

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Факультет естественных наук
Кафедра химии окружающей среды

ИНСТИТУТ ВОДНЫХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ СО РАН

П. А. Попов

**РЫБЫ УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ РЕК СУБАРКТИКИ СИБИРИ:
УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ, СТРУКТУРА ИХТИОЦЕНОЗОВ,
ЭКОЛОГИЯ**

Учебное пособие

Новосибирск
2015

УДК 567.5(571.1/5)(075.8)
ББК Е693.32я73-1
П 580

Рецензент
д-р биол. наук, проф. М. Г. Сергеев

Издание подготовлено в рамках реализации *Программы развития государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Новосибирский государственный университет»* на 2009–2018 годы.

Попов, П. А.

П 580 Рыбы устьевых областей рек Субарктики Сибири: условия обитания, структура ихтиоценозов, экология: учеб. пособие / П. А. Попов; Новосибир. гос. ун-т. – Новосибирск : РИЦ НГУ, 2015. – 265 с.

ISBN 978-5-4437-0391-6

В первой главе пособия приводятся общепринятые определения понятий «устьевая область реки», «дельта реки», «эстуарий», «гидрофронт» «маргинальный фильтр» и дается их развернутая характеристика. В последующих главах приведена информация об условиях обитания, структуре ихтиоценозов и особенностях экологии пресноводных рыб устьевых областей рек Обь, Енисей и Лена. Автором на примере указанных рек показано, что в большинстве водоемов Субарктики Сибири в ихтиоценозах преобладают рыбы арктического пресноводного фаунистического комплекса. В заключительной части работы даны сведения о состоянии численности промысловых видов рыб, на основании чего сделан вывод о сравнительно невысокой продуктивности ихтиоценозов этих водоемов по сравнению с таковой более южных ландшафтно-географических зон Сибири. Прилагаемый к основному содержанию книги «Словарь терминов и понятий» облегчит ее чтение. Пособие предназначено для студентов университетов, специализирующихся в области биологии и экологии, научных сотрудников и специалистов в области экологии.

УДК 567.5(571.1/5)(075.8)
ББК Е693.32я73-1

ISBN 978-5-4437-0391-6

© Новосибирский государственный университет, 2015
© П. А. Попов, 2015

Оглавление

Введение.....	5
Глава 1. Устьевые области рек как среда обитания рыб.....	8
1.1. Устьевая область реки.....	8
1.2. Дельта реки	11
1.3. Эстуарий.....	14
1.4. Маргинальный фильтр.....	21
Глава 2. Условия обитания рыб в устьевой области Оби	28
2.1. Условия обитания рыб в Карском море	28
2.2. Условия обитания рыб в устьевой области Оби.....	37
Глава 3. Условия обитания рыб в устьевой области Енисея	80
3.1. Гидрология и гидрохимия	80
3.2. Гидробиология устьевой области Енисея	88
Глава 4. Условия обитания рыб в устьевой области Лены.....	92
4.1. Условия обитания рыб в море Лаптевых	92
4.2. Условия обитания рыб в нижнем течении Лены.....	94
4.3. Условия обитания рыб в дельте Лены.....	96
4.4. Гидробиологическая характеристика устьевой области Лены	108
Глава 5. Состав ихтиофауны устьевых областей Оби, Енисея, Лены	118
5.1. Рыбы Карского моря	118
5.2. Рыбы устьевой области Оби.....	118
5.3. Рыбы устьевой области Енисея.....	128
5.4. Рыбы моря Лаптевых	130
5.5. Рыбы устьевой области Лены	132
Глава 6. Экология промысловых рыб устьевых областей Оби, Енисея, Лены	134
6.1. Сибирский осетр – <i>Acipenser baeri</i> Brandt, 1869.....	134
6.2. Стерлядь – <i>Acipenser ruthenus</i> Linne, 1758.....	139
6.3. Арктический омуль – <i>Coregonus autumnalis</i> (Pallas, 1776)	142
6.4. Муксун – <i>Coregonus muksun</i> (Pallas, 1814).....	148

6.5. Нельма – <i>Stenodus leucichthys</i> (Güldenstädt, 1772).....	156
6.6. Сибирская ряпушка – <i>Coregonus sardinella</i> Valenciennes, 1848.....	162
6.7. Сиг-пыжьян – <i>Coregonus lavaretus pidschian</i> (Gmelin, 1788)	168
6.8. Чир – <i>Coregonus nasus</i> (Pallas, 1776).....	174
6.9. Пелядь – <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789).....	181
6.10. Обыкновенная щука – <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758.....	190
6.11. Налим – <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758).....	195
6.12. Речной окунь – <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758.....	202
Глава 7. Состояние численности рыб в устьевых областях рек Обь, Енисей, Лена	206
7.1. Бассейн Оби	206
7.2. Бассейн Енисея	209
7.3. Бассейн Лены.....	211
Заключение.....	215
Краткий словарь терминов и понятий	221
Список рекомендуемой литературы	247
Приложение	262

ВВЕДЕНИЕ

В моря Северного Ледовитого океана (СЛО) в пределах территории Сибири впадает множество малых и больших рек. Самыми крупными из них являются реки Обь, Енисей и Лена, которые формируют водосборные бассейны Западной, Средней и Восточной Сибири (рис. 1).



Рис. 1. Бассейны рек Обь, Енисей, Лена

Устьевые области этих рек играют важнейшую роль в глобальных процессах взаимодействия вод суши и океана, в круговороте вещества и энергии в гидросфере северного полушария Земли [Никаноров, Брызгалов, 1999; Никаноров, Хоружая, 2001; Никаноров и др., 2010, 2011]. В пределах устьевых областей этих рек аккумулируется большое количество влекаемых наносов, задерживаются и накапливаются растворенные в воде вещества, включая загрязняющие, химический состав вод трансформируется из речного (гидрокарбонатно-кальциевого) в морской (хлоридно-натриевый). Интервал солёности воды от 5 до 9 ‰ является биологическим барьером, который способны преодолеть лишь немногие гидробионты. Благодаря оби-

лию приносимых рекой биогенных веществ, повышенной турбулентности вод и особенностям солевого режима устьевые области рек являются одними из наиболее биопродуктивных районов на Земле [Никаноров, Брызгалов, 2010].

Вместе с тем экологическая роль устьевых областей Оби, Енисея и Лены, как и большинства сибирских рек, впадающих в СЛО, остается недостаточно, а по целому ряду вопросов – слабо изученной. Также следует отметить, что устьевые области названных рек расположены в пределах субарктической зоны Сибири. Особенности гидрологии и гидрохимии в водоемах этой географической зоны оказывают существенное влияние на формирование и функционирование гидробиоценозов, включая ихтиоценозы. Изучение этих процессов актуально как в теоретическом отношении, так и в связи с отрицательным воздействием на водные экосистемы Субарктики Сибири антропогенного фактора [Водные ресурсы России..., 2008; Кузин и др., 2010]. В частности, в бассейне Оби, Енисея и Лены негативное влияние на гидробионтов связано с зарегулированием рек плотинами ГЭС, повышенным, а на ряде участков и высоким содержанием в воде загрязняющих веществ [О состоянии и охране..., 2008], направленным и случайным вселением чужеродных для аборигенных ихтиоценозов видов рыб (леща, сазана, верховки, амурской формы серебряного карася, ротана, судака и др.). В результате интенсивного и плохо регулируемого вылова в Оби, Енисее и Лене и их притоках существенно снизилась численность наиболее ценных в промысловом отношении видов рыб: сибирского осетра, стерляди, арктического гольца, тайменя, ленка, рыб семейства сиговых. В перспективе негативное влияние антропогенного фактора на рыб эстуариев Оби, Енисея и Лены возможно в связи с начавшимся процессом разведки и добычи углеводородов, которыми шельф арктических морей исключительно богат и процесс освоения которых уже начался. Особенно велики запасы на шельфе морей Карского и Баренцева, но немалые запасы углеводородов имеются также и на шельфе морей Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского. Для минимизации вредных последствий процесса освоения этих запасов для окружающей среды и биоресурсов необходима организация экологического мониторинга водных экосистем Арктики [Кузнецов и др. 2011].

В настоящей работе обобщены сведения (в том числе из публикаций автора) по условиям обитания, структуре ихтиоценозов и экологии наиболее ценных в промысловом отношении видов рыб устьевых областей Оби, Енисея и Лены. В первой главе, предваряющей основное содержание книги, дана краткая характеристика понятий: «устьевая область реки», «дельта реки», «эстуарий», «маргинальный фильтр». Знания об этом необходимы для лучшего понимания тех физико-химических процессов, которые формируют на указанных участках реки среду обитания гидробионтов, включая рыб.

Латинские названия рыб приводятся в соответствии с Атласом пресноводных рыб России [2003] и с учетом других опубликованных сведений. Длина и масса тела рыб обозначены в тексте как «длина» и «масса», при этом для лососевых и сиговых приводится длина по Смитту (*ac*) в сантиметрах, для карповых и других рыб – абсолютная (*ae*) или промысловая (*ad*) – в сантиметрах (рис. 2); значения массы тела везде даны с учетом массы внутренних органов (*Q*) в граммах. При указании возраста рыб знак «+» обозначает, что рыбе нет полного числа лет, следующего за указанным. Например,

выражение «Рыба становится половозрелой в 2+» следует понимать как: «Рыба становится половозрелой на третьем году жизни».

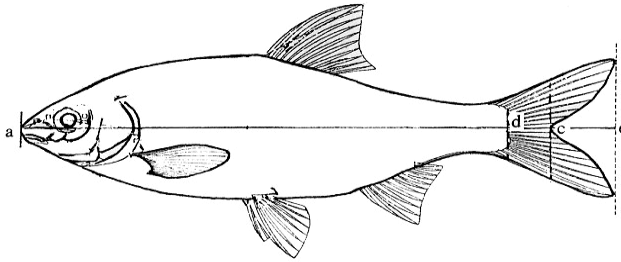


Рис. 2. Схема измерения рыбы: ae – абсолютная длина тела; ac – длина тела по Смитту; ad – промысловая длина тела

ГЛАВА 1. УСТЬЕВЫЕ ОБЛАСТИ РЕК КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ РЫБ

В этой главе приводятся общепринятые определения понятий «устьевая область реки», «дельта реки», «эстуарий», «гидрофронт» «маргинальный фильтр» и дается их развернутая характеристика.

1.1. Устьевая область реки

Слово «устье» означает в русском языке, по В. А. Далю, край отверстия, трубки, раструб, жерло и происходит от слов «уста» (рот человека). Устье реки – это место впадения реки в океан, море, озеро, водохранилище, другую крупную реку. Такая трактовка данного понятия широко используется как в отечественной, так и в зарубежной научной, учебной и справочной литературе. По В. Н. Михайлову [1997], устьевая область реки (устье реки) – это «особый географический объект, охватывающий район впадения реки в приемный водоем (океан, море, озеро), обладающий специфическим строением, ландшафтом и режимом и формирующийся под воздействием устьевых процессов: динамического взаимодействия и смешения вод реки и приемного водоема, отложения и переотложения речных и частично морских наносов, приводящих к образованию устьевого конуса выноса, а нередко и дельты». В качестве основных особенностей устьевой области реки как географического объекта В. Н. Михайлов [1997] называет следующие.

1. Устьевая область занимает часть нижнего течения реки (включая дельту, если она имеется) и часть прибрежной зоны приемного водоема (устьевое взморье). Весьма сложная и изменчивая гидрографическая сеть представлена в устьевой области совокупностью водотоков (река в пределах устьевого участка, рукава и протоки дельты, проливы, искусственные каналы и др.) и водоемов (дельтовые и придельтовые озера, болота, плавни, соленые марши, устьевые лиманы и лагуны, заливы-куты, открытая часть устьевого взморья и др.). На устьевом участке реки преобладает речной гидрологический режим, но на него активно влияет приемный водоем. На устьевом взморье доминиру-

ет гидрологический режим, свойственный приемному водоему, на который влияет река.

2. В устьевой области реки преобладают аккумулятивные формы рельефа, низкие, затопляемые водами реки, а иногда и приемного водоема, прибрежные пространства, сложенные взаимопроникающими толщами речных, морских и озерных отложений.

3. В пределах устьевой области реки обычно преобладают специфические почвы и растительный покров преимущественно болотной и луговой почв и водной или влаголюбивой растительностью. Ландшафт участков суши в пределах устьевой области реки часто резко отличается от ландшафта окружающей местности и аazonален, особенно в географических зонах с недостаточным увлажнением.

4. Почти все процессы, наблюдающиеся в пределах устьевых участков рек, неразрывно связаны с водой и поэтому могут быть названы в широком смысле гидролого-экологическими. Наиболее важными и определяющими устьевыми процессами являются динамика и смешение речных и морских вод: формы сопряжения уровней воды в реке и море, условия формирования подпора и спада на устьевом участке реки, закономерности распространения в реку приливов и нагонов, распределение и перераспределение стока воды между рукавами дельты, заполнение дельт водами половодья.

Устьевые области рек, впадающих в океаны, моря и крупные озера, весьма разнообразны и по строению, и по гидрологическому режиму. Связано это, во-первых, с морфологическими особенностями устьевом участка реки и устьевом взморья, во-вторых – с особенностями гидрологического режима устьевом участка реки (и самой реки) и устьевом взморья (и самого моря). Поэтому при типизации устьевых областей рек используют комплекс признаков, относящихся к строению и режиму обеих частей устьевой области реки – устьевом участку и устьевом взморью. По морфологическим признакам устьевые участки рек подразделяют на бездельтовые и дельтовые, а устьевые взморья – на открытые и полузакрытые (эстуарные).

Границы устьевой области реки выделяются по активному проявлению устьевых процессов. Речная (верхняя) граница устьевой области или ее вершина определяются либо по максимальной дальности распространения в реку колебаний уровня морских приливов и ветровых нагонов при меженном речном стоке (пример – устья Оби, Енисея), либо по месту, где начинается разветвление русла реки на дельтовые рукава, если колебания уровня воды морского происхождения сюда не доходят (пример – устье Лены). В первом случае между речной границей устьевой области и вершиной дельты находится придельтовый участок реки. Во втором случае речная граница устьевой области реки и вершина дельты совпадают.

Морская (нижняя) граница устьевой области реки или внешняя граница устьевом взморья выделяется по максимальной дальности распространения в море внешней (мористой) части зоны смешения речных и морских вод в поверхностном слое. Проводится эта граница условно по положению изогали-

ны, равной приблизительно 90 % солености воды сопредельной части моря при повышенном речном стоке, например, при расходах воды половодья 10 %-ной обеспеченности. Часть акватории приемного водоема, лежащая за пределами границ устьевого взморья, но все же подверженная заметному опресняющему влиянию речного стока, называется предустьевым пространством моря. Устьевой участок реки и устьевое взморье разделяются морским краем дельты, т. е. линией, огибающей дельту и прилегающие к ней острова, или устьевым створом в случае бездельтового устьевого участка. На устьевом участке также выделяют: приливный и нагонный участки, участок с обратными течениями и с осолоненными водами. Если приливы (или нагоны) распространяются выше вершины дельты, то длина устьевого участка реки совпадает с длиной приливного (или нагонного) участков. На устьевом взморье выделяют два района: 1) пресноводный (участок транзита речных вод) с соленостью воды до 1 ‰ (иногда до 2 ‰) и 2) районы смешения речных и морских вод (стоковых, стоково-ветровых, стоково-приливных, ветровых, приливных течений) [Михайлов, 1997].

Устьевая область реки может рассматриваться как «промежуточная» экосистема, функционирование которой определяется как внутренними специфическими устьевыми процессами, так и условиями на внешних границах системы (входах системы), т. е. речными факторами (прежде всего стоком воды, наносов, растворенных веществ, тепла) на верхней (речной) границе устьевой области и морскими факторами (прежде всего уровнем моря, течениями, волнением, соленостью воды) на нижней (морской) границе устьевой области.

Устье реки и прежде всего дельта – это система водотоков и водоемов, взаимосвязанных гидравлически и морфологически; любые естественные и особенно антропогенные изменения в этой системе (размыв, занесение, искусственное углубление, спрямление, перекрытие рукавов) передаются на всю систему, причем как поперек, в смежные системы водотоков, так и вниз и вверх по течению, вплоть до вершины дельты.

Экосистема устья реки, как и любая другая водная экосистема, состоит из абиотической и биотической блоков, причем их характеристики для устьевого участка реки (дельты) и устьевого взморья заметно отличаются. К числу основных гидролого-экологических характеристик абиотического блока устьевой экосистемы относятся: уровень воды, температура воды, скорости ветровых и стоковых течений, содержание растворенных и взвешенных веществ, свойства донных грунтов, расходы воды и наносов, морфометрические характеристики водотоков, площади заливания дельты. К основным характеристикам биотического блока экосистемы устья реки следует отнести видовой состав и степень таксономического и экологического разнообразия гидробионтов, уровень их развития (численность и биомасса), показатели продукции авто- и гетеротрофов и др. Единство устьевой экосистемы проявляется во взаимодействии ее абиотических и биотических компонентов. С одной стороны, биоценоз устьевой области реки в значительной степени за-

1.2. Дельта реки

висит от таких параметров водной среды, как температура и прозрачность воды, скорость течения водотока, химический состав воды (в том числе количество растворенных и взвешенных биогенов), концентрация кислорода и углекислого газа. А с другой стороны, микроорганизмы, растения и животные, входящие в состав биоценоза, оказывают существенное влияние на характер и величину проявления целого ряда абиотических характеристик устьевой области реки.

Характеризуя устья рек как особые природные объекты, необходимо отметить два важных аспекта их функциональной роли в глобальных процессах взаимодействия вод суши и океана, в воспроизводстве органического вещества. Во-первых, устьевые области рек выполняют роль природных барьеров (седиментационных, морфологических, геохимических и гидробиологических) между реками и морями. Здесь отлагается значительная часть приносимых реками наносов, задерживаются и накапливаются растворенные в воде вещества, включая загрязняющие; химический состав вод быстро трансформируется из речного (гидрокарбонатно-кальциевого) в морской (хлоридно-натриевый). Во-вторых, благодаря большому количеству приносимых рекой биогенных веществ, высокой степени турбулентности вод, хорошо прогреваемому мелководью, особенностям солевого режима и др. устьевые области рек являются одними из наиболее биопродуктивных районов на Земле [Михайлов, 1997].

1.2. Дельта реки

Термин «дельта» был применен впервые древнегреческим историком, географом и путешественником Геродотом к устью Нила приблизительно в 450 г. до н. э. Дельтой им была названа «аллювиальная суша более или менее треугольной формы, заключенная между расходящимися рукавами Нила и морем, напоминающая греческую букву Δ » (цит. по: Михайлов, 1997). Современный вид дельты Нила показан на рис. 3.

С геологической точки зрения дельта – это толща аллювиальных (осадочных) отложений в устье реки. А с точки зрения геоморфологии дельта – это аллювиальная равнина в устье реки. При гидрографическом подходе дельтой называют многорукавный участок реки в ее устье. При гидрографо-геоморфологическом подходе дельту рассматривают как низменность в устье реки, сложенную речными наносами и расчлененную сетью рукавов и протоков (близкий смысл в термин «дельта» вкладывал и Геродот).

Дельты, формирующиеся в местах впадения рек в океаны, моря и озера, занимают небольшую часть поверхности Земли. Площадь всех речных дельт мира чуть больше 3 % площади суши, а на долю дельтовых берегов приходится всего 9 % длины береговой линии океана. Однако благодаря своему географическому положению и богатым природным ресурсам дельты рек



Рис. 3. Современный вид дельты Нила. Снимок NASA

играют особую роль среди других географических объектов и имеют важнейшее экологическое и экономическое значение [Михайлов, 2001].

Гидрографическая сеть любой дельты – это совокупность водотоков и водоемов разного размера и генезиса. К числу естественных водотоков дельты относят рукава (основные транзитные артерии, связывающие реку с приемным водоемом), протоки (второстепенные водные артерии, соединяющие между собой разные рукава, рукава и внутридельтовые водоемы, сами водоемы), гирла (проливы между приморскими дельтовыми водоемами и морем) [Коротаяев, 1991; Михайлов, 2001].

Дельтовый район устьевой области является основным и наиболее специфическим для большинства рек. Он включает субаэральную (надводную) дельтовую равнину и субаквальную (подводную) часть дельты. Дельтовый район расположен перед акваторией устьевого взморья, состоящего из авандельты и морского склона дельтового конуса. Верхняя граница дельтового района, или вершина дельты, расположена на участке отделения от главного русла реки первого дельтового рукава, имеющего свою гидрографическую сеть и самостоятельно впадающего в приемный водоем. Рисунок гидрографической сети большинства дельт весьма разнообразен и зависит от множества причин. Прежде всего он имеет вид системы веерообразно расходящихся каналов, что характерно, например, для дельтового участка р. Яны (рис. 4).

Это в первую очередь относится к рекам, которые на начальной стадии формирования впадали на открытом морском берегу или в широкий залив и вершина дельты которых совпадает с резким, диффузным расширением речной долины. Такой тип дельты называют «дельтой выдвигения». Из сибирских арктических рек это дельта рек Оленек, Лена, Яна, Индигирка. Более сложной является структура гидрографической сети в дельтах рек, которые на всех этапах формирования дельтовой равнины впадали в узкие и длинные

1.2. Дельта реки



Рис. 4. Схема гидрографической сети дельтового участка реки Яны

заливы (риассы, лиманы, эстуарии, фиорды). Здесь создается весьма сложная сеть магистральных и поперечных водотоков. Такой тип дельты носит название «дельта выполнения». Из сибирских рек такой тип дельты характерен, в частности, для Оби и Енисея.

Главный созидающий фактор дельты – величина стока наносов реки. Чем она больше, тем больше при прочих равных условиях и объем аллювиального конуса выноса реки, и площадь дельты. Благоприятствуют образованию дельты также мелководность залива или прибрежной зоны моря, где формируется дельта, вертикальные движения земной коры с положительным знаком (тектоническое поднятие), понижение уровня приемного водоема.

Главный фактор, препятствующий образованию и развитию дельты, – разрушающее воздействие морского волнения. Образованию дельты препятствуют также большие глубины залива или прибрежной зоны моря, сильные приливные течения, тектоническое опускание или просадка грунта, повышение уровня приемного водоема. Дельта растет, если в устье реки складывается положительный баланс наносов [Михайлов, 2001].

Теоретически речная дельта должна иметь четкие геоморфологические границы и определенное географическое положение дельтовых фаций в контактной зоне континентального и шельфового седиментогенеза. Однако реки в процессе своего длительного существования многократно накапливали и перерабатывали аллювиальные отложения в зависимости от положения уровня приемного водоема. Следуя за колеблющимся уровнем океана, реки перемещали и свои дельты, плейстоценовые реликты которых находят в интервале отметок +10–50 м. В связи с этим при рассмотрении вопросов геоморфологии речных дельт следует учитывать исторический интервал времени, в течение которого происходило накопление толщи аллювия и формирование гидрографической сети дельты [Коротаев, 1991].

Важно отметить следующее: 1) дельта – природный комплекс, характеризующийся существенными особенностями рельефа, гидрографии, гидрологического режима, а также ландшафта и экологических условий. Определение дельты не может быть дано с узких позиций лишь какой-либо одной научной дисциплины; 2) процесс аккумуляции речных (и частично морских) наносов свойствен всем устьевым областям рек и ведет к формированию устьевого конуса выноса реки. Однако дельта формируется не всегда, а только на определенном этапе этого процесса; процесс дельтообразования свойствен лишь определенным (дельтовым) устьевым областям; 3) дельта – это лишь верхняя, в основном надводная (субаэральная), часть устьевого конуса выноса. В состав дельты нельзя включать ни сопредельную мелководную часть прибрежной зоны моря – устьевого взморья (иногда называемую «авандельтой»), ни всю толщу аллювиальных отложений, часто имеющих большой возраст и огромную мощность; 4) дельта – это часть (и форма) устьевого участка реки, а не устьевой области реки в целом [Коротаев, 1991].

1.3. Эстуарий

Термин «эстуарий» происходит от латинского слова *aestuarium*, что означает затопляемое устье реки, лагуна, лиман, залив. Это латинское понятие, в свою очередь, происходит от *aestus* – кипение, волнение, прилив или *aesiuo* – кипеть, бурлить. Термин «эстуарий», по-видимому, впервые стали применять римляне, видевшие бурное течение во время приливов в устьях рек Галлии и Британских островов [Михайлов, 1997].

В настоящее время термин «эстуарий» применяется в географии в нескольких значениях. Во-первых, как затопляемое морскими водами и расширяющееся к морю устье реки. Во-вторых, как воронкообразное устье, подверженное влиянию приливов. В-третьих, как полузакрытый, сообщающийся с морем прибрежный водоем, где речные воды смешиваются с морскими. В-четвертых, как любое устье реки (такое толкование широко распространено в американской и китайской литературе). В современной англоязычной научной литературе к эстуариям относят совершенно разные объекты: затопленные речные долины, лагуны, фиорды, приливные реки и даже дельты, приливные проливы между лагунами и морем, а также морские заливы некоторых типов. Наиболее часто упоминаемые в публикациях признаки эстуариев – это полузакрытый характер водоема в устье реки, смешение речных и морских вод, действие приливов. По мнению проф. В. Н. Михайлова [1997], для упрощения толкования термина «эстуарий» из перечисленных признаков необходимо оставить лишь первый – полузакрытый характер устьевого взморья при обязательном наличии втекающей реки. Условие смешения речных и

морских вод в этом случае выполняется автоматически. Приливы же не должны быть обязательным признаком эстуария в таком широком понимании этого термина. Важно отметить и то, что эстуарий – это не тип устьевой области, так как часть устья реки находится за пределами эстуария (в виде дельты и нижнего отрезка реки).

По совокупности характеристик эстуарии являются уникальными природными системами. Гидродинамика эстуарных зон складывается из таких активных факторов, как морское волнение, приливные колебания уровня и вызванные ими течения, речной сток, плотная стратификация вод, сгонные и нагонные ветровые течения, внутренние волны, действие силы Кориолиса. Действие этих факторов происходит в условиях мелководья, существенной изменчивости рельефа дна, что усиливает все гидродинамические процессы, а также, что примечательно с геохимической точки зрения, в условиях низких температур воды (в высоких широтах Земли). Взвешенный и влекомый речными водами материал активно осаждается на границе пресные – морские воды. Осаждение крупных (алевритовых и песчаных) зерен взвеси происходит главным образом в связи с резким снижением скорости несущего потока, что приводит к уменьшению вертикальной составляющей турбулентности и осаждению частиц. Для более мелких частиц пелитовой размерности, обладающих свойствами природных коллоидов, главное значение имеет процесс смешения пресной воды с морской – электролитом. Это приводит к коагуляции и массовому выпадению в осадок тонкой части взвеси.

Скорость осадконакопления в пределах акваторий эстуариев в среднем в 1000–10000 раз выше скорости осадконакопления в океане. Процесс быстрого (более 100 мм / 1000 лет против средних значений для морской пелагиали 1–3 мм / 1000 лет) и сверхбыстрого (более 1000 мм / 1000 лет) накопления осадочного вещества предложено называть лавинной седиментацией [Лисицын, 1980; 1988]. Изучение взвеси в реках и в океанах показало, что на границе река-море содержание взвеси падает от средних значений 460 мг/л для речных вод до 0.1–0.2 мг/л в среднем для океанских вод, т. е. здесь происходит скачкообразная разгрузка осадочного вещества со снижением его концентрации в тысячи раз. Наблюдениями в устьях рек бассейнов Черного, Каспийского, Балтийского, Белого и Баренцева морей, а также морей Дальнего востока было установлено, что в среднем около 90 % взвеси, поставляемой реками в моря, осаждается в зоне смешения вод и в пелагиаль не проникает. Наглядным количественным показателем активности (напряженности) седиментационных процессов в маргинальном фильтре служат величины потоков осадочного вещества. Например, для открытых частей Карского моря, находящихся за пределами Обь-Енисейского маргинального фильтра, летние значения потоков взвеси составляют в верхних слоях воды от 1 до 20 мг/м²/сут, а в маргинальном фильтре Оби – 1321, Енисея – 22156 мг/м²/сут. [Лисицын, Виноградов, 1994]. Таким образом, значения потоков осадочного вещества в маргинальных фильтрах в сотни и тысячи раз выше, чем за их пределами. По расчетам А. П. Лисицына [1977] и А. П. Лисицына с соавт. [1994], в пелаги-

аль Мирового океана проникает только 7 % от осадочного вещества, поставляемого реками, а 93 % осажается по периферии океана и не выходит за пределы небольших участков шельфа прилегающих к устьям рек.

Здесь же, в области смешения морских и пресных вод, существует и геохимический барьер. Устьевые области, занимающие менее 10 % поверхности океана и менее 0.5 % по объему, накапливают более 90 % осадочного вещества, металлов и солей, поступающих с суши. Здесь в течение одного года аккумулируется около 360 млн т взвешенного Сорг (из 392 млн т Сорг речного стока) и 80–90 млн т растворенного Сорг (около 40 % Сорг речного стока). Накопление больших количеств органического вещества в устьях рек в течение десятков и сотен миллионов лет привело к формированию здесь крупнейших месторождений нефти, газа и каменного угля. На область эстуариев приходится более 30 % первичной продукции Мирового океана [Лисицын, 1994]. В районе эстуариев наблюдается резкое увеличение лабильных форм тяжелых металлов (ТМ), поступивших сюда с речным стоком, и постепенное снижение их концентрации до фоновой по направлению в открытые части моря. В частности, такие данные получены при изучении распределения лабильных растворенных форм ТМ (Zn, Co, Cu, Pb) в Карском море и в эстуариях Оби и Енисея. Примечательно, что в водах Енисейской губы обнаружены более высокие концентрации лабильных форм указанных элементов, чем в Обской губе. Это связано с высоким содержанием фульво- и гуминовых кислот, выносимых в большом количестве в эстуарий Оби с водосбора реки, что приводит к связыванию значительной части ТМ в металлоорганические комплексы. Средние концентрации лабильных форм ТМ в поверхностных и, особенно, придонных водах эстуариев Оби и Енисея оказались заметно выше, чем в поверхностных водах дельты Лены и моря Лаптевых [Кравцов и др., 1994].

Одно из условий существования эстуариев – наличие границ относительно замкнутой акватории. Чаще всего эстуарии используют уже существующие долинообразные понижения в устьях речных систем. Нередко относительная замкнутость создается выступающими мысами, между которыми и образуются эстуарии. Наконец, эстуарии могут располагаться в ледниковых долинах – фиордах. Однако в большинстве случаев замкнутость акватории эстуария обеспечивается наличием у его внешнего края прибрежно-морских аккумулятивных форм, через проливы в которых осуществляется водообмен с открытым морем. Сравнительно реже замкнутость акватории эстуария определяется наличием порога глубин на внешнем взморье. Такие пороги глубин существуют в фиордах, но они могут отделять и относительно большие заливы. Так, залив Батабано на Кубе представляет собой эстуарий (внутришельфовую лагуну), поскольку на внешней части шельфа он отделен от открытого океана системой островов и мелководий коралловых рифов [Сафьянов, 1987].

Рельеф дна и берегов эстуариев, с одной стороны, представляет собой унаследованный рельеф суши (чаще всего) или морского дна, но, с другой стороны, он непрерывно формируется действием рельефообразующих процессов, специфичных для эстуариев. Среди них основную роль играют сток речных

наносов, действие временных водотоков или склоновых процессов. Другим источником поступления осадков в эстуарии, а вместе с тем и рельефообразующим процессом, является размыв берегов самого эстуария. Этот процесс характерен прежде всего для эстуариев и лагун больших размеров, где местные волнения способны производить существенную работу по размыву и транспорту наносов. При наличии достаточно широких проливов, соединяющих эстуарий с морем, значительную роль в формировании рельефа может играть и волнение моря, в особенности для тех берегов, которые открыты к направлениям штормовых волн [Сафьянов, 1987]. В эстуариях арктической зоны океана, наряду с поступлением обломочного материала со стоком рек, происходит значительное поступление материала ледникового происхождения в результате разгрузки морен. Однако наиболее общие черты рельефа эстуариев формируются при действии приливов и отливов, волн и речного стока. Из-за трансформации приливных волн на мелководье, а также действия процессов седиментации в пределах устьев большая часть терригенного материала улавливается в эстуариях, что определяет широкое развитие здесь аккумулятивных форм рельефа. В полосе квадратурного прилива развиты широкие поверхности приливных осушек, которые имеют малые уклоны и земноводный режим. При полусуточных приливах она дважды в сутки затопливается и дважды освобождается от воды. Такой режим приводит к формированию здесь специфического рельефа: наличия на поверхности осушки множества замкнутых западин и разветвленной сети мелких и крупных эрозионных промоин. Слияние мелких эрозионных промоин дает начало более крупным эрозионным формам – желобам стока приливных вод, которые врезаются в поверхность осушки на метр и более. В нижней части осушки формируются уже относительно постоянные каналы стока приливных вод, глубина вреза которых зависит от величины приливов и составляет несколько метров. Эти формы рельефа имеют дно ниже уровня сизигийного прилива и представляют собой своеобразные убежища для гидробионтов, не переносящих даже кратковременного осушения. В англоязычной литературе эти образования получили название «tidal creeks» – «приливные реки». Существенную роль в фиксации поверхностей осушек играет растительность, которая располагается прежде всего на относительно возвышенных участках. Растительность способствует закреплению прирусловых валов и ускоряет седиментацию в их пределах. Верхнюю часть приливных осушек, обычно освоенную растительностью, принято называть маршами или лайдами. Однако в англоязычной литературе солеными маршами называется практически вся поверхность осушек.

Поверхности осушек, лишенные растительного покрова, подвергаются большей эрозионной работе приливных вод. Если осушка находится в надводном состоянии, то к стоку приливных вод по гидрографической сети осушки добавляется и дождевой сток. В эстуариях арктической зоны и умеренных широт во время положительных температур прослеживается дополнительный сток по системе ложбин осушки при сезонном таянии снега или многолетнемерзлых пород.

Наряду с поверхностным стоком вод в формировании рельефа осушек большую роль играют замкнутые западины, не имеющие стока. Однако такие запа-

дины связаны друг с другом системой каналов грунтовых вод, располагающихся на глубине нескольких дециметров. Эта система каналов способствует расширению сети приливных желобов и образованию линейных западин, которые формируются при обрушении и оседании поверхности маршей над каналом стока грунтовых вод.

Рельефообразующие процессы служат регулирующим механизмом самых разнообразных процессов в эстуариях – от водообмена и связи с морем до биологических. Основное направление развития рельефа эстуариев – усложнение контура и обмеление. Усложнение контура проявляется не только в удлинении эстуария, но и в формировании разновысотных уровенных поверхностей – подводных и земноводных, а также элементов и форм рельефа, объединяющих эти уровни и обеспечивающих передачу веществ и энергии с одного уровня на другой.

Циркуляция вод в эстуариях играет важнейшую роль в перемещении биогенов (азот, фосфор, кремний, железо), растворенной и взвешенной органики, многих растительных и животных организмов.

В условиях относительной изоляции эстуария от моря на направление и интенсивность переноса воды на отдельных его участках влияют климатические условия и морфометрические характеристики эстуария – объем, глубина котловины, площадь акватории, сечение проливов, соединяющих его с морем. При плотностной стратификации вод в эстуариях направление движения растворов, взвесей и донных наносов, как и объектов живой природы, определяется не столько суммарным переносом, сколько распределением перемещения жидкости по горизонтам потоков. Дифференциацию переноса вод с различными свойствами по горизонтам потока следует считать важнейшей особенностью гидродинамики эстуариев [Сафьянов, 1987].

Движение вол в пределах эстуариев определяется как типично морскими, так и континентальными факторами. Среди морских факторов наиболее важны приливо-отливные течения и волнения. Из континентальных факторов – величина и режим речного стока. При взаимодействии морских и пресных вод на пространственно ограниченных акваториях формируются значительные градиенты солености и температур, которые сами по себе способны вызывать движения вод. Вторичные движения вод могут возникать и вследствие градиентов в содержании взвесей. В приливных эстуариях из всех движений воды наиболее заметны приливо-отливные течения. На эти течения накладывается непривливая, двухслойная циркуляция, возникающая вследствие пространственной неоднородности поля плотности. Соленая придонная вода во время приливов движется в сторону суши, на поверхности ее поток направлен к морю. Количество соленой воды, переносимой придонным и поверхностным течениями, уменьшается в сторону вершины эстуария. Горизонтальные движения дополняются вертикальными, направленными вверх в верхней части и вниз – в нижней части эстуария (рис. 5).

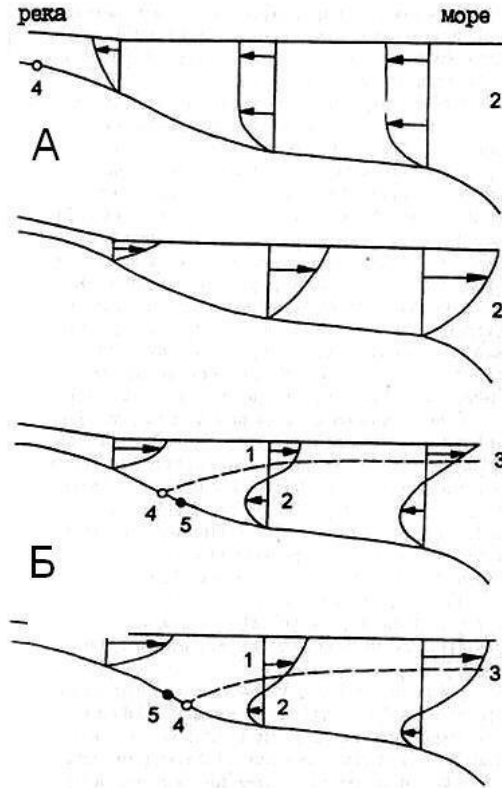


Рис. 5. Схема приливной циркуляции на устьевом участке реки в эстуарии с полным перемешиванием (А) и с сильной стратификацией (Б): А – фаза повышения уровня воды при приливе, Б – фаза понижения уровня воды при отливе; 1 – речная вода, 2 – морская вода, 3 – граница раздела речной и морской вод различной плотности, 4 – мгновенное положение «нулевой точки», 5 – результирующее (среднее) положение «нулевой точки». Стрелками показано направление течения. Рисунок взят из работы В. Н. Михайлова [1998]

Такая картина вертикальных движений воды подтверждается уменьшением ее солености в придонном течении по мере приближения к вершине эстуария, возобновлением здесь запасов питательных веществ и поступлением осадков внешнего взморья.

Интенсивность двухслойной циркуляции воды в эстуариях зависит в основном от величины речного стока. При малом речном стоке двухслойная циркуляция отсутствует. С увеличением стока она развивается, достигая максимальной интенсивности при некотором критическом значении. Дальнейшее увеличение речного стока приводит к возрастающему перено-

су воды к морю на всех глубинах, при этом верхняя граница распространения придонного потока, направленного к берегу, смещается в сторону моря. При сравнительно большом отношении объема речного стока к величине приливной призмы (объем приливных вод в границах эстуария) может возникать ярко выраженный эффект подъема вод – апвеллинг. В эстуариях апвеллинг проявляется в виде локальных областей понижений поверхностных температур в приустьевых частях проток в северной части эстуария. При этом максимальные градиенты температур на совершенно незначительном расстоянии достигают 3–7 °С. Столь же эффектно проявляется апвеллинг высокими значениями солёности поверхностных вод в окружении солоноватых вод. Эти концентрической формы солёные интрузии тяготеют, так же как и температурный эффект, к устьевым участкам проток. Градиенты солёности достигают здесь 33 ‰.

Эффективной формой переноса и обмена водных масс эстуария и связанных с ними разнообразных веществ (кислорода, взвесей, питательных веществ и т. п.) и свойств представляют собой вихревые движения вод в горизонтальной плоскости. Формы такого движения дополняются и видоизменяются планетарным вихрем – воздействием силы Кориолиса, которая вызывает отклонение движения жидкости от динамической оси потока вправо в северном полушарии и влево в южном полушарии. Еще один вид эстуарных течений вызывается действием живущих в них гидробионтов-фильтраторов, особенно ряда бентосных беспозвоночных животных.

Циркуляцией воды в эстуариях определяется не только движение водной массы, но и движение донных и взвешенных наносов. Сложное перемещение осадков включает как транспорт их от источников поступления, прежде всего из устьев рек, так и обратный перенос от моря к эстуарию. В верхнем этаже течения при существовании плотностной стратификации происходит устойчивое удаление взвесей из эстуария. Во время квадратурных приливов придонные скорости оказываются недостаточными для широкого вовлечения осадков во взвесь, и она образует устойчивый локализованный максимум мутности. При сизигийных приливах большие скорости создают высокую турбулентность и вовлекают во взвесь значительные объемы осадков, которые могут выноситься в море. Этот процесс хорошо виден из космоса (рис. 6).

Следует обратить внимание на тот факт, что в результате горизонтального, вертикального и вихревого движения воды формируется система удержания части осадков внутри эстуария, со стороны реки ограниченная пределом проникновения солёных вод, а со стороны моря – резким снижением транспортирующей способности речной воды вследствие уменьшения скорости ее движения. Вместе с растворенной органикой и минерально-органической взвесью в пределах эстуария удерживаются многие формы фито- и зоопланктона, микроорганизмов. Последние могут не выноситься из эстуария речными водами благодаря и тому, что прикрепляются к частицам циркулирующей в эстуарии взвеси.

1.4. Маргинальный фильтр

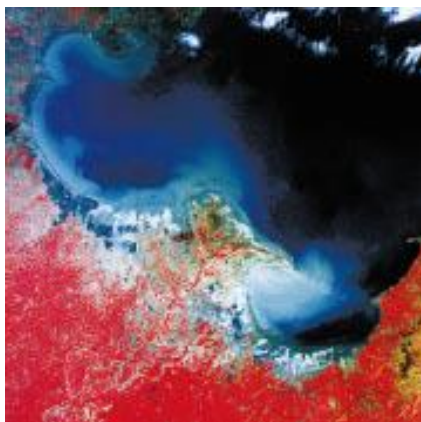


Рис. 6. Вынос взвешенного материала и осадков в Желтое море водами р. Хуанхе. Снимок NASA

1.4. Маргинальный фильтр

В результате взаимодействия речных и морских вод в эстуарии возникает сложная система химических и биологических процессов, которая носит название «маргинального фильтра». Принципиальная схема строения маргинального фильтра, выраженная для удобства восприятия через один параметр – соленость, показана на рис. 7.

Распределение солености в реальных эстуариях и дельтах сложнее, чем показано на схеме. Обычно в пределах зоны смешения речных и морских вод выделяют три главные части: пресноводную (соленость до 1 ‰), солоноватоводную (от 1 до 20–30 ‰) и соленую (более 30 ‰). Поверхностный слой пресных вод имеет толщину до 10–15 м, который в условиях спокойной погоды протягивается на десятки и сотни километров от устья реки, ниже его располагается клин соленых морских вод.

Главные процессы в маргинальном фильтре идут в солоноватоводной части эстуария, особенно в ее начале, в интервале солености 1–5 ‰. Здесь формируются участки, в пределах которых концентрация взвеси выше, чем в речных и морских водах. Это связано с процессами коагуляции и флокуляции, когда под влиянием электролита растворенная органика, железо, алюминий и ряд других элементов переходят из раствора во взвесь. При солености около 2 ‰ в эстуариях обычно возникает так называемая «иловая пробка» – участки с аномально высоким содержанием взвеси, когда коагуляция глинистых минералов совпадает в пространстве с флокуляцией органических кислот и железа. Мористее иловой пробки располагается «элемент-органическая пробка», где идет флокуляция органики и оксигидратов Fe (Al), захват при осаждении и сорбции из воды зна-

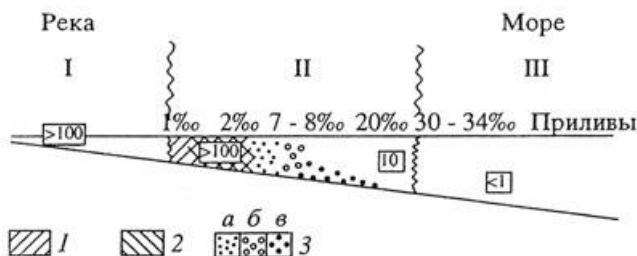


Рис. 7. Схема строения маргинального фильтра. Разрез через эстуарий:

I – пресные воды; II – солончатые воды; III – солёные воды. Области высоких концентраций абиогенных сорбентов и биогенного материала на границе река-море («пробки»): 1 – иловая (коагуляция глинистых материалов); 2 – органо-минеральная (флоккуляция растворенного органического вещества, оксигидратов Fe – область массового перехода из растворов во взвесь); 3 – биологическая (массовое развитие фитопланктона, переводящего растворы во взвесь (а) и организмов-фильтраторов зоопланктона (б); массовое развитие бентоса и макрофитов). Типичные концентрации взвеси (в мг/л) даны в рамках. Рисунок взят из работы А. П. Лисицына [1994]

чительного количества растворенных металлов, перевод их из раствора в донные осадки [Лисицын, 1994].

Развитие планктона на этом участке эстуария ослаблено в связи с тем, что высокие концентрации взвеси в воде затрудняют проникновение света и тормозят развитие фитопланктона. За пределами первых двух пробок (иловой и элемент-органической), по мере осаждения взвеси и просветления поверхностного слоя воды, начинается участок зоны смешения, где достаточно света, много биогенных элементов. Здесь возникает участок с максимальным развитием планктона – «биологическая пробка». Развитие солончатого фитопланктона обеспечивает питание зоопланктона. Расцвет жизни в этой части фильтра выявляется не только по высоким показателям биомассы планктона, но и бентоса [Лисицын, 1994]. Факторы, контролирующие работу биологической части маргинального фильтра, показаны на рис. 8.

В области маргинального фильтра (на границе река-море) установлены также следующие важные закономерности в изменении геохимического облика взвеси и растворов.

1. В речных водах главная форма существования химических элементов – взвешенная. Для большой группы элементов-гидролизатов она составляет 97–99,9 %. Только небольшая группа щелочных элементов мигрирует в речных водах в основном в форме растворов.

2. На границе река-море происходит коренное изменение структуры стока для большинства элементов. Основная часть их, находящихся во взвешенной форме, на 90–95 % выпадает в осадок в маргинальном фильтре. С этим веществом уходит из воды также и до 20–40 % растворенных форм элементов.

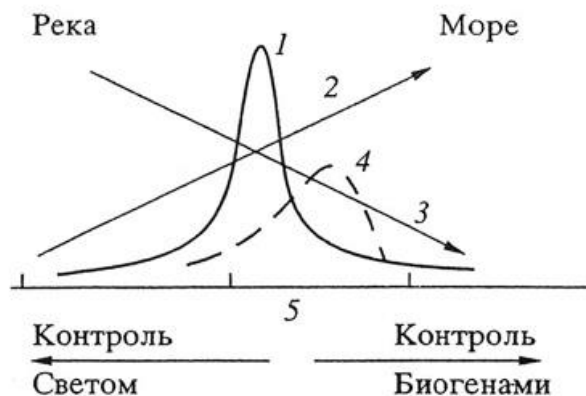


Рис. 8. Факторы, контролирующие работу биологической части маргинального фильтра (разрез через поверхностные слои эстуария): 1 – биомасса фитопланктона – показатель интенсивности биоассимиляции, перевода растворенных форм элементов во взвесь; 2 – облученность (контролируется высокими содержаниями взвеси); 3 – содержание биогенных элементов; 4 – биомасса зоопланктона – показатель интенсивности биофильтрации; 5 – рост расстояния от устья реки. Рисунок взят из работы А. П. Лисицына [1994]

Главную роль в этом играют процессы коагуляции и флокуляции, а также механическое подпруживание речных вод морскими. Под воздействием электролита – морской воды – происходит выпадение в виде флоккул также растворенного органического вещества и железа, возникают сильные сорбенты. Чаще всего это сорбенты смешанного, глинисто-железистого, состава с органическим веществом.

3. Для осаждения элементов из растворенной части главное значение имеет сродство этих элементов с главными сорбентами: органическими кислотами (гуминовые и фульвокислоты), а также с железом и глинистыми минералами.

4. В маргинальном фильтре большое значение имеют биологические процессы – биоассимиляция (извлечение элементов из растворов и концентрация их в тысячи раз для построения клеток и панцирей организмов) и биофильтрация. Количественной характеристикой процессов биоассимиляции являются первичная продукция и биомасса фитопланктона. Количественной характеристикой мощности биологической фильтрационной системы служит биомасса зоопланктона. Флоккулы-сорбенты захватывают из воды также и биогенные элементы, в результате образуются как бы питательные гранулы, на которых развивается в большом числе бактерии-гетеротрофы. Часто такие гранулы слипаются в крупные хлопья «морского снега», которые представляют большую пищевую ценность для многих солоноватоводных и морских организмов-фильтраторов. Деятельность организмов по переводу растворенных форм элементов во взвесь и далее в поток пеллетного материала и «морского снега» носит название биологического насоса. Известно, что весь объем Мирового океана профильтровывается живыми организмами с удалением тон-

кой взвеси за полгода, а объем вод верхнего 500-метрового слоя – за 18–20 суток [Биогеохимия океана, 1983]. Большая часть объема (101 тыс. км³) Карского моря, об эстуарных системах которого речь пойдет ниже, профильтровывается организмами в течение года 10–20 раз [Виноградов и др., 1994].

5. Совместная работа процессов механического осаждения взвеси, коагуляции под влиянием электролита, флокуляции растворенного органического вещества, а также работы бионасоса приводит к тому, что после прохождения маргинального фильтра происходит коренное изменение как количества, так и форм существования химических элементов: в речных водах преобладают взвешенные формы, в морских (за пределами фильтра) – растворенные [Гордеев, Лисицын, 1978].

6. Таким образом, в маргинальном фильтре сочетаются: 1) механическое выпадение взвеси с удалением элементов, заключенных в кристаллические решетки минералов; 2) сорбция из растворов на взвешенной органике и на флокулах органического вещества, возникших при смешении вод; 3) осаждение взвеси со свежесформованными оксигидратами железа; 4) биоассимиляция и биофильтрация. Все эти процессы избирательные, что приводит к разделению элементов в фильтре.

7. Большую роль играет маргинальный фильтр в процессе удаления из воды и перевода в донные осадки взвешенных в воде и растворенных загрязнений, в том числе тяжелых металлов и радионуклидов.

Быстрые процессы перемешивания речных и морских вод существуют в тех частях эстуариев и дельт, где сохраняется турбулентность, которая зависит от скорости течения реки. За пределами этой границы речные воды разливаются по поверхности более тяжелых морских вод и скорость их перемешивания резко снижается. На поверхности моря образуются линзы пресных вод. Это явление весьма характерно для Арктики, где такие линзы распространяются на большое расстояние от границ маргинального фильтра. Однако во время штормов происходит перемешивание поверхностного слоя с подлежащими, отрыв отдельных его частей и другие нарушения. Обычно границы основного участка маргинального фильтра не выходят за пределы шельфа, но иногда протягиваются и до глубин 1–2 км, захватывая верхнюю часть материкового склона.

Таким образом, маргинальные фильтры контролируют распределение и баланс химических элементов в океане: в конечном счете только около 5–7 % массы элементов, поставляемой реками с континентов, достигает открытого океана, а 93–95 % осажается по периферии маргинальных фильтров. Маргинальные фильтры поглощают также и часть элементов, приносимых из открытых частей океанов (из клина соленых вод). В результате время пребывания химических элементов в океане сокращается благодаря фильтрам на 1–4 порядка.

1.4. Маргинальный фильтр

Расположение маргинальных фильтров на шельфах делает их исключительно чувствительной системой, связанной с глобальными изменениями климата Земли. По этой причине во время позднекайнозойского оледенения они вызывали колебания уровня океана, смещения фильтра то ближе к континенту, то к верхней части континентального склона (при снижении уровня во время оледенений на 120–140 м). Сброс вещества фильтра в глубокие части океана, а не накопление его на шельфе мог иметь «курковый эффект». При повышении уровня океана на 1 м площадь шельфа возрастает приблизительно на 1 млн км², при понижении, соответственно, сокращается. При подъеме уровня коэффициент полезного действия работы фильтра возрастает, поскольку возрастает его площадь и расстояние от устьев рек до края материкового склона.

Следует отметить тот важный факт, что функционирование маргинальных фильтров эстуариев рек Арктики имеет ряд особенностей, связанных с малым количеством солнечной радиации, поступающей в эти широты, низкими температурами воды, наличием на протяжении большей части года ледяного и снежного покровов на поверхности моря и впадающих рек, «вечной» мерзлоты на водосборе. В зимний период (до 7 – 9 месяцев в году) резко снижается поступление в область эстуариев биогенов, растворенной и взвешенной органики, падает биологическая активность авто- и гетеротрофов, продуктивность гидробиоценозов в целом. Медленное разложение отмершей наземной растительности при низких температурах в условиях тундрового ландшафта приводит к снижению активности микроорганизмов, накоплению гумуса на поверхности почвы, к его смыву весной. Воды тундры имеют низкую минерализацию и близки по этому показателю к водам атмосферных осадков. Наиболее распространены в этих ландшафтах отрицательно заряженные коллоиды (гумусовые вещества, глинистые минералы, гель кремнекислоты, гидроксиды марганца) и гораздо реже встречаются положительно заряженные, среди которых особенно важны оксигидраты железа, в меньшей степени – алюминия [Лисицын, 1994].

Для водосборных бассейнов рек Арктики типичны исключительно низкие значения величин жидкого и твердого стока, что связано с малым поступлением атмосферных осадков, низкими температурами воздуха и широким распространением вечной мерзлоты. Так, в р. Обь ежегодный жидкий сток в устьевом створе (г. Салехард) составляет в среднем 530,5 км³, сток взвешенных наносов – около 16 млн т; для Енисея (створ у г. Игарка) эти показатели равняются 639 км³ и около 11 млн т, для Лены (створ у пос. Кюсюр) – 520 км³ и 18 млн т. Для сравнения: жидкий годовой сток р. Хуанхе («Желтая река») – 81030 км³, твердый сток – 1300 млн т.

Вторая особенность функционирования экосистем устьевых областей Арктической зоны – ярко выраженная неравномерность жидкого и твердого стока к устьям рек на протяжении года. Почти половину времени года (160–180 дней) низовья арктических рек покрыты льдом, когда твердый сток резко снижается.

Еще одна особенность функционирования маргинальных фильтров Арктики связана с тем, что при замерзании морской воды происходит отжим рассольной части, что приводит к образованию тяжелых соленых вод, которые стекают во внешние части шельфа по понижениям и, далее, распространяются по материковому склону в глубоководные части океана. По этим каналам происходит дальнейшее распространение части осадочного вещества маргинального фильтра в ледоставный период. Другая часть фильтра – поверхностная (пресная) – захватывается при образовании льдов и под влиянием течений и ветров уносится на значительные расстояния. Например, льды морей Лаптевых и Карского пересекают Арктику и попадают в северную часть Атлантики, где происходит их разгрузка от осадочного материала, в том числе от вещества маргинальных фильтров.

На рис. 9 показана схема работы маргинального фильтра Карского моря и основные источники его загрязнения.

1.4. Маргинальный фильтр

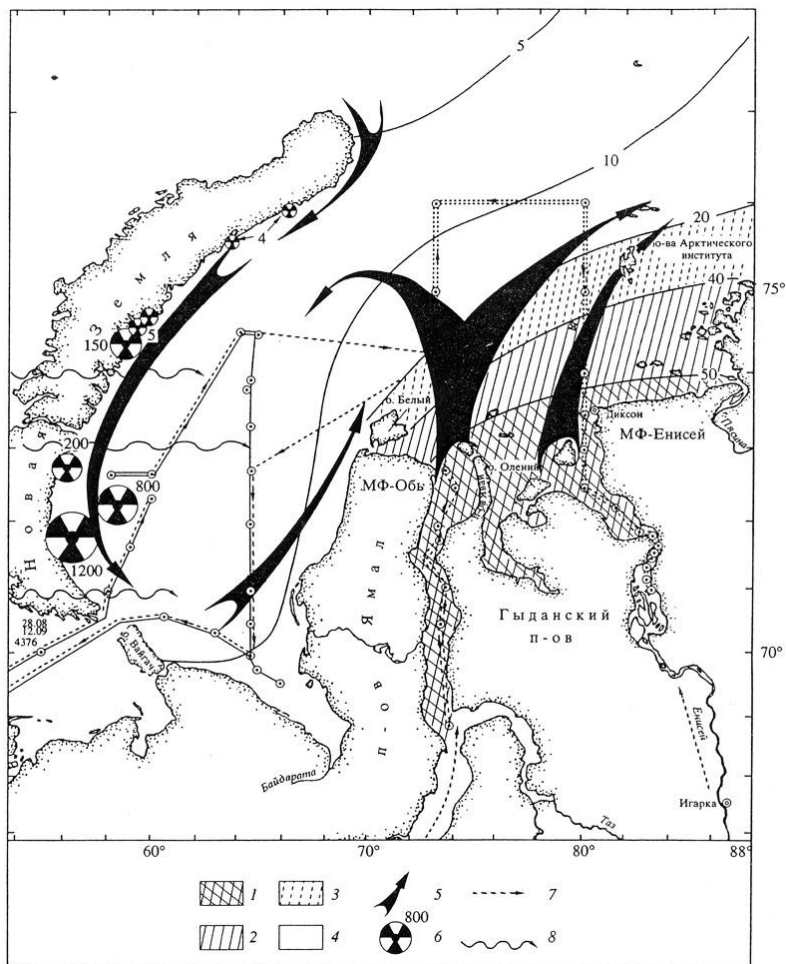


Рис. 9. Схема работы маргинального фильтра Карского моря и основные источники его загрязнения. Дальность распространения речных вод (в среднем по многолетнему распространению кремния в поверхностных водах, в мкг-моль Si/л): 1 – больше 50; 2 – от 40 до 50; 3 – от 20 до 40; 4 – менее 20; 5 – главные направления переноса морских и речных вод; 6 – крупнейшие районы захоронения твердых радиоактивных отходов и возможных загрязнений глубинных вод, цифры – активность; 7 – поступление растворенных и взвешенных нуклидов из рек; 8 – главные направления переноса аэрозольного материала ядерных взрывов на Новой Земле (средние летние направления ветров). Показан маршрут станции 49-го рейса НИС «Дмитрий Менделеев». Рисунок взят из работы А. П. Лисицына [1994]

ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ РЫБ В УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ ОБИ

Основное содержание этой главы соответствует ее названию. Однако в качестве первого раздела главы познакомимся с некоторыми характеристиками Карского моря, в водосборный бассейн которого входят, наряду с рядом небольших по протяженности рек Западной и Средней Сибири, реки Обь и Енисей.

2.1. Условия обитания рыб в Карском море

Карское море относится к типу материковых окраинных морей Северного Ледовитого океана и представляет собой подводную окраину Западно-сибирской равнины. Море расположено между побережьем материка, островами Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Северная Земля и вытянуто с юго-запада на северо-восток. Площадь Карского моря 883.4 тыс. км², объем вод 101 тыс. км³, наибольшая глубина 600 м, средняя 111 м. Около 90 % площади дна моря занимает шельф [Экология и биоресурсы Карского моря, 1989; Фауна беспозвоночных Карского..., 2003; Биология и океанография..., 2007].

Шельф Карского моря отделяется от Баренцева моря глубокой суббатиальной впадиной, имеющей глубину до 620 м. На севере, вдоль западного побережья Северной Земли, шельф прорезан также впадиной с глубинами до 450 м. По этим глубинным желобам с течениями в Карское море из промежуточного «теплого» слоя центральной части Арктического бассейна и из северо-западной части Баренцева моря проникают атлантические соленые и более теплые воды, несущие с собой качественно богатую фауну. С холодными глубинными водами с севера в море проникает абиссальная и бореальная фауна.

Карское море и особенно его южная часть подвергается опреснению многоводными реками, что способствует опреснению поверхностного слоя всего Арктического бассейна. Суммарный сток рек, крупнейшими из которых являются Енисей, Обь, Пясины, Нижняя Таймыра, составляет в среднем за год около 1350 км³, что соответствует слою воды толщиной 150 см относительно общей площади моря, в то время как по всему Северному Ледовитому океану слой стока составляет около 35 см [Иванов, 1976].

Мелководная прибрежная часть Карского моря существенно отличается от других районов моря и по режиму, и в гидробиологическом отношении. Для обширных, хорошо аэрируемых и более прогреваемых солоноватоводных предустьевых областей характерна разнообразная, высокоарктическая фауна, состоящая в основном из рыб и ракообразных. Значительное опреснение вод благоприятствует проникновению в южные районы моря и пресноводных форм жизни.

Карское море изобилует островами, сосредоточенными преимущественно в его северо-восточной части. Их общая площадь около 10 тыс. км². Все острова расположены в пределах материковой отмели и построены из структур континентального типа. Поверхность большинства островов, за исключением расположенных в южных районах моря, покрыта покровными ледниками. По периферии ледников располагаются, как правило, горные массивы, прорезанные троговыми долинами и небольшими фьордами. На островах развиты ландшафты зон тундры и арктических пустынь.

Значительные участки побережья Карского моря занимают губы, заливы и шхеры. Крупнейшие из них Байдарацкая и Обская губа, Енисейский, Пясинский и Таймырский заливы, глубоко в море вдаются полуострова Ямал и Гыданский. Для дельтовых районов характерны низкие берега с пологими балками. На шельфе моря выявлены продолжения долин Енисея и других крупных рек. Вблизи берегов обнаруживаются следы обширных ледниковых регрессий и межледниковых трансгрессий.

Среди грунтов в море преобладают илы и глинистый ил, занимающие ложе желобов и их склоны. Для прибрежных районов моря характерен песчаный ил, переходящий по мере продвижения к мелководным прибрежным и предустьевым областям в илисто-галечные отложения, иногда представленные только галькой или песком. В местах выходов коренных пород нередки скальные и каменистые грунты. Илистые грунты Карского моря имеют синюю, серую и коричневую окраску. На коричневых илах жизнь, как правило, развита слабо, однако ряд животных (иглокожие, некоторые моллюски и ракообразные) находят здесь благоприятные условия существования. В целом, разнообразный характер грунтов Карского моря позволяет поселяться на них самым различным жизненным формам зообентоса.

Карское море расположено в арктическом климатическом поясе, для которого характерны интенсивный приток солнечной радиации летом и полное ее отсутствие в период полярной ночи. С ноября по июнь море покрыто льдом. В летние месяцы на открытых от льда участках отмечаются туманы. Ветровые волнения в основном незначительные. Величина приливов в море не превышает 0,5–1,0 м.

Гидрохимические характеристики Карского моря определяются особенностями его гидрологического режима. Немалую роль в формировании гидрохимической структуры вод в море играют биологические процессы: фотосинтез летом, биохимическое окисление и микробиологическая деструкция органического вещества, как автохтонного, так и приносимого с речным стоком.

В холодный период года большое влияние на химический состав вод оказывает ледяной покров. Ледообразование приводит не только к общему изменению солености в поверхностном слое, но и к изменению соотношения между солями. В зимний период соленость поверхностных вод в зоне влияния речного стока может увеличиваться на 25 %. Значительна роль ледового покрова и в перераспределении минеральных и органических веществ между различными районами Карского моря. Интенсивная зимняя конвекция способствует распределению избыточных солей по всей толще вод, аэрации придонных горизонтов и выносу к поверхности биогенных элементов. Но прекращение инвазии кислорода из атмосферы с установлением ледового покрова, выравнивание вертикальных различий в содержании кислорода на фоне процессов биохимического окисления постепенно понижают насыщенность кислородом не только поверхностного слоя воды, но и толщи вод в целом. Несмотря на относительно высокие абсолютные концентрации кислорода (7–8.5 мг/л), в зимний период на большей части акватории моря наблюдается его устойчивый дефицит (10–15 %), достигающий к концу зимы в районах, подверженных влиянию речного стока, 40 %. В отличие от кислорода, содержание биогенных элементов в водах Карского моря в период ледообразования значительно возрастает за счет отсутствия фотосинтеза, приноса реками и атлантическими водами. Содержание фосфатов в поверхностных слоях моря составляет от 5 до 20 мкг/л, в придонных слоях – 20–40 мкг/л, увеличиваясь по направлению к эстуариям Оби и Енисея и к Новоземельским проливам [Биология и..., 2007].

С наступлением гидрологического лета характеристики гидрохимического режима Карского моря заметно изменяются. В частности, наименьшее содержание кислорода наблюдается летом в Обь-Енисейском прибрежном районе, где отмечается устойчивый дефицит кислорода до 2–5 %, что связано с низкой активностью фотосинтеза из-за повышенной мутности воды, массовой гибелью и разложением в районе «биологического фильтра» пресноводных форм фито- и зоопланктона, деструкцией растворенной и взвешенной органики. Осенью, при сокращении речного стока, область с низким содержанием кислорода в морских прибрежных водах значительно сокращается. В западной части Карского моря в этот период года насыщенность вод кислородом, как правило, превышает 100 %. В южных районах моря, где воды наиболее прогреты, концентрация кислорода составляет 7.2–8.0 мг/л (100 % насыщения). В северных районах, где наблюдается заток холодных поверхностных арктических вод и большие массивы тающих дрейфующих льдов, содержание кислорода достигает 8–9 мг/л (105–115 % насыщения).

Распределение биогенных элементов в поверхностных слоях воды Карского моря определяется главным образом теми же факторами, что и распределение кислорода – динамикой вод и гидробиологическими процессами. Наиболее богаты биогенами районы, подверженные влиянию материкового стока. Содержание кремния в Обь-Енисейском районе летом может достигать 1500 мкг/л. Изолиния кремния концентрацией 300 мкг/л, проходящая в сред-

нем по меридиану п-ов Ямал до 76° с. ш. и достигающая островов Северная Земля, как бы очерчивает диапазон распространения речных вод [Биология и..., 2007]. В северных и западных районах моря содержание кремния уменьшается до 100 мкг/л в результате смешения с поверхностными водами центральной части Арктического бассейна и Баренцева моря, бедными кремнием. Исключительно важная роль кремния в функционировании планктонных сообществ пелагиали моря следует хотя бы из того, что из 149 видов истинно планктонных форм водорослей, характерных для Карского моря, на долю диатомовых приходится более половины.

Распределение в верхнем слое моря фосфатов, подчиняясь общим для биогенов тенденциям и закономерностям, имеет и некоторые особенности. Так, в период вегетации их содержание в местах массового развития фитопланктона может понижаться на поверхности до аналитического нуля. Из-за слабого обмена с подстилающими слоями в условиях резкой вертикальной стратификации это обстоятельство в определенной степени сдерживает активность биопродукционных процессов. Повышенные концентрации фосфатов приурочены к зонам высокой гидродинамической активности, поднятиям рельефа дна и районам подтока более богатых минеральным фосфором вод из соседних водоемов. В целом же содержание фосфатов в поверхностных слоях воды моря в вегетационный период остается невысоким.

Нитраты, являющиеся высшей формой окисления азота и активно способствующие развитию фотосинтеза, присутствуют во всех районах поверхностной зоны Карского моря в значительном количестве – от 10 мкг/л в областях с наиболее прогретым поверхностным слоем до 25 мкг/л – на значительной части акваторий северного и западного районов моря [Широбоков, 1987]. Однако в отдельные годы содержание нитратов в фотическом слое может быстро уменьшаться до аналитического нуля.

Нитриты, являющиеся промежуточной формой окисления азота, содержатся в водах Карского моря в весьма малом количестве. Более значительные концентрации (до 2 мкг/л) этих соединений обнаруживаются только в районах Обь-Енисейского речного стока [Широбоков, 1987]. Поскольку содержание нитритного азота определяется в основном количеством распадающегося органического вещества, это свидетельствует о быстром протекании окислительных процессов в районе смешения морских и речных водных масс. Для большей же части акватории моря характерно почти полное отсутствие нитритов, что вызвано их активным поглощением в поверхностном слое при усиленном размножении и росте фитопланктона и быстрым окислением до нитратов в глубинных горизонтах. Некоторое увеличение нитритов отмечается в слое повышенной плотности («жидкое дно»), где происходит распад органического детрита.

Как и в других морях, в Карском море наблюдается вертикальная гидрохимическая стратификация. Ниже фотического слоя (0–30 м) в летний период резко изменяются практически все гидрохимические характеристики воды. В частности, водные массы промежуточного слоя формируются главным об-

разом непосредственно в море и в летний период в силу слабого вертикального обмена не подвергаются влиянию материкового стока и верхних горизонтов моря. Придонные слои водной массы глубоководных районов моря отличается в летний период наименьшей пространственно-временной изменчивостью гидрохимических условий. Здесь происходит активная регенерация и аккумуляция биогенных элементов, содержание которых может достигать 250 мкг/л нитратов и 30 мкг/л фосфатов. Потребление кислорода на биохимическое окисление опускающегося из верхних слоев органического вещества резко увеличивается, в результате чего его дефицит может составлять в придонных горизонтах 10–30 %.

Как отмечено выше, Карское море отличается сложной системой циркуляции водных масс и весьма сильным влиянием водных масс материкового стока и сопредельных вод океана. Это, в свою очередь, предопределяет значительную неоднородность условий обитания гидробионтов. В частности, в пелагиали моря по структуре и особенностям функционирования выделяют три сравнительно обособленных циклональных круговорота биологического сообщества, характерных для всех районов Арктики: от испытывающих воздействие со стороны Атлантики до типично полярных морских и распресненных.

По результатам исследований, проведенных летом 1999 г. на акватории Обь-Енисейского мелководья Карского моря, по составу и биомассе летнего фитопланктона выделено несколько районов [Фауна беспозвоночных..., 2003]. Первый район включает устьевую часть Обской губы и непосредственно прилежащую к ней область открытого шельфа Карского моря. Здесь биомасса одноклеточных водорослей достигала наибольших величин – 4–9 мг/л – в поверхностном слое и более 21 мг/л – в крайней южной точке, где была зарегистрирована минимальная соленость – 0.6 ‰. При этом более 90 % биомассы фитопланктона состояла из пресноводных и в меньшей степени солоноватоводных эстуарных видов. Высокие показатели видового разнообразия и развития фитопланктона отмечены во всей толще воды, лишь незначительно снижаясь ко дну. Водоросли типично морского происхождения в этом районе практически не встречались, и лишь на севере Обской губы были отмечены единичные представители отдела *Dinophyta*.

Граница распространения фитоценоза первого района условно принята по широте 73°30' с. ш. На станции отбора проб, расположенной на этой параллели восточнее устья Обской губы, отмечен уникальный комплекс микроводорослей, включающий виды как пресноводного, так и морского происхождения. В поверхностном слое оба эти комплекса образуют примерно равную биомассу, с глубиной доля пресноводных форм увеличивается, а в придонном горизонте они создают более 90 % биомассы альгоценоза.

В водах моря в районе севернее указанной широты летом 1999 г. доминировали микроводоросли морского происхождения. Фитоценоз был представлен типичным для арктических морей видовым комплексом фитопланктона с доминированием диатомовых, составлявших 80 % биомассы сообщества. Максимальные значения биомассы фитопланктона были приурочены в боль-

шей части проб к слою плотностного скачка; на более глубоких горизонтах концентрация водорослей резко снижалась. Примечательно, что практически во всех пробах, отобранных в этом районе моря, присутствовали единичные представители пресноводных форм фитопланктона, характерные для Обской губы. В придонном слое их доля была даже несколько выше, чем морских форм.

Третий район, резко отличавшийся от описанных выше по биологическим показателям, включал в себя устьевую часть Енисейского залива и близлежащие воды у побережья п-ова Таймыр. Здесь сообщество фитопланктона характеризовалось крайне низкими значениями биомассы – менее 0.05 мг/л. Лишь на нескольких южных станциях были зарегистрированы величины порядка 0.1–0.2 мг/л, образованные в основном пресноводными видами.

Исследования, проводившиеся авторами [Фауна беспозвоночных..., 2003] в 2000 г., охватывали более значительную по площади, по сравнению с 1999 г., акваторию, которая включала на юге устье р. Енисей, а на севере область, непосредственно примыкающую к ледовой кромке. Но в условиях сильного штормового перемешивания вод пробы фитопланктона были отобраны лишь на одной станции в Обской губе. Полученный материал оказался недостаточен для достоверного детального сравнительного анализа с результатами 1999 г. В целом же распределение качественных и количественных показателей развития планктонных фитоценозов в исследованном районе в 2000 г. отличалось от наблюдавшегося в 1999 г. В частности, общее количество зарегистрированных форм фитопланктона превышало наблюдавшееся в 1999 г. примерно в 1,5 раза, в основном за счет морских микроводорослей из отдела Dinophyta и представителей двух отделов пресноводного происхождения – зеленых и синезеленых водорослей. В устье Енисея, в Енисейском заливе и части близлежащих прибрежных вод был обнаружен фитоценоз, образованный почти исключительно пресноводными формами, среди которых основной вклад в биомассу вносили диатомовые *Melosira granulata* (как и в предыдущем году в Обской губе) и в меньшей степени *M. varians*, *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis*. Однако величины общей биомассы фитоценоза редко достигали 1–2 мг/л, и лишь на одной станции в нижнем слое воды были зарегистрированы значения более 4,5 мг/л (на глубине 17 м) и более 9,5 мг/л (на глубине 18 м). Границей распространения описанного пресноводного комплекса в этот период условно можно считать 75°00' с. ш. Станция 23, расположенная на 30' севернее, содержала в поверхностном слое типичный морской комплекс видов, и лишь в более глубоких слоях отмечались пресноводные формы. На станции 24, расположенной еще на 10' севернее, и в поверхностном, и в слое плотностного скачка были обнаружены исключительно морские виды, и только в придонном горизонте была отмечена эстуарная *Melosira granulata*. Примечательным является, по мнению авторов рассматриваемой работы, тот факт, что по мере удаления от устьевой части Енисейского залива пресноводные формы микроводорослей дольше встречались в более глубоких слоях воды, а морские формы, напротив, были обнаружены в поверхностном горизонте в заливе. Это явление может показаться стран-

ным, поскольку наибольшее распреснение водной толщи в результате речного стока происходит в верхних слоях, где должны преобладать пресноводные микроводоросли. Однако на самом деле проявляется эффект толерантности речного фитопланктона к широкому диапазону значений солености вод. Хорошо известен факт, что многие пресноводные формы водорослей могут адаптироваться к повышенной солености и достаточно долго активно вегетировать в таких условиях. Нередко и морские представители фитопланктона встречаются в сильно распресненных прибрежных участках. Но и в том и в другом случае «пришельцы» не играют ключевой роли в функционировании автохтонного фитоценоза, в первом случае – морского, во втором – пресноводного. Отсюда неизбежно следует более слабая конкурентоспособность такого рода «пришельцев». Наибольший диапазон толерантности характерен для диатомовых пресноводных, далее следуют динофлагелляты, затем синезеленые и зеленые водоросли. Пресноводный комплекс представлен в этом районе в основном стеногалинными таксонами, которые и оказываются в проигрыше, уступают в зонах смешения водной массы, особенно в поверхностном слое, морским видам.

Зоопланктон восточной части Карского моря и эстуариев Оби и Енисея изучался М. Е. Виноградовым с соавт. [Виноградов и др., 1994] во второй половине сентября 1993 г. в 49-м рейсе научно-исследовательского судна «Дмитрий Менделеев». Авторами было установлено, что мезопланктон открытой, удаленной от устьев рек, части моря крайне беден. Основной причиной этого является короткий вегетационный период (2–3.5 месяца) при отрицательной температуре воды, снижающей скорость развития как фито-, так и зоопланктона. В течение десяти ледовых месяцев в году развитие фитопланктона почти полностью приостанавливается. Лимитирующим фактором развития гидробионтов является также значительное опреснение реками поверхностного слоя морских вод подо льдом и вследствие этого формирование резко выраженного пикноклина, что тормозит аэрацию придонных слоев и всей толщи морской воды ниже галоклина. Сдерживающим фактором развития жизни в пелагиали моря является и тот факт, что большая часть выносимых речными водами биогенов и органики осаждается вблизи прибрежий, в зоне «маргинального фильтра», а в открытые районы моря проникает лишь их незначительная доля.

Вблизи эстуариев рек, впадающих в Карское море, и особенно в эстуариях Оби и Енисея большое количество выносимого органического вещества и биогенов приводит к массовому развитию гетеротрофных организмов планктона и бентоса. На этих участках при очень низкой биомассе и продукции фитопланктона основой питания морских планктонных животных служит детрит, о чем можно судить по большому количеству детритных пеллет в седиментационных ловушках к югу от гидрофронта Енисея и Оби [Виноградов и др., 1994]. Осенью 1993 г. солоноватоводный зоопланктон Обской губы был чрезвычайно богат количественно. В пресных водах Обской губы у входа в Тазовскую губу биомасса пресноводного планктона составляла 109 мг/м³.

Основную роль в планктоне этого пресноводного участка играли ветвистосые рачки (*Bosmina*, *Leptodora*) и циклопоиды, а также солоноватоводные каляноиды. Ниже по течению, но еще в пресноводной части Обской губы, биомасса планктона увеличивалась в среднем до 160 мг/м³. Но особенно высокая биомасса зоопланктона наблюдалась в зоне гидрохимического фронта (поверхностная соленость 13 ‰, придонная – 11,4 ‰, глубина слоя пикноклина 9 м) в солоноватых водах непосредственно при переходе к полностью пресным. Очевидно, здесь солоноватоводная фауна впервые получает возможность развития, в массе используя выносимый рекой детрит. В придонном слое (глубина 15 м) биомасса мезопланктона достигала 20.6 г/м³. Основную роль в нем играли ракообразные: *Mysis oculata* (8.3 г/м³ и 106 экз./м³), *Limnocalanus* (5.9 г/м³ и 4780 экз./м³) и *Senecella* (6.0 г/м³ и 5750 экз./м³). Такие показатели развития рачкового мезопланктона сравнимы, по мнению авторов исследования, с аналогичными данными в Перуанском апвеллинге в зоне гидрофронта на кромке шельфа, где в слое наибольшей концентрации биомасса *Euphausiacea* и *Calanus australis* достигает 27 г/м³.

В Енисейском заливе развитие пресноводного мезопланктона в июле-августе 1993 г. характеризовалось, по данным М. Е. Виноградова с соавт. [1994], более низкими показателями, чем в эстурии Оби – в среднем лишь около 100 мг/м³. Невысокая биомасса, в среднем 110–70 мг/м³, была отмечена в Енисейском заливе в это время и в отношении солоноватоводного комплекса мезопланктона, возможно, в связи с активным выеданием копепод гребневиками. В целом, биомасса мезопланктона в открытой части (пелагиали) Енисейского залива и тем более в водах устьевой зоны Енисея существенно меньше, чем в прилежащих морских районах. Не случайно основными районами летне-осеннего нагула рыб в заливе являются его прибрежные мелководные, наиболее продуктивные участки.

Зообентос прибрежных мелководий и эстуариев Карского моря находится под мощным влиянием стока Оби и Енисея. В результате многолетних исследований [Биология и океанография..., 2007] в южной части Карского моря отмечено около 511 таксонов донных беспозвоночных, из них в прибрежной части моря – свыше 391 таксонов разных систематических групп. Основное количество всех идентифицированных видов представлено многощетинковыми червями (полихетами) – 33 % от общего состава зообентоса, ракообразными – 30 % и моллюсками – 21 %. Число видов на станциях отбора проб колеблется от 22 до 137. Наиболее богаты видами зообентоса районы с песчано-илистыми донными осадками у мыса Белужий Нос, у о. Литке в Байдарской губе, на траверзе Обской губы, а также у о. Диксон. В этих участках зарегистрировано 106–137 видов. В Енисейском заливе и Обской губе, а также в их приустьевой части отмечено сильное обеднение бентофауны морского происхождения – 22–55 видов [Денисенко и др., 1999]. Биогеографическая структура донного населения исследованного района имеет более арктический характер, чем соседнее Баренцево море. Количество бореально-арктических видов здесь составляет около 80 %, среди них 16 % имеют ат-

лантическое происхождение и 7 % – тихоокеанское. Широко представлены (21 %) в районе исследования арктические виды, а бореальные встречаются только у западного побережья Байдарацкой губы, куда проникают атлантические воды из Баренцева моря. Доля этих видов в фауне не превышает 1,5 %. В устьевых участках Обской губы и Енисейского залива увеличивается количество арктических видов на фоне резкого сокращения бореально-арктических форм. При этом разнообразие арктических видов и Енисейском заливе гораздо выше (58 %), чем в Обской губе (30%) [Денисенко и др., 1999].

Общая численность донных беспозвоночных на разных станциях прибрежных мелководий и эстуариев Карского моря варьирует от 712 до 10 310 экз./м², а биомасса от 80 до 137 г/м². Отмечена тенденция снижения общей плотности поселения и биомассы зообентоса в опресненном районе Енисейского залива. Максимальные значения численности донных беспозвоночных зафиксированы у островов Шараповы Кошки, а биомассы – в районе пролива Югорский Шар [Денисенко и др., 1999].

Сообщество зообентоса с доминированием крупного двустворчатого моллюска *Astarte borealis* простирается от центральной части Байдарацкой губы вдоль побережья п-ова Ямал до северных районов Обь-Енисейского мелководья и приурочен к средним глубинам (20–80 м) и смешанным илисто-песчаным грунтам. В этом комплексе высокой численности достигают полихеты семейства Cirratulidae, двустворчатые моллюски *Thyasira gouldi* и несколько видов ракообразных. Разнообразие донных беспозвоночных в пределах этого комплекса очень богато (около 108 видов), их суммарная биомасса достигает 117 г/м², а плотность поселения – 1363 экз./м² [Денисенко и др., 1999].

На песчаных грунтах вдоль береговой линии западных побережий Байдарацкой губы, а также около побережий п-ова Ямал на малых глубинах расположено донное сообщество с доминированием по биомассе крупного двустворчатого моллюска *Serripes groenlandicus*. Отличительной чертой этого комплекса является богатство видов ракообразных, из которых по численности преобладают *Brachydiastylis resima*, *Dyastylis edwardsi*, *Dyopodus bispinis* и некоторые другие. Для данного сообщества характерны также высокие значения биомассы (104 г/м²), плотности поселения (2615 экз./м²) и видового разнообразия (96 видов).

В зоне пониженной солености в приустьевой части Обской губы, а также вдоль восточных берегов Байдарацкой губы на глинистых с песком и илом осадках на малых глубинах развивается комплекс видов с доминирующим по биомассе моллюском *Portlandia arctica*. Высокой плотности поселения в этом сообществе достигают двустворчатые моллюски *Yoldiella intermedia*, а также актинии *Serianthus Ploydii* и несколько видов полихет и ракообразных. Биомасса, плотность поселения и видовое богатство в этом комплексе имеют невысокие значения – 63 г/м², 777 экз./м² и 59 видов в среднем на одной

станции. На мягких илистых грунтах у восточного берега Енисейского залива и в приустьевой его части отмечено поселение с доминированием по биомассе полихеты *Maldane sarsi* и двустворчатого моллюска *Macoma calcarea*. Высокой численности здесь достигают полихеты *Nephtys minuta* и *Paraonis gracilis*, несколько видов ракообразных и амфиподы. Здесь встречено только 24 вида донных беспозвоночных с невысокой биомассой (14,6 г/м²) и численностью (365 экз./м²). В Обской губе и Енисейском заливе в зоне истинно солоноватых вод развивается эстуарное сообщество с доминированием полнхет *Merenzelleria arctica* и ракообразных *Pontoporeia affinis*. Для этих районов характерно минимальное число видов (около 6) и низкая биомасса (2–3 г/м²).

Высокая биомасса прибрежных районов Карского моря образована в основном крупными двустворчатыми моллюсками *Astarte borealia* и *Serripes groenlandicus*. Последний вид относится к перспективным для промысла беспозвоночным. На прибрежных мелководьях Байдарацкой губы отмечено поселение еще одного условно промыслового моллюска *Clinocardium culuatum*. Однако биомасса этого вида в южной части Карского моря не превышает 25 г/м². По-видимому, промысел этих беспозвоночных в условиях Карского моря нерентабелен из-за относительно невысокой биомассы и незначительных площадей их поселений, а также из-за сравнительно большой удаленности Карского моря от районов переработки и сбыта.

Таким образом, донная фауна южной части Карского моря в целом богата и разнообразна. Биомасса донных зооценозов многих прибрежных участков сопоставима с биомассой бентоса наиболее обильной юго-восточной части Баренцева моря. Однако относительно мелководный и опресненный юго-восточный район Баренцева моря гораздо богаче по видовому разнообразию и биомассе донного населения, чем в южной части Карского моря.

2.2. Условия обитания рыб в устьевой области Оби

2.2.1. Гидрография и гидрология устьевой области Оби

Река Обь является самой протяженной в России и второй (после Лены) – на территории Северной Азии. Река образуется на Алтае слиянием рек Бия и Катунь, на севере впадает в Карское море, образуя залив, который носит название Обская губа. Длина Оби от слияния Бии и Катунь до устья 3650 км, от истока Иртыша – 5410 км. Площадь водосборного бассейна Оби – 2990 тыс. км², среднегодовой сток воды в Карское море по створу у г. Салехарда – 530,5 км³, с колебаниями по годам от 404 до 662 км³. По сезонам сток распределяется следующим образом: зима – 8,4 %, весна – 14,6, лето – 56, осень – 21 %. Зимнее питание реки осуществляется в основном за счет грунтовых и болотных вод, бедных кислородом. Ежегодный тепловой сток Оби в среднем за период 1930–2000 гг. – 13700 кДж х н · 1012 [Западная Сибирь, 1963; Одрова, 1987; Магрицкий, 2009].

По гидрографии, условиям питания и формирования водного режима Обь делится на 3 участка: верхний – до устья Томи, средний – до устья Иртыша и нижний – до Обской губы. Верхний участок бассейна расположен в горах,

где берут начало реки Бия и Катунь и многие притоки Оби: Песчаная, Ануй, Чарыш, Алей, Чумыш, Иня. В верхнем течении Обь имеет хорошо разработанную долину с развитыми пойменными террасами. До устья Чарыша река течет в низких берегах, русло изобилует протоками, островами, перекатами. Далее, к Барнаулу, долина реки и пойма расширяются. От Барнаула до г. Камень-на-Оби долина широкая (5–10 км) и асимметричная с крутым левым склоном; пойма изрезана старицами, протоками и озерами. У г. Камень-на-Оби долина и пойма сужаются (соответственно до 3–5 км² и 1,5–2 км²), в русле встречаются участки с каменистыми выступами. В южной части г. Новосибирска река перегорожена плотиной, образовавшей Новосибирское водохранилище. Ниже Новосибирска долина реки значительно расширяется и к устью Томи достигает 20 км. Глубины Оби в межень на участке верхнего течения колеблются от 2 до 6 м, местами на перекатах падают до 0,6 м.

Ниже устья р. Томь и особенно устья р. Чулым Обь становится большой полноводной рекой и до слияния с Иртышом протекает в пределах таежной зоны. Долина Оби имеет на этом участке ширину до 30–50 км и более; обширная пойма (20–30 км) покрыта густой сетью проток. Глубины в межень колеблются от 4 до 8 м. Крупные притоки Оби на этом участке: Томь, Чулым, Кеть, Тым, Вах, Тромъеган, Лямин, Назым – справа, Шегарка, Чая, Парабель, Васюган, Бол. Юган, Бол. Салым, Иртыш – слева.

После впадения Иртыша, дающего 22 % годового стока Оби, река становится значительно полноводнее и поворачивает на север. Долина реки широкая (местами более 50 км), асимметричная, с пологим, большей частью невысоким, левым берегом и крутым обрывистым правым; сужается до 4–8 км в районе с. Перегребное и г. Салехарда. Обширная пойма, наиболее развитая в левобережье, изрезана рукавами, протоками, озерами, затопливается в половодье на ширину до 40–50 км. Участок от устья Иртыша до Обской губы длиной 1162 км носит название Нижняя Обь и характеризуется незначительным нарастанием площади водосбора. Ниже с. Перегребное Обь разделяется на два крупных рукава – восточный (Большая Обь) и западный (Малая Обь), образуя огромный остров длиной почти 450 км и шириной до 30–40 км. В свою очередь, от Малой Оби отделяется несколько судоходных и множество малых проток, образующих многочисленные острова, обычно затопляемые во время половодья. Основные притоки нижнего течения Оби: Казым, Полуй – справа, Северная Сосьва, Щучья – слева [Лёзин, 1999].

На всем протяжении Обь представляет собой типичную равнинную реку с малыми уклонами. Общее падение ее от места слияния Бии и Катунь до устья составляет около 160 м, или 4,4 см на 1 км. С приближением к устью величина падения уменьшается и на Нижней Оби составляет лишь 18 м, или всего 1,5 см на 1 км. Бассейн Оби асимметричен: его левобережная часть составляет 2/3 всей площади. Эта асимметрия появляется после впадения Иртыша, площадь бассейна которого составляет 55 % площади бассейна Оби.

Термический режим р. Оби в пределах ее нижнего участка характеризуется постепенным понижением температуры воды вниз по течению: от 15,7 °С в среднем за период с июня по сентябрь у пос. Белогорье до 15,4 °С у пгт. Октябрьское и до 14,0 °С на границе автономных округов. Это связано как с направлением течения Нижней Оби с юга на север, так и с температурой воды ее притоков.

На участке от с. Белогорье и до пгт. Октябрьское вода Оби заметно теплеет водами Иртыша, особенно хорошо это выражено в мае и июне. Переход температуры воды через 0,2 °С весной происходит на участке от г. Нижневартовск до устья Иртыша в среднем 12 мая, у пос. Белогорье – 8 мая, у пгт. Октябрьское – 11 мая, на границе округов – 16–17 мая. Осенью переход температуры через 0,2 °С носит обратный характер: 27 октября – от границы с Ямало-Ненецким округом до пгт. Октябрьское и 30 октября – у пос. Белогорье.

Средняя температура воды в Оби в июне изменяется по годам от 11,1 до 19,8 °С (средняя 13,9) – у г. Сургута, от 11,6 до 17,4 (средняя 14,7) – у пос. Белогорье и от 10,1 до 15,3 (средняя 13,0) – у пгт. Октябрьское; июля – соответственно от 16,8 до 22,9 (средняя 19,8), от 17,1 до 22,4 (средняя 20,0) и от 16,5 до 21,4 (средняя 19,3); августа – соответственно от 14,8 до 19,8 (средняя 17,6), от 15,5 до 21,3 (средняя 17,3) и от 14,9 до 20,9 (средняя 17,6), сентября – соответственно от 8,4 до 14,2 (средняя 11,4), от 7,7 до 16,4 (средняя 10,8) и от 9,0 до 15,1 (средняя 11,5) °С.

Ледостав на реке устанавливается во второй половине октября – ноябре: на Средней Оби – в среднем в середине первой декады ноября, а на Нижней Оби это происходит по длине реки в следующей последовательности: на границе с Ямало-Ненецким округом – 4 ноября, у пос. Октябрьское – 8 ноября, у с. Белогорье – 12 ноября (везде с отклонениями по годам в ту или иную сторону в пределах двух недель).

Толщина льда на реке нарастает наиболее интенсивно в первые дни и недели после установления ледостава, в среднем на 1–3 см в сутки, после чего нарастание льда замедляется. К концу ноября толщина льда составляет на ханты-мансийском участке Оби, вплоть до с. Перегребное, в среднем 30 см (в очень холодные зимы – до 55–65 см), в конце декабря – 50–55 см (в некоторые годы – до 80–85 см). Далее вниз по течению толщина льда постепенно увеличивается. Наибольшая толщина льда отмечена в пределах Ханты-Мансийского округа в конце марта – первой половине апреля – в среднем 80–85 см.

Средняя продолжительность ледостава на отрезке Оби от г. Нижневартовск до устья Иртыша около 190 суток, наибольшая – 215, наименьшая – 155 суток. Ниже впадения Иртыша эта характеристика имеет зональный характер, возрастая в среднем за многолетие от 176 дней (с 12 ноября до 7 мая) у с. Белогорье до 187 дней (с 8 ноября до 14 мая) у пгт. Октябрьское и до 197 дней (с 4 ноября до 20 мая) на границе с Ямало-Ненецким округом. Наибольшая продолжительность ледостава изменяется в этом направлении от

205 дней – у Белогорья до 211 дней – у пгт Октябрьское и до 222 дней – на границе округов, наименьшая – соответственно от 152 до 164 и до 174 дней.

Устьевая область Оби относится к эстуарно-дельтовому типу и состоит из устьевого участка реки и устьевого взморья – Обь-Тазовской губы и прилегающей части Карского моря (рис. 10). В пределах устьевой области реки выделяют придельтовый и дельтовый участки. В придельтовый участок входит отрезок реки от вершины устьевой области до начала дельты – места отделения от главного русла Оби двух крупных водотоков, непосредственно впадающих в Обскую губу, – Хаманельской и Надымской Оби. Несмотря на то что нагонные явления в р. Оби наблюдаются в виде подпора уровней вплоть до места слияния Малой Оби и основного русла (351 км от морского края дельты), в качестве речной границы устьевой области принят замыкающий створ Оби у г. Салехарда (287 км от морского края дельты). В свою очередь, придельтовый участок подразделяют на три части: от устья Малой Оби до г. Салехарда, от г. Салехарда до мыса Салемал и от мыса Салемал до мыса Ям-Сале. На первом участке долина Оби имеет корытообразный профиль и ширину по дну 20–25 км. Главное русло здесь прижато к левому коренному берегу, по обоим берегам развита пойма высотой 3–6 м и шириной 20 км. Пойма изрезана многочисленными протоками, покрыта травяно-кустарниковым покровом, реже низкорослым лесом, в период половодья обычно заливается. Главное русло Оби на этом участке слабо меандрирует, формируя острова длиной 5–7 км.

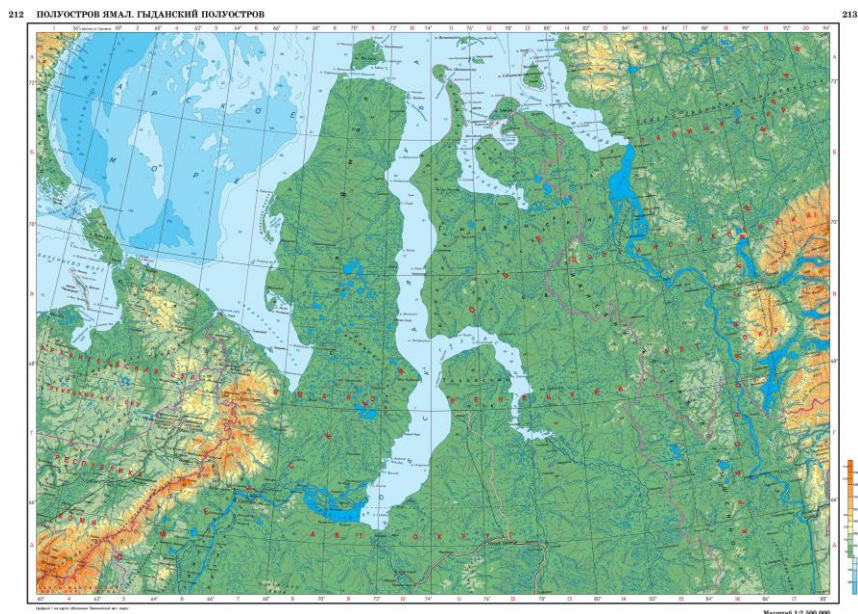


Рис. 10. Устьевые области Оби и Енисея

2.2. Условия обитания рыб в устьевой области Оби

Следует отметить, что важную роль в жизни рыб играет не только придельтовый участок реки и дельта, но и вышерасположенные участки Нижней Оби, в частности, так называемое Верхнее Двубье – участок реки между параллелями $60^{\circ}57'$ и $62^{\circ}27'$ с. ш. Начинаясь немного ниже устья Иртыша, Двубье тянется широкой полосой (до 20–40 км) более чем на 200 км вниз по течению Оби (рис. 11). Обширная пойма Оби разбита на этом участке на ряд рукавов-протоков. Протоки разного порядка прорезают пойму во всех направлениях, разделяя ее на различной величины острова. Окраинные части пойменных массивов и островов обычно приподняты и расчленены, внутренние понижены и выровнены. Характерным элементом рельефа для центральной поймы являются соровые понижения. Они имеют большую протяженность (2–3, иногда 4–5 км), сильно выположены и располагаются над меженным уровнем реки на высоте от 4 до 4,5 м, занимая самые низкие участки поймы. Ежегодное длительное весенне-летнее затопление способствует слабому развитию здесь почв и травяного покрова. Различные элементы рельефа поймы заливаются в половодье на разные сроки. Наиболее высокие участки поймы покрываются полыми водами в среднем на 20 дней. Пониженные элементы рельефа поймы испытывают длительное затопление – до 90 дней [Роднянская, 1973, Николаев, 2012]. Полностью пойма Нижней Оби заливается в 55,4 % лет [Максимов, Николаев, 1963].

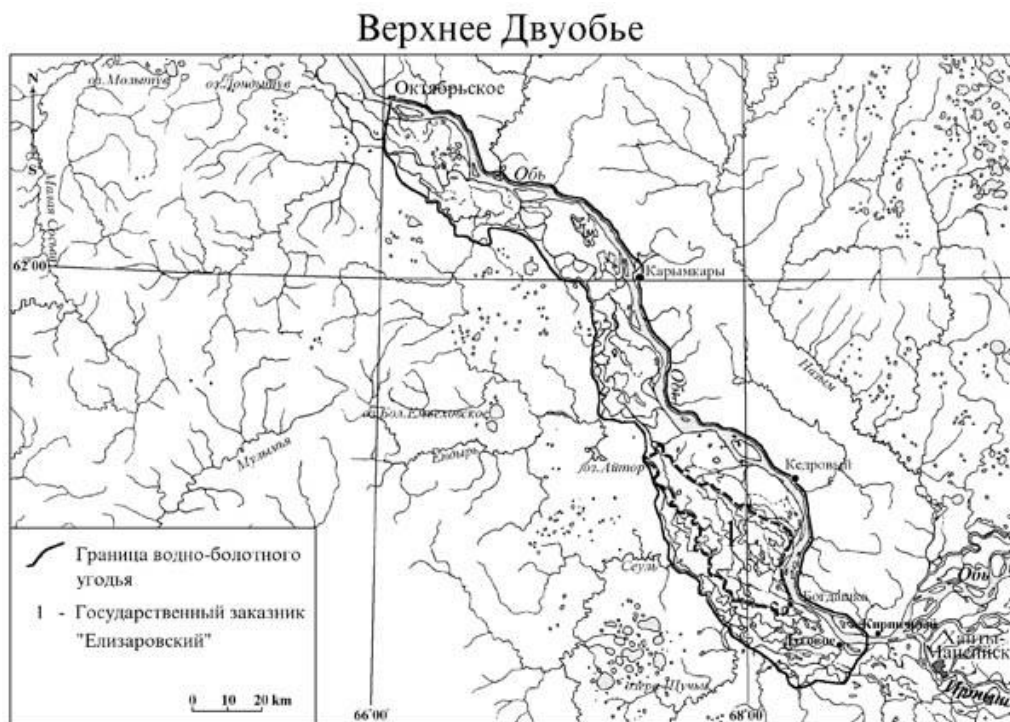


Рис. 11. Район Верхнего Двубья Нижней Оби

Второй участок Нижней Оби с хорошо развитой системой рукавов и придаточных водоемов простирается от 640 с. ш. до г. Салехарда. Протяженность реки на этом участке около 400 км. Здесь пойма носит проточно-островной характер. Соровые понижения, высота которых над уровнем средней многолетней межени Оби составляет 2–3,5 м, заливаются весной на 80–100 дней. Пойма среднего уровня занимает высоты 3,5–5 м над меженью и заливается на 70–75 дней. Пойма высокого уровня занимает прирусловые валы по берегам больших протоков, а также вершины и верхние части склонов высоких грив. Средняя высота ее над меженным уровнем превышает 5 м. Почти ежегодно она заливается на 25–40 дней [Экология Ханты-Мансийского..., 1997].

В мелководных и сравнительно хорошо прогреваемых водоемах пойменной системы Нижней Оби происходит активный весенне-летний нагул практически всех видов рыб этого участка реки и размножение рыб семейства карповых, окуневых (обыкновенный окунь, судак), щуки и ряда других весеннерестящихся. Здесь же происходит нагул полупроходных рыб (осетра и сиговых) во время их подъема в Обь и ее притоки на нерест. Пойменная система Нижней Оби и дельты является наиболее рыбопродуктивной в пределах всего бассейна реки [Иоганзен, 1963].

При впадении в Обскую губу Обь образует мелководную дельту, в пределах которой асимметричность долины Оби сохраняется, но ее ширина постепенно увеличивается к морскому краю дельты, достигая у мыса Ям-Сале 60 км. Собственно дельта Оби начинается делением главного русла реки на три магистральных рукава: левый – Хаманельская Обь, правый – Надымская Обь и центральный – Худобинская Обь, которые связаны друг с другом многочисленными протоками. Надымская Обь имеет множество песчаных отмелей с глубинами до 2 м, именуемых «салмами». Салмы являются важной составной частью нагульных площадей для большинства сиговых рыб, как молоди, так и половозрелых особей (как с отсроченным половым созреванием, так и пропускающих в текущем году и нерестящихся в текущем году). На салмы скатываются на нагул рыбы и из обсыхающей по мере спада половодья поймы притоков южной и средней частей Обской губы.

Характерной составной частью дельты Оби являются многочисленные острова, которые сосредоточены главным образом в северной части дельты и разделены серией неглубоких рукавов и протоков. Всего в дельте насчитывается свыше 70 островов площадью от 0,6 до 169 км². Общая площадь дельты Оби – 3250 км², из которых 40 % приходится на острова. Длина морского края дельты – 58 км [Никаноров, Брызгалов, 2010].

Обская губа является продолжением дельты. Она представляет собой вытянутый в меридиональном направлении эстуарий длиной 750 км, шириной 30–75 км, площадью 55,5 тыс. км², с объемом воды 445 км³. Обская губа, особенно в ее южной части, – сравнительно мелководный водоем с глубинами 3–6 м. Тазовская губа соединяется с Обской в центральной части восточного побережья и является, по сути, восточной частью Обской губы, поэтому в некоторых работах обе губы рассматривают как единую водную си-

стему – Обь-Тазовская устьевая область [Михайлов, 1997; Никаноров, Брызгалов, 2010].

Исходя из больших размеров, особенностей гидрологического и гидрохимического режимов, акватории Обской и Тазовской губ принято условно делить на три части: южную, среднюю и северную. Южная часть Обской губы простирается от бара р. Оби, расположенного между мысами Сандиба и Ямсале, до створа мыс Круглый – мыс Каменный. Далее на север до створа устье р. Тамбей – мыс Таран простирается средняя часть, затем, до выхода в Карское море, – северная часть губы. К южному участку Тазовской губы относится акватория от устья р. Таз до мыса Находка, к среднему – от мыса Находка до мыса Поворотный, к северному – от мыса Находка до слияния с Обской губой.

Южная часть Обской губы и значительная часть Тазовской находятся под влиянием стокового течения р. Оби. Компенсационное воздействие морских приливов прослеживается вплоть до бухты Новый Порт. Несколько изменяют направление стокового течения в Обской губе и воды, привносимые из Тазовской губы. На участке слияния губ и ниже, вплоть до створа пос. Яптик-Сале – пос. Напалково, это течение приобретает северо-западное направление, вступая во взаимодействие с компенсационным течением у западного берега.

Речной сток и взаимодействие пресных вод с солеными водами Карского моря существенно влияют на многие физико-химические характеристики Обской губы. Зимние воды Оби, характеризующиеся большим дефицитом кислорода, распространяются в губе до мыса Каменного. Соленость вод в северной части губы может возрастать от лета к зиме с 15 до 20 ‰. Весной, с началом поступления вод паводка и взломом льда, воды губы обогащаются кислородом. Речные воды почти полностью заполняют южную часть Обской губы, причем их температура одинакова от поверхности до дна. В средней части Обской губы пресные, сравнительно теплые воды вступают в контакт с холодными и солеными водами. Разность плотности речных и морских вод определяет вынос речных вод в поверхностных слоях и заток морских вод – в придонных. Таким образом формируется вертикальная стратификация температуры и солености. В августе, сентябре и октябре вода в средней части Обской губы практически пресная, исключая придонные слои. Соленость и температура воды в средней и северной частях Обской губы в значительной мере зависят от ветров: при нагонных ветрах температура воды понижается, а соленость возрастает, при сгонных ветрах наблюдается обратная картина – повышается температура и понижается соленость. В южной части Обской губы воды остаются пресными независимо от направления ветра.

В целом, характерным для Обской губы является сравнительно высокая динамичность распространения соленых морских вод. Гидробионты, обитающие в таких условиях, должны обладать широким диапазоном толерантности к этому фактору. В Тазовскую губу морские воды не проникают,

а небольшие глубины определяют однородность температуры воды от поверхности до дна.

Воды, поступающие в южную часть Обской губы, приносят в среднем 12 млн тонн грунтовых наносов в год, из которых 95 % поступает в летний период, что способствует разрастанию мелководий. Глубины на всем протяжении Обской и Тазовской губ нарастают постепенно с юга на север и от прибрежных мелководий к срединным участкам. Особенно мелководны дельта Обской губы и большая часть Тазовской губы. Западная часть обеих губ положе, чем восточная, где глубины нарастают более резко. В Обской губе глубины увеличиваются в северном направлении с 3–6 до 20–25 м. Площади участков с изобатой до 4 м от берегов распространяются на 2–4 км. На значительной площади южной части Тазовской губы – от дельты р. Таз до мыса Находка, – преобладают глубины 0,5–2,0 м; в средней части губы глубины возрастают до 4–5 м, а в северной – до 6–8 м; максимальные глубины не превышают 12 м.

Грунт дна в обеих губах на мелководных прибрежных участках песчаный, на глубине – глинистый, в разной степени заиленный. Подводная растительность (гидрофиты) практически отсутствует. Цвет воды коричневый с зеленоватым оттенком, во время ветреной погоды приобретает серо-бурую окраску. Прозрачность воды в летние месяцы невысокая и изменяется от 0,5 до 1,2 м, преобладают значения 0,8–0,9 м. В северной части Обской губы прозрачность может возрасти до 2,0 м.

Существенно меняется в течение года уровенный режим Обской и Тазовской губ. Огромный объем воды, выносимый Обью в течение года, образует на акватории Обской губы слой толщиной 6,7 м. Во время максимального стока наблюдается подъем уровня, достигающий в районе мыса Ямсале 2,5 м. По мере удаления от устья реки сезонные колебания уровня снижаются до 1 м на Ямсальском баре и до 15–25 см – в южной части Обской губы.

Сезонные колебания уровня воды в Тазовской губе достигают наибольшей величины в начале июля. Годовой объем стока рек Пур и Таз сравнительно невелик, за май-июнь он составляет около 50 км³ воды. Однако отнесенный к площади Тазовской губы – 7 тыс. км², этот сток образует слой воды высотой около 7 м.

Обская губа имеет хотя и замедленное, но ясно выраженное течение. При этом в период ветровых сгонов и нагонов скорость течения значительно возрастает. В районе мыса Трехбугорного наименьшая скорость течения составляет 0,06 м/с, наибольшая – 0,15 м/с. В южной части губы скорость течения увеличивается до 0,3 м/с. В средней части губы скорости течения достигают 0,3–0,4 м/с. Картина течений значительно меняется под влиянием ветров северных и южных румбов, формируя перестройку поля течений термохалинной структуры всей толщи водных масс. При нагоне возникают обратные течения, а при сгоне скорости достигают 0,8 м/с. Однако интегральные скорости течения в Обской губе в направлении с юга на север сравнительно низки, зимой они составляют 0,01–0,03 м/с, летом – 0,06–0,08 м/с.

Существенное влияние на изменение уровня воды и скорость течения в Обской губе оказывают морские приливы и отливы. Так, у створа мыс Дровяной диапазон приливов колеблется от 1,8 до 2,1 м, у створа р. Тамбей – 0,5–0,7 м, в бухте Новый Порт – 0,2–0,4 м. Приливные течения прослеживаются по всей акватории Обской губы, в том числе на дельтовом участке Оби.

Под влиянием речного стока, гидрологического режима моря и метеорологических условий формируется постоянная изменчивость физических характеристик Обь-Тазовской области, что оказывает существенное влияние на гидробионтов, населяющих водоемы этой огромной экосистемы. Гидрометеорологические колебания наиболее выражены в северной части Обской губы и затухают по мере удаления от моря.

По температурному фактору Обская и Тазовская губы являются холодноводными. В обеих губах температура воды снижается с юга на север. Летом средняя температура воды на отдельных участках Обской губы составляет 5–10 °С. Максимальная температура в средней части губы не превышает 20 °С. В зимний период температура приближается к нулю, а у дна в связи с проникновением соленых вод может приобретать и отрицательные значения. Тазовская губа, будучи мелководной, прогревается в большей степени, чем Обская. Летом температура воды в Тазовской губе достигает 12–14 °С, а в южной части и мелководных прибрежных зонах – 18–22 °С. При этом разность температуры между поверхностными и придонными слоями воды не превышает 3 °С.

Большую часть года Обская и Тазовская губы покрыты льдом. Осенью, после устойчивого перехода температуры воздуха через 0 °С к отрицательным значениям, охлаждение вод Обской и Тазовской губ идет очень интенсивно, в результате чего образуются первичные формы льда. В южной части губы процесс формирования ледяного покрова начинается в первых числах октября и завершается в первой декаде ноября. В средней части губы образование прибрежного льда происходит в первой половине ноября, а сплошное замерзание растягивается до конца декабря. На границе средней и северной частей губы сплошной ледяной покров устанавливается только в январе. В северной части Обской губы ледяной покров, как правило, не бывает сплошным. Со стороны Карского моря вдается громадная клинообразная полынья с дрейфующим льдом, которая сохраняется в течение всей зимы. Свообразным продолжением этой полыньи служит целый ряд разводий, достигающих южной части губы и также оказывающих влияние на гидротермический и газовый режимы водоема, особенно во время приливов.

Наращение льда на акватории Обской губы происходит на протяжении всей зимы, к концу которой (апрель-май) толщина льда достигает наибольших значений: 200–205 см – в южной части губы, 170–185 см – в средней части, 140–160 см – в северной части. Разрушение ледяного покрова под влиянием солнечной радиации и увеличения объема паводковых вод начинается в южной части Обской губы в мае. Средняя скорость продвижения волны вскрытия ледяного покрова уменьшается по мере продвижения на север от 49,6 км/сут. у мыса Каменного до 43,2 км/сут. – у о. Белого.

В июне начинается вскрытие акватории губы под действием ветрового волнения. С этого времени разрушение припая происходит как на юге, так и на севере Обь-Тазовской губы. Полное очищение дельты Оби ото льда обычно наблюдается в начале июня, а в северной части Обской губы – в конце июля – начале августа. Таким образом, приход биологической весны растягивается по акватории губы на месяц и более.

2.2.2. Гидрохимия устьевой области Оби

Химический состав вод Обской и Тазовской губ в значительной степени определяется химическим составом вод их притоков [Иванова, 2008]. Только в северной части Обской губы на состав вод заметное влияние оказывает Карское море. Преобладающие в бассейне Оби торфянисто-глеевые, суглинистые и торфяно-болотного типа почвы способствуют формированию поверхностных вод малой минерализации, гидрокарбонатного класса со значительным содержанием органических веществ. Воды Тазовской губы имеют меньшую минерализацию, чем пресные воды Обской губы, что связано с меньшей минерализацией вод основных притоков Тазовской губы – рек Пур и Таз, водосборы которых почти целиком находятся в зоне вечной мерзлоты и избыточного увлажнения на бедных растворимыми солями оглееных почвах тундры и лесотундры.

В южной и средней частях Обской губы общая минерализация колеблется в летний период в пределах 78–138 мг/л, в среднем равняясь 101,7 мг/л, в Тазовской губе – от 41 до 98 мг/л, при средней величине 59,6 мг/л. В районе слияния губ происходит взаимное влияние вод на общий уровень их минерализации. В периоды, когда преобладает сток из Тазовской губы, минерализация в указанном районе Обской губы существенно понижается и становится ниже, чем в южной и северной ее частях. В периоды нагонных явлений, наоборот, возрастает минерализация вод в северной части Тазовской губы. Однако наиболее заметное влияние на динамику минерализации пресных вод оказывают течения со стороны Карского моря. В результате притока морских вод минерализация в северной части Обской губы возрастает до 242–11998 мг/л, в среднем – до 7335,3 мг/л [Четверова, Потапова, 2008].

На сезонную динамику минерализации эстуарных вод существенное влияние, кроме морских вод, оказывает гидрологический режим Оби и ее притоков. Общей закономерностью является увеличение минерализации со снижением объемов речного стока и возрастанием доли грунтового питания рек. Максимум минерализации приходится на зимние месяцы. Например, в южной части Обской губы в зимнее время общая сумма ионов может достигать значений, превышающих 200 мг/л.

Как уже было сказано, в ионном составе пресных вод Обь-Тазовской области преобладают гидрокарбонаты. Их содержание в период открытой воды в Обской губе варьирует от 48 до 92 мг/л, в Тазовской губе – от 24 до 61 мг/л. При этом концентрация ионов кальция изменяется соответственно от 6 до 20 мг/л и от 2 до 13 мг/л, сульфатов – от 3 до 14 мг/л и от 2 до

9 мг/л, хлоридов – от 4 до 14 мг/л и от 3 до 9 мг/л, натрия и калия – от 2 до 17 мг/л и от 1 до 12 мг/л, магния – от 2 до 9 мг/л и от 1 до 5 мг/л.

В северной части Обской губы под воздействием морских вод происходит не только увеличение общей минерализации вод, но и смена доминирующего комплекса ионов – преобладающая роль речных гидрокарбонатно-кальциевых ионов замещается морскими хлоридно-натриевыми ионами. Этот процесс наблюдается в диапазоне солености от 0,5 до 1,5 ‰. Концентрация хлоридов в летнее время достигает 6543 мг/л, сумма натрия и калия – 4245 мг/л, магния – 346 мг/л, кальция – 130 мг/л, гидрокарбонатов – 122 мг/л.

С увеличением минерализации возрастает и жесткость воды. В пресноводной зоне Обской губы вода характеризуется как мягкая и очень мягкая – ее жесткость варьирует от 0,4 до 1,6 мг-экв./л, в северной части губы этот показатель может достигать 35 мг-экв./л. В Тазовской губе вода мягкая, ее жесткость изменяется от 0,2 до 0,9 мг-экв./л. В подледный период эти значения возрастают на 30–50 %.

Таким образом, воды южной и средней частей Обской губы и воды Тазовской губы являются маломинерализованными, гидрокарбонатного класса, кальциевой группы, мягкие. В северной части Обской губы пресная вода сменяется морской с соответствующими изменениями в ионном составе. Под влиянием вод Карского моря вода в губе становится высокоминерализованной, хлоридно-натриевого класса, жесткой. Отсюда следует, что условия обитания гидробионтов в районе смешения пресных и морских вод по фактору минерализации весьма нестабильны [Четверова, Потапова, 2008].

Взаимодействие пресных и соленых вод разделяет воды Обской губы не только по солевому составу, но и характеру распределения органических веществ. Большая часть содержащейся в речной воде органики осаждается в барьерной зоне «маргинального фильтра», что стимулирует исключительное развитие здесь бактерий и последующих, связанных с ними звеньев биоценоза. В результате из воды удаляется не только органика, но и происходит осаждение металлов и взвешенных веществ. Установлено, что процессы седиментации усиливаются при солености в поверхностном горизонте вод 1,3–4,8 ‰ и придонном слое 11,4–20 ‰. Поскольку участок смешивания соленой и пресной воды является непостоянным и зависит от характера течений, то эта высокопродуктивная зона может формироваться на сравнительно больших площадях, обеспечивая благоприятные условия для развития тех видов гидробионтов, которые приспособлены к обитанию в лабильной по минерализации и ионному составу среде.

Следует отметить, что, помимо положительного влияния, смешение пресных и морских вод может оказывать и существенное отрицательное воздействие на экосистему устьевой области, поскольку указанная зона является аккумулятором многих химических ингредиентов, токсичных для гидробионтов и загрязняющих их среду обитания. Иными словами, в определенных условиях биологически активные зоны эстуариев могут становиться источником вторичного загрязнения акватории водоема. Следует не

забывать, что в Обской губе зона смешения пресных и морских вод является местом нагула и зимовки таких ценных промысловых видов рыб, как ряпушка, муксун, омуль, нельма и корюшка.

Как уже было сказано, воды рек приносят в Обскую и Тазовскую губы большое количество биогенов и органических веществ гумусового происхождения, в том числе гуминовые и фульвокислоты. Это обстоятельство способствует увеличению цветности воды, высокой окисляемости и повышению концентрации ионов водорода (судя по снижению величин рН). Вместе с болотными и грунтовыми водами в эстуарии поступает и большое количество гидрокарбоната закисного железа, которое, наряду с органикой, способствует в подледный период быстрому расходу растворенного в воде кислорода, вызывая заморные явления.

Наиболее существенное снижение величины рН отмечается в водах Тазовской губы, где водородный показатель даже в летние месяцы достигает в среднем 6,7, варьируя в пределах 6,0–7,1. В пресноводной части Обской губы значения рН изменяются от 6,7 до 7,4 (в среднем составляя 7,2), в северной части – от 6,9 до 8,1 (в среднем – 7,4). Только в северной части губы активная реакция среды может сдвигаться в щелочную сторону за счет влияния вод Карского моря.

Содержание в воде Обской и Тазовской губ органических веществ высокое и снижается с юга на север. В Обской губе наиболее отчетливо этот процесс проявляется, начиная от створа бухты Новый Порт, а в Тазовской губе – от мыса Поворотный. Значения перманганатной окисляемости здесь становятся ниже на 30–50 %. Так, в южной части Обской губы окисляемость варьирует от 5,2 до 16,0 мгО₂/л (в среднем 9,8 мгО₂/л), а в средней части – от 1,7 до 9,6 мгО₂/л (в среднем 5,37 мгО₂/л). По указанным выше причинам в северном районе губы этот показатель вновь возрастает до 12,8–37,0 мгО₂/л (в среднем 22,0 мгО₂/л). В Тазовской губе перманганатная окисляемость изменяется в пределах от 2,6 до 13,6 мгО₂/л. В южной части губы эта величина составляет 12,6 мгО₂/л, в средней – 9,13 мгО₂/л, в северной – 8,00 мгО₂/л. Таким образом, воды Тазовской губы, по сравнению с пресноводной частью Обской губы, отличаются более высокой концентрацией легко окисляемой органики [Четверова, Потапова, 2008].

С концентрацией в водах Обской и Тазовской губ органических соединений тесно связано содержание биогенов, из которых особая роль в жизни гидробионтов принадлежит соединениям азота, фосфора и кремния. Известно, что концентрация биогенов находится в прямой зависимости от количества поступающей в водоемы органики и скорости ее деструкции в результате биохимических и биологических процессов. В Обь-Тазовской устьевой области закономерным является снижение в воде содержания биогенов с юга на север и от зимы к лету, что прежде всего связано с сезонной динамикой температурного режима и степенью развития фитопланктона. С начала весны и до глубокой осени – в период вегетации водорослей – биогены вовлекаются в процесс фотосинтеза и их концентрация в воде снижается. К концу зимы, по

мере отмирания фитопланктона, деструкции органики микроорганизмами и превалирования химических процессов восстановительного характера, содержание биогенов вновь возрастает до максимальных значений.

Из неорганических форм азота в водах Обской и Тазовской губ содержатся аммонийные, нитритные и нитратные ионы. Концентрация ионов аммония в период открытой воды в Обской губе варьирует в пределах 0,07–0,63 мг/л. В южной части губы концентрация аммония составляет в среднем 0,41 мг/л, в средней части – 0,23 мг/л, в северной части – 0,36 мг/л. В водах Тазовской губы аммонийный азот содержится в более низких концентрациях – 0,12–0,35 мг/л, в среднем 0,25 мг/л. Это связано с более активным развитием в Тазовской губе, как более теплой и мелководной, фитопланктона.

Содержание нитратов в водах Обской губы варьирует в летнее время в пределах 0,01–0,19 мг/л, в водах Тазовской губы – 0,01–0,16 мг/л. С юга на север содержание нитратов в Обской губе снижается в последовательности: 0,062, 0,054 и 0,040 мг/л, в Тазовской губе – 0,085, 0,050 и 0,040 мг/л.

Содержание фосфатов в южной части Обской губы в период открытой воды варьирует в пределах 0,07–0,33 мг/л, в среднем составляя 0,159 мг/л, в средней части губы – 0,07–0,23 мг/л (0,138 мг/л), в северной части губы – 0,05–0,23 мг/л (0,148 мг/л). В Тазовской губе, несмотря на отмеченное выше более высокое развитие водорослей, концентрация фосфатов выше, чем в Обской, варьируя от 0,12 до 0,40 мг/л, при средней величине – 0,214 мг/л.

Содержание кремния в южной части Обской губы изменяется в пределах от 0,8 до 4,7 мг/л (в среднем 3,25 мг/л), в средней части губы – от 0,1 до 5,0 мг/л (2,14 мг/л), в северной части губы – от 2,0 до 4,2 мг/л (3,20 мг/л). В пределах Тазовской губы содержание кремния варьирует от 0,1 до 5,0 мг/л. В южной части этой губы средняя концентрация кремния составляет 2,55 мг/л, в средней части – 1,40 мг/л, в северной части – 0,90 мг/л.

В водах Обской и Тазовской губ содержится сравнительно много железа, что характерно для водоемов бассейна р. Обь в целом. В Обской губе в период открытой воды содержание железа варьирует от 0,02 до 1,88 мг/л. Наиболее высокие значения отмечаются в южной части губы – 0,15–1,88 мг/л (в среднем 0,554 мг/л). При продвижении к северу концентрация этого элемента заметно снижается. В средней части губы она составляет 0,05–0,78 мг/л (в среднем 0,214 мг/л), в северной части – 0,02–0,08 мг/л (в среднем 0,048 мг/л). В Тазовской губе концентрация железа общего близка к уровню в водах Обской губы и изменяется от 0,08 до 1,87 мг/л при средней величине 0,660 мг/л.

Важнейшим химическим элементом для жизни гидробионтов является кислород. Воды Обской и Тазовской губ даже в период открытой воды имеют сравнительно невысокие концентрации этого элемента, что связано с активным поглощением кислорода донной взвесью (особенно во время волнений), богатой органическими веществами и биогенами. Особенно активно это происходит во время ветровых волнений, когда донные отложения оказываются в толще воды. Концентрация кислорода в воде Обской губы в летние месяцы при температуре воды 3–15 °С колеблется в пределах 7,2–

11,2 мг/л (64–88 % нормального насыщения). При сравнительно малых глубинах эстуариев и значительном перемешивании водных масс содержание кислорода у дна лишь на доли миллиграмма ниже, чем у поверхности. Осеннее похолодание воды приводит к увеличению в ней содержания растворенного кислорода. При температуре воды в поверхностном слое 1–8 °С и у дна 3–8 °С концентрация кислорода возрастает до 10,4–13,5 мг/л (89–96 % насыщения). С наступлением ледостава и прекращением поступления кислорода из атмосферы происходит постепенное снижение его концентрации в воде. В этот период низкое содержание кислорода имеют и воды, приносимые в эстуарии реками. Доминирующая роль речного стока в данном процессе определяет направленность развития заморных явлений в эстуариях с юга на север. Наиболее существенное снижение кислорода в южной части Тазовской губы (до 30–50 % насыщения) происходит уже в конце ноября – начале декабря, а в южной части Обской губы – в конце декабря. Более раннее наступление замора в Тазовской губе, чем в Обской, связано с особенностями его развития в бассейне р. Пур.

В январе-марте вся южная часть Тазовской губы и значительный район южного участка Обской губы находятся под влиянием замора. В Обской губе замор распространяется с юга на север вдоль восточного берега, в Тазовской губе он более выражен у западного берега. Знание направления развития замора успешно используется местным населением при промысле рыбы: в Обской губе основной лов в это время ведется у западного, а в Тазовской губе – у восточного берега.

К концу мая – началу июня заморная зона достигает своих максимальных размеров, охватывая практически всю южную часть Обской губы и большую часть Тазовской губы, за исключением незначительной северной ее акватории. Граница заморного фронта в Обской губе проходит по диагонали от мыса Сетного (западный берег) к мысу Парусный (восточный берег), а в Тазовской губе – от мыса Поворотный до устьевого участка р. Анти-Паюта. В Тазовской губе замор достигает своих северных рубежей раньше, чем в Обской: до мыса Поворотный в районе фарватера заморные воды доходят уже в марте.

Таким образом, общая протяженность распространения замора в бассейне Оби – от устья р. Кеть до мыса Парусного в Обской губе – составляет около 2-х тыс. км, а площадь заморной зоны, включая заморную зону рек Пур и Таз, – 1,3 млн км². Скорость продвижения замора, его интенсивность и в итоге область распространения различаются по годам и зависят от ряда метеорологических и гидрологических факторов. Многолетние наблюдения в районе пос. Новый Порт позволили ранжировать замор по степени его интенсивности на пять уровней – от очень сильного до очень слабого. Периодичность возникновения сильных заморов – один раз в 25–30 лет, слабых заморов – один раз в 10–15 лет. В Тазовской губе выделено три района: участок устойчивых заморных явлений (до створа залив Япто-Сале-Паюта – р. Хальмеряха), участок неустойчивого замора (до створа мыс Поворотный

– р. Антипаюта), незаморный участок – далее к Обской губе. В незаморной зоне Обской и Тазовской губ концентрация кислорода составляет 72–94 % нормального насыщения. На этом участке сдерживающую роль в развитии замора вглубь эстуариев играет поступление насыщенной кислородом воды малых рек, что особенно прослеживается по различным заливам и бухтам, куда эти реки впадают и где влияние притока вод Оби, Пура и Таза менее выражено.

Весеннее освежение вод в Обской губе обычно начинается в конце мая – начале июня и происходит в течение 7–15 суток. Кислород поступает в заморную зону с водами половодья путем инвазии через разрыхленный весенним солнцем лед и непосредственно из атмосферы в районе заберегов. Определяющую роль в этом процессе играет речной сток. Разрушение заморной зоны в Тазовской губе наступает на 10–14 дней позже, чем в Обской губе, что связано прежде всего с более поздним вскрытием ее основных притоков [Кузнецов и др., 2011].

Установлено, что заморные воды в Обской губе не просто разбавляются весенними водами Оби, а вытесняются достаточно компактной массой, образуя продвигающийся на север гидрофронт. Соединившись в середине июня с заморными водами Тазовской губы, в конце июня масса «заморных» вод продолжает движение к устью Обской губы, постепенно смешиваясь с морскими водами. Схема вытеснения заморных вод из Обской губы приведена на рис. 12.

Рассмотренные выше особенности гидрологического и гидрохимического режима Обской и Тазовской губ оказывают существенное влияние на жизнь обитателей этих эстуариев, обуславливая как качественный состав гидробионтов, так и уровни их численности и биомассы в разные сезоны года и разные годы. В частности, рыбы, оказавшись в пределах того или иного заморного участка, стремятся выйти за его пределы [Экология рыб..., 2006]. В большинстве случаев это им удается, однако не всегда. В годы острого проявления дефицита растворенного кислорода наблюдается массовая гибель рыб, как, например, это имело место весной 2007 г. Интересно, что отложенная в пределах заморной зоны икра сиговых рыб весной не погибает, по крайней мере, в массе. Причины этого усматривают [Кузнецов и др., 2008] в наличии в заморной зоне локальных участков с повышенным содержанием кислорода и повышенной устойчивости эмбрионов рыб к дефициту этого элемента.

2.2.3. Гидробиология устьевой области Оби

Фитопланктон. Видовой состав и отдельные количественные стороны развития фитопланктона Обь-Тазовской устьевой области изучены сравнительно хорошо [Экология рыб..., 2006; Исаков, Селюков, 2010]. В настоящее время число таксонов водорослей видового и внутривидового ранга в Обской губе составляет 458, в Тазовской губе – 222. Меньшее число обнаруженных таксонов в Тазовской губе связано прежде всего с малой изученностью водоема,

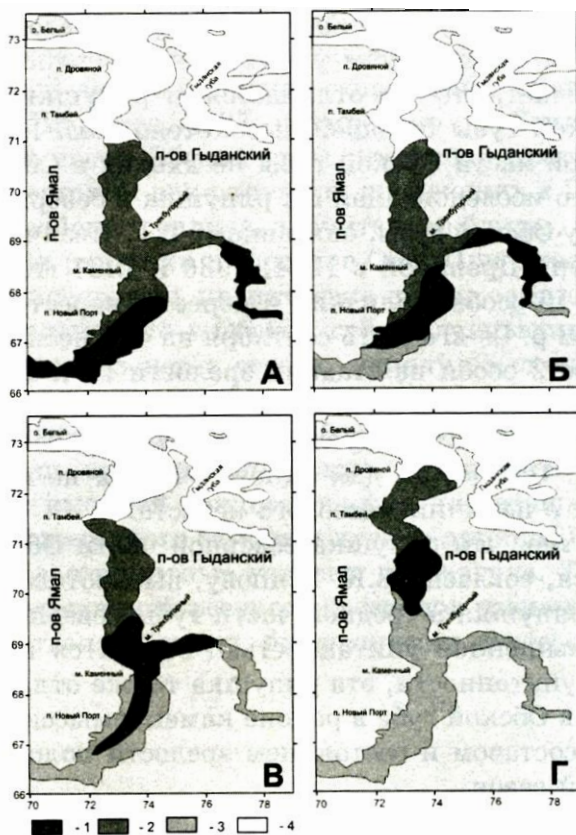


Рис. 12. Схема вытеснения «заморной» воды из Обской губы:

А – апрель-май; Б – конец мая – начало июня; В – середина июня; Г – конец июня; 1 – «заморная» вода; 2 – зимняя речная вода; 3 – весенняя речная вода; 4 – морская вода (эстуарные зимние водные массы). Схема взята из работы В. В. Кузнецова с соавт. [2011]

а также с отсутствием в составе альгоценоза этой губы морских и солоноватоводных форм, встречающихся лишь в северной части Обской губы. Нагонные явления из Обской губы оказывают влияние на видовой состав фитопланктона северной части Тазовской губы.

По таксономическому разнообразию в водоемах Обь-Тазовской устьевой области преобладают диатомовые (49 %) и зеленые (32 %) водоросли; сине-зеленые составляют 10 % от общего числа видов. Разнообразие водорослей из других отделов невелико и составляет от 1 до 3 % общего разнообразия. В эколого-географическом отношении водоросли планктона низовий Оби представлены широко распространенными видами, обитающими в основном в пресных водоемах; лишь в самой северной части Обской губы встречаются солоноватоводные и морские виды. На холодолубивый характер фитопланк-

тона реки и Обь-Тазовской устьевой области указывает наличие арктоальпийских видов.

Численность и биомасса водорослей в рассматриваемых эстуариях варьируют в зависимости от сезона и гидрологических условий в достаточно широких пределах. Так, в Обской губе в июле-сентябре численность водорослей составляет 0,4–13,1 млн кл./л, биомасса – 0,1–12,4 мг/л. В южной части губы средняя биомасса водорослей равна 4,8 мг/л, в средней части – 2,7, в северной – 1,6 мг/л. В зоне смешения пресных и соленых вод биомасса фитопланктона резко снижается, несмотря на достаточно высокое содержание здесь биогенов. Максимальные значения развития водорослей в этой зоне отмечаются в районе пос. Сеяха, т. е. несколько южнее места смешивания пресных и соленых вод. Далее на север до мыса Тамбей биомасса снижается до сотых долей миллиграмма, а в районе мыса Дровяного – и до тысячных долей. Связано это явление с увеличением солености вод, при котором пресноводный фитопланктон погибает, а развитие солоноватоводных форм водорослей лимитируется низкой температурой воды и высокой численностью солоноватоводного зоопланктона. Отмеченное повышение биомассы фитопланктона в средней части Обской губы носит локальный характер и обусловлено увеличением концентрации биогенов и органических веществ в результате интенсивного перемешивания водных масс под воздействием различных течений. При этом среда обитания остается благоприятной для пресноводного фитопланктона.

Условия развития фитопланктона в Тазовской губе более благоприятны, чем в Обской, о чем свидетельствуют результаты сравнительного анализа за одни и те же годы исследований. Небольшие глубины и скорости течения, хорошая прогреваемость вод, обилие поступающих со стоком Пура и Таза органических веществ и биогенов – основные причины этого. В период с июля по сентябрь включительно численность и биомасса водорослей в Тазовской губе варьируют от 0,7 до 21,0 млн кл./л и от 0,3 до 11,0 мг/л. В северной части губы средняя биомасса фитопланктона составляет 4,67 мг/л, т. е. почти в два раза выше, чем в средней части Обской губы.

В течение года в развитии фитопланктона в рассматриваемых водоемах прослеживаются два пика: весенний (конец июня – начало июля) и летний (август-сентябрь). В Тазовской губе вторая, основная, вспышка вегетации водорослей отмечается в более ранние сроки – в конце июля, вызывая цветение воды. По сравнению с устьевой зоной Оби в Обской и Тазовской губах условия обитания водорослей менее благоприятные, что отражается на более сжатых сроках активной вегетации фитопланктона и наличии не трех пиков его развития, как в устьевой зоне, а только двух.

В зимний период развитие фитопланктона в Обь-Тазовской устьевой области, как и в целом в водоемах высоких широт, угнетено. Биомасса клеток водорослей в пробах из Обской и Тазовской губах составляет в это время около 0,02 мг/л. С приходом биологической весны и постепенной активизации фотосинтеза численность водорослей уже в конце мая – начале июня

возрастает до 1,52 млн кл./л, а биомасса – до 0,9 мг/л. Полное очищение водоемов ото льда и в связи с этим увеличение потока солнечной радиации, а также высокое содержание в воде в этот период свободных биогенов приводят к резкой вспышке численности фитопланктона. Однако интенсивное развитие водорослей непродолжительно и в значительной мере сдерживается быстро развивающимся зоопланктоном. Только к августу вновь формируются благоприятные условия для развития фитопланктона за счет дополнительного притока в устьевую область органики и биогенов, выносимых из пойменных водоемов при снижении уровня воды. В это же время температура воды достигает своих наибольших значений. Совокупность указанных условий обуславливает быстрый рост численности фитопланктона, однако эффект цветения воды выражен слабо. В отличие от весеннего, этот пик развития альгофлоры в южных районах устьевой области может продолжаться до конца сентября. Осенний спад численности фитопланктона происходит по мере понижения температуры воды и снижения скорости продукционных процессов в водоеме в целом.

В дополнение к изложенному по фитопланктону приведем результаты наблюдений, выполненных в период открытой воды 2009 г. [Исаков, Селюков, 2010]. В Обской губе на участке от створа пос. Ямбург – западный берег до створа мыс Трехбугорный – западный берег в альгофлоре выявлено около 156 таксонов водорослей из 8 групп. Фитопланктон в летне-ранневесенний период диатомово-синезеленый, в осенний – диатомовый, при доминирующей роли видов рода *Aulacosira*. Численность водорослей по станциям находилась в пределах от 1,4 до 30 млн кл./л, биомасса – от 0,8 до 6,7 мг/л. Средние количественные показатели развития составили: летом – 6,4 млн кл./л и 2,8 мг/л, осенью – 6,8 млн кл./л и 2,8 мг/л.

В устьевой части Тазовской губы в этот же период 2009 г. в фитопланктоне обнаружено 166 таксонов водорослей из 8 отделов. Диатомово-синезеленый планктон носил мозаичный характер распространения. По видовому разнообразию, численности и биомассе также доминировали виды рода *Aulacosira*. Численность водорослей по станциям изменялась от 2,5 до 22 млн кл./л, биомасса – от 1,1 до 6,0 мг/л. Средние количественные показатели составили: летом – 10 млн кл./л и 3,4 мг/л, осенью – 14 млн кл./л и 3,1 мг/л.

В конце сентября – начале октября 2013 г. были проведены [Семенова, 2014] съемки фитопланктона в пределах двух участков Обской губы – напротив м. Ханарасалья ближе к западному берегу (южный участок) и в районе м. Дровяной (северный участок). В отобранных в поверхностном и придонном горизонтах пробах воды наиболее полно были представлены диатомовые водоросли (52 таксона), за которыми следовали зеленые (26) и синезеленые (8 таксонов). Единично в пробах были встречены представители криптофитовых, динофитовых, золотистых и эвгленовых водорослей. Общее число таксонов фитопланктона составило 93. Концентрация клеток водорослей в поверхностном слое на обоих участках была выше, чем в придонном слое. На южном участке развитие водорослей лимитировали низкие

температуры воды и короткий световой день, на северному участке – высокая соленость вод (до 6 ‰ – в поверхностном и до 24 ‰ – в придонном горизонте). По биомассе в большинстве проб на обоих участках доминировали пресноводные диатомовые, но в пробах с высокой соленостью воды – морские диатомовые. В целом, фитоценоз южного участка в этот период характеризовался как пресноводный диатомово-зеленый с развитием синезеленых водорослей, а северный – как диатомово-зеленый с развитием морских диатомовых. Численность и биомасса фитопланктона на участке напротив м. Ханарасяля достигала 2112 тыс. кл./л и 932 г/м³, на участке в районе м. Дровяной – 323 тыс. кл./л и 85 г/м³.

Зоопланктон. К настоящему времени в Обской губе выявлено 126 видов и 20 разновидностей организмов зоопланктона, в Тазовской губе – 83 и 13 соответственно [Экология рыб ..., 2006; Исаков, Селюков, 2010]. В пресноводной зоне Обь-Тазовской устьевой области список видов зоопланктеров по отдельным участкам варьирует в относительно небольшом диапазоне – от 44 до 63 видов. Наиболее существенные изменения начинают проследиваться в районе смешивания пресных и соленых вод. Здесь сравнительно разнообразная пресноводная фауна замещается более однообразной солоноватоводной. В итоге список сокращается до 12–13 видов. В солоноватоводной среде получают массовое развитие такие виды, как *Mysis oculata*, *Limnocalanus grimaldii*, *Senecella sibirica*, *Jashnovia tolli*, *Centropages hamatus*. С увеличением солености появляются виды и морского комплекса – *Sagitta elegans*, *Oithona similis*, *Oncoea borealis*.

На таксономический состав зоопланктона Обской губы большое влияние оказывает р. Обь, а именно: ее гидрологический и гидрохимический режимы, планктонный сток. В свою очередь, формирование нижеобского зоопланктона происходит как за счет биопродукционных процессов в самой магистрали реки, так и за счет выноса зоопланктона из притоков, соровых и озерных систем. На формирование видового состава зоопланктона Тазовской губы влияют реки Таз и Пур, которые обогащают его, принося более разнообразный, чем в губе, планктон.

Важно отметить, что видовой состав зоопланктона Обь-Тазовской устьевой области формируется не только в результате выноса организмов из речной системы, но и за счет развития целого ряда автохтонных видов. Число специфических видов здесь в два раза выше, чем в низовьях Оби. В отличие от речного зоопланктона, в эстуарных зоопланктоценозах богаче представлены кладоцеры и каляноиды и, наоборот, беднее коловратки. Выявленная особенность обусловлена различиями гидрологического и гидрохимического режимов рассматриваемых водоемов. К благоприятным факторам развития зоопланктона в эстуариях следует отнести высокий приток органических веществ и биогенов, их постоянный и в значительной степени замкнутый круговорот, массовое развитие фитопланктона и сравнительно низкие суммарные скорости течений, позволяющие зоопланктону создавать локальные, характерные для данных конкретных условий комплексы. По многим параметрам

рам структуры и функционирования эстуарный зоопланктон ближе к озерному, чем к речному.

Численность и биомасса зоопланктона Обь-Тазовской устьевой области подвержены значительным сезонным и пространственным изменениям, которые обусловлены целым рядом абиотических и биотических факторов. Одним из них, определяющих скорость развития зоопланктона, является температура воды. Не случайным является снижение биомассы зоопланктеров с юга на север и от теплых месяцев к более холодным. Например, в теплое лето 1959 г. биомасса зоопланктона в Обской губе составляла в среднем $1,240 \text{ г/м}^3$, а в холодное лето 1958 г. – $0,678 \text{ г/м}^3$. При этом в 1959 г. в пробах на большинстве разрезов преобладали кладоцеры, а в 1958 г. – копеподы. В июле-августе 1986 г. в южной части Обской губы средняя биомасса зоопланктона составляла $1,6 \text{ г/м}^3$, в средней части – $1,2 \text{ г/м}^3$, в северной части – $0,8 \text{ г/м}^3$. Максимальная биомасса зоопланктона в Обской губе была зафиксирована в районе мыса Котельникова – $31,6 \text{ г/м}^3$.

В северной части Обской губы, где складываются благоприятные условия для обитания морских солоноватоводных видов, биомасса зоопланктона достигает очень высоких значений, особенно в районе смешивания пресной и соленой воды. При солености воды на поверхности $1,3\text{--}4,8\%$ и у дна $11,4\text{--}20,0\%$ биомасса мезопланктона может превышать 20 г/м^3 . Одна из причин этого явления – гибель большого количества водорослей и беспозвоночных, как пресноводных, так и морских, являющихся стеногалобионтами и поставляющих в процессе отмирания «материал» для обогащения вод биогенами. Выявлено активное накопление в этом районе губы детрита, в образовании которого заметную роль играет погибающий пресноводный фитопланктон. Не случайно ниже этого района и находится участок с максимальными показателями развития зоопланктона. Снижение средних показателей биомассы зоопланктона с юга на север было прослежено и в Тазовской губе; по участкам их величины составляли $0,88$, $0,53$ и $0,39 \text{ г/м}^3$ соответственно. При этом достаточно высокие биомассы отмечались в мелководных прибрежных зонах ($1,7 \text{ г/м}^3$).

Сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона Обь-Тазовской устьевой области тесно связана с температурным фактором. За короткое северное лето формируется лишь один пик биомассы зоопланктона, приходящийся на вторую половину июля-август, что также отличает эстуарный зоопланктон от речного. В развитии зоопланктона Нижней Оби прослеживается два максимума – весенний и летне-осенний.

Массовое развитие зоопланктона в Обской и Тазовской губах стимулируется не только прогревом воды, но и предшествующей (в конце июня – начале июля) вспышкой вегетации водорослей. Дальнейший быстрый рост численности фитопланктона в июле-августе, совпадающий с максимальным прогревом воды, также обуславливает ускоренное продуцирование биомассы зоопланктона. Этот процесс замедляется лишь осенью с понижением температуры воды.

В зимний период зоопланктон в Обской губе крайне беден и представлен преимущественно ювенильными стадиями копепод. Так, за период 1972–1977 гг. в зимнем зоопланктоне обнаружено всего 2 вида коловраток, 5 видов веслоногих рачков и 4 вида ветвистоусых рачков. Средняя общая биомасса зоопланктонных организмов составляла $0,97 \text{ мг/м}^3$, численность – 102 экз./м^3 . В ноябре 2008 г. в Обской губе в районе к югу от бухты Каменной было обнаружено 5 видов коловраток, 5 видов веслоногих и 2 вида ветвистоусых ракообразных. Численность организмов зоопланктона была сравнительно высокой и варьировала в пробах от 230 до 1000 экз./м^3 , при доминировании науплиусов и копеподит веслоногих. Ветвистоусые составляли от 1 до 9 % от общей численности. Биомасса зоопланктона варьировала от $0,0007$ до $0,02 \text{ г/м}^3$, наибольший удельный вес пришелся на веслоногих, но на ряде станций отбора проб была сравнительно высокой и биомасса ветвистоусых.

В летне-осенний период 2009 г. работы по изучению зоопланктона были проведены в устьевой части Тазовской губы. В общей сложности было выявлено 84 вида зоопланктеров. Летний зоопланктон состоял из 77 видов, осенний – 51 вида. В экологическом отношении состав зоопланктона оказался довольно разнообразным. В зооценозах присутствовали как виды-реофилы, так и виды-лимнофилы. Наибольшее число видов принадлежало к северному холодолюбивому комплексу, но присутствовали и сравнительно теплолюбивые виды, а также виды-эвритермобионты. Наряду с пресноводным зоопланктоном обнаружены и солоноватоводные формы. В таксономическом отношении наибольшее разнообразие выявлено у коловраток: летом обнаружено 35 видов, осенью – 24. Наиболее часто в пробах встречались представители родов *Asplanchna*, *Conochilus*, *Keratella*, *Kellicottia*. Кладоцеры были представлены 20 таксонами (летом – 18, осенью – 14), чаще других встречались виды рода *Bosmina*. Веслоногие рачки в летних пробах были представлены 13 видами, в осенних пробах – 25 видами. Наиболее часто встречалась молодь *Calanoidae* и *Cyclopoidae*.

Численность зоопланктонных организмов в летний период 2009 г. колебалась в пробах от 2 680 до $60\,160 \text{ экз./м}^3$, биомасса – от 11,71 до $151,16 \text{ мг/м}^3$. По численности доминировали коловратки – *Kellicottia longispina*, *Natholca acumbata*, *Conochilus unicornis*, *Keratella cochlearis*, *Trichocerca cylindrica*, биомассе – крупные веслоногие рачки *Heterocope appendiculata*, *Eudiaptomus graciloides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops vicinus* и их молодь. В осенний период плотность зоопланктона варьировала от 10370 до 34810 экз./м^3 , биомасса – от 114,72 до $317,8 \text{ мг/м}^3$. По численности преобладали науплиальные и копеподитные стадии веслоногих рачков, на некоторых станциях – ветвистоусые рачки за счет видов рода *Bosmina*. Основу биомассы (до 86,7 %) составляли ветвистоусые рачки – *Bosmina obtusirostris* и *Bosmina longirostris*.

Зообентос. В составе зообентоса Обь-Тазовской устьевой области насчитывается более 130 видов беспозвоночных животных, относящихся к представителям плоских, круглых и кольчатых червей, кишечнорастворных, не-

мертин, моллюсков, щупальцевых, членистоногих и иглокожих. По отношению к солености выделяют 73 пресноводных, 6 солоноватоводных и 49 морских видов. Реликтовая фауна представлена такими высшими раками, как *Pontoporeia affinis*, *Gammaracanthus lacustris*, *Mysis relicta* и *Mesidotea entomon* [Кузикова, 1989; Экология рыб..., 2006].

В отличие от планктона, для организмов зообентоса Обь-Тазовской устьевой области, с одной стороны, характерен меньший перенос с речным стоком, но с другой стороны, распространение соленых вод в придонных горизонтах оказывает большее влияние на структуру и функционирование ценозов бентофауны. Последнее обстоятельство лимитирует проникновение пресноводных видов зообентоса далеко на север и способствует в отдельные сезоны продвижению солоноватоводных видов в южном направлении. В силу этого в Обской губе до разреза мыс Каменный – мыс Парусный по доминирующим группам выделяют пресноводный комплекс донных зооценозов, а выше на север – солоноватоводный и морской зооценозы. Означенная граница непостоянна и меняется в соответствии со сменой течений и уровня солености. Наибольшая численность организмов солоноватоводного комплекса приурочена к участку створа мыс Каменный – Тадебяха. В летний период южной границей распространения морского зообентоса является район р. Тамбея и мыса Дровяного. В зимнее время она может существенно сдвигаться на юг, доходя в отдельные годы до мыса Трехбугорного.

В составе зообентоса Тазовской губы выявлено около 50 видов, входящих в такие типы животных, как моллюски, щупальцевые, членистоногие, круглые и кольчатые черви. Наиболее разнообразной является группа амфибиотических насекомых. Помимо облигатно пресноводных в составе зообентоса здесь обнаружены и обитатели солоноватых вод, которые способны обитать в пресной воде. В частности, из солоноватоводных ракообразных здесь встречаются *Gammarus marinus*, *Pontoporeia affinis*, *Mysis oculata* var. *relicta* [Кузикова, 1989].

Для северной части Тазовской губы характерным является присутствие амфипод, увеличение доли олигохет и снижение численности моллюсков. В средней части этой губы амфиподы встречаются единично, а южнее и вообще не встречаются. Показатели развития донных зооценозов в Тазовской губе несколько ниже, чем в Обской.

По характеру биотопа в дельте Оби выделено четыре основных ценологических комплекса зообентоса: 1) биоценоз глубоководного русла с твердыми промытыми грунтами (песок, глина, галька); 2) биоценоз мелкого слабозаиленного песка мелководий салм (глубины 3–5 м); 3) биоценоз илистого грунта и 4) биоценоз водной растительности [Кузикова, 1989]. Первый биоценоз наиболее беден как в качественном, так и в количественном отношении; биомасса бентоса достигает в его пределах всего 3 г/м², основу численности составляют личинки хирономид и мошек. Биоценоз слабозаиленного песка мелководий более богат и разнообразен в видовом отношении. Доминирующими группами здесь являются моллюски и хирономиды; средние зна-

чения биомассы и численности составляют $4,2 \text{ г/м}^2$ и 350 экз./м^2 . Наиболее богаты биоценозы илов, где видовое разнообразие достигает 50 видов. Население илов состоит преимущественно из хирономид, моллюсков и олигохет. Обычно биомасса животных на илах варьирует от $3,6$ до $12,8 \text{ г/м}^2$, а численность – от 800 до 1860 экз./м^2 . Биоценоз растительности своеобразен, но остается недостаточно изученным.

В Обской губе по этому же параметру (характеру биотопа) выделено семь основных донных зооценозов: 1) моллюсково-олигохетный заиленного песка; 2) моллюсково-олигохетный песков; 3) олигохетно-моллюсковый; 4) олигохетно-моллюсковый с ракообразными; 5) олигохетно-рачковый; 6) рачковый мелководий; 7) моллюсково-полихетный. Первые три зооценоза приурочены к южной части губы и состоят из пресноводного зообентоса. Четвертый и пятый носят смешанный характер между пресноводной и солоноватоводной фауной, охватывая южные районы средней части губы до створа Яптик-Сале. Далее на север простираются биотопы исключительно солоноватоводного и морского бентоса.

В Тазовской губе прослеживаются аналогичные с пресноводной частью Обской губы изменения в составе донных зооценозов. Здесь в самой южной ее части также доминируют моллюски, за которыми по численности следуют олигохеты. Наиболее благоприятными для обитания моллюсков являются илистые грунты, расположенные глубже зоны воздействия прибоа. В средней части губы с переходом от илистых грунтов к песчано-илистым начинают преобладать олигохеты. В целом, для южной части Тазовской губы характерен моллюсково-олигохетный ценоз, а для средней и северной части – олигохетно-моллюсковый.

Наибольшая плотность пресноводного зообентоса отмечается в южных районах обеих губ на биотопах с илистыми грунтами, богатыми органикой. Так, в Обской губе у мыса Ям-Сале биомасса зообентоса на таких участках достигает $82,9 \text{ г/м}^2$, в Надымском баре – $73,9 \text{ г/м}^2$, в районе р. Ныда – $34,8 \text{ г/м}^2$. Средняя численность и биомасса бентоса в южной части Обской губы равняются 1491 экз./м^2 и $9,95 \text{ г/м}^2$.

Отмеченная выше закономерность снижения биомассы зоопланктона с юга на север характерна и для пресноводного зообентоса. В Обской губе в створе Надымского бара биомасса бентосных животных составляет $24,95 \text{ г/м}^2$, реки Ныда – $12,73$, бухты Находка – $9,27$, пос. Новый Порт – $5,84$, мыса Каменный – $3,66 \text{ г/м}^2$. Уменьшение значений биомассы связано со снижением в ценозах зообентоса доли моллюсков. По мере замещения пресноводного зообентоса солоноватоводным, а затем и морским биомасса вновь возрастает. В средней части губы в створе мыса Трехбугорного, где встречается как пресноводная, так и солоноватоводная бентофауна, средняя биомасса увеличивается до $8,35 \text{ г/м}^2$, а численность – до 2883 экз./м^2 . Далее на север численность зообентоса уменьшается в результате снижения доли пресноводных организмов: в районе створа Яптик-Сале – до 1681 экз./м^2 , в створе Тадебейха – до 1293 экз./м^2 . Но биомасса, наоборот, возрастает до $13,85 \text{ г/м}^2$,

что объясняется появлением более крупных по размерам солоноватоводных амфипод и полихет. Еще севернее наблюдается рост численности морского зообентоса, который представлен организмами еще более крупных размеров – двустворчатым моллюском *Portlandia arctica*, морскими видами ракообразных, полихетами, иглокожими и немертинами. Биомасса зообентоса достигает здесь весьма высоких значений – до 188 г/м² при плотности организмов от 107 до 1907 экз./м². Средние показатели численности и биомассы бентофауны для этой части губы составляют 550 экз./м² и 20,76 г/м².

В Тазовской губе также наиболее продуктивной является южная ее часть, где биомасса в среднем составляет 6,01 г/м², достигая на отдельных участках дна 12,6 г/м². В средней части губы биомасса снижается до 3,66 г/м² и незначительно возрастает в северной до 4,32 г/м². В целом, биомасса зообентоса в Тазовской губе ниже, чем в Обской. Основная причина этого – более высокая степень выедания донных беспозвоночных рыбами в период их массового нагула в Тазовской губе.

В результате проведенных в 1982–1985 гг. исследований было выявлено, что в северной части Обской губы на глубине 12–24 м развивается донный зооценоз, отличающийся большим видовым разнообразием и высокими показателями развития [Кузикова, 1989]. В общей сложности здесь в составе бентофауны обнаружено 32 вида, в том числе 9 видов полихет, 14 видов ракообразных и 6 видов моллюсков. Биомасса зообентоса в этом районе была максимальной для Обской губы и равнялась 25,8 г/м². Основу биомассы составляли морские животные: крупный двустворчатый моллюск *Portlandia arctica*, полихеты, офиуры. С увеличением солености воды от 8,9 до 28,2 ‰ в придонном горизонте биомасса бентоса с юга на север возрастала. При солености 19–21 ‰ она составляла 11,5 г/м², при солености 28 ‰ – 43 г/м². Почти на 90 % биомасса состояла из моллюсков, полихет и иглокожих, имевших наибольшую плотность заселения субстрата.

Для зимних донных зооценозов прибрежных мелководий средней части Обской губы была установлена бедность разнообразия и невысокие показатели развития. В значительной степени это было связано с неблагоприятным гидрологическим режимом: колебаниями уровня воды в результате приливо-отливных и стонно-нагонных явлений, перепадами температур воды, ледовыми условиями. На песчаных грунтах восточного побережья Обской губы с увеличением глубины и заилением грунтов биомасса бентоса возрастала от 0,15 г/м² на глубине 1,5 м до 0,8 г/м² – на глубине 5 м. Доминировали ракообразные: *Pseudalibrotus birulai*, *Pontoporeia affinis*, *Mesidothea entomon*. Максимальная биомасса бентоса равнялась в подледный период – 1,03 г/м².

В 2003, 2004 и 2008 гг. проводились исследования макрозообентоса в период гидрологической зимы на трех участках Обской губы: в створе Новый Порт – Ямбург, в районе мыса Каменного и в устье Тазовской губы. В составе зообентоса обнаружены олигохеты, двустворчатые (5 видов) и брюхоногие моллюски, амфиподы (3 вида), личинки амфибиотических насекомых (15 видов). Все виды являются обычными для этой части эстуария Оби и ранее от-

мечались в пробах зообентоса, взятых в период открытой воды. Реликтовый вид *Pontoporeia affinis* и морской вид *Pseudalibrotus birulai* отмечены только на разрезе у мыса Каменного.

На самом южном из обследованных участков Обской губы в зимний период указанных лет численность донных беспозвоночных составляла от 20 до 1060 экз./м², доминировали в пробах чаще всего личинки хирономид, реже – олигохеты. Биомасса животных колебалась в пределах от 0,10 до 13,55 г/м², доминировали по биомассе моллюски. В районе мыса Каменного количественные показатели развития зообентоса были максимальными – 100–2840 экз./м² и 0,12–41,18 г/м². По численности здесь преобладали олигохеты, по биомассе – моллюски. На некоторых станциях, как по численности, так и по биомассе, доминировали амфиподы (*Pontoporeia affinis*). В устье Тазовской губы плотность организмов зообентоса составляла 400–600 экз./м², биомасса – 1,20–1,92 г/м². Доминирующей группой, как по численности, так и по биомассе, были малощетинковые черви.

В ноябре 2008 г. и ноябре-декабре 2009 г. зоопланктон и зообентос в районе зимовки сиговых рыб южнее мыса Каменный изучались с целью оценки кормовой базы рыб [Исаков, Селюков, 2010]. В ноябре 2008 г. зообентос в указанном районе был представлен моллюсками, олигохетами, личинками хирономид и амфиподами. Численность и биомасса организмов бентоса варьировала по станциям отбора проб и глубине. Так, на глубине 1,8 м численность животных составляла 0,98 тыс. экз./м², биомасса – 5 г/м², на первой станции глубиной 4 м – 8,7 и 13,3 соответственно, на второй станции глубиной 4 м – 9,7 и 23,4 соответственно, на станции глубиной 5,2 м – 7,7 и 28,9 соответственно, но на другой станции глубиной на 30 см больше предыдущей (5,5 м) – 7,6 экз./м² и 13,7 г/м². В целом, с увеличением глубины плотность и биомасса донных зооценозов возрастала. Показатели развития зообентоса в ноябре 2008 г. в данном районе следует считать сравнительно высокими.

В ноябре-декабре 2009 г. таксономическое разнообразие и развитие зоопланктона на указанном участке губы (южнее бухты Каменная) оказались существенно меньшими, а зообентоса, напротив, большими.

Таким образом, сезонная динамика численности и биомассы зообентоса для различных участков Обь-Тазовской области существенно различается. В целом, для пресноводной бентофауны этого района пик развития приходится на август, а для солоноватоводной – на зимние месяцы.

В дополнение к сказанному о зоопланктоне и зообентосе Обской и Тазовской губ следует привести имеющуюся в публикациях [Природная среда Ямала..., 2000; Исаков, Селюков, 2010; Матковский и др., 2014] информацию о реликтовых ракообразных, являющихся важными кормовыми объектами обитающих здесь рыб. Речь идет о четырех высших ракообразных нектобентоса – *Pontoporeia affinis*, *Gammaracanthus lacustris*, *Mysis relicta* и *Mesidotea entomon* и одном виде низших раков зоопланктона – *Limnocalanus macrurus*.

В Обской губе обнаружены все пять видов, в Тазовской губе три вида – *Pontoporeia affinis*, *Gammaracanthus loricatus* var. *lacustris* и *Mysis relicta*.

Размножение *P. affinis* и других реликтовых ракообразных имеет ряд особенностей, обусловленных их морским арктическим происхождением. Как правило, они моноцикличны, размножение их приурочено к зимнему сезону, начало размножения контролируется температурным и световым факторами одновременно. У понтопореи самки откладывают яйца в выводковую сумку и вынашивают их до полного развития молоди; после вымета молоди самки погибают. Наряду с зимним, имеются сведения о летнем размножении *P. affinis*. При этом плодовитость рачков близка к таковой в зимний период – в среднем 13 яиц в выводковой сумке. Поскольку самки понтопореи после вымета молоди погибают, можно предполагать, что в Обской губе этот рачок представлен несколькими (по крайней мере, двумя) экологическими формами, созревающими в разное время года.

В эстуарии Оби самым массовым и широко распространенным видом среди реликтов является *P. affinis*. В Обской губе этот бокоплав встречается от бухты Новый Порт до о. Шокальского в Карском море, в Тазовской губе – от устья губы до Антипаюты. Рачок обитает в диапазоне глубин от уреза воды до 17 м. В период открытой воды численность и биомасса *P. affinis* в разные годы колеблется в широких пределах. От Нового Порты к мысу Каменному и мысу Трехбугорному плотность и биомасса этого рачка возрастает. Максимальная численность его была отмечена в 1987 г. на одной из станций разреза мыс Трехбугорный – западный берег и составляла 13440 экз./м². На этом же разрезе вдоль западного берега биомасса рачка была наибольшей для всего водоема – 36,5 г/м², что позволило выделить здесь донное сообщество олигохетно-рачкового типа, в состав которого, кроме *P. affinis*, входят еще два вида реликтовых ракообразных – *Mesidotea entomon* и *Mysis relicta*.

Сравнительно высокие показатели развития донного ценоза при доминировании реликтов *P. affinis* и *Mesidotea entomon* отмечены в средней части Обской губы – до 10200 экз./м² и 31,2 г/м² [Природная среда Ямала, 2000]. Далее на север численность понтопореи снижается до 20–638 экз./м². В районе пос. Тамбей и мыса Дровяного в составе донной фауны появляется морской рачок *P. femorata*. В подледный период 2003 г. *P. affinis* был обнаружен лишь в районе мыса Каменного, где плотность рачка составляла от 20–40 (на глубине 8,5 м) до 1360 экз./м² (на глубине 4,5 м), а биомасса – от 0,18 до 10,0 г/м² соответственно. В пробах преобладают яйценосные самки, в выводковых сумках которых насчитывается от 10 до 16 яиц. В Тазовской губе численность и биомасса *P. affinis* ниже, чем в Обской. Максимальная плотность рачка (2620 экз./м²) отмечена здесь в 1986 г. на одной из станций у мыса Чугорь.

В средней части Обской губы обнаружена популяция *P. affinis*, масса тела которых в зимний период наибольшая в году. В питании муксуна и ряпушки в подледный период в этой части губы рачок играет важнейшую роль. Численность рачков в желудках муксуна достигает 4000 экз., ряпушки – от 25 до

531 экз. В районе створа Яптик-Сале понтопороя является основным пищевым объектом в зимнем питании ряпушки.

Морской рачок *G. loricatus* является высокоарктическим видом и встречается в прибрежной зоне вдоль Шпицбергена, Новой Земли и Сибири. В Обской губе гаммарус встречается в средней ее части – от Яптик-Сале до Тамбея, на глубине от 4,5 до 13 м. Вид этот редкий и малочисленный, плотность его в пробах составляет 13–40 экз./м², биомасса – от 0,11 до 1,0 г/м².

Мизиды *M. entomon* относятся к подотряду Valvifera отряда равноногих раков (Isopoda). Морская исходная форма – *Mesidotea sibirica* – относится к числу высокоарктических видов и многочисленна в морях сибирского побережья. В эстуарии Оби *M. entomon* встречается от мыса Каменного до о. Шокальского. Обнаружены рачки и в устье Тазовской губы. Обитают мизиды этого вида на глубине от 4 до 26,5 м. Наибольшая плотность особей (240 экз./м²) отмечена в районе р. Тадебеяхи на глубине 18 м. Биомасса рачков колеблется в зависимости от размеров особей в пределах от 0,06 до 120 г/м². Наиболее обильны *M. entomon* в средней части Обской губы. В районе мыса Каменного и в устье Тазовской губы эти рачки малочисленны и встречаются редко.

Реликтовая мизиды *M. relicta* относится к отряду Mysidacea. Морская исходная форма *Mysis oculata* – широко распространенный вид, обитающий в прибрежных районах всех северных морей России. Она крупнее (24–39 мм) пресноводной формы, длина тела которой колеблется от 16 до 25 мм. В Обской губе *M. relicta* встречается от мыса Каменного до о. Шокальского на глубине от 3,6 до 13,5 м. Наибольшая численность мизиды (82 экз./м²) и биомасса (3,64 г/м²) отмечена в районе мыса Трехбугорного. Здесь развивается донное сообщество олигохетно-рачкового типа, в состав которого входит и реликтовая мизиды.

Следует отметить, что численность бокоплавов в Обской и Тазовской губах за последние 35 лет колеблется в небольших пределах, что может свидетельствовать об отсутствии отрицательного влияния на этих (и, возможно, других) беспозвоночных зоопланктона и зообентоса существующего уровня загрязнения данных акваторий.

Зооперифитон. Перифитонные ценозы в полном понимании их организации и тем более функционирования в водоемах Субарктики Западной Сибири остаются неизученными. Имеющиеся в публикациях сведения касаются в основном одного из компонентов перифитона – зооперифитона, результаты изучения которого на устьевом участке Оби и в Обской губе, в районе юго-восточной части п-ова Ямал, содержатся в книге «Природная среда Ямала» [2000. Т. 3]. Пробы отбирались с затопленной древесины (преимущественно ивы), реже – с камней. В общей сложности в зооперифитоне исследованных водоемов было найдено 80 видов и таксонов более высокого ранга, относящихся к десяти классам из семи типов беспозвоночных животных. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в речной зоне Оби (43 вида и таксона) и

ее притоках (46), несколько меньше – в протоках дельты (37) и реках, впадающих в дельту (36). От 7 до 10 видов обнаружено в ручьях.

Гидры (тип Coelenterata) найдены в составе зооперифитона во всех исследованных водоемах, кроме ручьев. Наиболее высокая встречаемость (в более 50 % проб) этих животных отмечена для притоков р. Оби и протоков дельты. Максимальная плотность гидр обнаружена в составе перифитона в реках Щучья (5040 экз./м²), Вануйто (1515), в протоках Малая Юмба (1236), Большая Нарчинская Обь (836) и Надымская Обь у пос. Кутопьюган (798 экз./м²). На участке Надымской Оби у пос. Салемал по сравнению с участком Надымской Оби у п. Кутопьюган наблюдалось снижение встречаемости гидр (с 80 до 20 %) и их численности (в 159 раз), что, видимо, связано с загрязнением первого участка реки органическими отходами животноводства.

Нематоды (тип Nematelminthes) найдены в составе перифитона во всех типах исследованных водоемов, но их биомасса невысока. Наиболее часто круглые черви встречались в пробах из р. Оби и проток ее дельты. Кольчатые черви (тип Annelides) были представлены в перифитоне олигохетами и пиявками. Из малощетинковых червей наиболее часто встречались представители сем. Naididae (в 93–100 % проб). В ряде водоемов они найдены в большом количестве: в р. Кутопьюган – 8062 экз./м², р. Щучья – 4061, в протоке Надымская Обь у п. Салемал – 38386, у п. Кутопьюган – 83319 экз./м². Малощетинковые черви сем. Tubificidae встречались редко, в небольшом числе и только в ювинильной стадии. Из пиявок (класс Hirudinea) в водотоках дельты обнаружено только два вида также с невысокими показателями встречаемости и численности. Низкая встречаемость и плотность характерна и для турбеллярий (тип Plathelminthes).

Из типа Mollusca в составе перифитонного сообщества было обнаружено семь видов брюхоногих моллюсков из семейств Lymnaeidae и Planorbidae. В пробах из р. Обь оказалось 5 видов, в притоках – 4, в дельте – 5. Наибольшая встречаемость (42 %) отмечена для *Lymnaea lagotis*.

Из представителей типа мшанки (Bryozoa), изученных в пределах Субарктики весьма слабо, в водоемах низовьев р. Обь найдено шесть видов: *Plumatella fungosa*, *Plurmtella repens*, *Plunufc lacoralloides*, *Plumatella sp.*, *Cristatella mucedo* и *Ludicella articulata*. Для сравнения отметим, что, например, в водоемах нижнего течения Волги за более чем полувековой период исследований было выявлено только пять видов мшанок. Всего в водоемах бассейна Волги, включая озера, притоки и водохранилища, выявлено 13 видов. В водоемах Днепра отмечено 9 видов мшанок.

Доля мшанок в ценозах зооперифитона речных вод устья Оби сравнительно высока. Их биомасса во многих пробах составляет 99 % биомассы всего зоосообщества. В целом, уровень развития этих колониальных животных в сообществах обрастаний исследованного района оценивается как значительный, несмотря на невысокие температуры воды и сравнительно краткий вегетационный период.

Тип членистоногих (Arthropoda) в зооперифитоне исследованных водоемов был представлен организмами из трех классов: ракообразные, паукообразные и насекомые. Из низших раков обнаружены виды из отрядов Cladocera и Ostracoda. Наиболее часто из ветвистоусых рачков встречался вид *Sida crystallina* (47–67 %), он найден во всех типах водоемов, кроме ручьев. В р. Кутопьюган плотность этого рачка достигала 22 686 экз./м², в р. Птичьа – 2480, в р. Щучья – 52 754 экз./м². Ветвистоусый рачок *Eurycercus sp.* встречается в небольших количествах (в среднем 332 экз./м²) только в р. Птичьа. Ракушковые рачки (класс Ostracoda) найдены в пробах из дельты, как в протоках, так и в реках, в которых эти ракообразные имеют невысокие величины встречаемости, плотности и биомассы. Из высших раков в дельте изредка встречаются водяной ослик *Asellus aquaticus*, в притоках Оби – бокоплав *Gammarus pulex*. Водяные клещи (семейство Hydracarina класса паукообразные) найдены как в Оби, так и в ее дельте; наиболее часто эти хищные беспозвоночные встречаются в пробах из проток дельты Оби.

Наибольшим числом видов в зооперифитоне изучавшихся водоемов представлен класс насекомых – около 70 % от всего таксономического разнообразия. Но личинки веснянок, поденок, жуков, вислокрылок, мокрецов и мошек в составе зооперифитона сравнительно редки. Личинки ручейников представлены тремя видами: *Arctopsyche ladogensii*, *Neureclipsis bimaculata* и *Brachycentrus subnubilus*. По сравнению с р. Обь выше г. Салехарда, в устье и дельте реки, ручейки играют в составе зооперифитона заметно меньшую роль, что, по всей видимости, связано прежде всего со сменой реофильных условий обитания этих гидробионтов на реолимнофильные. Наибольшая плотность личинок ручейников отмечена в составе перифитона из притоков низовий Оби.

Личинки хирономид были представлены в зооперифитоне 43 видами. Наиболее высокая встречаемость среди них отмечена для *Limnochitumusnervosus*, *Gtyptotendipes glaucus*, *Cricotopus algarum*, *C. ex gr. silvestris*, *Eukiefferiella longicalcar*, *Corynoneula scutellata*. Хирономидные зооценозы составляют 47 % всех сообществ зооперифитона в дельте р. Обь и 38 % – на устьевом участке реки.

Таким образом, судя по степени таксономического разнообразия и удельному весу в биомассе зооценозов, беспозвоночные перифитона играют в водоемах низовий Оби и в дельте реки заметную и важную роль как в формировании кормовой базы рыб, так и в функционировании водных экосистем этого участка бассейна Оби.

Из притоков южной части Обской губы наиболее важным, после р. Обь, с ихтиологической и рыбохозяйственной точек зрения является р. Надым, а из притоков южной части Тазовской губы – реки Таз и Пур. В связи с этим приводим сведения по гидрологии, гидрохимии и гидробиологии этих рек, о рыбах которых пойдет речь в гл. 5 и 6.

Река Надым – типично равнинная река севера Западной Сибири с малым падением русла (средний уклон 0,21 %), развитой поймой, изобилующей озерами и болотами. Берет начало в озере Нумто и впадает в юго-восточную часть Обской губы. Общая протяженность реки – 545 км, площадь водосбора – 64 тыс. км². Бассейн реки расположен в лесотундровой и таежной зонах с широким распространением многолетней мерзлоты. Главные притоки Надыма: Левая Хетта (протяженностью 357 км), Хейги-Яха (243 км) и Правая Хетта (237 км). Надым – средняя по водоносности река, ее среднемноголетний годовой расход составляет 448 м³/сек. Снеговое питание реки составляет 45 %, грунтовое – 34, дождевое – 21 %. Режим уровня воды в устьевой части Надыма меняется под влиянием сгонно-нагонных течений, вызываемых северными ветрами, влияние которых распространяется вверх по Надыму и доходит до пос. Ивлевские Пески. При этом уровень воды поднимается на 1,5–2,0 м. Глубины реки в нижнем течении в летнюю межень равны 3–4 м, в среднем течении на многочисленных перекатах – от 0,2 до 0,5 м. Грунты в русле Надыма преимущественно песчаные, в водоемах поймы, где течение замедлено, – песчаные с разной степенью заиления.

Химический состав озерных и речных вод Надыма характеризуется весьма низкой минерализацией (от 30 до 140 мг/л) и преобладанием гидрокарбонатов кальция. Жесткость воды мала – до 1,5 мг/экв, окисляемость низкая – 4–6 мг/О₂/л. Активная реакция воды слабокислая – 6,0–6,9, реже кислая – 5,8–5,9.

В бассейне р. Надым находится ряд месторождений углеводородного сырья, расположены многочисленные газопроводы высокого давления. Основными источниками загрязнения поверхностных вод на этапе эксплуатации газопроводов являются сточные воды газокompрессорных станций, хозяйственно-бытовые сточные воды населенных пунктов, поверхностный сток с промышленных и селитебных площадок. Основные загрязняющие вещества сточных вод объектов газодобывающего комплекса – нефтепродукты, диэтиленгликоль, метанол, фенолы, соединения азота, сульфатные ионы, взвешенные вещества. Нарушенные земли в местах прокладки газопроводов становятся источником загрязнения поверхностных вод минеральными, биогенными и органическими веществами в растворенном и взвешенном состоянии. Комплексная оценка химического состава вод в р. Надым, проведенная в летний и зимний периоды 2001–2002 гг., выявила повышенное содержание в воде реки на участке ниже г. Надыма фенолов и нефтепродуктов с превышением ПДК для водоемов рыбохозяйственного назначения (ПДК_{рх}) в 1,8–3,4 раза. Из тяжелых металлов превышение ПДК_{рх} выявлено для марганца, меди, цинка, алюминия. Количество ртути в период исследований было в пределах нормы. Максимальное количество этого металла отмечалось в водах Надыма ниже впадения р. Хейгияха – 0,33 мкг/л и в устье Надыма – 0,19 мкг/л [Уварова и др., 2010].

Высшая водная растительность развита в Надыме слабо и представлена в основном белокрыльником и вахтой. Из фитопланктона преобладают синезе-

ленные и диатомовые водоросли. В составе зоопланктона преобладают колорватки, ветвистоусые и веслоногие рачки. Зообентос представлен 12 группами животных, из которых наибольший удельный вес по численности и биомассе имеют моллюски, олигохеты и личинки хирономид. Биомасса зоопланктона в русле реки в период летней межени составляет в среднем 237 мг/м^3 , биомасса бентоса – $4,5 \text{ г/м}^2$. В протоках средняя биомасса зоопланктона равна 174 мг/м^3 , бентоса – $3,4 \text{ г/м}^2$, в проточных озерах 980 мг/м^3 и $6,4 \text{ г/м}^2$. Пойменные озера по продуктивности зоопланктона и зообентоса значительно богаче русловой части Надыма и являются основным местом нагула для большинства видов рыб реки [Экология рыб..., 2006].

Река Таз. Меридиональная протяженность бассейна р. Таз составляет около 500 км. В низовьях река протекает в зоне тундры и лесотундры, в средней части и в верховьях – в подзоне северных таежных лесов [Михайлов, 1997]. Большое влияние на формирование климата в бассейне Таза оказывают многолетняя мерзлота, близость Карского моря, обилие болот, озер и рек. В среднем за год на территории бассейна реки выпадает 600–700 мм осадков.

Климат рассматриваемой территории резко континентальный. Годовые амплитуды температуры воздуха превышают $40 \text{ }^\circ\text{C}$. Среднегодовые температуры на всем протяжении бассейна отрицательные ($-6...-9 \text{ }^\circ\text{C}$). Тундра и лесотундра характеризуются избыточной влажностью, холодным летом. Таежная зона находится в условиях влажного климата с умеренно теплым летом. Как в тундровой, так и таежной зонах зима суровая, снежная, длительностью 7–8 месяцев, из которых не менее месяца приходится на полярную ночь. Минимальные зимние температуры достигают $-63 \text{ }^\circ\text{C}$. Устойчивый снежный покров, как правило, образуется в октябре и в верховьях Таза сохраняется на протяжении 190 дней, в низовьях – 200–210 дней, в суровые зимы – до 225–245 дней.

Весна в бассейне р. Таз поздняя и холодная; обычно устанавливается с середины мая, в низовьях реки – в конце мая. Начало весны характеризуется положительными значениями радиационного баланса и ограничено датами установления суточной температуры $0 \text{ }^\circ\text{C}$ и $5 \text{ }^\circ\text{C}$. Температура воздуха нарастает медленно в связи с воздействием покрытых льдом Тазовской и Обской губ. Снежный покров сходит в конце мая на юге и в начале июня – в нижнем течении реки. В условиях равнинного рельефа и глубокого промерзания почвы образуются обширные затопленные тальми водами территории. На побережье Тазовской губы развитие весенних процессов задерживается до начала – середины июля.

Лето в бассейне р. Таз прохладное на севере и умеренно теплое на юге, с полярным днем, коротким безморозным периодом, сильными заморозками и иногда проявлением засухливости. Температура воздуха в июле изменяется от $13,5 \text{ }^\circ\text{C}$ в устье реки до $16 \text{ }^\circ\text{C}$ в районе пос. Толька. Максимальные положительные температуры в устье р. Таз могут достигать в тени $31-32 \text{ }^\circ\text{C}$, в

среднем и верхнем течении 30–37 °С. Среднемесячная величина летних осадков колеблется от 55 до 80 мм.

Осень в бассейне реки наступает в середине сентября и длится всего 15–20 дней, до среднесуточной температуры 0 °С. Морозная погода устанавливается уже в первой половине осени, что обуславливается вторжением арктического воздуха и формированием антициклонов.

Рельеф территории бассейна р. Таз сформировался под воздействием оледенений и потоков талых вод. Широко распространены переработанные эрозией холмисто-моренные и зандровые равнины. Тектонические прогибы и долины древних рек представлены заболоченными озерно-аллювиальными равнинами. Около 33 % территории занято болотами. Наиболее приподнятыми являются южная часть бассейна (285 м в Балтийской системе координат – БС) и его правобережье (206 м БС).

Гидрографическая сеть территории развита хорошо. Особенно много рек в верхнем и среднем участках бассейна. Река Таз берет начало в центральной части Верхнетазовской возвышенности Сибирских увалов и впадает в Тазовскую губу. По водоносности р. Таз – третья в Тюменской области (после рек Обь и Иртыш) и вторая в Ямало-Ненецком автономном округе. Долина реки имеет ширину около 15–20 км, в устьевом участке – до 25 км. Пойма двусторонняя: левобережная имеет ширину до 4 км, правобережная – до 16 км. Ширина долин крупных притоков изменяется в пределах от 200–300 м в истоках до 1 км и более – в устьевых участках. Уклоны падения рек незначительны, за исключением участков рек, протекающих в районах гряд и увалов. Средний уклон поверхности водосбора 0,73 ‰. Протяженность реки 1401 км, площадь водосбора около 150 тыс. км². Ширина русла реки в верховьях до 80 м, в среднем течении около 400 м, в нижнем – до 1000 м, глубина – от 0,8–3,0 м в верхнем течении до 10–15 м в низовьях. Скорости течения 0,2–0,5 м/с. Питание реки преимущественно снеговое (доля талых снеговых вод составляет примерно 54 %). В русле преобладает боковая эрозия, что приводит к постоянному изменению рельефа дна и берегов реки. Разрушаемый береговой грунт разносится течением реки на сотни километров, образуя песчаные косы и отмели. Коэффициент меандрирования реки равен 1,62, у многих притоков он возрастает до 2 и более. При впадении в Тазовскую губу русло реки разделяется на протоки и рукава. Наиболее крупный рукав – протока Ереям (Малый Таз). В устьевом участке р. Таз образует эстуарий с многочисленными островами и мелями. Общая ширина устья – около 5 км [Никаноров, Брызгалов, 2010].

В р. Таз впадает 356 притоков первого порядка общей протяженностью 10035 км. Наиболее крупными из них являются реки Худосей (длина 409 км), Толька (391 км), Большая Ширта (301 км) и Часелька (295 км). Многие притоки берут начало в болотах и озерах бассейна.

Территория бассейна р. Таз изобилует небольшими и крупными озерами. Общее их число составляет 35440, суммарная площадь – 5310 км². Из указанного количества озер 4638 являются пойменными. Их общая площадь равна 337 км².

Наибольшее число озер расположено в левобережье нижней части бассейна, меньше всего – на водораздельных склонах северного и западного участков. Большинство озер небольшие по площади водного зеркала (менее 100 га), бессточные (таких 80 %), мелководные (глубиной до 2–3 м). Но некоторые озера имеют глубины более 20 м.

Для р. Таз, как и для многих других рек Пур-Тазовского бассейна, характерны значительные колебания сезонных и годовых уровней воды, смена циклов многоводных и маловодных лет, ярко выраженное весеннее половодье и продолжительная зимняя межень. Весеннее половодье начинается в верхнем течении Таза в конце апреля, в нижнем – в конце мая. Освобождение реки ото льда происходит спустя 20 дней после начала половодья. Продолжительность подъема уровня воды составляет порядка 25 дней, его спада – 50–60 дней. Завершается половодье в конце июля – начале августа.

Переход температуры воды в реке через отметку 0,2 °С в верхнем течении происходит в третьей декаде мая, а в нижнем – в первой декаде июня. В среднем через 3–7 дней после перехода указанной температуры река освобождается ото льда. Прогрев воды идет сравнительно быстро, достигая своего максимума в июле – в среднем 17,4 °С. Период положительных температур воды составляет 5 месяцев.

С августа по октябрь длится период летне-осенней межени, но нередко уровни воды повышаются в результате выпадения в конце лета (конец августа – начало сентября) обильных дождей. Однако никогда уровень летне-осенних паводков не превышает уровня весеннего половодья. Осенние дождевые паводки обычно начинаются в конце августа – начале сентября и продолжаются вплоть до ледостава. Повышение в этот период уровня воды оказывает существенное влияние на гидрологический и гидрохимический режимы рек в зимний период, на условия миграции и размножения сиговых рыб. Подъем уровня воды на перекатах и в мелководных притоках Таза облегчает рыбам доступ к нерестилищам, увеличивает площадь нерестовых угодий, улучшает условия для развития икры и зимовки рыб.

Процесс образования ледяного покрова на реках тазовского бассейна начинается в октябре и завершается к концу месяца. Ледяной покров интенсивно формируется по всей длине рек, чему способствуют низкие скорости течения, небольшие глубины и сравнительно малый теплозапас водной массы. Севернее Полярного круга период ледового режима рек составляет более 200 дней, в среднем и верхнем течении р. Таз – 180–200 дней. Толщина льда на тундровых участках в апреле достигает 100 см, в таежной зоне – 80–90 см. Питание рек в зимнюю межень происходит за счет грунтового стока. Минимальные расходы наблюдаются непосредственно перед началом снеготаяния. Зимой в результате уменьшения питания и потери воды на льдообразование многие участки мелководных притоков Таза, особенно в его нижнем течении, промерзают до дна.

Для рек бассейна Таза характерны сравнительно высокие значения модуля стока – 10,4 л/с/км², что обеспечивается большим количеством атмосферных осадков и низкой дренирующей способностью ложа реки. Максимальный

сток (60–70 %) приходится на период весеннего половодья. В этот период затопляются обширные пойменные территории, что создает благоприятные условия для весеннего нереста и нагула рыб.

Вода в р. Таз является маломинерализованной, гидрокарбонатного класса, натриевой группы. Общая минерализация изменяется от 39 до 152 мг/л. Минерализация воды увеличивается от устья к истокам и от паводка к межени. В отдельных притоках реки минерализация может достигать 176 мг/л. Малая минерализация речных вод обусловлена обилием осадков, низкими температурами воздуха, малым испарением воды, наличием многолетней мерзлоты, ограничивающей поступление в реки более минерализованных грунтовых вод, низким содержанием солей в почвенном покрове.

Химический состав вод р. Таз во все сезоны года характеризуется преобладанием гидрокарбонатных ионов (30–47 % экв.) при содержании SO_4^{2-} и Cl^- от 1 до 12 % экв. Среди катионов во все фазы водного режима преобладают Ca^{2+} (25–30 % экв.) при содержании Mg^{2+} от 15 до 23 % экв., ионов $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ от 2 до 21 % экв. Жесткость воды в р. Таз небольшая и не превышает 0,5–3,0 мг-экв, возрастая от устья к истоку реки и снижаясь во время паводка.

Содержание в воде р. Таз биогенов невысокое. Концентрация аммонийного азота колеблется в течение года от 0,16 до 1,25 мг/л с максимумом в подледный период. Нитритный и нитратный азот, как неустойчивые соединения, регистрируются в воде в очень низких концентрациях – от 0,001 до 0,36 мг/л. Фосфор в форме различных соединений присутствует в воде в значительном количестве – 0,23–0,42 мг/л, однако в осеннюю межень при минимальном поверхностном стоке и еще достаточно высокой численности фитопланктона его концентрация существенно снижается – до 0,01–0,1 мг/л. Содержание железа в р. Таз, как и в большинстве рек бассейна Оби, повышенное и варьирует от 0,6 до 2,0 мг/л. Концентрация кремния в течение года меняется в диапазоне от 2,1 до 21,0 мг/д с минимумом в весенний период и максимумом в осеннюю межень, когда в питании реки возрастает роль грунтовых вод, богатых этим элементом. Перманганатная окисляемость воды варьирует в диапазоне от 8,0 до 19,4 мг O_2 /л. Значения окисляемости возрастают от истока к устью реки, отражая увеличение количества растворенных в воде органических веществ [Экология рыб..., 2006]. Наиболее высокие концентрации биогенов и органических веществ присутствуют в пойменных озерах. Содержание минерального фосфора в воде озер составляет от 0,01 до 0,20 мг/л, азота аммонийного – от 0,02 до 1,39, железа общего – от 0,31 до 7,03, кремния – от 1,0 до 7,9 мг/л, перманганатная окисляемость варьирует от 11,0 до 15,2 мг O_2 /л. Реакция среды слабокислая или близка к нейтральной (рН от 6,7 до 7,3).

Содержание в воде р. Таз взвешенных веществ невысокое – чаще всего 25–30 г/м³. Количество взвеси уменьшается от верховьев реки (30–50 г/м³) к низовьям (20–25 г/м³), что связано с уменьшением степени развития эрозионных процессов и замедлением скорости течения воды. Концентрация растворенного в воде кислорода в летнее время находится в пределах нормального

насыщения, но в период ледового режима существенно снижается. В начале ноября замору подвергаются мелкие водоемы со слабой проточностью: пойменные озера, протоки, старицы. В главном русле р. Таз и основных ее притоках заморные явления начинают проявляться с середины ноября, распространяясь от среднего к нижнему течению. В реке у пос. Красноселькупск сразу после ледостава (в конце октября) содержание кислорода составляет 80–85 % насыщения, к 10 ноября оно снижается до 55 %, в первых числах декабря наступает полный замор – концентрация кислорода составляет 2,0–3,0 % насыщения. В нижнем течении реки полный замор наступает на две-три недели позже, чем в среднем. Например, у пос. Тазовский благоприятный для рыб кислородный режим (81–93 %) сохраняется до середины ноября, а полный замор регистрируется в конце декабря. Раннее развитие замора препятствует своевременной покатной миграции некоторой части производителей сиговых рыб после нереста, которые вынуждены оставаться на зимовку в верховьях р. Таз. В течение всей зимы незаморными остаются верховья реки, верхние и средние участки крупных ее притоков, малые реки. Однако некоторое снижение содержания кислорода в зимнее время отмечается во всех водоемах рассматриваемого бассейна. В целом, заморные явления в бассейне р. Таз не носят такого тотального и продолжительного характера, как, например, в бассейне р. Пур.

Весеннее освежение вод также происходит в направлении от верховьев к нижнему течению р. Таз. В районе пос. Красноселькупск это конец апреля – начало мая, у пос. Тазовский – третья декада мая. К первым числам июня концентрация растворенного в воде кислорода в нижнем течении реки достигает 7,2–8,2 мг/л (49–56 % насыщения).

Рассмотренные гидрологические и гидрохимические характеристики водоемов бассейна р. Таз оказывают определяющее влияние на таксономический облик, видовое разнообразие и уровень развития (судя по численности и биомассе) в них гидробионтов: водорослей, животных планктона и бентоса.

Фитопланктон р. Таз изучен к настоящему времени лишь в первом приближении. В пробах воды присутствуют диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли. Наиболее распространенной группой являются диатомовые, особенно виды родов *Melosira*, *Fragillaria*, *Synedra*. В конце 1960-х гг. численность фитопланктона в р. Таз близ пос. Часелька составляла 13 978,4 тыс. кл./л, а биомасса – 8,022 мг/л. По численности и биомассе доминировали синезеленые (70,6 % и 60,8 % соответственно) и диатомовые (28,7 % и 38,6 %). Наибольшее развитие фитопланктона было отмечено в пойменных озерах, где на протяжении всего летнего сезона или большей его части численность водорослей достигала 111,3 млн/л (в среднем составив 18,1 млн/л), а биомасса – 55,4 мг/л (в среднем – 7,9 мг/л). В августе в пойменных озерах наблюдалось массовое цветение воды в результате активного развития синезеленых или, в отдельных озерах, зеленых водорослей. При этом максимальные суточные величины фотосинтеза достигали 3,9–5,9 мг O₂/сут, а процессы продукции органического вещества в 3–12 раз превышали деструкцию. Бурному развитию фитопланктона в пойменных

озерах способствовала сравнительно высокая температура воды и наличие в ней большого количества биогенов [Экология рыб..., 2006].

Зоопланктон водоемов бассейна р. Таз изучен сравнительно хорошо [Экология рыб..., 2006]. В результате проведения ряда экспедиций (начиная с 1963 г.) в речных и озерных водах бассейна обнаружено 126 видов и форм этой группы беспозвоночных, в том числе коловраток – 60 видов, ветвистоусых рачков – 42, веслоногих рачков – 24 вида. Наибольшее видовое разнообразие характерно для нижнего течения реки – 120 видов. В менее обследованных верховьях реки выявлено 33 вида. В пойменных водоемах нижнего участка реки обнаружено 70, верхнего участка реки – 33 вида зоопланктеров. Наиболее массовыми видами из коловраток являются представители родов *Asplanchna*, *Keratella*, *Euchlanis* и *Copochilus*, из ветвистоусых рачков – *Bosmina* и *Daphnia*, из веслоногих рачков – *Mesocyclops* и *Eudiaptomus*.

В отличие от видового разнообразия, биомасса зоопланктона снижается к низовьям реки. Это связано с тем, что, во-первых, у р. Таз менее выражена дельта, чем, например, у реки Пур, во-вторых, пойменная система Таза сравнительно хорошо развита в расположенных южнее среднем и верхнем течениях реки.

Численность **зоопланктона** в водоемах р. Таз в период открытой воды достигает в наиболее теплый период лета 6 тыс. экз./м³, что обусловлено не только прогревом воды, но и интенсивно размножающимися в этот период фитопланктоном. Во многих озерах биомасса зоопланктона превышает в это время 4 г/м³, а в отдельных достигает 9 г/м³ и более.

В составе зообентоса водоемов бассейна р. Таз выявлено более 100 видов. Это круглые и малощетинковые черви, пиявки, моллюски, водяные клещи, клопы, ракообразные, личинки хирономид, веснянок, поденок, ручейников. Наибольшим числом видов (76) представлены в зообентосе хирономиды [Экология рыб..., 2006]. Для зообентоса реки, так же как и для зоопланктона, свойственно увеличение видового разнообразия от верховьев к устью. Эта закономерность прослеживается по всем типам водоемов. Численность организмов зообентоса также возрастает от верховьев к низовьям реки. Тренд увеличения биомассы отмечен на протяжении нижнего участка реки, но максимальные его значения зарегистрированы в среднем течении.

Распределение **зообентоса** в водоемах р. Таз носит мозаичный характер, определяемый типом донного субстрата и совокупностью рассмотренных выше гидрологических и гидрохимических условий. Наименее продуктивны по зообентосу биотопы песков и галечников, которые повсеместно преобладают в верховьях реки, в верхнем и среднем течении ее притоков. Основу зообентоса этих биотопов составляют личинки хирономид, ручейников, поденок, мокрецов и мошек. Численность донных животных варьирует от 130 до 1935 экз./м², а биомасса – от 0,26 до 14,92 г/м².

Наиболее высокая биомасса донных животных характерна для заиленных грунтов среднего и нижнего течения р. Таз, устьевых участков крупных притоков, пойменных проток. Основу донной фауны на этих биотопах составляют хирономиды и моллюски. На некоторых участках заиленных биотопов

биомасса зообентоса достигает 20–25 и даже 33 г/м². Не менее высокие значения биомассы зообентоса отмечены в пойменных озерах – до 38 г/м² при средней величине 21 г/м². Не случайно излюбленными местами откорма многих рыб в бассейне р. Таз являются, наряду с устьевыми участками рек и проток, пойменные озера.

Одна из особенностей структуры зообентоса р. Таз – значительная доля в его составе ручейников и, наоборот, крайне низкая численность олигохет. Эти черты косвенно свидетельствуют о сравнительно небольшом содержании в воде органических веществ и обилии в водной толще древесных субстратов (коряги, стволы упавших деревьев и пр.) – основных местообитаний ручейников. Многие из коряг, извлеченных при неводном лове, бывают целиком покрыты домиками ручейников. Биомасса зооперифитона в реке и протоках достигает большой величины – 67 и 49 г/м² соответственно. Такие участки привлекательны для рыб-бентофагов, которых в р. Таз большинство в период их летнего нагула.

Водосборный бассейн р. Пур общей площадью 112 тыс. км² расположен в пределах лесотундровой и тундровой ландшафтно-географических зонах. Большая часть площади бассейна заболочена. Характерной особенностью болотного ландшафта является обилие малых озер, общее число которых превышает 85 тыс. Многие озера, являясь сточными или проточными, непосредственно связаны с речной сетью, густота которой составляет 0,38 км/км². Реки текут среди низких берегов, меандрируя в широких долинах, образуя рукава и протоки. Особенно хорошо развита система проток в нижнем течении реки. При впадении в Тазовскую губу р. Пур разделяется на два рукава – Малый и Большой Пур, образуя обширную дельту. На выходе реки в Тазовскую губу имеется бар [Михайлов, 1997; Никаноров, Брызгалов, 2010].

Река Пур, так же как и р. Таз, берет начало с северного склона Сибирских Увалов. Длина основного водотока, включающего крупные притоки верховий, составляет более тысячи километров. Ширина реки колеблется от 200 до 850 м, средний уклон составляет 0,013 %. По объему годового стока р. Пур уступает только р. Таз.

Для рек бассейна Пура характерно смешанное питание с преобладанием грунтово-болотного, со стоком преимущественно в теплое время года. На севере района в питании рек возрастает роль дождей. Водный режим сравнительно устойчив: величина коэффициента вариации годового стока составляет 0,12. В многолетнем аспекте для р. Пур характерно чередование периодов многоводных и маловодных лет. Продолжительность циклов обычно не превышает 5 лет.

Средняя скорость течения рек в бассейне р. Пур составляет менее одного метра в секунду. В межень скорости течения уменьшаются до 0,3–0,5 м/с – на плесах и до 0,6–0,8 м/с – на перекатах. Во время половодья скорость течения р. Пур возрастает до 1,2–1,3 м/с. Преобладающие глубины на плесовых участках Пура составляют 4–5 м, максимальные – 12 м, наименьшие (на пе-

рекатах) – 1,2 м. Глубины в устье реки в районе бара могут существенно меняться под воздействием сгонно-нагонных ветров.

Большую часть года реки бассейна Пура покрыты льдом. Период открытой воды даже в наиболее теплые годы не превышает в верховьях 5, а в низовьях – 4,5 месяца. Появление устойчивых ледяных образований происходит в конце первой – начале второй декады октября. Наиболее интенсивное нарастание толщины льда отмечается в начале ледостава. В низовьях рек толщина слоя льда увеличивается на 10–15 см за декаду, в верховьях и среднем течении – 5–10 см за декаду. В декабре темп нарастания толщины льда несколько замедляется, особенно в верховьях, чему способствует интенсивное и постоянное увеличение высоты снежного покрова. Ближе к весне нарастание толщины льда постепенно прекращается.

Переход речной системы Пура в условия зимнего режима обычно начинается с прибрежных мелководий маловодных тундровых рек. При продолжительной холодной погоде, охватывающей обширные территории, и последующем резком понижении температуры воздуха первичные ледовые образования могут возникать почти одновременно на всем протяжении речной системы, сохраняя наибольшую устойчивость в низовьях. В фазе ледостава на реках часто появляются наледи, причин возникновения которых несколько: 1) повышение уровня воды при образовании льда или уменьшении живого сечения водотока при заторах; 2) прогибание и погружение тонкого льда под тяжестью слоя снега; 3) выход на поверхность льда вод сточных или проточных озер при относительном повышении уровня воды в них; 4) выход грунтовых вод вследствие образования гидростатического напора при промерзании воды в сезоннопотаивающем слое поверхности водосбора; 5) промерзание мелководных участков рек или их притоков.

Разрушение ледяного покрова на р. Пур происходит в конце мая – начале июня. После ледохода температура воды быстро растет и с окончанием весеннего подъема уровня оказывается выше температуры воздуха; это превышение сохраняется до следующей весны. Самая высокая среднемесячная температура воды наблюдается в июле и составляет 16–18 °С.

Уровенный режим рек в бассейне Пура складывается из периодов высоких уровней весеннего стока, повышенных осенних уровней, низких уровней зимней и летней межени. Наивысший подъем уровня воды обычно наблюдается во время весеннего половодья. В низовьях Пура наибольшим годовым уровнем воды иногда становится уровень весеннего ледохода. Происходит это преимущественно в годы с запоздалой весной в северных районах бассейна. В верховьях максимальный годовой уровень отмечается после окончательного очищения реки ото льда. Низший летний уровень воды наблюдается обычно в августе и предшествует высшему уровню летне-осеннего периода. В годы с растянутым весенним половодьем и обилием жидких осадков уровень летней межени бывает выражен менее отчетливо. Наибольший уровень летне-осеннего периода приурочен к годовому максимуму атмосферных осадков – периоду сочетания осенних обильных дождей с пониженными ис-

парениями с территории водосбора и поверхности водоемов. Высота низшего уровня воды в зимнюю межень зависит в основном от интенсивности подземного стока и может наблюдаться как в первую, так и во вторую половину фазы ледостава. В первом случае это происходит обычно в годы с непродолжительным весенним половодьем, дефицитом осадков и повышенным испарением, во втором – в годы с малоснежной зимой при глубоком промерзании источников болотно-грунтового питания.

Гидрохимия. Как и в большинстве водоемов Обь-Тазовской устьевой области, воды рек бассейна Пура являются слабominерализованными, гидрокарбонатного класса, натриевой группы. По данным, опубликованным в работе [Экология рыб..., 2006], в 2000 г. общая сумма ионов в воде р. Пур изменялась от 81,3 мг/л – в месте слияния рек Айваседо-Пур и Пяку-Пур до 44,4 мг/л – в дельте. В воде р. Пяку-Пур общая сумма ионов варьировала по точкам отбора проб от 50,6 до 95,3 мг/л, в воде р. Айваседо-Пур – от 56,1 до 68,5 мг/л. В зимнюю межень общая минерализация воды в р. Пур возрастает в 2 раза – в среднем до 99,5 мг/л.

Вода рек бассейна р. Пур отличается низким содержанием кальция и магния и характеризуется как очень мягкая. Общая жесткость воды в летний период варьирует от 0,15 до 0,44 мг-экв/л, в зимний период – от 0,6 до 1,0 мг-экв/л. Концентрация кальция и магния составляет 2,0–1,0 мг/л и 1,4–4,6 мг/л соответственно. В подледный период содержание кальция возрастает до 8,0 мг/л, магния – до 7,3 мг/л. Общей закономерностью является увеличение концентрации в воде солей кальция и магния от верховий к низовьям реки. В этом же направлении отмечается увеличение водной растительности, которая особенно обильна в придаточных и пойменных водоемах низовий р. Пур, его притоков, на обширных салмах и сорах.

Содержание хлоридов в воде р. Пур на всем ее протяжении практически не меняется. В период исследований в 2000 г. количество этих веществ варьировало от 4,2 до 4,9 мг/л. Содержание сульфатов колебалось в пределах 1,6–4,2 мг/л, в реках Айваседо-Пур и Пяку-Пур не превышало 5,0 мг/л.

Величина водородного показателя (рН) в период открытой воды в р. Пур варьирует от 5,6 до 7,2, в среднем составляя 6,5. От верховий к дельте реки водородный показатель снижается. Уменьшение его величины происходит и в зимнее время, отражая рост концентрации свободной углекислоты и закисление среды. В воде рек Айваседо-Пур и Пяку-Пур, имеющих болотистый водосбор, величина водородного показателя сдвинута в кислую сторону (до 6,4–6,0 рН).

На всем протяжении р. Пур из минеральных форм азота в воде в 2000 г. присутствовали ионы аммония и нитраты, нитриты не обнаруживались. Количество ионов аммония изменялось в пределах 0,22–0,55 мг/л, нитратов – от 0,01 до 0,05 мг/л. Невысокие концентрации характерны и для фосфатов – 0,01–0,06 мг/л. Минимальное содержание нитратов и фосфатов отмечено в вегетационный период, максимальное – в зимний период.

Концентрация общего железа в летний период в воде р. Пур варьировала в пределах 0,75–1,03 мг/л, в воде р. Пяку-Пур – 1,07–1,32 мг/л, в воде р. Айваседо-

Пур – 0,42–1,01 мг/л. В подледный период содержание железа в воде р. Пур увеличивалось до 3,05–3,8 мг/л, что связано с переходом реки на грунтовое питание.

Речные воды системы р. Пур содержат сравнительно большое количество органических веществ и отличаются высокой окисляемостью. В период исследований вода в реке имела средние величины перманганатной окисляемости – 5–10 мгО₂/л, величина БПК₅ колебалась в пределах 1,2–2,8 мг/л, максимальные концентрации органических веществ регистрировались ниже впадения рек Бол. Хадырьяха и Евояха, а также в дельте реки.

Так же, как и в бассейне р. Таз, в бассейне р. Пур ярко выражено снижение в зимний период концентрации в воде кислорода и проявление «замора». Для р. Пур характерно исключительно раннее развитие заморных явлений и значительная их продолжительность. Если в р. Таз зимним заморам подвержены водоемы только нижней и средней частей бассейна, то в р. Пур это явление охватывает практически весь бассейн. Незаморными остаются лишь малые реки, верховья притоков Пура и отдельные материковые озера. Наиболее сильные заморы отмечаются в годы с малоснежной суровой зимой и малым количеством осадков в предшествующий летне-осенний период. В руслах основных притоков Пура вода становится заморной в первых числах ноября, в р. Таз – на месяц позже. Концентрация кислорода в воде в это время снижается до 2 мг/л, а к середине ноября – до 1 мг/л (против 10–9 мг/л в августе и сентябре). Начало весенне-летнего освежения воды происходит поздно: в конце мая – начале июня. Наиболее насыщенной кислородом вода становится в период массового развития водной растительности, прежде всего водорослей планктона. Это происходит в июле-августе, когда температура воды в реке достигает максимального значения – 22 °С.

Для рек бассейна р. Пур свойственна сравнительно невысокая мутность вод. Содержание взвешенных веществ в воде изменяется от 9 до 28 мг/л. Модуль стока речных наносов равен 6,5 т/год с 1 км² площади водосбора. Сток растворенных в воде веществ почти в 2,5 раза больше твердого стока.

В составе **фитопланктона** р. Пур выявлено более 170 видов, разновидностей и форм водорослей из 7 отделов. В целом для бассейна этой реки характерно преобладание диатомовых и зеленых водорослей. В июне 2000 г. в водоемах верхнего участка Пура в составе альгоценозов обнаружен 81 таксон водорослей, из которых наибольшим видовым разнообразием характеризовались диатомовые (48 % от общего числа видов) и зеленые (40 %). Синезеленые, золотистые, желтозеленые, динофитовые и эвгленовые были представлены меньшим числом видов (в общей сложности 12 %). В начале вегетационного периода численность фитопланктона в водоемах верхнего течения р. Пур находилась в июне 2000 г. в пределах 1,2–3,4, в среднем 2,2 млн кл./л, биомасса – 0,9–2,6, в среднем 1,7 мг/л. По численности клеток доминировали зеленые (57–66 %), по биомассе – диатомовые (77–94 %) [Экология рыб..., 2006].

В сентябре 1999 г. в среднем течении р. Пур на створах ниже и выше г. Уренгой в планктоне обнаружено 107 видов, разновидностей и форм во-

дорослей из 5 отделов. По числу видов преобладали зеленые (44 %) и диатомовые (41 %), за которыми следовали синезеленые (8 %), золотистые (5 %) и эвгленовые (2 %). В конце вегетационного периода численность фитопланктона на этом участке изменялась от 1,7 до 8,3 млн кл./л, в среднем составив 5,0 млн кл./л, биомасса не превышала 1,9 мг/л. По численности доминировали синезеленые (93 %), по биомассе – синезеленые (49 %) и диатомовые (39 %).

В альгофлоре нижнего течения р. Пур (ниже г. Самбурга) в конце августа 1999 г. отмечено 59 видов, разновидностей и форм водорослей. Преобладали диатомовые (42 %) и зеленые (34 %). Доля синезеленых составила 13 %, золотистых – 7, эвгленовых – 2, желтозеленых – 2 %. Общая численность водорослей в пробах равнялась 6,8 млн кл./л, биомасса – 1,9 мг/л. По численности преобладали синезеленые (51 %), по биомассе – диатомовые (67 %).

Видовой состав и количественные показатели развития **зоопланктона** водоемов бассейна р. Пур изучались В. С. Юхневой в 1968–1969 гг. и В. А. Алексюк в июне–августе 1996–2000 гг. Здесь результаты этих исследований приводятся по работе [Экология рыб..., 2006]. В общей сложности было выявлено 174 вида зоопланктеров, в том числе 73 вида коловраток, 69 кладоцер и 32 вида копепод. В русле р. Пур видовое разнообразие зоопланктона снижалось от 55 видов в верховьях до 38 видов – в низовьях. В самом Пуре и его крупных притоках по числу видов доминировали коловратки (45–56 % от общего числа видов) и ветвистоусые рачки (30–73 %). В малых реках преобладающей группой (38–70 %) являлись ветвистоусые рачки. Численность зоопланктона в водоемах верхнего участка бассейна р. Пур варьировала в пределах 0,6–148,5 тыс. экз./м³, среднего участка – 0,2–621,0, нижнего участка – 0,6–12,0, в дельте – 15,9–322,3 тыс. экз./м³. Максимальные значения биомассы отмечены в пойменных озерах среднего течения (19,0 г/м³) и в сорах дельты (14,4 г/м³). Основу этой весьма высокой для высоких широт биомассы составляли ветвистоусые рачки родов *Bosmina* (до 93 % биомассы) и *Heterosore* (до 52 %), в меньшей степени рода *Sida* (до 27 %). В пойменных водоемах дельты реки биомасса зоопланктона составляла в среднем 3,7 г/м³.

В целом, в реке Пур имеет место увеличение видового разнообразия зоопланктона в направлении с севера на юг и от малых притоков, находящихся за пределами пойменной системы реки, к притокам первого порядка. Максимальное развитие зоопланктона происходит в пойменных водоемах, особенно в районе дельты реки. Мелководные, хорошо прогреваемые, богатые фитопланктоном и органическими веществами водоемы дельты способствуют быстрому развитию зоопланктона. Напротив, характерной особенностью многих бессточных пойменных озер является сравнительно низкое видовое разнообразие зоопланктона, но при достаточно высоких показателях его продуктивности. В озерах, имеющих связь с речной системой, разнообразие беспозвоночных планктона увеличивается, но показатели его количественного разви-

тия (численность и биомасса) не растут. Последнее, возможно, связано с активным потреблением зоопланктона рыбами, прежде всего их молодь [Экология рыб..., 2006].

Зообентос верхнего участка бассейна р. Пур изучался в августе 1996 г. и июне 2000 г., в среднем течении Пура – в августе 1996, 1999 гг., в нижнем течении – в августе 1999 г., в дельте реки – в августе-сентябре 1968–1969 гг. и в августе 1990–1991 гг. В общей сложности в составе зообентоса выявлено 110 видов, из которых хирономиды представлены 70 видами, ручейники – 10, поденки – 4, моллюски – 4 видами. По всем типам обследованных водоемов установлено снижение видового разнообразия от верхнего участка бассейна к нижнему. Наибольшее видовое разнообразие зообентоса характерно для малых рек. В большинстве водоемов по видовому составу и численности доминировали личинки хирономид, по биомассе – моллюски и личинки хирономид. В пределах верхнего участка реки зообентос был представлен 42 видами, включая олигохет, пиявок, амфипод, нематод, моллюсков, клещей, личинок ручейников, мокрецов, мошек, хирономид, вислокрылок, слепней. Численность донных организмов в среднем составляла 1091 экз./м², биомасса – 2,99 г/м². По численности в пробах доминировали хирономиды (до 89 %) и личинки мошек (до 74 %), по биомассе – хирономиды (до 93 %), моллюски (до 88 %) и личинки мошек (до 48 %), иногда – слепни и бокоплавцы. В среднем течении реки обнаружено 27 видов бентосных беспозвоночных. Их численность в пробах составляла от 50 до 350 экз./м², биомасса – от 0,005 до 0,11 г/м². В нижнем течении реки численность зообентоса была в два раза, а биомасса – в десятки раз выше. Наиболее высокие показатели продуктивности зообентосных сообществ оказались в пойменных мелководных водоемах, хорошо прогреваемых, с зарослями водной растительности. В верхнем и среднем участках Пура в таких водоемах обнаружено более 30 видов донных беспозвоночных, в том числе нематоды, моллюски, олигохеты, клопы, жуки, личинки хирономид, поденок, мокрецов, ручейников, веснянок, мошек. В пойменных водоемах среднего течения реки преобладали личинки хирономид: по численности до 85 %, по биомассе – до 80 %. В отдельных пойменных протоках основу численности (74 %) составляли хирономиды, а биомассы (88 %) – двусторчатые моллюски. Численность организмов зообентоса достигала здесь 13400 экз./м², биомасса – 15,95 г/м². В пойменных водоемах нижнего течения численность бентосных животных равнялась 10750 экз./м², биомасса – 22,38 г/м². По обоим показателям доминировали личинки хирономид – 93,5 и 81 % соответственно. В дельте реки в августе-сентябре 1968 г. численность и биомасса зообентоса равнялись 425 экз./м² и 8,64 г/м² при доминировании по обоим показателям моллюсков – до 61 % и 88 % соответственно. В августе 1990 г. численность зообентоса в водоемах дельты достигала 2055 экз./м², биомасса – 17,35 г/м². В пробах также доминировали моллюски – 52 % и 85 % соответственно [Экология рыб..., 2006].

Для зообентоса р. Пур, так же как и для зоопланктона, свойственно снижение видового разнообразия с юга на север (от верховий к устью реки) и увеличение количественных показателей в пойменной системе. Наиболее продуктивными участками являются дельта реки, пойма и устья крупных притоков.

Таким образом, условия обитания рыб в реках Надым, Таз и Пур, так же как и в Обь-Тазовской устьевой области, отличаются высокой степенью разнообразия и изменчивости условий обитания рыб – гидрологических, гидрохимических и гидробиологических. В соответствии с этими условиями сложился и облик ихтиофауны этих рек и Обь-Тазовской устьевой области в целом [Экология рыб..., 2006].

ГЛАВА 3. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ РЫБ В УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ ЕНИСЕЯ

3.1. Гидрология и гидрохимия

Енисей – крупнейшая река Северной Азии протяженностью 3487 км от места слияния Большого Енисея и Малого Енисея. От истока реки и до впадения в нее р. Абакан выделяют верхний участок Енисея длиной 600 км. Участок среднего Енисея, длиной 750 км, заключен между устьями рек Абакан и Подкаменная Тунгуска, участок нижнего Енисея, длиной 2000 км, – от устья Подкаменной Тунгуски до устья. По величине годового стока (за период 1980–2005 гг. средний многолетний расход воды р. Енисей у г. Игарки составил 608 км³/год) Енисей занимает первое место среди рек России, а по площади водосборного бассейна (2580 тыс. км²) – второе место среди рек России (после Оби) и 7-е место среди рек мира. Распределение жидкого стока по сезонам неравномерное: на летний период (июнь-июль) приходится до 56 % годового стока, на осень (сентябрь-ноябрь) – около 26 %. Самый многоводный месяц – июнь (34,3 %). Сток взвешенного материала (твердый сток) с водами Енисея в Карское море составлял 13,2 млн/т в год до 1960 г., и 4,7 млн/т в год – после зарегулирования в 1960 г. реки плотиной Красноярской ГЭС [Иванов, Осипова, 1974; Никаноров, Брызгало, 2010].

Устьевая область Енисея является одной из самых протяженных в Евразии. Она, так же как и устьевая область Оби, относится к эстуарно-дельтовому типу и состоит из устьевого участка реки длиной 869 км и устьевого взморья – Енисейского залива и прилегающей части Карского моря. Устьевой участок подразделяется на придельтовый длиной 673 км и дельту (рис. 13). Южная граница устьевой области располагается в районе впадения в Енисей р. Нижней Тунгуски, куда в летний и зимний меженные периоды распространяются нагонные колебания уровня. В качестве нижней границы устьевого участка принят морской край дельты Енисея, примерно по 710 с. ш. (121 км от мыса Сопочная Карга). К северу от морского края дельты вплоть до мыса Шайтанского в Енисейском заливе расположен баровый район устьевого взморья (губа) [Алабян и др., 1991; Никаноров и др., 2011].



Рис. 13. Устьевая область Енисея: придельтовый участок и дельта

Условия обитания гидробионтов, включая рыб, в устьевой области Енисея весьма неоднородны и сложны. Основным источником питания р. Енисей (включая его нижний участок) являются талые снеговые и дождевые воды. Грунтовые воды в питании реки имеют второстепенное значение. Водный режим р. Енисей характеризуется высоким и продолжительным весенне-летним половодьем, устойчивой осенней и низкой зимней меженью. На нижнем участке реки (у г. Игарка) половодье начинается в начале мая, достигает пика в начале июня (в среднем 4 июня) и оканчивается в конце июля. Максимальные расходы воды весенне-летнего половодья отмечаются с конца мая до середины июня при ледоходе или в первые дни после очищения реки ото льда [Никаноров, Брызгалов, 2010].

Устьевой участок Енисея характеризуется очень малыми средними уклонами водной поверхности, особенно ниже г. Дудинки, где они в межень обычно составляют 0,001 ‰ и меньше. Выше по реке уклоны возрастают до 0,003 ‰, а между селами Курейка и Селиваниха – до 0,01–0,02 ‰. Малые уклоны на всем устьевом участке Енисея способствуют тому, что сгонно-нагонные колебания проникают из Енисейского залива на большое расстояние вверх по реке [Иванов, Котрехов, 1976].

Уровненный режим устьевой области Енисея определяется преимущественно речным стоком, но в период открытой воды характер колебаний уровня воды зависит от приливно-отливных и сгонно-нагонных явлений. Высота половодной волны в вершине дельты составляет около 8 м и закономерно уменьшается к морскому краю дельты. В меженный период амплитуда приливно-отливной волны у Сопочной Карги может достигать 60 см. Вверх по реке она заметно уменьшается и составляет 35 см у пос. Байкалово, 20 см – у пос. Караул и 10 см – у г. Дудинки [Граевский, 1987]. Нагонные ветры преобладают летом, сгонные – зимой. Высота нагонной волны не превышает 1 м. Суммарное воздействие приливов и нагонов приводит к образованию обратных течений, действие которых может распространяться до г. Дудинки. При приближении к устьевому взморью скорости обратных течений возрастают до 30 см/с [Граевский и др., 1980; Граевский, 1987].

Формирование ледяного покрова на устьевом участке Енисея начинается в среднем 9–13 октября – на несколько дней позже, чем на взморье. Толщина льда достигает 1,5–1,9 м. Вскрытие происходит одновременно с распространением вдоль реки волны половодья. В районе г. Игарки река вскрывается в конце мая – первой декаде июня, у пос. Караул – 10 июня. Протоки дельты вскрываются в конце второй декады июня [Михайлов, 1997]. Вскрытие Енисейской губы и залива происходит с опережением климатических сроков, что обуславливает низкие (близкие к нулю) среднесуточные температуры воздуха в период их очищения ото льда. В третьей декаде июня и начале июля на льду еще сохраняется снежный покров, препятствующий интенсивному его стаиванию. В связи с этим очищение Енисейской губы и залива происходит в основном под влиянием тепла речных вод [Налимов, 1976].

Главным источником нагревания водных масс устьевой области Енисея в летний период и охлаждения их в осенний является теплообмен между водой и атмосферой. Значительную роль в этом процессе играет также адвекция тепла речными водами из более южных районов. Водная масса, поступающая с верхнего и среднего течений в устьевую область, имеет более высокую температуру на стрежне, чем у берегов. Влияние грунтовых вод на теплообмен носит в основном локальный характер [Доронина, 1976].

Температура воды в устьевой области Енисея имеет низкие значения. За период наблюдений с 1947 по 1970 г. среднедекадные температуры воды на участке Енисея от устья р. Курейки до пос. Усть-Порт составили: с 10 по 20 августа – 17–16 °С, с 20 по 30 августа – 15–14, с 10 по 20 сентября – 11–9, с 20 по 30 сентября – 8–6, с 10 по 20 октября – 2–1 °С [Доронина, 1976]. В табл. 1 приведены данные Госкомгидромета СССР по температуре воды в Енисее, дельте и заливе в 1971, 1981 и 1985 гг.

Следует отметить, что в период ледохода и половодья температура воды в прибрежной части реки и на стрежне могут заметно различаться в результате влияния холодных вод притоков. Период выравнивания температуры воды в различных частях устьевой области различен. Так, на участке Енисея от г. Туруханск до с. Курейка он длится около 4 суток после очищения реки ото льда, на участке г. Игарка – с. Караул – 8–9 суток, в горле Енисейского залива – 29 суток. Средняя температура воды в поперечнике створа обычно бывает ниже максимальных температур воды на 1–3 °С [Налимов, 1976]. Проведенный Н. А. Дорониной [1976] анализ среднедекадных данных за период с 1947 по 1970 г. показал, что ниже Усть-Порта (от места выхода реки в дельту) температура воды резко понижается, особенно в конце сентября – начале октября (в среднем на 3 °С). Объясняется это расширением русла Енисея и соответствующим увеличением площади водного пространства, что благоприятствует теплоотдаче из воды в воздух, особенно усиливающейся при понижении температуры воздуха.

Завершая характеристику температурного режима устьевой области Енисея отметим, что суммарный тепловой сток Енисея на замыкающем створе (гидропост г. Игарка) в период 1936–1966 гг. составил в среднем 15400 кДж,

Таблица 1
Среднедекадная температура воды в устьевой области Енисея

Гидропост	Год	Месяцы года								
		май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	Дата перехода ч/з ноль °С весной	Дата перехода ч/з ноль °С осенью	Максимальная температура и дата замера
с. Курейка	1976	8,8	19,2	15,3	9,0	–	–	30.V	15.X	22,0-11.VII
	1981	0,7	8,7	15,9	18,9	10,4	–	20.V	8X	21,5-11.VIII
	1985	–	10,9	16,6	16,1	9,5	2,7	29.V	26.X	20 – 27.VII
г. Игарка	1976	5,2	18,2	15,5	10,0	–	–	10.VI	14.X	20,6-12.VII
	1981	–	6,0	14,0	19,0	11	–	–	21.IX	21.4-10.VIII
	1985	–	8,8	16,2	16,7	9,4	2,7	5.VI	26.X	20 -26.VII
г. Дудинка	1976	–	16,5	15,3	10,0	–	–	–	16.X	18,7-9.VII
	1981	–	1,3	13	15	12	–	29.V	9.X	19.6-15.VIII
	1985	–	3,9	15,6	16,4	9,7	3,3	8.VI	29.X	17.8-30.VII
пос. Усть-Порт	1976	3,8	15,5	14,8	9,5	–	–	5.VI	15.X	18,1-23.VII
	1981	–	–	16	11,6	–	–	–	15.X	18.2-17.VIII
	1985	–	–	–	–	8,4	2,5	–	29.X	–
пос. Караул (дельта реки)	1976	2,9	13,3	12,8	7,5	–	–	12.VI	16.X	21,7-23.VII
	1981	–	6	11,7	15	9	–	16.VI	8.X	20-14.VIII
	1985	–	4,7	12,6	12,7	7,4	1,2	6.VI	24.X	18.2-7.VII
пос. Сопочная Карга (Енисейский залив)	1976	2,0	14,8	7,1	–	–	–	–	22.IX	19,2-7,8.VII
	1985 – у Байкалово	–	–	12,5	12,3	4,8	–	–	–	18-26.VII

Примечание. Таблица построена по данным Госкомгидромета СССР [Гидрологический ежегодник, 1976, т. 7, 1981, т. 12, 1985, т. 16]

n x 1012, в вершине дельты он колебался в этот период от 16150 до 15400; в 1967–2002 гг. этот показатель составил на замыкающем створе в среднем 13500 кДж, n x 1012. Заметное снижение теплового стока реки связано с зарегулированием Енисея плотинами ГЭС [Магрицкий, 2009].

Речные воды устьевой области Енисея характеризуются незначительной минерализацией – около 120 мг/л в половодье и до 230 мг/л – зимой. Суммарный ионный сток Енисея у Игарки составляет около 70 млн т/год [Михайлов, 1997]. Для устьевого взморья в зимний период характерно равномерное распределение биогенных веществ (кремний, фосфаты и нитраты). В летний период содержание кремния в устьевой области Енисея увеличивается с севера (1463 мкг/л) на юг (2400 мкг/л), содержание фосфатов уменьшается с севера (12 мкг/л) на юг (1,23 мкг/л). Содержание растворенного кислорода увеличивается в направлении с юга на север и на всей акватории залива составляет 96–100 % насыщения. В целом, кислородный режим в устьевой области Енисея благоприятный для гидробионтов в течение всех сезонов года [Иванова, 2008].

Наиболее крупными и в ихтиологическом отношении наиболее значимыми притоками устьевой области Енисея в левобережье являются реки Турухан, Большая Хета, Танама, в правобережье – Нижняя Тунгуска, Курейка, Хантайка. Для всех этих рек характерны слаборазвитая система пойменных водоемов, сравнительно короткий безледоставный период, невысокие температуры воды и низкая степень ее минерализации [Попов, 1990]. В правобережных притоках вода прогревается в гораздо меньшей степени, чем в левобережных, что проявляется и в соответствующем качественном и количественном развитии кормовой базы рыб. Но и в левобережье по мере продвижения с юга на север четко прослеживается ухудшение условий обитания, снижение разнообразия и продуктивности биоценозов. Так, например, в р. Турухан (зона северной тайги) период открытой воды составляет 134 суток, в р. Танама (зона тундры) – 85–90 суток. Сумма температур воды в безледоставный период равна 1206 градусо-дней в Турухане и 780 градусо-дней – в Танама. Биомасса зоопланктона в речных водах Турухана в десятки раз превышает таковую зоопланктона речных вод Танама, а показатели развития зообентоса в последней в 4 раза ниже, чем в Турухане [Попов, 1986].

Дельта Енисея характеризуется большим числом рукавов и островов разной величины. За вершину дельты условно принимается устье р. Малая Хета, где русло Енисея, следующее вдоль правого коренного берега, делает крутой (на 90°) поворот на северо-запад, а долина реки приобретает вид расширяющейся вниз по течению воронки. Начиная от верхней границы устьевого участка (от устья Ниж. Тунгуски) и до вершины дельты, происходит постепенное увеличение ширины и глубины русла Енисея. В дельте наблюдается резкое расширение речного потока и уменьшение его глубин [Иванов, Котрехов, 1976]. В начале долинного расширения от реки отделяется влево первый дельтовый водоток – протока Широкая, самостоятельно впадающая в Енисейскую губу. Наиболее интенсивное дельтообразование происходит ниже мыса Муксунинский (94 км от морского края дельты) – в Танамо-

Мунгуйском расширении. В дельте выполнения залива существует три системы водотоков: 1) центральная – рукав Малый Енисей; 2) западная – протоки Охотская, Бреховская, Дерябинская, а также левобережные водотоки; 3) восточная – представленная Большим Енисеем, который последовательно делится на Каменный Енисей, водотоки Судная, Чаяшная, Лебяжья и Лопатная. Собственно дельта занимает 200-километровый участок площадью 7,5 тыс. км². В совокупности рукава дельты составляют пойменную много-рукавность, благодаря которой вся дельтовая пойма расчленяется на различные по форме и размерам острова, образующие архипелаг Больших Бреховских островов (рис. 14). Часть крупных пойменных протоков направляется в западную часть дельты Енисея. В устьях наиболее крупных рукавов и протоков образуются устьевые бары и косы [Никаноров, Брызгалов, 2010]. В дельте сравнительно хорошо развита кормовая база рыб (особенно зообентос), в связи с чем этот участок является важным районом нагула полупроходных рыб Енисея [Криницын, 1989].

Бреховские острова в устье реки Енисей

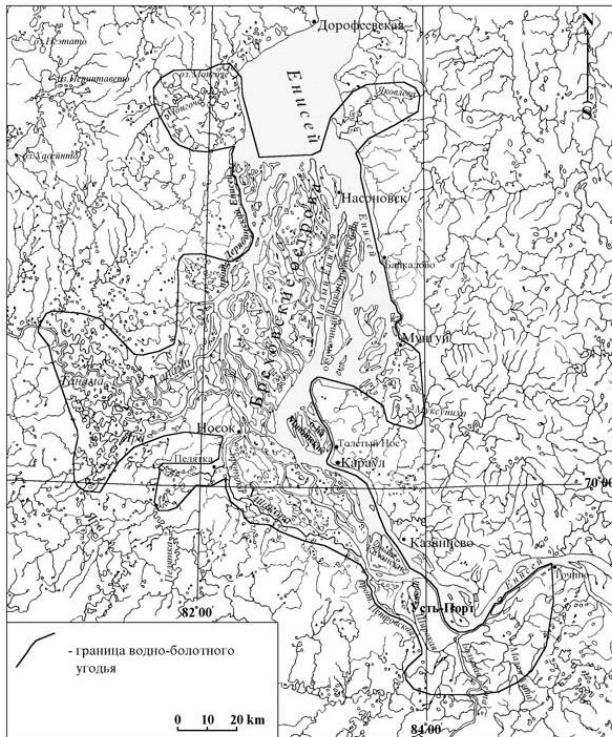


Рис. 14. Дельта Енисея. Карта-схема и фотография архипелага Больших Бреховских островов



Рис. 15. Архипелаг Бреховских островов

Енисейский залив – это полузакрытое устьевое взморье Енисея, площадь акватории которого около 200 тыс. км². Южная часть залива, иногда называемая Енисейской губой, простирающаяся от морского края дельты до мыса Сопочная Карга, имеет длину 121 км, северная часть – до выхода из залива в Карское море вблизи о. Диксон – около 230 км площадью 20 тыс. км² [Михайлов, 1997; Алабян и др., 1991; Никаноров, Брызгалов, 2010]. Островом Сибирякова залив делится на две части – проливы Овцына и Восточный. Вынос речных вод осуществляется через оба пролива, но в большей мере вдоль восточного берега. В связи с резким снижением скорости речного потока при впадении реки в залив, за счет расширения русла и подпора морских вод, происходит интенсивное осаждение взвешенного материала, обуславливающее мелководность залива. Около 60 % его площади занимают глубины менее 10 м. Вдоль правого берега проходит узкая русловая борозда с глубинами до 48 м. Грунты на мелководье залива песчаные, на глубинах свыше 10 м – песчано-илистые и илистые. Вдоль левого берега параллельно ему в приливно-отливной зоне тянутся неглубокие борозды с незначительными иловыми отложениями, заливаемые во время прилива и мелеющие или обсыхающие при отливе [Креницын, 1989].

Характер течений и уровенный режим залива обусловлены колебаниями объемов речного стока Енисея и ветровыми (сгонно-нагонными) явлениями. Период открытой воды в заливе длится около 4 месяцев (июль-октябрь). В половодье в течение 10–20 дней максимальных значений весеннего стока морские воды полностью вытесняются из Енисейского залива пресными водами [Михайлов, 1997]. В остальную часть года морские воды заходят в залив и распространяются на юг почти до самой дельты. Наиболее сильное продвижение морских вод в Енисейском заливе ха-

рактенно для предвесеннего периода, когда залив покрыт льдом, а сток реки минимален. В это время у дна на довольно значительное расстояние, почти до самой дельты, распространяются воды с соленостью до 20–30 ‰ и температурой – 0,05...–1,5 °С [Михайлов, 1997].

В летние месяцы в районе залива преобладают нагонные ветры северной четверти. Количество штормовых дней со скоростью ветра более 10 м/с достигает в это время года 25 % продолжительности периода открытой воды. Влияние приливов незначительно. Регулирование стока Енисея плотинами ГЭС в верхнем и среднем течении реки повлекло за собой уменьшение летних колебаний стока и усиление влияния сгонно-нагонных и приливных явлений в заливе [Граевский и др., 1980].

Речные воды Енисея, миновав устье реки, теряют скорость и растекаются по поверхности морских вод залива. Мощность пресного слоя по мере удаления от устья снижается, нижняя часть его постепенно осолоняется. Подстилающие морские воды образуют встречное компенсирующее течение, проникая через понижения русла в губу, а в осенне-зимний период – и в северную часть дельты, распределяясь в верхней части слоя воды. Толщина пограничного слоя, в котором наблюдается изменение солености от 5–10 ‰ до 15–20 ‰, в безветренную погоду не превышает 1 м. Во время ветров процесс перемешивания вод идет интенсивнее и вызывает «размывание» границы и увеличение толщины пограничного слоя [Криницин, 1989].

Температурный режим устьевого взморья р. Енисея характеризуется рядом специфических черт. Помимо того, что температура воды здесь в течение всего периода открытого русла отличается более низкими значениями, чем в реке, наблюдаются изменения этого параметра в зависимости от периодических и непериодических колебаний уровня воды. По наблюдениям в районе водопоста у с. Гольчиха установлено, что в суточных колебаниях температуры воды в полную воду проявляется ее понижение, а в малую – некоторое повышение. Однако наибольшие колебания наблюдаются при сгонно-нагонных явлениях.

По степени распреденения и температуре воды на приустьевом взморье р. Енисей выделяют два основных слоя, различных по своему происхождению и свойствам: верхний, формируемый речным стоком, сильно распреденный и более нагретый, и нижний, с температурой и соленостью, свойственными морской воде. Тяжелая и плотная морская вода заполняет наиболее глубокие ложбины приустьевоего взморья, поднимаясь к поверхности при сильных сгонных ветрах. На отмелях участках приустьевоего взморья вся толща воды находится в состоянии гомотермии. Здесь различие в температуре наблюдается лишь в горизонтальном направлении в поверхностном слое. Таким образом, помимо теплозапаса водной массы к моменту охлаждения воды на приустьевом взморье и характера теплообмена воды с атмосферой, значительную роль в процессе теплоотдачи воды в атмосферу играет на этом участке и плотностная стратификация воды, поскольку она определяет глубину проникновения конвективного перемешивания [Дорогина, 1976].

3.2. Гидробиология устьевой области Енисея

Высшая водная растительность в русле нижнего течения Енисея развита крайне слабо и представлена преимущественно погруженными в воду рдестами. Общая площадь проективного покрытия гидрофитов на этом участке реки составляет менее 1 % акватории. В дельте Енисея заросли гидрофитов более развиты, особенно в восточных протоках к северу от мыса Муксунинский и в западных, в районе поселков Турковское, Носок, Дерябино. Здесь площадь их на некоторых участках в конце августа может достигать 5 и более процентов площади водного зеркала. В губе и Енисейском заливе высшая водная растительность не обнаружена [Криницын, 1989].

Фитопланктон в устьевой области Енисея представлен Chlorophyceae, Xanthophyceae, Chryzophyceae, Bacillariophyceae, Rhodophyceae, Cyanophyceae, из которых в низовьях реки, дельте и заливе преобладают диатомовые (Bacillariophyceae) [Криницын, 1989; Приймаченко, Баженова, 1990].

В фитобентосе Нижнего Енисея в летний (июль-август) период, так же как и в фитопланктоне, преобладают диатомовые водоросли. Из зеленых нитчатых здесь обычны *Ulothrix zonata* и *Stigeoclonium tenue*. Синезеленые водоросли на этом участке реки в бентосе немногочисленны, из них чаще других встречаются плотно прирастающие к камням *Chamaesiphon polonicus* и *Aphanothece saxicola*. Пресноводные багрянки представлены двумя видами: *Batrachospermum montiliforme* и *Chantransia chalybea*, из которых второй вид нередко растет на галечных грунтах. Десмидиевые и эвгленовые водоросли здесь единичны [Левадная, 1977].

Низкие скорости (0,1–0,2 м/с) течения воды на отрезке Нижнего Енисея способствуют накоплению на глубине 4–5 м и более илистых отложений, в которых концентрируется большое количество осаждающихся из толщи воды планктонных диатомовых, максимальная биомасса которых достигает в реке у г. Дудинки 70 г/м². Но в прибрежной зоне реки на перемываемых течением и прибором песках донные водоросли весьма малочисленны [Левадная, 1977, 1986].

В дельте Енисея, так же как и на придельтовом участке реки, в иловых отложениях преобладают планктонные диатомовые водоросли с максимальными показателями численности на самых больших глубинах. Осенью и в начале зимы, по окончании периода вегетации, численность отмерших планктонных форм на дне увеличивается. В протоках Нижнего Енисея и дельты с малыми скоростями течения и илистыми отложениями на дне также происходит скопление планктонных диатомовых водорослей, с более высокими показателями численности, чем на соответствующем участке русла Енисея [Левадная, 1977, 1986].

В составе зоопланктона в русле нижнего участка реки и дельте по числу форм преобладают коловратки, в губе – ветвистоусые рачки, в заливе – веслоногие рачки. По биомассе на всем протяжении Енисея доминируют клadoцеры, за которыми по этому показателю следуют копеподы и коловратки. По

мере продвижения вниз по реке и замедления стока зоопланктон становится более разнообразным и более развитым по численности и биомассе. В пределах нижнего плеса среднего течения реки биомасса зоопланктона составляет в среднем 710 мг/м^3 , в пределах нижнего течения она колеблется от 600 до 1000 мг/м^3 , в дельте – от 700 до 1300 мг/м^3 , в губе – от 600 до 2000 мг/м^3 [Грезе, 1963].

Солоноватоводный комплекс зоопланктона приурочен в Енисейском заливе к придонным слоям воды с повышенной соленостью. В осенне-зимний период и летом во время нагонных ветров организмы этого комплекса распространяются с потоком воды вверх по течению, частично проникая в губу. В летнее время проникновение солоноватоводного планктона в верхние слои залива наблюдается во время штормов северных румбов. В это время сюда попадают даже сугубо морские формы планктона – гребневики, гидроидные медузы и др. В целом, для Енисейского залива характерен один пик развития зоопланктона, который наблюдается в июле, во время «биологической весны» вслед за бурным развитием фитопланктона [Численко, 1972; Криницын, 1989].

В составе зообентоса в низовьях Енисея (между устьем Нижней Тунгуски и Усть-Портом) доминируют амфиподы, личинки тендипедид и олигохеты, в дельте – амфиподы, в губе – полихеты, изоподы и амфиподы. В прибрежной зоне Енисейского залива на песчаных и илисто-песчаных грунтах преобладают морской таракан, моллюски, амфиподы [Грезе, 1963; Криницын, 1989].

Из гидрологических факторов, влияющих на характер донных зооценозов в устьевой области Енисея, определяющее значение имеют течения и связанные с ними условия формирования донных отложений. На нижнем участке реки продолжается наблюдающееся в среднем течении реки замедление движения водного потока, уменьшение доли каменистых и галечных грунтов и, напротив, увеличение песчаных и илисто-песчаных отложений. В соответствии с этим численность литореофильных представителей зообентоса (ручейников, поденок, симулиид) в нижнем течении заметно снижается, а численность псаммо- и пелофильных групп (олигохет, пелореофильных тендипедид, амфипод) – увеличивается. В дельте и губе фауна пелореофилов и пелофилов окончательно вытесняет литореофилов, в связи с чем таксономический состав зообентоса обедняется. В губе этому способствует также неустойчивость гидрологического режима и периодическое проникновение соленых вод. В заливе эстуарный комплекс зообентоса становится более разнообразным, нежели в губе, поскольку существенно дополняется представителями морской фауны: моллюсками, полихетами, амфиподами. В прибрежной зоне залива на песчаных и илисто-песчаных грунтах основную роль в питании рыб играют морской таракан, моллюски, амфиподы. В профундали, занимающей большую часть залива, где преобладают иловые отложения, преобладают моллюски и полихеты. Биомасса зообентоса в устьевой области Енисея составляет в среднем около $1,8 \text{ г/м}^2$ – на нижнем участке реки, $5,7 \text{ г/м}^2$ – в дельте и $5,0 \text{ г/м}^2$ – в губе. Для сравнения: на участке среднего течения

Енисея на его верхнем отрезке биомасса донных беспозвоночных составляет 1,6 г/м², нижнем отрезке – 0,9 г/м² [Грезе, 1957].

Таким образом, наиболее богатыми запасами зообентоса отличаются дельта и губа, где происходит основной нагул наиболее ценных в промышленном отношении полупроходных видов рыб Енисея. Это подтверждают и данные по зоопланктону, играющему важную роль в качестве источника питания зообентоса и молоди рыб на начальном этапе их онтогенеза. В районе дельты и особенно губы кормовая база рыб развита существенно лучше, чем на вышележащих участках реки, и не лимитирует продуктивность существующих здесь ихтиоценозов. Даже при учете того, что в губе рыбами используется только около 40 % биомассы бентоса, поскольку остальные 60 % приурочены к большим глубинам и востребованы рыбами в небольшой степени [Грезе, 1957, 1963; Подлесный, 1958; Криницын, 1989]. Факт возрастания органического вещества автохтонного происхождения в устьевой области Енисея, по сравнению с вышележащими участками реки, косвенно свидетельствует об увеличении в этом направлении продуктивности автотрофного (фитопланктон) и гетеротрофного (зоопланктон и зообентос) комплексов. Это подтверждается и результатами изучения в реке сестона [Примайченко, Баженова, 1990].

В Енисейском заливе своеобразие его гидрологических и гидрохимических характеристик, особенно высокая степень изменчивости градиентов температуры и солености, обусловили формирование специфической структуры эстуарного комплекса гидробентоса. В составе пресноводного фитопланктона в заливе, так же как и в Обской губе, по таксономическому разнообразию преобладают диатомовые и зеленые водоросли. Разнообразие водорослей из других отделов невелико. Численность и биомасса водорослей в Енисейском заливе сравнительно низкие в силу причин, указанных для Обской губы. Конкретные показатели развития фитопланктона в эстуарии Енисея в публикациях отсутствуют, что свидетельствует о слабой изученности альгоценозов этого района.

Зоопланктонный комплекс в заливе состоит из трех основных групп. Первая группа представлена типичными пресноводными формами (циклопы, дафнии, босмины), которые выносятся с материковым стоком и занимают поверхностный пресный или слабосоленый (до 5 ‰) слой, проникая с ним в отдельные годы до 75° с. ш. [Криницын, 1989]. Вторая группа состоит из облигатно морских криофильных арктических видов, населяющих придонные слои морской воды и проникающих с ними в зимний период в северную часть дельты. Промежуточный слой воды с соленостью от 2–3 до 20–30 ‰ занимает группа солоноватоводных представителей зоопланктона, бедная по таксономическому разнообразию (около 10 % отмеченных для района видов), но наиболее богатая количественно [Численко, 1972]. Представители этой, третьей, группы, в первую очередь мизиды и копеподы рода *Limnocalanus*, доминируют в питании большинства рыб Енисейского залива [Криницын, 1989].

Пресноводный зообентос залива отличается небольшим видовым разнообразием и низкой биомассой, что связано с высокой лабильностью указанных выше условий обитания этой группы животных. Донная фауна наиболее глубоких участков залива в северной его части, где соленость не опускается ниже 30 ‰, представлена типично морскими формами, в том числе мшанками, асцидиями, морскими звездами [Криницин, 1989].

ГЛАВА 4. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ РЫБ В УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ ЛЕНЫ

В первой части главы дана краткая характеристика моря Лаптевых, к водосборному бассейну которого относятся реки Восточной Сибири – Анабар, Оленек, Лена и Яна. Во второй части приведена информация в соответствии с названием главы.

4.1. Условия обитания рыб в море Лаптевых

Море Лаптевых расположено между полуостровом Таймыр и островами Северная Земля на западе и Новосибирскими островами на востоке (см. рис. 1). Площадь моря составляет 663 тыс. км², объем вод 353 тыс. км³, средняя и максимальная глубина – 533 и 3385 м. В море впадает большое количество рек, краткая информация о наиболее крупных из них приведена в табл. 2.

Таблица 2

Сведения об основных реках, впадающих в море Лаптевых

Река	Длина, км	Площадь водосбора, тыс. км ²	Сток воды, км ³ /год	Сток наносов, млн т/год	Сток солей, млн т/год
Хатанга	1636	364	105	5,2	6,3
Анабар	393	100	25,2	–	–
Оленек	2270	219	40,0	–	2,6
Лена	4400	2490	530	20,4	55
Яна	872	238	32,4	3,0	1,5

Примечание. Данные таблицы взяты из работы В. Н. Михайлова [1997].

Суммарный жидкий сток рек в море Лаптевых составляет 767 км³/год. Площадь моря, подверженная сильному влиянию речного стока, равна 145 тыс. км или 22 % общей площади моря. Наибольший вклад в опреснение вод моря вносят реки Хатанга, Оленек, Лена и Яна, суммарный сток которых около

702 км³/год или 92 % стока всех рек, впадающих в море Лаптевых. Помимо большого материкового стока, важную роль в гидрологическом режиме моря играют свободный водообмен с Северным Ледовитым океаном, суровость климата и круглогодичное существование льдов. Соленость воды в поверхностном слое возрастает с юго-востока на северо-запад и север до 34 ‰, но преобладают воды с соленостью 20...30 ‰. По распределению солености воды, а также содержанию кремния в море Лаптевых хорошо выделяются два основных района сильного влияния речного стока: первый – к востоку от дельты Лены, куда выходят многоводные протоки Трофимовская и Быковская и впадает Яна, и второй – западный, куда поступает сток рек Хатанга и Оленек и Оленекской протоки дельты Лены. В первом районе язык опресненных вод обычно вытянут на восток в сторону Новосибирских островов. Во втором районе опресненные воды движутся на север вдоль побережья Таймыра к Северной Земле. Летом в зоне воздействия речного стока в море Лаптевых формируется распресненный слой толщиной 5...10 м, а ниже него происходит резкое повышение солености воды. Осенью соленость воды в поверхностном слое возрастает и слой скачка постепенно «размывается». Наиболее высокая температура воды в море в поверхностном слое отмечается в августе (3...5 °С); в холодный сезон она близка к температуре замерзания (–0,8...–1,7 °С).

Вблизи береговой линии моря Лаптевых в поверхностном слое преобладает течение с запада на восток. Осенью часты штормы; высота волн достигает 6 м. Сезонные изменения уровня воды не превышают 0,3...0,4 м. Полусуточные приливы обычно не более 0,5 м. Лишь в эстуарии Хатанги они выше. Сгонно-нагонные колебания уровня достигают 1...2 м, а в некоторых заливах (например, в бухте Тикси) могут быть и до 2,5 м. Для большей части побережья нагонными являются северные ветры, а сгонными – южные.

Море Лаптевых большую часть года (с октября по май включительно) покрыто льдами, имеющими разную толщину и возраст. В восточной части взморья зимой развит мощный припай, в западной части моря припай невелик. За границей припая находятся дрейфующие льды.

Формирование устьев рек, впадающих в море Лаптевых, во многом определялось изменениями уровня моря. Во время последнего оледенения (16...18 тыс. лет назад) уровень моря стоял на 90...100 м ниже современного и устья впадающих в море рек находились значительно севернее, чем в настоящее время. Об этом свидетельствуют древние подводные долины против устьев рек Хатанги и Яны и Оленекской протоки дельты Лены. Современные устья рек начали формироваться 6–7 тыс. лет назад при относительной стабилизации уровня моря в конце послеледниковой трансгрессии. В устьях рек Хатанги, Анабара, Оленека возникли глубокие, вдающиеся в сушу заливы. В устье Лены также образовалось несколько заливов, разделенных останцами древних массивов суши. В устье Яны на мелководье Янского залива сформировались береговые бары и возникла устьевая лагуна. Дальнейшая история развития перечисленных устьев рек была связана с постепенным заполнением речными наносами возникших заливов и Янской лагуны [Михайлов, 1997].

В настоящее время побережье моря Лаптевых поднимается, относительная скорость изостатического поднятия возрастает с запада на восток, составляя в бухте Тикси 2,2 мм/год, у мыса Шалаурова – 6,7 мм/год. Этот процесс также способствует развитию дельт Лены и Яны.

В результате сложного сочетания влияния колебаний уровня океана вертикальных движений земной коры и стока наносов рек в бассейне моря Лаптевых сформировались устьевые области разного типа: эстуарного – Хатанги, Анабара, Омолы и дельтового – Оленека, Лены, Яны. В вершинах эстуариев Хатанги и Анабара имеются признаки зарождающихся дельт [Михайлов, 1997].

4.2. Условия обитания рыб в нижнем течении Лены

Район нижнего течения Лены лежит за Северным полярным кругом в пределах субарктической зоны Арктики и ограничен долиной реки между поселками Жиганск и Джарджан [Венглинский и др., 1987]. Протяженность реки на этом участке 242 км. Территория района входит в состав нижнеленской северотаежной низменности. У полярного круга ширина ее 150–200 км, к северу в междуречье



Рис. 16. Река Лена в низовьях

Менкере-Джарджан она сужается до 60–70 км. С востока долина ограничена Верхоянским хребтом, с запада – Среднесибирским плоскогорьем (рис. 16).

Нижнеленская низменность представляет собой типичную аллювиальную равнину, сложенную послеледниковыми и современными наносами, перемытыми водно-ледниковыми отложениями. По долинам, образованным притоками Лены, много (около 2400) мелких и небольших по площади водного зеркала термокарстовых озер, нередко соединенных между собой протоками. Основные притоки нижнего участка реки Лены по правому берегу – реки Менкере, Натара, Джарджан, по левому – реки Муна, Моторчуна, Кюленке. Длина наибольшего притока р. Муны – 715 км.

Замерзает Лена на этом участке во второй половине октября, длительность стояния ледового покрова у пос. Джарджан в среднем 214 дней, у пос. Жиганск – 210, начало ледохода в среднем по многолетним данным, в районе пос. Жиганск – 29 мая, у пос. Джарджан – 31 мая. Мощность ледового покрова достигает 180 см. Продолжительная зимняя межень сопровождается повсеместным промерзанием малых, а в ряде мест и больших притоков Лены. Небольшой снежный покров в условиях холодной зимы не предохраняет почву от глубокого промерзания, что обуславливает наличие мощного слоя многолетней мерзлоты. Водоупорность последнего увеличивает поверхностный сток талых весенних вод, препятствуя просачиванию их в почву, что, в свою очередь, способствует высокому подъему уровня воды, который и без того существенно возрастает вследствие ледяных заторов. Наибольший уровень воды в Лене наблюдается во время весеннего ледохода: у пос. Джарджан он поднимается на 13–14 м, у Жиганска – на 11,7 м над уровнем зимней межени.

Изменение рельефа местности по течению Нижней Лены ведет к изменению уклона поверхности потока. На участке Жиганск – Джарджан уклон составляет 0,057 м/км. Глубина фарватера реки здесь в межень 6–10 м, скорость течения – 0,8–1,3 м/с. В боковых притоках скорость течения ниже, чем в Лене, и зависит от уровня воды и объема стока, в среднем составляя 0,7–0,8 м/с. Весной под действием ледохода и волнобоя происходит активное разрушение берегов рек, что способствует увеличению твердого стока и повышению мутности воды [Венглинский и др., 1987].

Гидрохимический режим нижнего течения Лены от Жиганска до Джарджана формируется под влиянием природных условий бассейна. Минимальный уровень минерализации наблюдается в весеннее половодье (45 мг/л), максимальный – в зимний период (206 мг/л). По химическому составу воды Лены относятся к гидрокарбонатному классу, группе кальция, второму типу. Концентрация отдельных ионов и их сумма определяются величиной водного стока. Минерализация вод левобережных притоков выше ленской, а в правых притоках она близка к ленской. Влияние притоков на гидрохимический режим р. Лены незначительное вследствие малых расходов воды в них. Содержание растворенного кислорода в воде Лены в открытый период 8–14 мг/л, при среднем значении 10,3 (95 % насыщения), зимой – 8,6 мг/л (60 % насыщения), в притоках – 10,71 мг/л (99 % насыщения). В целом, газовый режим реки и ее притоков в открытый период для гидробионтов благоприятен. Содержание биогенных веществ в воде Ниж. Лены невелико. Максимальное количество аммонийного азота наблюдается в весеннее половодье (0,48 мг/л) с понижением к осени. В основных притоках – Муне, Моторчуне, Стрекаловке – концентрация аммонийного азота близка к показателям в р. Лене, однако в правобережных притоках она значительно ниже. Концентрация нитритного азота повсеместно незначительна (0,002–0,005 мг/л), а на отдельных участках эта форма азота не обнаружена. Невелико в водах реки содержание и нитратного азота; в течение года его концентрация понижается от зимы к осени. Содержание нитратного азота в правобережных притоках в 1,5–2 раза ниже, чем в левобережных. Концентрация фосфа-

тов в среднем невелика – 0,004 мгР/л. Средняя концентрация железа в воде Лены 0,03 мг/л, кремния – 2,1 мг/л. В целом, содержание всех биогенных элементов в воде р. Лены и ее притоков не лимитирует развитие автотрофных гидробионтов. Количество органических веществ в ленской воде значительно возрастает в периоды весеннего половодья и летних паводков, снижаясь до минимума зимой. Вода левобережных притоков более богата органикой, чем правобережных [Венглинский и др., 1987].

Таксономический состав и показатели развития гидробионтов в Нижней Лене, как и в низовьях Оби и Енисея, определяются в значительной степени условиями обитания живых организмов в водоемах Субарктики Сибири. В составе зоопланктона Нижней Лены выявлено в общей сложности 120 видов и внутривидовых форм беспозвоночных животных. По числу видов преобладают коловратки. Активное развитие зоопланктона в нижнем течении реки наблюдается лишь в июле и августе. Пик биомассы зоопланктона – в среднем 184,4 мг/м³ – приходится на начало августа. Повышенное содержание органических и биогенных веществ в придаточной системе реки (протоках, курьях, пойменных озерах) способствует увеличению в них количества зоопланктона, биомасса которого здесь в 2–3 раза выше, чем в Лене. В левобережных протоках численность и биомасса зоопланктона выше, чем в правобережных, примерно в 1,2 раза. В течение вегетационного периода в Лене происходит смена доминирующих групп зоопланктона, а в ее притоках практически всегда в это время года преобладают ветвистоусые рачки. Зоопланктон играет существенную роль в питании молоди многих рыб Нижней Лены, особенно тугуна, сига и окуня. Не случайно наиболее высокие нагульные скопления молоди этих рыб отмечаются в придаточной системе реки.

В составе зообентоса Нижней Лены обнаружено 20 групп животных, из которых самой большой является группа хирономид – более 50 видов и форм. За хирономидами по числу видов следуют олигохеты и моллюски. Меньший, но заметный удельный вес среди донных беспозвоночных занимают личинки мокрецов, веснянок, ручейников, водных жуков, симулиид, мошек, стрекоз, а также пиявки, клещи, бокоплавы. Наибольшие концентрации зообентоса приурочены к участкам с благоприятными условиями их жизни – заливам, протокам, приустьевым участкам притоков, где преобладают песчано-илистые и илистые грунты. Поскольку основные грунты русловой части Ниж. Лены – песок, галька, камни, редко – заиленный песок с примесью детрита, донная фауна реки здесь бедна и играть существенную роль в качестве кормовой базы рыб, в отличие от придаточной системы, не может [Венглинский и др., 1987].

4.3. Условия обитания рыб в дельте Лены

Устьевая область Лены относится к дельтовому типу. В ее состав входят дельта и обширное открытое взморье (рис. 17). Выше вершины дельты сгонно-нагонные колебания уровня не распространяются, поэтому дельтовый и устьевой участок Лены совпадают.



Рис. 17. Дельта реки Лены

Современная дельта Лены относительно молода, она начала формироваться в последние 5–6 тыс. лет в период повышения уровня океана. В результате этого в устье р. Лены сформировался широкий воронкообразный залив, окруженный скалистыми обрывами хребтов Чекановского, Хараулахского и останцами приморской равнины с одиночными коренными островами Тас-Ары, Тит-Ары, Сордох-Ары, Сардах и Столб с высотами от 25 до 100 м. Вдоль отрогов хр. Чекановского и обрывов приморской равнины сохранялся узкий и протяженный Оленекский залив длиной 180 км и шириной 3–15 км. Между Приморским краем и останцовыми массивами Собо-Сисэ, Буор-Илыр-Сисэ и Быковским существовала обширная полузамкнутая акватория длиной 100 км, шириной 14–34 км. В этих двух акваториях постепенно формировались две самостоятельные дельты выполнения двух рукавов (проток) дельты – Оленекской и Быковской. Одновременно шло формирование дельт выдвигания в двух других направлениях – в местах современных рукавов (проток) – Туманской и Трофимовской. Современные черты гидрографической сети дельты Лены сложились 800–1000 лет назад [Михайлов, 1997].

За вершину дельты Лены принят исток первого левого дельтового рукава – Булкурской протоки. Это место находится в зоне сопряжения суженного участка нижнего течения Лены – «Ленской трубы» и воронкообразного расширения долины у острова Тит-Ары (175 км от устьевого створа судоходной Быковской протоки). Здесь русло Лены имеет ширину 9 км. В 70 км ниже этого места в районе скалистого мыса Крест-Тумса и скалистого о. Столб находится основной узел разветвления Лены на крупные дельтовые рукава: протоки Оленекскую, Туматскую, Трофимовскую и Быковскую. В районе о. Столб начинается собственно аллювиально-дельтовая равнина Лены.

С геоморфологической точки зрения дельта Лены представляет собой результат заполнения речными наносами морских заливов и формирования отдельными рукавами частных дельт выдвигения [Михайлов, 1997]. В современной дельте Лены сохранились останцы коренного рельефа, участки более древней приморской низменности, каргинской морской террасы и остатки еще не заполненных наносами морских заливов (зал. Неелова). Обширный участок каргинской морской террасы на северо-западе дельты не является результатом современных процессов дельтообразования – он оказался присоединенным к дельте в процессе ее развития в голоцене.

Гидрографическая сеть дельты Лены очень сложная (см. рис. 16). Она включает в себя 6089 водотоков общей длиной 14626 км и 58728 озер общей площадью 3196 км². В дельте более 1600 островов, густота русловой сети в восточной части дельты равняется 0,34 км/км², в западной – 0,13 км/км². Большинство (90 %) озер дельты имеют малые размеры с площадью менее 0,25 га. Озера разнообразны по генезису, морфометрии и гидрологическому режиму. Озерные котловины в основном водно-эрозионного и эрозионно-термокарстового происхождения. Вода озер мягкая, низкоминерализованная, гидрокарбонатного класса натриевой группы, концентрация растворенного кислорода в период открытой воды составляет 6–8 мг/л.

Самый левый рукав дельты – протока Оленекская (длина до устья 202 км) течет на запад, принимает в себя Булкурскую протоку, протекает в относительно узкой долине и впадает в Оленекский залив моря Лаптевых, где формирует обширный устьевой бар длиной 28 км. Справа Оленекская протока принимает крупные протоки Гусиную и Арынскую. В левую сторону отходит протока Ангардамская, самостоятельно впадающая в Оленекский залив. Туматская протока течет на северо-запад. От нее ответвляется крупная протока Арынская. Протока Трофимовская (длина до устья 150 км) течет на север, является непосредственным продолжением русла Лены от главного дельтового разветвления и служит главным рукавом дельты. Эта протока прокладывает свое русло среди многочисленных дельтовых островов и разбивается на большое число более мелких водотоков, текущих на север и восток. Ниже места ответвления Малой Трофимовской протоки основное русло приобретает название Большая Трофимовская протока. В ее устье расположен обширный устьевой бар длиной 13 км, через который проходит борозда с глубиной на гребне бара около 2 м. Быковская протока длиной 102 км течет на восток и, миновав справа залив Неелова, впадает в море Лаптевых у Быкова мыса. Длина устьевого бара этой протоки около 20 км, глубина на его гребне 2,2 м. Основным продолжением Быковской протоки ниже переката Дашка служит протока Исполатова. Часть воды из залива Неелова вблизи выходного створа (мыс Быков) возвращается в Быковскую протоку.

Для побережий окраинных морей России дельта Лены представляет собой довольно редкий случай формирования в голоцене огромного аллювиально-дельтового конуса на открытом и отмелом взморье моря Лаптевых. Анало-

гичное образование отмечается из сибирских рек Арктики еще только в устье р. Оленек. Выдвижение речного конуса выноса в море после выхода Лены за пределы кряжа Чекановского и хр. Хараулахского составило за последние 5–7 тыс. лет 120–150 км. Площадь дельты Лены с вершиной в месте ответвления левой Булкурской протоки (около о-ва Тит-Ары) составляет 32 тыс. км², с вершиной у о. Столб – 28 тыс. км². Длина дельты по разным направлениям в среднем около 150 км [Михайлов, 1997].

Восточная часть дельты р. Лены, или собственно дельта, охватывает территорию, расположенную на восток от Туматской протоки. Она наиболее низменная и состоит из большого количества протоков, густота которых примерно в три раза больше, чем в западной (реликтовой) части дельты. Сюда поступает основная часть речного стока, органических и биогенных веществ, а также теплового стока р. Лены. Все это создает наиболее благоприятные условия для развития беспозвоночных гидробионтов, являющихся важными кормовыми объектами рыб. В целом, восточная часть дельты Лены играет наиболее важную роль в поддержании и сохранении генофонда лососевых и сиговых рыб реки. Это основная нагульная зона (пастбище) с высокой биомассой кормовых объектов и благоприятными условиями жизни. Здесь концентрируются на нагул и зимовку все возрастные группы нельмы, ряпушки, омуля и муксуна, здесь же происходит формирование нерестовых стад этих видов, которые осенью поднимаются вверх по р. Лене к местам размножения [Лабутин и др., 1985].

Территория дельты Лены, расположенная в 1000 км севернее Полярного круга в пределах Восточно-Сибирской области арктического пояса, отличается исключительной суровостью климата. Среднегодовая температура воздуха равняется здесь минус 10 °С, сезонные колебания температуры в отдельные годы достигают 100 °С, продолжительность безморозного периода с температурой выше 10 °С длится не более 3–4 месяцев. Сравнительно низкая температура воздуха летом (6–8 °С), близость кромки дрейфующих льдов и большая насыщенность воздуха водяными парами (относительная влажность 70–85 %) приводит к частому образованию туманов, продолжительность которых на морском крае дельты достигает 60–70 дней в году. Число дней со снежным покровом в пределах дельты Лены составляет в среднем 250 дней в году, однако высота снежного покрова сравнительно невысокая: на льду 5–15 см, под береговыми обрывами 50–100 см. Суровость климата и сплошное распространение вечной мерзлоты мощностью от 300 до 650 м с температурой – 7–12 °С на глубине 15–20 м отражается на интенсивности и специфике гидролого-морфологических процессов, особенностях растительного покрова и литологии дельтовых островов этого района [Никаноров, Брызгалов, 2010].

По объему водного стока Лена является второй (после Енисея) рекой в России. Замыкающим створом, на котором ведутся наблюдения за величиной стока в устьевую область Лены, является водопост Кюсюр (320 км от устья). Средний годовой сток воды у Кюсюра за период с 1934 по 1981 г.

составил 520 км³. Изменчивость стока в многолетнем разрезе невелика: максимальный составляет 659, минимальный – 400 км³. Внутригодовое распределение стока характеризуется устойчивой зимней меженью, растянутым весенним половодьем с резким пиком и летне-осенней меженью с отдельными дождевыми паводками. В период половодья, которое продолжается у Кюсюра от 50 до 80 суток, в нижележащий участок Лены поступает в среднем около 40 % годового стока воды.

По характеру гидрологического режима основные протоки дельты Лены можно разделить на три характерных участка: 1) верхний, с явно выраженным речным режимом, 2) промежуточный, находящийся в зоне переменного подпора от колебаний уровня моря, 3) низовой (до выхода в море), который, за исключением весеннего половодья, находится под преимущественным влиянием моря; здесь в период нагонов наблюдается обратное течение. На Быковской протоке протяженность верхнего участка составляет примерно 60 км, промежуточного участка – около 40 км, низового – несколько километров [Никаноров, Брызгалов, 2010].

Внутригодовое распределение стока воды в каждой из протоков дельты отражает сезонный характер стока р. Лены и одновременно имеет некоторые отличия в процентном отношении. Так, в самой многоводной Трофимовской протоке при переходе от зимы к весне сток возрастает на 19,5 %; в самой маловодной – Туматской – на 48,0 %. Осенний сток по сравнению с летним в Трофимовской протоке ниже на 13,3 %, в Туматской – на 18,8 % [Никаноров, Брызгалов, 2010].

На устьевом (низовом) участке дельты Лены преобладает речной гидрологический режим, но на него оказывает влияние приемный водоем – море. На устьевом взморье, наоборот, преобладает гидрологический режим, свойственный приемному водоему (морю), но на него активно влияет река. Интенсивность влияния приемного водоема на речной режим и речного стока на режим моря, соответственно, убывает вверх по реке и в сторону моря от устьевого створа [Никаноров, Брызгалов, 2010].

Приливо-отливные колебания уровня на устьевом взморье дельты имеют правильный полусуточный характер с амплитудой в сизигию 50–55 см в бухте Тикси и губе Буор-Хая, и 45–50 см – в Оленекском заливе. Энергия приливной волны быстро уменьшается в направлении от взморья к вершине дельты. Приливо-отливные течения, подобно своеобразному насосу, изменяют объем вод в прибрежной зоне и обеспечивают постоянный вынос илесто-го материала к внешним границам устьевой области. Разрушение береговых склонов волнами во время прилива приводит к значительному насыщению вод взвесью. Наиболее заметны приливы и отливы в штилевых условиях в летнее время. В зимнее время приливо-отливные колебания уровня являются причиной образования вдольбереговых трещин во льду припая и наледей в протоках. Амплитуда ветровых сгонно-нагонных колебаний уровня в дельте реки может составлять 2,5–3 м; хорошо выражены сгонно-нагонные колебания в зимний период в устье Быковской протоки.

Огромный приток речных вод в восточную часть моря Лаптевых и образование неравенства уровней поверхностей между морем Лаптевых и Восточно-Сибирским морем образует стоковое течение. Одна ветвь ленского течения направлена в пролив Дмитрия Лаптева и далее – в Восточно-Сибирское море, другая ветвь – в пролив Санникова. Новосибирская ветвь ленского течения направлена почти точно на северо-восток к о. Котельный. По стрежню этой ветви на расстоянии одной морской мили (1852 м) мощность слоя пресных вод убывает от 10 до 5 м. Средняя скорость поверхностного течения составляет 0,008 м/с.

Во время сильных нагонов в устье Оленекской протоки в октябре 1988 г. в селах Петрушка и Самах-Ары было отмечено сильное наводнение, сопровождавшееся разрушениями и человеческими жертвами. Превышение уровня над среднегодовыми значениями составило 26 сентября 342 см. По данным местных жителей и рыбаков, присутствие морских вод ощущалось на расстоянии 90–100 км от устья проток.

К вершине дельты Лены в среднем за год может поступать от 416 до 632 км³ воды. Средний многолетний годовой сток Лены у Кюсюра, расположенного на бесприточном участке в «ленской трубе» в 145 км выше вершины дельты, за 1934–1981 гг. составил 520 км³ (соответствующий расход воды 16500 м³/с). Основной объем годового стока воды и наносов, приносимых в дельту, приходится на период половодья. В период его прохождения, который длится от одного до полутора месяцев, в дельту поступает около 60 % годового стока. Максимальные расходы воды за это время превышают 100 тыс. м³/с. Основная масса воды (84 %) проходит в период свободный ото льда (июнь–сентябрь).

Под действием речного потока в дельту Лены перемещается огромное количество взвешенных наносов, средний многолетний годовой сток которых составляет 20,4 млн т (с колебаниями по годам в пределах от 16,6 до 25,2 млн т). Основная доля твердого стока (более 90 %) поступает в дельту Лены за период прохождения весеннего паводка. В половодье в стоке твердого вещества принимают участие частицы большого размера, вплоть до галечника и валунов, захваченных донным льдом при всплытии и перемещенных вниз к устью. Осаждение наносов происходит главным образом в районе взморья [Гуков, 2001]. На период зимней межени приходится не более 1 % от годового стока взвешенных наносов. Мутность воды в протоках дельты в зимний период не превышает 10 г/см³, в период весеннего паводка она повышается до 50–70 г/см³, а в период летней межени составляет 15–30 г/см³.

Ледостав в устьевой области Лены длится в среднем 220–230 дней. Максимальная толщина льда составляет 240 см. Раннее замерзание наблюдалось в 1928, 1939, 1944 гг., когда более 95 % площади моря Лаптевых было покрыто льдом. Первого сентября 1911 г. произошло исключительно раннее замерзание низовьев Лены, что совпало с очень низкой величиной водного стока в этот год.

Продолжительность ледостава на различных участках устьевого взморья р. Лены неодинакова. Если у о. Столб она равна в среднем 229 дням, то у восточной оконечности о. Муостах – 234 дня. На западной стороне о. Муостах

продолжительность ледостава 264 дня, взлом льда 13 июля. Весенний ледоход, проходящий у о. Столб в сроки с 30 мая по 18 июня, у о. Муостах наблюдается в период с 28 июня по 23 июля. Лежащая в стороне от основного выхода речных вод бухта Тикси имеет среднюю продолжительность ледостава 272 дня; вскрытие ледяного покрова на этом участке происходит в среднем 14 июля. Медленное разрушение льда характерно также для залива Неелова. Иногда в заливе в течение месяца после прохождения ледохода на Быковской протоке продолжается медленное таяние льда. В отдельных мелководных местах местный ледяной покров прилипает ко дну и заливаается во время паводка водой, а затем, уже под действием течения, отрывается от дна и всплывает отдельными льдинами, образуя местный ледоход [Гуков, 2001].

Ледообразование на устьевом взморье р. Лены происходит обычно быстрее, чем в дельте. Наиболее интенсивное нарастание ледяного покрова характерно для начальной стадии этого процесса. Уже к декабрю в заливе Неелова толщина льда достигает обычно 85–100 см, затем темпы нарастания льда несколько замедляются; в мае толщина ледяного покрова составляет в разные годы от 205 до 218 см, в бухте Тикси она равна 225 см.

В ледовом режиме устьевого взморья моря Лаптевых значительную роль играют речные воды Лены, которые, распресняя морские воды, способствуют быстрому замерзанию прибрежной части моря осенью и зимой, а в весенне-летний период оказывают большое влияние на таяние морских льдов. Развитию припая в прибрежной зоне с ее незначительными глубинами способствуют также низкие температуры осенних вод. К концу октября в бухте Тикси на отдельных участках прибрежной полосы устанавливается неподвижный ледяной покров. Ледостав длится девять месяцев. Тепловой сток Лены составляет 3500–4012 ккал/град (15500 кДж × n 1012) в год и его распределение по основным протокам дельты примерно соответствует распределению водного стока [Гуков, 2001].

Распределение солености в устьевой области р. Лены имеет свои закономерности. Как правило, поверхностный однородный слой распресненных речным стоком вод подстилается более солеными глубинными водами. Толщина поверхностного слоя постепенно возрастает по направлению к внешним границам устьевой области. Вертикальный градиент солености в слое галоклина убывает в том же направлении. Барьер солености 5–8 ‰ отделяет пресноводную по происхождению фауну от солоноватоводной. Эстуарно-арктическая водная масса с верхним пределом солености около 16 ‰ и своеобразным комплексом фауны и флоры занимает промежуточное положение между пресными и арктическими водами [Гуков, 2001].

Сравнительно устойчивое положение поверхностной арктической водной массы наблюдается на глубинах свыше 10 м. Данная глубина является примерной границей между различными фаунистическими комплексами бентоса – морским и солоноватоводным. Локальными центрами осолонения прибрежных вод, происходящего при ледообразовании, служат заприпай-

ные полыньи – Ленская и Новосибирская. Отсюда языки вод повышенной солености распространяются в сторону устьевой зоны Лены, компенсируя поверхностный речной сток [Скарлато, Голиков, 1985].

На солевой и кислородный режимы устьевого взморья моря Лаптевых оказывает влияние обмен между поверхностными и придонными слоями воды. В придонных слоях ниже скачка плотности наблюдается скопление большого количества органических и минеральных веществ, на окисление которых затрачивается значительное количество кислорода. В придонных слоях губы Буор-Хая сохранению дефицита кислорода в период ледообразования препятствуют частые штормы, способствующие перемешиванию вод практически до дна. Межгодовая динамика солености вод устьевой области Лены зависит от целого комплекса факторов, более всего – от величины речного стока. В случае отсутствия сильного перемешивания воды в момент ледообразования в прибрежных районах моря Лаптевых сохраняется летняя стратификации температурного и солевого состава вод. Подобная ситуация наблюдалась, например, зимой 1988 и зимой 1990 гг. [Сидоров, Гуков, 1992].

С образованием устойчивого ледостава ветровое воздействие на поверхностные слои воды юго-восточной части моря Лаптевых прекращается. В течение зимы поверхностный горизонт распресняется за счет стока Лены, а придонный горизонт осолоняется за счет относительно глубинных морских вод.

Систематическое изучение химического состава вод дельты Лены было начато в 1967 г. [Зубакина, 1979]. По данным исследований, проведенных гидрохимической лабораторией Тиксинского УГМС в 1966–1971 гг., общая минерализация вод в Трофимовской протоке дельты колеблется в течение года от 84 до 613 мг/л, в Быковской протоке – от 55 до 561 мг/л. Как и в других реках умеренных и высоких широт, наибольших значений минерализация достигает в период зимней межени, когда питание реки осуществляется в основном за счет притока подземных вод. В паводок минерализация зависит от притока талых вод, а после прохождения пика паводка в формировании химического состава вод принимают активное участие талые воды огромного количества льда, который выносится паводочной водой на берега реки и рукавов дельты. Благодаря высокой динамичности вод Лены и большому их расходу состав главных ионов практически не изменяется как по глубине, так и по поперечному сечению реки. Средние пределы колебаний концентрации (в мг/л) отдельных ионов в водах устьевой области Лены следующие: Ca^{2+} – от 4,21 до 20 (зимой 52), Mg^{2+} – от 2,10 до 11–17; $\text{Na}^{+} + \text{K}^{+}$ – от 0,2 до 50–140; Cl^{-} – от 2 до 90–130; SO_4^{2-} – от 4 до 50–138; HCO_3^{-} – от 30 до 150 (зимой до 220). В зимнюю межень и до снижения расходов весеннего паводка в районе о. Столб распространены воды хлоридного класса Cl^{-} с повышенной минерализацией, что связано с сильно минерализованным подземным притоком хлоридно-натриевых вод. На спаде половодья воды имеют смешанный карбонатно-хлоридный тип с равнозначными значениями ионов Ca^{2+} , Mg^{2+} и Cl^{-} . Затем до периода ледостава преобладают маломинерализованные воды гидрокарбонатного класса.

Содержание сульфатов в воде колеблется от 1,7 мг/л на спаде половодья до 138 мг/л в зимнюю межень.

Воды устьевой области Лены в основном слабощелочные. Величина pH во всей толще воды устья реки колеблется от 7,27 до 7,82, достигая минимальных значений в весеннее половодье и увеличиваясь к периоду ледостава.

Основным фактором, от которого зависит динамика концентраций главных ионов вод устья Лены, является гидрологический режим реки, выражающийся в изменении в течение года водного стока и уровней воды. Наряду с этим на гидрохимический режим устья Лены оказывает влияние и характер питания реки. В частности, значительное повышение минерализации вод в период ледостава обусловлено не только уменьшением водного стока в это время, но и увеличением доли подземного питания. Нагоны морской воды не влияют на формирование гидрохимического режима вод устья и заметны только в период летней межени у о. Малышев.

Кислородный режим в дельте Лены благоприятный для жизни гидробионтов в течение всего года, чему способствуют низкие температуры воды и высокая степень турбулентности водного потока. Благодаря интенсивному перемешиванию вод реки распределение кислорода в рукавах не зависит практически от глубины. Однако в зимнюю межень и в начале половодья насыщение вод кислородом низкое и составляет 50–60 % (7,43–8,87 мг/л). Это объясняется расходом кислорода на биохимическое и физико-химическое окисление веществ, а также на дыхание организмов при почти полном отсутствии взаимодействия вод с атмосферой в присутствии ледяного покрова. Но уже на спаде половодья концентрация кислорода возрастает до 11,4–11,7 мг/л (99–102 % насыщения). Летом наблюдаются колебания содержания кислорода в довольно значительных пределах по длине проток. Например, в Трофимовской и Оленекской по мере движения к их устьям концентрация кислорода в воде снижается до 52–75 % насыщения. Связано это с увеличением в летний период интенсивности окислительных процессов и дыхания гидробионтов, а также с меньшей, чем весной, степенью турбулентности вод в протоках. В период образования на протоках дельты ледяного покрова концентрация кислорода в воде увеличивается до 14,0 мг/л [Зубакина, 1979]. Следует отметить и тот немаловажный для жизни гидробионтов факт, что в тех районах дельты и взморья, где регулярно отмечаются низкие концентрации кислорода, часто регистрируются относительно высокие концентрации сероводорода в придонных горизонтах (до 11,0 мг/л). Например, такая ситуация была отмечена в губе Буор-Хая и Янском заливе в марте 1990 г.; на некоторых участках губы и залива сероводород присутствовал в различных концентрациях в течение всего этого года [Гуков, 2001]. Образование зон с низкими концентрациями кислорода в устьевой области р. Лены первоначально связывалось с загрязнением бухты Тикси сточными водами. Однако более вероятным является образование подобных зон в связи с особенностями циркуляции вод и значительной их стратификацией, затрудняющей газообмен между водными массами [Сидоров, Гуков, 1992].

Содержание биогенных элементов в водах дельты Лены сравнительно небольшое. Максимальные концентрации фосфатов отмечаются в зимнюю межень (до 24 мкг/л), минимальные – в конце спада половодья. В период образования ледяного покрова фосфаты в воде почти отсутствуют. В течение года в пределах устьевой области реки количество минерального фосфора снижается примерно на 22 %, органического – на 14 %, общее поступление растворенного фосфора с водным стоком р. Лены в море составляет около 15 тыс. т, в том числе в период зимней межени около 2 % [Гуков, 2001].

Максимальные концентрации кремния отмечаются на подъеме весеннего половодья (до 5,1 мг/л), минимальные – на пике дождевого паводка (0,78 мг/л и меньше). В поверхностных слоях воды содержание биогенов обычно более низкое, чем в придонных. Годовой сток кремния составляет около 15 тыс. т в год. Концентрация нитратного азота в период половодья в пределах устьевых участка и устьевого взморья р. Лены снижается, а во время летней межени – повышается. После половодья вода устьевого участка характеризуется близкими значениями концентраций нитратного и аммонийного азота – 30–40 мкг/л. Последующая активная жизнедеятельность гидробионтов приводит к значительному снижению концентраций нитратного азота – до 5–10 мкг/л. В течение всего года придонные воды устьевого взморья обогащены нитратным и обеднены аммонийным азотом. Это связано с поступлением отмерших планктонных организмов в придонные слои, дальнейшим их разложением и нитрификацией. В поверхностной морской водной массе концентрация нитратного азота составляет 30–70 мкг/л – летом и 70–100 мкг/л – зимой. Концентрация аммонийного азота в течение всего года составляет 20–40 мкг/л, общего азота – до 100–120 мкг/л, органического азота – до 50 мкг/л. Доля органического азота в перемешанных водах устьевого взморья, по сравнению с таковой в водах устьевого участка р. Лены, снижается от 90 до 70 % [Гуков, 2001].

Река Лена, водосборный бассейн которой расположен в зонах тайги и тундры, характеризуется значительным содержанием органических веществ (ОВ) в воде. Источником первичных ОВ в дельте являются продуценты: фитопланктон и высшая водная растительность. Максимальное количество ОВ, продуцируемых фитопланктоном, поступает в водную среду в период наибольшей вегетации, в то время как ОВ, продуцируемые прибрежной водной растительностью, поступают в оборот веществ в воде лишь в летний период следующего года. Максимальное значение биохимического потребления кислорода (БПК₅ – биохимическое потребление кислорода в течение пяти суток) в протоках дельты наблюдается в конце лета в связи с массовым отмиранием фитопланктона – более 2,5 мг/л. В этот период цветность воды не превышает 15–18 %, значения биохимической окисляемости (БО) ниже 15 мг/л. В период зимней межени значения БО постепенно опускаются – до 1–2 мг/л к концу зимы. В начале весеннего половодья значения БПК₅ увеличиваются до 1,5–1,8 мг/л, что связано с поступлением в воду устьевой области остатков отмершей биоты из донных грунтов. В общем стоке растворен-

ных веществ доля ОВ составляет от 1–5 % в зимнюю межень, до 30–50 % – в половодье [Гуков, 2001].

Летне-осенний период характеризуется максимальным проявлением трансформирующей роли биологических процессов, особенно на нижних участках проток, где в действие вступает «биофильтр» дельты. Уже в предпаводковый период, когда вода сравнительно хорошо прогрета, а количество взвешенных частиц уменьшилось (что приводит к проникновению солнечной радиации на большую глубину), продуктивность фитопланктона достигает значительных величин. В это время наступает период интенсивной отдачи ОВ в воду за счет разложения отмерших гидрофитов. В верхнем и среднем течении проток увеличение содержания ОВ составляет до 48 % – в Оленекской и Туматской протоках и до 30 % – в Быковской протоке. В результате действия биохимических и физических процессов в летне-осенний период содержание ОВ в воде дельты Лены увеличивается в устье Оленекской и Туматской проток на 23 %, Трофимовской протоки – на 21 %, Быковской протоки – на 13 %. Период зимней межени – это период низкой биологической активности фитопланктона и макрофитов и пониженной интенсивности деструкционных процессов [Гуков, 2001].

Гидрохимический режим устьевого взморья формируется под влиянием взаимодействия речных вод Лены и вод моря Лаптевых. В устойчивый зимний сезон при минимальном водном и химическом стоке Лены (с октября по май) соленость вод практически не изменяется: на поверхности 10–11 ‰, в придонных слоях – 17–20 ‰. С началом весеннего периода верхний слой воды (4–6 м) значительно распресняется, и после освобождения взморья от льда соленость поверхностного слоя по всей акватории не превышает 1 ‰. На глубине 9–10 м соленость в течение всего года сохраняется высокой (до 20 ‰) за счет притока в придонные слои морских вод. Некоторое снижение солености на этих глубинах отмечается поздней осенью под действием сильных нагонных ветров при одновременном увеличении солености поверхностных вод до 5–6 ‰.

Содержание кислорода в поверхностном слое воды устьевого взморья в течение года близко к полному насыщению (8–11 мг/л), но с глубиной концентрация этого элемента колеблется по сезонам. Некоторое выравнивание в содержании кислорода наблюдается осенью в результате интенсивного перемешивания водных масс при штормовых ветрах. В этот период насыщение воды кислородом на глубине составляет 90–100 %. В течение зимы происходит активный расход кислорода. К апрелю содержание его в придонных слоях падает на значительно площади до 1 мг/л (20 % насыщения).

Максимальные концентрации фосфатов, кремния и нитритов наблюдаются в водах взморья зимой. С глубиной их содержание резко уменьшается. В поверхностном слое концентрация фосфора достигает 30, кремния – 3000, нитритов – 8 мкг/л, а в придонном слое лишь 1,8, 1000 и около 0,0 мкг/л соответственно.

Устьевая область р. Лены является своеобразным физическим барьером на пути движения осадочного материала от континента к морю. В устьевой области оседает примерно 2/3 стока речных наносов. Грубозернистый взвешенный

материал, переносимый рекой при пересечении акватории устьевой области Лены, осаждается в первую очередь, что объясняется резким снижением несущей способности водного потока. Устьевая область является ловушкой для большей части песчаных осадков. Поскольку высота волн редко превышает 1 м, а скорость течения обычно менее 10 см/с, то мелководные бухты и губа Буор-Хая представляют область осадконакопления, в которых взвешенный материал, принесенный водами реки оседает практически без изменений и переработки. Интенсивность современной седиментации в устьевой области р. Лены оценивается приблизительно в 7 мг/см² в год [Гуков, 2001].

В районе смешивания речных и морских вод возникает геохимический барьер, где в результате коагуляции осаждается до 80 % растворенных в речной воде гуминовых кислот и железа, а также и многих других элементов. Если в составе речных вод преобладают химические элементы во взвешенном состоянии, то после геохимического барьера начинает преобладать их растворенная форма. Мелководность и пологая форма континентального подводного склона, граничащего с устьевым взморьем, препятствует стоку на глубину большей части взвешенных веществ, выносимых в море протоками Лены, вызывая их окончательное осаждение в виде гигантского подводного бара в пределах от нескольких метров до 20–30 км мористее края дельты [Гуков, 2001].

По уровню загрязнения устьевую область р. Лена относят к числу относительно благополучных [Решетник, 2010]. Однако при возрастании антропогенного воздействия ситуация может измениться в худшую сторону, поскольку хорошо развитая дельта Лены является мощным аккумулятором различных химических веществ, в том числе загрязняющих. В районе устьевого взморья при смешении речных и морских вод протекают седиментационные и сорбционные процессы, осаждение загрязняющих веществ, биоаккумуляция и биофильтрация различных химических веществ из водной среды. Эти процессы, с одной стороны, способствуют очищению речной воды от разнообразных загрязняющих веществ, но, с другой стороны, определенная часть их остается в водной среде устья, где и происходит их постепенное накопление. Окисление и полная трансформация загрязняющих веществ в устьевой области Лены значительно замедляются в связи с низкими температурами воды и мощным ледовым покровом в зимний период, затрудняющим аэрацию воды. В настоящее время наибольшую опасность для экосистем устья Лены представляет загрязнение водной среды и донных отложений нефтепродуктами. По ряду гидрохимических показателей, на замыкающем створе устьевой области р. Лены (пос. Кюсюр) степень загрязненности водной среды меняется от категории «грязная» до «очень загрязненная», в вершине дельты – от «загрязненная» до «очень загрязненная» [Никаноров и др., 2007; Решетник, 2010].

4.4. Гидробиологическая характеристика устьевой области Лены

Фитопланктон. В водах устьевой области Лены обнаружено в общей сложности 153 вида водорослей, в том числе диатомовых – 45, зеленых – 41, синезеленых – 29, желтозеленых – 22, золотистых – 3, эвгленовых – 12, пиофитовых – 1 вид [Гуков, 2001]. В зимний период доминируют диатомовые водоросли (около 80 % численности и 90 % биомассы всего фитопланктона). Доля зеленых, синезеленых и жгутиковых в это время значительно снижается. Наиболее массовыми видами вод дельты Лены являются пресноводные водоросли: *Melosira granulata*, *Asterionella formosa*, *Diatoma elouatum*. В губе Буор-Хая к этим видам добавляются морские представители фитопланктона: *Thalassiosira baltica*, *Chaetoceros wighami*, *Nitzschia frigida*, *Achnanthes taeniata*. В летний период в протоках дельты значительное развитие могут получать жгутиковые. Например, в сентябре 1991 г. в Быковской протоке их численность составляла 760 тыс. кл./мл, биомасса – 42 мг/м³ [Сорокин, Сорокин, 1993].

В устьевой области Лены начало арктического лета сопровождается бурной вспышкой развития диатомовых водорослей, чему способствует богатое содержание кремния в устьевой области и вынос этого элемента речными водами в море. В середине сентября наблюдается второй пик развития диатомовых водорослей и связанный с этим явлением второй за год минимум содержания кремния в водах устьевого взморья. В октябре с началом ледообразования связано массовое отмирание фитопланктона и поступление остатков водорослей в придонные слои. Вследствие низких температур воды определенная часть органического вещества фитопланктона не успевает разложиться и оседает на дно. Таким образом происходит постепенное накопление органического вещества в илистых грунтах взморья, что создает, в свою очередь, благоприятные условия для развития бентоса.

По данным Т. И. Павлюковой [цит. по Гуков, 2001], в 1980–1990 гг. численность диатомового фитопланктона р. Лены изменялась в пределах от 400 до 1000 тыс. кл./л – в июле и сентябре и от 1000 до 4000 кл./л – в августе. Зимой, в период затухания биологических процессов, численность клеток водорослей колебалась в диапазоне от 40 до 200 кл./л. Средняя биомасса фитопланктона варьировала от 0,6–1,4 – в июле и сентябре и от 1,0–4,0 до 0,1–0,25 мг/л – зимой.

В небольших и сравнительно хорошо прогреваемых водоемах (озерах, болотах и бочажинах) дельты Лены в составе фитопланктона доминируют представители синезеленых (*Aphanizomenon flos-algae*, *Anabaena lemmermannii*, *Oscillatoria mirabilis*, *Merismopedia major*, *Holopedia irregularis*, *Shaeironostoc kihlmanni*) и зеленых (*Pediastrum duplex* v. *cornutum*, *P. boryanum*, *P. kawraiskyi*, *P. praecox*, *Crucigenia* sp.), часто встречаются нитчатые водоросли *Spirogira* sp., *Zygnema* sp. Субдоминантами являются диатомовые водоросли – *Melosira granulata*, *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata* v.

intermedia, *Asterionella formosa*. Численность золотистых и эвгленовых водорослей в этих водоемах сравнительно низкая.

В целом, и таксономическое разнообразие (число видов и внутривидовых форм), и развитие (численность и биомасса клеток) фитопланктонных сообществ устьевой области Лены подчиняется хорошо известному правилу снижения этих показателей в направлении от низких к высоким широтам по мере уменьшения количества солнечной радиации, в том числе поглощенной тепловой радиации водоемами [Бульон, 1994; Алимов, 2000].

Сведения о величине первичной продукции и распределении планктона в эстуарии Лены и прилегающем районе моря Лаптевых приведены в работе П. Ю. Сорокина и Ю. А. Сорокиной [1993]. Исследованиями, проведенными этими авторами в сентябре 1991 г., было выявлено следующее.

1. В водах устьевого участка Лены и в рукавах ее дельты первичная продукция в верхнем слое воды была сравнительно высокой – 50–160 мгС/м³ в сутки. Однако в расчете на 1 м² показатели первичной продукции оказались весьма умеренными – 0,1–0,3 гС/м² в сутки. Из-за высокой мутности речных вод толщина эвфотической зоны не превышала 4–5 м. Биомасса фитопланктона составляла в этих водах 400–600 мг/м³ при доминировании диатомовых водорослей.

2. В солоноватых водах авандельты и эстуария Лены, а также в прилегающих водах губы Буор-Хая первичная продукция в верхнем слое колебалась в пределах 75–640 мгС/м³ в сутки, но биомасса фитопланктона на этих участках была сравнительно низкой – около 100 мг/м³. Оказалось, что основной вклад в первичную продукцию дают здесь не водоросли, а симбиотические инфузории *Mesodinium rubrum*. Их биомасса достигала днем у поверхности 800–1500 мг/м³. Популяция инфузорий совершала характерные для данного вида суточные вертикальные миграции. При этом часть популяции преодолевала градиент солености более 10 ‰. В составе фитопланктона солоноватых вод с соленостью у поверхности 1–7 ‰ доминировали диатомеи *Melozira granulata*, *M. islandica*, *Thalassiosira baltica* и некоторые другие, а также криптонады (рода Dinobryon) и синезеленые водоросли *Aphanisome sp.* и *Anabaena arctica*.

3. В районах юго-восточной части моря Лаптевых, испытывающих распреснение за счет стока Лены и Яны, продукция фитопланктона в верхнем слое воды оставалась сравнительно высокой – 40–90 мгС/м³ в сутки. Значительную ее долю и в этих районах обеспечивали названные выше симбиотические инфузории. В составе фитопланктона здесь преобладали мелкие фитофлагелляты, а также некоторые виды диатомей. Биомасса водорослей была низкой – 50–100 мг/м³. Интегральная первичная продукция в этих, достаточно мутных, водах равнялась 0,1–0,3 гС/м² в сутки при толщине эвфотической зоны 6–8 м. Севернее, в открытом море Лаптевых, с соленостью воды у поверхности выше 15 ‰, первичная продукция у поверхности снизилась до 11–23 мг/м³ в сутки и до 0,03–0,11 гС/м². Фитопланктон был представлен здесь главным образом диатомовыми. В пробах воды присутствовали также

динофлагелляты и криптонады. Биомасса фитопланктона составляла 70–140 мг/м³.

4. Воды реки, солоноватые воды эстуария и воды прилегающего района юго-восточной части моря Лаптевых содержали богатый бактериопланктон. Общая его численность в пробах была выше 1,5 млн в 1 мл, а биомасса более 150 мг/м³. Однако бактериальная продукция в этих водах оказалась сравнительно небольшой из-за низкой температуры воды и составляла 10–50 мг/м³ в сутки (в единицах сырой биомассы с содержанием углерода 20 %). Коэффициенты суточной удельной продукции (P/V) были низкими – 0,1–0,3. В более соленых водах открытых районов моря Лаптевых у края шельфа биомасса бактериопланктона оказалась в 5–10 раз ниже по сравнению с ее величинами в солоноватых водах губы Буор-Хая. Биомасса зоофлагеллят в верхних слоях воды варьировала в этом районе моря в пределах от 20 до 100 мг/м³, гетеротрофных инфузорий – от 10 до 70 мг/м³, симбиотических инфузорий *Mesodinium* – в пределах 100–1500 мг/м³.

5. Мезозоопланктон в водах р. Лены и в рукавах ее дельты был беден (с биомассой 20–60 мг/м³). В солоноватых водах прилегающего к дельте эстуарного района губы Буор-Хая и Тиксинской бухты его биомасса быстро возрастала до 300–1700 мг/м³. В южных мелководных районах открытой части моря Лаптевых, находящихся под влиянием речного стока, биомасса зоопланктона также была высокой – 300–400 мг/м³. Наряду с веслоногими рачками значительный вклад в биомассу давали здесь сагитты и полихеты. В более северных районах моря ближе к краю шельфа биомасса зоопланктона оказалась умеренной – 50–140 мг/м³.

На основании полученных результатов авторы данной публикации сделали вывод, что основным фактором, благодаря которому в эстуарии Лены и прилегающем районе моря Лаптевых наблюдались сравнительно высокие показатели развития планктона и биологической продукции, является речной сток. Вне зоны прямого влияния речных вод, где соленость морских вод выше 25 ‰, биомасса основных групп планктона и первичная продукция снижаются до минимальных величин. Воды рек Лены и Яны достаточно богаты биогенами, прежде всего соединениями фосфора и азота, обогащены взвешенной и растворенной органикой, которая, попадая в эстуарий, используется простейшими и включается в пищевую цепь солоноватых и соленых вод. При этом основной вклад в биологическую продукцию в сравнительно мутных водах эстуария вносят не водоросли, а фототрофные инфузории *Mesodinium rubrum*, способные совершать миграции до 10–20 м по вертикали за несколько часов. Другое адаптивное свойство этих инфузорий состоит в их эвригалинности и способности функционировать в водах с соленостью до 35 ‰. Именно с доминированием инфузорий в водах Тиксинской бухты связан сравнительно высокий уровень первичной продукции: в верхнем слое воды бухты биомасса *Mesodinium rubrum* достигала 1,5 г/м³.

Фаунистический список зоопланктона устьевой области р. Лены включает в общей сложности 160 видов, из которых в протоках дельты обитает

46 видов коловраток, 25 видов веслоногих (копепод) рачков и 24 вида – ветвистоусых (клагоцер) рачков. В водах устьевого взморья Лены обнаружено 65 видов зоопланктона, в том числе коловраток 44 вида, копепод – 37 видов и форм, клadoцер – 16 видов и форм [Абрамова, Соколова, 1999]. Зоопланктон озер, имеющих связь с протоками дельты, представлен 155 видами, из них коловраток 74 вида, копепод – 47, клadoцер – 34 вида. В большинстве своем озерный зоопланктон состоит из эвритопных широко распространенных видов: *Heteroscore borealis*, *Eucyclops serrulatus*, *Drepanopus pulex*. Из форм северного происхождения многочисленны *Limnocalanus macrurus*. В пресноводных озерах по побережью моря часто встречаются солоноватоводные виды *Euritemora raboti*, *Drepanopus bungei*, *Acartia bifilosa*, *Acartia longiremis*, *Pseudocalanus sp.*, обитающие практически при полном отсутствии солености. Вероятно, данные виды попадают в озера с особо сильными нагонами, происходящими раз в несколько лет.

Показатели развития зоопланктона в озерах дельты существенно выше, чем в протоках. Биомасса коловраток в летнем зоопланктоне озер достигает $2,5 \text{ мг/м}^3$, клadoцер – 392, копепод – 823 мг/м^3 . В июле 1990 г. биомасса зоопланктона в протоках составила 231 мг/м^3 и была в 5 раз ниже таковой в озерах [Кириллов и др., 1996]. Однако, судя по результатам исследований арктических озер в бассейне р. Анабар [Фролова и др., 2013], продуктивность зоопланктонных сообществ в озерах Субарктики, по сравнению с таковой озер более южных широт Сибири, невысока и лимитируется прежде всего такими факторами среды, как глубина водоема, среднеиюльская температура и рН воды. Снижение качественных (таксономическое разнообразие) и количественных (численность и биомасса) характеристик зоопланктонных ценозов в направлении с юга на север в озерах Евразии убедительно показано в работе С. П. Китаева [2007],

Видовой состав и развитие (судя по численности и биомассе) зоопланктона в протоках дельты Лены заметно различаются и во многом зависят от гидрологических характеристик этих водотоков. Например, в вершине дельты у о. Столб обнаружено за весь период наблюдений 26 видов зоопланктона: 14 видов коловраток, 7 – клadoцер и 5 – копепод. Максимальные значения численности и биомассы отмечены в мае (354 экз./м^3 и $5,02 \text{ г/м}^3$), минимальные – в августе ($51,64 \text{ экз./м}^3$ и $3,07 \text{ мг/м}^3$). В августе в пробах преобладают ветвистоусые рачки *Bosmina mgirostris*. В марте, июле и октябре основную массу в пробах составляют коловратки *Kellicottia longispina* [Абрамова, Гуков, 1996].

В Быковской протоке на участке от о. Столб до устья в зоопланктоне доминируют ветвистоусые рачки *Bosmina obtusirostris* (32 % общей численности и 42 % биомассы), а также хищные копеподы. Из коловраток наибольшее значение имеет здесь *Notholca caudata*.

Зоопланктон Трофимовской протоки обнаруживает много общих черт с таковым главного русла р. Лены. В пробах, отобранных у о. Сардах-Ары в мае,

доминировали науплиальные и ранние копеподитные стадии веслоногих рачков (до 90 % общей численности и 95 % биомассы), в сентябре – коловратки.

В течение года с водным стоком Лены в море Лаптевых поступает большое количество не только фитопланктона, но и зоопланктона. Обе эти группы гидробионтов в условиях соленых вод в большинстве своем погибают и пополняют кормовую базу гидробионтов устьевого взморья и прибрежной части моря. По данным за 1993 г., сумма годового стока зоопланктона из основных проток дельты в море равнялась 76867,8 т/год. Из них 51431,5 т/год поступила транзитом из реки, автохтонный зоопланктон дельты составил 25436,3 т/год. По сезонам года сток речного зоопланктона существенно различается. В течение летнего периода (июль-август) этот показатель составлял: в р. Лене – 89,5 %, в Оленекской протоке – 94 %, в Бол. Туматской – 94,8 %, в Трофимовской – 88,6 %, в Быковской – 91,5 % от общегодового стока зоопланктона. В подледный период (октябрь-май) показатели стока зоопланктона очень низкие: в Лене – 1,6 %, в Оленекской протоке – 2 %, в Бол. Туматской – 2,1 %, в Трофимовской – 4,9 %, в Быковской – 2,7 % от годового [Гуков, 2001].

Зообентос. К главным зональным факторам, определяющим качественные и количественные характеристики донных биоценозов литорали и сублиторали моря Лаптевых, А. Ю. Гуков [2013] относит термоабразию, выветривание, деятельность речного и морского льда, нивацию, солифлюкцию, эоловые процессы и денудацию. Подавляющее большинство зональных факторов в данном районе прямо или косвенно связано с климатом Арктики. Азональные факторы представлены крупными формами рельефа берегов, геологическим строением и тектоническими движениями. Речной сток является переходным, азонально-зональным фактором ландшафтообразования, наряду с другими: волнением, приливо-отливными и ветровыми течениями, колебаниями уровня, эрозионными, дельтовыми, оползневыми, суффозионными. Большой объем речного стока вызывает в отдельные годы вторжение в прибрежную зону моря очень соленых (до 35 ‰) и чрезвычайно обедненных кислородом (менее 4 мгО₂/л) вод компенсационного течения [Гуков и др., 1999].

Наличие ярко выраженной плотностной стратификации вод при высоких объемах органических и биогенных веществ, выносимых р. Леной, приводит к образованию в депрессиях морского дна сероводорода. Содержание его может составлять 5 мг/л и выше [Сидоров, Гуков, 1992]. Например, в губе Буор-Хая в течение ряда лет отмечалась гибель 80–90 % числа донных организмов в биоценозе *Portlandia aestuariorum*. Биомасса макрозообентоса в таких случаях снижается в 8–10 раз по сравнению с обычной, большая часть зооценоза состоит из обитателей толщи осадка – полихет, приапулид, нематод и олигохет, – не требовательных к кислороду.

В качестве общей закономерности А. Ю. Гуковым [2013] установлено, что степень сложности пространственной структуры донных биоценозов увеличивается в море Лаптевых с возрастанием расчлененности рельефа дна. В условиях аккумулятивных равнин, обладающих большой простран-

ственной однородностью, однотипные донные биоценозы занимают большие площади дна. Биомасса бентоса в биоценозах постепенно возрастает по мере удаления от устьев больших рек, с увеличением глубин и повышением солености придонных вод. Наименьшие значения биомассы отмечены на илах и глинистых илах в депрессиях дна с низким содержанием растворенного кислорода. Максимум биомассы наблюдается в ядре поверхностно-арктической водной массы при нормальной морской солености и температуре, на илисто-песчаных грунтах. Наибольшие показатели биомассы и продукции доминирующих видов животных в донных биоценозах отмечены в летние месяцы (август-сентябрь). Таким образом, структура и количественные показатели развития донных биоценозов могут служить индикатором физических условий среды, наличия постоянных или временных стрессовых воздействий на биоту.

Распределение донных биоценозов по мере увеличения глубин в пределах шельфа моря Лаптевых выглядит, по А. Ю. Гукову [2013], следующим образом.

1. Супралитораль – неширокая (до 6–7 м) прибрежная полоса вдоль берега моря, которая располагается на высоте до 30–90 см от уровня максимального прилива и испытывает на себе воздействие отдельных волн и брызг. На скальных берегах супралиторали селятся водоросли, в супралиторальных ваннах и на пляжах могут находиться выброшенные волнами организмы эпифауны и нектобентоса – *Saduria entomon glacialis*, *S. sibirica*, *Gammaracanthus loricatus*, мизиды и другие организмы, чаще других – ракообразные. На песчанистых пляжах выше линии максимального прилива нередко встречаются валы высотой до полуметра из выброшенных прибоем водорослей (в основном – ламинарий) с большим количеством остатков беспозвоночных животных – обитателей литорали и сублиторали. Отсюда подвижные животные зообентоса могут проникать в супралиторальные ванны.

2. Литораль – приливо-отливная зона, в море Лаптевых наиболее четко выражена в полузакрытых бухтах с вертикальной амплитудой приливов 50–60 см. Как правило, приливная волна далеко распространяется в относительно узких заливах, таких как Хатангский и Анабарский. Во время отливов на литорали гибнет значительное количество морских (в основном пелагических) животных. Но многие другие беспозвоночные животные способны пережить время отлива между камнями или на влажном грунте. Большое количество детрита, смываемого с суши и намываемого морем, служит этим гидробионтам пищей. Аккумуляции и распределению органического вещества в прибрежной зоне моря способствуют вдольбереговые и приливо-отливные течения. Значительная часть литоральной фауны живет в грунте. Донные биоценозы литорали моря Лаптевых бедны, особенно в зимние месяцы. Доминирующими видами в таких биоценозах являются детритофаги: полихеты *Microspio sp.*, *Prionospio cirrifera*, амфиподы *Gammarus wilkitzkii*, *Gammaracanthus loricatus*, изоподы *Saduria entomon*, *S. sibirica*, а также мшанки. Вследствие низкой прозрачности вод весьма слабо развиты в литорали устьевого взморья Лены и макрофиты. Отсутствие остатков макрофитов

компенсируется здесь валами из детрита и мелкого плавника, растительных остатков, приносимых Леной в устье.

В той зоне литорали, которая охватывает обширные по площади мелководные участки вдоль всего побережья моря Лаптевых и островов, распространены биоценозы с малым числом видов зообентоса. Основу видового состава таких биоценозов составляют мобильные виды эпифауны, чаще всего мизиды и амфиподы. На глубинах до 2 м в устьях проток Де-Лонга, Мачи, Сардахской на песчаных и илисто-песчаных грунтах образуются особые формы сезонных (эфемерных) биоценозов, существующих в течение теплого времени года.

Промерзание мелководных участков прибрежных отмелей до дна и перепаживание льдом поверхностного слоя донного грунта в период разрушения припая и ледохода в устьях рек создает крайне неблагоприятные условия для жизнедеятельности организмов бентоса. Зимой значительное число их из литоральной зоны уходит в сублитораль, часть гибнет при промерзании моря у берегов.

3. Сублитораль занимает морское дно между нижней границей литорали (линией наибольшего отлива) и нижней бровкой шельфа. В море Лаптевых последняя располагается на глубинах от 100 до 350 м. К верхнему горизонту сублиторали приурочены сообщества водорослей. Вследствие сурового ледового режима в море Лаптевых в литорали на границе ее с сублиторалью отсутствует мощный слой фукусов и ламинарий, как это распространено в дальневосточных морях.

На глубинах от 2 до 10–12 м одним из наиболее распространенных является биоценоз *Portlandia aestuariorum*, который занимает в прибрежной части моря широкую полосу илистого песка и ила. Плотность поселений макробентоса в этом биоценозе составляет 2025 экз./м², с колебаниями по станциям отбора проб от 1755 до 2630 экз./м². Биомасса варьирует на разных станциях в пределах от 32,22 до 62,68, составляя в среднем 52,4 г/м². В составе биоценоза присутствуют полихеты *Scoloplos armiger*, *Spio gorbunovi*, *Ampharete vega*, *Maldane sarsi*, *Terebellides stroemi*, брюхоногие моллюски *Cylichna occulta*, *Obesotoma gigantea*, изоподы *Saduria entomon*, мшанки *Eucratea loricata*, *Alcyonidium disciforme*. В составе эпифауны этой зоны сублиторали доминируют солоноватоводные и морские эвригалинные виды, из которых основу биомассы бентоса создают крупные экземпляры изопод и амфипод.

Нижележащие горизонты сублиторали (на глубинах более 10–12 м) характеризуются преобладанием на мягких грунтах с высоким содержанием органического вещества детритофагов, а на более твердых грунтах при лимите органического вещества поселяются чаще всего фильтрующие сестонофаги (губки, асцидии, мшанки, моллюски). Условия обитания гидробионтов на этих глубинах достаточно резко отличаются от таковых в верхней сублиторали вследствие различий солености воды.

Организмы, закапывающиеся в грунт (инфауна), в структуре биоценоза сублиторали играют второстепенную роль; почти на 70 % видовой состав

биоценоза этой зоны состоит из организмов нектобентоса – активно плавающих в придонном слое воды ракообразных: бокоплавов – *Gammarus setosa*, *Gammaracanthus oricatus*, *Onisimus birulai*, *Pontoporeia affinis*, равноногих раков, летом встречаются личинки амфибиотических насекомых (поденок и ручейников). Последние, вероятно, сносятся течением в устьевые участки проток из расположенных выше речных биотопов.

В устьях проток дельты Лены наблюдается взаимопроникновение между фауной морской литорали и пресноводной фауной прибрежной полосы. На песчаных и песчано-илистых грунтах в устье Оленекской и Арынской проток обнаружен биоценоз *Saduria entomon* + *Gammaracanthus loricatus*. Биомасса зообентоса в этом биоценозе составляет 14,2 г/м² при численности организмов 120 экз./м². Наиболее заметными видами в биоценозе, наряду с доминирующими, являются *Pontoporeia affinis* и *Mysis relicta*.

Существенное влияние на структуру и продуктивность донных биоценозов прибрежных зон моря Лаптевых – литорали и sublиторали – оказывает речной сток, площадь распространения которого по изолинии в 25 ‰ составляет 491 тыс. км². При этом зона активного влияния речного стока при распластывании по поверхности моря среднегодового объема речных вод пятиметровым слоем равняется 145,2 тыс. км². Она включает в себя акватории бухты Тикси, губы Буор-Хая, заливов Неелова и Янского. В работе А. Ю. Гукова [1992] показано, что в полосе авандельты Лены на участках с глубиной до 5 м и соленостью 0–7 ‰ на песчано-илистых грунтах существует биоценоз *Saduria entomon*. Плотность поселения животных в этом сообществе – 280 экз./м², биомасса – 8,4 г/м².

Для северной окраины дельты Лены характерно распространение на значительной площади литорали биоценоза *Alcyonidium disciforme* + *Eucratea loricata*. Основная форма микрорельефа дна на песчаном илу – низкие гряды не более 2–3 см высотой. В углублениях между ними после отлива всегда остаются небольшие объемы воды, в которых обнаруживаются амфиподы.

В целом, в пределах устьевого взморья Лены биомасса бентоса на литорали и на мелководных устьевых участках проток дельты невысока. До глубин 5–6 м биомасса снижается, составляя в среднем менее 30 г/м², затем начинает увеличиваться, достигая величин около 40 г/м² на глубинах около 8–10 м. Мористее, когда начинает преобладать поверхностная арктическая водная масса, на глубине 10–14 м происходит некоторое снижение биомассы макробентоса, но с увеличением глубин до 15 м, ростом солености и снижением температуры наблюдается резкий рост биомассы – до 60 и более г/м². Начиная с температуры минус 0,5 °С, показатели биомассы неуклонно возрастают, достигая максимальных значений при температуре минус 1,2 °С.

Таким образом, если в биоценозах эстуарно-арктической водной массы биомасса зообентоса создается в основном организмами инфауны, то в биоценозах поверхностной арктической водной массы – организмами эпифауны и нектобентоса. При этом значительная роль принадлежит организмам с большой массой тела – моллюскам, гидроидам, равноногим ракам, оболочникам.

Следует отметить и тот важный факт, что зообентос южной части моря Лаптевых играет большую роль в питании нагуливающих здесь рыб-бентофагов: осетра, муксуна и сига. Используется частично зообентос устьевого взморья в качестве кормового объекта и хищными рыбами. Например, в составе пищи нельмы, состоящей обычно на 40 % из сиговых рыб, встречается большое количество организмов нектобентоса: бокоплавов *Gammaracanthus loricatus*, *Gammarus setosa* и крупных мизид *Mysis relicta* и *M. oculata* [Гуков, 2001].

В вершине дельты (у о. Столб) биомасса зообентоса составляет в среднем всего 0,8 г/м², в устье Оленекской протоки – 4,5 г/м², в устье Быковской протоки – 4,0 г/м². В бухте Тикси этот показатель равен 27,3, в Оленекском заливе – 45,43, в губе Буор-Хая – 32,1, в Янеком заливе – 57,5 г/м² [Гуков, 1996, 2001]. Правда, при этом следует учитывать тот факт, что значительная часть биомассы морского бентоса состоит из непереваривающихся в желудочно-кишечном тракте рыб раковин моллюсков и аналогичных элементов тела других беспозвоночных животных.

Главное русло Лены на участке от о. Тит-Ары до о. Столб отличается крайней бедностью донной фауны. Здесь распространены каменистые, песчаные и галечные грунты с биомассой зообентоса до 2,3 г/м² и плотностью организмов до 60 экз./м². У о. Столб биомасса бентоса колеблется в течение года от 0,04 (в январе) до 3,2 г/м² (в мае), плотность поселения – от 40 до 520 экз./м² [Абрамова, Гуков, 1996].

В протоках дельты р. Лены качественный и количественный состав зообентоса зависит от многих факторов среды обитания донных животных, в том числе и от распределения в той или иной протоке глубин, скорости течения водного потока, характера накопления осадков, степени их подвижности и содержания в них органических веществ, наличия (или отсутствия) гидрофитов, химического состава воды и донного субстрата (в том числе концентрации кислорода и сероводорода).

В верхнем и среднем участках дельты бентосные зооценозы наиболее развиты в мелких протоках, курьях, устьях ручьев и мелких речек. Доминирующими группами в составе донной фауны являются хирономиды (личинки и куколки) и олигохеты, меньшую роль играют в составе биоценозов личинки веснянок, поденок и моллюсков [Гуков и др., 2001].

В Торфимовской протоке до глубины около 2 м преобладают илистые грунты, от 2 до 5 м – илисто-песчаные, глубже 5–6 м – песчаные. На песчаных и илистых грунтах доминируют олигохеты, на песчано-илистых – личинки тендипедит. Биомасса зообентоса в этой протоке сравнительно невысока и составляет 2,5 г/м². В Быковской протоке качественный и количественный состав зообентоса существенно беднее, чем в Трофимовской. Биомасса зообентоса составляет здесь в среднем: на илистых грунтах – 1,2 г/м², на илисто-песчаных – 0,9, на песчаных – 0,08 г/м². По численности организмов зооценоз состоит более чем на 85 % из личинок и куколок хирономид. На втором месте – олигохеты, на третьем – моллюски.

В озерах дельты зообентос развивается значительно лучше, чем в протоках. Основу летнего зообентоса в озерах составляют олигохеты – при плотности 536 экз./м² и биомассе 4,1 г/м²; биомасса моллюсков здесь равняется 2,8 г/м², личинок хирономид – 0,6 г/м², общая биомасса организмов зообентоса в период наибольшего прогрева воды – 8,2 г/м² при численности 1166 экз./м². В протоках в это время года биомасса зообентоса равняется в среднем лишь 0,34 г/м² [Кириллов и др., 1996]. В оз. Эбелях, расположенном на левом берегу Быковской протоки, около 75 % биомассы бентоса составляют амфибиотические насекомые и около 30 % – личинки хирономид (*Chironomus dorsalis*, *Cricotopus eicinctus*, *Cr. rolli*, *Tanitarsus* sp., *Eukiefferiella* sp.). Общая биомасса зообентоса в озере в августе равняется 4,7 г/м², плотность поселений – 2340 экз./м². Сравнительно высоки величины развития бентоса в озере и зимой – 4,2 г/м² и 1510 экз./м². В этот период в составе донного зооценоза озера наиболее многочисленны личинки веснянки *Arcynopteryx compacta* и ручейники *Limnephilus* sp., *Apatania cymophyla*, второстепенное значение по уровню развития имеют *Hydropsyche contubernalis*, *Hydatophylax variabilis*, *Lenarchus* sp., *Rhitrogena* sp., *Limnephilus centralis*. Из поденок чаще всего встречаются *Parameletus helifer*.

Небольшие термокарстовые озера в пойме Оленекской протоки, время от времени заливаемые в период паводков, характеризуются высокой биомассой (до 50 % от общей) малощетинковых червей (олигохет). Личинки и куколки хирономид имеют в условиях этих водоемов низкую биомассу – от 0,6 до 0,8 г/м² и невысокую плотность поселений – 112–162 экз./м². Другие группы амфибионтных насекомых играют в озерах этого типа второстепенное значение.

В целом, в составе донных зооценозов придельтового участка и дельты Лены отмечено 129 видов беспозвоночных животных, в том числе ручейников 16 видов, поденок – 12, веснянок – 10, олигохет – 7, ракообразных – 9, моллюсков – 9, симулиид – 9, жуков – 4, кулицид – 4, мошек – 2 вида, личиночных форм хирономид – 39 [Гуков, 2001].

ГЛАВА 5. СОСТАВ ИХТИОФАУНЫ УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ ОБИ, ЕНИСЕЯ, ЛЕНЫ

В этой главе очерки по составу ихтиофауны и некоторым чертам экологии рыб в пресных водах устьевых областей Оби и Енисея предваряет информация по видовому составу рыб, обитающих в Карском море, а в устьевой области Лены – рыб моря Лаптевых.

5.1. Рыбы Карского моря

В составе ихтиофауны Карского моря к настоящему времени отмечено около 80 типично морских видов рыб. Большая часть из них относится к арктическому морскому фаунистическому комплексу и хорошо приспособлена к существованию в условиях низких температур и высокой солености воды. По численности среди рыб в открытой части Карского моря в августе-сентябре 2007 г. преобладали сайка, черный палтус, чернобрюхий липарис, полярный триглопс и бледный ликод. Представители бореально-европейского и бореально-атлантического комплексов (треска, пикша, северный светящийся анчоус, северный веретенник, крапчатый миктоф, многопозвонковая европейская песчанка, пинагор, окунь-клювач и некоторые другие) заходят в небольшом числе в Карское море в период нагула или заносятся сюда атлантическими водами в теплые годы. Промысел морских рыб в Карском море не ведется. Лишь сайка образует на некоторых участках достаточно большие скопления, но и они до настоящего времени не облавливаются [Экосистема Карского..., 2008; Матковский, 2006].

5.2. Рыбы устьевой области Оби

В конце первой половины XX в. для Сибири указывался 61 вид и подвид пресноводных костных рыб, в том числе один вид-вселенец – уклейка *Alburnus alburnus* и 17 видов – эндемиков Байкала. В настоящее время в реках, озерах и водохранилищах Сибири описано 96 видов и подвидов костных рыб, из которых 80 – аборигены, 16 – вселенцы, 33 – эндемики Байкала [Попов, 2007]. В бассейнах рек, расположенных южнее сибирских, обитает существенно большее число видов рыб. Например, в бассейне Амура – 139, Хуанхэ – 150, Сицзын – 239, Янцзы – 401 [Чен Юфен и др., 2002; Новомо-

ный др., 2004]. Основная причина относительно небольшого видового разнообразия ихтиофауны Сибири – холодный климат, который определяется прежде всего ограниченным притоком солнечной энергии и охлаждающим воздействием Северного Ледовитого океана. Факторами, лимитирующими видовое разнообразие ихтиофауны Сибири, являются также: 1) сравнительно невысокая степень разнообразия биотопов; 2) наличие заморных явлений (дефицита кислорода) во второй половине зимнего периода во многих реках и озерах, особенно в бассейне р. Оби; 3) существенное или полное промерзание многочисленных, небольших по площади и объему воды озер, расположенных в высокогорьях на юге, в лесотундре и тундре на севере Сибири. Сказанному не противоречит высокое видовое разнообразие рыб Байкала (61 вид и подвид без учета ихтиофауны притоков), для которого характерна биотопическая мозаичность по вертикали и горизонтали, широкий диапазон температуры воды, высокая теплоемкость, прозрачность и насыщенность воды кислородом, большое число (более 300) притоков, с водами которых в озеро поступает не только тепло, но и значительное количество биогенов. С высоким разнообразием экологических ниш и их уникальностью на больших глубинах в значительной степени связан и эффект эндемичности не только рыб, но и многих других гидробионтов Байкала [Сиделева, 2004].

В реках, озерах и водохранилищах бассейне р. Оби обитает 52 вида костных рыб и один представитель класса Petromyzonidae (миноговые) – сибирская минога. Из указанного числа костных рыб 15 являются вселенцами [Попов, 2013]. На нижнем участке Оби – от устья Иртыша до впадения в губу – в начале третьей четверти XX в. ихтиофауна была представлена, по данным Б. Г. Иоганзена [1972], 29 видами рыб. К концу столетия она пополнилась двумя видами-вселенцами – лещом и судаком, проникшими сюда из Новосибирского водохранилища [Иоганзен и др., 1972; Попов, 2010]. В настоящее время в речных и озерных водах Нижней Оби обитает 35 видов рыб (табл. приложения). Осетровые и сиговые в русле Нижней Оби и особенно в пойменных водоемах этого участка реки активно нагуливаются, но на нерест поднимаются или в Среднюю Обь (осетр, муксун, нельма, пелядь), или в левые притоки Нижней Оби (ряпушка, чир). Рыбы других семейств, наиболее многочисленными из которых являются здесь карповые, окунь и щука, находят в пойменных водоемах благоприятные условия для питания и размножения, приобретая в процессе эволюции ряд адаптаций, снижающих их гибель во время зимних заморов [Иоганзен и др., 1972].

Промысловое значение в районе Нижней Оби имеют 18 видов рыб: стерлядь, нельма, ряпушка, тугун, пелядь, чир, сиг-пыжьян, муксун, корюшка, щука, плотва, елец, язь, серебряный и золотой караси, налим, окунь и ерш. Добывался здесь до недавнего времени и осетр, но к концу XX в. его численность под влиянием чрезмерной добычи снизилась, в связи с чем он внесен в Красную книгу РФ и его вылов запрещен [Попов, 2013].

В Обской, Тазовской, Гыданской, Байдарацкой и Юрацкой губах и в прилегающих морских водах обитает в общей сложности около 46 видов пресно-

водных и морских рыб, относящихся к 19 семействам. Из них 15 видов рыб являются пресноводными туводными, не совершающими в течение жизни продолжительных миграций. Полупроходные пресноводные рыбы представлены в этих эстуариях десятью видами: осетр, арктический голец, нельма, чир, муксун, пелядь, сиг-пыжьян, ряпушка, омуль и азиатская корюшка. Из рыб-вселенцев в южной части Обской губы встречаются в небольшом числе лещ и судак, которые заметную роль в промысле в данном районе не играют. Остальные виды (21) являются представителями морской ихтиофауны [Попов, 2013].

Сведения об условиях обитания и составе ихтиофауны Байдарацкой губы, озер и рек п-ова Ямал и Гыданского п-ова даны автором ранее [Попов, 2013]. В настоящей работе основное внимание уделяется составу ихтиоценозов Обь-Тазовской устьевой области.

В Обской и Тазовской губах обитает два представителя рыбобразных – японская (тихоокеанская) и сибирская миноги и 35 видов пресноводных костных рыб (табл. приложения). В северной части Обской губы встречаются и типично морские рыбы, из которых сельдь, двурогий ицел, арктический шлемоносец, пинагор, обыкновенный липарис, камбала-ерш, полярная камбала, сайка и навага здесь малочисленны и ведут преимущественно прибрежный, придонный образ жизни. Объектами промысла из названных рыб являются в этой части губы только сравнительно многочисленны сайка и навага.

В районе смешения пресных и соленых вод в Обской губе встречается 14 видов, из которых преобладают представители пресноводных рыб, заходящие сюда на нагул и зимовку. Но лишь сибирская ряпушка и особенно омуль образуют в районе гидрофронта в отдельные сезоны года промысловые скопления. Типично солоноватоводным видом, совершающим протяженные миграции в соленых и пресных водах, является только омуль [Экосистема Карского..., 2008].

Состав ихтиофауны Обской и Тазовской губ в значительной мере сходен. Особенно заметно такое сходство по составу сиговых, но омуль в Тазовской губе не обитает, а лещ встречается здесь редко. Не отмечены в этой губе и ее притоках щиповка и рогатка, которые, скорее всего, здесь присутствуют. Морских рыб в Тазовской губе нет.

Различия в составе ихтиоценозов Обской и Тазовской губ проявляются и по удельному весу видов рыб по их численности. В Тазовской губе по сравнению с Обской меньшую долю в составе рыбного населения занимают осетр, стерлядь, корюшка и налим; из сиговых здесь менее многочислен муксун и нельма, но более многочислен и доминирует по этому параметру среди сиговых чир. В Тазовской губе существенно выше доля видов рыб бореального равнинного фаунистического комплекса: щуки, язя, плотвы, ельца и окуня.

По числу видов рыб в Обь-Тазовской устьевой области, как и в других крупных водоемах Субарктики Сибири, доминируют представители семейства сиговых (8 видов) и семейства карповых (9 видов-аборигенов). Остальные семейства представлены, как и в большинстве водоемов Сибири, сравни-

тельно небольшим числом видов. В целом, по численности в пресных водах Обской и Тазовской губах, включая их притоки, доминируют сиговые [Экология рыб..., 2006].

Неоднородные условия обитания гидробионтов в Обь-Тазовской устьевой области, особенно по солености вод и в связи с заморными явлениями, оказали существенное влияние на многие черты экологии рыб этих эстуарных районов, в том числе на характер их миграций. Типично проходных видов, нагуливающихся в морских водах, а на нерест поднимающихся в пресные воды, здесь нет. По нечетным годам в южной части Обской губы встречается в небольшом числе горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, приходящая сюда от берегов Кольского п-ова. В 2001 г. в устье Надыма горбушу с гонадами IV стадии зрелости ловили десятками и сотнями экземпляров. Изредка единично вылавливается горбуша в р. Таз. Однако горбуша в список видов рыб нами не включена, поскольку является для водоемов субарктической зоны Западной Сибири случайным видом.

Большинство видов рыб Обь-Тазовской области по образу жизни являются туводными, жизненный цикл которых проходит в условиях пресных вод. К полупроходным видам, зимующим в условиях незаморной солоноватоводной среды, а на нагул и нерест мигрирующим в реки, относятся прежде всего сиговые. Однако некоторые локальные популяции сиговых рыб, например из рек Пур и Таз, всю жизнь проводят в пресной воде и в солоноватые воды не выходят. Избегают соленых вод и такие виды, как осетр, стерлядь и азиатская корюшка. Причем для корюшки в других частях ареала эта особенность не характерна – только в бассейне Обской губы жизнь азиатской корюшки в значительной мере связана с пресными водами и в меньшей степени – со слабосолеными.

Не только полупроходные, но и типично туводные виды рыб Обской губы совершают в течение года довольно протяженные миграции. Весной, сразу после исчезновения замора, корюшка, щука, язь, плотва, сибирский елец, окунь и ерш в массе заходят в реки и их пойменную систему, где нагуливаются и нерестятся. Основные участки нагула и размножения карповых рыб, являющихся фитофилами, расположены преимущественно в южной зоне губы, включая притоки. Но часть популяций этих рыб нерестится и в северных притоках губы. Встречается в небольшом количестве в пресных и даже солоноватых водах губы и сравнительно теплолюбивый лещ, который использует в водоемах бассейне Оби в качестве нерестового субстрата не только растительность, но и песчаный грунт [Экология рыб..., 2006].

В притоках южной части Обской губы расположены места нереста и фитофильно-литофильных рыб – азиатской корюшки и ерша, которые практически не лимитированы нерестовым субстратом. Их нерест происходит как в самой губе, так и в притоках. Корюшка, кроме того, нерестится в северной части Тазовской губы в реках Адерпоюта, Антипоюта и Чугоряха. Нерестовая миграция этих видов начинается еще подо льдом – в апреле-мае, когда сравнительно высокие концентрации рыб отмечаются у Нового Порта. Во

второй декаде июня корюшка и ерш обнаруживаются уже в дельте Оби и в устьях нерестовых рек.

В летний период численность рыб в Обской и Тазовской губах сравнительно невысокая. Основной нагул рыб происходит в этот период на высококормных дельтовых участках рек, впадающих в южные части эстуариев. Основу численности здесь составляют ряпушка и молодь других сиговых рыб; половозрелые особи рыб этого семейства нагуливаются в основном в пойменных водоемах Нижней Оби. Несколько позднее к дельте Оби подходят осетр и стерлядь, где неполовозрелые особи этих видов остаются в течение всего летнего периода [Богданов, 2008; Исаков, Селюков, 2010].

В маловодные годы значительная часть популяций муксуна и чира не мигрирует в р. Обь, а остается в дельте и южных районах Обской губы. Обычно в районе Кутопьюганских салм встречается преимущественно молодь муксуна и лишь незначительную часть составляют пропускающие нерест особи, но в маловодный 2004 г. здесь доминировали половозрелые особи этого вида. Основные причины такого поведения муксуна и чира в маловодные годы – низкий уровень воды в пойменных водоемах (сорях) Нижней Оби, их существенный прогрев и, как результат этого, неблагоприятный кислородный режим.

В связи с миграцией рыб в южные участки губ летом в них изменяется общая численность и видовое соотношение рыбного населения. В средней части Обской губы из сиговых остается преимущественно ряпушка. После нереста в эту зону акватории мигрируют на нагул корюшка и ерш. За ершом, как основным объектом питания, следует налим. Миграция корюшки происходит главным образом вдоль западного побережья Обской губы и по скорости своего продвижения на север опережает ерша. Основным объектом питания обоих видов в этом районе являются многочисленные придонные ракообразные. Кроме того, в средней части Обской губы и северной части Тазовской губы летом нагуливаются в небольшом числе осетр и стерлядь. В промысловых уловах более 80 % составляет ерш. Особенно значительные концентрации этого представителя семейства окуневых образуются в конце августа – начале сентября в прибрежных районах между створами мыс Парусный – мыс Трехбугорный и мыс Каменный – р. Нурмаяха. За час траления здесь добывается более 150 кг ерша; в 1960-х гг. за это же время в трал залавливалось в среднем 280 кг, а в 1970 г. – 800 кг ерша. В пелагиали средней части Обской губы (глубины более 6 м) ерш не образует столь значительных концентраций, хотя также является, наряду с корюшкой, доминирующим по численности видом [Экология рыб..., 2006].

Характер распределения рыб в Тазовской губе имеет большое сходство с таковым в Обской губе, но обладает и своими особенностями. Так, в северной части Тазовской губы, кроме ряпушки и молоди сиговых, нагуливается большое число половозрелых, но пропускающих нерест особей муксуна, нельмы и чира. Корюшка не заходит на нерест в реки средней и южной части Тазовской губы, а осетровые не мигрируют на нагул в дельты Пура и Таза. Но в целом, Тазовская губа в летний период представляет собой обширный

нагульный водоем для большинства видов рыб, в том числе зимующих в Обской губе [Экология рыб ..., 2006].

Наименьшие концентрации рыб в летние месяцы формируются в северной части Обской губы. Основным промысловым видом здесь является нагуливающийся омуль. Из других рыб в этот период года в этом районе чаще всего встречаются ряпушка, ледовитоморская рогатка и полярная камбала.

В связи со значительной протяженностью Обской губы и соответствующей разнородностью в ней абиотических условий, сроки нереста и нагула рыб в отдельных частях губы существенно различаются. Биологическая весна в северной части губы отстает от южной в среднем на один месяц и вступает в полную силу только в июле. В это время здесь происходит размножение весенненерестящихся видов и начинается миграция омуля в реки на нагул. Во время прилива, когда температура воды понижается, а соленость возрастает, омуль кормится в пределах устьевых участков рек, а с наступлением отлива возвращается в губу. Этот процесс длится до конца июля и прекращается по мере прогрева воды в устьях рек. Дальнейший нагул омуля полностью происходит в водах губы, преимущественно на ее мелководных участках.

Таким образом, летнее распределение ихтиофауны в Обской и Тазовской губах в значительной мере отражает неравномерность размещения в них условий нагула разных видов рыб. Предпочитаемыми районами обитания в этот сезон для пресноводных рыб являются дельты рек, южная часть Обской губы, южная и средняя части Тазовской губы, прибрежные участки средней части Обской губы и северной части Тазовской губы. Именно в этих высокопродуктивных районах летом формируются нагульные концентрации ряпушки – самого многочисленного и одного из типичных эстуарных видов. Высокая численность ряпушки наблюдается равномерно в пределах всей южной части Обской губы, а в средней и северной частях такие концентрации встречаются лишь вдоль узкой прибрежной зоны.

В конце июля – начале августа происходят значительные изменения в распределении рыб по акватории губ, особенно Обской. Связано это с завершением летнего нагула и началом нерестовой миграции половозрелой части стад сиговых рыб к местам размножения. Из сиговых непосредственно в Обской губе размножаются ряпушка (в бухте Новый Порт и в районе мыса Каменный) и сиг-пыжьян (в районе мыса Каменный), а также, возможно, чир. В Тазовской губе нерест сиговых не отмечен в связи с заморными в этом районе явлениями. Ряпушка поднимается из этой губы на нерест в р. Мессояху [Богданов, 1997, 2008].

Зимовальная миграция рыб в Обь-Тазовской устьевой области начинается с началом ледостава, обычно в конце октября – начале ноября. Сигналом к началу миграции служит снижение растворенного в воде кислорода. К этому моменту основная масса скатывающихся после нереста сиговых рыб успевает достигнуть зоны эстуариев. Поскольку характер распространения заморных вод в губах различается, то сроки и направления перемещения рыб в них также отличаются. В Тазовской губе зимовальная миграция начинается раньше, чем в

Обской, и происходит преимущественно вдоль восточного берега, в то время как в Обской губе – в основном вдоль западного берега. Наиболее массовый ход рыбы в Тазовской губе наблюдается при снижении растворенного кислорода менее 65 % от нормального насыщения.

Первыми в северную незаморную часть Обской губы начинают перемещаться взрослые особи рыб. Молодь сиговых, которая на протяжении всего лета нагуливается в прибрежных мелководных зонах, мигрирует вместе с наступающим замором. В связи с этим нередки случаи гибели молоди в отчлененных заморным фронтом бухтах и заливах.

Распределение в незаморной зоне Обской и Тазовской губах скоплений зимующих рыб также неравномерное (рис. 18) и определяется прежде всего степенью толерантности того или иного вида к солёности воды. Из сиговых стараются избегать солёных вод чир, пелядь и сиг-пыжьян, численность которых в подледный период закономерно снижается от пос. Новый Порт – пос. Ямбург к створу мыс Каменный – мыс Трехбугорный. Зимовка этих рыб происходит в самых южных районах незаморной зоны. Муксун также предпочитает зимовать в пресной воде, но его численность к северу возрастает, достигая максимума к району Яптик-Сале. Еще более устойчивыми к солёности из сиговых являются омуль, ряпушка и нельма. Для омуля обитание в солоноватоводной среде типично, а присутствие здесь ряпушки и нельмы носит временный характер, связанный прежде всего с более благоприятными условиям их нагула. Большую часть зимы ряпушка и нельма проводят в пресной зоне средней части Обской губы. Корюшка и ерш в массе своей не заходят далеко на север и в основном зимуют в районе мыса Каменного и мыса Трехбугорного, т. е. нагульные и зимовальные площади этих видов в значительной мере перекрываются. На участке от мыса Каменного до пос. Яптик-Сале в зимних уловах часто присутствует минога. В течение всего подледного периода сиговые постоянно перемещаются в пределах незаморной зоны в поисках пищи. Эвригалинные виды в это время находятся в более выгодном положении, имея обширный нагульный ареал [Матковский, Степанов, 2000].

Заморные явления играют определяющую роль в распределении рыб в Обской губе в зимний период. Как было отмечено в гл. 2, в связи с разными скоростями течений дефицит кислорода в воде раньше проявляется у восточного побережья губы и только примерно через месяц – у западного берега. В северном направлении заморные воды проникают до мыса Парусного по восточному берегу и обычно не далее мыса Сетного – по западному. На границе южной и средней частей губы по западному побережью влияние замора проявляется крайне редко. Так, весной 1978 и 1979 гг. в районе мыса Каменного содержание кислорода в воде составило 72–86 % насыщения, однако в пределы средней части губы заморные воды не проникли: в районе пос. Яптик-Сале – основном месте зимовки ряпушки и муксуна – содержание растворенного в воде кислорода находилось в пределах 80–94 % насыщения [Кузнецов и др., 2011].

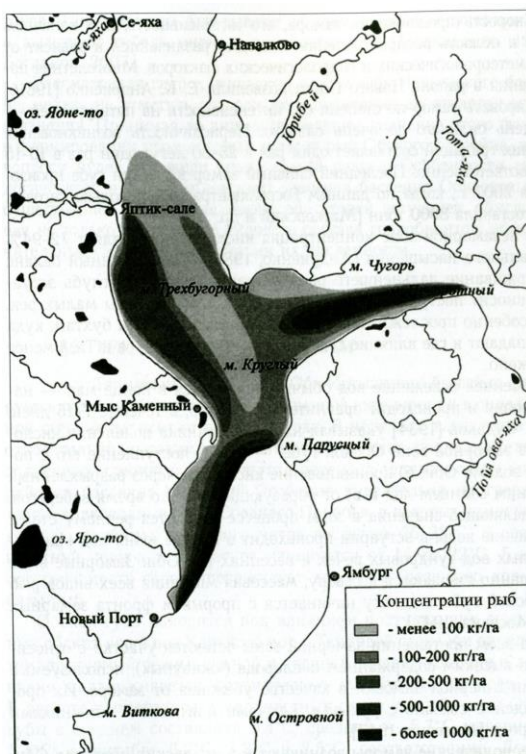


Рис. 18. Схема распределения зимующих рыб в Обской губе перед распадением льда [Матковский, Степанов, 2000]

Сиговые всех возрастных групп, за исключением производителей, поднимающихся на нерест в верхние участки притоков р. Обь еще до подхода заморных вод, мигрируют после летнего нагула из Оби и ее пойменных водоемов в Обскую губу на зимовку. Пелядь зимует в южной части губы, преимущественно у западного берега, ряпушка, муксун, корюшка – в средней части губы, чир и сиг занимают промежуточное положение. В южной части губы зимует осетр, нельма, ерш, налим.

Большинство зимующих в Обской губе видов рыб начинает испытывать угнетение дыхания при 30–50 % насыщения кислорода в воде; при подходе заморных вод эти рыбы мигрируют на участки с более благоприятным газовым режимом. При снижении содержания кислорода в воде до 50 % насыщения большинство рыб, за исключением налима и ерша, прекращают питаться [Кузнецов и др., 2011].

Ход событий во время лова рыб, поднимающихся в период замора с юга на север вдоль западного берега Обской губы, таков. При постепенном снижении содержания кислорода в воде от 50 до 15 % насыщения наблюдается увеличение уловов, основу которых составляют взрослые особи сиговых, а также налим и ерш. Прилов молоди сиговых в это время небольшой, рыба в

контрольных ловушках подвижная, без внешних признаков угнетения от асфиксии. При снижении кислорода до 10 % насыщения в уловах увеличивается доля молоди сиговых, пойманная рыба малоподвижная, ее кожные покровы имеют более светлую окраску, чем обычно; выпущенная обратно в воду такая рыба длительное время плавает вблизи поверхности, значительная ее часть погибает. При дальнейшем снижении концентрации кислорода в воде основу уловов составляет молодь сиговых. При этом в ловушках обнаруживается только мертвая рыба с бледными жабрами и кожными покровами, с раскрытым ртом и жаберными крышками.

С приближением весны и началом процесса освежения вод большинство популяций рыб мигрирует в южном направлении к границе распространения заморного фронта. Особенно хорошо эта миграция выражена у корюшки, ряпушки и ерша, у которых такое перемещение происходит уже в мае, задолго до прорыва заморной зоны.

Сложный характер распределения рыб в Обской губе в течение года, в том числе в связи с заморными явлениями, наблюдался в процессе экологической и рыбохозяйственной оценки южной и средней акваторий Обской губы в 2006 и 2007 гг. [Кузнецов и др., 2011]. В августе-сентябре 2006 г. на удаленных от берегов участках губы численность рыб была низкой. Здесь встречались в основном рыбы трех видов: корюшка, ряпушка и ерш, распределение которых было неравномерным: на одних станциях наблюдения доминировала ряпушка, на других – корюшка, на некоторых – ерш. Уловы ряпушки варьировали в пределах от 0 до 77 экз. на рыболовное усилие (100 м² сети в сутки), корюшки – от 0 до 28 экз., ерша – от 0 до 230 экз.

Значительно более плотны были населены рыбами в этот период года прибрежные мелководные участки Обской губы близ устьев впадающих в нее многочисленных рек с небольшим объемом стока в период летне-осенней межени. На таких участках уловы ряпушки достигали 600 экз. на рыболовное усилие, уловы корюшки – 384 экз. Сиг-пыжьян и чир были весьма многочисленны не только на предустьевых участках, но и на нижних отрезках притоков. Здесь в мелководные сети (22–32 мм) уловы сига-пыжьяна достигали на усилие 528 экз., чира – 799 экз., в более крупноячейные сети (36–65 мм) – 503 и 885 экз. соответственно. В устьях впадающих в губу притоков была многочисленна щука. Но максимальные уловы ерша отмечены в пелагиали губы. В пресноводной части Обской губы в августе-сентябре была широко распространена минога, как на мелководьях, так и на больших глубинах [Матковский, Степанов, 2000].

На устьевом участке р. Чугорьяха ежегодно наблюдается скопление неполовозрелого разновозрастного омуля. Очень плотные скопления крупного муксуна и неполовозрелого омуля отмечены в начале сентября на нижнем участке р. Тадебейхи. Рыбы в этих скоплениях практически не питаются. Заходы муксуна, нельмы и других рыб из губы наблюдались и в другие притоки. Перемещения крупных особей муксуна отмечены на мелководье вдоль восточного берега губы южнее мыса Круглого. На глубоководных прибрежных участках

местами встречается крупный осетр. В частности, такой участок обнаружен в устьевом створе Тазовской губы [Матковский, Степанов, 2000].

Большинство рыб в уловах из указанных участков Обской губы были представлены в августе-сентябре 2006 г. неполовозрелыми особями. В конце сентября встречались половозрелые особи сига-пыжьяна и ряпушки с четвертой стадией зрелости гонад, что свидетельствует о размножении какой-то части этих рыб в прибрежной зоне восточной части губы. Это подтверждается и фактом присутствия сеголетков сига-пыжьяна и ряпушки в уловах мальковым неводом [Кузнецов и др., 2011].

Таким образом, в северной осолоненной зоне Обской губы происходит нагул солоноватоводных рыб. Распространенное представление о массовом нагуле сиговых рыб в южном и среднем районах губы в летний период не соответствует действительности. Малая численность рыб на большей части пелагиали Обской губы в летние месяцы свидетельствуют о том, что рыбопродуктивность данного района в этот период года не может быть высокой. Ресурсы зоопланктона используются летом в этом районе слабо ввиду малочисленности рыб-планктофагов (но и они питаются в значительной степени зообентосом), а из рыб-бентофагов открытые воды губы в летний период населяет в основном ерш, плотность популяций которого здесь также невелика. Осетр в значительной мере не использует ресурсы зообентоса в этот период, здесь он малочислен.

Зимой характер распределения и состав рыб в южной и средней частях Обской губы существенно отличаются от летнего. В это время года удаленные от берегов глубоководные участки губы более широко используются такими видами, как ряпушка, сиг-пыжьян, муксун и чир. В уловах мелкочейными сетями в декабре 2006 г. по числу особей преобладали ряпушка (до 50 экз. на рыболовное усилие), сиг-пыжьян (до 83 экз.) и ерш (до 37 экз.), в сетях с ячейей 40 мм – муксун (до 7 экз.) и сиг-пыжьян (до 11 экз.), в крупноячейных сетях (50–70 мм) – муксун (до 25 экз.) и нельма (1–2 экз.). Единично в уловах встречалась молодь осетра. Почти отсутствовала в декабрьских уловах корюшка, обычная на открытых участках губы в летне-осенний период. Высокие концентрации этой рыбы в преднерестовом состоянии (IV стадия зрелости гонад) были отмечены здесь в апреле 2007 г. [Кузнецов и др., 2011].

В весенний период по мере поступления в Обскую губу заморных вод из р. Оби многие рыбы концентрируются на наиболее благоприятных для их выживания участках губы, образуя плотные скопления. В основном это касается муксуна, корюшки и ряпушки, но встречаются скопления и других рыб: нельмы, сига-пыжьяна, чира, налима, молоди осетра. Обычно в этот заморный период рыбы спасаются в многочисленных малых притоках губы, содержание растворенного кислорода в которых выше критического. При этом в реки заходят как типично речные виды рыб – (сиг-пыжьян и чир), так и омуль, муксун, корюшка, которые в реках почти не питаются. Весной 2007 г. в Обской губе наблюдалась высокая смертность рыб в связи с тем, что темпе-

ратура воздуха в мае в районе губы была исключительно низкой, сток заморных вод из р. Оби резко возрос, а приток воды из малых притоков был незначителен [Кузнецов и др., 2011].

5.3. Рыбы устьевой области Енисея

В бассейне Енисея обитает 48 видов рыб и сибирская минога [Куклин, 1999]. В водоемах устьевой области этой реки отмечено 35 пресноводных костных рыб (табл. приложения) и 7 видов костных морских рыб: *Gymnancanthus tricuspis* Rein. – арктический шлемоносный бычок, *Boreogadus saida* Lep. – сайка, *Arctogadus borisovi* Drjag. – треска восточно-сибирская, *Lycodes polaris* Sab. – ликод полярный, *Liparis liparis* L. – липарис европейский, *Liparis koefoedi* Parr. – липарис чернобрюхий, *Liopsena glacialis* Fabr. – полярная камбала. В русле Енисея на отрезке от устья Нижней Тунгуски до дельты и губы включительно зарегистрирован 31 вид рыб. Из них 8 видов являются полупроходными, поднимающимся с мест нагула – южной части залива, губы и дельты – на нерест в Енисей. Это сибирский осетр, омуль, муксун, чир (речная форма), сиг-пыжьян, сибирская ряпушка, нельма и азиатская зубатая корюшка. К сравнительно многочисленным из них можно отнести ряпушку туруханского нерестового стада.

В левобережных притоках устьевой области Енисея – реках Турухан, Большая Хета и Танама – отмечено в общей сложности 27 видов рыб. В бассейне Турухана обитает 24 вида. Рыбы семейства осетровых в этой реке редки, из семейства лососевых только в оз. Маковском и в Советских озерах обитает озерная форма арктического гольца, редок таймень и не встречается ленок; из семейства сиговых в низовья Турухана заходит на нерест из Енисея ряпушка туруханского стада (озерная форма ряпушки обитает в вышеуказанных материковых озерах). Из семейства окуневых сравнительно многочислен в речных водах Турухана окунь, из семейства карповых – язь, сибирский елец, плотва и серебряный карась, в пойменных озерах – обыкновенный карась [Головко, 1973]. В целом, облик ихтиоценоза водоемов басс. р. Турухан формируют рыбы семейства карповых.

В бассейне Большой Хеты, протекающей в пределах лесотундры и частично тундры, обитает 21 вид рыб, из которых по численности доминируют виды арктического пресноводного комплекса, составляющие здесь основу промысла. Из состава семейства карповых, указанных для Турухана, в Бол. Хете выпадают сибирский пескарь и оба вида карасей. Из промысловых рыб сравнительно многочислен в этой реке только сибирский елец [Головко, 1973].

В р. Танама и ее главных притоках (реках Пелядка и Яра) нами [Попов, 1986] отмечено в общей сложности 18 видов рыб, из которых наиболее многочисленными, так же как и в р. Бол. Хете, являются представители арктического пресноводного комплекса – сиговые и налим. Из семейства карповых в бассейне Танама обитает в малом числе сибирский елец, речной гольян и плотва.

В более северных реках Гыданского п-ова, впадающих в Енисейский залив, из этого семейства известен только сибирский елец.

В итоге в левобережных притоках устьевой области Енисея по мере продвижения на север из состава ихтиоценозов или полностью исчезают (пескарь, караси, язь), или становятся весьма малочисленными (елец, плотва) сравнительно теплолюбивые виды рыб семейства карповых. Из других представителей бореального равнинного комплекса в рассмотренных реках левобережья сравнительно многочисленны щука и ерш. Рыбы семейства сиговых в северных реках левобережья становятся более многочисленными, и их роль в промысле возрастает.

В правобережных притоках устьевой области Енисея обитает в общей сложности 28 видов рыб, в том числе в Подкаменной Тунгуске – 22, в Нижней Тунгуске – 20, в Курейке – 24, в Хантайке – 23. В отличие от левобережных притоков Ниж. Енисея и его русловой части, в правобережье обитает обыкновенный валец. Не заходят в правые притоки из Енисея омуль, муксун и азиатская корюшка. Осетр, стерлядь и нельма поднимаются в небольшом числе из Енисея на нагул в низовья этих притоков. Арктический голец представлен в правобережье озерной и озерно-речной формами и населяет практически все более или менее крупные олиготрофные озера ледниково-тектонического происхождения, расположенные в бассейнах Ниж. Тунгуски (озера Виви, Тембенчи, Агата), Курейки (озера Бельдунчана и Дюпкун) и Хантайки (озера Кутарамакан, Хантайское и др.) [Сиделев, 1981; Романов, 1988а; Попов, 2007]. Пелядь в правобережье Енисея представлена преимущественно озерной формой и отмечена в озерах нижнего течения Курейки (наиболее многочисленна в оз. Мундуйском), в олиготрофных озерах на водоразделе рек Курейка и Хантайка [Попов, 1990; Вышегородцев и др., 1989; Куклин, 1996; Романов, 2004]. Щука и рыбы семейства карповых в правобережных притоках Ниж. Енисея встречаются в небольшом числе, преимущественно на устьевых участках этих рек. В целом, облик ихтиофауны в правобережных притоках Ниж. Енисея формируют рыбы-реофилы: таймень, ленок, хариус и сиг-валец. Однако лишь хариус сравнительно многочислен здесь, запасы тайменя и ленка на большинстве участков этих рек истощены промыслом, а сиг-валец вообще весьма редок. Налим хотя и обычен в правых притоках Ниж. Енисея, однако малочислен в них и в промысле большой роли не играет.

Видовой состав ихтиофауны Енисейского залива определяется в первую очередь отношением обитающих здесь рыб к солености, а характер их распределения по акватории залива – динамикой взаимодействия соленой и пресной воды. Постоянно встречаются на акватории залива 7 видов морских и 5 видов костных пресноводных полупроходных рыб (табл. приложения). Кроме того, из морских рыб в заливе изредка присутствует в уловах полярная камбала, а из пресноводных рыб в дельте и на приустьевых участках притоков дельты, преимущественно в период весеннего паводка, встречаются в небольшом числе туводные формы сига-пыжьяна, чира, а также сибирский ха-

риус и щука. В период половодья или во время продолжительных сгонных ветров из дельты в залив единично заходят осетр и налим. Рыбы семейства карповых в Енисейском заливе не отмечены [Криницын, 1989].

Из морских рыб наиболее изученным видом в устьевой области Енисея является сайка, имеющая здесь промысловое значение. Но и она предпочитает в значительной степени распресненные воды, занимая зону смешивания морских и пресных вод с соленостью более 3 ‰ в южной части залива и более 5 ‰ – в средней и северной частях залива и в море. Косяки взрослой сайки появляются кратковременно несколько раз в году лишь в северной части залива, в бухтах и проливах архипелага о. Диксон. В это время сайка активно поедается заходящей в залив белухой. Летом сайка в массе отмечается у кромки льдов, где соленость морской воды понижается за счет таяния льда до 3 ‰ [Брезгунов и др., 1982]. В открытой части залива – до м. Шайтанского на юге, где в придонном слое всегда находится морская вода, – постоянно обитает только молодь сайки, которая входит в рацион питания омуля и корюшки. Участки обитания половозрелой сайки и промысловых рыб залива – омуля и ряпушки – резко обособлены, и конкуренция их на почве питания не отмечена. В небольшом количестве сайку добывают у о. Диксон во время ее краткосрочных заходов в залив. Образ жизни и динамика численности сайки в условиях залива остаются малоизученными [Криницын, 1989].

Все указанные выше пресноводные рыбы используют акваторию Енисейского залива для нагула. На нерест одни из них (туводные) заходят в притоки залива, другие (полупроходные) поднимаются для размножения в Енисей и его притоки. Полупроходные виды рыб являются более толерантными к солености воды, нежели туводные, и нагуливаются не только на распресненных участках залива.

5.4. Рыбы моря Лаптевых

В море Лаптевых обитает один вид хрящевых и 48 видов костных морских рыб. Из хрящевых рыб это полярный скат *Raja hyperborea* Collett, 1879, который предпочитает сравнительно большие (140–2460 м) глубины, ведет придонный образ жизни и встречается редко. Список видов костных рыб, обитающих в море Лаптевых, взят нами из работы А. Ф. Кириллова и И. А. Черешнева [2006]. Он включает: *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847 – тихоокеанская сельдь, *Mallotus villosus catervarius* (Pennant, 1784) – дальневосточная мойва, *Benthosema glaciale* (Reinhardt, 1837) – северная бентозема, *Arctogadus borisovi* Drjagin, 1932 – восточно-сибирская треска, *Arctogadus glacialis* (Peters, 1874) – черная или ледяная треска, *Boreogadus saida* (Lepechin, 1774) – сайка, *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) – тихоокеанская навага, *Arctodiellus atlanticus corniger* Andriashev, 1954 – рогатый крючкорог, *Arctodiellus atlanticus europaeus* Knipowitsch, 1907 – европейский крючкорог, *Arctodiellus scaber* Knipowitsch, 1907 – шероховатый крючкорог, *Gymnacanthus tricuspis* (Reinhardt, 1830) – арктический шлемоносный бычок, *Icelus bicornis* (Reinhardt, 1840) – арктический дву-

рогий ицел, *Icelus spatula* Gilbert et Burke, 1912 – восточный двурогий ицел, *Myoxocephalus verrucosus* Bean, 1881 – бородавчатый керчак, *Triqlops nybelini* Jensen, 1944 – полярный триглопс, *Triglops pingelii* Reinhardt, 1837 – остроносый триглопс, *Triglopsis quadricornis polaris* (Sabine, 1824) – четырехрогий бычок, рогатка, *Cottunculus sadko* Essipov, 1937 – коттункул Садко, *Lep- tagonus decagonus* (Bloch et Schneider, 1801) – длинноусая лисичка, *Ulcina orliki* (Lirtken, 1877) – ледовитоморская лисичка, ульцина, *Cyclopteropsis mcalpini* (Fowler, 1914) – гладкий круглопёр Макальпина, *Eumicrotremus derjugini* Popov, 1926 – колючий круглопёр Дерюгина, *Careproctus ranula* (Good et Bean, 1879) – малоголовый карепрокт, *Careproctus reinhardti* Krmyer, 1862 – карепрокт Рейнгардта, *Careproctus solidus* Chernova, 1999 – твердый карепрокт, *Liparis fabricii* Krmyer, 1847 – чернобрюхий липарис, *Liparis gibbus* Bean, 1881 – горбатый липарис, *Liparis liparis* (Linnaeus, 1758) – европейский липарис, *Liparis tunicatus* Reinhardt, 1837 – арктический липарис, *Paraliparis bathybi* (Collett, 1879) – полярный паралипарис, *Rhodichthys regina* Collet, 1879 – королевский родихт, *Gymnelus andersoni* Chernova, 1998 – гимнел Ан- дерсона, *Gymnelis barsukovi* Chernova, 1999 – гимнел Барсукова, *Gymnelus knipowitschi* Chernova, 1999 – гимнел Книповича, *Lycenchelys kolthoffi* Jensen, 1904 – лиценхел Колтофа, *Lycodes eudipleurostictus* Jensen, 1902 – двупёрый ликод, *Lycodes frigidus* Collett, 1879 – абиссальный ликод, *Lycodes jugoricus* Knipowitsch, 1906 – югорский ликод, *Lycodes pallidus* Collett, 1879 – бледный ликод. *Lycodes polaris* (Sabine, 1824) – полярный ликод, *Lycodes reticulatus* Reinhardt, 1835 – сетчатый ликод, *Lycodes rossii* Malmgren, 1864 – ликод Рос- са, *Lycodes sagittarius* McAllister, 1976 – стрельчатый ликод, *Lycodes seminu- dus* Reinhardt, 1837 – полуголый ликод, *Anisarchus medius* (Reinhardt, 1837) – ильный люмпен, *Ammodytes hexapterus* Pallas, [1814] – тихоокеанская песчан- ка, *Liopsetta glacialis* (Pallas, 1776) – полярная камбала, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum, 1792) – гренландский черный палтус. В открытой части моря из них промысловыми являются только три вида: сайка, навага и гренландский черный палтус. В прибрежной зоне моря сравнительно много- численны и используются в той или иной степени промыслом тихоокеанская сельдь, полярная камбала, восточносибирская треска и сайка.

Тихоокеанская сельдь встречается в Оленекском заливе, бухте Тикси. Не- большие косяки этой рыбы подходят к берегам на нерест в августе-сентябре. В размножении участвуют особи в 5+–6+ длиной 256–258 мм и массой 150–180 г [Кириллов, 1972]. У Быкова мыса в сентябре-октябре сельдь часто попадает в сети вместе с ряпушкой. Полярная камбала в течение всего года держится на участках устьевого взморья р. Лены. Отмечена в бухте Тикси, губе Буор-Хая, у о. Салкай в Оленекском заливе. В протоки дельты поднимает- ся только в зимнее время на незначительное расстояние. Продолжитель- ность жизни камбалы 9+–10+, длина тела – до 22 см. Нерест происходит в начале лета, после разрушения ледяного припая. Восточносибирская треска встречается в бухте Тикси в основном в зимнее время. В устьевые участки проток заходит в осеннее и зимнее время, обычно в период сильных нагонов,

а также во время минимального речного стока летом. Неоднократно отмечалась у Быкова мыса, в районе о. Петрушка (устье Оленекской протоки), а также у островов Куба и Дунай. Половозрелой становится на шестом году жизни, нерест проходит в летнее время [Гуков, 2001]. Сайка держится в море Лаптевых в течение всего года. В период с января по апрель численность сайки на устьевом взморье постепенно нарастает. В апреле-мае эта рыба в массовом количестве заходит в бухту Тикси и Оленекский залив. Длина рыб в бухте Тикси составляет 15–19 см, половая зрелость наступает в 2+–3+, нерест наблюдается в период с октября по март.

5.5. Рыбы устьевой области Лены

В бассейне Лены обитает в общей сложности 36 видов костных пресноводных рыб и сибирская минога [Кириллов, 1972; Кириллов, 2002a]. В пределах Ниж. Лены и в придаточной системе этого, придельтового, участка реки встречается 32 вида рыб, из которых 13 являются представителями арктического пресноводного фаунистического комплекса, 10 – бореального равнинного, 7 – бореального предгорного, 1 – древнего верхнетретичного и 1 – арктического морского (табл. приложения). Как и в устьевых областях Оби и Енисея, облик ихтиоценоза Ниж. Лены слагают рыбы арктического пресноводного фаунистического комплекса, в состав которого входит 13 видов, в том числе 9 видов семейства сиговых. Рыбы семейства карповых в нижнем течении Лены (в пределах субарктической зоны) в целом малочисленны, но в сравнительно благоприятных условиях придаточной системы карась, елец, плотва и озерный голянь образуют скопления и используются промыслом. Язь встречается в пределах Ниж. Лены редко, озерный голянь распространен до 690 с. ш., карась – до 700 30' с. Следует отметить примечательный факт постепенного расселения вниз по Лене леща, который был вселен в 1955 г. в оз. Бол. Еравное (бассейн Витима) и в настоящее время встречается в русле Лены на широте 620 с. ш. в окр. пос. Табага [Кириллов, 2010].

В русле Лены условия для нагула и воспроизводства указанных выше видов рыб неблагоприятны из-за высоких скоростей течения и, главное, слабо развитой здесь кормовой базы рыб. Но в конце лета (август) и в первую половину осенне-зимнего периода (сентябрь-декабрь) в русле Ниж. Лены пролегают миграционные пути ценных в промысловом отношении полупроходных рыб: осетра, нельмы, ряпушки, омуля, муксуна. В частности, на участке реки от Джарджана до Натары расположены места массового размножения осетра, а выше – до Жиганска и далее – нерестилища ряпушки и омуля.

Важную роль в процессе воспроизводства и поддержания численности туводных и частично полупроходных рыб играют такие притоки Ниж. Лены, как Муна, Моторчуна и некоторые другие. В период половодья в низовьях этих рек (включая пойменные водоемы) создаются благоприятные условия для массового размножения и последующего нагула щуки, окуня, плотвы. В средних и верхних участках этих притоков размножаются и нагуливаются

рыбы-реофилы: таймень, ленок, хариус. Сюда же после зимовки поднимается на нагул (до спада воды) часть популяций сиговых рыб. Но в целом в притоках Ниж. Лены по численности преобладают рыбы семейства карповых, окунь и щука.

В дельте Лены отмечена сибирская минога, которая встречается на мелководных участках проток дельты и в соединяющихся с протоками озерах, и 19 пресноводных видов рыб: сибирский осетр, таймень, арктический голец, арктический омуль, сиг-пыжьян, обыкновенный валек, муксун, чир, пелядь, сибирская ряпушка, тугун, нельма, азиатская корюшка, сибирский хариус, щука, окунь, налим, девятииглая колюшка и ледовитоморская рогатка. В озерах дельты постоянно встречаются туводные формы арктического гольца и пеляди, а также девятииглая колюшка, на нагул в озера заходят из проток и остальные из перечисленных рыб. Рыбы семейства карповых в дельте Лены не отмечены [Кириллов, 1972; Лабутин и др., 1985; Кириллов, 2000]. Из проходных рыб в дельте Лены изредка встречаются два вида из семейства дальневосточных лососей: *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) – горбуша и *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) – кета. Горбуша в уловах рыбаков крайне редка. Кета в начале XX в. заходила в устьевую область Лены в большом количестве. Так, в 1927 г. рыбаками было добыто и отправлено в Якутск 1216 кг этой рыбы (около 300 экз.). Но уже много лет кета заходит в Лену не ежегодно и в небольших количествах; выше с. Булун не отмечалась. В сентябре 1990 г. половозрелый самец был пойман в 512 км выше дельты Лены близ устья р. Джарджан. В 1993 г. С. Н. Соловьевым в Оленекской протоке выловлен экземпляр кеты длиной 79 см. В этом же году три половозрелых самца и две половозрелых самки этой рыбы были добыты напротив пос. Тит-Ары. В 1996 г. во второй половине сентября шесть половозрелых самцов кеты были пойманы в верхней части дельты в Быковской протоке у о. Столб [Кириллов и др., 1996].

Дельта Лены является основным местом нагула и формирования нерестовых стад лососевых и сиговых рыб. Азиатская корюшка, муксун и в меньшей мере ряпушка в южной части дельты и нерестятся. Наибольшие концентрации рыб приурочены к восточной части дельты, которая состоит из большого количества проток, густота которых, по заключению В. С. Антонова [1967], «в три раза больше, чем в западной части дельты». Сюда поступает основная часть речного и теплового стока Лены, органических и биогенных веществ. Все это создает наиболее благоприятные условия для развития кормовой базы рыб – зоопланктона и зообентоса. Здесь концентрируются на откорм и зимовку все возрастные группы нельмы, ряпушки, омуля и муксуна. Здесь же происходит формирование нерестовых стад этих видов, которые осенью совершают нерестовую миграцию вверх по р. Лене к местам размножения. В целом, значение восточной дельты Лены в поддержании и сохранении генфонда полупроходных рыб Лены и увеличении их численности весьма существенно [Лабутин и др., 1985].

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ ОБИ, ЕНИСЕЯ, ЛЕНЫ

В главе приведены краткие сведения о наиболее ценных в промысловом отношении видах рыб, обитающих в речных и озерных водах устьевых областей Оби, Енисея и Лены.

6.1. Сибирский осетр – *Acipenser baeri* Brandt, 1869

Сибирский осетр обитает в бассейнах всех крупных сибирских рек – от Оби на западе до Колымы на востоке. На севере его ареал заходит далеко за полярный круг – до 73–74° с. ш. На юге осетр встречается до 48–49° с. ш. В реках тихоокеанского побережья сибирский осетр отсутствует [Атлас пресноводных..., 2003. Т. 1].

В Обском бассейне осетр распространен от истоков Оби до Обской губы включительно [Попов, 2013]. В Обской губе основные скопления его находятся в южной, опресненной ее части и реже в средней – до мыса Каменный. В Тазовскую губу и впадающие в нее реки осетр заходит из Обской в небольшом количестве. В низовья рек восточного побережья Ямала поднимается в небольшом числе на нагул, изредка вылавливается в р. Надым. В реках Пур и Таз осетр некогда был многочисленным видом рыб, о чем свидетельствуют находки частей его скелета при раскопках существовавшего в средние века в среднем течении р. Таз г. Мангазея. В настоящее время осетр обитает в небольшом числе в верхних участках этих рек. До половозрелого состояния осетр нагуливается в южной и средней частях Обской губы. В небольшом количестве молодь осетра заходит на нагул в притоки губы и в связанные с ними озера. В зимнее время рыбы скапливаются в средней части Обской губы и частично на незаморных участках Тазовской губы [Экология рыб..., 2006].

Миграцию с мест зимовки из Обской губы в дельту и далее в Обь осетр начинает в начале июня, после вскрытия ледового покрова и насыщения воды кислородом. При этом в реку, наряду с половозрелыми, поднимаются и неполовозрелые, а также взрослые, но пропускающие в данном году нерест особи осетра. Сначала весенний подъем осетра в Обь представляет собой кормовую миграцию, и только позднее для половозрелой части стада она превращается

в нерестовую. Некоторая часть осетра, преимущественно молодь, в реку не поднимается и нагуливается в Обской и Тазовской губах. С окончанием летнего нагула неполовозрелая часть стада и отнерестившиеся в этом году особи уходят осенью для зимовки в южную часть Обской губы. Здесь стадо осетра состоит из особей в 10+–40+, преобладают рыбы в 10+–12+. В стаде тазовского осетра также высокий процент особей приходится на рыб младших возрастных групп – от 5 до 10 лет.

Для размножения осетр поднимается вверх по Оби летом текущего года, а нерестится весной следующего. В течение зимы осетр репродуктивного стада живет в реке, в том числе концентрируясь на участках зимовальных ям. До перекрытия Оби плотиной Новосибирской ГЭС в среднем и верхнем участках этой реки насчитывалось около 60 зимовальных осетровых ям; в Иртыше основная часть зимовальных ям находится в низовьях реки. В конце зимы осетр поднимается с мест зимовки к местам нереста. До сооружения плотины Новосибирской ГЭС нерестилища имелись на большом протяжении Оби – от низовьев Катунки до устья Чулыма. С возведением Новосибирской ГЭС все нерестилища в верховьях Оби утратили свое значение для мигрирующей формы осетра и служат только для размножения небольшого по численности местного стада.

Питается осетр в Оби преимущественно организмами зообентоса: личинками ручейников, поденок, мошек, хирономид, моллюсками, олигохетами, амфиподами. У рыб с 3+, но чаще у половозрелых особей, в составе пищи встречаются и рыбы: плотва, елец, ерш, корюшка, ряпушка и др. Спектр питания осетра в Обской и Тазовской губах в период открытой воды также достаточно обширен и включает несколько видов моллюсков, хирономид, олигохет, гаммарид и рыб. Основу питания молоди осетра (в 5+–10+) в Тазовской губе составляют личинки хирономид (85 % по частоте встречаемости в желудочно-кишечном тракте рыб), за которыми следуют моллюски; иногда в пищевом комке встречаются олигохеты и детрит. В Обской губе в пище осетра преобладают моллюски (96 % по массе в содержимом желудочно-кишечного тракта). Личинки хирономид в Обской губе, в отличие от Тазовской, в питании осетра играют второстепенную роль (менее 3 % по массе). Зимой активность питания осетра снижается – желудки обычно бывают пустыми; лишь в некоторых из них обнаруживаются остатки детрита. В целом, условия питания осетра в Обской и Тазовской губах следует считать хорошими, что благоприятно отражается на росте и развитии этой рыбы [Экология рыб..., 2006; Вылежанский и др., 2009].

В прошлом добыча осетра в бассейне р. Оби велась преимущественно в пределах Томской и Тюменской областей, в 1927–1928 гг. вылов осетра составлял около 3 тыс. ц ежегодно. В Верхней Оби в эти годы вылавливалось 200–500 ц осетра в год. Максимальные суммарные уловы осетра в целом по бассейну Оби до 1930 г. не превышали 6,5–7,0 тыс. ц. Начиная с 1931 г. район промысла существенно расширился, вплоть до южной части Обской губы, и уловы осетра быстро увеличились: в 1935 г. вылов его по бассейну достиг 14 тыс. ц, из них в Обской губе в этот год было поймано свыше 11 тыс. ц.

Массовый вылов молодежи и неполовозрелых рыб привел к резкому сокращению воспроизводительных возможностей стада, и уже в 1941 г. вылов осетра в целом по бассейну составил 1,6 тыс. ц. Запрет в 1938 г. его добычи на зимовальных ямах и ограничение лова с 1940 г. в Обской губе несколько восстановили численность стада. Однако интенсивный вылов осетра в военные годы (в 1942–1945 гг. вылавливалось 3,5–4,4 тыс. ц ежегодно) вновь привел к снижению вылова рыбы по бассейну – до 1,3 тыс. ц в 1949 г. С 1947 г. был введен запрет лова осетра в Обской губе и на зимовальных ямах. Благодаря этим и другим мерам численность осетра начала постепенно увеличиваться. В 1951 г. было выловлено 2,5 тыс. ц, в 1956 г. – 6,3, в 1964 г. – 7,5, в 1967 г. – 5,1 тыс. ц. В 1968–1971 гг. уловы резко упали – до 2,2–3,3 тыс. ц в год из-за чрезмерного вылова осетра в дельте Оби. Массовый вылов молодежи осетра стрежевыми неводами практиковался с 1941 по 1969 г. в Средней Оби. Только в 1957 г. в Томской области в течение 100 суток промысла было выловлено 100–120 тыс. экз. осетра размером от 18 до 25 см, что составляло 90 % от общего числа добытых здесь особей. В 1975 г. в бассейне р. Оби промысловым ловом было добыто 3,0 тыс. ц, в 1978 г. – 2,7, с 1988 по 1992 г. – в среднем ежегодно около 400, в 1997 г. – 110 ц осетра [Попов, 2007, 2013].

Интенсивный вылов, сокращение нерестовых площадей и числа зимовальных ям в связи с гидростроительством, загрязнение рек – главные причины резкого сокращения численности осетра в бассейне Оби. В период с 1990 по 1995 г. вылов молодежи осетра в низовьях Оби сократился из расчета на один контрольный невод с 704 до 80 экз. [Крохалевский, 1999, 2001]. С 1998 г. осетр обской популяции занесен в Красную книгу Российской Федерации, в соответствии с чем его вылов в бассейне Оби полностью запрещен.

В устьевой области Енисея осетр встречается в небольшом числе на всем протяжении этого участка реки. Изредка заходит в Енисейский залив, где нагуливается на распресненных участках притоков; в водах залива с соленостью свыше 10‰ не встречается. Нерестилища осетра расположены на участке Енисея от устья р. Курейки до с. Атаманово (845–2 324 км от устья). Нерест происходит в конце июня – в июле при температуре воды 8,5 °С и выше, на плотных грунтах [Михалев, Михалева, 1999]. Оптимальная температура нереста 17 °С. Если вода прогрелась недостаточно, то нерест растягивается до августа. Вскоре после нереста отметавшие половые продукты особи скатываются в низовья реки. Молодь после выхода из икринок скатывается вниз по реке в течение нескольких лет (2–5 и более), нагуливаясь в это время на мелководных участках [Михалев, Михалева, 1999; Вышегородцев, 2000]. Таким образом, нижнее течение Енисея служит для осетра одновременно и местом нагула, и миграционным путем, и местом нереста. Существенное влияние на эффективность нереста енисейского осетра оказывают не только такие абиотические факторы, как температура воды, но и другие, особенно урочный режим реки в период нереста.

В условиях Енисея самки осетра созревают в 19+–23+ и первый раз нерестятся в полные 20–24 года. В это время они имеют 85–100 см промысловой

(*ad*) длины и 4,5–8 кг массы тела. Самцы вступают в процесс размножения на 2–3 года раньше самок при длине от 75 см и массе не менее 3 кг. Промежуток между двумя нерестами у самок составляет 5–6, у самцов – 4–5 лет. Плодовитость в 1947–1988 гг. колебалась от 51 тыс. икринок у самок массой 4,5 кг до 714 тыс. икринок – массой 48 кг; в среднем по всем возрастам индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) равнялась 181 тыс. икринок [Михалев, 1967]. В 1989–1998 гг. ИАП особей массой 5–10 кг равнялась в среднем 113 тыс. икринок, массой 15–20 кг – 183, массой 25–30 кг – 262, в среднем по всем возрастам – 146 тыс. икринок. Снижение плодовитости енисейского осетра связывают с загрязнением реки [Андриенко и др., 1999; Михалев, Михалева, 1999].

Излюбленной пищей осетра в низовьях Енисея являются личинки хирономид. Летом половозрелые особи осетра предпочитают нагуливаться на глубинах 8–10 м, молодь – на мелководных участках. В дельте Енисея осетр потребляет амфипод, олигохет и морских тараканов. В губе морские тараканы составляют более 90 % его пищи, а личинки комаров почти отсутствуют. Изредка в желудках взрослого осетра обнаруживаются личинки миноги и молодь рыб [Заделенов, Трофимова, 1998]. Во время миграций к местам размножения осетр питается слабо или не питается вообще. Зимой в первый период концентрации на «ямах» взрослый осетр питается, хотя и слабо, но затем прием пищи прекращается. Молодь осетра в 1+–14+ активно питается почти всю зиму [Заделенов, Трофимова, 1998; Михалев, Михалева, 2001a].

Промысловая добыча осетра в бассейне Енисея началась в XVIII в. В конце XIX в. вылов этой рыбы достиг 750–1540 ц, или 10–18 % добычи всех видов рыб в реке. Интенсивная эксплуатация промысловых запасов осетра отмечена в 1930-х гг., при этом в большом количестве добывалась и молодь (от 42 до 76 % по весу). Неполовозрелые особи вылавливались в низовьях, производители – в реке. В результате уже с 1937 г. ежегодные уловы осетра упали до 915 ц. В годы Великой Отечественной войны вылов составлял 1,0–2,0 тыс. ц в год, при этом доля молоди в уловах достигала 90 % по весу. С 1947 по 1953 г. добыча осетра на Енисее была запрещена, что сыграло положительную роль в восстановлении его численности. Но последующий активный вылов осетра вновь подорвал его запасы. В 1965–1970 гг. ежегодные уловы колебались в пределах 360–1 207 ц. С 1971 по 1990 г. вновь ввели мораторий на вылов этого вида. В 1990 г. было добыто 406 ц, с 1991 по 1996 г. – от 330 до 488 ц, в среднем 416 ц, в 1997 г. – 200 ц, в 1998 г. – 103 ц. С 1998 г. вылов осетра в Енисее вновь запрещен. Но и до настоящего времени имеет место прилов этой рыбы при добыче других видов рыб. Кроме того, ихтиологи НИИ ЭРВНБ (Красноярск) считают, что легальная добыча осетра рыбодобывающими организациями составляет лишь 20–25 % от фактических объемов добычи, т. е. 75–80 % приходится на так называемый неучтенный вылов, или браконьерство [Андриенко и др., 1989, 1999; Заделенов, 1998, 2000; Михалев, Михалева, 1999].

В бассейне Лены осетр ранее обитал от дельты на севере до р. Киренги (включая и этот приток) – на юге. В настоящее время южная граница распро-

странения ленского осетра переместилась примерно на 300 км севернее [Кириллов и др., 1979; Рубан, 1999]. В нижнем течении Лены осетр известен в районе Сорока Островов, в районе с. Жиганска и в устье р. Натары. Сравнительно многочислен в районе о-ва Тит-Ары, где расположены его нерестилища. В районе о-ва Столб и в Быковской протоке живет преимущественно неполовозрелый осетр. Еще в первой половине XX в. этот вид был многочислен в заливе Неелова, где концентрировались для откорма главным образом неполовозрелые особи. В настоящее время осетр встречается здесь в небольшом количестве. В годы максимального речного стока и преобладания ветров южных румбов осетр единично заходит в бухту Тикси.

Границей распространения осетра на устьевом взморье моря Лаптевых являются воды соленостью 13–15 ‰. [Гуков, 2001]. В районе о-ва Столб и в Быковской протоке в уловах встречается преимущественно неполовозрелый осетр, как и в заливе Неелова. В благоприятные годы, т. е. в годы максимального речного стока и преобладания сгонов под действием ветров южных румбов, осетр выходит на нагул в губу Буор-Хая, бухту Тикси и Оленекский залив. Часть зимнего периода осетр проводит на наиболее глубоких участках проток дельты.

Половозрелым осетр в бассейне Лены становится в 10+–21+ по достижении 60–75 см длины (*ad*) и 1 200–4 500 г массы. В среднем течении реки он нерестится в конце мая – начале июня в нижнем течении – с середины июня до середины июля, а в дельте Лены – в первой половине июля в районе о. Тит-Ары [Кошелев и др., 1989].

Развитие оплодотворенных икринок длится у сибирского осетра в условиях Лены при температуре воды 11,3 °С в течение 215,5 ч. Продолжительность периода от вылупления личинок до их перехода на внешнее питание – в среднем 15 суток. Важной особенностью постэмбрионального развития сибирского осетра является отсутствие у личинок периода питания планктоном – почти сразу после окончания желточного питания они переходят к потреблению организмов зообентоса [Рубан, 1999]. Л. С. Богдановой [1972] в условиях эксперимента показано, что в случае отсутствия пищи личинки сибирского осетра начинают гибнуть через 3–5 суток после начала этапа экзогенного питания. Личинки русского осетра на этом же этапе развития способны обходиться без пищи в 2–3 раза дольше. Особенности гамето- и гонадогенеза и эмбрионального развития сибирского осетра, в том числе в условиях загрязнения рек Сибири, изучались Н. В. Акимовой [1985], Н. В. Акимовой и Г. И. Рубан [1996, 2000], а также Г. И. Рубан [1999].

Питается осетр в сильно опресненных (до 0–3 ‰) и неглубоких (2–10 м) прибрежных районах моря Лаптевых солоноватоводными амфиподами *Pontoporeia affinis*, *P. femorata*, *Onisimus birulai* (70–80 % по весу в желудоч-

но-кишечных трактах рыб) и полихетами (около 15 % пищевого комка). Несколько меньшее значение имеют в питании равноногие раки *Saduria entomon* и двустворчатые моллюски *Cyrtodaria kurriana*. Еще реже в пищевом комке рыб можно обнаружить кумовых раков *Diastylis sulcata* и моллюсков *Portlandia aestivalium*. В устьях больших проток дельты Лены – Сардахской, Быковской, Оленекской, Барчахской, Трофимовской, а также в заливе Неелова осетр потребляет в пищу преимущественно амфипод *Pontoporeia*, морских тараканов, двустворчатых моллюсков *Pisidium amnicum* и *Sphaerium corneum*. Желудки выловленного в этих местах осетра содержат много грунта [Гуков, 2001].

В Якутии осетр являлся одной из основных промысловых рыб, по крайней мере в течение последних пяти тысяч лет, о чем свидетельствуют данные археологии: в культурных слоях, датируемых третьим тысячелетием до нашей эры, содержится большое количество частей скелета осетра [Кириллов, 1972]. В настоящее время осетр наиболее многочислен в пределах Якутии в р. Лене. Его уловы из этой реки составляют 95–97 % от общего вылова осетра в республике. Максимальные величины уловов осетра в Лене имели место в 1941, 1942 и 1943 гг. – 931, 1510 и 1899 ц соответственно. В первые послевоенные годы (1946–1954 гг.) уловы осетра в этой реке снизились до 120–575 ц, в 1955–1957 г. они составили 81–188 ц, с 1958 по 1965 г. вновь возросли и держались на уровне 352–857 ц в год. Начиная с 1970 г. наблюдалось резкое снижение уловов осетра, продолжающееся и в настоящее время [Кириллов, 1972; Рубан, 1999].

6.2. Стерлядь – *Acipenser ruthenus* Linne, 1758

В Сибири стерлядь обитает в бассейнах Оби и Енисея. В Байкале и его притоках, кроме Ангары, а также в реках Восточной Сибири отсутствует [Кириллов, 1972; Биоразнообразие байкальской..., 1999; Калашников, 2004]. Озерные формы стерляди не известны [Атлас пресноводных..., 2003, т. 1]. В Оби выделяют несколько более или менее обособленных стад стерляди: 1) верхнеобское – от нижних участков Бии и Катунь до устья Томи; 2) среднеобское – от устья Томи до устья Иртыша; 3) иртышское – от устья этой реки до плотины Шульбинской ГЭС; 4) верхнеиртышское – от Бухтарминского водохранилища до верховий Черного Иртыша включительно. Кроме основного русла, стерлядь обитает во многих притоках Оби – Чулыме, Кети, Васюгане, Парабеле, Тyme, Вахе и др., и Иртыша – Ишиме, Тоболе, Таре, Тавде, Демьянке. В низовьях Оби и в южной части Обской губы стерлядь малочисленна, а в северной ее части это уже редко встречающийся вид. В реках Ямала стерлядь практически отсутствует. Известны случаи поимки молоди этого вида рыб в устье р. Тамбей. Не отмечена стерлядь в реках Гыданского п-ова и в реках, впадающих в Тазовскую губу [Попов, 2013].

В бассейне Енисея стерлядь, помимо самого русла этой реки, известна как в правых, так и в левых притоках, очень редко встречается в дельте, губе

и горле. В протоках Бреховского архипелага и в прибрежной зоне Енисейского залива встречается редко. Во время высоких весенне-летних паводков заходит в некоторые озера, связанные с Енисеем. Наибольшие концентрации стерляди в последние годы отмечаются на отрезке Енисея между реками Ангара и Хантайка [Криницын, 1989; Андриенко и др., 1999; Михалев, Михалева, 1999; Вышегородцев, 2000; Аракчаа, Шацких, 2003]. В Подкаменной Тунгуске стерлядь встречается лишь на нижнем 100–150 км участке реки. В Нижнюю Тунгуску она заходит на нагул из Енисея с середины июля до середины августа и поднимается до пос. Ногинск (300 км от устья), известна в правых притоках этой реки – Учами и Виви [Попов, 1980]. Вверх по Виви стерлядь поднимается в небольшом числе до оз. Виви [Сиделев, 1981]. Заходит стерлядь в небольшом числе в низовья Хантайки; в оз. Хантайское не отмечена [Романов, 1988a]. В левобережных притоках Енисея стерлядь малочисленна и встречается лишь на устьевых участках рек, где нагуливается в период открытой воды, возвращаясь на зимовку в Енисей [Попов, 1986].

Схема миграций стерляди в течение года выглядит следующим образом. В период весеннего подъема уровня воды она выходит из русла главной реки в пойменные водоемы – озера, протоки, курьи, старицы, где интенсивно питается. Не размножающиеся в данном году особи нагуливаются в пойменной системе до осеннего спада воды, а особи, участвующие в размножении, скатываются в русло реки перед нерестом, после которого вновь заходят в пойменные водоемы. Летом стерлядь не совершает массовых передвижений. Зимовальная миграция начинается, в зависимости от температуры воды, в августе-октябре. Чем холоднее осень и чем раньше образуется ледяной покров, тем раньше начинается и интенсивнее проходит перемещение стерляди к местам зимовки. Зимовальные ямы, как правило, представляют собой глубокие участки реки, обычно у высоких, вогнутых берегов, постоянно подмываемых течением. Будучи крайне чувствительной к недостатку кислорода, в случае дефицита его в местах зимовки стерлядь снимается с ям и уходит в более благополучные по этому фактору участки реки. О том, что такого рода подъем не является миграцией к местам нереста, свидетельствует присутствие в уловах большого процента молоди и неполовозрелых рыб [Усынин, 1977, 1978].

Продолжительность жизни и размеры, особенно масса тела, обской стерляди заметно меньше, чем енисейской. В Оби стерлядь в 1+ имеет 17 см длины и 40 г массы, в 3+ – 41 см и 200 г, в 5+ – 47 см и 400 г, в 9+ – 58 см и 800 г. В Енисее стерлядь доживает в небольшом числе до 33+, достигая длины 85–90 см и массы 4100–4300 г. В первые шесть лет линейный прирост енисейской стерляди составляет 6–9 см в год, в последующие годы в связи с наступлением половой зрелости годовые приросты снижаются до 2–4 см, а прирост массы составляет 110–250 г [Михалев, Михалева, 1999; Заделенов, 2000]. Рост стерляди в водоемах Оби и Енисея, как и других рыб, существенно зависит от комплекса абиотических факторов и степени развития организмов зообентоса – основных объектов питания этой рыбы.

В Оби стерлядь становится половозрелой в 4+ – 6+ и даже в 8+. Самцы созревают на год-два раньше самок. Размножается стерлядь с пропусками в два-три года. Нерест проходит с последних чисел мая до конца июня – начала июля на песчано-галечных грунтах при температуре воды 14–15 °С [Гундризер, 1963; Амстиславский, 1972; Соловов, 1997а, б]. В Енисее на участке Ворогово-Сумароково отдельные особи самцов стерляди созревает в 3+ – 4+ при достижении 350–375 г массы, а их большая часть – в 5+ – 7+ по достижении 46 см длины (*ad*) и 750 г массы. Период полового созревания самок растянут с 8+ до 14+, но их основная часть становится половозрелой в 6+ – 8+ по достижении 48–60 см длины и 900 г массы. Как и в Оби, половозрелые особи енисейской стерляди участвуют в нересте один раз в 2–3 года. Нерест енисейской стерляди на указанном участке реки наблюдается в конце мая – июне, преимущественно на галечном субстрате на глубине 2–7 м при температуре воды 8–15 °С и скорости течения около 5 м/с. Плодовитость енисейской стерляди колеблется в пределах 19,5–139,5 тыс. икринок [Андриенко и др., 1999; Михалев, Михалева, 1999; Заделенов, 2000]. Развитие оплодотворенной икры продолжается 4–7 суток. Десятидневные личинки, у которых желточный мешок уже отсутствует, имеют длину 14,7–15,5 мм [Петлина, Романов, 2004].

В водоемах Сибири стерлядь – типичный бентофаг с широким спектром пищевых объектов. Основу питания стерляди составляют личинки и куколки хирономид, личинки поденок, ручейников, мошек, моллюски, амфиподы, олигохеты. Как правило, смена ассортимента пищи мало сказывается на интенсивности питания этой рыбы. В р. Чулым (правый приток Оби) в летний период в пищевом рационе стерляди около 70 % по частоте встречаемости составляют личинки хирономид, 2,5 % – куколки хирономид, 3 % – моллюски. Единично в содержимом кишечника рыб встречаются диатомовые водоросли, копеподы, нематоды, волосатики, довольно часто – детрит. В зимний период в кишечнике стерляди обнаруживается аморфная масса из остатков пищевых объектов [Усынин, 1977]. В условиях Енисея молодь стерляди чаще всего держится на мелководных отмелях и косах преимущественно с крупногалечными грунтами и относительно небольшими скоростями течения, где питается ракообразными нектобентоса и мелкими формами зообентоса [Заделенов, Трофимова, 1998]. Взрослая стерлядь предпочитает нагуливаться на участках реки с крупногалечным, плитняково-каменистым и скалистым дном со скоростями течения до 15 км/час [Заделенов, Трофимова, 1998]. Основу питания взрослой стерляди составляют личинки и куколки хирономид, личинки поденок, ручейников, мошек, моллюски, амфиподы, олигохеты. Нередко в желудках стерляди обнаруживается икра и молодь рыб (в том числе своего вида) [Коновалова, Попов, 1983; Михалев, Михалева, 2001б]. Состав пищи стерляди во многом зависит от мест ее обитания и соответствующего состава беспозвоночных. Так, в низовьях Енисея (Курейка – Дудинка) в летний период в пище этой рыбы доминируют личинки поденок, а в среднем и верхнем течении реки – личинки ручейников, хирономид и симулиид, в меньшей

степени – амфипод и моллюсков. Во время нереста и зимой активность питания стерляди невысокая, но вскоре после вымета половых продуктов производители начинают усиленно питаться, в том числе собственной икрой; поедают икру стерляди и находящиеся на нерестилищах неполовозрелые особи этого вида [Михалев, Михалева, 1999].

Вылов стерляди в бассейне Оби (включая Иртыш) в первой половине XX в. рыбодобывающими организациями и рыбаками-любителями достигал в отдельные годы 7,0 тыс. ц. В 1940–1950 гг. только промысловым ловом ежегодно добывалось в среднем 1,2 тыс. ц этой рыбы. В 1968 г. вылов стерляди составил 1,4 тыс. ц, но уже в 1969 г. снизился до 830 ц. К 1977 г. эта цифра упала до 200 ц. В 2000 г. было добыто 156 ц, а в 2001 г. – 100 ц стерляди [Мамонтов и др., 2003]. В 2002 г. промышленный лов стерляди в бассейне Оби был запрещен и в настоящее время осуществляется по лицензиям.

В Енисее общая численность стерляди существенно ниже, чем в Оби. В 1942–1944 гг. ежегодные промысловые уловы стерляди в Енисее составляли 1,3–1,6 тыс. ц, при этом вылавливался большой процент неполовозрелых особей. В 1946 г. были запрещены самоловы и добыча стерляди сократилась. С 1946 по 1960 г. ежегодно добывалось от 250 (1954 г.) до 1 230 (1947 г.), в среднем – 570 ц, в 1961–1994 гг. – от 24 до 227 ц стерляди. В 1995 г. было выловлено 94 ц, в 1996 г. – 83, в 1997 г. – 59, в 1998 г. – 25 ц этой рыбы. В настоящее время промысловые запасы стерляди в Енисее практически отсутствуют, о чем свидетельствует не только величина вылова, но и биологическое состояние популяций этого вида [Гулимов, Заделенов, 1997; Андриенко и др., 1999]. С 1998 г. лов стерляди в Енисее полностью запрещен. Частными лицами стерлядь и в Оби, и в Енисее по-прежнему вылавливается повсеместно, в том числе запрещенными орудиями лова. По прогнозной оценке [Михалев, Михалева, 1999] нелегальный вылов стерляди в Енисее составляет около 80 % всей добычи этой рыбы в реке. В пределах ареала вида стерлядь включена в Красную книгу МСОП [Атлас пресноводных..., 2003, т. 1].

6.3. Арктический омуль – *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776)

Арктический омуль представлен в водоемах Сибири только полупроходной формой. Омуля из оз. Байкал, жизненный цикл которого проходит в пределах этого водоема, в настоящее время принято считать самостоятельным видом *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775). Арктический омуль в пределах России населяет реки тундровой зоны от Мезени на западе до Чаунской губы на востоке. В рамках вида выделяют печорское, енисейское, хатангское, ленское, индигирское и колымское стада омуля. По американскому побережью омуль известен в реках от мыса Барроу до залива Корнейшен. Нет омуля в Анадыре, Амгуэме и в водоемах Чукотки [Атлас пресноводных..., 2003, т. 1].

Арктический омуль относится к эвригалинным рыбам, выдерживающим сравнительно широкий диапазон солености воды, в связи с чем он обитает не только в заливах и губах, находящихся под непосредственным влиянием реч-

ных вод, но и вдоль всей прибрежной зоны полярных морей, совершая морские миграции значительной протяженности и выдерживая соленость до 20–24 ‰. Помимо эвригалитности, широкое распространение омуля в полярных водах обуславливается его способностью переносить низкие температуры воды [Ризванова, 1979; Решетников, 1980].

В отличие от других полупроходных сига, омуль не заходит на нагул в придаточные пойменные водоёмы рек и не встречается в тундровых материковых озерах, но по р. Нижняя Таймыра поднимается в оз. Таймыр [Романов, Тюльпанов, 1985]. В летний период (июль-август) омуль почти полностью избегает пресной воды. Считают [Москаленко, 1971], что это связано с отрицательной реакцией омуля не столько на уменьшение солености, сколько на более высокую температуру воды в реках в это время года.

В районе Западного Ямала известен омуль печорского стада, который приходит в Байдарацкой губу только на нагул и зимовку. Здесь встречается омуль в возрасте до 9+, на долю неполовозрелой части стада (в 3+–6+) приходится 83 % уловов. Осенью рыбы заходят в устьевые участки рек п-ова Ямал, где активно нагуливаются до ледостава, после чего поднимаются по рекам к местам зимовки. В р. Мордыяха среди зимующих особей встречаются только неполовозрелый омуль с гонадами во 2-й стадии зрелости в 7+–8+ длиной в среднем 40 см.

Осенью омуль из прибрежных вод Карского моря под влиянием увеличения солености заходит в тундровые реки, где зимует. Отмечена зимовка омуля и в солоноватых водах Обской губы. В Надыме и бассейне Тазовской губы омуль не известен. В июне, когда в реках начинает быстро прибывать вода, омуль стремительно уходит в море [Криницын, 1989]. На нерест производитель омуля, нагуливающегося в эстуарии Оби, мигрируют в Енисей. Ни в русле Оби, ни в ее притоках (и притоках губы) омуль не размножается. Главная причина этого – отсутствие в Обь-Иртышском бассейне нерестилищ, соответствующих биологии размножения этого представителя семейства сиговых. По мнению А. К. Матковского [2006], основная причина того, что омуль не поднимается на нерест в уральские притоки Оби, кроется не только в предпочтении омулем солоноватых вод, но и, как сказано выше, в его приверженности к низким температурам воды летом и осенью и, что важно, его оксифильности. Заморные явления возникают периодически не только в русле Нижней Оби, но и в ее уральских притоках.

Нагул омуля в прибрежной, распресненной, части Обской губы и на устьевых участках притоков средней и северной частей губы сомнений не вызывает, поскольку подтверждается многочисленными фактами вылова рыбы на этих участках. Например, массовый нагул омуля в прибрежной западной зоне средней части губы наблюдался в сентябре 2009 г., при этом половозрелый омуль в уловах отсутствовал. Нередко неполовозрелый омуль заходит в северную распресненную часть Обской губы и низовья притоков северной части губы не только на нагул или зимовку, а, как считают некоторые авторы [Матковский, 2006], в поисках убежища от чрезмерно соленых вод Карского

моря во время сильных нагонных ветров. В средней части губы, где осолонения воды при любых ветрах северных румбов не бывает, омуль в случае нагонных явлений заходит в устья притоков кормиться.

В Обской губе особи омуля в 2+ имеют массу тела в среднем 84 г, в 3+ – 162, в 4+ – 294, в 5+ – 441, в 6+ – 611, в 7+ – 685, в 8+ – 780 г. Половозрелый омуль свыше 45 см и 1000 г вылавливается здесь редко единичными особями. В уловах из устьевого участка р. Юрибей (Гыданский п-ов) омуль в 2+ имеет 19,5 см длины и 74 г массы, в 4+ – 26 и 191, в 6+ – 34 и 477, в 8+ – 40 и 770, в 9+ – 42 см и 956 г; самки во всех возрастных группах несколько крупнее самцов.

По характеру питания арктический омуль относится к эврифагам и потребляет в пищу широкий набор кормовых объектов. В Карской губе омуль питается беспозвоночными, преимущественно плавающими в придонном слое среди зарослей травы и гидрофитов, в том числе мизидами, бокоплавами и морскими тараканами. Временами омуль поднимается в верхние слои воды, где поедает веслоногих рачков и упавших на воду взрослых насекомых. Питается омуль в этом районе и типично донными организмами, например, полихетами и асцидиями. Встречаются в желудочно-кишечном тракте омуля рыбы (бычки, молодь камбалы) и водоросли.

В Обской губе пищу омуля составляют главным образом мизиды и молодь бычков, а также бокоплавы и солоноватоводные копеподы. В ноябре-декабре 2005 г. и июне 2006 г. изучалось питание омуля в устьевом участке р. Монгаталянгиа, впадающей в Гыданский залив. Летом среди рыб в 5+–10+ длиной от 31 до 44 см и массой от 333 до 1029 г. было отмечено 20 % особей с пустыми желудками, а у остальных рыб степень и индексы наполнения желудочно-кишечных трактов оказались невысокими. При этом в составе пищи обнаруживались веслоногие рачки планктона, мизиды, бокоплавы, морские тараканы, олигохеты, двустворчатые моллюски, личинки хирономид, имаго насекомых, а также мальки рыб и остатки растительности. Основным кормовым объектом были мизиды – они обнаружены в желудках 63 % всех обследованных рыб. Их численность в одном пищеварительном тракте достигало 516 экз., а доля по массе в пищевом комке – 93 %. Из амфипод омуль потреблял как пресноводных представителей рода *Gammarus*, так и солоноватоводных ракообразных из сем. *Lysianassidae*. Олигохеты, личинки хирономид, имаго жуков и остатки растительности встречались единично. В желудках 16 % особей омуля обнаружены мальки рыб, предположительно четырехрогого бычка. Зоопланктон играл в питании омуля незначительную роль – его представители отмечены лишь в одном желудке. Все пищеварительные тракты омуля, выловленного в зимний период 2005 г., оказались пустыми.

Во второй половине XX в. Обской губе ежегодно добывалось около тысячи центнеров омуля, но в конце столетия вылов омуля в силу организационных причин снизился в этом районе примерно в четыре раза. В настоящее время квоты на вылов омуля в губе не выделяются, сведения о добыче его местными жителями в публикациях отсутствуют [Матковский, 2006].

В Енисейском заливе обитает преимущественно половозрелый омуль, процент неполовозрелых особей здесь невелик даже в период летнего нагула. В начале июля, когда Енисейский залив еще не полностью освобождается ото льда, омуль находится в его южной опресненной части. В поверхностном слое, где держится омуль, соленость воды составляет в это время 5–9, иногда 15–17 ‰, температура воды – около 8, редко – 13–14°C. Места обитания рыб в прибрежной зоне ограничены изобатой в 10 м. Эта зона хорошо прогревается, здесь преобладают песчаные и каменистые грунты. На глубинах более 10 м условия резко меняются: соленость повышается до типично морской, температура воды понижается до 0°C и часто бывает даже отрицательной. Наиболее интенсивное питание рыб наблюдается при солености воды 12–18 ‰ и температуре воды 3–5 С [Москаленко, 1971].

В Карском море омуль всех возрастов енисейской популяции держится в узкой – до 1 км – прибрежной полосе до изобаты 5 м и на большем удалении от берега, как правило, не встречается [Криницын, 1989]. В районе островов, расположенных между Енисейским и Пясинским заливами, где соленость превышает 10 ‰, омуль также отсутствует. В пределах зоны нагула омуль постоянно перемещается вдоль побережья. Эти миграции во многом связаны с изменением гидрологической и гидрохимической ситуации – с ветровыми явлениями на акватории енисейского залива и соответствующими колебаниями солености воды (с 2,5 до 17–20 ‰ за сутки). Скорость нагульных миграций не превышает 15–20 км в сутки, но иногда достигает 40 км [Бурков, Соловкина, 1976]. Осенью омуль покидает места летнего нагула и уходит в тундровые реки, где распределяется на зимовку в их низовьях [Москаленко, 1971].

Миграция енисейского омуля на нерест вверх по Енисею начинается в южной части дельты с середины августа, массовый ход отмечается в первой половине сентября. По мере приближения к нерестилищам крупное стадо омуля разбивается на более мелкие группы и лишь в районе нерестилищ вновь образует небольшие скопления. В район основных нерестилищ, расположенных в Туруханском районе, в 1,5 тыс. км от мест нагула, первые производители омуля подходят обычно в конце сентября, а основное стадо – в течение первой половины октября [Андриенко, Куклин, 1989]. По данным Н. И. Романова и М. А. Тюльпанова [1985], в небольшом числе енисейский омуль поднимается на нерест в оз. Таймыр и р. Верхняя Таймыра.

После нереста омуль спускается в низовья Енисея и мигрирует на нагул к востоку – к Пясинскому заливу и Таймырской губе. Таким образом, у енисейского стада омуля имеет место разделение ареала: западную его часть – Обскую губу и Гыданский залив – занимают неполовозрелые рыбы (до 5+–6+), центр ареала – Енисейский залив – служит местом расположения нерестового стада рыб в возрасте 7+–9+ и старше, в восточной части ареала – у берегов Таймырского полуострова – нагуливается отнерестившийся омуль. Биологическое значение такого распределения заключается в снижении внутривидовой конкуренции на почве питания [Москаленко, 1971].

В Енисейском заливе сравнительно редко встречается омуль старше 16 лет массой более 2,0 кг. В конце XX в. в нерестовом стаде енисейского омуля длина самок составляла от 33 до 45, в среднем – 37,6 см, масса – 573 г, среднегодовые приросты – 2 см и 90–100 г [Андриенко, 1996].

Самцы омуля в условиях Енисейского залива впервые становятся половозрелыми в 5+–6+, самки – с 7+. Массовое созревание и тех и других происходит в 9+–10+. Вхождение в репродуктивную часть стада каждого поколения растягивается до 5 лет. В нерестовом стаде присутствуют особи в возрасте от 7+ до 16+ [Андриенко, Куклин, 1989].

Нерест омуля в Енисее происходит в октябре [Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко, Богданов и др., 1999]. Основные нерестилища его расположены на участке между поселками Ярцево – Сумароково. В районе Туруханска передовая часть нерестового стада омуля появляются в сентябре, основная масса – во второй половине сентября, в районе Сумароково – в конце сентября – начале октября; ход продолжается до начала ледостава. У Туруханска основу нерестового стада составляют самцы в 9+–12+ (87 % от числа самцов), самки – в 10+–13+ (86 % от самок). Доля повторно нерестящихся рыб невелика. Соотношение полов в стаде близко к 3:1 в пользу самцов [Андриенко и др., 1999].

Нерест омуля происходит во второй половине октября при стартовой температуре воды 4 °С и оптимальной 1 °С и ниже, на участках рек с каменисто-галечными грунтами и умеренно быстрым течением. Как правило, массовый вымет икры почти совпадает с ледоставом на реках и наблюдается обычно в ночное время суток [Сорокин, Сорокина, 1991]. Одна самка омуля выметывает, в зависимости от массы тела рыбы, от 6,6 до 67 тыс. икринок, в среднем по всем репродуктивным возрастам – 28 тыс. икринок [Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко и др., 1999].

Основную роль в питания омуля в Енисейском заливе играют рачки нектобентоса (мизиды) и в меньшей степени зоопланктон. В Таймырской губе омуль питается мизидами, амфиподами, молодью сайки и четырехрогого бычка [Романов, Тюльпанов, 1985].

В Енисее промысловый лов омуля ведется главным образом в заливе, где в период с 1946 по 1960 г. в среднем за год добывалось 1,6 тыс. ц, с 1976 по 1985 г. – 1,4 [Андриенко, Богданов и др., 1999], с 1986 по 1990 г. – 1,7, с 1991 по 1995 г. – 1,4, с 1996 по 2000 г. – 1,3 тыс. ц. В настоящее время промысловые запасы омуля в Енисее находятся в удовлетворительном состоянии [Андриенко, Богданова, 2001].

Центром обитания ленского омуля является дельта Лены и примыкающее к ней мелководное взморье, находящееся под распресняющим влиянием речной воды. Летом омуль расходится по обширной морской солонатоводной зоне, не заходя на участки с глубиной более 20 м. На южном берегу о. Бол. Ляховский у п-ова Кигилях омуль попадает в сети при солености 23–24 ‰. В солонатовых водах омуль со стадии сеголетка до трехлетнего возраста обитает в средних горизонтах, а с трехлетнего – в

средних и придонных. В сентябре, с уменьшением речного стока, омуль начинает отходить к устьям дельтовых протоков. Во второй декаде октября он появляется в районе Быкова мыса и в низовьях Кыллахской протоки, а также близ устьев Арангастахской, Трофимовской, Туматской и других протоков. Обычно проникновение омуля в них ограничивается участками 15–20 км от устьев, выше поднимаются лишь отдельные особи. С наступлением зимы все стадо омуля сосредоточивается в протоках дельты. Причем молодь и рыбы старших возрастов скапливаются на одних и тех же площадях [Гуков, 2001].

Нерестовый ход омуля вверх по Лене начинается, как правило, в июле. Во второй половине октября рыбы достигают нерестилищ, которые расположены в среднем и нижнем течении Лены в 550–600 км выше Якутска. Нерест наблюдается обычно во второй половине октября, во время ледостава, при температуре воды 1,4–3,0 °С. Икра выметывается на песчано-галечные или хорошо промытые песчаные грунты. Индивидуальная абсолютная плодовитость составляет 22–57, в среднем 36,8 тыс. икринок. Скат отнерестишихся особей с нерестилищ в море длится до конца ноября – начала декабря [Луцик, Луцик, 1982, Кириллов и др., 2010].

В составе пищи молоди ленского омуля длиной 30–80 мм отмечено 5 видов кладоцер, 4 вида копепод и 11 видов личинок хирономид, а также куколки хирономид, личинки веснянок и ручейников. Соотношение этих групп пищевых объектов в пробах меняется в зависимости от района нагула. В Трофимовской протоке в желудочно-кишечных трактах молоди омуля преобладают ветвистоусые рачки (60 % по весу), личинки хирономид (23 %), их куколки (12 %). Средний индекс наполнения пищеварительного тракта равен 58 %. В верховьях Трофимовской протоки в питании омуля кладоцеры составляют лишь 9 % (по весу), личинки хирономид – 10 %, куколки хирономид – 72 %. Индекс наполнения желудочно-кишечного тракта у рыб из этого участка в среднем 31 % [Халатян и др., 1974].

Основной пищей омуля в солоноватых водах устьевой зоны моря являются ракообразные планктона – копеподы *Drepanopus bungei*, *Pseudocalanus major*, *P. elongatus*, *Derjuginia tolli*, *Heterocope borealis*, *Limnocalanus macrurus*, *L. grimaldii* и другие, а также мизиды *Mysis oculata*. Постоянно присутствуют в рационе омуля рачки нектобентоса – бокоплав *Onisimus plautus*, *O. birulai* и др. Использует взрослый омуль в пищу и молодь рыб из семейств Coregonidae и Gadidae. В протоках дельты половозрелый омуль питается рачками пресноводного планктона и беспозвоночными бентоса.

Промысел ленского омуля базируется на вылове его летом в русле реки и зимой при подледном лове в авандельте, где добывается большое количество молоди. В период с 1940 по 2009 г. ежегодный вылов омуля в Нижней Лене составил в среднем 5 720 ц. В настоящее время прогноз возможного вылова омуля без ущерба подрыва его запасов оценивается в 7 500 ц [Кириллов, и др., 2010].

6.4. Муксун – *Coregonus muksun* (Pallas, 1814)

Муксун населяет все крупные реки Сибири – от Кары на западе до Колымы на востоке. Является типичным полупроходным видом и образует локальные стада, связанные с главными реками, впадающими в Северный Ледовитый океан. Северная граница распространения муксуна проходит по линии стыка пресных речных вод с осолоненными прибрежными водами полярных морей. Южная граница, по которой расположены нерестилища обского, енисейского и ленского муксуна, проходит по 58–62° с. ш. В периоды увеличенного речного стока и в связи с этим интенсивного опреснения прибрежных морских вод места нагула муксуна разных стад частично совпадают. Происходит обмен особями между обским и гыданским, гыданским и енисейским, енисейским, пясинским и таймырским стадами и т. д. В бассейне Карского моря в озерно-речных системах Ямала и Таймыра полупроходная форма муксуна образует и жилые (озерно-речные) экологические формы [Москаленко, 1971].

Основные места зимовки обского полупроходного муксуна – незаморные зоны Обской губы. Весной муксун распределяется по местам нагула на север до р. Тамбей и на юг до Мужевской поймы Оби. При этом молодь (в основном до 2+) остается в губе, а большая часть стада заходит в дельту Оби. В уловах рыб в районе р. Салетаяха муксун представлен возрастными группами неполовозрелых особей от 6+ до 10+, с колебаниями длины тела от 40 до 56 см и массы тела от 740 до 2264 г [Экология рыб..., 2006].

Значительное количество муксуна сосредотачивается на лето на салмах Надымской Оби. Здесь концентрируются преимущественно неполовозрелые особи и рыбы, пропускающие по разным причинам очередной нерест. Возрастной ряд муксуна на салмах представлен особями от 4+ до 14+, длиной 30–51 см и массой 300–1700 г, основу стада (70–75 %) составляют рыбы в 8+–12+. В целом, в период весенне-летнего нагула на мелководьях Нижней Оби нагуливается муксун разных возрастов и в разном физиологическом состоянии. В 1987–1990 гг. соотношение незрелых, пропускающих нерест и самок с отсроченным созреванием равнялось 47, 34 и 19 % соответственно. Нерестящиеся в текущем году самки составляли в этот период наблюдений 55–65 % от численности всех особей нагульного стада.

В зимующем стаде обского муксуна присутствуют особи в 3+–12+ длиной 24–49 см и массой 190–2100 г; преобладают рыбы в 6+–9+. Нерестовое стадо обского муксуна состоит из особей в 8+–15+, имеющих 41–60 см длины и 970–2300 г массы, преобладают особи в возрасте 10+–13+ (60–70 %). В 1976 г. рыбы в 9+ имели в среднем 957 г массы, в 1986 г. – 827 г, в 14+ – 1959 и 1470 г соответственно. Снижение массы рыб по возрастным группам составило от 121 до 489 г, что было связано с ухудшением условий обитания муксуна на местах нагула и ростом влияния на ихтиоценоз антропогенного фактора [Исаков, Селюков, 2010].

Интересный феномен, связанный с характером полового созревания и размножения муксуна, обнаружен в районе мелководий Надымской Оби: в 1987–1990 гг. здесь в период летнего нагула встречались интерсексуальные особи этой рыбы, составлявшие до 20–30 % от числа особей в 6+–9+, или 3–5 % от общего числа исследованных рыб. В гонадах интерсексуалов среди ооцитов располагались многочисленные цисты сперматогониев и сперматоцитов I и II порядков. Провоцирующими агентами такой аномалии могли явиться либо повышенное содержание в организме рыб патогенных организмов (бактерий, гельминтов), либо загрязнение вод пестицидами и металлами. Аналогичная патология генеративных органов отмечена в Надымской Оби и у обской пеляди [Исаков, 2009; Исаков, Селюков, 2010].

Заходит муксун из Обской губы на нагул в Тазовскую губу и в дельтовые участки рек Пур и Таз, состоящие из многочисленных рукавов, протоков и сорров. В Тазовской губе он появляется в конце июня – начале июля, после завершения массового (вонзевого) хода пеляди, сига и чира из губы в названные реки. Период нагула муксуна длится в районе Тазовской губы более трех месяцев. Основная его масса, нагуливающаяся в реках Пур и Таз, скатывается в южную часть Тазовской губы до ледостава, откуда вместе с частью стада, кормившегося там летом, уходит в среднюю часть Обской губы, избегая тем самым отрицательное влияние зимнего замора. Таким образом, Тазовская губа и низовья рек Пур и Таз являются местами нагула как неполовозрелого, так пропускающего нерест муксуна в возрасте до 13 лет. Особи, которые будут нереститься в текущем году, начинают встречаться в уловах в небольшом количестве только в верхних участках дельты Оби [Исаков, 2009; Исаков, Селюков, 2010].

В среднем и верхнем течениях р. Таз имеется локальная, небольшая по численности и не связанная с обским стадом популяция муксуна, весь жизненный цикл которого, включая размножение, проходит в этой реке и некоторых ее притоках. Нерест муксуна в условиях р. Таз происходит одновременно с нерестом сига и пеляди – во второй половине октября – первой декаде ноября [Исаков, 2009].

Как отмечено выше, в крупных озерно-речных системах Ямала (бассейны рек Юрибей и Мордыяха) муксун образует локальные стада. Нагул этого муксуна проходит в предустьевых и дельтовых участках рек, нерест – в верховьях рек. В реках Западного Ямала муксун становится половозрелым в 8+, в нерестовом стаде присутствуют особи от 6+ (неполовозрелые) до 13+, в основном в 10+–12+. Подъем производителей к местам нереста в верховьях рек начинается с середины августа. В низовьях рек остаются неполовозрелые особи. Нерест проходит в октябре. Индивидуальная абсолютная плодовитость озерно-речного муксуна колеблется в пределах от 31 до 111 тыс. икринок.

В глубоких проточных и незаморных озерах Ямала, в том числе в озерах Яррото, Нейто, Ямбуто, обитает озерная форма муксуна [Исаков, 2009]. В оз. Ямбуто муксун представлен в уловах особями до 20+, около 40 % популяции составляют рыбы в 14+–15+. Темп роста этого муксуна, по сравне-

нию с озерно-речным, замедлен. Рыбы из реки в 12+ имеют среднюю длину 46 см и массу 1465 г, в 14+ – 47,5 см и 1657 г, а у муксуна из оз. Ямбута длина и масса тела в этих возрастных группах равняются 38 см, 800 г и 40,5 см и 967 г соответственно. Нерест озерной формы муксуна проходит в ноябре–декабре. Индивидуальная абсолютная плодовитость рыб составляет 21,6–54,1 тыс. икринок.

К вышесказанному следует добавить, что нерест муксуна во всех реках Сибири неежегодный, промежутки между двумя очередными нерестами составляет не менее двух лет. С учетом этого и продолжительности жизни муксун одного поколения нерестится в течение жизни не более 3–4 раз. Детальный анализ состояния репродуктивной системы самок обского муксуна, в том числе в зимний период в условиях Обской губы в 1996–2000 гг., во-первых, подтвердил факт двух- и трехлетней периодичности нереста этой рыбы, а во-вторых, выявил, что в течение зимнего периода у впервые созревающих или половозрелых, но пропускающих очередной нерест самок происходит пополнение числа резервного фонда половых клеток, а у готовящихся к очередному нересту самок увеличения резервного фонда не происходит, но интенсивно протекает вителлогенез. Полученные данные показывают, что прогнозирование участия самок в предстоящем нересте целесообразно делать по окончании зимнего периода на основании соотношения половых клеток разных генераций и состояния герминативного эпителия [Исаков, 2009]. В нерестовом стаде обского муксуна выявлены группы самок, которые различаются друг от друга по характеру созревания яйцеклеток и, соответственно, срокам размножения. У неполовозрелых особей муксуна в период зимовки в Обской губе темп развития гонад и пополнение фонда половых клеток замедлены. При анадромной миграции в устье Оби такие рыбы отчетливо разделяются на самок с отсроченным половым созреванием и особей, созревающих в текущем году. У самок, которые в текущем году будут нереститься, созревание гонад происходит по «нормальному» ритму развития в течение двух-трех лет (рис. 19).

Гонады не участвующих в текущем году самок отличаются малым числом ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы, значительной долей молодых превителлогенных ооцитов и высокой вариабельностью половых клеток резервного фонда – оогониев и ранних мейоцитов (рис. 20). К предстоящему нерестовому сезону такие особи созреть не успевают: это самки с «замедленным» вителлогенезом.

У половозрелых фертильных самок, пропустивших последний нерестовый сезон, в зимний период в яичниках большинства особей присутствуют не полностью резорбировавшиеся опустевшие фолликулы. В яичниках этой части самок отмечается дегенерация половых клеток, обусловленная неблагоприятным гидрохимическим фоном. Последствием подобных аномалий становится пропуск очередного нереста и/или низкая конечная плодовитость.

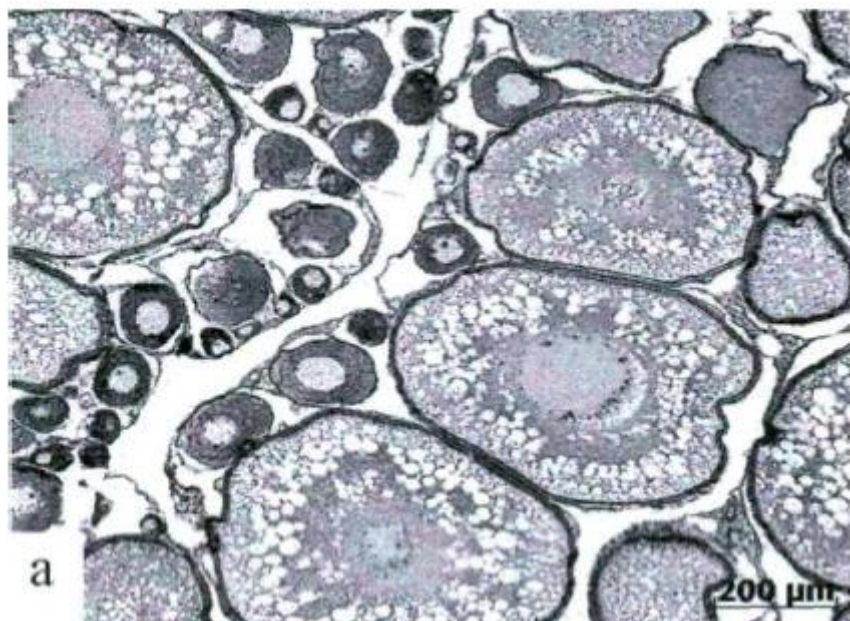


Рис. 19. Состояние яичника у муксуна в летний период (июнь) с «нормальным» ритмом полового созревания [Исаков, 2009]

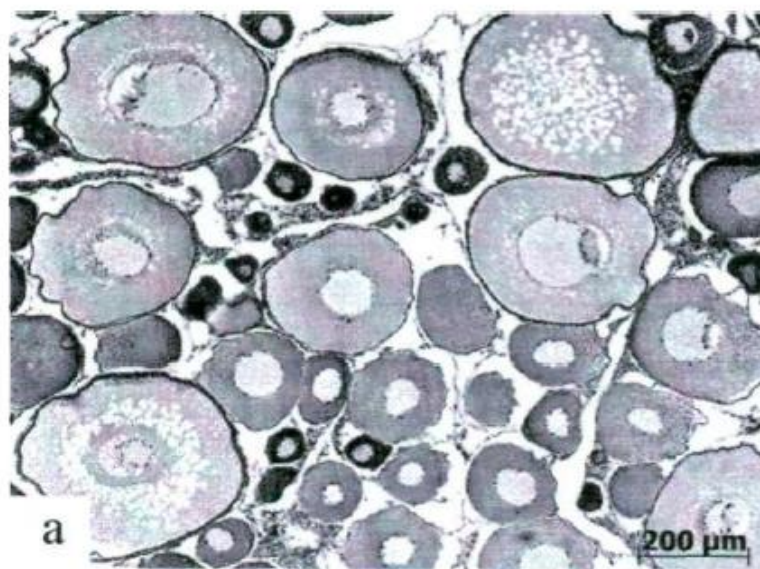


Рис. 20. Состояние яичника у самок муксуна в летний период (июнь) с «замедленным» вителлогенезом [Исаков, 2009]

Также следует отметить некоторые особенности питания муксуна в реках Сибири. Сочетание большого числа жаберных тычинок и нижнего рта позволяет муксуну питаться как мелкими организмами планктона, так и сравнительно крупными – нектобентоса и бентоса. Основой питания молоди муксуна является зоопланктон, преимущественно ракообразные. Неполовозрелый и взрослый муксун во время нагула в зимний период в низовьях сибирских рек потребляет в пищу солоноватоводного рачка *Limnocalanus grimaldii*, амфипод, морского таракана, в меньшей степени – зоопланктон [Куклин, 1976]. Ранней весной (апрель-май), когда температура воды понижается до минимума ($-0,2 \dots -0,4^{\circ}\text{C}$), муксун в реках Сибири, как правило, не питается. В это время он становится малоподвижным, и если в желудках иногда и встречается пища, то в результате рефлекторного заглатывания. Летом главная пища муксуна – придонные ракообразные, а также моллюски, олигохеты, личинки хирономид, иногда остракоды и полихеты. Часто и в значительных количествах в желудках муксуна обнаруживают зеленые и диатомовые водоросли, остатки гидрофитов, песок, гальку [Куклин, 1982].

По наблюдениям зимой 2008 г. в южном (заморном) районе Обской губы у мыса Каменный муксун питался слабо – 70 % желудочно-кишечных трактов были пустыми, индекс наполнения составлял 0,6–6,5 %, в содержимом пищевого комка обнаружены бокоплавы, мизиды, остракоды, двустворчатые моллюски, личинки хирономид, копеподы. Наиболее часто встречались бокоплавы. В средней (малозаморной) зоне Обской губы в питании муксуна в подледный период преобладают бокоплавы. Здесь в декабре-январе 2002–2004 гг. в районе пос. Яптик-Сале спектр питания муксуна (в 10+) включал веслоногих ракообразных зоопланктона, 4 вида высших ракообразных, один вид двустворчатых моллюсков, 5 видов личинок хирономид, а также грунт с остатками растительности. Основным кормовым объектом являлся бокоплав *Pontoporeia affinis*. У 15 % обследованных рыб в пищеварительном тракте обнаружен морской таракан *Mesidothea entomon*, но в небольшом количестве – от 2 до 30 экз. и лишь 5 % по весу в пищевом комке [Исаков, 2009; Исаков, Селюков, 2010].

Летний нагул обского муксуна происходит в пресных водах. Молодь концентрируется в предустьевом пространстве Оби – в салмах. Здесь муксун поедает моллюсков, личинок хирономид, олигохет. Однако интенсивность питания муксуна на салмах слабая. Более активно питается неполовозрелый муксун в южной части Тазовской губы, где в августе-сентябре в желудках рыб преобладают моллюски и личинки хирономид. По мере подъема на нерест вверх по Оби интенсивность питания рыб ослабевает. Во время нереста муксун практически не питается.

Промысловый лов обского муксуна в первой половине и до конца 60-х гг. XX в. велся преимущественно во время его нагульных и нерестовых скоплений в Обской губе и Нижней Оби. При этом значительную долю уловов составляли неполовозрелые особи. С 1946 г. был введен «ступенчатый запрет» облова нерестового стада и запрещен лов муксуна на нерестилищах,

а также салмочными и распорными неводами на местах его нагула (салмах). В 1961 г. промысловая мера на муксуна была увеличена до 43 см, а размер ячеи в плавных сетях – до 70 мм. Но даже в 1966 г. на долю неполовозрелого муксуна приходилось 60 % от всего улова этого вида. В 1963 г. был запрещен лов муксуна в период его массовой весенней миграции из Обской губы в Обь. В 1967 г. был закрыт дрефтерный лов муксуна на барах Оби и в южной части Обской губы с судов Базы морского промысла. В 1968 г. запрещен подледный сетной лов муксуна в Обской и Тазовской губах. С этого времени добыча муксуна разрешена только при его подъеме на места нереста в Оби ограниченным числом орудий лова (преимущественно плавными сетями) и лимитом количества выловленной рыбы. В последние десятилетия почти 100 % муксуна в Оби изымается промыслом из нерестового стада, в результате чего численность рыбы в реке неклонно сокращается [Исаков, 2009; Исаков, Селюков, 2010].

Статистика промысловой добычи муксуна в Оби в пределах Тюменской области (где вылавливается основная масса этой рыбы) такова: в 1932–1940 гг. ежегодно добывалось в среднем 28,3 тыс. ц муксуна, в 1941–1950 гг. – 22,3, в 1950–1960 гг. – 26,5, в 1962–1973 гг. – 10,7, в 1974–1983 гг. – 11,4, в 1984–1993 гг. – 11,1, в 1994 г. – 8,9, в 1995 г. – 6,2, в 1996 г. – 4,6, в 2002 г. – 5,3 тыс. ц. Кроме того, значительное количество муксуна вылавливается во время подъема его к нерестилищам рыбаками-любителями без лицензий [Исаков, 2009; Исаков, Селюков, 2010].

В Енисее места нагула муксуна расположены в дельте, губе и южной части Енисейского залива [Андриенко, Куклин, 1989; Криницын, 1989; Андриенко и др., 1999]. В небольшом числе неполовозрелый муксун заходит на нагул в левобережные притоки Ниж. Енисея – от Турухана на юге до Танамы на севере, а из правобережных притоков – в устьевую часть р. Хантайки [Попов, 2007].

Енисейский муксун выдерживает соленость морских вод до 10–14 ‰, но предпочитает нагуливаться при солености не более 5 ‰. На участки залива с более высокой соленостью (на глубины более 10 м) муксун в массе не выходит, несмотря на то что кормовая база для него на этих участках существенно богаче, чем на южнее расположенных – мелководных и распресненных. В летний период северная граница распространения муксуна находится в прибрежье Енисейского залива, южная – в районе Дудинки (70° с. ш.). Осенью по мере уменьшения стока Енисея и наступления морских вод муксун уходит из залива в губу, особенно интенсивно в конце октября – первой половине ноября. В конце зимы при минимальном речном стоке и дальнейшем проникновении в губу соленых вод муксун отходит в южную ее часть, возвращаясь в северные участки губы только во время весеннего увеличения речного стока [Куклин, 1982; Криницын, 1989]. В губе муксун обитает круглый год, при этом чем севернее находится участок нагула, тем больший процент рыб в нагульном стаде состоит из рыб младших возрастов. Муксун старших возрастов предпочитает нагуливаться в южной части губы, придер-

живаясь приглубых участков (до 15–20 м) и питаюсь здесь амфиподами и молодью морского таракана. Молодь муксуна держится на отмелях левобережья губы (бухты Иннокентьевская и Дорофеевская), где хорошо развит зоопланктон (до 450 мг/м³) и зообентос (до 12 г/м²). Сеголетки и годовики муксуна в июле – сентябре повсеместно встречаются в протоках дельты, губе и горле Енисея на мелководных, хорошо прогреваемых участках заливов и бухт; на всем протяжении дельты они составляют от 5 до 65 % численности по отношению к другим видам рыб [Куклин, 1982].

В 1960-х гг. енисейский муксун из уловов в губе и заливе в 4+ достигал 28 см длины и 260 г массы, в 6+ – соответственно 36 и 370, в 8+ – 40 и 660, в 10+ – 45 и 865, в 12+ – 50 и 1512, в 14+ – 54 и 1 998, в 16+ – 58 и 2591, в 18+ – 60 см длины и 3800 г массы. В последней четверти XX в. предельный возраст муксуна в уловах из низовьев Енисея составлял 21+, при максимальной длине рыб 65 см и массе 4 200 г. Средние размеры производителей муксуна в низовьях Енисея в эти годы равнялись 50 см длины и 1600 г массы, среднегодовой прирост – 2,5 см и 220 г [Куклин, 1982; Андриенко, 1996].

Половозрелым енисейский муксун становится позднее обского – в основной массе в 12+–13+ при достижении длины 48–50 см и более [Куклин, 1982; Андриенко, Куклин, 1989; Криницын, 1989]. Нерест неежегодный. Основные нерестилища расположены на участке между устьями рек Хантайка и Подкаменная Тунгуска, но верхняя граница их находится еще выше – в районе Осиновских порогов (61° с. ш.). Расстояние от мест нагула до мест нереста 800–1 500 км, средняя скорость подъема рыб 20–25 км/сутки. Нерестовый ход муксуна в Енисей начинается в июне. В районе Дудинки рыбы появляются в середине июля – начале августа. Наиболее интенсивный ход вверх по реке наблюдается в середине августа – начале сентября. Участков размножения муксун достигает в конце сентября–октябре. Нерестилища муксуна расположены обычно на перекатах с быстрым течением на глубине до 6 м. Вымет половых продуктов начинается при снижении температуры воды до 1–2 °С и происходит чаще всего подо льдом. Скат отнерестившихся производителей в низовья Енисея начинается в ноябре и продолжается в течение всех зимних месяцев [Куклин, 1976, 1982].

Развитие оплодотворенной икры муксуна длится 150–180 суток при сумме тепла 63,2 градусо-дня. Массовый выклев личинок наблюдается в апреле. Сеголетки в конце вегетационного периода достигают 50–70 мм длины и 2,5 г массы, что в 2–2,5 раза превосходит их длину и в 5–7 раз – массу при выклеве из икринок.

Плодовитость енисейского муксуна колеблется в зависимости от возраста и массы тела самок от 19 до 128 тыс. икринок. При этом у рыб в 11+ индивидуальная абсолютная плодовитость составляет в среднем 41 тыс. икринок, в 13+ – 43, в 14+ – 49, в 15+ – 72, в 18+ – 49 тыс. икринок. [Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко и др., 1999].

В южной части Енисейской губы муксун питается летом в основном мизидами и моллюсками, в северной – полихетами и детритом, в меньшей степени амфиподами и изоподами. В зимний период муксун питается в этом районе активно, в пище преобладают солоноватоводные рачки планктона, в основном веслоногие – копеподы. Потребление муксуном беспозвоночных бентоса в этот период года ограничено значительным осолонением придонных слоев воды [Куклин, 1982].

Промысловые уловы муксуна в Енисее в 1976–1985 гг. колебались от 1,7 до 3,0 тыс. ц в год. К настоящему времени численность промыслового стада муксуна в Енисее существенно сократилась в результате вылова [Андреев, Богданов и др., 1999].

В Лене муксун наиболее многочислен в дельте реки, где выделяют 4 экологические формы. У полупроходного малотычинкового муксуна от 25 до 40, в среднем 32–33 жаберных тычинки. Этот муксун занимает нижние участки проток дельты, летом выходит в зону морского побережья с соленостью вод до 5 ‰. Полупроходной многотычинковый муксун имеет 44–60, в среднем 52–54 жаберных тычинки. Наиболее многочислен в низовьях многоводных протоков. Дельтовый муксун, у которого в среднем 42–45 жаберных тычинок, населяет все протоки дельты. Летом большая часть этой популяции муксуна выходит на нагул в распресненные участки моря, удаляясь от побережья на 40–50 км. Основные места обитания туводного (речного) муксуна (45–65, в среднем 55–57 жаберных тычинок) – верхний и средний участки дельты. Соотношение этих форм муксуна в дельте Лены по численности оценивается как 63 % – полупроходной мало- и многотычинковый, 28 – речной, 9 % – дельтовый.

Осенью по мере снижения речного стока и увеличивающейся солености воды на приустьевом взморье до 9–10 ‰ муксун устремляется с открытых прибрежных районов моря в дельтовые протоки. Большая часть стада производителей до начала нерестового хода нагуливается в низовьях протоков и прилегающих к ним предустьевых участках моря. Вверх по протокам дельты этот муксун поднимается в июле – начале августа. Незначительная часть муксуна начинает нерестовый ход в июне непосредственно из районов зимовки. К Якутску производители муксуна подходят в середине октября. Вторая часть нерестового стада поднимается еще выше и подходит к нерестилищам в р. Вилюй в октябре.

Полупроходной многотычинковый муксун нерестится преимущественно на участке 800–1300 км от устья Лены, полупроходной малотычинковый – на отрезке в 500–600 км нижнего течения реки. Производители полупроходного муксуна сразу после нереста возвращаются в низовья Лены. Личинки и мальки этих экологических форм муксуна в первое же лето скатываются в дельту, лишь небольшая часть их попадает сюда на втором году жизни. Дельтовый муксун размножается в низовьях Лены в относительно небольших протоках на слабом течении или при отсутствии такового на илисто-песчаных грунтах. Икра у этого муксуна имеет ярко-красный цвет, т. е. содержит высокое коли-

чество каратиноидов – акцепторов кислорода [Дормидонтов, 1974; Луцик, Луцик, 1982]. Посленерестовая покатная миграция у туводного муксуна не выражена.

Молодь муксуна держится в протоках дельты круглый год и наиболее многочисленна на участках с замедленным течением, заиленным дном и хорошо развитой кормовой базой [Кузнецов, 1994; Кириллов, 2002a]. В состав пищи молоди этой рыбы входят организмы зоопланктона и зообентоса. При этом основными компонентами питания являются мизиды, личинки хирономид и их куколки. Ракообразные планктона играют в питании муксуна меньшую роль, чем у ряпушки и омуля. По мере роста состав пищи у молоди муксуна меняется: у особей длиной 35–40 мм преобладают личинки и куколки хирономид (22,8 и 68,8 % по весу соответственно), рыбы длиной 66–88 мм, наряду с предыдущими компонентами пищи, начинают потреблять мизид, удельный вес которых достигает 62 % пищевого комка. У молоди длиной 103–230 мм доля мизид составляет 78 %. Наибольшая концентрация молоди муксуна отмечена в Оленекской протоке, в которой биомасса бентоса почти в 10 раз выше, чем в верховьях дельты, а основную долю в питании рыб этого вида составляют хирономиды и мизиды.

В пище взрослого ленского муксуна доминируют моллюски *Portlandia aestuariorum* (по весу в пищевом комке от 12,9 в июле до 30,5 % в октябре); в летнее время в бухте Тикси и губе Буор-Хая эти организмы, наряду с бокоплавами *P. femorata*, составляют основу пищи. Из числа бокоплавов в желудках муксуна встречаются *Gammarus loricatus*, *G. wilkitzkii*, *G. birulai*. Весной и осенью в питании муксуна повышается значимость планктонного рачка *Limnocalanus macrurus* (до 48 % содержимого желудочно-кишечных трактов). Осенью доля других копепод может достигать 14 %. В устьях Быковской, Сардахской, Оленекской проток муксун питается в основном мизидами, пресноводными моллюсками и в меньшей степени личинками ручейников, поденок и веснянок [Гуков, 2001].

Численность промыслового стада муксуна в Лене сравнительно невелика. В реках Якутии в 1991–1999 гг. ежегодно вылавливалось 3,1–6,8, в среднем 4,5 тыс. ц этой рыбы, из них 4 тыс. ц – в Лене [Кириллов, 2002б].

6.5. Нельма – *Stenodus leucichthys* (Güldenstädt, 1772)

В пределах ареала вида выделяют два подвида нельмы. В бассейне Каспийского моря она рассматривается в качестве *Stenodus leucichthys leucichthys* (Güldenstädt) – белорыбца, в реках, впадающих в Северный Ледовитый океан, в том числе реках Сибири, и в качестве *S. l. nelma* (Pallas, 1773) – нельма. Морфологические отличия между этими подвидами незначительные и проявляются лишь по некоторым остеологическим признакам [Решетников, 1980].

Нельма населяет все реки Северного Ледовитого океана. В пределах России – от Белого моря до Анадыря. В водоемах Северной Америки нельма из-

вестна из рек Кускоквам, Юкон, Теслин, Ноатак, Колвилл, Маккензи, Андерсон [Атлас пресноводных..., 2003, т. 1].

Нельма – полупроходная рыба, нагуливающаяся в низовьях сибирских рек. При определенных условиях в реках формируются и местные локальные стада. Туводная речная форма нельмы известна в Оби и Енисее. В период размножения, нагула и во время миграций происходит в разной степени смешивание стад нельмы разных популяций и форм [Решетников, 1980].

В бассейне Оби нельма обитает на всем протяжении реки – от губы до истоков, а также в Иртыше, включая Черный Иртыш [Рыбы Казахстана, 1986], и в Тоболе [Карасев, 2003]. Северной границей распространения нельмы в Обской губе является устье р. Тамбей по западному берегу и остров Шокальского – по восточному. Севернее этих пунктов, где воды уже значительно осолонены, нельма отсутствует. В Обской губе встречаются в небольшом числе преимущественно неполовозрелые особи этой рыбы. Известна нельма в реках и проточных озерах Ямала [Богданов, Богданова и др., 2000]. В Надым заходит на нагул только молодь (0+ – 5+) этого вида [Коломин и др., 1972].

В бассейне Оби полупроходная нельма с наступлением весны поднимается из Обской губы в реку. Неполовозрелые особи нагуливаются в течение всего лета на мелководных пойменных участках (салмах, сорах) дельты Оби. Половозрелая часть стада начинает подъем на нерест в верховья Оби еще подо льдом в начале июня. В среднем течении Оби (в северной части Томской области) нерестовое стадо появляется в первой половине августа, в районе нерестилищ – в сентябре – начале октября. Вылупившаяся весной из икринок молодь остается в реке и лишь постепенно, в течение 2–5 лет, скатывается в дельту Оби и Обскую губу.

До сооружения плотины Новосибирской ГЭС основные нерестилища обской нельмы были расположены в верховьях Оби: реках Бия, Катунь и Чарыш, а еще раньше, в начале XX в., – в р. Томь (выше Новокузнецка) и ее притоках (Кондома, Бачата, Мрассу). С 1936 г. заход нельмы в Томь прекратился из-за интенсивного загрязнения реки сточными водами Кузбасса. Перестала заходить нельма на нерест и в левые притоки Нижней Оби – реки Сев. Сосьва и Тобол (включая его притоки) в связи с их загрязнением и другими негативными формами антропогенного воздействия. В настоящее время нельма нерестится преимущественно в правых притоках Оби – Чулыме и Кети, перед ледоставом (в октябре), при температуре воды 8,5–4,5 °С. Отмечен [Карасев, 2003] факт размножения небольшого числа нельмы в низовьях Тобола.

В Оби в уловах встречаются особи нельмы до 20+, длиной до 150 см и массой до 20 кг. В первой половине XX в. в низовьях реки сеголетки нельмы имели 13 см длины и 30 г массы, рыбы в 2+ – 35 см и 120 г, в 4+ – 42 и 820, в 6+ – 56 и 1700, в 8+ – 71 и 3700, в 10+ – 85 и 8400, в 12+ – 92 и 9200, в 15+ – 100 см длины и 12300 г массы. В уловах последних лет XX в. максимальный отмеченный возраст обской нельмы равен 22+. Средний годовой прирост массы тела у рыб в возрасте от 4+ до 6+ составляет 425 г, от 6+ до 12+ – 925 г, от 12+ до 18+ – 635 г. В Надыме в уловах встречается молодь нельмы в

0+–5+ 9–53 см длины и 15–1575 г массы, в Юрибее (Гыданский п-ов) – до 12+ и до 87 см длиной. В уловах из Танама преобладают особи нельмы в 2+–7+, отдельные экземпляры в 14+ имеют длину 840 мм и массу 14000 г.

Половозрелой полупроходная нельма в Оби становится в 5+–7+. С 1971 по 1975 г. в нерестовом стаде мигрирующей нельмы присутствовали особи в 5+–18+, длиной 50–110 см и массой 2–16 кг. При этом до 50 % по численности составляли рыбы в 10+–12+ длиной 60–100 см и массой 4–12 кг. На долю самок приходилось около трети всей нерестовой популяции. В водоемах Ямала самцы нельмы половозрелыми становятся впервые в 5+–6+, самки – в 7+–8+.

Плодовитость нельмы в Оби колеблется в зависимости от размеров рыб в пределах 82–585 тыс. икринок. В 1970-е гг. самки полупроходной нельмы в 7+–13+ выметывали от 79 до 428, в среднем 290 тыс. икринок. Оплодотворенные икринки нельмы развиваются в течение 180 суток.

Питается молодь полупроходной нельмы в Оби организмами планктона, нектобентоса (амфиподы, мизиды), бентоса и падающими на воду воздушными насекомыми, на 2–3-м годах жизни переходит к хищничеству. В низовьях реки в состав пищевого спектра взрослой нельмы входят практически все обитающие в этом районе виды рыб, но наибольший удельный вес в ее рационе составляют сиговые: пелядь, муксун, ряпушка, сиг, чир и тугун. С увеличением размеров нельмы увеличиваются размеры и ее жертв. Сравнительно часто в желудках нельмы встречаются личинки (пескоройки) миноги. Нередко у взрослых нельм в желудках обнаруживаются и беспозвоночные животные: личинки хирономид, олигохеты и др. Во время подъема на нерест питание производителей постепенно ослабевает, а при подходе к нерестилищам и во время нереста прекращается совсем. Однако часть впервые созревших особей нельмы в это время питается, а рефлекс схватывания добычи сохраняется у всех производителей, что выяснено экспериментальным путем. После нереста нельма интенсивно нагуливается, поедая в районе нерестилищ преимущественно карповых рыб – ельца, плотву, молодь леща и др. Наиболее интенсивно нельма питается в Средней и Нижней Оби зимой; весной активность нагула снижается, а летом вновь повышается, особенно у молодежи.

Нельма обладает высокими пищевыми качествами и является одной из наиболее ценных промысловых рыб Сибири, однако ее численность в настоящее время повсеместно невелика из-за чрезмерного вылова в течение многих десятилетий, а также в связи с ухудшением условий размножения. В реках Сибири ежегодные промысловые уловы нельмы в 1936–1939 гг. достигали в общей сложности 10,0–15,0 тыс. ц, в конце 1970-х гг. они составляли 1,0–1,5, в конце 1980-х гг. – 3,0–3,5, в настоящее время не превышают 2,0 тыс. ц.

В Оби до сих пор обитает самое многочисленное стадо нельмы. В первые десятилетия XX в. в бассейне реки (включая Иртыш) ежегодно добывалось в среднем около 5,0 тыс. ц этой рыбы, максимум вылова наблюдался в 1935 г. – 8,0 тыс. ц. С 1951 по 1960 г. в Обской губе и дельте вылавливалось в среднем 1,6 тыс. ц, в 1976–1985 гг. – 1,1 тыс. ц нельмы в год. В течение последних десятилетий в бассейне Оби ежегодно изымается (промысловым и любитель-

ским ловом) 2,0–3,0 тыс. ц нельмы. При этом интенсивность вылова продолжает возрастать, а численность популяций нельмы – сокращаться. В 2001 г. в Оби было добыто (без учета любительского лова) 0,384 тыс. ц, в 2002 г. – 0,962, в 2004 г. – немногим более 1 тыс. ц нельмы. В озерно-речной системе Ямала и Гыдана нельма играет в промысловых уловах незначительную роль в связи с ее малочисленностью.

В бассейне Енисея нельма обитает преимущественно на отрезке от залива до устья Ангары, выше по Енисею встречается в настоящее время редко [Вышегородцев, 2000]. До зарегулирования Енисея плотинами Саянской и Красноярской ГЭС нельма поднималась до Минусинска (300 км южнее Красноярска) [Куклин, 1999].

В Енисее, как и в Оби, выделяют полупроходную, более многочисленную, и туводную форму нельмы. Туводная нельма отмечена в русле Енисея и в некоторых притоках, но в низовьях Енисея не встречается [Андриенко и др., 1999]. В Енисейском заливе нельма малочисленна и представлена исключительно неполовозрелыми особями. Нагуливается в губе, в меньшей степени – в южной части залива, изредка вылавливается в прибрежной зоне его средней части. Нельма репродуктивных возрастов нагуливается и кормится в дельте. Нерестилища нельмы расположены в Енисее на расстоянии до 1 500 км и более от мест нагула [Криницын, 1989; Куклин, 1996].

С наступлением весны и повышением уровня воды нельма всех возрастов начинает подниматься с мест зимовки на нагул в дельту Енисея. Как только заканчивается весенний паводок и уровень воды в реке снижается, нельма выходит из проток дельты. Молодь и пропускающие в данном году нерест взрослые особи рыб остаются на нагул в низовьях Енисея, а участвующие в нересте производители начинают нерестовый ход [Куклин, 1996]. Хорошо заметной эта миграция становится в начале июля, активно продолжается до конца месяца и едва заметно тянется до середины – конца августа. Расстояние от Усть-Порта до Игарки в 335 км нельма проходит за месяц со средней скоростью 10–12 км/сутки. Путь длиной 863 км от Игарки до северных границ нерестилищ – в районе поселка Сумароково нельма преодолевает за 40–60 суток со средней скоростью 14–20 км/сутки. На местах нереста она появляется в сентябре – начале октября. Температура воды в районе нерестилищ (у д. Сумароково) в начале сентября равняется 14–15 °С, в третьей декаде сентября – 10–6, в середине октября – 5–3 °С. По наблюдениям в 1978–1982 и в 1994 гг., массовый приход нельмы на нерестилища совпадает с падением температуры воды на этом отрезке Енисея ниже 10 °С и некоторым повышением ее уровня [Заделенов, 1999]. Скат нельмы с нерестилищ происходит сразу же после нереста. В Игарском районе он протекает дружно, а ниже, в Дудинском районе, скат уже слабо выражен и нельма постепенно рассеивается. Появившаяся весной из икринок молодь нагуливается в реке в течение нескольких лет, постепенно мигрируя к устью [Куклин, 1996].

В Енисее изредка вылавливаются особи нельмы в 25+–28+, длиной до 125 см и массой до 20 кг. В промысловых уловах встречаются особи от 6+ до

17+. В середине XX в. нельма из уловов в дельте в 6+ имела 48–59 см длины и 1000–1400 г массы, в 12+ – 84–86 см и 6300–7600 г, в 17+ – 103 см длины и 11300 г массы. В конце столетия на этом участке Енисея размеры нельмы в уловах колебались от 36 до 118 см, годовые приросты рыб равнялись 4–5 см и 500–700 г; около 80 % нагульного стада приходилось на неполовозрелых особей в 4+ – 11+; длина половозрелых самок (на 78 % в 15+–21+) составляла 71–118 см, самцов (на 71 % в 12+–18+) – 55–98 см [Андриенко, 1996].

В р. Турухан заходит на нагул из Енисея нельма в 0+–11+, длиной 13–91 см и массой от 21 до 8 830 г. В Танаме в июле – сентябре 1973–1974 гг. в промысловых уловах нами [Попов, 1978a] отмечена только неполовозрелая нельма в 2+–14+, длиной от 23 до 106 см и массой от 84 г до 14 кг, в бассейне оз. Таймыр особь в 22+ имела 110 см длины и 16 кг массы [Романов, Тюльпанов, 1985].

В Енисее самцы полупроходной нельмы впервые созревают в 13+–15+ при достижении 80 см длины и 5 500 г массы, самки – в 15+–17+ при длине 85–95 см и массе 7 500–9 000 г. Самцы туводной нельмы становятся половозрелыми в 4+–5+ при длине 51–55 см и массе 2 000–2 300 г, самки – в 7+–8+ при 70 см и 4 500 г. В 1994–1996 гг. нерестовое стадо мигрирующей нельмы включало производителей 17–22 генераций в возрасте от 7+ до 30+, длиной от 51 до 120 см и массой от 2 до 20 кг и более. При этом основу нерестового стада, судя по уловам в 1994 г. близ пос. Сумароково, составляли самцы длиной 75–90 см (81 % от всех самцов) в 13+–16+ и самки длиной 87–102 см (76 %) в 15+–19+. В возрастных группах от 4+ до 7+ отсутствовали самки, от 22+ до 28+ – самцы [Куклин, Лопатин, 1983; Куклин, 1996; Заделенов, 1999].

Нерестится полупроходная нельма в Енисее в конце сентября – октябре при температуре воды 6 °С и ниже. Главные нерестилища (с галечными грунтами) расположены в районе пос. Сумароково и Ворогово в 1910–1531 км от устья [Андриенко, 1996]. В прежние годы нерест нельмы отмечался и в районе Игарки, в северной части острова Тальничный. Проходил он здесь на месяц позднее, чем у Сумароково, но период инкубации икры также составлял 180 суток. Сроки и места нереста туводной нельмы в Енисее совпадают с таковыми полупроходной [Куклин, 1996]. В районе размножения поднявшиеся производители нельмы разбиваются на небольшие по численности стада, которые приступают к нересту как в русле Енисея, так и на нижних участках его притоков [Гайденок и др., 2011].

Плодовитость енисейской полупроходной нельмы на нерестилищах у д. Сумароково, по данным за 1978–1982 гг., колеблется от 5,3 до 416 тыс. икринок, в среднем по всем репродуктивным возрастам составляя 175–185 тыс. икринок [Куклин, Лопатин, 1983; Андриенко, 1996; Андриенко и др., 1999; Куклин, 1996]. В 1994 г. ИАП нельмы колебалась от 130 тыс. икринок у самок длиной 80 см и до 395 тыс. – у самок длиной 110 см. Среднепопуляционная плодовитость с 1978 по 1994 г. изменялась в небольших пределах – от 168 до 187 тыс. икринок [Заделенов, 1999]. Икринки енисейской нельмы в начале нерест-

стового хода имеют 6–7 мг массы, в конце хода – 11–13 мг [Куклин, Лопатин, 1983]. Длительность инкубационного периода около 180 суток.

Характер питания енисейской нельмы в принципе схож с таковым у обской. В пище нельмы до 3+–4+, нагуливающейся в низовьях Енисея, встречаются беспозвоночные гидробионты, имаго воздушных насекомых и молодь рыб. Неполовозрелая нельма более старших возрастов в Енисейском заливе является облигатным хищником и практически не питается беспозвоночными, тогда как в дельте и губе молодь этой возрастной группы, наряду с рыбой, потребляет и ракообразных нектобентоса [Криницын, 1989]. В Турухане у заходящей из Енисея неполовозрелой нельмы основу питания составляют рыбы: тугун, сиг, налим и окунь. В Танаме у нескольких особей нельмы в 5+ в желудках нами обнаружены, наряду с молодь рыб, амфиподы. Взрослая нельма питается в Енисее почти на 100 % рыбами (сиговые, ерш, налим, хариус, бычки, девятиглая колюшка), в том числе своего вида.

Нельма обладает высокими пищевыми качествами и является одной из наиболее ценных промысловых рыб Сибири, однако ее численность в настоящее время повсеместно невелика из-за чрезмерного вылова в течение многих десятилетий.

В бассейне Енисея с 1889 по 1904 г. уловы нельмы равнялись 200–400, в среднем – 300 ц в год, с 1925 по 1928 г. – в среднем 500 ц в год, максимальная добыча зафиксирована в 1937 г. – 1300 ц. В 1969–1971 г. специализированный промысел нельмы в Енисее был запрещен. С 1974 г. разрешена ее добыча в качестве прилова при промысле других видов рыб [Андриенко и др., 1989, 1999]. В 1976–1985 гг. при добыче в низовьях Енисея муксуна в качестве прилова ежегодно вылавливалось в среднем 952 ц нельмы, в 1986–1990 гг. – в среднем 460 ц [Андриенко, 1996].

В Лене нельма встречается от Витима до устья, но основным районом ее обитания является дельта, откуда летом нельма заходит и в эстуарную зону и встречается здесь до изогалины в 14–18 ‰ при температуре воды 5–12 °С. При зимних отрицательных температурах воды нельма этих вод избегает [Дормидонтов и др., 1976; Луцик, Луцик, 1982]. Осенью вследствие возрастания солености полупроходная нельма первой из сиговых рыб покидает морскую акваторию и мигрирует из Оленекского и Янекого заливов, губы Буор-Хая и бухты Тикси в наиболее глубокие протоки дельты.

Половозрелой полупроходная нельма в Лене становится в 8+–10+ при достижении длины тела (*ac*) 65–70 см. Вскоре после весеннего ледохода, а иногда и перед ним, половозрелые особи нельмы начинают перемещаться вверх по реке из района зимовки к основным местам нереста. Завершается нерестовый ход лишь в августе. Вместе с особями, которые будут нереститься в текущем году, вверх по реке поднимается и небольшое количество неполовозрелой нельмы. Основная же часть неполовозрелой нельмы размещается вместе с особями, пропускающими в данном году нерест, на приморских участках и в дельте. Такое распределение по местам нагула и нереста сохраняется до осени. В р. Лене нерестовые участки нельмы располагаются выше г. Якут-

ска, а также в крупных притоках Лены – Вилюе, Витиме, Алдане, Олекме. После окончания нереста (в первой половине октября при температуре воды 5,8–3,0 °С) часть производителей скатывается в район дельты. С нерестилищ, расположенных в 2–3 тыс. км от устья реки, истощенные во время нерестовой миграции и нереста производители мигрируют в низовья Лены лишь летом, после зимовки в Лене и указанных притоках.

В Лене плодовитость нельмы у рыб в 12+–14+ длиной 86–120 см и массой 5700–12000 г составляет 80–350 тыс. икринок. В Вилюе нельма выметывает 118–232, в Колыме – до 394 тыс. икринок [Кириллов, 2002a].

Вылупившиеся из икры личинки нельмы сносятся в низовья реки, но часть молоди задерживается близ нерестилищ до следующего года и лишь постепенно, в течение нескольких лет, скатывается вниз по течению. Какая-то часть молоди полупроходной нельмы в низовья Лены не мигрирует и в дальнейшем может пополнять популяцию туводной нельмы.

В дельте Лены и в ее придельтовой зоне нельма в возрасте до одного года питается преимущественно мизидами, мелкими (не более 18 мм длины) мальками рыб, а в летнее время – куколками хирономид. С 4-летнего возраста нельма полностью переходит на хищный образ жизни. Однако на опресненных участках бухты Тикси у нельмы до 6+–9+ в летнее время основной пищей являются мизиды. Особи нельмы этого же возраста, нагуливающиеся в дельтовых притоках Лены, питаются преимущественно молодью ряпушки, значительно реже – личинками миноги. Пищей взрослой нельмы здесь служат многие виды рыб: ряпушка, молодь омуля и муксуна, корюшка азиатская, ледовитоморская рогатка, полярная треска, восточносибирская треска, девятииглая колюшка и др.

В реках Якутии максимальный вылов нельмы отмечен в 1943, 1944, 1945 гг. – 4,2, 5,5 и 5,1 тыс. ц в год соответственно. К концу 1970-х гг. уловы этой рыбы снизились в Лене в 8 раз. В последние годы ежегодный вылов нельмы в бассейне реки колеблется от 290 до 854 и в среднем составляет 490 ц [Кириллов, 1972; Кириллов, 2002a].

6.6. Сибирская ряпушка – *Coregonus sardinella Valenciennes, 1848*

Сибирская ряпушка распространена от р. Кара на западе до рек бассейна Берингова моря на востоке. Ареалы смежных стад этой рыбы не разобщены, и между ними наблюдается обмен «генетического материала» в виде особей всех возрастных групп. В обширных заливах и губах, сильно врезанных в материк и принимающих большие объемы пресной воды, ряпушка находится как летом, так и зимой (Обь, Енисей). В небольших открытых заливах (р. Яна) или в выносных дельтах, имеющих непосредственную связь с открытым взморьем (Лена, Индигирка, Колыма), основные места обитания ряпушки расположены в речных дельтах, из которых для нагула на взморье выхо-

дит летом лишь часть стада, в основном неполовозрелых рыб. Другая часть стада мигрирует в начале лета на нагул на заливаемую паводковыми водами пойму речных низовий (Яна, Индигирка, Колыма). Это создает впечатление, что некоторые стада ряпушки имеют два хода в реку – в начале лета и осенью, в период нерестовой миграции.

В бассейне Оби известно наиболее крупное стадо полупроходной ряпушки, которое, в свою очередь, слагается из трех более или менее автономно существующих популяций: новопортовской, щуьчереченской и мессояхинской. Жизненный цикл новопортовской ряпушки проходит в южной и средней части Обской губы, где она нагуливается и нерестится. Ряпушка щуьчереченской популяции кормится в средней и южной частях Обской губы, а нерестится в притоках Оби – до р. Щучья включительно. Мессояхинская ряпушка в большей степени связана с Тазовской губой, в Обской губе нагуливается лишь часть этой популяции [Исаков, Селюков, 2010].

Летом в средней части Обской губы ряпушка встречается только у берегов, зимой она расходится по всей южной половине этой части губы. Здесь главное место ее зимовки. В северной части Обской губы и в проливе Малыгина она встречается только летом и ранней осенью у берегов, преимущественно у устьев тундровых рек. В период зимовки в средней части Обской губы происходит смешение ряпушки локальных популяций [Амстиславский, 1974; Андриенко, 1985, 1987; Богданов и др., 2000].

В озерно-речных системах Ямала ряпушка представлена полупроходной, озерно-речной и озерной формами. Полупроходная ряпушка нагуливается в озерах и протоках низовьев рек, а с понижением уровня воды уходит в реки. В середине августа производители начинают подниматься вверх по течению к местам нереста, неполовозрелые особи концентрируются в дельтах рек. Жизненный цикл озерной ряпушки проходит в озерах [Богданов и др., 2000]. В Надыме ряпушка встречается крайне редко в низовьях реки, а в р. Таз она фактически отсутствует [Коломин, 1974; Экология рыб..., 2006].

В большинстве водоемов Сибири ряпушка нерестится с пропусками в два, а иногда и три года. Сроки нереста этой рыбы различаются по бассейнам рек и колеблются по годам в зависимости от условий нагула рыб и характера осеннего снижения температуры воды. Полупроходная ряпушка размножается в руслах магистральных рек и их притоках, в речных дельтах, тундровых реках, бухтах и открытых участках побережья губ и заливов полярных морей. Икра выметывается на каменистые, галечные, песчаные, песчано-илистые грунты, на глубине от 2–3 до 50–60 м (в некоторых материковых озерах Таймыра), как на участках с достаточно большими скоростями течения, так и в водоемах со стоячей водой. По сравнению с другими сиговыми, ряпушка менее требовательна к кислородному, температурному режимам, химическому составу воды и др. [Москаленко, 1971]. Часть производителей ряпушки после нереста погибает [Решетников, 1980].

В Оби нерест ряпушки происходит с конца сентября до начала ноября, благоприятные условия для размножения (в том числе отсутствие заморных

явлений) находит ряпушка в левобережных уральских притоках нижней Оби: реках Щучья, Войкар, Сыня, Северная Сосьва, в которых отсутствуют зимние заморы. В 2004 г. нерест ряпушки в р. Войкар наблюдался в конце сентября, в 2005 г. – в более поздние сроки из-за высокого уровня воды в соровой системе; в оба года основу нерестового стада составляли особи в 5+–6+ [Госькова и др., 2006].

Плодовитость сибирской ряпушки колеблется в зависимости от возраста и размеров рыб – от 2 до 110 тыс. икринок. ИАП ряпушки в реках Восточной Сибири в среднем заметно выше, чем в обском и енисейском бассейнах, подтверждая тем самым известное [Кошелев, 1984] правило, что плодовитость рыб является приспособлением, обеспечивающим сохранение вида в тех условиях, в которых он возник и существует.

В бассейне Оби у полупроходной ряпушки из Карской губы индивидуальная абсолютная плодовитость составляет 6–24 тыс. икринок, в среднем – 11, из низовьев Оби – 4–20, в среднем – 10 тыс. икринок. Икра у сибирской ряпушки мелкая, около миллиметра диаметром, инкубационный период длится 220–240 суток. Выклев личинок совпадает с ледоходом или происходит сразу после него. Например, в Тазовской губе это наблюдается в конце мая [Москаленко, 1971]. Длина выклюнувшихся личинок составляет 7–10 мм при массе 2,7–3,4 г [Богданов, 1997]. Мальковый этап наступает через 36–40 суток после выклева, при длине рыб 21–25 мм [Атлас пресноводных... Т. 1, 2003].

Питается полупроходная ряпушка на местах нагула на открытых пространствах губ и заливов преимущественно организмами зоопланктона, но заметный удельный вес в рационе рыб составляют и придонные, и донные беспозвоночные животные. Крупные особи ряпушки, помимо беспозвоночных животных, поедают молодь рыб, в частности четырехролого бычка. По данным Е. Н. Богдановой [1996], в июне – начале июля 1983 (средневодного) и 1984 (маловодного) гг. в водоемах придельтового и дельтового участков Оби личинки ряпушки на III (экзогенное питание) и IV (формирование плавников) этапах развития питались мелкими планктонными организмами (коловратки, молодь копепод и кладоцер), длина тела которых не превышала 0,6 мм. Главная пища «ранних» личинок ряпушки – науплии и копеподиты циклопид с длиной тела 0,15–0,35 мм. В маловодные годы условия нагула более благоприятные, в результате чего индекс наполнения кишечника выше, а процент особей личинок с пустым кишечником ниже, чем в многоводные годы.

В бассейне Оби с 1971 по 1974 г. ежегодно вылавливалось в среднем 16,8, с 1976 по 1980 г. – 37,0 тыс. ц ряпушки. Здесь промысел базируется на использовании запасов популяций ряпушки Тазовской губы, Оби и ее притоков и Обской губы. В настоящее время промысловые запасы этой рыбы в бассейне Оби находятся в удовлетворительном состоянии [Бруснынина и др., 2001; Крохалевский, 2001; Госькова и др., 2006], однако уровень вылова ряпушки сравнительно невысокий – в 2002 г. добыто 12,4 тыс. ц [Мамонтов и др., 2003].

В бассейне Енисея ряпушка является, также как и в Оби, наиболее многочисленным среди сиговых видом рыб и представлена как озерной формой,

так и двумя полупроходными формами: мелкой – туруханской и крупной – карской. Туруханская ряпушка отличается от карской меньшей плодовитостью и более низким темпом роста, но гораздо большей жирностью [Устюгов, 1972, 1973, 1976]. Карская ряпушка большую часть своей жизни проводит в солоноватых водах Енисейского залива. Во время летнего нагула эта ряпушка придерживается районов с соленостью в 12 ‰, но иногда встречается на участках с соленостью более 26 ‰. Наличие ряпушки у острова Олений, лежащего на стыке вод Енисейского и Гыданского заливов, а также у материкового берега в районе острова Диксон свидетельствует о возможных связях енисейского стада с гыданским и пясинским, имеющих место в период летнего опреснения прибрежных районов Карского моря [Устюгов, 1973; Андриенко, Куклин, 1989].

На нерест карская ряпушка поднимается на расстояние в 100–150 км от мест нагула в левый дельтовый приток Енисея – р. Танаму. Заходит она сюда в период с начала августа до начала сентября. Миграция начинается при температуре воды в Енисейском заливе 6,5–7,0 °С. После нереста в Танаме ряпушка скатывается в залив в течение всей зимы, задерживаясь в местах скопления амфипод. Личинки ряпушки выклеваются из икринок весной и сносятся паводком в левобережную дельту Енисея. Часть личинок остается в Танаме, где они вырастают до репродуктивного возраста. Остается в этой реке и небольшая часть взрослой ряпушки. Впоследствии и оставшаяся в реке, и вновь пришедшая на нерест из залива ряпушки встречаются на нерестилищах и образуют смешанную популяцию [Устюгов, 1972, 1973; Попов, 1978a].

Туруханская ряпушка нагуливается в устьевой части Енисея, в местах наибольшего распреснения Енисейского залива. Иногда в зимний период в связи с повышением солености вод в заливе поднимается в горло и губу Енисея. В Енисей туруханская ряпушка заходит в первых числах июля, вскоре после освобождения этого района ото льда. Здесь она нагуливается до начала августа. После этого молодь и не нерестящаяся в данном году часть стада ряпушки вновь спускаются в распресненный район залива, а размножающаяся часть поднимается вверх по реке к нерестилищам, расположенным на участке между устьем Подкаменной Тунгуски (975 км от устья Енисея) и пос. Верещагино (1285 км от устья Енисея) [Устюгов, 1972, 1973; Криницын, 1989].

В левобережье Енисея мелкая озерная форма ряпушки обитает лишь в озерах верхнего течения Турухана – Маковском, Налимьем, Советских [Попов, 1986]. В правобережье Енисея и мелкая и крупная формы ряпушки обитают в бассейне Нижней Тунгуски (крупная – в озерах Виви, Някшингда, мелкая – в озерах Верхняя и Нижняя Агата, Северное, Энекли), Курейки (крупная – в оз. Усть-Эндэ, мелкая – в оз. Ядун) [Сиделев, 1981; Попов, 2007]. В Хантайской гидросистеме ряпушка повсеместна и наиболее многочисленна в западной мелководной части оз. Хантайское (в озеровидных расширениях р. Хантайка в ее верхнем течении) и в водохранилище [Карманова, 2004]. В восточной глубоководной части озера обитает медленнорастущая ряпушка с более поздним, чем в западной части, половым созреванием. Из

водохранилища ряпушка поднимается в восточную часть озера на нерест [Романов, 1981].

В уловах из Енисея в середине XX в. карская ряпушка встречалась в возрасте до 12+, туруханская – до 8+. В конце XX в. размеры туруханской ряпушки в нерестовом стаде (возраст от 2 до 8, в среднем – 4,4 года) составляли в среднем 17,8 (14–25) см длины и 57 г массы, годовые приросты – 1 см и 20–30 г [Андриенко, 1996]. В озерах плато Путорана предельный возраст ряпушки 14+ [Сиделев, 1981], в оз. Хантайское – 9+, размеры половозрелых рыб колеблются в пределах 20–37 см длины и 73–485 г массы [Романов, 1988б]. В Хантайском водохранилище в первые годы его существования ряпушка росла быстро и в 5+ достигала 30–33 см длины и 330–550 г массы, однако по мере увеличения степени трофности этого водоема рост многих рыб в нем замедлился. В 2000 г. ряпушка в 5+ имела только 22 см и 116 г, в 8+ (предельный возраст) – 28 см и 234 г [Романов и др., 2001; Романов, Карманова, 2005].

Карская ряпушка нерестится (в Танама) обычно в течение второй половины сентября при температуре воды ниже 4 °С. В 1968 г. нерест отмечен в конце сентября – начале октября [Устюгов, 1972], в 1975 г. – в первых числах октября, перед ледоставом, при температуре воды 1,5 °С [Попов, 1978а]. Икра выметывается на участках реки с песчаными и илисто-песчаными грунтами и глубинами от 1,5 до 6 м. Туруханская форма енисейской ряпушки нерестится во второй половине октября [Андриенко, 1996].

Плодовитость туруханской ряпушки 3–8, в среднем 4,3 тыс. икринок [Андриенко, 1996; Андриенко и др., 1999]. Карская ряпушка выметывает от 4,5 до 32,1 В условиях Танама продолжительность эмбрионального периода у карской ряпушки составляет 273–283 суток, выклев личинок приурочен к распалению ледового покрова; к концу первого лета жизни сеголетки вырастают в среднем до 10,5 мм и 5,4 г [Попов, 1978а].

В Енисейском заливе основной пищей полупроходной ряпушки является зоопланктон, в губе – мизиды, в дельте – амфиподы и личинки хирономид, в нижнем течении реки – личинки хирономид [Устюгов, 1972]. Карская ряпушка во время подъема в Танаму питается почти исключительно амфиподами; у отдельных особей обнаружены остатки рыб (ельца и ерша) [Попов, 1978а].

Ежегодная добыча ряпушки в бассейне Енисея в конце 1970-х гг. составляла около 2,0 тыс. ц, с 1975 по 1986 г. – 1,3–3,8, в среднем – 2,5, с 1986 по 1990 г. – 1,7 тыс. ц. В настоящее время за год вылавливается не более 1,5 тыс. ц этой рыбы [Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко, 1996].

В Восточной Сибири сибирская ряпушка встречается во всех реках, впадающих в море Лаптевых и Восточно-Сибирское море, наиболее многочисленна в бассейне Лены [Дормидонтов, 1961; Кириллов, 1972; Тяптиргянов, 1990]. Нагуливается ленская ряпушка в обширном придельтовом районе моря Лаптевых – от Оленекского залива на западе до губы Буор-Хая – на востоке. Летом в период наибольшего опреснения взморья границы распространения ряпушки отодвигаются к северу (до 74 с. ш.), а зимой смещаются к устьям

проток дельты Лены. Молодь населяет протоки дельты и встречается по всему нижнему течению реки. Наибольшая концентрация неполовозрелой ряпушки на устьевом взморье отмечается в заливе Куба, бухте Тикси, заливах Неелова и Туматской. Осенью, с сокращением речного стока и увеличением солености более 17–19 ‰, ряпушка возвращается в протоки дельты. На участке морского края дельты от устья Туматской протоки до Быковского п-ова этот вид почти во всех крупных протоках присутствует в течение всей зимы [Кириллов, 1972].

Небольшая часть дельтовой популяции ряпушки нерестится в дельте Лены, а большая часть производителей поднимается по Лене до устья Вилея [Кириллов, 1972]. В маловодные годы с низкими температурами воды (10–14 °С) нерестовый ход ряпушки начинается со второй половины июля, с нарастанием интенсивности хода в первой пятидневке августа. Вторым периодом интенсивного подъема ряпушки к местам нереста, более значительный, чем первый, начинается в третьей декаде сентября – начале октября и продолжается до середины – конца октября, в том числе подо льдом [Луцик, Луцик, 1982]. В годы с близким к среднегодовому уровню воды в реке нерестовый ход ряпушки идет более равномерно, распределяясь, судя по уловам, в соотношении: июль – 13,2 ‰, август – 29,4, сентябрь – 57,4 ‰ годового вылова ряпушки в летне-осенний период. Во всех случаях нерестовый ход начинают старшевозрастные, наиболее крупные особи. В течение суток нерестовое стадо проходит 0,5–0,7 км, скорость течения реки в это время составляет до 1,5 м/с [Тяптиргянов, 1990].

Плодовитость ряпушки в реках Восточной Сибири в среднем заметно выше, чем в обском и енисейском бассейнах. В Лене полупроходная ряпушка длиной 27–33 см и массой 210–440 г выметывает 10,9–27,8, в среднем 17 тыс. икринок, в Яне – 7–100 (24), в Индигирке – 10–69 (28), в Колыме – 7–50 (19) тыс. икринок [Кириллов, 2002a].

В дельте молодь ряпушки длиной 30–82 мм потребляет в пищу до 34 видов зоопланктона и зообентоса. При этом преобладающую долю рациона занимает рачковый планктон. Организмы зообентоса – личинки и куколки хирономид – играют меньшую роль. Спектр пищевых организмов и их долевое участие в питании молоди ряпушки варьируют у нагульных скоплений из разных протоков дельты. При этом интенсивность питания молоди ряпушки в большинстве случаев сравнительно высока. Индекс наполнения желудочно-кишечных трактов рыб в уловах из Трофимовской протоки составляет в среднем 83,6 ‰, из Архангельской протоки – 113 ‰ [Халатян и др., 1974].

В желудочно-кишечных трактах взрослой ряпушки в условиях летнего нагула в придельтовой зоне взморья и протоках дельты обнаружено до 45 пищевых компонентов, среди которых преобладают ракообразные (копеподы, кладоцеры, мизиды), личинки хирономид, ручейников и некоторых перепончатокрылых. Из копепод в питании ряпушки в солоноватой зоне моря наибольшее значение имеет лимнокалянус, в речных водах – диаптомусы, циклопы, из кладоцер – босмины. В период сильного распреснения бухты

Тикси и других приустьевых районов моря пищевой спектр ряпушки расширяется за счет солоноватоводных и морских эвригаллиных видов: бокоплавов *Oedicerus minor*, *O. plautus*, *O. Birulai*, *Gammarus loricatus*, *Acanthostephea malmgreni*. В устьях проток Бол. Туматская и Быковская во многих желудках ряпушки в виде примеси к основной пище найдены личинки и куколки веснянок *Arcynopteryx altaica*, *A. compacta*, *Diura bicaudata*, поденок *Heptagenia fuscogrisea*, *H. sulfurea*, *Siphonurus alternatus*, имаго комаров-звонцов и ручейников (*Hydropsyche sp.*, *Grensia praeterita*, *Apatania sp.* и др.) [Гуков, 2001].

С наступлением зимы состав пищи ряпушки резко обедняется: с конца октября до начала апреля ряпушка питается только рачками лимнокалянуса. В период нерестового хода интенсивность питания ряпушки ослабевает, а во время нереста прекращается. Лишь после периода размножения, скатившись на места зимнего нагула, ряпушка приступает к интенсивному питанию [Кириллов, 1972].

Вылов ряпушки в водоемах Якутии колеблется в последние годы от 400 ц до 57 тыс. ц в год. В 2009 г. было добыто 11,7 тыс. ц, из них в Лене – 4,1 тыс. В настоящее время состояние промыслового стада ряпушки в Лене, в отличие от других рек Восточной Якутии (Индибирке, Колыме), относительно стабильное и тревоги не вызывает [Кириллов и др., 2009; Сивцева и др., 2011].

6.7. Сиг-пыжьян – *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788)

Обыкновенный сиг представляет собой сложнокомплексный вид и образует большое число подвидов [Решетников, 1980]. Обитающий в большинстве водоемов Сибири сиг рассматривается в качестве подвида сига-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) и от сига других подвидов отличается прежде всего малым числом жаберных тычинок и короткой нижней челюстью. Характерной чертой для сига-пыжьяна, как и для других подвидов обыкновенного сига, является образование многочисленных аллопатрических и симпатрических экологических форм, отличающихся друг от друга пропорциями тела, числом жаберных тычинок, другими морфологическими признаками, а также экологией: сроками нереста, характером питания и др. Не будет преувеличением сказать, что из всех сиговых рыб Сибири сиг-пыжьян является самой экологически пластичной рыбой, хорошо приспособляющейся к разным условиям обитания. Разумеется, эти свойства сига-пыжьяна не выходят за пределы адаптивных границ вида.

Населяет сиг-пыжьян реки, впадающие в моря Северного Ледовитого океана, озера в бассейнах этих рек (тундровой и лесотундровой зон), ряд озер и рек Южной Сибири. Северной границей распространения пыжьяна является оз. Таймыр (75° с. ш.). У южной границы своего распространения, прохо-

дящей по 50° с. ш., сиг-пыжьян обитает в верховьях Оби и Енисея, в оз. Телецком, ряде Тувинских озер, монгольском оз. Хубсугул, в Байкале, Ципо-Ципиканских озерах [Попов, 2007].

Сиг-пыжьян обычно живет в пресных, олиготрофных водоемах с высокой концентрацией растворенного в воде кислорода и сравнительно низкими температурами воды, в том числе в летний период. Вселенный в хорошо прогревающиеся в весенне-летний период водоемы мезотрофного типа в равнинной части юга Сибири сиг-пыжьян растет быстрее, чем в водоемах Субарктики Сибири, но не размножается [Попов и др., 2005]. В условиях олиготрофных озер гор Алтая и Саян сиги-интродуценты успешно размножаются, их рост в таких водоемах в первые годы после вселения убыстряется, но затем замедляется в результате пресса вселенцев на исходно бедную кормовую базу [Гундризер, Попков, 1991; Попков, 2005]. Лишь в оз. Телецком аборигенная популяция сига-пыжьяна (телецкий сиг) сравнительно многочисленны [Гундризер и др., 1981]. Как известно [Кошелев, 1984; Решетников, 1980; Уголев, Кузьмина, 1993], для реализации всех сторон жизнедеятельности рыб, особенно в процессе их адаптации к новым условиям обитания, необходим оптимум сочетания и проявления многих факторов среды.

В бассейне Оби сиг-пыжьян распространен преимущественно в нижнем течении реки и ее левых притоках, стекающих с Уральских гор, и представлен как полупроходной, так и озерно-речной формами. Наиболее многочислен здесь полупроходной сиг, образующий два локальных стада – нижеобское и тазовское. Первое держится в южной половине Обской губы до р. Сейяха, для летнего нагула поднимается в пойменные водоемы Нижней Оби, а на нерест – в уральские притоки. Второе населяет Тазовскую губу и на нерест поднимается в реки Пур и Таз [Чертыковцев, 2002; Янкова и др., 2003]. Экспедиционными исследованиями ВНИРО было обнаружено и исследовано нерестилище сиговых рыб в Обской губе южнее мыса Каменного, в районе, который подвержен распространению заморных вод в зимне-весенний период. Здесь наблюдается активный нерест сига-пыжьяна, а также ряпушки. Нерест сига-пыжьяна в Обской губе ранее не был известен. Размножение сиговых в этом районе губы в условиях ежегодных заморов возможно благодаря наличию вдольберегового течения, несущего с севера азрированную воду. Это самое северное нерестилище сиговых в Обь-Иртышском бассейне [Кузнецов, Кузнецова, 2011].

Озерно-речной сиг-пыжьян живет во многих озерах Ямала и Гыданского п-ва, в тундровых реках, связанных с этими озерами, по которым летом спускается в небольшом числе на нагул в предустьевые пространства Обской и Тазовской губ. В Надым заходит до устья р. Хейга-Яха, в годы с высоким уровнем воды и в материковые озера [Богданов и др., 2000; Богданов, Кижеватов, 2000].

Сиг-пыжьян, населяющий водоемы лесотундровой и тундровой зон Сибири, относится к рыбам со средней продолжительностью жизни – 10–18 лет. В Оби полупроходной сиг-пыжьян достигает 45 см длины и 1,2–1,5, макси-

мум 2,3 кг массы, но в промысловых уловах размеры рыб существенно меньше и составляют 270–370 г. [Богданов, Мельниченко, 2001].

Половозрелым полупроходной сига-пыжьян становится в Нижней Оби в массе в 4+–6+ при длине 24–27 см [Янкова и др., 2003], в Надыме – впервые в 4+–5+ по достижении 28–29 см и 350–400 г, в массе – в 6+ при 32–34 см и 440–600. В р. Северная Сосьва (левобережье Нижней Оби) в нерестовом стаде сига присутствуют особи в 3+–10+, при этом в 3+–4+ обнаружены только самцы, которые в 3+ имели 29 см длины и 245 г массы [Мельниченко, 2001].

Нерест сига-пыжьяна в большинстве водоемов Сибири неежегодный, и у одной и той же самки происходит через два и даже три года. Сроки нереста сига могут колебаться в пределах двух недель в зависимости от температуры воды и главное от физиологического состояния рыб, определяемого прежде всего интенсивностью их питания в преднерестовый период. При сокращении летнего нагульного периода в связи с низким уровнем и ранним спадом воды созревание половых продуктов у производителей затягивается, нерест наступает позднее, продолжительность нерестового периода увеличивается. При хороших условиях питания половое созревание завершается раньше, нерест происходит в более короткий, сжатый срок. Сроки нереста у сига-пыжьяна, мечущего икру в реках, отличаются от сроков нереста озерных форм. Первые нерестятся в сентябре-октябре, вторые – в ноябре-декабре. Плодовитость сига-пыжьяна в пределах ареала существенно варьирует, что является отражением неравноценности условий обитания этой рыбы в водоемах Сибири и генетической разнокачественности популяций и особей. Одна самка полупроходной формы сига-пыжьяна в возрасте 4+–8+ выметывает в среднем: в Оби – 18,8 тыс. икринок, в р. Сыня – уральском притоке Нижней Оби в 3+–11+ – от 4,0 до 46, в р. Северная Сосьва в 4+–9+ – 16–49, у озерно-речного сига Ямала – от 3,9 до 73,0 тыс. икринок [Экология рыб..., 2006].

Период развития оплодотворенной икры сига-пыжьяна близок к таковому других сиговых и продолжается в условиях притоков Нижней Оби 200–270 суток. Небольшой процент эмбрионов развивается быстрее – 185–190 суток. Основная масса личинок вылупляется с конца апреля до начала июня. Их длина во время выклева – 8,3–11,3 мм. Скат личинок с нерестилищ в низовья реки происходит, как правило, до распаления льда. Скорость их сноса в Обь примерно 25–30 км/сутки. Смертность личинок в районе нерестилищ составляет около 10 %, в случае, если вылупление происходит по открытой воде, смертность возрастает до 50 % [Богданов, 1997].

Основу питания молоди сига-пыжьяна на первом-втором годах жизни составляют организмы зоопланктона, в меньшей степени – зообентоса. Взрослый сиг во всех реках Сибири питается организмами бентоса и нектобентоса. В пойменной системе низовий Оби он поедает мелких моллюсков, рачков эстерия, щитней. Большой удельный вес в пище сига имеют водяной ослик, пиявки, личинки ручейников и поденок, которых рыбы находят в прибрежной растительности. По некоторым подсчетам, для насыщения крупного сига

в возрасте 6–7 лет требуется 70 г животной пищи в сутки, это примерно 410 мелких моллюсков или 70 щитней или 275 рачков эстерия. Сиг охотно поедает икру как своего, так и других видов рыб. Летом и осенью использует в пищу и падающих в воду воздушных насекомых. В Надыме рацион питания сига-пыжьяна состоит из ракушковых рачков, щитней, личинок хирономид, моллюсков, жуков-гребляков; основными пищевыми конкурентами сига являются здесь чир и ерш [Коломин, 1974].

Максимальный вылов сига в бассейне Оби, по данным Нижнеобьрыбвода, отмечен в 1958 г. – 12,5 тыс. ц. С 1971 по 1980 г. ежегодная добыча этой рыбы (главным образом в низовьях Оби) колебалась от 0,5 до 7,8, в среднем составив 6,5 тыс. ц. В целом, состояние численности сига-пыжьяна в Оби оценивается как удовлетворительное [Мамонтов и др., 2003; Янкова и др., 2003].

В бассейне Енисея выделяют несколько экологических форм сига-пыжьяна – речной полупроходной (восточносибирский), речной туводный, озерно-речной и озерный [Андрienko и др., 1999]. Полупроходной сиг встречается в Енисее от устья Нижней Тунгуски до залива, т. е. на отрезке реки протяженностью около тысячи километров, нагуливается в дельте и губе, нерестится на участке между Хантайкой и Нижней Тунгуской. Также водится этот сиг в сравнительно небольших реках, впадающих в дельту и губу, заходит на нерест в р. Пясино. По образу жизни восточносибирский сиг сходен с полупроходным сигом из Оби. Различие заключается в том, что первый нерестится в русле главной реки (Енисее), а второй – в незаморных притоках Оби.

Речной туводный сиг известен в левобережных притоках Енисея: от р. Елогуй – на юге, до р. Танама – на севере, обычен в правобережных притоках Енисея – от Ангара до Пясины, обитает в левых притоках Братского водохранилища. Этот сиг более крупный, чем восточносибирский, но малочислен. Его уловы составляют около 1 % уловов восточносибирского.

В олиготрофных озерах северной части бассейна Енисея, которые в большинстве своем являются проточными (Маковское, Налимье, Советские и др. – в левобережье, Виви, Лама, Дюпкун, Някшингда, Агата, Хантайское, озера Норило-Пясинской системы, Таймыр и др. – в правобережье), обитают популяции озерно-речного и озерного сига, которые по численности уступают полупроходному из Енисея, но превосходят по этому показателю речного туводного. Озерно-речной сиг из этих озер на нерест выходит в реки. Озерный в течение всего года держится в озерах, совершая незначительные нагульно-нерестовые миграции в пределах водоема

В левобережье Нижнего Енисея в р. Турухан сиг представлен особями в 0+–15+ длиной от 6 до 45 (в 12+) см и массой 12–1 275 (в 12+) г. В тундровых притоках Нижнего Енисея – реках Яра, Пелядка, Танама, в уловах встречается сиг от 0+ до 13+ длиной от 3 до 48 см и массой от 137 мг до 1 700 г; прирост сеголетков с 21 июля по 21 августа 1973 г. составил в среднем 14 мм (*ad*) и 141 мг. Рост рыб всех возрастов начинается в текущем году с началом паводка и наиболее интенсивен в течение июля-августа. В первые годы жизни темп линейного роста значительно превосходит весовой, но на пятом году (4+) они

почти равны, а с 5+ и всю последующую жизнь темп весового роста превышает линейный. Массовая половозрелость рыб наступает через год после начала превышения темпа весового роста над линейным. С наступлением массовой половозрелости темп линейного и весового роста снижаются (до 8+), затем темп весового роста неуклонно возрастает, а линейный увеличивается несколько только в последние годы жизни, что может быть связано с селективным характером смертности рыб. Аналогичный характер имеет связь между темпом роста и временем наступления половой зрелости и у других видов семейства сиговых со средним (ряпушка) и длительным (омуль, муксун, чир, валец, пелядь) жизненным циклом [Решетников, 1980; Кошелев, 1984].

В низовьях Енисея в конце XX в. нерестовое стадо сига состояло из рыб в возрасте от 7 до 17 (в среднем 10,6) лет, при средней длине 32,4 (26–41) см и массе 571 (337–1 460) г; среднегодовой прирост равнялся 1,5 см и 100 г [Андриенко, 1996]. Несмотря на хорошо развитую в дельте Енисея кормовую базу для бентофагов, рост сига в условиях низких температур этого участка реки даже в период открытой воды замедлен. Анализ структуры чешуи, проведенный А. А. Нейман [1959], позволил установить, что линейный прирост у большинства особей рыб начинается в конце июня – начале июля и заканчивается в конце сентября.

Половозрелым полупроходной сиг-пыжьян становится в Енисее впервые в 5+–6+, а в массе – в 8+–9+, речной туводный сиг – в массе в 9+–10+ по достижении около 50 см длины и 2 000 г и более массы [Андриенко, 1996; Андриенко и др., 1999]. В Турухане сиг созревает в 6+–7+, в тундровых притоках левобережной дельты Енисея – единично в 4+–5+, в массе – в 6+–7+ по достижении 32–34 см длины и 415–528 г массы [Попов, 2007].

Нерест полупроходного сига-пыжьяна в низовьях Енисея наблюдается в октябре–ноябре на песчаных и песчано-галечных грунтах. В конце XX в. в нерестовом стаде доля самок составляла 40 %, их плодовитость в среднем по всем возрастам равнялась 13,3 тыс. икринок [Андриенко, 1996]. Отнерестившийся сиг скатывается в дельту Енисея, где встречается в уловах уже в ноябре–декабре. Речной туводный сиг нерестится в Енисее с конца сентября – в октябре. В оз. Хантайское и Хантайском водохранилище нерест сига наблюдается на приустьевых участках притоков и в самих притоках с середины сентября до конца ноября, в конкретных условиях – в более сжатые сроки. Во время и после нереста производители, а также неполовозрелые и пропускающие нерест сего активно поедают выметанную икру [Романов, Карманова, 2005].

Плодовитость речного сига из левобережных притоков Нижнего Енисея колеблется по возрастным группам от 5,7 до 24,5 тыс. икринок, в среднем составляя 11,9 тыс. икринок. В правобережье Нижнего Енисея речной сиг выметывает 5–24 тыс. икринок [Андриенко и др., 1999].

На основных нагульных площадях в дельте Енисея взрослые особи сига-пыжьяна питаются моллюсками и амфиподами, составляющими в среднем 65 и 18 % его рациона. В пище годовиков удельный вес зоопланктона составляет

в речных водах 40 %, в озерах – 60 %. В левобережье Нижнего Енисея сеголетки сига длиной 26–29 мм питаются зоопланктоном, в составе пищи взрослых рыб отмечено 14 групп организмов, в том числе личинки насекомых, моллюски, амфиподы, мизиды, икра и молодь рыб, а также остатки растительности; в период открытой воды в желудочно-кишечных трактах преобладают личинки хирономид (34,3 % массы), моллюски (32 %), личинки ручейников (16 %), бокоплавов (4 %); в период половодья в желудках сига в массе обнаружены дождевые черви, попадающие в воду из верхнего слоя почв [Попов, 2007].

В бассейне Енисея с 1954 по 1966 г. ежегодно вылавливалось 5,0–7,0 тыс. ц, с 1986 по 1990 г. – 3,7–4,0 тыс. ц сига. В конце XX в. промысловые уловы этой рыбы составляли не более 2,5–3,0 тыс. ц [Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко, 1996].

На территории Восточной Сибири выделяют три группы сига-пыжьяна: ледовитоморский, или восточносибирский (который обитает и в бассейне Енисея), ледниково-равнинный и оленекский. Восточносибирский сиг, называемый якутами *маягас*, а юкагирами – *яркади*, широко расселен во всех наиболее крупных реках, впадающих в море Лаптевых и Восточно-Сибирское море, и образует множество локальных морфоэкологических форм [Кириллов, 1972; Кириллов, 2002a].

В Лене сиг-пыжьян распространен от верховьев до дельты включительно и держится более или менее локальными стадами близ устьев притоков. Эти стада не совершают по руслу Лены больших миграций и лишь на нерест поднимаются в притоки. В первой половине XX в. сиг был многочислен в заливе Неелова, но в результате усиленного лова это стадо было уничтожено [Кириллов, 2002a].

В дельте Лены сиг в зимнее время держится на наиболее глубоких участках проток, весной одним из первых среди сиговых появляется на освободившихся ото льда прибрежных мелководных участках рек, в период весеннего половодья расходится по ним, заходит в притоки с медленным течением и пойменные озера; в солоноватые воды приустьевого взморья не выходит. Осенью, в период снижения речного стока, сиг из таких водотоков выходит и концентрируется в основных рукавах дельты. Половозрелые особи к этому времени сосредоточиваются на нерестилищах. Молодь (1+–2+) сига нагуливается летом в прибрежной зоне рек, но сильно прогреваемых мелководий избегает [Кириллов, 1972].

Нерест ленского сига происходит обычно в конце сентября – начале октября, как правило, на участках рек со скоростью течения 2–3 км/ч, на глубине от 0,5 до 2,0 м. Обычно самки выметывают икру ночью. Утром отнерестившиеся особи отходят на глубокие места со слабым течением [Кириллов, 1972].

Спектр питания молоди сига длиной 40–118 мм включает более 40 видов беспозвоночных. В массовом количестве во всех исследованных районах дельты в пище сига обнаружены *Trichocladius insequalis*, *Orthocladius* gr. *Saxicola*, *Orytochironomus* gr. *Camtolabis*. Личинки и куколки хирономид, ли-

чинки ручейников и симулиид, рачки планктона отмечены в содержимом пищи сижков в единичных экземплярах. По районам дельты состав пищи сига меняется незначительно. Индекс наполнения наиболее высок у молоди сига из верховьев Оленекской протоки – 104 %, у рыб из нижних участков он снижается до 59 %, а у сига из Трофимовской протоки составил лишь 50 % [Халатян и др., 1974].

Взрослый сиг питается в водоемах Лены как планктонными, так и бентосными организмами. В летнее время в составе пищи доминируют личинки и имаго насекомых (21 %). В начале августа в опресненной зоне моря наблюдается увеличение численности солоноватоводных ракообразных; их доля в питании сига в это время резко увеличивается. В подледный период основными кормовыми объектами сига являются ракообразные и личинки амфибиотических насекомых [Гуков, 2001].

В дельте Лены численность сига-пыжьяна сравнительно невелика. Так, в 2009 г., в целом, в бассейне реки было добыто 2806 ц этой рыбы, из них в дельте – 239 ц,

6.8. Чир – *Coregonus nasus* (Pallas, 1776)

Чир является озерно-речной, в меньшей степени – речной, рыбой и встречается в бассейне Северного Ледовитого океана от р. Волонга в Чешской губе на западе (46° в. д.) до Чукотки и Аляски и залива Куин-Мод (102° з. д.) на востоке. Известен чир и в пресных водоемах арктических островов: Бол. Бегичев, Бол. Ляховский, Котельный, Хершел. В заливы и губы с соленостью более 9–15 ‰ чир выходит редко [Атлас пресноводных..., 2003, т. 1].

Чир – сравнительно мономорфный вид, подвиды его не выделены. В то же время, как и другие сиговые, чир является экологически пластичной рыбой, о чем свидетельствует многолетний опыт его выращивания в прудовых хозяйствах европейской части России и на Украине [Решетников, 1980].

На территории Сибири чир обитает как в крупных реках – Оби, Енисее, Лене, Колыме, главным образом в пределах их нижних участках, так и в многочисленных реках меньшего размера, а также в озерно-речных системах тундровой и лесотундровой зон. В последние десятилетия под воздействием деятельности человека южная граница ареала чира смещается к северу. Например, в начале XX в. отмечался подъем чира по Иртышу до Тобольска. Но уже много десятилетий чир в Иртыш не заходит, а по Оби не поднимается выше пос. Березово [Попов, 2007].

В водоемах Сибири чир образует три экологические формы: нагуливающуюся и размножающуюся в реке (трофически и генеративно речная), нагуливающуюся в озерах и размножающуюся в реке (трофически озерная и генеративно речная), нагуливающуюся и размножающуюся в озерах (трофически и генеративно озерная) [Попов, 2007].

Речной чир основную часть жизни проводит в реке. Для нагула использует курьи, заливы, а в период открытой воды – и связанные с рекой озера. В годы с высоким весенним паводком чир заходит в материковые озера, в которых может нагуливаться несколько лет, вплоть до полового созревания. Зимует преимущественно в озерах.

Озерно-речной чир обитает в реках и связанных с ними озерах тундровой зоны. Личинки после выклева из икринок рассредоточиваются весной по наиболее прогреваемым (т. е. наиболее кормным) участкам водоемов – проток, пойменных и связанных с рекой материковых озер. Молодь и взрослый чир нагуливаются здесь же, но уже в период спада половодья выходят в основной своей массе в речные воды. В случае быстрого обмеления и даже обсыхания проток, соединяющих озера с рекой, молодь чира, а иногда и взрослые особи остаются в них нередко в течение нескольких лет, возвращаясь в русло реки в годы с высоким паводком. В случае промерзания пойменных озер и возникновения в них в зимний период заморозов практически все рыбы погибают. Нерест этой формы чира происходит только в реках. Чир озерной формы нагуливается и нерестится не выходя из озер, но места питания и размножения могут и не совпадать.

В бассейне р. Оби чир представлен полупроходной и озерно-речной экологическими формами. Выделяют два стада полупроходного обского чира. Одно из них связано с южной частью Обской губы, низовьями Оби и ее уральскими притоками. Другое, более многочисленное, обитает в Тазовской губе и впадающих в нее реках. Места зимовки обского и тазовского чира разобщены: обское стадо зимует в северной половине южной части Обской губы, тазовское – в северной части Тазовской губы [Экология рыб..., 2006].

С наступлением лета чир мигрирует в реки. В Обской губе на лето остается лишь молодь в 1+–2+, которая кормится на прибрежных мелководьях, в бухтах и заливах южной части губы. Миграции в речную систему обской чир начинает в начале третьего года жизни. Нагул происходит в протоках и сорах дельты и примыкающего к ней участка низовий Оби. В дельту заходит как половозрелая, так и неполовозрелая часть стада, которая осенью скатывается обратно в Обскую губу. Нерестовая миграция производителей чира начинается с конца августа и продолжается в течение сентября-октября. Нерестилища расположены относительно недалеко – в уральских притоках нижней Оби: реках Ляпин, Сыня, Войкар, Собь и др. В годы с благоприятными условиями роста численности чира в составе его нерестовых стад преобладают особи в 5+–7+, в периоды спада численности – в 8+–10+. После нереста часть производителей чира остается на зимовку в местах размножения и скатывается в Обь весной или даже осенью следующего года. Следует отметить, что имеются важные, хотя и предварительные, данные о нересте части обской популяции чира в Обской губе в районе мыса Каменный [Исаков, 2009; Кузнецов и др., 2011].

Миграции тазовского чира отличаются от миграций обского. После зимовки в Тазовской губе чир идет в реки Таз, Пур, Мессояха, где нагуливается

в нижнем течении этих рек. Наиболее типичные места нагула чира – протоки, старицы, курьи и пойменные озера. В маловодные годы часть особей чира постоянно встречается и в руслах рек. Так, в маловодные 2003 и 2005 гг. относительно много неполовозрелого и пропускающего нерест чира было отмечено в устьевой части р. Худосей. По окончании летнего нагула неполовозрелые и пропускающие нерест рыбы скатываются к местам зимовки в Тазовскую губу, но часть из них остается зимовать на незаморных участках рек [Исаков, 2009; Кузнецов и др., 2011].

Нерестовый ход тазовского чира к местам размножения начинается в конце июля, а в р. Пур, где нерестилища отделены от мест нагула небольшим расстоянием, – в конце сентября. По р. Таз чир поднимается на нерест на 1000 км и более – до незаморных притоков верхнего течения. В отличие от других видов сигов (пеляди, сига-пыжьяна и муксуна), заход чира в р. Таз наблюдается позднее. Нерестовый ход растянут, поскольку совмещен с нагулом рыб, и завершается во время движения шуги и подо льдом. В 2001 г. начало нереста чира отмечено в р. Таз 6 октября [Исаков, 2009; Кузнецов и др., 2011].

Чир – одна из долгоживущих пресноводных рыб Сибири, продолжительность его жизни может достигать 18–20 лет. Однако рыбы такого возраста в уловах в настоящее время редки. Возрастная структура чира р. Таз представлена особями в возрасте до 15+, в то время как в Обском бассейне рыбы старше 11+ не были обнаружены. Вероятно, это связано со сравнительно слабой интенсивностью промысла в бассейне р. Таз. Традиционно лов чира в Тазовском бассейне ориентирован на места зимовки и нагула, где большую долю в уловах составляют рыбы в возрасте 2+–5+. К тому же часть рыб старших возрастов остается на зимовку в районе нерестилищ, где интенсивность промысла значительно меньше. Возрастной состав нагульного чира в р. Таз представлен особями в 0+–11+, нерестовое стадо состоит из особей в 5+–12+. Самый крупный чир, пойманный в р. Таз, имел длину 69 см и массу 4 710 г. Обычно размеры половозрелого чира составляют 32–52 см и 1 500–2 500 г [Экология рыб..., 2006].

В последние годы наблюдается уход значительной части чира из Тазовской губы в Обскую и в Нижнюю Обь, что, возможно, связано с начавшейся в 2004 г. прокладкой через Тазовскую губу Находкинского газопровода [Исаков, 2009].

В Надыме чир встречается в озерах, соединяющихся с рекой протоками. В уловах присутствуют особи до 10+, длиной до 50 см и массой до 2000 г и более. В 1+ размеры чира из озер этого бассейна составляют 17 см длины и 231 г массы, в 3+ – соответственно 30–36 и 375–745, в 5+ – 36–45 и 627–1453, в 7+ – 42–47 см длины и 1 175–1 615 г массы. В каждой возрастной группе линейные и весовые размеры рыб существенно колеблются.

На Ямале чир представлен только озерно-речной формой, нагуливается в озерах и вытекающих из них реках, а нерестится только в реках. Особи, готовые к размножению в данном году, и часть неполовозрелых особей покидают озера в период спада половодья. В незаморных озерах часть незрелых особей чира остается на нагул и зимовку. В бассейне р. Мордыяха весной и

летом среди сиговых рыб, обитающих в озерах, чир является одним из многочисленных видов рыб и составляет в уловах до 80 % [Богданов и др., 2000].

Живет чир в озерно-речной системе п-ова Ямал до 14+–15+, половозрелым становится в 5+–7+. В низовьях рек полуострова преобладают молодые особи в 4+–6+, в среднем течении рек – в 5+–10+. В р. Хадытаяха, где чир является наиболее многочисленным промысловым видом, он представлен особями до 8+, из которых 58 % приходится на рыб в 4+–5+. В озерах Ямала, в зависимости от характера их связи с рекой, преобладают либо младше-, либо старше-возрастные группы чира. Половозрелым озерно-речной чир становится в водоемах Ямала позже полупроходного, и его темп роста ниже, чем у полупроходного. В 5+–7+ различия по длине тела составляют 5–8 см, по массе тела – около 500 г. В более старших возрастах различия по этим параметрам меньше. К 9+ чир вырастает до 40–55 см и 4 кг. В тех озерах, которые облавливаются редко, единичные особи озерно-речного чира достигают 6 кг массы. В промысловых уловах преобладают особи в 6+–8+ [Богданов и др., 2000].

Половозрелым чир в реках Сибири становится в небольшом числе в 4+–5+, в массе – в 7+–9+ и даже в 10+–12+. Созревание каждого поколения растягивается на 3–4 года. В условиях устьевой области Оби чир созревает впервые в 5+–6+, в массе – на год-два позднее, в р. Таз – в 5+–7+ по достижении 35–50 см длины и 500–2500 г массы,

Формирование яйцеклеток (оогенез) чира из левобережных притоков Нижней Оби (реки Сыня, Щучья, Питляр) и из Обской губы (район Нового Порта) изучался И. Ю. Белоусовым [1989]. Автором было выявлено, что дифференцировка пола у чира в водоемах севера Западной Сибири происходит в конце первого лета жизни; в это же время у самок начинаются первые стадии формирования икринок. В левобережных притоках Нижней Оби половая зрелость у впервые созревающих самок чира наступает в 5+–7+; половой цикл у повторно созревающих особей осуществляется в течение двух лет. Период вителлогенеза растягивается на два вегетационных сезона и составляет 14–16 месяцев, период созревания половых клеток длится не более одного месяца. Формирование нерестового фонда половых клеток в гонадах у самок осуществляется в два этапа. На первом этапе в нескольких генерациях ооцитов происходит медленное накопление трофических включений, на втором этапе – интенсивный дифференцированный рост этих генераций и образование единой порции половых клеток, выметываемых самками в ближайший нерест.

Нерестится чир в бассейне Нижней Оби в октябре-ноябре – в период заморзания водоемов и в первые недели после ледостава, при температуре воды около 0°C у поверхности и 1,0–1,5 °C – в придонном слое. Нерестилища расположены в руслах рек, обычно на участках с песчано-галечными грунтами, глубиной до 10 м и скоростью течения воды 3–4 км/ч. Нерест неежегодный, с пропусками в 2–3 года. Те особи половозрелого чира, которые оказываются в маловодные годы в отшнуровавшихся от рек озерах, могут пропускать нерест большее число лет. Рыбы, пропускающие в данном году нерест, хорошо отли-

чаются от размножающихся по внешнему виду, степени развития гонад, большому содержанию жира на кишечнике, активному питанию в период нереста [Кузнецов и др., 2011].

ИАП чира в пределах ареала колеблется, в зависимости от возраста и массы тела самок, от 18 до 134 тыс. икринок. Развитие оплодотворенной икры этой рыбы в уральских притоках Нижней Оби длится до 270 суток. Вылупившиеся личинки имеют длину от 10,5 до 14 мм. На инкубационных заводах развитие икринок чира при общей сумме температуры воды в 145 °С продолжается 150–160 суток. Выклюнувшиеся личинки чира сносятся паводковыми водами в низовья, при этом те из них, которые попали в пойменные озера, оказываются в наиболее благоприятных условиях: здесь они превращаются в мальков и переходят на экзогенное питание. В конце нагульного сезона сеголетки чира в таких озерах существенно превосходят по размерам своих сверстников, росших в условиях русла реки или ее дельты.

В условиях эксперимента в аквариумах вылупившиеся личинки чира оказались способными жить за счет питательных веществ желточного мешка до 42 суток при температуре 3,8 °С. При температуре воды 9,4 °С личинки перешли на внешнее питание на 5–6-е сутки. Весьма интересным фактом, выявленным в ходе этого эксперимента, является то, что первыми кормовыми объектами личинок чира служили бактерии бактериальной пленки на поверхности воды аквариумов, а также простейшие, которых вносили в сосуды в виде вытяжки из сенного настоя [Кузнецов и др., 2011].

Взрослый чир – типичный бентофаг, основу его рациона составляют личинки хирономид и других насекомых, олигохеты, моллюски, придонные ракообразные. Ярко выраженной избирательности в питании чира не отмечено, он способен быстро переключаться с одного вида корма на другой. Но в течение года качественный состав его пищи изменяется, что связано с соответствующими изменениями степени разнообразия и обилия его кормовой базы, а также с физиологическим состоянием рыб. В период размножения после вымета половых продуктов чир активно поедает икру, как свою, так и других сиговых. В желудке одной особи чира обнаруживается до 1500 икринок. Питается чир и зимой, однако менее активно, чем в другие сезоны года.

В низовьях Оби чир наиболее активно питается в сентябре-октябре, весной и летом процент особей с пустыми желудками увеличивается. Основные нагульные миграции чира и места его концентрации в Обской губе определяются динамикой гидрологического и гидрохимического режимов этого водоема и сезонной динамикой численности и биомассы организмов донной фауны. Это связано не только со значительным снижением температуры воды, но и с ухудшением газового режима водоемов, вплоть до заморных явлений, особенно во второй половине зимы. Так, в уловах чира в январе 2008 г. в Обской губе в районе мыса Каменный 100 % особей оказалось с пустыми желудками [Исаков, Селюков, 2010].

В пойменных водоемах Нижней Оби спектр питания взрослого чира включает более 40 видов и форм беспозвоночных, среди которых отмечено

25 видов личинок хириноmid и 10 видов моллюсков. В июле в желудке одного чира насчитывается до 8 тыс. мелких личинок хириноmid или до тысячи, также небольшого размера, моллюсков. В питании чира р. Надым преобладают моллюски (51 % по частоте встречаемости) и личинки хириноmid (45 %). В пище молоди часто встречаются кладоцеры. В низовьях Надыма довольно часто (2,2 %) вылавливаются гибриды между чиром и сигом-пыжьяном.

Чир – одна из наиболее ценных промысловых рыб на севере Сибири. В бассейне Оби вылов чира, в основном неполовозрелого, в 60-е гг. XX в. был перенесен, как и других сиговых, из Обской губы и дельты в низовья Оби, где преимущественно половозрелого чира стали добывать плавными сетями в реке и ставными сетями – в сорах. В результате этих и других мер регулирования запасов чира его уловы стали расти. С 1971 по 1976 г. ежегодно вылавливалось от 5,2 до 9,0 тыс. ц этой рыбы, в период с 1976 по 1980 г. уловы возросли до 12,0 тыс. ц в год. Но в 2001 г. было добыто 7,5, в 2002 г. – 6,1 тыс. ц чира. Восемь генераций чира до 2006 г. имели численность в три и более раз меньше средней многолетней. В целом, состояние численности чира в устьевой области Оби может быть оценено как удовлетворительное, чему способствует многочисленная генерация этого вида 1999 г., рождения и появление в Оби чира тазовского стада [Богданов, 2008].

В бассейне Тазовской губы чир занимает по объему добычи третье место после пеляди и сига-пыжьяна. При этом значительную долю в промысле составляет молодь. Так, зимой 2001–2002 гг. прилов молоди чира непромысловых размеров составил в уловах 98,3 % по весу. В р. Таз промысел этой рыбы осуществляется на миграционных путях, в основном в нижнем и среднем течениях реки в период нерестового хода рыбы. Уловы чира в реке колеблются по годам в широких пределах, что связано со сложной возрастной структурой стада и колебаниями численности отдельных поколений. В период 1998–2004 гг. в р. Таз ежегодно добывалось от 90 до 510 ц чира [Богданов, 2008].

В Енисее чир встречается от Ангары до Сопочной Карги, но основные места его обитания расположены севернее полярного круга. В левобережье Енисея чир обитает от Турухана до Танама включительно, в правобережье – от Подкаменной Тунгуски до Пясины включительно. В бассейне Хантайки чир обитает в Малом Хантайском озере, но отсутствует в Большом Хантайском озере; в Хантайском водохранилище (и его притоках) чир ловился только в первые годы существования этого водоема. В озерно-речной системе плато Путорана чир отмечен только в озерах Виви и Аян, в бассейне оз. Таймыр он распространен повсеместно, в том числе в Таймырской губе, многих пойменных и материковых озерах, но везде малочислен [Попов, 2007, 2013].

Нагульно-нерестовая миграция чира в низовьях Енисея начинается с июня. Отсюда он поднимается в левобережные притоки дельты – Яра, Пелядка, Танама, в устьевые участки Хантайки и Курейки и ряд других рек Нижнего Енисея. Больших скоплений мигрирующий чир не образует, его ход в реки продолжается с июня по октябрь, но основная масса рыб проходит до

сентября. Скатывающиеся весной и в начале лета сеголетки чира рассредоточиваются в пойменной системе Нижнего Енисея и в дельте, преимущественно левобережной. Чир, постоянно обитающий в озерах, выходит из них в реки, как правило, только на нерест. Из глубоких озер он может мигрировать на нагул в менее глубокие и в пойменные водоемы, но на зимовку возвращается в «свои» озера. В озерах с наличием благоприятных условий нагула, нереста и зимовки чир совершает лишь внутриводоемные перемещения.

В середине XX в. в уловах из Нижнего Енисея встречался чир до 19+. При этом особи чира в 1+ имели в среднем 19 см длины (*ac*) и 119 г массы, в 2+ – соответственно 30 и 318, в 7+ – 47 и 1508, в 14+ – 61 и 3503, в 19+ – 68 см длины и 4500 г массы. В конце XX в. размеры чира в уловах из этого участка Енисея колебались от 17 до 70 см (в среднем – 40 см), средняя масса рыб составляла 1467 г, среднегодовой прирост – 2–3 см и 200 г, большая часть пойманной рыбы была представлена особями в 10+–17+ [Андриенко, 1996].

Нерестилища чира в Енисее более рассредоточены, чем в бассейне Оби, и находятся в притоках губы и дельты – реках Муксуниха, Большая и Малая Хета, Танама, Пелядка, Яра, а также в реках правобережья Нижнего Енисея – Хантайке (до плотины ГЭС), Курейке (до порога «Графитовый рудник»). В Нижнюю Тунгуску чир заходит из Енисея на нагул и на нерест до пос. Ногинский (300 км от устья Тунгуски) [Попов, 1980]. В нерестовом стаде в низовьях Енисея около 70 % составляют особи чира длиной 48–56 см и массой 2 500–3 000 г [Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко и др., 1999].

ИАП чира в низовьях Енисея – 33–163, в среднем по всем возрастным группам – 77,4 тыс. икринок, в Турухане – 41–258, в Нижней Тунгуске – 36–155 г [Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко и др., 1999].

В 1946–1955 гг. в Енисее на отрезке реки от устья Нижней Тунгуски до дельты включительно ежегодно вылавливалось от 900 до 1 800 ц чира, с 1976 по 1985 г. – от 250 до 600 ц [Андриенко, Куклин, 1989].

В Лене чир распространен от дельты до г. Якутска включительно. Известен в озерах среднего течения реки. Весной половозрелые и неполовозрелые особи чира из реки и крупных протоков дельты заходят в лайды и термокарстовые озера дельты, где питаются в течение всего лета. Первыми с мест нагула уходят половозрелые особи, несколько позже – особи младших возрастов. Осенью отдельные экземпляры чира встречаются в распресненных участках в заливе Неелова, Туматском и Оленекском заливе, бухте Тикси. Нерест чира в низовьях Лены происходит подо льдом во второй половине октября – начале ноября [Гуков, 2001].

В общей сложности в реках Якутии (Лена, Яна, Индигирка, Колыма) динамика суммарных уловов чира по годам такова: 1942 г. – 3,4 тыс. ц, 1944 г. – 7,3, 1947 г. – 4,6, 1955 г. – 4,1, 1965 г. – 3,6, 1975 г. – 3,3, 1985 г. – 8,3, 1995 г. – 2,6, 2000 г. – 3,5 тыс. ц; в 2009 г. с учетом любительской квоты было выловлено

7,2 тыс. ц В настоящее время промысловые запасы чира в этом регионе находятся в удовлетворительном состоянии [Сивцева и др., 2011].

6.9. Пелядь – *Coregonus peled* (Gmelin, 1789)

Пелядь обитает в водоемах арктического побережья Евразии – от Мезени на западе до Колымы на востоке, в Западной Европе и Северной Америке отсутствует. В пределах естественного ареала наиболее многочисленна в бассейне Оби. В результате проведения акклиматизационных работ пелядь обитает в ряде водоемов европейской части России, стран Западной Европы, Средней Азии и в Монголии. Подвиды у пеляди не выделены, но имеются экологические формы: речная, озерно-речная и типично озерная. В Оби, кроме названных форм, выделяют стада полупроходной пеляди – обское и тазовское [Решетников, 1980; Атлас пресноводных..., 2003, т. 1].

Пластичность пеляди в морфоэкологическом отношении подтверждается способностью этой рыбы образовывать практически в каждом водоеме локальные популяции с явно выраженными различиями по меристическим и пластическим признакам. В случае изоляции в озерах речная пелядь достаточно быстро приобретает черты типично озерной. Нередко в одном озере встречается пелядь и с нормальным темпом роста, и тугорослая (карликовая). Такие формы известны в озерах Большеземельской тундры и в озерах бассейнов сибирских рек. В Средней Оби в районе нерестилищ сиговых встречаются стерильные гибриды между пелядью и сигом-пыжьяном, реже – пелядью и муксуном, еще реже – пелядью и нельмой и пелядью и тугуном. Гибриды пеляди и чира (пелчир), полученные в искусственных условиях и проявляющие некоторую степень фертильности, в естественных условиях ни в бассейне Оби, ни в бассейнах других рек Сибири не известны. Подробная информация по распространению, систематике, морфологии и различных сторонах экологии пеляди в ее ареале, в том числе в водоемах Сибири, изложена в монографии Ю. С. Решетникова с соавторами [Решетников и др., 1989].

Высокая экологическая пластичность пеляди проявляется также в более раннем половом созревании и более быстром росте особей этого вида в благоприятных условиях водоемов таежной зоны по сравнению с таковыми лесотундры и тундры. Из всех сиговых пелядь наименее требовательна к содержанию в воде кислорода: угнетение дыхания этой рыбы наступает при снижении концентрации O_2 до 2,3 мг/л, асфиксия – при 0,7–1,85 мг/л.

В Сибири пелядь широко распространена в реках и озерах тундровой, лесотундровой и таежной зон. В морские воды обычно не выходит. Полупроходная обская пелядь в недавнем прошлом поднималась вверх по Оби до Камня-на-Оби. Южная граница распространения природных популяций озерно-речной пеляди в бассейне этой реки проходит по 60 с. ш., северная – по 70–72° с. ш. В озерно-речной системе Ямала пелядь представлена главным образом озерной, в меньшей степени – озерно-речной и полупроходной формами. Есть озерно-речная и озерная пелядь и на Гыданском п-ове [Попов, 2007].

С 1972 по 1976 г. обская речная пелядь была вселена в сравнительно глубокие, холодноводные, незаморзные озера Чибитской и Кара-Кудюрской систем, расположенные на водоразделе рек Чуя и Башкаус (юго-восточный Алтай), в которых пелядь довольно быстро адаптировалась и, достигнув половой зрелости, стала размножаться [Гундризер, Попков, 1991]. Попытки акклиматизировать обскую пелядь в равнинных солоноватоводных (на отдельных участках до 6–8‰) озерах мезоэвтрофного типа (Долгое, Горько-Лебедянское, Чаны, Сартлан, Кривое и др.), расположенных на юго-западе Западной Сибири, успехом не увенчались [Попов и др., 2005]. Выпускаемая в эти водоемы молодь пеляди сравнительно хорошо растет, становится половозрелой, ее гонады внешне развиваются нормально, но вследствие нарушения у большого процента производителей развития гамет (в том числе самцов) только малая часть выметанных яйцеклеток оплодотворяется, а выклюнувшиеся личинки практически полностью погибают. В условиях эксперимента было выявлено, что наиболее жизнеспособными к солености воды до 8 ‰ являются личинки пеляди в возрасте 5–7 суток, наименее толерантными – 1–3 и старше 15 суток.

В правобережье Нижней Оби полупроходная, озерно-речная и озерная пелядь обитают в бассейнах рек Надым, Пур, Таз. Миграции полупроходной пеляди в течение года связаны с нагулом, нерестом и зимовкой этой рыбы. Весной, после схода ледового покрова и притока свежей воды, перезимовавшая в средней части Обской губы пелядь выходит в массу в ее южную часть и затем в Нижнюю Обь, где нагуливается в мелководных, хорошо прогреваемых водоемах поймы. В этот период стадо пеляди состоит как из неполовозрелых, так и из фертильных, в том числе пропускающих в данном году нерест, особей. Часть молоди пеляди остается на нагул в Обской губе [Экология рыб..., 2006].

В пойменной системе Нижней Оби пелядь нагуливается в зависимости от гидрологического режима в течение 1,5–2,5 месяцев. В этот период температура воды в поверхностном метровом слое колеблется от 17 до 26 °С. При более высоких температурах воды пелядь прекращает кормиться и перемещается на глубокие участки водоемов. В июле-августе на мелководьях южной части Обской губы концентрируется в основном неполовозрелая пелядь (вместе с молодь муксуна и чира).

Осенью неполовозрелая часть стада пеляди скатывается в Обскую и Тазовскую губы на зимовку. Половозрелая пелядь мигрирует на нерест в уральские притоки Оби (Северную Сосьву, Сыню, Войкар, Сось, Щучью), и лишь часть репродуктивного стада поднимается для размножения в Среднюю Обь. Места нереста пеляди и муксуна в Средней Оби в значительной степени совпадают и расположены на отрезке реки между 930–980 км по лоцманской карте. Тазовское стадо обской пеляди нерестится в притоках рек Таз и Пур [Исаков, Селюков, 2010].

Озерно-речная пелядь нагуливается в бассейнах сибирских рек в пойменных озерах, протоках, старицах, нерестится в руслах рек и глубоких озерах.

Неполовозрелые и тугорослые особи миграций не совершают. Активность выхода пеляди из озер зависит прежде всего от скорости падения уровня воды. При резких спадах уровня рыбы выходят из озер, и только отдельные особи могут остаться в этом случае на зимовку в отрезанных от реки озерах. При плавном падении уровня воды выход пеляди из озер растянут во времени. В этом случае иногда заметная часть нагульной пеляди остается в озерах на зимовку, но во второй половине зимы, как правило, погибает от удушья [Решетников и др., 1989].

Взрослые особи озерной пеляди в летнее время держатся разрозненно на глубоких центральных участках водоема, а осенью концентрируются на нерестилищах вблизи берегов. После нереста пелядь вновь отходит в центральную часть озера на зимовку. Неполовозрелые особи, особенно сеголетки и годовики, чаще всего питаются в прибрежной зоне на участках со слаборазвитой водной растительностью. И молодь, и взрослая пелядь избегают сильно заросшие макрофитами участки. Ранее считалось, что пелядь не совершает миграций из озера в озеро. Однако было выявлено, что на Ямале половозрелая пелядь нередко мигрирует для размножения из крупных озер в меньшие по площади и глубине [Богданов, 2008; Исаков, Селюков, 2010].

Жизненный цикл пеляди ограничен в водоемах Сибири 10–12 годами. В промысловых уловах преобладают рыбы в возрасте 6–7 лет. Более старшие возрастные группы в настоящее время немногочисленны, а во многих водоемах отсутствуют. Например, если в 1929 г. в уловах обской полупроходной пеляди преобладали рыбы в 4+–6+ и старше, то в начале 1970-х гг. основу уловов составляли особи в 2+–3+ [Экология рыб..., 2006].

В Оби озерная пелядь в 1+ достигает в среднем 21 см длины и 90 г массы, тугорослая – 17 см и 50 г, в 2+ – соответственно 24 и 19 см, 200 и 100 г, в 3+ – полупроходная – 36 см и 600 г, озерная – 28 см и 300 г, озерная тугорослая – 22 см и 100 г, в 5+ – соответственно 40 см и 1000 г, 34 см и 500 г, 34 см длины и 500 г массы.

Высокий темп роста характерен для пеляди, нагуливающейся в условиях хорошо развитой кормовой базы в пойменной системе Нижней Оби. Так, у рыб в Ханты-Питлярском соре в 1982–1987 гг. прирост массы тела за период нагула на четвертом году жизни составил 78 г, на пятом – 100, на шестом – 120, на седьмом – 142, на восьмом – 160, на девятом – 180 г [Исаков, Селюков, 2010].

В озерах Ямала пелядь живет до 10 лет и достигает 50 см длины и 1400 г массы. В возрасте от 1+ до 3+ наибольшие годовые приросты рыб составляют 5 см и 300 г. В разных водоемах этого полуострова размеры пеляди в одних и тех же возрастах заметно отличаются, отражая состояние популяций и кормовой базы. Существенно колеблется рост пеляди в одних и тех же водоемах в разные годы.

В р. Надым озерно-речная пелядь представлена особями от 0+ до 9+ длиной до 45 см и массой до 1300 г. В 1+ размеры рыб равны 17 см и 70 г, в 3+ – 30 см и 350–450 г, в 5+ – 30–39 см и 360–908 г. Темп роста этой формы пеляди в

Надыме выше, чем полупроходной и озерной. Например, в оз. Нумто годовые приросты рыб составляют лишь 2,5 см и около 130 г. В Тазовской губе и р. Таз пелядь в 3+ вырастает в среднем до 200 г, в 4+ – 321, в 6+ – 401, в 7+ – до 439 г [Богданов, 2008; Исаков, Селюков, 2010].

Рост пеляди, как и других рыб, прямо или косвенно зависит от условий обитания: прежде всего от степени развития кормовой базы и доступности кормовых организмов. Особенно наглядно это проявляется при выращивании пеляди в мезотрофных высококормных озерах. Например, в озерах Тюменской области сеголетки пеляди к началу зимы достигают 12–17 см длины и 18–75 г массы, двухлетки – соответственно 18–27 и до 288, трехлетки – 24–38 и 200–1 100, четырехлетки – 28–40 см длины и 400–1500 г массы. При этом основным кормом пеляди является планктон [Исаков, Селюков, 2010].

Говоря о росте пеляди, следует отметить, что возрастная структура ее популяций зависит не только от состояния кормовой базы, но и от степени эксплуатации популяций пеляди промыслом. В случае, если в процессе добычи пеляди селективными орудиями лова (ставными сетями с разным диаметром ячеи) изымаются преимущественно старшевозрастные группы, то доля этих возрастных групп в популяции невелика. Например, это было выявлено в процессе изучения пеляди из озер таежной и тундровой зон Западной Сибири [Попов, 2013].

Половозрелой пелядь в водоемах Сибири становится раньше других сиговых, имеющих аналогичную продолжительность жизни. Вступление каждого поколения в репродуктивную часть стада растягивается на 3–4 года. Пропуски нереста отмечаются чаще в 5+–6+, т. е. после первого нереста рыб. В благоприятных условиях обитания нерест у пеляди, как правило, ежегодный.

Полупроходная и озерная пелядь в бассейне Оби единично созревает в 2+ и в 6+, в массе – в 3+–5+. Полупроходная пелядь Тазовского стада становится половозрелой на 1–2 года позже обской. В 2001 г. нерестовое стадо пеляди в р. Таз состояло из особей в 5+–11+. Озерно-речная пелядь в р. Надым созревает в 4+. В озерах тундры Западной Сибири пелядь становится половозрелой, как правило, на несколько лет позже, чем в озерах лесотундры и тайги, и сроки ее созревания растянуты на большее число лет [Решетников и др., 1989].

Возрастная структура нерестового стада обской полупроходной пеляди зависит от нескольких факторов: 1) численности генераций; 2) условий нагула рыб, вступающих в воспроизводство; 3) степени вылова рыб. Из них наибольшее влияние на рассматриваемый параметр нерестового стада оказывает численность поколений пеляди, что, в свою очередь, зависит от условий нереста и нагула. В годы с благоприятным гидрологическим режимом и длительным залитием поймы средние значения длины, массы тела, массы икры, плодовитости, темпов полового созревания и упитанности рыб значительно выше, чем в маловодные годы. В силу этих причин численность нерестового стада может колебаться по годам в десятки и сотни раз. При стабильной численности в нерестовом стаде обской пеляди доминируют производители в

5+–6+, в периоды роста численности – в 4+–5+, в период депрессии численности – в 6+–7+.

Нерестится пелядь в реках и озерах Сибири в период с конца сентября по конец января, как правило, при температуре воды 1–2 °С. В верховьях р. Северная Сосьва (левый приток Нижней Оби) в период нереста пеляди температура воды в придонном слое составляла 0,2–0,8 °С, содержание кислорода – 4–10 мг/л. Именно температура воды является «стартовым» фактором для начала нереста рыбы. У речных популяций этого вида процесс вымета половых продуктов начинается при температуре воды ниже 5 °С, а «пик» его приходится на период с температурами 1 °С и ниже [Кузнецов и др., 2011].

Речная пелядь нерестится в Сибирском регионе раньше озерной и в более сжатые сроки в конце сентября – октябре, перед ледоставом, в течение 18–30 суток. Озерная пелядь нерестится в ноябре-декабре, иногда по январь включительно, подо льдом. Период икрометания растянут и составляет в целом для нерестового стада пеляди 45–80 суток. Конкретные сроки нереста варьируют и зависят от условий обитания той или иной популяции. Так, в бассейне Оби в тундровых озерах Центрального Ямала (Ямбуто, Нейто) пелядь нерестится в сентябре-октябре при температуре воды у поверхности 2,5–0,2 °С, в озерах Гыданского п-ова – во второй половине ноября, подо льдом, при температуре воды 0,8–1 °С. Начало нереста пеляди в одном из притоков р. Таз наблюдалось 2 октября. Несмотря на то, что общая продолжительность нереста пеляди составляет 3 и более месяца, основная масса (65–75 %) производителей той или иной популяции выметывает икру в течение 12–15 суток. В случае, если нерестовое стадо состоит из генетически разнородных групп, может наблюдаться эффект нескольких максимумов нереста.

В качестве нерестового субстрата речная пелядь использует песчаный, песчано-галечный либо каменистый грунт на глубине 1,2–4 м, озерно-речная и озерная пелядь – в разной степени заиленный песок с остатками растительности. В реках на участках нереста пеляди скорость течения не превышает 2–2,5 км/ч. И в реках, и в озерах мелкая (1,3–1,5 мм в диаметре), желтоватого цвета икра пеляди размещается на грунте весьма неравномерно – от 1 до 200 и более икринок на 1 м² площади дна; икринки обладают слабой клейкостью, что позволяет им удерживаться на поверхности нерестового субстрата.

Плодовитость пеляди как вида в целом намного больше, чем у других сиговых. В водоемах Сибири ИАП пеляди колеблется в зависимости от размеров и физиологического состояния самок от 3 до 300 тыс. икринок. У полупроходной пеляди из Оби плодовитость составляет 19–63 тыс. икринок, у озерной пеляди – 3–138 тыс. икринок. При этом коэффициент корреляции ИАП с длиной и массой тела самок равен в среднем около 0,8, с возрастом – 0,3–0,4. У пеляди из озер Ямала ИАП колеблется от 13,8 до 138,4, в среднем по всем репродуктивным возрастам составляя 72,4 тыс. икринок. Озерно-речная пелядь в бассейне Надыма выметывает от 48,6 до 112, а в среднем – 67,4 тыс. икринок.

В период инкубации икра пеляди довольно устойчива к дефициту кислорода. Нередко отложенные в условиях озер на слабопроточных участках икринки покрываются тонким слоем ила, но тем не менее в массе не гибнут. Во многих типично пеляжьих, сравнительно мелководных (2–3 м) озерах в таежной, лесотундровой и тундровой зонах Сибири, промерзающих к концу зимнего периода почти до дна, икра пеляди также развивается нормально. Однако в случае полного промерзания водоема или весенних подвижек ледового покрова под действием ветров происходит полная гибель кладок икры пеляди (и других осенне-зимне-нерестящихся рыб). Например, такое явление отмечено в озерах бассейна Индигирки [Венглинский, 1998].

В условиях натурального эксперимента выявлено, что период развития оплодотворенной икры пеляди длится от 80 до 123 суток, при этом основная масса личинок вылупляется на 110–116-е сутки после оплодотворения, «набрав» 330–348 градусо-дней. Оптимальной для инкубации икры пеляди является температура воды в диапазоне 2–5 °С; температура в 7–8° составляет верхний порог нормального развития, температура в 10–11° – сублетальна, в 14–20 °С – летальна [Кузнецов и др., 2011].

Сравнительно хорошо изучено питание пеляди. Личинки пеляди в водоемах Оби переходят на экзогенное питание еще до окончательного рассасывания желточного мешка, но только при условии повышения температуры воды как минимум до 6 °С. Основу рациона личинок составляют науплии копепода, молодь кладоцер, коловратки и мелкие (< 2 мм) личинки насекомых; до 5 % личинок начинают питаться еще во время ската с мест выклева [Экология рыб..., 2006].

Рацион питания взрослой пеляди в водоемах Сибири, в том числе в тех, в которых эта рыба акклиматизирована, состоит из широкого спектра организмов: зоо- и фитопланктона, зообентоса и нектобентоса, попавших в воду воздушных насекомых, перифитона, гидрофитов, икры рыб. Пелядь в гораздо большей степени, чем другие сиговые, приспособлена к питанию в прибрежной мелководной зоне пойменных водоемов. В северных водоемах эта рыба является главным, а в некоторых случаях единственным потребителем обильного корма на заливных участках поймы. В годовом цикле питания для пеляди более, чем для других сиговых рыб, важен период летнего нагула, за 2–3 месяца которого она заметно увеличивает свои размеры, массу и упитанность. Питается пелядь и в зимний период, хотя и менее интенсивно, чем в период открытой воды. Не питается или слабо питается в период нереста [Решетников и др., 1989].

Полупроходная обская пелядь летом нагуливается в сорах поймы нижнего течения Оби и в низовьях впадающих в нее уральских притоков. В это время наибольший удельный вес в пище пеляди принадлежит эстерии – рачку из группы листоногих, обитающему в придонном слое воды и развивающемуся летом в громадном количестве. Второе место в питании пеляди принадлежит ветвистоусым и веслоногим рачкам. В отдельных случаях к этой пище примешиваются организмы бентоса – личинки хирономид, ручейников, моллюс-

ки. Во второй половине лета питание рыб сокращается, что связано с выходом пеляди из соров из-за падения уровня воды. Во время подъема к нерестилищам пелядь почти не питается [Попов, 2013].

Озерная пелядь в большинстве водоемов ареала питается преимущественно организмами зоопланктона и в меньшей степени – водорослями. В оз. Ендырь (басс. Оби) в пище взрослой пеляди в июле преобладают босмины, в августе – хидорус, в сентябре – босмины и дафнии. Молодь пеляди летом питается хидорусом, развивающимся в это время в количестве до 380 тыс. экз./м³. По мере снижения в озере температуры воды и численности зоопланктона активность питания и взрослой пеляди и ее молоди постепенно угасает, падая в ноябре-январе почти до нуля. Однако в большинстве водоемов, особенно на юге ареала, пелядь сравнительно активно питается и подо льдом. В целом, в озерах бассейне Оби, как таежных, так и тундровых, в составе пищи пеляди ведущую роль из зоопланктона играют кладоцеры, за которыми следуют копеподы и коловратки. Нередко ветвистоусые рачки преобладают в питании пеляди даже в тех озерах, где в составе зоопланктона доминируют веслоногие рачки. Организмы зообентоса в желудках пеляди из озер обского бассейна встречаются редко и в небольшом количестве. Однако в реках севера Сибири, в том числе в реках субарктической зоны Западной Сибири, взрослая пелядь в значительной степени потребляет и организмы зообентоса. Связано это с весьма низким развитием в северных реках зоопланктона. По этой же причине нередко в желудках пеляди из водоемов Субарктики обнаруживаются рыбы небольших размеров, а также остатки гидрофитов [Решетников и др., 1989].

Пелядь – ценная промысловая рыба, ежегодные уловы которой только в бассейне Оби составляли до 1954 г. 35,0 тыс. ц, или около 6 % от вылова всех сиговых рыб в водоемах Сибири. С 1976 по 1980 г. вылов пеляди в бассейне этой реки возрос до 50,0 тыс. ц в год. В настоящее время ежегодно вылавливается менее одной трети этой величины: в 2001 г. – 12,2, в 2002 г. – 12,4 тыс. ц. В то же время в последние годы отмечается старение популяций и недоиспользование промысловых запасов обской пеляди, в нерестовых стадах которой преобладают особи в 6+–7+, а продолжительность жизни рыб возрастает до 13+. Общая численность популяции речной пеляди снизилась в бассейне Оби за последние 15 лет примерно в три-четыре раза. Рост численности речного стада этого вида возможен только в случае появления двух высокоурожайных поколений подряд численностью по 3–5 млн личинок каждая [Богданов, 2011].

В бассейне Енисея пелядь обитает в водоемах лесотундры и тундры. В русле Енисея речная пелядь встречается на отрезке в 1632 км – от устья р. Сым на юге до дельты на севере. Наиболее многочисленна на участке между селами Верхне-Имбатское и Усть-Порт. В левобережье Енисея речная, озерно-речная и озерная пелядь обитает от рек северо-таежной зоны – Елогуй и Турухан – до рек тундры – Яра, Пелядка, Танама, в том числе в материковых озерах в бассейне Турухана – Советских, Маковском, Налимьем [Попов, 1986].

В правобережье Енисея пелядь не известна в Подкаменной и Нижней Тунгусках [Попов, 1990], в Курейке она обитает только в озерах устьевого участка реки (наиболее многочисленна в оз. Мундуйское) и в горных озерах на водоразделе рек Курейка и Хантайка [Романов, 2004].

В озерах плато Путорана пелядь известна только в трех из них: Харпичи, Люксина (бассейн Енисея) и Дюпкун (бассейн Котуя) [Сиделев, 1981]. В водоемах Хантайской гидросистемы пелядь обитает как в озерах, так и в реках и в водохранилище, но в восточной глубоководной части оз. Хантайское она малочисленна [Романов, 2004]. В бассейне Пясины пелядь встречается как в основном русле реки, так и в ее притоках и озерах, в том числе не имеющих связи с Пясиной.

В середине XX в. пелядь в Енисее старше 10+ (массой 2 кг) не встречалась. В оз. Карасино в 1+ она имела 14 см длины (*ad*) и 24 г массы, в 2+ – соответственно 22 и 167, в 3+ – 28 и 341, в 5+ – 34 и 537, в 7+ – 36 и 735, в 9+ – 39 см длины и 913 г массы. В Турухане встречается пелядь в 0+–7+, длиной 8–58 см и массой 13–2 590 г. Пелядь из олиготрофных озер, расположенных в верховьях этой реки, таких размеров не достигает: в оз. Маковское в 6+ длина рыб составляет 33–38 см, масса – 425–725 г. В Танаме пелядь в 4+ имеет 31 см длины и 380 г массы, в 6+ – соответственно 36 и 670, в 8+ – 38 и 840, в 10+ – 44 и 1 200, в 12+ – 48 см длины и 1 800 г массы. В правобережье Нижнего Енисея в оз. Мундуйском пелядь в 2+ достигает 21 см длины и 155 г массы, в 4+ – 28 и 396, в 6+ – 31 и 568, в 8+ – 35 и 788, в 10+ – 40 см длины и 1 090 г массы. В Хантайской гидросистеме самые высокие показатели роста отмечены у пеляди из водохранилища, где в 1977 г. рыбы в 7+ имели 37 см длины и 740 г массы, в 1999 г. в 10+ – 32 см и 404 г [Романов, 2005; Попов, 2007].

Озерная пелядь становится половозрелой в низовьях Енисея в массе в 4+–5+ по достижении 15–18 см длины (*ad*) и 250–300 г массы, озерно-речная – в 5+–6+ при 22 см длины (*ad*) и 400–500 г массы. В р. Турухан пелядь созревает впервые в 2+–3+, в массе – 4+–5+ по достижении 35–38 см длины и 640–800 г массы. В оз. Маковское основная масса самцов созревает в 4+ при достижении 24 см длины (*ad*) и 400 г массы, самки – в 5+ при 24 см и 500 г. В Танаме пелядь становится половозрелой впервые в 4+, в массе – в 5+. В правобережье Нижнего Енисея в оз. Мундуйское пелядь созревает по достижении 25–27 см длины и 300–400 г массы. В бассейне р. Хантайка в конце 1960-х гг. самцы пеляди становились половозрелыми в 3+ при 23–26 см длины и 160–200 г массы, самки – в 4+ при 25–28 см длины и 250–290 г массы, на нерестилищах встречались особи от 3+ до 11+, преобладали особи в 4+–5+ [Карманова, 2004].

ИАП енисейской пеляди составляет 23,7–84,5 тыс. икринок, в Турухане – 17,3–183, в среднем – 83, в оз. Маковском: у самок в 4+ – 35, в 5+ – 39, в 6+ – 66, в Танаме – 19,2–62,2, в среднем – 46, в оз. Мундуйском: у озерно-речной – 9,7–37,3, у озерной – 10,9–59,2 тыс. икринок. В бассейне р. Хантайки в конце 1960-х гг. плодовитость пеляди в 5+–8+ равнялась 10–28 тыс. икринок, к концу

XX столетия наиболее высокая плодовитость отмечена у пеляди из водохранилища – до 30 тыс. икринок [Карманова, 2004].

В питании взрослой пеляди из оз. Маковского преобладают организмы зоопланктона, но нередко в желудках рыб встречаются представители зообентоса – личинки хирономид, ручейников, иногда имаго ручейников. В течение суток наиболее активно пелядь питается в утренние часы и в первую половину дня, а также с 18 ч до полуночи; остальное время суток активность потребления пищи существенно ниже. В вечерние часы и в начале ночи пелядь подходит для кормежки к берегам озера, в остальное время держится в пелагиали.

В Танаме, как и в большинстве других рек тундры Сибири, взрослая пелядь в значительно большей мере, чем в более южных водоемах, потребляет организмы зообентоса в связи с крайне низким развитием здесь зоопланктона [Попов, 2007].

В 1976–1985 гг. в бассейне Енисея вылавливалось от 1,6 до 3,0, в среднем – 2,3 тыс. ц пеляди в год, в настоящее время ежегодно добывается 1,5–3,0 тыс. ц этой рыбы [Андриенко, Богданов и др., 1999; Андриенко, 1996].

В бассейне Лены пелядь встречается от устьевго участка р. Олекмы на юге и до дельты включительно (до 73° 30' с. ш.). Наиболее многочисленна в сравнительно неглубоких, но незаморных озерах, имеющих связь с речной системой. В солоноватые воды устьевого взморья не выходит. Обитает преимущественно в озерах, как в материковых, так и в термокарстовых (в том числе расположенных на островах дельты). Предпочитает селиться в относительно глубоких (4–6 м), нередко проточных озерах, избегая тем самым гибели в период снижения концентрации кислорода в воде в период ледового режима водоемов. В половодье выходит с мест зимовки в протоки на летний нагул. К осени, по мере падения уровня воды, возвращается в незаморные озера на зимовку. В озерах дельты пелядь малочисленна [Венглинский и др., 1987; Кириллов, 2000].

Экология пеляди в бассейне Лены в основных чертах близка к таковой в бассейнах Оби и Енисея. Промысловый лов этой рыбы в бассейне Лены ведется преимущественно в озерах среднего и нижнего течения реки. Всего в пределах Якутии до недавнего времени ежегодно добывалось 7,6–17, в среднем около 4 тыс. ц пеляди. В 2009 г. в водоемах республики было выловлено 2 тыс. ц пеляди, в том числе в Лене 150 ц. Состояние численности пеляди в бассейне Лены (и Якутии в целом) удовлетворительное; во многих, особенно труднодоступных, водоемах ее промысел не ведется по экономическим причинам [Кириллов, 2002a].

Кроме рыб семейства сиговых в устьевых областях Оби, Енисея и Лены заметную долю в промысле играют обыкновенная щука, налим и обыкновенный окунь, краткую информацию по экологии которых приводим ниже.

6.10. Обыкновенная щука – *Esox lucius* Linnaeus, 1758

Щука является одним из наиболее эврибионтных пресноводных видов рыб северного полушария. Она распространена по всей Европе, на большей части Северной Азии и Северной Америки. Отсутствует в водоемах Пиренейского п-ова и южных районов Югославии, северных районов Англии и западной Норвегии, на о-ве Новая Земля. В пределах территории Сибири обитает от восточных склонов Урала до тихоокеанского побережья. Широко распространена в Анадырско-Пенжинском бассейне, встречается, но нерегулярно, в реках Корякии, северо-востока и северо-запада Камчатки, материкового побережья Охотского моря. Отсутствует обыкновенная щука на Сахалине и в водоемах Курильских о-вов. В бассейне Амура и на Сахалине семейство щуковых представлено только амурской щукой (*Esox reichertii* Dybowski, 1869), в озерах и реках Монголии обитают оба вида. Подвиды обыкновенной щуки в пределах ареала не выделены [Атлас пресноводных..., 2003, т. 1].

В бассейне Оби щука распространена повсеместно и является одним из основных промысловых видов рыб, проявляя при этом высокую изменчивость как в морфологическом, так и экологическом отношении. В оз. Телецкое и в реках Бия и Катунь щука малочисленна, как и в Обской и Тазовской губах, но в среднем и нижнем течениях Оби, напротив, многочисленна, особенно в пойменных озерах. До середины XX в. щука была многочисленна в ряде озер Обь-Иртышского междуречья, прежде всего в оз. Чаны, но в настоящее время она здесь малочисленна в связи с ухудшением условий ее обитания – существенным снижением уровня воды, повышением ее минерализации, заморными явлениями в зимний период. Начало угнетенного дыхания взрослых особей этого вида рыб наступает при концентрации в воде кислорода 3–2 мг/л, а предел выживаемости равен 0,6–0,3 мг/л [Экология рыб..., 2006].

В Обской губе щука встречается в зоне пресных вод, обитает в притоках южной зоны губы, в том числе в Надыме. На Ямале населяет как реки, так и озера. В реках и озерах полуострова растет хуже, чем в губе. Обычна в низовьях рек и глубоких материковых озерах Гыданского п-ова, т. е. на тех участках, на которых наиболее развита система придаточных водоемов и имеется нерестовый субстрат для щуки – типичного фитофила. В годы высоких паводков заходит в изолированные от рек озера, где и остается частично после спада воды, достигая через несколько лет больших размеров в случае отсутствия зимних заморных явлений [Богданов и др., 2000].

В реках щука держится в затишной зоне прибрежной полосы основного русла, но чаще – в протоках, старицах, пойменных озерах, как правило, с хорошо развитым сообществом гидрофитов. При высокой численности в придаточной системе и нехватке здесь пищи часть особей щуки выходит в русло реки.

Значительных по протяженности миграций щука в течение жизни не совершает, но в период зимних заморов, которые особенно характерны для Средней и Нижней Оби, уходит из зоны дефицита кислорода в незамерзшие водоемы или незамерзшие участки водоема. Нередко щука переживает период замора в небольших реках, имеющих подземное (ключевое) питание. В уральских притоках Нижней Оби – Северной Сосьве, Сыне, Войкаре и др. – во избежание гибели от зимнего замора поднимается в верховья этих рек на расстояние 200–500 км от устья [Экология рыб..., 2006].

Известный предельный возраст щуки в водоемах Сибири – 18 лет. В водоемах бассейна Оби самые крупные экземпляры щуки имели в этом возрасте длину 1,5 м и массу 15 кг и более. В уловах из р. Надым встречаются особи щуки в 0+–14+ длиной от 11 до 112 см и массой от 11 до 13730 г. В речных водах надымская щука растет лучше, чем в материковых озерах.

А. К. Матковским [1997] изучалось влияние температуры и уровня воды на рост щуки в водоемах Средней и Нижней Оби. Низкий темп роста наблюдался в холодный многоводный 1986 г. и жаркий маловодный 1989 г., а в теплые многоводные 1983–1985 гг. темп роста был выше. В целом, щука растет существенно лучше в хорошо прогреваемых и соответственно высококормных водоемах, расположенных, как правило, в лесостепной и таежной зонах Сибири. В олиготрофных водоемах горных районов и Субарктики Сибири щука в течение всей жизни растет медленно.

Половозрелой щука становится в условиях водоемов с хорошо развитой кормовой базы рано – на 2–3-м году жизни, в малокормных водоемах – на 3–5-м году. В Телецком озере массовая половозрелость щуки наступает в 3+–5+, в Средней и Нижней Оби – в 2+–4+ при минимальной длине 35–40 см и массе 500–700 г, в р. Надым – в 3+–4+.

Нерестится щука в водоемах Сибири раньше всех других видов рыб, в большинстве случаев за несколько дней до или сразу за распалением льда. Как и в других частях ареала, сроки нереста щуки в водоемах Сибири определяются прежде всего температурой воды и уровнем паводка, к колебаниям которых щука довольно успешно адаптируется.

Нерест у щуки происходит в прибрежной зоне водоемов на наиболее мелководных (нередко 5–10 см) свежезалитых участках, покрытых растительностью, при температуре воды 3–6 °С. В случае, если температура воды на нерестилище существенно повышается, нерест щуки на мелководьях прекращается и она уходит на большие глубины с более низкими температурами воды.

В условиях низовьев Оби щука нерестится обычно во второй половине мая – начале июня при прогреве воды до 4–6 °С. Икра выметывается за один прием, а самцы принимают участие в нересте несколько раз, поскольку сперма в молоках созревает асинхронно. В реках Гыданского п-ова нерест щуки отмечен нами с 20 июня по 5–8 июля. Примерно в эти же сроки нерестится щука в реках Восточной Сибири [Попов, 2007].

Основными объектами питания взрослой щуки являются рыбы семейства карповых (50 % по частоте встречаемости в желудочно-кишечном тракте),

сиговых (30 %) и окуневых (20 %). В малокормных озерах в питании взрослой щуки заметную роль играют донные беспозвоночные и молодь рыб, в том числе своего вида.

Плодовитость щуки из водоемов Оби колеблется в зависимости от размеров рыб от 3 до 172 тыс. икринок, у самок массой 9–10 кг она достигает более 300 тыс. икринок. В Надыме ИАП щуки составляет 23–87, в Танаме – 21–156 тыс. икринок [Экология рыб..., 2006].

Икринки щуки имеют желтоватый цвет, сходный с цветом отмершей растительности, их диаметр после оплодотворения составляет от 2 до 3,5 мм. Выметанная икра сначала приклеивается к травянистой растительности, реже на кустарники, затем теряет клейкость и падает на дно, где и продолжает развиваться среди остатков растительности. По наблюдениям в низовьях Оби, на выживаемость отложенной икры щуки сильное влияние оказывает величина весеннего паводка – в годы с высоким и продолжительным паводком площадь нерестилищ и процент выживания выметанных икринок увеличиваются. В итоге поколение щуки такого года бывает многочисленным. В случае быстрого падения уровня воды в водоеме в тот относительно короткий период, когда икра находится в толще воды на растительности, она может обсохнуть и погибнуть. Повышение уровня воды над отложенной икрой, как правило, не оказывает на нее отрицательного влияния, но срок инкубации удлиняется. Кратковременное вмерзание икры щуки в лед не всегда приводит к летальному исходу оплодотворенных икринок.

Инкубационный период развития оплодотворенных икринок щуки длится в зависимости от условий их развития, прежде всего температуры воды, от 7–10 до 18–20 суток. В условиях Нижней Оби преобладающая температура воды в период инкубации икры щуки составляет 8–12 °С, а продолжительность эмбриогенеза – около двух недель. В условиях эксперимента в инкубационных аппаратах Сес-Грина, поставленных в р. Ариштовка (приток оз. Большой Уват – левобережье Средней Оби), искусственно оплодотворенная икра щуки развивалась 9 суток при средней температуре воды 12 °С. При выращивании щуки в прудах на территории Алтайского края инкубационный период при температуре воды 11–12 °С длился 20–21 суток [Морузи и др., 2001].

Икринка щуки во время развития вращается в оболочке, что способствует более успешному газообмену эмбриона. Вылупившаяся предличинка длиной около 8 мм имеет крупный желточный мешок с сильно развитой на его поверхности сетью кровеносных сосудов, играющих роль личиночного органа дыхания. Непосредственно после выклева личинки приклеиваются к растениям и некоторое время висят неподвижно. Через семь суток после выклева содержимое желточного мешка расходуется, и при длине около 1,5 см личинка переходит к активному питанию. Малек щуки в условиях пойменных водоемов Средней Оби к середине лета достигает 10–12 см длины, к осени – 19–21 см длины и 60–100 г массы, к концу первого года жизни – 25 см и 150 г, к концу второго года жизни – 35–40 см длины и 500–600 г массы. В олиготрофных водоемах молодь и взрослая щука растут медленно [Гундризер, 1978].

Питается молодь щуки в первые месяцы жизни зоопланктоном, организмами нектобентоса и бентоса, но уже в возрасте 2–3 месяцев в пище сеголетков значительный удельный вес начинает занимать молодь рыб. В условиях аквариума мальки щуки на 15-й день жизни охотятся за личинками рыб, в том числе своего вида. В пойменных водоемах Оби мальки щуки начинают активно хищничать по достижении 2,5–3,0 см длины. В это время они встречаются повсеместно по заросшему растительностью мелководью; наиболее крупные из них подходят к истокам вытекающих из озер ручьев, где активно питаются молодь рыб: плотвы, ельца, окуня, щуки и др. Такому характеру питания молоди щуки способствует то, что ее личинки выклеваются из икринок на неделю-две раньше, чем карповые и окуневые рыбы, и в дальнейшем развитии всегда превосходят размеры своих жертв. Например, в р. Северная Сосьва (низовья Оби) мальки щуки в середине лета имеют среднюю длину 8,5 см, плотвы – 3,0, окуня – 3,8, ерша – 1,8 см. Молодь окуня и ерша длиной 5–6 см для сеголетков щуки таких размеров недоступна.

В пойменных водоемах Нижней Оби в питании молоди щуки длиной более 5 см отмечено 37 разных организмов. С переходом на хищный образ жизни спектр питания сужается. По мере роста щуки средние размеры ее жертв возрастают. Рацион, в котором вначале преобладают мелкие карповые рыбы, постепенно расширяется за счет более крупной молоди окуневых, налима и щуки.

Скорость переваривания пищи у молоди щуки зависит от физиологического состояния рыб, температуры воды и размеров жертвы. При температуре воды 11–17 °С время переваривания рыб (карповых и окуневых) составляет двое суток, при 18 °С и выше – сутки.

В пойменных водоемах Средней Оби пища одномесячных мальков щуки состоит из зоопланктона и диатомовых водорослей (57 % по весу пищевого комка), зообентоса (41 %), на долю мальков рыб разных видов приходится 2 %. Через месяц, по достижении длины 7–9 см, основу питания мальков щуки составляет молодь рыб (44 % по весу), зообентос (37 %) и зоопланктон (18 %). Годовики щуки потребляют почти исключительно молодь рыб (карповых, ерша, окуня, судака, щуки), в меньшей степени – представителей зообентоса. Разнообразен состав пищи сеголетков щуки и в Нижней Оби: наряду с организмами зообентоса (личинки хирономид, ручейников, поденок, мух, жуки и др.), в него входят и мальки ельца, плотвы, щуки, реже – налима и пеляди. В конце июля молодь щуки в низовьях Оби полностью переходит на хищничество [Матковский, 1997].

Взрослая щука питается в Оби в основном карповыми, прежде всего плотвой – одним из наиболее многочисленных видов рыб этой реки, а также ершом, окунем, молодь щуки. В малокормных материковых озерах в бассейнах Надьма рацион питания щуки состоит преимущественно из беспозвоночных бентоса и молоди своего вида. Канибализм у щуки усиливается в летнее время в период снижения уровня воды, когда молодь концентрируется в потоках и у выхода из соров.

В низовьях Оби щука потребляет в значительных количествах сиговых рыб – тугуна, пелядь, сига-пыжьяна. Во время охоты на рыб щука нередко не может поймать жертву, но ранит ее. Особенно часто это наблюдается в мае, когда у щуки происходит смена зубов. Крупные особи щуки охотятся не только на рыб, но могут напасть на водоплавающих и околоводных птиц, мышевидных, ондатру, водяных крыс, кротов.

В большинстве водоемов в бассейна Оби, особенно в ее среднем и нижнем течениях, взрослая щука не вступает в существенную пищевую конкуренцию с другими хищными видами рыб. Наиболее серьезными конкурентами щуки на почве питания являются нельма, налим (особенно в зимний период) и окунь.

Высокопродуктивные пойменные водоемы Оби служат хорошим местом для нагула щуки, и пищевой фактор не является лимитирующим для роста ее численности. Однако в случае высокой концентрации щуки в этих водоемах часть рыб выходит в русло реки, где условия питания существенно хуже.

Интенсивность питания щуки в первые годы жизни (до 4–5 лет) выше, чем в последующие. Совсем или почти совсем не питается щука во время нереста и зимой в заморных водоемах при снижении в воде концентрации кислорода. Ранее считалось, что снижение активности питания щуки в летний период связано со сменой зубов, однако затем было установлено, что главная причина этого – повышенная температура воды. Однако высокий процент особей щуки с пустыми желудками может встречаться летом как в водоемах с повышенной температурой воды, так и с сравнительно низкой. Такого рода факты, выявленные, например, для щуки из системы Баунтовских озер, объясняются ритмикой питания щуки, как и многих других хищных рыб. Не прекращает питаться щука в незаморных водоемах Сибири и зимой, хотя интенсивность питания ее в это время заметно ниже, чем в период открытой воды, а рост рыб практически прекращается.

Максимальная величина добычи щуки в водоемах Нижней Оби – 115 тыс. ц – была отмечена в 1948 г. В настоящее время уловы щуки на этом участке реки не превышают 50 тыс. ц в год, а ее оптимальный вылов оценивается в 20–25 тыс. ц [Вылежанский и др., 2009].

В бассейне Енисея щука распространена от верховьев до Енисейского залива включительно [Криницын, 1989]. Многочисленна в левобережных притоках таежной зоны и менее многочисленна в притоках лесотундры и тундры [Попов, 2007]. В небольшом числе обитает щука в правобережных притоках Нижнего Енисея. Однако в верховьях Подкаменной Тунгуски и Нижней Тунгуски, имеющих на этом участке облик равнинных рек с хорошо развитой системой придаточных водоемов, щука сравнительно многочисленна [Попов, 1990]. Населяет щука многие проточные озера плато Путорана [Сиделев, 1981]. Довольно многочисленна она в Курейском и Хантайском водохранилищах [Романов, 2004].

Половозрелой щука в Енисее становится в 3+–4+ при 35–40 см длины и 350–620 г массы, но в низовьях реки – в 5+ [Гундризер, 1963; Вышегородцев, 2000]. Нерест этого хищника участке Енисея от г. Красноярска до с. Ворогово происходит во второй половине мая, в низовьях реки – в первой половине июня. В условиях Хантайского водохранилища наблюдается два пика массового нереста щуки: в конце мая – начале июня в притоках при температуре воды 6–11 °С (в это время водохранилище покрыто льдом) и в конце июня – начале июля в прибрежной зоне водохранилища при температуре воды 6–14 °С, обычно в местах впадения ручьев, на глубине 15–70 см [Ледяев, 1992].

Спектр питания взрослой щуки в левобережных притоках Нижнего Енисея расширяется при продвижении с юга на север: в Турухане он состоит из 9–10 компонентов, с преобладанием по частоте встречаемости и удельному весу в желудочно-кишечных трактах щуки карповых рыб, а в реках тундры – из 14–15 компонентов, с преобладанием сиговых рыб. Эти различия связаны с ухудшением условий питания щуки в водоемах тундры – существенно меньшей здесь суммарной численностью рыб. В правобережных притоках Нижнего Енисея, в которых численность всех видов рыб сравнительно невысокая, взрослая щука, помимо рыб, нередко потребляет в качестве дополнительной пищи и беспозвоночных нектобентоса (бокоплав) и бентоса (личинки стрекоз и ручейников, моллюски, смыываемые в воду дождевые черви и др.) [Коновалова, Попов, 1983]. В Хантайском водохранилище щука питается наиболее активно в июле–октябре, наименее активно – в зимний период. Основу пищевого рациона щуки в этом водоеме в течение всего года составляют сиговые рыбы [Ледяев, 1992].

В бассейне Енисея (без учета водохранилищ) с 1976 по 1985 гг. ежегодно добывалось от 3,0 до 4,5 тыс. ц щуки, с незначительными колебаниями уловов по годам [Андриенко, Куклин, 1989].

В устьевой области Лены обыкновенная щука встречается повсеместно – до дельты включительно. Нерестится в первой декаде июня на заливаемых в половодье участках поймы [Венглинский и др., 1987]. Основу ее питания в низовьях Лены составляют карповые, в дельте – сиговые, подкаменщики, нередко взрослые особи щуки поедают молодь собственного вида. Весной в желудках щуки встречаются беспозвоночные бентоса – пиявки, гаммарусы и др.. Промысловый лов щуки в устьевой области Лены ведется преимущественно в пойменных водоемах в низовьях реки. В протоках дельты в период с 1979 по 1983 г. добывалось в среднем 620 ц щуки. В настоящее время состояние промысловых запасов этого вида рыб в низовьях Лены удовлетворительное [Кириллов, 2002a].

6.11. Налим – *Lota lota* (Linnaeus, 1758)

Налим широко распространен в северных районах Европы, Азии и в Северной Америке. Повсеместен налим и на территории Сибири, где он являет-

ся единственным представителем семейства налимовых. В небольшом числе выходит на нагул из устьевых участков сибирских рек в морские воды с соленостью до 12 ‰. Известен в составе ихтиофауны Новосибирских островов и в реках арктического побережья Восточной Чукотки, но редок на южном побережье Чукотского п-ова. Обычен в реках Анадырско-Пенжинской низменности и Корякского нагорья. На материковом побережье Охотского моря встречается только в р. Парень и в оз. Нерка. Есть на Сахалине и Шантарских о-вах. Отсутствует на Курильских о-вах. Повсеместен в бассейне Амура. Обитает на территории Монголии в бассейне р. Селенга, но отсутствует в системе озер Западно-Монгольской провинции [Атлас пресноводных..., 2003, т. 2].

В бассейне Оби налим обитает на всем протяжении реки и в большинстве ее притоков. Особенно многочислен в дельте и южной части Обской губы. В средней части Обской губы встречается единично, а в северной, осолоненной, не отмечен. Заходит налим из Обской губы на нагул и нерест в Надым. Известен в реках и глубоких проточных озерах Ямала и Гыданского п-ова, но везде сравнительно малочислен [Экология рыб..., 2006].

Характер миграций молоди налима в пределах Нижней Оби изучался в период с 1961 по 2007 г. включительно А. Р. Копориковым [2008]. Автором было установлено, что личинки и сеголетки налима скатываются с нерестилищ в пойму нижних участков нерестовых рек и в соровую систему дельты Оби в конце апреля – начале мая, пик ската совпадает с ледоходом. Максимальная длительность ската зарегистрирована в 1999 г. – 42 суток. Скат пассивный, но во время движения личинки совершают вертикальные перемещения («свечки»), что позволяет им оставаться в толще воды и не упасть на дно. Протяженность ската – от нескольких десятков километров (р. Войкар) до нескольких сотен километров (р. Сев. Сосьва). Длина рыбок на этом этапе развития составляет 3,6–4,8 мм, масса тела в среднем 380 мг, питание эндогенное.

Скатившись с нерестилищ, молодь налима распределяется по пойме нерестовых притоков и соровой системе Оби и приступает к экзогенному питанию. В процессе дальнейшего нагула может переноситься течениями с места на место, но в итоге оказывается в большинстве своем на участках с медленным течением, где выше, чем на русловых участках, температура воды и лучше условия питания. Наиболее предпочитаемые молодь биотопы: 1) мелководья с залитой наземной растительностью и минимальным движением водной массы и 2) непроточные мелководья песчано-галечных пляжей с полным или почти полным отсутствием наземной и водной растительности.

Нагул молоди налима на указанных биотопах характеризуется быстрым ростом рыб и продолжается до начала обсыхания соров в августе. К этому времени молодь достигает в длину нескольких сантиметров и способна активно двигаться против течения, заходя в русловую часть нерестовых притоков.

Движение молоди налима к местам зимовки длится от обсыхания соров до наступления заморных явлений на Оби. При этом основная ее масса поднимается вверх по притокам и лишь часть молоди скатывается в Обскую губу. Однако, по мнению А. Р. Копорикова [2008], факт осенне-зимней миграции

молоди в губу не является бесспорным и требует подтверждения в процессе дальнейшего изучения экологии налима Нижней Оби.

Скат годовиков налима с мест зимовки в уральских притоках Оби в Обскую губу происходит подо льдом, возможно, вместе со взрослыми особями. Основная часть молоди попадает сюда к маю. В южной части губы молодь налима нагуливается в течение нескольких лет, вплоть до наступления половозрелости. В контрольных уловах присутствуют особи налима в 1+–3+, длиной от 9 до 35 см и массой от 4 до 248 г.

Половозрелый налим полупроходной экологической формы зимует в Обской губе. На нерест поднимается в верховья левобережных притоков Нижней Оби – реки Щучья, Сось, Войкар, Сыня, Северная Сосьва, где и остается на зимовку. Обычно подъем налима в нерестовые реки начинается после 15–20 сентября, когда в них уже зашла для размножения большая часть полупроходных сиговых рыб. Налим поднимается медленно, приостанавливаясь на участках концентрации ерша и окуня, служащих в это время его основной пищей. Нерестилищ сиговых он достигает в ноябре. В низовья Оби налим скатывается весной, после нереста, незадолго перед вскрытием реки и во время ледохода.

Другая, меньшая по численности, часть полупроходного налима поднимается осенью из Обской губы на нерест в верховья Оби и Иртыш в основном ночами, подолгу задерживаясь на тех или иных участках для нагула. До зарегулирования этих рек плотинами ГЭС нерестилища налима располагались на нижних участках рек Бия, Катунь, Чарыш, Ануй и в верховьях Иртыша. В настоящее время налим размножается в Оби на участке от плотины Новосибирской ГЭС до устья р. Парабель, в Иртыше – в районе г. Тобольска. Существенное влияние на характер миграций налима в Оби оказывают ежегодные зимние заморы.

У налима туводной экологической формы в Оби, как и в большинстве других сибирских рек, протяженность нерестовых миграций составляет 100–200 км. Во время наибольшего прогрева воды этот налим держится в основном на приглубых участках рек и озер. Осенью, с понижением температуры воды до 12–8 °С, он выходит из укрытий и активно питается. В конце сентября половозрелый, а частично и неполовозрелый налим начинает продвижение к местам нереста [Экология рыб..., 2006].

Налим – холодолюбивая рыба и предпочитает холодные и прозрачные водоемы с каменистым, галечно-каменистым и песчаным дном с небольшой степенью заиления. Летом при температуре воды выше 15 °С налим становится вялым и прячется в различного рода убежища (норы, ямы, под коряги, под обрывистые берега и др.). В это время он мало питается, а при температуре воды 24–27 °С может наблюдаться массовая гибель рыб. Например, такое явление имело место летом 1968 г. в Новосибирском водохранилище в связи с повышением в нем температуры воды до 24 °С.

Продолжительность жизни налима в бассейне Оби составляет 25 лет. Рыбы в 12+ имеют 88 см длины и 6–7 кг массы. Хорошо растет налим в южной части Обской губы, где он живет до 22+ и к пяти годам достигает 40–45 см длины. В реках Западного Ямала длина тела налима в 6+–10+ составляет 43–

80 см, масса тела – 1,2–3,3 кг. В целом, налим из рек этого района Ямала растет медленнее, чем в низовьях Оби, что связано с менее развитой на полуострове его кормовой базой.

Молодь налима сравнительно хорошо растет не только в период открытой воды, но и в период ледового режима водоемов. В Оби в конце июля сеголетки налима имеют в среднем 4,3 см длины и 0,8 г массы, а молодь (1+) в мае следующего года – в среднем 16 см длины и 41 г массы. Весьма неравномерен темп роста в течение года и в разные годы жизни и взрослого налима. В условиях Оби налим растет в длину наиболее быстро на первом и втором годах жизни – по 11–12 см в год. Резкое замедление линейного роста происходит на третьем-четвертом годах, в возрасте массового полового созревания рыб. С 5-и и до 10-летнего возраста годовые приросты длины близки и составляют 5–9 см. Темп весового роста обского налима до 5 лет уступает линейному, а с 6-го года жизни превосходит его. Годовой прирост массы тела в течение двух первых лет жизни рыб составляет 35–106 г, в период с 6 до 12 лет – 300–980 г. В последние годы жизни налима темп линейного и весового роста снижается. Подобное соотношение скорости линейного и весового роста наблюдается у налима и в других реках Сибири.

Половозрелым налим становится в условиях Оби частично в 2+–3+ в массе – в 5+–6+; самки впервые созревают на 1–2 года позже самцов. В низовьях Оби самцы налима вливаются в репродуктивную часть стада при достижении 30–33 см длины и 330–350 г массы, самки – 38–40 см и 450–500 г. В Обской губе массовое созревание самцов происходит в 3+–4+, самок – 4+–5+. В реках Западного Ямала самцы созревают в 5+, самки в 7+ при достижении длины 55 см.

При понижении температуры воды осенью (в конце августа – в Нижней и в сентябре – в Средней Оби) до 12–8 °С у обского налима начинается ускоренное созревание половых продуктов. К концу декабря основная часть самцов готова к нересту; у самок это состояние наступает на 15–30 суток позже. Общая продолжительность преднерестового созревания гонад у самцов обского налима длится 3,5–4, у самок – 4–5 месяцев. Сходный в общих чертах с обским и енисейским характер созревания гонад в течение года отмечен и для налима из рек Восточной Сибири [Копориков, 2009].

Массовый нерест налима в большинстве водоемов Сибири происходит в январе, но в целом для региона период размножения этой рыбы растянут с конца ноября до середины марта. На юге Западной Сибири нерест налима начинается обычно в середине или конце декабря, в среднем течении Оби и в Иртыше – в середине января, в низовьях Оби (включая южную часть Обской губы) – только в начале февраля. В реках западной части Ямала и реках восточной части Гыданского п-ова первые особи налима с текучими половыми продуктами встречаются с конца ноября, массовый нерест наблюдается с 10 января по 5 февраля.

Для размножения налим выбирает участки рек или озер с каменистыми, галечными и песчаными грунтами с прозрачной водой, часто в местах выхода

подземных ключей или впадения в основное русло реки ручьев. Нерест протекает на глубине до 2 м при температуре воды около 0 °С и концентрации в ней кислорода не менее 6–9 мг/л. Сразу же после нереста производители скатываются с нерестилищ вниз по течению, на чем и основан промысел отнерестившегося налима ставными орудиями лова.

Важно отметить, что во многих водоемах Сибири одна и та же особь половозрелого налима нерестится не каждый год. В водоемах с особенно неблагоприятными условиями жизни (прежде всего в субарктической зоне Сибири) налим после очередного нереста отдыхает не один год, а несколько лет.

Налим обладает наибольшей плодовитостью среди всех видов рыб Сибири. В р. Оби рыбы массой 250 г выметывают в среднем 88 тыс. икринок, массой 1800–2500 г – 1,3 млн икринок. У особи в 8+ длиной 80 см и массой 5800 г в яичнике массой 609 г оказалось 4 млн икринок, у самки в 10+ 83 см и 6700 г в яичнике массой 740 г – 5,5 млн икринок. В условиях рек Западного Ямала ИАП налима колеблется от 204 тыс. икринок у самок в 8+ длиной 62 см и массой 1800 г до 1500 тыс. у рыб в 9+ длиной 72 см и массой 2500 г.

Как и у большинства рыб Сибири, абсолютная и относительная (в расчете на единицу массы тела) плодовитость налима возрастает по мере увеличения возраста и размеров, прежде всего массы тела самок. Это выявлено по отношению к налиму из Оби и других рек Сибири. Так, у налима из р. Кичера (левый приток Верхней Лены) коэффициент корреляции числа икринок в яичнике с длиной тела самок равнялся 0,75, с массой тела – 0,77, с возрастом – 0,52.

Диаметр икринок налима равен 0,75–0,92 мм в ястыке и 1,05–1,30 мм – в воде после вымета. В благоприятных условиях плотность залегания икры на местах нереста налима может достигать нескольких сот тысяч икринок на квадратный метр. Долгое время было неясным – развивается икра в толще воды или на субстрате. Наблюдения, проведенные рядом ихтиологов, однозначно свидетельствуют о том, что икра налима не клейкая, развивается на субстрате на участках водоема с небольшим течением, нередко покрывается легким налетом ила, который смывается с икринок слабым движением воды. В противном случае та или иная часть икринок гибнет в результате дефицита кислорода. Поскольку в икре налима содержится большая жировая капля и плавучесть икринок близка к нейтральной (+0,12), даже сравнительно небольшое течение воды (около 4 см/с) способствует подъему икры в толщу воды и смыву с нее налета ила. Поток скоростью 8 см сносит икру вниз по течению, резко увеличивая вероятность ее гибели в новых, далеко не всегда благоприятных условиях. Но даже при благоприятных условиях инкубации коэффициент выживаемости икры налима до стадии выклева личинок составляет лишь 0,15–0,20 %. Большое количество икры налима гибнет в результате ее поедания мирными и хищными (включая налима) рыбами, некоторыми водными беспозвоночными [Сорокин, Сорокина, 1991].

Развитие оплодотворенных икринок налима происходит при температуре воды около 0 °С и длится в зависимости от условий инкубации 2–3 месяца. Выклев личинок наблюдается при температуре воды 0,5–4 °С, перед началом

и в процессе распаления льда на озерах или ледохода на реках. В момент выклева длина личинок равняется 3–5 мм, масса – менее миллиграмма. Сразу после выклева личинки подвижны, держатся вертикально, совершая постоянные движения вверх и вниз в толще воды в процессе ската по течению. Через 3–4 дня личинки начинают активно плавать в горизонтальной плоскости у поверхности воды, опускаясь на дно при опасности. По наблюдениям в р. Селенга личинки налима после рассасывания у них желточного мешка собираются стайками и держатся на прогретых участках мелководий среди растительности. Достигнув длины 6,5–8,5 мм, личинки начинают держаться разрозненно, при опасности убегают в глубь воды, при достижении 1,5–2,0 см молодь уходит в затененные места. Спустя 12–15 дней после выклева (при длине 8–9 мм, а в некоторых случаях и при 6 мм) молодь налима заходит в мелководные прибрежные участки водоема и начинает активно питаться. В случае раннего выклева из икринок скат личинок с нерестилищ происходит подо льдом и во время ледохода. При спаде паводковых вод много мальков налима остается в отшнуровавшихся от реки пойменных водоемах, где впоследствии они погибают или поедаются птицами. Важен выявленный в р. Селенга факт того, что молодь налима в период первой в своей жизни зимовки обладает высокой устойчивостью к дефициту кислорода. Зимой 1969–1970 гг. молодь налима в одной из протоков Селенги оставалась живой при снижении в воде концентрации кислорода до весьма критической для большинства сибирских рыб отметки – 0,72 мг О₂/л. Спасительным оказалось то, что молодь налима сосредоточилась непосредственно под нижней кромкой льда, где кислорода было больше, чем в толще воды [Сорокин, Сорокина, 1991]. Но, по всей видимости, данный случай является лишь исключением – в большинстве подобных ситуаций молодь налима в массе гибнет, чему способствует не только низкое содержание в воде кислорода, но и нередко отравляющее действие повышенной концентрации сероводорода в результате разложения органических веществ в анаэробных условиях.

Личинки налима начинают поедать мелкие организмы зоопланктона и водоросли перифитона незадолго до окончания питательных веществ желточного мешка. Пищевой спектр сеголетков налима довольно широк и складывается не только из водорослей и зоопланктона, но и организмов зообентоса, прежде всего личинок насекомых (хиროномид, веснянок, поденок и др.) и детрита. Пища взрослого налима в низовьях Оби и южной части Обской губы более чем на 80 % состоит из наиболее многочисленных здесь сиговых рыб – ряпушки, пеляди, сига, чира, а также корюшки. В средней части Обской губы доля сиговых в пищевом рационе налима снижается, а доля ерша и корюшки – увеличивается. Повсеместно в бассейне Оби налим поедает икру весенне- и зимне-нерестящихся рыб и их молодь – в некоторых желудках налима обнаружено до 80–120 сеголетков и годовиков карповых, окуневых и сиговых рыб. У крупных особей налима в желудке встречаются лягушки [Экология рыб..., 2006].

Интенсивность питания налима зависит как от абиотических, так и биотических составляющих конкретных условий обитания этой рыбы. В водоемах бассейна Оби налим питается наиболее активно в осенне-зимний и весенний периоды, менее активно – в летние месяцы, при прогреве воды до 14 °С и выше. Сравнительно активно питается налим во время нерестовой миграции и во время самого нереста.

На всей территории Сибири налим является одним из основных промысловых видов рыб, особенно в зимний период года. В пределах Томской и Тюменской областей с 1958 по 1966 г. в Оби и ее притоках ежегодно вылавливалось от 17,2 до 30,8 тыс. ц налима. В Нижней Оби большое количество налима добывали до 1960-х гг. в Обской губе (в основном тралами) и дельте (также активными орудиями лова – духовыми неводами). Интенсивный лов рыбы велся в этот период и на магистрали Нижней Оби высокоуловистыми орудиями лова – фитилями и чердаками. В совокупности это обеспечивало стабильные уловы налима: в период с 1960 по 1966 г. ежегодная добыча составила 14,7 тыс. ц. В настоящее время лов налима в Обской губе разрешен только в предзаморный период ограниченным числом орудий, резко снизилась добыча этого хищника и на магистрали Нижней Оби. Однако суммарная добыча налима в бассейне Оби остается по-прежнему высокой, что отражает хорошее состояние численности этой рыбы. По данным А. Р. Копорикова [2009], уровень воспроизводства обской популяции полупроходного налима изменчив – за последние 10 лет имели место как годы с высокой численностью генераций (2001, 2007, 2008 гг.), так и низкоурожайные годы (2002, 2005 гг.). Одним из основных факторов, неоднозначно влияющих на урожайность поколений налима, является уреченный режим в Оби и нерестовых притоках. В целом, по Обскому бассейну промысловые запасы налима находятся в удовлетворительном состоянии. В 2002 г. в бассейне Оби было выловлено 12,5 тыс. ц налима.

В бассейне Енисея налим распространен от истоков до Енисейского залива включительно, во всех притоках Енисея и в олиготрофных озерах. Из Енисейского залива налим в середине июня (еще подо льдом) заходит в реки левобережной дельты, где нагуливается в водоемах поймы. С середины июля, по мере спада уровня воды и ее прогрева, налим возвращается в холодные воды залива, и лишь небольшая часть его расходится по наиболее глубоким участкам рек. В начале августа, с понижением в притоках температуры воды до 12 °С и ниже, налим вновь заходит в них, на этот раз вслед за идущей на нерест ряпушкой. В этих же реках налим и нерестится. Аналогичные миграции совершает налим из Енисея в р. Турухан [Головко, 1973].

В материковых олиготрофных озерах в верховьях Турухана налим становится половозрелым в 4+–5+, в Турухане и в низовьях Енисея – в 5+–6+, в дельтовых притоках Енисея – в 6+–7+ [Головко, 1973; Андриенко и др., 1999]. Плодовитость енисейского налима колеблется в пределах от 100 тыс. до 3 млн икринок [Вышегородцев, 2000].

Ежегодная добыча налима в бассейне Енисея с 1958 по 1966 г. составила 1,5–4,9, в среднем 2,9 тыс. ц, в 1967–1998 гг. – 1,7–7,8, в среднем – 4,7 тыс. ц. Заметное снижение уловов налима в силу организационных причин началось в 1992 г. (было поймано 4,0 тыс. ц) и продолжалось до конца столетия (1,7 тыс. ц в 1998 г. В настоящее время промысловые запасы налима в Енисее, так же как и в Оби, находятся в удовлетворительном состоянии [Михалев и др., 1999; Мамонтов и др., 2003].

В бассейне Лены налим встречается от верховий реки до дельты включительно. В дельте предпочитает наиболее глубокие участки проток. Половозрелым в устьевой области Лены становится в 6+–7+. Нерест совпадает с началом образования шуги и торосов. Для размножения налим выбирает участки с каменистыми, галечными и песчаными грунтами с прозрачной водой, часто в местах выхода подземных ключей или впадения в основное русло реки ручьев. Нерест происходит на глубине до 2 м при температуре воды около 0 °С и концентрации в ней кислорода не менее 6–9 мг/л [Кириллов, 2002a].

Питается взрослый налим в Лене преимущественно рыбой. В низовьях реки это сиговые, карповые, окунь и подкамешники, в дельте – в основном сиговые и их икра [Кириллов, 2002a].

В 2009 г. в бассейне Лены было выловлено (с учетом доли рыбаков-любителей) 3057 ц налима, из них в Лене – 2295 ц. Состояние численности налима в бассейне этой реки в настоящее время удовлетворительное [Кириллов, 2010].

6.12. Речной окунь – *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758

Речной окунь широко распространен в водоемах Евразии, но по побережью Тихого океана он известен только в реках Охотского моря, отсутствует на Сахалине и Курильских о-вах [Атлас пресноводных..., 2003, т. 2]. В историческом прошлом обыкновенный окунь обитал в бассейне Амура, но затем по неизвестным причинам исчез. Вселен окунь в водоемы Австралии, Новой Зеландии, Южной Африки и Азорских островов. Подвиды речного окуня не выделены, но нередко он образует несколько экологических форм даже в одном и том же водоеме. При этом прибрежный окунь питается преимущественно беспозвоночными, растет медленно и не достигает больших размеров, а живущий на глубоких участках водоема является в значительной степени хищником и растет заметно быстрее. Однако, как правило, такого рода группировки окуня не изолированы друг от друга в репродуктивном отношении.

Окунь – озерно-речная рыба, но встречается и в распресненных прибрежных участках морей, и в озерах с повышенной соленостью (до 7–10 ‰). Лучше всего окунь приспособлен к жизни в прибрежной, заросшей гидрофитами зоне средних по глубине (от 2,5–4,0 м) мезотрофных пресноводных озер. В реках населяет обычно их нижние и средние участки. Устойчив к закислению

воды (снижению рН до 5). Оксифил – нижний порог выживания окуня колеблется от 0,5 до 1,0 мг О₂/л.

В бассейне Оби окунь встречается повсеместно – от верховьев до губы включительно [Экология рыб..., 2006]. В таежной зоне Западной Сибири обитает почти во всех незаморных, часто малокормных озерах, нередко – совместно с малочисленной в них щукой или является единственным представителем ихтиофауны озера. На Ямале окунь изредка встречается только в пределах южной части п-ова, немногочислен в бассейне Надыма, не обнаружен в р. Юрибей (Гыданский п-ов), малочислен в реках восточной части Гыданского п-ова.

В верховьях Оби окунь живет до 11+, в Средней и Нижней Оби – до 16+. В водоемах Средней Оби окунь в 3+ вырастает в среднем до 18 см и 126 г, в 5+ – 30 см и 314 г, в водоемах Нижней Оби в 3+ он имеет 15 см длины и 70 г массы, в 5+ – 23 см и 213 г, в 9+ – 33 см и 239 г, в 12+ – 38 см и 1000 г, в 16+ – 46 см и 1100 г, в реках Ямала в 10+ – 39 см и 835 г.

Половозрелым окунь становится в пойменных и материковых озерах Верхней Оби – в 2+–3+ при достижении 12–14 см длины и 50–100 г массы, в водоемах Нижней Оби – в 3+–4+. Нерестится в течение года однократно. Икра откладывается в виде длинных студенистых лент на отмершую травянистую растительность и затопленные или поваленные в воду деревья и кустарники. Такая лента имеет длину 12–70 см, ширину 3–7 см, клейкостью не обладает и держится в толще воды на стеблях растений. В озерах Нижней Оби нередки случаи выметывания окунем икры на песчаные и даже заиленные участки грунта.

В водоемах Средней Оби окунь размножается в первой половине мая при температуре воды 10–13 °С, Нижней Оби – во второй половине мая при температуре воды 8–12 °С, на Ямале – во второй половине июня. ИАП окуня в пойменных водоемах верховьев Оби у самок в 3+–5+ и массой 115–250 г составляет 4,5–23,0 тыс. икринок, в водоемах Средней Оби в 4+–11+ – 22–81, Нижней Оби в 4+–6+ – 24–126, в Надыме – 28,3–67,0 тыс. икринок. Диаметр выметанных икринок у окуня 2,0–2,5 мм. Развитие оплодотворенных икринок в зависимости от температуры воды происходит в течение 10–14 суток.

Личинки окуня при вылуплении имеют 4–6 мм длины и почти резорбированный желточный мешок, в связи с чем они сразу начинают активно плавать и питаться. Оказавшись в мелководных, высыхающих или промерзающих озерах, личинки и сеголетки окуня в массе гибнут. Вскоре после вымета икры текущего года у окуня начинается развитие икринок генерации следующего года, что хорошо просматривается на гистологических препаратах яичников.

Основу питания окуня в первые недели после рассасывания желточного мешка составляют водоросли и организмы зоопланктона, в качестве дополнительной пищи – мелкие организмы бентоса и нектобентоса. Молодь рыб в пищевом рационе окуня начинает встречаться по достижении ими в ряде водоемом 30 мм длины. По мере роста окуня роль беспозвоночных в его питании уменьшается, а роль рыбной пищи – увеличивается. Однако, как правило, беспозвоночные присутствуют в пище и взрослого окуня. У окуня в дельте

Оби в пище обнаружено 15 компонентов, из которых по частоте встречаемости преобладают личинки хирономид (35 %), рыба (28 %) и кладоцеры (21 %). Изменения в характере питания окуня по мере его роста выявлены и в других водоемах Оби. В целом, спектр питания взрослого окуня в большинстве водоемов Сибири широк и представлен как беспозвоночными, так и рыбами, в том числе своего вида. В мезотрофных и эвтрофных водоемах с богатым бентосом и нектобентосом окунь использует организмы этих жизненных форм как основной корм и является лишь факультативным хищником. Явление каннибализма характерно для окуня в тех озерах, где он обитает в качестве единственного вида рыб. В то же время в целом ряде озер в бассейне Средней Оби явление каннибализма у окуня в аналогичных ситуациях не наблюдалось [Гундризер, 1963].

Зимой окунь, как правило, активен и питается, хотя и менее интенсивно, чем в период открытой воды. Нередко активизация питания окуня весной наблюдается задолго до распаления льда. В период нереста (выметывания половых продуктов) окунь не питается, но сразу же по окончании его начинает активно кормиться.

В бассейнах всех крупных рек Сибири окунь является одним из основных промысловых видов рыб. В бассейне Оби в пределах Томской и Тюменской областей в 1958–1966 гг. промысловый вылов окуня составлял 8,3–21,3 тыс. ц, в среднем – 13,7, в 1981–1988 гг. – 5,5–9,8, в среднем – 7,7 тыс. ц в год. В удовлетворительном (а в ряде водоемов в хорошем) состоянии находятся промысловые запасы окуня в бассейне Оби и в настоящее время.

В бассейне Енисея окунь также распространен широко. В верховьях реки он обитает в озерах Большого Енисея, в Саяно-Шушенском и Красноярском водохранилищах [Вышегородцев и др., 1988]. Многочислен окунь в левобережных таежных притоках Енисея, но в реках лесотундры и тундры малочислен [Попов, 2007]. В небольшом числе встречается окунь во всех правобережных притоках Нижнего Енисея [Попов, 1990] и в озерах плато Путорана [Сиделев, 1981], в Курейском и Хантайском водохранилищах. Редок в глубоководной зоне Большого Хантайского озера, но обычен в заливах, а также в окрестных пойменных и материковых озерах [Романов, 2005].

В Турухане в уловах встречается окунь в возрасте до 13+ с максимальной длиной 36 см и массой 1,4 кг. В Курейском водохранилище окунь доживает в небольшом числе до 22+ и достигает 33 см длины и более 900 г массы [Андриенко, Богданов и др., 1999]. В Хантайском водохранилище в первые годы его существования (начало 1970-х гг.) возраст окуня не превышал 8+–10+, но к концу столетия в уловах из этого водоема стали встречаться особи окуня в возрасте до 19+ [Карманова, 2004]. Однако, как и у многих других рыб этого водохранилища, размеры окуня в одних и тех же возрастных группах постепенно снижались; например, в 1977 г. особи в 6+ имели 469 г массы, а в 1999 г. – только 99 г [Романов, 2005].

Половозрелым окунь становится в Турухане – в 4+–5+ при 20 см длиной и 200 г массой, в низовьях Енисея – в 3+–5+. Нерестится в течение года одно-

кратно. ИАП в Турухане – 24–79, в Хантайском водохранилище – 19–49 тыс. икринок [Андриенко, Богданов и др., 1999].

Характер питания енисейского окуня схож с таковым окуня из Оби. В частности, в озерах Нижней Тунгуски взрослый окунь питается зообентосом, рыбой, летом в небольшой степени поедает воздушных насекомых [Коновалова, Попов, 1983]. В бассейне Енисея (кроме водохранилищ) с 1958 по 1966 г. ежегодно добывалось 0,8–2,9, в среднем – 1,5, с 1976 по 1985 гг. – 2,0–3,6, в среднем – 2,5 тыс. ц окуня [Андриенко, Куклин, 1989]. В настоящее время величина добычи окуня учитывается в составе категории «мелкий чистик»; промысловые запасы этой рыбы в Енисее находятся в удовлетворительном состоянии [Михалев и др., 1999].

Широко распространен окунь в реках и озерах **Восточной Сибири**. Особенно много этой рыбы в некоторых озерах Мастахской и Сылахской групп в низовьях Вилюя. Одним из основных промысловых видов рыб является окунь в Вилюйском водохранилище [Кириллов, 2002*б*]. Размножение окуня в условиях Нижней Лены наблюдается в первой половине июня при температуре воды 10–15 °С в прибрежной зоне озер или на разливах рек, нередко на участках с довольно быстрым течением. Икра откладывается на затопленную растительность. В Вилюйском водохранилище нерест окуня начинается в первых числах июня в освободившихся ото льда заливах и длится 15–20 дней при температуре воды 2,6 °С – в начале нереста и до 9,2 °С – в последующие дни; икра откладывается на глубине 1,0–1,2 м, но при наполнении водохранилища она оказывается постепенно на глубине 4–5 м; значительная часть икринок гибнет в результате суточных колебаний температуры воды. По типу питания ленский окунь – эврифаг. В рационе сеголетков большую роль играет зоопланктон, в пище годовиков преобладают зообентос и начинает появляться рыба. Взрослый окунь составляет на почве питания серьезную конкуренцию другим видам рыб – бентофагам и хищникам. Отмечены у ленского окуня и случаи каннибализма. Сам окунь является одним из объектов питания щуки, ленка, тайменя [Венглинский и др., 1987]. В период с 1940 по 2000 г. в водоемах Якутии ежегодно вылавливалось от 50 (1941 г.) до 5420 (1985 г.), в среднем – 1390 ц окуня, что гораздо меньше возможной прогнозной величины его добычи в регионе. В 2009 г. в республике было выловлено (с учетом любительской рыбалки) 560 ц окуня, в том числе 206 ц – в водоемах Лены [Кириллов, 2010].

ГЛАВА 7. СОСТОЯНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ В УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЯХ РЕК ОБЬ, ЕНИСЕЙ, ЛЕНА

Интегральным показателем успешной адаптации того или иного вида рыб к условиям обитания является численность его популяций [Никольский, 1974]. Используется этот индикатор и для оценки состояния того или иного ихтиоценоза в целом. В первом приближении такая оценка возможна с использованием метода анализа статистики вылова рыб в течение длительного периода наблюдений. В кратком изложении картина добычи рыб в водоемах устьевых областей рек Обь, Енисей и Лена силами рыбопромысловых организаций такова.

7.1. Бассейн Оби

В бассейне Оби (без водоемов на территории республики Казахстан) суммарный вылов рыб в 1958–1966 гг. составлял от 404 до 479 тыс. ц в год [Лузанская, 1970], в 1986–1990 гг. – 304, в 1991 г. – 232, в 1994 г. – 158, в 1996 г. – 107 тыс. ц. В течение всех лет промысел рыбы базировался в основном на добыче осетровых и сиговых в низовьях Оби. В период Второй мировой войны вылов сиговых (включая неполовозрелую часть стад) достиг максимальной величины – 170 тыс. ц в год. К концу 1960-х гг. численность рыб этого семейства значительно уменьшилась в результате многолетнего перелова. Последовал запрет тралового лова рыб в Обской губе.

В период 1974–1988 гг. ежегодные уловы сиговых рыб достигали в Оби 49 тыс. ц. Более трети этой величины добывалось в Обской губе, в которой основным объектом промысла была ряпушка – вылов ее равнялся в среднем 12 тыс. ц в год. Интенсивно осуществлялся в губе в этот период мелиоративный промысел корюшки, ерша и налима [Князев, 2004].

В 2001 г. в Обь-Иртышском бассейне было выловлено 143, в 2002 г. – 148 тыс. ц рыбы всех видов. Промысловый и любительский лов осетра запрещен с 1998 г., стерляди – с 2002 г. Но растут уловы щуки и налима – в 1999–2002 гг. их ежегодный вылов равнялся 25,7–32,7 и 12,5 тыс. ц соответственно [Мамонтов и др., 2003]. Запасы сиговых в Оби находятся в удовлетворительном состоянии, однако это касается не всех видов рыб семейства.

Муксун в 1980-е гг. в низовьях Оби вылавливался в среднем в количестве 12,7 тыс. ц в год, а в 2002 г. было поймано лишь 5,4 тыс. ц этой рыбы [Мамонтов и др., 2003; Богданов, 2011].

Промысловый лов в Обской и Тазовской губах ведется преимущественно в зимний период на участках скопления рыб. Широкое распространение заморных явлений вынуждает рыб концентрироваться на небольших по площади незаморных участках, где одновременно встречаются почти все возрастные группы таких видов рыб, как осетр, нельма, муксун, чир, сиг, пелядь, ряпушка. В такой ситуации прилов молоди рыб в губах, по крайней мере в зимний период, неизбежен.

Весенний (май-июнь) промысел корюшки, ерша и налима в Обской губе осуществляется в районе пос. Новый Порт и основан на предзаморной миграции рыб (всех видов) из южных участков Обской губы. Вылов рыб ведется ставными неводами и рюжами (стационарные орудия лова типа «вентерь»). С 1980-х гг. в этом районе губы вылов сиговых (без ряпушки) не превышает 20 % от общего улова рыб в весовом исчислении, а прилов молоди сиговых составляет около 10 % от общего вылова рыб этого семейства в штучном исчислении. На ерша, налима и корюшку обычно приходится не менее 70 % вылова, за исключением 2004 и 2005 гг., когда 40–50 % вылова составила ряпушка. В период с 2004 по 2010 г. ежегодный вылов ряпушки колебался в пределах 120–1200 ц, других сиговых – 43–200, корюшки – 6–1120, ерша – 90–760, налима – 810–1800 ц. Суммарный ежегодный вылов рыбы в этом районе Обской губы в 2004–2010 гг. колебался от 1,4 (2010 г.) до 3,8 тыс. ц (2009 г.). Низкий улов в 2010 г. был связан со слабо выраженными в районе Нового Порта заморными явлениями, что не способствовало формированию высоких концентраций рыб [Крохалевский и др., 2011].

Снижение интенсивности промысла и уловов рыбы в Обской губе связано прежде всего с тем, что зимний и мелиоративный промыслы в сложившихся условиях оказались экономически не выгодны. В период с 1992 по 2009 г. более половины ежегодных уловов в губе составляла ряпушка – в среднем 4,4 тыс. ц, или 62,7 % от общей величины добытой рыбы всех видов в этом водоеме. На втором месте по объему добычи был налим – 1,3 тыс. ц, или 18,3 %, на третьем месте ерш – 0,5 тыс. ц, или 7,3 %. Положительным моментом современной организации промысла в Обской губе является небольшой вылов сиговых – пеляди, муксуна и чира, недостатком – слабое использование запасов многочисленного здесь стада корюшки. Неиспользуются в процессе зимнего промысла в средней части Обской губы (в районе пос. Яп-тик-Сале) и запасы ряпушки: в период с 2003 по 2010 г. здесь ежегодно добывалось от 1,8 до 4,0 тыс. ц, а запасы этой рыбы позволяют увеличить ее вылов в 2–3 раза.

В настоящее время наиболее острой в Обской губе является проблема охраны запасов муксуна и борьба с браконьерским промыслом. Предлагавшийся полный запрет зимнего лова ряпушки в Обской губе из-за прилова муксуна не решает проблемы, поскольку прилов муксуна в ряпушковые сети

невелик (зимой 2006–2007 гг. составил 150 ц), а для браконьерства эта мера не является особой помехой. Радикальный путь решения проблемы – запрет (и контроль) незаконного вывоза муксуна в Салехард, Уренгой и др. населенные пункты. Заметим, что чрезмерно интенсивная эксплуатация промысловых стад муксуна ведется не только в Оби, но и в других реках Сибири. Если во второй половине XX в. суммарный среднегодовой улов муксуна в реках этого региона составлял около 20 тыс. ц, то в настоящее время эта величина не превышает 10 тыс. ц [Крохалевский, 2001; Еньшина, Клюня, 2004].

Промысел рыбы в Тазовской губе традиционно осуществляется в бухтах Халмеряха, Белые Яры и Двух чумов. Официальный лов ведется только в зимний период. Длительность и интенсивность лова зависят от сроков наступления ледостава, водности года, направления ветров, характера заморных явлений, организации промысла. Основными объектами промысла являются сиговые. Ежегодный вылов их в основных районах лова – Тазовской губе и р. Таз – в 1977–1991 гг. составлял в среднем около 10 тыс. ц. К концу XX столетия добыча рыбы в губе снизилась почти вдвое в силу нерентабельности. В период с 1992 по 2009 г. в среднем ежегодно добывалось – пеляди 1,9 тыс. ц, или 35,3 % общего вылова рыб в губе, чира – 1,7 ц или 32,3 %, сига-пыжьяна – 1,4 тыс. ц или 26 %. В настоящее время запасы сиговых рыб в Тазовской губе находятся в удовлетворительном состоянии. Однако в связи с начавшейся в 2004 г. прокладкой через залив газопровода ушла из Тазовской губы в Обскую значительная часть популяции чира и, возможно, других сиговых [Богданов, 2008, Крохалевский и др., 2011].

Из числа нелимитируемых видов рыб в Тазовской губе и ее притоках недоиспользуются промысловые запасы язя (его вылов составляет в среднем 1,2 тыс. ц в год), щуки (ежегодные уловы которой можно довести с нынешних 0,4–0,5 тыс. ц до 1,5–2,0 тыс. ц), налима (добыча которого не превышает 0,3 тыс. ц в год) и особенно ерша (вылов которого в 1960-е гг. достигал 3,0 тыс. ц, а величина ОДУ составляет в настоящее время 6,0 тыс. ц). Недостаточно используются промыслов в бассейне Тазовской губы и запасы корюшки.

В последние годы вылов рыб по Ямальскому району Тюменской области (на территории которого расположены все водоемы субарктической зоны Западной Сибири, включая верховья рек Надым, Пур и Таз) составляет в среднем около 13 тыс. ц, в том числе сиговых 8,4 тыс. ц, однако наблюдается стабильно направленная тенденция снижения уловов. Прежде всего, это касается промысловых запасов муксуна, чира, нельмы, осетра, в меньшей степени – ряпушки, пеляди, налима, ерша. По сравнению с 1980-ми гг. численность многих популяций рыб в водоемах района сократилась в 2–3 раза. Причин этого несколько: маловодье 2004–2006 и 2008 гг., мощный замор в Обской губе в 2007 г., интенсивный вылов сигов на всем протяжении их нерестовой миграции. Особенно значительно снизился в Тазовской губе ежегодный вылов муксуна (с 2,0–3,0 до 0,8–0,4 тыс. ц) и ряпушки (с 5,0–6,4 до 1,8 тыс. ц). Ежегодная добыча азиатской корюшки в начале 1990-х гг. колебалась от 1,0 до 15,5 тыс. ц, а в последние пять лет не превышает 0,5 тыс. ц. Парадокс

состоит в том, что во многих водоемах Ямальского района, особенно труднодоступных, запасы некоторых видов рыб недоиспользуются. Так, по ершу официальное освоение квот составляет 80 %, по налиму – 63 %. Даже по таким ценным видам рыб, как нельма и муксун, освоение обоснованно допустимых уловов (ОДУ) в некоторых водоемах не превышает 45 %. В целом, современное состояние запасов большинства видов рыб на территории Ямальского района оценивается как удовлетворительное. Потенциальная величина ОДУ составляет 36,8 тыс. ц, в том числе нельмы – 0,4, муксуна – 0,7, пеляди – 1,9, ряпушки – 8,3, чира – 1,3, сига – 0,9, омуля – 1,3, корюшки – 3,1, налима – 7,1, щуки – 1,4, язя – 0,9, ерша – 5,8, леща – 0,09, плотвы – 0,3, окуня – 0,3, наваги – 3,0 тыс. ц. Достижение этих величин уловов возможно при условии освоения новых рыбохозяйственных угодий в бассейне Обской и Байдаракской губ, а также крупных озерно-речных системах Ямала [Вылежанский и др., 2009].

В целом, Обь-Тазовская устьевая область играет исключительно важную роль в формировании запасов рыб семейства осетровых и сиговых в Обском бассейне, являясь районом их нагула и зимовки, а для ряда видов – и размножения. Несколько меньшую, но тем не менее значительную роль в рыбном промысле на севере Западной Сибири играют и водоемы Ямала и Гыдана. Рыбные ресурсы составляют основу питания коренного населения этих территорий и являются ценным дополнительным пищевым продуктом рабочих поселков газовиков и нефтяников.

7.2. Бассейн Енисея

Многолетняя статистика вылова рыб только в устьевой области Енисея в публикациях отсутствует. В целом, по бассейну этой реки ретроспектива добычи рыб такова. В 1914 г. товарные уловы рыб в бассейне Енисея составили около 30 тыс. ц, с 1931 по 1935 г. – в среднем ежегодно 30, с 1936 по 1940 г. – 28,5, с 1942 по 1945 г. – 58,2 (в 1943 г. было добыто максимальное количество рыбы за весь исторический период рыболовства на Енисее – 82,1 тыс. ц), с 1946 по 1950 – 42,1, с 1951 по 1955 г. – 41,5 тыс. ц. Потенциально возможная добыча рыбы в бассейне реки в середине 1950-х гг. оценивалась в количестве 40–45 тыс. ц в год [Подлесный, 1958, 1963]. С 1951 по 1991 г. промышленный вылов рыб в бассейне Енисея колебался в пределах от 30,0 до 46,0 тыс. ц без значительных перепадов величины уловов по годам.

Вылов в Енисее наиболее ценных в товарном отношении видов рыб – осетровых, лососевых и сиговых – в течение рассмотренного выше периода лет неуклонно сокращался. Так, ежегодная добыча осетра и стерляди в 1934–1937 гг. составила в среднем около 3 тыс., в 1944 г. – 3,2, в 1947 г. – 1,8, в 1955 г. (после запрета вылова осетра с 1947 по 1953 г.) – 3,9, в среднем за 1946–1955 г. – 1,5 тыс. ц. С 1981 по 1988 г. величина вылова осетра и стерляди колебалась от 99 до 460, в среднем составив 282 ц в год, или 0,62 % от среднегодового (45,7 тыс. ц) вылова в этот период всех промысловых видов

рыб. Лососевые в эти годы добывались ежегодно в среднем в количестве 1,2 тыс. ц (2,6 % от 45,7 тыс. ц), сиговые – 15,4 (33,6 %), налим – 6,7 (14,6 %), крупный частик (щука, язь, сазан, лещ, осман) – 7,9 (17,2 %), мелкий частик (караси, окунь, плотва, елец, ерш) – 13,7 тыс. ц (30 %) [Михалев, 1967; Танасийчук, 1989].

Сравнительно стабильной в последней четверти XX в. была добыча в низовьях Енисея омуля: в 1976–1980 гг. ежегодно вылавливалось в среднем 1,3 тыс. ц, в 1981–1990 – 1,4, в 1996–2000 – 1,2 тыс. ц этой рыбы [Андриенко, Богданова, 2001]. Доля в уловах азиатской корюшки снизилась к концу века в 2–3 раза, доля налима, напротив, увеличилась примерно в 2 раза в результате интенсификации его вылова на труднодоступных водоемах. Уловы крупного частика (щука и язь) с 1951 по 1986 г. постепенно возрастали и в конце этого периода составляли около 5,0 тыс. ц в год. Это же имело место в отношении мелкого частика (плотва, елец, серебряный и золотой караси, окунь, ерш), вылов которого в конце указанного периода достиг 10,0–10,8 тыс. ц [Андриенко, Куклин, 1989; Михалев, 1967].

Существенный спад уловов рыбы в бассейне Енисея отмечается с начала 1990-х гг. В 1992 г. рыбопромысловой статистикой (без учета вылова в бассейнах других рек края, динамика добычи рыб в которых была примерно такой же, как и в бассейне Енисея) зафиксирован вылов рыб в количестве 19,7 тыс. ц, в 1993 г. – 19,0, в 1994 – 16,6, в 1995 г. – 15,2, в 1996 г. – 13,8, в 1997 г. – 11,3, в 1998 г. – 11,9 тыс. ц. Как и в предыдущие десятилетия, доля в уловах осетровых и лососевых снижалась в большей степени, чем менее ценных видов рыб. В 1992 г. было добыто сиговых 10,7 тыс. ц, в 1993 г. – 10,1, в 1994–1998 гг. – от 7,1 до 8,7 тыс. ц в год [Михалев, Михалева, 1999; Михалев, Михалева, 2001а, б]. По данным Госкомрыболовства, учтенный вылов всех промысловых видов рыб в бассейне Енисея в 1997 г. составил 11 тыс. ц, в 1998 г. – 11, в 1999 г. – 16, в 2001 г. – 19, в 2002 г. – 14, в 2000–2002 гг. – в среднем 16 тыс. ц в год. Доля сиговых составляла в эти годы около 50 % от суммарного вылова рыб. В 2007 г. в водоемах Красноярского края промысловый вылов рыб равнялся 19,5 тыс. ц, в том числе сиговых – 10,2 тыс. ц. В водоемах устьевой области Енисея в этом году было добыто около 6,5 тыс. ц рыбы, в том числе сиговых – 5,3 тыс. ц.

В 1998 г. был введен запрет на промысел енисейского осетра, стерляди и тайменя, лов нельмы проводится по лицензиям. Корюшка по-прежнему остается объектом потребительского лова. Запасы мелкого частика недоиспользуются из-за нерентабельности добычи. В Красную книгу Красноярского края в качестве редких видов включены: стерлядь (популяция р. Сым), таймень, сиг-валёк, енисейский речной сиг, сиг-мокчегор (озеро Маковское), нельма. Численность популяций перечисленных видов рыб находится в депрессивном состоянии.

В устьевой области Енисея состояние промысловых запасов нельмы, чира, ряпушки, сига-пыжьяна оценивается как весьма напряженное, а пеляди – удовлетворительное. На протяжении последних лет наблюдается устойчивая

тенденция снижения запасов омуля, в 2004–2007 гг. существенно сократилась численность промыслового стада муксуна. Неблагополучным остается состояние запасов тугуна, в прошлом одного из основных объектов промысла в р. Енисей и его притоках на территории края. Промысловые концентрации зубатой корюшки формируются главным образом от Усть-Порта до залива включительно. С 1946 по 1955 г. здесь ежегодно добывалось в среднем 1,5 тыс. ц, с 1976 по 1985 г. – 370 ц зубатки [Подлесный, 1958; Андриенко, Куклин, 1989]. В настоящее время промысловые запасы енисейской корюшки невелики [Криницын, 1989, Вышегородцев, 2000].

7.3. Бассейн Лены

В водоемах Восточной Сибири в пределах Якутии в 1940 г. всеми рыбопромысловыми организациями было добыто около 180 тыс. ц рыбы [Кириллов, 2002а, б]. Из них около 120 тыс. ц приходилось на частиковых рыб (щука, карповые, окуневые, налим), около 40 тыс. ц – на сиговых (муксун, чир, сиг, пелядь, ряпушка), оставшиеся 20 тыс. ц – на арктического гольца и осетра. Во второй половине XX в. среднегодовой вылов рыб в водоемах республики составил около 80 тыс. ц, из которых в реках вылавливалось от 50 до 80 %. С 1982 по 1986 г. в среднем за год было добыто 84 тыс. ц, в том числе сиговых – 49, частиковых – 34, лососевых – 0,93, осетра – 0,17 тыс. ц. К 1993 г. уловы всех промысловых рыб снизились в общей сложности до 42 тыс. ц, в том числе сиговых – до 30 тыс. ц, частиковых – до 12, лососевых – до 0,38, осетра – до 0,04 тыс. ц. В 1995 г. суммарная добыча рыб возросла до 59 тыс. ц за счет роста вылова всех указанных групп, но особенно сиговых (до 35 тыс. ц) и частиковых (до 23 тыс. ц). Прогнозная оценка на 2001–2005 гг. предусматривала увеличение среднегодового суммарного вылова до 87 тыс. ц за счет интенсификации вылова всех групп рыб, прежде всего частиковых. Фактически было добыто: в 2001 г. – 43,1 тыс. ц, в 2002 г. – 46,6, в 2003 г. – 37,4, в 2004 г. – 37,9, в 2005 г. – 38,0 тыс. ц. Ежегодный вылов нельмы в эти годы составлял 397–500 ц, лососевых (таймень, ленок, голец) и хариуса – 143–347 ц, сиговых – 19,5–33,2 тыс. ц, частиковых (щука, окунь, елец, плотва, язь, карась, гольян, чукучан, налим) – 7,7–12,6 тыс. ц [Кириллов, 2002б]. В 2009 г. валовый вылов рыбы в Якутии с учетом экспертной оценки любительского лова (около 20 тыс. ц в год) составил 51,2 тыс. ц, или 64 % от общего возможного вылова рыб на территории республики. Из этой величины в бассейне Лены было добыто 21 тыс. ц, или 41 % суммарного вылова рыбы по республике.

Рыбы семейства сиговых подвергаются все годы наиболее интенсивному облову на путях миграций и в местах нагула в дельтах рек и участках приморья. В 2000 г. вылов этих рыб в низовьях Лены составил 71,5 % от общего вылова в бассейне реки. В последние годы в низовьях Лены ежегодный вылов нельмы колеблется от 290 до 854 ц и в среднем составляет 490 ц, сибирской ряпушки – от 400 ц до 57 тыс. ц (в среднем 7,5 тыс. ц), арктического омуля – от 600 ц до 13 тыс. ц (в среднем 8,8 тыс. ц), муксуна – от 900 ц до

44 тыс. ц (в среднем 4,5 тыс. ц), сига – от 1,8 до 4,7 тыс. ц (в среднем 2,7 тыс. ц), чира – от 2,6 до 7,0 тыс. ц (в среднем 4,0 тыс. ц), пеляди – от 7,6 до 17 тыс. ц (в среднем 3,8 тыс. ц).

В настоящее время численность промысловых стад омуля, муксуна и ряпушки в Лене, в отличие от других рек Восточной Якутии (Индикирки, Колымы), относительно стабильна; промысловые запасы ленской ряпушки даже недоиспользуются. Однако и в Лене наблюдается интенсивный вылов осетра и сиговых на местах их нагула в устьевой области реки, где, наряду с половозрелыми особями, присутствуют и добываются рыбы младших возрастов [Кириллов и др., 2009, Сивцева и др., 2011].

В водоемах устьевой области р. Лены промысловый лов рыбы осуществляется с 1897 г. [Гуков, 2001]. В 1900 г. на придельтовом участке реки было выловлено 133 300 пудов, или 21,3 тыс. ц рыбы, добыто 545 пудов (87 ц) икры и заготовлено 33 пуда (528 кг) рыбного клея. С 1910 по 1925 г. отсюда вывозилось ежегодно в среднем 6,4 тыс. ц рыбы. В период с 1942 по 1943 г. в Булуноском районе Якутии было создано четыре рыбозавода для добычи и обработки рыбы – Трофимовский, Тит-Арынский, Усть-Оленекский и Говоровский. В 1946 г. усилиями этих заводов в районе было выловлено 114,5 тыс. ц рыбы. Такой, чрезмерно интенсивный, лов привел к резкому сокращению рыбных ресурсов, в связи с чем в начале 1946 г., а затем в 1952 и 1963 гг. рыбозаводы были ликвидированы.

Вылов сиговых рыб в дельте Лены постепенно возрастал с 1985 г. и достиг максимума в 1990 г. В последующие годы резкого снижения запасов рыбы не наблюдалось. Например, на территории Булунокого улуса в 1993 г. вылов муксуна составил 3,9 тыс. ц, омуля – 6,5 тыс. ц, ряпушки – 2,8 тыс. ц, чира – 350 ц. Эти величины находились примерно на уровне предшествующих лет, вылов чира и омуля незначительно увеличился, а вылов муксуна и ряпушки снизился. За последние 12 лет объем рыбодобычи (всех промысловых видов рыб) в дельте Лены составил в среднем 5,6 тыс. ц, или 23,8 % от общего улова в реке и 10,3 % – от объема вылова рыбы в республике. По-прежнему дельта Лены имеет первостепенное значение в промысле осетра и нельмы, оставаясь одним из основных районов нагула, формирования нерестовых стад, зимовки и концентрации этих рыб и других видов семейства сиговых [Гуков, 2001].

В настоящее время в нижнем течении р. Лены, ее дельте и прибрежных участках моря Лаптевых в пределах административных границ Булуноского улуса республики Саха-Якутия ежегодно добывается от 10 до 16 тыс. ц рыбы, что составляет 61 % от общего вылова рыб по всей реке и 26 % – от общего объема рыбодобычи по республике. Наибольшее значение в рыбодобыче в устьевой области Лены имеют омуль, муксун и ряпушка. Зимний улов рыб достигает 50–80 % годового объема добычи.

За последние 20 лет вылов полупроходных рыб в устьевой области Лены увеличился с 2,5 тыс. ц до 6,5 тыс. ц, при этом участки лова на протяжении многих лет остаются неизменными. Завышение лимитов добычи и вылов рыб без учета половой и возрастной структуры их популяций не только подрывает

промысловые запасы, но и существенно усложняет процесс воспроизводства объектов промысла. Для восстановления и оптимального использования рыбных ресурсов устьевой области р. Лены, по мнению А. Ю. Гукова [2001], необходимо: 1) регулирование рыболовства на уровне бассейна Лены в целом; 2) ограничение лова рыб в устьях проток дельты (не более 6 тыс. ц в год); 3) передислокация промысловой нагрузки на основное русло р. Лены в целях уменьшения прилова молоди в дельте.

Важно отметить, что при сравнении данных статистики промыслового лова рыб в бассейнах Оби, Енисея и Лены выясняется, что рыбопродуктивность водоемов Оби существенно выше, чем Лены и тем более Енисея. Основная причина этого – слаборазвитая в бассейне Лены и особенно бассейна Енисея система пойменных водоемов и, напротив, хорошо развитая система таковых в пределах Нижней Оби – от устья Иртыша до дельты включительно. Тепловой сток этих рек в моря Северного ледовитого океана близок (см. гл. 2–4). Однако в пойменных водоемах Нижней Оби и дельты, особенно в мелководной системе «соров», которые в период открытой воды хорошо прогреваются и в которых показатели развития кормовой базы рыб достигают гораздо больших величин, чем на аналогичных участках Енисея и Лены, происходит эффективный нагул практически всех видов рыб, населяющих низовья Оби, а многие из них (особенно карповые, окунь и щука) здесь и нерестятся. Богатая кормовая база Нижней Оби определяет так называемый вонзевой ход полупроходных рыб из губы на пойму, по завершении нагула на которой следует их подъем на нерест в Обь и ее притоки [Кузнецов и др., 2011].

Если же сравнивать ихтиопродуктивность устьевых областей рек Обь, Енисей и Лена с ихтиопродуктивностью водоемов этих же рек, но расположенных южнее – в ландшафтно-географических зонах тайги и лесостепи, и особенно с этим показателем таких рек Юго-Восточной Азии, как Амур, Хуанхе, Янцзы и др., то окажется, что в реках, расположенных в субарктической зоне Арктики продуктивность гидробиоценозов в целом и продуктивность ихтиоценозов в частности гораздо меньше. Специально этот вопрос рассмотрен в работе С. П. Китаева [2007] и автором при характеристике продуктивности ихтиоценозов Нижней Оби [Попов, 2013]. Здесь укажем, что основная причина этого явления – сравнительно небольшое количество поступающей в водоемы Субарктики солнечной энергии. Достаточно напомнить, что если в экваториальном поясе Земли годовой радиационный баланс суши составляет максимальные для земного шара значения – $3,0\text{--}3,5 \cdot 10^3$ Дж/см², то в пределах умеренного пояса эта величина не превышает $1,6 \cdot 10^3$ Дж/см², а на южной границе субарктического пояса в январе-марте и октябре-декабре радиационный баланс отрицательный, а в остальные месяцы составляет в сумме около $1,3 \cdot 10^3$ Дж/см² [Современные глобальные..., 2006].

Что же касается причин снижения добычи (и абсолютной численности) многих видов рыб в водоемах устьевых областей рек Обь, Енисей и Лена, как и в бассейнах других крупных рек Сибири, то к главным из них следует отнести две. Во-первых, это интенсивный вылов рыб рыбопромысловыми органи-

зациями и частными лицами без строгого соблюдения научных рекомендаций по видовой и размерно-возрастной структуре уловов, срокам и квотам добычи. Прежде всего, это относится к ценным в товарном отношении представителям рыб семейств осетровых, лососевых и сиговых. Во-вторых, как было отмечено во введении к книге, это загрязнение и другие формы негативного влияния хозяйственной деятельности человека на водные экосистемы сибирских водоемов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Устьевые области Великих сибирских рек – Оби, Енисея и Лены – характеризуются сложным геоморфологическим, гидрографическим строением и не менее сложным гидролого-экологическим режимом. Гидрология, гидрохимия и гидробиология придельтового и дельтового участков устьевых областей этих рек формируются под преобладающим влиянием реки – динамики величин жидкого, твердого и ионного стока, параметров и степени развития придаточных водоемов (притоков и пойменных водоемов). В области эстуариев этих рек, которые в Оби представлены Обской и Тазовской губами, в Енисее – Енисейским заливом, в Лене – придельтовым взморьем, в периоды значительного стока рек доминирует речной режим, в остальное время года – режим прибрежных вод моря. Наиболее сложный характер взаимодействия пресных и соленых вод складывается в области маргинального фильтра. Также следует отметить, что устьевые области Оби, Енисея и Лены расположены в пределах Субарктической зоны Арктики, что, в свою очередь, оказывает существенное влияние на формирование и функционирование гидроэкосистем рассматриваемых географических областей Сибири. Все большее влияние на водные экосистемы Северной Азии оказывает антропогенный фактор.

Из сказанного ясно, что условия обитания рыб в устьевых областях рек Обь, Енисей и Лена весьма неоднородны, характеризуются высокой степенью динамичности и нередко экстремальным проявлением абиотических факторов, сложной картиной пространственного и временного распределения в водоемах организмов автотрофного и гетеротрофного уровней, степени их развития – численности и биомассы. У рыб, населяющих устьевые области этих рек, как и многих других рек Субарктики, в процессе адаптивной эволюции сформировался комплекс эколого-физиологических приспособлений, направленных на наиболее эффективное воспроизводство и рост численности популяций. Теоретические аспекты этого процесса изложены в трудах отечественных ихтиологов [Никольский, 1980; Иоганзен и др., 1984; Кошелев, 1984; Решетников, 1980; Дгебуадзе, 2001].

По данным Ю. С. Решетникова [Решетников, 2007], в настоящее время в составе мировой ихтиофауны насчитывается 22500 видов морских и пресноводных рыб. Из них в ихтиофауне России – 1330 видов, в ихтиофауне вод Арктики (включая реки и озера Субарктики) – 460 видов. Морская ихтиофауна арктических вод представлена 354 видами, пресноводная ихтиофауна – 116 видами рыб. Чисто арктические виды пресноводных рыб составляют

40,5 % от общего количества (116) видов, а большая половина видов состоит из рыб южного происхождения. Наиболее полно в Арктике представлены отряды лососеобразных (41 вид), за которым следуют отряд корюшкообразных (17 видов), отряд щукообразных (5 видов) и отряд колюшкообразных (6 видов). В состав пресноводной ихтиофауны Арктики входят все три вида из семейства даллиевых, 64 % – из семейства лососевых, 57 % – из семейства сиговых, 50 % – из семейства хариусовых рыб. Облик пресноводной ихтиофауны Арктики составляют лососевые, сиговые и хариусовые; на эти три семейства приходится 41 вид из 116.

В составе ихтиофауны Карского моря к настоящему времени отмечено около 80 типично морских видов рыб, в море Лаптевых – 49 видов. Из них в прилегающих к районам эстуариев Оби и Енисея сравнительно многочисленны и используются в небольшой степени промыслом сайка и навага, в прибрежной зоне моря Лаптевых – тихоокеанская сельдь, полярная камбала, восточносибирская треска и сайка. В целом, ихтиофауна этих морей Северного Ледовитого океана бедна и по степени разнообразия входящих в нее видов рыб, и по рыбопродуктивности в силу исключительно суровых климатических условий [Решетников, 2007].

В пресных водах устьевых областей рек Обь, Енисей и Лена обитает в общей сложности 36 видов рыб, из которых два вида – лещ и судак, – являются вселенцами и встречаются в небольшом числе в низовьях и эстуарии Оби; не исключено, что лещ продвинулся постепенно из среднего течения Енисея и Лены и в их устьевые области. Из общего состава рыб-аборигенов в устьевой области Оби отсутствует обыкновенный валец, голян Лаговского, Енисея – голян Лаговского, Лены – стерлядь и обыкновенный карась. По числу видов в устьевых областях рассматриваемых рек доминирует семейство карповых (в общей сложности 10 видов) и семейство сиговых (9 видов). Однако рыбы семейства карповых сравнительно многочисленны только в пределах придельтовых участков рек, особенно Оби. В Енисейском заливе и дельте Лены рыбы этого семейства не обнаружены.

Облик ихтиофауны дельтовых и эстуарных участков Оби, Енисея и Лены складывается из рыб семейства сиговых, которые играют лидирующую роль в промысле во время нагула и размножения. Кроме рыб этого семейства, в Обской губе и Енисейском заливе заметную роль в промысле играет зубатая корюшка, в дельте Лены – озерная форма арктического гольца, в устьевых областях всех трех рек – налим.

Одним из наиболее важных факторов среды, определяющих характер миграций полупроходных видов рыб, является соленость вод. Основными районами нагула молоди и половозрелых особей этих рыб (в том числе сибирского осетра, корюшки и налима) в Оби и Енисее являются дельты и южные части эстуариев, а в Лене рыбы этой экологической формы нагуливаются как в дельте, так и в прибрежных, в значительной степени распресненных, участках взморья. Наиболее толерантным к солености воды является арктический омуль, который заходит во время нагула в воды с соленостью до 24 ‰, одна-

ко основная часть популяции омуля обычно кормится в водах с гораздо меньшей соленостью. Границей распространения ленского осетра на устьевом взморье являются воды соленостью 13–15 ‰. Енисейский муксун и малотычинковый ленский муксун выдерживают соленость морских вод до 10–14 ‰, но предпочитают нагуливаться при солености не более 5 ‰. Осенью, по мере снижения речного стока и увеличивающейся солености воды на приустьевом взморье до 9–10 ‰, муксун устремляется с открытых прибрежных районов моря Лаптевых в дельтовые протоки. Нельма в эстариях Оби и Енисея нагуливается в пресных водах, а из дельты Лены выходит в прибрежные воды моря до изогалины 14–18 ‰. Сибирская ряпушка во время летнего нагула в Енисейском заливе держится в районах с соленостью до 12 ‰ и лишь иногда встречается на участках с соленостью более 26 ‰. В море Лаптевых ряпушка кормится на участках до 17–19 ‰, при возрастании солености возвращается в протоки дельты. Жизненный цикл сига-пыжьяна, чира, пеляди и тугуна проходит в пресных или слабосоленых (во время нагонов) водах дельт и эстуариев.

Сравнительно хорошо изучено влияние морских вод на пресноводных рыб в Обской губе. Рыбы, выходящие в солоноватые воды губы, находятся здесь в условиях весьма изменчивого гидрологического и гидрохимического режимов. В случае сильного осолонения вод рыбы ищут временного убежища в устьях притоков. Нередко в пределах таких участков притоков Обской губы образуются плотные скопления рыб, преимущественно неполовозрелых особей омуля и ряпушки. Однако это не нагульные концентрации, так как рыбы при этом практически не питаются [Кузнецов и др., 2011].

В то же время в целом ряде ситуаций, складывающихся в эстуариях при взаимодействии морских и пресных вод, определяющим фактором для рыб служит не только степень их устойчивости к солености, но и характер питания. Более полувека назад известным русским ихтиологом П. Л. Пирожниковым было выявлено, что характер распределения и характер нагульных миграций полупроходных сиговых рыб дельты Лены прежде всего зависит от особенностей их питания. Так, муксун вынужден держаться в сильно распресненной прибрежной мелководной зоне моря в силу необходимости потребления сравнительно многочисленных здесь организмов зообентоса. Омуль и ряпушка, будучи по характеру питания планктофагами, проникают в более отдаленные, чем муксун, участки моря, но держатся здесь преимущественно в верхних слоях воды с меньшим содержанием солей, чем средние и нижние слои, благодаря распресняющему влиянию стока речной воды. Лишь в конце осени и зимой, когда морские воды продвигаются в сторону дельты, сиговые вынуждены возвращаться в пресные воды проток, где они находят в течение всей зимы оптимальные условия нагула. С установлением на протоках дельты ледяного покрова процесс осолонения пресных вод прекращается и сиговые нагуливаются не только в их верхних и средних, но и нижних участках [Пирожников, 1955]. Точка зрения П. Л. Пирожникова подтвердилась наблюдениями за характером миграций сиговых,

проведенными в районе дельты Лены другими исследователями [Александрова, Кузнецов, 1967; Кузнецов, 1971]. Было установлено, что сиговые активно питаются на устьевых участках проток только до начала декабря, когда вместе с солеными водами моря в протоки поступает зоопланктон. К середине декабря по установлению на протоках ледяного покрова и преобладания речного стока питание сиговых практически прекращается. При этом часть рыб, прежде всего омуль, уходит в солоноватые воды устьевого взморья вслед за пищей – рачковым морским планктоном.

Существенное влияние на миграции сиговых в осенне-зимний период в эстуариях оказывает и гидродинамика. Так, ленский омуль, будучи хорошим пловцом, может постоянно пребывать в более благоприятных в кормовом отношении условиях осолоненной зоны и выдерживает внезапные штормовые явления, происходящие в море Лаптевых. Ряпушка, будучи более слабым пловцом, не имеет возможности постоянно пребывать в гидродинамически неустойчивой зоне на стыке пресных и морских вод и при штормовой погоде в больших количествах заходит для укрытия в устья дельтовых проток. На затишных участках в низовьях дельты или устьевого взморья держится и ослабленная по той или иной причине рыба разных видов [Александрова, Кузнецов, 1967].

Другим абиотическим фактором, оказывающим весьма существенное влияние на характер миграций и весь жизненный цикл рыб, является замор – дефицит кислорода в результате его расходования на окисление неорганических и органических соединений и дыхание гидробионтов в условиях ледового режима водоема. В условиях устьевых областей сибирских рек этот фактор проявляется в основном в бассейне Оби и был рассмотрен в гл. 2. Здесь заметим, что и в условиях замора рыбы ведут себя не пассивно, пережидая экстремальную ситуацию, а используют малейшую возможность для нормальной жизнедеятельности. Так, в средней части Обской губы в пределах заморной зоны обнаружены нерестилища и сам факт нереста сига-пыжьяна и ряпушки, что оказалось возможным благодаря наличию вдольберегового течения, несущего с севера губы аэрированную пресную воду [Кузнецов и др., 2011; Матковский и др., 2014].

Наряду с приведенными, для ихтиоценозов устьевых областей рек Обь, Енисей и Лена, как и для ихтиоценозов других рек Субарктики Сибири, прежде всего для входящих в эти ихтиоценозы рыб семейства сиговых, присущ и ряд других общих закономерностей экологии, а именно:

- разнообразие внутривидовых морфо-экологических форм как адаптация к наиболее полному использованию бедной кормовой базы северных водоемов (особенно у арктического гольца, сига-пыжьяна, пеляди и ряпушки);
- сложный характер нагульно-нерестовых и зимовальных миграций. Способность заходить в поисках пищи в осолоненные воды эстуарных участков и устьевого взморья;

- преобладание видов с многолетним жизненным циклом и довольно поздним половым созреванием. Полицикличность размножения;
- сравнительно высокий темп роста в период открытой воды и, напротив, низкий темп роста в зимний период. В работах Л. И. Карамушко с соавт. [1993, 2004] на основании собственных экспериментальных исследований и анализа литературных данных сделан вывод о том, что «Адаптация к жизни в низкотемпературных условиях заключается не в повышении интенсивности энергетического обмена, а в суммарном снижении потребления годовой энергии... Темп роста у полярных организмов на 30–40 %, а репродуктивный вклад (оцениваемый по массе и калорийности гонад) на 25–30 % ниже, чем у бореальных видов»;
- нерест при низких температурах воды (в период ледостава и подо льдом) и высоком насыщении ее кислородом, на участках с каменистыми, галечными или галечно-песчаными грунтами с невысокой степенью заиления и повышенными скоростями течения. Существенное влияние уровня режима водоемов на эффективность нереста, выживание и рост молоди рыб. Как было показано Б. В. Кошелевым [1984], для успешного воспроизводства рыб необходимо оптимальное сочетание комплекса факторов: динамики уровня режима, температуры воды и содержания в ней кислорода, наличия соответствующего нерестового субстрата, условий питания молоди после вылупления и др.;
- неежегодность нереста в связи длительным процессом созревания очередной генерации яйцеклеток и замедлении физиологических процессов в условиях низких температур воды и слаборазвитой кормовой базы;
- сравнительно высокая индивидуальная абсолютная плодовитость. Длительный период инкубации икры при низких температурах воды, но в благоприятных условиях дыхания. Приуроченность выклева личинок ко времени распаления ледяного покрова и весеннего развития зоопланктона. Так, в уральских притоках Нижней Оби выклев большинства зародышей тугуна начинается после 200 суток инкубации, пеляди – 195, сига и чира – 185–190 суток [Богданов, 1997];
- отсутствие типичных планктофагов и преобладание рыб-бентофагов, элемент хищничества мирных рыб, каннибализм хищных и мирных рыб. Ранний переход молоди с питания планктоном на потребление беспозвоночных бентоса. Отсутствие облигатно хищных видов (близко к 100 % таймень, нельма, зубатая корюшка, налим и щука). Полное отсутствие рыб-детритофагов и рыб-фитофагов вследствие слабого развития детрита, фитопланктона и макрофитов, а также, возможно, в связи с низкими температурами воды, что лимитирует развитие в кишечнике рыб простейших-симбионтов, разлагающих растительность и растительную часть детрита;
- сравнительно невысокая продуктивность по сравнению с таковой ихтиоценозов рек и озер, расположенных в более южных ландшафтно-географических зонах Азии.

К сказанному следует добавить, что дальнейшее изучение ихтиоценозов устьевой области Великих сибирских рек – Оби, Енисея и Лены, как и ряда других рек Субарктики Сибири, несущих свои воды в Северный Ледовитый океан, – необходимо как для выявления механизмов адаптации рыб к условиям обитания в водоемах высоких широт (включая морские воды), так и с целью разработки теоретических основ охраны и рационального использования рыбных запасов этого региона.

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ

Составлен с использованием справочников: А. И. Чеботарев Гидрологический словарь. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 308 с.; Зенин А. А., Белоусова Н. В. Гидрохимический словарь. Л.: Гидрометеиздат, 1988, 251 с.; Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.; Хрусталев Ю. П. Эколого-географический словарь. Батайск, 2000. 198 с.

АБИССАЛЬ, АБИССАЛЬНАЯ ЗОНА – глубоководная область морей и океанов, которая обычно выделяется по абсолютной глубине свыше 2 км. Морфологически ей соответствуют ложе океана или дно глубоководных морей, а также некоторые подводные хребты. А. занимает более 75 % площади Мирового океана. Она характеризуется относительным постоянством температуры (ниже 2 °С) и солености (около 35 ‰), высоким гидростатическим давлением (300–600 атм.), слабой подвижностью воды, отсутствием солнечного света. Большинство постоянных обитателей А. стенобатны. У многих видов выработались общие экологические особенности: низкая плодовитость, позднее созревание, большая продолжительность и др. Животные существуют за счет органического вещества, поступающего из верхних слоев водной толщи в виде детрита и фекалий, остатков отмирающих растений и животных.

АБРАЗИЯ – процесс разрушения берегов водохранилищ, озер, морей и других водоемов волновыми ударами. А. тем интенсивнее, чем легче поддаются размыву почвы и породы, слагающие берег, круче его уклон и больше площадь водоема, способствующая образованию крупных волн.

АВАНДЕЛЬГА – подводная часть дельты, формирующаяся на предустьевом взморье за счет аккумуляции осадочного (преимущественного терригенного) материала при взаимодействии речных вод и морского волнения.

АВТОХТОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ водного объекта – отложения, образующиеся из материала, который имеется или продуцируется в самом водном объекте, а не поступает в него извне. А. О. образуются в водном объекте большей частью за счет жизнедеятельности растительных и животных организмов в виде органических веществ или за счет переотложения твердых минеральных и органических веществ водного объекта вследствие абразии.

АДВЕКЦИЯ – перенос (принос) вместе с движущейся жидкостью или воздухом тех или иных присущих ей свойств (тепла, влаги, количества движения и др.).

АЗОНАЛЬНОСТЬ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ – особенности режима поверхностных и подъемных вод, отклоняющихся от закономерностей зонального распределения гидрологических характеристик. Обуславливается в большей мере воздействием местных природных условий, чем воздействием условий, характерных для всей рассматриваемой зоны в целом.

АКВАТОРИЯ – водное пространство, ограниченное естественными, искусственными или воображаемыми (условными) границами.

АККУМУЛЯТИВНЫЕ ФОРМЫ (рек и водоемов) – образования, формирующиеся в результате отложения наносов. К главнейшим А. Ф. в русле водотока принадлежат гряды донных наносов и их более или менее обособленные части – побочни, косы, осередки и др.; в пределах дна долины и ее склонов – прирусловые валы, поймы, аккумулятивные террасы, дельты; в прибрежной области водоемов – косы, аккумулятивные террасы, пересыпи, береговые валы, конусы выноса и др.

АЛЛОХТОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ водного объекта – отложения разнообразных минеральных и органических веществ, накапливающиеся на дне водных объектов в результате поступления в них извне речных и эоловых наносов, продуктов абразии, продуктов химических реакций, а также остатков отмерших организмов.

АЛЛЮВИАЛЬНЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ, АЛЛЮВИЙ – осадки, образующиеся в речных долинах в результате аккумуляции продуктов выветривания и разрушения горных пород на водосборной площади водотока. Различают А. О. горных и равнинных рек, а по условиям накопления – русловые, пойменные, старичные и др.

АНОКСИЧНАЯ ЗОНА – анаэробная, почти безжизненная зона водоема, условием возникновения и распространения которой являются высокие концентрации органических веществ и сульфатов и превышение скорости потребления кислорода (в основном на биохимическое окисление органических веществ) над скоростью его поступления. Этим условиям способствуют слабая вертикальная циркуляция водных масс и высокая первичная продукция. А. З. может быть различного масштаба и различной устойчивости – вплоть до гигантских сероводородных зон, мощность которых превышает 1000 м, а время существования исчисляется десятками тысячелетий и более (например, Черное море и впадина Карьяко в Карибском море). С периодическим образованием сероводородных зон очень часто связаны массовые заморные явления, иногда огромных масштабов.

АПВЕЛЛИНГ – мощный подъем глубинных морских водных масс к поверхности в слой фотосинтеза, при этом вертикальная конвекция их увеличивается на 2–3 порядка. Биологическая продуктивность в районах А. повышается в десятки раз за счет высокой концентрации биогенов, поступивших к поверхности с глубинными водами.

АЭРАЦИЯ ПОТОКА – насыщение водной массы потока воздухом, происходящее при больших скоростях движения воды.

АЭРОБНЫЙ ПРОЦЕСС – процесс разложения животных и растительных остатков микроорганизмами в среде, содержащей свободный кислород.

БАЛТИЙСКАЯ СИСТЕМА ВЫСОТ – система абсолютных отметок земной поверхности; в СССР узаконена Постановлением Совета Министров СССР № 760 от 7 апреля 1946 г. Нулевая поверхность этой системы совпадает с нулем футштока (водомерного поста) в г. Кронштадте (остров Котлин в Финском заливе Балтийского моря).

БАР УСТЬЕВОЙ – наносная мель в предустьевых областях рек, возникающая вследствие аккумуляции взвешенного и влекомого осадочного материала в зоне смешения речных и морских вод. Формируется на участке мелководья, возникающего в результате поднятия прибереговой зоны. В пределах этого мелководья происходит разрушение ветровых волн и отложение приносимых ими продуктов разрушения дна и берегов моря, идущих на формирование Б. Между Б. и берегом располагается водное пространство (лагуна), соединяющееся с морем протоками, пересекающими Б.

БАТИАЛЬ – экологическая зона Мирового океана примерно в пределах материкового склона, находящаяся между сублиторалью и абиссалью обычно на глубинах от 200 до 3000 м. Характеризуется слабой освещенностью, незначительными колебаниями температуры и солености. Б. окаймляет все материка и занимает около 15 % площади Мирового океана.

БАТИПЕЛАГИАЛЬ – водная толща, находящаяся над материковым склоном с глубинами от 200 до 3000 м и соответствующая батиальной области.

БЕЗРУСЛОВЫЕ ЛОЖБИНЫ СТОКА – плоские, слабовыраженные, линейно вытянутые, иногда разветвляющиеся понижения рельефа без постоянного водотока и даже без следов свежего эрозионного размыва. Их склоны обычно задернованы и постепенным пологим закруглением смыкаются друг с другом и окружающей местностью. Устаревший синоним: *делли*.

БЕНТАЛЬ – дно водоема, заселенное организмами, обитающими на грунте или в его толще. Противопоставляется пелагиали – толще воды.

БЕНТОС – совокупность организмов, обитающих в донных отложениях или на их поверхности. Различают Б. растительный (фитобентос), животный (зообентос) и бактериальный (бактериобентос). По размерам организмов различают макробентос (от 5 мм и крупнее), мезобентос (от 0,5 до 5 мм) и микробентос (менее 0,5 мм).

БЕНТОФАГИ – животные, питающиеся организмами, живущими на дне водоема или опускающиеся на дно. К Б. относятся как хищные и травоядные животные, так и детритофаги и грунтояды.

БЕРЕГОВАЯ ЛИНИЯ – граница между сушей и водной поверхностью водотока или водоема. Линию соприкосновения водной поверхности с сушей в каждый данный момент обычно называют урезом реки или водоема.

БЕРЕГОВОЙ ВАЛ – вытянутый вдоль берега водоема вал, сформированный из частиц грунта в результате волновой деятельности. Подобные образования на реках называются приусловые валы.

БЕЧЕВНИК – узкая, лишенная растительности береговая зона, расположенная между поймой и урезом реки, ширина которой определяется уровнем максимального (во время половодья) и минимального (меженного) стояния воды в реке.

БИОГЕННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ – осадки, образовавшиеся в результате жизнедеятельности организмов и сложенные главным образом минеральными скелетными остатками или органическим веществом биогенного происхождения. По вещественному составу выделяются карбонатные (коралло-

вые, фораминиферовые, кокколитовые, ракушечные и др.), кремнистые (диатомовые, спонголитовые, радиоляриевые и др.) и фосфатные отложения, а также торфы.

БИОГЕОЦЕНОЗ – растительное сообщество (фитоценоз) вместе с населяющими это сообщество животными (зооценоз), микроорганизмами и соответствующим участком поверхности (биотоп) с его особыми свойствами атмосферы (микроклимата), геологического строения, почвы и водного режима. Все указанные компоненты в совокупности составляют единый взаимосвязанный и взаимодействующий комплекс.

БИОИНДИКАТОРЫ – живые организмы, наличие которых в водных объектах служит показателем какого-либо естественного процесса или присутствия некоторых загрязняющих веществ, обусловленного хозяйственной деятельностью человека. В качестве Б. практически используются все группы организмов, населяющих водоемы и водотоки. При выборе Б. исходят из конкретных задач биоиндикации, учитывая, что каждая группа организмов имеет свои преимущества и недостатки.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ НАСОС – деятельность организмов по переводу растворенных форм элементов во взвесь и далее в поток пеллетного материала и «морского снега».

БИОТОП – естественное, относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство, занятое определенным биоценозом. Характерный для данного Б. комплекс условий определяет видовой состав обитающих здесь организмов.

БИОХИМИЧЕСКОЕ ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА (БПК) – количество кислорода, потребляемого за определенное время при биохимическом окислении содержащихся в воде веществ в аэробных условиях; выражается в мг/дм³ молекулярного кислорода. Наиболее часто употребляется значение БПК₅ – биохимическое потребление кислорода в течение 5 суток или БПК_{полн} – полное биохимическое потребление кислорода, окончание которого определяется началом процесса нитрификации (обычно 15–20 суток).

БИОЦЕНОЗ – сообщество организмов, состоящее из продуцентов (автотрофов), консументов и редуцентов, входящих в состав одного биогеоценоза и населяющих один биотоп.

БИФУРКАЦИЯ РЕКИ – раздвоение русла реки на относительно самостоятельные рукава, происходящее в условиях плоского рельефа, в частности, в нижнем течении равнинных рек.

БИХРОМАТНАЯ ОКИСЛЯЕМОСТЬ – величина, характеризующая содержание в воде органических и минеральных веществ, окисляемых сернокислым раствором бихромата калия. Выражается в мг/дм³ атомарного кислорода.

БОКОВАЯ ЭРОЗИЯ – условное понятие, которое характеризует деятельность потока по размыву им берегов, приводящему к смещению русла реки в плане. Термин Б. Э. применяется как альтернатива термина глубинная эрозия, характеризующего врезание русла. В действительности плановые и высотные деформации русла обусловлены одними силами и указанные тер-

мины выражают только морфологический эффект работы потока. Поэтому желательно употреблять понятия плановые и высотные деформации русла.

ББЕФ – участок водохранилища, реки, канала, расположенный выше или ниже водоподпорного сооружения (плотина, дамба). Участок, находящийся в подпоре и расположенный выше водоподпорного сооружения по течению реки, называется верхним Б., а расположенный ниже – нижним Б.

ВАТТЫ – полоса низменных морских побережий, затапливаемая во время приливов и осушающаяся в период отливов.

ВЕРХОВОДКА – подземные воды, не имеющие значительного сплошного распространения или непостоянные по времени и залегающие близко к поверхности выше уровня грунтовых вод. В. подвержена резким колебаниям в зависимости от гидрометеорологических условий (выпадение атмосферных осадков, таяние снега и др.). Может полностью исчезать в засушливое время года или промерзнуть зимой.

ВЕТРОВЫЕ ВОЛНЫ – волны, развивающиеся под действием ветра. Представляют собой колебательное движение частиц жидкости, обладающей свободной поверхностью, выражающееся отклонением этой поверхности от своего равновесного положения.

ВЗВЕШЕННЫЕ ВЕЩЕСТВА В ПРИРОДНЫХ ВОДАХ – частицы минерального и органического происхождения, имеющие большие размеры, чем коллоидные частицы и находящиеся в воде во взвешенном состоянии. Происхождение В. В. различно: терригенное (продукты размыва почв, горных пород), биогенное (фрагменты тел и экскременты организмов), вулканогенное (обломочный материал вулканических извержений), хемогенное (продукты химических реакций), космогенное (космическая пыль), антропогенное (сточные воды). В. В. являются исходным материалом при образовании донных отложений. Концентрация их в воде колеблется в широких пределах. От содержания и свойств В. В. зависят прозрачность и цвет природных вод.

ВЗМОРЬЕ – часть акватории моря, находящаяся в пределах береговой зоны и включающая бухты, небольшие заливы, острова и приустьевые области рек.

ВЛЕКОМЫЕ НАНОСЫ – терригенные частицы, переносимые водными потоками вблизи дна (волочением, перекачиванием, сальтацией).

ВНУТРИГОДОВОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДНОГО СТОКА – распределение водного стока по частям года (сезоны, месяцы, декады); обычно выражается в долях или процентах годового водного стока.

ВНУТРИСУТОЧНЫЙ ХОД ВОДНОГО СТОКА – изменения расходов воды в течение суток, возникающие вследствие неравномерной интенсивности водного стока.

ВОДНАЯ ЭКОСИСТЕМА – взаимосвязанная система живых организмов и окружающей их природной среды (вода, донные отложения и прилегающая суша), в которой происходит циклический взаимообмен минеральными и органическими веществами и энергией.

ВОДНО-СОЛЕВОЙ БАЛАНС – количественное выражение кругооборота растворенных в воде солей. Основан на соотношении количественных характеристик объема водных масс и средневзвешенного содержания растворенных в них солей всех потоков, поступающих в рассматриваемый водный объект и выходящих из него, с учетом трансформации химического состава водных масс (выпадение солей в осадок, обменно-адсорбционные явления, распад веществ и др.).

ВОДНОСТЬ РЕКИ – количество воды, приносимое рекой в среднем за какой-либо период времени. Показателем степени В. Р. является средний многолетний расход или средний многолетний объем годового стока.

ВОДНЫЙ ГУМУС – органическое вещество, растворенное в воде и состоящее главным образом из гуминовых и фульвокислот, которые представляют собой сложную смесь соединений разного состава. Большая часть органических веществ, из которых состоит В. Г., нестойкая и в аэробных условиях подвергается разложению (распаду) до простейших минеральных соединений.

ВОДОРОДНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ (рН) – величина, характеризующая концентрацию ионов водорода в растворах; численно равна отрицательному десятичному логарифму концентрации водородных ионов, выраженной в молях на литр. Водные растворы могут иметь рН от 1 до 14; в нейтральных растворах рН = 7, в кислых – < 7, в щелочных – > 7.

ВОДОРΟΣЛИ – группа низших водных растений, обычно содержащих хлорофилл и вырабатывающих органические вещества в процессе фотосинтеза. Различают В. зеленые, бурые, красные, золотистые, диатомовые и др. В. – основные продуценты органического вещества в пресных водоемах и морях.

ВОДОСБОРНЫЙ БАССЕЙН, ВОДОСБОР – территория, с которой стекают в определенный водоем поверхностные и подземные воды. Пространственно ограничен водоразделом. Совместно с водоемом В. Б. образует единую экологическую систему.

ВОДОУПОР – верхняя поверхность относительно водонепроницаемого слоя горной породы, ограничивающая снизу водоносный пласт. Иногда понятие В. распространяют на практически водонепроницаемые слои, как подстилающие водоносную породу (водоупорное ложе), так и покрывающие ее (водоупорная кровля).

ВОНЗЕВОЙ ХОД (ВОНЗЬ) – массовый подъем на нерест полупроходных рыб.

ВСКРЫТИЕ РЕК И ВОДОЕМОВ – процесс разрушения ледяного покрова, происходящий под воздействием тепла и механических сил, возникающих в результате интенсивного притока воды.

ГАЗОВЫЙ СОСТАВ ПРИРОДНЫХ ВОД – совокупность газов, присутствующих в природных водах в растворенном состоянии. Качественный и количественный состав растворенных в воде газов определяется природными условиями, в которых находится вода. Происхождение газов связано со следующими факторами: 1) составом атмосферы (азот, кислород, аргон и другие инертные газы, диоксид углерода); 2) биохимическими процессами (диоксид

углерода, метан и другие углеводороды, сероводород, азот, водород); 3) процессами дегазации мантии и метаморфизации горных пород в глубинных слоях земной коры при высокой температуре и давлении (диоксид углерода, оксид углерода, сероводород, водород, метан, аммиак, хлористый водород и др.). Первые две группы характерны для поверхностных и подземных вод, третья – в основном для подземных вод. В поверхностных водах наиболее распространены кислород, азот и диоксид углерода, в подземных – диоксид углерода, сероводород и метан.

ГАЛЮФИЛЫ – растения и животные, предпочитающие места обитания с повышенной соленостью.

ГАЛЮФОБЫ – организмы, не переносящие повышенной солености среды обитания и обитающие только в пресных (соленость не выше 0,5 ‰) или слабой солености (до 5 ‰) водоемах.

ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ – организмы, использующие для своего питания готовые органические вещества в отличие от автотрофных организмов, основу питания которых составляют минеральные вещества.

ГИДРОБИОНТЫ – растения и животные, жизненный цикл которых проходит в водной среде. У облигатных (обязательных) Г. этот цикл осуществляется в условиях водоемов полностью, у факультативных (например, насекомых-амфибионтов) – частично (обычно на стадии яйца, личинки и куколки).

ГИДРОИЗОТЕРМЫ – линии на чертеже или карте, соединяющие точки с одинаковой температурой воды в рассматриваемом слое.

ГИДРОКАРБОНАТНЫЕ ВОДЫ – воды, в химическом составе которых преобладающими являются гидрокарбонатные ионы. Г. В. характерны для большинства рек. Это объясняется тем, что речные воды соприкасаются преимущественно с относительно хорошо промытыми верхними слоями почвогрунтов и потому бедными легкорастворимыми хлоридами и сульфатами. Ионный состав таких природных вод генетически связан с очень распространенными и малорастворимыми карбонатными породами.

ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ВЕСНА (в лимнологии) – часть годового цикла, в пределах которой осуществляется перестройка термического режима водоемов от условий зимнего периода к режиму, свойственному периоду гидрологического лета. Различают фазу нагревания в условиях обратной температурной стратификации и фазу весенней гомотермии.

ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ОСЕНЬ (в лимнологии) – часть годового цикла, в пределах которой термический режим водоемов характеризуется процессом охлаждения водной массы до момента начала формирования обратной стратификации. Различают фазу выравнивания температуры по глубине, сопровождающуюся разрушением слоя температурного скачка, и фазу гомотермии.

ГИДРОЛОГИЧЕСКОЕ ЛЕТО (в лимнологии) – часть годового цикла, в пределах которой термический режим водоемов характеризуется процессом накопления запасов тепла с момента разрушения весенней гомотермии и начала формирования прямой стратификации. Различают фазу раннего лета,

или фазу накопления тепла в поверхностных слоях воды, и фазу позднего лета, или фазу распространения тепла в более глубокие слои.

ГИДРОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ – закономерные изменения гидрологических элементов водного объекта во времени, обусловленные физико-географическими и в первую очередь климатическими условиями бассейна. Г. Р. включает многолетние, сезонные и суточные колебания: уровня воды (режим уровня); расходов воды (режим стока); ледовых явлений (ледовый режим); температуры воды (термический режим); количества и состава переносимого потоком твердого материала (режим наносов); состава и концентрации растворенных химических веществ (гидрохимический режим); изменений русла реки (режим руслового процесса).

ГИПОЛИМНИОН – толща воды, находящейся в водоемах ниже слоя температурного скачка. Г. характерен для глубоких озер. В пределах Г. температура воды мало меняется в течение года, медленно возрастая от весны к концу осени, и обычно не превышает 4 °С. Характеризуется замедленным водообменом и медленным падением температуры от верхней поверхности Г. ко дну.

ГИПОНЕЙСТОН – совокупность водных организмов, населяющих верхний (0–5 см) слой водной толщи. В Г. преобладают гетеротрофные организмы: бактерии, простейшие, молодь рыб.

ГИРЛА – проливы между приморскими дельтовыми водоемами и морем.

ГИТТИЯ – озерно-болотный или лагунный ил в виде текучей (сапропель) или эластичной (сапроколь) массы, которая, высохнув, не размокает. Состоит из остатков микроорганизмов и экскрементов животных с примесью минеральных веществ и преобладанием окислов соединений железа. По составу различают глинистую, известковую, диатомовую и детритовую Г. Иногда понятие Г. используют как синоним термина сапропель.

ГЛУБИНА КОМПЕНСАЦИОННОЙ ТОЧКИ – горизонт водной массы моря или океана, на котором образование кислорода при фотосинтезе равно потреблению его на окисление органических веществ и дыхание живых организмов. Г. К. Т. чаще всего составляет 20–50 м и меняется в разных районах моря или океана в зависимости от сезона года, интенсивности фотосинтеза и гидродинамических процессов в фотической зоне.

ГЛУБИНА РЕКИ (ОЗЕРА) – расстояние по вертикали от поверхности воды в реке, озере и т. д. до дна.

ГОМОТЕРМИЯ – явление постоянства температуры по глубине водоема, устанавливающейся осенью после прямой стратификации (осенняя гомотермия), а весной после разрушения обратной стратификации (весенняя гомотермия) и в течение всего лета на мелководных, открытых действию ветра водоемах. В реках явление Г. наблюдается почти всегда.

ГОМОХАЛИННОСТЬ – однородное распределение солености морской воды по глубине.

ГРАДИЕНТНЫЕ ТЕЧЕНИЯ – движения морских и озерных вод, вызываемые горизонтальными градиентами и уравновешенной силой Кориолиса, а также силой трения у берегов и дна. Разность давления возникает вследствие

стоков и нагонов воды ветрами, разности плотностей, вызванной неравномерным нагреванием или неравномерным распределением солености воды, а также от других причин.

ГУМИФИКАЦИЯ – процесс разложения растительных тканей во влажной среде и превращения их в бесструктурную массу соединений гуминовых и других органических веществ – гумус.

ДЕЛЬТА – особая форма устья реки, обычно возникающая на мелководных участках моря или озера при впадении в них рек, несущих большое количество наносов; характеризуется наличием многочисленных рукавов и протоков, располагающихся часто веерообразно. С течением времени Д. постепенно увеличивается в размерах, двигаясь в сторону водоема. В условиях приливо-отливных течений Д. не образуется. Д., формирующая путем заполнения наносами вдающегося в сушу залива, называется Д. выполнения, а Д., развивающаяся за пределы общей линии побережья, – Д. выдвижения.

ДЕНИВЕЛЯЦИЯ ВОДНОЙ ПОВЕРХНОСТИ – перекося уровня поверхности воды водоемов, возникающий в результате действия ветра (сгонно-нагонные явления) или сейшевых колебаний. Противопоставление сгонов-нагонов и сейш не всегда правомерно, так как вторые часто являются следствием первых или формой их проявления.

ДЕФИЦИТ КИСЛОРОДА (В ВОДЕ) – разность между максимальным количеством кислорода, которое при данной температуре и давлении может находиться в воде, и количеством кислорода, фактически содержащимся в исследуемой воде.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ – одноклеточные и колониальные водоросли микроскопических размеров; оболочки Д. В. состоят из двух створок, которые благодаря включениям кремнезема превращаются в прочный панцирь. В озерах и морях образуют отложения диатомитов.

ДИОКСИД УГЛЕРОДА (СО₂) в природных водах – соединение углерода с кислородом, конечный продукт окисления углерода. В атмосферном воздухе находится в концентрации 0,03 % по объему, в гидросфере – в растворенном виде, а в литосфере – в форме карбонатов (кальцит, доломит, мрамор). Д. У. образуется при разложении органических веществ в процессах брожения, при сжигании топлива, является продуктом обмена веществ в живых организмах, играет важную роль в процессах фотосинтеза.

ДИСК БЕЛЫЙ (СЕККИ) – применяется для оценки прозрачности воды в водоеме и служит фоновым экраном при определении цвета воды по стандартной шкале цветов. Прозрачность оценивается той глубиной погружения диска, при достижении которой он становится невидимым. Цвет воды определяют на фоне диска, погруженного на половину глубины оценки прозрачности. Наблюдения ведут в полуденные часы. Диаметр Д. Б. 0,3 м; диск окрашен в белый цвет.

ДИСТРОФНЫЙ ВОДОЕМ – водоем, вода которого бедна питательными веществами, имеет высокую концентрацию органических веществ, ха-

рактируется малой прозрачностью, низкой минерализацией и низкой концентрацией растворенного кислорода; цвет воды бурый.

ДИХОТЕРМИЯ – распределение температуры воды по глубине водоема, при котором минимум температуры находится на некоторой глубине, увеличивающейся по мере нагревания от поверхности, а ниже и до дна вновь происходит возрастание температуры. Наблюдается преимущественно в глубоких озерах в период нагрева водоемов в начале разрушения обратной температурной стратификации.

ДОЛИНА РЕКИ – относительно узкое, вытянутое в длину, обычно извилистое углубление в земной поверхности, образованное вековой деятельностью стекающей по поверхности земли воды с наличием русла современного потока и характеризующееся общим наклоном дна от одного конца к другому. Речные Д. Р. не пересекают друг друга, а, встречаясь, сливаются в одну общую систему.

ДОННЫЕ НАНОСЫ (влекомые наносы) – преимущественно наиболее крупные (тяжелые) частицы, перемещаемые потоком в придонном слое путем влечения или перекачивания или чаще путем перебрасывания на относительно короткие расстояния (сальтация). В некоторых случаях эти наносы могут выбрасываться восходящими вихревыми токами на большую высоту, даже достигать поверхности потока. Выделение донных наносов из общей массы транспортируемых потоком наносов является в некоторой мере условным, ибо с изменением гидравлических характеристик потока (глубины, скорости течения, уклонов и пр.) непрерывно происходит переход некоторой части Д. Н. во взвешенные и обратно. Значительная часть зерен донных наносов в периоды прекращения движения входит в состав донных отложений и участвует в образовании русловых аккумулятивных форм – донных гряд, рифелей, кос, побочней и т. д.

ДРЕЙФОВЫЕ ТЕЧЕНИЯ – течения в водоемах, вызываемые действием ветра. При длительном воздействии ветра движение верхних слоев передается постепенно вглубь. Одновременно с этим за счет переноса водных масс под влиянием ветра возникает уклон водной поверхности, направленный в сторону, противоположную действию ветра. Уклон вызывает обратное компенсационное течение, охватывающее всю глубинную часть водоема вплоть до дна; такое течение именуется градиентным. В мелководных водоемах образующиеся уклоны водной поверхности при сильном ветре настолько значительны, что появляются существенные изменения уровней в подветренной и наветренной частях водоема. Такие изменения уровня называются сгонно-нагонными денивеляциями.

ЕВТРОФИРОВАНИЕ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ – повышение биологической продуктивности водных объектов в результате накопления в воде биогенных элементов и органических соединений автохтонного происхождения, активного развития автотрофов и ряда гетеротрофов. По мере Е. В. О. ухудшаются физико-химические свойства воды: уменьшается ее прозрачность – вода приобретает зеленый или желто-бурый цвет; появляется неприятный вкус и запах; по-

вышаются значения рН; в осадок выпадает карбонат кальция и гидроксид магния; наблюдается дефицит кислорода и возникают заморные явления.

ЗАБЕРЕГИ – полосы льда, окаймляющие берега рек, озер и водохранилищ при незамерзшей остальной части водного пространства. Различают 3 вида: первичные, образующиеся у берегов, наносные, возникающие в результате примерзания льда и шуги во время ледохода, и остаточные, оставшиеся у берегов весной при таянии льда. На озерах и водохранилищах 3. могут нарастать за счет льдин, пригнанных к берегу ветром (припай).

ЗАВОДЬ – небольшой залив с медленным, часто обратным течением, в межень практически отсутствующим, располагающийся по низким берегам рек или образованный выступающими мысами и крутыми поворотами русла.

ЗАЖОР – закупорка живого сечения реки в период осеннего ледохода и в начале ледостава массой внутриводного льда и шуги: 3., затрудняя движение воды, вызывают подъем уровня и затопление побережья.

ЗАЙМИЩЕ – низкие, заливаемые во время весенних разливов места долины реки. В качестве местных географических терминов (преимущественно в Сибири) применяется для обозначения низинных болот, заболоченных низин, обычно являющихся сенокосными участками.

ЗАКРАИНЫ – полосы открытой воды вдоль берегов, образующиеся перед вскрытием в результате таяния льда, отхода его от берега и повышения уровня воды.

ЗАЛИВ – участок водной поверхности моря, озера, водохранилища, вдающийся в сушу. В зависимости от причин возникновения, размеров, конфигурации, степени связи с основным водоемом и других признаков среди 3. различают: бухты, эстуарии, фиорды, лагуны и гафы.

ЗАМОР – массовая гибель водных организмов, вызываемая обычно уменьшением концентрации растворенного в воде кислорода или появлением в ней токсичных веществ. Летние 3. в сильно стратифицированных водоемах и в отсутствие фотосинтеза обусловлены потреблением растворенного кислорода на окисление больших количеств органических веществ и на дыхание животных и растительных организмов (особенно ночью). Зимние 3. – результат разложения бактериями органических веществ и остатков, которое происходит с поглощением кислорода, слабо поступающего в водный объект из-за ледяного покрова. 3. происходят также в результате сброса промышленных, сельскохозяйственных и хозяйственно-бытовых сточных вод, содержащих токсичные вещества.

ЗАМЫКАЮЩИЙ СТОК – термин, который иногда применяется при рассмотрении процесса формирования речного стока в большом бассейне со многими гидрологическими постами. В этом случае 3. С. называют самый нижний пост на главной реке рассматриваемого бассейна, в отличие от постов, расположенных внутри бассейна.

ЗАРЕГУЛИРОВАННЫЙ СТОК – сток, режим которого характеризуется относительно выровненным распределением в течение года, сглаженными паводками и относительно высокими расходами в период межени. Режим

З. С. возникает в результате искусственных мероприятий, а также бывает обусловлен естественным аккумулярующим влиянием озер, толщи проницаемых грунтов или карста.

ЗАТОР – нагромождение льдин в русле реки во время ледохода, вызывающее стеснение живого сечения и связанный с этим подъем уровня воды; наблюдается преимущественно во время весеннего ледохода на относительно более мелких участках реки; при осеннем ледоходе массы льда обычно бывают не столь значительными, чтобы вызвать образование мощных З.

ЗИМНИЙ СТОК – сток воды в зимний период. Формируется главным образом за счет сработки запасов подземных вод, аккумулярованных в пределах бассейна. В районах, характеризующихся наличием зимних оттепелей, З. С. пополняется за счет вод, образующихся от таяния снега и выпадающих дождей. Увеличение расходов воды, обусловленное притоком этих вод, проявляется в форме зимних паводков. З. С. при отсутствии оттепелей характеризует интенсивность питания, а в районах с устойчивыми и продолжительными периодами с низкими температурами – и наименьшую водность рек.

ИЗЛУЧИНА – изгиб русла реки в плане. Различают вынужденный изгиб – обтекание потоком склона долины, а также свободный изгиб, или меандрирующую излучину. Менее предпочтительный синоним: меандра.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТОКА – колебания величин стока во времени. И. С. проявляется в форме суточных, сезонных, годовых и многолетних колебаний, однако в узком смысле термин И. С. чаще применяется для характеристики явлений колебаний стока в многолетней перспективе.

ИЗОЛИНИИ – обобщенное название линий, проводимых на картах, профилях, графиках и соединяющих точки с одинаковыми значениями какой-либо величины. Обычно при построении И. в качестве независимых переменных, определяющих распределение исследуемой величины в пределах рассматриваемой поверхности, используются географические координаты (широта, долгота). В тех случаях, когда при построении И. в качестве хотя бы одной из независимых переменных, определяющих положение на чертеже исследуемой величины, принимается не географическая координата, а какая-либо иная величина, И. часто называют изоплетами.

ИЗОТАХИ – линии равных скоростей течения, проведенных на чертеже скоростного поля живого сечения потока. Построение системы И. производится на основании измерения скоростей в различных точках живого сечения.

ИЛ – тонкозернистый микроструктурный осадок, преимущественно органического происхождения, отлагающийся в морях, озерах, водохранилищах и реках. В естественных условиях И. находится в текучем состоянии, при высушивании приобретает свойства твердого тела. И. – начальная стадия формирования связанных осадочных пород;

ИЛЬМЕНЬ – мелкое озеро (старица) в дельте или пойме реки с берегами, заросшими тростником и камышом.

ИСТОК РЕКИ – место (на карте точка) начала реки; обычно соответствует месту, с которого появляется постоянное русло потока. Нередко

для крупных рек за начало принимается условно место слияния двух рек разного названия.

КАПИЛЛЯРНОЕ ПОДНЯТИЕ – поднятие воды выше уровня грунтовых вод по капиллярным промежуткам под действием сил поверхностного натяжения. Зона выше уровня грунтовых вод, занятая водой, поднятой капиллярными силами, называется капиллярной зоной. Высота К. П. обратно пропорциональна диаметру капиллярных каналов и зависит от ряда других условий; при диаметре зерен грунта больше 2–2,5 мм капиллярное поднятие воды практически не происходит. Высота К. П. некоторых горных пород характеризуется следующими значениями (в см): песок крупнозернистый 2,0–3,5, песок среднезернистый 12,0–3,5, песок мелкозернистый 35–120, супесь 120–350, суглинков 350–650, глина мелкая 650–1200.

КАРСТ – комплекс своеобразных форм рельефа поверхностной и подземной гидрографической сети, образованный в результате воздействия движущейся воды на растворимые горные породы (известняки, доломиты, гипсы, соли). В районах, сложенных этими породами, под действием воды возникают характерные формы рельефа (воронки, котловины, провалы), появляются исчезающие реки и озера и образуется сложная система подземных полостей, пещер, каналов и т. п. К. оказывает большое влияние на режим рек, обуславливая более устойчивое питание рек в периоды маловодья и снижение половодий и паводков.

КОМПЕНСАЦИОННОЕ ТЕЧЕНИЕ – течение, замыкающее другое течение, вызванное воздействием какого-либо фактора на часть водных масс потока или водоема и приведшее к нарушению гравитационного равновесия. К. Т. направлено на восстановление этого равновесия. Примерами компенсационных течений являются следующие: К. Т., возникающее при сгонно-нагонных явлениях; оно восполняет убыль воды на участке сгона и направлено в сторону образовавшегося уклона водной поверхности и противоположную дрейфовому течению. К. Т. донное на закруглении речного потока направлено в сторону поперечного уклона и замыкает поперечное течение у поверхности, вызванное центробежной силой. К. Т. возникает при течениях, связанных с плотностной неоднородностью водных масс. К. Т. называют и течение в водоемах, восполняющее убыль воды в зонах интенсивного испарения.

КОНВЕКЦИЯ – процесс переноса тепла вместе с движущимися частицами среды (воды или воздуха). Различают свободную, или термическую К., для которой основной силой, вызывающей движение воздуха (воды), является подъемная архимедова сила, обусловленная разностью (градиентом) температур, и вынужденную К., обусловленную большими скоростями движения среды при относительно небольших разностях температуры.

КОНУС ВЫНОСА – форма рельефа, образованная скоплением продуктов разрушения почв и горных пород в устье оврагов, рек, временных потоков. К. В. возникают на предгорной равнине, котловине или в главной речной долине, в местах выхода из гор потоков, выносящих в период паводков в большом количестве продукты разрушения горных пород. К. В. имеет харак-

терную форму слабовыпуклого полуконуса, расширяющегося по мере выхода в ту долину, в которую впадает образующий его поток.

КОРЕННОЙ БЕРЕГ РЕКИ – склон долины, непосредственно ограничивающий русло реки на участках, где она не имеет поймы.

КОЭФФИЦИЕНТ ВОДООБМЕНА – отношение объема притока воды в водоем к объему воды в нем при нормальном подпорном или среднем многолетнем уровне воды.

КРОМКА ЛЬДА – граница неподвижного ледяного покрова, установившегося на большом протяжении реки или на значительном удалении от берега на озере или водохранилище. В более широком смысле – граница всякого ледяного поля на водном пространстве.

ЛАГУНА – 1) мелководное, естественное водное пространство в прибрежной полосе, отделенное от моря баром или сообщающееся с ним узким проливом с опресненной, солоноватой или сильно соленой водой, образовавшееся в результате отложения наносов на очень отмельных участках моря; 2) участок моря, заключенный между коралловыми рифами и берегом или внутри атолла.

ЛАМИНАРНОЕ ДВИЖЕНИЕ – форма движения воды, характеризующаяся параллельноструйчатой структурой потока; в условиях Л. Д. обмена между рядом расположенными слоями жидкости не происходит. Скорость течения у стенок, ограничивающих лоток, равна нулю. Сила внутреннего трения (сопротивления движению) и, следовательно, скорость течения зависят от физической (молекулярной) вязкости жидкости, а сопротивление движению пропорционально первой степени скорости. Чем выше вязкость жидкости, тем более свойствен ей ламинарный характер движения. Л. Д. может сохраняться только до некоторой, сравнительно небольшой, так называемой критической скорости течения, устанавливаемой для конкретных потоков на основании критического

ЛЕДОВЫЙ РЕЖИМ – совокупность закономерно повторяющихся процессов возникновения, развития и разрушения ледяных образований на водных объектах. Л. Р. обуславливает формирование специфического зимнего газового режима водного объекта: уменьшается концентрация растворенного кислорода за счет расхода его на окисление органических веществ и дыхания гидробионтов из-за прекращения поступления его в воду из атмосферы и повышается концентрация диоксида углерода, образующегося при окислении органических веществ.

ЛЕДОХОД – движение льдин и ледяных полей на реках. Различают осенний и весенний Л.; на многих реках осеннему Л. предшествует шугоход. Весенний Л. отличается от осеннего переносом больших масс льдин, происходящим при повышенных уровнях и скоростях течения. Густота Л. оценивается в баллах: на реках по десятибалльной системе, на озерах и водохранилищах – по трехбалльной.

ЛИМАН – затопленное водами моря и подвергающееся действию периодических отливов и приливов расширенное устье реки, превратившееся в мелководный залив.

ЛИТОРАЛЬ – часть береговой области моря или озерной котловины от зоны заплеска волн при максимальном подъеме уровня до глубины проникновения света; периодически заливается водой во время приливов и обнажается во время отливов; характеризуется большим содержанием кислорода, хорошим прогревом, наличием питательных веществ, в том числе смываемых с суши, и другими благоприятными условиями для развития органической жизни.

МАКСИМАЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ ВОДЫ – наивысшее положение уровня поверхности в момент наибольшего наполнения русла реки, чаши озера, водохранилища. Паводочный М. У. В. обычно наблюдается несколько позднее наибольшего расхода или наступает с ним одновременно. Известны случаи, когда появление М. У. В. обусловлено не повышением стока, а резко увеличившимся сопротивлением в русле, например, во время затора или зазора льда или вследствие ветрового нагона воды.

МАРШИ, ИЛИ ЛАЙДЫ – низменная полоса морского побережья, заливаемая во время исключительно высоких приливов или нагонов. Располагается выше ваттов, часто ограничены дюнами. Как правило, М. покрыты лугами и болотами с галофильной растительностью.

МЕЖЕНЬ – периоды внутри годового цикла, в течение которых наблюдается низкая водность, возникающая вследствие резкого уменьшения притока воды с водосборной площади. Различают зимнюю и летнюю М. К летней (или летне-осенней) М. относят период от конца половодья до осенних паводков, а при их отсутствии – до начала зимнего периода, т. е. до появления на реке ледовых явлений. За зимнюю М. принимают период от начала зимнего периода до начала половодья.

МЕЗОТЕРМИЯ – распределение температуры воды в водоеме, при котором ее максимум находится на некоторой глубине от поверхности. От точки максимума температура убывает к поверхности и ко дну. Может возникать при весеннем нагреве воды через лед, летом – при прямой температурной стратификации в верхних слоях воды в утренние часы, особенно в ясную, штилевую погоду, и осенью – в начале процесса разрушения прямой температурной стратификации.

МЕТАЛИМНИОН – слой воды в водоеме, в пределах которого в период летней прямой температурной стратификации температура резко понижается с увеличением глубины, т. е. слой, в пределах которого имеет место явление температурного скачка. Наличие М. затрудняет процесс ветрового перемешивания, особенно в конце лета, когда М. выражен наиболее ярко. М. является зоной раздела поверхностных вод и предохраняет гиполимнион от воздействия ветра.

МОРСКАЯ ВОДА – вода океанов и морей, характеризующаяся сложившимся постоянством солевого состава, в котором 99,99 % по массе приходится на Cl, S₀₄, HCO₃, CO₃, Br, F, Na, K, Mg, Ca, Sr (главные ионы), а так-

же содержащая растворенные газы, органические вещества и микроэлементы. Под постоянством солевого состава понимают стабильность соотношения между концентрациями главных ионов, соблюдаемая вне зависимости от их абсолютных концентраций в воде открытых частей океана (моря). Для океана содержание солей (соленость) в среднем составляет 35 ‰, а в морях в зависимости от степени их изолированности от океана, притока слабоминерализованных поверхностных вод суши, климатических условий соленость воды колеблется в значительных пределах. Так, соленость Средиземного моря достигает 39 ‰.

МУТНОСТЬ ВОДЫ – физическое свойство воды, обусловленное наличием в ней мельчайших взвешенных минеральных и органических частиц и приводящее к уменьшению прозрачности воды. В гидрологии выражается в г/м³, мг/дм³.

НАЛЕДЬ – ледяное образование, возникающее в результате замерзания воды, выходящей через трещины на поверхность ледяного покрова вследствие уменьшения живого сечения реки при закупоривании его внутривенным льдом или при промерзании реки. Н. может образоваться также в результате выхода грунтовых вод на дневную поверхность и замерзания их. Различают Н. речные, подземных вод и смешанные. По длительности Н. бывают однолетними (сезонными) и многолетними.

НАНОСЫ – твердые частицы, образовавшиеся в результате абразии и эрозии водосборов и русел, переносимые водотоками, течениями в озерах, водохранилищах и морях и формирующие их ложе. Различают Н. взвешенные, влекомые и донные. Взвешенные Н. переносятся во всей толще потока, влекомые Н. перемещаются в придонном слое путем скольжения, перекачивания и сальтации; донные Н. формируют речное русло, пойму или ложе водоема и находятся во взаимодействии с водными массами.

НАСЛУД – молодой тонкий лед на поверхности более старого, образовавшийся из воды, вышедшей на лед или скопившейся на льду при оттепелях.

НАСЛУЗОВАНИЕ — образование новых слоев ледяного покрова из снега и воды, выжимающейся из-под льда сквозь тонкие трещины в результате нагрузки льда снежным покровом и пропитывающие нижние слои снега. Эта снежно-водная прослойка (мокрый наслуз) замерзает сверху и в дальнейшем полностью смерзается с ниже лежащим льдом. Такой белесоватый мутный лед называется уже «сухим наслузом», «слудом».

ОБЪЕМ ВОДНОГО СТОКА – количество воды, протекающей через рассматриваемый створ водотока за какой-либо период времени (год, месяц, секунда); выражается для малых водотоков в м³, для больших рек в км³.

ОЗЕРА ПОЙМЕННЫЕ – замкнутые водоемы, располагающиеся и пределах поймы реки и представляющие собой отчленившиеся от основного русла рукава и протоки; характеризуются обычно продолговатой извилистой формой. Заливаются водами реки ежегодно или менее регулярно. Важные участки нагула всех рыб и нереста – весенне-нерестящихся. Синоним: озера-старицы.

ОЗЕРА ТЕРМОКАРСТОВЫЕ – озера, возникающие при заполнении водой углублений на поверхности земли, образующихся в областях развития вечной мерзлоты вследствие таяния подземных пластов и линз льда.

ОЗЕРА МЕРОМИКТИЧЕСКИЕ – озера, характеризующиеся расслоением водной массы на два, практически не перемешивающихся между собой слоя. Нижний слой с водой повышенной плотности выступает как бы в форме жидкого дна для поверхностного слоя. Различие плотностей верхнего и нижнего слоев определяется количеством содержащихся в них минеральных веществ. Нижний слой называют монимолимнионом, верхний – миксолимнионом, пограничный – хемоклином, или слоем химического скачка.

ОЛИГОСАПРОБЫ – гидробионты, населяющие чистые, незагрязненные органическими веществами природные воды с высоким содержанием кислорода. О. являются биоиндикатором олигосапробных водоемов.

ОЛИГОТРОФНЫЙ ВОДОЕМ – как правило, глубоководный прозрачный водоем с низкими температурами воды в течение всего года, с малым содержанием органических веществ, малочисленностью автотрофов, гетеротрофов и сапротрофов, невысокими показателями биологической продуктивности.

ОСЕРЕДКИ – отделенные от берегов скопления наносов в русле реки в виде невысоких, обычно лишенных растительности, затопленных или частично обнаженных подвижных островов или отмелей, преимущественно продолговатой, вытянутой формы. Закрепление поверхности О. растительностью при условии продолжающегося намыва может привести к переходу их в острова, относительно устойчивые и даже редко затопляемые.

ОТМЕЛЬ – участок дна водоема или потока, характеризующийся меньшими глубинами по сравнению с окружающими участками.

ОТМОСТКА – скопления наиболее крупных относительно малоподвижных отложений наносов в руслах потоков, остающихся в том случае, когда поток под влиянием каких-либо причин усиливает свою размывающую деятельность и выносит мелкие фракции из отложений, образующих его дно; формирование О. ограничивает процесс глубинного размыва.

ОТМУЧИВАНИЕ – разделение мелких фракций песчаных и пылеватых грунтов, основанное на различии их гидравлической крупности. О. – один из методов гранулометрического анализа грунтов.

ПАВОДОК – быстрый, сравнительно кратковременный подъем уровня воды в каком-либо фиксированном створе реки, завершающийся почти столь же быстрым спадом и, в отличие от половодья, возникающий нерегулярно; величина поднятия уровня и увеличение расхода воды при паводке могут в отдельных случаях превышать уровень и наибольший расход половодья. П. обычно возникает от дождей, но в условиях неустойчивой зимы может быть обусловлен в результате быстрого таяния снега и ледников. Следующие друг за другом П. могут образовать половодья. Значительные П. способны вызывать наводнение.

ПЕЛАГИАЛЬ – масса воды, заполняющей котловину водоема. Разделяется на слои: эпилимнион, металимнион, гиполимнион. Иногда под

П. понимают лишь часть объема воды водоема, расположенную ниже глубины окончания береговой области. Чаще всего термин П. применяется в океанологии.

ПЕЛЛЕТЫ – опускающийся на дно водоема «дождь» экскрементов организмов зоопланктона.

ПЕЛОГЕН – придонный слой воды, в котором скапливаются выпадающие из всей толши воды водоема органические и минеральные осадки. П. является переходной зоной от менее насыщенной взвешенными частицами водной массы к илам; в пределах пелогена протекает начальная фаза илообразования.

ПЕРЕКАТ – характерная для равнинных рек форма донного рельефа, сформированная отложениями наносов, обычно в виде более или менее широкой гряды, пересекающей русло под некоторым углом к общему направлению течения.

ПЕРМАНГАНАТНАЯ ОКИСЛЯЕМОСТЬ – величина, характеризующая содержание в воде органических и минеральных веществ, окисляемых марганцовокислым калием в кислой, щелочной или нейтральной среде. Выражается в мг/дм³ атомарного кислорода.

ПЛАНКТОН – совокупность организмов, населяющих толщу воды и пассивно переносимых водными течениями; планктонные организмы либо лишены способности к самостоятельному движению, либо обладают ею в незначительной степени и не могут противодействовать переносу их водой. В состав П. входят животные (зоопланктон) и растения (фитопланктон). Зоопланктон населяет всю толщу воды; фитопланктон, нуждающийся в солнечном свете, распределяется только в поверхностном слое. По видовому составу наиболее богат морской П.

ПЛИЁС – более глубокий участок реки по сравнению с выше и ниже расположенными, обычно находящийся несколько ниже по течению вершины поворота русла. В судоходной практике под П. часто понимают большой участок реки с глубинами, обеспечивающими работу водного транспорта без сколько-нибудь значительных работ на землечерпание.

ПЛОТНОСТЬ ВОДЫ – физическая характеристика воды, равная отношению массы воды к ее объему; при 4 °С и атмосферном давлении 1013,08 гПа равна 1000 кг/м³. Плотность воды повышается с увеличением ее солености и понижается с увеличением температуры.

ПОБЕРЕЖЬЕ – полоса суши, примыкающая к морскому или озерному берегу и испытывающая их влияние на климат или сохраняющая следы их древней деятельности.

ПОВЕРХНОСТНОЕ НАТЯЖЕНИЕ – проявление сил притяжения, действующих между молекулами воды, на поверхности раздела вода–воздух или вода–воздух–твердое тело. П. Н. проявляется на границе раздела вследствие разности сил молекулярного притяжения, так как поверхностные молекулы испытывают притяжение, направленное к массе воды, больше, чем в направлении частиц, находящихся в воздухе. На границе соприкосновения с твердым телом вода смачивает его поверхность, а действие силы поверхностного

натяжения приводит к тому, что поверхность воды в непосредственной близости к твердому телу искривляется, несколько приподнимаясь.

ПОВЕРХНОСТНЫЙ МИКРОСЛОЙ ВОДЫ – верхний слой воды толщиной в несколько миллиметров, являющийся областью жизни нейстонных и плейстонных организмов. Концентрация микроорганизмов в П. М. на один-три порядка больше, чем непосредственно ниже этого слоя, т. е. в подповерхностном слое. Концентрация органического углерода в 1,5–2,0 раза выше, чем на глубине 0,5–1,5 м.

ПОГРАНИЧНЫЙ СЛОЙ – слой турбулентного потока, непосредственно прилегающий к ограничивающей поток стенке (руслу) или к обтекаемому телу. Внутри пограничного слоя осредненная (во времени) скорость течения резко убывает в направлении к твердой поверхности, часто принимают, что у самой поверхности она приближается к нулю. Внутри пограничного слоя зарождаются вихри, распространяющиеся на всю толщу турбулентного потока. Скорости и давления в пограничном слое подвержены колебаниям (пульсациям). В гидродинамике и гидравлике этот слой выделяется и особо рассматривается как зона динамического взаимодействия между потоком и ограничивающей поверхностью и как зона зарождения турбулентности.

ПОДПОР – повышение уровня воды, сопровождаемое уменьшением скорости течения и уклонов в некотором сечении или на участке потока (поверхностного или подземного). П. является следствием встречающихся на пути потока естественных препятствий в виде сужения русла, резких поворотов, подъемов дна, повышения уровня в водоприемнике и т. п. или искусственных сооружений (плотина).

ПОЙМА – часть речной долины, заливаемая водой во время половодья или высоких паводков. Различают низкую П., как правило, заливаемую ежегодно, и высокую П., затопляемую раз в несколько лет. Пойменные угодья обладают высокой биологической продуктивностью.

ПОЛИСАПРОБЫ – анаэробные организмы, живущие в сильно загрязненных водных объектах. Могут служить биоиндикаторами высокой степени загрязненности воды биогенными веществами.

ПОЛОВОДЬЕ – фаза водного режима реки, характеризующаяся наибольшей в году водностью, высоким и длительным подъемом уровня, обычно сопровождаемым выходом воды из русла на пойму. Вызывается главным источником питания реки: на равнинных реках – снеготаянием (весеннее половодье), на высокогорных – таянием снега и ледников (летнее половодье), в муссонных и тропических зонах – выпадением летних дождей и т. д.; для рек одной климатической зоны П. ежегодно повторяется в один и тот же сезон с различной интенсивностью и продолжительностью.

ПОЛЫНЬЯ – пространство воды среди неподвижного ледяного покрова или между ледяными перемычками на реках, а также в больших плавающих ледяных полях на озерах и морях. Образуются в местах с быстрым течением (на реках), в местах выхода грунтовых вод, в нижних бьефах плотин ГЭС, в местах сброса теплых вод промышленных предприятий, в истоках рек и озер.

ПРЕДЕЛЬНО ДОПУСТИМАЯ КОНЦЕНТРАЦИЯ ВЕЩЕСТВА (ПДК) – концентрация вещества в воде, выше которой вода не пригодна для одного или нескольких видов водопользования. Для одного и того же вещества в зависимости от видов водопользования могут устанавливаться различные ПДК. Наиболее высокие требования предъявляют санитарно-бытовое и рыбохозяйственное водопользование.

ПРИЛИВЫ – периодические колебания уровня Мирового океана, обусловленные силами притяжения Луны и Солнца в соединении с центробежными силами, развивающимися при вращении систем Земля–Луна и Земля–Солнце. Обычно приливы и отливы бывают два раза в сутки. Наибольшие приливы, так называемые сизигийные, наблюдаются, когда Солнце, Земля и Луна находятся на одной прямой, т. е. в дни новолуний и полнолуний; минимальные приливы, так называемые квадратурные, – когда угол между Солнцем, Землей и Луной равен 90° . П. в открытом море достигают высоты 1 м, у берегов – до 18,5 м (в канадском заливе Фанди).

ПРИПЛЕСОК – узкая песчаная или галечная полоса по береговому склону, заливаемая даже при небольших подъемах уровня воды. Наиболее распространен П. на горных реках.

ПРОДУКЦИЯ ПЕРВИЧНАЯ – количество выраженного через углерод органического вещества, образованного в процессе фотосинтеза автотрофными организмами, главным образом хлорофиллоносными водорослями, на единице площади за единицу времени. Обычно выражается в $\text{мгС}/\text{м}^2/\text{сут}$.

ПРОЗРАЧНОСТЬ ВОДЫ – свойство воды пропускать вглубь световые лучи. Зависит от толщины слоя воды, проходимой лучами, от цветности и мутности воды, т. е. от содержания в ней различных окрашенных взвешенных минеральных и органических веществ. Мерой прозрачности воды водоема или водотока служит высота столба воды, при которой можно наблюдать опускаемый в воду белый диск-прозрачномер (см. диск Секки) определенных размеров или различать на белой бумаге стандартный шрифт определенного размера и типа. Результаты выражаются в сантиметрах с указанием способа измерения.

ПРОМЕРЗАНИЕ РЕК И ВОДОЕМОВ – промерзание всей толщи воды до дна на большом протяжении реки или по всей площади водоема. На последних промерзание обычно наблюдается при малых глубинах. На реках наступлению промерзания способствует полное истощение или промерзание подземных вод, доступных для дренирования. Но чаще на реках наблюдается перемерзание, т. е. образование на отдельных участках реки по всему ее живому сечению ледяных перемычек за счет нарастания ледяного покрова до дна. В этом случае вода может выходить на поверхность ледяного покрова и образовывать наледи.

ПРОТОКА (проток) – ответвление (рукав), возникающее при обтекании рекой островов, обычно менее многоводное, чем главное русло.

ПРЯМАЯ ТЕМПЕРАТУРНАЯ СТРАТИФИКАЦИЯ – такое распределение температуры воды по глубине водоема, при котором она закономерно убывает от поверхности ко дну. Устанавливается после весенней гомотермии и в достаточно глубоких озерах приводит к расслоению водной массы водоема на три достаточно четко выраженных слоя: эпилимнион, металимнион и гиполимнион.

РАСХОД ВОДЫ – объем воды, протекающей через живое сечение потока в единицу времени; обычно выражается в м³/с, для малых водотоков – в л/с.

РАСХОД НАНОСОВ – количество наносов, проносимых потоком. Различают расход взвешенных наносов, проносимых через поперечное сечение потока, и донных наносов, влекомых по дну. Р. Н. выражается в кг/с.

РАСХОД РАСТВОРЕННЫХ ВЕЩЕСТВ – количество веществ, проносимых в водном растворе через поперечное сечение потока в единицу времени; обычно выражается в кг/с.

РЕКА – водный поток сравнительно больших размеров, как правило, постоянный, питающийся стоком атмосферных осадков со всего водосбора и текущий в разработанном им русле. В зависимости от условий формирования режима различают Р. равнинные, горные, озерные, болотные, карстовые, а в зависимости от размера – большие, средние и малые.

РЕЧНАЯ СИСТЕМА – совокупность рек какой-либо территории, сливающихся вместе и выносящих свои воды с этой территории в виде общего потока. Состоит из главной реки, притоков первого порядка, впадающих в главную реку, второго порядка, впадающих в притоки первого порядка, и т. д.

РУСЛО – наиболее пониженная часть долины, выработанная потоком, по которой осуществляется перемещение основной части донных наносов и сток воды в междупаводочные периоды. Р. равнинных рек характеризуется извилистым очертанием в плане и наличием подвижных скоплений наносов, формирующих русловые образования.

САЛЬТАЦИЯ – форма перемещения донных наносов, выражающаяся в перебрасывании вихревыми образованиями частиц грунта, отрываемых от дна на некоторое сравнительно короткое расстояние с последующим перебрасыванием частицы новыми вихревыми импульсами.

САПРОБНОСТЬ – комплекс физиологических свойств данного организма, обуславливающий его способность развиваться в воде с тем или иным содержанием органических веществ, с той или иной степенью загрязненности и стадией разложения (распада) органических веществ в процессе самоочищения.

САПРОБЫ – растительные и животные организмы, обитающие в воде, загрязненной органическими веществами. Наличие и количество С. определяют уровень загрязненности водного объекта, в зависимости от которой различают поли-, мезо- и олигосапробные водоемы.

САПРОПЕЛЬ – органические илы, донные отложения водоемов суши, состоящие в основном из органических веществ и остатков водных организмов.

СВЯЗАННАЯ ВОДА – вода в почвах и горных породах, физически или химически связанная с твердым скелетом и потому в зависимости от формы связи почти или совсем неподвижная.

СГОННО-НАГОННЫЕ ЯВЛЕНИЯ – происходящее под влиянием ветра перемещение водных масс из одной части водоема в другую и возникающая в результате этого перемещения денивеляция водной поверхности. Последняя выражается в снижении уровня в подветренной части водоема за счет сгона водных масс и подъема уровня в наветренной части за счет нагона. При сгонах и нагонах в водоемах имеют место своеобразные течения, которые в слабопроточных водоемах носят характер замкнутых циркуляций в вертикальной, а в ряде случаев и в горизонтальной плоскостях. Поверхностные течения, направленные в сторону ветра, называются дрейфовыми, а обратные компенсационные течения, развивающиеся под влиянием уклонов водной поверхности, образовавшейся при денивеляции, – градиентными. Градиентные течения распространяются в средней и придонной горизонтах водоема. В проточных водохранилищах и озерах сгонно-нагонные (ветровые) течения накладываются на сточные течения.

СЕДИМЕНТАЦИЯ – оседание под действием силы тяжести взвешенных в газе или жидкости различных примесей, например, частиц жидкости в воздухе, частиц грунта в воде; в лимнологии – накопление в водоемах органических и минеральных осадков, образующих илистые (сапропелевые) отложения. В понятие С. включают весь цикл от разрушения материнской породы, безразлично какого происхождения, до отвердения продуктов разрушения (обычно с добавлением веществ из других источников поступления) с образованием новой породы.

СЕЙШИ – стоячие волны большого периода (от нескольких минут до десятков часов) на водоемах. Образуются в том случае, когда силы, обусловленные метеорологическими факторами, создают хотя бы небольшие, но строго периодические импульсы, которые, попадая в резонанс с колебаниями водной массы озера, постепенно раскачивают воду. Образование С. могут вызвать резкие изменения атмосферного давления в разных частях озера или резкие скачки величины и направления ветра над озером, возникающие, например, при прохождении циклона. Образуются С. и при наложении на длинную волну ее отражения от берега.

СЕРОВОДОРОДНАЯ ЗОНА – анаэробная область в водном объекте, расположенная главным образом в придонных горизонтах, появление которой обусловлено обычно биохимическим восстановлением сульфатов или дегазацией мантии.

СИЛА КОРИОЛИСА – отклоняющая сила вращения Земли, проявляющаяся в том, что все тела, движущиеся относительно земной поверхности, в северном полушарии получают ускорение, направленное вправо, а в южном – влево от направления их движения. Величина силы Кориолиса зависит от скорости движения водного потока, угловой скорости вращения Земли, географической широты места.

СЛОЙ КИСЛОРОДНОГО МИНИМУМА – промежуточная зона в вертикальном распределении содержания растворенного кислорода в воде океана (моря), характеризующаяся значительно меньшей, чем в выше- и нижележащих слоях, его концентрацией. Находится на разных глубинах в различных районах океана (моря) в зависимости от соотношения между потреблением кислорода при биологических и биохимических процессах и поступлением кислорода.

СОР – временный водоем озерного типа, пересыхающий в осенне-зимнее время, сообщающийся с рекой одной или несколькими протоками, заливаемый паводковыми водами. С. играют важную роль в нагуле и нересте многих рыб.

СТАРИЦА, или **КУРЬЯ** – участок ранее существовавшего русла реки или одного из ее рукавов, расположенный в пойме и отчленившийся от системы действующих рукавов в результате занесения их концевых участков. С. представляет собой пойменные, обычно заросшие озера, затопленные или соединяющиеся с рекой при высоком уровне воды. В результате зарастания С. постепенно переходят в болотистые понижения и сырой луг.

СТРАТИФИКАЦИЯ – слоистое строение морской, озерной, речной и другой водной массы, обусловленное различными физико-химическими свойствами слоев (температура, плотность, концентрация кислорода и т. д.) на различных глубинах.

СТРЕЖЕНЬ – линия, соединяющая точки с наибольшей поверхностной скоростью течения в потоке; имеет в плане извилистое очертание в соответствии с распределением плёсов и перекатов в реке.

СУБЛИТОРАЛЬ – часть поверхности котловины водоема между береговой отмелью (литораль) и глубоководными частями котловины (профундаль).

ТЕМПЕРАТУРА ВОДЫ – величина, характеризующая тепловое состояние воды. Основным ее свойством является то, что она одинакова для всех водных масс, образующих замкнутую систему, если система находится в тепловом равновесии. Если $T. В.$ в разных частях системы неодинакова, происходит переход энергии (теплопередача) от водных масс, имеющих большую $T. В.$, к водным массам, имеющим меньшую $T. В.$ В водотоках и водоемах $T. В.$ является результатом нескольких одновременно протекающих процессов: солнечной радиации, испарения, турбулентного теплообмена с атмосферой, переноса тепла течениями, турбулентного перемешивания водных масс и др. $T. В.$ существенно влияет на протекающие в водных объектах физические, химические и биологические процессы, от которых в значительной мере зависит формирование химического и биологического состава воды, кислородный режим, интенсивность биологических процессов, процессов самоочищения водных объектов и др.

ТЕМПЕРАТУРНАЯ СТРАТИФИКАЦИЯ – слоистое распределение температуры воды по глубине водоема. Различают прямую $T. С.$, которая характеризуется понижением температуры воды с глубиной (происходит в теп-

лое время года), и обратную – когда температура воды повышается с увеличением глубины (происходит в холодное время года).

ТЕРМОКЛИН – слой воды в океане (море), в котором вертикальные градиенты температуры повышены по сравнению с градиентами вышележащих или нижележащих слоев. Может также наблюдаться в глубоких озерах.

ТУРБУЛЕНТНОЕ ДВИЖЕНИЕ ЖИДКОСТИ – движение, при котором частицы жидкости, осуществляя перемещение в направлении течения всего потока, одновременно совершают отклонение от него по сложным искривленным траекториям.

УКЛОН ВОДНОЙ ПОВЕРХНОСТИ – падение напора на единицу длины потока; для условий открытых водных потоков определяется как отношение разности высотных отметок уровня воды на рассматриваемом участке к длине этого участка.

УСТЬЕ – место впадения реки в море, озеро (водохранилище), другую реку или место, в котором вода реки полностью растекается по поверхности суши, расходуясь на испарение и просачивание в почву, или полностью разбирается на орошение, водоснабжение и т. п. Если река не доносит свои воды до моря, озера или другой реки, У. называют иногда слепым концом.

УСТЬЕВАЯ ОБЛАСТЬ РЕКИ – переходная зона, на протяжении которой гидрологический режим, свойственный реке, постепенно переходит в морской. В пределах У. о. р. выделяют приустьевое взморье и приморский участок реки.

ХЕМОСИНТЕЗ – процесс образования некоторыми бактериями органических веществ из диоксида углерода за счет энергии, получаемой при окислении органических и минеральных соединений (аммиак, водород, соединения серы, закисное железо и др.). Хемосинтезирующие бактерии, наряду с фотосинтезирующими растениями, составляют группу автотрофных организмов.

ХИМИЧЕСКОЕ ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА (ХПК) – количество кислорода, потребляемого при химическом окислении содержащихся в воде органических и минеральных веществ под действием окислителей; выражается в мг/дм³ атомарного кислорода. ХПК отождествляется с бихроматной окисляемостью, значения которой определяются при воздействии на воду сильного окислителя (бихромат калия) в кислой среде. По значениям ХПК (бихроматной окисляемости) судят о содержании в воде органических веществ. Для вычисления концентрации углерода, содержащегося в органических веществах, надо значения ХПК умножить на 0,375 (коэффициент, равный отношению количества вещества эквивалента углерода к количеству вещества эквивалента кислорода), а для вычисления концентрации органических веществ – на 0,750.

ЦВЕТ ВОДЫ – одно из физических свойств воды, воспринимаемое глазом при отвесном осмотре воды водного объекта над белым фоном, создаваемым белым диском-прозрачномером (дискон Секки), опущенным на половину глубины прозрачности воды. От поверхности воды отражается лишь

часть падающих на нее световых лучей; остальная их часть проникает вглубь, где поглощается и рассеивается молекулами воды, частицами взвешенных веществ, мельчайшими пузырьками газов. Отраженные и выходящие из воды рассеянные лучи и создают Ц. В., который определяется путем сравнения со шкалой цвета воды, представляющей собой набор из 21 пробирки, наполненных жидкостями разных оттенков. Чистая вода бесцветна. Многие примеси придают воде различную окраску. Особенно характерна для природных вод желтоватая (иногда интенсивно бурая) окраска. Она возникает большей частью от наличия в воде растворенных гумусовых веществ и соединений трехвалентного железа.

ЦВЕТЕНИЕ ВОДЫ – массовое развитие фитопланктона, вызывающее изменение окраски воды. Является результатом евтрофирования водоема – повышения в воде концентрации биогенных веществ, слабого водообмена, усиленного прогрева воды. Результатом Ц. В. являются ухудшение кислородного режима (высокие концентрации в поверхностном слое и низкие концентрации в придонных слоях) и вкусовых качеств, уменьшение прозрачности воды, повышение содержания органических веществ. Ц. В. характерно почти для всех вновь созданных водохранилищ, а в последние десятилетия в связи с влиянием хозяйственной деятельности человека наблюдается и в других водных объектах, в том числе во многих озерах и внутренних морях.

ЧВОРЫ – проточные или сточные озера низкого уровня заливания, имеющие тесную связь с рекой; расположены поодиночке или цепочками; глубина их 4–5 м, уровень колеблется в зависимости от колебаний уровня воды в реке; заросли макрофитов развиты слабо, большая часть акватории чвора представляет собой открытое зеркало воды; кислородный и температурный режим для развития гидробионтов и весенне-летнего нагула рыб в чворах благоприятные.

ШЕЛЬФ (континентальный шельф, материковая отмель) – пологая морская подводная равнина, граничащая с материковой сушей и простирающаяся до материкового склона, где углы погружения дна резко возрастают. Глубина края Ш. обычно составляет 200–500 м, иногда достигает 2000–3000 м. Общая площадь шельфа 31194 тыс. км² или 8,6 % площади Мирового океана.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ МОРЕЙ И ОКЕАНОВ – по природным условиям и разнообразию населяющих организмов выделяют бенталь и пелагиаль. В составе бентали различают супралитораль – зону заплеска и штормовых выбросов; литораль – приливно-отливную зону; сублитораль – зону шельфа (до 200–500 м); батияль – зону континентального склона (от 200–500 м до 2000–3000 м); абиссаль – зону океанического ложа (2–6 км); ультраабиссаль – зону наибольших океанических глубин (6–11 км). Кроме того, выделяют псевдобатияль и псевдоабиссаль с глубинами, соответствующими батияльным и абиссальным зонам, но изолированных от океана более мелководными порогами. Эти зоны населены мигрирующими с меньших глубин местными видами организмов. Талассобатияль – склоны океанических островов, подводных гор и хребтов, изолированных от батияльных глу-

бин, окружающих материка. В пелагиали выделяют следующие зоны: эпипелагиль (0–200 м), мезопелагиаль (200–1000 м) и глубоководную (более 1000 м), в которой различают подзоны – батипелагиаль (верхнюю), абиссопелагиаль (среднюю) и ультраабиссаль (нижнюю). В верхнем слое продуцируется фитопланктоном основная масса органического вещества. Фауна более глубоких зон пелагиали и бентали существует за счет органического вещества, поступающего из пелагиали. В районах проявления гидротерм, обычно на глубине 2,5–3,0 км, выделяют особую зону – абиссогидротермаль. Источником питания обильных поселений животных здесь является первичная продукция, создаваемая хемоавтотрофными бактериями. По горизонтали пелагиаль разделяют на неретическую, простирающуюся от береговой полосы, и океаническую области.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ – в водной толще достаточно глубоких водоемов по вертикали и характеру среды обитания организмов выделяются 3 слоя: эпи-, мета- и гипolimнион. Воды верхнего слоя (эпилимниона) до глубины 5–8 м летом хорошо прогреваются, интенсивно перемешиваются под воздействием ветра и конвекционных течений и характеризуются высокой биопродуктивностью. Металимнион фиксируется резким перепадом температур, так как представляет переходную область между различными прогретыми водами эпи- и гипolimниона. В гипolimнионе воды бедны кислородом, температура летом не превышает 5–10 °С, автотрофные организмы отсутствуют, население бедно и однообразно, биологический процесс трансформации вещества и энергии осуществляется детритными трофическими цепями. Бенталь подразделяется на две зоны: прибрежную зону – литораль, обычно простирающуюся вглубь озера до границы произрастания макрофитов, и более глубоководную – профундаль, примерно соответствующую гипolimниону.

ЭСТУАРИЙ – термин применяется в нескольких значениях: 1) как затопляемое морскими водами и расширяющееся к морю устье реки; 2) как воронкообразное устье реки, подверженное влиянию приливов; 3) как полузакрытый, сообщающийся с морем прибрежный водоем, где речные воды смешиваются с морскими; 4) как любое устье реки (такое толкование широко распространено в американской и китайской литературе).

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамова Е. Н., Гуков А. Ю. О гидробиологическом режиме устья р. Лены // Проблемы охраны окружающей среды Севера. Мурманск, 1996. С. 43–44.
2. Абрамова Е. Н., Соколова В. А. О находках и жизненном цикле *Limnocalanus johanseni* в дельте реки Лена // Зоол. журн., 1999. Т. 78. № 11. С. 1360–1363.
3. Акимова Н. В. Гаметогенез и половая цикличность сибирского осетра в естественных и экспериментальных условиях // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М., 1985. С. 111–112.
4. Акимова Н. В., Рубан Г. И. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых при антропогенном воздействии // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. Вып. 1. С. 65–80.
5. Акимова Н. В., Рубан Г. И. Состояние репродуктивной системы сибирского осетра Нижней Оби // Осетровые на рубеже XXI века. Тез. докл. Междунар. конф. Астрахань, 2000. С. 118–119.
6. Алабян А. М., Бабич Д. Б., Богомолов А. Л. и др. Современные процессы дельтообразования и история развития дельты Енисея. М.: ВИНТИ, 1991. Деп. № 3013-В91. 151 с.
7. Александрова Е. Н., Кузнецов В. В. Экология проходных сиговых рыб реки Лены в осенне-зимний период // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7. Вып. 1. С. 46–58.
8. Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
9. Амстиславский А. З. Возрастная структура и особенности полового цикла стерляди реки Ляпин // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 214.
10. Амстиславский А. З. Морфо-экологические особенности сибирской ряпушки Обского бассейна // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974. С. 174–178.
11. Андриенко А. И. Экологические и продукционные характеристики сиговых низовьев Енисея // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск: ТГУ, 1996. С. 80–81.
12. Андриенко А. И., Богданова Г. И. Динамика биологических показателей и урожайности омуля реки Енисей // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск: ТГУ, 2001. С. 82–83.
13. Андриенко А. И., Куклин А. А. Структура нерестовых стад и плодовитость сиговых Енисея // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1989. Вып. 296. С. 116–121.
14. Андриенко А. И., Богданов Н. А., Богданова Г. И. и др. Рыбохозяйственная характеристика водоемов Туруханского района // Проблемы

- и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 13–26.
15. Андриенко Е. К. Особенности сезонного распределения и степени локальности различных популяций ряпушки в бассейне Обской и Тазовской губ (Сб. тр. НИОРХ. Л.), 1987. Вып. 271. С. 87–94.
 16. Андриенко Е. К. Сезонное распределение ряпушки в Обской губе // III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 182–185.
 17. Антонов В. С. Устьевая область реки Лены (гидрологический очерк). Л.: Гидрометеиздат, 1967. С. 10–34.
 18. Аракчаа Л. К., Шацких Н. Д. Рыбы Тувы: Определитель-справочник. Кызыл: Наука, 2003. 110 с.
 19. Атлас пресноводных рыб России / Ред. Ю. С. Решетников: В 2 т. М.: Наука, Т. 1, 2003, 379 с.
 20. Атлас пресноводных рыб России. / Ред. Ю. С. Решетников. В 2 т. М.: Наука, 2003, Т. 2. 252 с.
 21. Белоусов И. Ю. Оогенез чира бассейна р. Оби // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1989. Вып. 296. С. 112–124.
 22. Биогеохимия океана (Отв. ред. А. С. Монин, А. П. Лисицын). М.: Наука, 1983, 366 с.
 23. Биология и океанография северного морского пути: Баренцево и Карское моря (Отв. ред. Г. Г. Матишов). М.: Наука, 2007, 323 с.
 24. Биоразнообразии байкальской Сибири. Новосибирск: Наука, 1999. 349 с.
 25. Богданов В. Д. Экология молоди и воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби // Автореф. дисс...д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1997. 38 с.
 26. Богданов В. Д. Современное состояние воспроизводства сиговых рыб Нижней Оби // Рыбоводство и рыбное хозяйство, 2008. № 9. С. 33–37.
 27. Богданов В. Д. Современное состояние ресурсов сиговых рыб Нижней Оби // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. М.: Изд-во «АКВАРОС», 2011. Т. 1. С. 60–67.
 28. Богданов В. Д., Кижеватов Я. И. Динамика ихтиофауны реки Сось // Научный вестник. Салехард, 2000. Вып. 4. С. 3–15.
 29. Богданов В. Д., Мельниченко И. П. Динамика возрастной структуры популяций сиговых рыб Нижней Оби // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 1. С. 86–87.
 30. Богданов В. Д., Богданова Е. Н., Госькова О. А., Мельниченко И. П. Ретроспектива ихтиологических и гидробиологических исследований на Ямале. Екатеринбург: Наука, 2000. 88 с.
 31. Богданова Е. Н. Питание сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* на ранних этапах онтогенеза (Щучьереченское стадо) // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск: ТГУ, 1996. С. 82–83.

-
32. Богданова Л. С. Экологическая пластичность личинок и молоди осетровых // Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М.: Наука, 1972. С. 244–249.
 33. Брезгунов В. С. Дебольский В. К., Нечаев В. В., Ферронский В. И., Якимова Т. В. Особенности формирования изотопного состава кислорода и солености при смешении морских и речных вод в Баренцевом и Карском морях // Водные ресурсы, 1982. Вып. 4. С. 3–14.
 34. Бруснынина И. Н. Андриенко Е. К., Степанов С. И. Современное состояние запасов ряпушки Обь-Газовского бассейна // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень, 2001. Вып. 2. С. 15–22.
 35. Бульон В. В. Зависимость годовой продукции фитопланктона от географической широты // Докл. академии наук, 2000. Т. 389. № 2. С. 267–270.
 36. Бульон В. В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука, 1994. 222 с.
 37. Бурков А. И., Соловкина Л. Н. Результаты мечення омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas) и его основные промыслово-биологические показатели в североευропейском зоогеографическом округе // Вопр. ихтиологии, 1976. Т. 16. № 2. С. 369–372.
 38. Венглинский Д. Л. Дельта реки Лена и ее рыбы // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск: ТГУ, 1998. С. 38–39.
 39. Венглинский Д. Л., Лабутина Т. М., Огай Р. И. и др. Особенности экологии гидробионтов Нижней Лены. Якутск, 1987, 184 с.
 40. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Лебедева Л. П., Гагарин В. И. Мезопланктон восточной части Карского моря и эстуариев Оби и Енисея // Океанология, 1994. Т. 34, № 5. С. 716–723.
 41. Водные ресурсы России и их использование (Под ред. И. А. Шикломанова). СПб.: Изд-во ГГИ, 2008. 598 с.
 42. Вылежанский А. В., Степанов С. И., Янкова Н. В., Матковский А. К. Состояние запасов рыб Ямальского района и рациональное их использование // Первая конференция молодых ученых НАСЭЕ. Вопросы аквакультуры. Тез. докл. Тюмень, 2009. С. 9–10.
 43. Вышегородцев А. А. Рыбы Енисея. Справочник. Новосибирск: Наука, 2000. 237 с.
 44. Вышегородцев А. А., Чупров С. М., Заделенов В. А. К биологии пеляди озера Мундуйского (Красноярский край) // Деп. ВИНТИ, № 3520-В89. Красноярск, 1989. 10 с.
 45. Вышегородцев А. А., Чупров С. М., Разуваева И. В. Сравнительная морфо-экологическая характеристика окуня Красноярского и Саянского водохранилищ // Деп. ВИНТИ, № 815–В88. Красноярск, 1988. 17 с.
 46. Гайденок Н. Д., Исаева О. М., Чмаркова Г. М. Структура популяционного континуума нельмы Енисея // Рыбное хозяйство, 2011. № 1. С. 65–68.

47. Гидрологический ежегодник. М., 1976, Т. 7, 1981. Т. 12, 1985. Т. 16.
48. Головкин В. И. Рыбы реки Турухан // Проблемы экологии. Томск, 1973. Т. 3. С. 219–228.
49. Гордеев В. В., Лисицын А. П. Средний химический состав взвесей рек Мира и питание океанов осадочным материалом // Докл. АН СССР, 1978. Т. 238. № 1. С. 225–228.
50. Госькова О. А., Гаврилов А. Л., Копориков А. Р. О воспроизводстве сибирской ряпушки в Обском бассейне на южной границе ареала // IX съезд Гидробиологического общества РАН: Тез. докл. Тольятти: Ин-т экологии Волж. бас., 2006. Т. 1. С. 117.
51. Граевский А. П. Динамика вод Енисейской устьевой области в условиях регулирования стока // Водные ресурсы. 1987. № 6. С. 159–163.
52. Граевский А. П., Котрехов Е. П., Матвеев А. А., Уфимцев А. В. Результаты исследований течений на устьевом участке Енисея в летне-осенний период // Тр. ДАНИИ, 1980. Т. 358. С. 55–74.
53. Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 41. 244 с.
54. Грезе В. Н. Продукционно-биологический очерк реки Енисея // Тр. Бараб. отд-ния ВНИОРХ. Новосибирск, 1963. Т. 6. Вып. 1. С. 103–135.
55. Гуков А. Ю. Донные биоценозы моря Лаптевых в зоне влияния материкового стока // Гидробиол. журн. 1992. Т. 28, № 5. С. 3–6.
56. Гуков А. Ю. Донные биоценозы морской акватории заповедника «Лена-Дельта» // Биология моря, 1996. Т. 22, № 4. С. 267–270.
57. Гуков А. Ю. Гидробиология устьевой области реки Лены. М.: Научный мир, 2001. 288 с.
58. Гуков А. Ю. Экология донных биоценозов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского // Автореф. дисс....д. б. н.. Якутск: ЯкГУ, 2013, 49 с.
59. Гуков А. Ю., Тищенко П. Н., Семилетов И. П. и др. Особенности распределения биомассы зообентоса в верхней сублиторали юго-восточной части моря Лаптевых // Океанология, 1999. Т. 39. № 3. С. 406–411.
60. Гуков А. Ю., Цыбульский А. И., Афанасьев С. А. О гидробиологическом режиме дельты р. Лены // Гидробиол. журн., 2001. Т. 37. № 4. С. 3–10.
61. Гулимов А. В., Заделенов В. А. Антропогенное воздействие на популяцию енисейской стерляди // Первый конгр. ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997. С. 148.
62. Гундризер А. Н. Особенности биологии рыб Тувы // Вопросы биологии. Томск: ТГУ, 1978. С. 45–52.
63. Гундризер А. Н. Рыбы пойменных водоемов реки Обь // Природа поймы реки Обь и ее хозяйственное освоение: Тр. ТГУ. Томск, 1963. Т. 152. С. 126–147.
64. Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г., Кафанова В. В., Кривошеков Г. М. Рыбы Телецкого озера. Новосибирск: Наука, 1981. 160 с.

-
65. Гундризер А. Н., Попков В. К. Особенности экологии пеляди на разных этапах акклиматизации в озерах Алтае-Саянского нагорья // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск, 1991. С. 40–46.
 66. Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М., 2001. 276 с.
 67. Денисенко Н. В., Анисимова Н. А., Денисенко С. Г., Рахор А., Дале С., Фролова Е. А. Зообентос прибрежных районов южной части Карского моря // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1999. С. 167–195.
 68. Дормидонтов А. С. Муксун Лены – комплекс родственных рас // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. Вып. 2. С. 51–55.
 69. Дормидонтов А. С. Особенности распределения ленских сиговых на местах их нагула // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1. Вып. 3. С. 453–461.
 70. Дормидонтов А. С., Иванова В. Е., Колесов Н. С. Закономерности миграций нельмы реки Лена // Экология и систематика лососевидных рыб. Л., 1976. С. 31–34.
 71. Доронина Н. А. Особенности температурного режима воды в устьевой области // Тр. ААНИИ (Гидрология устьевых областей Сибири). Л.: Гидрометеиздат, 1976. С. 112–119.
 72. Еньшина С. А., Ключа С. А. К вопросу естественного воспроизводства муксуна // Сибирская зоологическая конференция. Тез. докл., Новосибирск, 2004. С. 128.
 73. Заделенов В. А. Оценка изменения условий обитания и воспроизводства осетровых в бассейне Енисея // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск: ТГУ, 1998. С. 194–195.
 74. Заделенов В. А. Современное состояние популяций осетровых рыб и их кормовой базы в бассейне Енисея // Сиб. экол. журн., 2000. №. 3. С. 287–291.
 75. Заделенов В. А. Характеристика структуры нерестового стада и условий воспроизводства енисейской нельмы // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 41–46.
 76. Заделенов В. А., Трофимова М. А. Особенности питания осетровых Енисея // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск: ТГУ, 1998. С. 136–137.
 77. Западная Сибирь. М.: Гидрометеиздат, 1963. 488 с.
 78. Зубакина Е. А. Особенности гидрохимического режима устьевой области Лены // Тр. ГОИ, 1979. Вып. 143. С. 69–76.
 79. Иванов В. В. Водный баланс и водные ресурсы Арктики // Тр. ДАНИИ, 1976. Т. 323. С. 101–114.
 80. Иванов В. В., Осипова И. В. Сток устьевой области Енисея и его многолетняя изменчивость // Тр. ААНИИ. 1974. Т. 308. С. 35–41.

81. Иванов В. В., Котрехов Е. П. Оценка влияния речного стока на режим уровней устьевых участков Енисея // Тр. ААНИИ. 1976. Т. 314. С. 120–151.
82. Иванова И. М. Пространственно-временная изменчивость гидрохимических элементов в Обско-Тазовской и Енисейской устьевых областях // Конференция в рамках III Междунар. Полярного года. 12–13 ноября 2008 (Сб. тр. ААНИИ), СПб., 2008. С. 34–36.
83. Иоганзен Б. Г. Природа поймы реки Оби // Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное значение. Томск: ТГУ, 1963. С. 5–31.
84. Иоганзен Б. Г., Кафанова В. В., Петлина А. П. Плодовитость рыб как популяционное приспособление // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М., 1984. С. 235–245.
85. Иоганзен Б. Г., Петкевич А. Н., Вотинов Н. П. и др. Акклиматизация и разведение ценных рыб в естественных водоемах и водохранилищах Сибири и Урала. Свердловск, 1972. 286 с.
86. Исаков П. В. Сиговые рыбы в Обской губе: половые циклы, состояние жизненно-важных органов // Автореф. дисс... канд. биол. наук. Борок, 2009. 21 с.
87. Исаков П. В., Селюков А. Г. Сиговые рыбы в экосистеме Обской губы. Тюмень: Изд-во ТюГУ, 2010. 184 с.
88. Калашников Ю. Е. Сохранение водных биоресурсов озера Байкал // Рыб. хозяйство. 2004. № 1. С. 92–95.
89. Карамушко Л. И., Шатуновский М. И. Количественные закономерности влияния температуры на скорость энергетического обмена у трески, зубатки и морской камбалы // Вопр. ихтиологии. 1993. Вып. 33. № 1. С. 111–120.
90. Карамушко Л. И., Шатуновский М. И., Христиансен Й. Ш. Скорость метаболизма и метаболические адаптации у рыб разных широт // Вопр. Ихтиологии, 2004. Т. 44. Вып 5. С. 692–699.
91. Карасев С. Г. Экология и морфологические особенности рыб бассейна Нижнего Тобола // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сургут, 2003, 19 с.
92. Карманова О. Г. Массовые виды рыб Хантайского водохранилища (морфология, экология) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 2004, 21 с.
93. Кириллов А. Ф. Аборигенная ихтиофауна озер дельты Лены // Докл. Междунар. конф.: «Озера холодных регионов». Ч. 5: Вопросы ресурсосведения, ресурсопользования, экологии и охраны. Якутск, 2000. С. 53–65.
94. Кириллов А. Ф. Промысловые рыбы Якутии. М.: Научный мир, 2002а. 193 с.
95. Кириллов А. Ф. Рыбоводство в Якутии: состояние и перспективы // Наука и образование. 2002б. № 1. С. 16–19.
96. Кириллов А. Ф. Живое серебро Якутии. Якутск: Изд-во Ураанхай, 2010. 270 с.

-
97. Кириллов А. Ф., Черешнев И. А. Аннотированный список рыбообразных и рыб морских и пресных вод Якутии // Вестник ЯГУ, 2006. № 4. С. 5–13.
 98. Кириллов А. Ф., Волжанинов В. П., Иванов Е. В. Влияние любительского рыболовства на численность промысловых видов рыб в водоемах Якутии // Вопр. рыболовства, 2009. Т. 10, № 4. С. 764–773.
 99. Кириллов А. Ф., Губанов Д. Н., Сеницын В. В. Новые сведения о заходе кеты в реку Лена // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск: ТГУ, 1996. С. 88.
 100. Кириллов А. Ф., Шахтарин Д. В., Иванов Е. В. и др. Пресноводные рыбы реки Яна. Якутск: ЯНЦ СО РАН, 2010. 121 с.
 101. Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. М., 1972. 359 с.
 102. Кириллов Ф. Н., Кириллов А. Ф., Лабутина Т. М. и др. Биология Вилюйского водохранилища. Новосибирск, 1979. 270 с.
 103. Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Наука, 2007. 395 с.
 104. Князев И. В. Определение оптимальной интенсивности промысла сиговых рыб Тазовского бассейна // Вопросы рыболовства. 2004. Т. 5, № 5. С. 119–131.
 105. Коломин Ю. М. Рыбы бассейна реки Надым // Автореф. дис....канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1974. 18 с.
 106. Коломин Ю. М., Черкашин В. И., Черкашина Н. С. Гидробиология и рыбы бассейна реки Надым // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 246–248.
 107. Коновалова О. С., Попов В. А. Питание рыб реки Нижней Тунгуски // Деп. ВИНТИ, № 306-84. Томск, 1983. 19 с.
 108. Копориков А. Р. Воспроизводство полупроходного налима р. Оби // Автореф. дисс....канд. биол. наук. Екатеринбург: УрГУ, 2009. 22 с.
 109. Копориков А. Р. Полупроходной налим бассейна р. Обь: миграции и места нагула молоди до момента полового созревания // Рыбоводство и рыбное хоз-во, 2008. № 6. С. 43–46.
 110. Коротаев В. Н. Геоморфология речных дельт. М.: Изд-во МГУ, 1991. 224 с.
 111. Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 309 с.
 112. Кошелев Б. В., Рубан Г. И., Соколов Л. И. и др. Экологическая характеристика сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt бассейна средней и верхней Лены // Морфология, экология и поведение осетровых. М.: Наука, 1989. С. 16–33.
 113. Кравцов В. А., Гордеев В. В., Пашкина В. И. Растворенные формы тяжелых металлов в водах Карского моря // Океанология, 1994. Т. 34. № 5. С. 673–681.
 114. Криницын В. С. Особенности биологии и распределения промысловых рыб Енисейского залива // Тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 130–141.

115. Крохалевский В. Р. Рыбные ресурсы Обь-Иртышского бассейна // Рыбоводство и рыболовство. 1999. № 1. С. 10–11.
116. Крохалевский В. Р. Особенности использования рыбных запасов Обь-Иртышского бассейна в современных условиях // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 1. С. 110–111.
117. Крохалевский В. Р., Степанов С. И., Вылежинский А. В., Тунге В. Е. Проблемы использования водных биологических ресурсов эстуариев Карского моря // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования. Томск: ТГУ, 2011. С. 218–221.
118. Кузикова В. Б. Донные зооценозы Обской губы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. С. 66–73.
119. Кузин В. И., Платов Г. А., Голубева Е. Н. Влияние межгодовой изменчивости стока сибирских рек на перераспределение потоков пресной воды в Северном Ледовитом океане и в Северной Атлантике // Известия РАН. Физика атмосферы и океана, 2010. Т. 46. № 6. С. 831–845.
120. Кузин И. Л. Изучение явления изменения химического состава и цвета воды в озерах приполярных районов, связанного с жизнедеятельностью синезеленых водорослей // Конференция в рамках III Международного полярного года. СПб., 2009. С. 114–115.
121. Кузнецов В. В. Рост морфологических форм ленского муксуна и влияние на него абиотических факторов // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34. Вып. 2. С. 243–251.
122. Кузнецов В. В. Сравнительный анализ питания солоноватоводных сигов моря Лаптевых. Сообщение 1. Питание сигов в осенне-зимний период в зал. Неелова // Вестник МГУ, Биология, почвоведение, 1971. № 5. С. 8–13.
123. Кузнецов В. В., Ефремкин И. М., Аржанова Н., Гзгнус И. А., Ключарева Н. Г., Лукьянова О. Н. Современное состояние экосистемы Обской губы и ее рыбохозяйственное значение // «Вопросы промысловой океанологии», 2008. Вып. 5. № 2. С. 129–153.
124. Кузнецов В. В., Кузнецова Е. Н., Ключарева Н. Г., Гангнус И. А., Белорусцева С. А., Широков Д. А. Экология размножения сиговых рыб *Cogonidae* в Обской губе Карского моря. М.: Изд-во ВНИРО, 2011; 136 с.
125. Куклин А. А. Биоэкологическая характеристика муксуна реки Енисей и перспективы его рыбохозяйственного использования // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982, 23 с.
126. Куклин А. А. Ихтиофауна водоемов бассейна Енисея: изменения в связи с антропогенным воздействием // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. Вып. 4. С. 478–485.
127. Куклин А. А. Особенности распределения популяции муксуна в низовьях Енисея // Экология и систематика лососевидных рыб. Л., 1976. С. 64–69.
128. Куклин А. А. Характер воспроизводства и перспективы рыбоводного использования енисейской нельмы // Задачи и проблемы развития рыб-

-
- ного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск: ТГУ, 1996. С. 60–61.
129. Куклин А. А., Лопатин В. В. Структура нерестовой части популяции енисейской нельмы // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1983. Ч. 2. С. 187–188.
130. Лабутин Ю. В., Перфильева В. И., Ревин Ю. В. и др. Растительный и животный мир дельты реки Лены. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1985. 140 с.
131. Левадная Г. Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука, 1986, 264 с.
132. Левадная Г. Д. Фитобентос среднего и нижнего Енисея // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 21–43.
133. Ледяев О. М. Биология щуки Хантайского водохранилища // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск, 1992. С. 94–102.
134. Лёзин В. А. Реки Ханты-Мансийского автономного округа. Справочное пособие. Тюмень: Изд-во «Вектор Бук», 1999, 160 с.
135. Лисицын А. П. Маргинальный фильтр океанов // Океанология, 1994. Т. 34, № 5. С. 747–753.
136. Лисицын А. П. Количественное распределение терригенного материала // Геология океана: Геологическая история океана. М.: Наука, 1980. С. 14–35.
137. Лисицын А. П. Лавинная седиментация и перерывы в осадконакоплении в морях и океанах. М.: Наука, 1988, 306 с.
138. Лисицын А. П. Терригенная седиментация, климатическая зональность и взаимодействие терригенного и биогенного материала в океанах // Литология и полезные ископаемые, 1977. № 6. С. 3–24.
139. Лисицын А. П., Виноградов М. Е. Международная высокоширотная экспедиция в Карское море (49-й рейс НИС «Дмитрий Менделеев») // Океанология. 1994. Т. 34. №5. С. 643–651.
140. Лузанская Д. И. Промышленное рыболовство в озерах, реках и водохранилищах СССР в 1959–1966 гг. // Изв. ГосНИОРХ, 1970. Т. 70. С. 3–115.
141. Луцик А. И., Луцик Н. К. Заметки по экологии некоторых промысловых рыб низовьев реки Лены // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 180. С. 168–177.
142. Магрицкий Д. В. Тепловой сток рек в моря Российской Арктики и его изменения // Вестн. МГУ. Сер. 5. География, 2009; № 3. С. 69–77.
143. Максимов А. А., Николаев А. С. Опыт зональной характеристики поймы р. Оби по весенне-летним разливам // Известия СО РАН. Серия биолого-медицинских наук, 1963. № 8. Вып. 2. С. 68–78.
144. Мамонтов Ю. П., Литвиненко А. И., Скляр В. Я. Рыбное хозяйство внутренних водоемов России (Белая книга). Тюмень, 2003. 66 с.
145. Матковский А. К. Экологические основы формирования запасов щуки реки Обь и методика прогнозирования ее уловов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 23 с.

146. Матковский А. К. Рыбы Обской и Тазовской губы Карского моря // Экология Обь-Иртышского бассейна. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. С. 311–325.
147. Матковский А. К., Степанов С. И. Ихтиофауна, миграции и особенности сезонного распределения рыб в Обской губе // Биологические ресурсы побережья российской Арктики. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. С. 74–86.
148. Матковский А. К., Кочетков П. А., Степанова В. Б., Степанов С. И., Абдуллина Г. Х. Экологическое обоснование создания рыбохозяйственной заповедной зоны и снижения антропогенной нагрузки на экосистему Обь-Тазовской устьевой области // Вестник рыбохозяйственной науки, 2014. Т. 1. Вып. 2. С. 12–26.
149. Мельниченко И. П. К экологии сига-пыжьяна бассейна реки Северная Сосьва // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск: ТГУ, 2001. С. 97–98.
150. Михайлов В. Н. Речные дельты: строение, образование, эволюция // Соросовский образовательный журнал., 2001. Т. 7. № 3. С. 59–66.
151. Михайлов В. Н. Устья рек России и сопредельных стран: прошлое, настоящее и будущее. М.: ГЕОС, 1997. 413 с.
152. Михайлов В. Н. Гидрология устьев рек. М.: МГУ, 1998, 176 с.
153. Михалев Ю. В. К биологии и регулированию промысла проходного осетра Енисея // Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. Красноярск, 1967. С. 313–361.
154. Михалев Ю. В., Михалева Т. В. О биологических показателях состояния популяций осетра и стерляди Енисея // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 63–72.
155. Михалев Ю. В., Михалева Т. В. О режиме питания осетра Енисея на нагульных площадях в зимний период // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001а. Т. 1. С. 126.
156. Михалев Ю. В., Михалева Т. В. О питании стерляди Енисея собственной икрой // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001б. Т. 1. С. 125.
157. Михалев Ю. В., Андриенко А. И., Богданов Н. А. и др. Состояние запасов и промысла рыб в бассейне Енисея // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 73–80.
158. Морузи И. В., Фефелкин С. И., Пищенко Е. В., Прусевич Н. А. О возможности воспроизводства и выращивания товарной щуки в прудах Алтайского края // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск: ТГУ, 2001. С. 168–169.
159. Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Сибири. М.: СО АН СССР, 1971. 182 с.
160. Налимов Ю. В. Расчет времени образования енисейской устьевой полыньи // Тр. ААНИИ, 1976. Т. 314. С. 94–103.

-
161. Нейман А. А. Рост и созревание сига в дельте Енисея // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959. С. 73–78.
 162. Никаноров А. М., Брызгалов В. А. Пресноводные экосистемы в условиях антропогенного эвтрофирования // Гидрохимические исследования. СПб.: Гидрометеиздат, 1999. Т. 154. 260 с.
 163. Никаноров А. М., Брызгалов В. А. Реки России. Часть II. Реки Европейского Севера и Сибири (гидрохимия и гидроэкология). Ростов-на-Дону: «НОК», 2010. 296 с.
 164. Никаноров А. М., Хоружая Т. А. Глобальная экология. М.: Изд-во ПРИОР, 2001. 286 с.
 165. Никаноров А. М., Иванов В. В., Брызгалов В. А. Реки Российской Арктики в современных условиях антропогенного воздействия. Ростов-на-Дону: «НОК», 2007. 280 с.
 166. Никаноров А. М., Брызгалов В. А., Косменко Л. С., Решетняк О. С. Антропогенная трансформация компонентного состава водной среды устьевой области р. Лены // Водные ресурсы, 2011. Том 38. № 2. С. 181–192.
 167. Николаев И. В. Оценка затопляемости пойм больших рек во время половодья (на примере реки Оби) // География и природные ресурсы, 2012. № 4. С. 175–179.
 168. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 1974. С. 447.
 169. Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М. СО АН СССР, 1980. 182 с.
 170. Новомодный Г. В., Золотухин С. Ф., Шаров П. О. Рыбы Амура: богатство и кризис. Владивосток: Апельсин, 2004. 65 с.
 171. О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2007 г. Гос. доклад. Красноярск: КФ ФГУП Госцентр «Природа», 2008. 265 с.
 172. Одрова Т. В. Изменение режима рек Енисея и Ангары в результате регулирования стока // Влияние ГЭС на окружающую среду в условиях Крайнего Севера. Якутск, 1987. С. 84–95.
 173. Петлина А. П., Романов В. И. Изучение молоди пресноводных рыб Сибири: учеб. пособие. Томск: ТГУ, 2004. 203 с.
 174. Пирожников П. Л. Питание и пищевые отношения рыб в эстуарных районах моря Лаптевых // Вопр. Ихтиологии, 1955. Вып. 3. С. 140–185.
 175. Подлесный А. В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование (Изв. ВНИОРХ. Т. 44). М., 1958. С. 97–178.
 176. Подлесный А. В. Численность осетровых, лососевых и сиговых рыб Енисея и способы ее увеличения // Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М., 1963. С. 155–176.
 177. Попков В. К. Результаты и экологические последствия акклиматизации рыб в водоемах Алтая и Тувы // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов. Кызыл, 2005. С. 240–243.

178. Попов В. А. Состав ихтиофауны реки Нижняя Тунгуска на участке будущего водохранилища // Материалы Регион. науч.-практич. конф. «Молодые ученые и специалисты в развитии производительных сил Томской области». Томск: ТГУ, 1980. С. 44–45.
179. Попов П. А. Анализ ихтиофауны левобережных притоков Нижнего Енисея // Изв. СО АН СССР. Серия: Биол. Науки, 1986. № 1. С. 62–66.
180. Попов П. А. К экологии чира из водоемов субарктической зоны Сибири // Мир науки, культуры, образования, 2013, № 3. С. 340–343.
181. Попов П. А. Морфо-экологическая и промысловая характеристика рыб бассейна Танама как типичной реки Субарктики Сибири // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978а. 16 с.
182. Попов П. А. Морфологическая характеристика чира реки Танама // Вопросы биологии. Томск, 1978б. С. 53–59.
183. Попов П. А. Рыбы и рыбные ресурсы правобережных притоков Нижнего Енисея // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 66–69.
184. Попов П. А. Рыбы Сибири. Новосибирск: НГУ, 2007. 525 с.
185. Попов П. А. Формирование ихтиоценозов и экология промысловых рыб водохранилищ Сибири. Новосибирск: Акад. изд. ГЕО, 2010. 215 с.
186. Попов П. А. Рыбы Субарктики Западной Сибири. Новосибирск: НГУ, 2013, 206 с.
187. Попов П. А., Воскобойников В. А., Щенев В. А. Рыбы озера Чаны // Сиб. экол. журнал, 2005. № 2. С. 279–293.
188. Приймаченко А. Д., Баженова О. П. Современное состояние фитопланктона Енисея и его изменения в результате антропогенного влияния // Водные ресурсы, 1990. № 3. С. 104–113.
189. Природная среда Ямала. Биоценозы Ямала в условиях промышленного освоения. Тюмень, 2000. Т. 3. 136 с.
190. Решетник О.С. Оценка экологического состояния устьевой области р. Лена по гидрохимическим и гидробиологическим показателям // Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность. М., 2010. С. 115–123.
191. Решетников Ю. С. Ихтиофауна Арктики // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2007. С. 7–33.
192. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
193. Решетников Ю. С., Мухачев И. С., Болотова Н. Л. и др. Пелядь *Coregonus peled*. М.: Наука, 1989, 302 с.
194. Ризванова Р. Г. Омуть реки Индигирка как объект рыбоводства // Современное состояние и перспективы использования новых видов рыб в рыбоводстве. Л., 1979. С. 45–47.

-
195. Роднянская Э. Я. Ландшафты и кормовые ресурсы поймы Оби // В кн.: Физико-географическое районирование Тюменской области. Под ред. Н. А. Гвоздецкого. М.: МГУ. 1973. С 100–125.
 196. Романов В. И. К биологии сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период формирования его ихтиофауны // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск, 1981. С. 58–65.
 197. Романов В. И. Ихтиофауна Хантайской гидросистемы // Природа Хантайской гидросистемы. Томск: ТГУ, 1988а. С. 199–236.
 198. Романов В. И. Уровни морфо-экологической дивергенции лососевидных рыб некоторых крупных озер Таймырского полуострова // Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевид. рыбам. Тольятти, 1988б. С. 265–266.
 199. Романов В. И. Ихтиофауна плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М., 2004. С. 29–89.
 200. Романов В. И. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем Южного Таймыра // Автореф. дис....докт. биол. наук, Томск: ТГУ, 2005, 42 с.
 201. Романов В. И., Карманова О. Г. Экология сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период стабилизации его уровня // Проблемы гидробиологии Сибири. Томск: ТГУ, 2005. С. 212–222.
 202. Романов В. И., Карманова О. Г., Латышкова Н. Э. Экология сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период его стабилизации // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 98–100.
 203. Романов Н. С., Тюльпанов М. А. Ихтиофауна озер полуострова Таймыр // География озер Таймыра. Л., 1985. С. 139–181.
 204. Рубан Г. И. Сибирский осетр. Структура вида и экология. М.: Наука, 1999, 235 с.
 205. Рыбы Казахстана. Миноговые, осетровые, сельдевые, лососевые, шуковые. Алма-Ата, 1986. Т. 1. 273 с.
 206. Сафьянов Г. А. Эстуарии. М.: Мысль, 1987, 189 с.
 207. Семенова Л. А. Фитопланктон Обской губы в районах хозяйственной деятельности // Тез. докл XI съезда Гидробиологического общества при Российской академии наук, Красноярск, 2014. С. 146–147.
 208. Сивцева Л. Н., Кириллов А. Ф., Жирков Ф. Н., Иванов Е. В., Соломонов Н. М. Современное состояние водных биоресурсов Якутии // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования. Материалы Всерос. конф. Томск: ТГУ, 2011. С. 260–263
 209. Сиделев Г. Н. Ихтиофауна крупных озер // Озера Северо-Запада Сибирской платформы. Новосибирск, 1981. С. 151–171.
 210. Сиделева В. Г. Рыбы // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, 2004. С. 1023–1050.
 211. Сидоров И. С., Гуков А. Ю. Влияние кислородного режима на условия существования зообентоса в прибрежной части моря Лаптевых // Океанология, 1992. Т. 32. Вып. 5. С. 902–904.

212. Скарлато О. А., Голиков А. Н. Биология // Северный Ледовитый и Южный океаны. Л.: Наука, 1985. С. 102–119.
213. Современные глобальные изменения природной среды. В 2 тт. М.: Научный мир, 2006. Т. 1. 696 с.
214. Соловов В. П. Современное состояние популяции сибирского осетра верхнего течения Оби // Вопр. ихтиологии. 1997а. Т. 37. Вып. 1. С. 47–53.
215. Соловов В. П. Стерлядь *Acipenser ruthenus* как перспективный объект лицензионного лова в верховьях Оби // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997б. С. 142–144.
216. Сорокин В. Н., Сорокина А. А. Экология воспроизводства рыб Байкала. Иркутск, 1991, 172 с.
217. Сорокин П. Ю., Сорокин Ю. И. Состав, обилие и функциональная активность основных групп планктона в дельте реки Лены и в сопредельных районах юго-восточной части моря Лаптевых // Арктические эстуарии и окраинные моря. Тез. докл. III Межд. Симпозиума 10–25 апреля. Калининград, 1993. С. 80–82.
218. Танасийчук Л. Н. Рыбохозяйственное использование основных речных бассейнов Сибири: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 290. С. 50–61.
219. Танасийчук Л. Н. Рыбохозяйственное использование основных речных бассейнов Сибири: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1989. Вып. 290. С. 50–61.
220. Тяптиргянов М. М. Анализ современного состояния промысла сибирской ряпушки в низовьях Лены // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 69–71.
221. Уварова В. И., Коваленко А. И., Князева Н. С., Захарова Т. В. Оценка фонового состояния воды южной части Обской губы // Материалы 2-ой Междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск: СО РАН, 2010. С. 201–204.
222. Уголев А. М., Кузьмина В. В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб., 1993. 238 с.
223. Устюгов А. Ф. Эколого-морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12. Вып. 5. С. 211–218.
224. Устюгов А. Ф. Экологические формы ряпушки реки Енисей // Проблемы экологии. Томск, 1973. Т. 3. С. 63–78.
225. Устюгов А. Ф. О происхождении двух экологических форм сибирской ряпушки бассейна реки Енисей // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 5. С. 773–783.
226. Усынин В. Ф. Биология и промысел стерляди реки Чулым // Природные ресурсы Сибири. Томск: ТГУ, 1977. С. 83–88.
227. Усынин В. Ф. Биология стерляди реки Чулым // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18. Вып. 4. С. 623–635.
228. Фауна беспозвоночных Карского моря. Апатиты: КНЦ РАН, 2003, 385 с.

-
229. Фролова Л. А., Назарова Л. Б., Пестрякова Л. А., Херцшух У. Анализ влияния климат-зависимых факторов на формирование зоопланктонных сообществ арктических озер бассейна реки Анабар // Сиб. экол. журн., 2013. Вып 1. С. 3–15.
230. Халатян О. В., Ленина Р. П., Кириллова Г. Г. и др. Распределение и питание молоди сиговых дельты Лены в летний период // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. Вып. 2. С. 37–40.
231. Чен Юфен, Чен Ию, Хе Декю Биоразнообразии рыбного населения реки Янцзы // Вопр. Ихтиологии, 2002. Т. 42. Вып. 2. С. 161–171.
232. Чертыковцев П. И. К воспроизводству сиговых рыб реки Таз // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия. Борок, 2002. С. 157.
233. Четверова А. В., Потапова Т. М. Гидролого-гидрохимические особенности рек арктической зоны Западной Сибири // Водная среда и природно-территориальные комплексы: исследование, использование, охрана. Материалы III регион. конф. молодых ученых. Петрозаводск, 2008. С. 51–56.
234. Численко А. Л. Видовой состав и распределение экологических комплексов зоопланктона в Енисейском заливе // Исследования фауны морей, 12 (20). Л., 1972. С. 239–260.
235. Широбоков И. И. Влияние абиотических и биотических факторов на сроки перехода личинок озерного сига к активному питанию // Морфология и экология рыб. Новосибирск, 1987. С. 64–67.
236. Экология и биоресурсы Карского моря. Петрозаводск: КНЦ АН СССР, 1989, 180 с.
237. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. 596 с.
238. Экология Ханты-Мансийского автономного округа. Тюмень: Софт-Дизайн, 1997. 288 с.
239. Экосистема Карского моря. Мурманск: Изд-во НИИРО, 2008. 261 с.
240. Янкова Н. В., Кадыров А. М., Котовщиков Е. Н. Современное состояние биологии и промысла нижнеобской популяции сига-пыжьяна // Проблемы природопользования в районах со сложной экологической ситуацией. Тюмень, 2003. С. 93–94.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Состав пресноводной ихтиофауны устьевых областей Оби, Енисея, Лены

Виды рыб	ФК	Устьевые области рек*		
		Оби	Енисея	Лены
Класс OSTEICHTHYES – КОСТНЫЕ РЫБЫ				
Отряд ACIPENSERIFORMES – ОСЕТРООБРАЗНЫЕ				
Семейство Acipenseridae – Осетровые				
1. <i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869 – сибирский осетр	ДВ	+	+	+
2. <i>A. ruthenus</i> Linnaeus, 1758 – стерлядь	ДВ	+	+	–
Отряд SALMONIFORMES – ЛОСОСЕОБРАЗНЫЕ				
Семейство Salmonidae – Лососевые				
3. <i>Brachymystax lenok</i> (Pallas) – ленок	БП	+	+	+
4. <i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773) – обыкновенный таймень	БП	+	+	+
5. <i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758) – арктический голец	АП	+	+	+
Семейство Coregonidae – Сиговые				
6. <i>Coregonus autumnalis</i> (Pallas, 1776) – арктический омуль	АП	+	+	+
7. <i>C. lavaretus pidschian</i> (Gmelin, 1788) – сиг-пыжьян	АП	+	+	+
8. <i>C. muksun</i> (Pallas, 1814) – муксун	АП	+	+	+
9. <i>C. nasus</i> (Pallas, 1776) – чир	АП	+	+	+
10. <i>C. peled</i> (Gmelin, 1789) – пелядь	АП	+	+	+
11. <i>C. sardinella</i> Valenciennes, 1848 – сибирская ряпушка	АП	+	+	+
12. <i>C. tugun</i> (Pallas, 1814) – тугун	АП	+	+	+
13. <i>Prosopium cylindraceum</i> (Pennant) – обыкновенный валец	АП	–	+	+
14. <i>Stenodus leucichthys</i> (Gueldenstaedt, 1772) – нельма	АП	+	+	+
Семейство Thymallidae – Хариусовые				
15. <i>Thymallus arcticus</i> (Pallas, 1776) – сибирский хариус	БП	+	+	+
Семейство Osmeridae – Корюшковые				
16. <i>Osmerus mordax</i> (Mitchill, 1815) – азиатская зубатая корюшка	АП	+	+	+

Семейство Esocidae – Щуковые				
17. <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758 – обыкновенная щука	БР	+	+	+
Отряд CYPRINIFORMES – КАРПООБРАЗНЫЕ				
Семейство Cyprinidae – Карповые				
18. <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) – лещ**	ПП	+	–	–
19. <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758) – серебряный карась	БР	+	+	+
20. <i>C. carassius</i> (Linnaeus, 1758) – золотой, или обыкновенный, карась	БР	+	+	–
21. <i>Gobio synocephalus</i> Dybowski, 1869 – сибирский (амурский) пескарь	БР	–	?	?
22. <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь	БР	+	+	+
23. <i>L. leuciscus baicalensis</i> (Dybowski, 1874) – сибирский елец	БР	+	+	+
24. <i>Phoxinus czekanowskii</i> Dybowski, 1869 – голянь Чекановского	БР	+	+	+
25. <i>Phoxinus (Rhyncocypris) lagowskii</i> Dybowski, 1869 – голянь Лаговского	БР	–	–	+
26. <i>Phoxinus (Eupallasella) percnurus</i> (Pallas, 1814) – озерный голянь	БР	+	+	+
27. <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – речной голянь	БП	+	+	+
28. <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) – плотва	БР	+	+	+
Семейство Valitoridae – Балитгоровые				
29. <i>Barbatula toni</i> (Dybowski, 1869) – сибирский голец-усач	БП	+	+	+
Отряд GADIFORMES – ТРЕСКООБРАЗНЫЕ				
Семейство Lotidae – Налимовые				
30. <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) – налим	АП	+	+	+
Отряд GASTEROSTEIFORMES – КОЛЮШКООБРАЗНЫЕ				
Семейство Gasterosteidae – Колюшковые				
31. <i>P. pungitius</i> (Linnaeus, 1758) – девятиглая колюшка	АП	+	+	+
Отряд PERCIFORMES – ОКУНЕОБРАЗНЫЕ				
Семейство Percidae – Окуневые				
32. <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ерш	БР	+	+	+
33. <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 – речной окунь	БР	+	+	+
34. <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный судак**	ДВ	+	–	–

Отряд SCORPAENIFORMES – СКОРПЕНООБРАЗНЫЕ				
Семейство Cottidae – Керчаковые				
35. <i>Cottus altaicus</i> Kaschenko, 1899 – сибирский пестроногий подкаменщик	БП	+	+	+
36. <i>C. sibiricus</i> Warpachowski, 1889 – сибирский подкаменщик	БП	+	+	+
37. <i>Trigloopsis quadricornis</i> (Linnaeus, 1758) – четырехрогий бычок, или рогатка	АМ	+	+	+
Всего видов и подвидов рыб	37	35	35	32
Из них вселенцев		2	–	–

Примечание. * – включая притоки, ** – вселенцы. Фаунистические комплексы (ФК): ДВ – древний верхнетретичный, БП – бореальный предгорный, АП – арктический пресноводный, БР – бореальный равнинный, ПП – понтический пресноводный, АМ – арктический морской. – – вид в составе ихтиофауны отсутствует.

Научное издание

Попов Петр Алексеевич

**РЫБЫ УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ РЕК СУБАРКТИКИ СИБИРИ:
УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ, СТРУКТУРА ИХТИОЦЕНОЗОВ,
ЭКОЛОГИЯ**

Учебное пособие

Редактор *Д. Ковалева*

Верстка *Д. Нагорская*

Подписано в печать 05.06.2015 г.
Формат 70x100 1/16. Уч.-изд. л. 16,6. Усл. печ. л. 21,4.
Тираж 50 экз. Заказ №

Редакционно-издательский центр НГУ.
630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 2.