

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

В.Д. Богданов, А.Р. Копориков

ВОСПРОИЗВОДСТВО НАЛИМА НИЖНЕЙ ОБИ

УДК 574.5 + 597-15 + 556 ББК 28.082 + 28.693.32 + 26.22 Б 34

Ответственный редактор д.б.н. В.Д. Богданов д.б.н. М.Г. Головатин

Богданов В.Д., Копориков А.Р. Б 34 Воспроизводство налима нижней Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. – 156 с.

ISBN 978-5-7691-2269-9

Изложены результаты исследования воспроизводства обского полупроходного налима. Рассмотрены: нерестовая миграция производителей в уральских нерестовых притоках, нерест и нерестилища, расположение в русле рек мест инкубации икры, вылупление и скат личинок. Впервые проведены учеты численности покатной миграции молоди налима в основных нерестовых уральских притоках Оби, установлены физиологические и поведенческие адаптации ранней молоди во время ската. Анализируется роль абиотических факторов среды на физиологическое состояние производителей и эффективность воспроизводства полупроходного налима. На основании показателей водности во время весенне-летнего паводка и температурного режима в пойме нижней Оби в период открытого русла сделаны выводы о протяженности нерестовых миграций, вкладе уральских нерестовых притоков в величину генерации обского полупроходного налима. Дана экспертная оценка величины генерации полупроходного налима р. Оби.

Книга адресована ихтиологам, экологам, сотрудникам рыбоохранных организаций, рыбакам и всем любителям природы.

> УДК 574.5 + 597-15 + 556 ББК 28.082 + 28.693.32 + 26.22

Работа выполнена при поддержке Программ президиума РАН 09-П-4-1038, Отделения биологических наук РАН 09-Т-4-1001 и совместного проекта УрО РАН и ЛВО РАН 09-С-4-1002.



Эта книга посвящена всем хорошо известной рыбе – налиму. Наверняка в нашей стране нет человека, который хоть раз в жизни не слышал о нем. «Скользкий как налим» - говорят о хитром человеке, умеющем выходить из сложных ситуаций. Именно эту особенность налима обыгрывает в своем рассказе «Налим» Антон Павлович Чехов. «Скользкий, шут, и ухватить не за что. - говорит Герасим охрипшим, глухим басом... Налим? – спрашивает барин, и глаза его подергиваются лаком. - Так тащите его скорей!...» (Чехов, 2009). Известен налим и из других литературных произведений: всем хорошо знаком юмористический рассказ Салтыкова-Шедрина «Повесть о том, как один мужик двух генералов прокормил». И именно в этом рассказе есть знаменитая цитата о налиме – «Из Вятки пишут: один из здешних старожилов изобрел следующий оригинальный способ приготовления ухи: взяв живого налима, предварительно его высечь; когда же. от огорчения, печень его увеличится...» (Салтыков-Щедрин, 2007). Ну и венцом хрестоматийных знаний о налиме является выдержка из рассказа «Рыбье дело. (Густой трактат по жидкому вопросу)» все того же Антона Павловича: «Налим. Тяжел, неповоротлив и флегматичен, как театральный кассир. Славится своей громадной печенкой, из чего явствует, что он пьет горькую. Живет под корягами и питается всякой всячиной. По натуре хищен, но умеет довольствоваться падалью, червяками и травой. "Где уж нам со щуками да головлями равняться? Что есть, то и едим. И на том спасибо". Пойманный на крючок, вытаскивается из воды, как бревно, не изъявляя никакого протеста... Ему на всё плевать...» (Чехов, 2009). Но это все художественная литература... Однако, как будет видно дальше, и в научной литературе, посвященной налиму, дела обстоят не намного лучше.

Тем не менее эта рыба популярна и востребована как у рыбаков-любителей, так и у профессионалов. Ценная печень служит источником витаминов, мясо только что пойманного налима, как считается, обладает лечебным эффектом и помогает в лечении язвы желудка. В недалеком прошлом на Севере из налимьей кожи изготавливали прочные мешки для хранения продуктов, шили непромокаемые укрытия на лодки и палатки, штаны и халаты, выкраивали летнюю обувь для взрослых и детей. Из снятой чулком налимьей шкуры делали «бутылки» для хранения жидкостей и рыбьего жира. У некоторых народностей налим считается тотемным предком (например бурятское племя эхиритов).

Авторам этой работы коренные рыбаки из Ямало-Ненецкого автономного округа признавались, что налим играет в их жизни гораздо большую роль, чем такие ценные виды рыб (с нашей точки зрения), как муксун, чир и другие сиговые. Издревле на уральских притоках р. Оби поселения ставили там, где можно легко добыть поднимающегося на нерест налима — вблизи перекатов. Добычу осуществляли острогой — ночью при свете факела, когда налим медленно ползет вверх, преодолевая быструю воду, или по первому льду с помощью тяжелой деревянной колотушки — глуша рыбу прямо через тонкий лед, но чаще ловили вентерями, или запорами, перегораживая частично или полностью русло реки.

Североамериканские индейцы, подобно нашим коренным жителям Крайнего Севера, также высоко ценили налима. В настоящее время, когда промысловые запасы налима оказались подорванными, правительственные органы США, совместно с представителями некоторых индейских племен (в частности с представителями племени кутенаи), начали разрабатывать меры по изучению и восстановлению численности этого уникального вида (Kootenai River..., 2005).

В данной книге рассматривается та часть жизненного цикла вида, которая наименее изучена, а именно все, что связано с воспроизводством полупроходного налима, от миграции производителей на нерестилища до покатной миграции личинок.

В определенной мере биология вида известна, но многое еще предстоит выяснить в дальнейшей работе. Остаются невыясненными вопросы внутрипопуляционной структуры, взаимоотношения разных экологических форм вида, миграции сеголетков и молоди второго-третьего года жизни, основных мест нагула налима в Обской губе, мест нереста полупоходного налима непосредственно в русле Оби, особенностей ската производителей с нерестилищ и их распределения в пойме на летний нагул, поведения налима в летние месяцы, особенностей дифференциации поколения на нерестующих и пропускающих нерест особей и др.

Авторы благодарят всех сотрудников лаборатории экологии рыб и биоразнообразия водных экосистем Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН за всестороннюю помощь в сборе, обработке и критической оценке материала, послужившего основой данной работы.

Материал по покатной миграции личинок собран авторами с участием И.П. Мельниченко, Л.Н. Степанова (р. Манья), О.А. Госьковой, А.Л. Гаврилова (р. Сыня), М.Г. Головатина (р. Войкар), Я.А. Кижеватова, А.А. Кижеватовой (р. Собь). В сборе материала в период нерестового хода налима принимали участие А.Л. Гаврилов, О.А. Госькова, Я.А. Кижеватов, А.А. Кижеватова, И.П. Мельниченко, П.И. Чертыковцев, М.В. Шишмарев. Авторы выражают им огромную признательность — без помощи этих людей данная работа не была бы осуществлена.

Неоценимую помощь в обсуждении первичного материала и полученных данных оказали А.Л. Гаврилов, М.Г. Головатин, О.А. Госькова, И.П. Мельниченко, за что авторы высказывают им искреннюю признательность.

Ценен вклад в организацию проведения полевых работ директора Экологического научно-исследовательского стационара ИЭРиЖ УрО РАН В.Г. Штро и заместителя директора А.А. Соколова. Большую помощь оказали директора Сынско-Войкарской этнической территории В.М. Максимов и В.Т. Конев.

Авторы признательны Ю.С. Решетникову, Е.А. Зиновьеву, С.Э. Коротаевой, В.В. Кузьминой, П.М. Терентьеву, В.Г. Костицыну и многим другим коллегам за высказанные в ходе апробации исследования критические замечания, которые позволили обратить внимание на имеющиеся в работе недочеты.

Промысловые запасы полупроходного налима р. Оби – одни из самых крупных в мире. Ежегодный вылов налима в Обь-Иртышском бассейне в 1980-х годах превышал 2000 т, что составляло около 70% от всего общесоюзного улова. Столь высокая численность могла сформироваться только на территории экологического оптимума вида (Реймерс, 1994). По мнению М.А. Тюльпанова (1967б), Центрально-Сибирский плейстоценовый бассейн был одним из основных центров формирования типично пресноводных популяций налима и первичным очагом расселения, откуда происходила миграция его в различных направлениях в зависимости от возможностей географического и экологического расселения.

Ценный промысловый вид – налим – слабо изучен практически на всей территории своего ареала (Сорокин, 1976). Литературные данные описывают главным образом морфологию и биологию мигрирующих производителей (Матюхин, 1966; Тюльпанов, 1966; Богдашкин и др., 1983). Статьи, посвященные воспроизводству вида и биологии молоди, встречаются реже (Сорокин, 1976). Многие из них опираются на экспериментальный (аквариумный) материал (Володин, 1959, 1960а, б).

В последние две сотни лет в Европе численность налима резко снизилась. Там он стоит в одном ряду с такими исчезающими видами, как атлантический осётр Acipenser sturio L., европейская алоза Alosa alosa L., атлантический лосось (семга) Salmo salar L., кумжа Salmo trutta L., обыкновенный сиг Coregonus lavaretus L. и др. Причину снижения связывают в первую очередь с загрязнением и зарегулированностью водоемов (Bagge, Hakkari, 1992; Erkinaro et al., 2001; и др.). В последние годы, благодаря комплексной работе научных и природоохранных организаций, ситуация с численностью налима в Европе стала стабилизироваться.

В литературе отчетливо стал прослеживаться возросший интерес европейских и американских специалистов к этому виду. Однако из-за недостаточных знаний особенностей воспроизвод-

ства и невозможности изучать налима в ненарушенных условиях часто их исследования не приносят должного эффекта. Проведенные авторами данной работы мониторинговые наблюдения за биологией и воспроизводством налима в условиях экологического оптимума позволили выявить типичные поведенческие реакции и адаптационные особенности, свойственные виду.

Главной целью работы стало изучение наименее изученного отрезка жизненного цикла полупроходного налима обской популяции - воспроизводства. Для достижения поставленной цели необходимо было решить ряд задач. Во-первых, надо было изучить осенне-зимнюю анадромную нагульно-нерестовую миграцию полупроходного налима; дать характеристику половозрастных и морфологических особенностей, спектра питания производителей во время миграции и на нерестилищах. Необходимость таких исследований определяло то, что именно состояние производителей перед размножением во многом влияет на формирование численности и жизнеспособности будущего поколения. Во-вторых, нужно было определить сроки и места нереста налима, показать гидрологические особенности типичных речных нерестилищ. Так как процесс размножения налима происходит зимой под толстым слоем льда, определить особенности нереста часто становится затруднительно и многие исследователи опускают или не достаточно точно описывают в своих наблюдениях эту часть жизни налима. Выяснено, что икра налима сносится с нерестилищ, расположенных на предгорных участках уральских нерестовых притоков, на нижерасположенные участки (Копориков, 2003). Выявление особенностей пространственного распределения выметанной икры и биологического смысла этого явления стало третьей задачей исследования. Четвертая задача, требующая пристального изучения, - выяснение особенностей покатной миграции вылупившейся из икры ранней молоди и определение приспособительных реакций личинок, способствующих выживанию в потоке. В результате решения всех вышеперечисленных задач стало возможным дать оценку успешности воспроизводства полупроходного налима в зависимости от абиотических условий среды и определения роли отдельных притоков р. Оби в его размножении. Анализ данных многолетнего мониторинга позволил дать характеристику современного состояния популяции обского полупроходного налима.

Принципиальное отличие проведенных исследований от тех работ, которые уже выполнены другими исследователями, в

том, что впервые осуществлен длительный мониторинг (наблюдения проводились в течение 14 лет) воспроизводства налима, позволивший оценить вклад уральских притоков р. Оби в формирование генерации. Выявлена динамика покатной миграции личинок. Отмечен ряд приспособительных адаптаций ранней молоди, реализующихся во время ската и направленных на увеличение выживаемости. Описаны сроки и места нереста, изучены места инкубации икры. Дана подробная характеристика производителей во время миграции и нереста. Впервые определена зависимость вклада уральских нерестовых притоков в генерацию налима от условий водности р. Оби. На основании этого стало возможным составление прогноза величины генераций налима. До настоящего времени не существовало исследований, позволяющих предсказывать изменение численности данного вида в зависимости от изменения абиотических условий среды.

Нужно отметить, что проблема прогноза величины потенциальных уловов налима всегда стояла очень остро для рыбаков р. Оби (Петкевич, Никонов, 1969). Объем промысла рыб определяет количество используемых ресурсов - как орудий лова, так и перерабатывающих заводов. Непропорциональное снижение количества орудий лова и людей, занятых в промысле, приводит к уменьшению возможного вылова. Повышение сверх необходимого числа задействованных ресурсов приводит к увеличению стоимости работ при одновременном сверхлимитном простое рыбаков и оборудования. Таким образом, точный, адекватный прогноз величины стада налима - экономически значимый критерий. Регулярный ежегодный учет численности покатной молоди на уральских притоках нижней Оби позволяет дать прогноз воспроизводства налима и формирования промысловой части популяции. На основе прогноза возможно определение Общих Допустимых Уловов (ОДУ) в бассейне р. Оби. Кроме этого, общие закономерности влияния абиотических условий среды на численность популяции налима р. Оби могут быть использованы и на других водоемах, где этот вид обитает.

Активное промышленное освоение европейских и американских территорий привело к резкому снижению численности многих видов, в первую очередь совершающих значительные миграции. В настоящее время существует множество межгосударственных конвенций, государственных и негосударственных фондов (Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals (Боннская конвенция), Convention on the Conservation of

European Wildlife and Natural Habitats (Бернская конвенция), World Wide Fund for Nature, International Union for Conservation of Nature и др.), решающих проблемы сохранения и восстановления численности видов и вкладывающих в эти проекты огромные деньги. В свое время западные государства и корпорации под воздействием эйфории индустриализации и интенсификации производства, увеличения объема выпуска продукции и повышения уровня жизни выпустили из внимания биологическую составляющую среды обитания человека. В итоге многие и многие виды, особенно используемые как биоресурс, сократили свою численность или просто исчезли с рассматриваемых территорий. В России в постсоветское время объемы промышленной деятельности резко сократились, что снизило загрязнение среды, но увеличилась нагрузка на ликвидные виды и популяции животных из-за чрезмерного промысла. Как наиболее обострившуюся ситуацию можно выделить уничтожение волжско-каспийских и обских осетровых рыб.

Промышленное освоение новых северных территорий приведет к усилению негативного влияния на рыбные ресурсы. В ближайшем будущем вдоль восточного склона Приполярного и Полярного Урала пройдет железная дорога и начнется промышленное освоение в рамках проекта «Урал промышленный – Урал Полярный». Будут затронуты все нерестилища налима. Для оценки неизбежных изменений в воспроизводстве обского налима важно дать анализ экологических особенностей его размножения в условиях ненарушенных экосистем.

Глава 1

МИРОВАЯ ЛИТЕРАТУРА О НАЛИМЕ

Прежде чем начать обсуждение вопросов, связанных с биологией налима, следует определить, кого же мы изучаем? Среди биологов принято приводить систематическое положение объекта исследования, которое дается на латинском языке и понятно для всех специалистов. Установление систематического положения вида позволяет определить не только родственные связи, но, часто, и образ жизни рассматриваемого живого организма. Место изучаемого нами налима как вида в системе животного мира выглядит следующим образом (Атлас..., 2002):

Таксономическая категория	Латинское название	Русское название
Царство	Metazoa	Животные
Тип	Chordata	Хордовые
Группа	Pisces	Рыбы
Класс	Osteichthyes	Костные рыбы
Отряд	Gadiformes	Трескообразные
Семейство	Lotidae Jordan et Evermann, 1898	Налимовые
Род	Lota Oken, 1817	Налимы
Вид	L. lota (Linnaeus, 1758)	Налим

Налим является выходцем из морского отряда Трескообразных, давным-давно он отошел от основной группы и вселился в пресные воды. Несмотря на давний уход в пресные воды, многие черты биологии и физиологии налима остались сходными с аналогичными чертами морских родственников.

При анализе литературных источников можно обратить внимание на то, что исследуются главным образом взрослые особи. Однако и этот материал дается в основном несистематизированно и отрывочно. Как отмечал М.А. Тюльпанов в своей статье, посвященной изучению биологии налима (Тюльпанов, 1967а), «специальных исследований по биологии и промыслу налима в водоемах Обского бассейна... не проводилось». Далее он отме-

чает, что «в опубликованных источниках по рыбам Западной Сибири затрагивались различные вопросы относительно распространения, экологии, паразитофауны и промысла налима, однако случайный и в большинстве случаев весьма ограниченный материал, разные цели и методики исследований не дают ответ на многие хозяйственно-важные вопросы (распределение и численность налима в различных участках Обского бассейна. питание и рост, степень промыслового освоения и возможности увеличения уловов и пр.), что приводит к необходимости более тщательной разработки этих проблем по бассейну в целом». Согласны с М.А. Тюльпановым и В.М. Володин и М.Н. Иванова. работавшие на Рыбинском водохранилище (Володин, Иванова, 1968): «несмотря на то что литературные данные по налиму сравнительно многочисленны и разнообразны, часто они настолько противоречивы, что составить определенное представление о ряде особенностей биологии этого вида весьма трудно».

В 60-70-х гг. прошлого века в отечественной литературе начинают появляться крупные работы (Сергеев, 1959; Володин, 1959, 1960а, 1960б, 1966, 1968а, 1968б; Мешков, 1967; Петкевич, Никонов, 1969; Сорокин, 1966а, 1966б, 1967а, 1967б, 1968, 1976; Тюльпанов, 1966, 1967а, 1967б; и др.), посвященные изучению биологии налима. Но охватить полностью все вопросы, связанные с полным жизненным циклом налима, они не могут слишком разнообразны условия его проживания (реки, озера, водохранилища, разная степень оседлости и протяженности миграций и др.), а время наибольшей активности (нерестовая миграция и нерест производителей) приходится на осенне-зимнее время, когда большая часть водоемов уже покрыты льдом. В более позднее время (с 80-х гг. и по сегодняшний день) комплексные работы по биологии налима практически исчезли из отечественных научных публикаций. Авторы если и обращались к этой теме, то, по большей мере, попутно с описанием других видов рыб или части биоты водоема (Егоров, 1988; Разнообразие рыб Таймыра..., 1999; Черешев, 2008; и др.).

В иностранной литературе (в североамериканской, финской, норвежской, немецкой, английской и др.), напротив, в последнее время стало появляться множество статей, направленных на изучение биологии, поведения и особенностей размножения налима (Hislop, 1984; Carl, 1995; Paakkonen, Marjomaki, 1997; Kahilainen, Lehtonen, 2003; Miler, Fischer, 2004; и др.). Связано это главным образом с вопросами поддержания биоразнообразия.

В Западной Европе развитие промышленности и сельского хозяйства уже много десятилетий назад достигло критического уровня, когда под угрозой исчезновения оказались многие виды животных и растений. Вызвано это прежде всего изменением естественных условий обитания. Леса вырубали, поля распахивали, реки зарегулировали плотинами и канализировали, участки поймы, заливаемые во время весеннего половодья, осушали и защищали дамбами (история канализации рек и постройки дамб началась примерно с 1820 г. (Cazemier, 1988)). Наряду с наземными животными стали исчезать или сильно сократили свою численность и ареалы многие виды рыбообразных и рыб (морская минога Petromyzon marinus L., атлантический осётр Acipenser sturio L., европейская алоза Alosa alosa L., атлантический лосось Salmo salar L., кумжа Salmo trutta L., обыкновенный сиг Coregonus lavaretus L., усач Barbus barbus L., голавль Leuciscus cephalus L., обыкновенный сом Silurus glanis L., обыкновенный подкаменщик Cottus gobio L., налим и др.). Это преимущественно полупроходные виды и рыбы, использующие пойму для нагула. Для сохранения исчезающих видов рыб рассматривается возможность введения их в аквакультуру, что касается и налима (Kujawa et al., 1999; Jensen et al., 2008).

На волне восстановления численности редких и исчезающих видов рыб в европейских ихтиологических журналах стали появляться многочисленные статьи по биологии налима. Но во всех этих работах, так же как и в отечественной литературе, наблюдается отсутствие систематизированных исследований всех сторон биологии налима и прежде всего периода размножения и раннего онтогенеза.

Ранние этапы жизни налима до сих пор практически полностью остаются за пределами научных интересов большинства исследователей. Так, группа немецких авторов (Bunzel-Drüke et al., 2004), изучив доступную для них литературу, пришла к выводу, что ранний онтогенез является пока наименее изученным периодом жизненного цикла большинства популяций налима. К такому же мнению приходят и другие авторы (Steiner et al., 1996; Harzevili et al., 2003; и др.). Вместе с тем первые публикации, в которых описывались личинки налима, появились еще в середине XIX века (Retzius, 1845; Sundevall, 1855, цит. по: Володин, Иванова, 1968). Объясняется это прежде всего тем, что развитие икры происходит подо льдом, а вылупление личинок и их

первичное распространение по местам нагула часто совпадает по времени с ледоходом, т. е. в тот период, когда наблюдения менее всего удобны и опасны для исследователей, в связи с чем некоторые авторы предпочитали проводить свои работы по раннему онтогенезу налима в искусственных условиях (аквариумах) (Европейцева, 1946; Fabricius, 1954; Володин, 1959; Володин, 1960а; Володин, 1960б; и др.).

1.1. ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ НАЛИМА

При интенсивном промышленном лове налима, который ведется на Оби, сбор материала для изучения его морфологи, питания и популяционной структуры не вызывает затруднений. В литературе довольно часто встречаются описания взрослых рыб, собранных на местах массовых скоплений как на р. Оби (Гаврилов, Шишмарев, 1989; Гаврилов, 1992; Богдашкин и др., 1983; Долженко, 1955; Тюльпанов, 1967а; и.т. д.), так и на других водоемах (Гаврилов, 1995; Вышегородцев, 1971; Подлесный, 1958; Волгин, 1958; и т. д.).

1.1.1. Морфология

Налим – ночной придонный хищник. Окраска тела, как правило, оливково-серая со всевозможными вариациями (рис. 1.1). Часто может изменяться у разных особей от светлой до почти черной. На теле имеются многочисленные пятна неправильной формы. Брюшко и нижняя часть головы белого или светло-се-



Рис. 1.1. Внешний вид половозрелого полупроходного налима

рого цвета. Как отмечает А.Д. Чинарина (1959), у трескообразных наблюдается изменение цвета тела в зависимости от фона. Также отмечено изменение окраски у одиночных особей в зависимости от расцветки других рыб в группе.

Тело удлиненное, сжатое к каудальной части. Покрыто очень мелкой чешуей, погруженной в кожу. Кожа с большим количеством бокаловидных слизистых клеток (Тюльпанов, 1967а). Голова сверху приплюснутая широкая, с непарным усиком на подбородке и короткими усиками у передних ноздрей. Рот большой, конечный, с большим количеством мелких щетинковидных зубов на челюстях, сошнике и глоточных площадках. Половой диморфизм у налима не выражен (Мельянцев, 1948; Тюльпанов, 1966; Сорокин, 1976). Темп роста налима и его морфологические характеристики в разных частях ареала приведены в табл. 1.1 и 1.2.

Таблица 1.1 Темп роста налима в разных частях ареала

Возраст	Оз. Выгозеро (Мельянцов, 1948)		Оз. Телецкое (Тюльпанов, 1967а)		Оз. Телецкое (Радченко, 1935)		Р. Кама (Маркун, 1936)		Р. Лена (Соколов и др., 1970)
:	<i>l</i> , мм	Q, r	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм
1+	_	_	-	_	_	_	172	32	169
2+	286	175	266	140	-	_	214	77	237
3+	304	248	310	240	-	_	256	130	300
4+	355	455	332	252	350	337	312	250	365
5+	370	420	364	284	379	428	412	578	432
6+	385	467	402	506	416	514	496	1017	494
7+	418	688	440	628	427	564	_	_	544
8+	456	868	471	491	489	925	_	_	581
9+	499	1160	481	628	496	1068	_	_	629
10+	535	1463	513	824	520	1419	_	_	697
11+	566	1718	566	1234	727	2577	-	-	753
12+	_	_		_	760	2740		_	810
13+	-	_	782	3500	_	_	_	_	863
14+	_	-	_	_	_	_	_	_	920
15+	_		_	_	_		_	_	953

Окончание табл. 1.1

Возраст	(Кирі	илюй иллов, 1972)	р. Оби (течение Должен- 1955)	Нижнее р. Оби (нов, 1	Гюльпа-	Р. Ир (Дрягин		Р. Енисей ский песс гин, 195 лесный	ок) (Вол- 8; Под-
	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, r	<i>l</i> , мм	Q, г
0+	_	_	-	_	43	0,8	_	_	_	_
1+	-	_	-	_	165	36	-	_	_	-
2+	-	_	-	_	283	135	-	_	239	89
3+	-	-	311	250	306	252	-	_	278	116
4+	-	-	401	483	369	398	413	560	337	238
5+	412	480	459	710	432	657	454	856	413	710
6+	500	846	481	867	483	954	510	1235	580	888
7+	524	960	541	1225	549	1543	587	1987	596	1345
8+	570	1340	588	1601	619	2189	612	2249	679	2135
9+	638	1795	605	2025	692	3043	668	3070	750	2209
10+	656	1940	765	3100	717	3922	640	2720	815	3280
11+	659	2120	_	-	775	4762	723	4040	833	4070
12+	716	2578	850	5300	843	5740	798	5867	955	4492
13+	751	2768	_	_	861	5913	800	4795	955	4436
14+	820	3560	_	_	-	-	-	-	943	5546
15+	815	4300	_	_	_	_	-	_	1000	6221
16+	-	-	_	_	-	_	_	_	1040	7000
19+	_	-	_	-	_	-	_	-	1090	7150
24+			_	_	_	_	_	_	1123	11 000
Возраст	р. Оби (течение Тюльпа- 1967а)	Р. Лах (бассей люй) (лов,	арчана н р. Ви- Кирил- 1988)	Р. Иртыш (Тюльпа- нов, 1967а)		Р. Чулым (Тюльпа- нов, 1967а)		Вилюйское водо- хранилище (Чон- ский разлив) (Ки- риллов, 1988)	
	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г
1+	158	41	_	_	157	73	199	54	_	
2+	254	140	_	_	342	275	280	144	360	341
3+	309	296	_	_	384	435	332	257	434	511
4+	389	494	-	_	436	817	424	520	491	752
5+	445	714	428	318	465	912	483	863	546	1087
6+	497	1009	543	724	539	1482	559	1239	551	1574
7+	563	1517	608	1175	616	2111	595	1694	608	1821
8+	641	2218	660	1357	659	2530	669	2654	715	3080
9+	706	2846	673	1704	-	-	726	3325	773	2667
10+	-	_	732	1740	-	-	750	3900	-	

Примечание. Здесь и далее: l – промысловая длина тела рыб (длина от вершины рыла до основания средних лучей хвостового плавника); Q – масса тела рыбы с внутренностями.

 ${\bf T}{\bf a}{\bf б}{\bf \pi}{\bf u}{\bf ц}{\bf a}{\bf \ 1.2}$ Морфологическая характеристика налима в разных частях ареала

	Р. Сел	енга (Сорокин, 1	976)	Р. Киче	ера (Сорокин, 1	976)
Признак	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Стандарт- ное от- клонение	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Стандарт- ное от- клонение
Длина тела (<i>l</i>), мм	253–880	424,5±10,7	106,5	350–720	501±10,40	73,5
	В	процентах	к дли	не тела		
Длина головы	13,1-25,8	20,87±0,14	1,48	18,1-22,8	20,16±0,21	1,08
Длина рыла	4,5–10,5	6,73±0,08	0,83	5,4-7,36	6,37±0,10	0,48
Ширина лба	4,0-8,1	6,14±0,07	0,73	4,7–6,11	5,61±0,11	0,44
Диаметр глаза	1,2-3,7	2,44±0,04	0,39	1,5–2,8	2,31± 0,05	0,27
Высота головы	7,6–14,4	11,24±0,14	1,40	8,6-11,2	9,95±0,14	0,69
Длина нижней челюсти	7,6–11,4	9,5±0,25	0,80	8,9–12,3	10,62±0,16	0,84
Длина верхней челюсти	5,1–10,4	8,36±0,09	0,90	7,2–9,4	8,37±0,09	0,47
Длина заглаз- ничного отде- ла головы	7,8–14,8	12,28±0,10	1,03	9,9–12,8	11,14±0,12	0,62
Наименьшая высота тела	3,5–7,2	5,58±0,06	0,61	4,2–5,5	4,86±0,07	0,34
Антедорсальное расстояние	23,4–47,1	37,17±0,31	3,06	34,1–41,2	36,54±0,31	1,58
Антеанальное расстояние	36,5–64,0	54,14±0,36	3,63	48,4–56,6	51,46±0,37	1,86
Длина основа- ния І <i>D</i>	5,4–11,4	7,67±0,11	1,08	5,9–8,6	7,28±0,13	0,66
Высота I D	3,4-6,2	5,02±0,05	0,53	3,9–5,5	4,69±0,08	0,43
Длина основа- ния II D	29,8–57,0	48,53±0,33	3,36	42,5–49,3	47,05±0,34	1,72
Высота II D	3,4–6,7	4,82±0,06	0,63	4,1–5,6	4,7±0,07	0,35
Длина основания A	28,2–62,0	42,61±0,42	4,20	36,6–42,7	39,73±0,30	1,51
Высота А	2,4-5,5	3,82±0,06	0,62	3,0-4,5	3,78±0,08	0,40
Длина <i>Р</i>	8,8–15,1	12,66±0,1	0,98	10,4–14,8	12,26±0,22	1,11
Длина V	6,1–16,2	11,0±0,15	1,59	7,5–12,3	9,98±0,20	1,03
Расстояние <i>P-V</i>	4,1–11,1	7,35±0,12	1,24	5,8–8,9	7,49±0,14	0,68
Расстояние V-A	21,6–40,3	32,31±0,27	2,76	29,4–35,5	32,70±0,23	1,15

Продолжение табл. 1.2

	Р. Селе	енга (Сорокин,	1976)	Р. Киче	ера (Сорокин, 1	976)
Признак	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Стандарт- ное от- клонение	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Стандарт- ное от- клонение
	Впр	оцентах	к длине	головы		
Длина рыла	25,0–51,2	32,37±0,31	3,10	25,6–35,6	31,67±0,43	2,17
Диаметр глаза	7,5–17,1	11,74±0,17	1,74	7,4–14,1	11,43±0,30	1,49
Длина верхней челюсти	28,8–51,5	40,09±0,30	2,98	32,8-45,1	41,36±0,51	2,58
Длина нижней челюсти	34,9–54,1	47,85±1,49	4,72	44,0–64,8	53,03±0,83	4,16
Длина заглаз- ничного отдела	50,0–67,5	58,69±0,34	3,42	46,4–58,7	55,32±0,49	2,48
Высота головы у затылка	31,4–67,4	52,37±0,69	6,76	42,5–54,5	49,85±0,66	3,28
Ширина лба	17,2–36,4	29,51±0,29	2,86	21,6–30,5	27,18±0,48	1,86
	M	еристичес	кие пр	изнаки		
Число лучей в I D	11–19	13,09±0,15	1,47	10–15	12,76±0,18	1,28
Число лучей в II D	65–86	76,20±0,45	4,42	70–87	77,42±0,61	4,26
Число лучей в Р	12–22	19,02±0,18	1,86	17–22	20,36±0,14	1,01
Число лучей в V	6–9	7,76±0,05	0,51	7–8	7,94±0,03	0,23
Число лучей в А	52–79	69,98±0,57	5,64	63–78	71,66±0,52	3,54
Число тычи- нок на 1-й жа- берной дуге						
в наружном ряду	7–12	9,08±0,03	0,31	7–11	8,86±0,11	0,82
во внутрен- нем ряду	8–13	10,26±0,12	1,18	8–12	10,40±0,11	0,77
Число пилорических придатков	38–96	63,04±1,15	11,28	34–88	58,70±1,57	11,13
Число позвон- ков	60–66	64,15±0,09	0,94	62–67	64,67±0,15	1,03

Продолжение табл. 1.2

	P. B. A	гара (Сорокин,	1976)	Р. Тур	ка (Сорокин, 19	976)
Признак	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Стандарт- ное от- клонение	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Стандарт- ное от- клонение
Длина тела (<i>l</i>), мм	470–880	687±13,51	85,5	469–630	537±9,15	45,75
	Вп	процентах	кдли	не тела		
Длина головы	18,7-22,8	20,34±0,26	1,01	18,7-22,0	19,88±0,16	0,85
Длина рыла	5,9–7,1	6,53±0,09	0,34	5,9–7,3	6,50±0,06	0,33
Ширина лба	4,9-5,9	5,37±0,15	0,33	4,9-6,2	5,60±0,06	0,33
Диаметр глаза	1,9–2,7	2,32±0,06	0,24	2,0-2,9	2,39 ±0,05	0,24
Высота головы	8,8-12,7	11,54±0,27	1,07	8,8-10,9	9,9±0,09	0,48
Длина нижней челюсти	9,8–11,7	10,51±0,15	0,48	6,8–8,1	7,19±0,07	0,37
Длина верхней челюсти	8,0-9,8	8,59±0,12	0,47	7,5–8,7	8,20±0,06	0,33
Длина заглаз- ничного отде- ла головы	10,7–12,9	11,43±0,17	0,68	10,3–11,8	11,19±0,07	0,39
Наименьшая высота тела	4,3–5,5	4,88±0,09	0,35	4,4–5,8	5,08±0,06	0,31
Антедорсаль- ное расстояние	33,7–39,0	36,4±0,34	1,32	35,5–40,1	37,43±0,23	1,18
Антеанальное расстояние	48,7–55,7	52,75±0,48	1,88	48,5–53,6	51,18±0,28	1,35
Длина основа- ния І D	6,5–9,2	7,96±0,23	0,88	6,3–8,4	7,51±0,08	0,44
Высота I D	4,0–5,5	4,83±0,14	0,46	3,8–5,6	4,59±0,09	0,48
Длина основа- ния II <i>D</i>	42,5–48,2	45,1±0,45	1,74	44,1–48,6	46,69±0,26	1,29
Высота II D	3,8–6,6	4,89±0,19	0,75	3,5–5,4	4,66±0,09	0,50
Длина основа- ния А	35,9–41,3	38,53±0,37	1,45	36,9–43,5	40,76±0,31	1,51
Высота А	2,9–4,5	3,66±0,11	0,41	2,4-4,4	3,66±0,10	0,51
Длина <i>Р</i>	10,7–13,6	11,86±0,22	0,86	10,3–12,8	11,46±0,16	0,84
Длина V	8,3–12,3	10,0±0,31	1,19	7,6–10,7	8,80±0,14	0,69
Расстояние <i>P-V</i>	6,3–8,8	7,4±0,16	0,61	6,6–8,6	7,65±0,09	0,47
Расстояние <i>V-A</i>	31,2–37,1	33,32±0,37	1,43	32,4–35,4	34,26±0,19	0,96

Продолжение табл. 1.2

	P. B. A	гара (Сорокин,	1976)	P. Typ	ка (Сорокин, 19	976)
Признак	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Стандарт- ное от- клонение	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Стандарт- ное от- клонение
	Впр	оцентах	к длине	головы		
Длина рыла	28,6–34,5	32,31±0,41	1,60	30,2-36,1	32,63±0,30	1,51
Диаметр глаза	9,2–13,9	11,69±0,35	1,34	10,3–13,9	11,98±0,20	1,04
Длина верхней челюсти	38,4-48,9	43,1±0,74	2,85	36,3–43,5	41,12±0,33	1,68
Длина нижней челюсти	47,4–58,2	51,7±0,75	2,92	32,4–39,7	36,86±0,29	1,46
Длина заглаз- ничного отдела	53,9–58,3	57,18±0,27	1,06	50,0–58,9	56,46±0,46	2,34
Высота головы у затылка	46,1–57,3	51,2±0,78	3,04	43,5–53,5	49,77±0,54	2,74
Ширина лба	23,4–29,4	27,85±0,93	2,09	23,8–30,4	28,21±0,29	1,48
	M	еристичес	кие пр	изнаки	ı	1
Число лучей в I D	11–17	14,15±0,24	1,54	10–16	12,16±0,30	1,51
Число лучей в II D	70–83	77,3±0,62	3,80	66–83	75,54±0,73	3,80
Число лучей в <i>Р</i>	19–23	21,0±0,14	0,92	18–22	20,12±0,21	1,07
Число лучей в V	7–9	7,97±0,04	0,26	7–8	7,96±0,04	0,19
Число лучей в А	64–79	73,60±0,52	3,30	63–83	72,98±0,77	3,88
Число тычи- нок на 1-й жа- берной дуге						
в наружном ряду	8–10	9,03±0,09	0,60	7–12	9,2±0,24	1,23
во внутрен- нем ряду	9–12	10,85±0,13	0,82	8–11	10,36±0,18	0,93
Число пилорических придатков	47–103	69,00±2,01	12,65	38–81	60,24±2,11	10,57
Число позвон- ков	64–67	65,32±0,11	0,71	64–66	64,84±0,12	0,61

Продолжение табл. 1.2

	Р. Ан	га (Сорокин, 19	76)	Р. Ени	сей (Волгин, 19	958)						
Признак	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Стандарт- ное от- клонение	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Стандарт- ное от- клонение						
Длина тела (<i>l</i>), мм	320–820	496	_									
	В процентах к длине тела											
Длина головы	-	18,6±0,6	4,0	23,3-42,5	31,8±0,45	3,24						
Наименьшая высота тела	-	_	-	3,2–5,5	4,0±0,06	0,47						
Антедорсаль- ное расстояние	-	_	_	33,9–40,1	37±0,2	1,50						
Антеанальное расстояние	_	-	_	45,0–58,1	53,8±0,05	3,6						
Длина основания І D	-	8,0±0,3	1,9	5,5–8,5	7,0±0,07	1,41						
Длина основа- ния II <i>D</i>	_	48,6±1,2	9,0	38,5–46,0	43,1±0,18	1,28						
Высота II D	- '	-	-	2,7–5,7	4,3±0,14	0,94						
Длина основа- ния А	_	38,3±1,0	6,8	33,0–39,6	36,9±0,1	1,07						
Высота А	-	3,7±0,1	4,2	2,6-4,5	3,4±0,05	0,38						
Длина <i>Р</i>	-	11,5±0,4	2,6	12,5–16,8	14,3±0,1	0,95						
Длина V	-	8,70±0,3	2,0	9,8–16,8	12,3±0,02	1,80						
Расстояние Р-А	-	-	_	30,3–35,5	32,8±0,01	1,09						
Расстояние V-A	-	_	_	31,2–36,0	33,4±0,01	1,07						
	Впр	оцентах	к длине	е головы								
Длина рыла	_	33,1±1,1	7,7	18,0-23,2	20,2±0,15	1,08						
Ширина лба	_	_	-	26,4–34,5	29,9±0,25	1,78						
Диаметр глаза	_	11,7±0,3	2,1	5,5–10,5	7,8±0,11	1,04						
Высота головы	_	_	-	45,5–58,5	52,1±0,53	3,76						
Длина нижней челюсти	-	-	-	43,0–62,5	55,7±0,48	3,40						
Длина верхней челюсти	_	-	-	24,6–40,5	31±0,34	2,32						
Длина заглаз- ничного отде- ла головы	-	57,2±2,2	16,4	52,0–66,0	59,6±0,30	2,18						

Продолжение табл. 1.2

	Р. Анг	а (Сорокин, 19	76)	Р. Ен	исей ((Волгин, 1	958)
Признак	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Станда ное о клонен	т- Колебания		реднее ± ошибка средней	Стандарт- ное от- клонение
	Мери	стически	епр	изнаки			
Число лучей в I D	11–18	14,18±0,17 1,22		2			
Число лучей в II D	70–82	76,33±0,56	3,9	2			
Число лучей в Р	14–22	18,10±0,20	1,4	5			
Число лучей в V	7–9	7,31±0,07	0,5	2			
Число лучей в A	68–79	73,6±0,41	2,8	2			
Число пилоричес- ких придатков	33–69	51,5±1,40	9,9	0			
		Ниж	нее теч	ение р. Оби (Т	юльпа	анов, 1967а	a)
Признак	Колебані	191	Среднее ± ош средней	ибка		артное онение	
	В про	центах к	дли	не тела			
Длина головы	20,4–23,	1	21,87±0,08	3	0	,56	
Толщина тела		10,8–14,	0	12,17±0,1	l	0,78	
Длина хвостового ст	тебля	8,1–10,	9	9,55±0,12	2	0	,86
Высота хвостового	стебля	4,0–6,0		4,67±0,0	5	0,35	
Толщина хвостового	стебля	1,7–2,3		1,90±0,02	2	0,14	
Антевентральное ра	сстояние	17,3–20,6		19,32±0,09)	0,67	
Антепектральное ра	асстояние	20,5–23,	6	22,54±0,18	22,54±0,18		,29
Вентрокаудальное р	асстояние	80,5–85,	7	82,91±0,1	4 1,00		,00
Длина основания I <i>L</i>)	6,0-8,8		7,48±0,10)	0	,70
Высота I D		4,2–5,8		4,97±0,0 :	5	1	,32
Длина основания II	D	42,1–51,	3	45,73±0,2		1	,58
Высота II <i>D</i>		3,8–5,2		4,52±0,0		1	,32
Длина V		9,5–13,	7	11,40±0,1	3	0	,88
	В проц	ентах к д	длин	е головы			
Длина рыла		28,6–33,	9	31,07±0,1	3	1	,25
Высота головы по се	29,1–37	8	33,00±0,2	33,00±0,29		,01	
Высота головы у за	39,9–51	,3	45,56±0,3)	2,10		
Диаметр головы		56,1–73,8		63,85±0,5	1	3	,61
Высота лба	2,0-4,5		3,11±0,0	.0,07 0,53		,53	
Ширина лба		24,5–30,5		27,83±0,2		1,41	
Длина нижней челю	сти	42,2–51	,9	45,75±0,2	5	1	,76

	Нижнее те	Нижнее течение р. Оби (Тюльпанов, 1967а)							
Признак	Колебания	Среднее ± ошибка средней	Стандартное отклонение						
Меристические признаки									
Число лучей в I D	10–17	13,14±0,21	1,50						
Число лучей в II D	70–85	77,18±0,52	3,67						
Число лучей в <i>Р</i>	20–23	21,26±0,10	0,71						
Число лучей в V	7–8	7,70±0,07	0,46						
Число лучей в <i>А</i>	66–79	73,22±0,53	3,01						
Число тычинок на 1-й жабер- ной дуге	8–11	9,80±0,12	0,83						
Число пилорических придатков	72–158	102,83±2,87	18,44						
Число позвонков	60–67	64,28±0,17	1,22						

1.1.2. Спектр и сезонность питания

Взрослый налим в течение лета предпочитает находиться в гиполимнионной зоне водоемов, редко перемещаясь в более мелкие и прогретые области (Bernard et al., 1993; Edsall et al., 1993; Carl, 1995; Kahilainen, Lehtonen, 2003; и др.). По этой причине он редко встречается в уловах в водоемах или на участках водоемов, где температура воды выше 13 °С. В отличие от других пресноводных рыб северного полушария налим расходует свои накопленные энергетические запасы летом (Pulliainen, Korhonen, 1990). Осенью с падением температуры воды он, подобно некоторым другим представителям отряда трескообразных (например Merlangius merlangus L.), начинает усиленно питаться для поддержания повышенных энергетических расходов в организме, связанных с одновременным ростом тела и созреванием гонад (Hislop, 1984; Paakkonen, Marjomaki, 1997).

Метаболизм налима и физиолого-биохимические особенности пищеварения подтверждают хорошее приспособление к низкой температуре среды обитания. Как показано А.В. Ананичевым и О.А. Гомазковым (1960), интенсивность пищеварительных процессов совпадает с сезонным циклом его жизнедеятельности. Процессы пищеварения особенно интенсивно протекают в осенний и зимне-весенний периоды — время наибольшей активности. В летний период, когда процесс питания сильно сокращается, пи-

щеварение ослаблено. Сезонная динамика пищеварительных процессов и активность пищеварительных ферментов в основном совпадают. При этом максимумы активности пепсина, трипсина и липазы совпадают с периодом наиболее интенсивного питания налима, а максимум активности амилазы — с периодом почти полного его прекращения. Расщепление и всасывание белков, жиров и углеводов пищи неодинаково в различные сезоны и прямо зависит от активности пищеварительных ферментов. Зимой лучше всего перевариваются углеводы и белки, летом — одни углеводы, а осенью и весной — все компоненты корма.

Наблюдения Л.К. Малинина (1971) показали, что питающийся налим атакует любой движущийся предмет, если он небольшого размера. При этом хищник осторожно по дну подкрадывается к жертве и с короткого расстояния делает бросок. Благодаря цветовому зрению он замечает ее только с расстояния 10–15 см. В основном налим определяет район нахождения пищи с помощью обоняния, а точную наводку на отдельных жертв производит рецепторами боковой линии.

По данным В.Н. Сорокина (1966а, 1976), питание байкальского налима дифференцированно в зависимости от сезонного места обитания. В прибрежье оз. Байкал, где присутствует обильное количество беспозвоночных, около 60% массовой доли пищевого комка составляют гаммариды (сем. Gammaridae), в то время как рыба – только около 35%. В реках, примыкающих к Байкалу (Селенга, Кичера, Верхняя Ангара, Ангара), в пищевом комке взрослых особей налима доминирующее положение (от 59 до 99%) занимают рыбы. Большое значение имеют в питании керчаковые (сем. Cottidae) (каменная широколобка Paracottus knerii Dybowski, песчаная широколобка Leocottus kesslerii Dybowski, желтокрылая широколобка Cotto-comephorus grewinkii Dybowski и др.), карповые (сем. Cyprinidae) (елец Leuciscus leuciscus L., язь L. idus L., плотва Rutilus rutilus L.), молодь щуки Esox lucius L., окуня Perca fluviatilis L. Остальные виды рыб имеют меньшее значение. Нередки случаи каннибализма. Из беспозвоночных в отдельные годы значительный объем составляют гаммариды (до 36%). Икра рыб (омуля Coregonus autumnalis migratorius Georgi и своя собственная – суммарно до 26%) в желудках встречается в основном только на участках нерестилищ. Моллюски, личинки насекомых, растительные остатки присутствуют единично. Также автор отмечает в желудках (до 71% исследованных особей) присутствие неорганических включений (песок, камни). Питание байкальского налима не прекращается и в летнее время, что связано, по-видимому, с низкими температурами воды. Коэффициент доступности жертв (отношение длины тела жертвы к длине тела хищника) достигает 74%.

В р. Колыме (Дрягин, 1933) основу пищевого комка налима составляет главным образом его молодь. Наименьшая длина тела у особи, занимающейся каннибализмом, из выборки в 39 экземпляров составила 277 мм. У крупных налимов (710 мм) насчитывалось до 140 экз. налимьей молоди, у средних (475–525 мм) – от 45 до 61 экз.

В водоемах Ямала (Гаврилов, 1995) в желудках налима осенью чаще всего встречается девятииглая колюшка Pungitius pungitis L. (частота встречаемости до 80%), скатывающаяся из мелководных тундровых озер в реку на зимовку. Наиболее многочисленные в водоемах Ямала сиговые рыбы (род Coregonus) — второстепенный объект питания (11% жертв). Нагуливающийся весной в эстуариях рек налим питается преимущественно азиатской корюшкой Osmerus mordax Mitchill и молодью наваги Eleginus navaga Pal. (40 и 20% жертв соответственно). Беспозвоночные (мизиды, отр. Mysida) встречаются в пище лишь у 6% особей. В пойменных озерах, наоборот, в питании преобладают беспозвоночные (около 60%): бокоплавы (отр. Amphipoda), личинки хирономид (отр. Chironomidae), щитни (сем. Triopsidae). Пищевой спектр налима в водоемах Ямала включает 12 видов рыб и 6 видов беспозвоночных.

На нижней Оби во время предзаморного ската налим активно питается (Богдашкин и др., 1983). Спектр питания состоит из восьми видов рыбообразных и рыб. Преобладающее значение в питании имеет язь (81%). Второе место по частоте встречаемости занимает щука (40,8%), третье — нельма Stenodus leucichthys nelma Pallas (9,4%). Гораздо реже налим поедает собственную молодь, стерлядь Acipenser ruthenus L., плотву, ерша Acerina cernua L., а также миногу Lethenteron japonicum Martens. Беспозвоночные в выборках налима, собранных Б.Е. Богдашкиным, Ю.М. Еньковым и П.А. Кочетковым в декабре 1980 г. на протоке Межьюр у пос. Перегребного и на перекате Войтихово на Малой Оби (Березовский район), в желудках не встречены.

Зимние наблюдения на средней и верхней Оби показали, что налим питается и в нерестовый период (Долженко, 1955). Разли-

чий в составе пищи и в наполнении кишечных трактов у самцов и самок не установлено. Спектр питания включает пескаря Gobio gobio L., молодь щуки, окуня, плотвы, ельца, ерша. Также в постнерестовый зимний период выявлено активное питание беспозвоночными (в частности ручейником, отр. Trichoptera). Летом в желудках единично отмечена молодь налима. Жуки, пиявки, личинки комаров, водоросли встречаются единично, степень наполнения желудков за их счет низкая.

М.И. Маркун (1936), исследовавший в течение двух зимних сезонов 1935—1936 гг. питание 2036 экз. камских налимов, в 1472 желудках обнаружил пищу. У 201 особи в желудках оказалась рыбная пища, из них у 2 экз. — налимы. В 1271 желудке пищевой комок состоял исключительно из беспозвоночных.

В Ижевском пруду (Варфоломеев, 1967) большая часть налима (94,6%) зимой питается. Рыбные остатки составляют подавляющую часть пищевого комка (97,7%). Спектр питания включает плотву, окуня, реже ершей. Единично встречаются вьюн Misgurnus fossilis L. и молодь налима. Из беспозвоночных по частоте встречаемости обычны личинки стрекоз (отр. Odonata) (24.3%) и ручейников (17.1%), реже встречаются поденки (отр. Ephemeroptera) (4,3%). По массе беспозвоночные составляют 2,3%. В желудках налима Рыбинского водохранилища М.Н. Иванова (1968) отмечает содержание в больших количествах нерыбных объектов пищи. Аналогичные результаты по питанию налима получены и другими отечественными авторами (Аристовская, 1935; Никольский и др., 1947; Федоров, 1958; Махотин, 1964; Балагурова, 1970; Пиху, Пиху, 1974; Неличик, 1975; и др.). В зарубежной литературе также приводятся многочисленные примеры спектров питания в различных популяциях налима.

В оз. Superior (Великие Американские озера) (Bailey, 1972; Schram et al., 2006) налим длиной менее 400 мм потребляет только мелкую пищу – подкаменщиков (род Cottus), беспозвоночных (мизид Mysis relicta Loven и Pontoporeia hoyi Smith), икру рыб и т. д., в то время как крупный налим почти исключительно питается рыбой. Основу его питания составляют сиги – 64% и азиатская корюшка – 17%.

В оз. Michigan (Великие Американские озера) (Fratt et al., 1997) рыба занимала 94% в пищевом комке обследованных (3570 экз.) взрослых особей налима. Наибольшее значение (по массовой доле) имели виды, %: сероспинка Alosa pseudo-

harengus Wilson — 31, азиатская корюшка — 25; зобатая ряпушка Coregonus hoyi Gill — 13; подкаменщики — 11; керчак Томпсона Myoxocephalus thompsoni Girard — 8; желтый окунь Perca flavescens Mitchill — 8; другие виды рыб составили 4%. При этом по частоте встречаемости на первом месте были подкаменщики. Важное значение имели и беспозвоночные: мизиды (встречались в 26% желудков) и P. hoyi Smith. Причем с возрастом роль беспозвоночных в питании снижается.

В р. Mukutawa (приток оз. Winnipeg, Канада) спектр питания налима был изучен по содержимому желудков 500 экз. (Hewson, 1955). Исследования проходили в течение всего года, в том числе и летом. Около 1/3 питающихся налимов имели в желудках исключительно рыбу, еще 1/3 – только речных раков Orconectes virilis Hagen, остальные имели и раков, и рыбу в переменном соотношении. Из рыб наиболее часто встречалась ряпушка Артеди Coregonus artedii Le Sueur (около 34%). Судак канадский Stizostedion canadense Smith, судак светлоперый Stizostedion vitreum vitreum Mithchill и желтый окунь составляли суммарно около 7% жертв, 2% – идентифицировались как сиговые без возможности определения вида. Более молодые особи налима питались мелкой рыбой (до 13 см длиной). Среди жертв них преобладали лососеокунь Percopsis omiscomaycus Walbaum и ряпушка Артеди. Другие виды жертв встречались значительно реже.

Наиболее важными объектами в питании взрослого налима в водоемах Северной Америки являются керчаковые, сиговые (за исключением американского сельдевидного сига Coregonus clupeaformis), жёлтый окунь, мизиды, виды рода Pontoporeia и (вне Великих озер) речной рак. Лососевые (роды Salmo, Salvelinus, Oncorhynchus) и чукучаны (род Catostomus) встречаются в желудках взрослых налимов редко.

На севере Финляндии в оз. Kilpisjarvi (Tolonen et al., 1999) неполовозрелый налим (до возраста 4+ и с длиной тела менее 165 мм) питался в основном беспозвоночными (личинками насекомых – хирономид, веснянок, отр. Plecoptera, и плавунцов, сем. Dytiscidae, моллюсками, бентическими ракообразными) и икрой рыб. В желудках взрослого налима чаще встречались рыбы: подкаменщик пестроногий *Cottus poecilopus* Heckel, гольян обыкновенный *Phoxinus phoxinus* L., сиг обыкновенный. В зимнее время роль беспозвоночных, как отмечают авторы, в питании взрослых рыб возрастает. В оз. Muddusjarvi (северная Фин-

ляндия) (Kahilainen, Lehtonen, 2003) налим питается и летом (глубина озера до 73 м). Из 143 исследованных желудков производителей 64% питались рыбой, 13 – исключительно беспозвоночными, у 23% желудки были пусты. Из рыб-жертв 91% составляли сиговые, девятииглая колюшка — 4, налим — 3, кумжа — 1, арктический голец Salvelinus alpinus L. — 1%.

В прибрежье северо-восточной части Ботнического залива (северная Финляндия) (Pulliainen, Korhonen, 1990) налим наиболее интенсивно питается с апреля по июнь (посленерестовый нагул) и в октябре-ноябре (преднерестовый нагул). Спектр питания (на основании вскрытия 1052 желудков) включает речную миногу Lampetra fluviatilis L., европейскую корюшку Osmerus eperlanus L., трехиглую колюшку Gasterosteus aculeatus L., обыкновенного подкаменщика, ерша, европейскую ряпушку Coregonus albula L., речного окуня, плотву, салаку Clupea harengus membras L., уклейку Alburnus alburnus L., ельца, бельдюгу европейскую Zoarces viviparous L., травяную лягушку Rana temporaria L., морского таракана Mesidotea entomon L., бокоплава Pontoporeia affinis Lindstrom, мизид, ручейников. Кроме этого в желудках встречаются камни и части растений.

На основании анализа литературы по питанию можно сделать вывод, что у производителей налима существует годовая динамика потребления пищи. Наиболее усиленно этот процесс идет до сезона размножения и после него (осень, весна). В пищу используются наиболее доступные виды корма – как рыба, так и беспозвоночные, и икра. В водоемах, где этот хищник многочислен, каннибализм – обычное явление. Массово потребляя малоценные виды рыб, налим контролирует их численность и является одним из звеньев поддержания стабильности экосистемы.

1.1.3. Половое созревание

Литературные данные о времени наступления половой зрелости у налима различаются в зависимости от географического расположения водоема, в котором обитает популяция. Наиболее ранний возраст размножения налима отмечен для популяций, обитающих в умеренном климате средних широт — в оз. Superior (Великие Американские озера) (Bailey, 1972), в Рыбинском водохранилище (Сергеев, 1959), в среднем течении р. Волги (Пузанов и др., 1955). В этих водоемах налим созревает на втором году жизни (табл. 1.3). Половое созревание у рыб,

Таблица 1.3 Изменение возраста полового созревания налима в разных частях ареала

Denous (compa)		Самки			Самцы	
Водоем (автор)	Возраст	<i>l</i> , мм	Q, г	Возраст	<i>l</i> , мм	Q, г
Р. Волга (среднее течение) (Пузанов и др., 1955)	1+			1+		
P. Susquehanna (CIIIA) (Robins, Deubler, 1955)	2+	240		1+	200	
Oз. Superior (США и Канада) (Bailey, 1972)	1+	270	170	1+	240	160
Рыбинское водо- хранилище (Сер- геев, 1959; Воло- дин, 1994)	1+	290	232	1+	290	232
Ботнический залив, Балтийское море (Финляндия) (Pulliainen, Korhonen, 1990)	2+	280		2+	280	
P. Mukutawa (Канада) (Hewson, 1955)	2+		<400	2+		<400
Р. Селенга (Соро- кин, 1976)	3+			2+		
Оз. Выгозеро (Мельянцев, 1948)	4+			2+		
Р. Обь (устье р. Назым) (Пет- кевич, Никонов, 1969)	3+4+	380–400	450–500	2+	300–330	330–350
Р. Лонготъеган (нижнее течение р. Оби) (Гаврилов, 1995)	3+	300		3+	250	
Оз. Opeongo (Ka- нада) (Carl, 1992)	3+4+	310–400	250-483	3+4+	310–400	250-483
Р. Обь (верхнее, среднее течение) (Долженко, 1955)	4+	480	930	3+	390	545
Р. Сев. Сосьва (Матюхин, 1966)	3+5+	320-450		2+4+	320–450	

Водоем (автор)		Самки		Самцы			
Бодосм (автор)	Возраст	<i>l</i> , мм	Q, г	Возраст	<i>l</i> , мм	Q, г	
Р. Кичера (Сорокин, 1976)	6+			5+			
Р. Енисей (Волгин, 1958)	6+	500		5+	400		
Аляска (Chen, 1969)	6+	500		5+	430		
Р. В. Ангара (Сорокин, 1976)	7+	540–550		5+			
Р. Юрибей (п-ов Ямал) (Гаврилов, 1995)	7+	560	960	6+	540	846	
Р. Вилюй (Якутия) (Кирил- лов, 1962, 1972)	8+	570	1340	7+	524	960	

относящихся к одному поколению, может не носить массовый характер – половозрелыми становится только часть особей. Основная часть поколения созревает на следующий год или даже через несколько лет. Процент впервые созревающих самцов, как правило, больше, чем самок из рассматриваемой генерации. Так, доля половозрелых самцов налима в возрасте 1+ в оз. Superior составила 59%, а доля половозрелых самок – всего 7% (Bailey, 1972). В выборке налима из Рыбинского водохранилища доля самцов возраста 1+ составила 36,3%, а доля самок этого возраста – 10,8% (Сергеев, 1959). Популяции, обитающие в приполярных районах, характеризуются более поздними сроками полового созревания (см. табл. 1.3). Так, если в районах с холодной зимой (например в Западной Сибири – верхней, средней Оби (Тюльпанов, 1966; Петкевич, Никонов, 1969; Долженко, 1955); в оз. Выгозеро (Мельянцев, 1948); на притоках южного Байкала – реках Селенге, Кичере (Сорокин, 1976)) созревание происходит в возрасте 2+...4+, то в приполярных районах – на Аляске (Chen, 1969); на Ямале – р. Юрибей (Гаврилов, 1995); на Таймыре – реки Пясина, Хатанга, оз. Таймыр (Разнообразие рыб Таймыра..., 1999); в Якутии – р. Вилюй, р. Колыма (Кириллов, 1972) и в районах с резко континентальным климатом и суровой зимой (на притоках северного Байкала – р. В. Ангара (Сорокин, 1976) – налим впервые начинает созревать в возрасте 5+...7+. Самки в таких популяциях созревают на один или несколько лет позже самцов (Сорокин, 1976; Матюхин, 1966; Петкевич, Никонов, 1969; Гаврилов, 1995; Долженко, 1955; Волгин, 1958), при этом они имеют более длительный биологический цикл (т. е. продолжительность жизни и продолжительность генеративного периода у самок больше).

1.1.4. Плодовитость

Плодовитость самок налима является одной из самых больших среди пресноводных рыб - до 5,5 млн икринок у одной самки (Тюльпанов, 1966). Эта особенность позволяет поддерживать в популяции численность на стабильном уровне, так как выживаемость икры и личинок на первых этапах развития довольно низкая (Сорокин, 1976; Владимиров, Семенов, 1959). Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) налима в разных частях ареала неодинакова (табл. 1.4). Можно отметить тенденцию увеличения плодовитости самок с продвижением на север и северо-восток (см. табл. 1.4). Однако эта закономерность прослеживается до определенной широты: так, уже в Заполярье (Якутия, Ямал) наблюдается уменьшение размеров производителей и величины ИАП (Кириллов, 1972; Гаврилов. 1995). Внутри одной популяции также наблюдается большой разброс величины ИАП (Сорокин, 1966б, 1976). Многие авторы находят связь между абсолютной плодовитостью и массой тела, длиной, возрастом, жирностью производителей (Иоганзен, 1955; Иоганзен, Петкевич, 1958; Тюльпанов, 1966; Сорокин, 1967а, 1976). Некоторые из исследователей предлагают формулы, позволяющие рассчитывать количество икры, производимой самкой налима, без непосредственного подсчета икринок в гонадах (Володин, 1968). Однако такие вычисления не получили широкого распространения из-за схематичности и неточностей, возникающих под воздействием побочных внешних переменных.

Для сравнения плодовитости самок налима из разных частей ареала, обладающих при этом различными размерно-весовыми характеристиками, используется такой показатель, как относительная плодовитость, т. е. количество икринок, производимых самкой во время преднерестового периода, на 1 г массы тела. Этот показатель варьирует с гораздо меньшим разбросом, чем ИАП (Сорокин, 1976).

Таблица 1.4 Изменение ИАП и относительной плодовитости налима в разных частях ареала в зависимости от возрастных и размерно-весовых характеристик

		<i>l</i> , мм	Q, r	Относи- тельная плодови- тость, икр/г	ИАП	
Водоем (автор)	Возраст				Колебания, тыс. икр.	Среднее, тыс. икр.
O3. Ring (CIIIA) (Bjorn, 1940; Miller, 1970)		320			6–64	
Р. Нева (Кес- слер, 1864)					i	128
Oз. Hańcza (Польша) (Bryliń- ska, Chybowski, Boguszewski, 2002)				618–1572	47–440	
Оз. Выгозеро (Мельянцев, 1948)		460–610			42–636	
Р. Обь (верхнее, среднее течение) (Долженко, 1955)	4+10+				62–500	
Р. Волга (среднее течение) (Лукин, Штейнфельд, 1949)		250–390			61–654	
Ижевский пруд (Варфоломеев, 1967)		250–560	140–1505	548	71–822	
Оз. Opeongo (Ka- нада) (Carl, 1992)	3+16+	250–690				226
Р. Кама (Маркун, 1936)		230–590			58–1072	275
Рыбинское водо- хранилище (Сер- геев, 1959; Воло- дин, 1968, 1994)	1+8+	290–550	232–1635	300–530	153–1131	412
Oз. Heming, Manitoba (США, Канада) (Lawler, 1963)					75–1363	
Оз. Сямозеро (Вебер, 1961)		310–630			67–1424	
Р. Селенга (Сорокин, 1976)	2+15+	300–800	211–3850	390–550	50–2123	502

Окончание табл. 1.4

	Возраст	<i>l</i> , мм	Q, г	Относи- тельная плодови- тость, икр./г	ПАП	
Водоем (автор)					Колебания, тыс. икр.	Среднее, тыс. икр.
Р. Кичера (Соро- кин, 1976)	3+12+	300–900	211-4650	450–620	97–2311	667
Р. Еркутаяха (п-ов Ямал) (Гаврилов, 1995)	7+11+		1550–2550	312–834	204–1497	795
Оз. Superior (США и Канаде) (Bailey, 1972)	1+12+	240–700	160–2550		269–1154	812
Финляндия (Lehtonen, 1998)			1000		500–600	
Р. Вилюй (Кириллов, 1972)	6+13+	630–1120	2000– 10 800		102–1206	
Р. Иртыш (Тюльпанов, 1967а)	3+7+			343–1105	137–1559	
Р. Иртыш (Дря- гин, 1948)			2200– 8500		382–1483	
Р. В. Ангара (Сорокин, 1976)	5+12+	400–900	651–5850		358–1642	1060
Псковско-Чуд- ское озеро (Пиху, Пиху, 1968)		200–750			45–2153	
Р. Чулым (Тюль- панов, 1967а)	4+8+			292–441	112–2100	
Р. Лонготъеган (нижнее течение р. Оби) (Гаврилов, 1995)	7+16+		2115–6485	184–598	550–2292	
Р. Обь (устье р. Назым) (Пет-кевич, Никонов, 1969)		380–930	450–8000		88–4000	
Р. Обь (Тюльпа- нов, 1966)					88–5492	
р. Tanana (Аляс- ка, США) (Roach, Evenson, 1993)					≤3478	

1.1.5. Нерестовая миграция

Нерестовая миграция свойственна всем производителям налима. Однако ее протяженность очень сильно колеблется в различных популяциях. Е.В. Бурмакин и П.В. Тюрин (1959) выделяют разные формы налима в зависимости от его миграционного поведения: непроходная общепресноводная (оседлые речные или озерные популяции) и пресноводная проходная (совершающие протяженные миграции из опресненных морских губ или крупных озер в нерестовые реки). В оседлых популяциях протяженность миграций может составлять от нескольких до десятков километров. Например, в Бычьем Озере (Вайоминг, США) протяженность нерестовой миграции не более 6 км (Вегдегзеп et al., 1993). Полупроходной налим совершает длительные миграции: так, в Обском бассейне их протяженность в одну сторону может превышать 1000 км (Петкевич, Никонов, 1969).

По Б.П. Мантейфелю (1959), периодические миграции (в том числе и нерестовые) - массовые передвижения рыб на далекие расстояния. Переселяясь, эта группа организмов входит то в один, то в другой биотоп, изменяет их условия, переносит органическое вещество из одного биотопа в другой. Мигрируя, затрачивая огромное количество энергии, а иногда и теряя при этом в той или иной степени на какой-то промежуток времени свою численность, популяция рыб как бы «окупает» эти «потери», приобретая ряд важнейших приспособительных качеств. К таким качествам, в частности, Б.П. Мантейфель относит успешность преднерестового нагула производителей и развитие молоди в условиях, наиболее благоприятных по кормовой базе и абиотическим условиям среды. Относительно преднерестового нагула Б.П. Мантейфель отмечает, что кормовая миграция, возникшая в процессе эволюции как адаптация к использованию скоплений пищи при ее наибольшей доступности, отражает в себе особенности биологии кормовых организмов. Разнообразные внешние и внутренние сигналы миграции, вероятно, дают возможность мигрирующей популяции выдерживать соответствующие сроки, не опаздывая и не опережая сроков скоплений кормовых организмов. Для обского налима (Петкевич, Никонов, 1969) кормовая миграция (вонзь) начинается с весенним освежением воды в Обской губе (июнь) и продолжается до прихода на нерестилища (ноябрь-декабрь), т. е. кормовая миграция предшествует и перетекает в нерестовую. Миграция обского полупроходного налима в уральские нерестовые притоки и в притоки Иртыша и средней Оби позволяет занимать больший нерестовый ареал с разнообразными условиями среды. При таком распределении подорвать промыслом или неблагоприятными абиотическими факторами популяционную численность полупроходного налима гораздо труднее, чем у оседлых форм.

Существует много гипотез, пытающихся объяснить, что движет производителями, начинающими движение вверх по течению на нерест (Мантейфель, 1959). Обычно сигналом к началу миграции бывают внешние факторы, которые, однако, воспринимаются лишь организмами, находящимися в определенном физиологическом состоянии. Для налима таким сигналом служит осеннее понижение температуры воды (Тюльпанов, 1967а). В это время налим начинает активно питаться. Наблюдается ускоренное созревание половых продуктов. Так, если коэффициент зрелости гонад в марте-августе у самок составляет 0,6-1,6 (в среднем 0,7), у самцов 0,4-1,2 (в среднем 0,9), то в конце сентября у самцов (ІІІ стадии зрелости) 3,1-5,7 (5,6), у самок – 1,8–4,2 (3,1) (Петкевич, Никонов, 1969). Дальнейшее понижение температуры воды стимулирует повышение жизнедеятельности и созревание половых продуктов, коэффициент зрелости повышается. Перед нерестом (декабрьянварь) коэффициент зрелости у самок (IV, IV-V стадии зрелости) составляет в среднем 16,4, у самцов – 20,7. У самцов налима обычно коэффициент зрелости выше, чем у самок, чего не наблюдается у других видов пресноводных рыб (Петкевич, Никонов, 1969).

Наиболее активный нерестовый ход отмечается после ледостава, в ноябре и декабре, однако и после начала нереста одиночно встречаются поднимающиеся к нерестилищам рыбы (чаще всего самки) (Тюльпанов, 1967а).

Очень большой урон воспроизводству полупроходного налима наносит зарегулированность водотоков. Многими авторами не раз отмечались большие скопления производителей налима ниже плотин (Тюльпанов, 1967a; Tesch, 1967; Cazemier, 1988; Bergersen et al., 1993; Kruk, Penczak, 2003; и др.). Невозможность попасть на привычные места нереста снижает успешность размножения и подрывает численность популяции (Cazemier, 1988; Maitland, Lyle, 1991).

1.2. СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ О НЕРЕСТИЛИЩАХ И НЕРЕСТЕ НАЛИМА

В литературе, посвященной биологии налима, сведения о его нересте, нерестилищах и характере развития икры в естественных условиях даются в самых общих чертах. Это связано в первую очередь с трудностями, вызванными тем, что налим размножается в середине зимы, когда водоемы обычно покрыты толстым слоем льда (Сорокин, 1971).

Анализ научных публикаций, содержащих сведения о сроках и местах нереста налима, позволяет сделать вывод, что тип водоема и климатические условия во многом определяют сроки и продолжительность периода нереста. Общим же является то, что налим нерестится в течение зимы, подо льдом, в реках, озерах и ручьях:

- в Великих Озерах налим откладывает икру зимой на гравийные отмели под лед. Глубина воды на нерестилищах менее 1,3 м (Chen, 1969; McPhail, Lindsey, 1970);
- в оз. Winnipeg (Hewson, 1955) налим начинает нереститься в последней декаде января, массовый нерест заканчивается к концу первой декады февраля, но не отнерестившиеся особи встречаются и после второй декады февраля. Нерестилища расположены по всей площади озера, основная часть находится в прибрежной зоне. Высказывается предположение, что налим нерестится не около дна, а в толще воды. Данное мнение подтверждается наблюдениями Cahn (Cahn, 1936, цит. по: Hewson, 1955). Температура воды во время нереста составляет 1 °С на дне и 0 °С подо льдом. Содержание кислорода в течение всего периода развития икры поддерживается на стабильном уровне и составляет примерно 8–10 мг/л;
- в оз. Superior (Bailey, 1972) массовый нерест проходит в конце февраля, к началу второй декады марта все рыбы были отнерестившимися;
- в оз. Егіе нерест в 1947 г. продолжался с 24 марта по 7 апреля (Clemens, 1951);
- вне Великих Озер нерест начинается в декабре и продолжается до апреля (Bjorn, 1940; Robins, Deubler, 1955);
- в оз. Constance (южная Германия) налим мечет икру в глубоких частях водоема в марте (Hofmann, Fischer, 2000);
- в Рыбинском водохранилище (Сергеев, 1959) налим нерестится с первой декады января по середину февраля. Икра откла-

дывается на песчаные и галечно-песчаные отмели у островов недалеко от бывшего русла Волги. Глубина нерестилищ от 0,7 до 4,9 м. Развитие икры продолжается 3—4 месяца, температура воды на нерестилищах 0,1—0,2 °C;

- в Псковско-Чудском водоеме (Мешков, 1967) нерест происходит с конца декабря—начала января до середины февраля и продолжается от 41 до 49 дней (в среднем 43 дня);
- на р. Оби (Долженко, 1955; Петкевич, Никонов, 1969; Тюльпанов, 1966) нерест продолжается со второй половины декабря до февраля;
- в р. Селенге нерест начинается в первой декаде января (Сорокин, 1976), массовый нерест происходит в конце второй декады января, заканчивается в конце февраля в начале марта;
- в реках Кичере и Анге нерест начинается в первой декаде февраля, пик приходится на конец месяца (Сорокин, 1976).

Типичное нерестилище налима описать затруднительно. Сложность заключается в том, что в литературе встречается всего несколько случаев, реально описывающих непосредственно сам нерест налима (Fabricius, 1954; Maitland, Lyle, 1991; Kootenai River..., 2005). В остальной литературе описание «нерестовых мест» дается не исходя из присутствия на нем нерестящихся производителей, а из наличия оплодотворенной икры. По данным В.М. Володина (1960б), икра налима слабоклейкая. Клейкость пропадает после 10-15-минутной отмывки. Так как икра из-за крупной жировой капли диаметром 0,4 мм имеет определенный запас плавучести (+0,12), в текучей воде она может сноситься течением вниз. Наблюдения показали, что при скорости потока 0,04 м/с икринки сносятся на песчаном грунте со скоростью 0,002 м/с, причем отдельные икринки задерживаются в неровностях грунта, а при скорости потока 0,08 м/с сносится вся икра (Володин, 1960б). Следовательно, при наличии течения в водоеме икра, не обладающая клейкими свойствами, встречается ниже мест нереста.

Е. Fabricius (1954) описывает нерест налима в аквариуме следующим образом. Самка нерестится на песчаном дне. Она наклоняется вниз передней частью тела и плавает так около дна, касаясь его усиком нижней челюсти («поза готовности»). Самец находится под брюхом самки так, что ее брюшные плавники обнимают его голову в области жаберных отверстий. Производители медленно двигаются у дна, совершая волнообразные движения тела. Постепенно движения ускоряются, и в какой-то момент са-

мец поворачивается к самке так, что его брюхо касается анального отверстия самки. В этот момент выметывается облако молок и икры. После этого рыбы расходятся и самка активно перемешивает воду хвостом, рассеивая тем самым икру по аквариуму. Затем акт икрометания вновь повторяется. Налим избегает яркого света и нерест происходит в сумеречное и темное время.

Сходное описание поведения налима находим и у Л.П. Сабанеева (1993). Автор приводит свидетельства рыбаков, которые утверждают, что самцы и самки во время икрометания «свиваются попарно», прижимаясь друг к другу брюшками. По-видимому, такое поведение способствует лучшему оплодотворению пелагической икры.

В.В. Барсуков (1964) не согласен с Э. Фабрициусом по поводу принятия самкой налима «позы готовности» только при наличии подходящего субстрата. Также автор ставит под сомнение, что разбрасывание икры является приспособлением к нересту в стоячей воде.

P.S. Maitland и A.A. Lyle (1991), описывая нерест в естественных условиях, сообщают, что он происходит ночью. При этом 10–12 особей переплетаются между собой, образуя шар около 60 см в диаметре. Документальное подтверждение такого поведения (рис. 1.2) приводится и в отчете Комитета по сохранению налима KVRI (Канада, США) «Стратегия сохранения налима реки и озера Kootenai» (Kootenai River..., 2005).

В Рыбинском водохранилище с помощью специально сконструированного трала были произведены сборы выметанной икры налима (Сергеев, 1959). Икра обнаружена на глубинах от 0,7 до 4,9 м. Места находок икры располагались на песчаных и галечно-песчаных отмелях, расположенных у островов, где близко проходит бывшее русло Волги. Среди найденных икринок отмечено много отмерших. В Выгозере икра развивается на местах, где преобладают мягкие или торфянистые грунты, часто с остатками наземной и в одной растительности (Мельянцев, 1948). На верхней и средней Оби кладки икры находят на отмелях с чистыми (незаиленными) каменистыми, галечными и песчаными грунтами, по кромкам перекатов, хорошо обмываемых струями воды, на глубинах 0,5–2 м (Долженко, 1955; Тюльпанов, 1967а).

Подробное описание мест нахождения икры дает В.Н. Сорокин (1966б, 1967а, 1971, 1976). Автор утверждает, что эти места являются нерестилищами налима, так как отмечена чрезвычайно высокая плотность залегания икры на субстрате (до 800 тыс. экз/м²).



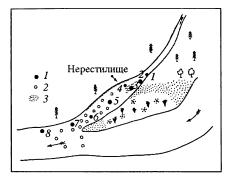
Рис. 1.2. Скопление нерестящихся производителей налима в одном из притоков оз. Columbia (Канада). Фото Ernest Keeley (Kootenai River..., 2005)

В 3 км от устья р. Бугульдейки в устье ключа найдено первое залегание икры. На месте сбора течение не обнаружено. Глубина 0,8 м. Вода прозрачная с температурой, близкой к нулю. Лед нависал над водой. Собранная скребком икра чистая, с хорошо различимыми зародышами. Собрано примерно 300 икринок, плотность около 200 икринок на 1 м². Живая икра составляла 84%. Второе нерестилище обнаружено в 7 км от устья реки (рис. 1.3). Расположено у впадения ручья. Перед впадением в реку он образовал залив длиной около 50 м и шириной около 4 м с глубиной до 0,5 м, в котором присутствовал слабый водообмен. Дно залива состояло из крупных булыжников и валунов, покрытых тонким слоем ила, а в верхней части залива – с большим количеством листьев и мусора. Толщина льда 0,6-0,8 м, его нижняя поверхность находилась на 0,3-0,4 м выше уровня воды. Вода прозрачная, температура 0 °C. Икра налима лежала на дне, каждая икринка была покрыта тонким слоем ила. Слабое течение (около 0,03 м/с) иногда шевелило и поворачивало икру, а при взмучивании воды рукой икра отрывалась от дна и во многих случаях очищалась от ила. После прекращения движения воды она снова плавно опускалась на дно. На камнях и мхе Fontinalis икра не обнаружена. Икра находилась в основном под растениями и между камнями, что говорит об отсутствии ее клейкости. Плотность залегания икры на разных участках зали-

Рис. 1.3. Схема расположения второго участка нахождения икры в р. Бугульдейке (Сорокин, 1971):

I – станции взятия проб икры (цифры – номера станций); 2 – валуны, булыжник; 3 – песок

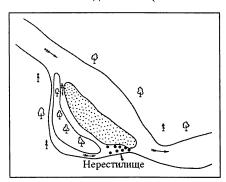
ва от 0,2 до 800 тыс. экз/м². На исследованных участках реки отмечено большое количество донных беспозвоночных, которые являются потребителями икры налима. Наибольшим



числом представлены Chironomidae, веснянки и поденки, в небольшом количестве — ручейники и бокоплавы. Наиболее заселены беспозвоночными заиленные мягкие грунты. В р. Кичере место залегания икры налима найдено в 70 км от устья, выше участка, называемого Большие Яры. Икра обнаружена в устьевой части небольших проток, которые образуют залив глубиной до 1,5 м (рис. 1.4). Дно залива образовано булыжником и галькой с большим количеством песка и ила. Икра налима встречена на каменистом дне. Плотность икры 50–60 экз/м².

При анализе литературных источников можно выделить общие черты участков водоемов, на которых происходит развитие икры налима:

• участки расположены в местах с хорошей аэрацией воды (подводные ключи, место впадения ручьев, мелких притоков, недалеко от места основного русла) — объясняется это тем, что развивающиеся в икре эмбрионы весьма требовательны к кислороду. Бедность икры каротиноидами и позднее развитие эмбриональной системы дыхания (только на 70-е сутки после оплодотворения



развивается воротная система печени, выполняющая роль дыхательной системы, дополнительной к кожному дыханию) (Володин, 1960б) служит подтверждением этому объяснению:

• субстрат на местах развития

Рис. 1.4. Схема участка нахождения икры в р. Кичере (Сорокин, 1971)

икры твердый (камни, гравий, песок), возможно присутствие небольшого количества ила, детрита; в местах с преобладающим мягким субстратом икра погибает из-за слабой аэрации;

• глубина составляет от нескольких сантиметров (икра на глубине 10 см найдена В.Н. Сорокиным (1976)) до нескольких метров (4,9 м – глубина, на которой была найдена Р.С. Сергеевым (1959) икра в Рыбинском водохранилище).

Эмбриональное развитие в водоемах длится от 60 до 128 сут. (Сергеев, 1959; Мешков, 1967). В разных условиях инкубации продолжительность эмбрионального периода может значительно колебаться. Так, Н.В. Европейцева (1947) отмечает, что массовое вылупление налима (Онежское озеро) происходит на 77-78-е сутки, В.М. Володин (1960б) - на 63-64-е сутки (Рыбинское водохранилище). В опытах М.М. Мешкова (1967) массовое появление личинок при температуре 1 °C отмечено на 43-и сутки, при температуре 3 °C – на 41-е, а при температуре 5 °C – на 33-и сутки. Повышение температуры не только влияет на продолжительность эмбрионального развития, но вызывает массовое появление личинок с различными дефектами и их повышенную (до 100%) смертность (Володин, 1960а; Мешков, 1967). Опыты В.М. Володина показали, что икра налима может нормально развиваться только в узких диапазонах температуры и рН: при 0,1-0,5 °C и рН = 7,3-7,5 (Володин, 1960а; Володин, 1960б). Содержание растворенного в воде кислорода для нормального развития эмбрионов не менее 6-9 мг/л (Тюльпанов, 1967a; Chambers et al., 2000).

Существуют экспериментальные данные по успешному партеногенетическому развитию икры налима (Володин, 1959). В ходе этих экспериментов около 10% личинок успешно вылупились из икринок и прошли развитие до второго этапа. Возможно, что партеногенетическое развитие является дополнительным фактором выживания для пелагической икры.

1.3. БИОЛОГИЯ ЛИЧИНОК НАЛИМА ПЕРВОГО ЭТАПА РАЗВИТИЯ

При описании развития пользовались общеизвестной терминологией. Под стадией развития принято понимать любое произвольно взятое состояние организма. Совокупность последовательных стадий определенного интервала онтогенеза, в течение которого развивающийся организм и его связи со

средой не меняются, называется этапом развития (Васнецов, 1953; Крыжановский, 1948). Теория этапности развития рыб говорит о том, что в течение различных периодов онтогенеза (эмбрионального, личиночного, малькового и половой зрелости) развитие рыб идет не только постепенно и непрерывно, но и прерывисто, скачкообразно. В строении систем органов происходят резкие изменения, неразрывно связанные с перестройкой биологических особенностей рыб. Между скачкообразными изменениями происходит постепенный рост и медленные изменения. При этом качественные особенности организма и его отношения с внешней средой сохраняются неизменными. Подобные промежутки относительной стабильности в развитии рыб между двумя скачкообразными изменениями В.В. Васнецов и С.Г. Крыжановским обозначили как «этап».

Первый этап личиночного развития налима (от момента вылупления до перехода на внешнее питание на местах нагула) один из наиболее влияющих на показатели численности поколения (Владимиров, Семенов, 1959). Литературные сведения о первом этапе личинок довольно многочисленны (Kasansky, 1928; Европейцева, 1946; Fabricius, 1954; Володин, 1960a; Володин, 1960б; Сорокин, 1968; Sturm, 1988; и др.). В большинстве исследований дается их морфологическое описание. Однако работ, посвященных экологии личинок и их поведению, значительно меньше. В первую очередь это связано с тем, что для подобных исследований необходим массовый материал, собранный в природных условиях. Общее число пойманных разными авторами личинок налима, на основании обзора литературных источников, исчисляется всего лишь немногими сотнями. Массовых сборов, сравнимых, например, с объемом собранного материала по ранней молоди карповых, не существовало (Володин, Иванова, 1968). В природе личинки и мальки налима рассредоточены по акватории и малозаметны, что чрезвычайно затрудняет их поимку и тем более наблюдение за их поведением. В этой связи были предприняты и описаны в литературе исследования, посвященные экспериментальному подбору наиболее благоприятных условий обитания для личинок налима в искусственных резервуарах (Европейцева, 1946; Володин, 1959, 1960а,б). В какой-то мере эти исследования должны были помочь определить, при каких естественных условиях происходит развитие ранней молоди налима.

В научной литературе первые описания молоди налима встречаются у Ретциуса, Сюндевалла и Эренбаума (Retzius, 1854; Sundevall, 1855 и Ehrenbaum, 1909, цит. по: Европейцева, 1946). Как замечает Н.В. Европейцева, эти авторы характеризуют личинок самых ранних этапов развития, однако «почти все авторы при характеристике личинок ограничивались главным образом описанием пигментации, мало затрагивая другие признаки» (Европейцева, 1946). Для того чтобы более полно исследовать личиночный период налима, а также выявить особенности развития и установить возрастную периодизацию, Н.В. Европейцевой была проведена работа по искусственному разведению молоди налима из оплодотворенной икры. Результатом работы стала разработанная на основе морфологических особенностей возрастная периодизация ранней молоди налима. К сожалению, этапы (у автора - «стадии») развития выделены искусственно, так как автор не характеризует их ни особенностями поведения, ни характером питания. Таким образом, периодизация развития молоди, с экологической точки зрения, недостаточно проработана. Некоторые авторы описывают поведение личинок налима начиная только со второго этапа (Кожина, 1969; Коблицкая, 1981), другие недостаточно четко разделяют первый и второй этап развития (Мешков, 1967), что вносит некоторую путаницу в восприятие материала.

На начальном этапе личиночного развития — этапе эндогенного питания — у личинок налима условно можно выделить два типа поведения. Каждый из них соответствует типу водоема, в котором происходит развитие молоди.

Первый тип характерен для слабопроточных водоемов (озер, водохранилищ). В таких водоемах молодь, как правило, развивается на тех же местах, где была отложена икра (Мешков, 1967; Володин, Иванова, 1968; Вебер, 1961). Второй тип характерен для проточных водоемов с характерно выраженным весенним паводком. В подобных водоемах вылупившиеся личинки, а также часть икры совершают пассивные (по течению) более или менее продолжительные миграции (Асхаев, 1958; Muller, 1960; Сорокин, 19666, 1968, 1976).

Безусловно, разделение личинок налима на покатных и «оседлых» во время начального этапа личиночного развития довольно условно. В одном и том же водоеме возможны места с разной степенью проточности. В реках из-за слабого паводка личинки могут развиваться в прибрежных районах, недалеко от

мест нереста (Muller, 1960). В озерах и водохранилищах важную роль могут играть штормовые ветра и вызываемые ими сгоннонагонные течения (Володин, Иванова, 1968).

Первый из описанных типов поведения личинок налима рассматривается, в частности, В.М. Володиным и М.М. Мешковым (Володин, 1966; Володин, Иванова, 1968; Мешков, 1967). В работах В.М. Володина приводятся данные о популяции налима из Рыбинского водохранилища. Автор указывает, что в 1965 г. на Южношекснинском плесе Рыбинского водохранилища вылупление личинок налима происходило в первой-второй декаде апреля (Володин, Иванова, 1968).

М.М. Мешков (1967) исследовал популяцию налима Псковско-Чудского водоема. Для периодизации первого года жизни он проанализировал материал, собранный с апреля по октябрь 1955-1956 гг. в заливах и бухтах Псковско-Чудского водоема. Особенностью этого исследования является использование контрольной группы – личинок, постоянно содержавшихся в садках, установленных в местах обитания молоди налима. В работе описаны анатомофизиологические и морфологические особенности строения, некоторые поведенческие особенности личинок налима на первом этапе развития, который, согласно ряду авторов, составляет от 4 (Мешков, 1967; Сорокин, 1976) до 12 сут. (Володин, 1960б). Следует заметить, что М.М. Мешков, подробно останавливаясь на физиологии личинок, все же не уделяет достаточного внимания описанию поведения личинок на первом этапе развития. Принимая во внимание существующие теоретикометодологические сложности в исследовании данного вида, не удивительно, что некоторые из высказанных М.М. Мешковым заключений спорны. Так, на основе наблюдений за личинками, обитающими на мелководье и вдали от берега, автором делается вывод о горизонтальном перемещении личинок, находящихся на первом этапе развития. Однако наполнение плавательного пузыря воздухом еще не произошло, а имеющиеся приспособления к облегчению удельного веса тела (жировая капля) не позволяют личинке «зависать» в толще воды - после вылупления личинки налима в неподвижном состоянии имеют отрицательную плавучесть. Следовательно, описываемые автором личинки, совершающие горизонтальные перемещения в воде, относятся к молоди второго этапа развития.

С.В. Герд сообщает (озера Карелии), что в первые дни после вылупления личинки висят на нитчатых водорослях и кормятся

микроскопическими животными (Герд, 1951, цит. по: Володин, Иванова, 1968). Однако у вылупившихся эмбрионов налима цементные органы отсутствуют (Володин, 1960б). Данное утверждение представляется спорным и не подтверждено фактическими материалами.

У налима, размножающегося в реках, существует покатная миграция личинок (второй тип поведения). Как отмечает А.Ф. Коблицкая, покатная миграция ранней молоди — «исторически сложившееся приспособление в поведении рыб, связанное с особенностями гидрологического режима...» (Коблицкая, 1958). По оценке Д.С. Павлова, адаптационное приспособление, направленное на расселение и использование максимального количества подходящих площадей нагула, что ведет к увеличению численности вида (Павлов, 1966; Покатная миграция..., 1981). От условий, при которых происходит миграция личинок, во многом зависит их выживаемость. Имеются поведенческие и морфофизиологические адаптационные механизмы, позволяющие личинкам на первом этапе развития избегать негативного влияния внешних условий среды.

На наш взгляд, наиболее полное на сегодняшний день описание биологии покатных личинок налима (второй тип поведения) дает В.Н. Сорокин (1976). Им впервые проведены полномасштабные исследования в естественных условиях, позволившие описать как абиотические условия среды, так и поведенческие механизмы, обеспечивавшие выживание ранней молоди налима. В основе его работ лежит изучение личинок, скатывающихся в нерестовых притоках оз. Байкал (реки Селенга, Кичера, Ангара).

В своем исследовании В.Н. Сорокин отмечает, что скат в р. Селенге начинается между 30 марта и 15 апреля, в р. Кичере – между 1 мая и 12 мая (автор особо подчеркивает, что ход ската зависит от характера весны). Пик вылупления личинок совпадает с подъемом воды. Основная масса личинок скатывается за 7–10 дней. В р. Селенге покатная миграция личинок происходит подо льдом и во время ледохода, в р. Кичере – по открытой воде. Большая часть личинок скатывается по фарватеру реки. Для рек Селенги и Кичеры определена общая численность скатывающихся личинок (от 7,7 млн экз. в р. Кичере до 71,9 млн экз. в р. Селенге) (Сорокин, 19666, 1968, 1976).

Исследования В.Н. Сорокина на р. Селенге в 1962–1967 гг., на р. Кичере – в 1968 и 1969 гг., на р. Ангаре – в 1968 г. показывают, что покатные личинки находятся на первом этапе разви-

тия. При этом их длина варьирует гораздо больше, чем в р. Шуе (Европейцева, 1946) и в Псковско-Чудском водоеме (Мешков, 1967) – от 3,2 до 5,1 мм, в среднем – 4,24 мм. Автор описывает и некоторые поведенческие особенности личинок первого этапа. По В.Н. Сорокину, стадия покоя у личинок отсутствует; сразу после вылупления из икринки личинки совершают вертикальные «скачки» к поверхности воды за счет активной работы хвостовой частью; достигнув наивыешей точки «скачка», личинка пассивно опускается на дно вниз головой (Сорокин, 19666, 1968, 1976).

Автор рассматривает морфоанатомические особенности, направленные на обеспечение личинкам «планктонного» образа жизни. К ним он относит прежде всего адаптации, уменьшающие удельный вес личинки и способствующие ее удержанию в толще воды. К таким приспособлениям, например, относится крупная жировая капля. Наличие головного лимфатического синуса — Sinus cephalicus, присутствие которого наблюдает автор и который, по данным Б.С. Матвеева (1940, цит. по: Европейцева, 1946), является приспособлением к пелагическому образу жизни, оспаривается другими авторами (Европейцева, 1946).

Сведения о биологии ранней молоди налима имеются также в наших работах (Богданов, 1989). Рассматривается скат икры и личинок налима в р. Соби (бассейн р. Оби) в 1976 г. Отмечено, что икра сносится с нерестилищ сразу после нереста и оседает на нижних участках реки. Большинство вылупившихся личинок

выносится в р. Обь до залития собских соров.

Глава 2

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА УРАЛЬСКИХ НЕРЕСТОВЫХ ПРИТОКОВ НИЖНЕЙ ОБИ

2.1. ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА р. ОБИ

Протяженность р. Оби составляет 3650 км (от истока Иртыша 5410 км), площадь бассейна 2990 тыс. км² (Доманицкий и др., 1971). Река образуется на Алтае слиянием рек Бии и Катуни. На севере впадает в Карское море. Устьевая зона реки – Обская губа имеет протяженность около 800 км. Перед впадением в губу река формирует дельту площадью более 4 тыс. км² (Иоганзен, 1953; Москаленко, 1958). По характеру речной сети, условиям питания и формирования водного режима р. Обь делится на три участка: верхний – до устья р. Томи, средний – до устья р. Иртыша и нижний – до Обской губы. Питание преимущественно снеговое (Гидрология рек..., 1965). Сток по сезонам в районе г. Салехарда распределяется следующим образом: %: зима – 8,4, весна – 14,6, лето – 56, осень – 21 (Михайлов, Гвоздецкий, 1978). Таким образом, основная часть годового стока приходится на период весенне-летнего половодья. В верхнем течении половодье начинается с начала апреля, в среднем – со второй половины апреля, а в нижнем – с конца апреля – начала мая. Подъем воды происходит еще до ледохода; при вскрытии – в результате заторов – возможны резкие подъемы уровней, поэтому в устьевой части некоторых протоков наблюдается обратное течение. На верхней Оби половодье заканчивается в июле, летняя межень неустойчива, в сентябреоктябре дождевой паводок. На средней и нижней Оби половодье с наслаивающимися дождевыми паводками продолжается до ледостава.

2.2. УРАЛЬСКИЕ ПРИТОКИ НИЖНЕЙ ОБИ

Ледостав на уральских притоках р. Оби устанавливается в период с середины октября до начала ноября, 190—200 дней в году реки скованы льдом (Кеммерих, 1970). Толщина льда достигает 1—1,4 м. Весной притоки очищаются ото льда в течение мая — первой декады июня. Весеннее половодье проходит бурно, с мощным ледоходом и высокими подъемами уровней воды (до 5—7 м). Продолжительность паводка на различных реках от полутора до двух с половиной месяцев.

В период летне-осенней межени все уральские притоки, особенно в верховьях, отличаются непостоянством режима и резкими колебаниями уровней и расходов воды. Ливневые паводки наиболее характерны для горных рек южной части Полярного Урала (реки Сыня, Войкар и Собь). Подъемы уровней и расходы воды на реках от сильных ливней иногда превышают максимальные показатели весеннего половодья (Кеммерих, 1966).

Источники питания уральских притоков р. Оби – подземные (30%), снеговые (48%) и дождевые (22%) воды. Ледниковое питание рек существенного значения не имеет (Быков, 1963).

2.2.1. Река Северная Сосьва

Самый крупный левобережный приток нижней Оби, имеет длину 720 км и площадь бассейна 89,7 тыс. км² (Кеммерих, 1961). На севере ее бассейн граничит с бассейном р. Сыни, на западе – с бассейнами рек Косью, Щугора, Илыча и верхней Печоры, на юге - с бассейнами Пелыма (приток Тавды) и Конды (приток Иртыша). В водосборе большую роль играет Уральский хребет. В р. Сев. Сосьву и ее приток р. Ляпин впадают десятки горных речек, стекающих с предгорий Урала. Имея в верхней части течения преимущественно осадочное питание, р. Сев. Сосьва характеризуется водным режимом, зависимым от выпадения и таяния осадков на Урале (талые снеговые воды – 47%, дожди – 31, подземные воды - 22). Для бассейна характерны значительные понижения, которые заливаются весной полой водой, образуя обширные соры. К концу лета они обсыхают, но во время дождей, при подъеме уровня воды в реке, могут вновь заполниться водой. Соры существенно влияют на режим реки, являясь регуляторами стока.

Весеннее половодье нередко затягивается до июля, а осенью

часто наблюдается второй подъем воды от осенних дождей. Наиболее крупные притоки р. Сев. Сосьвы реки Ляпин и М. Сосьва. После впадения М. Сосьвы река протекает в долине Оби, приобретая одинаковый с ней характер гидрорежима.

Река Ляпин — наиболее крупный левый приток Сев. Сосьвы (длина 422 км). Площадь водосбора составляет 27 390 км² (30% площади бассейна Сев. Сосьвы). Источниками питания р. Ляпина служат талые снеговые воды — 51%, дожди — 28, подземные воды — 21 (Кеммерих, 1961).

М. Сосьва – правый приток р. Сев. Сосьвы. Длина 484 км, площадь бассейна 10 400 км² (12% площади бассейна Сев. Сосьвы). В низовьях много болот; здесь река проходит оз. Мань-Тур. Питание смешанное, с преобладанием снегового. Основной приток слева Пунга.

2.2.2. Река Сыня

Река Сыня берет свое начало с юго-восточного склона Приполярного Урала. Протяженность ее 322 км, образована слиянием рек Мокрой Сыни и Сухой Сыни (Кеммерих, 1961). Площадь водосбора достигает 13 500 км². На северо-западе граница бассейна проходит по Войкар-Сыньинскому горному массиву Полярного Урала. На северо-востоке бассейн р. Сыни граничит с бассейном р. Войкара, на юго-западе и юге – с бассейном р. Сев. Сосьвы, на северо-западе водораздельный хребет ограничивает бассейн Сыни от притоков Лемвы (бассейн Усы).

Наиболее крупные по протяженности правобережные притоки р. Сыни, км: Лесмиеган — 178, Несьеган — 163, Большой Тукшин — 109, Мокрая Сыня — 87. Они впадают в р. Сыню на расстоянии от устья соответственно 60, 89, 179, 217 км (Ресурсы поверхностных вод, 1964). Притоки берут начало на заболоченных водоразделах и обычно текут в низких берегах. Из левобережных притоков самый крупный — р. Сухая Сыня (длина 100 км), образованная слиянием рек Лаптапая и Харуты. Протяженность остальных речек, впадающих в р. Сыню слева, не превышает 55 км (Ресурсы поверхностных вод, 1964).

В пойме на протяжении 60 км от устья в период весеннего половодья образуются обширные озера — соры, имеющие незначительные глубины. В сорах обычны узкие гривы, заросшие ивой и осокой. К осени соры пересыхают и их ложа представляют собой влажную иловато-глинистую поверхность, лишенную растительности.

Русло р. Сыни относительно неглубокое, на всем его протяжении встречаются осередки и острова, уже в среднем течении редки глубины свыше 3 м. Дно реки выше 110 км от устья преимущественно галечно-каменистое, а ниже – большей частью песчано-илистое. Это связано с распространением весной подпора паводковых обских вод вверх по течению р. Сыни. Вследствие подпора течение реки резко замедляется до 0,02–0,05 м/с и происходит оседание взвешенных в воде частиц в виде речных наносов мелкой фракции.

Наименьший среднесуточный расход воды у пос. Овгорт (90 км от устья) отмечен в $0.4 \text{ м}^3/\text{c}$, наибольший – $1800 \text{ м}^3/\text{c}$ (Лезин, 1995). Минимальный средний месячный расход воды (январь—март) $2.85 \text{ м}^3/\text{c}$, максимальный (июнь) – $360 \text{ м}^3/\text{c}$ (Ресурсы поверхностных вод, 1975).

2.2.3. Река Войкар

Река Войкар стекает с гор Полярного Урала. Площадь водосбора 8100 км². За исток реки принимают р. Большую Лагорту, берущую начало на юго-восточном склоне Полярного Урала на высоте около 550 м над уровнем моря. Общая длина р. Войкара (с р. Бол. Лагорта) 140 км (Кеммерих, 1961). На северо-востоке бассейн р. Войкара граничит с бассейном р. Соби, на юго-западе – с бассейном р. Сыни, на северо-западе водораздельный хребет Полярного Урала ограничивает бассейн р. Войкара от притоков р. Юньяхи (бассейн Усы).

В горной части бассейна р. Войкара преобладают крутые склоны и значительные высоты (гора Пай-Ер — 1499 м). В равнинной и предгорной частях бассейна много озер (площадь оз. Ворчато достигает 55 км²). Из наиболее крупных правых притоков следует отметить реки Малую Лагорту (протяженность 44 км), Кок-Пелу (43 км), Нелка-Юган (73 км), Ламбе-Юган (63 км), а из левых — Ворчато-Виз (протяженность вместе с р. Танью 100 км), Соях (48 км). Большая часть рек течет в широких разработанных ледниками долинах.

В верховье, до слияния с р. Кок-Пелой, река течет в южном направлении по широкой разработанной ледником долине между главным Уральским хребтом и Малым Уралом. Русло реки на этом участке изобилует порогами и перекатами. Ширина долины колеблется от 2 до 8 км. Долина имеет ясно выраженный моренный ландшафт с характерными насыпными холмами, чередующимися с многочисленными озерными и болотистыми низинами, что связано с древними ледниками Большого Урала.

После впадения р. Кок-Пелы р. Войкар резко поворачивает на восток. На участке прорыва Малого Урала долина реки сужается. В верховьях с левой стороны имеется один из значительных водосборных притоков – р. Танью (78 км), впадающая в оз. Ворчато. Ниже впадения р. Ворчато-Виз, являющейся стоком оз. Ворчато, Войкар приобретает характер равнинной реки. Русло расширяется до 200–300 м, часто разбивается на протоки, разделенные низменными лесистыми островами. Ниже устья р. Соях Войкар переходит в Войкарский сор (площадь 63,6 км²), занимающий его приустьевую часть и впадающий в районе пос. Усть-Войкар в Горную Обь. Весной сор достигает 15 км длины и 9 км ширины. От долины Горной Оби он отделяется песчаными косами.

В период вскрытия реки ото льда уровень и расход воды могут заметно колебаться в течение суток, а в ледоход быстро увеличиваются. Скорость воды в р. Войкар достигает максимальных значений в период весенних паводков (до 2,7 м/с). Из-за влияния подпора р. Оби в период весеннего половодья течение замедляется в 5 км выше пос. Вершина Войкар (Богданов и др., 2002). Наименьшая скорость течения отмечена подо льдом в период зимней межени (менее 0,05 м/с). Пологие лесистые острова в нижнем течении реки становятся причиной многочисленных ледовых заторов в период ледохода.

2.2.4. Река Собь

Река Собь – левобережный приток р. Оби, берет начало в небольшом ледниковом озере Полярного Урала на высоте 360 м над уровнем моря (Кеммерих, 1961). Протяженность реки 187 км, площадь водосбора 5840 км². Наиболее крупными правыми притоками Соби являются реки Хара-Маталоу и Пай-Юган, слева в нее впадают реки Ханмей, Большая Пай-Пудына и др.

На большей части р. Собь типичная горная река с большим перепадом высот, высокими скоростями течения, обилием перекатов, каменисто-галечным дном. В среднем и нижнем течении до 1984 г. имелись обширные ямы глубиной до 7 м. В низовьях реки пойма расширяется, образуя несколько временных водоемов – соров. Почти все они имеют маленькие размеры – от 1,5 до 5 км² (Лор-Лох, Сос-Пугол, Урьях-Лор), но есть и крупный Пом-Лор (14—16 км²). Соры непроточные, но при высоком весеннем паводке вода может заливать все геоморфологические элементы поймы, создавая кратковременную проточность.

В зимний период на нижнем участке реки наблюдаются заморные явления. С 1984 по 1987 гг. в нижнем участке русла р. Соби проводилась разработка гравийного месторождения. В результате к настоящему времени русло реки на протяжении 40 км видоизменено. Источниками питания р. Соби являются талые снеговые (50%), дождевые (27%) и подземные (23%) воды.

2.2.5. Реки Харбей, Лонготъеган, Щучья

Река Харбей берет свое начало из небольшого ледникового озера. Это типичная горная река с большим количеством перекатов, протяженностью 95 км и площадью водосбора 4230 км². Заболоченность площади водосбора составляет 25-50% (Атлас..., 1971). В нижнем течении река приобретает равнинный характер, протекает через Харбейский сор и впадает в р. Лонготъеган у его устья. Основным источником питания реки являются талые снеговые воды (60%). На долю дождевых вод приходится 30%, а на долю подземных – 10% (Быков, 1963). Температура воды в реке составляет в среднем за период открытого русла 8 °C. В верховьях реки температура воды летом обычно не превышает 10-11 °C, а в низовьях 16,5 °C. Средняя скорость течения в период открытого русла около 1 м/с. В зимнюю межень сток практически отсутствует. Весенний паводок начинается в конце мая – начале июня, ледостав – в конце сентября – начале октября и продолжается до 8 месяцев в году. В маловодные годы с малоснежной и морозной зимой происходит перемерзание перекатов, нарушается проточность, возникает дефицит кислорода в воде, вследствие чего развивается замор – наступает гибель рыб, их икры на нерестилищах, а также водных беспозвоночных (Богданов и др., 2005). Наиболее крупные притоки – реки Большая Няровеча (32 км) и Лаптаюган (65 км).

Река Лонготъеган, протяженностью около 200 км и площадью водосбора 2830 км², берет начало с предгорий Полярного Урала и впадает в Малую Обь в 3 км ниже пос. Халаспугор. Бассейн р. Лонготъегана расположен между бассейнами рек Харбея и Щучьей и граничит с бассейном р. Соби на западе.

С водораздела река стекает по узкому, с многочисленными шиверами и перекатами руслу, которое достигает в ширину 5–6 м. Уклон русла в верхнем течении составляет 0,32 м/км. Берега реки низкие, местами долина широкая и сильно заболоченная. Выше устья левого притока Кос-Толбей в реке находится водопад высотой 3–4 м. Уклон русла на этом участке достигает 5,06 м/км (Ат-

лас..., 1971). После выхода из гор долина реки расширяется, а в пойме реки появляются озера и старицы. В среднем течении река слабоизвилиста, до впадения наиболее крупного ее притока р. Юньяхи. В нижнем течении река приобретает равнинный характер. В устьевой части совместно с р. Хоровинкой образует Хоровинский сор. Перед впадением в него р. Лонготъеган сообщается протоками с р. М. Обью. В маловодные годы перекаты в реке перемерзают и отмечаются заморные явления (Богданов и др., 2005).

Река Щучья — один из наиболее крупных (после р. Сев. Сосьвы) левобережных притоков нижней Оби. Берет начало на восточном склоне Полярного Урала, вытекая из юго-восточного конца оз. Большое Щучье. Ее бассейн характеризуется наибольшей среди рек Урала площадью оледенения, в нем насчитывается 11 ледников общей площадью 4,4 км². Протяженность реки 565 км, площадь водосбора 12 300 км² (Ресурсы поверхностных вод, 1964; Долгушин, Кеммерих, 1957). На севере бассейн граничит с бассейнами рек Кары и Байдараты, на востоке и юго-востоке — с бассейнами рек, впадающих в Обскую губу, на юго-западе — с бассейном р. Лонготъеган, на западе — с бассейном р. Усы.

Гидрологический режим р. Щучьей во многом определяется большой площадью ледников и наличием крупных озер в истоках: Большого и Малого Щучьего, Большого Хадата-Юган-Лор. В верховьях это горная река, на протяжении 81 км русло меандрирует, изобилует порогами и каменистыми перекатами. Уклон русла на этом участке 4,7 м/км, в среднем течении – 1,4, а в низовьях – 0,03 м/км.

Из озер Малое Щучье и Большое Хадата-Юган-Лор вытекают наиболее значительные правобережные притоки (реки Малая Щучья и Большая Хадата), формирующие сток в горной части бассейна. После впадения крупных левобережных притоков – рек Хеяхи (длина 75 км), Тарседаяхи (72 км) и Танловаяхи (193 км), р. Щучья становится спокойной равнинной рекой. В низовьях она протекает по сильно заболоченной пойме (25–50% площади водосбора), образуя острова, протоки, старицы и соры, а ширина русла достигает 200 м. Ниже пос. Белоярского р. Щучья проходит через русловой Белоярский сор и впадает в р. Обь. Основное питание реки снеговое (57%) и дождевое (33%). Доля подземных вод в годовом стоке реки не превышает 10% из-за широкого распространения мерзлых грунтов на площади водосбора (Кеммерих, 1961). Зимой происходит частичное перемерзание русла (Богданов и др., 2005).

Глава 3

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор материала проходил с 1996 по 2008 гг. Исследованиями были охвачены все сезоны года. Наблюдения за производителями и покатной миграцией ранней молоди налима проводили на основных уральских нерестовых притоках (реки Сев. Сосьва, Сыня, Войкар, Собь). Такой подход позволил составить наиболее приближенную к реальной картину воспроизводства полупроходного налима р. Оби. На рис. 3.1 показана карта-схема нижней Оби с местами отбора соответствующих проб.

Для гидрологической характеристики каждого года исследования применены данные гидропоста пос. Мужи по максимальному уровню паводка и сумме дней затопления низкой поймы. Также использованы сведения по сумме среднесуточных температур воды периода открытого русла (июнь—сентябрь).

3.1. ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ

Материал по популяционной структуре и биологическим характеристикам производителей налима собран:

- во время анадромной нагульно-нерестовой миграции с мест летнего нагула к местам нереста (август–декабрь);
- на нерестилищах в уральских притоках нижней Оби (де-кабрь-февраль);
- во время покатной миграции отнерестившихся производителей на места летнего нагула (февраль—апрель).

Лов рыбы осуществляли жаберными сетями (величина ячеи 40–70 мм), неводом, крючковой снастью (рис. 3.2). Изучены размерный и половозрастной состав, индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП), жирность и спектр питания производителей. Возраст у рыб определяли по отолитам и позвонкам. Для описания морфологии использовали схему промеров, предложенную И.М. Маркуном (1936). Размеры рыб измеряли штан-

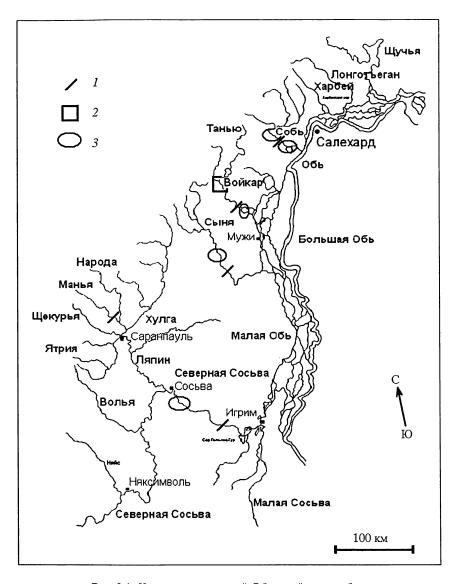
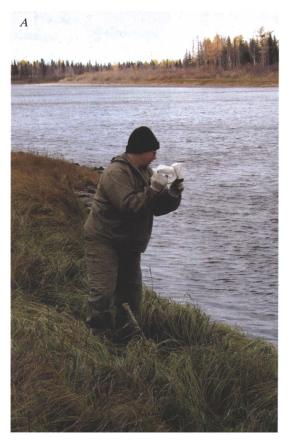


Рис. 3.1. Карта-схема нижней Оби с районом работ: I – учетные створы дрифта икры и личинок налима на нерестовых притоках; 2 – исследованное нерестилище на р. Войкаре; 3 – места отлова производителей во время осенней преднерестовой анадромной миграции



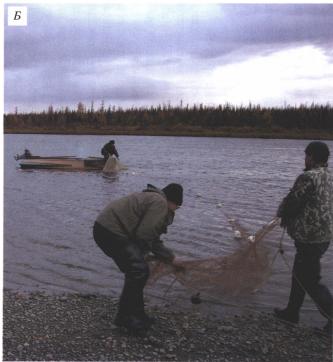


Рис. 3.2. Сбор материала по осенней анадромной миграции производителей налима: A – лов производителей с использованием крючковой снасти; B – с использованием невода



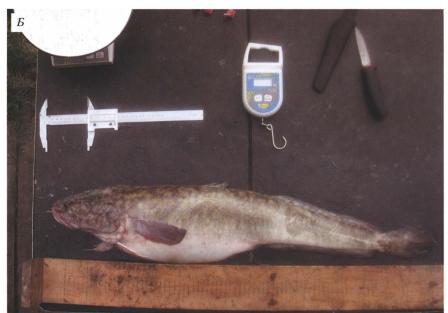


Рис. 3.3. Обработка пойманного материала. A, B – этапы работы

генциркулем с точностью до 0,1 см, взвешивали их на электронных весах «Kern CH15K20» и «442-51» (рис. 3.3), навески икры взвешивали на торсионных весах «ВТ-250».

ИАП вычисляли на основании данных массы гонад, величин навески и числа икринок в ней по формуле

$$ИA\Pi = \frac{\text{масса гонад, } \Gamma}{\text{навеска, } \Gamma}$$
 число икринок в навеске.

Коэффициент жирности (гепатосоматический индекс) рассчитывали по методике, принятой для трески, как процентное отношение массы печени к массе тела без внутренностей (Сорокин, 1976; Pulliainen, Korhonen, 1990; Инструкции..., 2001). Выбор именно такой методики измерения гепатосоматического индекса объясним более точным отражением относительных запасов жира в организме. Напротив, при расчете индекса с использованием параметра «масса тела с внутренностями» происходит искажение показателя гепатосоматического индекса. Масса содержимого желудка может составлять 20% и более от массы тела, масса гонад IV-V стадии зрелости у самцов достигает 20-40% от массы тела (Сергеев, 1959; Тюльпанов, 1966; Сорокин, 1976). Таким образом, во время нагульно-нерестовой миграции или на местах нереста величина индекса может сильно занижаться и быть несопоставимой с аналогичными показателями при другом физиологическом состоянии рыб (например во время пропуска нереста или в период голодания).

Коэффициент половой зрелости гонад (гонадосоматический индекс) (Правдин, 1966; Сорокин, 1976; Инструкции..., 2001) определяли как процентное отношение их массы к массе тела без внутренностей. Выбор методики объясняется теми же причинами, что и для гепатосоматического индекса.

Спектр и интенсивность питания определяли путем анализа содержимого желудка у свежепойманных рыб. Оценивали количество питающихся и голодающих рыб, подсчитывали процент жертв по видам.

3.2. ИЗУЧЕНИЕ МЕСТ НЕРЕСТА И ИНКУБАЦИИ ИКРЫ ПОЛУПРОХОДНОГО НАЛИМА

В декабре 2000 г. проведено изучение потенциальных нерестовых участков на р. Войкаре. Обследован район реки ниже слияния рек Лагорты и Ворчато-Виза (рис. 3.4, A). На обследован-

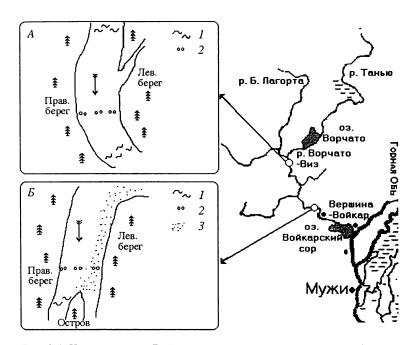


Рис. 3.4. Карта-схема р. Войкара с местами взятия донных проб икры: A – среднее течение реки, B – нижнее течение реки; I – камни, перекат, 2 – место взятия донных проб, 3 – песчаная отмель

ном участке взяты пробы дрифта икры и донные пробы для оценки наличия на субстрате икры (Расс, Казанова, 1966). Для взятия проб со дна реки использовали бентосный скребок с шириной захвата грунта 25 см. Пробы брались методом поворота скребка на 360° с радиусом круга, равным длине скребка. На створе реки взято шесть проб: по две пробы с правого и левого берега и две пробы по центру реки. Для определения наличия дрифта икры с верхних участков реки применялась конусная ловушка, изготовленная из капронового сита № 21, длиной 2,5 м, площадью входного отверстия 0,25 м². Ловушка выставлялась на стрежне реки. Взяты три суточные пробы.

В апреле 2001 г. в нижнем течении р. Войкара (расстояние от обследованного места нереста 42 км) на плесовом участке русла проведено аналогичное исследование дна реки на наличие развивающейся икры (рис. 3.4, Б). Собрано шесть проб: по две пробы около правого и левого берега, а также две — на стрежне.

3.3. МАТЕРИАЛЫ ПО ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ ЛИЧИНОК НАЛИМА С НЕРЕСТИЛИЩ УРАЛЬСКИХ НЕРЕСТОВЫХ ПРИТОКОВ НИЖНЕЙ ОБИ

Учетные створы по подсчету количества покатных личинок налима оборудованы на реках Сев. Сосьве, Сыне, Войкаре и Соби. Единовременный сбор данных по покатной миграции личинок налима на разных нерестовых притоках стал возможен благодаря совместной работе сотрудников лаборатории «Экологии рыб и биоразнообразия водных экосистем» ИЭРиЖ УрО РАН.

Сбор материала по дрифту икры и скату личинок налима (рис. 3.5) осуществляли по методу учета стока, предложенного Д.С. Павловым (Павлов и др., 1981) и адаптированным к условиям уральских нерестовых притоков нижней Оби В.Д. Богдановым (1987).

Для сбора проб использовали конусную ловушку (видоизмененная «ИКС-56,5»), изготовленную из капронового сита № 21, длиной 2,5 м и площадью входного отверстия 0,25 м² (Расс, Казанова, 1966). Пробы брали по разрезу русла – левый берег, правый берег, середина – стрежень (горизонтальное распределение). В случае, если глубина открытой воды (без учета льда) на створе превышала 1,5 м, осуществляли сбор дополнительных проб по горизонтам потока – дно-поверхность (вертикальное распределение). Во время покатной миграции учитывали: скорость течения, глубину русла, толщину льда, температуру воды. Скорость течения измеряли гидрометрическими вертушками «ГР-21М». Продолжительность экспозиции зависела как от интенсивности покатной миграции, так и от количества взвеси в воде и изменялась от нескольких часов до одной минуты в пик ската. Периодичность взятия проб составляла от 1 до 6 раз в сутки.

Абсолютную численность личинок, прошедших через учетный створ, определяли по формуле (Богданов, 1987):

$$N = \frac{Q_{\rm p}}{Q_{\rm noba}} m,$$

при этом

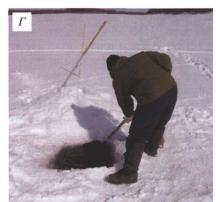
$$\begin{split} Q_{\rm p} &= S_{\rm p} \cdot V_{\rm p} \cdot T, \\ Q_{\rm noba} &= S_{\rm nob} \cdot V_{\rm nob} \cdot t, \end{split}$$

где N — общая численность скатившейся молоди за расчетный период времени, экз.; $Q_{\rm p}$ — средний расход воды в реке за расчет-









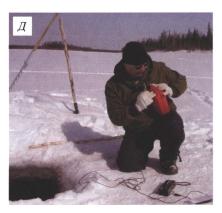








Рис. 3.5. Взятие проб дрифта со льда на р. Войкаре. A-3 – этапы взятия проб

ный период времени, м³; $Q_{\rm лова}$ — расход воды через ловушку за все время лова, м³; m — количество рыб в объеме пробы; $S_{\rm p}$ — средняя площадь сечения реки за расчетный период времени, м²; $S_{\rm лов}$ — площадь входного отверстия ловушки, м²; $V_{\rm p}$ — средняя скорость течения в реке за расчетный период времени, м/с; $V_{\rm лов}$ — скорость течения в ловушке, м/с; T — расчетный период времени, с, составляющий обычно 6, 12 или 24 ч; t — время экспозиции ловушки, с.

Как показано в работах Д.С. Павлова и В.Д. Богданова и ряда других авторов (Павлов и др., 1981, 1993; Богданов, 1987; Чурунов, 2002), при больших скоростях течения и высоком количестве в воде взвешенных частиц уменьшаются фильтрационные способности ловушки. В период пика ската (время наибольших скоростей течения), когда измерение показателя $V_{\rm лов}$ затруднено, мы использовали для расчета ($V_{\rm лов} = V_{\rm p} \cdot k$) коэффициент фильтрации ловушки k. Этот показатель эмпирически рассчитан (Павлов и др., 1981; Богданов, 1987) методом соотношения скоростей течения в ловушке ($V_{\rm лов}$) и в потоке ($V_{\rm p}$). Его величина изменяется в период максимума расхода воды в зависимости от скорости течения и количества выносимых взвесей от 0,6 до 0,8 (рис. 3.6).

При определении погрешности метода учета численности покатных личинок учтено влияние систематических ошибок, возникающих за счет неточного определения объемов расхода воды и

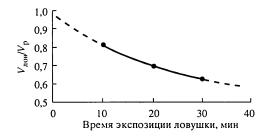


Рис. 3.6. Зависимость эффективности фильтрации от времени экспозиции ловушки в речном потоке ($V_p = 0.96$ м/с) (по: Павлов и др., 1981; Богданов, 1987)

изменения эффективности фильтрации ловушки. Используя данные «Гид-

рологических ежегодников», показывающих, что систематическая погрешность определения расходов воды обычно составляет 5–10%, установили, что общая погрешность применяемого метода не превышала 40%, а чаще была близка к 30% (Богданов, 1987).

В.Н. Сорокиным (Сорокин, 1976, 1981; Сорокин, Сорокина, 1977) предлагается альтернативная методика сбора и подсчета численности покатных личинок. Автор использует два варианта формул расчета абсолютного количества покатников:

$$1. N = S \cdot F \cdot t(1 + K),$$

где N — численность личинок, скатывающихся за сутки; S — средняя численность личинок, скатывающихся за 1 ч через 1 м 2 в дневное время; F — площадь сечения реки, м 2 ; t — время ската, равное 12 ч; K — коэффициент, показывающий долю личинок, скатывающихся ночью;

$$2. O = \mathcal{Y} \cdot T \cdot \Pi \frac{1+K}{C},$$

где O — численность личинок, скатывающихся за сутки; Y — средний улов ловушки за 10 мин в дневное время; T — количество десятиминуток в полусутках, равное 72; Π — площадь сечения реки; C — площадь входного отверстия ловушки $(0,25 \text{ M}^2)$; K — коэффициент, показывающий долю личинок, скатывающихся ночью.

Формулы, предложенные В.Н. Сорокиным, в том виде, в котором они представлены, не лишены ряда недостатков:

- в них не учитывается разница в скоростях течения воды в реке и в ловушке (а это существенная величина в водотоках с высокими скоростями течения и обильной взвесью);
- время облова в расчетных формулах неизменно, т. е. нет коррекции в зависимости от степени снижения фильтрационных способностей ловушки и численности покатных личинок;

• в формулах учитывается коэффициент, показывающий долю личинок, скатывающихся ночью, однако нет убедительных доказательств прямой связи между интенсивностью ската личинок налима и уровнем освещенности участка учетного створа (он может находиться на значительном удалении от мест инкубации икры).

Учетный створ на **р. Сев. Сосьве** расположен в 195 км от устья, где начинается район поймы с развитой соровой системой (ур. Сабоклонд). Ширина русла на учетном створе 400 м, наибольшая глубина в межень 6 м, в паводок 13,8 м, прозрачность воды в паводок от 0,8 до 1,2 м.

В **р. Сыне** наблюдения (рис. 3.7) за скатом личинок проводили в районе нерестилищ (в 120 км от устья реки, 6 км ниже пос. Оволынгорт). В период наблюдений ширина реки на створе менялась от 80 до 157 м, максимальная глубина русла — от 0,7 подо льдом до 7,5 м в ледоход.

Учетный створ на р. Войкаре находится в 35 км выше устья, в конце спрямленного плесового участка русла протяженностью около 1 км (рис. 3.8). Ширина реки в межень 185 м, во время паводка — 235 м. На стрежне дно выстлано галечником, от центра русла к левому берегу грунт песчаный. Русло реки сдвинуто ближе к правому берегу. Максимальная глубина на стрежне реки менялась от 1,9 м (зимняя межень) до 4,2 м во время паводка. В 1,5 км выше створа по правому берегу расположен приток Нанкъеган, ниже по течению в 400 м — остров. В половодье вода р. Нанкъегана (не несущая покатных личинок) течет вдоль правого берега Войкара, что учтено при расчете численности молоди.

Общее количество станций (майн) 6. Крайняя правая — на расстоянии 15 м от берега (измерения — по состоянию зимней межени). Расстояние между майнами 30 м (рис. 3.9). В отдельные годы (1999, 2001) использовали дополнительные майны для измерения скорости течения, промера глубин и взятия донных проб. После распаления льда пробы по покатной миграции молоди в районе учетного створа брали с лодки.

На **р. Соби** учетный створ (рис. 3.10) – в 45 км от устья (урочище Тусигорт), на 8 км выше от нижней границы нерестилищ. Ширина реки в межень 103 м (глубина от 2,4 м), во время паводка – до 125 м (глубина до 8 м). Дно выстлано галечником. Выше по течению с левого берега в реку впадает пересыхающая в межень протока.



Рис. 3.7. Учетный створ на р. Сыне



Рис. 3.8. Вид на учетный створ на р. Войкаре со стороны притока Нанкъегана

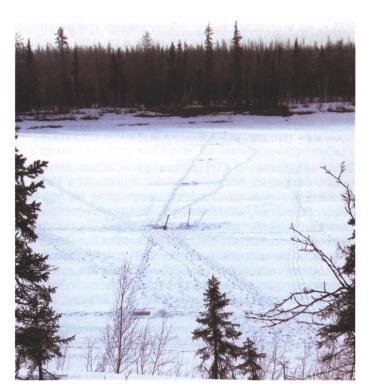


Рис. 3.9. Учетный створ на р. Войкаре



Рис. 3.10. Учетный створ на р. Соби

В 1996 г. на учетном створе оборудовано три основные майны для взятия проб (одна по центру реки и по одной майне у правого и левого берега) и четыре вспомогательные майны для учета изменения скорости воды на створе. В 1998 г. оборудовано пять основных майн для взятия проб (одна по центру реки и по две у правого и левого берега) и две вспомогательные.

3.4. СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛА

В книге академика В.С. Немчинова «Сельскохозяйственная статистика с основами общей теории», изданной в 1945 г., говорится, что «закон больших чисел имеет такое же значение для статистической науки, как закон всемирного тяготения в небесной механике...». Действительно, закон больших чисел указывает на то, что в достаточно больших выборках (не менее нескольких десятков, а то и сотен наблюдений) эмпирическое среднее близко к теоретическому среднему всей генеральной совокупности (в нашем случае - к средней величине рассматриваемого показателя у всех без исключения особей популяции, вида и т. д.). Причина такого совпадения состоит в том, что при больших выборках индивидуальные особенности объектов исследования взаимно нивелируются и распределение признака внутри группы наблюдения приближается к естественному нормальному. В этом случае параметры выборки (среднее, дисперсия и т. д.) приближаются к параметрам генеральной совокупности. Сравнение этих величин для рассматриваемых выборок является статистически значимым и отражает реальную зависимость, например в популяции. Именно такая статистическая методика обработки данных превалировала в естественных науках до недавнего времени (параметрическая статистика). Ясно, что возможность сбора и обработки большого количества материала создавала предпосылки использования статистических параметров типа средней арифметической или дисперсии. Параметрическая статистика имеет в качестве своего несомненного преимущества понятность и логичность статистических рассуждений, достаточную мощность применяемых методов.

Однако часто встречаются случаи, когда распределение изучаемых признаков далеко от нормального, которое является необходимым условием использования параметрической статистики. Также может наблюдаться неравенство дисперсий в сравниваемых выборках, что в свою очередь накладывает определен-

ные ограничения на использование статистических методов. Изза особенностей методики или условий отбора проб возможны случаи сбора недостаточно большого объема выборок или, при оценке какого-либо параметра, исследователем использована порядковая шкала (т. е. данные не измерены точно, а ранжированы), а не интервальная.

В нашей работе, в частности, при оценке влияния условий нагула (водности) на биологические показатели производителей величина сравниваемых выборок не более десяти наблюдений. Много это или мало? Дело в том, что за одну статистическую единицу нами взят один год исследований, который включал наблюдения как за условиями нагула созревающих рыб, так и за ходом нерестовой миграции производителей на четырех нерестовых притоках. Несложно представить, что при использовании параметрической статистики потребовалась бы полная жизнь нескольких исследователей, которые бы занимались данной темой — решение поставленной задачи пришло бы еще нескоро. Сходная проблема возникла при сравнении относительно небольших по величине выборок морфологического описания производителей, взятых из разных нерестовых притоков.

Параметрические методы не дают возможности статистически значимого сравнения имеющихся данных. Что же делать в таком случае? Отказаться от имеющегося, иногда уникального, штучного материала? Или использовать его, но применить другие методы изучения? К счастью, для многих исследователей (в том числе и для нас) есть альтернативные методы статистической обработки данных, которые не имеют указанных выше недостатков. А именно непараметрические методы статистики.

Непараметрические методы статистики не используют в расчетах такие параметры, как среднее арифметическое и дисперсия признака, они не зависят от типа распределения в выборке и оперируют относительными значениями признака – рангами. Несомненным плюсом непараметрических методов является то, что, не завися от типа распределения признака в имеющихся наблюдениях, эти методы статистического анализа позволяют работать с относительно небольшими выборками, давая при этом статистически значимые решения. Однако параметрические методы исследования, при условии нормального распределения признака в выборке, оказываются более мощными и позволяют прямо оценить различия в наблюдаемых средних.

В данном исследовании применены следующие методы непараметрической статистики: U-критерий Манна—Уитни и коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s) (Сидоренко, 2003).

Выяснение наличия различий между полами, сравнение морфологии рыб, зашедших в разные нерестовые притоки, проводили с использованием U-критерия Манна—Уитни. Применены следующие классификации уровня достоверности:

- достоверные различия между двумя выборками при уровне статистической значимости $p \le 0.01$;
- значимые различия между выборками при уровне статистической значимости $p \le 0.05$;
- незначимые различия между выборками при уровне статистической значимости p > 0,05.

Для выяснения оценки влияния условий нагула на успешность воспроизводства полупроходного налима, зависимости абсолютной плодовитости самок от размерно-весовых характеристик, особенностей поведения личинок налима в потоке нами применен коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s) . Использованы как общая, так и частная классификации корреляционных связей:

- сильная корреляция при $r_s \ge 0.70$;
- средняя корреляция при $0.50 \le r_s \le 0.69$;
- умеренная корреляция при $0.30 \le r_s \le 0.49$;
- высокозначимая корреляция при уровне статистической значимости $p \le 0.01$;
- значимая корреляция при уровне статистической значимости $p \le 0.05$;
- корреляция, имеющая тенденцию достоверной связи, при уровне статистической значимости $p \le 0.10$.

Выше нами показано, что разные методы статистики с разной степенью корректности могут быть применены для обработки данных. Существует еще целая гряда «подводных камней» на пути к истине при использовании статистических методов. Самым крупным и самым скользким «камнем» является прежде всего интерпретация полученных данных. Методы статистики могут быть применены правильно, обработка будет проведена корректно, но те или иные выводы, полученные в ходе исследования, могут быть ложны. В первую очередь это относится к методам оценки корреляционных связей. Для примера приведем теорию-анекдот, взятый нами из книги Максима Карпенко «Вселенная Разумная (Universum Sapiens)» (Карпенко, 1992): «Сто

процентов больных раком ели огурцы. Следовательно, огурцы – причина рака». Здесь мы все сразу замечаем подвох в утверждении, он очевиден. Для того чтобы не согласиться с подобным высказыванием, нам достаточно обычного жизненного опыта. В науке все по-другому: жизненного опыта часто недостаточно для утверждения правомерности того или иного высказывания, многие факты не очевидны, многие рассматриваются впервые, а многие, противоречащие накопленному опыту, оказываются истинными (или наоборот). Здесь нельзя сказать — «это я знаю и без доказательств». Любое утверждение надо обосновать. Однако статистически доказав гипотезу, необходимо критически оценить доказательство с точки зрения накопленного на данный момент опыта. И только после всесторонней перекрестной проверки выносить его как возможное решение задачи.

При использовании корреляционного анализа мы сознавали, что возможны ложные или опосредованные связи между рассматриваемыми показателями. Была сделана попытка выявить потенциально достоверные связи между исследуемыми параметрами, отбросив при этом все то многообразие факторов, действие которых явно не воздействует на изучаемые величины. После статистической обработки мы подвергли полученные данные анализу на наличие биологического смысла в обнаруженных связях. Забегая немного вперед, приведем один из примеров рассуждений о полученных корреляционных зависимостях.

Изучение биологии и физиологии налима приводит нас к заключению, что прямая связь между температурой воды в реке в летний период и гепатосоматическим индексом (служащим стандартным показателем запасов жира в организме налима) в летне-весенний период анадромной миграции действительно должна наблюдаться, так как налим холоднолюбивый вид и в теплой воде становится малоактивным и не питается. Столб воды в р. Оби имеет значительную высоту и в летние месяцы прогрев на разных горизонтах и на разном удалении от берега различен. Как показывают наши собственные наблюдения в р. Оби, самые глубокие части русла, где температура стабильно низкая, используются летом производителями только для миграций (вонзевой ход), происходящих в конце мая-июня. В июлеавгусте производители распределяются вдоль побережий р. Оби, под обрывистыми берегами, в ямах проток, в устьях притоков. На этих участках температура воды гораздо выше, чем на магистрале русла. В то же время здесь в массовых количествах нагуливаются потенциальные жертвы. В многоводные годы на этих участках создаются вполне благоприятные условия для летнего нагула производителей, в годы низкой водности – столб воды невысокий и прогрев ее осуществляется гораздо скорее. Из этих наблюдений вполне логично следует, что должна быть опосредованная температурой воды связь между уровнем затопления поймы и успешностью нагула. Точно такой же ход рассуждений был применен нами и при других интерпретациях полученных данных.

Глава 4

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПОЛУПРОХОДНОГО НАЛИМА

Полупроходной налим р. Оби совершает протяженные миграции в течение большей части своей жизни. С миграциями связан как момент рождения, так и все последующие более или менее важные отрезки его жизни. Миграции могут быть нагульными, зимовальными, нерестовыми. Перемещаясь из одного района в другой, полупроходной налим наиболее полно, чем его оседлые формы, использует акваторию р. Оби, мигрируя за потенциальными жертвами и уходя от негативных условий среды. Кроме того, мигрирующий образ жизни в значительной мере снижает как внутривидовую, так и межвидовую конкуренцию за жизненно важные ресурсы (Экология рыб..., 2006). Такая поведенческая особенность в совокупности с огромной акваторией нижнеобской поймы, используемой молодью налима для нагула, и определяет то, что обская группировка налима является одной из крупнейших в мире.

4.1. ПРОИЗВОДИТЕЛИ ВО ВРЕМЯ АНАДРОМНОЙ НАГУЛЬНО-НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ

Во время нагульно-нерестовой миграции производители налима поднимаются вверх по руслу р. Оби или заходят в уральские нерестовые притоки, что обеспечивает высокий уровень воспроизводства в условиях замора в зимнее время. Миграция начинается до ледостава и продолжается после него. Во время подъема производители активно питаются.

4.1.1. Река Собь, 1996 г.

Во время осеннего подъема к местам нереста количество самцов преобладало над количеством самок в соотношении 4:1 (табл. 4.1). Возраст производителей изменялся от 5+ до 11+ лет.

Биологические характеристики

			Возраст
Показатель	5+	6+	7+
N, экз., самцы	2	6	17
N, экз., самки	_	_	3
Соотношение полов (самцы:самки), %	100:0	100:0	85:15
Встречаемость в уловах, %	3	8	25
Промысловая длина тела, мм (самцы) Масса тела, г (самцы)	568–690* 629 1860–2620 2240	612–691 660 (28,8) 1850–3130 2323 (469)	623–719 669 (26,7) 2040–2790 2352 (180)
Промысловая длина тела, мм (самки)	_	-	654–758 718 (56)
Масса тела, г (самки)	_	_	2083–4430 3214 (1176)
Промысловая длина тела, мм (общая)	<u>568–690</u> 629	612–691 660 (28,8)	623–758 676 (35,4)
Масса тела, г (общая)	1860–2620 2240	1850–3130 2323 (469)	2040–4430 2481 (522)
Гепатосоматический индекс (самцы)	8,9–10,8 9,8	6,8–10,9 8,4 (1,7)	3,7–14 8,6 (2,1)
Гепатосоматический индекс (самки)	_	-	9,9–12 10,8 (1,1)
Гепатосоматический индекс (общий)	8,9–10,8 9,8	6,8-10,9 8,4 (1,7)	3,7-14 8,9 (2,1)
Гонадосоматический индекс (самцы)	7,1–7,9 7,5	2,9–7,6 5,5 (2)	2,3–11 6,1 (2,5)
Гонадосоматический индекс (самки)	_	_	3,5–4,7 4,2 (0,7)
Гонадосоматический индекс (общий)	7,1–7,9 7,5	2,9–7,6 5,5 (2)	2,3-11 5,8 (2,4)
Индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок	_	_	608–1653 1135 (523)

^{*} В числителе - пределы, в знаменателе - средние показатели, в скобках - стандартное

производителей налима, р. Собь, 1996 г.

Таблица 4.1

производителей, ле-	Общее			
8+	9+	10+	11+	Оощее
27	8	2	2	64
6	1	2	3	15
82:18	89:11	50:50	40:60	81:19
42	11	5	6	100
606–768	660-743	682-843	756–855	568-855
677 (35,8)	696 (30,9)	763	805	681 (46,8)
1915-3080	2220-3080	2350-4250	2860-4690	1850-4690
2482 (362)	2600 (239)	3300	3775	2506 (484)
667-828	733	697-800	743-854	654-854
737 (73)	755	749	812 (60,5)	749 (66,3)
2100-4720	3045	2840–3755	3080-4640	2083-4720
3045 (1100)	3043	3298	3993 (813)	3302 (944)
_606-828	660–743	682-843	743–855	568-855
688 (49,1)	700 (31,4)	756 (78,4)	810 (61,3)	694 (57,4)
1915-4720	2220-3080	2350-4250	2860-4690	1850-4720
2584 (587)	2649 (323)	3299 (861)	3906 (874)	2657 (669)
4,5–14,1	6,8–12,9	8,1-9,8	<u>5,3–7,7</u>	3,7–14,1
8,6 (2,7)	9 (2,1)	8,9	6,5	8,6 (2,2)
6,7-11	8.6	7,7–9,8	7,8–11,3	6,7–12
9,7 (1,6)	0,0	8,8	9,4 (1,8)	9,7 (1,5)
4,5–14,1	6,8–12,9	7,7–9,8	5,3–11,3	<u>3,7–14,1</u>
8,8 (2,5)	9 (2)	8,8 (1,1)	8,2 (2,2)	8,8 (2,1)
2,4–13,4	2,1-9,1	5,9-6,2	4,6–5,3	2,1-13,4
6,1 (2,4)	6,4 (2,1)	6,1	4,9	6,1 (2,2)
1,5–5,5	4,4	3,4–3,5	4-6	<u>1,5–6</u>
3,8 (1,3)	7,4	3,45	4,9 (1)	4,1 (1)
1,5–5,5	2,1-9,1	3,4-6,2	4-6	1,5–13,4
5,7 (2,4)	6,2 (2,1)	4,8 (1,5)	4,9 (0,7)	5,7 (2,2)
210-1510	820	<u>557–1998</u>	1627-2586	210-2586
856 (470)	020	1277	1993 (519)	1193 (654)
L	l	·	1	

отклонение (здесь и далее в таблицах).

Таблица 4.2 Зависимость ИАП (тыс. икр.) от размерно-весовых характеристик налима, р. Собь, 1996 г.

Размерные группы	Средняя ИАП в группе	Колебания ИАП в группе	Колич. экземп- ляров в группе	Коэф. корреляции ИАП с признаком	
	Промысл	овая длина	тела, мм		
650699	633 (379)	210-1250	5		
700–749	1269 (511)	820–1765	4	0.71	
750–799	1145	1145	1	0,71	
800–899	1702 (661)	787–2586 5			
	Масса тела	без внутре:	нностей, г	•	
1500–1999	800 (391)	543–1250	3		
2000–2499	815 (533)	210–1653	5		
2500–2999	1765	1765	1	0,59	
3000–3499	1471 (620)	787–1998	3		
3500–3999	1747 (750)	1145–2586	3		

В старших возрастных группах доминировали самки. Наиболее массовая возрастная группа 8+.

Промысловая длина производителей изменялась от 568 до 855 мм, в среднем составив 694 мм. Масса тела – от 1850 до 4720 г, в среднем – 2657 г. Средняя промысловая длина самок 749 мм, средняя масса тела 3302 г. Для самцов соответственно 681 мм и 2506 г.

Средний гепатосоматический индекс составил 8,8, при минимальном значении 3,7 и максимальном 14,1. У самок средняя величина индекса 9,7 (колебания от 6,7 до 12,0), у самцов – 8,6 (минимум – 3,7, максимум – 14,1). Средний показатель гонадосоматического индекса производителей 5,7 (крайние значения 1,5 и 13,4). У самок индекс изменялся от 1,5 до 6, составив в среднем 4,1; у самцов соответственно от 2,1 до 13,4, в среднем – 6,1.

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) колебалась от 210 тыс. до 2586 тыс. икринок, средний показатель 1193 тыс. икринок. Коэффициент корреляции Пирсона между ИАП и возрастом самок составил 0,54 (средняя значимая корреляция). Несколько выше уровень корреляции в выборке между ИАП и массой тела без внутренностей – 0,59 (средняя значимая корреляция), а также ИАП и промысловой длиной – 0,71 (сильная достоверная корреляция) (табл. 4.2).

В желудках мигрирующего налима найдено 7 видов жертв (молодь щуки и налима, ерш, окунь, елец, язь, тугун) с доминированием молоди щуки (59,1% от общего количества жертв). Карповые рыбы встречались реже (12,1%), главным образом елец (11,4%). Окунь, ерш, язь, тугун и молодь налима отмечены единично. Полупереваренные остатки рыб (время голодания более 2 сут.) наблюдались в желудках у 11% налимов (Ананичев, Гомазков, 1960); у 41% — желудки были пусты (продолжительность голодания более 7 сут.). Спектр жертв в желудках производителей отражал встречаемость потенциальных жертв в реке в период наблюдений.

4.1.2. Река Собь, 1997 г.

В период начала осенней анадромной миграции количество самцов доминировало над количеством самок в соотношении 4:1 (табл. 4.3). Возрастная структура включала особей от 7+ до 13+ лет. Наиболее часто встречались рыбы возрастной группы 10+.

Промысловая длина производителей изменялась от 520 до 860 мм, в среднем составив 702 мм. Масса тела — от 1125 до 5100 г, в среднем — 2831 г. Средняя промысловая длина самок 745 мм, средняя масса тела 3463 г. Для самцов соответственно 691 мм и 2655 г. Индивидуальная абсолютная плодовитость колебалась от 470 тыс. до 1520 тыс. икринок, величина среднего показателя ИАП 915 тыс. икринок.

4.1.3. Река Собь, 1998 г.

В сборах количественно самцы преобладали над самками в соотношении 3:2 (табл. 4.4). Возраст рыб варьировал от 5+ до 10+ лет. В возрастных группах 5+...8+ лет доминировали самцы, в 9+...10+ лет – самки. Группы 8+ и 9+ были наиболее массовые.

Промысловая длина производителей менялась от 505 до 845 мм, в среднем – 684 мм, масса тела – от 1370 до 5390 г, в среднем – 3346 г. Средняя промысловая длина самок 759 мм, средняя масса тела 4314 г; самцов – 630 мм и 2636 г соответственно. Средний гепатосоматический индекс производителей 13,5 (минимальное значение 6,1, максимальное – 17,7). Для самок величина индекса в среднем составила 13,6 (9,1 и 16,5 соответственно), для самцов – 13,4 (крайние значения 6,1 и 17,7). Колебания гонадосо-

Таблица 4.3 **Биологические характеристики производителей налима, р.Собь, 1997 г.**

_			Возраст	производител	пей, лет			Общее
Показатель	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	Оощее
N, экз., самцы	2	9	8	14	7	2	1	43
N, экз., самки	0	2	4	3	2	0	1	12
Соотношение полов (самцы:самки), %	100:0	82:18	67:33	82:18	78:22	100:0	50:50	78:22
Встречаемость в уловах, %	4	20	21	31	16	4	4	100
Промысловая длина тела, мм (самцы)	570–635 603	<u>520–730</u> 646 (70,6)	620–770 700 (48,7)	650–805 700 (49)	605–790 713 (58,9)	680 <u>–847</u> 764	762	520–847 691 (65,4)
Масса тела, г (самцы)	1300–2020 1660	1125–2895 2204 (614)	2190–3690 2785 (455)	1975–4060 2760 (574)	1790–3890 2899 (677)	2210-4075 3143	3500	1125-4075 2655 (676)
Промысловая длина тела, мм (самки)	-	698–790 744	652–740 709 (40,4)	721–860 796 (70,2)	645–800 723	-	780	645–860 745 (64,8)
Масса тела, г (самки)	_	2650-4115 3383	2620–3400 2966 (322)	3300–5100 3998 (965)	2535–4650 3593	-	3740	2535–5100 3463 (823)
Промысловая длина тела, мм (общая)	570-635 603	<u>520–790</u> 664 (77,4)	620–770 703 (44,4)	<u>650–860</u> 717 (63,4)	605–800 715 (64,2)	680–847 764	762–780 771	520–860 702 (68,5)
Масса тела, г (общая)	1300–2020 1660	1125-4115 2418 (798)	2190–3690 2845 (410)	1975–5100 2979 (788)	1790–4650 3053 (847)	2210 <u>4075</u> 3143	3500–3740 3620	1125–5100 2831 (779)
Индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок	_	864–1155 1010	470–946 740 (207)	838–1173 974 (177)	780–1520 1150	-	780	470–1520 915 (267)

Таблица 4.4 **Биологические характеристики производителей палима, р. Собь, 1998 г.**

		Возра	аст производителе	й, лет		Общее
Показатель	5+	6+	8+	9+	10+	Оощее
N, экз., самцы N, экз., самки Соотношение полов (самцы:самки), %	1 - 100:0	5 100:0	6 3 67:33	2 5 29:71	1 3 25:75	15 11 58:42
Встречаемость в уловах, % Промысловая длина тела, мм	4 560	19 505-690 571 (74,4)	35 620–700 648 (38,8)	27 695–785 740	15 670	100 505–785 630 (77,3)
(са́мцы) Масса тела, г (самцы)	1600	1370-2500 1832 (498)	1920–4110 2862 (951) 700–715	3490–5280 4385 720–845	2840 705–820	1370–5280 2636 (1130) 700–845
Промысловая длина тела, мм (самки)	-	-	710 (8,7)	785 (46,6)	763 (57,5)	759 (51,1) 3260–5390
Масса тела, г (самки)	-	-	3820-4230 4030 (205)	3610–5240 4488 (698)	3260–5390 4308 (1065)	4314 (685)
Промысловая длина тела, мм (общая)	560	505–690 571 (74,4)	620–715 668 (44,0)	695–845 772 (51,1)	670–820 740 (66,2)	505–845 684 (92,7)
Масса тела, г (общая)	1600	1370–2500 1832 (498)	1920–4230 3251 (958)	3490–5280 4459 (771)	2840–5390 3941 (11,38)	1370–5390 3346 (1272)
Гепатосоматический индекс (самцы)	6,1	10,3–16,7 13,3 (2,6)	11,6–17,7 14,3 (2,3)	14,9–15,3 15,1 (0,3)	12,8	6,1–17,7 13,4 (2,9)
Гепатосоматический индекс (самки)	-	-	12,1–16,3 14,6 (2,2)	9,1-14,7 12 (2,5)	13,4–16,5 15,2 (1,7)	9,1–16,5 13,6 (2,6)
Гепатосоматический индекс (общий)	6,1	10,3–16,7 13,3 (2,6)	11,6–17,7 14,4 (2,2)	9,1-15,3 12,9 (2,6)	12,8–16,5 14,6 (1,8)	6,1–17,7 13,5 (2,7)
Гонадосоматический индекс (самцы)	-	5,4–12,6 9,0 (3,6)	1,4–10,1 7,2 (3,1)	4,3–5,5 4,9 (0,8)	-	1,4-12,6 7,3 (3,1)
Гонадосоматический индекс (самки)	_	-	2,8–3,5 3,1 (0,4)	2,6–3,7 3,2 (0,5)	3,3-4,3 3,8 (0,5)	2,6-4,3 3,3 (0,5)
Гонадосоматический индекс (общий)	_	5,4–12,6 9,0 (3,6)	1,4-10,1 5,8 (3,2)	2,6–5,5 3,7 (1,0)	3,3-4,3 3,8 (0,5)	1,4–12,6 5,3 (2,9) 779–3402
Индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок	-	-	927–1361 1159 (219)	1128–3402 1952 (883)	779–2454 1571 (842)	1631 (763)

Таблица 4.5 Зависимость ИАП (тыс. икр.) от размерно-весовых характеристик налима, р. Собь, 1998 г.

Размерные группы	Средняя ИАП в группе	Колебания ИАП в группе	Колич. экземп- ляров в группе	Коэф. корреляции ИАП с признаком				
	Промысловая длина тела, мм							
700–749	1165 (319)	779–1568	5	i				
750–799	1385 (225)	1128-1548	3	0,86				
800–849	2656 (668)	2113–3402	3					
	Масса тела	без внутре:	нностей, г	·				
2280–2879	1159 (368)	779–1568	4					
2880-3479	1335 (209)	1128–1548	4	0,87				
3480-4079	2656 (668)	2113–3402	3					

матического индекса – от 1,4 до 12,6 (в среднем – 5,3). Для самок средняя величина данного индекса 3,3 (пределы от 2,6 до 4,3), для самцов – 7,3 (от 1,4 до 12,6).

Индивидуальная абсолютная плодовитость изменялась от 779 тыс. до 3402 тыс. икринок (средняя – 1631 тыс. икринок). Коэффициент корреляции ИАП и возраста самок составил 0,21 (слабая положительная корреляция), что связано как с величиной выборки, так и с разным темпом роста рыб внутри одной возрастной группы. Уровень корреляции выше между ИАП и массой тела без внутренностей 0,87 (положительная сильная достоверная корреляция), ИАП и промысловой длиной – 0,86 (положительная сильная достоверная корреляция) (табл. 4.5).

4.1.4. Река Войкар, 1999 г.

В конце осенней анадромной миграции самцы доминировали над самками в количественном соотношении, близком к 2:1. Рыбы имели возраст от 4+ до 9+ лет. Наиболее часто встречались особи возрастной группы 9+. Самцы доминировали в младших возрастных группах (4+ и 5+), самки – в старших (9+). Абсолютная длина производителей изменялась от 490 до 820 мм, в среднем составив 664 мм. Средняя абсолютная длина самок 773 мм (крайние значения 740 мм и 820 мм), самцов – 598 мм (крайние значения 490 мм и 780 мм).

4.1.5. Река Сыня, 2000 г.

В конце осенней анадромной миграции наблюдалось соотношение полов 1:1. В сборах присутствовали рыбы в возрасте от 4+ до 12+ лет. Доминирующая группа 6+.

Промысловая длина самцов изменялась от 425 до 799 мм со средним значением 630 мм; у самок — от 426 до 950 мм, в среднем — 688 мм. Средняя промысловая длина по выборке 659 мм. Средняя масса самцов составила 1950 г (крайние значения — от 500 до 3700 г). Средняя масса самок 2550 г (разброс от 470 до 6500 г). Общая средняя масса производителей 2250 мм.

Средний показатель гепатосоматического индекса составил 6,9 (минимальное значение индекса 5,7; максимальное – 8,3). Средняя ИАП 1258 тыс. икринок.

4.1.6. Реки Сыня, Собь, 2004 г.

В 2004 г. для увеличения репрезентативности анализируемой выборки было решено объединить данные по анадромной миграции в реках Сыне и Соби. На основании того, что в обе реки заходят производители полупроходного налима, которые принадлежат к одной генеральной совокупности (Тюльпанов, 1967а), такое объединение можно считать допустимым.

Соотношение самцов и самок -4:3. Возраст производителей изменялся от 3+ до 7+ лет. Наиболее массовая возрастная группа 6+.

Средняя промысловая длина производителей составила 559 мм (крайние значения 405 и 650 мм). Средняя масса тела по выборке 1390 г, минимальная — 512 г, максимальная — 2040 г. Средняя промысловая длина самок 567 мм, средняя масса тела 1465 г. Для самцов соответственно 554 мм и 1335 г.

Гепатосоматический индекс составил в среднем 8,64 при минимальном значении 6,9 и максимальном – 13,2. У самок средняя величина индекса 9,6; у самцов – 8,1. Средний показатель гонадосоматического индекса производителей 7,5 (крайние значения 4,7 и 15,1). У самок индекс в среднем 5, у самцов – 9,1. ИАП колебалась от 377 тыс. до 564 тыс. икринок, средний показатель по выборке 475 тыс. икринок.

В желудках производителей налима найдено 5 видов жертв (молодь щуки, ерш, окунь, елец, тугун). У 43% производителей желудки были пусты (продолжительность голодания более 7 сут.). Среди жертв доминировали ерш и елец (32,4 и 26,5% от

общего количества жертв соответственно). Молодь щуки встречалась единично. Спектр питания производителей налима отражал встречаемость в реках потенциальных жертв во время анадромной миграции.

4.1.7. Река Войкар, 2005 г.

В рассматриваемой выборке соотношение полов (самцы: самки) было сдвинуто в сторону преобладания самок — 1:2 (табл. 4.6). Возрастной ряд включал особей от 3+ до 12+ лет. В старших возрастных группах (6+...12+) доминировали самки. Наиболее массовые возрастные группы 4+ и 5+.

Промысловая длина тела производителей изменялась от 540 до 900 мм, в среднем составив 659 мм. Масса тела – от 1140 до 4440 г, в среднем – 1963 г. Средняя промысловая длина самок 665 мм, средняя масса тела 2012 г. Для самцов соответственно 646 мм и 1866 г.

Гепатосоматический индекс имел минимальное значение 3,2 и максимальное — 11,2, в среднем величина индекса составила 5,7. Средний индекс самок 6 (колебания от 3,2 до 11,2), у самцов — 5,1 (минимум — 3,4; максимум — 6,2). Средний показатель гонадосоматического индекса 5,5 (крайние значения 3,2 и 11,4). У самок индекс изменялся от 3,2 до 6,4, в среднем — 4,5; у самцов соответственно от 6,2 до 11,4, в среднем — 7,6.

ИАП изменялась от 412 тыс. до 2119 тыс. икринок, средний показатель по выборке 737 тыс. икринок. Коэффициент корреляции между ИАП и возрастом составил 0,58 (средняя корреляция). Несколько выше уровень корреляции в выборке между ИАП и массой тела без внутренностей – 0,64 (средняя значимая корреляция), а также ИАП и промысловой длиной – 0,61 (средняя корреляция) (табл. 4.7).

Спектр питания включал 6 видов рыб (молодь щуки, ерш, окунь, язь, пелядь, пыжьян). Среди жертв доминировал ерш (43%). Окунь в качестве объекта питания использовался производителями налима несколько реже (14%). Щука, пыжьян и язь встречались единично. Параллельно со сбором материала по производителям налима собирался материал по производителям сиговых. Часть биологического материала после проведения биоанализа утилизировалась в реку. Пелядь, попадавшаяся в желудках налима (22% от общего количества жертв), была продуктом такой утилизации. Таким образом, налим в качестве пищи использует не только живые объекты питания, но и мертвые,

Таблица 4.6 **Биологические характеристики производителей налима, р. Войкар, 2005 г.**

	Возраст производителей, лет							
Показатель	3+	4+	5+	6+	7+	12+	Общее	
N, экз., самцы	1	1	2	_	1	_	5	
N, экз., самки	-	3	2	2	2	1	10	
Соотношение полов (самцы:самки), %	100:0	25:75	50:50	0:100	33:67	0:100	33:67	
Встречаемость в уловах, %	6,5	27	27 640–720	13	20	6,5	100 540-720	
Промысловая длина тела, мм (самцы)	540	660	680	_	670	-	646 (66,2)	
Масса тела, г (самцы)	1200	1680	1900–2620 2260	-	1930	-	1200–2620 1866 (513)	
Промысловая длина тела, мм (самки)	-	550-660 610 (55,7)	600–630 615	650–720 685	630–690 660	900	550-900 665 (94,9)	
Масса тела, г (самки)	-	1140–1640 1407 (252)	1500–1520 1510	1880–2400 2140	1900–2260 2080	4440	1140-4440 2012 (935)	
Промысловая длина тела,	540	550-660 623 (51,9)	600–720 648 (51,2)	650 <u></u> 720 685	630-690 663 (51,2)	900	540–900 659 (84,4)	
мм (общая)		1140–1680	1500–2620	1880–2400	1900–2260		1140-4440	
Масса тела, г (общая)	1200	1475 (247)	1885 (523)	2140	2030 (523)	4440	1963 (801)	
Гепатосоматический индекс (самцы)	5,2	4,6	$\frac{6-6,2}{6,1}$	-	3,4	-	3,4–6,2 5,1 (1,2)	
Гепатосоматический индекс (самки)	-	3,2-11,2 6,5 (4,2)	5,5–6,8 6,1	4,8-6,5 5,7	4,9–6,2 5,5	6,3	3,2–11,2 6 (2,1)	
Гепатосоматический индекс (общий)	5,2	3,2-11,2 6 (3,5)	5,5–6,8 6,1 (0,5)	4,8-6,5 5,7	3,4-6,2 4,8 (0,5)	6,3	3,2–11,2 5,7 (1,8)	
Гонадосоматический индекс (самцы)	6,3	7,6	6,4–11,4 8,9	_	6,2	_	6,2–11,4 7,6 (2,2)	
Самцы) Гонадосоматический индекс (самки)	-	3,2-5 4,2 (0,9)	4,1–4,3 4,2	<u>4–4,8</u> 4,4	3,8-4,4 4,1	6,4	3,2–6,4 4,5 (0,8)	
Гонадосоматический индекс (общий)	6,3	3,2 <u>-7,6</u> 5,1 (1,9)	4,1–11,4 6,6 (3,4)	<u>4-4,8</u> 4,4	3,8-6,2 4,8 (3,4)	6,4	3,2–11,4 5,5 (2)	
Индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок	-	412-642 513 (118)	<u>466–534</u> 500	708–863 785	509–632 570	2119	412–2119 737 (504)	

Таблица 4.7 Зависимость ИАП (тыс. икр.) от размерно-весовых характеристик налима, р. Войкар, 2005 г.

Размерные группы	Средняя ИАП в группе	Колебания ИАП в группе		
	Промысл	овая длина	гела, мм	
550-649	527 (69)	466–642	5	
650-749	654 (187)	412–863	4	0,61
850–949	2119	2119	1	
	Масса тела	без внутре	нностей, г	•
0-1000	485	485	1	1
1001-2000	596 (146)	412-863	8	0,64
3001–4000	2119	2119	1	

выполняя функции санитара водоема. Полупереваренные остатки (время голодания более 2 сут.) наблюдались в желудках у 13% производителей налима.

4.1.8. Река Войкар, 2006 г.

Соотношение полов (самцы:самки) – 2:1. Возрастной ряд включал рыб в возрасте от 5+ до 12+ лет. Доминирующая группа 9+ лет.

Промысловая длина тела производителей изменялась от 520 до 870 мм, в среднем составив 697 мм. Масса тела – от 1700 до 4680 г, в среднем – 2730 г. Средняя промысловая длина самок 728 мм, средняя масса тела 3005 г. Для самцов соответственно 682 мм и 2593 г.

Минимальное значение гепатосоматического индекса 4,7, максимальное -10,3, средняя величина -7,5. Средний индекс самок 8,5, у самцов -7. Средний показатель гонадосоматического индекса составил 5,3 (крайние значения 2,6 и 10). У самок средняя величина индекса 4,3, у самцов -5,8. Средняя ИАП по выборке 343 тыс. икринок.

4.1.9. Реки Войкар, Собь, 2007 г.

В данный год, так же как и в 2004 г., для увеличения уровня репрезентативности были объединены данные по анадромной миграции производителей налима из двух уральских притоков.

Возраст производителей изменялся от 6+ до 13+ лет. Доминирующая возрастная группа 7+. Соотношение полов (самцы:самки) — 2:1. Средняя промысловая длина по выборке 593 мм (минимум — 550 мм, максимум — 870 мм), средняя масса 1698 г (1240 и 4680 г соответственно). Величина гепатосоматического индекса в среднем 7,9 (минимум — 5,9, максимум — 9,4). Средний показатель гонадосоматического индекса 9,6 (крайние значения — 5,6 и 16,1). Средняя ИАП 1237 тыс. икринок. Большая часть производителей (70%) во время миграции питалась. Кроме рыб (ерш, окунь, елец, молодь щуки) в качестве объектов питания были представлены беспозвоночные — личинки хирономид.

4.2. ПРОИЗВОДИТЕЛИ НА НЕРЕСТИЛИЩАХ

Заключительной стадией анадромной миграции производителей налима является достижение нерестилищ. К концу ноябряначалу декабря полностью формируются гонады, производители набирают жировые запасы, аккумулирующиеся в печени. Нерест растянут. В одно и то же время можно встретить особей, поднимающихся в район нерестилищ, и особей, которые уже отнерестились.

4.2.1. Река Войкар, 2000 г.

Рассматриваемая выборка (табл. 4.8) неоднородна по стадиям зрелости гонад: две самки имели II стадию (3,4%), пять самцов и четыре самки – VI стадию (15,5%). У остальных особей (81,1%) гонады были IV стадии зрелости. Самцы количественно преобладали над самками в соотношении 2:1. Возраст производителей варьировал от 4+ до 14+ лет. Доминировали особи в возрасте 6+. Самцы преобладали в младших возрастных группах, самки — в старших.

Средняя величина промысловой длины тела самцов 647 мм (крайние значения 553 и 876 мм), средний показатель у самок 698 мм (минимум 502 мм, максимум 1027 мм). В среднем промысловая длина тела составила 663 мм. Масса тела самцов в среднем 2300 г (крайние значения 1200 и 5800 г), самок — 2900 г (крайние значения 1040 и 6750 г). Общая средняя масса тела 2489 г.

Средняя величина гепатосоматического индекса самцов 8,7 (минимальное значение 2,8, максимальное – 14,6), самок – 11

Биологические особенности

T		<u> </u>	•	Возраст
Показатель	4+	5+	6+	7+
N, экз., самцы	1	9	18	5
N, экз., самки	3	3	4	2
Соотношение полов (самцы:самки), %	25:75	75:25	82:18	71:29
Встречаемость в уловах, %	7	21	38	12
Промысловая длина тела, мм (самцы)	604	553–666 605 (33)	570–667 616 (26,5)	636–799 679 (68)
Масса тела, г (самцы)	1680	1200–2400 1854 (338)	1460–2400 1898 (260)	1960–3700 2464 (739)
Промысловая длина тела, мм (самки)	502-589 551 (45)	574–605 594 (17,1)	599–676 644 (36)	617–651 634
Масса тела, г (самки)	1040–1460 1317 (240)	1580–1720 1627 (80,1)	1620–2100 1875 (216)	1840–1910 1875
Промысловая длина тела, мм (общая)	502–604 565 (45)	553–666 602 (29,5)	570–676 621 (29)	617–799 666 (60,5)
Масса тела, г (общая	1040–1680 1408 (267)	1200–2400 1798 (308)	1460–2400 1894 (248)	1840–3700 2296 (668)
Гепатосоматический индекс (самцы)	11,4	3,9–14,6 8,9 (3,6)	6,5-14,4 9,9 (2,3)	4,8-6,6 5,8
Гепатосоматический индекс (самки)	10–10,2 10,1 (0,13)	10,2–13,1 11,5 (1,4)	8,2–13,6 10,5 (2,5)	8,1–15,1 11,6
Гепатосоматический индекс (общий)	10-11,4 10,5 (0,64)	3,9–14,6 9,6 (3,3)	6,5–14,4 10 (2,3)	4,8–15,1 7,4 (3,5)
Гонадосоматический индекс (самцы*)	25,4	12,7–40 27,3 (8,9)	9,5–37,7 23,4 (7,4)	15,4–35,8 26 (8,4)
Гонадосоматический индекс (самки*)	-	12,3	10,4–13,3 12 (1,5)	10,7–14 12,3
Гонадосоматический индекс (общий*)	25,4	12,3-40 25,7 (9,7)	9,5-37,7 21,4 (8,1)	10,7–35,8 22,1 (9,6)
Индивидуальная абсолютная плодовитость, тыс. икринок*	-	589	464–930 651 (246)	686–875 781

^{*}Только для производителей, имеющих IV стадию зрелости гонад (здесь и далее).

производителей налима в р. Войкаре, 2000 г.

производителей, лет

Таблица 4.8 Общее

8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	Оощее
1	2	1	1	1	-	-	39
2	-	1	2	-	1	1	19
33:67	100:0	50:50	33:67	100:0	0:100	0:100	67:33
5	3	3	5	2	2	2	100
723	738–876 807	718	799	833	-	-	553–876 647 (74)
3100	3100–5700 4400	2880	4250	5800	-	-	1200–5800 2299 (1009)
616–728 672	_	871	868–886 877	-	982	1027	502–1027 698 (152)
1750–2900 2325	-	5100	5100-6500 5800	-	6500	6750	1040–6750 2878 (1982)
616–728 689 (63)	738–876 807	718–871 795	799–886 851 (46)	833	982	1027	502–1027 663 (107)
1750–3100 2583 (729)	3100–5700 4400	2880–5100 3990	4250–6500 5283 (1136)	5800	6500	6750	1040–6750 2489 (1412)
12,3	4,5–7,6 6,1	2,8	-	6,9	-	_	2,8–14,6 8,7 (3)
10,3–21,3 15,8	_	10,1	11,5–11,6 11,5	-	7,4	6,4	6,4–21,3 11 (3,3)
10,3–21,3 14,6 (5,9)	4,5–7,6 6,1	2,8–10,1 6,4	11,5–11,6 11,5 (0,1)	6,9	7,4	6,4	2,8–21,3 9,5 (3,3)
_	27,5–30,5 29	24,8	31,7	18.	_	_	9,5-40 25,3 (7,4)
13,5–17,3 15,4	_	12,8	11,7–17,8 14,8	-	17	14	10,4–17,8 13,6 (2,4)
13,5–17,3 15,4 (2,7)	27,5–30,5 29	12,8–24,8 18,8	11,7-31,7 20,4 (10,3)	18	17	14	9,5–40 22 (8,3)
648–989 818	_	1347	1815–2811 2313	_	3033	3000	464–3033 1365 (973)
	1		l		1	L	l

Таблица 4.9 Зависимость ИАП (тыс. икр.) от размерно-весовых характеристик налима в р. Войкаре, 2000 г.

Размерные группы	Средняя ИАП в группе	Колебания ИАП в группе					
	Промысловая длина тела, мм						
590-739	718 (191)	464–989	8				
740–889	1991 (747)	1347-2811	3	0,94			
890–1040	3017	3000–3033	2				
	Масса тела	без внутре	нностей, г	•			
1001–2000	718 (191)	464–989	8				
3001-4000	1581	1347–1815	2	0,95			
4001–5000	2948 (120)	2811–3033	3				

(крайние значения 6,4 и 21,3). Средний показатель индекса по выборке 9,5. Гонадосоматический индекс самцов с IV стадией зрелости гонад в среднем составил 25,3 (минимум 9,5, максимум 40), средняя величина индекса для самок с гонадами IV стадии зрелости 13,6 (крайние значения 10,4 и 17,8). Средний показатель индекса по выборке 22.

ИАП самок изменялась от 464 тыс. до 3033 тыс. икринок и составила в среднем 1365 тыс. Коэффициент корреляции между ИАП и возрастом самок равен 0,93, между ИАП и массой тела без внутренностей — 0,95, между ИАП и промысловой длиной — 0,94. Все корреляции положительные сильные достоверные (табл. 4.9).

Большая часть производителей (57%) не питалась (продолжительность голодания более 7 сут.). У 36% обследованных особей в желудках наблюдались полупереваренные остатки, которые не удалось идентифицировать (время голодания более 2 сут.). Только у 7% производителей желудки были наполнены. Спектр питания налима на нерестилище включал всего три вида рыб (язь, ерш, чир). Низкая концентрация жертв и высокая численность производителей налима на ограниченной территории нерестилища привела к тому, что большая часть рыб не питалась.

Морфологическая характеристика производителей налима приведена в табл. 4.10.

Таблица 4.10 Морфологическая характеристика производителей налима из уральских притоков р. Оби и степень их сравнительного различия (по *U*-критерию Манна–Уитни)

	p. B	юйкар (30 экз.)		р. Сев. Сосьва (12 экз.)			
Признак	Колебания	Среднее	Стандартное отклонение	<i>U</i> -критерий	Колебания	Среднее	Стандартное отклонение	
Длина тела (<i>l</i>), мм	553–738	629	52,4	123	421–910	688	165	
·	Вп	процента	х к длине	тела				
Наибольшая высота тела	13,5–18,7	16,2	1,70	133	14,8-20,5	16,7	1,65	
Наименьшая высота тела	3,7-4,8	4,4	0,32	122	3,7–6,7	4,8	0,77	
Толщина тела	12,4–18,6	15,1	1,88	130	10,7-18,8	15,6	2,57	
Антедорсальное расстояние	34,3-38,8	36,0	1,48	122	33,6-39,4	36,8	1,52	
Антепектральное расстояние	20,3-23	21,4	0,76	87	21,2-23,7	22,3	0,72	
Антевентральное расстояние	17,5-19,8	18,7	0,66	68	19,3-22,7	20,3	1,00	
Антеанальное расстояние	48,8-55,5	52,0	2,30	109	48-57,4	53,9	3,21	
Длина головы	19,8-22,4	20,8	0,75	76	20,5-23	22,0	0,75	
Длина основания I D	6-8,8	6,9	0,82	121	6,4–9	7,4	0,71	
Длина основания II D	45,5-49,9	47,7	1,43	90	41,2-48,7	45,5	2,09	
Высота II D	2,9-4,5	3,3	0,42	122	2,6-4,3	3,4	0,51	
Длина основания А	36,3-64,3	40,5	6,73	123	35,6-42,5	38,3	2,17	
Высота А	2,7–4	3,0	0,34	121	2,5-3,8	3,2	0,38	
Длина <i>Р</i>	12,1-15,3	13,7	0,85	94	11,9–14,1	12,8	0,66	
Длина <i>V</i>	8,8-13,1	10,6	1,27	74	6,6–10,7	8,5	1,50	
Расстояние <i>P</i> – <i>V</i>	5,4-8,4	7,2	0,74	70	7,2–10,3	8,7	0,89	
Расстояние Р-А	29,8-36,1	33,4	1,66	133	30,6–37,6	34,0	2,75	
Расстояние V-A	31,6-37,8	34,6	1,66	145	30–37,6	34,4	2,78	

Окончание табл. 4.10

	p. B	ойкар (30 экз.)		р. Сев	. Сосьва (12 э	кз.)
Признак	Колебания	Среднее	Стандартное отклонение	<i>U</i> -критерий	Колебания	Среднее	Стандартное отклонение
•	Впр	оцентах	к длине	головы			
Длина рыла	27,7-34,8	31,6	1,83	132	30,5–34	31,9	1,03
Заглазничный отдел головы	57,9-65,7	61,0	1,90	124	53,6-63,3	59,9	2,60
Диаметр головы	53,9–68,8	59,1	4,47	72	59,3-80,9	68,8	6,65
Высота головы у затылка	45,5–59,4	50,6	3,82	122	43,8-62,3	52,7	5,35
Ширина лба	26,2–34,1	29,6	2,06	123	28,1–33,5	30,5	1,85
Длина верхней челюсти	42–46,6	44,1	1,47	126	40,8–45,7	43,1	1,79
Длина нижней челюсти	42,9–55,4	48,9	2,90	123	42,7–56	50,2	3,76
•	Μe	ристиче	ские при	знаки			
Число лучей в I D	10–14	11,7	1,29	143	10–14	11,8	1,42
Число лучей в II D	65–80	75,5	3,72	90,5	63–80	71,5	4,21
Число лучей в <i>Р</i>	16–21	19,1	1,64	138	18–21	19,3	0,97
Число лучей в V	7–8	7,7	0,49	92,5	7–8	7,1	0,29
Число лучей в <i>А</i>	63–74	70,2	3,05	101,5	58–75	66,2	5,27
Число жаберных тычинок	8–10	8,9	0,52	136	8–9	8,8	0,45
. Число пилорических придатков	63–124	86,7	18,45	123	69–152	99,8	24,94
Число грудных позвонков	24–27	25,9	0,80	131	25–28	26,3	0,75
Число хвостовых позвонков	38–41	39,7	0,70	144	38–41	39,8	0,87

Примечание. Здесь и далее жирным шрифтом выделен достоверный (статистическая значимость $p \le 0.01$) уровень различий по U-критерию.

4.2.2. Река Северная Сосьва, 2001 г.

На нерестилищах р. Сев. Сосьвы в одно и то же время (январь) отмечено присутствие производителей с разной степенью зрелости гонад. В сборах три самца и три самки имели VI стадию зрелости (50%), у остальных производителей налима гонады были IV стадии зрелости. По численности самцы уступали самкам в соотношении 1:2. Возраст производителей варьировал от 4+ до 13+ лет (табл. 4.11). Доминировали особи в возрасте 6+ лет. Самцы преобладали в младших возрастных группах (4+...6+), самки – в старших (7+...13+). Средняя величина промысловой длины тела самцов 488 мм (крайние значения 421 и 595 мм), самок – 788 мм (минимум 645 мм, максимум 910 мм). В среднем промысловая длина тела составила 688 мм. Средняя масса тела самцов 968 г (крайние значения 700 и 1420 г), самок – 4913 г (от 2650 до 6400 г). Общая средняя масса тела 3598 мм.

Средний гепатосоматический индекс самцов 8,1 (минимальное значение 4,9, максимальное – 12,3), самок – 10,7 (крайние значения 5,4 и 14,7). Средний показатель индекса 10,1. Гонадосоматический индекс самцов с IV стадией зрелости гонад составил 13,5, средняя величина индекса для самок с гонадами IV стадии зрелости гонад 9,9 (крайние значения 6,7 и 14,2). Средний показатель индекса 10,5. ИАП самок изменялась от 798 тыс. до 1452 тыс. икринок и составила в среднем 1150 тыс. икринок.

17% производителей не питалось (продолжительность голодания более 7 сут.). У 8% наблюдались полупереваренные остатки рыб (время голодания более 2 сут.). Основная часть (75%) налима активно кормилась. В желудках производителей были найдены: ерш (39% от всего количества жертв), елец (30%), язь (17%), минога (6%), молодь щуки (4%), плотва (3%) и окунь (1%).

Морфологическая характеристика производителей налима приведена в табл. 4.10.

Таблица 4.11 Биологические особенности производителей налима в р. Сев. Сосьве, 2001 г.

_			Возрас	т производител	іей, лет			Общее
Показатель	4+	6+	7+	9+	10+	12+	13+	Оощее
N, экз., самцы	1	3	_	_	_	_	-	4
N, экз., самки	_	-	2	2	1	2	1	8
Соотношение полов (самцы:самки), %	100:0	100:0	0:100	0:100	0:100	0:100	0:100	33:67
Встречаемость в уловах, %	8	25	17	17	8	17	8	100 421–595
Промысловая длина тела, мм (самцы)	421	450–595 510 (76) 800–1420	_	_	-	_	-	488 (76) 700–1420
Масса тела, г (самцы)	700	1057 (323)	-	-	-	_	-	968 (319)
Промысловая длина тела, мм (самки)	_	_	645-730	800–810 805	760	825	910	645-910 788 (78)
Масса тела, г (самки)	-	_	2650–3000 2825	5900	3500	5700–6250 5975	6400	2650-6400 4913 (1574)
Промысловая длина тела, мм (общая)	421	450–595 510 (76) 800–1420	645–730 688	800–810 805	760	825	910	421-910 688 (165)
Масса тела, г (общая)	700	1057 (323)	2650–3000 2825	5900	3500	5700–6250 5975	6400	700-6400 3598 (2319)
Гепатосоматический индекс (самцы)	5,6	9,8 (4,2)	-	-	_	_	-	4,9-12,3 8,1 (4) 5,4-14,7
Гепатосоматический индекс (самки)	_	_	9,1-9,9 9,5 9,1-9,9	13–14,7	5,4	12,8–13,4	7,7	10,7 (3,2) 4,9–14,7
Гепатосоматический индекс (общий)	5,6	4,9–12,3 9,8 (4,2)	9,1 <u></u> 9,9 9,5	$\frac{13-14,7}{13,8}$	5,4	12,8–13,4 13,1	7,7	10,1 (3,5)
Гонадосоматический индекс (самцы*)	-	13,5	_	_	-	-	_	13,5
Гонадосоматический индекс (самки*)	_	_	9,5	_	14,2	$\frac{8,9-10,3}{9,6}$	6,7	6,7-14,2 9,9 (2,8) 6,7-14,2
Гонадосоматический индекс (общий*)	-	13,5	9,5	_	14,2	8,9-10,3 9,6 1118-1387	6,7	10,5 (2,9) 798–1452
Индивидуальная абсо- лютная плодовитость, тыс. икринок*	_	_	798	_	1452	1253	994	1150 (272)

4.2.3. Река Северная Сосьва, 2004 г.

Возраст производителей варьировал от 3+ до 9+ лет (табл. 4.12). Доминировали особи в возрасте 6+ лет.

Средняя промысловая длина тела по выборке 457 мм (крайние значения 298 и 744 мм). Масса тела в среднем 924 г (крайние значения 233 и 2700 г).

Таблица 4.12 Размерно-возрастные характеристики покатных производителей налима в р. Сев. Сосьве, 2004 г.

Показатель		Возраст производителей, лет						
показатель	3+	4+	5+	6+	9+	Общее		
Количество, экз.	3	4	1	5	1	14		
Встречаемость в уловах, %	21	29	7	36	7	100		
Промысловая длина тела, мм	298–402 348 (52,1)	412–537 470 (55,4)	460	387–509 454 (62,3)	744	298–744 457 (110)		
Масса тела, г	$\frac{233-537}{383 (152)}$	643–1300 939 (278)	905	542–1440 966 (413)	2700	233–2700 924 (620)		

4.3. ПРОИЗВОДИТЕЛИ ВО ВРЕМЯ ЗИМНЕ-ВЕСЕННЕЙ ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ С НЕРЕСТИЛИЩ

Покатная миграция производителей налима с нерестилищ носит продолжительный характер и может длиться в течение нескольких месяцев.

4.3.1. Река Войкар, 2000 г.

Возрастной ряд изменялся от 5+ до 8+ лет. Наиболее массовой была возрастная группа 7+. Самцы численно преобладали над самками в соотношении 5:1.

Промысловая длина самцов в выборке изменялась от 550 до 810 мм, в среднем составив 690 мм. Аналогичный показатель для самок имел крайние значения от 500 до 760 мм, в среднем 630 мм. Общая средняя промысловая длина тела 679 мм.

Средняя величина гепатосоматического индекса для самцов 4,7, для самок – 6,4. Общий средний показатель индекса 5,5.

Всего питалось 17% покатных особей налима. У остальных рыб желудки были пусты. Спектр питания включал водных личинок насекомых (в основном веснянок *Arcynopteryx compacta* (McLachlan, 1872)) и собственную икру.

4.3.2. Река Войкар, 2004 г.

Возраст производителей варьировал от 3+ до 13+ лет (табл. 4.13). Доминировали особи в возрасте 8+ лет. Средняя промысловая длина тела по выборке 749 мм (крайние значения 500 и 1000 мм).

Таблица 4.13 Размерно-возрастные характеристики покатных производителей налима в р. Войкаре, 2004 г.

T		В	озраст произ	водителей, ле	ет	
Показатель	3+	4+	5+	6+	7+	8+
Количество, экз.	3	2	3	8	7	10
Встречаемость в уловах, %	6	4	6	17	15	21
Абсолютная длина тела, мм	550	-	660–690 675	660–860 760 (83)	760–890 850 (62)	710–1000 872 (132)
Промысловая длина тела, мм	500–510 505	640	580–640 613 (31)	610–800 708 (79)	720–820 776 (52)	610–940 783 (119)
П	В	озраст произ	Общее			
Показатель	9+	10+	11+	13+		щее
Количество, экз.	6	5	3	1	4	18
Встречаемость в уловах, %	13	10	6	2	1	00
Абсолютная длина тела, мм	730–990 893 (121)	1000	-	1060	550–1060 833 (138)	
Промысловая длина тела, мм	690–910 829 (107)	770–920 84,5	_	1000		<u>-1000</u> (130)

4.4. АНАЛИЗ МАТЕРИАЛА

При анализе половозрастной структуры нерестового стада полупроходного налима р. Оби видно, что, за редким исключением (сборы на р. Войкаре в 2005 г. во время анадромной миграции и на р. Сев. Сосьве в 2001 г. во время нереста), численность самцов превышает численность самок в несколько раз. Такое соотношение является нормальным в популяциях рыб, где самцы созревают раньше, а самки нерестятся не ежегодно, пропуская сезоны нереста для восстановления своих энергетических запасов (Никольский, 1974). Половозрастная структура группировки производителей, когда самцы численно преобладают в младших возрастах, а самки — в старших, подтверждает данное мнение. В то же время наблюдаемые отклонения от рассмотренного выше соотношения полов объясняются неравномерным распределением и разной миграционной активностью самцов и самок (Никольский, 1974).

Возраст впервые созревающих самцов полупроходного налима р. Оби 3+ и 4+. Самки впервые созревают на год-два позже. Отсутствие самцов в старших возрастных группах объясняется их повышенной, по сравнению с самками соответствующего возраста, смертностью. Доминирующий возраст производителей во время анадромной миграции и на нерестилищах колеблется в разные годы и зависит от численности соответствующих поколений (табл. 4.14). Можно проследить, как в течение нескольких лет на нерестилища приходят особи одной доминирующей возрастной группы. Так, во время анадромной миграции в 1998 и 1999 гг. отмечен массовый подъем производителей генерации 1990 г. В 2005 и 2007 гг. аналогичный случай отмечен для рыб, родившихся в 2000 г. Этот факт может служить примером, как впервые созревающие самцы и через один-два года массово созревающие самки формируют в разные годы доминирующее поколение производителей. Возрастная структура производителей в различных нерестовых притоках сходна. Например, в зимний сезон 2000/2001 г. на реках Сев. Сосьве и Войкаре наблюдалась одна доминирующая возрастная группа (6+) и было сходное распределение возрастов (см. табл. 4.8, 4.11, 4.14).

Максимальный возраст самцов в наших сборах составил 13+ лет (р. Собь, 1997 г.; р. Войкар, 2004 г.), самок – 14+ лет (р. Войкар, 2000 г.). Максимально зафиксированный возраст на-

Таблица 4.14 Биологические показатели производителей налима за годы наблюдений

Этапы жизни			Анад	ромная мигр	рация			
Год наблюдения	1996	1997	1998	1999	2000	2004	2005	
Доминирующий возраст, лет	8+	10+	8+	9+	6+	6+	4+5+	
Промысловая	568-855	520-860	505-845	490-820	425-799	405-650	540-900	
длина тела, мм	694 (57,4)	702 (68,5)	684 (92,7)	664 (134)	659 (115)	559 (60)	659 (84,4)	
Масса тела, г	1850-4720	1125-5100	1370-5390	_	470–6500	512-2040	1140-4440	
iviacca icsia, i	2657 (669)	2831 (779)	3346 (1272)	_	2250 (1525)	1390 (377)	1963 (801)	
иап,	210-2586	470-1520	779–3402	_	1108-1408	377-564	412-2119	
тыс. икринок	1193 (654)	915 (267)	1631 (763)		1258	475 (62)	737 (504)	
Гепатосомати-	3,7–14,1	_	6,1-17,7	_	5,7-8,3	6,9–13,2	3,2-11,2	
ческий индекс	8,8 (2,1)		13,5 (2,7)		6,9 (2,3)	8,6 (1,9)	5,7 (1,8)	
	Анадр	омная		Нерест	Покатная			
Этапы жизни	мигр		Зима 2	000/01	2004 г.	миграция		
Год наблюдения	2006	2007	Р. Войкар	Р. Сев. Сосьва	2004 г.	2000 г.	2004 г.	
Доминирующий возраст, лет	9+	7+	6+	6+	6+	7+	8+	
Промысловая	520-870	550-870	502-1027	421-910	298-744	500-810	500-1000	
длина тела, мм	697 (77,9)	593 (70)	663 (107)	688 (165)	457 (110)	679 (94)	749 (130)	
,	1700-4680	1240-4680	1040-6750	700-6400	233-2700			
Масса тела, г	2730 (1081)	1698 (915)	2489 (1412)	3598 (2319)	924 (620)	_		
иап.	310-376	936-1538	464-3033	798-1452				
тыс. икринок	343	1237	1365 (973)	1150 (272)	-			
Гепатосомати-	4,7–10,3	5,9-9,4	2,8–21,3	4,9–14,7		4,7-6,4 5,5		

лима в Обском бассейне приводят А.Л. Гаврилов (1995) для р. Лонготъеган (16+ лет), А.Н. Петкевич и Г.И. Никонов (1969) для дельтовой части р. Оби (18+ лет). В фондах лаборатории экологии рыб ИЭРиЖ УрО РАН хранится позвонок налима, возраст которого 22 года. По-видимому, данный экземпляр наиболее старый из документально подтвержденных в Обском бассейне. На р. Енисее описан налим 24+ лет (Волгин, 1958; Подлесный, 1958).

Наименьший размер производителей за годы наблюдений составил 405 мм, масса тела 470 г. Массовое созревание проис-

ходит при средних показателях промысловой длины 668 мм, массы тела 2495 г. Самый крупный из промеренных производителей имел промысловую длину 1027 мм и массу 6750 г (см. табл. 4.14). Данные, собранные на р. Сев. Сосьве в 2004 г., не принимались в расчет при оценке размерных показателей производителей налима, так как в данных зимних сборах присутствовали одновременно полупроходные и оседлые особи, что подтверждается резкими различиями в темпе роста. Оседлые особи (тугорослая форма) встречаются в верхнем и среднем течении уральских нерестовых притоков и верховых озерах (например в оз. Ворчато).

Многие авторы указывают на отсутствие у налима полового диморфизма (Мельянцев, 1947; Тюльпанов, 1967а; Сорокин, 1976; и др.). Сравнение морфологии самцов и самок из наших сборов показывает, что у обского налима половой диморфизм выражен слабо. Достоверные различия (уровень статистической значимости $p \le 0.01$) выявлены только по четырем из 35 сравниваемых признаков: самки крупнее (так как средний возраст самок выше), у них больше индекс пектроанального расстояния, у самцов — индексы брюшного плавника и основания анального плавника (табл. 4.15).

Между производителями, зашедшими в разные уральские притоки (реки Сев. Сосьва и Войкар), обнаружен ряд различий (см. табл. 4.11). У налима из р. Войкар достоверно (уровень статистической значимости $p \le 0,01$) выше численность лучей в брюшном и во втором спинном плавниках; длиннее грудные, брюшные плавники и больше основание второго спинного плавника. У рыб, нерестящихся в р. Сев. Сосьве, больше индексы диаметра головы, длины головы, антепектрального, антевентрального и пектровентрального расстояний. Всего отличия найдены по десяти признакам из 35 сравниваемых. Выяснение причин возникновения морфологической разнородности между производителями, принадлежащими к одной популяции, но размножающимися в разных нерестовых притоках — задача будущих исследований.

Известно (Бочкарев, 2009), что уровень хронографической изменчивости внутри одной популяции в отдельных случаях может быть сопоставим с уровнем межпопуляционной изменчивости. Размерные показатели производителей налима изменяются в значительных пределах (см. табл. 4.14) и связаны с условиями нагула.

Таблица 4.15 Морфологическая характеристика самцов и самок палима и степень их сравнительного различия (по *U*-критерию Манна–Уитни)

	Ca	амцы (19 экз.)			Самки (23 экз.)			
Признак	Колебания	Среднее	Стандартное отклонение	<i>U</i> -критерий	Колебания	Среднее	Стандартное отклонение	
Длина тела (<i>l</i>), мм	421–738	591	89,28	113	602–910	737	103,41	
·	Вп	процента	х к длине	тела				
Наибольшая высота тела	13,7–18,7	16,3	1,40	171	13,5–20,5	16,5	2,02	
Наименьшая высота тела	3,9-6,7	4,7	0,69	155	3,7–4,7	4,4	0,37	
Толщина тела	12,8–18,6	15,1	1,81	166	10,7–18,8	15,5	2,64	
Антедорсальное расстояние	33,6-38,8	35,9	1,35	142	34,3-39,4	37,0	1,54	
Антепектральное расстояние	20,7-23,1	21,8	0,80	167	20,3-23,7	21,9	0,94	
Антевентральное расстояние	17,5–22,7	19,3	1,25	157	17,9–21,3	19,6	1,02	
Антеанальное расстояние	48–55,5	51,9	2,39	139	48,8–57,4	54,0	3,04	
Длина головы	19,8-22,8	21,1	1,01	153	20,3–23	21,6	0,88	
Длина основания I D	6-8,8	7,2	0,72	169	6–9	7,1	0,89	
Длина основания II D	45,1-49,9	47,4	1,46	153	41,2-49,8	45,9	2,41	
Высота II D	2,7–3,8	3,2	0,30	134	2,6–4,5	3,6	0,55	
Длина основания <i>А</i>	36,3-64,3	41,1	6,64	118	35,6-39,2	37,6	1,20	
Высота А	2,5–3,5	3,0	0,29	153	2,7–4	3,2	0,40	
Длина <i>Р</i>	11,9-15,3	13,3	1,05	174	12,1-14,1	13,2	0,62	
Длина <i>V</i>	7,6–13,1	10,5	1,52	120	6,6–11,3	8,9	1,53	
Расстояние <i>P</i> – <i>V</i>	5,4-8,9	7,5	0,83	142	6,5–10,3	8,4	1,24	
Расстояние Р-А	29,8-36,1	32,7	1,90	124	31,9–37,6	34,9	1,99	
Расстояние V-A	30–37,8	33,9	2,35	154	32,8–37,6	35,2	1,79	

π	20 1 24 0	22.0	1 1 12 1	174	1 27724 1	215	1 164
Длина рыла	30,1–34,8	32,0	1,43	174	27,7–34	31,5	1,64
Заглазничный отдел головы	53,6–62,8	60,1	2,27	168	58,2–65,7	61,0	2,25
Диаметр головы	54–70	60,5	4,66	139	53,9–80,9	67,0	8,64
Высота головы у затылка	43,8–59,4	50,7	3,71	157	45,5–62,3	52,7	5,45
Ширина лба	26,2-34,1	29,6	1,97	154,5	26,9–33,5	30,4	2,02
Цлина верхней челюсти	40,8–46,6	43,6	1,86	174	41,2–45,7	43,7	1,46
Длина нижней челюсти	42,7–55,4	49,1	3,38	163,5	45,6–56	50,0	3,29
•	М	еристиче	ские приз	знаки	'		•
Число лучей в I D	10–14	11,6	1,24	169,5	10–14	11,8	1,47
Число лучей в II D	63-80	73,9	5,08	165,5	68–80	73,5	3,45
Число лучей в <i>Р</i>	16–21	19,4	1,40	153	17–21	18,9	1,31
Число лучей в V	7–8	7,6	0,51	138	7–8	7,2	0,39
Число лучей в <i>А</i>	58–75	69,3	4,46	152,5	58–74	67,3	4,68
Число жаберных тычинок	8–9	8,8	0,41	175,5	8–10	8,8	0,58
Число пилорических придатков	69–131	93,6	18,75	162	63–152	91,2	26,6
Число грудных позвонков	24–27	25,9	0,70	176	25–28	26,3	0,87
Число хвостовых позвонков	38-41	39,7	0,70	162	38-41	39,8	0,87

Сравнение размерно-весовых характеристик налима в наших

				Место	
Размерная характеристика		илюй 1962, 1972)	Верхнее течение р. Оби (Долженко, 1955)		
	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г	
Величина сравниваемых выборок (сравниваемый возрастной ряд)	10	10	8	8	
Величина критерия Манна-Уитни для сравниваемых выборок	24	19	16	14	
Уровень статистической значимости	<i>p</i> ≤ 0,05	<i>p</i> ≤ 0,01	p > 0,1	<i>p</i> ≤ 0,05	
Средний показатель суммы рангов (для налима из наших сборов)	13,1	13,6	10,5	10,8	
Средний показатель суммы рангов (для налима из сравниваемых популяций)	7,9	7,4	6,5	6,2	

					Место
Размерная характеристика		лецкое ко, 1935)	Р. К (Марку	Р. Лена (Соколов и др., 1970)	
	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм
Величина сравниваемых выборок (сравниваемый возрастной ряд)	9	9	5	5	12
Величина критерия Манна-Уит- ни для сравниваемых выборок	12	10	0	1	52
Уровень статистической значимости	$p \le 0.01$	$p \le 0.01$	$p \le 0.01$	$p \le 0.01$	p > 0,1
Средний показатель суммы рангов (для налима из наших сборов)	12,7	12,9	7,5	7,3	14,2
Средний показатель суммы рангов (для налима из сравниваемых популяций)	6,3	6,1	3,5	3,7	10,8

Для минимизации ошибки, связанной с хронографической изменчивостью, размерно-весовые показатели налима из других популяций ареала были сравнены со среднемноголетними показателями обского налима, собранного во время осенней нагульно-нерестовой миграции. На основании таких сравнений выяснено (табл. 4.16), что обский полупроходной налим статистически значимо не отличается по размерно-весовым характеристикам от полупроходных рыб этого вида из других северных водото-

Таблица 4.16 сборах и в пределах ареала с помощью критерия Манна-Уитни

Нижнее течение р. Оби (Тюльпа- нов, 1967а)			отыш н, 1948)	ский пес гин, 1958	. Енисей (Левин- кий песок) (Вол- ин, 1958; Подлес- ный, 1958) (Мельянцов			(Тюль	лецкое панов, 57а)
<i>l</i> , мм	Q, r	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, r	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г
11	11	10	10	12	12	9	9	9	9
45	54	33	43	71	57	2	7	2	2
p > 0,1	p > 0,1	p > 0,1	p > 0,1	p > 0,1	p > 0,1	<i>p</i> ≤ 0,01	<i>p</i> ≤ 0,01	$p \le 0.01$	$p \le 0.0$
12,9	12,1	12,2	11,2	12,6	13,8	13,8	13,2	13,8	13,8
10,1	10,9	8,8	9,8	12,4	11,2	5,2	5,8	5,2	5,2

сбора	сравниваемой	поп	лании
COOPa	сравнивасмои	HOH	уляции

Верхнее р. Оби (нов, 1		сейн р.	нана (бас- Вилюя) ов, 1988)	(Тюль	отыш панов, (7а)	(Тюль	/лым панов, 57а)	хранили ский р	кое водо- ще (Чон- азлив) ов, 1988)
<i>l</i> , мм	Q, r	<i>l</i> , мм	Q, r	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, г	<i>l</i> , мм	Q, r
7	7	6	6	6	6	8	8	7	7
12	14	12	2	9	13	23	24	19	17
p > 0,1	p > 0,1	p > 0,1	<i>p</i> ≤ 0,01	<i>p</i> > 0,1	<i>p</i> > 0,1	p > 0,1	p > 0,1	p > 0,1	p > 0,1
9,3	9	7,5	9,2	8	7,3	9,6	9,5	8,3	8,6
5,7	6	5,5	3,8	5	5,7	7,4	7,5	6,7	6,4

ков. В то же время особи из оседлых популяций озер (Выгозеро, Телецкое) и рек средней полосы (р. Кама) достоверно (уровень статистической значимости $p \le 0,01$) уступают ему в темпе роста и в массе тела.

Найденные статистически значимые различия между массой тела обского полупроходного налима и налимом из рек Вилюя и Лахарчаны (бассейн р. Вилюя) могут быть связаны или с оседлым образом жизни последнего (из-за создания Вилюйского во-

дохранилища протяженность миграций была существенно ограниченна), или из-за сбора производителей после периода нереста, когда их масса тела существенно снижается.

Величина гепатосоматического индекса служит одним из критериев физиологического состояния налима. В начале осени величина индекса низкая — сказывается как недостаток питания в летние месяцы, так и то, что часть энергетических запасов печени расходуется на первоначальное формирование гонад. К началу сезона нереста гепатосоматический индекс возрастает, чему способствует активное питание производителей во время анадромной миграции. После нереста при низкой численности потенциальных жертв величина индекса снижается (см. табл. 4.14).

На основании величины гепатосоматического индекса и ИАП можно судить об успешности условий нагула. Так, 1998 г. был достаточно благоприятен для воспроизводства, ряд лет 2004—2006 гг., напротив, оказались менее подходящими для нагула производителей налима (см. табл. 4.14). Во время анадромной миграции и на нерестилищах величина гонадосоматического индекса больше у самцов, чем у самок. Гепатосоматический индекс, напротив, во всех выборках выше у самок как во время подъемной или покатной миграции, так и на нерестилищах. Такая особенность свойственна обскому полупроходному налиму (Копориков, 2007).

Самцы на создание гонад тратят больше энергии, чем самки. В посленерестовый период пониженные, по сравнению с самками, запасы жира в организме, в совокупности с недостаточностью объектов питания, создают большую вероятность смертельного исхода для самцов. Самки, обладая более высоким гепатосоматическим индексом, имеют повышенные шансы на выживание. Неежегодный нерест (у обского полупроходного налима самки обычно пропускают один или два следующих за нерестом сезона) также обеспечивает самкам более продолжительный период жизни (Копориков, 2006, 2007). Данная физиологическая особенность является приспособительным свойством в сохранении наиболее важного, с точки зрения воспроизводства, звена, каким являются самки.

Индивидуальная абсолютная плодовитость обского налима одна из самых высоких в ареале. ИАП, как правило, коррелирует с массой тела и длиной самок, в несколько меньшей степени – с возрастом. Это связанно с тем, что рост налима зависит от условий обитания – в одной и той же возрастной группе можно

встретить рыб разного размера и массы. Крупные рыбы обычно имеют более высокие показатели ИАП (Никольский, 1963; Кошелев, 1984). Так как у налима связь возраста и размерных характеристик не имеет прямой зависимости, то и связь ИАП с возрастом более слабая.

Спектр питания производителей налима во время анадромной и покатной миграции, а также на нерестилищах, зависит от наличия доступных объектов питания. Во время нереста налим продолжает питаться. При отсутствии рыб, являющихся привычными пищевыми объектами, переходит на питание беспозвоночными, собственной или сиговой икрой.

Таким образом, во время осенней анадромной миграции и на нерестилище численность самцов полупроходного налима выше численности самок в несколько раз. В младших возрастных группах обычно преобладают самцы, в старших - самки. На нерестовых участках одновременно могут находиться особи с разными стадиями зрелости гонад. Темп роста обского налима соответствует темпу роста налима полупроходных форм северных водотоков. Самцы обского полупроходного налима имеют повышенный гонадосоматический и пониженный гепатосоматический индексы по сравнению с самками. В преднерестовый период они тратят больше энергетических запасов на образование гонад, чем самки. В посленерестовое время жировые запасы самцов опускаются до критического уровня, что часто является причиной их повышенной смертности, в результате которой большая их часть не доживает до старших возрастов. ИАП обского налима является одной из самых больших в мире и коррелирует с массой и длиной тела. Спектр питания производителей налима в холодное время года определяется доступностью жертв. При отсутствии привычных объектов питания (рыбы) налим переходит на другие типы корма (беспозвоночные, икру и т. д.).

Глава 5

НЕРЕСТИЛИЩА И МЕСТА ИНКУБАЦИИ ИКРЫ ПОЛУПРОХОДНОГО НАЛИМА В УРАЛЬСКИХ НЕРЕСТОВЫХ ПРИТОКАХ

Подробных, достоверно подтвержденных описаний условий нереста налима в естественной среде и характерных особенностей его нерестилищ в научной литературе приводится крайне мало (Maitland, Lyle, 1991; Kootenai River..., 2005). Большинство имеющихся сообщений (Сергеев, 1959; Сорокин, 1976; и др.), в которых обрисовываются участки водоемов как нерестовые, основываются не на присутствии размножающихся на этих местах производителей, а на косвенных свидетельствах. Вопрос о том, какие акватории считать для налима нерестовыми, а какие только миграционно-нагульными, остается до сегодняшнего дня открытым. Дополнительную сложность в решение вопроса вносит разнообразие условий среды, в которых обитает вид. Водотоки разного порядка и водности, замкнутые и проточные водоемы каждый из этих водных объектов накладывает свой отпечаток на биологию налима. Для определения «эталонных» условий нереста необходимо обследовать типичный нерестовый участок водоема.

Так как миграционное поведение является изначально характерной чертой для налима, а территория Обь-Тазовского бассейна исторически — одним из центров формирования и первичного расселения пресноводной популяции налима (Световидов, 1948; Тюльпанов, 1967б), то логично описывать как одно из эталонных нерестилище полупроходного налима р. Оби. В других точках ареала популяции налима (в том числе и оседлые) формировались путем адаптаций к новым условиям обитания (Сергеев, 1959), в которые они попали (Тюльпанов, 1967б) в миоцене путем расселения по континентальным водоемам. Как следствие нерест налима в них может быть атипичен и представлять собой частный случай адаптационного поведения.

Нерестовые уральские притоки р. Оби до настоящего времени подвергаются минимальному антропогенному воздействию, что влияет на неизменность поведенческих реакций производителей. Во многих других частях ареала (особенно в европейской и американской) человек многие десятилетия продолжает оказывать сильное негативное воздействие на среду обитания (Tesch, 1967; Cazemier, 1988; Bergersen et al., 1993; Kruk, Penczak, 2003; и др.). В таких условиях нерест налима часто происходит в нехарактерных для него местах (ниже плотин, искусственных преград, на акватории водозаборных водоемов и т. д.).

5.1. ОПИСАНИЕ ТИПИЧНОГО НЕРЕСТИЛИЩА ПОЛУПРОХОДНОГО НАЛИМА НА р. ВОЙКАРЕ

Обследован район р. Войкара в 4 км ниже впадения протоки Ворчато-Виз (см. рис. 3.4, *A*). Исследованная часть русла расположена на плесовом участке (протяженность 1 км) между двумя перекатами. С левой стороны в реку впадает небольшой ручей. Ширина русла в районе створа около 100 м. Глубина по правому берегу 1,2, по левому – 0,8 м. В период наблюдений толщина льда варьировала от 20 см по берегам и до 10 см на стрежне; скорость воды 0,35 м/с; температура воды +0,1 °С. Грунт – камни со средним диаметром 10–15 см, иловые отложения отсутствуют. Водные макрофиты на исследуемом участке реки не обнаружены.

В результате взятия донных проб найдена живая оплодотворенная икра налима. Икра располагалась на створе неравномерно, концентрируясь по правому берегу и по центру. Вдоль левого берега икра не обнаружена. Плотность залегания икры на грунте по створу составила (слева направо): 0, 0, 10; 5; 40 и 15 икр/м². Вся обнаруженная икра была прикреплена к камням и не потеряла своих клейких качеств, что свидетельствует о ее недавнем вымете (Володин, 1960б). Несмотря на довольно высокую скорость течения, икра не смывалась с субстрата.

Для выяснения наличия нерестилищ выше по течению были взяты три суточные пробы дрифта. Конусную ловушку выставляли на стрежне реки. Ни в одной из проб икра не встречена. Также выше исследуемого участка не обнаружены готовые к нересту особи полупроходного налима. Следовательно, есть основания утверждать, что район устья р. Ворчато-Виза является верхней точкой подъема производителей полупроходного налима по р. Войкару.

5.2. ОПИСАНИЕ ТИПИЧНОГО МЕСТА ИНКУБАЦИИ ИКРЫ НАЛИМА НА р. ВОЙКАРЕ

Обследован плесовый участок русла (см. рис. 3.4, *Б*) в нижнем течении реки (в 35 км выше устья). Ширина реки 185 м. Максимальная глубина по створу реки до весеннего паводка 1,95 м. Вдоль левого берега находится песчаная отмель, по центру и правому берегу субстрат песчано-галечный. Скорость воды на момент исследования менее 0,04 м/с. Толщина льда 0,65 м. Температура воды +0,1 °C. Водные макрофиты отсутствуют.

На исследованном участке русла реки найдена икра налима с максимальной плотностью залегания на грунте до 1,5 млн икринок на 1 м² (средняя плотность на обследованном участке 383 тыс. икр/м²). Икра найдена вдоль левого берега на песке. В пробах присутствует небольшое количество ила. По центру и вдоль правого берега икра не обнаружена. Большая часть найденной икры (от 80 до 100% – в разных пробах) погибшая.

5.3. АНАЛИЗ МАТЕРИАЛА

В ходе исследований проб грунта с разных мест реки нами выделено два участка, где обнаружены развивающиеся икринки. Первый участок — среднее течение, место нереста производителей налима. На этом участке находились сами производители полупроходного налима (IV, V и VI стадии зрелости) и на грунте найдено небольшое количество только что выметанной икры. На втором участке, в нижнем течении, отмечена высокая концентрация мертвой и развивающейся икры.

Большая часть авторов (Сергеев, 1959; Вебер, 1961; Володин, 1966; Сорокин, 1971, 1976), описывающих нерестилища налима, обосновывают свое утверждение наличием найденной икры. По нашему мнению, нахождение развивающейся, потерявшей свои клейкие свойства икры налима не является достаточным фактом для определения описываемого участка реки как нерестилища. Данное утверждение было бы справедливо для литофильных или фитофильных рыб. Для рыб, нерестящихся в толще воды, икра которых может легко сноситься течением, скорее, характерным будет разделение мест нереста и мест с высокой плотностью залегания на грунте развивающейся икры.

Как замечают ряд авторов (Hewson, 1955; Cahn, 1936, цит. по: Hewson, 1955), налим, как и треска, нерестится в толще воды и его полупелагическая икра может сноситься вниз по течению. Икра налима обладает всеми признаками, свойственными полупелагической икре: повышенная плавучесть (+0,12) — икра начинает перемещаться при скорости потока 0,04 м/с (Володин, 1960б); слабо развитая пигментация, которая делает ее малозаметной в толще воды, в отличие от икры литофильных и фитофильных рыб. Высокая плодовитость налима также указывает на пелагический характер икрометания (Никольский, 1974).

Если посмотреть на морского родственника налима – треску, то обращает на себя внимание тот факт, что ее биология размножения во многом сходна с пресноводным налимом. Также присутствуют протяженные нерестовые миграции. Нерест происходит в толще воды. Дальше, на первый взгляд, начинаются различия. Икра у трески пелагическая, у налима полупелагическая (при отсутствии течения оседает на дно). Только что вылупившиеся личинки трески постоянно находятся во взвешенном состоянии в толще воды, у налима (при отсутствии активного движения) – опускаются на дно.

Причина таких различий в первую очередь в разной плотности окружающей среды — воды. Треску окружает соленая морская вода (она более плотная), а налима — пресная. Предок налима, перебравшись в пресные воды, попал в измененные условия среды. В то же время анатомические особенности организма на ранних стадиях онтогенеза не подверглись значительным изменениям — плотность икры и ранней молоди осталась прежней, рассчитанной на более плотную среду обитания — на морскую воду. Таким образом, видно, что несмотря на, казалось бы, существующие отличия налим недалеко ушел в биологии размножения от трески.

На обследованном участке р. Войкара присутствовали производители как IV, V (81,1% на момент наблюдений), так и VI (15,5%) стадии зрелости гонад (см. главу 4.2); на галечнике, являющемся основным типом субстрата в верхнем и среднем течении уральских нерестовых притоков, обнаружена живая, обладающая клейкими свойствами икра налима. На основании полученных данных можно сделать вывод, что изученный участок среднего течения р. Войкара является нерестилищем.

По нашим наблюдениям, в устьевых зонах мелких рек и ручьев, впадающих в нерестовую реку, в осенне-зимний период

скапливается большое количество мелкой рыбы (карповые, молодь окуня, щуки и др.), которая является пищей для производителей налима. Расположение на участке нерестилища впадающего ручья служит дополнительным фактором для концентрации нерестящихся производителей, которые не прекращают питаться и во время нереста. Вместе с тем повышенное количество гуминовых кислот, содержащееся в воде ручья, создает неблагоприятные условия нереста - икра на данном участке отсутствовала. Небольшое количество особей с VI стадией зрелости гонад (15,5 %) и единично встреченные, не потерявшие клейких свойств икринки свидетельствуют о том, что нерест начался сравнительно недавно - в начале первой декады декабря. Низкая плотность икринок на нерестилище объясняется плавучестью икры и поведением особей налима во время нереста (Fabricius, 1954). Наличие течения (0,35 м/с на исследуемом нерестилище р. Войкара), при котором икра удерживается в толще воды, и рассеивание икры самкой не позволяют большей части икры осесть непосредственно на месте нереста. В результате икра сносится вниз по течению.

Картина распределения развивающейся икры в русле нерестового притока нам видится следующим образом. На участках русла, где скорость воды превышает пороговые величины (по данным В.М. Володина (1960б), пороговой является скорость в 0,04 м/с), икра скатывается вниз по течению. Поток не дает икринкам опуститься на субстрат и приклеиться к нему. Те немногие икринки, которым все-таки удалось опуститься до дна и приклеиться к субстрату (например из-за турбулентности потока), также скатываются вниз после потери своих клейких свойств (как правило, в течение нескольких суток) (Володин, 1960б). Очень немногие икринки, попадая в неровности дна, способны удерживаться на местах с повышенной скоростью течения. Скатываясь вниз по течению, икра достигает мест, где скорость воды падает ниже пороговой (ямы, плесы). Вся выметанная икра имеет примерно равную относительную плотность, в связи с этим ее осаждение в потоке происходит более или менее одновременно, т. е. максимальная концентрация развивающейся на субстрате икры будет наблюдаться на первых же участках, где скорость основного потока воды (основного вектора течения) опустится ниже пороговой величины. Таким образом, рассеивание икры по руслу минимально: выше участка с критической скоростью течения и на некотором удалении вниз от первых

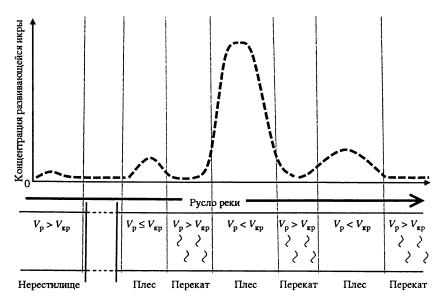


Рис. 5.1. Схема распределения развивающейся икры налима по руслу нерестового притока. Стрелкой показано направление течения

плесовых участков с пониженной скоростью потока численность развивающейся икры будет стремиться к нулю (рис. 5.1). Подобное распределение напоминает процесс ската дроби с наклонной поверхности – как только силы притяжения и инерции (в нашем случае это течение воды) прекращают действовать на дробь, тут же начинает образовываться кучка (места концентрации) дроби, рассеивание отдельных дробинок возможно, но оно минимально. То же самое происходит и с икрой. Конечно же, в естественных условиях дополнительную поправку в распределение развивающейся икры вносит неоднородность потока в реке. На одном и том же разрезе русла могут быть места с разной скоростью потока, с разными глубинами, с разным типом субстрата и т. д. В связи с такими неоднородностями развивающаяся икра распределяется на некотором протяжении водотока.

Участок русла в нижнем течении р. Войкара, на котором проводили исследования, по таким признакам, как хорошая аэрация икры, низкая скорость течения воды, песчаный с примесью ила субстрат, высокая концентрация живой и мертвой икры и т. д., схож с местами нахождения икринок в Рыбинском водо-

хранилище (Сергеев, 1959; Володин, 1966); оз. Сямозеро (Вебер, 1961) и в притоках оз. Байкал (Сорокин, 1971, 1976) (см. рис. 1.3 и 1.4). Следовательно, приводимые авторами в литературе описания нерестилищ налима, сделанные только на основании найденной икры, характеризуют места, где икра инкубируется, а не места нереста.

Таким образом, в водотоках следует разграничивать места нереста налима и места инкубации его икры. Расстояние между ними, в зависимости от протяженности водотока и скорости течения, может составлять десятки километров. На р. Войкаре наблюдаемое пространственное разделение мест инкубации от нерестовых участков достигает 42 км.

На уральских притоках р. Оби нерест налима длится с начала—середины декабря до конца января—начала февраля (продолжительность около 1,5–2 месяцев). С нерестилищ в р. Войкаре производители скатываются в конце февраля—апреле. Массовое вылупление личинок налима из икры происходит с началом весенних процессов на реке (с началом паводка), которые, по среднемноголетним наблюдениям, совпадают со второй половиной мая. Таким образом, развитие икры продолжается от четырех до пяти с половиной месяцев. Сходная продолжительность эмбрионального развития отмечена и в других частях ареала (в Рыбинском водохранилище (Сергеев, 1959); на верхней и средней Оби (Петкевич, Никонов, 1969); в притоках оз. Байкал (Сорокин, 1971, 1976; и т. д.).

Для успешного воспроизводства и как следствие поддержания численности популяции полупроходного налима больщое значение имеют не только горные участки рек, где проходит нерест, но и нижние участки, на которых развивается икра. Значительное антропогенное воздействие на любом из участков может нанести ущерб популяции. Например, добыча песчано-гравийных смесей в нижнем течении рек может полностью уничтожить места инкубации икры. Повышение концентрации механической взвеси в воде в результате разработки месторождений в верховьях рек также неблагоприятно скажется на развитии икры и способно резко сократить численность поколения. Только комплексная охрана нижнеобских уральских притоков, являющихся одним из важнейших центров нереста полупроходного налима р. Оби, от истоков и до соровых систем включительно, способна сохранить воспроизводство в естественных условиях.

Таким образом, на основании проведенного исследования можно сделать следующие выводы:

- нерест налима происходит на плесовых участках русла с повышенными скоростями течения (около 0,35 м/с), песчано-галечным или галечным грунтом при низких концентрациях в воде гуминовых кислот;
- полупелагическая икра сносится на участки реки с пониженными скоростями течения (ниже 0,04 м/с) с песчаным или слегка заиленным грунтом;
- расстояние от нерестилищ до мест инкубации икры может достигать несколько десятков километров;
- максимальная плотность икры на участках ее инкубации достигает 1,5 млн на 1 м 2 , средняя плотность около 383 тыс. икр/м 2 ;
- снос икринок с мест инкубации не происходит до начала весенних процессов, сопровождающихся увеличением скорости течения:
- за период инкубации икры отмечается высокая естественная смертность (от 80 до 100%);
- продолжительность эмбрионального развития у налима в условиях северных широт от четырех до пяти с половиной месяцев.

Глава 6

ПОКАТНАЯ МИГРАЦИЯ ЛИЧИНОК НАЛИМА

Для налима, размножающегося в водотоках, характерна покатная миграция личинок (Покатная миграция..., 1981; Сорокин, 1976) с мест инкубации икры к местам нагула молоди. Не исключение и полупроходной налим обского бассейна.

Исследования, проведенные одновременно на основных уральских нерестовых реках, позволили выявить закономерности покатной миграции личинок обского налима. Суммарные данные за годы наблюдений приведены в табл. 6.1.

Сроки покатной миграции личинок налима на уральских нерестовых притоках нижней Оби определяются гидрологическими весенними процессами. Самое раннее начало ската отмечено 26 апреля, самое позднее окончание 16 июня. Пик численности за годы наблюдений на уральских притоках наблюдался на отрезке времени с 5 мая по 10 июня. Численность личинок, скатившихся в пик, изменялась на три порядка (от 5,2 до 1492 млн экз., в среднем 473,2 млн экз.). Среднемноголетний показатель общей численности покатной молоди налима в уральских нерестовых притоках составляет 670,4 млн экз. Наибольшая численность отмечена в реках Войкаре (3506 млн экз. в 2008 г.) и Соби (2078 млн экз. в 1996 г.).

6.1. ПОКАТНАЯ МИГРАЦИЯ НА р. СОБИ

Весна **1996** г. была поздняя. Первые подвижки льда на учетном створе начались 29 мая, распаление льда и ледоход – 31 мая, к 2 июня река очистилась ото льда. Толщина льда на стрежне изменялась от 0,9 (начало наблюдений) до 0,8 м (перед ледоходом). Расход воды в начале ската 13,13 м³/с, во время пика ската личинок – 200 м³/с, максимальный расход воды 400 м³/с (рис. 6.1). Скорость течения на стрежне изменялась от 0,22 (начало ската) до 2,1 м/с (ледоход). Максимальный подъем воды в паводок со-

Таблица 6.1 Сроки миграции и численность покатных личинок налима в уральских нерестовых притоках нижней Оби

Год	Река	Сроки	Дата пика	Численность, млн экз.			
		миграции	миграции	Максимальная суточная	Общая		
1996	Собь	12.05-3.06	31 мая	1492	2078		
1998	Собь	22.05–29.05	27-28 мая	187	203,3		
1999	Войкар Сыня Сев. Сосьва	26.04–6.06 1.06–10.06 31.05–16.06	4 июня 6 июня 10 июня	99,9 150 22	327,3 466 106		
2000	Войкар Сыня Сев. Сосьва	1.05–25.05 1.05–18.05 7.05–24.05	16 мая 14 мая 21 мая	277 22,3 41	874 67 99		
2001	Войкар Сыня Сев. Сосьва	30.04–30.05 3.05–11.05 6.05–13.05	7 мая 5 мая 9 мая	657 94 35,6	2911 289 96		
2002	Войкар Сыня Сев. Сосьва	3.05–29.05 8.05–17.05	6 мая 10 мая	7,9 138	15,5 2,3 257		
2003	Войкар Сыня Сев. Сосьва	4.05–1.06	17–18 мая 12–14 мая	278,6	530 297 162		
2004	Войкар Сыня Сев. Сосьва	10.05–11.06	1 июня 26–27 мая	55,2	143 1282 142		
2005	Войкар Сыня Сев. Сосьва	13.05–27.05	21-24 мая 16 мая	5,2 142	6,8 168,4 256		
2006	Собь Войкар Сыня Сев. Сосьва	16.05–13.06	25 мая 18–19 мая	420,3	170 1589 205 127		
2007	Собь Войкар Сыня Сев. Сосьва	12.05–14.06	24-27 мая	2582,3	572 3482,7 377 64		
2008	Собь Войкар Сыня Сев. Сосьва	6.05–15.06	1-2 июня	2756	2039 3506 336 219		
Пределы (среднее)		26.04–16.06	5 мая– 10 июня	<u>5,2–1492</u> (473,2)	2,3–3506 (670,4)		



Рис. 6.1. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Соби, май-июнь 1996 г.

— день ледохода (здесь и далее в рисунках)



Рис. 6.2. Изменение количества личинок налима и скорости воды в соотношении дно/поверхность на стрежне реки в светлое время суток в р. Соби, май 1996 г.



Рис. 6.3. Пространственное распределение личинок налима по разрезу русла в р. Соби, 14.05.96

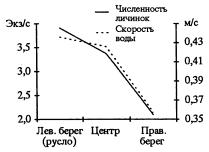


Рис. 6.4. Пространственное распределение личинок налима по разрезу русла в р. Соби, 29.05.96



Рис. 6.5. Суточное распределение покатной молоди налима в р. Соби, май 1996 г.

ставил +4 м к уровню зимней межени. Вода в начале наблюдений не содержала значительного количества взвешенных примесей, ее прозрачность превышала 2,5 м. К моменту паводка из-за большого объема наносов и большой мутности прозрачность воды снизилась до 0,5 м.

Первые покатные личинки отмечены 12 мая, завершился скат 3 июня (см. рис. 6.1). Общая продолжительность покатной миграции составила 22 сут. Во время ската наблюдалось два пика численности: 15 мая (45,8 млн экз.) и 31 мая (1492 млн экз.). Общая численность скатившихся личинок налима 2078 млн экз.

В течение дня личинки чаще встречались в придонном слое, чем у поверхности. К вечеру численность личинок около поверхности возрастала. Скорость воды в верхних слоях воды на протяжении всего дня выше, чем у дна (рис. 6.2).

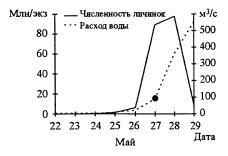
Скатывающиеся личинки налима концентрировались по векторам максимальной скорости потока (рис. 6.3, 6.4). Наивысшая численность личинок наблюдалась по левому берегу, где скорость течения наибольшая. В течение суток интенсивность ската менялась. Наиболее интенсивно он проходил во второй половине дня и в вечернее время (рис. 6.5). Максимальная скорость воды наблюдалась в ночное время и в первой половине дня.

Одновременно со скатом личинок отмечен дрифт мертвой и живой икры. Снос икры начался при скорости воды более 0,1 м/с. К середине второй декады мая при увеличении скорости воды до 0,4 м/с дрифт икры прекратился.

Как и в 1996 г., весна **1998** г. была поздняя. Первые подвижки льда отмечены утром 27 мая, распаление льда и ледоход – вечером 27 мая. 29 мая река полностью очистилась ото льда. Толщина льда за время наблюдений сократилась с 1 до 0,8 м.

Расход воды в начале ската $3,4 \text{ м}^3/\text{с}$, во время пика ската личинок $360 \text{ м}^3/\text{c}$, максимальный расход воды $551 \text{ м}^3/\text{c}$. Скорость течения на стрежне изменялась от 0,05 м/c в начале ската до 1,55 м/c во время ледохода. Максимальное увеличение уровня воды в районе учетного створа +5,6 м от уровня зимней межени. К моменту ледохода и сразу после него прозрачность составляла несколько сантиметров.

Скат личинок начался 22 мая и закончился 29 мая, продолжительность ската 8 дней. За весь период покатной миграции скатилось 203,3 млн личинок (рис. 6.6). Во время ската наблюдался один пик численности (187 млн экз.), который прошел непосредственно после ледохода (27–28 мая).



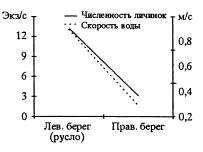


Рис. 6.6. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Соби, май 1998 г.

Рис. 6.7. Пространственное распределение личинок налима по створу в р. Соби, май 1998 г.

Личинки налима, как и в 1996 г., распределялись на створе по векторам скоростей течения воды (рис. 6.7). С момента начала ската и до самого пика численность личинок в пробах увеличивалась, поэтому проследить закономерность изменения суточного распределения не представлялось возможным.

6.2. ПОКАТНАЯ МИГРАЦИЯ ЛИЧИНОК НА р. ВОЙКАРЕ

Весна 1999 г. была экстремально поздняя. Первые подвижки льда начались 10 июня, распаление льда и ледоход 11 июня; периодическое очищение реки ото льда и возобновление ледохода продолжалось до 15 июня. Толщина льда за время наблюдений уменьшилась с 1 до 0,8 м. Расход воды в начале ската 4,8 м³/с, во время пика ската личинок 75 м³/с, максимальный – 334 м³/с. Скорость течения на стрежне изменялась от 0,05 м/с в начале ската и до 0,98 м/с во время ледохода. Максимальный подъем воды по отношению к зимней межени составил +1,6 м. К моменту ледохода из-за большого количества шуги, которой были заполнены все горизонты, прозрачность снизилась до нуля.

Начало ската 26 апреля, окончание — конец первой декады июня. Продолжительность ската 42 дня. Всего скатилось 327,3 млн экз. личинок налима (рис. 6.8), из них в пик ската (4 июня) 99,9 млн экз. По левому берегу и по центру реки численность личинок во время ската прямо коррелировала со скоростью воды. Вдоль правого берега, где перемешивание вод р. Войкара и притока Нанкъегана при низких и средних скоро-



Рис. 6.8. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Войкаре, апрель—июнь 1999 г.

стях течения воды незначительно, численность личинок была низкой (рис. 6.9). Наивысшая численность покатников наблюдалась в дневные часы, тогда как наибольшие скорости течения — в ночные и утренние часы (рис. 6.10). Дрифт мертвой и живой икры отмечен с первого дня наблюдений по 14 мая.

Весна **2000 г.** была ранняя и теплая. Сильное потепление вызвало бурное снеготаяние и сход снежного покрова. Распаление льда и ледоход произошли 15 мая. К 20 мая река очистилась ото льда. Толщина льда за период наблюдений уменьшилась с 0,7 до 0,6 м. Скорость течения на стрежне доходила до 2,2 м/с, а расход воды — до 706 м³/с. Максимальный подъем воды по отношению к зимней межени составил +2.5 м.

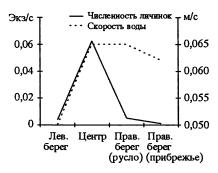


Рис. 6.9. Пространственное распределение личинок налима по створу в р. Войкаре, май 1999 г.

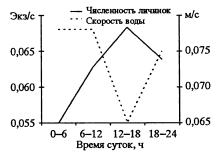
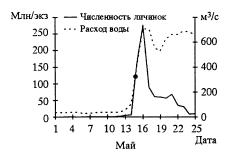


Рис. 6.10. Суточное распределение покатной молоди налима в р. Войкаре, май 1999 г.



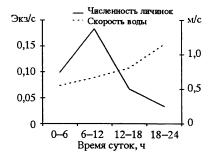


Рис. 6.11. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Войкаре, май 2000 г.

Рис. 6.12. Суточное распределение покатной молоди налима в р. Войкаре, май 2000 г.

Первые покатные личинки отмечены 1 мая, скат продолжался до 25 мая, общая длительность ската 25 сут. Всего в 2000 г. в р. Войкаре скатилось 874 млн экз. личинок налима (рис. 6.11), в пик ската (16 мая) 277 млн экз. Наивысшая численность покатников наблюдалась в первой половине дня, а наибольшая скорость течения — в вечерние часы (рис. 6.12). Дрифт икры налима отмечен с первого дня наблюдений (1 мая) до конца второй декады мая.

В **2001 г.** весна наступила рано, но из-за холодной погоды лед на разных участках реки вскрылся с интервалом в 20 дней. Очень рано ото льда освободились нижние участки реки (7 мая). Верхние участки оставались подо льдом до конца третьей декады мая. Толщина льда сократилась к моменту ледохода с 0,65 до 0,5 м. До конца ската личинок наблюдался периодический снос льда. Расход воды изменялся от 24,5 м³/с (начало ската) до 1310 м³/с (конец ската). Скорость воды варьировала от 0,1 до 2,5 м/с. Максимальный подъем уровня воды по отношению к зимней межени составил +3,7 м.

Скат личинок налима начался 30 апреля и продолжался до 30 мая, общая продолжительность покатной миграции составила 31 день. Всего за время наблюдений скатилось 2911 млн экз. (рис. 6.13). Из-за холодной весны и того, что на различных участках реки фенологические изменения наступали в разные сроки, наблюдалось три пика численности покатных личинок. Первый пик (657 млн экз.) совпал с ледоходом в районе учетного створа (7 мая), второй (509 млн экз., 15–17 мая) – соответствовал сходу льда в районе среднего течения реки, третий



Рис. 6.13. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Войкаре, апрель-май 2001 г.

(491,5 млн экз., 27 мая) — связан с ледоходом на р. Танью (места размножения оседлых производителей, обитающих в системе оз. Ворчато—р. Танью). Существование нескольких пиков численности покатной молоди зависит не только от фенологических условий, но и от удаленности участков инкубации икры от учетного створа. Как показано в гл. 5.3, места инкубации икры в водотоках пространственно отделены от нерестилищ. В то же время на одной реке может существовать как несколько центров размножения, так и несколько мест инкубации икры. На р. Войкаре существование нескольких крупных участков инкубации определяется наличием в русле реки проточного оз. Ворчато. Скатывающаяся икра и покатные личинки в отдельные годы могут массово преодолевать это озеро и создавать дополнительные пики численности во время учета дрифта на створе.

Наибольшая численность личинок наблюдалась вдоль левого берега и по центру реки и коррелировала со скоростями течения воды (рис. 6.14). Вдоль правого берега численность личинок была низкой, что напрямую связано с поступающей вдоль него водой с притока Нанкъеган. Численность личинок в придонном слое воды больше, чем у поверхности. Скорости течения воды, наоборот, выше в верхних горизонтах (рис. 6.15).

Дрифт икры налима начался при скорости воды 0,2 м/с (3 мая). До 5 мая его интенсивность была высока, после 17 мая икра в пробах не встречалась.

В 2002 г., подобно 2001 г., наблюдалась ранняя и холодная весна. На разных участках река вскрывалась с большими временными интервалами. В районе учетного створа ледоход прошел 5 мая, на верхних предгорных участках (р. Танью) — в конце третьей де-

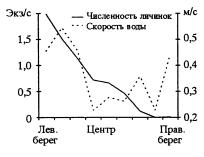




Рис. 6.14. Пространственное распределение личинок налима по створу р. Войкара, май 2001 г.

Рис. 6.15. Вертикальное распределение в толще воды личинок налима в р. Войкаре, май 2001 г.

кады. Расход воды во время пика ската личинок составил 698 м 3 /с. Во второй декаде мая (середина ската) расход воды снизился до 210 м 3 /с, в последние дни ската (третья декада мая) вырос до 691 м 3 /с. Скорость течения на стрежне изменялась от 0,2 м/с в начале покатной миграции личинок до 1,6 и 1,7 м/с во время пика и в конце ската, соответственно. Максимальный подъем уровня воды по отношению к зимней межени составил +2,2 м.

Скат личинок начался 3 мая и продолжался до 29 мая. Общая его продолжительность 27 дней. Весной 2002 г. наблюдалась очень низкая интенсивность ската личинок налима. Всего за время покатной миграции скатилось 15,5 млн экз. ранней молоди налима (рис. 6.16), в пик численности (6 мая) 7,9 млн экз.

Икра налима отмечена только в первые дни ската. После 6 мая в пробах дрифта она не встречалась.



Рис. 6.16. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Войкаре, май 2002 г.



Рис. 6.17. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Войкаре, май 2003 г.

Весна в **2003 г.** наступила чуть раньше среднемноголетних сроков. Первые подвижки льда были зафиксированы 15 мая, ледоход – 16 мая. К 18 мая река очистилась ото льда. Толщина льда сократилась за период наблюдений с 0,8 до 0,6 м. Расход воды менялся от 6,7 м³/с в начале ската до 582 м³/с в его конце. Скорость воды варьировала от 0,07 до 1,4 м/с. Максимальный подъем уровня воды по отношению к зимней межени составил +2,2 м.

Первые покатные личинки отмечены 4 мая, скат закончился 1 июня, общая продолжительность ската 25 сут. Всего скатилось 530 млн экз. личинок налима (рис. 6.17), из них в пик ската (17–18 мая) 278,6 млн экз.

Весенние процессы на реке в **2004 г.** начались поздно. Распаление льда и ледоход произошли 28 мая (+2,9 м от зимней межени). К 30 мая река очистилась ото льда. Толщина льда за период наблюдений уменьшилась с 0,75 до 0,65 м. Расход воды изменялся от 5,9 до 1006 м³/с. Скорость течения выросла от 0,05 м/с в начале ската до 1,9 м/с к его пику. Максимальный уровень воды за время ската личинок составил +3,2 м (29 мая) к уровню зимней межени.

Первые покатные личинки зафиксированы 10 мая, скат закончился 11 июня. Продолжительность ската составила 33 дня. Общая численность покатной молоди налима 530 млн экз. (рис. 6.18). Наблюдался один пик численности (1 июня) — 55,2 млн экз.

Весна в **2005** г. средняя по срокам, теплая. Распаление льда и ледоход произошли 18 мая (+1,9 м от зимней межени). К 24 мая река очистилась ото льда. Толщина льда за период наблюдений снизилась с 1,25 до 1,1 м. Расход воды изменялся от 5,5 до 1152 м 3 /с. Скорость воды за время ската выросла с 0,05 до 2,6 м/с. Максимальный уровень воды +2,1 м (24 мая) к уровню зимней межени.



Рис. 6.18. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Войкаре, май-июнь 2004 г.

Начало ската ранней молоди налима отмечено 13 мая, покатная миграция закончилась 27 мая. Общая продолжительность 15 дней. Суммарная численность скатившихся личинок налима в 2005 г. была самой низкой за все годы наблюдений — 6,8 млн экз. (рис. 6.19). Наблюдался один пик численности личинок (21–24 мая) — 5,2 млн экз.

В **2006** г. весенние явления происходили в средние сроки. Первые подвижки льда зафиксированы 24 мая. Ледоход прошел 25 мая. Сход льда отмечен при уровне воды +1,6 м от зимней межени. Толщина льда к моменту ледохода 0,55 м. К 31 мая река очистилась ото льда. Расход воды за время наблюдений вырос от 7,3 до 1491 м³/с. Скорость течения воды от 0,05 до 2,5 м/с. Максимальный уровень воды за время ската личинок составил +3,6 м (4–6 июня) от зимней межени.

Первые покатные личинки отмечены 16 мая, скат закончился после 13 июня. Общая продолжительность покатной ми-

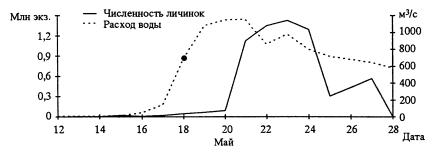


Рис. 6.19. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Войкаре, май 2005 г.

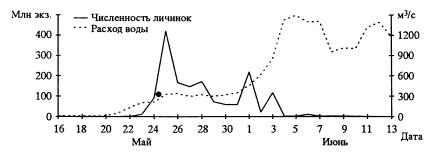


Рис. 6.20. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Войкаре, май-июнь 2006 г.

грации 29 дней. Всего весной 2006 г. скатилось 1589 млн экз. личинок налима (рис. 6.20). Отмечено два пика ската. В первый пик (25 мая) скатилось 420,3 млн экз., во второй (1 июня) 219.2 млн экз.

Весна **2007 г.** была средняя по срокам. Подвижка льда и ледоход произошли 23 мая. Толщина льда за период наблюдений 0,5 м. Сход льда отмечен при уровне воды +0,95 м от зимней межени. К 30 мая река очистилась ото льда. Расход воды за время ската вырос от 71 до 524 м³/с, скорость течения воды от 0,4 до 1,4 м/с. Максимальный подъем воды за время ската личинок составил +1,75 м (24 мая) к уровню зимней межени.

Скат ранней молоди налима начался 12 мая и закончился после 14 июня. Общая продолжительность покатной миграции личинок составила 34 дня. Всего учтено 3482,7 млн экз. личинок налима (рис. 6.21). Во время пика численности покатной молоди (24–27 мая) скатилось 2582,3 млн экз.

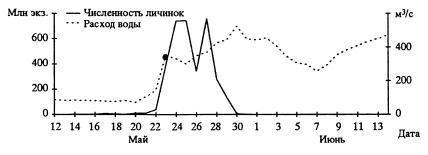
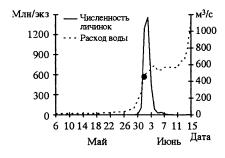


Рис. 6.21. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Войкаре, май-июнь 2007 г.



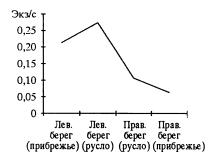


Рис. 6.22. Изменение расхода воды и численности покатных личинок налима в р. Войкаре, май-июнь 2008 г.

Рис. 6.23. Пространственное распределение личинок налима по створу в р. Войкаре, май-июнь 2008 г.

Весна 2008 г. была поздняя. Первые подвижки льда начались 31 мая, распаление льда и ледоход — 1 июня. Толщина льда за период наблюдений сократилась от 0,8 до 0,55 м. Сход льда отмечен при уровне воды +1,5 м от зимней межени. К 8 июня река очистилась ото льда. Расход воды вырос от 12,7 (начало ската) до 1109 м³/с (конец ската), скорость течения воды от 0,08 до 1,75 м/с. Максимальный подъем воды за время ската личинок составил +2 м (15 июня) к уровню зимней межени.

Первые покатные личинки отмечены 6 мая, скат продолжался до 15 июня, общая длительность ската 41 день. Всего в 2008 г. с мест развития икры в р. Войкаре скатилось 3506 млн экз. личинок налима (рис. 6.22), в пик ската (1–2 июня) – 2756 млн экз.

Скатывающиеся личинки налима, как и в предыдущие годы наблюдений, концентрировались по левой стороне реки (рис. 6.23).

6.3. АНАЛИЗ МАТЕРИАЛА

Сроки покатной миграции личинок налима на уральских нерестовых притоках зависят от времени начала и интенсивности весенних процессов на реке. Скат, как правило, начинается с первым весенним освежением воды, когда в реку начинает поступать талая вода. Чем больше расход воды, тем интенсивнее вылупление личинок.

При скорости течения менее 0,1 м/с в пробах наблюдаются только личинки налима, икра не встречается. При такой скорости течения икринки не вымываются из-под субстрата (камней,

галечника и т. д.). Икра с созревшим эмбрионом (как и скатывающаяся личинка) имеет отрицательную плавучесть (Володин, 1960б). Повышение скорости течения приводит к увеличению встречаемости икры в пробах.

В собранной во время дрифта живой икре налима видно активное движение полностью сформировавшихся эмбрионов, которые часто вылупляются прямо при разборе пробы. При механическом раздражении оболочки икринки (без ее прорыва) этот процесс ускоряется. В естественных условиях личинки могут выходить как из развивающейся икры на субстрате, так и из покатной икры в толще воды. В реке при росте скорости течения и увеличении концентрации взвешенных частиц повышается вероятность механического воздействия на икринку со сформировавшимся эмбрионом. Наряду с такими факторами среды, как повышение температуры воды (Володин, 1960б), изменение ее химического состава, насыщение кислородом и т. д., механическое раздражение служит дополнительным сигналом для выхода личинок из икры.

Сроки массового вылупления молоди тесно связаны с резким увеличением скорости течения и расхода воды. В дальнейшем, несмотря на увеличивающийся расход воды в реке, численность покатных личинок в потоке резко сокращается. Повторные пики численности (см. рис. 6.13, 6.20) зависят как от условий среды (затяжная весна и растянутые сроки вскрытия разных участков реки), так и от количества крупных участков инкубации икры. На р. Войкаре в 2001 и 2006 гг. такие участки располагались в нижнем, среднем течении и в р. Танью (отсюда происходит скат потомства от производителей налима оседлой формы). Чем ближе к учетному створу (расположенному, как правило, в непосредственной близости от зоны подпора обских вод) находится участок развития икры, тем раньше фиксируется соответствующий пик численности. В реках, где учетный створ расположен в непосредственной близости от нерестилищ (реки Собь, Сыня), пик предшествует ледоходу или совпадает с ним (см. рис. 6.1, 6.6). В случаях, если учетный створ находится значительно ниже основных мест инкубации икры (реки Войкар, Сев. Сосьва), максимальная численность личинок фиксируется уже после ледохода (см. рис. 6.11, 6.16-6.21). При значительном удалении мест развития икры от учетного створа в пробах отмечаются (как правило, в конце ската) личинки, достигшие второго этапа жизни, что указывает на продолжительность их ската не менее 4 сут. (Мешков, 1967; Сорокин, 1976). В наших исследованиях в конце ската на учетном створе в нижнем течении р. Войкара попадалась молодь, родившаяся на р. Танью от производителей оседлой экологической формы. Вынос из системы оз. Ворчато – р. Танью личинок оседлого налима свидетельствует о существующем генетическом обмене между оседлыми и полупроходными экологическими формами.

Поведение личинок в потоке – одна из первых приспособительных реакций организма к внешним условиям среды, которая позволяет избегать неблагоприятных абиотических воздействий.

В ходе нашей работы было выяснено, что пространственное распределение личинок налима на створе с высокой степенью достоверности связано со скоростями течения воды (корреляция Спирмена положительная, сильная и высокозначимая (уровень статистической значимости $p \le 0,01$): $r_s = 0,70$, при n = 22). Чем выше скорость воды на данном участке учетного створа, тем больше личинок проходит его за единицу времени (см. рис. 6.3, 6.4, 6.7). Однако на нижнем учетном створе в р. Войкаре существенную поправку в распределение вносит расположенный выше по течению правобережный приток Нанкъеган. Его воды, не содержащие покатных личинок, при низких скоростях течения не перемешиваются с водой р. Войкара (несущей покатную молодь) вплоть до учетного створа, что влияет на распределение личинок (см. рис. 6.9, 6.14, 6.23).

Распределение личинок в толще воды неравномерно (см. рис. 6.2, 6.15). Большая их часть скатывается в придонном слое, хотя скорость течения в верхних горизонтах выше (и, следовательно, больше расход воды). Такое распределение молоди в потоке связано с особенностями поведения. Личинки, вылупившиеся из икринок, сразу начинают активно двигаться. Характер движения специфичен и отличает молодь налима от молоди других рыб, скатывающейся в это же время. Перемещения личинок налима в толще воды происходят только в вертикальном направлении с помощью энергичной работы каудальной части тела. Личинка совершает последовательно несколько вертикальных «свечек» (рис. 6.24) с небольшими паузами, во время которых она опускается вниз головой (Володин, 1959, 1960б; Володин, Иванова, 1968; Сорокин, 1976; Павлов и др., 1981; и др.). Эти «свечки» позволяют личинкам подняться над субстратом и попасть в поток, что приводит непосредственно к

Рис. 6.24. Движение личинок налима в толще воды во время покатной миграции

началу покатной миграции. Активное сопротивление водотоку у личинок первого этапа жизни не наблюдается, скат происходит пассивно (движения относительно течения не ориентированы



(Павлов и др., 1981)), но с регулярным перемещением в вертикальной плоскости. Так как удержание в толще воды энергетически затратный процесс – большая часть личинок скатывается недалеко от дна. С увеличением скорости течения активность личинок возрастает, что способствует уменьшению повреждений о субстрат.

О том, что заставляет вышедших из икринок личинок совершать вертикальные свечки, есть несколько гипотез. Ряд авторов (Гирса, 1972; Сорокин, 1976; Ryder, Pesendorfer, 1992; Miler, Fischer, 2004; Harzevili et al., 2003) высказываются о существовании положительного фототаксиса у личинок налима. Такая гипотеза кажется нам неверной. Большинство авторов при описании личинок упоминает об их питании, что указывает на второй личиночный этап жизни или на более старший возраст. Проведение полной аналогии между личинками разных возрастов ошибочно. Положительный фототаксис, как принято считать (Blaxter, 1968; Downing, Litvak, 1999), свойствен пелагическим личинкам рыб. В то же время личинки налима не являются полностью пелагическими, скорее, их можно назвать бентопелагическими. Подтверждением этому являются как анатомоморфологические адаптации (Европейцева, 1946), так и более частая их встречаемость в нижних горизонтах потока, особенно при небольших скоростях течения. В естественных условиях скат личинок в уральских притоках начинается подо льдом, покрытым более или менее толстым слоем снега, который препятствует проникновению света в глубь воды.

Для проверки гипотезы о наличии или отсутствии фототаксиса у личинок налима нами был проведен ряд экспериментов. В два разных по форме сосуда были помещено по 20 личинок налима (экспериментальная группа) и водных насекомых (ли-

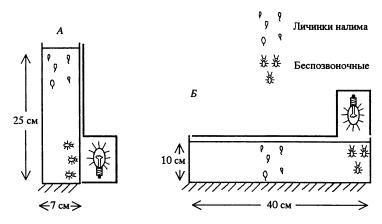


Рис. 6.25. Двигательные реакции личинок налима и беспозвоночных под действием внешних источников света (на схеме изображены в виде лампочки) в разных по форме сосудах:

A – исследование вертикального распределения; E – исследование горизонтального распределения

чинки поденок Heptagenia sp., веснянок Isoperla obscura (Zetterstedt, 1840) и клопы-гребляки Callicorixa sp. (контрольная группа). При этом основная часть сосуда была затемнена, а освещение подводилось или снизу-сбоку (рис. 6.25, А), или сверху-сбоку (рис. 6.25, Б). В качестве источников освещения использовались как естественное, так и искусственное (люминесцентное и лампа накаливания). Во всех случаях положительную двигательную реакцию на освещение проявляли только насекомые. Большая часть личинок налима (75%) в спокойной воде лежала на дне сосудов, редко делая вертикальные «свечки». При создании имитации течения (круговое помешивание воды) молодь налима (100%) начинала активно всплывать к поверхности. В плоском сосуде под действием центростремительной силы личинки концентрировались в центре сосуда, не перемещаясь к периферии, где находился источник света. В ходе эксперимента было выяснено, что личинки налима первого этапа жизни реагируют только на движение воды (активно всплывая вверх против вектора силы притяжения Земли), при этом никак (ни положительно, ни отрицательно) не реагируя на освещение любого типа или его отсутствие. Насекомые, напротив, активно перемещались в сторону освещения (наиболее сильную реакцию проявили на люминесцентное освещение).

Учитывая отсутствие у молоди первого этапа жизни фототаксиса, можно предположить, что их движение вверх связано с проявлением отрицательного геотаксиса. Вероятнее всего, направление движения связано физиологически с действием функционального аналога органов равновесия, с помощью которого взрослые рыбы ориентируются в пространстве.

В нижнем течении нерестовой реки суточная динамика покатной миграции личинок налима может проявиться только в
первые дни, когда расходы воды относительно низкие. Суточная
динамика концентрации личинок в потоке не имеет прямой связи со скоростью воды в дни, когда основной паводковый водосбор происходит ниже мест инкубации икры (см. рис. 6.5, 6.10,
6.12). Таким образом, личинки, вылупившиеся на более высоком
по течению участке реки (по отношению к основному водосбору), пересекают учетный створ значительно позднее начала увеличения скорости течения воды. Достижение покатниками учетного створа может совпадать по времени и с временным падением скоростей и расходов воды. С последующим ростом паводковой волны закономерных суточных изменений численности личинок на створе не наблюдается.

Смертность покатной молоди налима в районе нерестилищ определить значительно сложнее, чем для молоди других рыб. Причиной являются мелкие размеры (около 3,5 мм). Мертвые личинки опускаются на дно (у вылупившейся молоди отрицательная плавучесть), тело их разлагается гораздо быстрее, чем у других рыб (например сиговых). Как правило, естественная гибель икры у налима очень высокая и может достигать, при тотальном перемерзании нерестилищ, 100% от фонда отложенной икры (Богданов, 2007). Например, 100%-я гибель икры налима и сиговых рыб произошла в р. Харбее в 1978 г. Весной в дрифте может присутствовать мертвая икра и личинки налима, однако их сотношение лишь приблизительно характеризует количество выжившей молоди от фонда отложенной икры, так как часть икры уничтожается разными хищниками (рыбами, в частности самим налимом, и некоторыми беспозвоночными).

Таким образом, покатная миграция ранней молоди налима в уральских притоках начинается с весенним освежением воды. Вылупление личинок из икры может происходить как на субстрате, так и в толще воды. В уральских нерестовых притоках в районе границы подпора обских вод массовый скат личинок предшествует ледоходу, совпадает с ним или проходит после не-

го в зависимости от удаленности мест развития икры. Пик покатной миграции молоди, как правило, непродолжительный и
длится один-два дня. Личинки скатываются в потоке пассивно.
Удержанию в толще воды и выживанию способствует отрицательный геотаксис, проявляемый при наличии течения. В неподвижной воде большая часть личинок опускается на дно. Фототаксис у личинок налима отсутствует. Пространственное распределение молоди на створе с высокой степенью достоверности
связано со скоростями течения воды. Чем выше скорость течения в потоке, тем больше концентрация личинок. В толще воды
наибольшая их численность встречается в придонных слоях. Суточная интенсивность ската не совпадает с суточными изменениями скоростей течения как следствие несовпадения мест инкубации икры и основных участков водосбора (тундровые ручьи,
притоки).

Глава 7

АНАЛИЗ ВКЛАДА УРАЛЬСКИХ НЕРЕСТОВЫХ ПРИТОКОВ В ВЕЛИЧИНУ ГЕНЕРАЦИИ ОБСКОГО ПОЛУПРОХОДНОГО НАЛИМА

Уровень воспроизводства обской популяции полупроходного налима изменчив (рис. 7.1). За период наших исследований (Копориков и др., 2001; Госькова, Копориков, 2004; и др.) наблюдались годы как с высокой численностью генераций (2001, 2007, 2008 гг.), так и низкоурожайные (2002, 2005 гг.). Важной теоретической и практической задачей стало выявление факторов, оказывающих лимитирующее влияние на колебание численности генераций. При попытке решить эту задачу в естественных условиях возникает ряд сложностей – лимитирующие факторы накладываются друг на друга, часто не удается разделить их влияние.

В последнее время появились работы, рассматривающие проблему оценки влияния абиотических условий среды на воспроизводство ценных видов рыб (Богданов, Агафонов, 2001; Госькова, Гаврилов, 2007; и др.). Известно, что на численность рыб влияют гидрологические условия обской поймы (Москаленко, 1956; Замятин, 1977; Трифонова, 1982, 1984, 1986; Брусынина, 1986), являющихся пищевыми объектами для налима (Копориков, Шишмарев, 1997; Копориков, 2006). Следовательно, можно выдвинуть предположение о взаимосвязи между условиями водности поймы и воспроизводством налима.

Уровень и продолжительность затопления поймы реки — важнейшие элементы гидрологии, влияющие на жизнь гидробионтов. Миграционное поведение, питание, условия нагула производителей и молоди — все это и многое другое находится в теснейшей взаимосвязи с условиями паводкового затопления поймы (Трифонова, 1982, 1986; Копориков, 2004; Богданов и др., 2005).

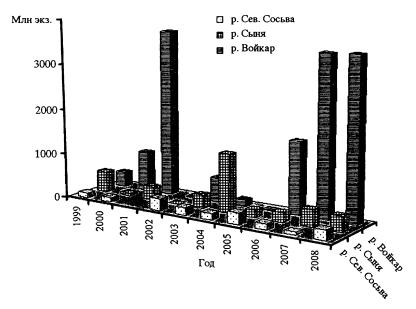


Рис. 7.1. Численность покатных личинок налима в уральских нерестовых притоках нижней Оби

Обобщив имеющиеся данные по условиям водности, биологическим показателям производителей и величине генерации в уральских нерестовых притоках, мы выявили факторы среды оказывающих лимитирующее влияние на воспроизводство. В дальнейшем, с учетом воздействия выявленных факторов, возможно предсказание численности генераций полупроходного налима р. Оби.

Численность производителей зашедших на нерест определяет величину фонда отложенной икры и численность скатившихся следующей весной личинок (Сорокин, 1976). Отследить численность поднимающихся на нерест производителей не всегда представляется возможным из-за того, что большая их часть совершает анадромную миграцию на нерестилища уже после ледостава. Так как при отсутствии зимних заморов существует прямая связь между численностью покатных личинок и зашедших на нерест производителей, в дальнейших наших расчетах мы использовали допущение — если какой-то показатель коррелирует с численностью скатившихся личинок, то он коррелирует в рав-

Таблица 7.1 Сравнение вклада нерестовых притоков в величину генерации налима с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни

Показатель	Сравниваемые выборки									
Показатель	1	2	1	4	2	4	3	4		
Величина выборок (лет наблюдений)	10	10	10	9	10	9	10	9		
Величина критерия Манна-Уитни (<i>U</i>) для сравниваемых выборок	32		22		23		12			
Уровень статистиче- ской значимости	<i>p</i> > 0,1		<i>p</i> ≤ 0,05		<i>p</i> ≤ 0,05		<i>p</i> ≤ 0,01			
Средний показатель суммы рангов	12,3	8,7	12,3	7,4	12,2	7,6	13,3	6,3		
Средняя многолетняя численность личинок (млн экз.)	1418	349	1418	159	349	159	1767	159		

Примечание. 1 – р. Войкар, 2 – р. Сыня, 3 – сумма вклада рек Войкара и Сыни, 4 – р. Сев. Сосьва.

ной степени и с численностью зашедших осенью прошлого года на нерест производителей.

За статистическую единицу сравниваемых параметров были приняты следующие ежегодные показатели:

- средние значения ИАП и гепатосоматического индекса производителей в период начала анадромной нерестовой миграции в уральских нерестовых притоках;
- численность личинок налима, скатившихся с каждого нерестового притока;
- сумма среднесуточных температур воды во время нагула производителей в период открытого русла (июнь–сентябрь);
- уровень максимального затопления поймы, отмеченный во время паводка;
 - продолжительность затопления низкой поймы, сут.

При анализе вклада уральских нерестовых притоков в величину генерации видно, что достоверных различий (уровень статистической значимости p > 0,1) между двумя северными притоками (реки Войкар и Сыня) не обнаружено (табл. 7.1). В то же время вклад в численность генерации самой южной (наиболее удаленной от устья р. Оби) и самой крупной по протяженности

нерестилищ р. Сев. Сосьвы значимо (уровень статистической значимости $p \le 0,05$) отличается от величины вклада как р. Войкара, так и р. Сыни. Тем более достоверны (уровень статистической значимости $p \le 0,01$) различия между суммарным вкладом двух северных рек (Войкар и Сыня) и вкладом южной реки (р. Сев. Сосьва).

Исходя из средних показателей суммы рангов (см. табл. 7.1) определен уровень среднемноголетнего вклада каждого нерестового притока (см. рис. 7.1) в величину генерации налима:

- наибольшая величина вклада наблюдается у сравнительно небольшой по протяженности р. Войкара, расположенной севернее других рек;
- меньший вклад наблюдается у р. Сыни, которая имеет несколько большую протяженность нерестилищ и расположена южнее р. Войкара;
- р. Сев. Сосьва (самая южная) вносит достоверно меньший, по сравнению с другими притоками, среднемноголетний вклад в величину генерации налима.

Следовательно, именно широтное расположение (т.е. степень удаленности от мест зимовки производителей – Обской губы) определяет среднемноголетнюю величину вклада притока в общую численность генерации, который не зависит от потенциальных площадей нерестилищ.

Проведенные с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена сравнения успешности воспроизводства налима на разных нерестовых притоках показали следующее:

- корреляция между количеством личинок в р. Сев. Сосьве и суммарной численностью скатившихся личинок в реках Войкаре и Сыне отрицательная средняя ($r_s = -0.57$ при n = 9);
- корреляция между численностью покатных личинок в реках Войкаре и Сев. Сосьве отрицательная средняя ($r_s = -0.52$ при n = 9);
- корреляция между численностью покатных личинок в реках Сыне и Сев. Сосьве отрицательная умеренная ($r_s = -0.4$ при n = 9);
- численность генерации тесно связана (положительная сильная и высокозначимая корреляция) с численностью скатившихся личинок в р. Войкаре ($r_s = 0.9$ при n = 10).

Из этого следует, что общая величина генерации молоди налима с высокой степенью достоверности связана с количеством скатившихся личинок в р. Войкаре. Существует тенденция – при

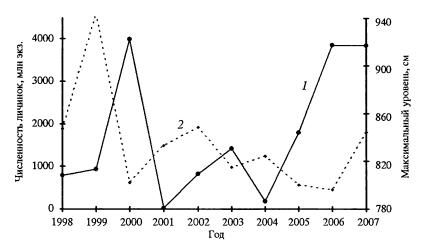


Рис. 7.2. Соотношение суммарной численности (1) личинок налима, скатившихся с нерестилищ рек Войкара и Сыни, с максимальным уровнем (2) затопления поймы (в год подъема производителей).

График суммарной численности покатных личинок налима смещен на год назад для удобства сравнения

массовом заходе налима в северные притоки (реки Войкар, Сыня) роль южных притоков (р. Сев. Сосьва) снижается. Справедливо и обратное утверждение — при преимущественном распределении производителей налима в южном направлении по р. Оби их заход в северные уральские притоки значительно сокращается.

Оценка влияния уровня и продолжительности затопления поймы на миграционное поведение производителей налима (исходя из численности покатных личинок) показала:

- корреляция между длительностью затопления низкой поймы и суммарной численностью скатившихся на следующий год личинок в реки Войкар и Сыню отрицательная умеренная ($r_s = -0.35$ при n = 10);
- корреляция между длительностью затопления низкой поймы и численностью скатившихся на следующий год личинок в р. Сев. Сосьву положительная умеренная ($r_s = 0.48$ при n = 9);
- корреляция между максимальным уровнем затопления поймы и суммарной численностью скатившихся на следующий год личинок в реки Войкар и Сыню (рис. 7.2) отрицательная средняя, имеющая тенденцию достоверной связи ($r_s = -0.53$ при n = 10).

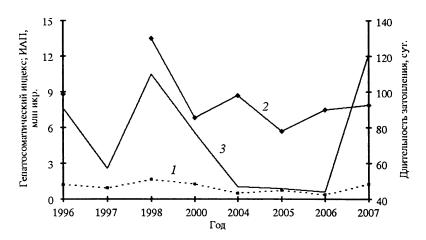


Рис. 7.3. Соотношение показателей ИАП (I), гепатосоматического индекса (2) производителей налима и длительности затопления поймы (3) в год нерестовой миграции

На основании этого можно предположить, что в годы с низкой водностью большая часть производителей заходит в нижние (северные) притоки. При высоких уровнях воды и продолжительном затоплении поймы производители полупроходного налима предпочитают подниматься вверх по руслу р. Оби и в более южные нерестовые притоки.

При оценке влияния водности р. Оби на показатели ИАП и гепатосоматического индекса (влияют на успешность воспроизводства) у производителей в год нереста (рис. 7.3) выявлено:

- корреляция между ИАП производителей и максимальным уровнем затопления поймы в год нерестовой миграции положительная средняя ($r_s = 0.6$, n = 8);
- корреляция между гепатосоматическим индексом производителей и максимальным уровнем затопления поймы в год нерестовой миграции положительная сильная, имеющая тенденцию достоверной связи ($r_s = 0.71$, n = 7);
- корреляция между ИАП производителей и длительностью затопления низкой поймы в год нерестовой миграции положительная сильная и достоверная (статистическая значимость $p \le 0,01$ при $r_s = 0,88$, n = 8);
- корреляция между гепатосоматическим индексом производителей и длительностью затопления низкой поймы в год нерестовой миграции положительная средняя ($r_s = 0.57$ при n = 7).

Сильная положительная достоверная корреляция между ИАП и длительностью затопления низкой поймы указывает на то, что формирование гонад — продолжительный процесс, которому необходим долгий период нагула. В то же время при благоприятных условиях (высокий уровень затопления поймы) возможно быстрое увеличение жирности производителей (сильная положительная связь между гепатосоматическим индексом и уровнем затопления поймы). Комбинация высокого уровня затопления с продолжительным периодом стояния паводковой воды создает наиболее благоприятные условия для воспроизводства.

Известно, что при высоких температурах воды у взрослых особей налима понижается двигательная активность, и они перестают питаться (Ананичев, Гомазков, 1960), при этом существенно снижается успешность нагула. В этой связи хорошо прогреваемые слабопроточные соровые системы (большая часть поймы) и прибрежные береговые свалы, где происходит летний нагул потенциальных жертв налима, становятся недоступны для нагула. Производители могут находиться только на глубоких проточных участках русла, где численность пищевых объектов в летнее время минимальна.

Анализ связи суммы среднесуточных температур воды с июня по сентябрь с максимальным уровнем затопления поймы (рис. 7.4) и величиной гепатосоматического индекса производителей, поднимающихся на нерестилища (рис. 7.5), показывает следующее:

- корреляция между максимальным уровнем затопления поймы и суммой среднесуточных температур воды отрицательная средняя, имеющая тенденцию достоверной связи ($r_s = -0.55$ при n = 10);
- корреляция между суммой среднесуточных температур воды и гепатосоматическим индексом производителей налима отрицательная средняя ($r_s = -0.57$ при n = 7).

При высоких уровнях воды температура в среднем и нижнем горизонте ниже, чем в годы с низким уровнем затопления поймы. Имеется закономерность: чем ниже температура воды, тем выше уровень питания и больше жирность. Средняя величина коэффициента корреляции между суммой среднесуточных температур воды и гепатосоматическим индексом производителей налима ($r_s = -0.57$) объясняется тем, что основной период нагула у рыб, готовящихся к нересту, происходит в холодное время года. К летне-осеннему периоду у них уже сформированы жиро-

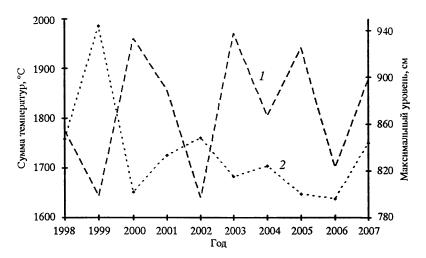


Рис. 7.4. Соотношение суммы среднесуточных температур воды (1) с максимальным уровнем затопления поймы (2) (по данным гидропоста пос. Мужи)

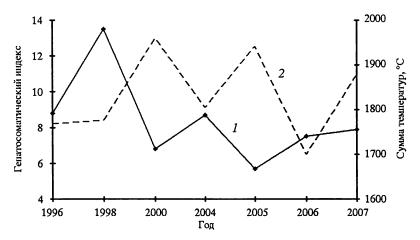


Рис. 7.5. Соотношение гепатосоматического индекса (1) поднимающихся на нерестилища производителей с суммой среднесуточных температур воды (2)

вые запасы, которые в дальнейшем расходуются на рост гонад. В свою очередь интенсивность расхода запасов зависит от успешности летне-осеннего нагула, но при любом уровне питания в теплые месяцы минимально необходимый резерв питательных веществ в организме производителей присутствует в виде жира в печени.

В годы с благоприятными гидрологическими условиями (высокий и продолжительный уровень затопления поймы) производители налима имеют больше возможности для нагула. Как следствие дополнительный запас накопленной энергии расходуется на миграцию. Этим и объясняется массовый подъем производителей в южные нерестовые притоки в годы с высокой водностью.

В 2007 г., когда наблюдался очень высокий (см. рис. 7.2, 7.4) и продолжительный (см. рис. 7.3) уровень затопления поймы, производители налима осенью массово зашли (исходя из численности покатных личинок весной 2008 г.) в нижние нерестовые притоки (см. рис. 7.1, 7.2). Такое поведение рыб идет в разрез с высказанной выше гипотезой о подъеме производителей на южные нерестовые участки при высоком уровне водности. Однако при анализе температурных условий показано, что в 2007 г. наблюдалась аномально высокая температура воды (см. рис. 7.4, 7.5) для отмеченного уровня затопления поймы. В связи с этим половозрелые особи налима были малоактивны и не смогли нагуляться в достаточной мере для продолжения нерестовой миграции вверх по руслу р. Оби и остались на нижних участках нерестилищ. При этом гепатосоматический индекс и ИАП были сходны с аналогичными показателями производителей в маловодном 2006 г. (см. рис. 7.3, 7.5). Как следствие численность покатных личинок весной 2007 и 2008 гг. в нерестовых притоках совпала (см. рис. 7.1, 7.2). Следовательно, можно предположить, что именно качество летнего нагула производителей, зависящее от температуры воды, определяет протяженность нерестовой миграции и успешность воспроизводства.

При оценке связи максимального уровня затопления поймы и суммарной численности скатившихся на следующий год личинок с трех притоков (реки Войкар, Сыня, Сев. Сосьва) выяснено, что коэффициент корреляции Спирмена отрицательный умеренный ($r_s = -0.41$ при n = 10). То есть можно предположить, что при высоком уровне затопления поймы общая численность личинок, скатившихся на следующий год с трех уральских нересто-

вых притоков, снижается по сравнению с годами, характеризующимися низкой водностью. Получается что, несмотря на увеличивающиеся показатели ИАП и жирности у производителей, общая численность личинок, учтенных во время ската с трех уральских нерестовых притоков, снижается. Поскольку при высоких показателях водности производители налима поднимаются вверх по р. Оби, такая взаимосвязь численности и водности может свидетельствовать о том, что часть производителей, готовых к нересту, поднимается по р. Оби выше устья р. Сев. Сосьвы, где и нерестится. При этом общая величина генерации полупроходного налима должна быть существенно выше, чем определяемая только по трем уральским нерестовым притокам.

В годы с низкой водностью подавляющая часть производителей полупроходного налима нерестится в северных уральских нерестовых притоках. Общая численность скатившихся личинок из рек Войкара, Сыни и Сев. Сосьвы в эти годы в среднем составила 3,5 млрд экз. С учетом численности личинок, скатившихся из более северных притоков Соби, Харбея, Лонготъегана, Щучьей (Копориков, 2000, 2004; Копориков и др., 2001), величина генерации полупроходного налима на р. Оби оценивается нами в среднем в 7–8 млрд личинок.

На основании обобщения представленного выше материала мы делаем следующие выводы об особенностях воспроизводства полупроходного налима в Обском бассейне.

- 1. Осенне-зимняя нагульно-нерестовая анадромная миграция производителей полупроходного налима связана с понижением температуры воды и продолжается с конца августа до декабря. Самцы количественно преобладают над самками в соотношении 3:1. Большая часть особей младшего возраста представлена самцами. Самки доминируют в группах старших возрастов. По сравнению с самками самцы имеют повышенный гонадосоматический и пониженный гепатосоматический индексы. В посленерестовое время их жировые запасы снижаются до критического уровня, что приводит к повышенной смертности. Индивидуальная абсолютная плодовитость обского налима является одной из самых больших в ареале и коррелирует с массой и длиной тела. Спектр питания производителей в холодное время года определяется доступностью жертв. Темп роста обского налима соответствует темпу роста полупроходных форм вида из других северных водотоков.
- 2. Нерест налима на уральских нерестовых притоках проходит с первой половины декабря до начала февраля (продолжительность около 1,5–2 месяцев). Нерест растянут. Одновременно на нерестовых участках находятся особи с разными стадиями зрелости гонад. В русле нерестового притока может существовать несколько независимых центров размножения. Типичные нерестилища расположены на плесовых участках русла со средней глубиной около 1 м. Грунт песчано-гравийный, водные макрофиты отсутствуют. Скорость воды 0,35 м/с.
- 3. Полупелагическая икра после потери своих клейких качеств сносится вниз по течению на участки русла, имеющие скорости течения ниже 0,04 м/с. В результате дрифта икры места инкубации пространственно отделены от района нереста производителей на несколько десятков километров. Плотность икры

на участках инкубации достигает 1,5 млн на 1 м² при средней плотности 383 тыс. экз/м², во время эмбрионального развития наблюдается высокая (от 80 до 100%) естественная смертность. Продолжительность инкубации икры у налима в условиях северных широт от 4 до 5,5 месяцев.

- 4. Покатная миграция личинок налима в уральских притоках начинается с весенним освежением воды. Массовый скат может предшествовать ледоходу, совпадать с ним или проходить после в зависимости от удаленности мест развития икры от зоны подпора обской водой. В пик покатной миграции продолжительностью, как правило, один-два дня, скатывается от 50 до 90% общего количества личинок. Их удержанию в толще воды и выживанию способствует отрицательный геотаксис, проявляемый при наличии течения. В неподвижной воде большая часть личинок опускается на дно. Фототаксис у покатных личинок отсутствует. Большая часть личинок скатывается на стрежне и в придонных слоях потока. Суточная интенсивность ската не совпадает с суточными изменениями скоростей течения, что является следствием несовпадения мест инкубации икры и основных участков водосбора.
- 5. Индивидуальная абсолютная плодовитость и гепатосоматический индекс производителей прямо пропорциональны показателям водности и обратно пропорциональны сумме среднесуточных температур воды в период открытого русла в год нерестовой миграции. Протяженность миграций производителей в пределах репродуктивной части ареала определяется запасами жира. При высоких показателях гепатосоматического индекса большая часть производителей поднимается на нерест по р. Оби до р. Сев. Сосьвы и выше, при низких остается преимущественно в северных нерестовых притоках (реки Собь, Войкар, Сыня).
- 6. В настоящее время средняя величина генераций полупроходного налима р. Оби составляет 7–8 млрд личинок. В связи с уменьшением рыболовного прессинга с 90-х гг. XX в. прогнозируется, что высокая численность обской популяции полупроходного налима сохранится в течение ближайших 5–10 лет.

На сегодняшний день популяция полупроходного налима р. Оби находится в состоянии стабильно высокой численности, чему способствует и сокращение промысловой нагрузки. Однако любое серьезное антропогенное вмешательство может нарушить хрупкое равновесие, наблюдаемое в северных экосистемах.

В этой связи прежде всего необходимо проведение мониторинговых наблюдений за состоянием ихтиофауны и воспроизводства полупроходного налима р. Оби. Мониторинг позволит выявить влияние негативных (как биотических, так и абиотических) факторов среды на численность вида. Любые крупные воздействия приведут к колебанию численности, которые будут замечены. Своевременное принятие мер позволит восстановить популяцию с наименьшими потерями.

В то же время необходимо проводить и контролирующие мероприятия за осуществлением любых работ (строительство железнодорожных мостов, обустройство автомобильных бродов, добыча ПГС и т. д.) в районе уральских притоков р. Оби проводимых проектными и строительными организациями. Необходимо проводить оценку воздействия на окружающую среду (ОВОС) и определять ущерб, наносимый рыбному хозяйству при реализации проекта. Проектным и строительным организациям следует придерживаться рекомендаций, которые будут составлены с учетом проводимых работ.

Рыболовецким артелям и рыбакам не следует осуществлять лов налима в районе нерестилищ. При ведении промысла высокая концентрация готовых к нересту производителей на компактной территории делает очень уязвимым процесс воспроизводства. Каждая самка в среднем готова выметать 1 млн икринок. Вылов хотя бы сотни самок на нерестилище значительно сокращает численность будущего поколения. Но не это самое страшное. Большая часть производителей на потревоженном нерестилище может отказаться от нереста (это приведет к резорбции гонад) или выметать икру в неподходящем месте, вследствие чего она погибнет. Но это касается только природоохранной стороны дела.

Как сказано в начале книги, наиболее ценной, питательной и деликатесной считается печень налима. Ценность рыбы напрямую зависит от величины печени. Поэтому, с точки зрения кулинарии, рыба, пойманная на нерестилище, гораздо менее вкусна, чем нагульная или подъемная. Объясняется это тем, что часть запасов жира, хранящегося в печени, идет у нерестующего налима на формирование гонад и поддержание жизнедеятельности. Наиболее ценным налим считается во время зимнего нагула, когда на рост гонад жировые запасы не тратятся, несколько менее ценным — во время весенне-летней (вонзь) и осенней анадромной миграции. И наихудшее товарное качество налим имеет

во время нереста и сразу после него. Поэтому, зная такие физиологически-временные тонкости кулинарной ценности налима, надо задуматься — стоит ли ловить на нерестилище и подрывать численность этой рыбы. Ведь наградой будет не тот самый деликатес, ради которого все и затевалось, а низкосортный субпродукт. В то же время на Оби зимний лов покатного налима не сложнее, чем лов на нерестилище. Это уже давно поняли рыбаки Ханты-Мансийского округа: львиную долю налима они добывают именно во время зимней предзаморной миграции. Налим, уходя от зимнего замора, в декабре-январе массово скатывается по руслу Оби, иногда останавливаясь подкрепиться рыбой в устье уральских притоков. Ловя такого налима, рыбаки наносят минимальный вред популяции этого вида, а наградой им служат наиболее жирные и вкусные особи.

Авторы будут признательны за любую информацию, связанную с биологией налима. Также будут интересны данные по размеру, массе тела, полу, массе печени и гонад, месту и времени сбора, пойманного вами материала, чем питается рыба (виды и количество жертв) и т. д. Желательно сделать фотографию с измерительной линейкой. Особенно ценны материалы, собранные в летний и зимний период времени, когда налим часто недоступен для исследований. Очень интересна информация о налиме, нагуливающемся в Обской или Тазовской губе. Важны любые данные по молоди, в том числе и собранных из желудков хищников (при этом стоит указать количество и размер или массу молоди и вид, размер хищника, время и место его поимки). Если вы хотите поделиться такой информацией, то просим присылать ее на электронный адрес Koporikov@mail.ru. Авторы заранее благодарны всем, кто направит имеющуюся информацию или выступит с критическими заметками по представленным в книге материалам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананичев А.В. Сезонная характеристика пищеварения налима // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1960. Вып. 3(6). С. 238–247.

Аристовская Г.В. К вопросу о питании некоторых волжско-камских рыб // Тр. Татар. отд. ВНИОРХ, 1935. Т. 2. С. 45-74.

Асхаев М.Г. Налим // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Бай-кал / Под общ. ред. М.М. Кожова. Иркутск: Кн. изд-во, 1958. С. 386–388.

Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетников. М.: Наука, 2002. Т. 2. 253 с.

Атлас Тюменской области / Гл. упр. геодезии и картографии при Совете Министров СССР. М.; Тюмень: ГУКГ, 1971. Вып. 1. 28 с.

Балагурова М.В. О годовых различиях в питании налима Сямозера // Водные ресурсы Карелии и пути их использования. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 335-353.

Барсуков В.В. Серия работ Эрика Фабрициуса и соавторов по нерестовому поведению рыб // Вопр. ихтиологии, 1964. Т. 4, вып. 3. С. 586–591.

Богданов В.Д. Сезонное изменение структуры населения молоди рыб в р. Соби (нижняя Обь) // Экологическая обусловленность фенотипа рыб и структура их популяций. Свердловск: УрО АН СССР, 1989. С. 3–8.

Богданов В.Д. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. 60 с.

Богданов В.Д. Выживание икры сиговых рыб на нерестилищах в уральских притоках Нижней Оби // Науч. вестник. Вып. 2 (46). Современное состояние и динамика природных сообществ Севера. Салехард, 2007. С. 42–49.

Богданов В.Д., Агафонов Л.И. Влияние гидрологических условий поймы нижней Оби на воспроизводство сиговых рыб // Экология, 2001. № 1. С. 50–56.

Богданов В.Д. и др. Экологическое состояние притоков Нижней Оби: р. Сыня, Войкар, Собь. Екатеринбург, 2002. 136 с.

Богданов В.Д. и др. Экологическое состояние притоков Нижней Оби: р. Харбей, Лонготъеган, Щучья. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. 236 с.

Богдашкин Б.Е., Еньков Ю.М., Кочетков П.А. Некоторые биологические характеристики обского налима в период катадромной миграции // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 132–136.

Бочкарев Н.А. Межгодовая изменчивость биологических признаков у симпатрических сигов Телецкого озера // Вестн. СВНЦ ДВО РАН, 2009. № 3. С. 40–45.

Брусынина И.Н. Количественная оценка влияния гидрологического режима на величину вылова рыбы в Оби // Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование. Свердловск, 1986. С. 23–24.

Бурмакин Е.В., Тюрин П.В. О биологической классификации рыб // Вопр. ихтиологии, 1959. Вып. 13. С. 19-25.

Быков В.Д. Сток рек Урала. М.: Изд-во МГУ, 1963. 144 с.

Варфоломеев В.В. Биология промысловых рыб прудов-водохранилищ Удмуртии // Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та, 1967. Вып. 41. С. 49–150.

Васнецов В.В. Этапы развития костных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л.: АН СССР, 1953. С. 207–217.

Вебер Д.Г. О размножении налима в Сямозере // Тр. Сямозерской комплекс. экспедиции, 1961. Т. 2. С. 140–146.

Владимиров В.И., Семенов К.И. Критический период в развитии личинок рыб // Докл. АН СССР, 1959. Т. 126, № 3. С. 663–666.

Волгин М.В. Налим реки Енисея – Lota lota // Изв. ВНИИОРХ, 1958. Т. 44. С. 203–206.

Володин В.М. Партеногенетическое развитие икры налима // Вопр. ихтиологии, 1959. Вып. 13. С. 130–133.

Володин В.М. Влияние температуры и рН на эмбриональное развитие налима // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1960a. № 7. С. 26—30.

Володин В.М. Эмбриональное развитие налима // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1960б. Вып. 3(6). С. 227–230.

Володин В.М. Нерестилища налима в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР, 1966. Вып. 10(13). С. 21–28.

Володин В.М. Плодовитость налима в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР, 1968. Вып. 17(20). С. 222–229.

Володин В.М. Состояние нерестового стада налима *Lota lota* Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища до и после аварийного сброса сточных вод в 1987 г. // Вопр. ихтиологии, 1994. Т. 34, № 3. С. 353–358.

Володин В.М., Иванова М.Н. Образ жизни, рост и питание молоди налима в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР, 1968. Вып. 17(20). С. 230–240.

Вышегородцев А.А. Налим и его влияние на динамику численности популяций сиговых рыб р. Юрибей // Рациональное использование и охрана живой природы Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1971. С. 136–137.

Гаврилов А.Л., Шишмарев В.М. К биологии налима бассейна р. Лонготьеган // Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1989. С. 30.

Гаврилов А.Л. Питание налима в период анадромной миграции // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1992. С. 103–109.

Гаврилов А.Л. Материалы по биологии налима из водоемов полуострова Ямал // Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал. Екатеринбург: Наука, 1995. С. 68–75.

Гидрология рек Советской Арктики / Под ред. В.С. Антонова. Л.: Мор. транспорт, 1965. 143 с.

Гирса И.И. Влияние фотопериода и температуры воды на фотореакцию некоторых рыб // Вопр. ихтиологии, 1972. Т. 12, вып. 3. С. 554–560.

Госькова О.А., Гаврилов А.Л. Динамика воспроизводства сиговых рыб в р. Сыне (нижняя Обь) // Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов: Материалы междунар. науч.-практ. конф. Волгоград: Волгоград. отд-ние ГосНИОРХ, 2007. С. 83–86.

Госькова О.А., Копориков А.Р. Воспроизводство налима в реках ООПТ Сынско-Войкарской этнической территории // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана. Тольятти, 2004. С. 63-64.

Долгушин Л.Д., Кеммерих А.О. Новые ледники на Урале // Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1957. № 6. С. 67–73.

Долженко М.П. Биология и возможности увеличения уловов налима на верхней и средней Оби // Тр. Томского гос. ун-та, 1955. Т. 131. С. 181–184.

Доманицкий А.П., Дубровина Р.Г., Исаева А.И. Реки и озера Советского Союза. Л.: Гидрометеоиздат, 1971. 104 с.

Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. 93 с. Дрягин П.А. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИОРХ, 1948. Т. 25. Вып. 2. С. 3–104.

Европей цева Н.В. Личиночный период налима *Lota lota L.* // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 1946. Т. 69, вып. 4. С. 70–87.

Егоров А.Г. Рыбы водоемов юга Восточной Сибири (карпообразные, трескообразные, окунеобразные). Иркутск: Изд-во Иркутского университета, 1988. 338 с.

Замятин В.А. Влияние гидрологического режима на рыбные запасы р. Оби // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна / Под ред. А.Н. Петкевича. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1977. С. 76–83.

Иванова М.Н. Пищевые рационы и кормовые коэффициенты хищных рыб в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биологии внутр. вод, 1968. Вып. 17(20). С. 180–199.

Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. 291 с.

Иоганзен Б.Г. Рыбохозяйственные районы Западной Сибири и их биолого-промысловая характеристика // Тр. Томского гос. ун-та. Сер. биол., 1953. Т. 125. С. 7–44.

Иоганзен Б.Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы // Вопр. ихтиологии, 1955. Вып. 3. С. 57-68.

Иоганзен Б.Г., Петкевич А.Н. Плодовитость промысловых рыб Западной Сибири. Новосибирск, 1958. 45 с.

Карпенко М. Вселенная Разумная (Universum Sapiens). М.: МАИК «Наука/Интерпериодика», 1992. 384 с.

Кеммерих А.О. Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 139 с.

Кеммерих А.О. Полярный Урал. М.: Физкультура и спорт, 1966. 112 с. Кеммерих А.О. Приполярный Урал: путеводитель. М.: Физкультура и спорт, 1970. 158 с. Кесслер К. Описание рыб, которые встречаются в водах С.-Петербургской губернии. СПб.: Тип. А.С. Голицина, 1864. 240 с.

Кириллов А.Ф. Налим *Lota lota* Вилюйского водохранилища // Вопр. ихтиологии, 1988. Т. 28, вып. 1. С. 22–28.

Кириллов Ф. Н. Ихтиофауна бассейна реки Вилюй // Фауна рыб и беспозвоночных бассейна Вилюя. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 5–71.

Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.

Коблицкая А.Ф. Сезонные миграции молоди рыб в низовьях дельты Волги в период, предшествующий зарегулированию стока // Тр. Астрахан. заповедника, 1958. Вып. 4. С. 42–46.

Коблицкая $A.\Phi$. Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1981. 208 с.

Кожина Е.С. Питание молоди налима в первый год жизни в озерах Карелии: Миккельское и Сямозеро // Вопросы экологии животных. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1969. С. 52–60.

Копориков А.Р. Покатная миграция и численность личинок налима (Lota lota L.) в уральских притоках Оби // Материалы к познанию фауны и флоры Ямало-Ненецкого автономного округа. Салехард, 2000. Ч. 2. С. 33–39.

Копориков А.Р. Нерест и нерестилища полупроходного налима на р. Войкар // Биологические ресурсы Полярного Урала. Салехард, 2003. Ч. 2. С. 11–16.

Копориков А.Р. Пространственно-биотопическое распределение молоди налима (*Lota lota* L.) в пойме нижней Оби в течение первого месяца жизни // Материалы по флоре и фауне Ямало-Ненецкого автономного округа. Салехард, 2004. С. 40–59.

Копориков А.Р. К вопросу об особенностях распределения взрослых особей налима в бассейне нижней Оби в начале зимнего периода // Биота Ямала и проблемы региональной экологии. Салехард, 2006. С. 112–118.

Копориков А.Р. Особенности половой структуры популяции нижнеобского налима (*Lota lota L.*) // Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблемы охраны. Салехард, 2007. Ч. 2. С. 16–22.

Копориков А.Р., Шишмарев М.В. Питание щуки и налима во время нерестовой миграции сиговых рыб на р. Собь // Тезисы докл. Первого конгресса ихтиологов России. Астрахань, 1997. С. 156.

Копориков А.Р. и др. Количественная оценка воспроизводства налима в уральских притоках Оби // Биологические ресурсы и устойчивое развитие: Материалы междунар. науч. конф. Пущино, 2001. С. 110.

Кошелев Б.В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 307 с.

Крыжановский С.Г. Экологические группы рыб и закономерности их развития // Изв. ТИНРО, 1948. Т. 27. С. 3–114.

Лезин В.А. Реки и озера Тюменской области. Тюмень: Пеликан, 1995. 300 с.

Лукин А.В., Штейнфельд А.Л. Плодовитость главнейших промысловых рыб средней Волги // Изв. Казан. фил. АН СССР, 1949. Вып. 1. С. 87–106.

Малинин Л.К. Поведение налима // Природа, 1971. № 8. С. 77-79.

Мантейфель Б.П. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов // Вопр. ихтиологии, 1959. Вып. 13. С. 3–15.

Маркун М.И. К систематике и биологии налима р. Камы // Изв. биол. НИИОРХ при Перм. ун-те, 1936. Т. 10, вып. 6. С. 211–237.

Матюхин В.П. К биологии некоторых рыб р. Северной Сосьвы // Биология промысловых рыб Нижней Оби. Свердловск: УФАН СССР, 1966. С. 37–45.

Махотин Ю.М. О питании налима Куйбышевского водохранилища // Тр. Татар. отд. НИИОРХ, 1964. Вып. 10. С. 291–296.

Мельянцев В.Г. Налим Нового Выгозера // Уч. зап. Карело-Фин. унта, 1948. Т. 2, вып. 3. С. 90–106.

Мешков М.М. Этапы развития налима // Изв. ГосНИОРХ, 1967. Т. 62. С. 181–194.

Михайлов Н.И., Гвоздецкий Н.А. Физическая география СССР. М.: Изд-во МГУ, 1978. 455 с.

Москаленко Б.К. Влияние многолетних колебаний уровня р. Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых видов рыб // Зоол. журн., 1956. Т. 35, вып. 5. С. 746–752.

Москаленко Б.К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень: Кн. изд-во, 1958. 251 с.

Неличик В.А. Питание налима в Верхне-Туломском водохранилище // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1975. С. 50–55.

Немчинов В.С. Сельскохозяйственная статистика с основами общей теории. М.: Сельхозгиз, 1945. 359 с.

Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1963. 368 с.

Никольский $\Gamma.В.$ Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1974. 447 с.

Павлов Д.С. Особенности миграций молоди полупроходных рыб // Вопр. ихтиологии, 1966. Т. 6, вып. 3. С. 539–548.

Павлов Д.С. и др. Исследования уловистости орудий лова молоди рыб // Вопр. ихтиологии, 1993. Т. 33, № 5. С. 684–690.

Павлов Д.С. и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.

Петкевич А.Н., Никонов Г.И. Налим и его значение в промысле Обь-Иртышского бассейна. Тюмень, 1969. 32 с.

Пиху Э.Х., Пиху Э.Р. К биологии налима в Псковско-Чудском озере // Ихтиология и озерное рыбное хозяйство: Материалы XIV конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. Рига: Зинатме, 1968. Т. 1, ч. 1. С. 109–116.

 Π иху Э.Х., Π иху Э.Р. Питание основных хищных рыб Псковско-Чудского водоема // Изв. ГосНИОРХ, 1974. Т. 83. С. 136–143.

Подлесный А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование // Изв. ВНИИОРХ, 1958. Т. 44. С. 97–178.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1966. 376 с.

Пузанов И.И., Козлов В.И., Кипарисов Г.П. Животный мир Горьковской области. Горький: Кн. изд-во, 1955. 588 с.

Радченко Е.П. О рыбном хозяйстве Телецкого озера // Тр. ВНИИ рыб. хоз. и океанографии, 1935. Т. 2. С. 61–97.

Разнообразие рыб Таймыра: Систематика. Экология. Структура видов как основа биоразнообразия в высоких широтах. Современное состояние в условиях антропогенного воздействия / Под ред. Д.С. Павлова, К.А. Савваитовой. М.: Наука, 1999. 206 с.

Расс Т.С., Казанова И.И. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. М., 1966. 42 с.

Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия Молодая, 1994. 367 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрол. изученность / Под ред. Г.Д. Эйрих. Л.: Гидрометеоиздат, 1964. Т. 15, вып. 3. 431 с.

Ресурсы поверхностных вод: гидрол. ежегод. / Гл. упр. гидрометеорол. службы при Совете Мин. СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1975. Т. 6. 264 с.

Рыбы бассейна Верхней Печоры / Г.В. Никольский и др. М.: Изд-во МОИП, 1947, 199 с.

Сабанеев Л.П. Рыбы России: жизнь и ловля (уженье) наших пресноводных рыб. М.: Терра, 1993. Т. 1. 383 с.

Салтыков-Щедрин М.Е. Собрание сочинений. СПб.: Изд-во Диля, 2007. 1154 с.

Световидов А.Н. Трескообразные // Фауна СССР. Рыбы. Т. 9, вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 224 с.

Сергеев Р.С. Материалы по биологии налима Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959. Вып. 1(4). С. 235–258.

Сидоренко Е.В. Методы математической обработки в психологии. СПб.: Речь, 2003. 350 с.

Соколов Л.И., Цепкин Е.А., Софронов М.П. Налим *Lota lota* (L.) из неолита бассейна Лены // Вест. Моск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение, 1970. № 4. С. 80–82.

Сорокин В.Н. Влияние налима на выживаемость икры омуля // Совещание по биологической продуктивности водоемов Сибири. Иркутск, 1966а. С. 147-148.

Сорокин В.Н. Размножение налима в системе озера Байкал // Вопросы зоологии: материлы к III совещ. зоологов Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 19666. С. 130–131.

Сорокин В.Н. О размножении налима в системе озера Байкал // Тр. Краснояр. отд. Сиб. НИИ рыб. хоз-ва, 1967а. Т. 9. С. 325-335.

Сорокин В.Н. Питание налима и его влияние на выживаемость икры байкальского омуля // Тр. Краснояр. отд. Сиб. НИИ рыб. хоз-ва, 1967б. Т. 9. С. 335–343.

Сорокин В.Н. К биологии молоди налима // Вопр. ихтиологии, 1968. Т. 8, вып. 3. С. 586-591.

Сорокин В. Н. О нересте и нерестилищах налима // Вопр. ихтиологии, 1971. Т. 11, вып. 6. С. 1032–1041.

Сорокин В.Н. Налим озера Байкал. Новосибирск: Наука, 1976. 144 с.

Сорокин В.Н., Сорокина А.А. Воспроизводство селенгинской популяции омуля и экология ее молоди // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука, 1977. С. 141–155.

Сорокин В.Н. Методические указания по изучению воспроизводства байкальского омуля // Эколого-физиологические исследования рыб Байкала. Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 1981. С. 133–144.

Трифонова О.В. Изменение условий воспроизводства весенне-нерестующих рыб Средней Оби в результате зарегулирования стока реки // Экология, 1982. № 4. С. 68–73.

Трифонова О.В. Рыбохозяйственная классификация водности Оби // Рыб. хоз-во, 1984. № 2. С. 23–25.

Трифонова О.В. Влияние водности Средней Оби на воспроизводительную способность некоторых рыб // Сб. тр. ГосНИОРХ, 1986. № 243. С. 34—44.

Тюльпанов М.А. Налим Обь-Иртышского бассейна: биол.-промысл. очерк. Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 1966. 20 с.

Тюльпанов М.А. К изучению биологии налима бассейна реки Оби // Уч. зап. Томского ун-та, 1967а. Т. 53. С. 133–152.

Тюльпанов М.А. К истории проникновения налима в пресные воды // Проблемы экологии / Под ред. Б.Г. Иоганзена. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1967б. Т. 1. С. 185–196.

Федоров А.В. О рыбохозяйственном значении хищных рыб бассейна Верхнего Дона // Тр. Воронежского гос. ун-та. Зоология, 1958. Т. 45, вып. 1. С. 35-53.

Черешев И.А. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2008. 324 с.

Чехов А.П. Полное собрание повестей, рассказов и юморесок в двух томах. Т. 1. М.: Изд-во Альфа-книга, 2009. 1280 с.

Чинарина Д.А. Изменение окраски трески (одиночной и в стае) в зависимости от фона // Докл. АН СССР, 1959. Т. 126, № 3. С. 667–670.

Чурунов В.Н. К вопросу об уловистости мальковых конусных сетей, неподвижно устанавливаемых в реках // Вопр. рыболовства, 2002. Т. 3, № 2(10). С. 323–328.

Экология рыб Обь-Иртышского бассейна / Под ред. Д.С. Павлова, А.Д. Мочека. М.: КМК, 2006. 596 с.

Bagge P., Hakkari L. Effects of paper mill effluents on the fish fauna of stony shores of Lake Paijanne // Hydrobiologia, 1992. Vol. 243/244. P. 413-420.

Bailey M.M. Age, growth, reproduction, and food of the burbot, *Lota lota* (Linnaeus), in Southwestern Lake Superior // Transactions of the Amer. Fisheries Soc., 1972. Vol. 101. P. 667–674.

Bergersen E.P., Cook M.F., Baldes R.J. Winter movements of burbot (*Lota lota*) during an extreme drawdown in Bull Lake // Ecology of Freshwater Fish., 1993. Vol. 2. P. 141-145.

Bernard D.R., Parker J.F., Lafferty R. Stock assessment of burbot populations in small and moderate-size lakes // North American Journal of Fisheries Management, 1993. Vol. 13. P. 657-675.

Bjorn E.E. Preliminary observations and experimental study of the ling *Lota maculosa* (LeSueur) in Wyoming // Transactions of the Amer. Fisheries Soc., 1940. Vol. 69. P. 192–196.

Blaxter J.H.S. Visual thresholds and spectral sensitivity of herring larvae // J. of Experimental Biology, 1968. Vol. 48. P. 39-53.

- Brylińska M., Chybowski L., Boguszewski A. Reproductive biology of burbot, *Lota lota lota*, in Lake Hańcza, Poland // Folia Zoologica, 2002. Vol. 51, No. 2. P. 141-148.
- Bunze I-Drüke M., Scharf M., Zimball O. Zur Biologie der Quappe: Ein Literaturüberblick und Feldstudien aus der Lippeaue // Naturschutz und Landschaftsplanung, 2004. Vol. 36, Issue 11. P. 334–340.
- Carl L.M. The response of burbot (*Lota lota*) to change in lake trout (*Salvelinus namaycush*) abundance in Lake Opeongo, Ontario // Hydrobiologia, 1992. Vol. 243/244. P. 229-235.
- Carl L.M. Sonic tracking of burbot in Lake Opeongo, Ontario // Transactions of the Amer. Fisheries Soc., 1995. Vol. 124. P. 77-83.
- Cazemier W.G. Fish and their environment in large European river ecosystems. The Dutch part of the river Rhine // Sci. de l'Eau, 1988. Vol. 7, Issue 1. P. 95-114.
- Chambers P.A. et al. Dissolved oxygen decline in ice-covered rivers of northern Alberta and its effects on aquatic biota // J. of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery, 2000. Vol. 8. P. 27–38.
- Chen L. The biology and taxonomy of the burbot *Lota lota leptura*, in interior Alaska // Biological Papers of the Univ. of Alaska, 1969. No. 11. P. 1-51.
- Clemens H.P. The growth of the burbot *Lota lota maculosa* (LeSueur) in Lake Erie // Transactions of the Amer. Fisheries Soc., 1951. Vol. 80. P. 163–173.
- Downing G., Litvak M.K. The effects of photoperiods, tank colour and light intensity on growth of larvae haddock // Aquaculture Intern., 1999. Vol. 7. P. 369-382.
- Edsall T.A., Kennedy G.W., Horns W.H. Distribution, abundance, and resting microhabitat of burbot on Julian's Reef, Southwestern Lake Michigan // Transactions of the American Fisheries Society, 1993. Vol. 122. P. 560-574.
- Erkinaro H. et al. Status of zoobenthos and fish populations in subarctic rivers of the northernmost Finland: possible effects of acid emissions from Russian Kola Peninsula // Water, Air, and Soil Pollution, 2001. Vol. 130. P. 831–836.
- Fabricius E. Aquarium observations on the spawning behaviour of the burbot, *Lota vulgaris* L. // Rep. of the Inst. of Freshwater Res., 1954. P. 51-57.
- Fratt Th.W. et al. Diet of burbot in Green Bay and Western Lake Michigan with comparison to other waters // J. of Great Lakes Res., 1997. Vol. 23, Issue 1. P. 1-10.
- Harzevili A.Sh. et al. Larval rearing of burbot (*Lota lota* L.) using Brachionus calyciflorus rotifer as starter food // J. of Applied Ichthyology, 2003. Vol. 19. P. 84-87.
- Hewson L.C. Age, maturity, spawning and food of burbot, *Lota lota*, in Lake Winnipeg // J. Fish. Res. Bd., Canada, 1955. Vol. 12, No. 6. P. 930-940.
- Hislop J.R.G. A comparison of the reproductive tactics and strategies of cod, haddock, whiting and Norway pout in the North Sea // Fish Reproduction: Strategies and Tactics / Eds. G.W. Potts & R. J. Wootton. L.: Acad. Press, 1984. P. 311–329.
- Hofmann N., Fischer P. Seasonal changes and age structure of burbot *Lota* lota (L.) and stone loach *Barbatula barbatula* (L.) in the littoral zone of a large prealpine lake // Ecology of Freshwater Fish., 2000. Vol. 9. P. 1-5.
- Jensen N.R. et al. Evaluation of egg incubation methods and larval feeding regimes for North American burbot // North Amer. J. of Aquaculture, 2008. Vol. 70. P. 162-170.

Kahilainen K., Lehtonen H. Piscivory and prey selection of four predator species in a whitefish dominated subarctic lake // J. of Fish Biology, 2003. No. 63. P. 659-672.

Kasansky W.I. Zur Morphologie der Brut von Lota lota L. // Zool. Anz., 1928. Bd 79, No. 5/6. S. 143-148.

Kootenai River / Kootenay Lake Burbot Conservation Strategy / KVRI Burbot Committee; Prepared by the Kootenai Tribe of Idaho with assistance from S. P. Cramer and Associates (eds.). Idaho, 2005. 77 p.

Kruk A., Penczak T. Impoundment impact on populations of facultative riverine fish // Ann. de Limnologie, 2003. Vol. 39, No. 3. P. 197–210.

Kujawa R., Kucharczyk D., Mamcarz A. A model system for keeping spawners of wild and domestic fish before artificial spawning // Aquacultural Engineering, 1999. Vol. 20, Issue 2. P. 85-89.

Lawler G.H. The biology and taxonomy of the burbot, *Lota lota*, in Heming Lake Manitoba // J. of the Fisheries Res. Board of Canada, 1963. Vol. 20, No. 2. P. 417-433.

Lehtonen H. Winter biology of burbot (*Lota lota* L.) // Memoranda Soc. pro Fauna et Flora Fennica, 1998. Vol. 74, Issue 2. P. 45–52.

Maitland P.S., Lyle A.A. Conservation of freshwater fish in the British Isles: the current status and biology of threatened species // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 1991. Vol. 1. P. 25–54.

McPhaill D., Lindsay C.C. Freshwater fishes of North Western Canada and Alaska // Bull. Fish. Res. Board Canada, 1970. Vol. 173. P. 1–381.

Miler O., Fischer P. Distribution and onshore migration behaviour of burbot larvae in Lake Constance, Germany // J. of Fish Biology, 2004. No. 64. P. 176–185.

Miller D.D. A life-history study of burbot in Boysen Reservoir, Ring Lake, and Trail Lake / Wyoming Cheyenne, 1970. 25 p. (Game and Fish Commission, Cooperative Res. Project; No. 5, Pt 1).

Muller W. Beitrage zur Biologie der Quappe (Lota lota L.) nach Untersuchungen in den Gewassern zwischen Elbe und Oder // Zs. Fischerei, 1960. Bd 9, No. 1/2. 72 s.

Paakkonen J.-P.J., Marjomaki T.J. Gastric evacuation rate of burbot fed single-fish meals at different temperatures / J.-P.J. Paakkonen // J. of Fish Biology, 1997. No. 50. P. 555-563.

Pulliainen E., Korhonen K. Seasonal changes in condition indices in adult mature and non-maturing burbot, *Lota lota* (L.), in the north-eastern Bothnian Bay, northern Finland // J. of Fish Biology, 1990. No. 36. P. 251–259.

Roach S.M., Evenson M.J. A geometric approach to estimating and predicting fecundity of Tanana River burbot // Alaska Dep. of Fish and Game. Anchorage: Division o Sport Fish, 1993. 36 p. (Fishery Data Series; No. 93-38).

Robins C.R., Duebler E.E. The life-history and systematic status of the burbot, *Lota lota lacustris* (Walbaum), in the Susquehanna River system. State Museum and Sci. Service. N. Y., 1955. Circular 39. 26 p.

Ryder R.A., Pesendorfer J. Food, growth, habitat, and community interactions of young-of-the-year burbot, *Lota lota* L., in a Precambrian Shield lake // Hydrobiologia, 1992. Vol. 243/244. P. 211-227.

Schram S.T., Johnson T.B., Seider M.J. Burbot consumption and relative abundance in the Apostle Islands region of Lake Superior // J. of Great Lakes Res., 2006. Vol. 32, Issue 4. P. 798–805.

Steiner V. et al. A contribution to the economical raising of small, sensitive fish larvae by the example burbot (*Lota lota L.*) // Osterreichs Fischerei, 1996. No. 49. P. 160–172.

Sturm E.A. Description and identification of larval fishes in Alaskan freshwaters: Master's thesis. Fairbanks: Univ. of Alaska, 1988. 21 p.

Tesch Fr.-W. Aktivität und Verhalten wandernder Lampetra fluviatilis, Lota lota und Anguilla anguilla im Tidegebiet der Elbe // Helgoland Marine Res., 1967. Vol. 16, No. 1/2. S. 92-111.

Tolonen A., Kjellman J., Lappalainen J. Diet overlap between burbot (Lota lota (L.) and whitefish (Coregonus lavaretus (L.) in a subarctic lake // Ann. Zool. Fenn., 1999. No. 36. P. 205-214.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От авторов	3
Введение	6
Глава 1. Мировая литература о налиме	10
1.1. Обзор исследований производителей налима 1.1.1. Морфология 1.1.2. Спектр и сезонность питания 1.1.3. Половое созревание 1.1.4. Плодовитость	13 13 22 27 30
1.1.5. Нерестовая миграция	33 35 40
Глава 2. Физико-географическая характеристика уральских нерестовых притоков нижней Оби	46
2.1. Гидрологическая характеристика р. Оби 2.2. Уральские притоки нижней Оби 2.2.1. Река Северная Сосьва 2.2.2. Река Сыня 2.2.3. Река Войкар 2.2.4. Река Собь 2.2.5. Реки Харбей, Лонготъеган, Щучья	46 47 47 48 49 50
Глава 3. Материалы и методы исследования 3.1. Исследование производителей 3.2. Изучение мест нереста и инкубации икры полупроходного налима 3.3. Материалы по покатной миграции личинок налима с нерестилищ уральских нерестовых притоков нижней Оби 3.4. Статистическая обработка материала	53 53 57 59 66
Глава 4. Биологическая характеристика производителей полупроходного налима	71
4.1. Производители во время анадромной нагульно-нерестовой миграции	71 71 75 75

153

4.1.4. Река Войкар, 1999 г	78
4.1.5. Река Сыня, 2000 г	79
4.1.6. Реки Сыня, Собь, 2004 г.	79
4.1.7. Река Войкар, 2005 г	80
4.1.8. Река Войкар, 2006 г	82
4.1.9. Реки Войкар, Собь, 2007 г	82
4.2. Производители на нерестилищах	83
4.2.1. Река Войкар, 2000 г	83
4.2.2. Река Северная Сосьва, 2001 г	89
4.2.3. Река Северная Сосьва, 2004 г	91
4.3. Производители во время зимне-весенней покатной миграции с	
нерестилищ	91
4.3.1. Река Войкар, 2000 г.	91
4.3.2. Река Войкар, 2004 г	92
4.4. Анализ материала	93
Глава 5. Нерестилища и места инкубации икры полупроходного	
налима в уральских нерестовых притоках	102
5.1. Описание типичного нерестилища полупроходного налима на	
р. Войкаре	103
5.2. Описание типичного места инкубации икры налима на р. Войкаре	104
5.3. Анализ материала	104
Глава б. Покатная миграция личинок налима	110
6.1. Покатная миграция личинок на р. Соби	110
6.2. Покатная миграция личинок на р. Войкаре	114
6.3. Анализ материала	122
Глава 7. Анализ вклада уральских нерестовых притоков в вели-	
чину генерации обского полупроходного налима	129
Заключение	139
Список литературы	143

Научное издание

Богданов Владимир Дмитриевич Копориков Александр Ростиславович

ВОСПРОИЗВОДСТВО НАЛИМА НИЖНЕЙ ОБИ

Рекомендовано к изданию ученым советом Института экологии растений и животных и НИСО УрО РАН

Редактор Л.А. Урядова Технический редактор, корректор Е.М. Бородулина Компьютерная верстка Г.П. Чащиной

ISBN 978-5-7691-2269-9

НИСО УРО РАН № 75(11)—18. Подписано в печать 25.10.11. Формат 60×84 1/16. Бумага типографская. Печать офсетная. Усл. печ. л. 9,75. Уч.-изд. л. 10. Тираж 300 экз. Заказ № 197.

Оригинал-макет изготовлен в РИО УрО РАН. 620990, Екатеринбург, ул. Первомайская, 91.

Отпечатано в типографии «Уральский центр академического обслуживания». 620990, Екатеринбург, ул. Первомайская, 91.





Богданов Владимир Дмитриевич – профессор, доктор биологических наук, заместитель директора и заведующий лабораторией экологии рыб и биоразнообразия водных экосистем Института экологии растений и животных УрО РАН. Область научных интересов: ранний онтогенез, воспроизводство и поведение рыб. Автор 240 работ, включая 10 монографий.



Копориков Александр Ростиславовичкандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории экологии рыб и биоразнообразия водных экосистем Института экологии растений и животных Уро РАН.

Область научных интересов: поведение, миграции и воспроизводство рыб. Автор 35 работ.