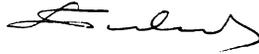


На правах рукописи
УДК 597.553.2.6: 597-152.135

Богданов Владимир Дмитриевич

**ЭКОЛОГИЯ МОЛОДИ И ВОСПРОИЗВОДСТВО
СИГОВЫХ РЫБ НИЖНЕЙ ОБИ**

03.00.10 - ихтиология



Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва - 1997

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
УрО РАН

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Ю.С. Решетников
доктор биологических наук, профессор А.Н. Канидьев
доктор биологических наук, В.П. Михеев

Ведущее учреждение: Институт биологии внутренних вод РАН.

Защита состоится 2 декабря 1997 г. в 10⁰⁰ часов
на заседании диссертационного совета
в Институте проблем экологии и эволюции РАН по адресу:
г.Москва, пр.Ленинский - 33.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке
Института проблем экологии и эволюции РАН.

Автореферат разослан “ ___ ” _____ 1997 г.

**Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук**

Л. Т. Капралова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Условия воспроизводства и выживания молоди во многом определяют численность популяций рыб (Никольский, 1974; Дементьева, 1976; Braum, 1978). К сожалению, выживаемость на ранних стадиях онтогенеза и факторы, определяющие гибель икры и личинок, для многих видов рыб (в том числе сиговых) остаются неизвестными.

Ценность сиговых рыб как объектов рыболовства, аквакультуры и акклиматизации общеизвестна. Кроме того, они наиболее типичные представители северных экосистем и могут служить индикаторами их состояния и важнейшими тест-объектами экологического мониторинга (Моисеенко, Яковлев, 1990; Решетников, 1995).

Обь - одна из самых богатых рек, впадающих в Северный Ледовитый океан, как по числу видов рыб, так и по их биомассе. Основу рыбного населения Нижней Оби составляют сиговые рыбы. В Обь сосредоточена третья часть их мировых запасов. Принимая во внимание разнообразие видов и высокую численность популяций, есть основания полагать, что именно здесь находится "центр" видового разнообразия и "экологический" оптимум сиговых рыб (Решетников, 1983, 1995). Это определяет необходимость проведения в бассейне Оби постоянного мониторинга их воспроизводства, важным элементом которого являются сведения о видовом составе, численности нерестовых стад, размножении и выживании молоди.

Значительная изученность эмбриогенеза, личиночного развития, роста, изменчивости молоди сиговых рыб, акклиматизированных в озерах или содержащихся в экспериментальных и заводских условиях, сочетается с крайне ограниченными сведениями по раннему онтогенезу сиговых в естественных водоемах, особенно в речных экосистемах. Отсутствует определитель икры и личинок. Из-за незнания величин смертности за период личиночного развития затруднено моделирование динамики популяций.

Целесообразность использования сиговых рыб в рыбоводстве подтверждена многими исследованиями (Мухачев, 1983; Решетников, Титова, 1983; Черняев, 1990 и др.). Производственные интересы рыборазведения потребовали создания методических

рекомендаций по инкубации икры и подращиванию личинок (Черняев и др., 1987; Андрияшева, 1988; Hale, 1970 и др.). Для дальнейшей оптимизации режимов рыбоводного процесса необходимо использовать сведения об образе жизни личинок и мальков в естественной среде.

В связи с интенсивным освоением недр Западной Сибири и сопутствующим ему загрязнением и трансформацией водоемов возникает проблема сохранения численности рыб. Необходимо разрабатывать мероприятия по искусственному воспроизводству и рекомендации по рациональному использованию запасов рыб, осуществлять рыбопромысловые прогнозы, вовремя выявлять редкие и требующие особой охраны виды и популяции рыб. Знание различных сторон экологии молоди и воспроизводства обских сиговых рыб может быть использовано при решении не только этих, но общетеоретических и практических задач, связанных с проблемами сохранения биоразнообразия на уровне популяций, видов и экосистем, выживания рыб на ранних стадиях онтогенеза и формирования численности нерестовых стад.

Цель и задачи исследования. Цель исследования: изучить экологию молоди сиговых рыб речных экосистем и на единой методической основе установить особенности их воспроизводства.

Задачи исследования:

1) изучить динамику структуры нерестовых стад, экологические аспекты размножения, механизмы распределения производителей сиговых рыб по нерестилищам, определить экологическую емкость нерестилищ и значение различных нерестовых притоков в воспроизводстве сиговых рыб Оби;

2) на основании исследований развития, распределения и численности икры и личинок оценить выживание сиговых рыб на ранних этапах онтогенеза;

3) выявить механизмы формирования поколений сиговых рыб;

4) выявить закономерности многолетней динамики численности популяций различных видов сиговых рыб;

5) создать определитель личинок сиговых рыб;

6) на основе изучения экологии молоди описать популяционную структуру отдельных видов сиговых рыб Нижней Оби;

7) оценить влияние промысла и водности Оби на воспроизводство отдельных видов сиговых рыб;

8) дать рекомендации по сохранению и рациональному использованию сиговых рыб Оби.

Основные результаты и их научная новизна. Диссертация представляет собой обобщающую сводку по воспроизводству и экологии молоди сиговых рыб, в которой дана подробная характеристика производителей и их распределение по нерестилищам; проведена ревизия и оценка нерестовых участков рек; описаны сроки и места нереста;

представлены результаты изучения распределения, дрефта и развития икры на различных нерестилищах; показаны динамика покатной миграции личинок и их распределение по местам нагула; рассмотрены условия нагула молоди в разнотипных водоемах поймы, пространственная структура, выживаемость личинок и миграции молоди в течение первого года жизни.

Разработана методика ихтиологического мониторинга воспроизводства сиговых рыб. Созданная и отлаженная автором постоянная сеть станций и многолетний опыт слежения позволяют давать обоснованный прогноз по состоянию стад сиговых рыб и рекомендации по их рациональному использованию.

Разработан определитель личинок шести видов сиговых рыб, выполнены сравнительное описание и оригинальные рисунки, позволяющие точно определять виды на любых стадиях развития.

Впервые дана развернутая характеристика естественного воспроизводства популяций полупроходных сиговых рыб. Разработана система оценок экологической емкости нерестилищ сиговых рыб.

Установлено, что видоспецифичность сиговых рыб отчетливо проявляется в сроках нерестового хода, распределении по нерестилищам, продолжительности эмбриогенеза, поведении личинок в период покатной миграции, распределении по местам нагула в масштабах всей поймы Оби и в отдельных пойменных водоемах, сроках нагула в сорах и протоках, в питании, что максимально снижает межвидовую конкуренцию.

Численность нерестовых стад полупроходных сиговых рыб в отдельных притоках изменяется по типу “флюктуирующих миграционных потоков”. Для выживания икры и покатных личинок основными всегда являются абиотические, а для выживания нагульных личинок - абиотические и биотические факторы. К основным факторам, определяющим численность поколений сиговых рыб, относятся численность производителей и условия выживания икры. Условия нагула личинок при переходе на экзогенное питание корректируют численность поколений. Из антропогенных факторов наиболее сильное влияние на воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби оказывает промысел.

Полученные сведения о миграциях и распределении молоди свидетельствуют о единстве популяций пеляди, чира, пыжьяна р. Оби. Внутривидовая структура обского тугуна более сложная, у него имеется пять популяций, приуроченных к отдельным уральским притокам.

Практическая значимость работы. Теоретические и прикладные разработки положены в основу методических указаний по проведению полевых исследований покатной миграции и нагула личинок, определителя шести видов личинок сиговых рыб. Выполнен кадастр нерестилищ на уральских притоках и определена их значимость для

воспроизводства. Определены основные и второстепенные места и условия нагула молоди. Все это позволяет дать обоснованные рекомендации по охране и искусственному воспроизводству сиговых рыб и определять реальный ущерб от различных видов антропогенной деятельности.

Результаты исследований использовались в работах по рыбохозяйственной оценке нерестовых притоков Нижней Оби, по определению величины поколений, составлению краткосрочных и долгосрочных прогнозов численности сиговых рыб Оби, оценке антропогенного влияния на их воспроизводство, выполненных по заказам различных организаций и ведомств.

Разработан “Проект искусственного воспроизводства сиговых рыб в бассейне Нижней Оби”.

Подготовлены очерки популяций сиговых рыб, нуждающихся в особой охране, для “Красной книги Ямало-Ненецкого округа”.

Полученные материалы позволили выполнить разделы и провести экологическую экспертизу ряда проектов обустройства газо-конденсатных месторождений на севере Западной Сибири, разработать проекты природного парка “Нумто”, этнической территории “Сынско-Войкарская”, заказников в бассейне р.Таз и р.Ляпин, Закона о рыбном хозяйстве и рыболовстве Ямало-Ненецкого округа, Правил рыболовства в водоемах Ямало-Ненецкого округа.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на отчетных научных конференциях Института экологии растений и животных УрО РАН (1976-1987), заседании Президиума УрО РАН (1996), Региональных конференциях (Свердловск, 1979; Пермь, 1983; Тюмень, 1988; 1989; 1996, Томск, 1990; 1996), на Всесоюзных (Всероссийских) совещаниях по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб (Петрозаводск, 1981; Тюмень, 1985; Вологда, 1990; Москва, 1994), по лососевидным рыбам (Ленинград, 1983; Тольятти, 1988) и других симпозиумах (Магадан, 1983; Якутск, 1986; Свердловск, 1984; Новосибирск, 1986; Севастополь, 1989), на коллоквиуме кафедры ихтиологии МГУ (1991) и ИПЭЭ РАН (1997), Конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997), Международных симпозиумах по биологии сиговых рыб (Канада, 1990; Германия, 1996).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 85 работ, общим объемом 44.0 п.л.

Структура и объем диссертации. Рукопись состоит из введения, 11 глав, выводов, списка литературы и приложения. Объем диссертации составляет 330 машинописных страниц, приложение 91 страница, таблиц в работе 75, рисунков 61. В списке литературы 609 источников.

ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ НИЖНЕЙ ОБИ

В главе дается краткая характеристика района исследований (пойма, дельта Оби и ее уральские притоки), включая сведения о качественном и количественном составе фитопланктона, зоопланктона, бентоса и ихтиофауне водоемов. Территория полностью охватывает репродуктивную, нагульную и, частично, зимовальную части ареала сиговых рыб Нижней Оби.

Представлена гидрологическая характеристика пойменных водоемов Нижней Оби и ее левобережных притоков. Половодье на Нижней Оби начинается обычно в первой половине мая и может продолжаться до середины сентября. Пик половодья приходится на первую декаду июня. Ледостав происходит в начале октября. Максимальные температуры воды, наблюдаемые в сорах, - 25°C.

Химический состав воды уральских притоков Нижней Оби в последние 15 лет существенно не различался и свидетельствует об отсутствии значительных антропогенных изменений и загрязнений бассейнов. Несмотря на загрязнение воды в русле р.Оби нефтепродуктами, фенолами, тяжелыми металлами в концентрациях выше предельно допустимых для рыбохозяйственных водоемов, современное состояние поймы Нижней Оби, опененное по гидробиологическим параметрам, удовлетворительное (Уварова, 1996; Семенова и др., 1996).

Известно, что состояние рыб может служить обобщенным показателем степени экологического состояния водоема. Для обских сиговых рыб величина индекса неблагоприятного состояния (ИНС), предложенного Ю.С. Решетниковым (1983), колеблется от 0 до 3, что соответствует зонам относительного экологического благополучия.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на рр.Северной Сосьве, Сыне, Войкар, Соби, Харбей, Лонготъеган, в пойме и дельте Оби с 1976 по 1996 гг. Сведения об обработанном материале представлены в таблице 1.

Для инвентаризации нерестилищ на горных притоках Нижней Оби проведены специальные маршрутные изыскания.

Сроки массового нереста определяли по динамике дрейфа икры и по состоянию гонад. Наблюдения за дрейфом и распределением икры проводили в условиях рр.Маньи и Войкар. Незадолго до нереста на участке русла между двумя перекатами были выставлены линии лотков (фотокуветы размером 50 x 60 см), заполненные галькой. По окончании массового нереста с лотков была собрана икра, определена ее видовая принадлежность.

Таблица 1. Сведения об обработанном материале

Исследования	
Кол-во проб (лотков) по инкубации икры	91
Кол-во проб икры на нерестилищах	28
Кол-во проб дрейфующей икры	350
Кол-во проб покатных личинок	2246
Видовой и размерный состав покатных личинок, экз.	270000
Видовой и размерный состав личинок, мальков, сеголетков на местах нагула, экз.	435000
Структура чешуи сеголетков, экз.	3354
Биологическая характеристика производителей, экз.	21000
Гистологическая характеристика самок, экз.	196

Для изучения эмбриогенеза и выяснения вопросов, связанных с вылуплением, изменчивостью вылупившихся личинок, а также для составления контрольной коллекции личинок разных видов, проводились наблюдения за развитием икры сиговых рыб (чира, пыжьяна, тугуна, пеляди и нельмы) в условиях естественных нерестилищ северного (р.Собь) и южного (р.Манья) притоков с использованием деревянных, засыпанных галькой, лотков. Эмбриональное развитие исследовали преимущественно на живых объектах. В отдельных случаях использовалась методика бокового микрофотографирования, разработанная Ж.А. Черняевым (1981). Иллюстративными документами результатов морфологического изучения служат рисунки, выполненные автором.

Исследования покатной миграции личинок проводили с 1976 по 1996 гг. в бассейне р.Северной Сосьвы (рр.Манья, Народа, Хулга, Ляпин, низовье р.Северной Сосьвы), на р.Сыне, в бассейне р.Войкар (низовье р. Войкар, р.Танью), на рр.Собь, Харбей, Лонготъеган. При сборе материала по дрейфу икры и скату личинок применяли метод учета стока (Павлов и др., 1981; Богданов, 1987). Использовали ловушки типа конусной сети, изготовленной из капронового сита №20, длиной 2.5 м, площадью входного отверстия 0.25 м². Продолжительность взятия проб от нескольких часов до 1 минуты (чаще 5-10 минут). Периодичность взятия проб составляла от 1 до 6 раз в сутки. Абсолютную численность личинок, прошедших через учетный створ, определяли с учетом расхода воды в реке и ловушке. Общая погрешность применяемого метода составляла около 30%. Эффективность фильтрации ловушки изменялась от 0.6 до 0.8.

Для изучения распределения личинок по акватории Нижней Оби сбор материала (1983-1986 гг.) начинали в пойме р.Северной Сосьвы и, продвигаясь вниз по Оби, заканчивали в протоках дельты.

Для изучения пространственной структуры, численности, выживания, миграций, роста и изменчивости рыб в первый год жизни проводили постоянный отлов нагульной молоди в течение вегетационных сезонов (от ледохода до ледостава) в рр.Соби, Харбей, Северной Сосьве и их сорах. Отлов молоди в течение всего периода открытой воды осуществляли через 2, 5 и 10 суток, используя конусную ловушку, личиночный и мальковый бредень, трал.

Значение притоков Оби в воспроизводстве сиговых оценивалось двумя способами: по численности личинок на местах нагула и площади нагульных зон; по абсолютной численности покатных личинок.

Измерения личинок проводили на фиксированном в формалине материале. Видовую принадлежность личинок устанавливали по разработанному нами определителю, частично опубликованному (Богданов, 1983). Длительность этапов и периодов развития определяли по модальной группе особей.

Отлов взрослых рыб проводили ставными сетями и неводами. Биологический анализ проведен на свежем материале по методике И.Ф. Правдина (1966), с учетом рекомендаций Ю.С. Решетникова (1980). Возраст определяли по чешуе (Мина, 1974, 1976).

Данные исследований обработаны статистически (Лакин, 1973).

Определение состояния репродуктивной системы самок и соотношения впервые и повторно нерестящихся рыб выполнено совместно с Л.В. Михайличенко с помощью общепринятых гистологических методов (Роскин, Левинсон, 1957; Кузьмин, 1975; Кошелев, 1976).

Из элементов гидрологического режима рассмотрены общая водность Оби за период открытого русла и продолжительность затопления низкой поймы как основного места нагула сиговых рыб.

В сборе материала по покатной миграции личинок кроме автора и при его общем руководстве принимали участие сотрудники Института экологии растений и животных УрО РАН С.М. Мельниченко (рр.Северная Сосьва, Сось, Харбей), Е.Н. Богданова, И.П. Мельниченко (р.Северная Сосьва), О.А.Госькова, А.Л. Гаврилов (рр.Сыня, Лонготъеган), П.П. Прасолов, Я.А. Кижеватов (рр.Войкар, Сось), В.Р. Речкалов (р.Танью). В сборе материала по распределению и нагулу молоди и нерестовому ходу участвовали Е.Н. Богданова, И.П. Мельниченко, С.М. Мельниченко.

Выполнение работы стало возможным благодаря поддержке и вниманию академика С.С. Шварца, директоров Салехардского научно-исследовательского стационара УрО РАН Ю.Ф. Рождественского, В.М. Шишмарева, В.Г. Штро, заведующего кафедрой зоологии позвоночных ПГУ Е.А. Зиновьева, заведующей лабораторией экологии

рыб ИЭРиЖ УрО РАН Л.А. Добринской. Полезными для меня были обсуждения работы в ИПЭЭ РАН. Всем коллегам, оказавшим помощь в работе, приношу свою глубокую благодарность. Кроме того, я благодарен Комитетам охраны природы Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского автономных округов, Березовскому отделению Нижнеобьрыбвода за оказание помощи при организации полевых работ.

ГЛАВА 3. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИГОВЫХ РЫБ В ПЕРИОД НЕРЕСТОВОГО ХОДА

В главе даны сведения о размерной и возрастной структуре нерестовых стад, состоянии репродуктивной системы самок и их плодовитости.

Структура нерестовых стад обских сиговых рыб Нижней Оби изменчива. Колебания возрастного состава отражают изменения численности стада - при высокой численности производителей преобладают младшевозрастные особи. В различных притоках возрастной состав производителей рыб одного вида обычно сходный.

Гидрологические условия нагула отражаются на размерном составе и плодовитости сиговых рыб в различной степени - наиболее сильно на пеляди, в меньшей степени на чире и почти не оказывают влияния на тугуна и пыжьяна. Условия водности поймы Оби в год, предшествующий нересту, могут более сильно влиять на структуру нерестовых стад пеляди и, в меньшей степени, чира, по сравнению с условиями водности в год нереста.

В нерестовых стадах большинство производителей составляют впервые созревающие рыбы (80-90%) с нормально функционирующими половыми железами. Патологии не отмечено, все заходящие в нерестовые притоки половозрелые самки способны нормально нереститься.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАЗМНОЖЕНИЯ СИГОВЫХ РЫБ В УРАЛЬСКИХ ПРИТОКАХ НИЖНЕЙ ОБИ

Нерестилища полупроходных сиговых рыб в уральских притоках находятся на участках рек с чередованием галечных, песчано-галечных перекаатов, плесов и ям. Все нерестилища сиговых рыб находятся вне зоны проникновения заморных вод из Оби. Нерестилища могут быть на равнинных и предгорных участках рек. Предгорные участки нерестилищ, расположенные на высоте более 50 м над уровнем моря, имеют ограниченную площадь. Наиболее высоко поднимаются сиговые рыбы в р.Манье, до 150 м над уровнем моря.

Установлена площадь нерестилищ в бассейнах р.Ляпин 5.5 км², р.Сыни 4.2, р.Войкар 3.5, р.Соби 1.3 и р.Харбей 0.8 км². Репродуктивная часть ареала различных видов сиговых рыб в уральских притоках совпадает, но основные места нереста каждого вида различны. На наш взгляд, видоспецифичное распределение рыб по нерестилищам связано с различными потребностями к химическому составу воды, включая содержание гуминовых кислот. У пеляди и пыжьяна места и сроки нереста совпадают в большей мере, чем у других сиговых рыб (наиболее различны у чира и тугуна).

Готовность к нересту у сиговых рыб наступает при определенной температуре воды, при наличии нерестового субстрата (наиболее предпочтителен галечный), скорости течения не ниже 0.3 м/с. Наиболее широкий диапазон нерестовых температур отмечается у пеляди, самый узкий у чира. Самки имеют текучую икру (V стадия зрелости гонад) при температуре воды: для пеляди - от 8 до 0.2°С, пыжьяна - 7 до 0.2°С, тугуна - от 11.2 до 4°С, чира - от 0.4 до 0.2°С, нельмы - 8°С. В соответствии с понижением температуры воды начинается массовый нерест сначала тугуна, затем нельмы, пеляди, пыжьяна, и завершает нерест чир. Нерест начинается в конце второй - начале третьей декады сентября и заканчивается в первой декаде ноября. В южных точках репродукционного ареала он начинается раньше, чем в его северной части. Массовый нерест происходит за 2-3 дня. Нерест происходит в вечернее и ночное время, затихая после полуночи.

Изменения численности сиговых рыб в нерестовых притоках определяются естественными флюктуациями популяций, промысловой нагрузкой и перераспределением производителей по нерестилищам. В масштабах всей репродукционной части ареала также наблюдается закономерное распределение производителей в зависимости от условий нагула. При плохих условиях повышается значение северных притоков в воспроизводстве сиговых рыб.

Перенаселенности производителей и икры в естественных условиях уральских притоков не существует. Обычное состояние "недонаселенность", которая связана в последние годы с повышенным влиянием антропогенных факторов, в частности, - с чрезмерным промыслом. Емкость нерестилищ в уральских притоках позволяет принимать гораздо больше икры, чем обычно на них развивается. На 1 тыс. м² нерестилищ могут нормально отложить икру около 500 производителей сиговых рыб. Есть основания принять эту величину как максимальную экологическую емкость нерестилищ сиговых рыб речных экосистем.

ГЛАВА 5. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ИКРЫ НА НЕРЕСТИЛИЩАХ

В главе рассмотрены: распределение икры, гибель икры, эмбриональное развитие сиговых рыб и вылупление личинок.

Установлена закономерность распределения икры сиговых рыб по нерестилищам: выметанная на перекате икра оседает в стрежневой части реки, в основном, на плесовом участке перед следующим перекатом. В прибрежной части реки икры почти нет. Икра концентрируется на 30% площади потенциальных нерестилищ. Максимальная плотность икры сиговых на нерестилищах достигает 600 шт./м².

Выживание икры сиговых рыб на нерестилищах может изменяться от 0 до 93%. Основные факторы, определяющие гибель икры в уральских нерестовых притоках, перемерзание нерестилищ, локальные заморы, выедание хищниками, второстепенные - неполное оплодотворение, паразитарные заболевания. Условия для высокого выживания икры формируются на участках рек со стабильным грунтовым питанием, обильными зажорными явлениями, незначительной скоростью нарастания льда, низкой численностью хищников. На уральских нерестовых притоках такие нерестилища находятся в предгорных участках рек. Полная гибель от перемерзания развивающейся икры возможна только в маловодных притоках, расположенных в полярных широтах.

Одна из адаптаций сиговых рыб к существованию в субарктических и арктических водоемах - возможность развития икры во льду. Наши исследования (Богданов, 1983) подтвердили предположения И.Г. Юданова (1939) и теоретические и экспериментальные проработки Ж.А. Черняева (1971, 1977, 1990) о возможности развития икры сиговых рыб, вмороженной в лед. Выживает икра, которая развивается в слое льда с температурой около 0° С.

Выявлены закономерности дрейфа икры. Снос икры начинается от нереста сиговых рыб и заканчивается весной одновременно с окончанием ската личинок. В дрейфе присутствует живая, мертвая и поеденная беспозвоночными животными икра. Живая икра доминирует в период массового нереста, оболочки со следами выедания в течение зимнего периода инкубации, а мертвая икра в период весеннего освежения воды (рис. 1).

Икра отдельных видов сиговых рыб дифференцируется по размерам желтка, количеству жировых капель, цвету, по скорости развития на первых этапах эмбриогенеза.

Скорость дробления, обрастания желтка бластодермой, темп органогенеза увеличиваются при повышении температуры воды. Более поздние этапы развития зародышей, вплоть до вылупления, всегда протекают при стабильной температуре воды, около 0° С, и темпы их прохождения из года в год почти постоянные.

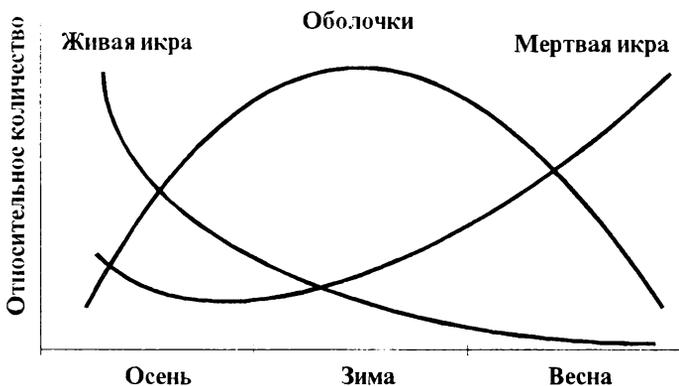


Рис.1. Схема динамики выноса икры сиговых рыб с нерестилищ в период инкубации.

Экспериментальные данные показывают, что этап вылупления у сиговых, нерестящихся в уральских притоках р. Оби, наступает на 165-170-е сутки развития икры. Вылупление большинства зародышей тугуна начинается после 200 суток, пеляди - 195, пыжьяна и чира - 185-190 суток. В условиях речных нерестилищ вылупление начинается, как правило, позднее. В зависимости от сроков начала весеннего подъема воды этап вылупления может продолжаться 30-50 суток. Вылупление стимулируется светом и механическим раздражением.

ГЛАВА 6. ПОКАТНАЯ МИГРАЦИЯ ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ

В районах нерестилищ на всех реках пространственно-временная характеристика покатной миграции личинок имеет общий характер. Скат происходит, в основном, до ледохода при температуре воды от 0.2 до 1°C. Покатные личинки проявляют положительную фото- и реореакцию. При глубине русла более 2 м личинки скатываются чаще в поверхностных слоях. Наибольшее количество личинок скатывается по фарватеру. Плотность личинок выше у вогнутого берега. В подледный период плотность личинок чира выше на зашпигованных участках, что объясняется высокой концентрацией икры чира и вылупившейся молоди в районах заторов шуги. Колебания интенсивности ската находятся в прямой зависимости от изменений расхода и температуры воды. Суточный ритм проявляется только в дни с резкими суточными колебаниями температуры воздуха от

минусовых к плюсовым. Крайние значения линейных размеров тела личинок на скате в разные годы и на разных реках почти не отличаются, а средняя длина тела может меняться в зависимости от сроков начала и продолжительности ската.

При длительном миграционном пути (р.Северная Сосьва, 300-400 км ниже нерестилищ) скат личинок происходит после ледохода, изменения его интенсивности не связаны с колебаниями гидрологического режима реки и определяются динамикой вылупления личинок на нерестилищах (рис. 2). Подавляющее большинство личинок появляется в районах нагула, находясь на этапе эндогенного питания. К концу ската, при прогревании воды выше 5 - 6 С, появляются питающиеся особи. По активности перехода на потребление экзогенной пищи личинки разных видов различаются. Личинки скатываются преимущественно в средних и придонных горизонтах потока. Смена поведения личинок в конце миграционного пути связана с уменьшением желточного мешка, выполняющего помимо энергетической еще и гидростатическую функцию, а также снижением подвижности личинок. Горизонтальное распределение личинок в потоке сохраняется таким же, как и в районе нерестилищ. Суточная динамика ската не закономерна. Прирост личинок во время дрейфа от нерестилищ до районов нагула составляет от 0.5 до 1.0 мм и происходит у подавляющего большинства за счет расходования желтка (рис. 3). При этом у личинок снижается масса тела.

По морфологическим показателям покатные личинки сиговых рыб в уральских притоках за все годы были в пределах нормы. Аномальные личинки (искривления хорды, молсовидность головы, одноглазость) встречаются редко - одна на 5 - 10 тыс.экз.

Средняя многолетняя численность личинок сиговых, скатывающихся с уральских притоков, составляет 3.3 млрд. экз. (табл. 2).

Численность сиговых рыб в бассейне р. Северной Сосьвы подвержена колебаниям (табл. 3). Так, урожайность личинок пеляди изменялась за период с 1981 г. в 500 раз, чира и тугуна - в 8 раз, пыжьяна - в 30 раз. В р.Войкар колебания численности меньше: пеляди в 16 раз, чира в 3.5 раза, пыжьяна в 19 раз. Небольшие изменения численности чира наблюдаются и в р.Соби - в 5 раз. В р.Сыне межгодовые изменения численности более значительные: пелядь в 32 раза, чир в 60 раз, пыжьян в 100 раз.

Численность мертвых личинок в дрейфе в районе нерестилищ по многолетним данным не превышает 10%, обычно около 2-3%. Смертность вылупившихся личинок на чистых реках определяется, главным образом, механическими причинами. Гибель личинок особенно высока в периоды шугохода. Смертность личинок пеляди и тугуна на всех

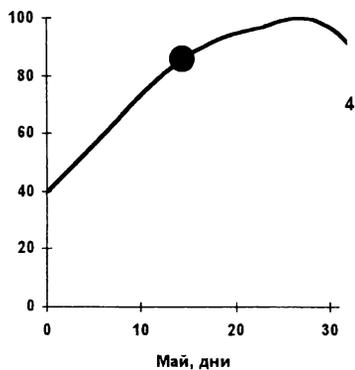
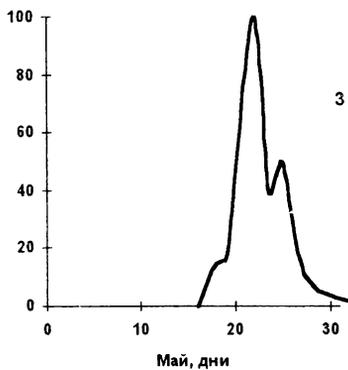
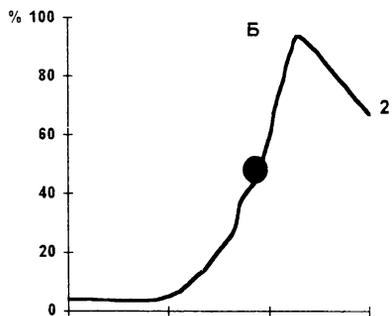
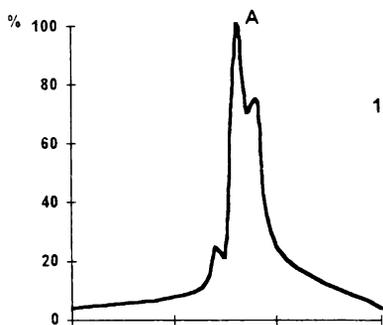


Рис. 2. Изменение интенсивности покатной миграции личинок сиговых рыб (А) и расхода воды (Б) в реке.

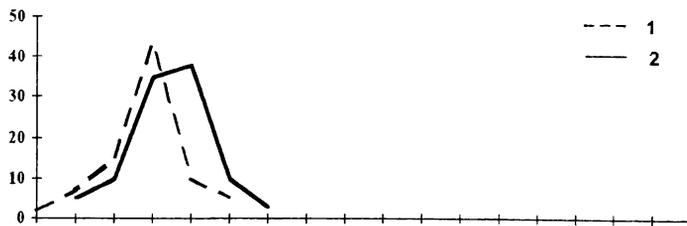
1, 2 - районы нерестилищ,

3, 4 - низовье реки,

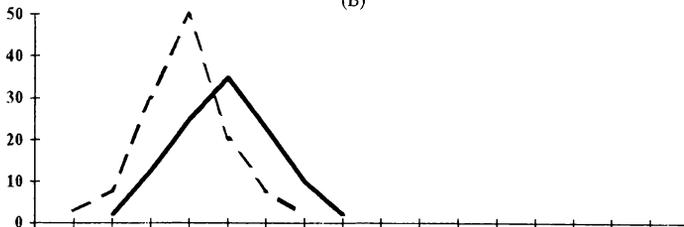
● - дата ледохода

Встречаемость, %

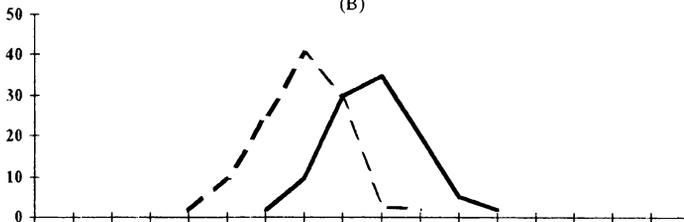
(А)



(Б)



(В)



(Г)

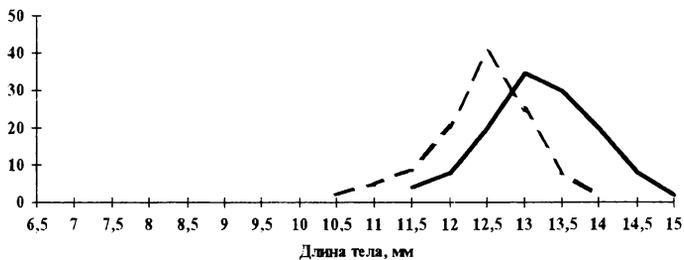


Рис.3. Вариационные кривые размеров тела покатных личинок тугуна (А), пеляди (Б), чира (Г) в районах нерестилищ (1) и в низовье (2) р.Северной Сосьвы.

Таблица 2. Средняя численность покатных личинок сиговых рыб в уральских притоках Нижней Оби, млн.экз.

Река	Пелядь	Чир	Пыжьян	Тугун
Северная Сосьва (1981-1996 гг.)	2505.5	128.0	8.3	53.8
Сыня(1992-1996 гг.)	307.0	72.5	81.7	1.4
Войкар(1986-1992 гг.)	82.1	82.7	18.0	2.9
Сосьва(1977,1978, 1984-1988,1996)*	0.3	18.5	2.8	1.1
Общая	2844.4	301.7	110.8	59.2

* Данные за 1984-1988 гг. В.Н.Шулаева (1989).

Таблица 3. Численность покатных личинок сиговых рыб в р. Северной Сосьве, млн.экз.

Год	Пелядь	Чир	Пыжьян	Тугун
1981	14500.0	433.0	25.6	52.0
1982	3500.0	167.0	4.0	15.3
1983	221.0	192.0	31.7	32.2
1984	566.8	31.7	2.3	20.6
1985	856.1	81.1	10.9	51.4
1986	3200.0	103.7	14.0	47.4
1987	3200.0	224.0	8.2	13.7
1988	5752.0	27.4	2.7	49.3
1989	869.5	126.2	3.2	35.0
1990	30.3	57.2	1.0	24.2
1991	220.0	70.6	2.5	115.5
1992	71.1	174.3	5.0	52.2
1993	504.0	168.0	4.0	43.0
1994	3037.0	41.5	2.0	114.0
1995	2300.0	100.0	10.0	100.0
1996	1260.0	52.0	6.0	95.0

притоках выше, чем у чира и пыжьяна. Наиболее высокое выживание икры и личинок на нерестилищах в р.Северной Сосьве. При загрязнении воды нефтепродуктами, как это было на р.Соби во время аварии в 1977 г., смертность личинок повышалась до 60%.

В процессе миграции с нерестилищ к местам нагула численность покатных личинок уменьшается в среднем на 1% за 10 км пути.

ГЛАВА 7. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ ПО АКВАТОРИИ НИЖНЕЙ ОБИ

Расселение покатных личинок по местам нагула происходит благодаря заносу течением. В период стабилизации уровня режима или во время снижения уровня воды покатные личинки в непроточные соры поймы Оби не попадают. Из проточных соров личинки могут выноситься и продолжать миграцию, после чего активное перемещение личинок происходит вдоль береговой линии. На местах нагула у личинок сиговых рыб отмечается образование скоплений.

Установлено, что большинство личинок сигов нагуливается в сорах поймы уральских притоков, а в пойме Оби концентрируется в прирусловых сорах и протоках левобережья Малой Оби (рис. 4). В пойме между Малой и Большой Обью личинки расселяются на участке, расположенном ниже устья р.Северной Сосьвы, на мелководьях русла и проток и лишь изредка в луговых сорах. В районе Оби от г.Салехарда до дельты личинки нагуливаются повсеместно, а в дельте встречаются только в протоках и на мелководных салмах.

В пойме между Малой и Большой Обью, в основном, встречаются пелядь и чир виды наиболее многочисленные среди сиговых Нижней Оби (табл. 4). В дельте Оби среди личинок сиговых рыб доминирует чир и (или) ряпушка.

Плотность личинок наиболее высока (от 1 до 1000 и более экз./10 м²) в устьевых зонах притоков рек Северная Сосьва, Сыня, Войкар и Сось (рис. 5). В сорах рек Лонготъеган и Харбей концентрация личинок самая низкая (менее 1.0 экз./10 м²) на Нижней Оби.

Сведения о видовом составе, размерах тела и плотности скоплений личинок в различных участках поймы Оби позволяют оценить пространственное распределение молоди, дифференцированной в соответствии с местами рождения. Наибольшее влияние на видовой состав личинок в пойме (без устьевых зон притоков) и дельте Оби оказывает молодь сигов, рожденная в южных притоках. Личинки из северных притоков почти не влияют на количественное соотношение личинок разных видов и на их плотность в пойме между Малой и Большой Обью, они распределяются в устьевых зонах и по левобережью Оби.

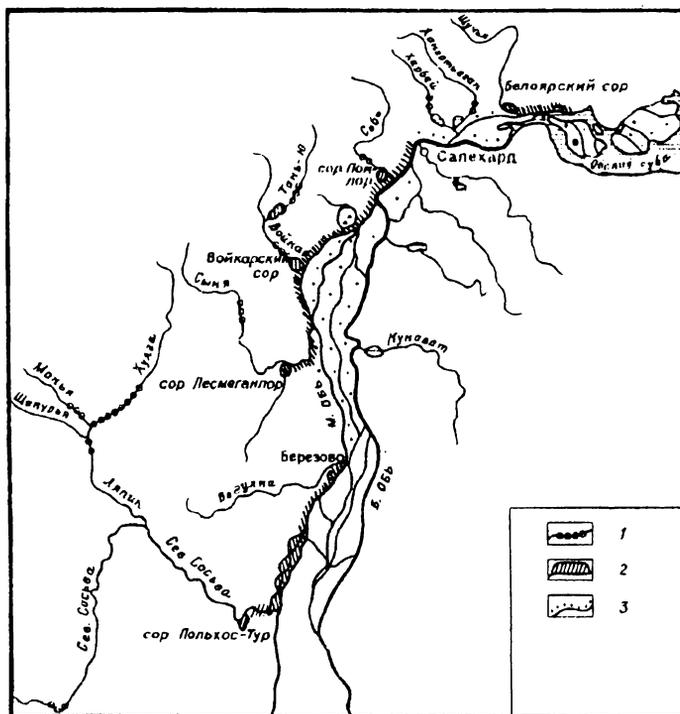


Рис. 4. Распределение личинок сиговых рыб по акватории Нижней Оби.

- 1 - нерестилище сиговых рыб;
- 2 - основные районы нагула;
- 3 - районы поймы с низкой плотностью личинок.

Таблица 4. Преобладающие виды личинок сиговых рыб в отдельных районах поймы Оби*

Район поймы	1983	1984	1985	1986
Р.Северная Сосьва: сосьвинская вода	Т	Т	Т	Т
обская вода	П	П	П	П
Р.Сыня	Ч	Ч	П	Ч,С
Войкарский сор	Ч,Т,С	Ч,Т,С	С,Ч,П	С,Ч,П
Оз. Ворчато	—	Т	Т	—
Р. Сось	Т	Т	С	Ч
М.Обь, от Сев.Сосьвы до Сыни	0	П	П	П
М.Обь, от Сыни до Б. Оби	Ч	П	П	П
Шурышкарский сор	С	П	П	П
Р.Обь, р-н г. Салехарда	Ч	П,Ч	П,Ч	П,Ч
Р.Щучья	Р	Р	Р	Р
Дельта р.Оби	Ч	Р	Ч	—

* П - пелядь, С - пыжьян, Ч - чир, Т - тугун, Р - ряпушка, 0 - нет личинок, — - нет сведений.

В основе механизма пространственного расселения личинок лежат колебания водности и сроков начала половодья в Оби и в уральских притоках. Личинки из южных притоков попадают в паводковую “волну” на Оби и вместе с ней распространяются по пойме и дельте Оби. Чем сильнее оказывает влияние подпор обских вод на сток притока, тем больше личинок остается в пойме родной реки. Личинки из северных притоков скатываются после заполнения поймы, в связи с чем всегда ограничено попадают в пойму Оби. Расселение в пойме Малой и Большой Оби ограничивается уровнем воды - в маловодные и средневодные годы (по уровню весеннего паводка) личинки распределяются, в основном, в русле и протоках. Для того, чтобы личинки заселяли сора Оби, необходим высокий уровень воды в начале половодья, обеспечивающий полное затопление поймы.

На расселение личинок в пойме Оби, кроме гидрологических факторов, влияют и такие биологические особенности личинок, как подвижность и реореакция. Врожденные черты миграционного поведения у тугуна направлены на то, чтобы осуществить концентрацию личинок в сорах поймы родной реки. В свою очередь, у полупроходных сигов механизмы, определяющие поведение молоди в разные периоды жизни, приводят к ее локализации в дельте Оби и в Обской губе.

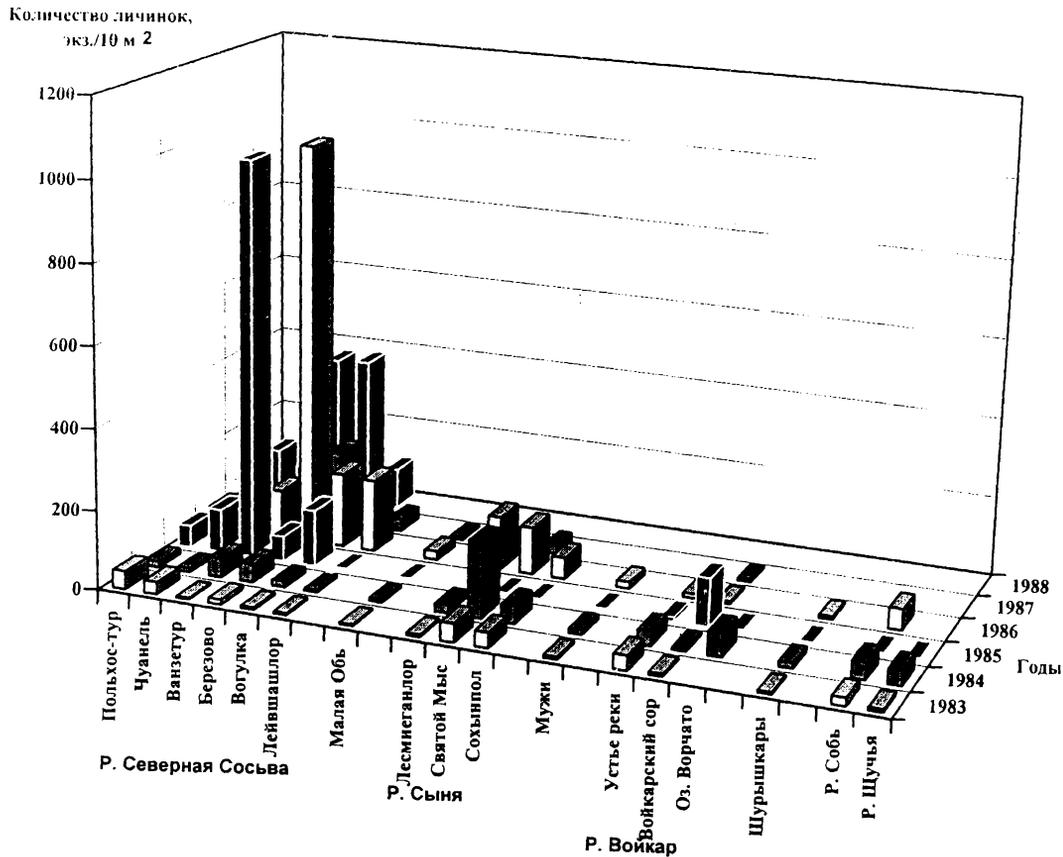


Рис. 5. Плотность личинок сиговых рыб на мелководьях поймы притоков Нижней Оби.

Встречаемость личинок тугуна во время ската во всех уральских притоках Нижней Оби составляет от 2 до 12%, тогда как в участках пойм притоков, на которые оказывают влияние его воды, среди нагульных личинок тугун ежегодно представлен наиболее многочисленной группой. Личинки тугуна из рек с малой площадью собственных нагульных водоемов и близости их к Оби в большей мере расселяются по пойме Оби, чем из южных притоков, и изоляция между ними незначительная.

Пойма Оби имеет большие резервы как выростной водоем для личинок сиговых рыб, и ее возможности увеличиваются в годы с высоким уровнем воды в период половодья. Используя знания о закономерностях перемещения водных масс, можно прогнозировать распределение ранних личинок сиговых рыб.

Адаптивное значение расселения ранних личинок заключается в повышении возможности выживания особей. Этому способствуют наличие нескольких центров размножения и различные сроки появления личинок на местах нагула в масштабах всей поймы Нижней Оби. В результате разновременного массового ската личинок в различных уральских притоках Оби население личинок сиговых рыб на местах нагула становится максимально разнородным. Личинки из более южного притока крупнее ($P < 0.05$) и в большинстве находятся на более старших этапах развития. Чем дальше от нерестилищ расселяются личинки, тем их группировки становятся более изменчивыми по длине тела. Высокая разнородность личинок повышает устойчивость популяции к неблагоприятным условиям среды.

В период распределения происходит перемешивание личинок, родившихся в различных нерестовых притоках. В дальнейшем образуются биологически однородные группировки: у мальков - во время выхода из соров, у сеголетков - во время распределения по местам зимовок. Таким образом, перемешивание молоди, родившейся в разных реках, наблюдается в течение всего первого года жизни.

Результаты проведенных ранее исследований размерно-возрастного состава, темпа роста, динамики численности, миграций (крупномасштабное мечение) послужили основанием для мнения о единстве популяции полупроходной пеляди р.Оби (Москаленко, 1955, 1958; Крохалевский, 1978, 1981; Павлов, 1978, 1981). Наши данные по распределению и миграциям молоди свидетельствуют о единстве популяций не только пеляди, но и чира, и пыжьяна.

ГЛАВА 8. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ И НАГУЛ МОЛОДИ СИГОВЫХ РЫБ В СОРАХ НИЖНЕЙ ОБИ

В главе рассмотрены: влияние факторов среды на жизнедеятельность, условия нагула в сорах поймы Оби, развитие, распределение, выживаемость в пойменном водоеме, миграции и численность в летний период в системе “река-протока-сор”, характеристики роста и изменчивость, структура чешуи молоди сиговых реки Оби.

Установлено, что нагул большинства личинок сиговых рыб в различных участках поймы р.Оби начинается на 5-30 суток позднее появления воды в сорах. К этому времени температура воды в них на 2-5°С выше, чем в реках, и наблюдается нарастание численности кормовых организмов (Богданова, 1992).

Основные факторы, определяющие выживание ранних личинок, штормовые ветры и обеспеченность пищей. За 10 суток от момента распределения по травянистым мелководьям отход личинок составляет от 72 до 98%.

Наиболее благоприятные условия нагула ранних личинок в сорах поймы Нижней Оби возникают: в годы со средним или несколько ниже уровнем залития (многоводные и слишком маловодные годы неблагоприятны); при условии массового захода личинок через 20-25 сут. после начала паводка; при значительном преобладании одногрудых направлений ветра, типичных для данной местности; при прогреве воды у берегов в период массового захода личинок не ниже 5°С и плотности кормовых организмов выше 1-5 тыс.экз./м³.

В сорах и протоках поймы Оби продолжительность нагула молоди сиговых рыб первого года жизни составляет 30-75 суток и определяется температурой воды (при 18°С начинается массовая миграция).

Не выявлено связи продолжительности нагула с уровнями воды и сроками вегетации соров. Продолжительность нагула в сорах и протоках молоди чира, пыжьяна и пеляди меньше, чем тугуна.

В средневодные годы осваивается пойма (соры) Нижней Оби личинками незначительно, но в это время наиболее благоприятные условия для их выживания и роста формируются в сорах притоков. В маловодные годы расселение по пойме Малой и Большой Оби ограниченное (соры не осваиваются), и формируются плохие условия нагула в сорах притока. В многоводные годы могут создаваться две ситуации: 1) плохие условия нагула в притоке и незначительное освоение акватории соров поймы Оби; 2) плохие условия в притоке и широкое расселение по пойме (осваиваются соры) Оби. Попадание личинок в луговые соры поймы Оби благоприятно сказывается на выживании поколения.

ГЛАВА 9. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК СИГОВЫХ РЫБ Р.ОБИ

В главе приводится описание личинок пеляди, сига-пыжьяна, чира, тугуна, нельмы, ряпушки. Разработан определитель сиговых рыб разных стадий личиночного развития: стадии вылупления (пример, табл. 6, рис. 6, 7); образования зачатков лучей непарных плавников и полного разделения плавниковой складки на спинной и жировой отделы; появления лучей в спинном, анальном и хвостовом плавниках; формирования лучей во всех плавниках. Представлены таблицы морфологических признаков личинок, находящихся на описываемых стадиях развития.

Таблица 6. Определение личинок сиговых рыб из естественных водоемов

Первый этап (на стадиях вылупления)

1(6). Туловищных сегментов 38-45. Плавниковая кайма начинается от 4-6-го туловищного сегмента2

2(3). Туловищных сегментов 38-40. Плавниковая кайма начинается от 5-6-го сегмента. Пигментация слабая; меланофоры концентрируются в хвостовой части тела. Длина тела 6.8-10.0 мм. Длина желточного мешка 0.9-1.4 мм, высота 0.6-1.1 мм....*Coregonus peled* (Gmelin).

3(2) Туловищных сегментов 40-42. Плавниковая кайма начинается от 4-5-го сегмента, выемка между спинным и жировым отделами или отсутствует, или очень слабая. Пигментация очень слабая редкие меланофоры на голове и хвостовой части тела. Длина тела 7.09.6 мм..... *Coregonus sardinella* Valenciennes.

4(2). Туловищных сегментов 40-45. Плавниковая кайма начинается от 4-5-го сегмента. Пигментация интенсивная.....5

5(6). Сгущение меланофоров в передней части желточного мешка имеется. Туловищных сегментов 40-42. Длина тела 8.3-11.3 мм. Желточный мешок округлый, его длина 1.0-1.6 мм, высота 0.6-1.0 мм *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin).

6(5). Сгущения меланофоров в передней части желточного мешка нет. Туловищных сегментов 41-45. Длина тела 10.5-14.0 мм. Желточный мешок овальный, вытянут вдоль тела, его длина 1.2-2.3 мм, высота 0.8-1.4 мм *Coregonus nasus* (Pallas).

7(1). Туловищных сегментов 34-36. Плавниковая кайма начинается от 7-9-го сегмента. Меланиновая пигментация значительная, меланофоры крупные, особенно на затылке. Длина тела 6.4-8.8 мм. Длина желточного мешка 0.8-1.2 мм, высота 0.5-0.9 мм *Coregonus tугun* (Pallas).

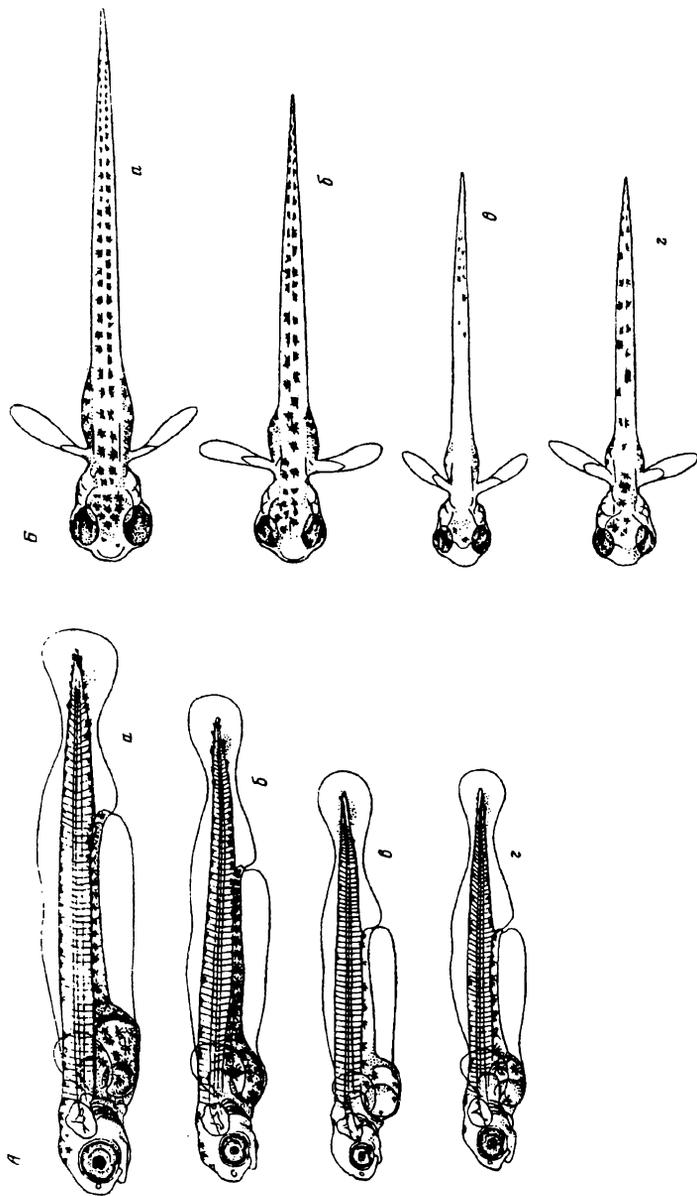


Рис. 6. Типичные вылупившиеся личинки чира (а), псыжьяна (б), пеляди (в), тугуна (г).
 А - вид сбоку, Б - вид сверху.

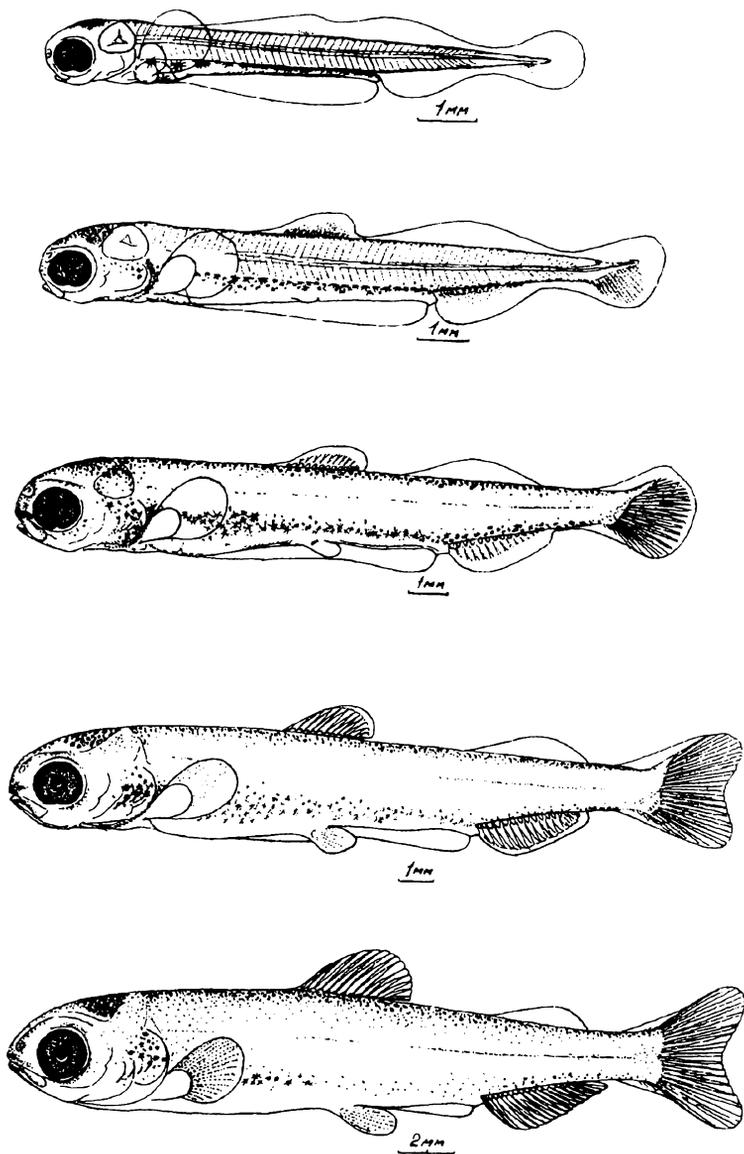


Рис. 7. Личинки пеляди различных стадий развития.

ГЛАВА 10. ДИНАМИКА И ПРОГНОЗ ЧИСЛЕННОСТИ СИГОВЫХ РЫБ НИЖНЕЙ ОБИ

В начале века на обском Севере общий вылов сиговых рыб не превышал 4-5 тыс. т (Москаленко, 1958). Вылов сигов стал интенсивно возрастать с 1932 г. после организации рыбной промышленности и достиг рекордных величин в годы Второй Мировой войны (до 17 тыс. т). К концу 60-х годов стал проявляться перелов рыбы, и численность нерестовых стад значительно уменьшилась. Последовал запрет тралового лова рыб в Обской губе, и основное количество рыбы стали вылавливать в пойме Оби. К середине 70-х годов численность сиговых рыб стала восстанавливаться, и в 1980 г. их общий вылов приблизился к рекордной величине (14 тыс. т), но к середине 90-х годов последовало неуклонное снижение их улова, как, впрочем, и других. Вылов всей рыбы на Оби в Тюменской области в 1996 г. составил 8 тыс. т.

Основная причина снижения общих уловов на Средней Оби по мнению И.Н. Брусониной и В.Р. Крохалевского (1989) - загрязнение. Результаты наших исследований и данные А.К. Матковского (1997) дают основание считать основным фактором снижения запасов сиговых рыб Оби чрезмерную нагрузку промысла, в том числе браконьерского.

Наиболее значительное воздействие промысел оказывает на пелядь, поскольку именно этот вид легко опромысливаем в годы с низким уровнем воды в пойме. В последнее десятилетие наблюдается перелов поколений, созреваемых в годы маловодья, отчего увеличивается амплитуда колебания численности пеляди в бассейне. Для того, чтобы ее уменьшить, необходимо снижать нагрузку промысла на половозрелую часть популяции в годы депрессий численности. Максимальный вылов пеляди на Оби отмечен в 1980 г. - 7 тыс. т.

Вылов чира значительно увеличился после запрета промысла в Обской губе, но в последнее десятилетие его запасы сократились. Максимальный вылов чира - 1.8 тыс.т (1980 г.).

В отличие от пеляди и чира рекордные уловы пыжьяна отмечены в 40-х годах (1.5 тыс. т, 1941 г.). В ближайшие годы возможно повышение его уловов ввиду подъема численности.

Промысел тугуна ведется, в основном, в бассейне р.Северной Сосьвы (максимальный вылов - 370 т в 1937 г). Вылов тугуна за последние 15 лет снизился с 30 до 1-2 т. Основная причина низких уловов - снижение запасов тугуна. В последние годы наблюдается рост его численности.

Высота стояния паводковых вод и продолжительность залития поймы определяют рыбопродуктивность бассейна. В связи с этим становится очевидным, что долгосрочное прогнозирование численности рыб невозможно без прогнозирования водности.

По данным ряда наблюдений за суточными уровнями воды был построен прогнозный ряд водности Оби на период до 2020 г., и выделены циклы продолжительностью 26, 11, 6, 4 года (Агафонов, 1996). Исходный и прогнозный ряды водности Оби сопоставлялись с динамикой вылова сиговых, а также с данными по численности покатных личинок сиговых. Отмечается зависимость объема вылова пеляди от гидрологических условий в пойме Оби в предшествующем году. Такая же, но менее выраженная, тенденция прослеживается с объемами вылова чира. Динамика численности пыжьяна не определяется продолжительностью вегетации соров, что объясняется преимущественным нагулом пыжьяна в протоках.

Наблюдается высокая положительная зависимость между водностью поймы в годы созревания производителей и численностью покатных личинок пеляди и чира. Пики численности личинок пеляди возможны в 2001-2002 гг., 2010 г., но численность личинок не будет превышать 3 млрд. экз. (средняя за прошедший период наблюдений). Появление поколения пеляди численностью более 3 млрд. экз. возможно лишь в 2016-2017 гг. (данный прогноз не учитывает вероятного усиления влияния промысла на численность сиговых).

Наличие 6 и 4-летних циклов водности Оби создает предпосылку формирования высокой численности тех видов сиговых рыб, жизненный цикл которых совпадает с циклами водности (пелядь, ряпушка). У этих же видов наблюдается планктонный тип питания, а продукционные возможности планктона в большей степени зависят от водности пойменных водоемов, чем продукционные возможности бентоса.

ГЛАВА 11. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА СИГОВЫХ РЫБ НИЖНЕЙ ОБИ

Выявлены особенности воспроизводства полупроходных сиговых рыб Нижней Оби, которые проявляются в распределении производителей по нерестилищам, структуре нерестовых стад, стратегии выживания икры и личинок.

Численность нерестовых стад, как в отдельных притоках, так и всей репродукционной части ареала популяции изменяется по типу “флюктуирующих миграционных потоков”. Распределение производителей сиговых рыб на нерестилищах определяется условиями нагула в год нереста и в год, предшествующий нересту, а также экологическими условиями на местах размножения. Преимущественный подъем производителей на верхние участки нерестилищ создает предпосылку для формирования высокочисленных поколений (выживание икры на них выше, чем на равнинных нерестилищах) и возможен при условиях нагула, обеспечивающих накопление

жировых запасов, недостаточных для длительной миграции, а также при возникновении соответствующих температурных условий на нерестилищах. При плохих условиях нагула сиговые рыбы не способны освоить дальние нерестовые угодья, поэтому в их воспроизводстве повышается значение северных притоков и низовых нерестилищ южных притоков.

Для формирования нерестовых стад пеляди и чира с высокими репродуктивными показателями необходимо, чтобы в пойме р.Оби был очень высокий паводок в один год или повторились подряд два года с длительным половодьем. Если созревание генераций, вступающих в воспроизводство, происходит в условиях маловодных лет, то средние значения длины, веса тела, веса икры, плодовитости и упитанности рыб снижены.

Миграция репродуктивно обособленных нерестовых группировок рыб проходит с определенной закономерностью: производители, имеющие большую упитанность, длину и массу тела, продвигаются на нерестилища в числе первых и осваивают, в основном, дальние, предгорные, нерестилища. В северных притоках (ближних к местам нагула) производители по размерам тела сходны с рыбами, нерестящимися в южном притоке (наиболее удаленном от мест нагула) на нижних, равнинных, нерестилищах. Однако возрастной состав, как правило, сходный. Отмеченная особенность распределения обских сиговых рыб по нерестилищам характерна также для байкальского омуля (Воронов, 1994) и, по-видимому, механизм распределения производителей полупроходных сиговых рыб по нерестилищам общий: подъем рыб на верхние нерестилища возможен при накоплении определенного количества энергоресурсов, а корректируется температурой воды (раннее похолодание ускоряет созревание и сокращает миграционный путь).

Как известно, изменение структуры нерестовых стад сиговых рыб в пользу “рекрутов” снижает воспроизводственный потенциал популяции (Дементьева, 1976; Криксунов, 1979). Роль повторно нерестующих особей значительно выше в мало облавливаемых популяциях. Например, у ряпушки р.Мордыяхи (конец 80-х гг., Ямал) “остаток” среди производителей составлял 75% (Богданов, Мельниченко, 1995). Для сиговых рыб Нижней Оби в настоящее время характерна малая доля “остатка” (10-20%), что является следствием значительного влияния промысла и усиливает амплитуду колебания численности популяции. Последняя определяется также изменением плодовитости. У всех видов сиговых рыб Оби популяционная плодовитость при относительной средней численности производителей изменяется в зависимости от колебания абсолютной плодовитости в пределах 30%.

Проведенная разными способами оценка значения притоков Оби в воспроизводстве сиговых показала сходные результаты. Исполь-

зовав сведения о площади нагульных зон и относительной численности нагульных личинок, установили, что вклад рр.Северной Сосьвы и Сыни в воспроизводство сиговых Нижней Оби составляет 80 - 90%. Данные об абсолютной численности покатных личинок показывают ведущую роль р.Северной Сосьвы в воспроизводстве пеляди и тугуна (табл. 7), тогда как воспроизводство чира примерно одинаково во всех трех основных нерестовых реках (с небольшим преимуществом в р.Северной Сосьве). Значение р.Северной Сосьвы в воспроизводстве пыжьяна в два раза ниже, чем р.Войкар, и в десять раз ниже, чем р.Сыни. Реки Харбей и Лонготъеган играют незначительную роль (0.5%) в воспроизводстве обских сиговых рыб.

Схема связи численности генераций сиговых рыб Нижней Оби с условиями среды представлена на рисунке 8. Для выживания икры и покатных личинок определяющими всегда являются абиотические факторы, а для выживания нагульных личинок абиотические и биотические факторы.

Считается, что для каждого вида рыб специфична не только общая величина смертности, но и ее распределение по отдельным этапам развития (Никольский, 1974). У сиговых рыб Нижней Оби наибольшая смертность обычно наблюдается в эмбриональный период развития, но в исключительных случаях возможна массовая гибель личинок при переходе на питание внешней пищей. Нами выделяется три типа стратегии их смертности на ранних этапах развития (рис. 9):

– **первый тип (Поздняя смертность)** - очень высокое выживание икры (90%) и повышенная смертность покатных личинок (30%). Этот тип характерен примерно для 10% популяции чира, 5% тугуна, 3% пеляди и 1% пыжьяна.

– **второй тип (Равномерная смертность)** выживает 20-30% икры, гибнет 20% покатных личинок. Охватывает большую часть популяций сиговых Нижней Оби - 95% тугуна, 93% пыжьяна, 90% пеляди, 70% чира;

– **третий тип (Ранняя смертность)** очень большая смертность икры (более 90%) и низкая смертность покатных личинок (менее 10%). Охватывает, в основном, популяцию чира (20%) и пыжьяна (6%).

При всех типах гибнет 72-98% нагульных личинок за 10-суточный период от начала нагула на мелководьях соров.

Для большинства популяций сиговых Нижней Оби характерен второй тип стратегии смертности, а первый и третий типы отмечаются в меньшей и примерно равной степени. По протяженности миграционного пути личинок сиговые Нижней Оби располагаются в последовательности: тугун < пыжьян < пелядь < чир. А чем длительнее миграция, тем больше смертность. Отсюда следует, что стра-

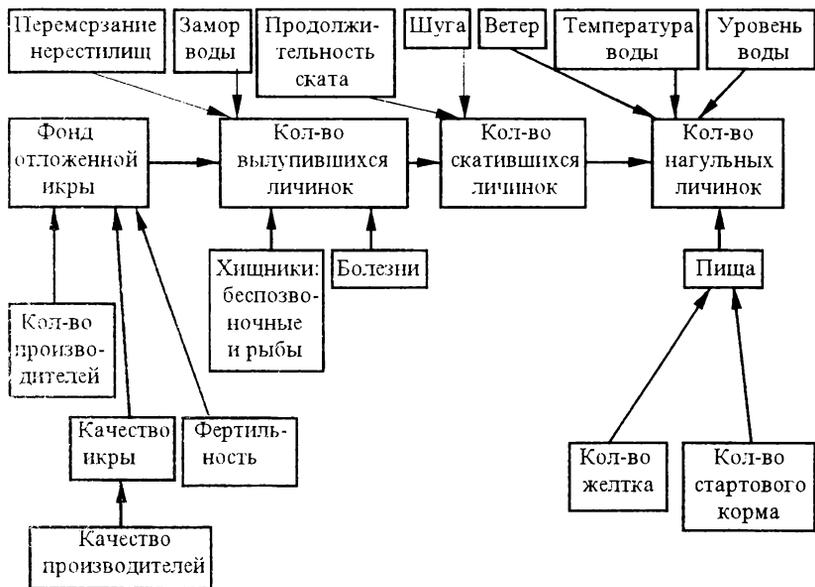


Рис. 8. Схема зависимости численности генераций сиговых рыб Нижней Оби от абиотических и биотических факторов.

тегия смертности на ранних этапах развития следующая: у видов с более высокой смертностью икры наблюдается повышенное выживание личинок.

У видов с небольшими межгодовыми колебаниями численности вылупившихся личинок (чир и тугун) величина поколения в начале нагула при максимальном и минимальном фонде отложенной икры может быть одинаковой. У видов, колебания численности которых значительные (пелядь и, отчасти, пыжьян), численность поколения в начале нагула всегда больше при высокой численности фонда отложенной икры. В связи с этим четкие многолетние ритмы численности ("волны жизни") проявляются только у пеляди. Отмечена зависимость численности рождаемых поколений пеляди от численности производителей ($r=0.71$), а также биомассы производителей через 6-7 лет после рождения от численности личинок ($r=0.95$, $P=0.05$).

Важнейшая популяционная адаптация заключается в том, что уровень естественной смертности должен гарантировать устойчивое воспроизводство (Шатуновский, 1980). В общем виде механизмы, обеспечивающие выживание части особей в популяции полупро-

Таблица 7. Численность покатных личинок сиговых рыб, %

Река	1986г.	1987г.	1988г.	1992г.	1996г.	Средняя**
П Е Л Я Д Ъ						
Сев. Сосьва	99.4	92.9	97.8	36.4	59.3	88.1
Сыня	*			29.6	40.7	9.4
Войкар	0.6	7.0	2.1	34.0		2.5
Собь***	0.0	0.1	0.1		0.0	0.1
Ч И Р						
Сев. Сосьва	34.9	75.5	35.1	71.9	36.1	42.7
Сыня				6.1	44.5	23.6
Войкар	54.5	18.6	59.0	22.0		27.0
Собь***	10.6	5.9	5.9		19.4	6.7
П Ы Ж Ь Я Н						
Сев. Сосьва	45.4	13.6	8.1	22.6	2.4	7.5
Сыня				66.1	97.5	73.8
Войкар	42.2	78.3	86.4	11.3		16.3
Собь***	22.4	8.1	5.5		0.1	2.4
Т У Г У Н						
Сев. Сосьва	88.6	86.8	93.8	81.1	96.8	89.2
Сыня				0.3	2.8	2.4
Войкар	1.7	3.2	5.7	18.6		5.1
Собь***	9.7	10.0	0.5		0.4	3.3

Примечание. * нет сведений; ** средняя за все годы наблюдений; *** сведения по р. Соби за 1986-1988 гг. взяты у В.Н.Шуласва (1988).

ходных сиговых рыб в первый год жизни и её устойчивость, следующие: 1) наличие нескольких центров размножения и перераспределение производителей по нерестилищам внутри каждого центра всегда гарантируют выживание определённой части отложенной икры; 2) массовое вылупление за 3-4 суток и скат большинства личинок на места нагула на "гребне" паводковой волны, то есть с наибольшей скоростью, обеспечивают максимальное выживание покатных личинок; 3) начало нагула отстает от начала вегетации соров, когда там уже имеется достаточно кормов, чтобы обеспечить минимальные кормовые условия и дать шанс личинкам выжить; 4) одновременное массовое вылупление личинок в различных центрах размножения в зависимости от их широтной и вертикальной зональности приводит к расширению вариабельности личинок. В результате население на местах нагула в масштабах всего ареала популяции в значительной степени становится разнородным по степени развития (одни начинают, а другие в это же время закан-

Количество
икры и
личинки, %

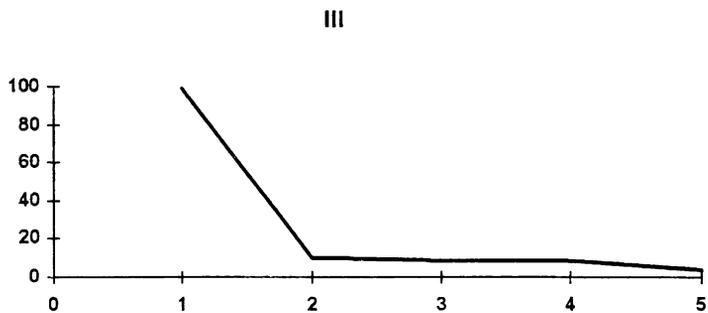
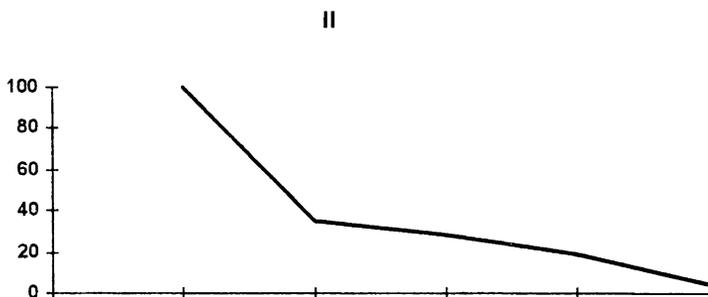
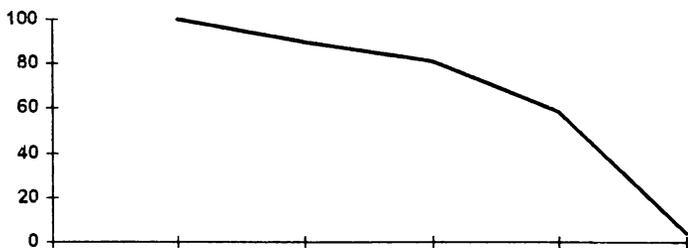


Рис. 9. Три типа смертности сиговых рыб Нижней Оби на ранних этапах онтогенеза.

1 - фонд отложенной икры.

2 - количество выжившей икры.

3 - количество выживших личинок после ската в районе нерестилищ.

4 - количество личинок, скатившихся на места нагула.

5 - количество личинок после 10 суток нагула.

чивают личиночное развитие), что повышает выживаемость и устойчивость популяции в целом при разном сочетании абиотических факторов.

Приведенные выше данные позволяют утверждать, что высокочисленные поколения пеляди не могут появиться от производителей, нерестовые стада которых малочисленны. От высокочисленных нерестовых стад в условиях р.Северной Сосьвы и р.Войкар всегда появляется многочисленное потомство. В условиях рр.Сыни, Харбей, Соби, Лонготъеган такая связь может нарушаться из-за высокой смертности икры на нерестилищах во время зимних заморов.

Многолетние данные о динамике возрастного состава производителей и численности личинок обских сиговых рыб позволяют сделать долгосрочный демографический прогноз. Популяции пеляди и чира вступают в фазу понижения численности, а тугуна и пыжьяна в фазу повышения. Но, в отличие от пеляди, у чира это нормальная демографическая ситуация. У пеляди наблюдается затухающая амплитуда колебания численности рождаемых поколений. Фазы повышенной численности становятся непродолжительными (не более двух лет), увеличивается длительность фазы депрессии.

За последние 17 лет практически каждое новое рожденное поколение пеляди малочисленное родительских поколений (сравнение проведено по численности покатных личинок). Малочисленные генерации очень быстро выбывают из воспроизводства, участвуя в нересте всего два года, тогда как многочисленные - четыре (например, генерации 1980, 1981, 1987 гг. рождения).

Из уральских нерестовых притоков р.Собь - единственная река, где на воспроизводство сигов оказывает очевидное влияние промышленность и водопотребление. Исследования последних лет показали, что после прекращения добычи гравия условия для размножения, нагула и зимовки рыб в ней стали восстанавливаться. Загрязнение воды р.Оби не превышает порога, ограничивающего воспроизводство. Об этом свидетельствует то, что среди производителей и личинок сиговых рыб почти нет особей с явными аномальными внешними признаками. Однако среди неполовозрелых рыб, нагуливающихся в Обской губе, отмечаются нарушения гаметогенеза (Селюков, 1994), что возможно приводит к повышению числа особей с отсроченным половым созреванием и пропускающих нерест.

Все выше изложенное позволяет утверждать, что воспроизводство обских сиговых рыб регулируется, в основном, естественными факторами. Из антропогенных факторов наиболее существенный промысел, тогда как загрязнение, производство горных работ и водопотребление в масштабах Нижней Оби оказывают второстепенное влияние, но локальное воздействие может быть существенным.

Высокий уровень воспроизводства сиговых рыб Нижней Оби в настоящее время, в основном, зависит от сохранения нетронутости

экосистем уральских нерестовых притоков и рационального ведения промысла, обеспечивающего естественную структуру нерестовых стад и пропуск необходимого числа производителей на нерестилища.

ВЫВОДЫ

1. У пеляди, чира, пыжьяна (полупроходные виды) Оби существуют единые популяции, у тугуна (туводный вид) пять популяций, приуроченных к отдельным уральским притокам (рр. Сосьва, Северная Сосьва, Сыня, Войкар, Сось).

2. В уральских притоках Нижней Оби большая часть нерестилищ сиговых рыб находится в благоприятном естественном состоянии. Чем выше по нерестовой реке расположены нерестилища, тем лучшие условия для выживания икры. Общая площадь потенциальных нерестилищ сиговых рыб в Нижней Оби составляет 16 км², максимальная абсолютная емкость которых 8 млн. производителей. Ежегодно эффективно используется около 30% площади нерестилищ. Перенаселенности производителей и икры не наблюдается.

3. Качество производителей полупроходных сиговых рыб определяется условиями нагула в течение двух лет, предшествующих размножению. Характер освоения нерестилищ для всех видов единый. Структура нерестовых стад обских сиговых рыб в настоящее время под влиянием промысла изменяется в сторону упрощения. Наблюдается значительное преобладание “пополнения” (80-90%) над “остатком”.

4. Несовпадение центров размножения и сроков массового нереста различных видов сиговых рыб препятствует гибридизации. Последовательность нереста видов регулируется температурой воды. Основные факторы, определяющие гибель икры, локальные заморы и выедание хищниками. Выживание икры может изменяться от 0 до 93%. Икра, вмороженная в лед, может нормально развиваться (температура льда 0°C).

5. На всех реках в районах нерестилищ у сиговых рыб динамика покатуной миграции и распределение личинок в потоке сходны, а в низовьях различны. Особенности пространственного распределения личинок по местам нагула определяются как гидрологическими условиями, так и поведенческой спецификой видов (подвижностью, реореакцией). Основные места нагула личинок занимают 20% акватории поймы Нижней Оби.

6. Появление высокочисленных поколений сиговых рыб возможно при уменьшении возраста полового созревания, увеличении численности рыб с повторным нерестом, преимущественном распределении производителей по верхним нерестилищам, благоприятных условиях перехода личинок на внешнее питание. От высокочисленных нерестовых стад в условиях нерестовых притоков, не подвержен-

ных заморам, всегда рождается многочисленное потомство, а в условиях заморных рек такая связь может нарушаться. Только у пеляди от малочисленных нерестовых стад не могут появиться высокочисленные поколения. Для нее характерны многолетние ритмы численности (“волны жизни”).

7. Видоспецифичность сиговых рыб отчетливо проявляется в сроках нерестового хода, распределении по нерестилищам, продолжительности эмбриогенеза, поведении личинок в период покатной миграции, распределении по местам нагула в масштабах всей поймы Оби и в отдельных пойменных водоемах, сроках нагула в сорах и протоках, что максимально снижает межвидовую конкуренцию.

8. Численность нерестовых стад в отдельных притоках изменяется по типу “флюктуирующих миграционных потоков”, определяющих дальнейшее выживание потомства. К основным факторам, регулирующим численность генераций сиговых рыб, относятся численность производителей и условия выживания икры. Условия выживания ранних личинок в период нагула корректируют численность генераций. Основной фактор, определяющий динамику численности пеляди и, отчасти, чира, продолжительность затопления соров. Из антропогенных факторов только промысел оказывает существенное влияние на воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Богданов В.Д. Особенности роста и развития молоди чира и тугуна р.Собь // Структура и функционирование биогеоценозов приобского севера. Свердловск, 1981. С.14-25.
2. Богданов В.Д. Структура чешуи молоди сиговых рыб р.Оби // Биологическая разнокачественность и рост некоторых видов сиговых и карповых рыб. Свердловск, 1981. С. 14-25.
3. Богданов В.Д., Добринская Л.А., Лугаськов А.В. и др. Экологическое изучение системы реки Маньи. Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. 65 с.
4. Богданов В.Д. Видовые особенности личинок сиговых рыб на стадиях вылупления // Вопр. ихтиологии. 1983. Т.23, вып.3. С.449-459.
5. Богданов В.Д. Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков Нижней Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск, 1983. С. 55-79.
7. Богданов В.Д., Добринская Л.А., Лугаськов А.В. и др., Аспекты изучения экосистемы реки Маньи. Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 70 с.
8. Богданов В.Д., Богданова Е.Н. Особенности ската личинок сиговых рыб в низовьях р.Северной Сосьвы // Морфологическая характеристика некоторых видов рыб Обь-Иртышского бассейна. Свердловск, 1984. С.11-28.
9. Богданов В.Д. Экологические аспекты размножения сиговых рыб в уральских притоках Нижней Оби // Экология. 1985. № 6. С.32-37.
10. Богданов В.Д. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. 60 с.
11. Богданов В.Д. Пространственное распределение личинок сиговых рыб по акватории Нижней Оби // Биология сиговых рыб. М., 1988. С. 178-191.
12. Богданов В.Д., Добринская Л.А. Воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби // Рыб. хоз-во. 1988. № 8, С.54-57.
13. Богданов В.Д. Сезонное изменение структуры населения молоди рыб в р.Соби (Нижняя Обь) // Экологическая обусловленность фенотипа рыб и их популяций. Свердловск, 1989. С.3-8.
14. Богданов В.Д., Следь Т.В. Экология тугуна бассейна Оби // Ресурсы животного мира Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. С.49-51.
15. Bogdanov V. Investigations of the early stages of whitefishes in Ural rivers // International symposium on Biology and Management of Coregonid fishes. Quebec, Canada, 1990. P.42.
16. Богданов В.Д. Рыбы Севера // Природа Тюменского Севера. Средне-Уральское издательство. Свердловск, 1991. С.104-114.

17. Богданов В.Д., Мельниченко С.М., Мельниченко И.П. Скат личинок сиговых рыб в районе нерестилищ на р.Манья: (бассейн Нижней Оби) // Вопр. ихтиологии. 1991. Т.31, вып.5. С.776-782.
18. Богданов В.Д., Богданова Е.Н. Распределение личинок сиговых рыб в р.Северной Сосьве // Современные проблемы сиговых рыб. Ч.II. Владивосток, 1991. С.185-198.
19. Богданов В.Д. Пространственная структура и выживаемость личинок сиговых рыб в пойменном водоеме // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск, 1992. С.27-46.
20. Богданов В.Д. Особенности пространственного распределения личинок тугуна *Coregonus tugin* бассейна реки Обь // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32, № 1. С.64-69.
21. Богданов В.Д., Мельниченко И.П. Промысловые рыбы низовьев р.Морды-Яхи // Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал. Екатеринбург, 1995. С.55-67.
22. Богданов В.Д., Богданова Е.Н. Обоснование искусственного воспроизводства чира и сига-пыжьяна р.Оби. Екатеринбург, 1995. 34 с. Деп. в ВИНТИ 18.04.95, 1059 - В95.
23. Bogdanov V.D., Bogdanova E.N. Behavior and distribution of whitefish larvae during migration period // VI International symposium on Biology and Management of Coregonid fishes. Konstanz, Germany, 1996. P.50.
24. Богданов В.Д. Рыбы // Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа. Екатеринбург, 1997. С.77-82.
25. Следь Т.В., Богданов В.Д. Распределение, миграции и численность молоди рыб в нижнем течении Северной Сосьвы // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск, 1983. С. 80-92.
26. Богданова Е.Н., Богданов В.Д. О питании личинок чира и тугуна в естественных условиях // Гидробиол. журн. 1984. Т. 20, вып. 1. С. 95-96.
27. Добринская Л.А., Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Лугаськов А.В. и др. Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы, Свердловск: УНЦ АН СССР, 1990. 256 с.

Подписано в печать 1.10.97. Формат 60/84/16. Усл. п. л. 2.0

Тираж 100 экз. Заказ № 5112

ТОО "ИРА УТК"

620151 г. Екатеринбург, ул. К. Либкнехта, 42