обладают наибольшим количеством склеритов при значительном расстоянии между ними [Aass, 1972; Hogman, 1968; Mills, Beamish, 1980]. При выборе зоны следует также учитывать процентное содержание в пробе чешуи, пригодной для исследования, то есть не регенерированной, не имеющей зон резорбции склеритов. В нашем исследовании зона отбора чешуйных проб

располагалась под началом спинного плавника в 1-3 рядах выше боковой линии (см. рис. 2).

Помимо унификации зоны чешуйных проб важное значение при исследовании роста с помощью чешуи имеет методика измерения чешуи [Зиновьев, 1967; Брюзин, 1969]. Избранный для измерений сектор должен быть не только достаточно "разборчивым" для определения годовых зон, но и обладать максимальной степенью корреляции с длиной тела.

Поэтому при изучении роста пеляди первоначально был определен уровень корреляции между отдельными радиусами чешуи и длиной тела разноразмерных особей.

Результаты показывают, что корреляция между длиной тела и отдельными радиусами чешуи всегда положительная (табл. 14). Наибольшая величина корреляции с длиной тела обнаружена для переднего диагонального радиуса. Следовательно, именно этот радиус можно считать наиболее пригодным для реконструкции роста.

Таблица 14 – Коэффициент корреляции между промысловой длиной тела (l) и разными радиусами чешуи

Радиус чешуи	$r \pm m_r$
диагональный	0,80±0,08
краниальный	0,72±0,06
каудальный	0,63±0,02
латеральный	0,45±0,01

При выборе метода обратных расчислений принималось во внимание, что точность того или иного метода зависит от того, насколько лежащая в его основе форма связи переменных совпадает с фактической зависимостью радиуса чешуи от длины рыбы [Брюзин, 1969]. Распределение средних значений диагонального радиуса чешуи и длины тела у пеляди представлено на рисунке 13. Разброс точек относительно невелик, а среднеарифметическое значение величины радиуса чешуи для каждого сантиметра длины хорошо укладывается вдоль прямой линии.

Поэтому для аппроксимации связи радиус чешуи – длина тела использовано линейное уравнение:

$$l = 1,9994 \cdot r + 10,745. \quad (8).$$

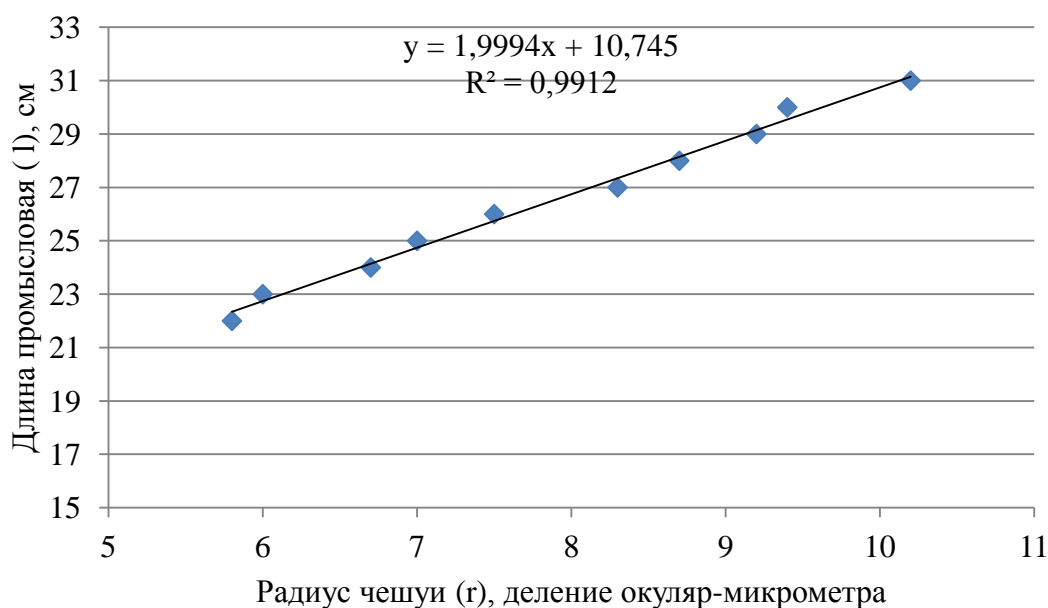


Рисунок 13 – Связь диагонального радиуса чешуи с промысловой длиной тела пеляди

Величина свободного члена из полученного уравнения, равная 10,745, несколько превышает длину пеляди в момент закладки чешуи. Это объясняется тем, что коэффициенты уравнения получены, исходя из данных о радиусе чешуи у пеляди длиной свыше 22 см, что в прочем не влияет на точность последующих расчётов. Таким образом, мы сможем вывести уравнение для расчета длины в начале периода нагула, которое имеет следующий вид:

$$l_0 = \frac{(l_i - a) \cdot r_0}{r_i} + a, \text{ где:}$$

l_0 – длина рыбы в начале периода нагула, см;

l_i – длина рыбы в момент вылова (август), см;

r_0 – радиус чешуи в начале зоны последнего года;

r_i – величина радиуса чешуи;

a – коэффициент, равный 10,745.

Для обратного расчисления массы пеляди было использовано уравнение $W = a \cdot L^b$, т.к. оно дает более надежную оценку массы, чем формулы,

выражающие связь массы с радиусом чешуи [Чугунова, 1959]. По результатам многолетних исследований данное уравнение имеет вид:

$$W = 0,004 \cdot l^{3,3895} \quad (9).$$

Исходя из результатов обратных расчислений, на рисунке 14 представлен линейный и весовой рост тазовской пеляди, который характеризует рост как замедляющийся процесс, т.е. с увеличением возраста темп роста снижается.

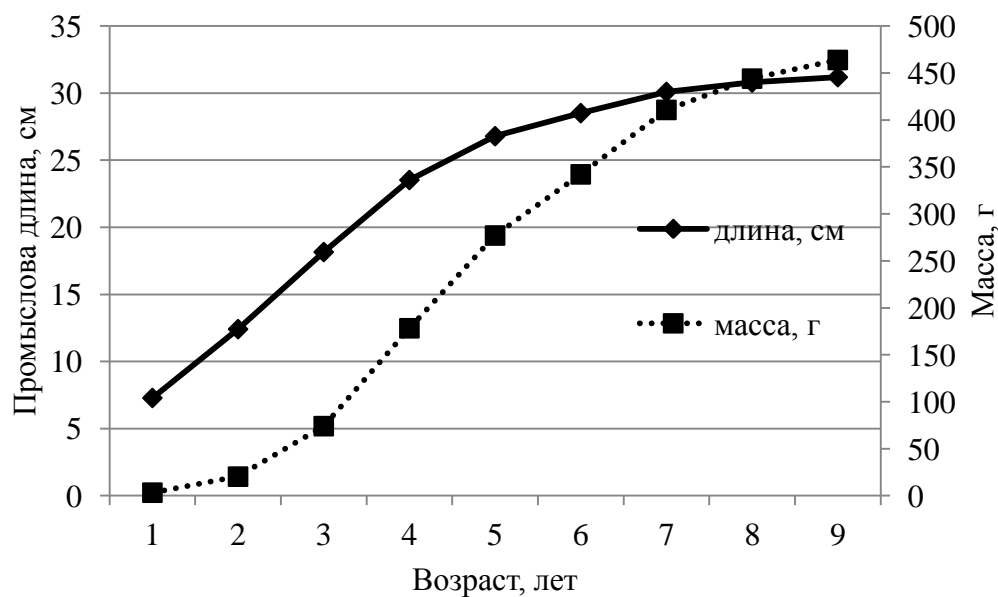


Рисунок 14 – Линейный и весовой рост тазовской пеляди

4.2 Индивидуальный рост пеляди за период нагула

Для восстановления размеров рыбы за предыдущие годы были проведены исследования у половозрелых и неполовозрелых или пропускающих нерест особей.

Сравнительный анализ абсолютных ($l_{i+1} - l_i$) приростов показал, что у неполовозрелой пеляди наиболее интенсивный линейный рост наблюдается на первом году жизни: от 43 мм до 117 мм, в среднем 71 мм (табл. 15). На втором году высокий рост и одновременно значительная вариабельность сохраняется (от 28 мм до 88 мм), но средняя величина приростов составляет только 58 мм. С возрастом величина линейных приростов существенно снижается. Прирост длины тела у половозрелых рыб значительно меньше, так как потребляемая с пищей энергия тратится на формирование половых продуктов. Именно поэтому они и

характеризуются замедленным темпом роста в год нереста. Величина приростов рыб старших возрастных групп различается в большой степени, и приросты у неполовозрелых в полтора раза выше, чем у половозрелых особей. Поскольку в конце нагула у половозрелых рыб наступает генеративный рост, линейные приросты существенно снижаются.

Таблица 15– Абсолютные величины линейных годовых приростов пеляди (мм) по результатам обратных расчислений

Возрастной интервал		Прирост неполовозрелых (мм)	Прирост половозрелых (мм)
2-3	диапазон	43-117	
	средняя	71	
3-4	диапазон	28-88	24-108
	средняя	58	57
4-5	диапазон	29-104	23-72
	средняя	51	48
5-6	диапазон	23-96	26-80
	средняя	47	43
6-7	диапазон	23-53	12-60
	средняя	36	30
7-8	диапазон		7-37
	средняя		19

Линейный рост пеляди в течение нагула изменяется в зависимости от развития гонад (табл.16).

Таблица 16 – Прирост пеляди в процентах от годового прироста

Рыбы	Месяц			
	июнь	июль	август	осень, зима
Половозрелые	45,1	30,2	20,0	4,7
Неполовозрелые	29,4	28,9	27,1	14,6

У неполовозрелых рыб рост равномерен в течение нагула, у половозрелых интенсивность роста выше в начальный вегетационный период. У половозрелых рыб продолжительность периода интенсивного роста связана, прежде всего, с нерестом и ходом гаметогенеза. Интенсивный линейный рост приходится на

относительно короткий промежуток времени в начале вегетационного периода [Замахаев, 1957, 1964].

В соответствии с линейным ростом изменяются и другие показатели: весовой рост, упитанность, жирность [Хоар и др., 1983; Дгебуадзе, 2001].

Периодичность роста в пределах сезона нагула рассматривалась в совокупности с периодичностью других биологических показателей, в частности, коэффициентов упитанности (по Фультону и Кларк). Среди самок, отловленных в 2007 г. в низовьях р. Таз, было выделено две группы особей – половозрелые и незрелые или пропускающие нерест. Отнесение рыб к той или иной группе производилось в соответствии с состоянием гонад. У неполовозрелых рыб в июне наблюдалось снижение упитанности, что связано с их интенсивным линейным ростом. Затем коэффициенты упитанности увеличивались. У половозрелых рыб отмечено резкое падение упитанности в июне, затем повышение ее в июле, когда рыбы интенсивно питались, увеличивая свою массу. В августе упитанность половозрелых особей резко увеличивалась (табл. 17), что совпадало по времени с генеративным ростом.

Таблица 17– Упитанность самок пеляди в период нагула

Состояние гонад	Июнь		Июль		Август	
	Ккл	Кф	Ккл	Кф	Ккл	Кф
Половозрелые	1,25±0,01	1,38±0,01	1,37±0,01	1,52±0,05	1,48±0,02	1,68±0,02
Неполовозрелые	1,34±0,04	1,47±0,02	1,38±0,04	1,48±0,02	1,39±0,03	1,52±0,02

Изменение сезонной периодичности роста рыб, безусловно, следует связывать не только с температурой, но и с изменением биомассы и доступности кормового ресурса. Несомненно, рост тесно связан с наличием корма, но при сопоставлении неполовозрелых и половозрелых особей видов рыб, обладающих известной пищевой пластичностью, выявляется главенствующая роль процессов гаметогенеза, которые накладывают свой отпечаток на все функции организма. При сохранении общей картины сезонной цикличности роста (неравномерный

рост половозрелых особей и относительно постоянный летний рост неполовозрелых) у пеляди существует большая внутривидовая изменчивость, обеспечивающая более полное использование популяцией вегетационного сезона.

Учитывая тот факт, что в процессе онтогенетического развития характер роста рыб меняется (молодь растет в основном в длину, а энергия, получаемая с пищей половозрелыми особями, в большой степени затрачивается на развитие половых продуктов) использование абсолютных приростов в качестве критерия оценки темпа роста не совсем верно. Более удачным [Мина, Клевезаль, 1976] при исследованиях роста оказывается применение относительных количественных показателей, таких как удельная скорость роста (C_l), вычисляемая по формуле Шмальгаузена-Броди [Шмальгаузен, 1935]

Эмпирическая зависимость величины удельной скорости роста от возраста пеляди выражается экспоненциальным уравнением (рис. 15):

$$C_l = 0,6351 \cdot e^{-0,238 \cdot t}, \quad (10)$$

а от длины и массы – полиномиальным уравнением (рис. 16, 17).

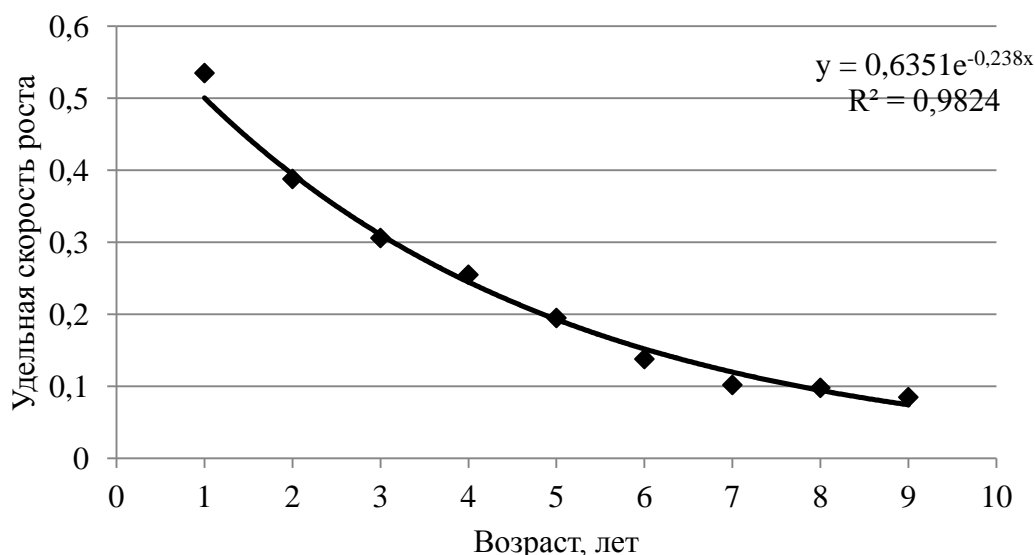


Рисунок 15 – Зависимость удельной скорости роста от возраста

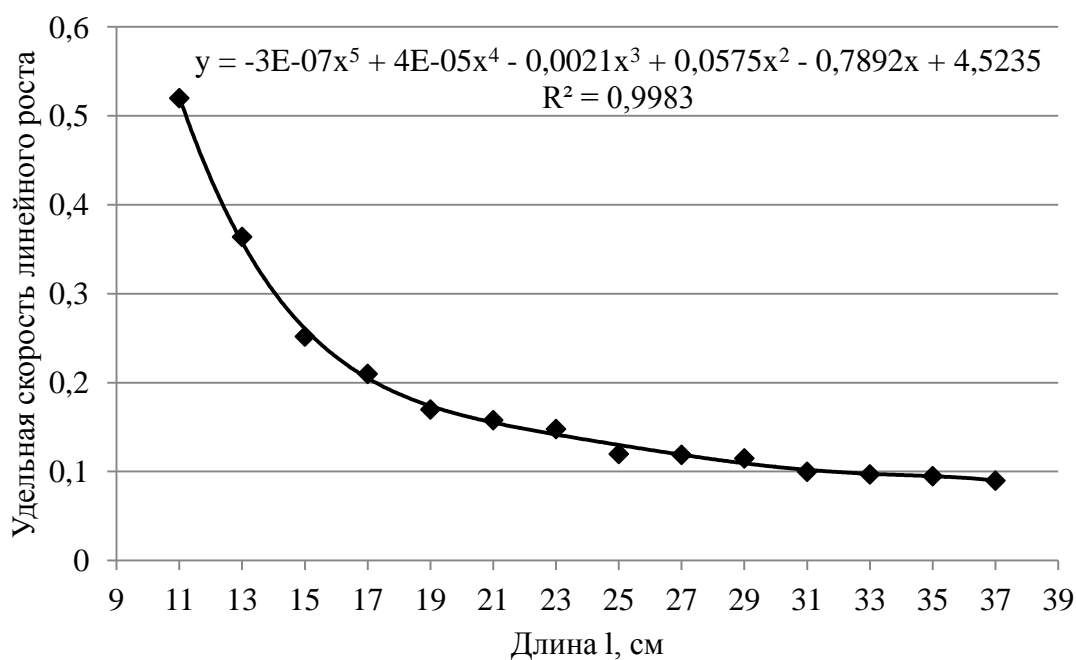


Рисунок 16 – Зависимость удельной скорости линейного роста от длины

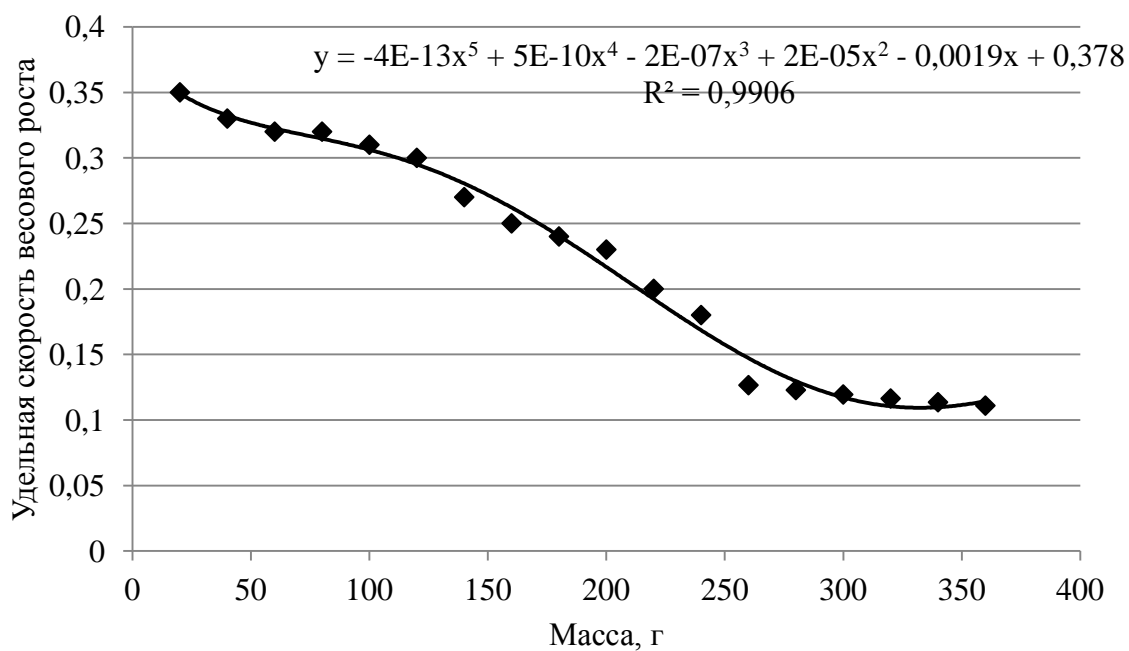


Рисунок 17 – Зависимость удельной скорости весового роста от массы

Приведенные выше данные о росте пеляди хорошо иллюстрируют известное положение об уменьшении линейного и весового роста рыб с увеличением их размеров и возраста [Шмальгаузен, 1935; Васнецов, 1947]. Причем скорость линейного роста в первые годы жизни выше, чем весового.

4.3 Групповой рост пеляди

Все рыбы в онтогенезе последовательно проходят ряд этапов, каждый из которых характеризуется своими особенностями роста [Васнецов, 1953; Дгебуадзе, 2001]. Рост рыбы зависит от условий обитания и определяется следующими факторами: уровнем водности, плотностью популяции и температурой среды. Эти факторы взаимосвязаны и определяют эффективность воспроизводства и обеспеченность пищей.

В данном исследовании наибольшее внимание уделяется рассмотрению роста созревающих и половозрелых рыб (с трех лет и старше). Именно в этом возрасте пелядь начинает облавливаться промыслом. Изучение закономерностей роста этих рыб позволяет подойти к определению возраста и размеров, начиная с которых пелядь должна интенсивно вылавливаться при рациональном использовании ее запасов.

Значительная изменчивость величины прироста в зависимости от условий нагула определяет существенные различия средних размеров пеляди в разные годы. Различия в темпе роста пеляди объясняются влиянием на рост гидрологического режима р. Таз, который определяет продолжительность нагула и величину прироста [Москаленко, 1956; Замятин, 1977; Крохалевский, 1978]. Для изучения темпа роста наибольший интерес представляет определение среднемноголетних размеров по возрастным группам для каждого уровня водности. Для этих целей была проведена выборка данных о длине и массе пеляди за годы наблюдений. Статистическая обработка этих материалов, а также собранных в 2003-2013 гг., позволила получить среднемноголетние размеры пеляди для каждого уровня водности (табл. 18). В категорию низкой водности вошли следующие годы: 2006, 2009, 2012, 2013 гг., средней водности: 2003–2005, 2008, 2010 гг., а высокой водности: 2007, 2011 гг. (см. рис. 5).

Анализ этих данных свидетельствует о том, что в многоводные годы масса пеляди во всех возрастных группах в 1,1–1,5 раза выше, чем в годы средней водности, и в 1,4–1,6 раза больше, чем в маловодные. Различия в длине также достоверны, но выражены в меньшей степени.

Таблица 18 – Средние размеры пеляди в конце периода нагула в годы разной водности (р. Таз п. Надо-Марра, неводные уловы, август-сентябрь)

Уровень водности	Размеры	Возраст, лет						
		2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
Многоводный	длина, см	23,4±0,6	27,6±0,3	29,2±0,3	31,8±0,4	32,4±0,4	32,9±0,7	33,7±0,6
	масса, г	222±25	369±11	429±14	575±12	616±13	633±42	671±13
Средний	длина, см	22,2±0,8	26,6±0,3	27,4±0,3	29,8±0,3	30,4±0,6	31,9±1,0	33,0±0,8
	масса, г	185±18	284±10	317±10	443±14	496±22	528±37	610±61
Маловодный	длина, см	20,9±0,8	24,8±0,3	26,9±0,4	29,0±0,3	29,6±0,3	31,3±1,0	32,3±0,8
	масса, г	129±20	209±8	286±15	370±14	385±14	491±50	529±20

Данные о длине и массе пеляди Обь-Тазовского бассейна, содержащиеся в работах многих авторов [Бурмакин, 1953; Венглинский, 1975; Крохалевский, 1978] свидетельствуют о широком диапазоне изменения ее индивидуальных и средних размеров в отдельные годы. Наши материалы подтверждают правильность такого заключения (табл. 19).

Таблица 19 – Средние размеры тазовской пеляди в различные годы исследований (р. Таз п. Надо-Марра неводные уловы август-сентябрь)

Годы	Промысловая длина (l), см			Масса тела, г		
	диапазон	$x_{cp} \pm m_x$	CV	диапазон	$x_{cp} \pm m_x$	CV
2003	24,1-35,0	29,0±0,2	6,26	224-732	394±9,5	21,84
2004	25,5-34,2	29,7±0,2	5,77	241-683	416±8,2	18,90
2005	25,1-34,0	28,7±0,2	5,31	238-594	405±7,6	18,06
2006	24,0-35,2	29,0±0,2	8,24	220-722	415±8,6	27,32
2007	23,7-32,8	27,5±0,2	6,91	182-570	387±10,2	22,66
2008	22,8-33,0	27,5±0,2	7,49	148-568	322±9,2	26,00
2009	22,1-34,6	27,3±0,2	7,09	161-683	326±9,6	24,45
2010	20,7-35,0	27,4±0,2	10,01	109-680	350±9,2	34,41
2011	20,1-35,6	27,3±0,2	8,02	127-635	335±8,2	27,13
2012	21,8-35,7	28,0±0,2	6,26	115-762	380±10,2	23,42
2013	21,3-36,0	27,3±0,2	8,21	151-818	344±9,7	25,16

Пелядь, как и другие сиговые, относится к рыбам с ярко выраженной сезонностью роста [Дрягин, 1948; Москаленко, 1956; Крохалевский, 1978;

Решетников, 1989]. Интенсивный нагул пеляди в сорах продолжается 1-2 месяца, и за это время происходит основной прирост длины и массы тела. В остальное время потребляемая пища расходуется в основном на поддержание обмена веществ и приросты значительно уменьшаются.

Данные об изменении линейных размеров пеляди за период нагула свидетельствуют о том, что величина прироста подвержена значительной изменчивости и уменьшается с 6 см у трехлеток до 1 см у рыб в возрасте 8+ лет. У одновозрастных рыб величина абсолютного прироста уменьшается с увеличением размеров. Более наглядное представление о возрастных изменениях темпов линейного роста дает показатель относительного прироста [Шмальгаузен, 1935] (табл. 20).

Таблица 20 – Изменение длины пеляди за период нагула, см

Возраст, лет	Уровень водности					
	маловодный		средний		многоводный	
	l_o	l_i	l_o	l_i	l_o	l_i
2+	16,6	20,9	17,2	22,2	17,4	23,4
3+	21,8	24,8	22,6	26,6	22,8	27,6
4+	24,4	26,9	24,5	27,4	25,5	29,2
5+	27,4	29,0	27,6	29,8	29,2	31,8
6+	28,1	29,6	28,8	30,4	29,9	32,4
7+	30,1	31,3	30,4	31,9	30,6	32,9
8+	31,2	32,3	31,6	33,0	31,7	33,7

Примечание: l_o -длина в начале нагула;
 l_i - длина в конце нагула.

Аналитическое выражение роста пеляди по имеющимся у нас данным возможно лишь в приближении, определяемом временным интервалом отбора проб – один год на протяжении жизни поколения. Анализируемые данные сгруппированы по росту отдельно взятой генерации и берутся как среднемноголетние. Таким образом, мы даем характеристики линейного роста в виде условной кривой (функции), которая, в зависимости от интервала времени, взятого для осреднения, может несколько изменяться. Характерно, что наибольший темп роста во всех возрастных группах отмечался в многоводный год, когда пелядь имела наибольшие размеры (рис. 18).

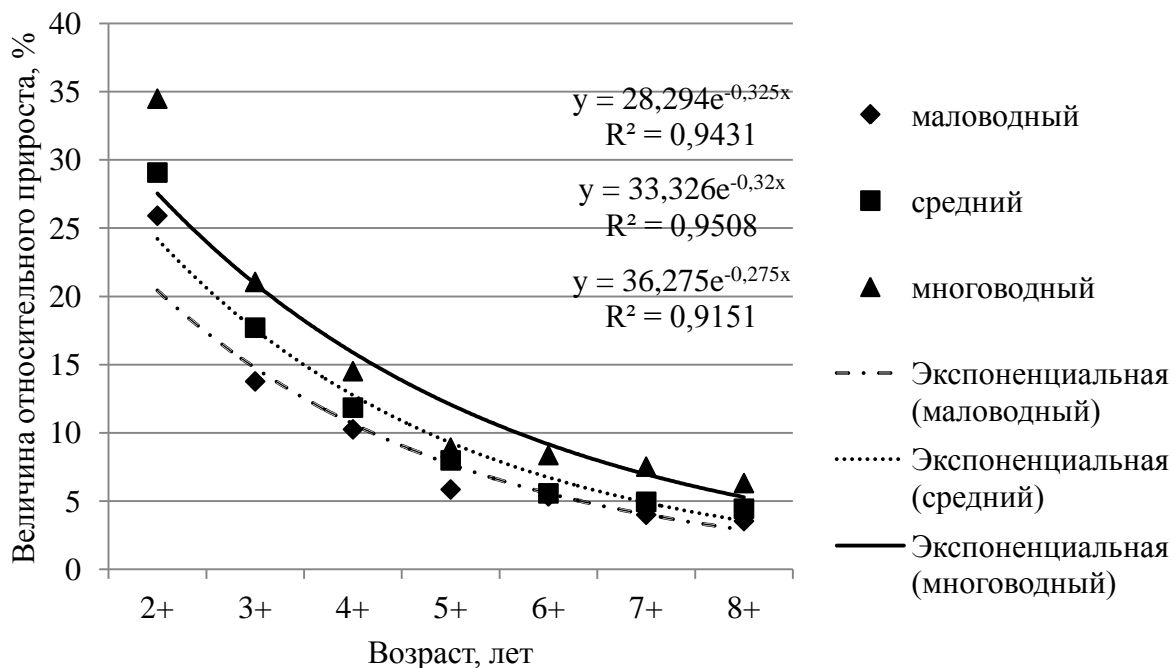


Рисунок 18 – Зависимость относительного прироста промышленной длины тела от возраста пеляди

Полученная эмпирическая зависимость относительного прироста от возраста показывает, что при увеличении возраста в многоводные годы с 2+ до 8+ лет относительный прирост длины пеляди уменьшается с 34,4 до 6,3%, в маловодные годы величина относительных приростов характеризуется гораздо меньшими величинами с 25,9 до 3,5%.

В экспоненциальном уравнении, которое имеет следующий вид:

$$y = a \cdot e^{b \cdot x} \quad (11),$$

величина b – это угловой коэффициент, характеризующий прирост показателя роста (длины или массы) в единицу времени.

Анализ экспоненциального уравнения линейного роста показал, что в многоводный год показатель b в выборках пеляди имел наибольшие значения - 0,275, а в маловодный – наименьшие $b=-0,325$.

Более всего к условиям водности пелядь чувствительна в первые годы жизни, и для ее молоди лучшие условия для роста в длину складываются в годы высокой водности.

Для характеристики темпа весового роста использован показатель удельной скорости роста [Шмальгаузен, 1935] (табл. 21).

Таблица 21 – Изменение массы тела пеляди за период нагула, г

Возраст, лет	маловодный		средний		многоводный	
	W_o	W_i	W_o	W_i	W_o	W_i
2+	120	129	139	185	173	222
3+	188	209	219	284	298	369
4+	227	286	286	317	360	429
5+	327	370	355	443	415	575
6+	343	385	370	496	492	616
7+	462	491	475	528	558	633
8+	500	529	526	610	632	671

Примечание: w_o - масса в начале нагула;
 w_i - масса в конце нагула.

Результаты свидетельствуют о закономерности уменьшения величины удельной скорости с увеличением возраста (рис. 19). Снижение весового роста у рыб старших возрастов объясняется тем, что у пеляди, как и у других рыб, с возрастом увеличиваются траты энергии на обмен и продуцирование половых продуктов, т.е. уменьшается эффективность использования пищи на рост. Наибольшие приросты массы тела у пеляди отмечены в возрасте ее массового полового созревания, после чего весовые приросты снижаются. В благоприятные годы, где продолжительность нагула в сорах максимальна, удельная скорость роста имеет наибольшие значения.

Удельная скорость роста одноразмерных и одновозрастных особей изменялась в довольно узком диапазоне, что позволяет объединить выборки разных лет и подвергнуть их регрессионному анализу. В результате установлено, что зависимость удельной скорости роста массы тела (C_w) от возраста наиболее точно описывается уравнениями (рис. 19):

$$C_w = -0,0204 \cdot t + 0,201 \text{ – для маловодных лет} \quad (12);$$

$$C_w = -0,0163 \cdot t + 0,2078 \text{ – для среднего уровня водности} \quad (13);$$

$$C_w = -0,0155 \cdot t + 0,2734 \text{ – для многоводных лет} \quad (14).$$

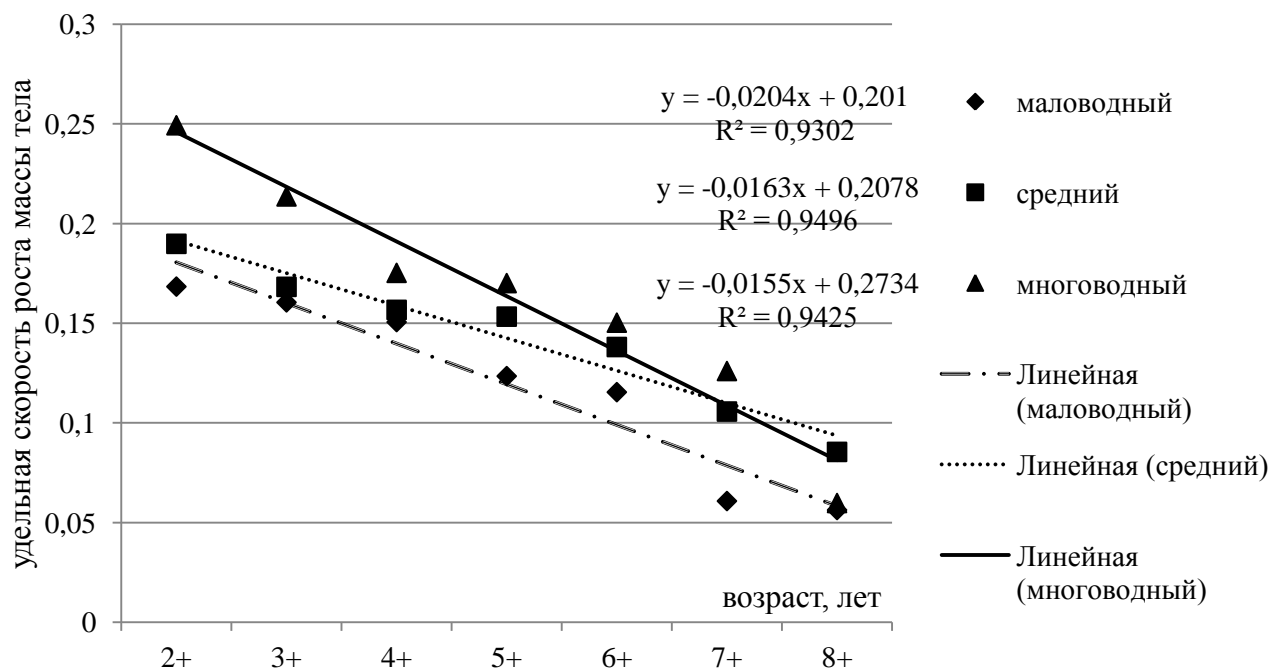


Рисунок 19 – Зависимость удельной скорости весового роста пеляди от возраста

Установленные различия темпа роста пеляди в годы различной водности можно понять, проанализировав особенности характера ее питания в период нагула и нерестовой миграции.

Результаты визуальной оценки эффективности питания по степени жирности, а также коэффициенты упитанности по Фультону и Кларк показали, что у самок в период нерестовой миграции в анализируемые годы эффективность питания была ниже, чем у самцов. Как известно, у самок в преднерестовый период значительно выше энергетические затраты на формирование половых продуктов, поэтому жирность меньше, чем у самцов. В целом по популяции максимальные показатели, как интенсивности, так и эффективности питания, наблюдались в многоводные годы с длительным периодом сорового нагула (табл. 22).

Таблица 22 – Средняя степень наполнения желудочно-кишечного тракта, жирности и упитанности отдельных групп пеляди

Пол	Год	Жирность	Упитанность	
			Ккл	Кф
Самцы	маловодный	1,50±0,05	1,20±0,01	1,36±0,02
	средний	1,86±0,07	1,35±0,01	1,52±0,03
	многоводный	2,00±0,06	1,38±0,01	1,59±0,01
Самки	маловодный	1,18±0,05	1,25±0,01	1,48±0,02
	средний	1,20±0,06	1,37±0,04	1,60±0,05
	многоводный	1,80±0,07	1,48±0,04	1,68±0,02
Все рыбы	маловодный	1,37±0,04	1,22±0,01	1,41±0,01
	средний	1,59±0,06	1,37±0,02	1,55±0,03
	многоводный	1,90±0,05	1,40±0,02	1,62±0,01

Между массой и длиной пеляди существует известная степенная связь:

$$W=a \cdot L^b, \text{ где} \quad (15)$$

W – масса рыб;

L – длина рыб;

a и b – коэффициенты уравнения.

Рассчитанные значения параметров степенного уравнения для пеляди Тазовского бассейна в годы разной водности представлены в таблице 23.

Таблица 23 – Коэффициенты уравнения регрессии $W=a \cdot L^b$ для пеляди в годы разной водности

Год	Пол	Коэффициент		Количество
		a	b	
Многоводный	оба пола	0,004	3,405	280
	самки	0,004	3,436	175
	самцы	0,003	3,348	105
Средневодный	оба пола	0,004	3,389	320
	самки	0,003	3,436	128
	самцы	0,008	3,150	192
Маловодный	оба пола	0,008	3,193	230
	самки	0,017	3,041	80
	самцы	0,013	2,967	150

Возрастные изменения массы пеляди (рис. 20) и наличие степенной связи с длиной тела свидетельствуют, что скорость весового роста ниже линейного. Особенно интенсивно она растет в первые годы жизни (см. рис. 19), что

соответствует возрасту массового полового созревания рыб. Как правило, самцы в первые годы жизни растут более интенсивно, но затем, главным образом после 3 лет, положение меняется на противоположное. В это время у самок начинают отмечаться значительные приросты массы тела.

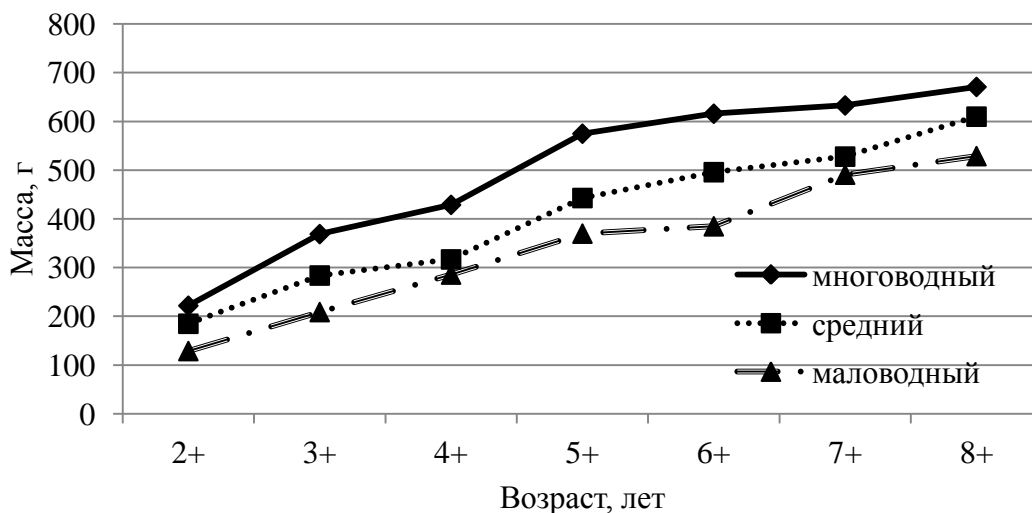


Рисунок 20 – Рост массы тела тазовской пеляди по усредненным данным

Весовой рост пеляди в отличие от линейного является более показательным при выяснении присущих популяций закономерностей. Масса рыб в большей мере зависит от физиологического состояния особей, обеспеченности пищей и других внешних факторов. В этом отношении особый интерес представляют полученные результаты по различиям роста самцов и самок в объединенной выборке за весь период исследований. Данные различия находятся во взаимосвязи со сроками полового созревания и в последующем определяют возраст максимальной продуктивности особей в популяции. Самцы как более ранее созревающие рыбы имеют опережение во времени в достижении основных функциональных свойств организма. В первые годы жизни интенсивность их весового роста выше, чем у самок, но с наступлением половой зрелости потенция в росте заметно снижается (рис. 21).

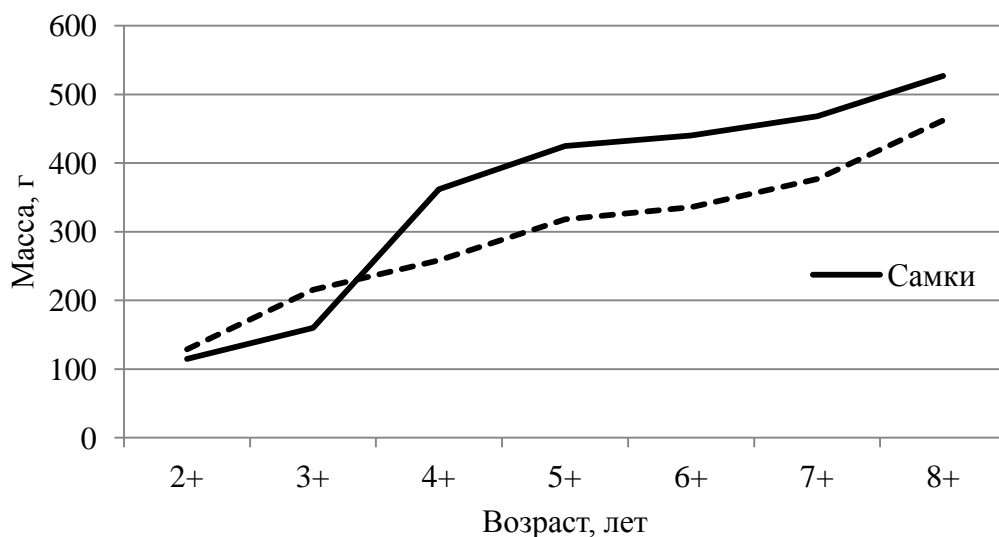


Рисунок 21 – Рост массы тела тазовской пеляди в зависимости от пола

Установленные по массе различия в росте самцов и самок имеют глубокий биологический смысл существования популяции. Прежде всего, они характеризуют физиологические особенности разнополых особей и направлены на увеличение размеров и продолжительности жизни самок [Мина, Клевезаль, 1976].

Методическим вопросам описания роста рыб с помощью уравнений посвящена обширная литература [Бивертон, Холт, 1969; Рикер, 1979; Князев, 2004].

Наиболее точно линейный рост описывается уравнением [Берталанфи, 1964], представляющим рост как результат двух процессов – анаболизма и катаболизма.

$$L_t = L_{\infty} \cdot [1 - e^{-k(t-t_0)}], \text{ где} \quad (16)$$

L_t – длина рыбы в возрасте t , см;

t_0 – теоретическое значение возраста, при котором длина равнялась бы нулю, если бы рост в течение всей жизни соответствовал данной зависимости, лет;

k – константа катаболизма;

L_{∞} – теоретическая предельная длина рыбы, см.

Параметры уравнения Берталанфи были получены методом Форда-Уолфорда. В качестве исходных данных использовались показатели длины и массы пеляди в годы разной водности. Результаты вычислений представлены в таблице 24.

С улучшением условий нагула пеляди увеличиваются ее предельные размеры, и уменьшается значение коэффициента k . Г. Г. Винберг [1966] показал, что величина коэффициента k связана с интенсивностью обменных процессов. В этом плане наибольшее значение k в маловодные годы свидетельствует о возрастающих тратах энергии на поддержание обменных процессов, что, очевидно, связано с худшей обеспеченностью пищей.

Параметры уравнения роста Берталанфи позволяют подойти к определению теоретического предельного возраста, до которого стремятся дожить особи данного вида. Практически рыбы никогда не достигают предельных размеров, а лишь асимптотически приближаются к ним. Результаты расчетов показали, что предельный возраст пеляди в маловодные годы составляет 12,2 лет, в годы средней водности – 16,4, а в многоводные годы – 19,1 лет. Величина теоретического предельного возраста в годы разной водности обратно пропорциональна константе катаболизма k , характеризующей интенсивность обменных процессов. Полученные данные хорошо согласуются с известным теоретическим положением о сокращении продолжительности жизни с увеличением интенсивности обменных процессов.

Поскольку в жизни каждого поколения пеляди будут присутствовать годы разной водности (разные экологические условия нагула), то имеет смысл определения для всех уровней водности, средних значений параметров уравнения роста Берталанфи (табл. 24). Эти значения могут быть использованы при составлении продукционной модели промыслового запаса.

Интересен, на наш взгляд, сравнительный анализ роста тазовской пеляди с обской популяцией по данным В. Р. Крохалева [1979]. Сравнительный анализ параметров уравнения роста для двух популяций показывает преимущества в росте у обской пеляди на всех уровнях водности (табл. 24). Продолжительность

залития поймы р. Оби в годы разной водности составляет от 2 до 3 месяцев, напротив, продолжительность нагула тазовской пеляди составляет от 1 до 2 месяцев, что и объясняет меньшие средние размеры их прироста и, как следствие, расчетные величины параметров уравнения роста тазовской пеляди.

Таблица 24 – Размерные характеристики обской и тазовской популяции пеляди

Уровень водности	t_0 , лет	L_{∞} , см	k	t_{∞}
Обской бассейн Крохалевский [1981]				
Маловодный	-2,10	42,6	0,178	14,7
Средний	-3,55	44,5	0,151	16,3
Многоводный	-5,20	48,4	0,117	20,4
Тазовский бассейн				
Маловодный	-1,90	39,5	0,191	12,2
Средний	-3,17	42,1	0,164	16,4
Многоводный	-4,72	45,4	0,122	19,1
Для всех лет	-3,09	42,3	0,157	15,6

Исследования изменчивости роста пеляди и индивидуальной, и групповой имеют большое значение для установления путей формирования биологической продуктивности Тазовского бассейна, так как каждая водная экосистема имеет определенную продукционную емкость для рыб. Общая ихтиомасса при этом может создаваться либо за счет роста численности популяции, либо за счет увеличения приростов рыб.

Влияние рассмотренных факторов определяет продолжительность нагула, величину рациона и, как следствие, величину прироста и средние размеры. В результате, при рациональной организации промысла, когда из водоема ежегодно будет изыматься оптимальный улов, величина улова неизбежно будет колебаться в широком диапазоне.

Таким образом, индивидуальный и групповой рост тазовской пеляди подвержен значительной изменчивости и зависит от продолжительности нагула, который определяется уровнем водности. Уровень водности определяет и теоретические значения предельной длины тела и предельного возраста. Эти показатели можно использовать при построении продукционной модели популяции при прогнозировании уловов пеляди в Тазовском бассейне.

5 ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ, ПЛОДОВИТОСТЬ И ВОСПРОИЗВОДСТВО ПЕЛЯДИ

Познание закономерностей размножения рыб является основой для решения многих вопросов, связанных с динамикой численности промысловых видов. Для количественной оценки воспроизводства популяции наряду с данными о плодовитости самок необходимо иметь сведения о темпе их полового созревания и периодичности нереста. Решение этих вопросов крайне важно и для определения возраста начала промысловой эксплуатации популяции. Именно в этом плане и будут рассмотрены вопросы размножения пеляди.

5.1 Половое созревание и периодичность нереста

По половому созреванию пеляди и периодичности ее нереста имеется большое количество публикаций. Наиболее подробно эти вопросы применительно к пеляди Обского бассейна рассмотрены в работах Крохалевского В. Р. [1983] и Селюкова А. Г. [1986]. В частности было установлено, что пелядь Обь-Тазовского бассейна в массе своей созревает на 3-4 году жизни и нерестится не ежегодно. Средняя длина тела у впервые созревающих рыб составляет 25-26 см.

Темп полового созревания в значительной степени является видовым свойством, но может изменяться в зависимости от экологических условий. Учитывая, что тазовская пелядь в сравнении с обской характеризуется худшими условиями нагула и более низким темпом роста, можно предполагать, что ее массовое половое созревание происходит на один год позднее.

Действительно, по результатам биологического анализа можно заключить, что половое созревание пеляди начинается на третьем году жизни. В возрасте 2+ встречаются единичные половозрелые особи, преимущественно самцы. В возрасте 5 лет пелядь в массе своей уже половозрела (табл. 25). Данная таблица составлена по результатам биологического анализа из неводных уловов нерестового стада. Аналогичные данные приводит и И.В. Князев [1991, 2004], который указывает, что средний возраст массового полового созревания у тазовской пеляди составляет 4,6 лет.

Таблица 25 – Распределение половозрелых особей пеляди (%) по результатам биологического анализа

Возраст, лет	Самки	Самцы	Оба пола
2+	0,0	10,0	10,0
3+	58,1	78,6	72,6
4+	89,5	90,4	90,2
5+	93,6	94,2	94,0
6+	100,0	97,8	99,5
7+	100,0	100,0	100,0

Таким образом, учитывая, что половое созревание пеляди изучено достаточно хорошо, наибольшее внимание в диссертационной работе уделено изучению абсолютной и относительной плодовитости и их изменчивости в зависимости от экологических условий.

5.2 Абсолютная плодовитость

Плодовитость пеляди бассейна р. Таз к настоящему времени изучена слабо. В ряде работ приводятся крайние и средние значения индивидуальной плодовитости за отдельные годы [Бурмакин, 1953; Москаленко, 1958], сведения об изменении абсолютной индивидуальной плодовитости в зависимости от возраста и размеров самок, иногда – за ряд лет [Матюхин, 1966], и некоторые другие данные. Это дает возможность лишь приблизительно судить о состоянии нерестового стада и изменчивости плодовитости. Поэтому в нашей работе особое внимание было уделено выявлению зависимости абсолютной и относительной плодовитости пеляди от ее размеров, возраста и от экологических условий.

За годы наблюдений АИП пеляди варьировалась в пределах от 12,0 до 76,5 тыс. икринок, т. е. у отдельных самок она различалась более чем в 5 раз (табл. 26). Наибольшие значения АИП имела в многоводные годы.

Таблица 26 –Возрастные изменения плодовитости пеляди р. Таз, тыс. икринок

Возраст	Год						
	многоводный		маловодный		средневодный		
	2002	2001	2006	2013	2003	2004	2010
5+	39,5±6,8	43,0±2,9	21,9±2,4		26,0±2,5	27,2±7,1	25,4±6,1
6+	39,3±2,2	40,4±8,8	22,4±2,5	28,7±1,9	33,3±2,2	34,8±6,4	37,2±2,3
7+	41,9±8,8	49,3±5,1	29,8±3,5	30,2±2,5	39,1±5,7	40,3±3,1	36,5±6,3
8+		48,9±4,2	32,2±3,0	31,9±4,2	43,6±3,4	46,0±8,1	47,0±4,1
Для всех рыб	39,8±2,1	43,5±2,6	23,8±2,5	30,3±1,8	35,7±2,8	37,2±4,2	39,8±3,7
Число особей	60	56	64	60	62	58	60

Подобными исследованиями [Никольский, 1974; Спановская, Григораш, 1976] установлено, что наиболее информативна связь абсолютной плодовитости рыб с их возрастом и ростом. Она может быть использована для оценки различных показателей плодовитости, воспроизводства популяции, межпопуляционных различий, влияния факторов среды на воспроизводство рыб.

Проведенный анализ (см. табл. 26) показал общую для большинства рыб тенденцию – увеличение плодовитости с возрастом. Величина АИП пеляди зависит не столько от возраста самок, сколько от размеров, которых они достигли в данных экологических условиях. Так, наиболее благоприятные условия нагула в 2001 г. определили самую высокую плодовитость. В маловодном 2006 г. плодовитость пеляди была наименьшей. При анализе изменения АИП в зависимости от массы самок обычно используют линейное уравнение типа $y = a + bx$ [Анохина, 1969; Крохалевский, 1980]. По нашим данным, связь плодовитости с массой тела характеризуется высокими и достоверными значениями коэффициентов корреляции, поэтому при анализе зависимости изменения плодовитости от массы также были использованы линейные уравнения (табл. 27).

Рассчитанные коэффициенты регрессии показывают, что нарастание АИП с увеличением массы в разные годы происходит неодинаково. Например, при увеличении массы самок на 100 г в многоводном 2001 г. абсолютная плодовитость пеляди возрастала на 11,74 тыс. икринок, а в маловодном 2006 г. –

на 5,18 тыс. икринок. Кроме того, данные уравнения позволяют сравнивать плодовитость одноразмерных рыб в разные годы.

Таблица 27 – Коэффициенты корреляции и уравнения регрессии зависимости абсолютной плодовитости (тыс. икр.) от массы самок, г

Год	Число, экз.	$r \pm m_r$	Уравнение регрессии
2001	56	$0,732 \pm 0,160$	$АП = 0,070 \cdot W + 12,92$
2002	60	$0,753 \pm 0,097$	$АП = 0,062 \cdot W + 1,80$
2003	62	$0,787 \pm 0,093$	$АП = 0,096 \cdot W - 10,18$
2004	58	$0,714 \pm 0,119$	$АП = 0,069 \cdot W + 1,83$
2006	64	$0,682 \pm 0,101$	$АП = 0,110 \cdot W - 13,16$
2010	60	$0,732 \pm 0,167$	$АП = 0,078 \cdot W + 10,64$
2013	60	$0,750 \pm 0,090$	$АП = 0,062 \cdot W + 3,15$
За все годы	420	$0,768 \pm 0,063$	$АП = 0,070 \cdot W + 0,194$

Определенный интерес представляет выражение среднемноголетней зависимости плодовитости от массы тела, имеющее вид:

$$АИП = 0,070 \cdot W + 0,194 \quad (17).$$

Сравнение вычисленных по нему значений АИП с фактическими величинами плодовитости в классах массы показывает, что данное уравнение достаточно точно отражает существующую зависимость плодовитости от массы пеляди (табл. 28). Относительное отклонение в большинстве размерных классов сопоставимо с методической ошибкой, возникающей при определении АИП весовым методом, которая может достигать 10-15% [Брылиньска, Брылиньски, 1974]. Поэтому данное уравнение можно использовать как рабочее при оценке воспроизводительной способности популяции.

Связь плодовитости рыб с длиной тела не является линейной. На этот факт одним из первых указал Райт [Raitt, 1933], предложивший уравнение – $АИП = 0,2032 \cdot L^{3,83}$ для определения абсолютной плодовитости пикши по ее длине. П. А. Дрягин [1952] и Л. Е. Анохина [1969] также отмечали, что зависимость плодовитости от длины должна выражаться степенной функцией.

Таблица 28 – Среднемноголетняя зависимость абсолютной плодовитости от массы пеляди и значения АИП по уравнению регрессии

Масса тела	Число, экз.	АИП, тыс. икринок		Отклонение в % к фактической АП
		фактическая	по линейному уравнению	
301-400	23	25,16±4,39	24,16	3,97
401-500	86	30,47±1,67	32,05	4,92
501-600	127	42,01 ±1,93	40,17	4,37
601-700	110	43,97±2,90	46,13	4,91
701-800	62	54,62±3,82	51,00	6,62
901-1000	12	60,85±6,13	67,42	10,79

По полученным данным, изменение плодовитости с увеличением длины пеляди описывается уравнением:

$$\text{АИП} = -0,02 \cdot L^3 + 2,21 \cdot L^2 - 61,183 \cdot L + 557,83 \quad (18).$$

Сравнение вычисленных по нему значений АИП с фактическими данными показало, что это уравнение достаточно точно описывает изменение плодовитости с увеличением длины пеляди (табл. 29). Теоретические значения АИП в большинстве размерных классов незначительно отличаются от фактических, и лишь в одном случае отклонение составило больше 10%, т. е. это уравнение также может быть использовано для теоретического определения плодовитости пеляди.

Анализ изменения плодовитости пеляди в зависимости от величины коэффициента упитанности по Кларк показал, что связь между этими показателями характеризуется низкими значениями коэффициентов корреляции и низким уровнем достоверности. Однако это еще не означает, что плодовитость и упитанность пеляди не связаны между собой, возможно, в данном случае связь не является линейной.

Таким образом, анализ изменения абсолютной плодовитости показал, что у пеляди величина АИП в первую очередь зависит от массы самок. Связь плодовитости с длиной также достаточно велика. Наиболее слабая зависимость АИП от возраста рыб.

Таблица 29 – Сравнение результатов определения абсолютной плодовитости по уравнению (18) с фактическими данными

Длина тела, см	Число, экз.	АИП, тыс. икринок		Отклонение в % к фактической АИП
		фактическая	по уравнению параболы	
25-25,9	6	16,43±0,23	19,02	15,76
26-26,9	15	23,41±3,18	21,72	7,21
27-27,9	26	23,52±2,62	24,62	4,67
28-28,9	58	27,24±2,43	28,75	5,54
29-29,9	44	32,18±2,17	31,52	2,05
30-30,9	55	36,42±2,53	35,23	3,26
31-31,9	85	40,55±1,11	38,84	4,21
32-32,9	55	40,28±2,14	42,36	5,16
33-33,9	50	44,16±3,05	45,65	3,37
34-34,9	20	47,13±2,16	48,59	3,09
35-35,9	6	49,04±1,05	51,06	4,11

5.3 Относительная и популяционная плодовитость

Относительная плодовитость (ОП) у обследованных самок изменялась в пределах от 35,0 до 184,3 шт./г и была подвержена значительному непостоянству у рыб одинакового размера и возраста. Анализ изменения ОП за годы наблюдений показал, что установить единую зависимость её от длины не представляется возможным, однако прослеживается закономерное увеличение ОП в зависимости от условий нагула. В 2002 г. при увеличении длины с 27 до 34 см ОП пеляди возросла в 1,6 раза (табл. 30). Связь ОП с длиной хотя и достоверна, но весьма слаба ($r=0,41\pm 0,18$). Некоторое увеличение относительной плодовитости с увеличением длины пеляди отмечалось в 2013 г., однако наибольшие значения ОП были у рыб средних размеров. В остальные годы изменения ОП в зависимости от длины находились в пределах случайных колебаний.

Таблица 30 – Относительная плодовитость пеляди р. Таз в зависимости от длины самок

Промысловая длина, см	Год						
	многоводный		маловодный		Средневодный		
	2002	2001	2006	2013	2003	2004	2010
25,0-25,9	-	-	-	42,7±9,6	55,0±3,5	-	-
26,0-26,9	-	-	-	39,2±5,7	64,3±2,1	66,9±8,8	60,2±7,7
27,0-27,9	62,9±3,2	-	52,4±10,0	37,5±3,7	67,8±2,7	69,8±2,5	68,9±6,2
28,0-28,9	79,4±6,3	125,1±17,2	49,6±4,2	59,6±7,4	56,2±1,8	83,8±7,5	79,7±6,0
29,0-29,9	69,5±7,0	87,1±11,7	49,2±2,1	72,8±7,1	63,1±5,3	77,6±5,4	72,4±7,8
30,0-30,9	95,5±11,8	113,0±4,5	55,7±3,2	79,5±3,1	72,9±5,4	76,7±10,6	88,2±7,9
31,0-31,9	74,3±5,3	107,2±14,5	60,2±6,2	77,4±5,3	72,3±5,8	88,3±11,8	78,0±8,1
32,0-32,9	75,2±5,1	107,6±10,3	61,8±3,9	69,3±6,0	72,0±12,4	68,0±3,2	79,2±2,1
33,0-33,9	83,2±6,7	106,2±6,3	63,5±9,8	68,2±1,8	82,7±6,7	76,8±4,7	82,9±6,2
34,0-34,9	79,4±3,6	107,6±14,0	-	-	-	84,4±5,4	63,4±2,8
Для всех рыб	84,1±3,0	109,0±6,0	54,0±2,8	71,0±3,0	72,6±3,9	77,9±4,2	75,8±2,5
Число экз.	60	56	64	60	62	58	60

Значения относительной плодовитости у одноразмерных рыб изменялись в широких пределах, а их средние величины достоверно различались в разные годы. Во всех размерных группах ОП была наибольшей в многоводный 2001 г., а в остальные годы величина ОП изменялась в соответствии с условиями нагула и была наименьшей в маловодном 2006 г. Это означает, что при неблагоприятных условиях нагула замедляется не только темп роста рыб, но и формирование плодовитости. В многоводные же годы увеличивается и репродукционная способность популяции.

Достоверной связи относительной плодовитости с массой тела самок не установлено ($r=0,19\pm 0,05$). Между относительной плодовитостью и упитанностью по Кларк достоверной связи также не выявлено.

Картина возрастных изменений величины ОП столь же неоднозначна (табл. 31). В 2010 г. у рыб разного возраста относительная плодовитость была практически одинаковой, а в остальные годы изменения находились в пределах случайных колебаний.

При ухудшении условий нагула уменьшается не только абсолютная, но и относительная плодовитость пеляди. Последнее является результатом того, что

абсолютная плодовитость снижается в большей степени, чем средняя масса самок, т. е. снижается уровень генеративного обмена.

Таблица 31 – Возрастные изменения относительной плодовитости пеляди р. Таз, икринок на 1 г

Возраст	Год						
	многоводный		маловодный		средневодный		
	2002	2001	2006	2013	2003	2004	2010
5+	78,6±6,4	110,3±8,0	63,5±3,5	62,8±6,4	68,1±3,1	76,0±22,3	
6+	77,9±6,0	117,8±15,5	76,0±4,0	79,1±5,7	78,6±6,4	69,6±9,6	64,1±4,2
7+	66,7±8,2	94,2±7,2	65,9±4,5	79,3±6,9	77,9±6,0	72,3±5,9	74,6±3,4
8+	92,1±3,5	103,4±9,4	71,5±6,4	69,3±7,2	76,7±5,2	82,9±7,3	70,7±2,5
Число, экз.	60	56	64	60	62	58	60

Очевидно, основным фактом, определяющим величину относительной плодовитости, является продолжительность нагула пеляди в сорах в год нереста. В 2001 г. при наилучших условиях нагула относительная и абсолютная плодовитость у одноразмерных рыб была наибольшей, а в маловодном 2006 г. – наименьшей (рис. 22). Аналогичные изменения плодовитости при значительном улучшении условий нагула отмечались и у других рыб [Спановская, Григоращ, 1976; Крохалевский, 1980; Изюмов и др., 1986; Воскобойников, 2003].

Исходя из вышеизложенного, можно заключить, что тазовская пелядь характеризуется широким диапазоном изменчивости абсолютной и относительной плодовитости. На изменения условий нагула популяции пелядь реагирует уменьшением или увеличением генеративного обмена. При благоприятных условиях это обеспечивает максимум воспроизводства, при ухудшении условий – количество продуцируемой икры резко снижается. Это следует рассматривать как адаптацию популяции к изменчивым экологическим условиям.

Приведенные выше сведения о плодовитости пеляди могут быть использованы для определения популяционной плодовитости пеляди, для конкретного года наблюдений, исходя из численности нерестового стада и плодовитости в отдельных возрастных группах.

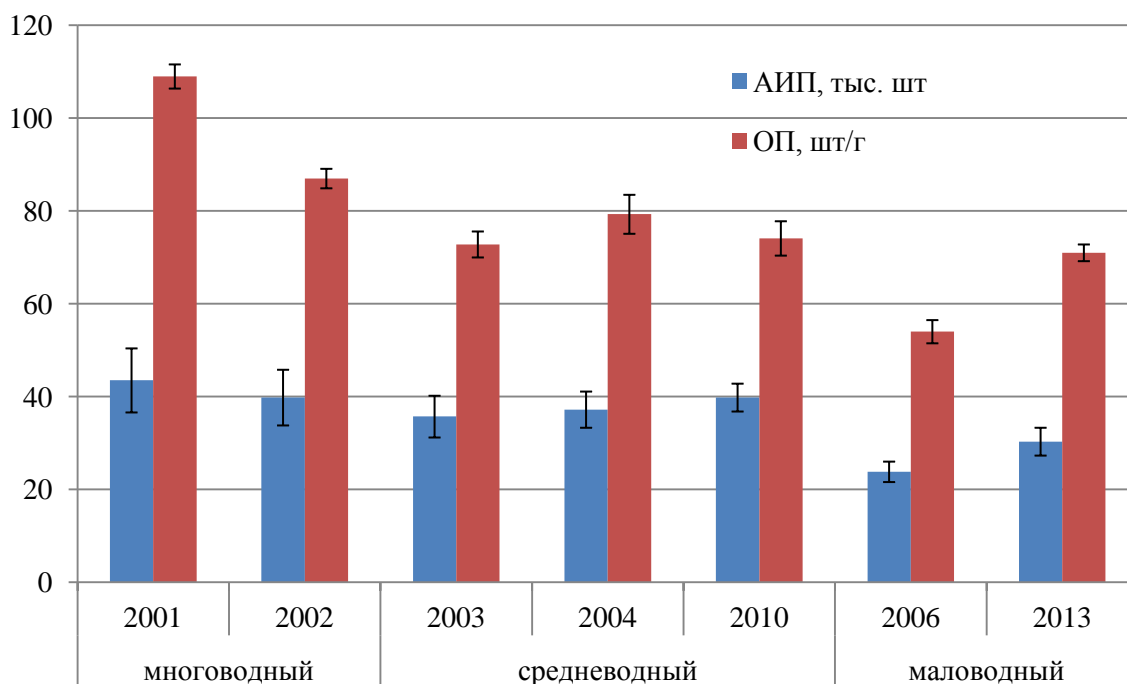


Рисунок 22 – Изменение параметров плодовитости в зависимости от условий нагула

Для оценки воспроизводительной способности популяции используется показатель абсолютной популяционной плодовитости, под которым понимается общее число икринок, продуцируемое популяцией за один нерестовый сезон [Анохина, 1969]. Как правило, определение общей численности нерестовой популяции возможно лишь в первом приближении, поэтому для сравнительной оценки фонда отложенной икры и эффективности нереста предлагается использовать относительную популяционную плодовитость (ОПП) [Никольский, 1960]. Она вычисляется с учётом средней плодовитости для каждой возрастной группы, количества половозрелых рыб в данном возрасте и соотношения полов в нерестовом стаде. Такие расчёты обычно приводятся для 1000 рыб и характеризуют относительную воспроизводительную способность нерестового стада. Подобного рода расчеты были проведены при определении ОПП пеляди тазовского бассейна (табл. 32).

Таблица 32 – Относительная популяционная плодовитость производителей пеляди в нерестовом стаде, млн шт. на 1000 рыб

Возраст	Год						
	многоводный		маловодный		средневодный		
	2002	2001	2006	2013	2003	2004	2010
5+	12,38	7,73	6,82	6,86	9,95	6,06	8,46
6+	4,82	4,11	2,31	0,82	3,46	3,98	1,00
7+	1,30	1,13	0,58	0,57	0,95	0,43	0,55
8+	0,06	0,10	0,16	0,00	0,34	0,28	0,71
Всего	18,56	13,07	9,86	8,26	14,69	10,74	10,72
Ср. по водности	15,81		9,06		12,05		

Относительная популяционная плодовитость пеляди (в расчёте на 1000 рыб) за период исследований изменялась в пределах от 8,26 до 18,56 млн икринок, что объясняется изменениями численности рыб в каждой возрастной группе и абсолютной плодовитостью, величина которой зависит от условий нагула. Так, например, только в результате различий в маловодные и многоводные годы величина ОПП изменяется в 2,2 раза.

Колебания плодовитости популяции представляют собой важное приспособление, регулирующее интенсивность воспроизводства в меняющихся условиях существования и направленное на приведение численности популяции в соответствие с её обеспеченностью пищей.

5.4 Воспроизводство пеляди

Исходя из опыта предшествующих исследований по другим сиговым видам рыб, урожайность поколений тесно связана с численностью родительского стада и с гидрологическим режимом реки [Замятин, Слепокуров, 1971; Gillet, 1991; Матковский, 2006]. Пелядь не является исключением и ее численность также определяется данными факторами [Крохалевский, 1980; Богданов, Агафонов, 2001; Госькова, Гаврилов, 2007]. Поэтому определенный интерес представляет сравнительный анализ условий воспроизводства по степени их благоприятности. Сводные результаты расчетов количественных оценок отдельных поколений представлены в таблице 33.

Таблица 33 – Численность четырехлетних особей и среднегодовой уровень воды по створу Таз-Тазовский

Уровень водности	Промысловая численность, тыс.экз.
Многоводный	$\frac{1985,2-6251,0}{3723,1}$
Средний	$\frac{691,6-7090,1}{3550,0}$
Маловодный	$\frac{906,9-6113,0}{2899,6}$

Как видим, численность отдельных поколений в годы с разными условиями воспроизводства существенно различается, хотя диапазоны варьирования во всех случаях в значительной мере перекрываются. Поэтому появление различных по степени урожайности поколений должно рассматриваться в совокупности различных условий: количество производителей, выживаемость икры и молоди. Взаимовлияние рассматриваемых факторов достаточно наглядно иллюстрируется в системе индексов (рис. 23), где каждое фактическое значение показателя соотнесено к его средней величине.

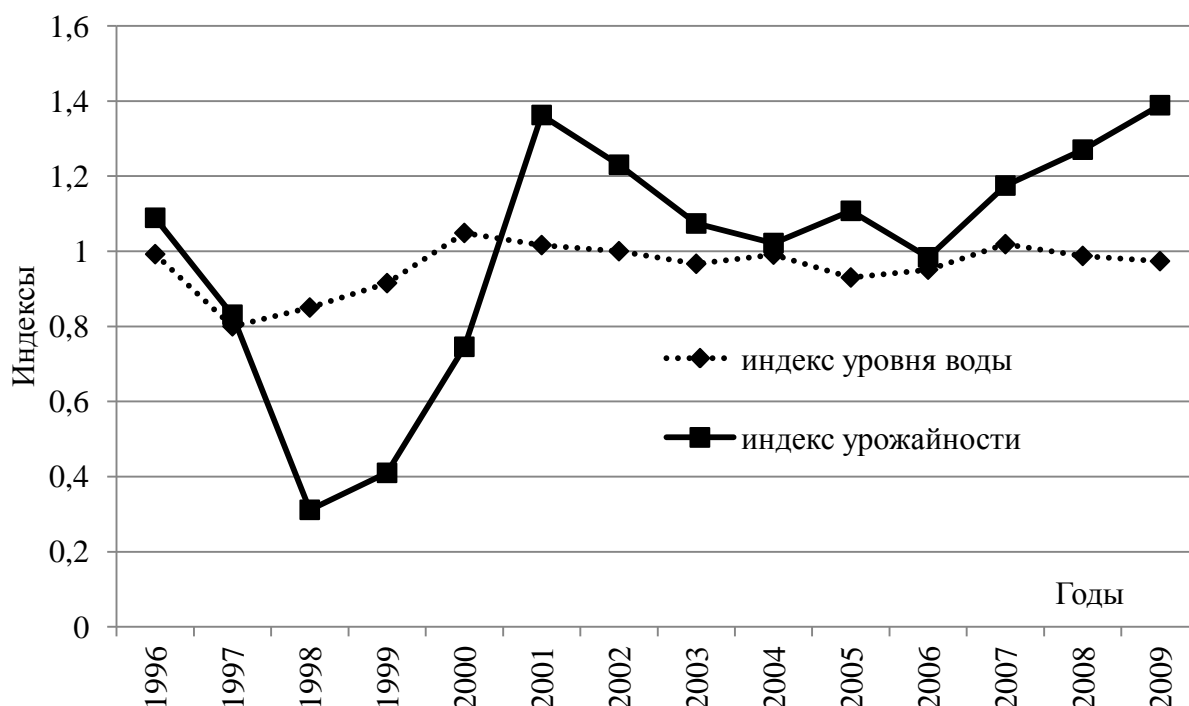


Рисунок 23 – Динамика индексов уровня воды и урожайности поколений

Построенные графические зависимости свидетельствуют, что между пиками водности и урожайности пеляди имеется интервал в 1-2 года. В связи с

этим для уточнения периода, когда гидрологические условия являются определяющим фактором, представляет интерес рассмотрение корреляционной связи между индексами урожайности поколений и индексом уровня водности, взятым с различным временным сдвигом (табл. 34).

Таблица 34 – Коэффициенты корреляции между индексами урожайности поколений и индексом уровня водности

Временной сдвиг уровня воды			
t-1	t	t+1	t+2
0,55±0,03	0,22±0,06	-0,13±0,02	-0,25±0,02

Результаты корреляционного анализа выявили наиболее сильную зависимость, свидетельствующую о том, что урожайность поколений пеляди от водности проявляется за год до нереста. На этот факт обращали внимание [Крохалевский, 1983; Богданов, 2005], связывая это с длительностью процесса трофоплазматического роста ооцитов как результатом формирования будущей плодовитости вида, а также с влиянием водности на физиологическое состояние производителей, способности достижения ими наиболее благоприятных мест размножения и, как следствие, повышение выживаемости икры.

Отмеченные естественные колебания численности обусловлены как потенциальным ресурсом популяции к воспроизводству, так и различными факторами среды, регулирующими этот процесс. В качестве последних выступают условия нагула, нереста, развития и выживания икры, личинок и молоди пеляди. Основными факторами определяющие численность новых поколений пеляди, были выделены такие, как выживаемость молоди и среднегодовой уровень воды. В условиях многолетних флуктуирующих изменений гидрологического режима и особенностей биологии пеляди, связанных с продолжительностью ее жизни и сроками полового созревания, как адаптивный отклик вида на условия его обитания сформировались и закономерные колебания численности.

6 ПРОМЫСЕЛ И ДИНАМИКА ЗАПАСА ПЕЛЯДИ

6.1 Организация промысла и уловы

Для большинства видов рыб промысел является важнейшим лимитирующим фактором, и его воздействие на популяцию не уступает факторам внешней среды [Баранов, 1918, 1925, Никольский, 1965; Тюрин 1963, 1973]. На это неоднократно указывалось при характеристике промысла сиговых рыб в Обском и Тазовском бассейнах и оценке его воздействия на запасы рыб [Москаленко, 1958, 1971; Петкевич, Полымский, Замятин, 1966; Крохалевский, 1977, 1979; Князев 2004; Богданов, 2005]. Поэтому проблема определения оптимальной интенсивности промысла в настоящее время стоит достаточно остро как при определении долговременной стратегии управления рыболовством, так и при прогнозировании ОДУ. Для тазовской пеляди она усложняется еще и тем, что промысловый запас осваивается различными орудиями лова, летом – стрелевыми неводами в р. Таз, а зимой – ставными сетями с ячейей 40-60 мм в Тазовской губе.

В последние годы прослеживается чёткая тенденция увеличения интенсивности промысла и величины улова по обоим районам промысла. Возникает резонный вопрос, насколько допустимо дальнейшее увеличение интенсивности вылова пеляди, и в какой степени современный промысел влияет на запасы? Именно анализу сложившейся ситуации с использованием запасов пеляди и посвящена эта глава. В ней сделана попытка оценить влияние промысла на структуру и величину запаса пеляди и определить оптимальную промысловую нагрузку.

При написании данной главы были использованы следующие материалы:

- сведения о промысловых уловах пеляди, начиная с 1977 г., когда в бассейне Тазовской губы в полной мере стало осуществляться регулирование промысла количеством орудий лова (лимит ставных сетей в Тазовской губе и лимит стрелевых неводов на магистрали р. Таз);

- биологические материалы о размерно-возрастной структуре уловов пеляди на зимнем и летнем промыслах по результатам наблюдений с 1981 г. (Приложение В)

- фондовые материалы ФГУП "Госрыбцентр" о величине уловов и интенсивности промысла.

Учитывая, что промысел пеляди в бассейне Тазовской губы характеризуется высокой селективностью, все расчёты выполнены отдельно для зимнего и летнего промысла. Это связано с тем, что промысловое стадо пеляди, безусловно, единое для всего Тазовского бассейна, распадается на два промысловых запаса. Летний промысловый запас состоит преимущественно из половозрелых рыб, мигрирующих к нерестилищам, и облавливается неводами. Зимний промысловый запас в губе включает всех рыб, в том числе и скатившихся из других рек. Он облавливается селективными орудиями лова (ставными сетями с ячейкой 40-60 мм). Поэтому размерно-возрастной состав летних и зимних уловов в отдельные годы может существенно различаться.

Промысловые участки в Тазовской губе располагаются в районах Халмер-Яхи, бухты Белые Яры и бухты Двух Чумов. Продолжительность лова зависит от сроков наступления ледостава, водности года, направления ветров, развития заморных явлений и организации промысла.

Высокие промысловые уловы сиговых рыб наблюдались в Тазовской губе в начале 60-х и в конце 80-х годов, когда вылов превышал 800 т. Такие показатели были обусловлены как высокой численностью промысловых стад, так и значительной интенсивностью промысла. Ловом занималось до 360 рыбаков, выставивших до 6500 сетей. Нагрузка на одного рыбака в 1961 г. составляла 17-18 сетей при современном нормативе 7-10 сетей. Кроме того, за промысловый период для снижения прилова молоди, превышающего разрешённые 20%, сети переставлялись 3 и более раз. Одновременно, в 60-е годы на состояние запасов сиговых негативное влияние оказала Салехардская база морского лова, в значительных количествах добывавшая летом в Тазовской губе их молодь. Следствием чересчур высокой промысловой нагрузки, вступления в промысел

череды малоурожайных поколений, чрезвычайно неблагоприятного маловодного периода в конце 60-х годов прошлого века явилось резкое падение уловов, ввиду чего в 1969-70 гг. промышленный лов в Тазовской губе был запрещен. Производился только контрольный лов, во время которого выставлялось по 50-100 сетей в районе Халмер-Яхи. Также была закрыта Салехардская база морского лова, установлены запретные зоны в дельтах рек Таз, Пур и южной части Тазовской губы.

Осуществление этих охранных мероприятий способствовало быстрому восстановлению запасов сиговых, что позволило вновь развернуть их полномасштабный зимний промысел с 1977 г., когда было введено комбинированное ограничение промысла по массе улова и количеству выставляемых ставных сетей. При этом, несмотря на отмену ограничений прилова молоди уловы пеляди, сига-пыжьяна и чира в 70-х и до конца 80-х годов прошлого века оставались высокими и относительно стабильными, варьируя, в основном, от чередования поколений с разной урожайностью. Резкое сокращение вылова сиговых официально зарегистрированными рыбодобывающими предприятиями в период с 1990 г. и до 2000-х годов связано с организационными причинами в период установления новых экономических отношений, а также значительным теневым изъятием рыбы, которое не учитывалось статистикой.

Признание Росрыболовством, в соответствии с требованиями Водного кодекса, пресноводной Тазовской губы морским водным объектом, внесло существенные изменения в управление промыслом пеляди. Хотя тазовская пелядь, как речная, так и обитающая зимой в Тазовской губе, составляют единый промысловый запас, управление её промыслом осуществляется различно. Для пеляди реки Таз устанавливается ОДУ, и после издания соответствующего приказа Росрыболовства о распределении ОДУ на квоты, каждый пользователь ВБР получает свою долю квоты вылова. Для пеляди, обитающей в Тазовской губе, вместо величины ОДУ устанавливается рекомендованный объём добычи (ВВ), и каждый пользователь стремится к его скорейшему изъятию, то есть здесь действует так называемая "олимпийская" система управления промыслом. Кроме

того, как в губе, так и в реке, пелядь вылавливается одновременно с другими сиговыми рыбами (чир, сиг-пыжьян), для которых также устанавливаются квоты вылова (в реке) и возможный вылов (в губе). Всё это создаёт определённые проблемы в управлении промыслом пеляди и лишает его тех преимуществ, которые были при ограничении интенсивности промысла количеством орудий лова: неводов – в реке и ставных сетей – в губе.

В настоящее время разрешения на вылов пеляди в отдельные годы получают до 8 пользователей, которые осуществляют промысел в реке Таз и в Тазовской губе (табл. 35). Это создаёт конкурентные отношения как в использовании выделенных квот для осуществления промышленного рыболовства, так и в освоении возможного вылова. Кроме того, для осуществления промышленного рыболовства каждый пользователь в начале года получает несколько разрешений с указанием конкретно объёма вылова каждого вида рыб для каждого рыбопромыслового участка. В течение года в эти разрешения могут вноситься те или иные изменения и, при необходимости, выписываться новые. Эта система делает управление промыслом весьма громоздким и практически исключает возможность оперативного принятия того или иного решения по допустимому вылову на конкретном рыбопромысловом участке. Это связано со скоротечностью промысла пеляди на магистрали р. Таз.

Таблица 35 – Организация промышленного рыболовства в Тазовском бассейне, по данным Нижнеобского территориального управления Росрыболовства

Год	Река Таз		Тазовская губа	
	Кол-во пользователей	Выдано разрешений	Кол-во пользователей	Выдано разрешений
2010	8	21	3	7
2011	10	27	7	22
2012	10	25	6	9
2013	8	26	8	18
2014	9	28	6	14

Уловы тазовской пеляди в последние годы устойчиво превышают 600 тонн, что характеризует высокую численность популяции. Её вылов в 2012 г. достиг

рекордной величины за всю историю промысла – 793 т. Рисунок 24 отражает общую тенденцию увеличения уловов в последние восемь лет, что связано как с высокой урожайности отдельных поколений, так и с увеличением интенсивности промысла пеляди [Тунёв, Крохалевский, 2014].

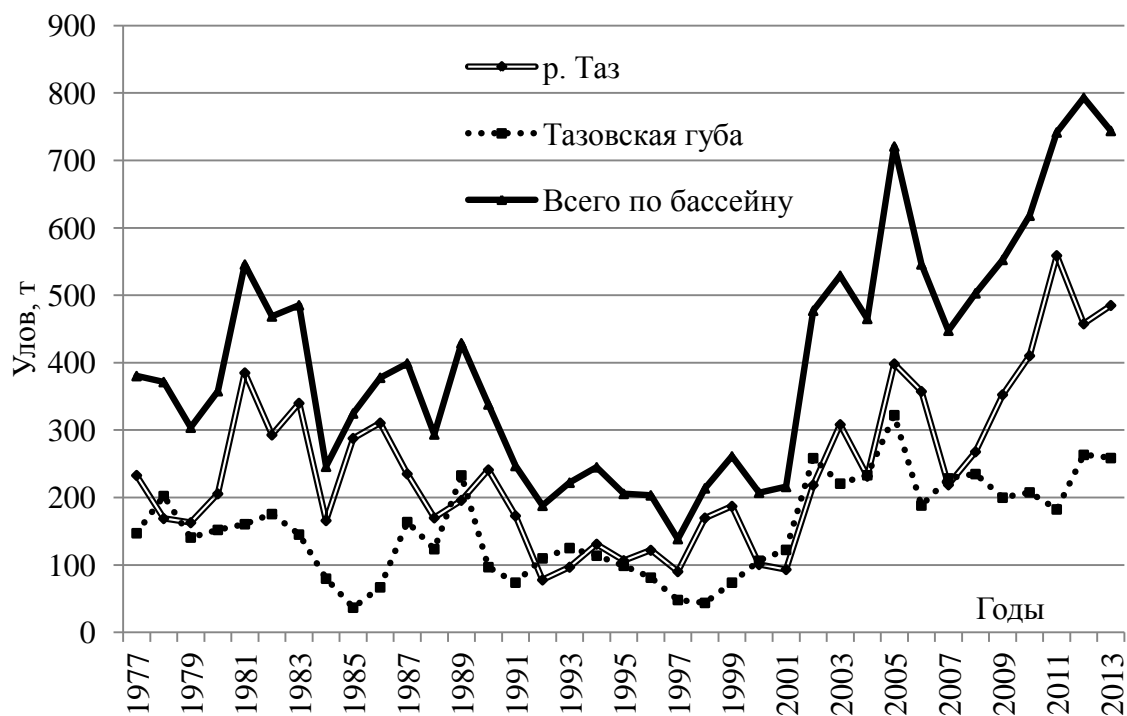


Рисунок 24 – Динамика вылова пеляди Тазовского бассейна

Исходя из биологических особенностей и пространственно-временного распределения сиговых рыб в бассейне Тазовской губы, промысел принято разделять на два участка: летний – в р. Таз и зимний – в Тазовской губе. Каждый из них имеет свою специфику как по организации рыболовства, биологическим особенностям вылавливаемых рыб, так и по динамике промысловых уловов. Поэтому их следует рассматривать отдельно.

Летний промысел. С наступлением весеннего освежения воды основная масса пеляди поднимается из Тазовской губы в р. Таз и распределяется по пойменным водоемам для нагула. Незначительное количество рыб, преимущественно неполовозрелые особи, нагуливаются в низовьях р. Пур. Период нагула рыб в соровой системе р. Таз определяется уровнем воды и степенью созревания половых продуктов. В частности, в маловодные годы рыба

выходит из соровой системы раньше, а в многоводные задерживается до начала августа. Как правило, выход из соров половозрелых рыб происходит раньше, чем неполовозрелых особей.

Продолжительность нагульного периода производителей сиговых рыб в нижнем течении р. Таз варьирует от 1 до 2 месяцев, после чего они начинают нерестовую миграцию, обычно в конце июля – начале августа. Начало интенсивного хода производителей пеляди в районе песка Надо-Марра (245 км от устья), где ФГУП "Госрыбцентр" проводит ежегодные наблюдения, происходит в период с 25 июля по 25 августа.

На р. Таз до 1992 г. существовал относительно стабильный режим промысла, который регулировался количеством орудий лова. В эти годы лов велся 30 закидными неводами длиной 300–500 м с шагом ячеи 40 мм в крыльях и 22 мм в кутке, кроме того, в пойменных сорах выставлялось 2200–2800 сетей с ячеей 40-60 мм. Промысел в период открытой воды состоял из двух этапов.

Сетной промысел начинался в конце июня – июле, когда паводковые воды затопляли пойму, и на его долю приходилось примерно 20% от летнего вылова рыбы. При снижении уровня воды начинался лов стрелевыми неводами. В среднем за 1983–1996 гг. состав уловов по массе был следующим: пелядь – 37%, пыжьян – 19,8%, чир – 16,8%, язь – 11,7%, прочие виды – 14,7%.

С 1992 г. в силу организационных и экономических причин структура промысла изменилась – сетной лов полностью прекратился. Это повлекло за собой существенное снижение уловов всех видов рыб. Вылов пеляди сократился до минимума в 1992 г. – до 78 т. Далее до 2002 г. уловы пеляди в р. Таз находились на уровне 100–200 т (см. рис. 24). С 2003 г. начался период увеличения объемов добычи.

Наиболее крупной рыбодобывающей организацией в р. Таз является Тазовский рыбозавод, который за последние пять лет в среднем обеспечивает 64% летнего улова, и по которому имеется наиболее надёжная статистика. Летний промысел пеляди в последние годы рыбозавод осуществляет на 7–8 песках стрелевыми неводами длиной 300–450 м. На каждом стрелевом песке лов рыбы

производят от двух до четырёх бригад, поэтому на летнем промысле обычно бывает задействовано 130–145 рыбаков. Распределение уловов пеляди по месяцам зависит от водности р. Таз и сроков выхода рыбы из соров. В многоводные годы (2009, 2010) в июле пелядь стрелевыми неводами практически не ловили, и, напротив, в маловодном 2011 г. в этот период было выловлено значительное количество пеляди (37%) (табл. 36).

Таблица 36 – Вылов пеляди Тазовским рыбозаводом стрелевыми неводами на р. Таз по месяцам, тонн

Месяц	Год				
	2009	2010	2011	2012	2013
Июль	6,22	4,30	124,22	38,17	20,90
Август	212,29	147,57	210,90	223,31	249,41
Сентябрь	0,23	78,91	0,02	84,73	46,79
Всего	218,74	230,78	335,14	346,21	317,10

Все годы наибольшее количество пеляди обычно вылавливается в августе, то есть промысел достаточно скоротечен, и на каждом стрелевом песке интенсивный ход пеляди обычно продолжается не более двух недель. Кроме того, уровень водности существенно влияет и на успешность промысла на каждом конкретном стрелевом песке. В многоводные годы наиболее успешно пелядь ловится на верхних стрелевых песках. Например, в многоводный 2009 г. верхний песок Надо-Марра обеспечивал 52–62% от улова по рыбозаводу. И, напротив, в маловодные годы весьма успешно работают нижние стрелевые пески, поэтому роль песка Надо-Марра в суммарном вылове снижается до 37–42%.

Одновременное присутствие в уловах неводов трёх видов рыб (пелядь, чир, сиг-пыжьян), для каждого из которых в разрешении на лов установлен весовой лимит вылова, создаёт серьёзные проблемы в организации и регулировании рыболовства. Это связано с тем, что в силу скоротечности промысла весьма сложно оперативно перенести разрешенный объём вылова с одного стрелевого песка (рыбопромыслового участка) на другой. А превышение улова над разрешенным выловом признается серьёзным нарушением Правил рыболовства.

В последние четыре года наблюдается чёткая тенденция увеличения уловов пеляди (свыше 400 т). В 2013 г. вылов пеляди на р. Таз составил 483,5 тонн рыбы (см. рис. 24). Это связано с улучшением организации рыболовства. В последние пять лет все рыбодобывающие предприятия и особенно Тазовский рыбозавод благодаря финансовой поддержке Правительства ЯНАО смогли существенно улучшить организацию промысла за счёт оперативной приёмки всей выловленной рыбаками рыбы. Теперь почти на всех стржевых неводных песках работают рыбоморозильные камеры, и рыбаки оперативно сдают выловленную рыбу. Это позволило исключить простои неводных бригад и увеличить число притонений. Таким образом, в последние годы имеет место увеличение интенсивности промысла. Увеличилось и число пользователей на летнем промысле.

С другой стороны, произошли изменения и в численности отдельных поколений пеляди. В промысел вступили урожайные поколения 2006–2008 гг. рождения [Тунёв, Крохалевский, 2014], что также способствовало росту уловов.

Результаты статистического анализа уловов пеляди приведены в таблице 37. Эти данные свидетельствуют о том, что распределение уловов по величине несколько отличается от нормального (незначительная правосторонняя асимметрия) и характеризуется высокой изменчивостью. Размах колебания уловов составляет 78–559 т. Отклонение уловов от средней величины в большую сторону на величину среднеквадратического отклонения (улов больше 364,5 т) наблюдалось шесть лет, из которых пять были после 2004 г. Это свидетельствует о том, что именно последние годы обеспечили рост среднегодового улова.

Таблица 37 – Статистические характеристики уловов пеляди за период 1977–2013 гг.

Сезон промысла	Миним.- макс.	Средняя	Ошибка ср.	Ср. квадр. отклонение	Коэф. вариации,%	Ассиметрия	Эксцесс
Лето	78,0-558,9	243,5	19,9	121,0	49,7	0,74	-0,02
Зима	36,9-322,3	154,7	11,8	71,6	46,3	0,27	-0,69
Всего	138,6-743,8	398,2	28,2	171,4	43,0	0,62	-0,43

Зимний промысел. В зимнее время Тазовская губа является местом нагула и зимовки рыб, которые с наступлением ледостава скатываются из рек и распределяются по акватории губы. Постепенно, под влиянием заморных вод, движущихся из рек, впадающих в губу, рыба "отжимается" в бухты, где отстаивается до поступления весенних вод. В местах скопления сиговых рыб организуется их промысел сетями с ячейкой 40–60 мм, из которых 75–80 % приходится на сети с ячейкой 40 мм, так как именно они обеспечивают наибольшие уловы. Суммарное количество сетей, выставленных на местах промысла, в период 1985–2013 гг. колебалось от 790 до 2230 единиц (рис. 25). В последние 10 лет на промысле в среднем выставлялось 1659 сетей. Продолжительность и успешность лова зависят от сроков наступления ледостава, водности года, направления ветров, развития заморных явлений, плотности рыб на местах зимовки и организации промысла. Поэтому количество орудий может лишь косвенно говорить об увеличении интенсивности зимнего промысла, которая, безусловно, возросла в связи с появлением здесь новых пользователей водными биологическими ресурсами. Зимний промысел обычно начинается в конце ноября и заканчивается в апреле. В начале зимы уловы, как правило, невелики и составляют 10–15% от вылова за зимний сезон.

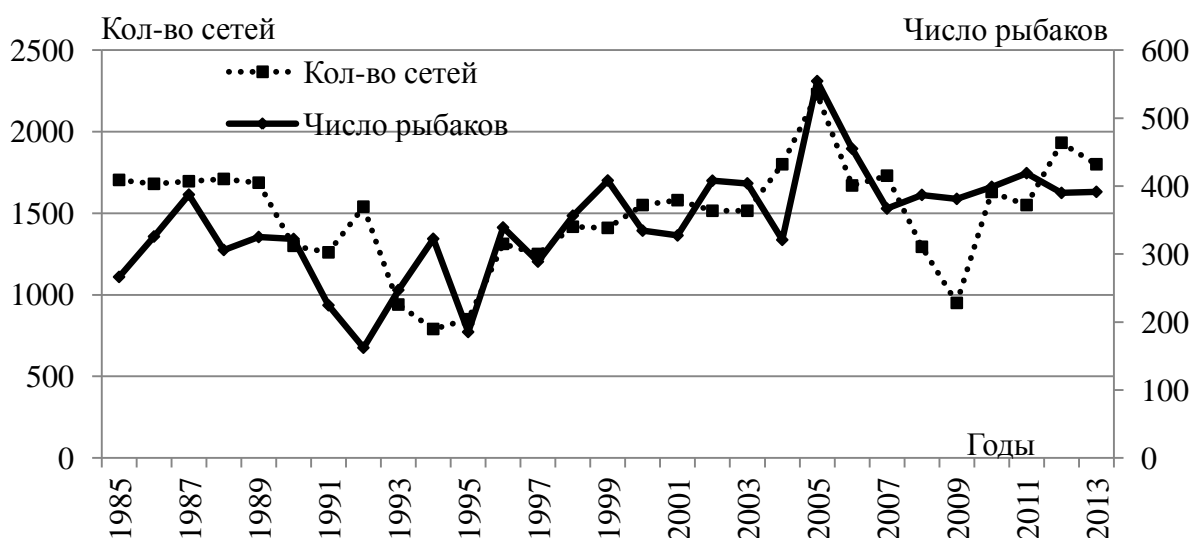


Рисунок 25 – Количество сетей на зимнем промысле и число рыбаков на летнем промысле

Уловы пеляди в зимний период за последние 37 лет колебались в пределах 37-322 т, составляя в среднем 154,7 т (см. табл. 37). Распределение уловов по величине соответствует нормальному закону и характеризуется несколько меньшей изменчивостью, чем летний промысел. Уловы свыше 225 т наблюдались семь раз, и все они были в 21 веке, что косвенно свидетельствует о возросшей в последние годы интенсивности вылова пеляди в зимний период.

Суммарный вылов пеляди в бассейне Тазовской губы колебался в интервале 136,8-743,8 т, составляя в среднем 393,9 т. Распределение уловов по величине характеризуется достоверной правосторонней асимметрией (за счёт летних уловов) и наименьшей изменчивостью (рис. 26). Четыре явно «выскакивающие» по величине улова (больше 700 т) наблюдались в 2005 и 2011-2013 гг. (см. рис. 24). В большинстве случаев, за исключением шести лет (1978, 1989, 1993, 2001, 2002, 2007), летние уловы по величине преобладали над зимними.

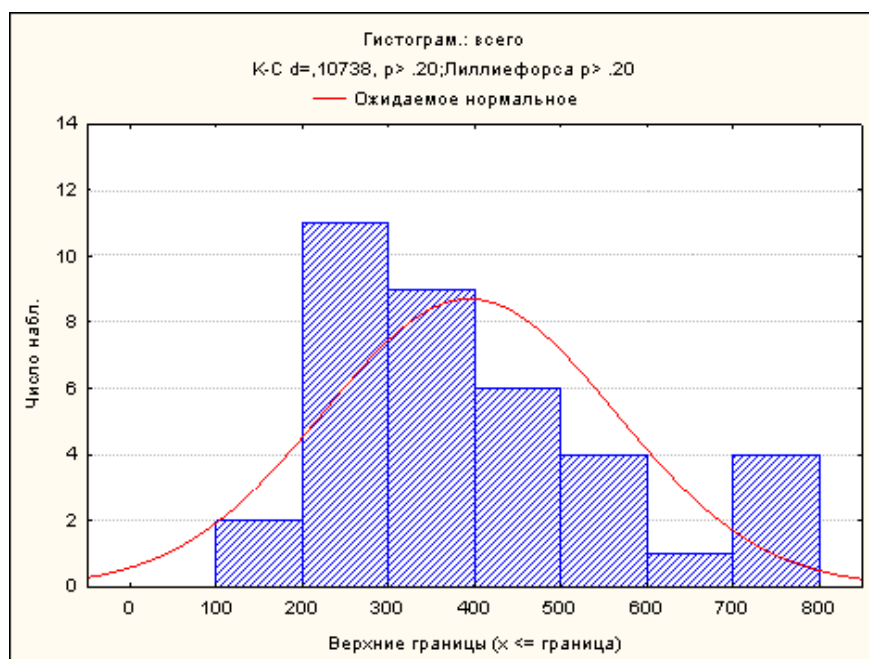


Рисунок 26 – Фактическое и теоретическое распределение уловов пеляди Тазовского бассейна

Сопоставление прогнозируемых уловов с фактическими (табл. 38) свидетельствует о том, что все годы запасы пеляди осваивались достаточно интенсивно, за исключением 2001 г., когда фактический улов составил только 46,7% от прогнозируемого. Более того, в отдельные годы вылов пеляди

значительно превышал объёмы, рекомендуемые наукой. В последние три года это было связано с тем, что приказом Росрыболовства ОДУ и ВВ по пеляди устанавливались в целом для водных объектов ЯНАО. Поэтому при неосвоении ОДУ по обской популяции пеляди у пользователей возникала возможность увеличения вылова за счёт тазовской пеляди.

Как отмечалось выше (см. главу 5), продукционные характеристики популяции тазовской пеляди тесно связано с уровнем водности. Поэтому наибольший прирост ихтиомассы в промысловом запасе приходится на многоводные годы. С другой стороны, продолжительный летний паводок и высокие уровни воды в р. Таз затрудняют ведение промысла. И, напротив, в маловодные годы промысел может быть более успешным при относительно низком приросте ихтиомассы в промысловом запасе. Данный факт необходимо учитывать при анализе динамики уловов и их прогнозировании.

Таблица 38 – Прогнозируемые и фактические уловы пеляди

Годы	ОДУ+ВВ	Улов факт	% освоения
2001	462	216,0	46,75
2002	420	477,2	113,62
2003	577	529,1	91,70
2004	668	465,1	69,63
2005	750	720,7	96,09
2006	516	545,9	105,82
2007	646	447,6	69,30
2008	653	503,0	76,98
2009	676	552,6	81,79
2010	660	618,1	93,70
2011	591	741,5	125,47
2012	507	721,3	142,27
2013	435	743,8	170,99

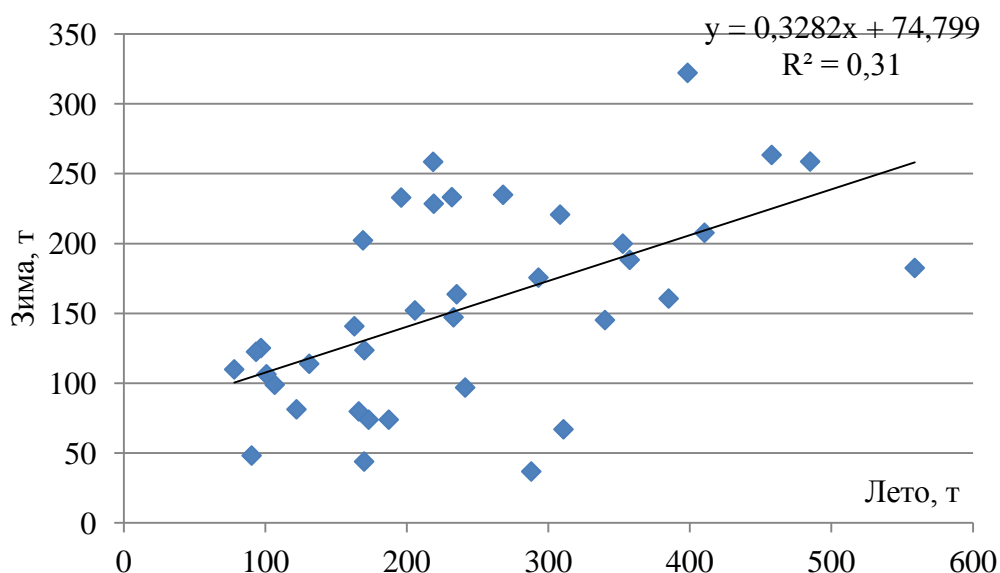
Таким образом, анализ материалов по организации рыболовства свидетельствуют об увеличении интенсивности промысла и росте уловов пеляди в последние годы.

Сопоставление летних и зимних уловов

При сопоставлении летних и зимних уловов пеляди следует иметь в виду следующее. Величина летнего улова зависит от величины промыслового запаса в

р. Таз, представленного преимущественно половозрелыми рыбами, интенсивности и успешности промысла, которые в свою очередь зависят от уровня режима. Поэтому при одном и том же количестве неводов и рыбаков в маловодные годы промысел может быть более успешным, чем в многоводные. И, напротив, в многоводные годы, когда прирост ихтиомассы и количество половозрелых рыб возрастают (промысловый запас увеличивается), из-за особенностей гидрологического режима успешность промысла снижается. В результате улов окажется ниже биологически обоснованного. Результаты же зимнего промысла наряду с величиной промыслового запаса в значительной степени определяются интенсивностью и организацией рыболовства, а также развитием заморных явлений. Поэтому в отдельные зимы уловы пеляди в губе могут существенно возрастать, несмотря на невысокие уловы в реке и наоборот.

Сопоставление летних и зимних уловов в пределах одного календарного года свидетельствует о слабой взаимосвязи между этими показателями (рис. 27). Корреляция несколько возрастает при сопоставлении летних уловов с уловами зимой следующего года. Это связано с тем, что при зимнем промысле осваивается запас, сформировавшийся летом предыдущего года.



А)

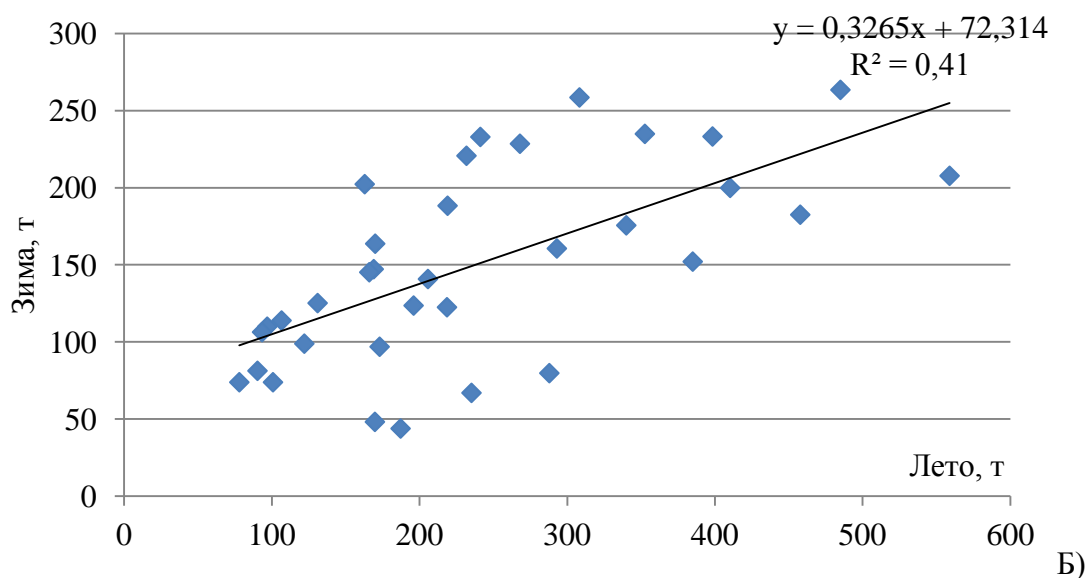


Рисунок 27 – Взаимосвязь летних и зимних уловов пеляди: А - лето – зима одного календарного года ($r=0,55$); Б - лето – зима следующего года ($r=0,64$)

При многолетней динамике уловов вылов пеляди в реке почти всегда преобладал над выловом в губе (61,2 и 38,8%, соответственно). Зависимость летнего улова от суммарного выражается уравнением:

$$Y_{p.Таз} = 0,662 \cdot Y_{по\ бассейну} - 20,11, \quad (19),$$

которое может быть использовано при распределении прогнозируемого улова на ОДУ и ВВ (рис. 28).

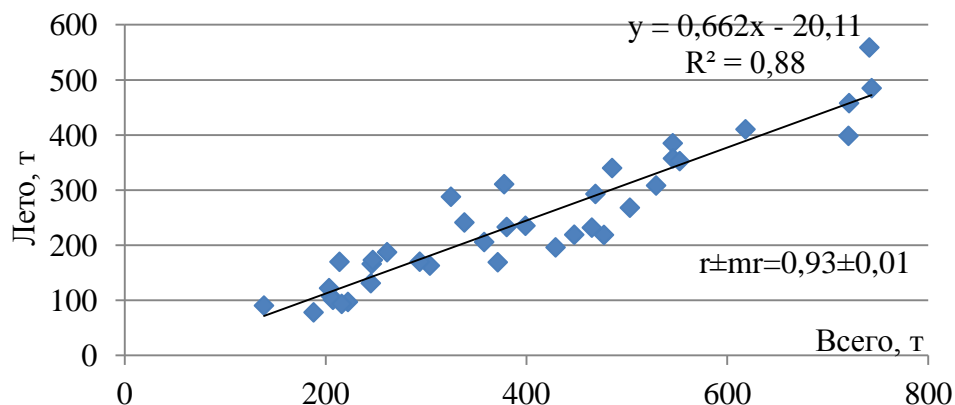


Рисунок 28 – Зависимость летних уловов пеляди от суммарных

6.2 Оценка величины промыслового запаса пеляди

При оценке влияния промысла на запасы пеляди, безусловно, следует оперировать такими понятиями, как величина промыслового запаса и промысловая смертность для отдельных лет промысла. Однако в силу высокой изменчивости уловов, их размерно-возрастного состава и интенсивности промысла выполнить достоверные расчёты перечисленных выше показателей для каждого года наблюдений не представляется возможным. Более того, зимние и летние уловы существенно отличаются как по величине и интенсивности промысла, так и по возрастному составу уловов. Поэтому для решения поставленной задачи все расчёты были выполнены для трёх периодов относительно стабильного использования запасов, величины и размерно-возрастного состава уловов. Из всего многообразия данных для зимы и лета были выбраны три периода:

- 1996–2000 гг., когда суммарный вылов пеляди не превышал 300 т;
- 2002–2005 гг. – период существенного увеличения вылова пеляди;
- 2010–2013 гг. – современный период, когда уловы максимальны как в реке, так и в губе.

Данные о размерно-возрастном составе уловов пеляди для каждого из этих периодов приводятся в таблице 39 и 40. Обращает на себя внимание тот факт, что в отдельные годы два анализируемых запаса пеляди могут существенно различаться как по возрастному составу, так и по размерам вылавливаемых рыб. Однако на всём анализируемом периоде (1996-2013 гг.) достаточно чётко прослеживаются две важные тенденции:

- в губе промысловый запас пеляди представлен большим числом возрастных групп, большими значениями среднего возраста и массы тела, чем в реке. Это может означать, что в губе присутствуют особи пеляди, которые слабо облавливаются промыслом, то есть рыбы из других притоков губы (р. Пур, озёрно-речные системы);

- как в реке, так и в губе происходит омоложение возрастного состава уловов пеляди и уменьшение средней массы тела вылавливаемых рыб. Это свидетельствует об увеличении интенсивности промысла как в губе, так и в реках.

Наглядным подтверждением данного тезиса является сопоставление величины промыслового улова в реке со средним возрастом вылавливаемой пеляди. Между этими показателями выявлена достоверная отрицательная корреляция ($r = -0,65$) – с увеличением уловов средний возраст вылавливаемых рыб уменьшается (рис. 29). Тому есть простое объяснение. При слабой интенсивности промысла увеличивается средний возраст рыб в промысловом запасе и улове, снижается суммарный улов. И напротив, увеличение вылова приводит к снижению среднего возраста. Полученные нами данные хорошо подтверждают известное теоретическое положение о влиянии промысла на структуру промыслового запаса – при увеличении интенсивности промысла неизбежно снижается средний возраст вылавливаемых рыб [Никольский, 1965; Рикер, 1979].

Аналогичный анализ по Тазовской губе показал, что здесь объём вылова никак не влияет на средний возраст вылавливаемых рыб. Это еще раз свидетельствует о своеобразии этого промыслового запаса и высокой селективности зимнего промысла. Хотя и здесь в последние годы наблюдается некоторое снижение среднего возраста вылавливаемых рыб (табл. 39 и 40).

Таблица 39 – Возрастной состав уловов (%) пеляди на летнем промысле в р. Таз

Годы	Возрастные группы, %									Средневзвешенная		
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	длина, см	масса, г	возраст, лет
1996	-	0,5	7,6	25,9	53,9	10,5	0,4	1,2	-	28,5	357	6,2
1997	0,1	1,1	8,3	20,5	40,9	24	4,9	-	-	28,7	348	6,4
1998	-	2,5	3,3	25,3	44,2	19,3	4,9	0,1	-	28,6	403	6,4
1999	-	0,2	9,6	16,5	40,8	26,8	4,7	0,9	0,1	28,5	393	6,5
Средние значения	>0,1	1,1	7,2	22,1	45,0	20,1	3,7	0,5	>0,1	28,6	375	6,4
2002	-	25,6	40,9	28,8	3,7	0,6	0,1	0,3	-	28,9	381	4,1
2003	0,2	11,8	37,6	38,4	8,8	2,4	0,8	-	-	29	394	4,5
2004	0,3	23,6	36	26,1	11,7	1,1	0,6	0,6	-	29,7	416	4,3
2005	0,8	16	39,2	34,4	6,4	2,9	0,3	-	-	28,7	405	4,4
Средние значения	0,4	19,3	38,4	31,9	7,6	1,7	0,5	0,2	-	29,0	399	4,3
2010	0,4	7,0	21,2	39,1	28,2	2,7	1,5	-	-	27,4	350	4,8
2011	0,2	6,6	22,4	47,9	19,3	3,0	0,4	0,2	-	27,3	335	4,7
2012	0,3	4,4	23,8	38,8	25,9	4,9	1,8	0,1	-	28	380	4,8
2013	0,2	10,3	26	35,2	23,9	2,7	1,8	-	-	27,3	344	4,5
Средние значения	0,3	7,0	23,4	40,3	24,3	3,3	1,4	0,1	-	27,5	355	4,7

Таблица 40 – Возрастной состав уловов (%) пеляди на зимнем промысле в Газовской губе

Годы	Возрастные группы, %											Средневзвешенная		
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	длина, см	масса, г	возраст, лет
1997	-	-	3,2	11,7	15,3	29,9	23,4	11,5	5,0	-	-	28,9	405	7,1
1998	-	-	2,0	15,2	32,6	22,8	13	9,6	3,1	1,2	0,5	28,5	420	6,8
1999	-	1,4	4,3	14,7	27,9	27,2	15,4	6,0	2,6	0,3	0,2	28,1	399	6,6
2000	-	0,6	9,9	20,8	25,4	23,1	12,6	5,0	2,1	0,5	-	28,1	407	6,3
Средние значения	-	1,0	4,9	15,6	25,3	25,8	16,1	8,0	3,2	0,7	0,4	28,4	407	6,7
2002	-		5,5	23,5	34,4	20,7	9,3	4,7	1,1	0,4	0,3	28,4	444	6,3
2003	-	0,3	2,7	15,5	29,8	22,4	20,6	4,9	2,2	1,2	0,4	28,4	390	6,7
2004	-	0,6	4,8	18,8	23,8	27,6	18,6	4,7	0,7	0,4	-	28,2	384	6,5
2005	-	0,5	6,2	17,3	26,3	27,3	17,5	3,9	0,7	0,3	-	28,3	387	6,5
Средние значения	-	0,5	4,8	18,8	28,6	24,5	16,5	4,6	1,2	0,6	0,4	28,3	401	6,5
2011	0,8	1	5,4	23,9	44,6	19,3	4,7	0,3	-	-	-	27,8	347	5,9
2012	0,6	1,5	15	29,9	29,4	17,4	5,2	1,6	-	-	-	28,1	348	5,7
2013	-	9,4	32,6	35,4	16,1	4,6	1,7	0,2	-	-	-	27,5	330	4,8
Средние значения	0,7	4,0	17,7	29,7	30,0	13,8	3,9	0,7	-	-	-	27,8	341	5,4

Для каждого периода промысла по нисходящей ветви кривой улова (см. табл. 39 и 40) были рассчитаны коэффициенты общей смертности (табл. 41). Автор отдаёт себе отчёт в том, что для зимнего промысла величина коэффициента мгновенной общей смертности может иметь существенную ошибку в силу селективности применяемых орудий лова. Поэтому значения Z для зимы можно сравнивать только по периодам, так как в этом случае величина ошибки будет относительно постоянна. Сравнение же величины Z в паре "зима-лето" не корректно. В тоже время показатель (Z -лето), на наш взгляд, достаточно точно отражает темп общей смертности пеляди для большей части промыслового запаса и его изменчивость во временном аспекте.

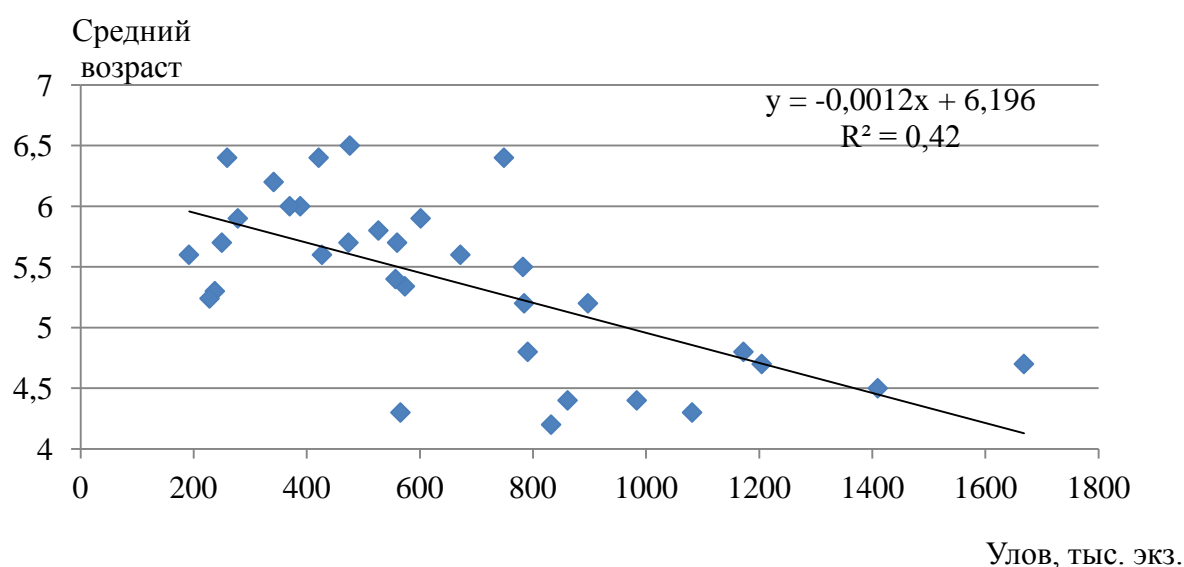


Рисунок 29 – Зависимость среднего возраста пеляди от вылова на летнем промысле

Таблица 41 – Коэффициенты смертности пеляди для трёх периодов промысла

Периоды	Сезон промысла	Коэффициенты смертности			
		Возрастной интервал, лет	Z	M	F
1996-2000	лето	5-10	1,204	0,531	0,673
	зима	6-12	0,841	0,618	0,223
2002-2005	лето	5-9	1,273	0,481	0,792
	зима	6-12	0,894	0,602	0,292
2010-2013	лето	5-9	1,521	0,490	1,031
	зима	6-9	1,254	0,550	0,704

Примечание: Величина общей смертности Z определена по формуле 4.

Величина естественной смертности M определена с учетом встречаемости рыб в улове по формуле 5, а промысловая смертность – по формуле: $F=Z-M$.

Полученные данные свидетельствуют о том, что промысловая смертность в последние годы постоянно возрастает как при летнем, так и при зимнем промыслах. Естественная смертность, напротив, несколько сократилась, что связано с омоложением возрастного состава промыслового запаса. Всё это хорошо согласуется с известными теоретическими положениями [Никольский, 1974] о влиянии изменения интенсивности промысла на возрастную структуру запаса и величину смертности.

Далее, исходя из величины промысловой смертности и фактических уловов по отдельным возрастным группам, был произведен расчёт величины промыслового запаса для каждого периода промысла. В таблицах 42–44 приводятся расчёты величины промыслового запаса пеляди на зимнем и летнем промысле для трёх периодов. В результате были получены основные характеристики использования промыслового запаса по периодам (табл. 45).

Выполненные расчёты свидетельствуют о том, что на увеличение вылова пеляди в последний период повлияло существенное увеличение промысловой смертности и рост промыслового запаса. Последний факт связан с вступлением в эти годы чрезвычайно высокоурожайных поколений пеляди 2006-2008 гг. рождения (рис. 30). Однако численность последующих поколений пеляди значительно ниже, что неизбежно приведёт к сокращению запасов и вылова пеляди. Это наглядно подтвердили результаты летнего промысла пеляди в 2014 г. Её вылов в р. Таз снизился до 249 тонн.

Таблица 42 – Расчёт численности промыслового запаса пеляди для летнего и зимнего периодов промысла в 1996-2000 гг.

Показатели	Возрастные группы лет										Всего
	3 и меньше	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
	летний период 1996-2000 гг.										
Встречаемость в улове, %	1,25	7,2	22,1	45,0	20,1	3,7	0,5	0,15	-	-	100,0
Улов, тыс. экз.	5,95	34,29	105,26	214,33	95,74	17,62	2,38	0,71	-	-	476,28
Промысловая смертность, F	0,224	0,448	0,673	0,673	0,673	0,673	0,673	0,673	-	-	
Естественная смертность, M	0,385	0,420	0,465	0,525	0,595	0,675	0,760	0,850	-	-	
Численность в промзапасе, тыс. экз.	35,47	114,50	269,01	547,76	244,68	45,03	6,08	1,81	-	-	1264,34
	зимний период 1997-2000гг.										
Встречаемость в улове, %	0,5	4,8	15,6	25,3	25,8	16,1	8,0	3,2	0,5	0,2	100,0
Улов, тыс. экз.	0,8	8,0	26,1	42,4	43,2	27,0	13,4	5,4	0,8	0,3	167,57
Промысловая смертность, F	0,04	0,08	0,114	0,151	0,151	0,151	0,151	0,151	0,151	0,151	
Естественная смертность, M	0,385	0,420	0,465	0,525	0,595	0,675	0,760	0,85	0,945	1,04	
Численность в промзапасе, тыс. экз.	16,52	93,70	212,02	282,31	290,96	179,77	89,22	36,62	5,36	2,00	1208,48

Таблица 43 – Расчёт численности промыслового запаса пеляди для летнего и зимнего периодов промысла в 2002-2005 гг.

Показатели	Возрастные группы лет										Всего
	3 и меньше	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	
	летний период 2002-2005 гг.										
Встречаемость в улове, %	19,5	38,4	31,9	7,7	1,8	0,5	0,2	-	-	-	100,0
Улов, тыс. экз.	141,3	278,4	231,2	55,8	13,0	3,6	1,4	-	-	-	725,0
Промысловая смертность, F	0,264	0,528	0,792	0,792	0,792	0,792	0,792	-	-	-	
Естественная смертность, M	0,385	0,42	0,465	0,525	0,595	0,675	0,76	-	-	-	
Численность в промзапасе, тыс. экз.	727,92	816,11	516,28	124,63	29,132	8,1035	3,2369	-	-	-	2225,42
	зимний период 2002-2005гг.										
Встречаемость в улове, %	0,4	4,8	18,7	28,5	24,5	16,5	4,6	1,2	0,6	0,2	100,0
Улов, тыс. экз.	2,6	31,0	120,7	183,9	158,1	106,5	29,7	7,7	3,9	1,3	645,2
Промысловая смертность, F	0,073	0,146	0,219	0,292	0,292	0,292	0,292	0,292	0,292	0,292	
Естественная смертность, M	0,385	0,42	0,465	0,525	0,595	0,675	0,76	0,85	0,945	1,040	
Численность в промзапасе, тыс. экз.	44,393	278,06	760,95	952,71	819,05	551,73	153,86	39,891	20,204	6,7348	3627,6

Таблица 44 – Расчёт численности промыслового запаса пеляди для летнего и зимнего периодов промысла в 2010-2013 гг.

Показатели	Возрастные группы лет							Всего
	3 и меньше	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
	летний период 2010-2013 гг.							
Встречаемость в улове, %	7,1	21,6	42,1	25,2	2,8	1,1	7,1	100,0
Улов, тыс. экз.	95,6	290,8	566,9	339,3	37,7	14,8	1,3	1346,5
Промысловая смертность, F	0,344	0,687	1,031	1,031	1,031	1,031	1,031	
Естественная смертность, M	0,385	0,42	0,465	0,525	0,595	0,675	0,76	
Численность в промзапасе, тыс. экз.	391,4	700,05	1070,1	640,54	71,167	27,957	2,5484	2903,8
	зимний период 2010-2013 гг.							
Встречаемость в улове, %	4,5	17,6	29,5	30	13,8	3,9	0,7	100,0
Улов, тыс. экз.	30,1	117,8	197,4	200,7	92,3	26,1	4,7	669,1
Промысловая смертность, F	0,235	0,469	0,704	0,704	0,704	0,704	0,704	
Естественная смертность, M	0,385	0,42	0,465	0,525	0,595	0,675	0,76	
Численность в промзапасе, тыс. экз.	171,87	379,15	492,02	500,25	230,06	65,055	11,715	1850,1

Таблица 45 – Характеристика использования промышленного запаса пеляди по периодам

Периоды	Сезон промысла	Z	F	Промзапас, тыс. экз.	Вылов, т	Вылов, тыс. экз.
1996-2000	лето	1,172	0,651	1264,36	187,2	476,3
	зима	0,790	0,207	1208,44	68,2	167,6
2002-2005	лето	1,026	0,587	2225,42	289,28	725,0
	зима	0,837	0,270	3627,59	258,75	645,3
2010-2013	лето	1,375	0,907	2903,78	478,01	1346,5
	зима	1,161	0,641	1850,12	228,18	669,1

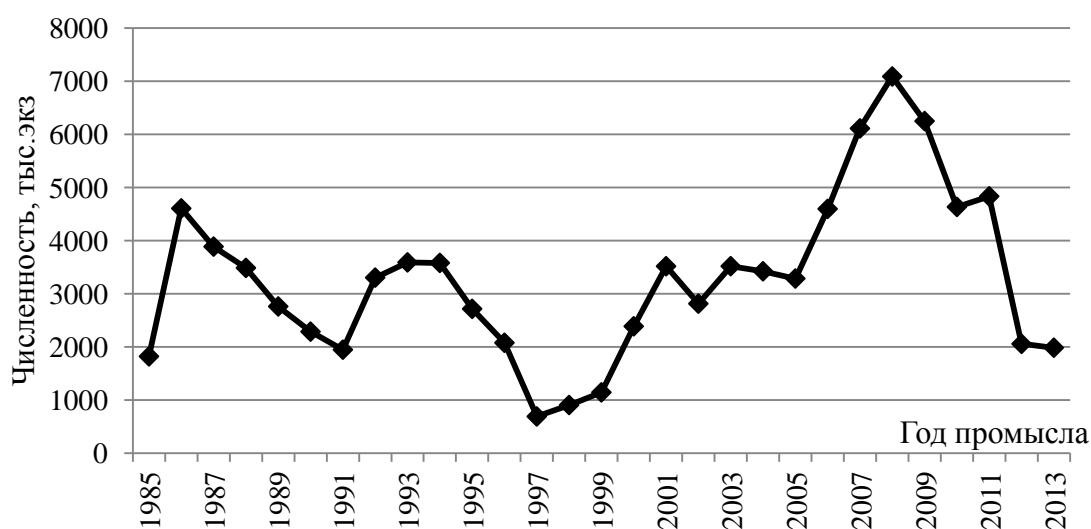


Рисунок 30 – Динамика численности четырехлетних особей пеляди (3+) за период 1985-2013 гг.

Оценка оптимального улова

Имеющиеся материалы по росту пеляди (параметры уравнения Бергаланфи) и данные о смертности позволили рассчитать по модели Бивертон-Холта в модификации У. Риккера (1979) теоретические значения улова на единицу пополнения при летнем промысле для каждого из периодов. Были получены следующие уравнения:

для 1996-1999 гг.:

$$Y/R = 1200 * F * \left(\frac{0,998}{F+0,531} - \frac{1,176}{F+0,722} + \frac{0,461}{F+0,913} - \frac{0,060}{F+1,104} \right), \quad (20)$$

для 2002-2005 гг.:

$$Y/R = 1180 * F * \left(\frac{0,996}{F+0,481} - \frac{1,276}{F+0,645} + \frac{0,544}{F+0,809} - \frac{0,077}{F+0,973} \right), \quad (21)$$

для 2010-2013 гг.:

$$Y/R = 1150 * F * \left(\frac{0,998}{F+0,490} - \frac{1,298}{F+0,645} + \frac{0,562}{F+0,800} - \frac{0,081}{F+0,955} \right), \quad (22)$$

Эти зависимости представлены на рисунке 31. Формы кривых зависят от параметров уравнения роста, величины промысловой смертности, естественной смертности и возраста вступления рыб в промысел, которые были различны в сравниваемые периоды. Наибольшие значения улова на единицу пополнения получены по данным для последнего периода. Однако это не означает, что такой промысел является оптимальным, так как при высокой интенсивности промысла неизбежно сокращается численность производителей. А именно на них и базируется промысел в р. Таз. Размах значений (Y/R) между верхней и нижней кривой уловов характеризует диапазон колебаний улова на пополнение при современном состоянии запасов пеляди.

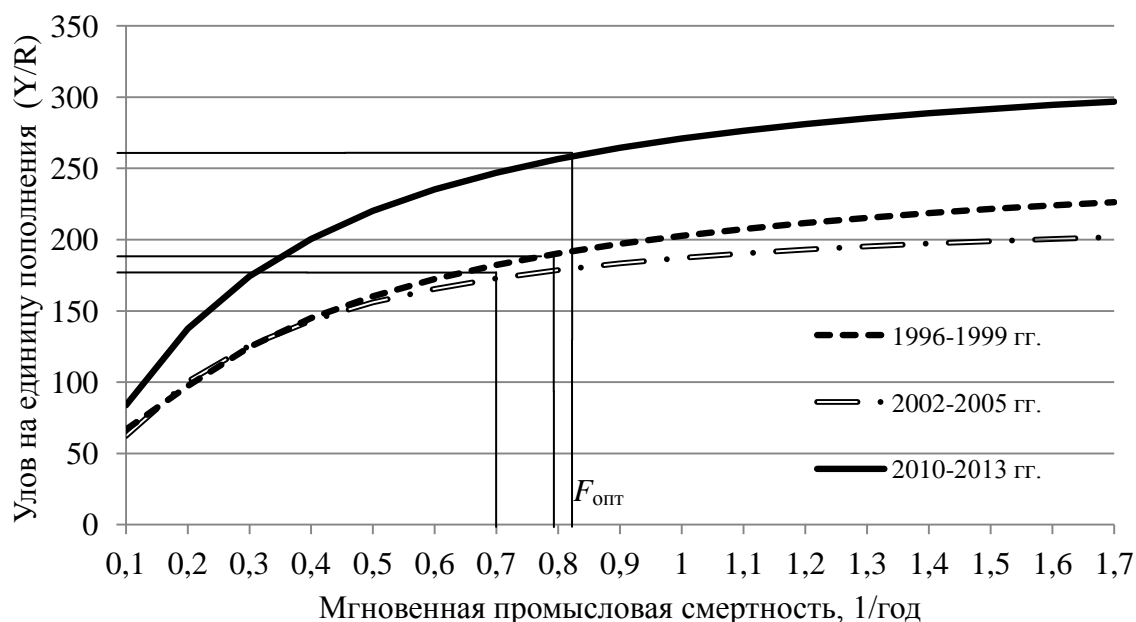


Рисунок 31 – Теоретические значения уравновешенного улова пеляди на единицу пополнения для трёх периодов промысла

Полученные уравнения могут быть использованы при прогнозировании уловов пеляди при известных значениях численности пополнения (рыбы в возрасте 3+ лет) и заданных значениях промысловой смертности.

Другой важной задачей при управлении рыболовством является определение величины оптимального значения промысловой смертности ($F_{0,1}$) по критерию Гуланда [Методические рекомендации..., 1980]. Этот показатель также был рассчитан для каждого периода промысла, исходя из приведённых выше уравнений с учётом особенностей роста пеляди и возраста вступления в промысловое освоение.

Для первого периода $F_{0,1} = 0,825$, для второго $F_{0,1} = 0,725$, для третьего $F_{0,1} = 0,820$. Указанные значения оптимальной промысловой смертности близки по величине к среднему значению этого показателя ($F_{0,1} = 0,80$), определённому ранее И. В. Князевым [2004]. Сравнение фактических значений промысловой смертности (см. табл. 45) с теоретическими значениями показало, что в первый период фактическая промысловая смертность была ниже оптимальной величины, во второй период – незначительно превышала таковую, а в третий период, была значительно выше оптимальной величины. Исходя из этого, можно сделать вывод о том, что промысел пеляди в р. Таз в 2010–2013 гг. превышал допустимую интенсивность и негативно отразился на состоянии запасов.

Представленный в данной главе материал и его анализ позволяет сделать вывод о том, что управление промыслом тазовской пеляди с помощью установления ОДУ и квот вылова для конкретных пользователей ВБР является весьма громоздким и малоэффективным. В результате уловы могут превышать оптимальную, биологически обоснованную величину, что грозит негативными последствиями для запаса и создает возможность биологического перелова. На наш взгляд оптимальная схема управления запасом пеляди должна выглядеть следующим образом (рис. 32).

Таким образом, предлагается вернуться к хорошо зарекомендовавшей себя ранее системе управления промыслом путём установления ограничений на количество орудий лова: - неводов в р. Таз и ставных сетей в Тазовской губе.



Рисунок 32 – Схема управление запасов тазовской пеляди

ВЫВОДЫ

1. Условий обитания пеляди в Тазовском бассейне значительно изменяются в зависимости от гидрологического режима р. Таз. Средняя продолжительность нагула пеляди в сорах в маловодные годы составляет 32 суток, в годы средней водности – 46 суток, в многоводные годы – 54 суток.

2. Пелядь р. Таз в разные по уровню водности и длительности нагула годы характеризуется невысоким диапазоном изменчивости меристических признаков. Влиянию гидрологического режима более подвержены пластические признаки, что и обуславливает морфологическую разнокачественность пеляди в различные годы.

3. Характер морфологической изменчивости свидетельствует о том, что тазовская популяция пеляди локально изолирована от обской популяции, а пелядь, обитающая в р. Пур, наиболее близка к тазовской популяции пеляди.

4. Непостоянство условий нагула определяет значительные различия в темпе роста и размерах пеляди. В многоводные годы масса пеляди во всех возрастных группах в 1,1–1,5 раза выше, чем в годы средней водности и в 1,4–1,6 раза больше, чем в маловодные. В зависимости от условий нагула изменяются и количественные значения параметров уравнения роста Бергаланфи, а также скорость линейного и весового роста.

5. Величина АИП и ОП у пеляди варьирует в широком диапазоне и зависит от условий нагула. В многоводные годы АИП в среднем составляет $43,5 \pm 2,6$ тыс. икринок, а в маловодные – уменьшается до $23,8 \pm 2,5$ тыс. икринок. Величина относительной популяционной плодовитости изменяются в 2,2 раза в зависимости от условий нагула.

6. Значительное увеличение уловов пеляди в бассейне Тазовской губы в последние годы произошло за счёт вступления в промысел многочисленных поколений 2006–2008 гг. рождения, а также в результате увеличения интенсивности промысла, как в р. Таз, так и в Тазовской губе. Значения промысловой смертности пеляди в последний период превышали оптимальную величину.

7. Промысел оказывает значительное влияние на размерно-возрастной состав и структуру популяции пеляди. Рост уловов в последние годы сопровождается омоложением промыслового запаса, что делает его менее устойчивым и более зависимым от величины пополнения.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Учитывая возросшую интенсивность промысла необходимо прекратить формирование в р. Таз и в Тазовской губе новых рыбопромысловых участков и ограничить число пользователей, которым предоставляется право вылова сиговых видов рыб.

2. Современное управление промыслом с помощью ОДУ в р. Таз и ВВ в Тазовской губе нельзя признать оптимальным и нуждается в совершенствовании путем установления дополнительных ограничений интенсивности промысла (лимитов орудий лова).

ЛИТЕРАТУРА

1. Аксютина З.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. - М.: Пищевая пром-ть, 1968. - 289 с.
2. Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. - М.: Наука, 1963. – 247 с.
3. Алекин О.А. Основы гидрохимии. – Л.: Гидрометеиздат, 1970. - 278 с.
4. Алексеев В.Р., Потина И.И. Использование структурных показателей зоопланктона для оценки нагрузки со стороны планктоядных рыб // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1986. Вып. 245. С. 68-75.
5. Анисимова И.М. Ихтиология: учеб. пособие для вузов / И.М. Анисимова, В.В. Лавровский. - М.: Агропромиздат, 1991. - 286 с.
6. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. - М., 1998. - 220 с.
7. Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осеннерестующей салаки.– М.: Наука, 1969. – 291 с.
8. Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. Т.1. / Под ред. Ю.С. Решетникова. – М.: Наука, 2002. – 379 с: ил.
9. Баранов Ф.И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства / Изв. отдела рыбоводства и научно-промысловых исследований. Т.1. Вып. 1. Петроград, 1918. С. 84-128.
10. Баранов Ф.И. К вопросу о динамике рыбного промысла / Бюллетень рыбного хозяйства. 1925. №8. С. 26-38.
11. Беляев В.И., Венглинский Д.Л. Морфологические особенности пеляди бассейна реки Северной Сосьвы //Закономерности роста и морфологические особенности рыб в различных условиях существования: Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1976. Вып. 99. С. 12-22.
12. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Издание АН СССР, 1948. Т.1. 466 с.

13. Бивертон Р., С. Холт Динамика численности промысловых рыб / М.: Пищевая промышленность, 1969. 248 с.
14. Биологическое обоснование режима летнего промысла на р. Таз в 1993-1994 гг. Отчет // Обь-Тазовское отделение СибрыбНИИпроект; Руководитель О.П. Парамонов; -Ханты-Мансийск, 1992 – 15 с.
15. Биолого-промысловая характеристика сиговых рыб р. Таз в период нагула и подъема на нерест и зимовку: Частные отчеты // Обь-Тазовское отделение СибрыбНИИпроект; Ответственный исполнитель В.Н. Иванов; - Ханты-Мансийск, 1984, 1985, 1986, 1988.
16. Богданов В.Д. Состояние воспроизводства сиговых рыб Нижней Оби. Сб. мат. начно-практ. конф. «Перспективы и пути развития рыбной промышленности и охотничьего хозяйства в Ханты-Мансийском автономном округе» (г. Ханты-Мансийск, 4-5 июня 2003 г.). Ханты-Мансийск, 2003. С. 164-172.
17. Богданов В.Д. Состояние ихтиофауны Нижней Оби (сборник научных статей) // Научный вестник. Сб.: Экологические исследования на Ямале: итоги и перспективы Салехард, 2005. Вып. 1 (32). С. 40-49.
18. Богданов В.Д., Агафонов Л.И. Влияние гидрологических условий поймы Нижней Оби на воспроизводство сиговых рыб // Экология. №1. 2001. С. 50-56.
19. Бознак Э.И. Изменчивость меристических признаков некоторых видов рыб бассейна Средней Вычегды // Тез. докл.VIII съезда Гидробиологического общества РАН (Калининград, 16-23 сент. 2001 г.) - Калининград, 2001. – Т. 3.-С. 115-116.
20. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. – М.: Компьютер-Пресс, 1998. – 267 с.
21. Брылиньска М., Брылиньски Э. Методы определения плодовитости рыб на примере леща. – В сб. Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов, ч.1. Виллюнус. 1974. С. 85-89.
22. Брюзин В.Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев. Наукова думка. 1969. – 85 с.

23. Бурмакин Е.В. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди // Тр. Барабинского отделения ВНИОРХ. 1953. Т. 6. Вып. 1. С. 25-90.
24. Бурмакин Е.В. Рыбы Обской губы // Тр. Ин-та поляр. земледелия. Сер. «Промысл. хоз-во». 1940. Вып. 10. С. 49-70.
25. Васнецов В.В. О закономерностях роста рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. - М., 1953. - С.218-226.
26. Васнецов В.В. Рост рыб как адаптация // Бюллетень МОИП. отд. биол. - 1947. - Т. 52. - Вып. 1. - С. 23-34.
27. Венглинский Д.Л. Особенности биологии пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) из озер Вилюйской низменности // Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3, вып. 3. С. 477-489.
28. Венглинский Д.Л. Особенности качественного состава популяций и некоторых других сторон экологии популяций рыб Тазовского бассейна // Мат. отчет, сессии лаб. популяц. экологии позвоночных животных. Свердловск. 1969. Вып. 3. С. 49-51.
29. Венглинский Д.Л. Приспособления сиговых рыб к условиям существования в заморных водоемах Приобского Севера. Сб.: Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. С. 159-168.
30. Венглинский Д.Л. Специфика формирования популяций рыб в водоемах с резко меняющимся водным уровнем // Биология гидробионтов в водоемах Якутии с различным гидрологическим режимом. Якутск: Якут. фил. СО АН СССР, 1981. С. 37-52.
31. Венглинский Д.Л. Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов // Тр. Ин-та биологии Урал. фил. СО АН СССР. 1966. Вып. 49. С. 17-36.
32. Венглинский Д.Л., Шишмарев В.М., Мельниченко С.М., Паракецов И.А. Экологические аспекты естественного воспроизводства и охраны сиговых рыб // Тр. ин-та экологии растений и животных. 1979. Вып. 121. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 3-37.
33. Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи

совр. биологии. – 1966. – Т. 61. – Вып. 2. – С. 274-293.

34. Воскобойников В.А. Динамика численности промысловое освоение окуня озера Чаны: Автореф... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2003. - 24 с.

35. Выполнение систематических наблюдений за состоянием рыбных запасов в Обской и Тазовской губах: Отчет о НИР / Обь-Тазовское отд. СибрыбНИИпроект; руководитель Г. В. Стариков. - Ханты-Мансийск, 1978.- 84 с.

36. Вышегородцев А.А. Биология пеляди реки Юрибей (бассейн Гыданского залива) // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. М., 1977. С. 32-33.

37. Госькова О.А., Гаврилов А.Л. Динамика воспроизводства сиговых рыб в р. Сыня (Нижняя Обь). Сб.: Мат. междунар. научно-практич. конф. Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов. Волгоград, 2007. С. 83-86.

38. Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисея и их использование // Известия ВНИОРХ, 1957. – Т. 41, М. – 236.с.

39. Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические зависимости изменчивости роста рыб. – М., 2001. – 276 с.

40. Дрягин П.А. Акклиматизация рыб во внутренних водоемах СССР // Изв. ВНИОРХ. – 1953. - Т. 32. – С. 10-98.

41. Дрягин П.А. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 25, вып. 2. С. 3-105.

42. Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии // Труды Совета по изучению производительных сил Якутской АССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. Вып. 5. С. 3–94.

43. Егоров Ю. Е. Диапазон изменчивости и его связь с величиной признака и формообразовательными процессами // Журн. общ. биологии. - 2001. – Т. 30. – Вып. 6. – С. 56-79.

44. Журавлев В.Б. Рыбы бассейна Верхней Оби: Монография. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2003. – 292 с.

45. Замахаяев Д.Ф. К вопросу о влиянии первых лет жизни рыбы на ее

последующий рост // Тр. ВНИРО. 1964. Т. 50.

46. Замахаев Д.Ф. О компенсационном росте // Вопр. Ихтиологии. 1957. Т. 7. Вып. 2. С. 303-305.

47. Замятин В.А. Влияние гидрологического режима на рыбные запасы р. Оби // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна // Тр. Обь-Тазовского отд. СибрыбНИИпроект. Нов. серия. Свердловск: Средне-Уральское книжное изд-во, 1977. Т. 4. С. 76-83.

48. Замятин В.А. Динамика численности сига и пеляди Обского бассейна и факторы ее определяющие. Сб.: Вопросы зоологии к III совещанию зоологов Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1966. С. 105-106.

49. Засосов А.В. Теоретические основы рыболовства. – М. Пищевая промышленность, 1976. 207 с.

50. Зверева О.С., Кучина Е.С., Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел среднего течения Печоры. М.; Л.: Изд-во Коми фил. АН СССР, 1953. 229 с.

51. Зиновьев Е.А. Харус бассейна р. Кама. Диссертация канд. Биол. наук. Пермь. 1967. 257 с.

52. Значение р. Таз и ее основных притоков в воспроизводстве запасов сиговых рыб бассейна Тазовской губы: Отчет // Уральский филиал Академии наук СССР; руководитель Д.Л. Венглинский. – Свердловск, 1968. - 176 с.

53. Ивантер Э.В. Введение в количественную биологию: учебное издание / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. – Петрозаводск, 2000. – 320 с.

54. Изучение состояние запасов промысловых рыб бассейна Тазовской губы и выдача обоснований по их рациональному использованию. Изучение распределения рыб, их молоди и кормовых организмов в Обской губе: Отчет // Обь-Тазовское отделение СибрыбНИИпроект; Руководитель В.М. Анчутин; - Ханты-Мансийск, 1975. – 111 с.

55. Изюмов Ю.Г., Кожара А.В., Касьянов А.Н. Популяционная структура леща *Abramis brama* и плотвы *Rutilus rutilus* (Cypriniformes, Cyprinidae) камских водохранилищ // Зоол. журн. - 1986. Т. 65. № 11. - С. 1644-1654.

56. Ильмаст Н.В. Введение в ихтиологию: учеб. пособие. - Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. – 148 с.
57. Иоганзен Б.Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы. // Вопр. ихтиологии. – 1955. - Вып. 3. – С. 57-68.
58. Иоганзен Б.Г., Петкевич А.Н. Плодовитость промысловых рыб Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1958. – 58 с.
59. Ихтиологические и гидробиологические исследования в составе ОВОС к проекту обустройства Ванкорской группы месторождений, строительства нефтепровода Ванкорское месторождение – НПС Пур-пе // Госрыбцентр; руководитель А.К. Матковский. - Тюмень, 2006. – 131 с.
60. Канеп С.В. Анализ изменчивости пластических, мерестических и интерьерных признаков сиговых рыб (семейство Coregonidae) // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 4. С. 610-623.
61. Кафанова В.В. Методы определения возраста и роста рыб. - Томск: Издательство Томского университета, 1984. - 53 с.
62. Кириллов А.Ф. Стратегия экологической адаптации сига в экстремальных условиях. Новосибирск: Наука, 1983. 106 с.
63. Кирпичников В.С. Генетика, селекция и гибридизация рыб. - Л.: Наука, 1987. - 520 с.
64. Князев И.В. о различных подходах к нахождению параметров уравнения сигмоидального роста на примере обской пеляди *Coregonus peled* // Вопр. ихтиологии. – 1991. – Т. 31. – Вып. 2. – 216-221.
65. Князев И.В. Определение оптимальной интенсивности промысла сиговых рыб Тазовского бассейна. Вопросы рыболовства. 2004. Т. 5. №1(17). С. 119-131.
66. Кодухова Ю.В. Наследование морфологических признаков у реципрокных гибридов первого поколения леща (*Abramis brama* L.) и плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: Мат. междунар. научн. конф. / отв. ред. А.Б. Ручин . – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2005. – С. 102-108.

67. Кожара А.В. Структура вида, изменчивость и некоторые аспекты микрофилогенеза леща / А.В. Кожара, А.Н. Мироновский // Вопр. ихтиологии. – 1988. – Т. 28, вып. 3. – С. 383-395.
68. Кожара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Зеленецкий Н.М. Зависимость числа позвонков у пресноводных рыб от типа водоема // Вопр. ихтиологии. - 1999. - Т. 39. - № 2. - С. 173-181.
69. Козьмин А.К., Петров А.А. Сравнительная характеристика карликовой и быстрорастущей пеляди озер Просундуйской группы // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера: XI сес. Совета Петрозаводск, 1981. С. 73-74
70. Коломин Ю.М. Биология полупроходной пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) из реки Надым // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1976. № 6. С. 69-73.
71. Константинов А.С. Общая гидробиология. - М.: Высш. шк., 1986. - 293 с.
72. Костицын В.Г. Морфологическая изменчивость и популяционная структура муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Мат-лы седьмого международного научно-производственного совещания – Тюмень, 2010. - С. 29-36.
73. Кочнев А.В., Ключева В.И., Приходько В.Н. Некоторые популяционно-генетические характеристики пеляди озера Ендырь // Тез. докл. III Всесоюз. совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 204 – 205.
74. Кошелев Б.В. Экология размножения рыб. – М., 1984. – 309с.
75. Крохалевский В. Р. К вопросу об интенсивности вылова производителей пеляди в Средней Оби. Тезисы докладов к науч.-практич. конф. СибрыбНИИпроект по развитию Тюменского рыбохозяйственного комплекса. Тюмень, 1975. С. 32-34.
76. Крохалевский В.Р. Динамика численности и биологическое обоснование рационального промысла пеляди в р. Оби // Автореф. диссертации на соискание уч. степени кандидата биол. наук. Л, 1981. 24 с.
77. Крохалевский В.Р. Закономерности изменения плодовитости пеляди реки

Оби // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. - 1980. - Вып. 160. - С.23-30.

78. Крохалевский В.Р. Морфологические особенности и пространственная структура популяции пеляди реки Оби // Изв. ГосНИИ озер, и реч. рыб. хоз-ва. 1978. Т. 133. С. 56-67.

79. Крохалевский В.Р. Половое созревание и периодичность нереста Обской пеляди. Сб.: Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 93-110.

80. Крохалевский В.Р. Состояние запасов пеляди р. Оби // Рыбное хозяйство. 1979. №7. С. 27-29.

81. Крохалевский В.Р., Андриенко Е.К., Матковский А.К., Огурцова Н.Н., Степанов С.И., Янкова Н.В. Состояние запасов сиговых рыб в Обском бассейне // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб: Мат. шестого всеросс. науч.-произв. совещания. – Тюмень: СибрыбНИипроект - 2001. - С. 95-98.

82. Крохалевский В.Р., Полимский В.Н. Значение уральских притоков Оби в воспроизводстве запасов сиговых рыб Обского бассейна. Сб.: Структура и функции водных биоценозов, их рациональное использование и охрана на Урале. Свердловск: УФАН СССР, 1979. С. 54-56.

83. Крупенникова Т.В. Изменение озерного зоопланктона под влиянием разной плотности пеляди // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1983. С. 145-150.

84. Кузнецов В.В. Рост морфобиологических форм ленского муксуна *Coregonus muksun* и влияние на него абиотических факторов // Вопр. ихтиологии. – 1994. - Т. 34. - №2. - С. 243-251.

85. Кузнецова Е.Н. Рост рыб и стратегии их жизненных циклов: Автореф... докт. биол. наук. – М., 2003. – 49 с.

86. Курицын А. Е. Морфо-экологическая характеристика сига – *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) озерно-речных систем Средней Карелии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петрозаводск, 2011. - 21 с.

87. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М: Высшая школа, 1980. – 294 с.

88. Лезин В.А. Реки и озера Тюменской области (словарь-справочник). - Тюмень, 1995. - 300 с.
89. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. - 698 с.
90. Макоедов А.Н., Коротаева О.Б. Популяционная фенетика рыб. - М.: УМК «Психология», 1999. - 279 с.
91. Малик Л.К. Обь. В кн.: БСЭ, 3-е издание, Т. 18. – 1974 – 143 с.
92. Матковский А.К. Явление хоминга у сиговых рыб Обь-Иртышского и Пур-Тазовского, бассейнов. Сб.: Поведение рыб. Мат. докл. междунар. конф. Борок. М.: Изд-во «АКВАРОС», 2005. С. 322-326.
93. Матковский А.К. Алгоритмы метода ”восстановленного запаса рыб” для изучения изменения промыслового запаса и прогнозирования общедопустимых уловов (ОДУ) на примере обского чира (*Coregonus nasus* (Pallas)) // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб/ Материалы шестого всероссийского научно-производственного совещания.- Тюмень - 2001.- С.95-98.
94. Матковский А.К. Апробация метода восстановленного запаса рыб по тесту ИКЕС и совершенствование метода для определения численности пополнения // Вопросы рыболовства. 2006г. Т. 7. №2(26). С. 332-342.
95. Матковский А.К. Изучение динамики численности нельмы (*Stenodus leucichthys nelma* Pallas) Обь-Иртышского бассейна // Вопросы рыболовства. 2006г. Т. 7. №4(28). С. 568-583.
96. Матковский А.К. Основные закономерности динамики численности муксуна *Coregonus muksun* Pallas (Salmoniformes, Coregonidae) р. Обь и их использование для управления его запасом // Вопросы рыболовства. 2006в. Т. 7. №3(27). С. 505-521.
97. Матковский А.К. Сравнительный анализ методов ВПА и восстановленного запаса рыб (ВЗР) // Вопросы рыболовства. 2006а. Т. 7. №1(25). С. 150-160.
98. Матюхин В.П. К биологии некоторых рыб реки Северной Сосьвы // Тр. ин-та биологии УФ АН СССР. 1966. Вып. 49. С. 37-45.

99. Мельниченко И.П., Богданов В.Д. Современное состояние нерестового стада пеляди р. Северной Сосьвы // Научный вестник. 2006. Вып. 6 (2) (43). С. 24-27.
100. Меньшиков М.И., Козьмин Ю.А. К познанию биологии *Coregonus peled* (Gmelin) р. Оби // Изв. Естественнонаучн. ин-та при Пермском ун-те. 1948. Т. 12. Вып. 6. С. 235-252.
101. Методические рекомендации по применению математических методов для оценки запасов и возможного вылова промысловых объектов. Калининград: АтлантНИРО, 1980. 104 с.
102. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. – Л., 1983. - 52 с.
103. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. - М: Наука, 1976. - 291 с.
104. Мина М.В., Решетников Ю.С., Дгебуадзе Ю.Ю. Таксономические новшества и проблемы пользователей // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т. 46. - №. 4. – С. 553-557.
105. Мисейко Г.Н. Зооценозы разнотипных водных объектов юга Западной Сибири: Биоразнообразие, биопродуктивность, роль в системе экологического мониторинга. - Барнаул: Азбука, 2003. – 204 с.
106. Михайлов В.Н., Добровольский А.Д. Общая гидрология: Учеб. для геогр. спец. вузов. – М.: Высш. шк., 1991. – 368 с.
107. Морев И.А. Системный морфометрический анализ в изучении генетических коллекций осетровых и лососевых рыб // Автореф... канд. сельскохоз. наук.– Краснодар, 1999. – 24 с.
108. Мосевич Н.А. Зимние заморные явления в реках Обь-Иртышского бассейна // Изв.ВНИОРХ. Т.25. Вып. 1. – 1947. – С.89-115.
109. Москаленко Б. К Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна // Тр. Обь-Тазовского отд. ВНИОРХ. Нов. серия. Тюмень: Тюменское книжное изд-во, 1958. Т. 1. 252 с.

110. Москаленко Б.К. Влияние многолетних колебаний уровня реки Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых рыб // Зоол. журнал. Т.35. Вып. 5 . – 1956. – С. 219-276.
111. Москаленко Б.К. Сиговые рыбы Сибири / М.: Пищевая промышленность, 1971. 183 с.
112. Мухачев И.С., Чупретов В.М. Морфометрия пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) озера Ендырь-Согомский Тюменской области // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 2. С. 373-376.
113. Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. - М.: Пищ. пром-ть, 1980. - 183 с.
114. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. - М.: Наука, 1965. – 382 с.
115. Никольский Г.В. Частная ихтиология. 3-е изд. - М.: Высшая школа, 1971. - 470 с.
116. Никольский Г.В. Экология рыб. - М.: Высшая школа, 1975. – 368 с.
117. Никонов Г.И. «Живое серебро» Обь-Иртышья. – Тюмень. - 1998. - 176 с.
118. Новоселов А.П., Решетников Ю.С. Пелядь в новых местах обитания // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 78-114.
119. Обследовать озера Нумтовской группы Красноселькупского района с целью создания на их базе Толькинского экспериментального рыбхоза: Отчет // Обь-Тазовское отделение СибрыбНИИпроект; - Руководитель С.Ф. Пивоварчик; - Ханты-Мансийск, 1983. -30с.
120. Одум Ю. Основы экологии. - М.: Мир, 1975. - 740 с.
121. Озера бассейна рек Пур и Таз и перспективы их рыбохозяйственного использования: Отчет // Обь-Тазовское отделение СибрыбНИИпроект; руководитель В. Н. Полымский. – Ханты-Мансийск, 1965. – 157с.
122. Озера бассейна рек Пур и Таз и перспективы их рыбохозяйственного использования: Отчет// Обь-Тазовское отделение СибрыбНИИпроект; Руководитель В.Н. Полымский. - Ханты-Мансийск, 1965 - 157с.

123. Определить экономическую эффективность экспедиционного промысла рыбы в важнейших из отдаленных таежно-тундровых водоемов, ч.1: Отчет // СибрыбНИИпроект; Руководитель А.Е.Качур; - Тюмень, 1972. -96 с.
124. Остроумов Н. А. Материалы по рыбам Печоры // Тр. Карел. отд-ия ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 307-321.
125. Остроумов Н. А. Рыбы и рыбный промысел реки Пясины //Тр. Поляр. комис. М.: Изд-во АН СССР, 1937. Вып. 30. С. 7–114.
126. Оценка воздействия проектируемого Заполярного ГНKM на рыбохозяйственные водоемы. Рыбохозяйственный раздел ОВОС: Отчет о НИР (заключительный) // СибрыбНИИпроект; руководитель Н.Я. Толпыго. - Тюмень, 1993. – 65 с.
127. Оценка рыбных запасов в водоёмах Тюменской области за 1982 г. и прогноз возможных уловов на 1984 г.:Частные отчеты сотрудников Обь-Тазовского отделения; Руководитель И.П.Шумилов. -12.01.02.02.04.Инв.№797.-Ханты-Мансийск, 1983-295 с.
128. Павлов А. Ф. Внутривидовая дифференциация и пути использования запасов некоторых сиговых рыб Обского бассейна. Авто. реф. дисс. . к. б. н. Л., 1981. 24 с.
129. Павлов А. Ф. Гибриды сиговых рыб в бассейне реки Оби // Изв. НИИ озерн. и речн. рыбн. хоз-ва. 1984. Вып. 214. С. 22-30.
130. Павлов А. Ф. Гибриды тугуна (*Coregonus tugun* Pal.) с пелядью *C. peled* (Gmelin) и сигом *C. lavaretus pidschian* (Gm.) // Изв. НИИ озерн. и речн. рыбн. хоз-ва. 1981. Вып. 171. С. 37-50.
131. Павлов А. Ф. Морфометрическая изменчивость тугуна *Coregonus tugun* (Pallas) бассейна р. Северная Сосьва // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 2. С. 220-231.
132. Павлов А. Ф. Нагульные и нерестовые миграции пеляди в бассейне р. Северная Сосьва // Изв. ГосНИИ озер, и реч. рыб. хоз-ва. 1978. Т. 133. С. 68-77.
133. Пак И.В. Комплексная морфогенетическая оценка состояния природных популяций рыб: Учеб. пособие. - Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2005. – 168 с.

134. Патин С.А. Экологические проблемы освоения нефтегазовых ресурсов морского шельфа. - М.: Изд-во ВНИРО, 1997. - 349 с.
135. Персов Г.М. Дифференцировка пола у рыб. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. – 148 с.
136. Петкевич А.Н. Нерешенные вопросы регулирования рыболовства в Обском бассейне / А.Н. Петкевич, В.Н. Полымский, В.А. Замятин // Совещание по биологической продуктивности водоемов Сибири. Иркутск, 1966.
137. Плохинский Н.А. Биометрия. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. – 362 с.
138. Полымский В.Н. К вопросу экологии и продуктивности озерных популяций пеляди в Западной Сибири // Биологические основы рыбохозяйственного использования озерных систем Сибири и Урала. Тюмень: СибНИИРХ, 1971. С. 69-88.
139. Поляков Г.Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. - М.: Наука, 1975. - 159 с.
140. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. - Москва, 1966. - 376с.
141. Привезенцев Ю.А. Гидрохимия пресных водоемов. – М.: Пищ. пром-сть, 1973. - 120 с.
142. Провести обследование среднего течения реки Таз и его основных притоков в этой зоне, выдать рекомендации по их рыбохозяйственному использованию: Отчет // Обь-Тазовское отделение СибрыбНИИпроект; Руководитель В.А. Колеватов; -Ханты-Мансийск, 1983 – 80 с.
143. Ресурсы поверхностных вод СССР. Нижний Иртыш и Нижняя Обь. - Гидрометеиздат, 1964, т.15, вып.3 - 429 с.
144. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. - М.: Наука, 1980. - 300 с.
145. Решетников Ю.С. О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб // Акт. проблемы совр. ихтиологии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. С. 62-87.

146. Решетников Ю.С. Описание вида. В кн.: Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788). М.: Наука, 1989. С. 33-41.
147. Решетников Ю.С. Современное состояние и перспективы изменения запасов сиговых рыб // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 5-17.
148. Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб: Пер. с англ. – М.: Пищ. пром-сть, 1979. – 408 с.
149. Рыбопромысловые исследования р. Таз: Отчет // Обь-Тазовское отделение ВНИОРХа; Руководитель А.А. Бешкильцев; - Тобольск, 1951 -101 с.
150. Рыбохозяйственный раздел ОВОС к проекту «Карьер №1 для строительства НПС Ямал. НПС Тагульское м.р. – УПН Русское м.р.». Отчет о НИР// Госрыбцентр, руководитель П.А. Кочетков–Тюмень, 2013. – 82 с.
151. Селюков А.Г. Гаметогенез и половые циклы. В кн.: Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788). М.: Наука, 1989. С. 167-188.
152. Селюков А.Г. Оогенез и половые циклы самок пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) озера Ендырь (бассейн Оби) // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 2. С. 294-302.
153. Селюков А.Г. Репродуктивная система сиговых рыб (*Coregonidae*, *Salmoniformes*) как индикатор состояния экосистемы Оби. 1. Половые циклы пеляди *Coregonus peled* // Вопросы ихтиологии. 2002. Т. 42. №1. С. 85-92.
154. Сидоров Г. П. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 78-83.
155. Силивров С.П., Гилев А.В. Особенности морфологической изменчивости щуки в разнотипных водоемах Урала // IX Съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18-22 сентября 2006 г.), тезисы докладов, т. II / Отв. ред. академик РАН, д.б.н. А.Ф. Алимов, чл.-корр. РАН, д.б.н. Г.С. Розенберг. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. – С. 157.
156. Слепокурова И.А., Андриенко Е.Е. Питание сиговых в дельте реки Пур (бассейн Тазовской губы) // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Вып. 136. С. 118-125.
157. Сметанин М.М. Статистические методы в экологии рыб. - Борок, 2003. -200 с.

158. Спановская В.Д., Григораш В.А. К методике определения плодовитости одновременно и порционно икроточущих рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. - Вильнюс, 1976. - Ч.2. - С. 54-62.
159. Судаков В.М. Биология пеляди, выращиваемой в озерах Ханты-Мансийского округа // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 94. С. 96-102.
160. Татарко К.И. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихт. - 1968. - Т. 8. - Вып.3 (50). - С.425-435.
161. Тунёв В. Е. Биологическая характеристика пеляди р. Таз /С. А. Коршунов, В. Е. Тунев // Сборник научных трудов молодых ученых: сб. статей – Тюмень, 2004. – С. 3-8.
162. Тунёв В. Е. Изменчивость морфометрических показателей пеляди реки Таз / В. Е. Тунев, Н. В. Янкова, С. С. Григорьев // Аграрный вестник Урала: сб. статей. Тюмень, 2015.
163. Тунёв В. Е. Плодовитость пеляди р. Таз / В. Е. Тунев // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения: сб. статей. – Тюмень, 2003. – Вып. 4. – С. 117-122.
164. Тунёв В. Е. Проблемы использования водных биологических ресурсов эстуариев Карского моря / В. Р. Крохалевский, В. Е. Тунев и др. // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: сб. статей. – Томск, 2011. – С. 218-221.
165. Тунёв В. Е. Рациональная эксплуатация запасов тазовской популяции пеляди / В. Е. Тунев, Н. В. Янкова, С. С. Григорьев // Агропродовольственная политика России: сб. статей. – Тюмень, 2014.
166. Тунёв В. Е. Ретроспективный анализ промысла и динамики запасов пеляди в бассейне Тазовской губы / В. Р. Крохалевский, В. Е. Тунев // Вестник рыбохозяйственной науки: сб. статей. – Тюмень, 2014. – Вып. 4. – С. 20-34.
167. Тунёв В. Е. Рост пеляди реки Таз / В. Е. Тунев // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н. И. Вавилова: сб. статей. – Саратов, 2014. – Вып. 5. – С. 27-29.

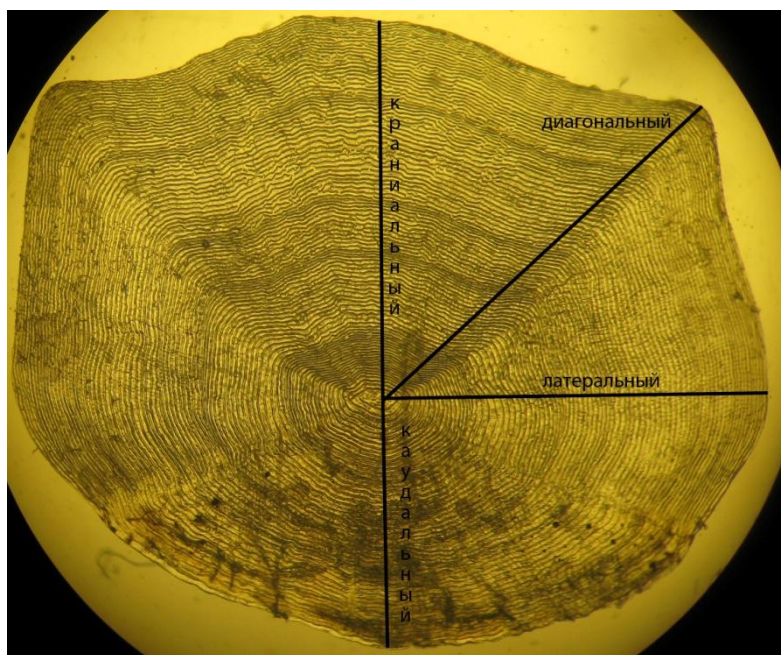
168. Тунёв В. Е. Состояние запасов тазовской популяции пеляди / В. Е. Тунев // Аквакультура России: вклад молодых: сб. статей. – Тюмень, 2012. – С. 162-165.
169. Тунёв В.Е. Биологическая характеристика и промысел пеляди в бассейне Тазовской губы / В.Е. Тунев, В.Р. Крохалевский // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень, 2013. – С. 236-243.
170. Тюрин П.В. Теоретические основы рационального регулирования рыболовства Изд. ГосНИОРХ. 1973. Т. 86.
171. Урбах В.Ю. Биометрические методы. - М.: Наука, 1964. - 415 с.
172. Физико-географическое районирование Тюменской области / Под ред. Н.А. Гвоздецкого. - М.: МГУ, 1973. – 240 с.
173. Хоар У., Рендалл Д., Брэтт Дж. Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 408 с.
174. Цой Р. М. Корреляция между некоторыми морфологическими и физиологическими признаками у ропшинского карпа // Изв. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. - 1971. - Т. 74. - С.39-44.
175. Чистобаева Р. Е. Естественное воспроизводство пеляди в бассейне реки Печоры // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. вып. 207. С. 127-138.
176. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., изд-во АН СССР, 1959. 164 с.
177. Шарапова Т. А. Макробеспозвоночные р. Таз и водоёмов его бассейна // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Институт проблем освоения севера СО РАН. – 2000. Вып. 1. – с. 122-126.
178. Шилов И.А. Экология: Учеб. для биол. и мед. спец. вузов. – М.: Высш. шк., 1997. – 512 с.: ил.
179. Шишмарев В.М. Морфологическая характеристика некоторых видов рыб бассейна реки Северной Сосьвы // Тр. ин-та экологии растений и животных. 1979. Вып. 121. С. 38-73.
180. Шишмарев В.М. Морфофизиологические особенности популяций пеляди бассейна реки Северная Сосьва. Сб.: Лососевидные рыбы. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 126-127.

181. Шишмарев В.М. Эколого-морфологические особенности сиговых рыб уральских притоков бассейна Оби: Автореф. дис. канд. биол. наук. Иркутск, 1985. 24 с.
182. Шишмарев В.М., Лугаськов А.В. О размерной изменчивости морфологических признаков пеляди // Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977. С. 34-35.
183. Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста. – М., 1935. – 259 с.
184. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 596 с.
185. Юданов И. Г. Сыня и её значение для рыболовства Обского Севера//Работы Обь-Тазов. науч. рыбхоз. станции. 1932. Т. 1. вып. 4. С.3-91
186. Юхнева В.С. Заморные явления в озерах и меры их предупреждения. – Отчетная сессия Ученого Совета ГосНИОРХ по итогам работ 1968 г. – Л., 1968. – С. 94-96.
187. Янкова Н.В. Изменчивость меристических признаков популяций серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch.) в разнотипных озерах Тура-Тавдинского междуречья // Аграрная наука – 2001 год (сборник молодых ученых). - Тюмень: ТГСХА, 2001б. С.69-70.
188. Янкова Н.В. Изучение изменчивости пластических признаков серебряного карася из разнотипных озер методом кластерного анализа // Актуальные вопросы в АПК (к конференции молодых ученых, декабрь 2001 года). - Тюмень: Тюменская государственная сельскохозяйственная академия, 2002а. - С.137-141.
189. Янкова Н.В., Ниязов Н.С. Рост серебряного карася в озерах междуречья Тавда-Тобол // Инновации в науке и образовании-2005: Тр. Междунар. науч. конф. (19-21 октября 2005 г., Калининград). – Часть I. – Калининград: КГТУ, 2005. – С.117-119.
190. Bertalanffy L. Basic concepts in quantitative biology of metabolism / L. Bertalanffy // Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. 1964. V. 9. № 1-4. P. 5-37.

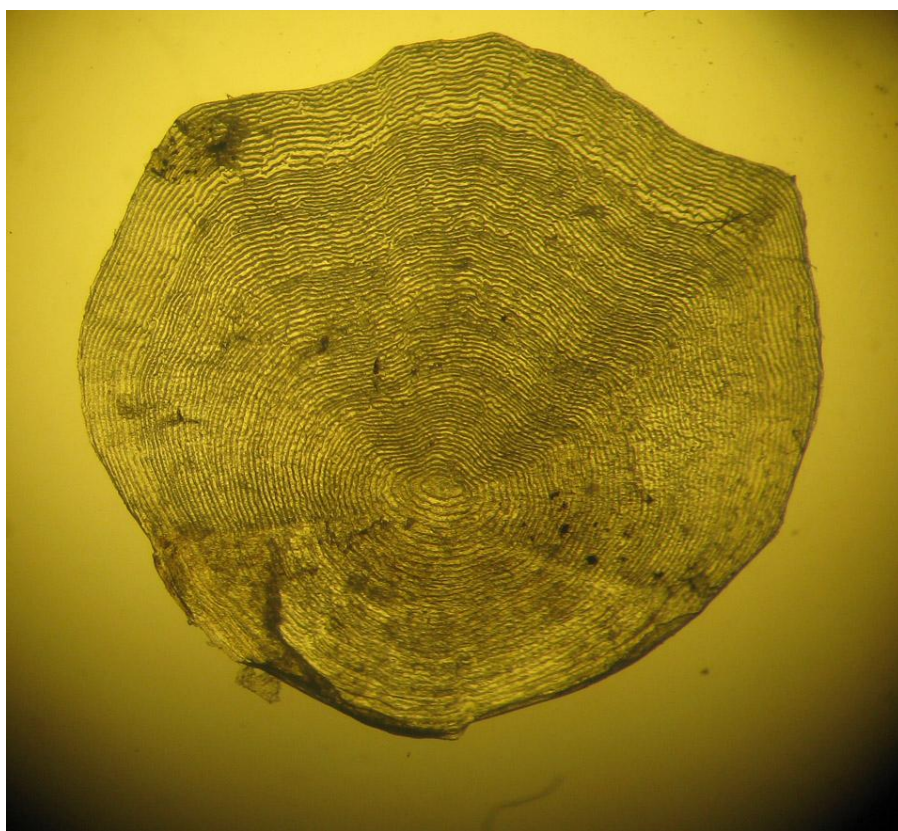
191. Aass P. Age determination and ear-class fluctuations of cisco, *Coregonus albula* L. in the Mjasa hydroelectric reservoir, Norway // Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1972. N. 52. P. 5-22.
192. Bittner D., Excoffier L., Largiader C. R. Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus* sp.) in a Swiss lake: a role for eutrophication? // Mol. Ecol. 2010. - Vol. 19. - P. 2152-2167.
193. Cope E. D. Contributions to the ichthyology of the Lesser Antilles// Trans. Amer. Phil. Soc. 1871 (1872). Vol. 14 (2). P. 445-483.
194. Dymond J. R. The Coregonine fishes of North-Western Canada// Trans. Roy. Canad. Inst. 1943. Vol. 24 (2). P. 171-232.
195. Etheridge E.C., Adams C.E, Bean C.W. Are phenotypic traits useful for differentiating among a priori *Coregonus* // J.Fish Biol. 2012. Vol. 80. P. 387-407.
196. Etheridge E.C., Bean C.W., Maitland P.S., Adams C.E. Morphological and ecological responses to a conservation translocation of powan (*Coregonus lavaretus*) in Scotland // Aquatic Conserv. 2010. Vol. 20. P. 274-281.
197. Gillet C. Egg production in a whitefish (*Coregonus shinzi palea*) brood stock: Effects of photoperiod on timing of spawning and quality eggs // Aquat. Living Resour. 1991. Vol. 4. P. 33-39.
198. Gulland J.A. Estimation of mortality rates. Ann. to Report Arctic Fishery Group / J.A. Gulland. ICES, C.M. V.3. 1965. P. 9.
199. Heese T. Systematics of Polish populations of European whitefish, (*Coregonus lavaretus*), based on skull osteology // Pol. Arch. Hydrobiol. 1992. Vol. 39. P. 491-500.
200. Hogman W. J. Annulus formation on scales fo four species of coregonids reared under artificial conditions // J. Fish. Res. Board Canada. 1968. Vol. 25. P. 2111-2122.
201. Jacobsen M.W., Hansen M.M., Orlando L. et al. Mitogenome sequencing reveals shallow evolutionary histories and recent divergence time between morphologically and ecologically distinct European whitefish (*Coregonus* spp.) // Mol. Ecol. 2012. Vol. 21. P. 2727-2742.

202. Jordan D. S., Evermann B. W., Clark H. W. Check list of the fishes of North and Middle America and fishlike vertebrates north of the northern boundary of Venezuela and Columbia. Wash. (D. C.): US Gov. print off., 1930. 670 p.
203. Lee R. M. A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales. Fish. J. Ser.2. 1920
204. McPhail J. D., Lindsey C. C. Freshwater fishes of Northwestern Canada and Alaska// Bull. Fish. Res. Board Canada. 1970. N 173. P. 1-381.
205. Mills K. H., Beamish R. H. Comparison of fin-ray and scale age determinations for lake whitefish (*Coregonus Clupeaformis*) and their implications for estimates of growth and annual survival // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. Vol. 37. P. 534-544.
206. Raitt D. C. The fecundity of the Hadlock – Fish. Board for Scotland. Scient. 1933.
207. Ricker W. E. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. Bull. Fish. Res. Board Canada. 1975. P. 191.
208. Robinson, B.W., Wardrop, S.L. Experimentally manipulated growth rate in three pine sticklebacks // Assessing tradeoffs with developmental stability. Env. Biol. Fish. - 2002. - Vol. 63. - P. 67–78.
209. Sandlund O. T. Differences in the ecology of two vendace populations separated in 1895 // Nordic J. Fresh. Res. 1992. Vol. 67. P. 52-60
210. Vonlanthen P., Roy D., Hudson A. G. et al. Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.) // J. Evol. Biol. 2009. - Vol. 22. - P. 498–514.
211. West-Eberhard M.J. Developmental plasticity and evolution. New York: Oxford University Press, Inc., 2003. 794 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ А



Чешуя пеляди р. Таз в начале нагула, возраст–5+, промысловая длина – 26,2 см, масса – 296 г



Чешуя пеляди Тазовская губа в конце нагула, возраст – 6, промысловая длина – 27,0 см, масса – 300 г

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Возрастная структура пеляди в промысловых уловах на р. Таз, п. Надо-
Марра, август, %.

Годы	Возрастные группы									Средние показатели		
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	длина, см	масса, г	возраст
1981	-	0,4	7,6	68,0	23,0	1,0	-	-	-	29,6	429	5,2
1982	0,5	1,5	4,0	14,5	62,0	15,0	2,0	0,5	-	30,4	487	5,9
1983	1,9	1,4	0,5	7,1	28,4	58,3	2,3	0,1	-	30,2	454	6,4
1984	1,9	13,2	8	11	14,9	28,3	18,1	4,6	-	29,3	427	6,0
1985	-	2,2	65	11,3	4,7	6,7	5,8	4,3	-	27,9	364	4,8
1986	0,3	1,7	3	82,3	7,3	1,3	0,9	0,6	2,6	28,7	396	5,2
1987	-	1,0	12,6	11,1	67,7	6,6	1,0	-	-	29,3	420	5,7
1988	-	-	13,2	41,7	14,2	29,3	1,5	0,1	-	28,5	398	5,6
1989	0,8	0,5	1,0	37,6	43,1	11,1	5,7	0,2	-	28,4	372	5,8
1990	0,3	1,0	5,1	32,0	53,6	7,6	0,4	-	-	28,2	359	5,6
1991	0,2	1,5	15,3	36,1	41,2	5,4	0,3	-	-	28,4	365	5,7
1994	-	-	1,0	68,4	15,0	8,9	5,0	1,2	0,5	28,3	354	6,0
1995	-	1,1	5,6	56,6	29,8	5,8	0,3	0,9	-	28,8	383	5,9
1996	-	0,5	7,6	25,9	53,9	10,5	0,4	1,2	-	28,5	357	6,2
1997	0,1	1,1	8,3	20,5	41,0	24,1	4,9	-	-	28,7	348	6,4
1998	-	2,6	3,3	25,4	44,2	19,4	5,0	0,2	-	28,6	403	6,4
1999	-	0,3	9,6	16,6	40,9	26,8	4,8	1,0	0,2	28,5	393	6,5
2000	2,1	37,4	36,2	15,6	7,2	1,3	0,2	-	-	28,8	424	4,8
2001	0,6	16,8	49	25,5	7,8	0,3	-	-	-	28,7	409	5,2
2002	-	25,6	40,9	28,8	3,5	0,6	0,1	0,3	-	28,9	381	4,1
2003	0,2	11,8	37,6	38,4	8,8	2,4	0,8	-	-	29	394	4,5
2004	0,3	23,6	36,1	26,1	11,7	1,1	0,6	0,5	-	29,7	416	4,3
2005	0,8	16,0	39,2	34,4	6,4	2,9	0,3	-	-	28,7	405	4,4
2006	0,7	17,6	36,9	32,0	10,3	2,0	0,5	-	-	29	415	4,4
2007	0,8	10,8	52,5	29,2	5,8	0,8	0,1	-	-	27,5	387	4,3
2008	0,3	22,4	44,2	26,6	5,2	0,8	0,5	-	-	27,5	322	4,2
2009	0,2	19,3	41,8	28,6	8,2	1,6	0,3	-	-	27,3	326	4,3
2010	0,4	7,0	21,2	39,1	28,2	2,7	1,4	-	-	27,4	350	4,8
2011	0,2	6,6	22,4	47,9	19,3	3,0	0,4	0,2	-	27,3	335	4,7
2012	0,4	7,0	21,2	39,1	28,2	2,7	1,5	-	-	28	380	4,7
2013	0,2	10,3	26	35,2	23,9	2,7	1,7	-	-	27,3	344	4,5