

**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

На правах рукописи

Шаталин Владислав Андреевич

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТРЕХ
МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ
COREGONUS MIGRATORIUS (GEORGI, 1775) И ИХ ВЗАИМОСВЯЗЬ С
ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ**

Специальность

03.02.08 – Экология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор Морузи И. В.

Новосибирск – 2022

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И ОБОЗНАЧЕНИЙ

АИП – абсолютная индивидуальная
плодовитость

МЭГ – морфоэкологическая группа

ННН – незаконный, несообщаемый
и нерегулируемый промысел

ОДУ – общий допустимый улов

ОП – относительная плодовитость

C_v – коэффициент вариации

$\bar{x}$ – среднее арифметическое
значение

$\pm S\bar{x}$ – ошибка среднего

арифметического значения

r – коэффициент корреляции.

СПИСОК ОБОЗНАЧЕНИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Q – индивидуальная масса рыбы

q – индивидуальная масса рыбы без
внутренностей (масса порки)

L – абсолютная длина тела

l_{sm} – длина тела по Смиту (длина
тела от начала рыла до конца
средних лучей хвостового
плавника)

l – длина тела от вершины рыла до
основания хвостового плавника
(промысловая длина)

l_t – длина тушки

l_c – длина головы

sp. br. – число тычинок на первой
жаберной дуге

II_1 – число чешуй по боку тела (с
учетом чешуи без пор)

II_2 – количество рядов чешуй под
боковой линией

II_3 – количество рядов чешуй над
боковой линией

ID – длина основания спинного
плавника

hD – высота спинного плавника

IP – длина грудных плавников

IV – длина брюшных плавников

IA – длина основания анального
плавника

hA – высота анального плавника

IC_1 – длина верхней лопасти
хвостового плавника

IC_2 – длина нижней лопасти
хвостового плавника

l_{pc} – длина хвостового плавника

H – наибольшая высота тела

h – наименьшая высота тела

V – наибольший обхват тела

aD – антедорсальное расстояние

aP – антепектральное расстояние

aV – антевентральное расстояние	f – ширина лба
aA – антеанальное расстояние	aO – длина рыла, предглазничное расстояние
pD – постдорсальное расстояние	pO – заглазничное расстояние
pA – длина хвостового стебля, постанальное расстояние	Ch – высота головы через середину глаза
PV – пектровентральное расстояние	Ch ₂ – высота головы на уровне затылка
VA – вентроанальное расстояние	O – диаметр глаза.
PA – пектроанальное расстояние	
bC – толщина головы	

Содержание

ВВЕДЕНИЕ	5
1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	10
1.1 Общие сведения о байкальском омуле	10
1.2 Краткая характеристика озера Байкал и его бассейна	15
1.3 Общая характеристика питания байкальского омуля	19
1.4 Распределение омуля в озере Байкал	21
1.5 Интродукция байкальского омуля.....	23
1.6 Современные проблемы искусственного воспроизводства байкальского омуля.....	25
1.7 Естественные и антропогенные факторы, влияющие на экологические условия обитания байкальского омуля.....	27
1.8 Причины введения моратория на добычу (вылов) байкальского омуля и проблемы современной оценки состояния запасов.....	34
2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	40
2.1 Материалы исследования	40
2.2 Методы исследования.....	43
3 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	47
3.1 Морфологическая разобщённость байкальского омуля	47
3.1.1 Меристические признаки	47
3.1.2 Пластические признаки	53
3.1.3 Морфофизиологические признаки	74
3.2 Половой диморфизм байкальского омуля	77
3.3 Характеристика нерестового стада байкальского омуля	80
3.4 Абсолютная и относительная плодовитость байкальского омуля.....	88
3.3 Влияние некоторых экологических факторов на байкальского омуля	96
ВЫВОДЫ	105
ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ И РЕКОМЕНДАЦИИ	108
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	109
ПРИЛОЖЕНИЕ А	127
ПРИЛОЖЕНИЕ Б.....	128
ПРИЛОЖЕНИЕ В	129

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Байкальский омуль (*Coregonus migratorius*, Georgi, 1775) – эндемик, ценный промысловый водный биологический ресурс оз. Байкал, запасы которого были подорваны рядом многочисленных неблагоприятных естественных и привнесенных факторов. Под первым понимается изменение водного режима в бассейне и климата, а второй связан с антропогенным воздействием человека.

Антропогенное воздействие на численность байкальского омуля выразилось, прежде всего, в том, что был допущен перелов нерестовой части популяции байкальского омуля, как со стороны официального, так и со стороны незаконного, несообщаемого и нерегулируемого (ННН) промысла.

Немалую нагрузку на состояние запасов оказывают и такие факторы, как: сточные воды, загрязняющие реки, необходимые для воспроизводства байкальского омуля; вырубка лесов, влияющая на гидрологический режим не только озера Байкал, а его бассейна в целом; загрязнение и уничтожение нерестилищ предприятиями и многие другие факторы, чей список огромен.

За последнее десятилетие наблюдалась тенденция к сокращению общей биомассы байкальского омуля, которая к 2016 г. уменьшилась в 3 раза (Соколов, Петерфельд, 2018). В 2016 г., по сравнению с среднегодовыми наблюдениями, была отмечена критически низкая численность производителей байкальского омуля, заходящих на нерест в реки.

Не менее важным явился и тот факт, что период с 2014 по 2017 г. приток водных ресурсов в оз. Байкал был рекордно минимальным, и это пагубно повлияло на нерестовые площади и на выживаемость молоди в связи с сокращением площади, пригодной для нагула (Гармаев, Цыдыпов, 2019).

Всё это привело к тому, что в августе 2017 г. был введен запрет на промысел омуля в озере Байкал и впадающих в него реках приказом Минсельхоза России от 29.08.2017 № 450 «О внесении изменений в правила рыболовства для Байкальского рыбохозяйственного бассейна, утвержденные

приказом Министерства сельского хозяйства Российской Федерации от 7 ноября 2014 г. № 435» (Приказ..., 2014).

С 2017 г. общий допустимый улов (ОДУ) байкальского омуля устанавливается только для научно–исследовательских работ в целях оценки запасов, искусственного воспроизводства на рыбоводных заводах и для осуществления и обеспечения традиционной хозяйственной деятельности и традиционного образа жизни коренных малочисленных народов Сибири, Дальнего Востока и Севера Российской Федерации.

Создалась необходимость в дополнительном изучении биологических особенностей байкальского омуля в современных условиях обитания. Морфометрия имеет ключевое значение в систематической классификации рыб и является одним из индикаторов экологического благополучия вида (Правдин, 1966; Riddell & Leggett, 1981; Ihssen et al., 1981; Winans, 1984; Strauss & Fuiman, 1985; Swain & Holtby, 1989; Swain et al., 1991; Beeman et al., 1994, 1995; Razzaq et al., 2015; Морузи, Пищенко, 2016; Колесов, Ростовцев, 2016). Полученные результаты позволяют дать оценку влияния экологических и антропогенных факторов и отслеживать изменения, протекающие в популяциях.

Знание биологии и экологии вида необходимо, в частности для повышения объемов и усовершенствования эффективности его искусственного воспроизводства на рыбоводных заводах. В качестве доказательства можно привести пример «экологического метода сбора икры» разработанного в 1984 году Н. Ф. Дзюменко, что позволило значительно повысить эффективность искусственного воспроизводства, сократив трудоёмкость рыбоводства в несколько раз, и при этом увеличив в разы рыбоводные мощности (Авторское ..., 1982).

Цель исследования: выявить морфологическую изменчивость трех морфоэкологических групп байкальского омуля (*Coregonus migratorius*, G.), находящихся в депрессивном состоянии, и их взаимосвязь с экологическими условиями среды обитания.

Задачи исследования:

1. Изучить морфологическое строение и размерно–возрастную изменчивость производителей (самок и самцов) байкальского омуля.
2. Выявить динамику возрастной плодовитости на основе проведенных исследований.
3. Установить размерность морфофизиологических признаков (сердца, печени, кишечника).

Научная новизна. Впервые в условиях депрессивного состояния нерестовой части популяции проведен комплексный анализ морфологических показателей нерестовых стад трех морфоэкологических групп байкальского омуля: пелагической (р. Селенга), прибрежной (р. Баргузин) и придонно–глубоководной (реки Посольского сора). Представлена возрастная, половая и размерно–массовая характеристика нерестового стада байкальского омуля. Установлен уровень влияния численности популяции байкальского омуля, находящейся в депрессивном состоянии, на признаки собственной продуктивности – плодовитость и скорость роста. Показано, что за счет разрежения стада и высвобождения нагульной площади отмечается улучшение показателей роста и плодовитости.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Низкий уровень численности популяции оказывает влияние на продуктивные показатели байкальского омуля. За счет разрежения стада и высвобождения нагульной площади отмечается улучшение показателей роста и плодовитости.
2. Морфоэкологические группы байкальского омуля в значительной степени различаются между собой по признакам телосложения, связанным с их движением и питанием (размеры плавников, высоте тела, количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге, длине кишечника) что свидетельствует о их разной приспособленности к освоению разных экологических ниш озера Байкал.

Практическая значимость. Результаты исследования имеют научную и практическую значимость, представляют определенный интерес для рыбного хозяйства и охраны природы. Они будут полезны для ихтиологов, работников рыбного хозяйства, специалистов по использованию природных ресурсов и охране окружающей среды и широкого круга любителей природы.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на Практической сессии «Case-study» (Сессия «Экология 2022») (2022 г.), на заседании ученого совета Новосибирского государственного аграрного университета в 2021 г., на Международной научно–практической конференции «Развитие и современные проблемы аквакультуры» (конференция «Аквакультура 2021») в рамках комплексного плана научных исследований «Развитие аквакультуры» по направлению «Сохранение и охрана биологических ресурсов Мирового океана», на 55–й Международной научной студенческой конференции МНСК–2017.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 работ, в том числе 2 в журналах, индексируемых в международных базах данных, и 4 в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 129 страницах и включает введение, обзор литературы, описание методов, результаты исследования, выводы, предложения и приложения. Список литературы представлен 138 источниками, в том числе 32 на иностранных языках. Работа содержит 15 таблиц, 42 рисунка, 3 приложения.

Личный вклад автора. В основу работы положены собственные материалы соискателя из многолетних (с 2018 г. по 2021 г.) исследований нерестовой части популяции байкальского омуля трех морфо-экологических групп, собранных в ходе полевых выездов. Лично соискателем осуществлены сбор и обработка полевого материала, а также статистическая обработка, анализ полученных данных и их интерпретация.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю доктору биологических наук, профессору И. В. Моружи за огромный, неоценимый вклад в работу как наставника.

Автор выражает также признательность руководителю Байкальского филиала ФГБНУ «ВНИРО», кандидату биологических наук В. А. Петерфельду и его сотрудникам за помощь при сборе материала, доктору биологических наук, профессору А. А. Ростовцеву – за ценные советы при написании данной работы.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19–34–90097.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Общие сведения о байкальском омуле

Байкальский омуль (рисунок 1) имеет морфологическое сходство с арктическим омулем *Coregonus autumnalis* (Pallas), что ранее служило основанием считать, что он является его эндемичной формой и проник в озеро в межледниковый период по системе рек из Северного Ледовитого океана, в связи с чем был выделен в его подвид *Coregonus autumnalis migratorius*, Georgi, 1775 (Sukhanova, 2004; Гайкалов, 2008).



Рисунок 1 – Байкальский омуль (*Coregonus migratorius*, Georgi, 1775)

В 2004 году были представлены результаты молекулярно-филогенетического исследования байкальского омуля, проведенные с использованием различных маркеров, и сделаны выводы, что байкальский омуль является потомком сигового предка, обитавшего в озерно-речных водоемах на месте современного Байкала, и впоследствии был выделен в

отдельный вид – *Coregonus migratorius* (Смирнов, 2008; Гайкалов, 2008; Sukhanova, 2004).

Многие авторы отмечают, что адаптация к определенным условиям среды обитания, оказывается влияние на морфологические характеристики рыб (Алеев, 1963; Никольский, 1980; Решетников, 1980; Крохалевский, 1981; Vonlanthen et al., 2009; Bittner et al., 2010; Моружи, 2017).

Байкальский омуль является эндемиком озера Байкал и имеет сложную внутривидовую структуру. Вид населяет разные участки озера и имеет разный спектр питания, в связи с чем были выделены морфоэкологические группы (МЭГ). Различают три МЭГ байкальского омуля: придонно–глубоководная, пелагическая и прибрежная (Смирнов, Шумилов, 1974; Калягин, Майстренко, 1997).

Жизненный цикл байкальского омуля начинается с апреля по май, когда проходит выклев личинок во впадающих в озеро Байкал реках. Молодь скатывается по реке в прибрежно–соровую систему озера, где первое время нагуливается. Через некоторое время она начинает осваивать уже открытый Байкал, где продолжает нагуливаться несколько лет до полового созревания. Каждая МЭГ имеет разный срок созревания половых продуктов, который зависит от места нагула, температурного режима, кормовой базы, темпа роста размерно–массовых показателей. Так, прибрежная МЭГ, осваивая прибрежные участки, прогреваемые в летний период, массово созревает в возрасте 6+...7+ лет. В противоположность прибрежной МЭГ, придонно–глубоководная МЭГ массово начинает созревать к 10+...11+ годам. Сроки массового созревания пелагической МЭГ средние, и составляют 8+...9+ лет. Осенью созревшие и готовые к нересту особи начинают миграцию к нерестовым рекам. Зайдя в реки, омуль откладывает икру на песчано–галечных грунтах. По окончании нереста производители уходят обратно в озеро на зимовку. В виду того, что рыбы относятся к пойкилотермным организмам, каждый период (нагул, зимовка, нерест и т.д.) связан и в

большой степени зависит от температуры окружающей среды (Смирнов, Шумилов, 1974; Калягин, Майстренко, 1997).

По срокам нерестовой миграции, местам нагула и нереста выделяют несколько популяций байкальского омуля, получившие свое название по наименованиям нерестовых рек, в которые производители заходят на нерест. В настоящее время выделены селенгинская, посольская, чивыркуйская, северобайкальская, баргузинская, кикинская популяции (Смирнов, 1997; Смирнов, Шумилов, 1974).

Популяции могут включать в себя несколько МЭГ, но в зависимости от мест нагула та или иная МЭГ является преобладающей. Популяции поддерживают численность своих МЭГ за счет освоения разных глубин пелагиали (Смирнов, Шумилов, 1974; Попов, 2007).

Омули, заходящие на нерест в р. Селенгу, не ограничиваются только основной пелагической МЭГ, среди них в меньшем соотношении встречаются особи придонной и прибрежных МЭГ. Однако, придонная МЭГ заходящая на нерест в реку Селенгу, несколько отличается от придонников, заходящих на нерест в реки Посольского сора, по некоторым морфологическим признакам, чьи индексы больше, чем у посольской популяции. Кроме того, в реке Селенге встречаются особи прибрежной морфогруппы, которые также имеют различные индексы признаков от прибрежников баргузинской популяции (Смирнов, 1997). Аналогичная ситуация и с баргузинской популяцией, где присутствуют особи всех трех МЭГ, но основное стадо (66%) состоит из прибрежной МЭГ, доля пелагического составляет 23% и придонного–глубоководной – 11% (Коновалова, 2014).

При температуре воды 10 – 12°C в реке Селенге байкальский омуль (селенгинская популяция) начинает заходить на нерест в конце августа – начале сентября. Отнерестившись, особи начинают скат обратно в озеро до декабря включительно (Хохлова, 1967; Смирнов, Шумилов, 1974).

В конце сентября – начале октября при температуре воды 7 – 8°C омуль начинает заходить на нерест в реки Кичеру и Верхнюю Ангару. В конце октября – ноябре отнерестившиеся производители возвращаются в озеро. В реках Чивыркуйского залива производители отмечались в начале октября при температуре воды 3 – 4 °C, когда скатывались после нереста обратно в озеро с последующим отходом на зимовку в открытую часть озера (Хохлова, 1967; Смирнов, Шумилов, 1974; Черняев, 1982).

Основная часть нагульных стад в озере Байкал в 1970–х гг. состояла из пелагической (44%) и прибрежной (46%) МЭГ, доля придонно–глубоководного омуля составляла порядка 10% (Смирнов, Шумилов, 1974). Придонно–глубоководная МЭГ самая немногочисленная и в основном полностью искусственно воспроизводится на Большереченском рыбоводном заводе (Попов, 2007).

Каждая МЭГ имеет значительные отличия по нескольким показателям в силу адаптации к обитанию в разных горизонтах воды и приспособленности к питанию (Мишарин, 1958; Смирнов, 1997). Основные из признаков, по которым можно быстро определить принадлежность к той или иной МЭГ, являются: размеры особей, размеры глаз и ширина лба, положение ротового аппарата, особенности строения жаберного аппарата, а именно количество жаберных тычинок (Мишарин, 1958; Смирнов, 1997).

Малые размеры глаз, более широкий лоб и наибольшее количество жаберных тычинок имеют омули пелагической МЭГ. Напротив, наименьшее число тычинок, большие размеры глаз и менее широкий лоб характерны для придонной МЭГ. По данным признакам промежуточное значение между пелагической и придонной МЭГ занимает прибрежная МЭГ (Смирнов, 1997).

Одним из достоверных показателей морфологической и биологической разнокачественности для каждой МЭГ является количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Многие авторы и специалисты (Базов, 2012; Смирнов, 1997; Соколов, 2011 и др.) используют такие термины в

отношении байкальского омуля, как многотычинковый, среднетычинковый и малотычинковый омуль:

- многотычинковый относится к пелагической МЭГ, имеет от 44 до 54 тычинок на первой жаберной дуге, заходит на нерест в реку Селенгу (селенгинская популяция);

- среднетычинковый относится к прибрежной МЭГ, имеет от 38 до 47 тычинок и заходит на нерест в реки со средней протяженностью (северобайкальская и баргузинская популяции);

- малотычинковый относится к придонно–глубоководной МЭГ, имеет от 35 до 45 жаберных тычинок, нерестится в небольших реках (Смирнов, 1997).

Морфоэкологические группы по-разному населяют глубины озера и имеют разные протяженности нерестовых миграций (Смирнов, 1997; Voronov, 2021).

Пелагическая МЭГ концентрируется на глубинах 50–200 м склоновой зоны в зависимости от сезона, в период нереста осваивает до 550 км от устья реки Селенги (Смирнов, 1997; Voronov, 2021).

Придонно–глубоководная МЭГ населяет озеро на глубинах до 350 м. Заходит на нерест в малые притоки залива Посольский сор с длиной нерестового пути в среднем от 3 до 20 км (Неронов, Соколов, 2002) и до 32 км в реку Большая Речка (Смирнов, 1997; Voronov, 2021).

Прибрежная МЭГ населяет глубины 100 – 200 м. Протяженность нерестовой миграции баргузинской популяции от 90 до 270 км в реке Баргузин, северобайкальской популяции – 80 – 320 км в реке Верхней Ангаре и 55–75 км в реке Кичера (Смирнов, 1997; Voronov, 2021).

Факторами, определяющими дальность нерестовой миграции, являются степень зрелости половых продуктов и уровень воды в реках в период миграции: чем выше уровень, тем короче нерестовая миграция (Афанасьев, 1981; Базов, Базова, 2012; Воронов, 1993).

1.2 Краткая характеристика озера Байкал и его бассейна

Бассейн озера Байкал находится в северных умеренных широтах Евразии на территории Российской Федерации, вдоль озера проходит граница между Иркутской областью и Республикой Бурятия. Байкал имеет особый режим природопользования (Экологический ..., 2015).

Водосбор озера Байкал включает 336 постоянных водотоков, и половина из них приходится на трансграничную реку Селенгу, исток которой находится на территории Монголии. Река Ангара является единственной вытекающей из озера Байкал рекой. Речная сеть бассейна насчитывает около 10,4 тыс. водотоков. В пределах Российской Федерации находится 45% территории сбора вод, остальная площадь – на территории Республики Монголия. Основными водосборными водотоками являются реки Селенга и её притоки (Чикой, Хилок, Уда), Баргузин и Верхняя Ангара.

Формирование стока южных районов бассейнов озера и реки Селенги происходит преимущественно за счет дождевого питания. В северных районах бассейнов озера и реки Верхней Ангары преобладает снеговое формирование стока вод (Байкал ..., 2009; Экологический ..., 2015).

Запасы пресной воды в озере оцениваются на уровне около 19% от мировых запасов и на уровне 90% от запасов Российской Федерации (Экологический ..., 2015; Государственный ..., 2018).

Озеро находится на высоте 455,5 м над уровнем моря, окружено горными хребтами и протянулось с севера на юго-запад с площадью водной поверхности порядка 31,7 тыс. км². Длина береговой линии составляет 2,1 тыс. км. Максимальная глубина озера зафиксирована на отметке 1642 м в 1983 г., средняя глубина озера составляет 744,4 м. Длина озера – 636 км, наибольшая ширина (п. Усть-Баргузин – п. Онгурен) – 79,5 км, наименьшая (дельта р. Селенги – Бугульдейка) – 25 км. (Экологический ..., 2015; Szalay, 2017).

Гидрологический режим и его влияние на экологию рыб. Уровень озера имеет выраженный сезонный цикл, до вскрытия льда в апреле уровень воды начинает постепенно расти. Повышение уровня отмечается на протяжении всего теплого периода, достигая максимума к сентябрю–октябрю. Интенсивность подъема уровня и его максимум в конкретный год зависит от количества накопленного снега, скорости его таяния, атмосферных осадков на водосборном бассейне и инсоляции. Около половины речных вод приходится на реку Селенгу (Беркин, 2009).

Изменения гидрологического и термического режима в значительной мере влияют на экологию всего животного мира озера. Так, например, связанное со строительством Иркутской ГЭС изменение уровня воды в озере на один метр у некоторых видов рыб привело к ухудшению и смещению мест нагула, сокращению нерестовых площадей, а также повлияло на многие биологические показатели, в числе которых темпы роста, наступление половой зрелости, эмбриональное и постэмбриональное развитие (Мониторинг ..., 1991; Гидроэнергетика ..., 1999).

Изменение уровня воды повлияло на береговую линию, затопив низкие участки озера на площади около 500 км², а также дельтовые участки притоков рек Селенги (260 км²), Верхней Ангары и Кичеры (100 км²) с высокой концентрацией кормовых организмов (Рогозин, 1974). Размыв песчаных кос прибрежно–соровой зоны увеличил водообмен соров с акваторией Байкала до 2 раз (Фиалков, 1977), вследствие чего температура воды в Посольском соре снизилась почти в 2 раза (Шимараев, Куимова, 1977). Было отмечено замещение высокопродуктивных теплолюбивых биоценозов на холоднолюбивые (Топорков, Козлова, 1994).

Начиная с 1960-х гг. и по настоящее время уровень озера Байкал зависит от режима эксплуатации сети гидроэлектростанций (Иркутской, Братской, Усть–Илимской), работающих в компенсационном, взаимозависимом режиме (Материалы ..., 2021).

Гидрохимическая характеристика. Гидрохимический режим озера Байкал неоднороден в течение года. Весной отмечают годовой минимум минерализации воды. В период летней межени минерализация повышается до начала летне–осеннего паводка, вследствие которого она снижается и затем вновь плавно повышается на протяжении остальной части года (Экологический ..., 2015).

Экологическое состояние озера Байкал в 2019 г. по гидрохимическим показателям оценивается без превышения предельных допустимых норм (Государственный ..., 2020).

По классификации О. А. Алекина (1958), вода озера Байкал относится к слабоминерализованным водам. Водородный показатель (рН) воды озера Байкал изменяется от нейтрального (7) до слабощелочного (7,5) (Котомина, и др., 2021). Содержание в воде растворенного кислорода отмечается с постоянным насыщением около 10–12 мг/дм³. Природные изменения химического состава воды Байкала происходят в поверхностном слое, прогреваемом летом и наиболее насыщенном кислородом благодаря ветровым течениям. Зимой перемешивание воды происходит из–за постоянной циркуляции подо льдом течений,двигающихся в котловинах Байкала против хода часовой стрелки. Заметны изменения состава воды по содержанию кремния и органических соединений фосфора и азота. Концентрации кремния, интенсивно поглощаемого весной–летом диатомовыми водорослями, резко возрастают зимой. Концентрации органических соединений фосфора и азота связаны с сезонными циклами развития фитопланктона и имеют два максимума (январь – февраль и июль) и два минимума (май – июнь и август) (Государственный ..., 2020).

Ихтиофауна. Ихтиофауна озера Байкал и его бассейна представлена 67 видами и подвидами, из них 6 акклиматизанты. В самом озере установлено 56 видов и подвидов, 34 из которых являются эндемиками голомянко–бычковых рыб. С учетом эндемичных форм ихтиофау озера с устойчивыми

структурно–функциональными образованиями составляет 61 вид (Решетников, 1980; Неронов, Соколов, 2002).

Промысловое значение в озере имеют 13 видов рыб (в основном байкальский омуль (до запрета), плотва, окунь, елец, карась). Для таких видов водных биоресурсов озера, как байкальский омуль, белый и черный байкальский хариус, байкальская нерпа, байкальский сиг устанавливается общий допустимый улов, для остальных промысловых видов – рекомендуемый вылов (добыча), по материалам, ежегодно разрабатываемым Байкальским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» («БайкалНИРО»).

К категории редких и исчезающих видов отнесены байкальский осётр (Красная книга МСОП), даватчан (Красная книга России), таймень и ленок (Красные книги Бурятии и Иркутской области), а также елохинская и карликовая широколобки (Красная книга Иркутской области) (Государственный ..., 2018).

В реке Селенге насчитывается 27 видов (20 местных, 6 акклиматизированных и 1 проникший в бассейн Селенги карликовый алтайский осман). Остальные водоемы водосбора населяют 33 вида.

Озеро Байкал подразделяется на несколько ихтиографических комплексов, основными из которых являются:

1. Система озер, соров, заливов и притечных мелководий Байкала, населенных частиковыми породами рыб (плотва, окунь, щука, язь, карась и др.), занимающими всю систему на глубинах до 50 м, за исключением осетра, населяющего глубины до 180 м (Неронов, Соколов, 2002; Экологический ..., 2015).

2. Прибрежная зона открытого озера Байкал глубинами от 20 до 70 м, которую населяют хариус, ленок, таймень, голец, голянь и др. (Экологический атлас ..., 2015).

3. Глубоководная зона – склон и пелагиаль до глубины 350 м, где обитают сики, налим, омуль. Толщу воды занимают скорпенообразные

(керчаковые, глубоководные широколобки и голомянки с наибольшим разнообразием донных форм на глубинах до 700 м (Экологический ..., 2015).

4. Река Селенга (река высшей рыбохозяйственной категории) – место обитания хариусов, ленка, тайменя и некоторых частиковых пород. Эта река является также местом для нерестовых миграций и нереста байкальского омуля, байкальского осетра, сига–пыжьяна и др. (Неронов, Соколов, 2002; Экологический ..., 2015).

Промысловое значение в озере Байкал и его бассейне имеют только 17 представителей. До введения запрета порядка 55% продукции промысла приходилось на байкальского омуля, около 30% – на частиковые виды рыбы (Экологический ..., 2015).

1.3 Общая характеристика питания байкальского омуля

На стадии эмбрионального развития внутри материнской яйцевой оболочки байкальский омуль питается эндогенно желтком (Черняев, 1968, 1982; Смирнов, 1987). Эмбриональное развитие длится около 215 суток с момента оплодотворения до конца выклева (Черняев, 1982).

Выклев байкальского омуля проходит в начале вегетационного периода (конец апреля – начало мая) при температуре воды от 0,2 до 6,5°C (Мишарин, 1953). В этот период у него практически отсутствуют пищевые конкуренты. В течение первого месяца жизни основным рационом питания личинок являются ветвистоусые и веслоногие рачки и коловратки на ранних стадиях развития. С ростом, достигая длины 25–30 мм, молодь переходит на питание мелкими формами личинок хирономид, взрослыми копеподитными стадиями рачков. Позднее молодь начинает потреблять как зоопланктон, так и более крупные кормовые объекты - макрогектопуса, личинок, мальков и молодь голомянко-бычковых рыб, гаммарид (Смирнов, Шумилов, 1974; Бобков, Павлицкая, 1996).

Конкуренция на почве питания снижена за счет того, что места нагула сеголетков и более старших особей разобщены. Крупные особи омуля

нагуливаются в наиболее глубоких районах мелководий озера Байкал, не создавая конкуренции сеголеткам (Сорокин, Сорокина; 1988).

Выпускаемые с Большереченского рыбозаводного завода личинки придонно–глубоководной МЭГ омуля начинают питаться реофильными личинками хирономид во время ската в Посольский сор. В Посольском соре они переходят на питание организмами зоопланктона, куколками и имаго хирономид, личинками рыб, а также поденками, веснянками, остракодами, воздушными насекомыми (Бобков, Павлицкая, 2002).

Взрослые особи байкальского омуля питаются эпишурой байкальской, веслоногими рачками, бокоплавами, составляющими более половины рациона. Около 40% годового рациона приходится на молодь пелагического бычка желтокрылки и голомянок (Сорокина, 1976; Бобков, Павлицкая, 2003). Пелагическая МЭГ омуля питается мелкими рачками длиной 0,2-2,5 см, а придонно-глубоководная МЭГ – более крупными, длиной 1,0-3,0 см. С 6+ лет у придонной и прибрежной МЭГ существенную часть рациона начинает составлять рыбная пища – около 60% для придонной и около 30% для прибрежной МЭГ соответственно (Смирнов, 1996).

Характер питания имеет выраженный сезонный характер. В первой половине лета, в зависимости от района нагула омуля, рачковый планктон составляет от 60 до 90% его пищи. Вторая половина лета также представлена преобладанием рачка, но в рацион включается молодь бычка–желтокрылки (Тугарина, Купчинская, 1977).

Спектр питания с поздней осени по раннюю весну составляет молодь желтокрылки и голомянок, а также бокоплавы (в особенности макрогектопус) (Тугарина, Купчинская, 1977). Интенсивность питания в зимний период наиболее слабая (Мишарин, 1958).

С середины июня до октября проходит летний нагул омуля с наибольшей интенсивностью в июле – августе при оптимальной температуре 7–15 °С, доля рыб с пустыми желудками в этот период составляет до 17% (Мишарин, 1958).

1.4 Распределение омуля в озере Байкал

Крупнейший знаток фауны озера Байкал, советский зоолог, доктор биологических наук М. М. Кожов описал схему пространственно–временного распределения байкальского омуля в озере с учетом сезонных изменений температуры воды и жизненным циклом основных представителей зоопланктона озера (Кожов 1954, 1958, 1962).

Селенгинская популяция занимает наиболее обширный биотоп эпипелагиали глубоководных районов озера с глубинами 100–300 м (Кожов 1954, 1958, 1962; Смирнов, 1997; Попов, 2007).

Северобайкальская и баргузинская популяции занимают прибрежно–пелагический биотоп с глубинами 20–50 м (Смирнов, 1997).

Посольская, кикинская и чивыркуйская популяции осваивают присклоновую область в пределах глубин 50–350 м (Смирнов, 1997).

В. Г. Сиделева (2020) отмечала, что веслоногие рачки *Epischura baikalensis* и пелагические амфиподы *Macrohectopus branickii*, определяют сезонные пищевые миграции пелагических рыб. Сравнительный анализ численности зоопланктона южного Байкала с течением времени показал, что в период максимального развития эпишуры в июле–октябре концентрация зоопланктона за десятилетие с 1997 по 2007 г. вдвое больше, чем в 1951 г. Распространение эпишуры напрямую зависит от температуры воды (Sideleva, 2020).

В 2013 г. В. В. Смирновым были представлены результаты анализа материалов многолетних исследований структуры и функционирования пелагической экосистемы озера Байкал с моделью динамической анимации сезонных миграций байкальского омуля. По результатам анализа сезонного распределения омуля в озере был сделан вывод, что омуль не является прибрежной рыбой, как считали ранее, кормовые ресурсы эпипелагиали (верхний 300–метровый слой) глубоководных районов осваиваются омулем на протяжении всего года (Смирнов, 2013).

Сезонные перемещения байкальского омуля в толще воды определяет нестабильный термический режим озера в каждом конкретном году, зависимый от изменчивости гидрометеорологической ситуации и динамики климата в Байкальском регионе (Смирнов, 2013).

Толща вод озера характеризуется обратной температурной стратификацией. Термоклин (слой скачка температур в толще воды) отмечается на глубинах 100 – 300 м в глубоководных районах Байкала (Смирнов, 2013). С октября по декабрь, вслед за сезонным термоклином основная часть байкальского омуля всех популяций плавно перемещается на глубины 100–200 м, концентрируясь в основном в верхних и нижних слоях термоклина преимущественно у придонных слоев склона на глубинах 100–150 м (Смирнов, 2013).

С января по апрель на глубинах 100–300 м в зоне подводного склона мелководных районов байкальский омуль зимует. Основная концентрация пелагической МЭГ омуля отмечается на глубинах до 200 м, прибрежной – от 100 до 300 м и придонной – на глубинах более 200 м. Отмечена также зависимость распределения от возрастных групп и упитанности особей. Так, особи младших возрастных и средневозрастных групп и особи, скатившиеся из рек после нереста прибрежной МЭГ, встречаются в прибрежной зоне с глубинами менее 50 м (Кожов, 1954, 1958, 1962).

В мае–июне вода начинает прогреваться, обратная температурная стратификация с прогревом вод замещается состоянием гомотермии, водный слой богат зоопланктоном, и омуль массово выходит в прибрежную зону: пелагическая МЭГ – на глубины 50 – 100 м, прибрежная – на 5–20 м, придонно–глубоководная – 100 – 350 м. С июля по сентябрь в верхних слоях воды повышена концентрация рачкового планктона, а миграция омуля совпадает с районами концентрации рачка. Омуль прибрежной МЭГ продолжает нагуливаться в пределах прибрежно–пелагической зоны, придонная МЭГ омуля в июле остается в склоновой зоне (на глубинах 50 – 200 м). Нижний слой термоклина отмечается на глубинах 200 – 300 м, где

плотность омуля существенно снижается (Мишарин, 1953; Кожов, 1954; Смирнов, 1997, 2013).

В июле происходит быстрый прогрев поверхностных вод озера. Образуется сезонный слой скачка температуры в верхнем 25–метровом слое пелагиали, и основная часть омуля распределяется в верхнем 25–метровом слое эпипелагиали озера. Плотность омуля в нижнем слое глубинного термоклина (200 м) минимальна. В августе–сентябре формируются косяки из готовых к нересту особей, начинающих миграцию к нерестовым рекам. В результате выхода в мелководные участки производителей, готовых к нересту, плотность омуля в подводном склоне снижается. Наиболее многочисленная селенгинская популяция формирует косяки на разных участках Северного, Среднего и Южного Байкала и мигрирует в прибрежную область Селенгинского района к дельте реки Селенги. Северобайкальская популяция направляется к рекам Верхней Ангаре и Кичере. Посольская популяция, покидая склоновую зону, направляется к заливу Посольский сор, продвигаясь к рекам, впадающим в залив (Мишарин, 1953; Кожов, 1954; Смирнов, 1997, 2013).

1.5 Интродукция байкальского омуля

В 1980–х гг., в прудовом хозяйстве совхоза «Павлозаводской» стали заниматься выращиванием байкальского омуля в нагульных–карповых прудах и в течение 20 лет успешно его практиковали. Была завезена оплодотворенная икра посольской популяции байкальского омуля и доинкубирована в аппаратах Сес–Грина, с последующим выпуском молоди в пруды для выращивания совместно с карпом и пелядью (Морузи, 2017).

Байкальский омуль успешно акклиматизировался и приспособился к новым, нестандартным для себя условиям, претерпевая морфологическую и экологическую изменчивость. Сеголетки омуля совместно с карпом и пелядью успешно зимовали в зимовальных прудах (Морузи, 2017).

Благодаря успешной адаптации омуля к новым экологическим условиям, а именно к нестандартному температурному режиму, но оптимальному для жизни, была подтверждена прямая зависимость между темпом роста и временем наступления половой зрелости. Половая зрелость наступала к 2–3-м годам жизни, что на 7–8 лет меньше, чем необходимо придонно–глубоководной МЭГ в естественной среде обитания, что связано с увеличением темпа роста омуля в прудах (Морузи, 2017).

Важным ограничивающим фактором для поддержания жизнеспособности байкальского омуля в прудах является кислородный режим, низкий уровень растворенного кислорода в воде (ниже 3,5 мг/л) при высокой температуре (+23°C) может оказаться фатальным для выживания фактором. В связи с этим необходимо, чтобы пруды были глубокими (до 7 м) с высоким уровнем биотехнических работ (Морузи, 2017).

Байкальский омуль также вселялся и в ряд водоемов Сибири, но не смог натурализоваться во многих из них по тем или иным причинам. Так, на опыт адаптации байкальского омуля к условиям обитания в оз. Чаны Новосибирской области в 1976–1977 гг., прошел неудачно в связи с высокой минерализацией воды в озере и дефицитом кислорода (Воскобойников, 1997). Выпущенные с 1968 по 1975 г. 450 млн личинок байкальского омуля в Иркутское водохранилище также не смогли прижиться (Попов, 2007).

Удачная интродукция была проведена с 1962 по 1993 г. в Братское водохранилище. Зарыблялся водоем байкальским омулем на стадии личинки, молоди, а также производителями. Там он хорошо прижился, освоив пелагиаль русловой части, где и нагуливается. Рацион питания преимущественно состоит из дафний (до 90%), а также циклопов, эпишур, гаммарид, молоди окуня пресноводного, ерша, налима. Морфологические показатели омуля Братского водохранилища за 20 лет претерпели значительные изменения, рыба стала заметно отличаться от байкальской по 16 из 26 пластических признаков, но характерные для вида черты физиологии

и экологии остались близким к нему (Мамонтов, 1977; Захарова, 1996; Купчинская, Купчинский, 1996).

Сроки наступления половой зрелости омуля Братского водохранилища сократились, первая половая зрелость отмечается у самцов в возрасте 3+ лет, у самок 4+. В массе созревает в возрастах 6+...7+ лет (Башаров, Башарова, 1984). Местом нереста производителей являются реки Иркут, Белая, Горный Куй, Еловка. В 1981–1986 гг. в реку Белая был отмечен заход маточного стада омуля численностью до 70 тыс. экз. (Башаров, Башарова, 1984; Тугарина, Храмцова, 1996).

С 1968 по 1972 г. личинок омуля без подращивания выпускали в Красноярское водохранилище. С 1972 года личинок стали подращивать. В 1973 г. отмечались первые заходы созревших производителей (самцы в возрасте 3+, самки в 4+) в притоки водохранилища на нерест. Итогом интродукции стало то, что байкальский омуль смог натурализоваться в водохранилище, имеет сравнительно хороший темп роста и живет до 12 лет (Попов, 2007).

1.6 Современные проблемы искусственного воспроизводства байкальского омуля

Пополнение запасов за счет искусственного воспроизводства – одна из основных и важных стратегий по сохранению запасов популяции многих видов рыб, в том числе байкальского омуля. Около 35 лет искусственное воспроизводство позволяло поддерживать численность байкальского омуля, выпуская около 40% личинок омуля от общего учтённого ската личинок в озеро.

Самая немногочисленная посольская популяция байкальского омуля (придонная МЭГ) воспроизводится практически полностью искусственно (История ..., 2015).

История искусственного воспроизводства берет свое начало еще с конца XIX – начала XX в., когда краеведом А.В. Кириловым, была

обоснована необходимость искусственного воспроизводства омуля на озере Байкал и проведён первый опыт искусственного осеменения икры К. Н. Пантелеевым на реке Селенге (История ..., 2015).

Уже в 1933 г. был запущен в эксплуатацию первый Большереченский рыбоводный завод, занимающиеся разведением посольской популяции байкальского омуля. Эффективность искусственного воспроизводства омуля в 3 раза превышала естественное размножение. Однако снижение запасов омуля селенгинской и северобайкальской популяций продолжалось, и с 1969 по 1975 г. действовал запрет на промысел. Было запланировано строительство новых рыбоводных заводов (Селенгинского и Баргузинского) с большей мощностью, увеличение мощности Большереченского рыбоводного завода и выпуск жизнестойкой молоди на наиболее кормные участки озера (Тюрин, 1969; История ..., 2015).

В процессе деятельности заводов оттачивались навыки и усовершенствовались рыбоводные процессы для более эффективной деятельности по искусственному воспроизводству. Так, в 1985 г. была внедрена уникальная технология, получившая название «экологического метода» сбора икры производителей байкальского омуля, автором которой является Н.Ф. Дзюменко, награжденный за разработку золотой медалью Выставки достижений народного хозяйства (История ..., 2015).

Данная технология позволила начать осваивать еще более большую мощность заводов при меньшей трудоемкости. Ручной труд был сокращен в несколько раз, поскольку исчезла необходимость «ручного» получения икры от производителей. При этом уменьшился травматизм и производителей, и икры. За счет нереста только полностью созревших самок была увеличена рабочая плодовитость с оплодотворяемостью икры, приближенной к естественному воспроизводству в природе минимум на 90%. Стоит отметить, что при «полусухом» методе, оплодотворяемость составляла 70–80% (История ..., 2015).

В последние годы ряд факторов ограничивают использование проектных мощностей рыбоводных заводов (3,75 млрд шт.), основным из которых является малое количество производителей омуля, заходящих на нерест в реки. Существуют также проблемы, связанные с низким уровнем финансирования и обновлением материально–технической базы заводов. Деятельность заводов не ограничена воспроизводством байкальского омуля, так, например, байкальский осетр, попавший в Красную книгу более полувека назад, все еще нуждается в искусственном пополнении численности (Воронова, 2019).

В настоящее время искусственным воспроизводством байкальского омуля занимаются Большереченский и Селенгинский рыбоводные заводы. Сарминский, Чивыркуйский и Баргузинский рыбоводные заводы прекратили деятельность по искусственному воспроизводству омуля в связи с отсутствием производителей (Воронов, 2020).

Следует отметить, что Селенгинский рыбоводный завод признается неэффективным для воспроизводства байкальского омуля ввиду неотработанной технологии заготовки производителей и по такому важному биологическому параметру как несопоставимые сроки выклева и ската заводских личинок с личинками естественного воспроизводства (Воронов, 2020).

1.7 Естественные и антропогенные факторы, влияющие на экологические условия обитания байкальского омуля

В настоящее время озеро Байкал претерпевает ряд экологических нагрузок, как естественных, так и антропогенных. Ученые приходят к выводу, что бассейн Байкала восприимчив к сильному изменению климата до такой степени, что экосистема и качество воды этой уникальной озерной системы могут подвергаться большим изменениям (Hall, Mills, 2000; Piccolroaz, Toffolon, 2018).

В настоящее время к проблеме экологии Байкала прикованы взгляды большого количества ученых разных научных направлений, из разных уголков мира. (Шимараев, 2002; Kravtsova et al, 2014; Волшаник, Орехов, 2018; Потемкина, 2018; Piccolroaz, Toffolon, 2018; Гармаев, 2019; Swann, 2020; Bazova, Bazov, 2021 и многие другие).

Наиболее сильные последствия климатического и антропогенного воздействия прослеживаются в литоральной зоне озера (Kravtsova et al., 2014; Основные ..., 2017), которая занимает около 7% площади водного зеркала и оказывает значительное влияние на функционирование всей экосистемы озера. Литоральная зона является основным местом обитания и нагула байкальского омуля с глубинами до 350 м.

Естественная нагрузка. Основными естественными факторами, влияющими на экологию озера Байкал и его бассейна, являются изменение климата и эвтрофикация прибрежных участков (Шимараев, 2002; Szalay, 2017; Потемкина, 2018; Гармаев, 2019; Bondarenko, 2019 и другие) Однако стоит отметить, что эвтрофикация литоральной зоны может являться не только следствием изменения климатических условий, но усиливаться по причине превышения предельно допустимых концентраций «питательных» элементов хозяйственных и промышленных стоков.

Изменение климатических условий. Ученые отмечают климатические изменения Байкальского региона, а также заметный рост температур в водах верхней зоны озера Байкал в разные периоды (Шимараев, 2002; Потемкина, 2018). Анализ изменения уровня воды в бассейне озера Байкал показал, что с середины 90-х гг. XX в. наблюдался рекордный по продолжительности за период наблюдений (1900 – 2019 гг.) затяжной маловодный период. Отмечен статистически значимый тренд уменьшения количества осадков и увеличения температуры воздуха (Гармаев, 2019). Скорость роста среднегодовой температуры для Байкальского региона отмечается на уровне +0,34 °C за 10 лет, в то время как для планеты в целом – в 2 раза меньше (0,17 °C за 10 лет) (Потемкина, 2018).

В последние годы приток водных ресурсов в озеро Байкал являлся рекордно минимальным. У реки Селенги, обеспечивающей основной приток водных ресурсов в озеро, годовой сток имел тенденцию к снижению. Однако водность рек–притоков Верхней Ангары и Баргузина оставалась в пределах среднесноголетней нормы, что объясняется относительно более северным расположением их бассейнов и общей приподнятостью территории (Гармаев, 2019).

Прогнозы, полученные в ходе современных исследований, говорят о том, что ситуация с воздействием климата на водные экосистемы будет сохраняться и усугубляться внешними источниками загрязнения (Потемкина, 2018). Изменение климата может оказывать доминирующее влияние на структуру планктонного сообщества (Bondarenko et al., 2019).

Эвтрофикация прибрежных участков. Эвтрофикация может быть результатом как естественных изменений в водоёме, так и антропогенных воздействий. В озере Байкал влияние вызвано перепадами температуры, изменением климата и чрезмерным стоком в озеро сельскохозяйственных и промышленных сточных вод, являющихся «питательным загрязнением». В результате загрязнения литоральной зоны питательными веществами может наблюдаться последовательное изменение растительных сообществ и цветение зеленых водорослей (Kravtsova et al., 2014). Активное размножение зеленых водорослей отмечается в местах стока промышленных и сельскохозяйственных вод. По данным некоторых авторов, активное развитие спирогиры приводит к гибели ряда эндемичных видов животных и растений и в целом пагубно действует на экосистему озера (Котомина, и др., 2021). Концентрация водорослей на мелководье и тот факт, что цветение водорослей исторически возникало в районах с неочищенными сточными водами, позволяют предположить, что неочищенные сточные воды являются серьезным фактором, усугубляющим проблему экологии озера (Kravtsova et al, 2014; Szalay, 2017).

Антропогенная нагрузка. Постоянный рост численности населения Земли и сопутствующий ему постоянный рост уровня жизни населения приводят к возрастающему антропогенному воздействию на природу Земли, на все ее экосистемы (Волшаник, Орехов, 2018). Антропогенное воздействие на бассейн озера Байкал также усиливается по мере развития населенных пунктов, промышленности, туризма, из-за недальновидного управления в пользу региональной экономики и многих других факторов. Это большая проблема для мирового сообщества в целом (Schmieder, 2004; Mackey, Goforth, 2005; Carpenter et al., 2007; Goforth, Carman, 2009; Vadeboncoeur, 2011). Ее решение зависит от ряда факторов, основным из которых является оценка уровня воздействия и максимальное его снижение (Котомина и др., 2021). Высокий уровень загрязнения дельты реки Селенги считаются главной причиной гибели икры омуля (Волшаник, Орехов, 2018).

Существуют и нереализованные на данный момент антропогенные угрозы, одной из которых является планирование Монголией строительства сети плотин гидроэлектростанций (ГЭС) на реке Селенге и её притоках (Возможные ..., 2015; Szalay, 2017; Nikitin et al., 2019; Байкальский ..., 2021).

Промышленные и бытовые отходы. Основными привнесенными источниками загрязнения озера Байкал являются промышленные и бытовые отходы крупных населенных пунктов (Иркутска, Улан-Удэ, Северобайкальска, Байкальска, Слюдянки), где очистные сооружения либо являются изношенными, либо вовсе отсутствуют (Котомина ..., 2021). Состояние жилищно-коммунального хозяйства характеризуется крайней изношенностью большинства объектов коммунальной инфраструктуры, низкой эффективностью очистки сточных вод. Многие объекты ЖКХ оказывают существенное негативное воздействие на уникальную экологическую систему озера Байкал (Государственный ..., 2018).

Прибрежные воды загрязняются биогенными элементами и органическим веществом поступающими с притоками, а также от

туристических комплексов и населенных пунктов, расположенных на берегу озера. Все это способствует развитию водорослей (Основные ..., 2017) и отмечается резкий рост развития цианобактерий, спирогир в прибрежных водах, питательной почвой для которых являются отходы человеческой жизнедеятельности (Хертуев и др., 2020). Большая часть загрязняющих веществ попадает в Байкал в основном через реку Селенгу (Котомина и др., 2021).

По оценкам разных исследователей, в водах Байкала происходит постепенное накопление ряда химических элементов, что приводит к изменению экосистемы в целом. Наиболее загрязнена прибрежная зона озера в районе с. Максимиха и с. Оймур, где наблюдалось большое количество гниющих водорослей, а также наибольшее количество бытового мусора (Котомина и др., 2021). Наименее загрязнена береговая линия около с. Усть-Баргузин. По результатам исследования физических показателей воды озера Байкал обнаружено достижение верхней границы ПДК по показателю цветности в образцах воды улуса Дулан в летний период 2020 г. и в весенний 2021 г., а также весной в образцах воды с. Сухая (Котомина и др., 2021).

Туризм как фактор антропогенной нагрузки. Значимую нагрузку на экологическое состояние озера также оказывает туристско-рекреационная деятельность. Озеро Байкал имеет большое количество участков массового туризма и отдыха, что приводит к загрязнению побережья и литоральной зоны (Сутурин и др, 2016; Тулохонов, 2018; Воробьева и др., 2019). Ежегодная посещаемость Байкала колеблется от 1 до 1,5 млн туристов (Котомина и др., 2021), поэтому одной из основных проблем озера является проблема сбора, утилизации и переработки твердых бытовых отходов, оставленных отдыхающими (Экологический ..., 2015; Тулохонов, 2018), а также система канализации, на большей части территории поселков, представляющая собой выгребные ямы и индивидуальные септики, которые

не могут предотвращать поступление загрязняющих веществ в окружающую среду (Воробьева и др., 2019; Котомина и др., 2021).

К тому же, байкальский омуль, являясь «брендом» озера Байкал, не остается без внимания туристов и является желанным лакомством. Желание туристов удовлетворяют рыбаки, в погоне за прибылью осуществляющие незаконный, несообщаемый, нерегулируемый промысел, подрывая запасы эндемика (Тулохонов, 2018; Суходолов и др., 2020).

Анализ антропогенной нагрузки. Донные отложения являются индикатором для оценки влияния естественных и антропогенных процессов, на экосистему озера. Комплексное палеолимнологическое изучение донных отложений озер позволяет установить начало и динамику антропогенной нагрузки на озеро (История ..., 2019). В 2019 г. на озере Байкал отмечали улучшение состояния донных отложений по основному показателю, отражающему общее состояние, – содержанию сульфидной серы, которое уменьшилось в 5,3 раза по сравнению с 2018 г. (Государственный ..., 2020).

Степень загрязнения озера не достигла критического уровня, и губительное воздействие пока обратимо. Но уровень токсичных веществ в воде все еще гораздо выше нормы, а значит, принимать меры по улучшению ситуации просто необходимо (Волшаник, Орехов, 2018). Анализ современного состояния экологической системы озера, на основании материалов исследований разных ученых, показал, что на начало 2000–х гг. Байкал сохранялся в состоянии, близком к первозданному, однако существует ряд угроз, способных нанести вред экосистеме и прогноз состояния на ближайшие десятилетия неутешителен (Материалы ..., 2021).

Планирование строительства гидроэлектростанций. В 2012 г. Монголией было объявлено о начале работ над проектированием сети сооружений ГЭС на реке Селенге (Байкальский ..., 2021). Учеными начались исследования, по рассмотрению возможных негативных экологических последствий данного проекта для главного притока озера и самого Байкала

(Возможные ..., 2015). Исследования показывают, что последствия с большой долей риска будут многочисленными и необратимыми и окажут серьёзное негативное экологическое воздействие не только на реку, но и на озеро Байкал. Плотины резко уменьшили бы количество поступающей пресной воды в озеро, снижая уровень и тем самым ухудшая качество мест размножения птиц и рыб. Кроме того, плотины заблокируют пути миграции для размножения рыб, в том числе байкальского омуля (Szalay, 2017). Основным риском для экосистемы является изменение внутригодового гидрологического режима, включая повышенные стоки в зимний период (Nikitin et al., 2019). Чем ближе к устью реки Селенги, тем сильнее будет прогнозируемое воздействие монгольских гидроэлектростанций.

Конфликт на фоне планирования строительства ГЭС продолжается по сей день. В конце 2021 г. Министерство энергетики Монголии сообщило о тяжелом состоянии энергетической отрасли в стране, непомерных затратах на импорт электроэнергии и угрозе ограничения ее подачи населению и промышленности. За 11 месяцев 2021 г. потребление электроэнергии Монголии выросло на 11,3% (Байкальский ..., 2021).

Изменение гидрологического режима реки Селенги окажет большое негативное влияние на нерестилища селенгинской популяции байкальского омуля, что приведет к необратимому снижению численности, а при сочетании с другими антропогенными факторами, популяция вовсе может быть уничтожена (Базов, Базова, 2017). Увеличение потока воды в зимний период приведет к заиливанию или смыванию отложенной икры байкальского омуля с нерестового субстрата (песчано–галечного грунта), что приведет к ее гибели (Bazova, Bazov, 2021).

Для снижения негативного воздействия ГЭС предлагается разработка экологических требований в целях определения допустимых среднемесячных значений стока воды в Селенге в минимальном значении для летнего периода и в максимальном для зимнего, – хотя это и не гарантирует сохранение экосистемы в состоянии, близком к естественному (Nikitin et al., 2019).

1.8 Причины введения моратория на добычу (вылов) байкальского омуля и проблемы современной оценки состояния запасов

Байкальский омуль являлся доминирующим промысловым объектом рыболовства. В 21 веке, его доля вылова составляла около 50% от общего объема вылавливаемых водных биоресурсов озера Байкал. В 19 веке его доля составляла около 80%, но на фоне освоения других, менее ценных видов рыб, его доля снижалась, и в 20 веке составляла уже около 65% (Sideleva, 2020)

Ранее, в период с 1969 по 1979 г., уже вводился запрет на добычу байкальского омуля. В качестве причин запрета ученые называли ряд негативных факторов, которые повлияли на снижение запасов популяции: ухудшение кормовой базы из-за изменения гидрологического режима, ухудшение условий на нерестилищах из-за развития промышленности и нерациональный вылов (Тюрин, 1969; Воронов, 2020).

В настоящее время вновь действует запрет на промысловую добычу байкальского омуля. Схема регулирования режима промысла была подчинена правилам рыболовства и ориентирована на преимущественный вылов неполовозрелых особей в нагульный период, вылов отнерестившегося покатного стада и вылов половозрелых особей на путях нерестовых миграции для аквакультуры (Базов, Базова, 2015).

Нагульное стадо омуля, подверженное промысловому изъятию, на начало 2010-х гг. состояло из молодых неполовозрелых особей, еще ни разу не участвовавших в нересте, и средневозрастных особей, которые формируют основную ихтиомассу всех МЭГ омуля, что предполагает возможность получения максимальных уловов при их эксплуатации (Соколов, 2011). Данная ихтиомасса изымалась промыслом, тем самым постепенно подрывая запас родительского стада (Материалы ..., 2021).

Результатом снижения общего запаса омуля в Байкале явилось уменьшение численности производителей омуля, заходящих в нерестовые

реки. В 2016–2017 г. отмечалось критически низкое ее значение (Соколов, Петерфельд, 2018).

Для промышленного вылова байкальского омуля применялись ставные, закидные невода и сетепорядки (Соколов, 2011). Одним из характеризующих параметров данных орудий лова является единица промыслового усилия (количество усилий (операций), затрачиваемых на ведение промысла (единица времени)). В период с 2011 по 2017 г. промысловое усилие снижалось и в 2017 г. было почти в 4 раза меньше, чем в 2011 г. (Соколов, Петерфельд, 2018).

Биомасса байкальского омуля в период 1982 –2004 гг. колебалась от 20,5 до 26,4 тыс. т (Соколов, 2011; Соколов, Петерфельд, 2018). В 2008 г. было отмечено снижение биомассы ниже 20 тыс. т. В период с 2009 по 2016 г. биомасса продолжала снижаться и в 2017 г. была оценена на уровне 6,8 тыс. т (Соколов, Петерфельд, 2018).

В последние десятилетия стабильность сохранения запасов во многом связана со значимым критерием эффективности его искусственного воспроизводства на рыбоводных заводах (Бобков, 2010; Соколов, 2011; Соколов, Петерфельд, 2018), которые выпускали личинок омуля в период 1981–2010 гг. в среднем около 41% от общего их ската в Байкал (Бобков, 2010; Соколов, 2011). В последнее десятилетие (2011 –2020 гг.) выпуск личинок составил в среднем 0,49 млрд экз. или 37,1% от общего ската личинок омуля в Байкал. В 2018 г. было выпущено всего 0,08 млрд экз. личинок. В 2019–2020 гг. ситуация по сравнению с 2018 г. улучшилась, выпуск личинок с рыбоводных заводов возрос и составил 0,45–0,52 млрд экз. (Материалы ..., 2021).

Основным дестабилизирующим фактором снижения запасов и эффективности естественного воспроизводства является незаконный, нерегулируемый, несообщаемый промысел, масштабы которого переменчивы в разные годы в зависимости от проводимых административных в рыбном хозяйстве реформ (Соколов, 2011; Базов, Базова

2015; Петухова и др., 2019). Официальный вылов омуля существенно снизился после принятия некоторых решений по снижению промысловой нагрузки, но объем ННН вылова оставался стабильным (Материалы оценки..., 2021).

Браконьерский промысел имеет хищнический характер, изымая запас, в том числе с особями родительского стада, не успевшими подняться по реке и отнереститься, тем самым подрывая стабильность его пополнения новыми поколениями рыб.

По экспертной оценке Байкальского филиала ФГБНУ «ВНИРО», браконьерский вылов омуля в период с 2010 по 2016 г. составлял в среднем 0,6 тыс. т (рисунок 2), или с долей около 4/10 от промысловых объемов добычи (рисунок 3), что обуславливалось низкой эффективностью охранных мероприятий.

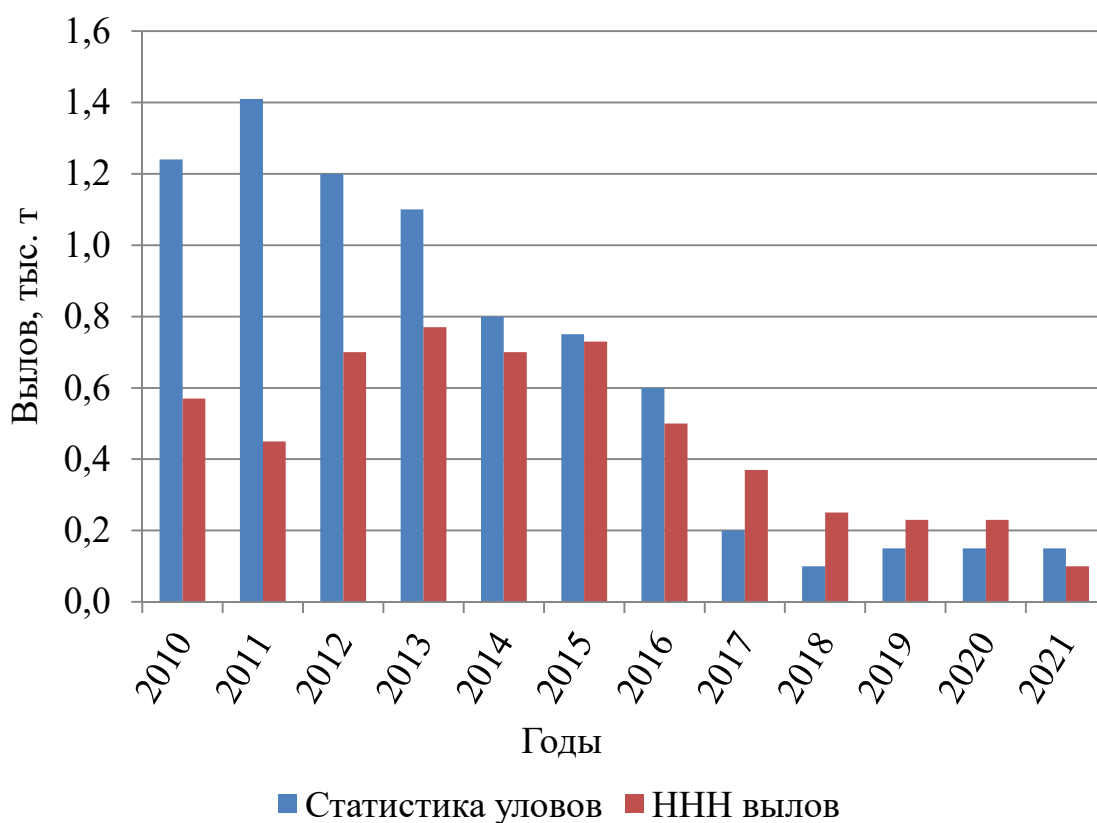


Рисунок 2 – Объемы промысловой (включая научный и в целях аквакультуры) и браконьерской добычи байкальского омуля в период с 2010 по 2021 г.

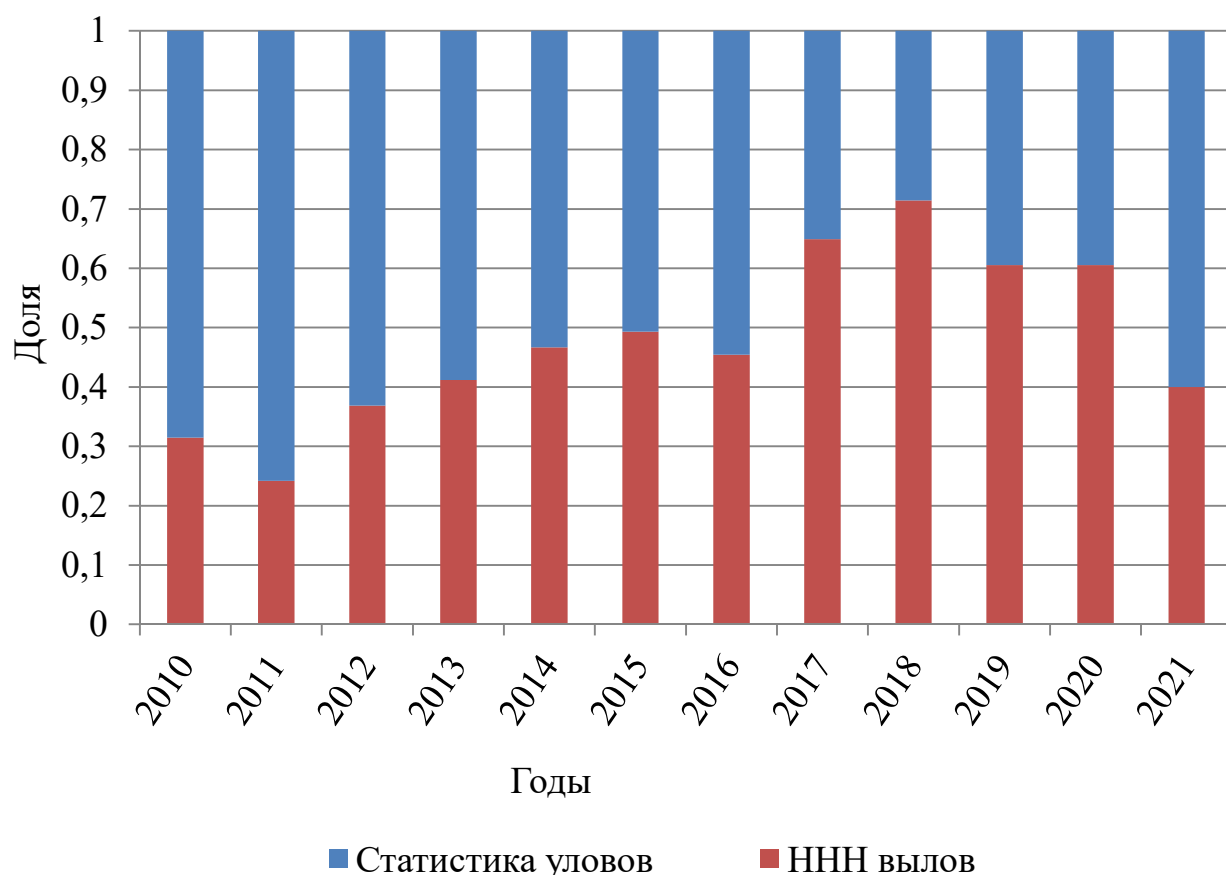


Рисунок 3 – Доля объемов официального и незаконного вылова от общего объема вылова байкальского омуля в период с 2010 по 2021 г.

В период запрета добычи 2017 – 2021 гг. отмечается тенденция к снижению ННН промысла, что связано с усилением мер охраны (Соколов, Петерфельд, 2018; Материалы ..., 2022)

Достоверно оценить браконьерское изъятие байкальского омуля – сложновыполнимая задача. Данную величину в настоящее время можно установить только экспертно, основываясь на многолетнем опыте и качественно собранных данных: путем визуальных наблюдений, опросам местных жителей, оценки интенсивности лова в браконьерские орудия, объемов изъятия охраной у браконьеров водных биоресурсов и браконьерских орудий лова, количества лодок и др.

Основания для запрета промыслового изъятия байкальского омуля закладывались за несколько лет до его введения, никаких предпосылок для увеличения запасов омуля не прогнозировалось (Базов, Базова 2015).

В 2017 г. приказом Минсельхоза России от 29.08.2017 г. № 450 был введен запрет на промысел байкальского омуля в озере Байкал и впадающих в него реках. Запрет действует и по сей день. Общий допустимый улов (ОДУ) устанавливается только в целях научного лова для оценки состояния запасов и в целях аквакультуры, на принципах предосторожного и экосистемного подходов (Бабаян, 2000; Материалы ..., 2020, 2021).

Ряд авторов отмечают, что при сохранении положения с ННН промыслом, особенно в период нереста на путях нерестовых миграций никакие ограничения интенсивности промысла не приведут к улучшению состояния запасов байкальского омуля (Базов, Базова 2015; Соколов, Петерфельд, 2018; Петухова, 2019; Ограничение ..., 2020).

На примере селенгинской популяции байкальского омуля были представлены экспериментальные сценарии динамики нерестовой биомассы пелагической МЭГ с 2018 по 2022 г., с использованием программного комплекса TISVPA с учетом разной интенсивности ННН промысла без учета пополнения за счет искусственного воспроизводства (Петухова, 2019). Сценарий с исключением ННН промысла показал, что биомасса запаса может восстановиться к 2022 г. выше уровня конца 90-х гг. XX в. (2,6 тыс. т). Однако сведение ННН промысла к нулю для данного сценария является сложновыполнимой задачей. Более оптимальный сценарий восстановления биомассы запаса со сниженным ННН промыслом до исторического минимума за 2008–2017 гг. показал, что к 2022 г. запас может восстановиться до уровня начала 2000-х гг. (0,9 тыс. т). При условии, если ННН промысел будет сохраняться на прежнем уровне, динамика биомассы нерестовой части популяции, по сценарию, будет только снижаться (Петухова, 2019).

В 2017–2020 гг. объем неучтенного вылова оценивается на уровне 250–350 т. Величина определяется экспертной оценкой сотрудников по каждому промысловому району озера (Материалы ..., 2021).

При расчетах по оценке возможности восстановления запасов без внимания остаются ряд других, как положительных, так и отрицательных факторов, которые сложно предугадать и оценить, но которые в значительной мере могут повлиять на динамику запаса в ту или иную сторону (Базов, Базова, 2015).

Оценку состояния запаса осложняет уровень информационного обеспечения в период запрета. Большую часть уловов из контрольных научных сетепостановок в промысловых районах выедает байкальская нерпа, вследствие чего величина улова занижается и полученные в ходе данные являются нерепрезентативными (Материалы ..., 2021). Анализ современного состояния запаса байкальского омуля оценивается на основании ретроспективного анализа динамики численности до 2017 г. в связи с тем, что нет возможности получения информации из основного источника ихтиологических материалов (величина промысловых уловов, индекс численности запаса), необходимых при расчете по когортным моделям. Использование «немодельных» методов расчета, относящихся к третьему уровню информационного обеспечения запаса, нецелесообразно использовать для данного промыслового вида (Материалы ..., 2021).

В настоящее время, Байкальский филиал ФГБНУ «ВНИРО» обосновывает необходимость продолжения запрета промысла байкальского омуля, исходя из оценки величины общего запаса на уровне 7,86 тыс. т, что ниже граничного ориентира по биомассе (10 тыс. т). ОДУ байкальского омуля, рассчитанный из принципа предосторожного подхода, направленного на сохранение и увеличение запасов, предлагается установить с приоритетом на искусственное воспроизводство и для научного мониторинга состояния запасов (Бабаян, 2000; Материалы ..., 2021).

2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19–34–90097.

Работа по сбору материала проводилась автором на заливе и реках озера Байкал, используемых байкальским омулем для нерестовой миграции и нереста, в Кабанском и Баргузинском районах Республики Бурятия с целью изучения морфологических признаков нерестовой части популяций в период их критической численности.

2.1 Материалы исследования

Объектом исследования послужили особи байкальского омуля пелагической (селенгинской популяции), придонно–глубоководной (посольской популяции) и прибрежной (баггузинской популяции) МЭГ, мигрирующие на нерест. В период с 2018 по 2021 г. была собрана случайная выборка нерестовой части трех МЭГ байкальского омуля при проведении научно–исследовательских сплавов и сетепостановок Байкальским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» на путях нерестовой миграции производителей. Придонно–глубоководная МЭГ отлавливалась в заливе Посольский сор с использованием набора ставных разноячейных сетей (ячеей от 30 до 50 мм, общей длиной 250 – 350 м) на разных участках залива. Пелагическая и прибрежная МЭГ отлавливались в реках (Селенга для пелагической МЭГ и Баргузин для прибрежной МЭГ) с использованием сплавных сетей. Всего было отобрано 438 производителей, из них 132 экз. пелагической, 149 придонной и 157 прибрежной МЭГ (таблица 1). Выборка является репрезентативной с приемлемой для ихтиологии величиной степени достоверности (доверительной вероятности) по t-критерию Стьюдента $P \geq 95\text{--}99\%$.

Таблица 1 – Количество отобранных экземпляров рыб из нерестовых стад байкальского омуля по МЭГ, экз.

МЭГ	Пол	Возраст, лет								
		4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+
Пелагическая	Самки	–	–	14	31	15	21	–	–	–
	Самцы	–	–	15	17	9	10	–	–	–
Придонная	Самки	–	–	–	–	12	15	15	13	14
	Самцы	–	–	–	–	20	19	15	15	11
Прибрежная	Самки	12	16	31	30	5	–	–	–	–
	Самцы	20	21	12	8	2	–	–	–	–

Придонно–глубоководная МЭГ байкальского омуля отлавливалась в первой половине сентября путем постановок разноячейного порядка сетей на путях миграции производителей в нерестовые реки залива Посольский сор, в проливе Прорва (рисунок 4).

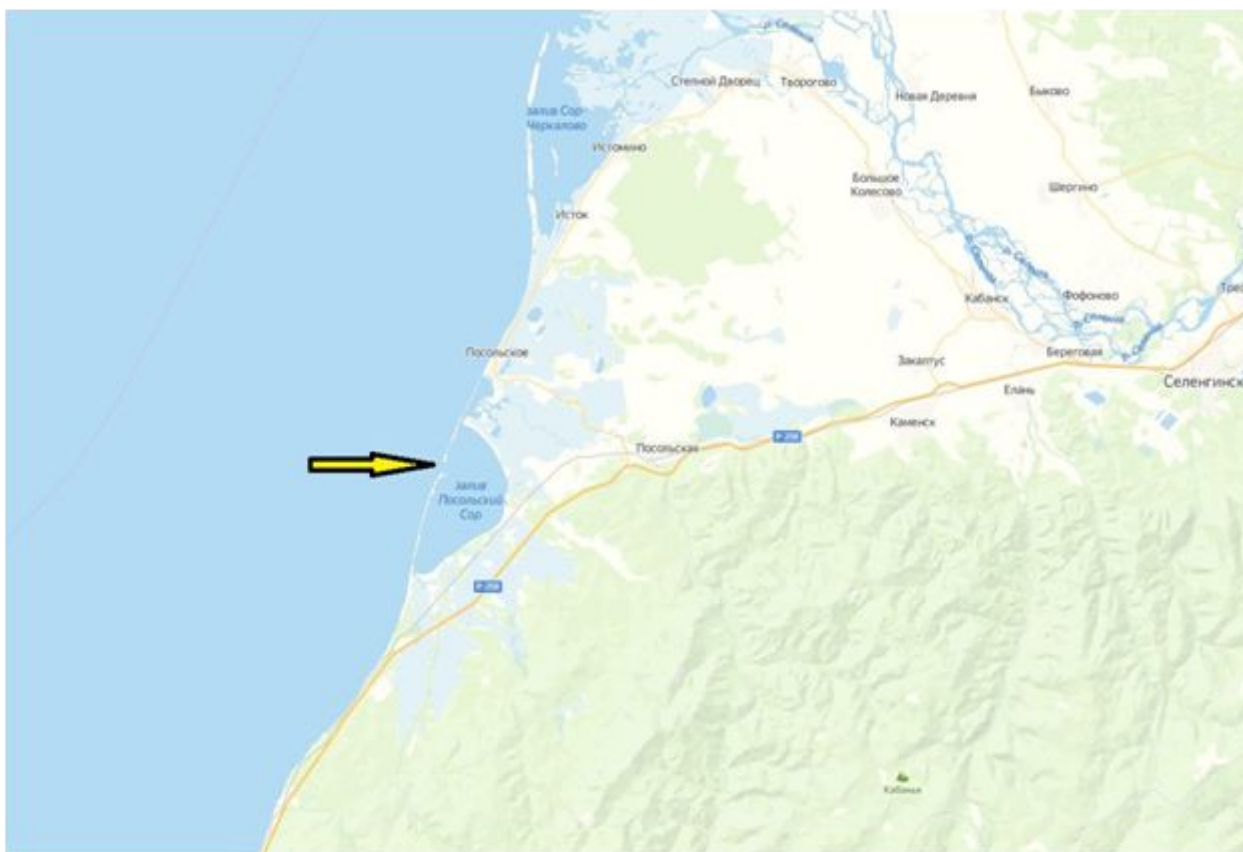


Рисунок 4 – Место сбора материала придонной МЭГ байкальского омуля, залив Посольский сор (пролив Прорва)

Пелагическая МЭГ байкальского омуля отлавливалась в дельте реки Селенги в первой половине сентября в 1 км от деревни Малое Колесово путем сетесплавов на путях миграции производителей, зашедших в реку (рисунок 5).



Рисунок 5 – Место сбора материала пелагической МЭГ байкальского омуля, Дельта реки Селенги (д. Малое Колесово)

Производители прибрежной МЭГ отлавливались во второй половине сентября и в первой половине октября путем сплавов на путях миграции сплавной сетью на реке Баргузин в 500 м от деревни Зорино (25 км от устья реки) (рисунок 6).



Рисунок 6 – Место сбора материала прибрежной МЭГ байкальского омуля, река Баргузин (д. Зорино)

В летне-осенний период (июнь, сентябрь) 2020 г. и весенний (май) 2021 г., проведены наблюдения прибрежной зоны озера Байкал в границах республики Бурятия от залива Провал до Баргузинского залива в 6 населенных пунктах (с. Оймур, улус Дулан; с. Сухая, п. Турка, с. Максимиха, пгт. Усть-Баргузин) с целью выявления антропогенного загрязнения. В ходе исследования определены и проанализированы некоторые физические и химические показатели качества воды.

2.2 Методы исследования

Были изучены счетные, линейные и весовые признаки рыб по руководству И.Ф. Правдина (1966) и учебному пособию В.И. Романова (2012). Определение морфологических признаков проводились автором с

учетом методических рекомендаций Ю. С. Решетникова (2015) одним оператором на свежепойманной рыбе.

Схема промеров некоторых пластических признаков тела рыб представлена в приложении А.

При проведении морфологического исследования рыб, соблюдались такие важные в работе моменты, как организация удобного, с хорошей освещённостью рабочего места, в выборку не включались травмированные особи.

Все промеры проведены стандартным набором измерительных приборов (мерная доска, штангенциркуль), с точностью до 0,1 см. Масса рыб измерялась на электронных весах с точностью до 1,0 г. Для взвешивания навесок икры, а также внутренних органов (печень, сердце) использовались электронные весы (Pocket scale МН-100 100g/0.01g) с точностью до 0,01 г. Для подсчета количества тычинок на первой жаберной дуге использовались увеличительное стекло (лупа настольная с подсветкой), препаровальная игла.

Промеры, проведенные на теле рыбы, пересчитывались в проценты относительно к длине до конца средних лучей хвостового плавника (длина по Смиту). Промеры признаков головы пересчитывались на абсолютную длину головы особи (индексы пластических признаков трех нерестовых МЭГ байкальского омуля представлены в приложении Б).

Для определения количества жестких лучей плавников учитывались лучи, вышедшие из-под кожи, согласно рекомендации И.В. Правдина (1966).

Определение возраста производителей байкальского омуля проводилось по отобранной чешуе с применением бинокулярного микроскопа МБС–10 по методике, учитывающей особенности формирования склеритного рисунка чешуи в годовых зонах роста (Смирнов, Смирнова–Залуми, 1993).

Метод морфофизиологических индикаторов (Шварц, 1968) рассматривается как средство изучения путей приспособления к конкретным условиям среды для каждой МЭГ байкальского омуля. Исследования в этом

направлении позволили установить ряд морфологических отличий адаптивного характера между самцами и самками.

Для определения влияния различия кормового режима использовались такие индикаторы, как длина кишечника и масса печени, для оценки степени двигательной активности – масса сердца.

Были взяты навески икры для определения абсолютной индивидуальной плодовитости (АИП). Показатель АИП определялся весовым методом (Дрягин, 1953; Правдин, 1966). Относительная плодовитость (ОП) вычислялась путем деления показателя АИП на показатель общей массы тела рыбы.

Физические и химические показатели качества воды определялись по стандартными методикам с использованием минилаборатории для анализа воды «МЭТ-МЛ-5» (производства ООО «МедЭкоТест»). За окончательный результат принято среднее арифметическое значение трех параллельных определений по каждому показателю.

Пробы воды брались в бутыл с притертой пробкой на глубине не менее 1 м, на расстоянии 1,5 м и более от берега. Отбирали пробы в трех точках на каждой из станций. Бутылки с водой сразу же после забора плотно закрывали, избегая попадания воздуха (Гидрохимия, 2008).

Из физических показателей определяли температуру, запах, цветность и мутность воды. Оценка цветности и мутности воды проведена с использованием стандартных методов мини-лаборатории «МЭТ-МЛ-5».

Для оценки интенсивности запаха пользовались стандартной методикой (ГОСТ Р ИСО 5479-2002, 2002), запах определяли по пятибалльной шкале.

При оценке воды по химическим показателям определяли кислотность (рН), жесткость (наличие гидрокарбонатов кальция и магния), щелочность (свободную и общую), перманганатную окисляемость, растворенный кислород, ионы аммония (NH_4), нитраты (NO_3^-) и нитриты (NO_2), ионы хлора (Cl^-).

Оценка химических показателей проведена с использованием стандартных методов мини-лаборатории «МЭТ-МЛ-5».

Вариационно–статистическая обработка собранного материала проводилась по Г.Ф. Лакину (1980).

Статистическая обработка материала осуществлена при помощи стандартной программы для ПК Microsoft Office Excel. Обработка велась с расчетом среднего значения ($\bar{x}$), стандартного отклонения (σ), ошибки среднего значения ($S\bar{x}$), коэффициента вариации (Cv).

Достоверность различий (доверительная вероятность) полученных результатов оценивалась по Критерию Стьюдента ($P \geq$).

Достоверность взаимосвязи переменных оценивалась по линейному коэффициенту корреляции (r). Нормальность распределения определена по критерию Шапиро Уилка (Кобзарь, 2006).

3 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1 Морфологическая разобщённость байкальского омуля

В настоящее время общепризнанно наличие внутривидовой дифференциации байкальского омуля, представленного тремя морфо-экологическими группами: пелагической, придонно-глубоководной, прибрежной. Разделение обусловлено геологическими процессами возникновения Байкала, приведшими к возможности освоения омулем кормовой базы пелагиали открытого Байкала, батимальной части, а также прибрежной отмели в пределах свала глубин. Дивергентная эволюция байкальского омуля шла как по линии наиболее полного использования кормовой базы озера, так и с учётом условий размножения в притоках озера Байкал (Смирнов, Шумилов, 1974; Майстренко, 1997; Смирнов, 1997; Материалы оценки..., 2022).

Изученные нерестовые стада байкальского омуля, представленные тремя морфо-экологическими группами, достоверно ($P \geq 95$) отличаются по размерно-массовым показателям и по пластическим признакам. Пелагическая МЭГ отличается от придонно-глубоководной МЭГ по 29 пластическим признакам из 31 изученного, а от прибрежной МЭГ – по 23 (приложение В). Придонно-глубоководная МЭГ достоверно отличается по 22 пластическим признакам от прибрежной МЭГ. В большей степени разобщённость хорошо отражается в признаках, связанных с движением и питанием рыб, что свидетельствует об их разной приспособленности к освоению разных экологических ниш озера Байкал.

3.1.1 Меристические признаки

Вариабельность счетных признаков числа чешуй и жаберных тычинок на первой жаберной дуге для каждой МЭГ была слабая и не превышала 9% (таблица 2). Данные признаки являются специфическими, а их различия

между группами подтверждают, что в данном случае выборки представляют собой различные морфоэкологические группы.

Таблица 2 – Индексы счетных признаков байкальского омуля

МЭГ	Признак	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv, %	lim
Пелагическая	ll1	96,5±0,5	5,9	87–122
	ll2	10,8±0,1	5,9	9–12
	ll3	13,1±0,1	8,9	11–16
	sp.br.	50,0±0,2	4,1	44–53
Придонная	ll1	90,3±0,5	4,4	80–99
	ll2	10,8±0,1	6,1	10–12
	ll3	12,4±0,1	5,5	11–14
	sp.br.	40,4±0,2	3,7	36–43
Прибрежная	ll1	95,9±0,4	3,6	83–107
	ll2	10,9±0,1	5,6	10–12
	ll3	12,1±0,1	5,6	11–14
	sp.br.	43,1±0,3	5,2	40–46

Количество жаберных тычинок пелагической МЭГ. Среднее количество тычинок на первой жаберной дуге у изученных экземпляров пелагического (многотычинкового) омуля составило 50,0±0,2 шт. Большая часть (69%) исследованных особей имели от 48 до 51 жаберной тычинки (рисунок 7).

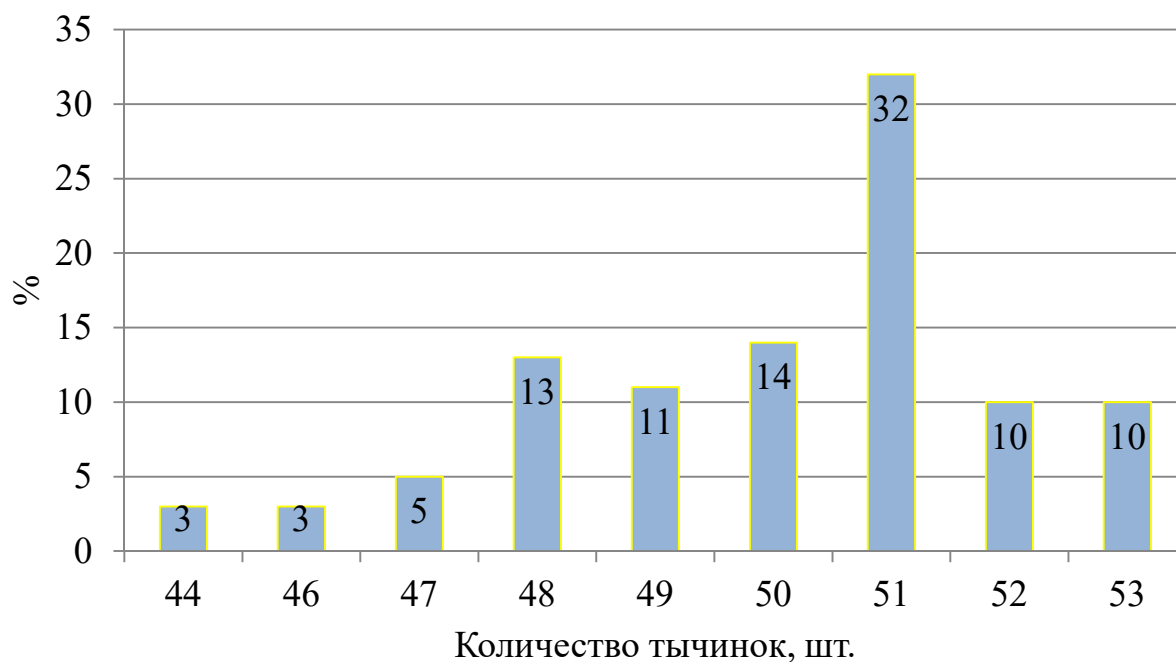


Рисунок 7 – Процентное распределение особей пелагической МЭГ по количеству тычинок на первой жаберной дуге

Наибольшее количество особей (32%) имели 51 жаберную тычинку, по 10% особей – 52–53 тычинок.

По данным 1973–1977 гг. количество тычинок составляло $48,31 \pm 0,03$ шт. (Базов, Базова, 2012), и $48,43 \pm 0,23$ шт. (Мухамедиаров, 1942). Такое различие с полученными нами данными может говорить о том, что у омуля в последние годы лучше развивается цедильный аппарат и приспособление к питанию мелкими пелагическими организмами. На подобные изменения указывают исследования, проведенные многими авторами. Например, И. В. Морузи (2017) утверждает, что у омуля в выращенного в карповых прудах в результате изменения размера пищевых организмов изменяется строение ротового аппарата. Г. В. Никольский (1965) отмечает, что возможно изменение экстерьера рыб в целом.

Количество жаберных тычинок придонно-глубоководной МЭГ. Максимальное количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге отмечено у 3% особей и составляет 43 шт., минимум, 36 тычинок, имели

1,5% особей. Основной процент особей по количеству тычинок приходится на диапазон от 39 до 42 шт. Наибольшее количество особей (47%) имели 41 жаберную тычинку, 39% особей – 39, 40 и 42 тычинки (рисунок 8).

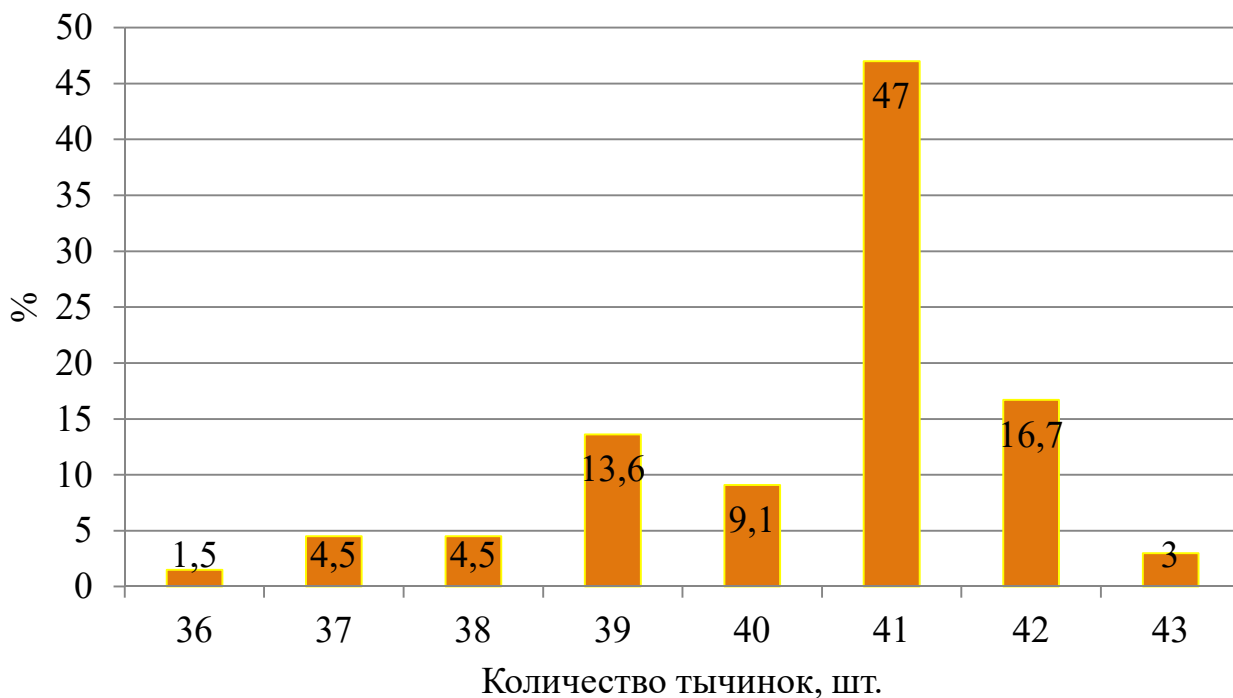


Рисунок 8 – Процентное распределение особей придонно-глубоководной МЭГ по количеству тычинок на первой жаберной дуге

Среднее количество тычинок на первой жаберной дуге составило $40,4 \pm 1,5$ шт.

Сравнительный анализ по количеству тычинок у изученных экземпляров придонного (малотычинкового) омуля с данными 1962–1965 гг. ($41,42 \pm 0,22$ шт.) (Смирнов, Шумилов, 1974) показал, что различие незначительное и говорит о том, что у придонно-глубоководной морфогруппы байкальского омуля приспособленность к питанию остается неизменной.

Количество жаберных тычинок прибрежной МЭГ. У 26,6% исследованных особей количество тычинок на первой жаберной дуге составило 42 шт., 23,3% особей имели 40 – 41 тычиноку, остальные 50,1% – от 43 до 47 шт. (рисунок 9).

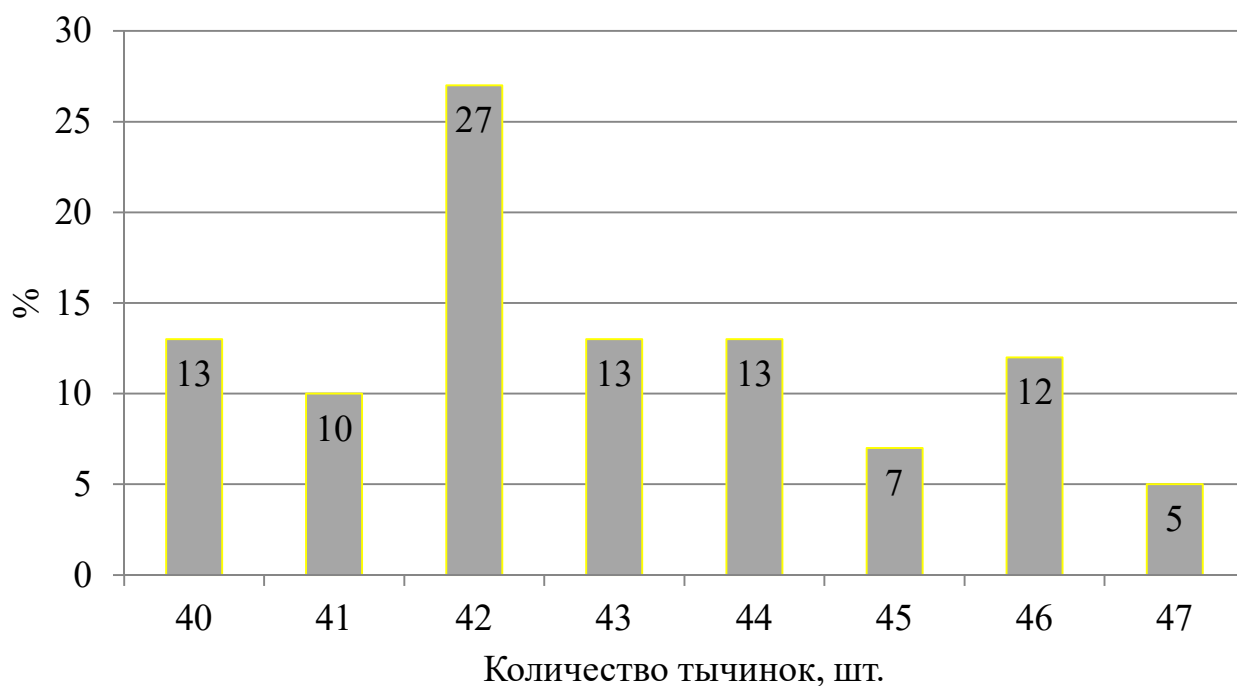


Рисунок 9 – Процентное распределение особей прибрежной МЭГ по количеству тычинок на первой жаберной дуге

Среднее число тычинок на первой жаберной дуге у изученных экземпляров прибрежного (среднетычинкового) омуля составило $43,12 \pm 0,29$ шт. По данным 1979–1980 гг., количество тычинок составляло $43,81 \pm 0,45$ шт. (Смирнов, 2012). Различие с полученными нами данными незначительное и может говорить о том, что у прибрежной МЭГ приспособленность к питанию осталась неизменной.

Морфоэкологические группы байкальского омуля достоверно ($P \geq 99$) отличаются между собой по количеству жаберных тычинок на первой жаберной дуге (рисунок 10), что свидетельствует о разной приспособленности к питанию.

На данный признак в наибольшей степени влияет размер объекта питания: чем меньше объект питания, тем большее число тычинок у рыбы и тем они длиннее.

Наибольшее количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге отмечено у пелагической МЭГ, что характерно для планктофагов, и в

противоположность им с наименьшим числом тычинок – придонно–глубоководная МЭГ. Прибрежная МЭГ занимает промежуточные ряды значений по количеству тычинок.

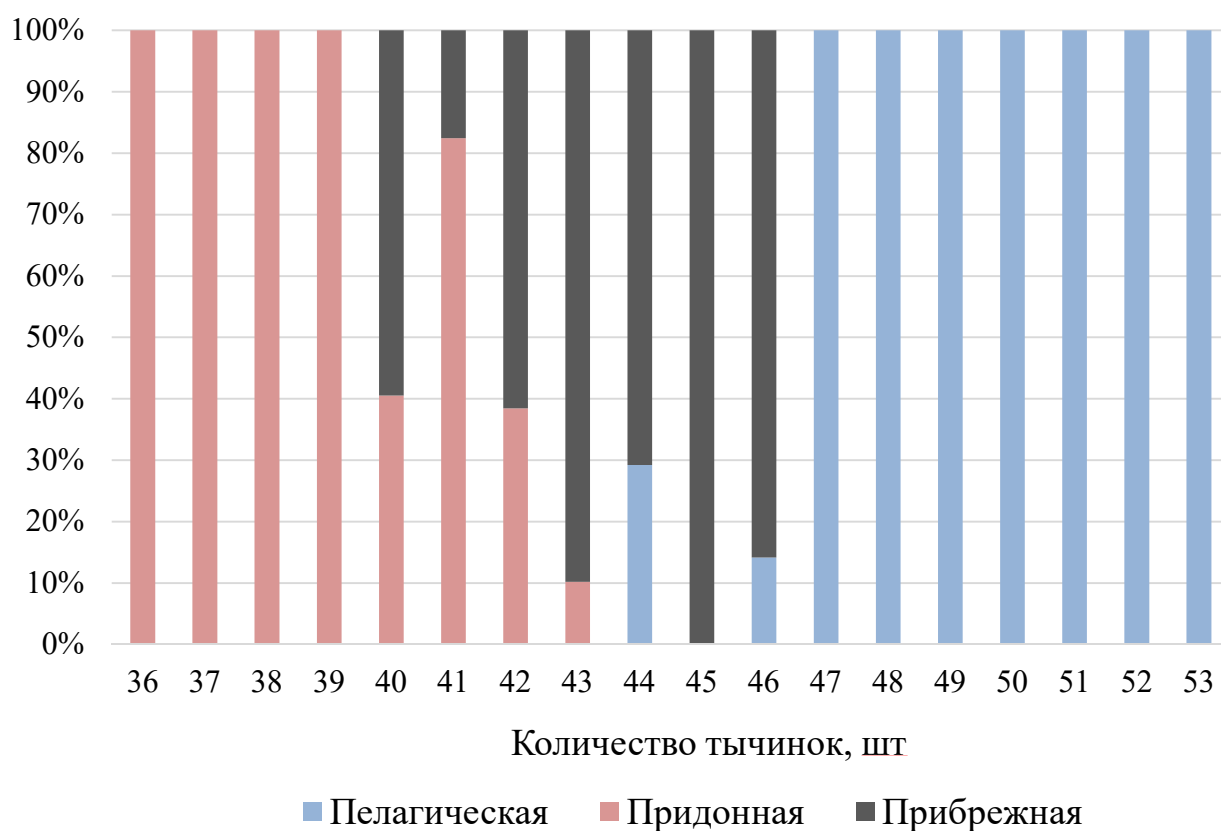


Рисунок 10 – Распределение МЭГ байкальского омуля по диапазонам количества тычинок на первой жаберной дуге

При сравнении количества лучей (жестких и мягких) в плавниках рыб двух МЭГ (пелагической и придонно–глубоководной) не выявлено значительных различий (таблица 3). Отмечается большая вариация для количества жестких лучей в грудных и анальном плавниках в обеих МЭГ. В большей степени лимитное значение мягких лучей отмечается в брюшных и анальном плавниках придонной МЭГ. Данные плавники отвечают за стабилизацию положения рыбы, быстрый подъем в вертикальной плоскости, поворот и резкую остановку (Алеев, 1963).

Таблица 3 – Сравнительная характеристика количества жестких и мягких лучей плавников

Признак	Пелагическая МЭГ					Придонно–глубоководная МЭГ				
	Количество лучей (жестких/мягких)	Жесткие лучи		Мягкие лучи		Количество лучей (жесткие/мягкие)	Жесткие лучи		Мягкие лучи	
	lim, шт	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	lim, шт	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv
D	II–III 9–11	2,8±0,1	11	10,2±0,2	6	II–III 9–12	2,6±0,1	18	10,2±0,1	7
P	I–II 14–18	1,2±0,1	33	16,8±0,3	7	I–II 13–18	1,2±0,04	32	15,9±0,1	7
V	I 10–12	1,0±0,0	0	11,1±0,1	4	I–II 10–15	1,0±0,02	15	10,9±0,1	7
A	I–II 9–12	1,4±0,1	36	10,9±0,2	7	I–II 9–14	1,4±0,06	35	11,6±0,1	6

Количество тычинок на первой жаберной дуге у изученных нерестовых стад байкальского омуля отличается достоверной неоднородностью, что свидетельствует об их разной приспособленности к питанию и подтверждают, что исследованные выборки представляют собой разные МЭГ. Количество тычинок на уровне $50,0 \pm 0,2$ шт. на первой жаберной дуге характерно для пелагических обитателей, питающихся мелкими организмами. У них отмечается небольшое увеличение количества тычинок на первой жаберной дуге, что говорит о развитии цедильного аппарата. Приспособленность к питанию у придонно–глубоководной и прибрежной МЭГ отражающаяся в количестве жаберных тычинок, не претерпевает значимых различий. Недостоверны отличия по количеству жестких и мягких лучей плавников, а также по количеству чешуйных рядов.

3.1.2 Пластические признаки

Пластические признаки пелагической МЭГ. Особи были представлены самцами и самками возрастных групп от 6+ до 9+ лет

промысловой длиной 312 – 420 мм и длиной по Смиту 330 – 440 мм. Средняя длина по Смиту производителей составила 385 ± 2 мм, промысловая – 366 ± 2 мм, и средняя масса – 623 ± 10 г.

Самцы были представлены особями средней массой 560 ± 15 г со средней промысловой длиной 360 ± 3 мм, длиной по Смиту – 378 ± 4 мм.

Средняя масса самок составила 659 ± 12 г, при средней промысловой длине $370 \pm 2,4$ мм, и длине по Смиту – $388 \pm 2,4$ мм.

Изучение морфовозрастной изменчивости показало, что в возрасте 6+ лет длина по Смиту самок составляла 354 ± 4 мм при массе рыб 510 ± 20 г. С возрастом наблюдается достоверное увеличение длины и массы, так, в 9+ лет длина по Смиту составляет 406 ± 4 мм ($P \geq 99$), а масса 734 ± 19 г ($P \geq 99$). У самцов и у самок наблюдается резкий прирост линейных размеров в возрасте 7+ лет (таблица 4).

Таблица 4 – Морфовозрастная изменчивость признаков пелагической МЭГ

Возраст, лет	L, мм		l _{Sm} , мм		Q, г	
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv
Самки						
6+	385±4	3,3	354±4	3,8	510±20	13,0
7+	417±2	2,8	387±2	2,3	643,1±11	9,0
8+	431±3	2,5	402±2	1,9	723±17	8,0
9+	436±4	3,6	406±4	3,9	734±19	11,1
P _(6+ – 9+) ≥	99		99		99	
Самцы						
6+	378±4	4,2	349±4	4,2	459±17	13,1
7+	414±3	2,4	389±4	3,7	591±18	11,7
8+	427±5	2,8	390±1	0,8	603±19	7,0
9+	428±3	1,4	402±2	0,9	664±17	5,2
P _(6+ – 9+) ≥	99		99		99	

По массе самки крупнее самцов на 10,9% в возрасте 6+ лет. С возрастом разница в массе увеличивается, так, в 8+ лет самки крупнее самцов уже на 14,8%. В возрасте 9+ лет отмечено снижение разницы до 11,8%.

Изменение линейных признаков самок и самцов с возрастом направлено на прирост абсолютной длины тела, однако темп прироста с каждым годом сокращается (рисунки 11, 12). Разница в длине по Смиту между самками и самцами изменяется с 1,4 % в возрасте 6+ лет до 0,5% в возрасте 9+ лет.

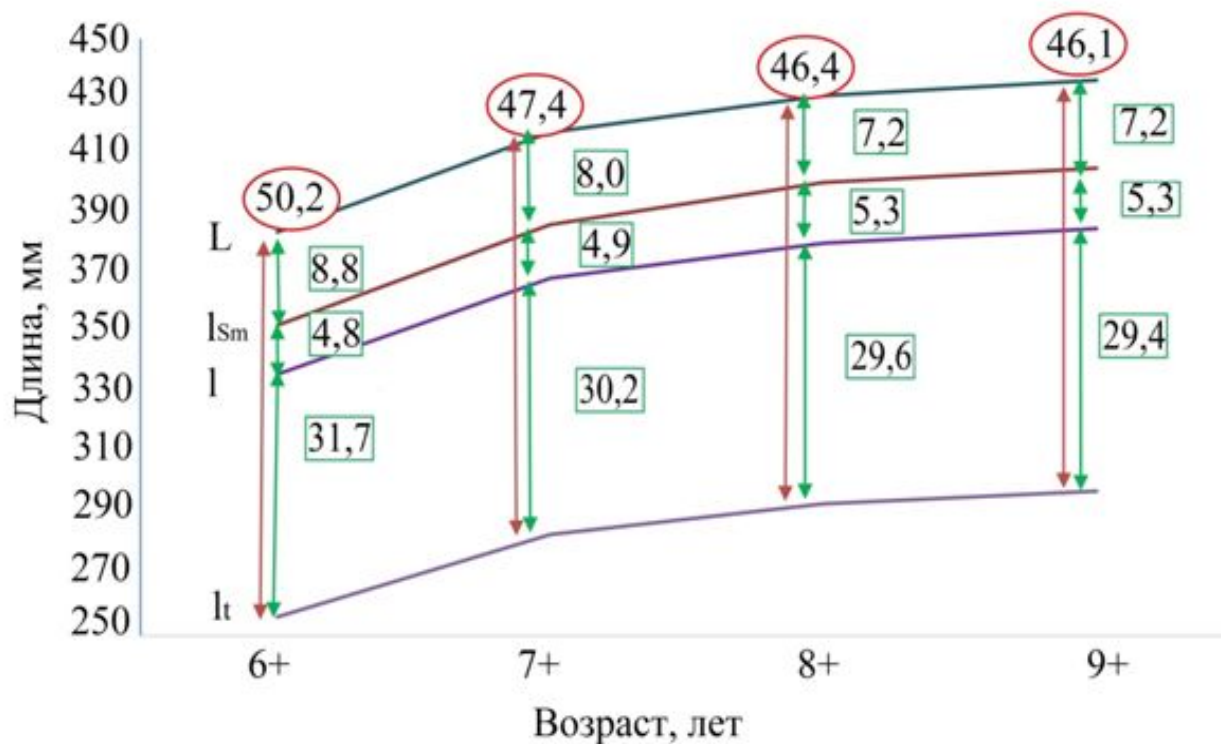


Рисунок 11 – Изменение линейных признаков самок пелагической МЭГ по возрастам с коридорами колебания

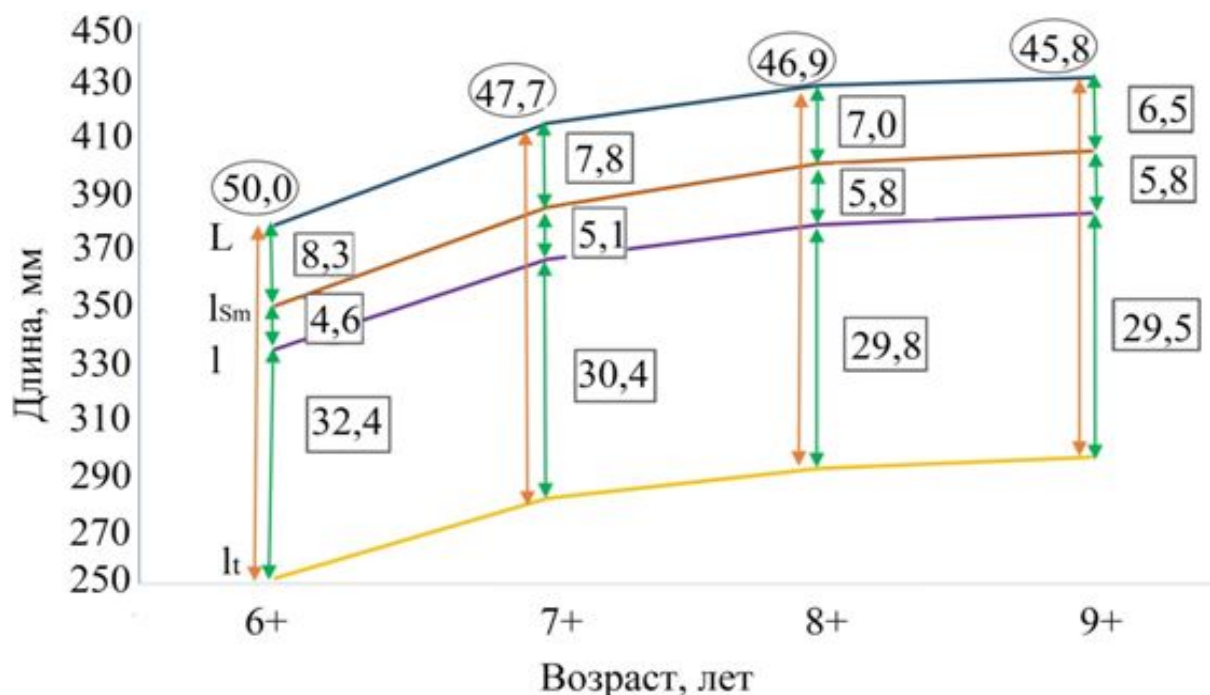


Рисунок 12 – Изменение линейных признаков самцов пелагической МЭГ по возрастам с коридорами колебания

Коридоры колебания между рядами данных плавны, без резких увеличений или сокращений, но наблюдаются их процентные отличия. Так разница между зоологической длиной и длиной по Смигу сокращается, а разница между промысловой длиной и длиной по Смигу увеличивается с возрастом.

Процентное отличие коридоров колебания отмечается также между самками и самцами, что говорит о том, что существуют различные линейные соотношения, связанные, предположительно, с половым диморфизмом.

При сравнении размеров плавников по возрастам наблюдается уменьшение относительной длины грудных и брюшных, назначение которых – поддерживать равновесие тела. Уменьшается с возрастом и относительная высота спинного плавника (рисунок 13). Следует отметить, что на момент исследования у омуля пелагической МЭГ с возрастом уменьшается относительная длина плавников, отвечающих за равновесие, повороты и наклоны.

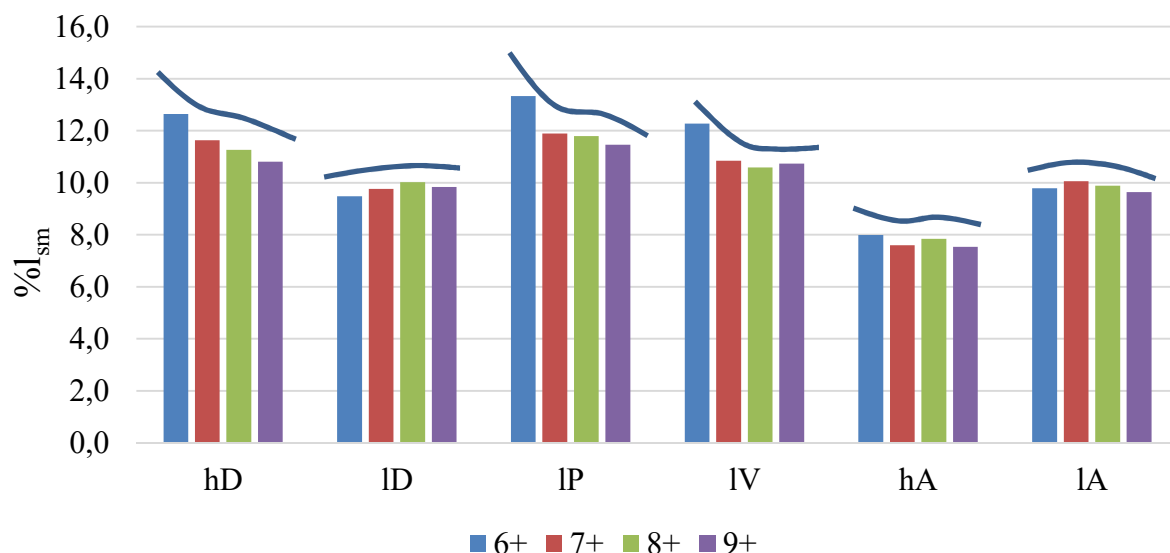


Рисунок 13 – Размеры плавников байкальского омуля пелагической МЭГ по возрастам (% l_{sm})

Относительная длина головы изученных экземпляров омуля в среднем составила $19,6 \pm 0,08\%$. Без учета возраста относительная длина головы самцов и самок примерно равна, но в возрасте 6+ у самцов она немного больше, чем у самок того же возраста на $-0,4\%$ от длины по Смитсу. Далее по возрастам относительная длина головы примерно равная (рисунок 14).

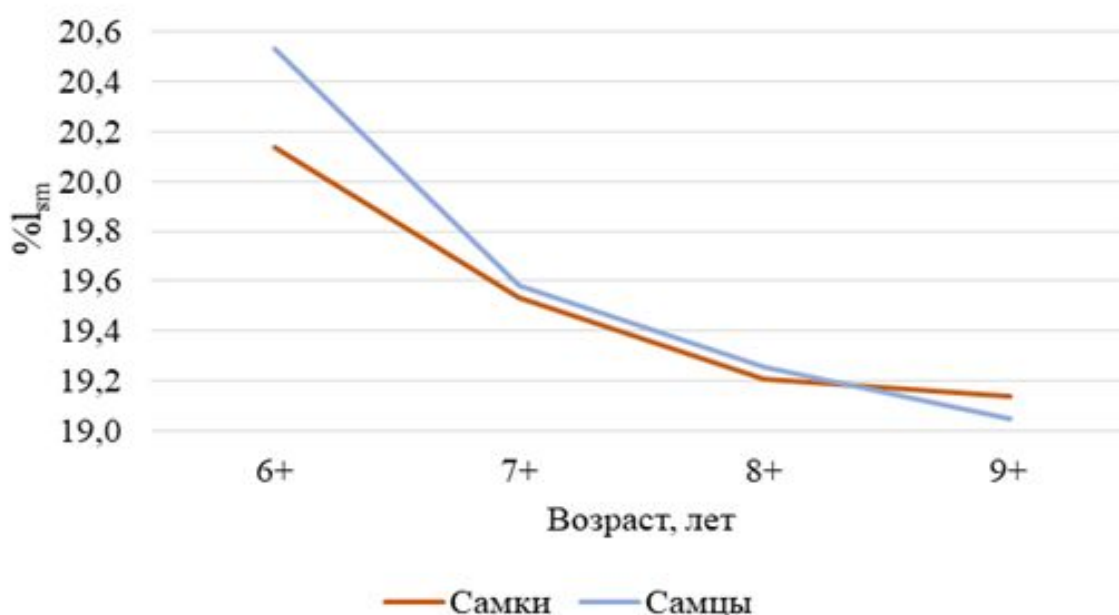


Рисунок 14 – Изменение относительной длины головы самок и самцов пелагической МЭГ с возрастом

Отмечается отрицательная корреляция с уменьшением индексов длины головы и увеличением индексов длины тушки с возрастом ($r = -0,95$ для самок и $-0,91$ для самцов). С возрастом относительная длина головы уменьшается как у самок – с 20,1 (6+) до 19,1% (9+), так и у самцов – с 20,5 (6+) до 19% (9+), при этом увеличивается относительная длина тушки с 72,4 (6+) до 73,4% (9+) у самок и с 72,2% (6+) до 73% (9+) у самцов (таблица 5).

Таблица 5 – Относительная длины головы и тушки рыб пелагической МЭГ по возрастам ($\bar{x} \pm S\bar{x}$)

Признак, %l _{Sm}	Возраст, лет							
	6+		7+		8+		9+	
	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
l _c	20,1±0,3	20,5±0,3	19,5±0,1	19,6±0,2	19,2±0,2	19,3±0,2	19,1±0,2	19,0±0,2
l _t	72,4±0,5	72,2±0,3	73,2±0,2	73,0±0,3	73,2±0,2	72,8±0,6	73,4±0,5	73,0±0,4

Сравнительный анализ полученных собственных данных (таблица 6), с данными В.В. Смирнова, И.П. Шумилова (1966) по возрастам для 6+, 7+, 8+ летних особей, показывает достоверные различия:

– особи 6+ лет не претерпевали значимых различий в длине, масса рыб увеличилась на 6%, относительная длина головы – на 3% и относительная высота тела – на 5,6%;

– у особей 7+ лет отмечается достоверное увеличение массы – на 25% в сравнении с данными 1966 г., длины рыбы – на 7,5% и относительной высоты тела – на 5%, однако относительная длина головы уменьшилась на 2%;

– масса особей 8+ лет также больше, чем по данным 1966 г., но разница снижается в сравнении с особями 7+ лет и составляет 18,9%, разница в длине по Смиуту и промысловой длине остается на одном уровне (около 7,5%), как и относительная высота тела. Относительная длина головы продолжает уменьшаться и в возрасте 8+ лет разница составляет 2,4%.

Таблица 6 – Некоторые признаки пелагической МЭГ по нашим данным и данным В.В. Смирнова, И.П. Шуилова (1966) ($\bar{x} \pm S\bar{x}$)

Признак	Возраст, лет								
	6+			7+			8+		
	2020 г.	1966 г.	$P \geq$	2020 г.	1966 г.	$P \geq$	2020 г.	1966 г.	$P \geq$
Q, г	483±14	456±15	–	626±11	499±9	99	692±17	582±13	99
l_{sm} , мм	351±3	349±4	–	386±2	356±2	99	401±3	371±3	99
l, мм	335±3	339±3	–	368±2	344±2	99	380±2	353±2	99
$l_c\%l_{sm}$	20,3±0,2	19,8±0,1	95	19,6±0,1	20±0,1	99	19,2±0,1	19,7±0,1	99
$H\%l_{sm}$	20,5±0,4	19,4±0,3	95	21,1±0,3	20,1±0,2	99	21,8±0,4	20,4±0,2	99

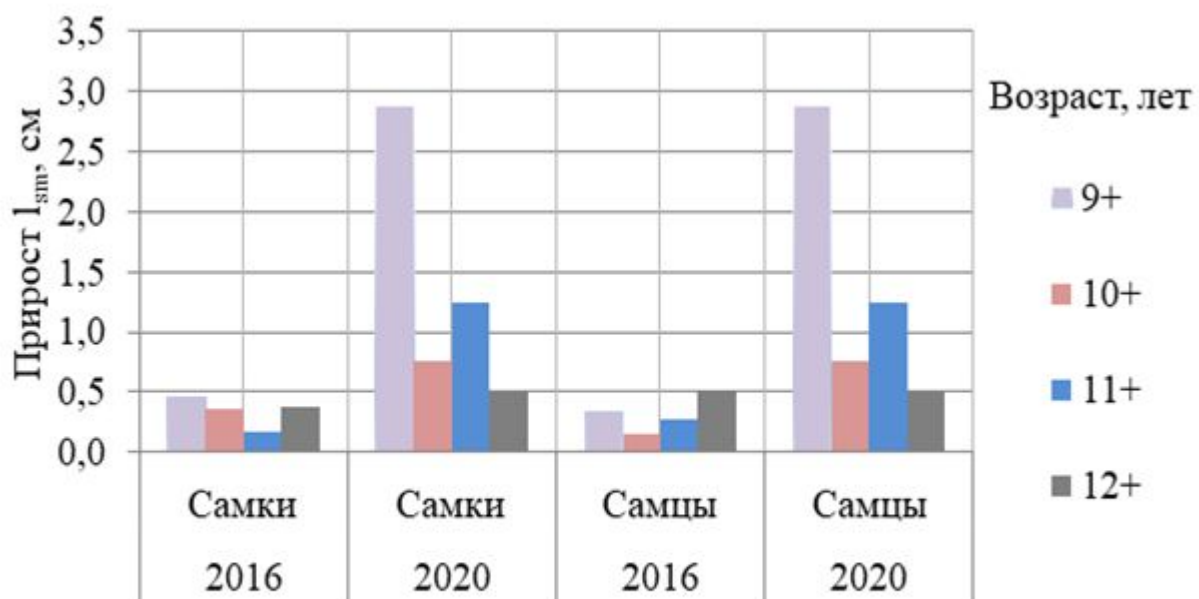
Пластические признаки придонно-глубоководной МЭГ. Выборка была представлена особями возрастных групп от 8+ до 12+ лет с промысловой длиной 320 – 394 мм. Промысловая длина производителей вне зависимости от пола составила в среднем 350 ± 2 мм, средняя длина по Смиту – 368 ± 2 мм, средняя масса – 607 ± 11 г.

Средняя масса самцов, вне зависимости от возраста составила 553 ± 13 г, их средняя промысловая длина – 341 ± 3 мм, средняя длина по Смиту – 358 ± 3 мм.

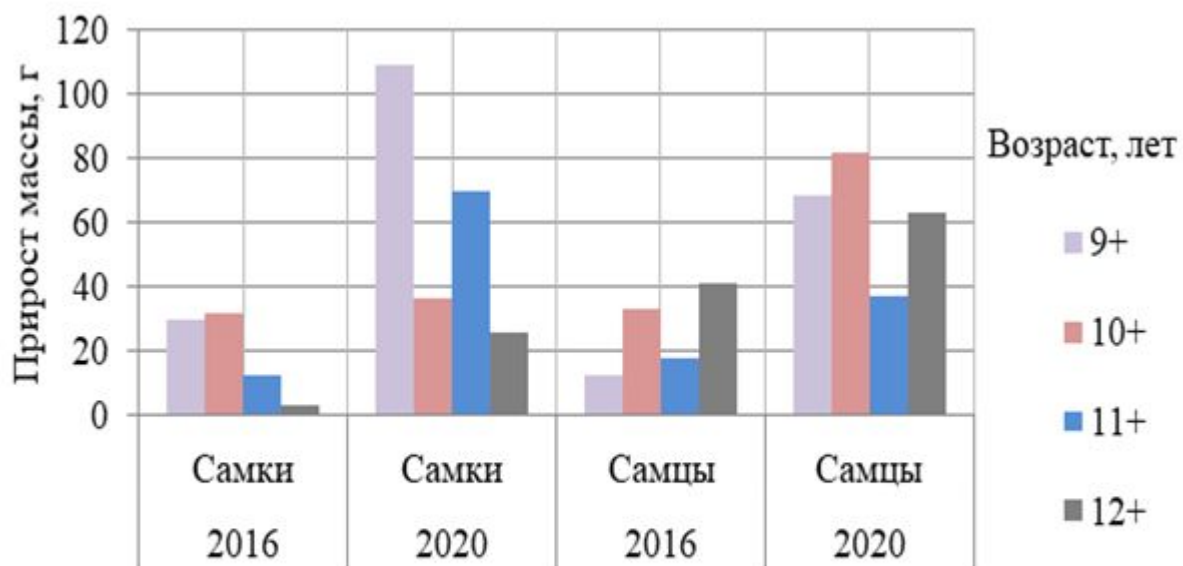
Самки также, вне зависимости от возраста, имели среднюю массу 669 ± 15 г, среднюю промысловую длину 361 ± 3 мм и среднюю длину по Смиту 378 ± 3 мм.

Сравнительный анализ полученных данных с данными 2016 г. (Шаталин, Морузи, 2017) по возрастам, показал значительное увеличение прироста массы тела и длины по Смиту у производителей (рисунок 15), различия достоверны. У каждой возрастной группы отмечается разный прирост размерно–массовых показателей. Большая интенсивность промысла и снижение численности рыб оказали влияние на темп их роста, т. е. в возрастных группах, которые в большей степени подвержены промысловому

изъятию, происходит увеличение относительной скорости роста рыб (Смирнов, Шумилов, 1974).



(a)



(б)

Рисунок 15 – Сравнительный прирост длины по Смиуту l_{sm} (a) и массы Q (б) самцов и самок придонно-глубоководной МЭГ в 2016 и 2020 гг.

Наибольший прирост длины по Смиту, по имеющимся данным, отмечен у 9+ летних особей, как у самок, так и у самцов, и составляет 2,9 см, тогда как в 2016 г. прирост 9+-летних особей составлял 0,5 см у самок и 0,3 см у самцов. С возрастом темп прироста снижается и в возрасте 12+ лет прирост длины по Смиту приближен к уровню с 2016 г. (см. рисунок 15, (а)).

Максимальный прирост массы тела у самок зафиксирован в возрасте 9+ (108 г) и 11+ лет (70 г), у самцов – 9+ и 10+ лет (см. рисунок 15, (б)).

Повышение темпа роста отмечается на протяжении последних 30 лет (Соколов, Петерфельд, 2018). В 2020 г., спустя 4 года после введения запрета на промысел, тенденция к увеличению линейно–массовых показателей сохранялась. Улучшение показателей роста рыбы является следствием высвобождения нагульной площади из-за снижения численности.

Изменение линейных признаков самок и самцов с возрастом, также как и у пелагической МЭГ, направлено на прирост абсолютной длины тела (рисунки 16, 17).

Самки крупнее самцов как по массе, так и по длине по Смиту, однако разница с увеличением возраста неоднородна, и для разных возрастных групп изменяется с 9 до 22% по массе, и с 2 до 6% по длине по Смиту.

Наблюдаются относительные различия коридоров колебания между самками (рисунок 16) и самцами (рисунок 17), свидетельствующие о том, что существуют различные линейные соотношения, связанные, предположительно, с половым диморфизмом.

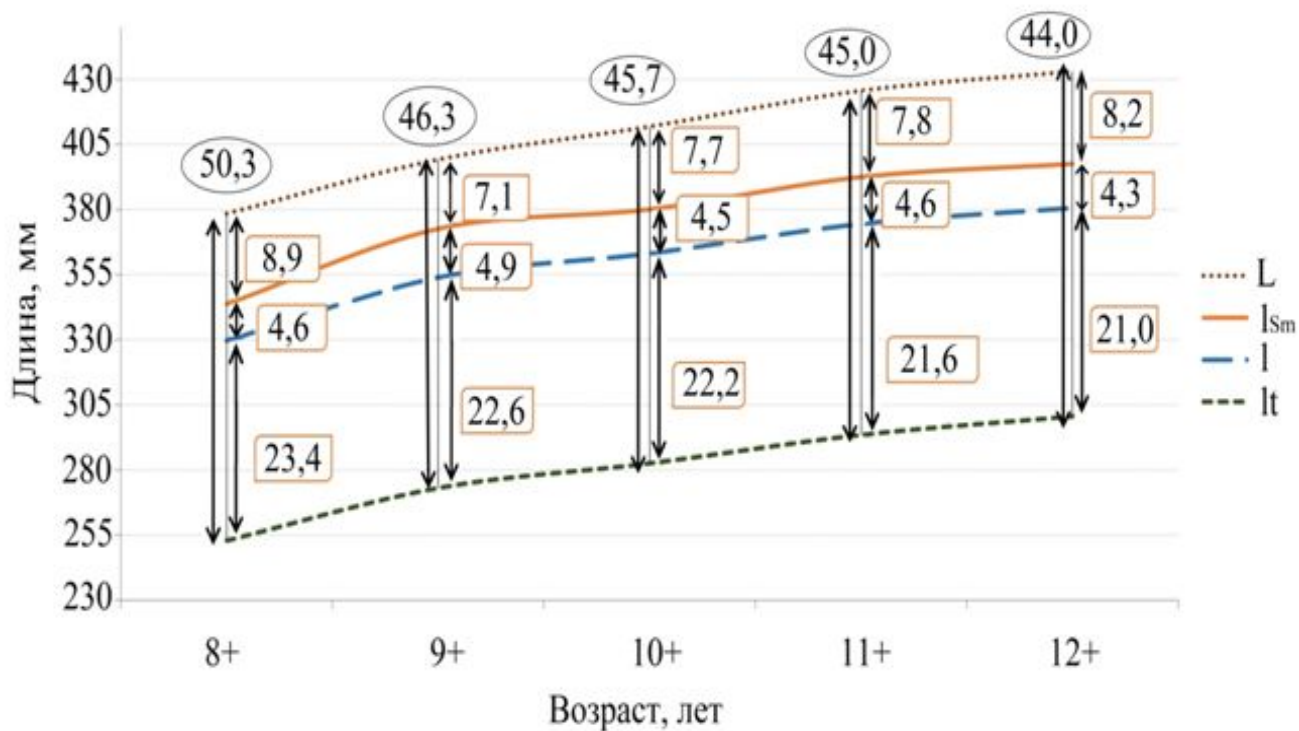


Рисунок 16 – Изменение с возрастом линейных признаков самок придонно-глубоководной МЭГ с коридорами колебания

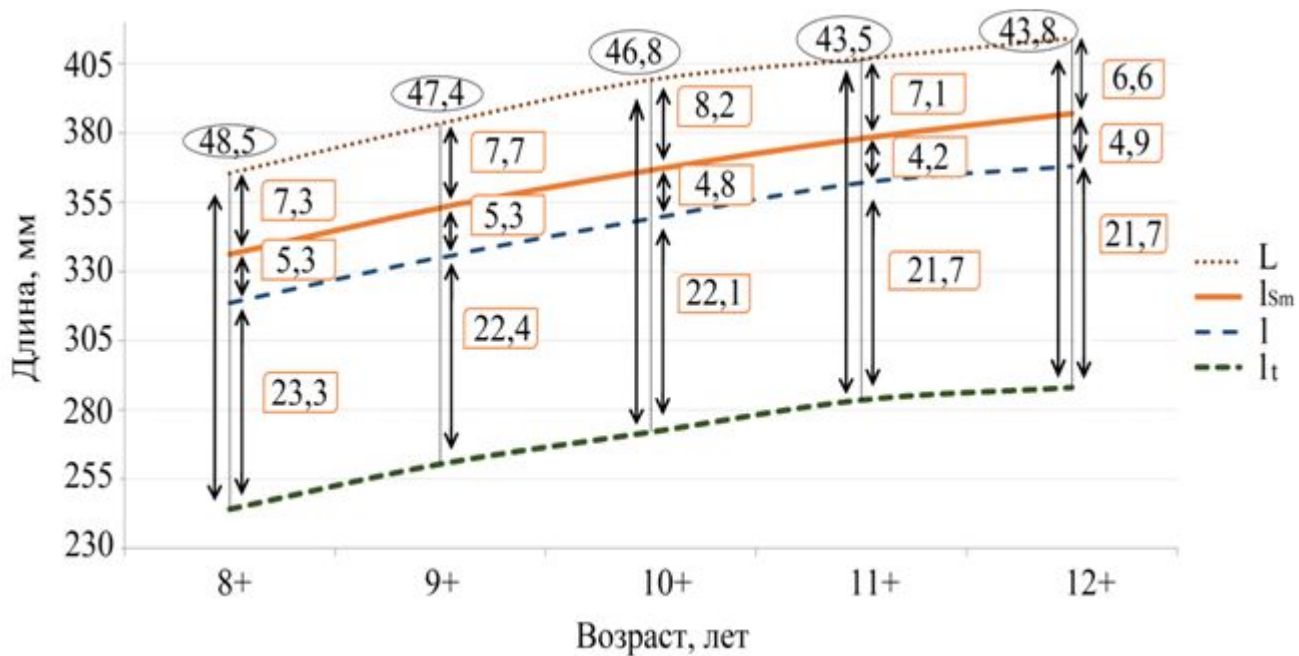


Рисунок 17 – Изменение с возрастом линейных признаков самцов придонно-глубоководной МЭГ с коридорами колебания

Относительная длина головы изученных экземпляров омуля в среднем составила $19,61 \pm 0,08\%$. Без учета возраста относительная длина головы самцов и самок примерно равна. С возрастом индексы так же, как и у пелагической МЭГ, имеют тенденцию к снижению (рисунок 18).

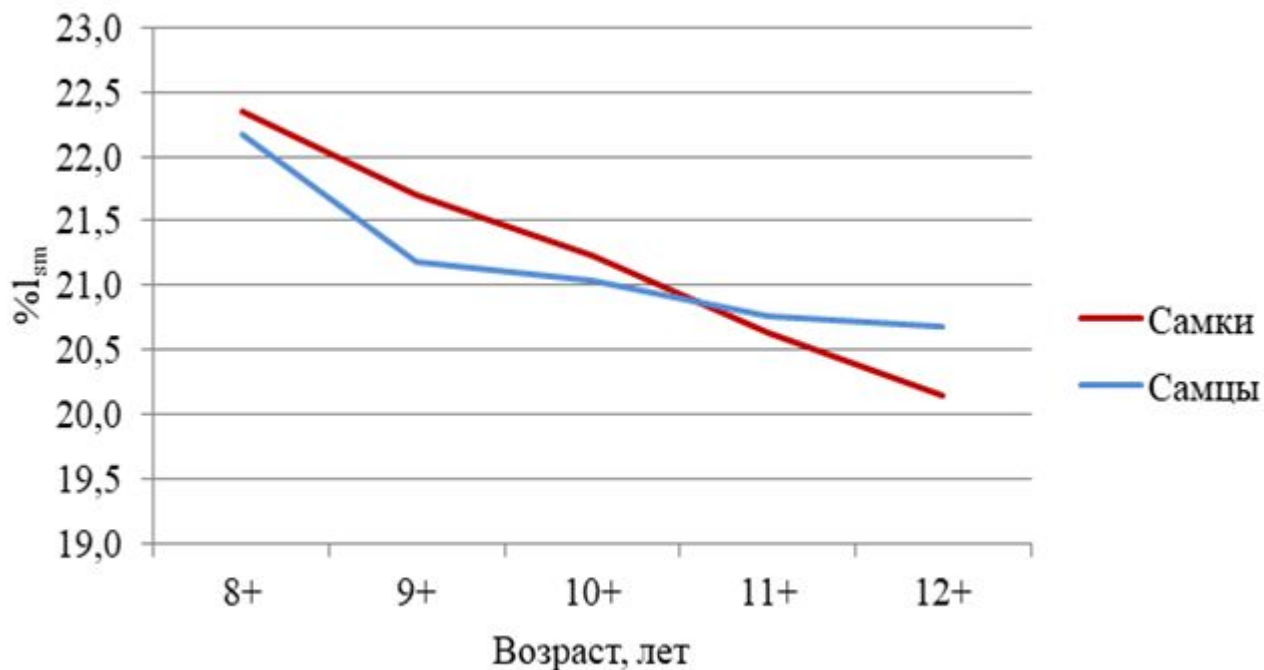


Рисунок 18 – Изменение относительной длины головы с возрастом самок и самцов придонно-глубоководной МЭГ

Сохраняется тенденция к уменьшению с возрастом индексов относительной длины головы как у самок – с 22,3 (8+) до 20,1% (12+) ($r = -0,99$), так и у самцов – с 22,2 (8+) до 20,7% (12+) ($r = -0,90$), при этом увеличивается относительная длина тушки с 73,5 (8+) до 74,4% (12+) у самок ($r = 0,94$) и с 72,6 (8+) до 74,4% (9+) у самцов ($r = 0,85$) (рисунок 19).

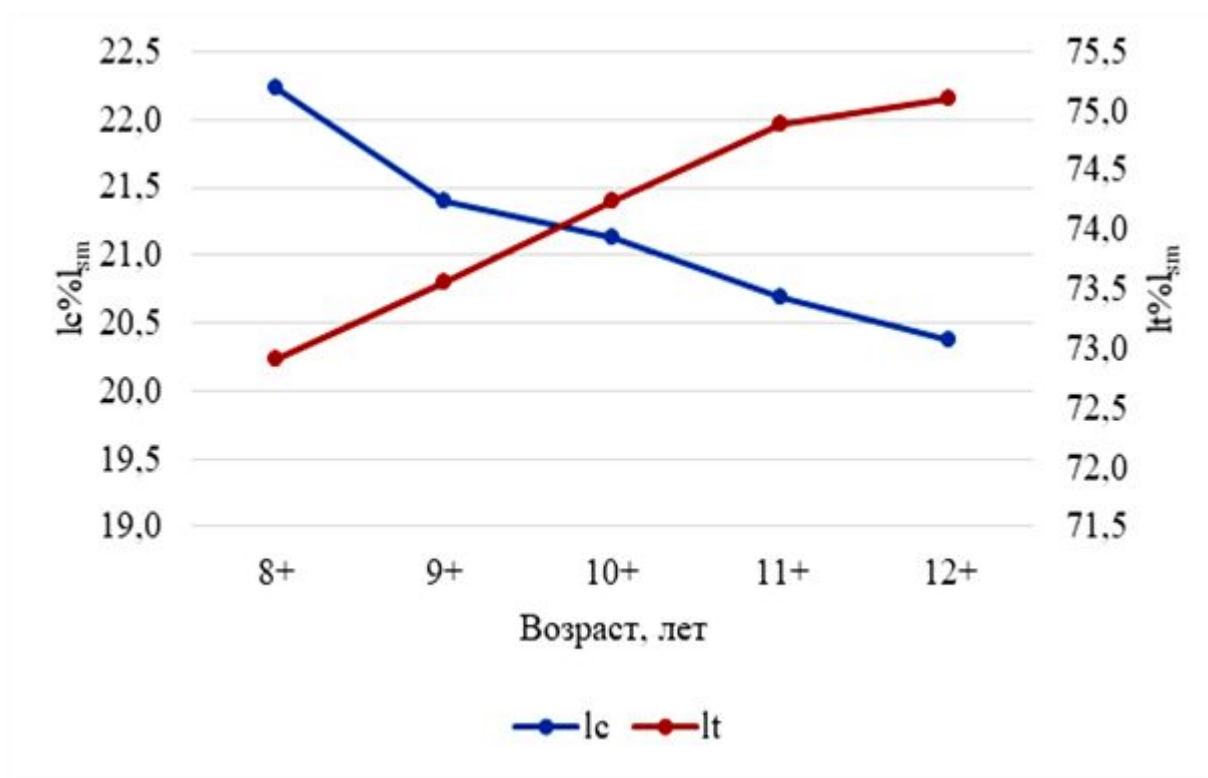


Рисунок 19 – Изменение индексов длины головы и длины тушки с возрастом

Пластические признаки прибрежной МЭГ. Стадо было представлено самками в возрасте от 4+ до 8+ лет и самцами от 4+ до 7+ лет. Промысловая длина колебалась в пределах 237 – 317 мм. Средняя промысловая длина производителей вне зависимости от пола составила 280 ± 3 мм, средняя длина по Смиту – 297 ± 2 мм и средняя масса – 290 ± 8 г.

Самцы вне зависимости от возраста имели среднюю массу 252 ± 7 г, среднюю промысловую длину 276 ± 2 мм и длину по Смиту 290 ± 2 мм.

Самки также вне зависимости от возраста были массой 330 ± 11 г со средней промысловой длиной 283 ± 6 мм и длиной по Смиту 304 ± 3 мм.

По данным В. В. Коноваловой (2014), за 5 – 6 лет до введения моратория на промысловый лов байкальского омуля отмечались некоторые предпосылки, связанные со сдвигом и улучшением показателей роста в возрастных группах прибрежной МЭГ.

Так, в 2011 г. нерестовая популяция прибрежной МЭГ омуля в научных уловах была представлена особями с промысловой длиной от 23 до 30 см возрастных групп от 5+ до 8+ лет. Большая часть стада (74%) состояла из

особей с промысловой длиной от 26 до 28 см возрастных групп 6+ и 7+ (76,1%).

В 2012 г. нерестовое стадо характеризовалось, так же как и в 2011 г. возрастными группами 5+ ... 8+ лет, с промысловой длиной тела 24–30 см. По возрасту преобладали 6+ и 7+ -летние особи (79,1%), однако промысловая длина сдвинулась в сторону увеличения и составила 27–29 см (75%) (Коновалова, 2014).

В 2013 г. в нерестовом стаде уже встречались более крупные особи прибрежной МЭГ с промысловыми размерами тела от 24 до 34 см и возрастных групп от 5+ до 10+ лет. Преобладали, так же как и в 2013 г., рыбы промысловой длиной 27–29 см (67%) и возрастных групп 6+ и 7+ лет (73%).

Таким образом, в период с 2011 по 2013 г. большую часть нерестового стада составляли особи возрастных групп 6+ и 7+ лет, а по размерным показателям наблюдалось увеличение промысловой длины с 26–28 см в 2011 г. до 27–29 см в 2013 г. (Коновалова, 2014).

В 2020 г., по нашим данным, нерестовая популяция байкальского омуля прибрежной МЭГ из реки Баргузин была представлена рыбами с промысловыми размерами от 24 до 32 см с доминирующим размерным диапазоном на уровне 2013 г. – от 27 до 29 см (66,7%), но с преобладанием возрастных групп 5+ и 6+ лет (66,7%) (рисунок 20), т. е у прибрежной МЭГ хорошо прослеживается снижение среднего возраста нерестового стада на одно возрастное поколение (1 год).

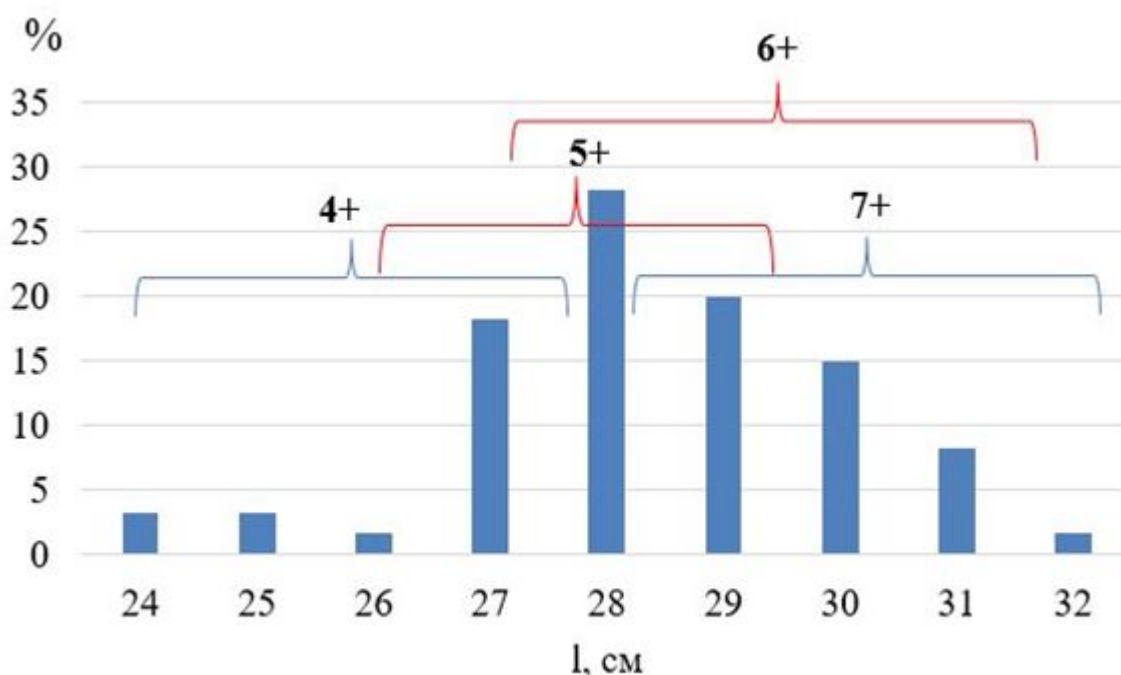


Рисунок 20 – Диапазоны распределения возрастных групп омуля прибрежной МЭГ по промысловой длине

Таким образом, отмечается, что в 2020 г., спустя 4 года после введения запрета на промысел, тенденция к увеличению линейно–массовых показателей сохраняется у каждой МЭГ. В возрастных группах, которые в большей степени подвержены промысловому изъятию, происходит увеличение относительной скорости роста рыб. Эти изменения связаны со снижением численности стада вследствие уменьшения плотности популяции на нагульных площадях. На примере нерестового стада прибрежной МЭГ отмечаются изменения в сравнении с 2013 г. Средний возраст нерестового стада сдвинулся в среднем на 1 год в сторону уменьшения. Доминирующая составляющая по промысловой длине, отмечается на том же уровне, что в 2013 г., но принадлежит уже другой, младшей возрастной группе.

Результаты исследования опубликованы в журналах «Рыбоводство и рыбное хозяйство», «IOP Conference Series: Earth and Environmental Science», «EurAsian Journal of BioSciences» (Шаталин и др., 2017; Shatalin, et. al., 2020; Comparative..., 2021).

Пластические признаки головы трех МЭГ. По материалам исследования, пелагическая МЭГ характеризуется большей шириной лба ($26,3 \pm 0,25$), большим заглазничным расстоянием ($53,1 \pm 0,35$), меньшим предглазничным расстоянием ($28,4 \pm 0,3$), меньшим диаметром глаза ($23,3 \pm 0,17$) и меньшей высотой головы через центр глаза ($46,5 \pm 0,3$) (таблица 7). Меньшие индексы толщины головы, ширины лба, заглазничного расстояния и больший индекс высоты головы на уровне затылка отмечены у придонно–глубоководной МЭГ, что характерно для обитателей придонных, глубоких слоев воды (Смирнов, 1996). Прибрежная МЭГ характеризуется более вытянутым рылом (предглазничное расстояние), меньшей высотой затылка и большим относительным размером глаз (таблица 7).

Таблица 7 – Индексы пластических признаков головы байкальского омуля

Признак, %lc	bC	f	aO	pO	Ch	Ch ₂	O
1. Пелагическая МЭГ							
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	44,0±0,7	26,3±0,3	28,4±0,3	53,1±0,3	46,5±0,3	63,4±0,4	23,3±0,2
Cv	10,01	6,24	6,91	4,28	4,03	4,22	5,96
lim	40,0–57,9	23,7–29,4	25,9–32,0	45,6–57,7	43,2–50,6	59,2–68,5	20,5–26,7
$P_{(1-2)} \geq$	–	99	99	99	99	99	99
2. Придонная МЭГ							
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	42,8±0,4	23,5±0,2	29,8±0,24	50,8±0,26	48,9±0,35	65,2±0,4	25,8±0,2
Cv	7,72	7,02	5,76	3,58	5,07	5,00	6,45
lim	37,3–53,7	20,9–27,5	25,5–33,8	45,9–54,2	45,3–58,6	58,2–73,3	21,9–30,7
$P_{(2-3)} \geq$	99	99	99	–	–	99	99
3. Прибрежная МЭГ							
$\bar{x} \pm S\bar{x}$	45,3±0,3	24,8±0,3	31,4±0,3	51,3±0,4	48,0±0,3	62,4±0,3	26,8±0,2
Cv	4,90	10,30	6,52	6,11	5,07	4,37	4,82
lim	41,5–50,9	19,3–32,7	27,4–38,1	45,4–60	43,5–54,5	56,9–70,9	24,2–30,9
$P_{(1-3)} \geq$	–	99	99	99	99	–	99

Стоит отметить, что натуральная величина размера глаз больше у придонной МЭГ ($20,4 \pm 0,09$ мм), чем у прибрежной ($18,1 \pm 0,1$ мм). Разница в относительных размерах объясняется разной длиной головы у данных МЭГ. Натуральная величина глаз у рыб пелагической МЭГ составляет $17,5 \pm 0,1$ мм. Размер глаз, наравне с количеством жаберных тычинок, служит ихтиологам

одним из индикаторов при определении принадлежности байкальского омуля к конкретной МЭГ.

Пластические признаки головы байкальского омуля согласуются с морфологической разнокачественностью МЭГ, следствием которого является особенность питания и развития в разной толще воды литорали озера.

Пластические признаки плавников трех МЭГ. Сравнительный анализ индексов плавников байкальского омуля показал, что обладателями наиболее крупных плавников по отношению к телу являются прибрежная и придонно–глубоководная МЭГ (в среднем на 1,5% от длины по Смитсу), наименьшие индексы отмечаются у пелагической МЭГ (таблица 8, рисунок 21). Наибольшие отличия размерности с высоким вычисленным критерием различия ($P \geq 95$) отмечаются у таких признаков, как высота спинного плавника (на $2,14\%l_{Sm}$), высота анального плавника (на $1,5\%l_{Sm}$), длина хвостовых стеблей (в среднем на $2,17\%l_{Sm}$), длина брюшных и грудных плавников (в среднем $1,64\%l_{Sm}$). Менее выраженные различия с низким вычисленным критерием различия наблюдается по длине основания анального плавника ($0,17\%l_{Sm}$) (таблица 8).

Ряд авторов (Правдин, 1966; Скрябин, 1979; Морузи, 2017) отмечали, что наибольшие размеры плавников характерны для рыб, которые во время движения совершают частые кратковременные остановки и резкие броски для захвата корма. Обитателям придонных слоев воды во время поиска кормовых организмов необходимо совершать частые остановки и повороты, для чего нужны более длинные плавники, способные поддерживать положение тела (спинной, анальный), а также способствовать совершению броска и резкому торможению при питании (грудные, брюшные, хвостовой).

Таблица 8 – Сравнительная характеристика пластических признаков плавников байкальского омуля

Признак, %l _{Sm}	Морфоэкологическая группа						P ≥		
	пелагическая (1)		придонная (2)		прибрежная (3)				
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	1–2	1–3	2–3
ID	9,7±0,09	8,41	10,1±0,09	9,69	10,3±0,12	7,1	99	99	95
hD	11,7±0,12	9,52	12,9±0,15	12,48	14,8±0,16	7,0	99	99	99
lP	13,5±0,14	9,54	14,8±0,11	8,00	15,6±0,16	6,5	99	99	99
IV	12,4±0,13	9,34	13,6±0,12	9,58	14,2±0,17	7,7	99	99	95
lA	9,90±0,07	6,30	10,1±0,08	8,83	10,0±0,11	6,9	95	50	70
hA	7,87±0,11	12,48	8,5±0,11	13,40	10,2±0,11	6,6	99	99	99
lC ₁	14,8±0,18	4,74	16,9±0,32	11,20	17,3±0,20	7,4	99	99	60
lC ₂	14,7±0,24	6,61	16,4±0,36	13,11	17,2±0,19	7,0	99	99	90

Для пелагических рыб, совершающих большие миграции, в том числе вслед за своей пищей, характерны небольшие размеры плавников, отвечающих за движение в вертикальной плоскости, поворот и остановку, что и отмечается у пелагической МЭГ байкальского омуля в сравнении с остальными (рисунок 21). У них отмечаются относительно равные с другими МЭГ признаки по длине основания спинного и анального плавников, однако их высота значительно уступает остальным МЭГ, тем самым уменьшая опорную площадь, необходимую для стабилизации устойчивости положения тела рыбы. Индексы хвостовых стеблей пелагической МЭГ также значительно меньше (в среднем на 2% от длины по Смитту).

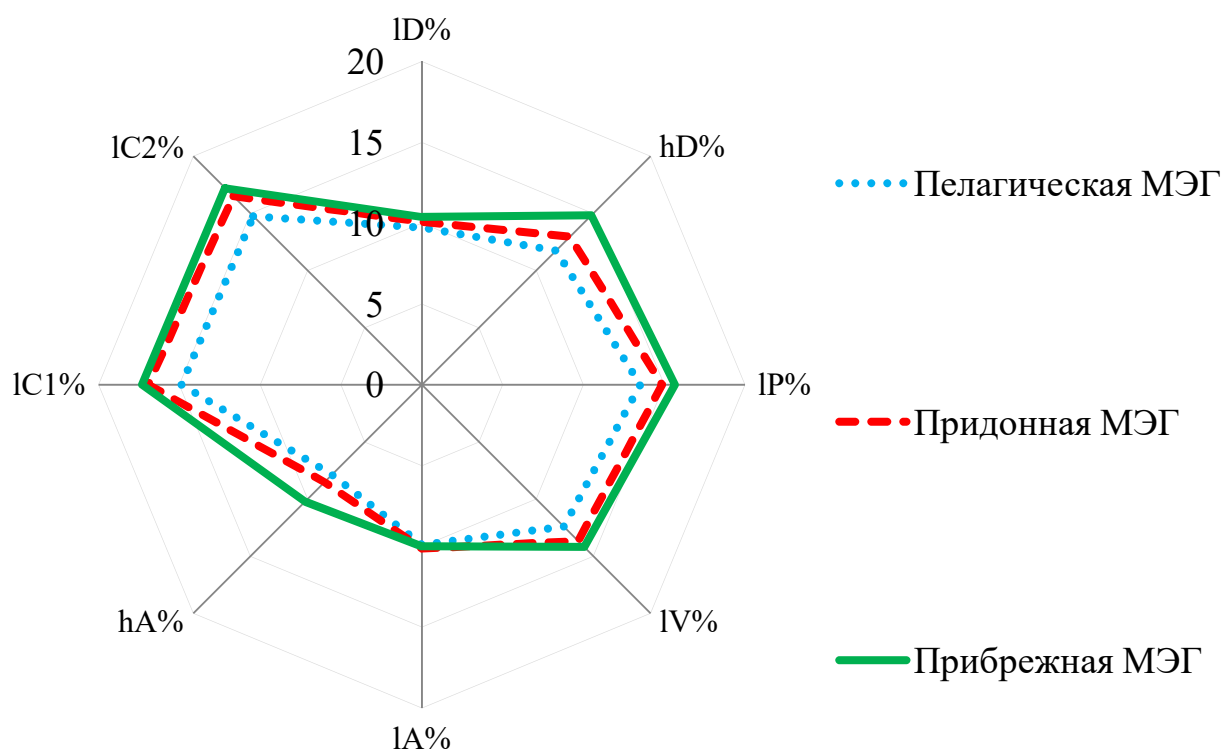


Рисунок 21 – Сравнительная характеристика пластических признаков (%l_{sm}) плавников трех МЭГ байкальского омуля

Хвостовой плавник выполняет одну из основных функций – движение и ускорение рыбы вперед. У малоподвижных обитателей индексы хвостовых стеблей больше (см. рисунок 21), что способствует совершению резкого броска.

При сравнении средних показателей индексов плавников для вида в целом с данными А. Г. Скрябина (1979), наблюдается небольшое (в пределах 0,3 – 1,25% от длины по Смитсу), снижение индексов (рисунок 22). Однако невозможно утверждать, что такое небольшое различие в данных является следствием адаптации к новым условиям среды обитания, скорее это следствие влияния индивидуального подхода к промерам у разных операторов (Решетников, 2015), а также разное соотношение особей разных МЭГ и пола.

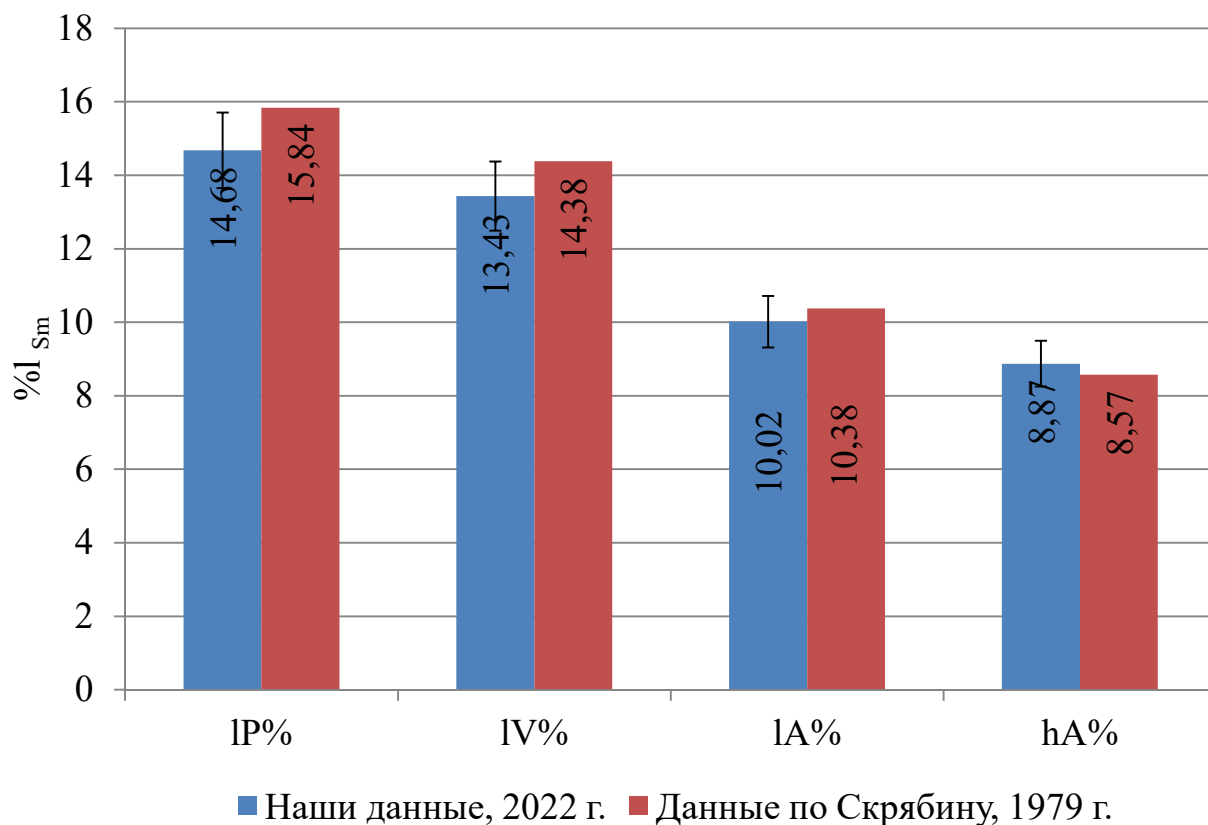


Рисунок 22 – Сравнительная характеристика величины плавников

Сравнительная оценка индексов плавников между самками и самцами показала, что в размерах плавников прослеживается половой диморфизм, о котором упоминалось ранее. Так, у самцов всех трех МЭГ индексы всех изученных плавников больше, чем у самок, в среднем на 0,7% от длины по Смитсу (рисунки 23 – 25). Данные различия говорят о том, что самцам присуща наибольшая двигательная активность.

У самок придонной МЭГ и у самцов прибрежной МЭГ наблюдается слабая гетероцеркальность хвостового плавника. Так, больший индекс верхней лопасти по сравнению с нижней свидетельствует о приспособленности к быстрому глубокому погружению рыб.

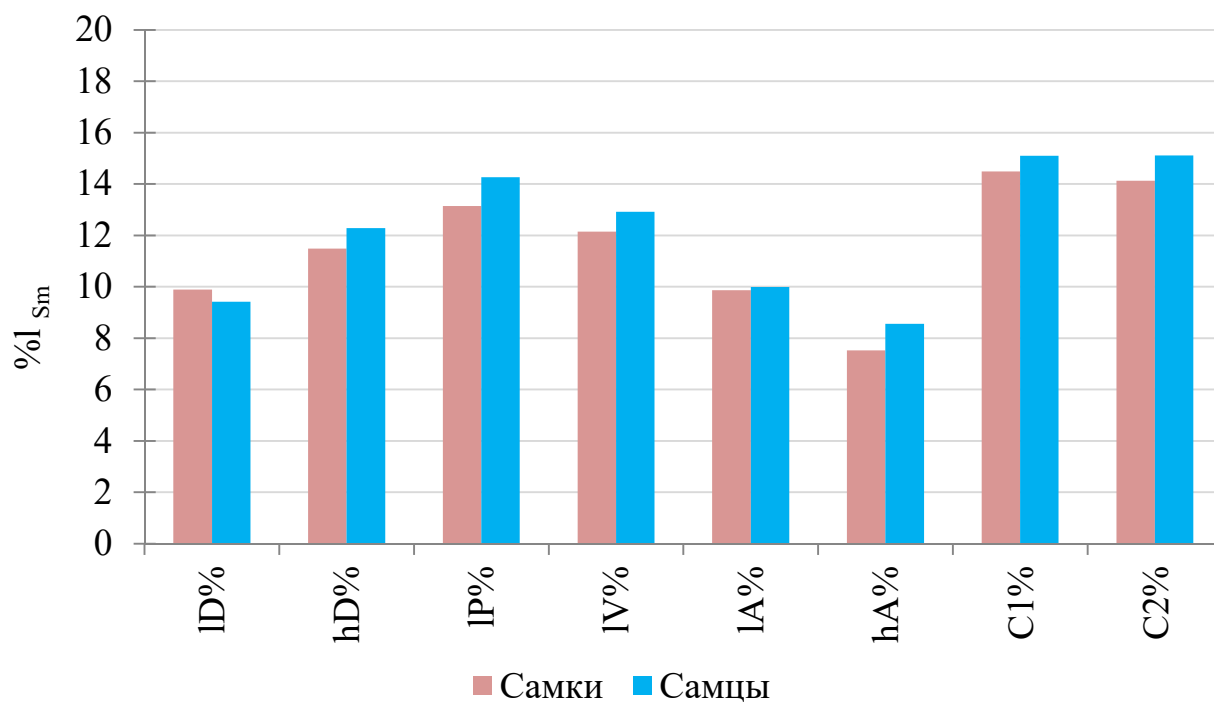


Рисунок 23 – Сравнительная характеристика индексов плавников самок и самцов байкальского омуля пелагической МЭГ

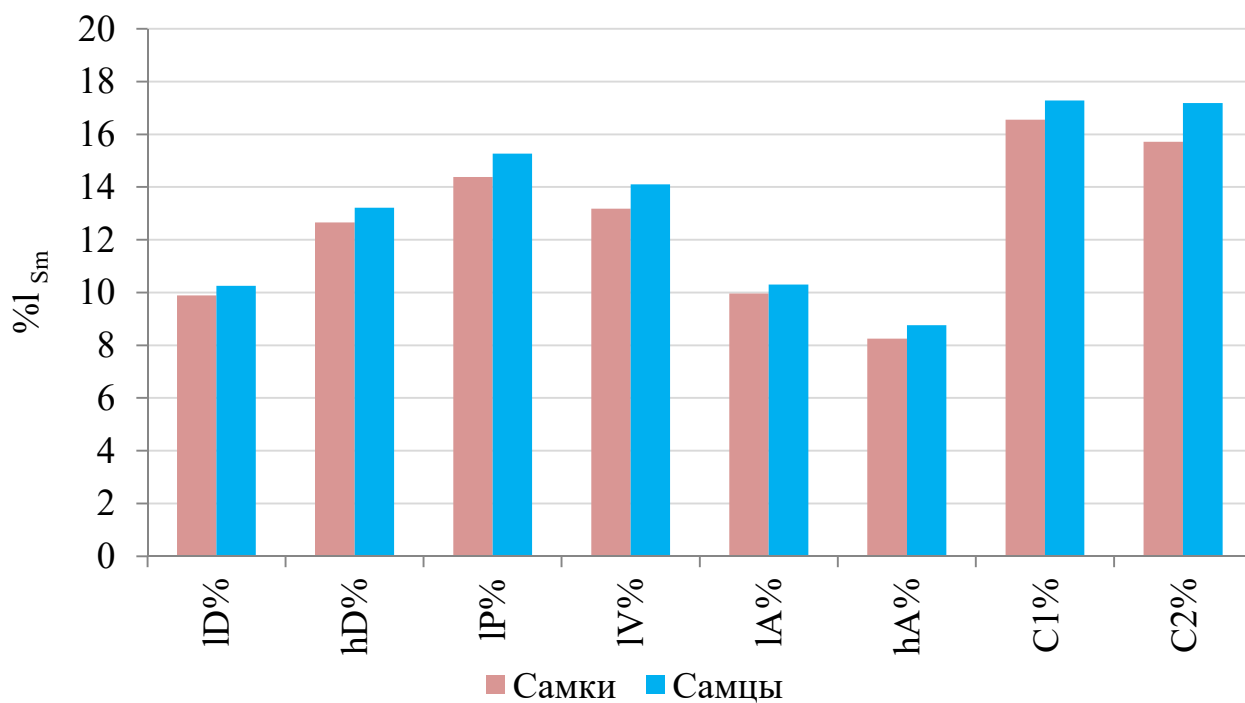


Рисунок 24 – Сравнительная характеристика индексов плавников самок и самцов байкальского омуля придонно-глубоководной МЭГ

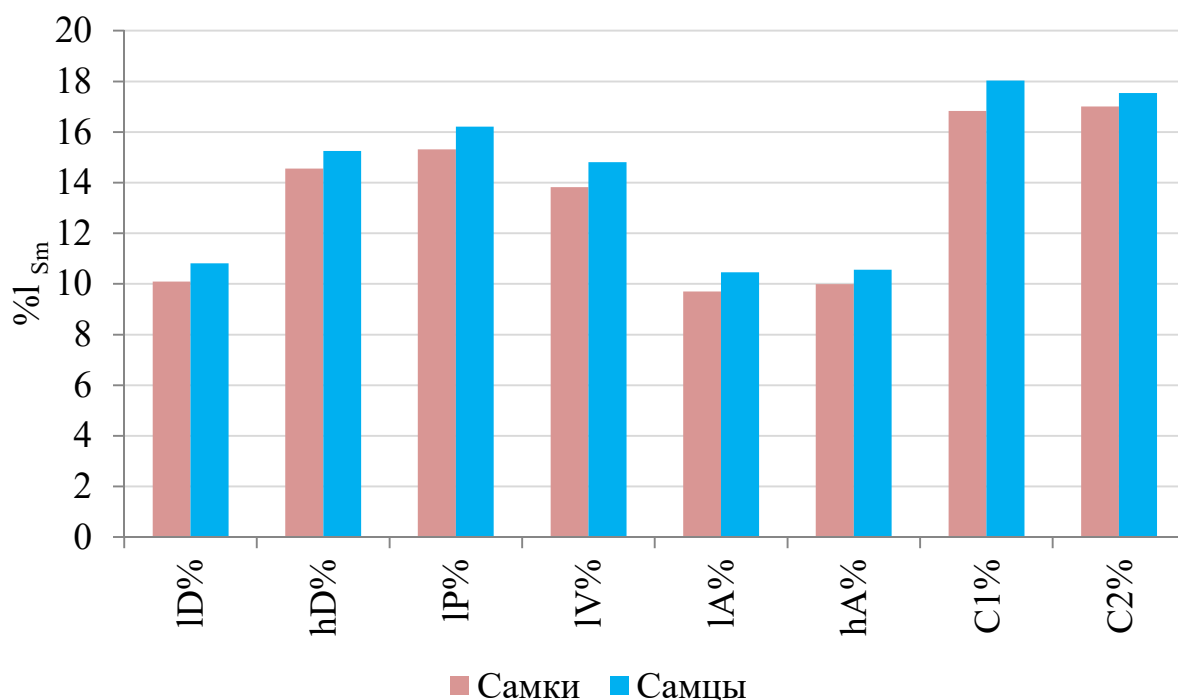


Рисунок 25 – Сравнительная характеристика индексов плавников самок и самцов байкальского омуля прибрежной МЭГ

Таким образом, морфоэкологические группы в значительной степени различаются между собой по относительной размерности плавников. Так, обладателями более крупных относительных размеров плавников являются прибрежная и придонно–глубоководная МЭГ, для которых характерны частые кратковременные остановки и резкие броски для захвата корма. В противоположность им, пелагическая МЭГ обладает наименьшими относительными размерами плавников, что свойственно для обитателей пелагиали, которым в меньшей степени нужно совершать остановки, рывки и повороты. В размерах плавников прослеживается половой диморфизм. Наибольшая двигательная активность отражается на относительных размерах плавников у самцов, а также на таком морфофизиологическом признаке, как масса сердца, рассматриваемом далее.

Результаты опубликованы в журнале «Рыбоводство и рыбное хозяйство» (Шаталин и др., 2022)

3.1.3 Морфофизиологические признаки

У всех трех изученных МЭГ отмечается половой диморфизм интерьерных признаков с достоверностью $P \geq 99$ (таблица 9).

Таблица 9 – Индексы внутренних органов самок и самцов МЭГ байкальского омуля

Показатель ь	Орган, %Q						P≥
	самки			самцы			
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	lim	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	lim	♀ – ♂
Пелагическая МЭГ							
Сердце	0,171±0,003	14	0,12–0,22	0,202±,005	14	0,13–0,25	99
Печень	1,78±0,04	16	1,15–2,41	1,45±0,07	22	1,01–2,09	99
Кишечник	2,34±0,05	19	1,51–4,43	3,16±0,10	20	2,1–4,9	99
Придонно–глубоководная МЭГ							
Сердце	0,161±0,005	15	0,11–0,20	0,202±0,006	16	0,14–0,28	99
Печень	1,73±0,07	23	0,90–2,42	1,19±0,04	18	0,68–1,88	99
Кишечник	2,28±0,09	22	1,63–3,75	2,95±0,08	16	1,8–4,0	99
Прибрежная МЭГ							
Сердце	0,164±0,003	10	0,11–0,18	0,211±0,005	12	0,16–0,26	99
Печень	1,47±0,05	17	1,04–2,09	1,46±0,03	11	1,15–1,79	–
Кишечник	2,92±0,13	25	1,70–4,91	3,70±0,12	18	2,3–4,9	99

Размеры печени могут резко изменяться в зависимости от возраста, сезона года, образа жизни и кормового режима, а также от физиологического состояния рыбы. Чрезвычайная лабильность массы печени обусловлена тем, что функции этого органа сложны и разнообразны (Шварц, 1968).

Несмотря на меньшие размерно–массовые показатели, самцы байкальского омуля существенно отличаются большим индексом массы сердца, чем самки, – в среднем на 22% (21% для пелагической МЭГ, по 29% для придонной и прибрежной МЭГ). В пересчете массы сердца на массу тела без внутренностей различие индексов между самками и самцами составляет 6% для пелагической и по 15% для придонной и прибрежной МЭГ. Конституциональные особенности животных наследственно закреплены, но они также могут корректироваться условиями существования (Шварц, 1968).

Более активные, подвижные, способные к длительному мышечному напряжению виды, как правило, имеют более высокие индексы сердца (Шварц, 1968). В связи с тем, что самцы имеют опережение во времени в достижении основных функциональных свойств организма и созревают быстрее самок, данное половое различие индекса сердца в большей мере объясняется тем, что у самцов наследственно сильнее интенсификация метаболизма. Повышенная физическая нагрузка самцов, отражаемая в размерах плавников, в какой-то мере усиливает значение данного индекса.

В ответ на физические нагрузки при нагуле и нерестовой миграции сердце увеличивается в объеме и массе. С. С. Шварц (1968) отмечал, что в условиях неволи наблюдается снижение сердечного индекса. Это подтверждается на примере байкальского омуля, выращенного в прудовых условиях (т.е. в замкнутой среде, с большей концентрацией пищевых организмов) (Морузи, 2017). У выращиваемого в прудовых условиях байкальского омуля отмечалось уменьшение индекса сердца с возрастом. В условиях естественной среды данная тенденция не отмечается. Стоит отметить, что у самцов байкальского омуля, выращиваемого в прудовых условиях, также наблюдался больший индекс сердца по отношению к самкам, но различия выражены в меньшей степени (в среднем на 15%).

Такой орган, как кишечник, довольно изменчив по длине, в зависимости от рациона питания рыб.

Относительная длина кишечника придонной МЭГ достоверно ($P \geq 99$) меньше – в среднем на 50%, чем у пелагической и прибрежной МЭГ (таблица 10). Меньший по размерам кишечник характерен для хищных видов рыб. Различие объясняется тем, что в употребляемой рыбами придонной МЭГ пище содержится больше химических раздражителей, которые сильнее стимулируют деятельность слизистой оболочки, т.е., чем выше калорийность пищи в рационе рыб, тем активнее деятельность пищеварительных желез и более глубже дифференциация слизистой оболочки кишечника, приводящая к его укорачиванию.

Таблица 10 – Индекс длины кишечника морфоэкологических групп байкальского омуля, %

МЭГ	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	lim
Пелагическая	78,2±0,8	10,4	51,0–98,5
Придонно–глубоководная	54,9±0,4	5,9	42,6–61,3
Прибрежная	85,3±0,8	7,1	64,5–96,8

В. В. Смирнов (1996) отмечал, что в годовом рационе питания МЭГ байкальского омуля наблюдается разное соотношение пищевых организмов. Так, в пище у пелагической МЭГ омуля преобладает зоопланктон, придонно–глубоководная МЭГ предпочитает макрогектопуса и молодь рыб, а прибрежная МЭГ имеет смешанный характер питания (рисунок 26).

Пелагическая амфипода – макрогектопус (*Macrohectopus branickii*) является доминирующим беспозвоночным зоопланктофагом в озере Байкал. Длина его 25–35 мм, встречается на глубинах до 1400 м (Rudstam et al., 1992).

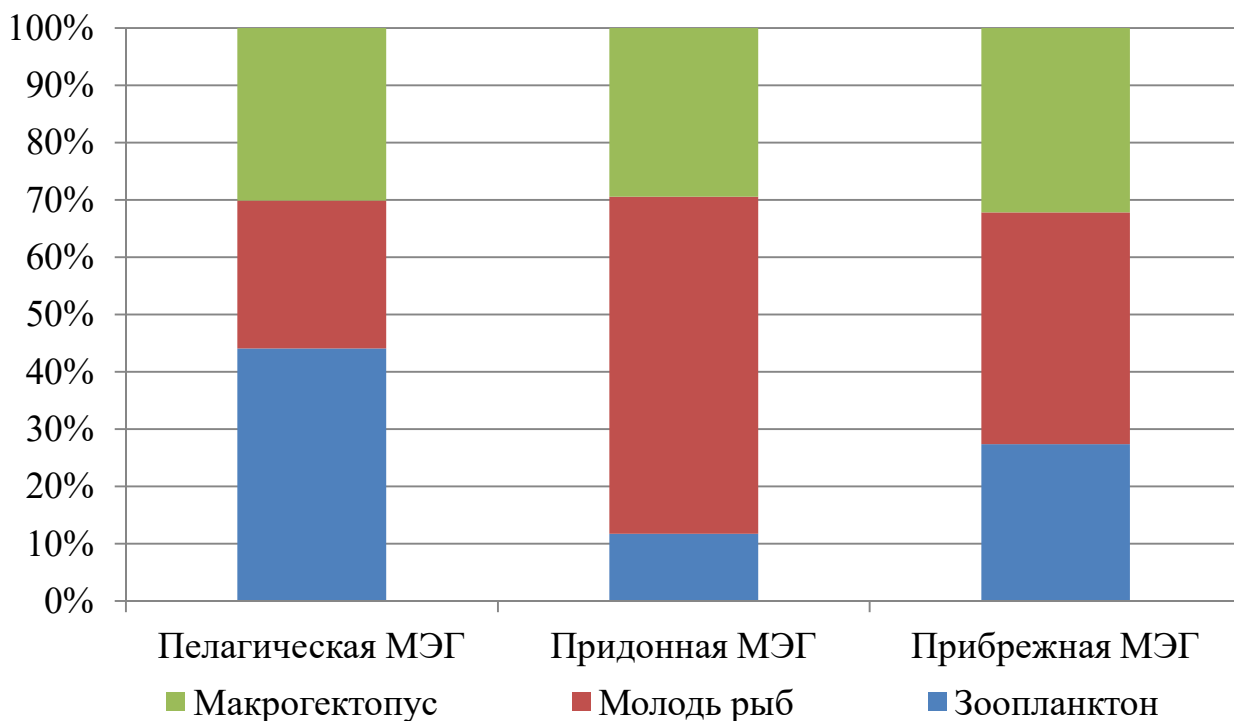


Рисунок 26 – Годовой спектр питания по соотношению пищевых организмов байкальского омуля (по данным В. В. Смирнова (1996))

В. В. Смирнов (1996) на примере посольской популяции отмечал также, что проведенное морфозкологическое описание свидетельствует о неоднородности данной популяции, отметив три внутрипопуляционные группы (субпопуляции): основная группа, составляющая большую долю нерестовой популяции – «макрогектопусоеды»; группа «хищников–преследователей» и группа «пелагических хищников». Каждая такая группа осваивает разные придонные глубины и имеет разный рацион питания, соответствующий названию субпопуляции.

М. Г. Воронов (2021) отмечал, что морфофизиологические показатели, у производителей омуля разных периодов захода на нерест в реки, имеют достоверные различия и сделал предположительный вывод об их генетической обусловленности.

Таким образом, по полученным результатам, у всех МЭГ байкальского омуля отмечается достоверный половой диморфизм интерьерных признаков. Относительная масса сердца самцов больше, чем у самок, что связано с большей двигательной активностью и более быстрым половым созреванием.

Наименьшая относительная длина кишечника отмечена у придонно–глубоководной МЭГ, рыбы которой используют преимущественно более крупные объекты питания. Данный вывод согласуется с меньшим количеством жаберных тычинок, подтверждающим, что придонно–глубоководный омуль используют в питании более крупные объекты.

Результаты исследования опубликованы в журналах «Рыбоводство и рыбное хозяйство», «IOP Conference Series: Earth and Environmental Science», «EurAsian Journal of BioSciences» (Шаталин и др., 2017; Shatalin, et. al., 2020; Comparative..., 2021).

3.2 Половой диморфизм байкальского омуля

У байкальского омуля, как и у большинства сиговых рыб, не отмечаются явные визуальные различия по внешним признакам, только в нерестовый период под воздействием гормонов у самцов на теле образуются

тактильно осязаемые роговые образования – «жемчужная сыпь» (Ильмаст, 2005).

Достоверное ($P=95$), но незначительное половое различие отмечено по 10 из 24 проанализированных пластических признаков (таблица 11).

Таблица 11 – Морфометрические признаки самок и самцов байкальского омуля, чувствительные к половому диморфизму

Признак, %I _{Sm}	Самки		Самцы		P≥
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	
Пелагическая МЭГ					
ID	9,90±0,11	8,46	9,42±0,13	7,34	99
hD	11,48±0,14	8,72	12,29±0,22	9,45	99
IP	13,14±0,15	8,70	14,27±0,24	8,77	99
IV	12,15±0,15	8,91	12,92±0,22	8,93	99
hA	7,52±0,12	11,71	8,56±0,15	9,33	99
H	21,41±0,20	8,45	20,73±0,30	9,20	90
V	53,37±0,24	3,68	50,40±0,32	4,06	99
O	4,52±0,05	7,08	4,78±0,11	9,37	95
VA	24,75±0,23	6,37	23,95±0,19	3,77	99
PA	55,22±0,25	3,15	53,43±0,29	2,52	99
Придонно–глубоководная МЭГ					
ID	9,89±0,13	9,87	10,25±0,12	9,31	95
hD	12,66±0,24	14,20	13,22±0,18	10,62	90
IP	14,39±0,16	8,08	15,26±0,13	6,94	99
IV	13,18±0,14	7,97	14,11±0,17	9,70	99
hA	8,25±0,16	13,97	8,76±0,14	12,40	95
H	24,48±0,27	9,90	22,70±0,29	10,09	99
V	57,77±0,54	6,90	56,02±0,42	5,96	95
O	5,46±0,04	5,03	5,70±0,05	6,34	99
VA	24,86±0,27	8,07	25,80±0,29	8,58	95
PA	55,20±0,59	7,89	56,77±0,61	8,38	90
Прибрежная МЭГ					
ID	10,10±0,12	5,83	10,81±0,19	6,93	99
hD	14,56±0,19	6,37	15,26±0,28	7,22	95
IP	15,31±0,16	5,30	16,22±0,28	6,84	99
IV	13,83±0,18	6,61	14,82±0,28	7,57	99
hA	10,00±0,12	6,19	10,57±0,16	6,11	99
H	25,84±0,16	3,36	23,35±0,21	4,88	99
V	52,04±0,27	2,82	50,46±0,35	3,79	99
O	5,45±0,06	6,32	5,68±0,06	5,66	99
VA	24,59±0,28	6,24	25,55±0,35	7,54	95
PA	53,05±0,54	5,55	55,50±0,80	7,88	95

Самок, в силу развития гонад, отличает провисание брюха, за счет увеличения в сравнении с самцами наибольшей высоты и обхвата тела.

Наиболее чувствительными признаками для оценки полового диморфизма являются грудные, брюшные и анальный плавники, а также расстояние между ними (Романов, 2012).

У самцов всех трех МЭГ, по сравнению с самками, отмечен больший индекс длины парных (грудных, брюшных) плавников, высоты анального и спинного плавников, размер глаза; у самок всех трех МЭГ больше обхват и наибольшая высота тела. Наибольшие индексы таких пластических признаков, как длина основания спинного плавника, пектроанальное и вентроанальное расстояния, у самок пелагической МЭГ больше, чем у самцов той же МЭГ. Однако у придонно-глубоководной и прибрежной МЭГ данные признаки больше у самцов.

По расстоянию между плавниками у самок и самцов также имеются различия. У самок придонно-глубоководной и прибрежной МЭГ вентроанальное и пектроанальное расстояния отмечаются с меньшим индексом, чем у самцов. У пелагической МЭГ наименьшие индексы данных расстояний отмечаются у самцов.

Многие авторы (Никольский, 1971; Персов, 1975; Бознак, 2001; Силивров, 2008 и др.) отмечали, что половой диморфизм в длине плавников связан с разной подвижностью самок и самцов во время нереста, самцы многих видов рыб имеют относительно более длинные парные и непарные плавники.

Полученные данные позволяют заключить о слабой выраженности полового диморфизма у байкальского омуля в период его нерестовой миграции. В связи с этим морфометрический анализ возможно проводить без деления по половому признаку.

3.3 Характеристика нерестового стада байкальского омуля

Половое соотношение. При исследовании нерестовых стад трех МЭГ отмечено, что в младших возрастных группах самцы доминируют по численности над самками, что заметнее выражено у придонно-глубоководной и прибрежной МЭГ. С увеличением возраста соотношение меняется, и переходит от самцов к самкам у каждой морфоэкологической группы (рисунок 27). Объясняется это тем, что самцы имеют опережение во времени в достижении основных функциональных свойств организма и созревают быстрее самок (Мина, Клевезаль, 1976).

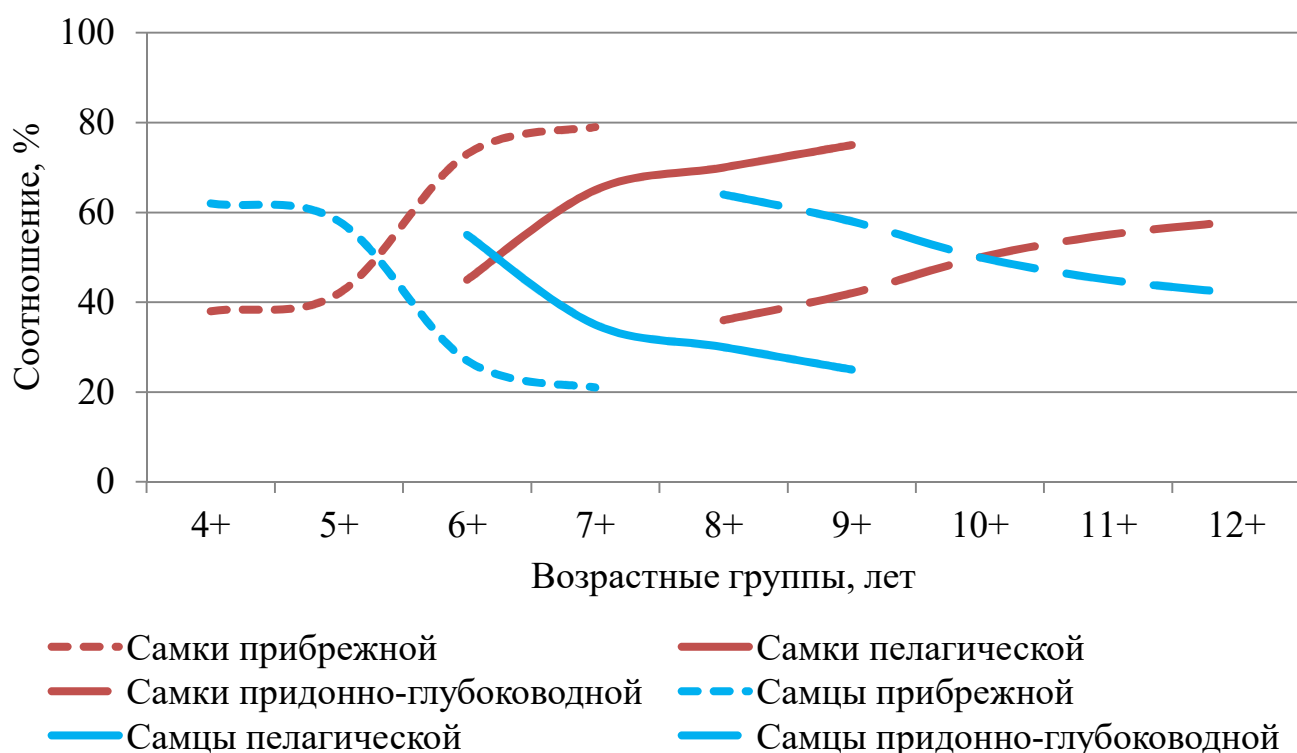


Рисунок 27 – Соотношение самок и самцов по возрастам в нерестовых стадах для трех МЭГ

Возрастной состав. Нерестовое стадо в каждой МЭГ были представлены с численным превосходством младшевозрастных групп над старшими. Так, например, ранее массовое созревание рыб (50% стада) прибрежной МЭГ отмечали на уровне 5+ лет, а полное (90% стада) – 10+ лет (рисунок 28). По нашим данным, около 80% особей прибрежной МЭГ

составили первые 3 возрастные группы (4+ ... 6+ лет), а особи старше 8+ лет вовсе не отмечались в уловах (рисунок 29).

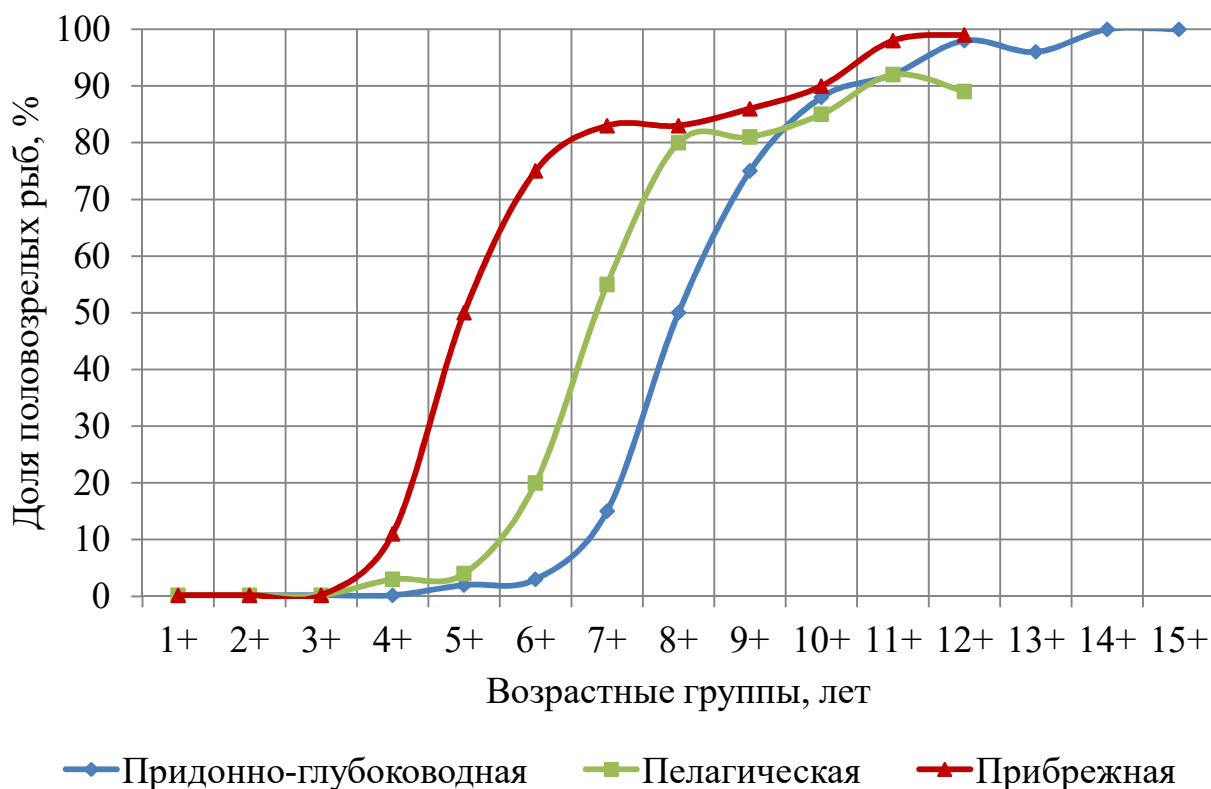


Рисунок 28 - Оги́вы созревания байкальского омуля трех МЭГ (общие для самцов и самок) (Материалы ..., 2021)

Также отмечается, что в выборку не попали возрастные группы старше 9+ лет для пелагической и 12+ лет для придонной МЭГ, поколения которых, по-видимому, были практически полностью освоены промыслом до введения моратория на вылов.

Ранее отмечалось, что у придонно-глубоководной МЭГ рыбы старше 13 лет составляют в среднем свыше 1,5%, тогда как в нагульных косяках пелагического и прибрежного омуля они практически отсутствуют (Государственный ..., 2017).

Распределение особей в возрастных группах придонной МЭГ отличается большей стабильностью, с возрастом уменьшается плавно, не имея резкого процентного снижения, как в остальных МЭГ (рисунок 29).

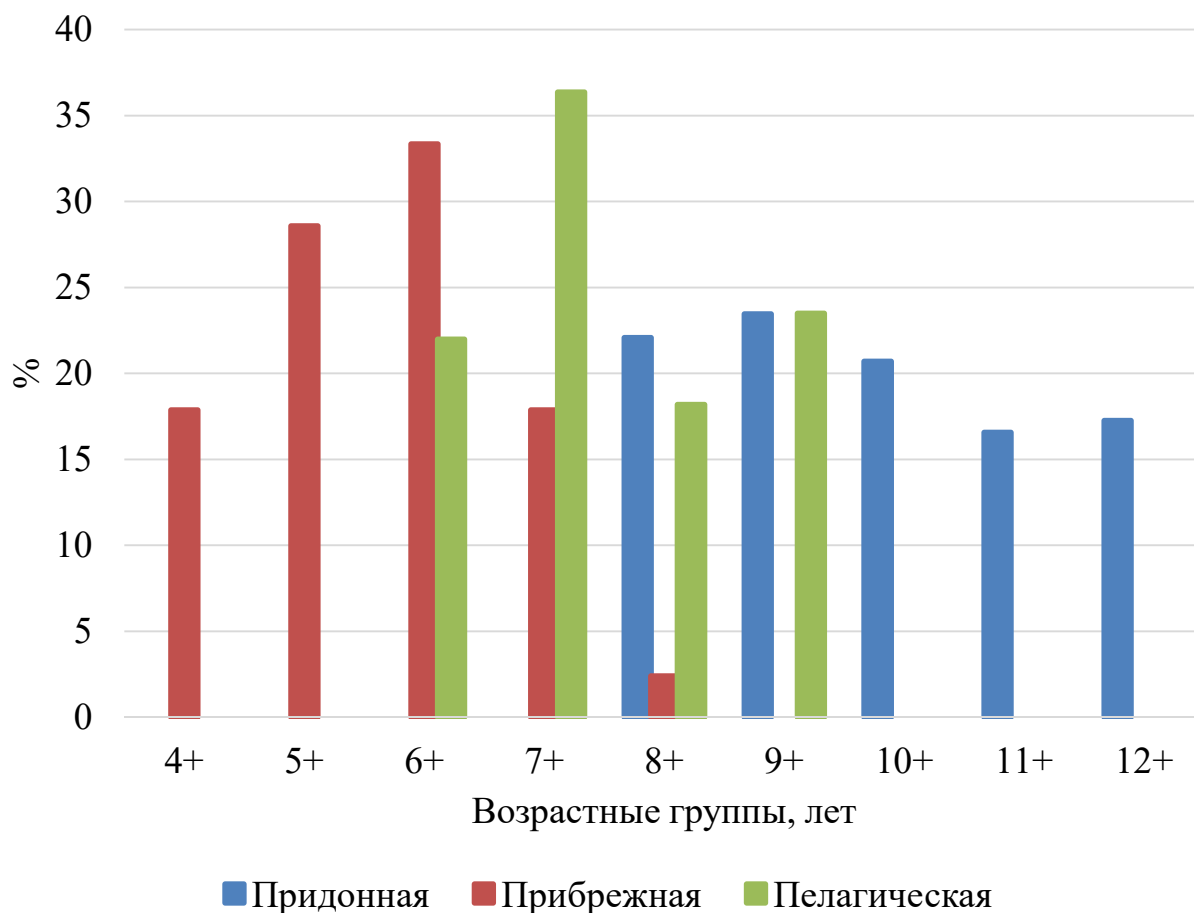


Рисунок 29 – Возрастной состав нерестового стада трех МЭГ байкальского омуля

До введения в 2017 г. моратория на вылов, младшие возрастные группы, нагуливающийся или готовые к первой нерестовой миграции, еще не осваивались промыслом. На момент исследования, спустя 3–4 лет после введения запрета, эти поколения составляли около 21% для прибрежной МЭГ от общего нерестового стада заходящих на нерест и 42% для пелагической МЭГ (см. рисунок 29). Можно сделать вывод, что запрет положительно влияет на возрастную структуру нерестового стада. Происходит пополнение нерестовой части популяции молодыми особями, которые не успели подвергнуться промысловому изъятию до введения запрета.

Разность наступления половой зрелости в разных МЭГ объясняется обитанием той или иной МЭГ в разных слоях водного слоя с разным температурным режимом. Темп полового созревания в большей степени является видовым свойством, но может изменяться в зависимости от

экологических условий, например, от изменения температурного режима, а также кормности водоема. Темп наступления половой зрелости уменьшился для каждой МЭГ, но в большей степени у прибрежной МЭГ, соответственно уменьшился и средний возраст нерестовых стад за счет увеличения численности младших возрастных групп. Раннему созреванию байкальского омуля способствовало повышение темпа роста особей за счет разреженности стада и меньшей конкуренции на нагульных площадях.

Размерно-массовая характеристика. Наиболее крупными по длине были особи пелагической МЭГ, которые превосходили в среднем на 3,6% придонно-глубоководную МЭГ и на 22,1% – прибрежную МЭГ.

Самки пелагической МЭГ по массе крупнее самцов той же МЭГ на 17,6%, придонно-глубоководной МЭГ – на 5,7, а у прибрежной МЭГ разница в пользу самок составляет 30,8%.

По длине (по Смиту) самки также крупнее самцов в каждой МЭГ: на 2,5% для пелагической, на 5,5 для придонно-глубоководной и на 5,0% для прибрежной МЭГ.

Самки селенгинской популяции длиннее самок посольской на 2,2% ($P \geq 95$), а самцы на – 4,9% ($P \geq 99$) и на 21,5% крупнее самок, и на 22,9% самцов баргузинской популяции. Особи посольской популяции превосходят по длине особей баргузинской в среднем на 19,3% (рисунки 30, 31).

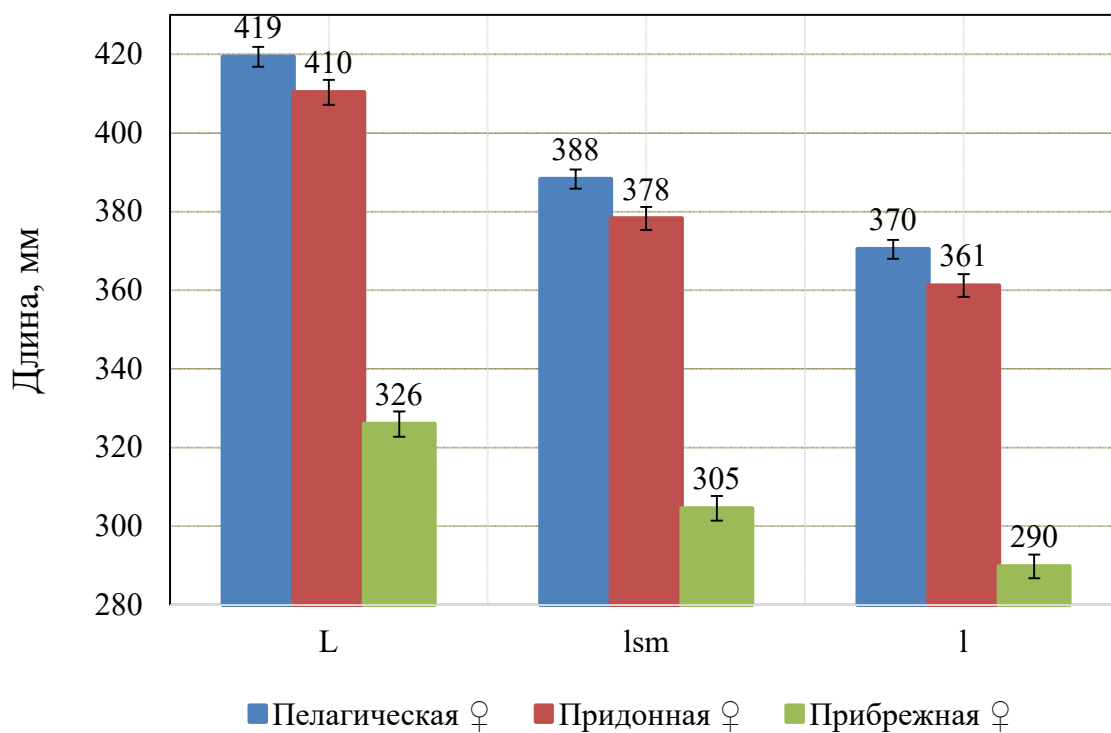


Рисунок 30 – Длина тела самок трех МЭГ нерестовой популяции

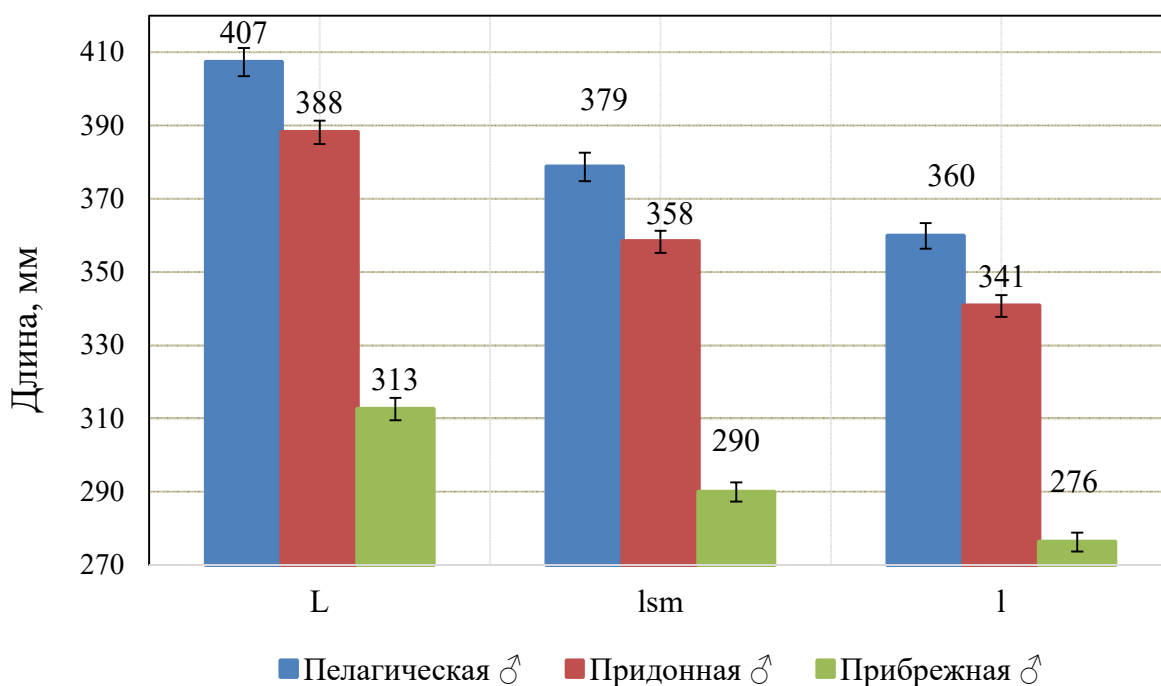


Рисунок 31 – Длина тела самцов трех МЭГ нерестовой популяции

У пелагической МЭГ средняя масса рыб ($623,1 \pm 10,4$ г) нерестовой популяции больше на 2,6%, чем у придонной МЭГ ($607,3 \pm 11,1$ г). Средняя

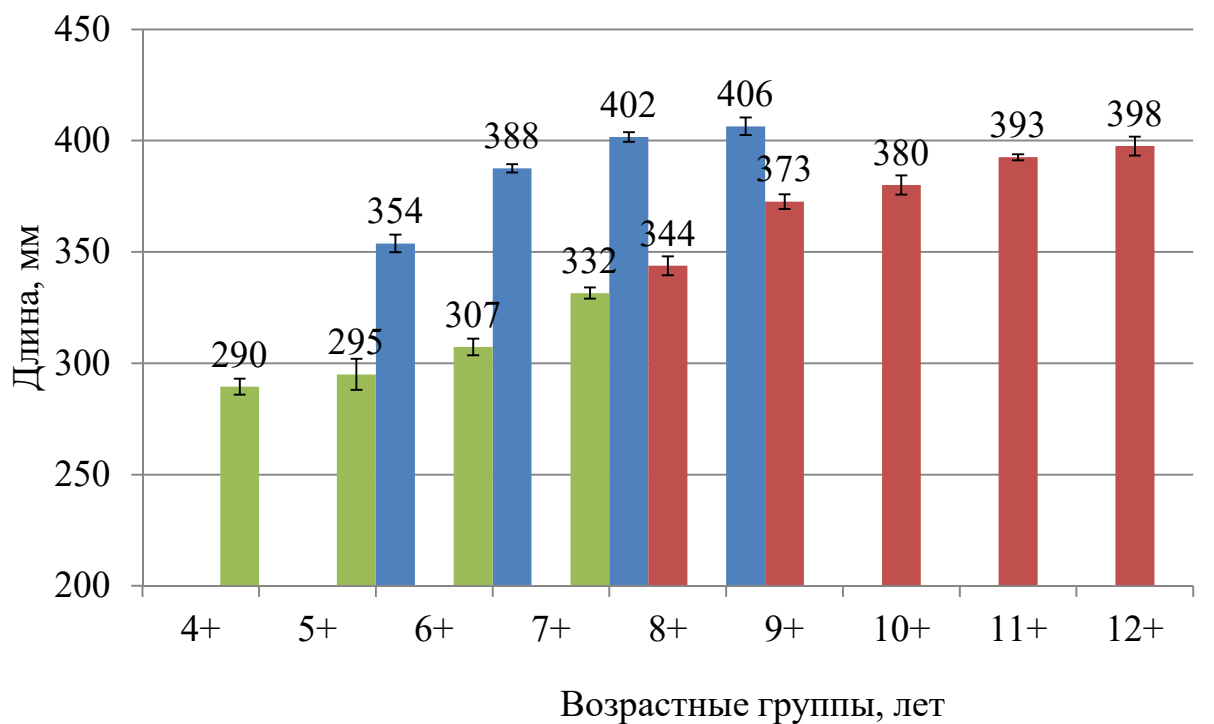
масса производителей прибрежной МЭГ составляет $290,9 \pm 8,3$ г, что на 114% меньше, чем средняя масса пелагического производителя, и на 109% меньше, чем у придонно–глубоководной МЭГ (таблица 12).

Таблица 12 – Масса производителей байкальского омуля (самок и самцов), заходивших на нерест

МЭГ	Значение	Пелагическая	Придонная	Прибрежная
Средняя масса производителей, г	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	$623,1 \pm 10,4$	$607,3 \pm 11,1$	$290,9 \pm 8,3$
	Cv	17,5	19,7	22,2
	lim	370–878	392–901	174–437
Средняя масса самок, г	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	$659,4 \pm 12,1$	$669,1 \pm 15,1$	$329,7 \pm 11,6$
	Cv	15,2	16,6	19,3
	lim	404–878	478–901	222–437
Средняя масса самцов, г	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	$560,4 \pm 15,0$	$553,4 \pm 12,6$	$252,1 \pm 6,6$
	Cv	16,9	17,9	14,3
	lim	370–700	392–755	174–315

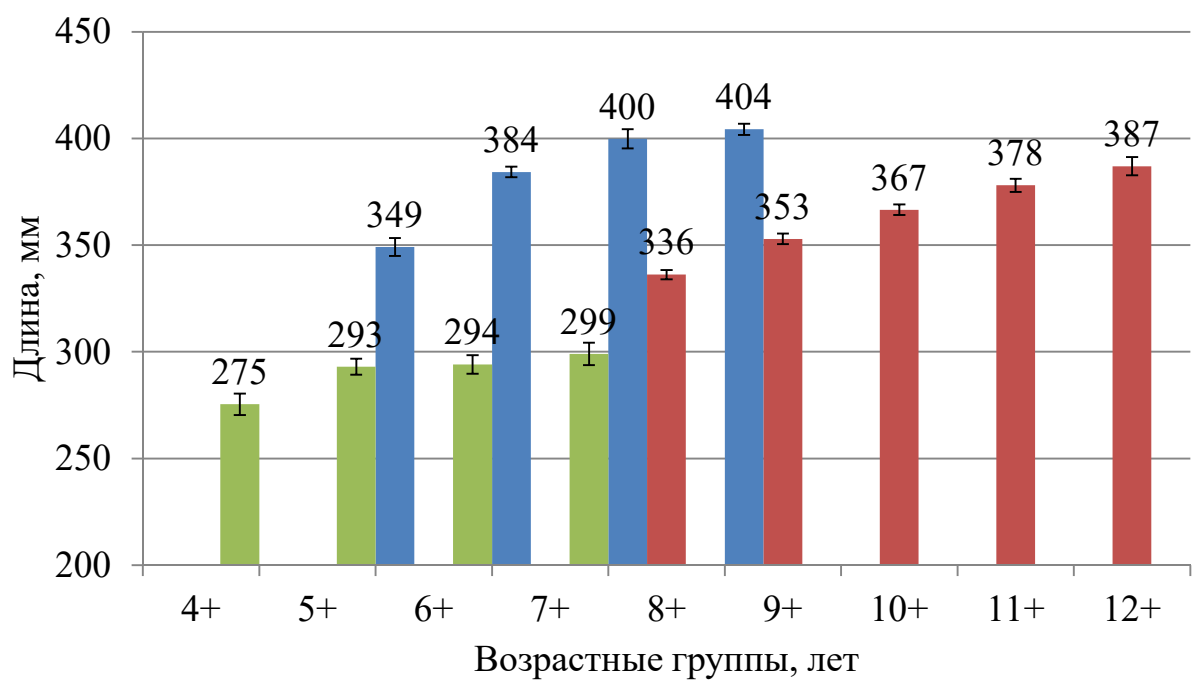
Во всех МЭГ в нерестовых популяциях отмечается доминирование самок над самцами.

Размерно-возрастная характеристика. Самки длиннее самцов в каждой МЭГ, наиболее выражено это у прибрежной МЭГ, где отмечается разница в длине на 22 мм в возрасте 4+ лет и 35 мм в возрасте 7+ лет (рисунки 32, 33) . У пелагической и придонно-глубоководной МЭГ разница составляла менее 10 мм.



■ Пелагическая МЭГ ■ Придонно-глубоководная МЭГ ■ Прибрежная МЭГ

Рисунок 32 – Размерно-возрастная характеристика самок (l_{sm})



■ Пелагическая МЭГ ■ Придонно-глубоководная МЭГ ■ Прибрежная МЭГ

Рисунок 33 – Размерно-возрастная характеристика самцов (l_{sm})

На весовой рост рыб в большей степени оказывают влияние такие факторы, как обеспеченность пищей, физиологическое состояние особей и другие внешние факторы. Между самками и самцами байкальского омуля отмечаются различия в росте, связанные с физиологическими особенностями разнополых особей, направленными на увеличение размеров и продолжительности жизни самок, вследствие чего и наблюдается переходящее доминирование соотношения с возрастом самок над самцами (см. рисунок 27) (Мина, Клевезаль, 1976).

Так, на примере пелагической МЭГ, показано, что с возрастом интенсивность весового роста у самцов с возрастом снижается сильнее, чем у самок, с разницей от 50,2 г в возрасте 6+ лет до 77, 4 г в возрасте 9+ лет (рисунок 34).

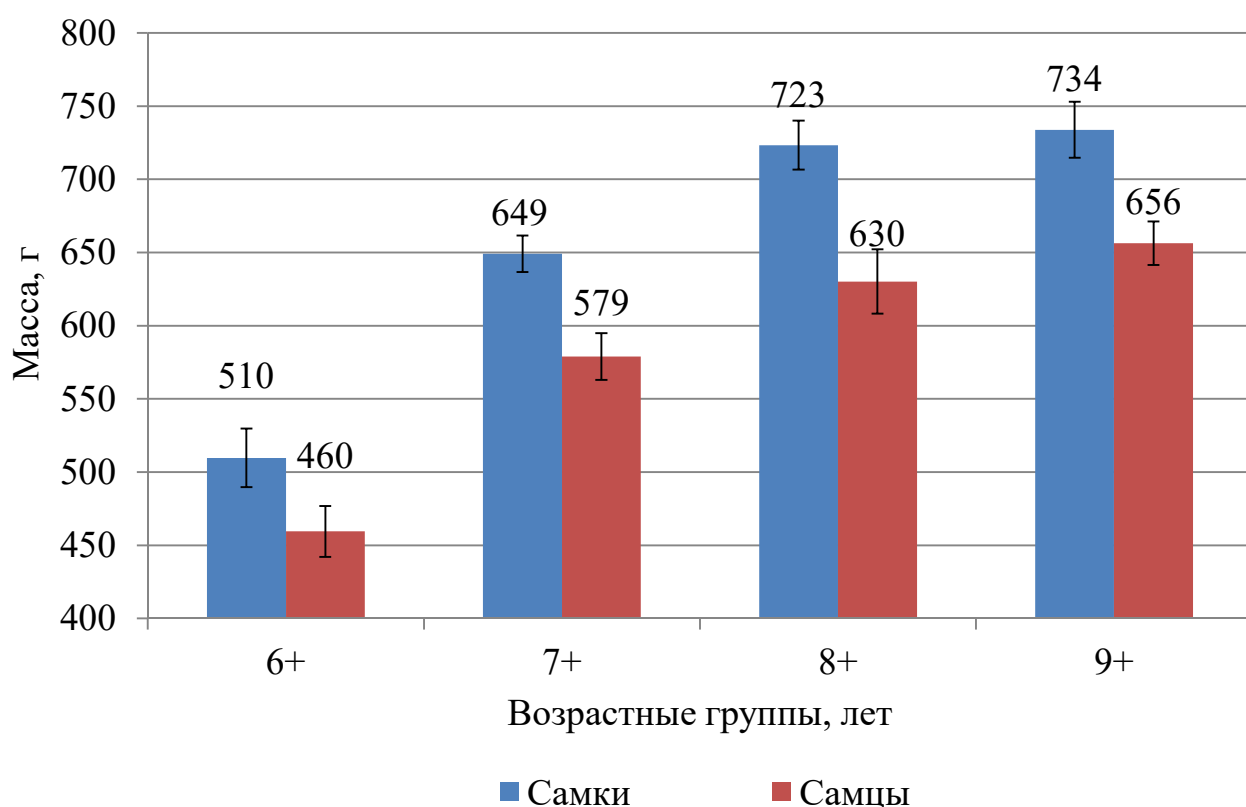


Рисунок 34 – Динамика массы тела самок и самцов пелагической МЭГ байкальского омуля

Полученные результаты позволяют отметить, что введенный мораторий на вылов омуля положительно отразился на возрастной структуре

нерестового стада. Отмечено численное доминирование самцов в младших возрастных группах, что связано с их опережением в созревании по времени сравнительно с самками. С возрастом численное доминирование переходит к самкам.

Увеличение темпа роста привело к ускоренному созреванию байкальского омуля в каждой МЭГ и снижению среднего возраста нерестовых стад.

Во всех нерестовых стадах каждой МЭГ отмечается размерно–массовое доминирование самок над самцами.

3.4 Абсолютная и относительная плодовитость байкальского омуля

Плодовитость рыб является одним из важных признаков, характеризующих воспроизводительную способность популяции (Смирнов, Шумилов, 1974). Изменение данного показателя тесно связано с ростом и возрастом рыб. Неблагоприятные условия нагула также сказываются на данном показателе, уменьшая его.

Плодовитость пелагической МЭГ. Особи 6+ лет имели абсолютную индивидуальную плодовитость на уровне 14711 ± 1000 икринок, далее наблюдался её рост на 6039 шт. (29,1%) в возрасте 7+, что составило 20751 ± 1033 икринок (на 37,3% больше, чем у особей 6+ лет) (рисунок 35). Заметный прирост плодовитости наблюдался до возраста 8+ – 23468 ± 1239 икринок, далее в возрасте 9+ отмечалось замедление темпа роста плодовитости и незначительный прирост количества икринок.

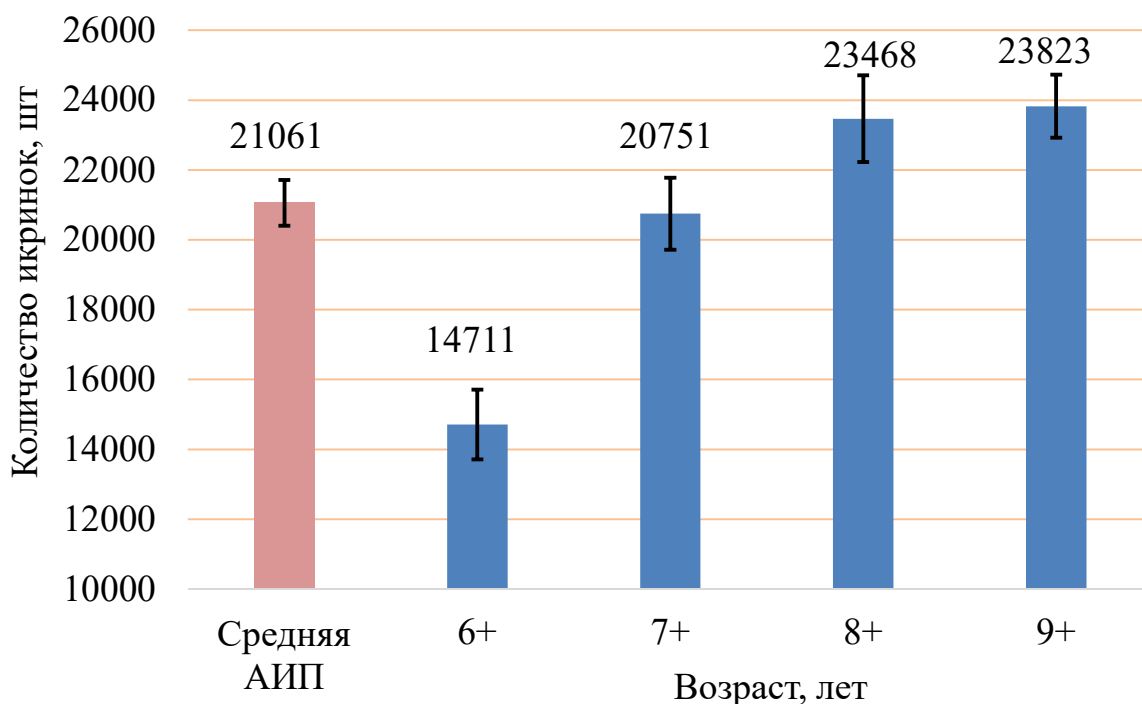


Рисунок 35 – Возрастная плодовитость пелагической МЭГ

В монографии А. В. Базова и Н. В. Базовой (2016) отмечалось, что абсолютная индивидуальная плодовитость в 2000–2012 гг. находилась на среднем уровне – 13600 шт., а в 2013 г. АИП достигала уже 17000 икринок и имела тенденция к повышению. По нашим данным АИП в 2019 г. составила 21061 ± 656 шт. икринок. Схожее увеличение АИП (21088 шт. икринок) отмечалось и в период повышения уровня озера в 1963–1964 гг. (Базов, Базова, 2016). Исследования, проведенные другими авторами, показывают, что увеличение АИП имеет важное приспособительное значение, направленное на повышение численности стада (Поляков, 1975). Отмеченные колебания плодовитости, вероятно, имеют связь с расширением нагульной площади, но если в 1963–64 гг. это было связано с увеличением глубины и соответственно площади озера, то в 2017–2019 гг. – со снижением численности популяции.

Проведенный анализ показателей относительной индивидуальной плодовитости показал, что она увеличивается в отношении общей массы тела

с 28,72 (6+) до 32,44 (9+), а при расчете к массе порки от 36,11 (6+) до 43,19 (9+) икринки (таблица 13).

Таблица 13 – Возрастная плодовитость пелагической МЭГ

Возраст, лет	Масса самок, г		Абсолютная плодовитость		Относительная плодовитость			
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv
					ОП к Q		ОП к q	
6+	509,7±19,9	13,0	14711±1001	22,6	28,7±1,4	15,6	36,1±1,9	17,6
7+	643,1±10,9	9,0	20751±1033	26,3	32,1±1,3	22,0	41,1±1,7	22,2
8+	723,3±16,7	8,0	23468±1240	18,3	32,3±1,4	14,5	42,2±1,9	15,3
9+	733,8±19,2	11,1	23823±902	16,1	32,4±0,8	11,1	43,2±1,3	12,6
$P_{(6+ - 9+)} \geq$	99		99		95		99	

Плодовитость придонно-глубоководной МЭГ. Особи 8+ лет имели АИП 17591 ± 326 шт. икринок, с возрастом наблюдается повышение плодовитости в среднем на 1644 шт. у 9+ – 10+ летних особей и на 4475 шт. у 11+...12+-летних по сравнению с 8+ летними особями ($r = 0,82$) (рисунок 36).

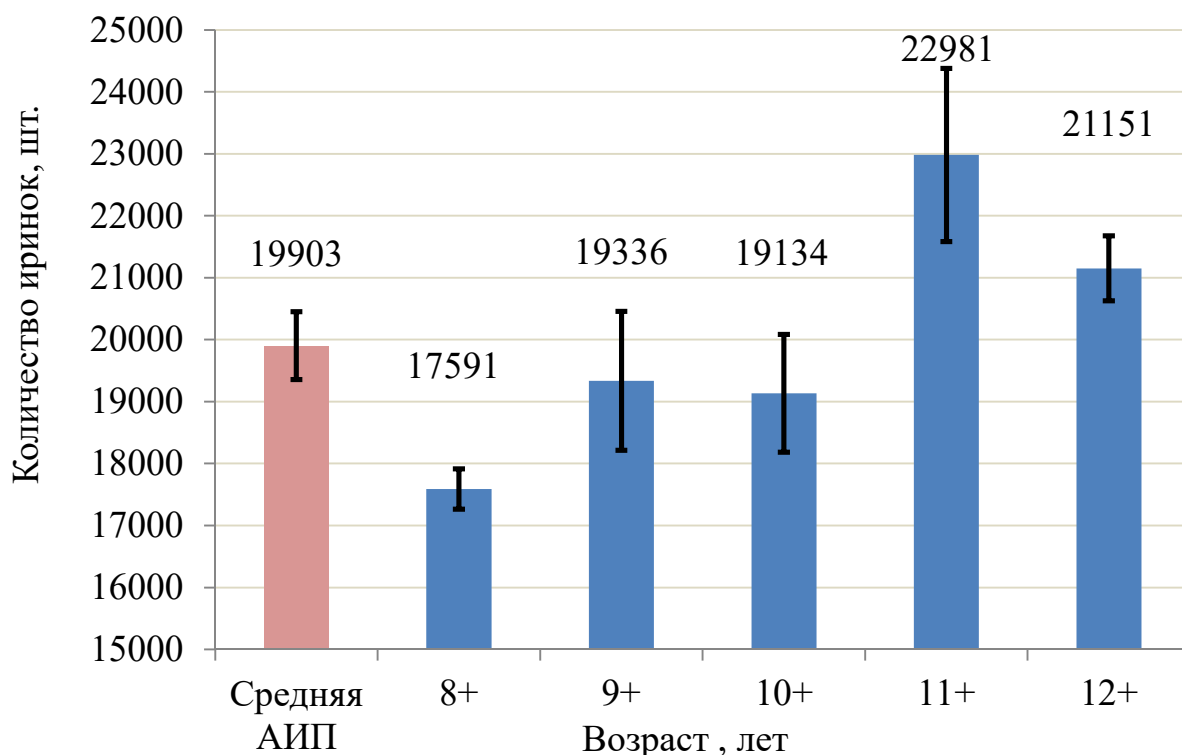


Рисунок 36 – Возрастная плодовитость придонно-глубоководной МЭГ

В 2016 году АИП придонной МЭГ отмечалась на уровне 18572 шт. икринок (Шаталин, Морузи, 2017). В 2020 г. АИП была немного выше и составляла 19903 ± 549 шт. икринок. Отмеченное различие плодовитости, как уже отмечалось, связано с расширением нагульной площади на фоне снижения численности популяции.

Результаты дисперсионного анализа при изучении силы влияния возраста на плодовитость свидетельствуют, что групповые средние по возрастам различаются значимо $F=4,16 > F_{\text{крит}}=2,56$, $P_{\text{знач}}=0,005$.

Расчет относительной индивидуальной плодовитости показал, что она уменьшается в отношении общей массы тела с 33,83 (8+) до 27,81 шт/г (12+) ($r=-0,74$) (таблица 14).

Таблица 14 – Возрастная абсолютная и относительная плодовитость придонно-глубоководной МЭГ

Возраст, лет	Q, г		Абсолютная плодовитость, шт.		Относительная плодовитость к Q, шт.	
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv
8+	$523,6 \pm 18,5$	10,6	17591 ± 326	6	$33,83 \pm 1,01$	8,92
9+	$632,8 \pm 21,6$	11,8	19336 ± 1122	20	$30,38 \pm 1,09$	12,48
10+	$669,3 \pm 20,5$	10,6	19134 ± 952	17	$28,48 \pm 0,93$	11,33
11+	$738,8 \pm 32,7$	14,0	22981 ± 1397	19	$31,41 \pm 1,87$	18,79
12+	$764,5 \pm 23,5$	10,2	21151 ± 526	8	$27,81 \pm 0,71$	8,43
$P_{(8+ \text{ к } 12+)} \geq$	99		99		99	

Плодовитость прибрежной МЭГ. Абсолютная индивидуальная плодовитость стада составила в среднем 8101 ± 390 икринок.

Как и у остальных МЭГ, у прибрежной МЭГ отмечается тенденция к увеличению АИП с возрастом (рисунок 37).

АИП особей 4+ лет составила 6901 ± 974 , особей 5+ – 6323 ± 639 шт. икринок. Плодовитость особей 6+ лет колебалась в пределах 5733 – 13300 шт. икринок, составив в среднем 8440 ± 533 шт. У особей 7+ и 8+ лет не

отмечено показателя АИП ниже 9000 шт. икринок и в среднем она составила 9550 шт. икринок для обеих возрастных групп.

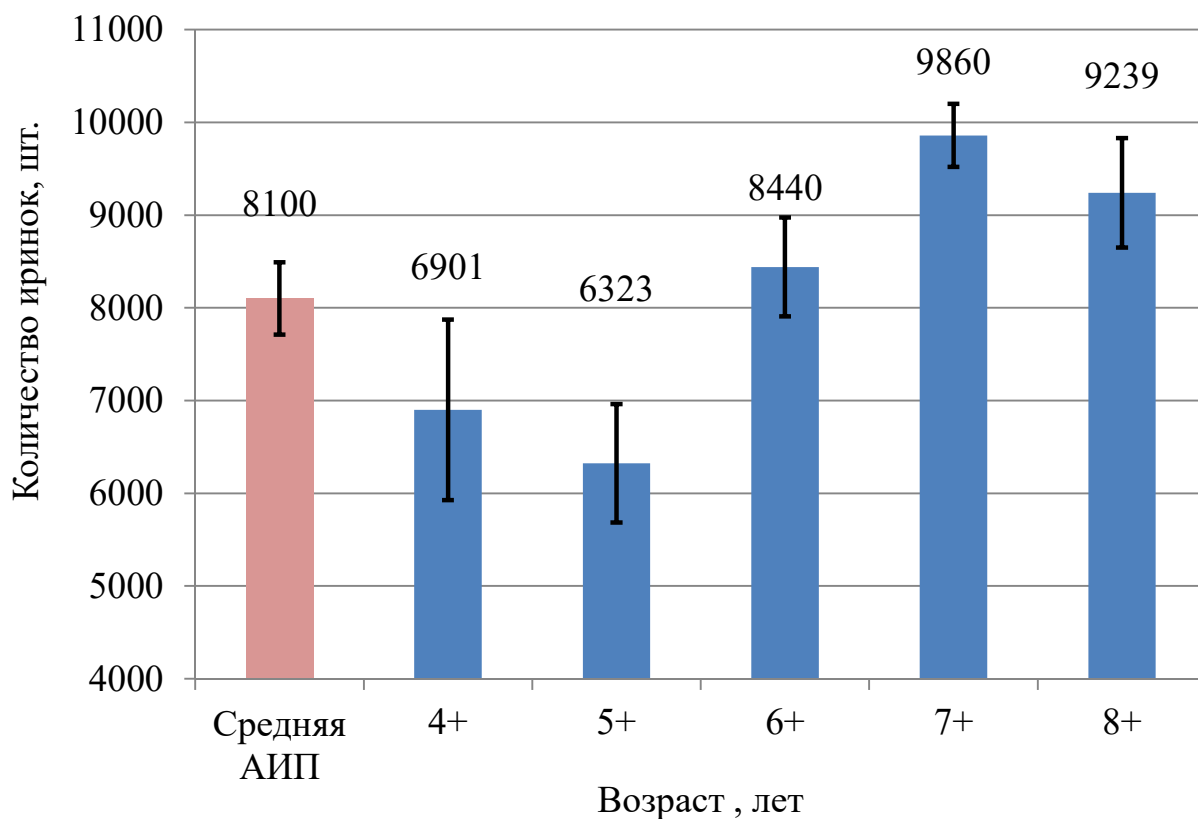


Рисунок 37 – Возрастная плодовитость прибрежной МЭГ

По относительной плодовитости изученных возрастных групп не отмечено достоверного снижения или увеличения количества икринок с возрастом, как у остальных МЭГ байкальского омуля (таблица 15). Особи 4+ имели относительную плодовитость $25,6 \pm 4,17$ шт, особи 7+ лет – $23,6 \pm 1,0$ шт.

Таблица 15 – Возрастная абсолютная и относительная плодовитость прибрежной МЭГ

Возраст, лет	Масса самок (Q), г		Абсолютная плодовитость, шт		Относительная плодовитость к Q, шт	
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Cv
4+	273±7	5	6900±973	6	25,6±4,17	22
5+	269±26	11,8	6323±639	20	23,4±1,0	6
6+	344±14	10,6	8440±533	22	24,6±1,3	18
7+	418±15	14	9860±9239	9	23,6±1,0	5
$P_{(4+ \text{ к } 7+)} \geq$	99		99		-	

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

Показатели абсолютной индивидуальной плодовитости (АИП) и относительной плодовитости (ОП) у каждой МЭГ неоднородны. АИП придонно-глубоководной МЭГ составила 19903 ± 549 шт., пелагической 21061 ± 656 шт., прибрежной 8100 ± 391 шт. (рисунок 38).

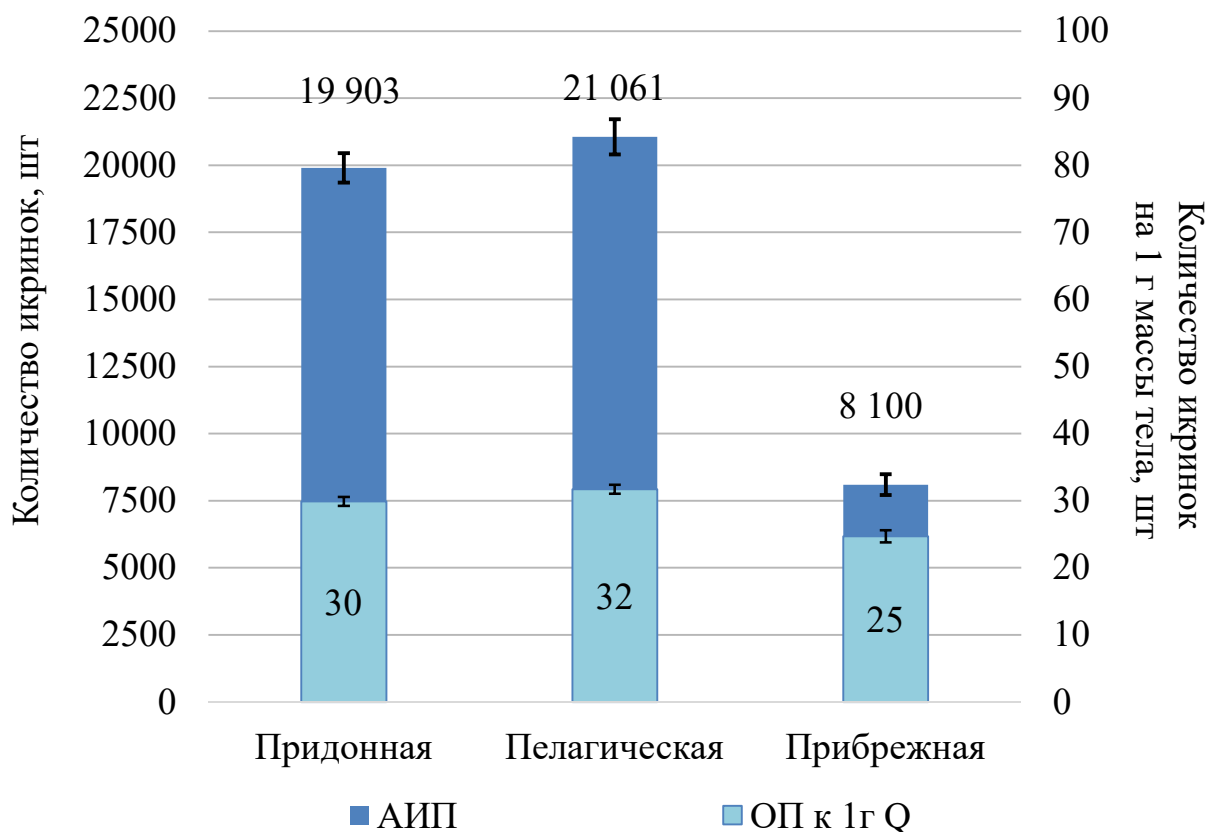


Рисунок 38 – Абсолютная индивидуальная и относительная плодовитость трех МЭГ байкальского омуля

Несмотря на низкий показатель плодовитости у прибрежной МЭГ, нерестовое стадо обладает высокой воспроизводительной способностью за счет раннего наступления половой зрелости по сравнению с остальными МЭГ (Смирнов, Шумилов, 1974).

По данным исследований 1991 г. средние значения АИП составляли $13,20 \pm 0,42$ тыс. икринок для селенгинской и $17,40 \pm 0,28$ – для посольской популяций (Смирнов, 1997). В. В. Смирнов отмечал, что дистанции по АИП между популяциями (посольской, селенгинской и северобайкальской) довольно стабильны во времени. По данным собственных исследований, в период низкой численности стада отмечается нарушение данной дистанции, так, у пелагической МЭГ показатель АИП немного превосходит показатель придонной МЭГ (рисунок 39). Увеличение АИП пелагической МЭГ, по сравнению с данными 1991 г., составило около 38%.

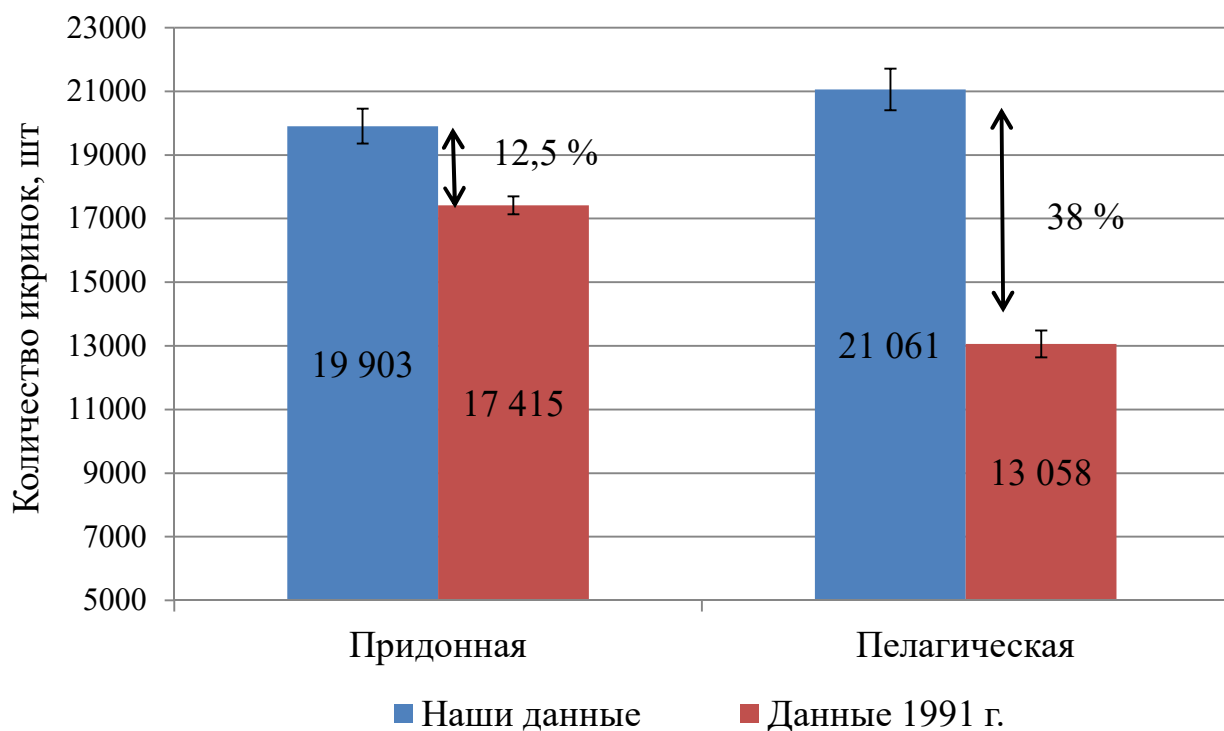


Рисунок 39 – Абсолютная индивидуальная плодовитость придонно-глубоководной и пелагической МЭГ байкальского омуля в сравнении с данными 1991 г.

Тенденция к увеличению показателя АИП тесно связана с приспособлением рыб к изменениям условий жизни, в особенности с изменением обеспеченности пищей путем разрежения стада (Никольский, 1980).

Полученные результаты по абсолютной индивидуальной плодовитости каждой МЭГ байкальского омуля показали, что в период его депрессивного состояния отмечается увеличение абсолютной индивидуальной плодовитости. В большей степени увеличение плодовитости отмечается у пелагической МЭГ на 38% в сравнении с 1991 г. У придонно-глубоководной МЭГ увеличение составило 12,5%. Относительная плодовитость придонно-глубоководной МЭГ отмечена с тенденцией к уменьшению с возрастом.

Результаты были опубликованы в журналах «Рыбоводство и рыбное хозяйство», «IOP Conference Series: Earth and Environmental Science»,

3.3 Влияние некоторых экологических факторов на байкальского омуля

В период депрессивного состояния численности байкальского омуля отмечался экстремально маловодный период. Из экологических факторов, на численность байкальского омуля в большей степени приходится влияние гидрологического режима.

Влияние гидрологического режима на байкальского омуля. Экстремально маловодный период, начавшийся в 2014 г. и продолжающийся в последующие годы, мог значительно повлиять на продуктивность и выживаемость нагуливающийся молоди, усугубив и без того депрессивное состояние биомассы (рисунок 40) подорванных промыслом запасов байкальского омуля.

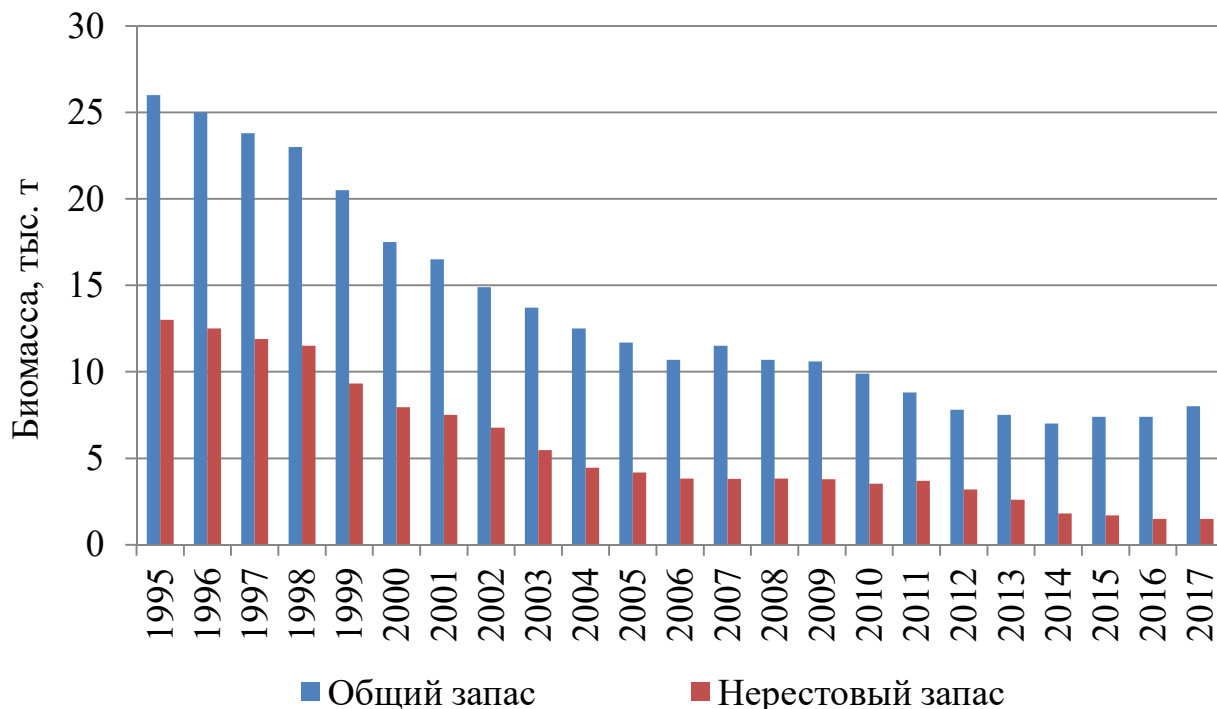


Рисунок 40 - Динамика биомассы общего и нерестового запаса байкальского омуля (Материалы, 2022)

Уровень воды в озере регулируется режимом эксплуатации Иркутской ГЭС. В связи с начавшимся в 2014 г. экстремально маловодным периодом, Правительством Российской Федерации были приняты постановления «О предельных значениях уровня воды в озере Байкал при осуществлении хозяйственной и иной деятельности в осенне-зимний период 2014/15 года» и «О максимальных и минимальных значениях уровня воды в озере Байкал в 2016-2017 годах» (Государственный ..., 2018), которыми были определены предельные значения уровня воды в озере Байкал в условиях различной водности:

- максимальное и минимальное значения уровня воды в озере Байкал в период средней водности на отметках соответственно 457 и 456 метров (в тихоокеанской системе высот);

- минимальное значение уровня воды в озере Байкал в период малой водности (маловодный период) на отметке 455,54 м (в тихоокеанской системе высот – ТО);

- максимальное значение уровня воды в озере Байкал в период большой водности (многоводный период) на отметке 457,85 м (в тихоокеанской системе высот).

На рисунке 41 изображен график уровней воды озера Байкал по месяцам в отдельные годы и в сравнении со среднемноголетним уровнем.

Маловодность оказывает влияние на нагульную площадь в заливах и в дельтах рек для личинок и молоди рыб. В. В. Смирнов отмечал, что многочисленные поколения появлялись в условиях расширения ареала личинок и молоди: у северобайкальской популяции – при высоком стоянии уровня в водоемах поймы нерестовых рек и увеличении зоны влияния речных вод в Байкале, у селенгинской и посольской популяций – при высоком уровне в дельте Селенги и в Посольском соре (Смирнов, 1996).

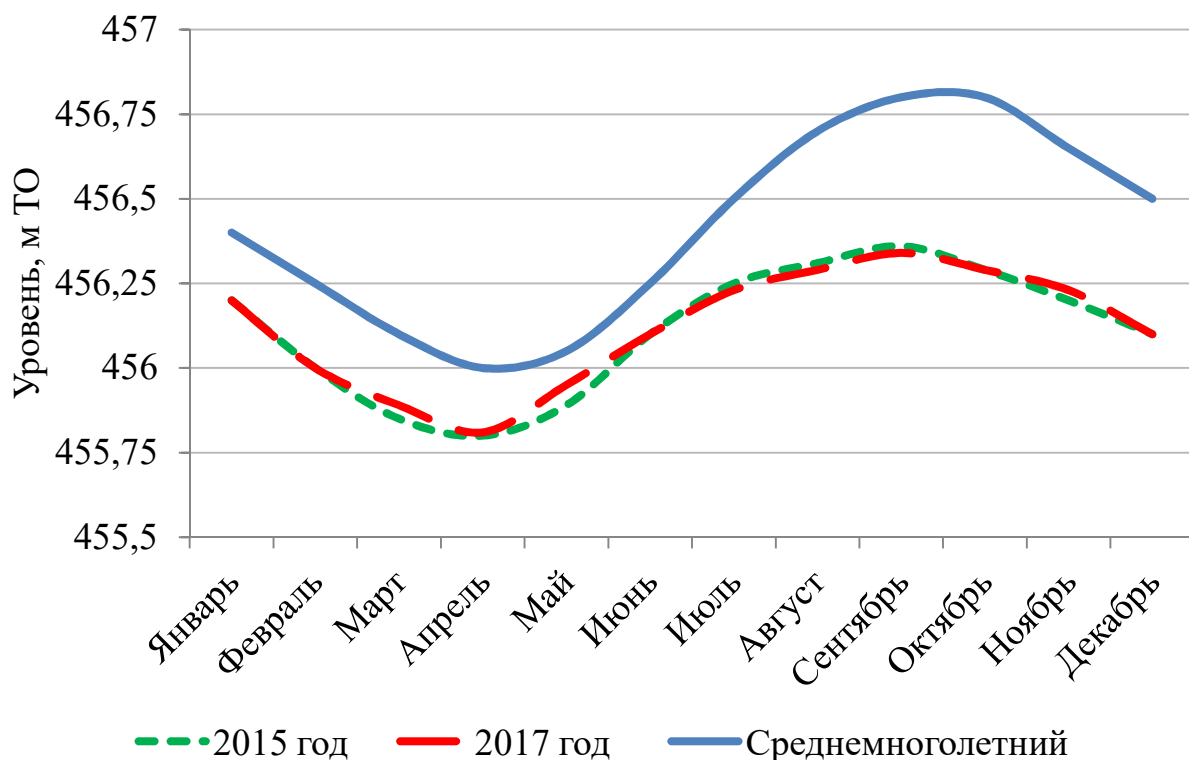


Рисунок 41 – График уровня воды озера Байкал за 2015 и 2017 гг. в сравнении со среднемноголетним уровнем по месяцам

Маловодность на мелководных прибрежных участках также сказывается и на других видах рыб, личинки и молодь которых являются высококалорийными объектами для молоди байкальского омуля. Так, например, желтокрылки (*Cottocomephorus*) откладывают икру в литоральной части озера на камнях. В летний период она нагуливается на мелководных береговых участках глубинами до 50 м. Выклюнувшиеся личинки, сбиваясь в косяки, совершают вдольбереговые миграции. Сокращение нагульной площади и снижение численности таких высококалорийных кормовых объектов может отразиться на скорости, темпе роста, упитанности, жирности и плодовитости байкальского омуля.

Уровень воды в реке в нерестовый период является одним из факторов, определяющих протяженность нерестовой миграции и срок захода нерестового стада. Данный вопрос хорошо изучен А. В. Базовым на примере селенгинской нерестовой популяции (Базов, Базова, 2015). Сделан вывод, что

чем выше уровень воды в реке в нерестовый период, тем короче нерестовая миграция. Однако в 2014 г. впервые был отмечен и такой интересный факт, что в период низкой водности, из-за малой численности нерестового стада, омуль не освоил нерестилища, расположенные выше 200 км от устья, т.е. сделан еще один предварительный вывод о «пороговой» численности, влияющей на протяженность нерестовой миграции. Большая концентрация производителей в реке заставляет осваивать остальные нерестилища, расположенные выше по течению.

Водность реки в нерестовый период оказывает влияние на срок захода нерестового стада в реку. А. В. Базовым была отмечена корреляция между водностью и сроком захода нерестового стада в реку. Чем больше водность реки, тем позже начинается нерестовая миграция. Средняя дата начала нерестовой миграции – 30 августа, но из-за водности может меняться в среднем на ± 8 дней. Данный факт можно объяснить выработанной в процессе эволюции задержкой начала миграции в ожидании более благоприятных условий с целью экономии затрат энергии для преодоления встречного потока воды (Базов, Базова, 2015).

В. В. Смирнов отмечал приспособительное свойство байкальского омуля, регулирующее численность стада путем компенсации низкой выживаемости икры на нерестилищах в маловодные годы высокой выживаемостью личинок и наоборот, высокой выживаемостью икры в многоводные годы, но низкой выживаемостью личинок (Смирнов, Шумилов, 1974).

Еще одним важным фактором, оказывающим большое влияние на численность, является выживаемость икры байкальского омуля на разных участках нерестилищ в период инкубации. Выживаемость икры на участках реки Селенги, расположенных ниже г. Улан-Удэ, составляет в среднем около 27%, что на 57% меньше, чем на участках, расположенных выше города (средняя выживаемость около 47%). Это является следствием общего ухудшения экологической обстановки р. Селенги из-за промышленных и

хозяйственных стоков в реку. Город Улан-Удэ расположен в 153 км от устья р. Селенги (Базов, Базова, 2017).

Стоит также отметить, что на выживаемость икры в инкубационный период оказывают влияние и такие факторы, как снос икры за пределы нерестилища (около 2%), выедание икры беспозвоночными (около 28%), выедание икры самими производителями и другими видами рыб (около 7%) и другие труднооценимые факторы, как, например гибель икры от промерзания нерестилищ (Смирнов, Шумилов, 1974).

Изменение уровня воды Байкала в мае–июне в сторону снижения оказывает влияние на формирование полового состава байкальского омуля, увеличивая долю самцов. Данную связь уровненного режима озера и полового соотношения отмечал А. В. Базов (2012). В связи с этим снижается и популяционная плодовитость нерестового стада (Базов и др., 2012).

Привнесенная нагрузка. Лимнологическим институтом СО РАН (г. Иркутск) активно ведется работа по изучению зелёных нитчатых водорослей рода *Spirogyra*, массово развивающихся в озере Байкал. Результаты исследований свидетельствуют о том, что основной причиной массового развития спирогиры в озере является антропогенное загрязнение прибрежной зоны неочищенными сточными водами.

Многочисленные исследования (Основные ..., 2017; Хертуев и др., 2020; Котомина и др. 2021 и многие другие), в том числе Лимнологического института СО РАН, свидетельствуют о фекальном загрязнении воды озера Байкал в прибрежной части озера. Неочищенные сточные воды являются питательной средой для спирогиры. В течение 2013-2017 гг. её распространение вдоль западного побережья было пятнистым и чётко приурочено к расположению прибрежных посёлков либо мест активной рекреации. Незначительные, но постоянные «добавки» биогенов, а также Na и Cl из неочищенных стоков, поступающие с грунтовыми и речными водами, являются непременным условием массового разрастания этих водорослей.

Состояние объектов коммунальной инфраструктуры характеризуется крайней изношенностью и низкой эффективностью очистки сточных вод, оказывая существенное негативное воздействие на экологическую систему озера. Основными привнесенными источниками загрязнения озера Байкал являются промышленные и бытовые отходы крупных населенных пунктов (Иркутска, Улан-Удэ, Северобайкальска, Байкальска, Слюдянки). Большая часть загрязняющих веществ приходится на реку Селенгу. За 2010-2017 гг. в сравнении с 1950-1960-ми гг. содержание сульфатов в воде Селенги возросло с 6,2-8,6 до 7,6-18,7 мг/дм³ (Государственный ..., 2018; Котомина и др., 2021).

Развиваясь в прибрежной части озера, спирогира может вытеснять места нерестилищ бычка желтокрылки, личинки которого являются высококалорийным кормом для молоди байкальского омуля, а также сокращает полезную площадь для нагула.

По нашим данным, в ходе мониторинга береговой линии залива Провал (место впадения реки Селенги) в летний период 2020 г. около села Оймур береговая линия отмечалась загрязнённой единичными элементами бытового мусора, кусками бетонных блоков, автомобильными покрышками. В летне-осенние периоды дополнительным загрязнителем отмечен бесконтрольно передвигающийся крупный рогатый скот. Осенью 2020 года вода у береговой линии отмечалась темно-коричневого цвета и гниющими водорослями. В весенний период, в мае 2021 года, следы антропогенного загрязнения отсутствовали. В селе Сухая (в 19 км севернее от залива Провал), береговая линия отмечалась практически не загрязнённой: наблюдались единичные элементы бытового мусора, а также фекалии крупного рогатого скота. Весной следы антропогенного загрязнения отсутствовали (Котомина и др., 2021).

Поселок Турка – участок особой экономической зоны туристско-рекреационного типа «Байкал». На расстоянии 200 м от берега располагаются автозаправочная станция, автомобильное шоссе, заведения

общественного питания и жилые дома. В летний и осенний периоды исследований береговая линия была загрязнена в средней степени: наблюдается множество фильтров от сигарет, несколько полиэтиленовых пакетов, алюминиевых банок и автомобильных покрышек. Весной следы антропогенного загрязнения отсутствовали (Котомина и др., 2021).

Баргузинский залив (место впадения реки Баргузин). К береговой линии залива также на всем его протяжении примыкает ряд населенных пунктов. Исследование проводилось в селе Максимиха и в поселке городского типа Усть-Баргузин. Около села Максимиха на расстоянии 30 м от берега располагаются автомобильное шоссе и подъездная дорога к базе отдыха «Ровесник», которая расположена в непосредственной близости к береговой линии. Также, как и в заливе Провал, в осенний период 2020 года отмечено гниение водорослей у береговой линии и темно-коричневый оттенок воды. Береговая линия была не загрязнена. Около поселка городского типа Усть-Баргузин во время исследований береговая линия также была не загрязнена. Расстояние от центра поселка до береговой линии залива — 2,5 км. Между заливом и поселком располагается лесной массив шириной 1,5 км (Котомина и др., 2021).

По результатам исследования физических показателей воды озера Байкал обнаружено достижение верхней границы ПДК по показателю цветности в образцах воды улуса Дулан в летний период 2020 г. и в весенний 2021 г., а также весной в образцах воды села Сухая (рисунок 42). Показатель мутности воды в образцах с локации улус Дулан в весенний период составлял 2 единицы мутности по формазину (ЕМФ), что находится на границе допустимого значения

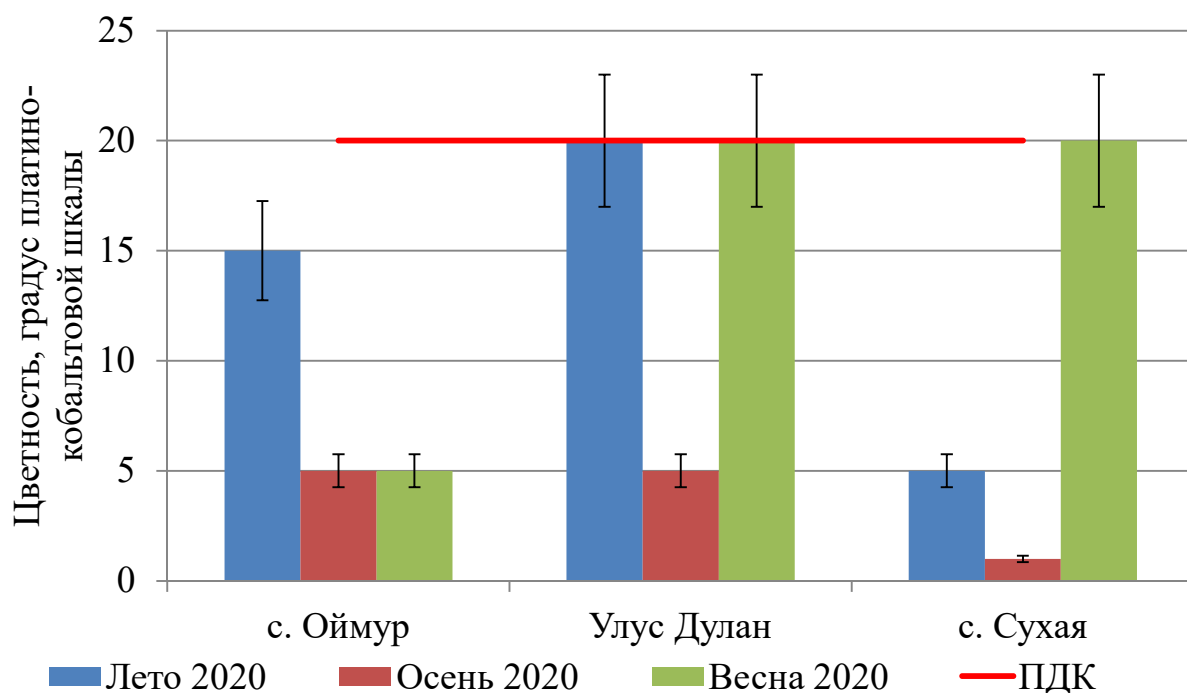


Рисунок 42 – Цветность воды на участках озера Байкал

Содержание ионов различных веществ не превышает установленные другими авторами величины для озера Байкал и составляет: растворенного кислорода (O_2) – от 6 до 12 мг/дм³, ионов хлора (Cl^-) – от 0,1 до 0,5 мг/дм³. Величина перманганатной окисляемости — 2 мг/дм³ (Котомина и др., 2021).

В целом, с экологической точки зрения, многие ученые разных научных направлений сходятся во мнении, что в настоящее время озеро Байкал и окружающая его экосистема представляют собой сбалансированную систему, пока ещё способную справляться с постоянно растущей антропогенной нагрузкой, однако на фоне изменения климатических условий привнесенная нагрузка будет усугублять экологическую обстановку (Возможные ..., 2015; Волшаник, Орехов, 2018; Потемкина, 2018; Bondarenko et al., 2019, и многие другие)

Таким образом, можно сделать вывод, что в период 2015 – 2017 гг. для байкальского омуля сложились неблагоприятные условия, заключающиеся в следующем:

– эффективность естественного воспроизводства была критической из-за такого фактора, как подорванная промыслом численность нерестового стада байкальского омуля, не позволившая ему в полном объеме осваивать более эффективные для выживаемости икры нерестилища, расположенные выше города Улан-Удэ;

– влияние низкой водности в 2015-2017 гг. могло отразиться на выживаемости и продуктивности молоди байкальского омуля, для которых необходимы высококалорийные объекты питания при нагуле в прибрежных участках озера. Если влияние низкой водности сказалось на продуктивности и численности байкальского омуля, оно будет проявляться в 2023 – 2024 гг., когда особи генерации 2015-2017 гг. будут участвовать в нересте;

– в 2020 г. прибрежная зона, наиболее загрязненная мусором отмечалась у села Максимиха и села Оймур, где при этом наблюдалось большое количество гниющих водорослей. Менее загрязненной оказалась береговая линия около села Усть-Баргузин.

Результаты антропогенного загрязнения прибрежной зоны озера Байкал опубликованы в журнале «Рыбоводство и рыбное хозяйство» (Котомина, Пищенко, Шаталин, 2021).

ВЫВОДЫ

1. Результаты морфологического анализа производителей байкальского омуля в период депрессивного состояния его численности показали изменения, произошедшие в каждой морфоэкологической группе, связанные с увеличением собственной продуктивности рыб – плодовитости и скорости роста. Данные изменения являются следствием снижения численности из-за высокой промысловой нагрузки на вылов байкальского омуля, в том числе и незаконный, несообщаемый, нерегулируемый промысел. Увеличение продуктивности имеет тесную связь с питанием рыб, поскольку численность рыб в стаде снижалась, а нагульные площади сохранялись. Приспособленность к питанию отражается в количестве жаберных тычинок на первой жаберной дуге, которое отмечалось на уровне $43,1 \pm 0,3$ шт. тычинок для прибрежной МЭГ, $40,4 \pm 0,2$ для придонно-глубоководной МЭГ, и $50,0 \pm 0,2$ шт. – для пелагической МЭГ. Незначительное изменение среднего количества жаберных тычинок во времени отмечено только для пелагической МЭГ – на 2 тычинки больше, чем установлено ранее.
2. Абсолютная индивидуальная плодовитость увеличилась по сравнению с 1990 гг., причем в большей степени у пелагической МЭГ – около 38% и в меньшей степени для придонно-глубоководной – 12,5%. АИП байкальского омуля повышается с возрастом: у пелагической МЭГ – с 14711 ± 1001 шт. у 6+ -леток, до 23823 ± 902 шт. у 9+ леток; у придонно-глубоководной МЭГ с 17951 ± 326 шт. у 8+ -леток, до 21151 ± 526 шт. у 12+ -леток; у прибрежной МЭГ с 6901 ± 974 шт. у 4+ -леток, до 9860 ± 754 шт. у 7+ -леток. Относительная плодовитость с возрастом у пелагической МЭГ тех же возрастов также увеличивается – с $29 \pm 1,5$ шт. до 32 ± 1 шт., а у придонно-глубоководной МЭГ наоборот, отмечено снижение с 34 ± 1 до 28 ± 1 шт.
3. Увеличение морфологических показателей характерно для каждой МЭГ. Рост размерно-массовых показателей отмечался задолго до введения моратория на вылов и продолжался спустя 4 года после введения запрета на промысел. Пелагическая МЭГ в сравнении с данными 1966 г. по массе

крупнее в среднем на 17%, а по длине по Смиту – на 6%. У каждой возрастной группы отмечается разный прирост размерно–массовых показателей, что объясняется разной интенсивностью промысла той или иной группы.

4. Увеличение темпа роста привело к ускоренному созреванию байкальского омуля в каждой МЭГ и снижению среднего возраста нерестовых стад. Нерестовое стадо байкальского омуля на период его депрессивного состояния характеризуется преобладанием младших возрастных групп в каждой МЭГ. В младших возрастных группах численно преобладают самцы, что связано с опережением в их созревании по времени. С возрастом численное доминирование переходит к самкам. Полученные результаты позволяют отметить, что введенный мораторий на вылов положительно влияет на возрастную структуру нерестового стада. Самки крупнее самцов в каждой МЭГ с разной степенью, так, самки пелагической МЭГ по массе крупнее самцов той же МЭГ на 17,6%, придонно-глубоководной МЭГ – на 5,7%, а прибрежной МЭГ – на 30,8%. По длине по Смиту самки также крупнее самцов на 2,5% для пелагической, на 5,5% – для придонно-глубоководной и на 5,0% – для прибрежной МЭГ.

5. Половой диморфизм у байкальского омуля слабо выражен по пластическим признакам и хорошо – по интерьерным. Диморфизм отмечен по 10 из 24 пластических признаков, которые в большей степени связаны с движением рыб. У самцов крупнее относительные размеры плавников и относительная масса сердца, что связано с большей двигательной активностью и более быстрым половым созреванием во времени.

6. Морфоэкологические группы в значительной степени различаются между собой по относительной размерности плавников, количеству жаберных тычинок на первой жаберной дуге, длине кишечника, высоте тела, размеру глаз, времени наступления половой зрелости, размерно-массовым показателям, что свидетельствует о их разной приспособленности к питанию и месту обитания в разной толще воды.

7. В маловодный период 2015 – 2017 гг. сложились неблагоприятные условия для эффективного естественного воспроизводства байкальского омуля. Низкая численность нерестового стада не позволила в полном объеме освоить более эффективные для выживаемости икры нерестилища, расположенные выше города Улан-Удэ. Низкая водность могла отразиться на формировании полового состава байкальского омуля, а также на его выживаемости и продуктивности. Оценить данное влияние возможно будет в 2023 – 2024 гг., когда особи генерации 2015-2017 гг. будут участвовать в нерестовой миграции.

8. Антропогенное загрязнение прибрежной зоны в 2020 г. отмечалась у села Максимиха и села Оймур, где при этом наблюдалось большое количество гниющих водорослей. Менее загрязненной оказалась береговая линия около села Усть-Баргузин. Обнаружено достижение верхней границы ПДК по показателю цветности в образцах воды улуса Дулан в летний период 2020 г. и в весенний 2021 г., а также весной в образцах воды села Сухая. Показатель мутности воды в образцах с локации улус Дулан в весенний период составлял 2 единицы мутности по формазину (ЕМФ), что находится на границе допустимого значения.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ И РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Для восстановления численности байкальского омуля, включая и родительскую часть популяции, в первую очередь необходимо усиливать меры по борьбе с браконьерским изъятием. Рыбоохранные мероприятия в период запрета усиливались, привлекались сотрудники рыбоохраны из соседних регионов, полиция и др. Полученные результаты исследования позволяют отметить, что введенный мораторий на вылов положительно повлиял на возрастную структуру нерестового стада.

Проблему браконьерства нельзя игнорировать и ослаблять борьбу с ним, особенно в период нерестовых миграций омуля в реки.

Для минимизации браконьерского изъятия необходимо выработать более качественную природоохранную стратегию, предусматривающую:

- увеличения штата сотрудников рыбоохраны;
- совершенствование технического оборудования для более эффективной борьбы с нарушителями;
- введение поощрительных выплат сотрудникам за выявленные и пресечённые факты незаконного изъятия;
- введение поощрительных выплат гражданам за представленную достоверную информацию по факту нарушения незаконного изъятия.

2. Рыбоводные заводы, основная деятельность которых направлена на восстановление и поддержание запасов байкальского омуля также требуют особого внимания. Однако их деятельность ограничивается низкой численностью захода нерестового стада, недостаточным финансированием и старой материально–технической базой, нуждающейся не только в ремонте, но и в замене и модернизации некоторой её части.

3. Необходимо пересмотреть стратегию правил рыболовства для более устойчивого промысла. Современное управление промыслом с помощью ОДУ для байкальского омуля нельзя признать оптимальным. Требуется установление дополнительных ограничений интенсивности промысла (лимитов орудий лова).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Авторское свидетельство № 1064930 А1 СССР, МПК А01К 61/00. Устройство для нереста рыб: № 3498134: заявл. 23.07.1982: опубл. 07.01.1984 / Н. Ф. Дзюменко; заявитель Восточно-сибирский научно-исследовательский и проектно-конструкторский институт рыбного хозяйства. – EDN DKHOCT.
2. Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. / Ю.Г. Алеев – Москва: Изд-во АН СССР, 1963.– 247 с.
3. Алекин О.А. Общая гидрохимия / О.А. Алекин. — Москва: Гидрометеиздат, 1958. — 208 с.
4. Афанасьев Г.А. Экология нерестового стада омуля р. Селенги // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. – Новосибирск, 1981. – С. 5–34.
5. Бабаян В. К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ): Анализ и рекомендации по применению / В. К. Бабаян. – Москва: Всероссийский научно–исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 2000. – 192 с.
6. Базов А. В. Из истории развития рыбного хозяйства в приселенгинском районе Байкала / А. В. Базов, Н. В. Базова // Православие и дипломатия в странах азиатско–тихоокеанского региона: материалы международной научно–практической конференции, Улан–Удэ, 29–30 января 2015 года. – Улан–Удэ: Бурятский государственный университет, 2015. – С. 197–207. – DOI 10.18101/978–5–9793–0756–5–197–207.
7. Базов А. В. Оценка воздействия планируемого строительства каскада монгольских ГЭС на реке Селенге на ихтиофауну в нижнем бьефе (включая озеро Байкал) / А. В. Базов, Н. В. Базова // Вестник рыбохозяйственной науки. – 2017. – Т. 4. – № 2(14). – С. 45–58.
8. Базов А. В. Селенгинская популяция байкальского омуля: прошлое, настоящее, будущее: Предназначена для зоологов, экологов, географов, специалистов в области рыбного хозяйства, краеведов / А. В. Базов, Н. В. Базова; Государственный научно–производственный центр рыбного

- хозяйства. Байкальский филиал; Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН. – Улан–Удэ : Бурятский научный центр Сибирского отделения РАН, 2016. – 352 с.
9. Базов А. В. Формирование полового состава нерестового стада селенгинской популяции байкальского омуля / А. В. Базов, Н. В. Базова, В. В. Смирнов // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. – 2012. – Т. 5. – № 4. – С. 64–72.
 10. Байкал: природа и люди: энциклопедический справочник / Байкальский институт природопользования СО РАН; ответственный редактор А. К. Тулохонов. – Улан–Удэ: ЭКОС, 2009. – 608 с.
 11. Байкальский раздор: Почему Россия и Монголия поссорились из-за планов строительства ГЭС на Селенге. / Е. Трифонов // Ведомости. – 13 декабря 2021. – URL: <https://www.vedomosti.ru/opinion/columns/2021/12/14/900467-baikalskii-razdor> (дата обращения: 08.02.2022). – Текст: электронный
 12. Башаров Н. С. Морфоэкологическая характеристика омуля в Братском водохранилище / Н. С. Башаров, Н. И. Башарова // Экологические исследования озера Байкал и Прибайкалья. – Иркутск, 1984. – С. 85–94.
 13. Беркин Н. С. Байкаловедение : учебное пособие / Н. С. Беркин, А. А. Макаров, О. Т. Русинек. – Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2009. – 291 с.
 14. Биологические ресурсы озера Гусиное Селенгинского района Республики Бурятия / И. В. Моружи, Е. В. Пищенко, А. С. Некрасов [и др.] // Вестник НГАУ. – 2016. – № 4(41). – С. 48–55.
 15. Бобков А. И. Приемная емкость водоемов прибрежно–соровой системы Байкала и потенциальные объемы искусственного воспроизводства байкальского омуля / А. И. Бобков Инновации в науке и образовании – 2010: Труды VIII Международной научной конференции, посвященной 80-летию образования университета: в 3 ч. – 2010. – С. 26–28

16. Бобков А. И. Экология личинок омуля в условиях прибрежно–соровой системы Байкала / А. И. Бобков, В. П. Павлицкая // Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира. – Улан–Удэ, 2002. – С. 101–103
17. Бобков А. И. Экология молоди посольской популяции придонно–глубоководного омуля / А. И. Бобков, В. П. Павлицкая // Большереченскому рыбоводному заводу – 70 лет. – Улан–Удэ, 2003. – С. 11–23
18. Бознак Э. И. Изменчивость меристических признаков некоторых видов рыб бассейна Средней Вычегды / Э.И. Бознак // Тезисы докладов VIII съезда Гидробиологического общества РАН (Калининград, 16–23 сентября 2001 г.). Калининград, 2001. – Т. 3. – С. 115–116.
19. Возможные эколого–биологические последствия сооружения гидроэлектростанции на реке Селенге и её притоках в Монголии / Л. Л. Убугунов, Н. Г. Борисова, О. А. Аненхонов [и др.] // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. – 2015. – Т. 12. – С. 58–72.
20. Волшаник, В. В. Экологические проблемы озера Байкал, связанные со стоком реки Селенги / В. В. Волшаник, Г. В. Орехов // Научный альманах. – 2018. – № 11–2(49). – С. 135–143. – DOI 10.17117/na.2018.11.02.135.
21. Воробьева И. Б. Туризм на территории юго–западного побережья озера Байкал как фактор обострения экологических проблем / И. Б. Воробьева, Н. В. Власова, И. А. Белозерцева, О. В. Гагаринова // Современные проблемы сервиса и туризма. – 2019. – вып. 13, № 1, , Р. 70–78. – DOI:10.24411/1995–0411–2019–10108
22. Воронов М. Г. Морфо–физиологические показатели у производителей омуля разных периодов захода в Р. Селенга / М. Г. Воронов, С. В. Жугдурова, Е. Ю. Ахметшакирова // Актуальные вопросы развития аграрного сектора экономики Байкальского региона : материалы Всероссийской (национальной) научно–практической конференции,

- посвященной Дню российской науки, Улан–Удэ, 6–7 февраля 2020 г. – Улан–Удэ: Бурятская государственная сельскохозяйственная академия имени В.Р. Филиппова, 2020. – С. 308–316.
23. Воронов М. Г. О наследуемости некоторых экологических аспектов и морфо–физиологических показателей у производителей Байкальского омуля Р. Селенга / М. Г. Воронов, С. В. Жугдурова // Актуальные вопросы развития аграрного сектора экономики Байкальского региона : материалы Всероссийской (национальной) научно–практической конференции, посвященной Дню российской науки, Улан–Удэ, 4–10 февраля 2021 г. – Улан–Удэ: Бурятская государственная сельскохозяйственная академия имени В.Р. Филиппова, 2021. – С. 308–313.
24. Воронов М. Г. Разработка научно–практических рекомендаций по восстановлению численности нерестового стада байкальского омуля в р. Селенга: Отчет НИР ФГБОУ ВО БГСХА / М. Г. Воронов – Улан–Удэ, 2020. – 103 с.
25. Воронов М. Г. Эколо–биологические основы повышения эффективности воспроизводства омуля в р. Селенге в современных условиях: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / М. Г. Воронов – Санкт–Петербург, 1993. – 20 с.
26. Воскобойников В. А. Опыт подращивания молоди сиговых в отчлененных заливах озера Чаны // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. – С. 237–238.
27. Гайкалов И. В. Описание трех микросателлитных локусов байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi) / И. В. Гайкалов, О. В. Ильина, С. В. Кирильчик, Л. В. Суханова // Генетика. – 2008. – Т. 44, № 3. – С. 423–426.
28. Гармаев Е. Ж. Уровенный режим оз. Байкал: состояние и перспективы в новых условиях регламентации / Е. Ж. Гармаев, Б. З. Цыдыпов // Вестник

- Бурятского государственного университета. Биология, география. – 2019. – № 1. – С. 37–43. – DOI 10.18101/2587–7143–2019–1–37–44.
29. География и природные ресурсы / А. Н. Сутурин, Е. П. Чебыкин, В. В. Мальник, И. В. Ханаев, А. В. Минаев, В. В. Минаев – 2016. – № S6. – С. 43–54.
30. Гидрохимия : курс лекций / И. В. Моружи, Е. В. Пищенко, Л. В. Веснина, П. В. Белоусов. – Новосибирск : Новосибирский государственный аграрный университет, 2008. – 44 с.
31. Гидроэнергетика и состояние экосистемы озера Байкал. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1999. – 281 с.
32. ГОСТ Р ИСО 5479–2002. Статистические методы. Проверка отклонения распределения вероятностей от нормального распределения [Текст]. – Введ. 2002–07–01. – М. : Изд-во стандартов, 2002. – IV. – 27 с.
33. Государственный доклад «О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2019 году». – Иркутск: АНО «КЦ Эксперт», 2020. – 342 с.
34. Дрягин П. А. Акклиматизация рыб во внутренних водоемах СССР / П. А. Дрягин // Известия ВНИОРХ. – 1953. – Т. 32. – С. 10–98.
35. Захарова Н. И. Гаметогенез и половые циклы байкальского омуля // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. – Иркутск, 1996. – С. 49–55.
36. История антропогенного воздействия на озерные экосистемы бассейна Ладожского озера и прилегающих территорий / Т. В. Сапелко, Н. В. Игнатьева, А. В. Лудикова [и др.] // Озера Евразии: проблемы и пути их решения : материалы II Международной конференции, Казань, 19–24 мая 2019 г. – Казань: Академия наук Республики Татарстан, 2019. – С. 175–180.
37. История развития и состояние искусственного воспроизводства водных биологических ресурсов в Байкальском рыбохозяйственном бассейне / З. Б. Воронова, Н. Ф. Дзюменко, С. Г. Афанасьев [и др.] // Труды ВНИРО. – 2015. – Т. 153. – С. 85–94.

38. Калягин Л.Ф., Майстренко С.Г. Динамика распределения морфоэкологических групп байкальского омуля по акватории Байкала // экологически эквивалентные виды гидробионтов в великих озерах мира: международный симпозиум, Улан-Удэ, 2–4 сентября 1997. – Улан-Удэ, 1997. – 36 с.
39. Кафанова В. В. Методы определения возраста и роста рыб: учебное пособие. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1984. – 56 с.
40. Климат и гидрологические процессы в бассейне оз. Байкал в XX столетии / М. Н. Шимараев, Л. Н. Куимова, В. Н. Синюкович, В. В. Цехановский // Метеорология и гидрология. – 2002. – № 3. – С. 71–78.
41. Кобзарь, А. И. Прикладная математическая статистика : для инженеров и науч. работников / А. И. Кобзарь. – Москва : Физматлит, 2006. – 813 с.
42. Кожов М. М. Биология озера Байкал. – Москва : Изд-во АН СССР, 1962. – 315 с.
43. Кожов М. М. Вертикальное распределение планктона и планктоноядных рыб оз. Байкал // Вопросы ихтиологии – 1954. – Вып. 2. – С. 7–20.
44. Кожов М. М. Природа Байкала как среда жизни для рыб // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. – Иркутск, 1958. – С. 43–90.
45. Колесов Н. А. Современное состояние популяции сибирского хариуса реки Томь и ее горных притоков Кемеровской области / Н. А. Колесов, А. А. Ростовцев // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее : материалы IV Международной конференции. – Горно-Алтайск, 2016. – С. 96–98.
46. Коновалова В. В. Современное состояние нерестового стада байкальского омуля реки Баргузин / В. В. Коновалова, М. Ц. Цырендылыкова // Вестник рыбохозяйственной науки. – 2014. – Т. 1. – № 3(3). – С. 13–20.
47. Котомина Г. А. Антропогенное загрязнение прибрежной зоны и гидрохимический анализ вод озера Байкал в границах Республики Бурятия

- / Г. А. Котомина, Е. В. Пищенко, В. А. Шаталин // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2021. – № 10(189). – С. 12–27. – DOI 10.33920/sel-09-2110-02.
48. Крохалевский В. Р. Динамика численности и биологическое обоснование рационального промысла пеляди в р. Оби : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / В. Р. Крохалевский. – Ленинград. 1981. – 24 с.
49. Купчинский А. Б. Состояние ихтиофауны водохранилищ Ангары / А. Б. Купчинский, Е. С. Купчинская // Бюллетень Восточно–Сибирского научного центра Сибирского отделения Российской академии медицинских наук. – 2006. – № 2(48). – С. 56–61.
50. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – Москва: Высшая школа, 1980. – 294 с.
51. Майстренко С.Г., Майстренко М. А. Многолетняя динамика основных биологических показателей морфо-экологических групп байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius*, Georgi) // Сибирский экологический журнал. - Новосибирск, 1997.- С. 417- 423.
52. Мамонтов А. М. Рыбы Братского водохранилища. – Новосибирск, 1977. – 246 с.
53. Математическое моделирование в исследовании комплекса детерминантов незаконного вылова водных биоресурсов (омуля) в озере Байкал / А. П. Суходолов, А. П. Федотов, П. Н. Аношко, А. В. Колесникова, П. Г. Сорокина, Н. В. Мамонова // Всероссийский криминологический журнал. – 2020. – Т. 14, № 1. – С. 76–86.
54. Материалы оценки воздействия на окружающую среду по объекту Государственной экологической экспертизе «Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в озере Байкал (с впадающими в него реками на 2022 г. (с оценкой воздействия на окружающую среду)» / БайкалНИРО. – Улан–Удэ, 2021. – 87 с.

55. Материалы оценки воздействия на окружающую среду по объекту ГЭЭ «Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в озере Байкал (с впадающими в него реками) на 2023 г. (с оценкой воздействия на окружающую среду)» / БайкалНИРО. – Улан–Удэ, 2022. – 74 с.
56. Мина М. В. Рост животных / М. В. Мина, Г. А. Клевезаль. – Москва: Наука, 1976. – 291 с.
57. Мишарин К. И. Байкальский омуль / К. И. Мишарин // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. – Иркутск, 1958. – С.130–287.
58. Мишарин К. И. Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля в Байкале // Известия Биолого–географического НИИ при Иркутском университете. – 1953. – 162 с.
59. Мониторинг состояния озера Байкал. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1991. – 262 с.
60. Моружи И. В. Сиговые в системе карповых рыбоводных прудов: экология, биология, выращивание : Монография / И. В. Моружи. – Новосибирск: ИЦ НГАУ «Золотой колос», 2017. – 151 с.
61. Мухомедияров Ф. Б. Расы байкальского омуля, их морфологические и биологические особенности и роль в промысле / Ф. Б. Мухомедияров // Известия Биолого–географического НИИ при Иркутском университете. – 1942. – Вып. 3–4. – С. 35–96.
62. Неронов Ю. В. Рыбы и рыбное хозяйство Бурятии / Ю. В. Неронов, А. В. Соколов – Улан–Удэ, 2002 – 40 с.
63. Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб / Г. В. Никольский. – Москва: Пищ. пром–сть, 1980. – 183 с.
64. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. / Г. В. Никольский. – 2-е изд., перераб. и доп. – Москва: Пищ. пром-сть.», – 1965. – 448 с.

65. Никольский Г.В. Частная ихтиология / Г.В. Никольский. – 3-е изд. – Москва: Высшая школа, 1971. – 470 с.
66. Ограничение на вылов байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) и вероятные экологические последствия / М. М. Макаров, В. И. Зоркальцев, Н. Н. Деникина, Е. В. Дзюба // Юг России: экология, развитие. – 2020. – Т. 15, № 3(56). – С. 132–143.
67. Основные показатели химического состава воды озера Байкал по данным многолетних исследований / В. М. Домышева, М. В. Сакирко, Н. А. Онищук [и др.] // Водные ресурсы: новые вызовы и пути решения : сборник научных трудов: посвящается Году экологии в России и 50-летию Института водных проблем РАН, Сочи, 2–7 октября 2017 г. / Институт водных проблем Российской академии наук, Российский информационно–аналитический и научно–исследовательский водохозяйственный центр. – Сочи: Лик, 2017. – С. 353–358.
68. Персов Г.М. Дифференцировка пола у рыб / Г.М. Персов. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. – 148 с.
69. Петухова Н. Г. Результаты анализа состояния придонно–глубоководной морфо–экологической группы Байкальского омуля (*Coregonus migratorius*) / Н. Г. Петухова, А. Е. Бобырев, А. В. Соколов // Вопросы рыболовства. – 2020. – Т. 21, № 3. – С. 283–294. – DOI 10.36038/0234–2774–2020–21–283–294.
70. Петухова Н. Г. Состояние селенгинской популяции байкальского омуля в условиях моратория на вылов / Н. Г. Петухова, А. Е. Бобырев, А. В. Соколов // Труды ВНИРО. – 2019. – Т. 177. – С. 140–150.
71. Плохинский Н. А. Биометрия. – Новосибирск: Наука, 1961. – 364 с.
72. Попов П. А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов: монография / П. А. Попов; Новосибирский государственный университет. – Новосибирск, 2007. – 526 с.
73. Потемкина Т. Г. Современные изменения гидрометеорологических характеристик в бассейне озера Байкал: особенности и связь с

- экологическими процессами / Т. Г. Потемкина // Третьи виноградовские чтения. Грани гидрологии: сборник докладов международной научной конференции памяти выдающегося русского гидролога Юрия Борисовича Виноградова, Санкт–Петербург, 28–30 марта 2018 г. / под редакцией О. М. Макарьевой. – Санкт–Петербург: Научные технологии, 2018. – С. 624–626.
74. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин – Москва: Пищ. пром-сть, 1966.– 375 с.
75. Приказ Минсельхоза России от 07.11.2014 N 435 (ред. от 26.10.2018) «Об утверждении правил рыболовства для Байкальского рыбохозяйственного бассейна» (Зарегистрировано в Минюсте России 03.12.2014 № 35069)
76. Решетников Ю. С. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов / Ю. С. Решетников, О. А. Попова // Труды ВНИРО. – Т. 156. – С. 112–129.
77. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб / Ю. С. Решетников – Москва: Наука, 1980. – 362 с.
78. Рогозин А. А. Динамика берегов селенгинского побережья / А. А. Рогозин // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. – Иркутск, 1974. – С. 43–54.
79. Романов В. И. Методы исследования пресноводных рыб Сибири: учебное пособие для студентов вузов, обучающихся по направлению 020200 – Биология / В. И. Романов, А. П. Петлина, И. Б. Бабкина. – Томск: Том. гос. ун-т, 2012. – 256 с.
80. Силивров С.П. Особенности морфологической изменчивости щуки в разнотипных водоемах Урала / С.П. Силивров, А.В. Гилев // IX Съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.), тезисы докладов, т. II / ответственный редактор А. Ф. Алимов, Г. С. Розенберг. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. Т. II. – С. 157–182.

81. Смирнов В. В. Микроэволюция сиговых рыб озера Байкал / В. В. Смирнов, Л. В. Суханова, Н. С. Смирнова-Залуми // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. – 2008. – № 1. – С. 415-424. – EDN SYPGUL.
82. Смирнов В. В. Разработка анимационной экспозиции сезонных миграций Байкальского омуля / В. В. Смирнов, В. С. Маслюков, И. В. Мельгунова // Вестник ИрГСХА. – 2013. – № 57–1. – С. 63–70.
83. Смирнов В. В. Формирование годовых зон роста на чешуе байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)/ В. В. Смирнов, Н. С. Смирнова–Залуми // Вопросы ихтиологии. – 1993. № 1.– С.121–129.
84. Смирнов В. В. Экология байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi): Автореферат диссертации на соискания ученой степени доктора биологических наук / Екатеринбург. 1997. – 44 с.
85. Смирнов Н. В. Внутрипопуляционная изменчивость скорости эмбрионального развития омуля и факторы ее определяющие (на примере посольской популяции) / Н. В. Смирнов // Морфология и экология рыб. – Новосибирск: Наука, 1987.– С.48–64.
86. Смирнов В. В. Омули Байкала / В. В. Смирнов, И. П. Шумилов. – Новосибирск: Наука, 1974.– 160 с.
87. Соколов А. В. Методические аспекты рыбохозяйственного мониторинга состояния запасов омуля озера Байкал / В.А. Соколов, В.А. Петерфельд // Известия КГУ. – 2011. – № 22.– С. 182–189.
88. Соколов А. В. О причинах введения запрета на промысловый лов омуля (*Coregonus autumnalis migratorius*, Georgi) озера Байкал в современный период / А. В. Соколов, В. А. Петерфельд // Материалы VI Международного Балтийского морского форума. – Калининград: КГТУ, 2018. – С. 158–164.
89. Сорокин В. Н. Биология промысловых рыб Байкала / В. Н. Сорокин, А. А. Сорокина – Новосибирск: Наука, 1988. – 214 с.

90. Состояние и перспективы развития аквакультуры и рыболовства в Бурятии / З. Б. Воронова, М. Г. Воронов, Е. А. Большунова, А. Н. Балданова // Переход на федеральные государственные образовательные стандарты высшего образования. Лучшие практики рыбохозяйственного образования : Сборник научных работ VII национальной межвузовской научно–методической конференции, Казань, 3–5 октября 2018 г. / составители: А. А. Недоступ, Ю. К. Алдушина. – Казань: Калининград. Гос. техн. ун–т, 2019. – С. 56–60.
91. Топорков И. Г., Факторы, определяющие численность и биологические показатели байкальского омуля / И. Г. Топорков, Н. И. Козлова // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. – СПб., 1994. – С. 149–151.
92. Тугарина П. Я., Храмцова В. С. Рыбохозяйственная перспектива использования омуля в Братском водохранилище // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 29–33.
93. Тулохонов А. К. О причинах и следствиях новых природоохранных ограничений на байкальской природной территории / А. К. Тулохонов // Известия Русского географического общества. – 2018. – Т. 150, № 5. – С. 48–55. – DOI 10.7868/S0869607118050043.
94. Тюрин П. В. О причинах снижения запасов байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) и неотложных мерах по их восстановлению / П. В. Тюрин // Вопросы ихтиологии. – 1969. – Т. 9, вып. 5 (58). – 798 с.
95. Фиалков В. А. Колебания уровня и гидробиологический режим мелководных районов / В. А. Фиалков // Лимнология прибрежно–соровой зоны Байкала. Новосибирск, 1977. – С. 66–82.
96. Хертуев В. Н. Влияние туризма на экологию озера Байкал / В. Н. Хертуев, Л. О. Григорьева, И. И. Алексеева // Землеустройство, кадастр недвижимости и мониторинг земельных ресурсов: материалы международной научно–практической конференции, Улан–Удэ, 15–17

- июня 2020 г. – Улан–Удэ: Бурят. гос. университет имени Доржи Банзарова, 2020. – С. 225–231.
97. Хохлова Л. В. Рыбы р. Селенги / Л. В. Хохлова //Труды Красноярского отделения Сибирского НИИ озерного и речного рыбного хозяйства.– 1967.– №9.– С. 291–324.
98. Черняев Ж. А. Воспроизводство байкальского омуля / Ж. А. Черняев – Москва: Легкая и пищ. пром-сть, 1982.– 128 с.
99. Черняев Ж. А. Эмбриональное развитие байкальского омуля / Ж. А. Черняев – Москва: Наука,1968. –96 с.
100. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – 164 с.
101. Шаталин В. А. Морфологическая характеристика плавников нерестового стада байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi) трех морфоэкологических групп / В. А. Шаталин, И. В. Моружи, А. А. Ростовцев, Е. В. Пищенко, В. В. Коновалова // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2022. – Т.16, № 4 (195). – С. 243-252.
102. Шаталин В. А. Распределение плодовитости и некоторых биологических признаков нерестового стада байкальского омуля придонно–глубоководной морфо–экологической группы Большереченского рыбоводного завода / В. А. Шаталин, И. В. Моружи, А. С. Некрасов // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2017. – № 1(133). – С. 25–29.
103. Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных / С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский. – Свердловск : Урал. фил. АН СССР, 1968. – 386 с.
104. Шимараев М. Н. Температурный режим и тепловой баланс прибрежно–соровой зоны / М. Н. Шимараев, Л. Н. Куимова // Лимнология прибрежно–соровой зоны Байкала. – Новосибирск, 1977. – С. 82–107.

105. Экологический атлас бассейна озера Байкал / А. Д. Абалаков, В. К. Аргучинцев, А. В. Аргучинцева [и др.]. – Иркутск : Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2015. – 145 с.
106. Bazova N. V., Bazov A. V. Influence of abiotic factors on incubation of Baikal omul eggs in the Selenga River (Lake Baikal Basin) 2021 IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 908 012013
107. Bittner D. Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus sp.*) in a Swiss lake: a role for eutrophication / D. Bittner, L. Excoffier, C.R. Largiader // Mol. Ecol. 2010. Vol. 19. P. 2152–2167.
108. Bondarenko N. A. et al., Recent changes in the spring microplankton of Lake Baikal, Russia. Limnologica 75, 19–29 (2019). – URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S007595111830135X>
109. Bronte C. R., Fleischer, G.W., Maistrenko, S.G. & Pronin, N.M. 1999. Stock structure of Lake Baikal omul as determined by whole-body morphology. J. Fish Biol. 54: 787–798.
110. Carpenter S. R. et al. Understanding regional change: A comparison of two lake districts. BioScience. 2007. 57: 323–335.
111. Comparative morphological characteristics of spawning populations of Baikal omul (*Coregonus migratorius*, G.) in the Posolsky Sor, Selenga and Barguzin rivers / V. Shatalin, I. W. Moryzi, E. W. Pishchenko, A. Rostovtsev // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, Ussurijsk, 20–21 июня 2021 года. – Ussurijsk, 2021. – P. 022061. – DOI 10.1088/1755–1315/937/2/022061.
112. Goforth R. R. Carman S.M. Multiscale relationships between Great Lakes nearshore fish communities and anthropogenic shoreline factors. Journal of Great Lakes Research. 2009. 35: 215–223.
113. Hall S. R., Mills E. L., Exotic species in large lakes of the world. Aquat. Ecosyst. Health Manage. 3, 105–135 (2000).

114. Ihssen, P. E., Booke, H. E., Casselman, J. M., McGlade, J. M., Payne, N. R. & Utter, F. M. (1981). Stock identification: materials and methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38, 1838–1855.
115. Kravtsova L.S., Izboldina L.A., Khanaev I.V., Pomazkina G.V., Rodionova E.V., Domysheva V.M., et al. Nearshore benthic blooms of filamentous green algae in Lake Baikal *J. Great Lakes Res.*, 40 (2014), pp. 441–448
116. Mackey S. D., Goforth R.R. Great Lakes nearshore habitat science. *Journal of Great Lakes Research* 2005. 31 (suppl. 1): 1–5.
117. Nikitin V. M., Abasov N. V., Osipchuk E. N., Berezhnykh T. V. (2019). An assessment of environmental flow for modelling the operating conditions of Mongolian hydropower plants in the transboundary basin of the Selenga River. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 381. 012069. 10.1088/1755–1315/381/1/012069.
118. Piccolroaz S., Toffolon M., The fate of Lake Baikal: How climate change may alter deep ventilation in the largest lake on Earth. *Clim. Change* 150, 181–194 (2018). — URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10584-018-2275-2> (дата обращения 23.02.2022)
119. Razzaq W, Iqbal F, Masood Z, Khawar M. (2015). Study of some Morphometric and Meristic Characters of a Parassi mullet, *Mugilincilis* (Mugilidae: Mugiliformes) from the Indus River at Sukkur District of province Sindh, Pakistan. *Biological Forum – An International Journal*. 7(1):767–772.
120. Riddell, B. E. & Leggett, W. C. (1981). Evidence of an adaptive basis for geographic variation in body morphology and time of downstream migration of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38, 308–320.
121. Rudstam L. G. et al. Diel dynamics of an aggregation of *Macrohectopus brankickii* (Dyb.) (Amphipoda, Gammaridae) in the Barguzin Bay, Lake Baikal Russia. *J. Great Lakes Res.* (1992)

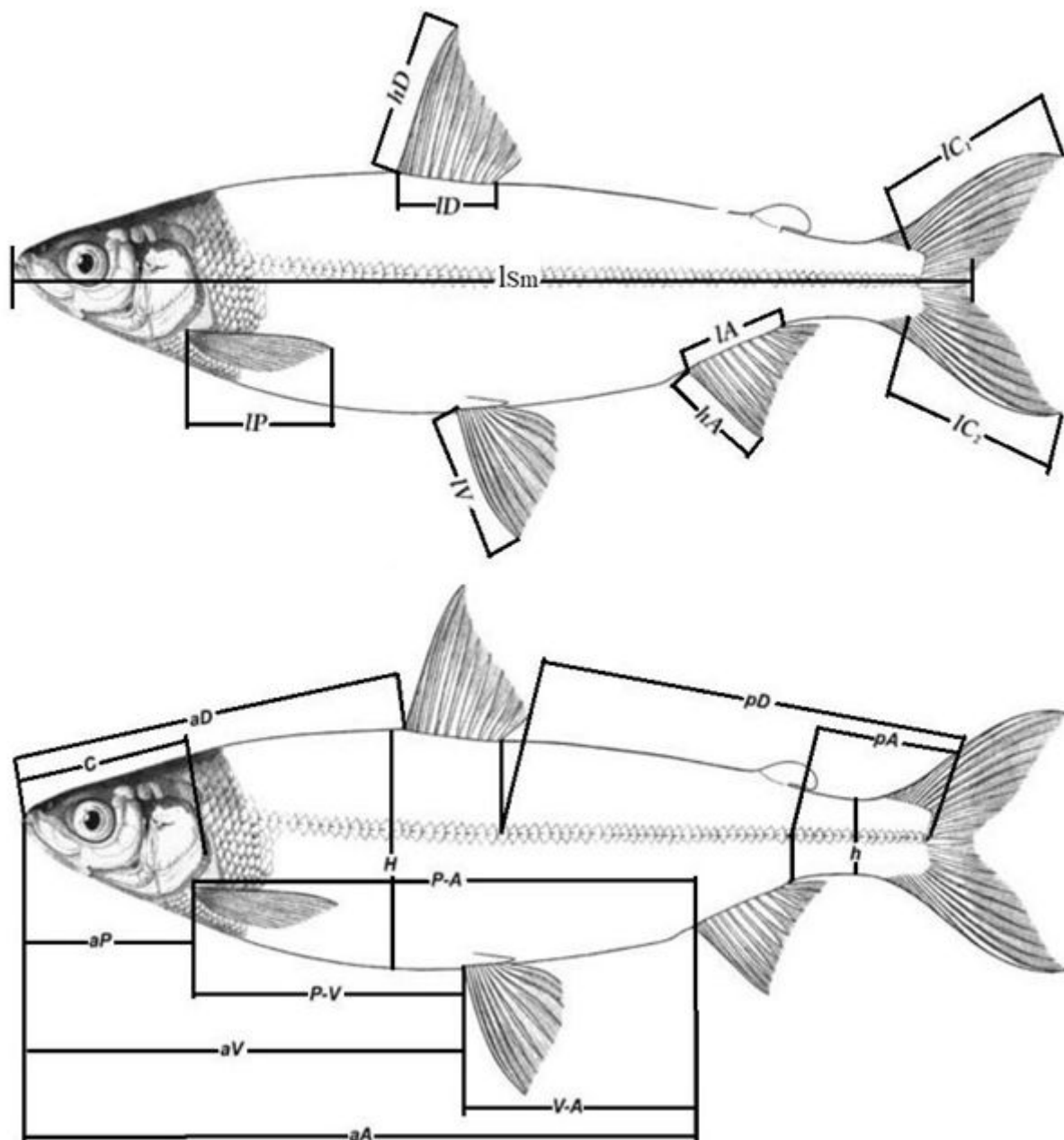
122. Schmieder K. European lake shores in danger—Concepts for a sustainable development. *Limnologica* 2004. 34:3–14.
123. Shatalin V. A. The morphological characteristics of the reproductive gild of Baikal omul (*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)) in the Selenga River / V. A. Shatalin, I. V. Moruzi, A. A. Rostovtsev, V. A. Peterfeld, A. V. Bazov, V. V. Konovalova, M. Ts. Tsyrendylykova (2020). *Eurasia J Biosci* 14: 5499–5505.
124. Sideleva V. G. Resource fishes of Lake Baikal what we lost during 200 years of their use / V. G. Sideleva // *Limnology and Freshwater Biology*. – 2020. – No 4. – P. 628-629. – DOI 10.31951/2658-3518-2020-A-4-628. – EDN BEXVIB.
125. Sideleva V. G. Vertical distribution, seasonal differentiation and trajectory of movement of zooplankton and pelagic fish of Lake Baikal / V. G. Sideleva // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. – 2020. – Vol. 324. – No 4. – P. 449-458. – DOI 10.31610/trudyzin/2020.324.4.449. – EDN JTDOYS.
126. Strauss R. E. & Fuiman, L. A. (1985). Quantitative comparisons of body form and allometry in larval and adult Pacific sculpins (Teleostei: Cottidae). *Canadian Journal of Zoology* 63, 1582–1589.
127. Sukhanova L.V., Kirilchik S.V., Smirnov V.V. Evolution of Lake Baikal coregonid fishes as revealed by DNA analysis // *Abstr. of the First Baikal International Workshop on Evolutionary Biology "Tracing Past Environmental Changes in the Genetic diversity of Contemporary Faunas"*, Irkutsk, 6–11 September, 2004.
128. Sukhanova L.V., Skulin, V.A., V.V. Smirnov, N.S. Smirnova–Zalumi. Investigation of Baikal omul populations by restriction analysis of mtDNA // *Abstract. VI International Symposium on Biology and Management of Coregonid Fishes, Germany. Konstanz, 23–26 September. 1996*
129. Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova–Zalumi N.S., Kirilchik S.V., Griffiths D. The taxonomic position of the Lake Baikal omul, *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). In the family *Coregonidae* // *Abstract. VII*

- Symposium on Biology and Management of Coregonid Fishes, Ann Arbor, Michigan, USA, 9–12 August. 1999. P. 89.
130. Sukhanova L. V., Smirnov, V. V., Smirnova–Zalumi, N. S., Kirilchik, S. V. & Shimizu, I. 2004: Grouping of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi within the *C. lavaretus* complex confirmed by using a nuclear DNA marker. — Ann. Zool. Fennici 41: 41–49.
 131. Swain D. P. & Holtby, L. B. (1989). Differences in morphology and behaviour between juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) rearing in a lake and its tributary stream. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46, 1406–1414.
 132. Swain, D. P., Riddell, B. E. & Murray, C. B. (1991). Morphological differences between hatchery and wild populations of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): environmental versus genetic origin. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48, 1783–1791.
 133. Swann, G.E.A. Changing nutrient cycling in Lake Baikal, the world's oldest lake / G.E.A. Swann, V.N. Panizzo, S. Piccolroaz et al. // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. — 2020. — № 117 (44). — P. 27211–27217. — URL: <https://www.pnas.org/content/117/44/27211> (дата обращения: 03.05.2021)
 134. Szalay J. Lake Baikal: World's Largest, Deepest Lake [Electronic resource] / J. Szalay // Live Science Contributor. — 2017. — URL: <https://www.livescience.com/57653-lake-baikal-facts> (дата обращения: 03.05.2021)
 135. Vadeboncoeur Y., McIntyre P. B., M. J. V. Zanden, Borders of biodiversity: Life at the edge of the world's large lakes. Bioscience 61, 526–537 (2011).
 136. Vonlanthen P. Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.) / P. Vonlanthen, D. Roy, A.G. Hudson et al. // J. Evol. Biol. 2009. Vol. 22. P. 498–514.

137. Voronov M. G., Bolshunova E. A., Luzbaev K. V. Spawning Migrations of the Baikal Omul. IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science 670 (2021) 012017 doi:10.1088/1755-1315/670/1/012017
138. Winans G. A. (1984). Multivariate morphological variability in Pacific salmon: technical demonstration. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 41, 1150–1158.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Схема промеров некоторых пластических признаков тела рыб
(Романов, 2012)



ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Пластические признаки байкальского омуля трех нерестовых МЭГ

Признак	Пелагическая				Придонно-глубоководная				Прибрежная			
	$\bar{x}$	$\pm S\bar{x}$	Cv	lim	$\bar{x}$	$\pm S\bar{x}$	Cv	lim	$\bar{x}$	$\pm S\bar{x}$	Cv	lim
Q	623,1	10,4	18	370-878	607,3	11,1	20	392-901	290,9	8,3	22	174-437
L	414,9	2,2	6	355-475	398,5	2,3	6	350-451	319,3	2,4	6	267-355
l _{Sm}	384,7	2,1	6	330-440	367,6	2,1	6	325-415	297,2	2,2	6	251-333
l	366,6	2,0	6	312-420	350,3	2,1	7	305-400	283,0	2,2	6	237-317
%l _{Sm}												
ID	9,7	0,1	8	7,5-13	10,1	0,1	10	8,0-13,1	10,4	0,1	7	8,8-12,2
hD	11,8	0,1	10	9,0-14,8	13,0	0,2	12	8,8-16,1	14,8	0,2	7	12,7-17,5
IP	13,5	0,1	10	10,9-17,0	14,9	0,1	8	11,9-18,2	15,7	0,2	7	13,8-18,5
IV	12,4	0,1	9	10,2-15,4	13,7	0,1	10	9,3-16,8	14,2	0,2	8	12,0-17,5
IA	9,9	0,1	6	8,3-11,3	10,1	0,1	9	7,8-12,5	10,0	0,1	7	8,7-11,9
hA	7,9	0,1	12	5,8-10	8,5	0,1	13	5,8-10,7	10,2	0,1	7	9,0-11,8
C ₁	14,9	0,2	5	13,6-16,3	16,9	0,3	11	13,9-22,8	17,3	0,2	7	14,9-21,5
C ₂	14,7	0,2	7	12,6-16,4	16,5	0,4	13	13,1-20,7	17,2	0,2	7	15,0-20,0
lc	19,6	0,1	4	17,9-22,1	21,6	0,1	5	18,2-23,4	20,8	0,1	3	19,3-22,1
lt	73,1	0,1	2	69,9-77,3	73,7	0,1	2	70,8-77,9	74,5	0,1	1	72,5-76,4
lpc	12,6	0,1	10	10,0-15,1	13,2	0,2	14	5,6-18,9	12,2	0,2	10	9,4-15,1
H	21,2	0,2	8	17,1-25,5	23,5	0,2	10	18,8-31,4	24,6	0,2	7	19,8-27,1
h	6,2	0,1	10	5,0-7,7	7,1	0,1	10	5,9-9,5	6,9	0,1	9	4,3-8,2
V	52,3	0,2	5	45,8-57,7	56,8	0,3	7	48,6-66,4	51,2	0,2	4	45,5-55,7
O	4,6	0,0	8	3,8-5,7	5,6	0,0	6	4,8-6,5	5,6	0,0	6	4,8-6,7
aD	48,2	0,2	3	45,6-51,0	48,8	0,2	4	45,3-52,2	47,3	0,6	10	40,2-60,1
aP	20,0	0,2	7	18,0-23,1	21,5	0,1	4	19,2-22,8	20,2	0,3	10	17,0-26,2
aV	49,4	0,3	4	44,3-52,6	51,1	0,3	4	47,2-55,2	49,3	0,4	7	42,5-60,1
aA	72,6	0,3	3	67,5-78,2	74,7	0,5	5	69,1-89,3	73,2	0,7	8	63,4-91,6
pD	40,2	0,3	5	35-43,0	39,4	0,2	4	34,5-43,0	40,7	0,3	6	36,2-48,4
Pa	13,0	0,2	8	11,2-14,9	13,2	0,1	7	11,6-15,2	13,9	0,2	9	12,0-18,4
PV	31,0	0,2	4	27,5-35,6	32,2	0,3	10	26,8-40,2	29,9	0,3	7	25,5-35,4
VA	24,4	0,2	5	21,9-29,5	25,4	0,2	9	20,7-31,9	25,1	0,2	7	21,1-30,3
PA	54,4	0,3	3	51,2-57,7	56,0	0,4	8	45,1-69,4	54,3	0,5	7	46,4-66,1
%lc												
bC	44,0	0,7	10	40-57,89	42,8	0,5	8	37,3-53,7	45,3	0,3	5	41,5-50,9
f	26,3	0,3	6	23,7-29,4	23,5	0,2	7	20,9-27,5	24,9	0,3	10	19,3-32,7
aO	28,4	0,3	7	25,9-32,0	29,8	0,2	6	25,5-33,8	31,4	0,3	7	27,4-38,1
pO	53,1	0,4	4	45,6-57,7	50,8	0,3	4	45,9-54,2	51,3	0,4	6	45,4-60
Ch	46,5	0,3	4	43,2-50,6	48,9	0,4	5	45,3-58,6	48,0	0,3	5	43,5-54,5
Ch ₂	63,4	0,4	4	59,2-68,5	65,2	0,5	5	58,2-73,3	62,4	0,4	4	56,9-70,9
O	23,3	0,2	6	20,5-26,7	25,9	0,2	6	21,9-30,7	26,8	0,2	5	24,2-30,9

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Уровень статистической значимости различий МЭГ байкальского омуля
(основанных на распределении Стьюдента), в процентах

Признак	P≥		
	Пелагическая – Придонная МЭГ	Пелагическая – прибрежная МЭГ	Придонная – прибрежная МЭГ
Q	-	99	99
L	99	99	99
l _{Sm}	99	99	99
Счетные признаки			
sp.br.	99	99	99
ll1	99	-	99
ll2	-	-	-
ll3	99	99	95
%l _{Sm}			
lD	99	99	95
hD	99	99	99
lP	99	99	99
lV	99	99	95
lA	95	-	-
hA	99	99	99
C ₁	99	99	-
C ₂	99	99	90
lc	99	99	99
lt	99	99	99
lpc	99	95	99
H	99	99	99
h	99	99	-
V	99	99	99
O	99	99	-
aD	90	-	95
aP	99	-	99
aV	99	-	99
aA	99	-	90
pD	95	-	99
pA	95	99	99
PV	99	99	99
VA	99	95	-
PA	99	-	99
%lc			
bC	-	90	99
f	99	99	99
aO	99	99	99
pO	99	99	-
Ch	99	99	95
Ch2	99	95	99
O	99	99	99