



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР



**МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ РЫБ**
бассейна
реки
Северной
Сосьвы



СВЕРДЛОВСК, 1979

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ РЫБ
бассейна
реки
Северной
Сосьвы

УДК 597.0/5

Морфоэкологические особенности рыб бассейна реки Северной Сосьвы. Сб. статей. Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Освещаются вопросы морфологии, экологии и динамики численности сиговых и некоторых других промысловых рыб бассейна реки Северной Сосьвы (Нижняя Обь). Представляют интерес сведения о внутривидовой дифференциации сиговых, об особенностях структуры и динамики численности их популяций. Значительное внимание уделяется проблеме повышения уровня естественного воспроизводства сигов этого региона.

Сборник рассчитан на широкий круг читателей-ихтиологов, зоологов, занятых разработкой проблем внутривидовой изменчивости, а также на специалистов рыбного хозяйства и рыбной промышленности.

Ответственный редактор **В. С. Смирнов**

© УНЦ АН СССР, 1979.

Д. Л. ВЕНГЛИНСКИЙ, В. М. ШИШМАРЕВ,
С. М. МЕЛЬНИЧЕНКО, И. А. ПАРАКЕЦОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА И ОХРАНЫ СИГОВЫХ РЫБ

Река Северная Сосьва и ее основные притоки играют в Обском бассейне главную роль в воспроизводстве пеляди, чира и тугуна. Именно сюда заходит для размножения наибольшее количество производителей сиговых. По определению Б. К. Москаленко (1958), здесь в недалеком прошлом ежегодно могли нерестовать сотни тысяч особей пеляди и несколько миллионов — тугуна.

Для водоемов бассейна этой реки отмечено 24 вида рыб, которые по своему преимущественному местообитанию делятся на четыре основные группы (Москаленко, 1958). Первая группа — рыбы, постоянно обитающие в горных притоках, а также в среднем и верхнем течении р. Северной Сосьвы. К ним относятся таймень, хариус, голянь. Вторая группа — рыбы, обитающие преимущественно в среднем и нижнем течении, а также в ряде озер, связанных с рекой в период паводка. Это налим, щука, ерш, окунь, карась, плотва, елец, пескарь, а из сиговых — тугун. Третья группа — полупроходные рыбы, использующие данную реку для преднерестового нагула в сорах и для размножения. В эту группу входят пелядь, сиг-пыжьян, чир и нельма. Четвертую группу составляют рыбы, заход которых в воды Северной Сосьвы очень редок или приурочен к определенным непродолжительным периодам времени.

Представители промысловых рыб первой группы (таймень, хариус) в промысловой статистике в настоящее время почти полностью отсутствуют, хотя в прошлые годы в уловах они были не только обычны, но и многочисленны (Москаленко, 1958). Рыбы второй группы — основные элементы ихтиофауны бассейна. Районы нагула и зимовки рыб этой группы и сиговых не обособлены, совпадают у них и сроки сезонных миграций (весенне-летняя катадромная нагульная, осенне-зимняя анадромная зимовальная, а для сиговых и нерестовая). Виды рыб,

входящие в данную группу, оказывают наибольшее влияние на условия естественного воспроизводства запасов сиговых рыб бассейна. Многочисленные в уловах, они отрицательно воздействуют на эффективность размножения сиговых рыб, выедавая икру на нерестилищах, уничтожая молодь и производителей и конкурируя с сиговыми в питании в период нагула.

Значительное влияние на продуктивность сиговых рыб оказывают условия их естественного воспроизводства. Несмотря на значимость этой проблемы, условия размножения сиговых в водоемах Сибири почти не изучены (Москаленко, 1971). Правда, некоторые вопросы воспроизводства данного рода рыб по отдельным регионам, водоемам и видам в той или иной степени освещались (Селезнев, 1942; Пирожников, 1949; Стариков, 1953; Мишарин, 1958; Москаленко, 1958а; Венглинский, 1966; Венглинский и др., 1967; Решетников, 1966; Краснощек-ков, 1968; Смирнова-Залуми, 1974; Дормидонтов, 1974, 1974а; Смирнов, Шумилов, 1974; Решетников, Ермохин, 1975, и др.). Результаты специальных наблюдений по размножению сиговых в р. Оби и ее притоках изложены лишь в немногих работах (Юданов, 1932; Москаленко, 1954, 1956, 1958; Юхнева, 1967; Замятин, 1971; Венглинский и др., 1974, и др.).

Отсутствие данных, позволяющих характеризовать места и условия массового размножения сиговых рыб, тормозит изучение закономерностей динамики численности популяций сигов, а также разработку научных и практических рекомендаций по стабилизации и увеличению объема естественного воспроизводства их запасов, по наиболее рациональному хозяйственному использованию этих запасов. Между тем, на наш взгляд, необходимо в первую очередь определить хотя бы основные места массового нереста сиговых, оценить степень заполненности и эффективность использования этих мест производителями столь ценных рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На реках Ляпине, Манье (1971 г.) и Хулге (1971—1972 гг.) в осенне-зимний период нами было обследовано свыше 30 заведомо известных или потенциальных мест нереста сиговых рыб. На первых двух реках было взято примерно 400, а на последней — около 300 проб донного грунта (в приводимые ниже таблицы включены материалы лишь по тем из обследованных нами участкам рек, на которых была обнаружена живая оплодотворенная икра рыб). В 1971 г. на упомянутых реках было обследовано 19 участков.

Пробы брались на разнообразных биотопах, но наибольшее количество поперечных разрезов было сделано на тех участках рек, на которых отмечалось или было возможно икрометание сиговых. Станции взятия проб располагались друг от друга на

расстоянии 10, чаще 25 м в зависимости от ширины реки и охватывали как прибрежные, небольшие по глубине (0,5—1,5 м) участки, так и прирусловые и русловые, где глубина колебалась от 1,5 до 4,3 м, а в низовьях р. Маньи даже 13—14 м.

Нерестилища сиговых обследовались преимущественно после ледостава в октябре—ноябре. Пробы донного грунта для определения количества и видовой принадлежности икры сиговых в предполагаемых или известных заранее местах их нереста брались специальным осевым (вращающимся по кругу) скребком с площадью захвата 0,15 м². Проба промывалась на лотке из крупного мельничного газа в стационарных условиях. В ходе промывания выявляли и подсчитывали как общее количество икринок в пробе, так и по отдельным видам. Помимо общего количества отложенной живой икры на том или ином нерестовом участке (среднее количество икринок на 1 м², умноженное на площадь нерестилища), впоследствии вычислялось и количество икры, отложенное на нем каждым из видов рыб в отдельности.

При ознакомлении с материалами данной статьи следует учитывать, что количество проб, взятых на одном и том же месте того или иного нерестового участка, менялось в зависимости от состава донных грунтов. Так, на участках с песчаными или песчано-илистыми грунтами проба бралась один раз; с песчано-галечниковыми — дважды; с каменистыми (крупная, мелкая галька) — трижды. При расчете средних показателей плотности кладок икры на 1 м² в каждом из двух последних случаев полученные при анализе этих повторных проб результаты обычно суммировались и считались за одну пробу, так как уловистость скребка на тяжелых грунтах составляет 10—15%. При обработке проб, взятых вблизи и особенно ниже мест постановки сетей и других орудий массового лова рыбы, а также самоловных снастей, обнаруженная мертвая икра по внимание не принималась (например, в пробах с Усть-Маньинского нерестилища такая икра составляла до 40% ее общего количества). Поэтому приводимые в данной работе сведения по продуктивности тех или иных нерестилищ сиговых касаются только живой оплодотворенной икры.

При рассмотрении основных гидро- и экологических характеристик обследованных нерестовых участков следует иметь в виду, что их описание дается только с учетом удаления от устья той реки, на которой они расположены, но без более или менее равномерного деления этих рек на определенные участки, на которых проводились исследования. Фактически использованная производителями сиговых площадь обследованных нерестилищ приводится в относительных показателях — в процентах от абсолютной величины их максимальной возможной площади в годы с оптимальными условиями гидрологического режима, т. е. при наивысшем уровне воды в пе-

риод нереста. В относительных показателях дается и количество отложенной рыбами икры. Это количество на всех нерестовых участках, вместе взятых (независимо от величины абсолютных показателей), условно принималось за 100%. Так же рассчитывалось и количество икры, отложенной тем или иным видом рыб в отдельности.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В данном разделе статьи дается краткая характеристика особенностей экологии производителей исследованных видов, указываются места, условия и относительный объем их естественного воспроизводства, рассматриваются межвидовые отношения рыб и пока недостаточно изученные вопросы влияния антропогенного фактора на процесс массового размножения сиговых. Последовательность изложения материалов в первой части этого раздела основывается на учете относительного количества (преобладания в пробах) икры того или иного вида на наиболее продуктивных участках бассейна (на р. Хулге).

Краткая характеристика особенностей экологии сиговых в бассейне р. Северной Сосьвы

Пелядь — основной промысловый вид бассейна. Основная масса вида размножается на нерестилищах, расположенных на р. Ляппе и ее притоках Хулге и Машье. По исследованиям прошлых лет (Москаленко, 1958а, 1971), обская пелядь становится половозрелой на третьем — четвертом году жизни; в бассейне р. Таза (наши данные за 1967—1968 гг.), как и р. Енисей (Грезе, 1957), на пятом-шестом. В исследованном нами бассейне р. Северной Сосьвы пелядь впервые созревает (по данным 1971—1972 гг.) в возрасте 3+ лет, но основная масса ее производителей становится зрелой на год-два позднее.

Массовый подъем производителей пеляди после нагула к местам нереста начинается в низовьях бассейна р. Северной Сосьвы (неводной песок в районе пос. Алта-Тумп) в первых числах августа, а его пик приходится на конец августа — начало сентября. Большинство особей к этому времени имеет длину тела 31—34 см, вес — 400—600 г (в среднем около 500 г). Возрастной состав во время подъема и последующего икрометания был одинаков. Во время летнего нагула в соровой системе низовьев этой реки соотношение полов у данного вида было близко 1:1. В период нерестового хода (сентябрь 1971 г.) в верховьях р. Ляппа самцов было больше, нежели самок (соответственно 60 и 40%). Подобное соотношение на-

блюдалось и во время икрометания в октябре 1971 г. При ска-
те после нереста доля самок в уловах достигала 66,7%.

Колебания в соотношении полов у сиговых в районах их
нереста и количественное преобладание самцов над самками в
его начальный период уже отмечалось в литературе (Дуль-
кейт, 1939; Меньшиков и Козьмин, 1948; Бурмакин, 1953, и др.).
В данном случае это можно объяснить более быстрым поло-
вым созреванием самцов по сравнению с самками в течение
преднерестового сезона, в результате чего они раньше начина-
ют миграцию к местам массового размножения. Кроме того,
самцы дольше самок участвуют в нересте, а поэтому чаще по-
падают в орудия лова. На наш взгляд, данное явление носит
характер скорее кажущегося количественного несоответствия
особей разного пола и служит одним из адаптационных меха-
низмов обеспечения максимального использования потенци-
альных возможностей популяций в воспроизводстве численно-
сти особей того или иного вида.

Нерест у пеляди в реках Ляпине и Манье (1971 г.) про-
должался в течение первой и второй декад октября, после чего
начинается скат отнерестовавших особей (прежде всего самок)
на места зимовки. Температура воды на протяжении икромс-
тания колебалась от +3 до 0°С. По нашим наблюдениям
1971—1972 гг., индивидуальная абсолютная плодовитость пеля-
ди в реках Хулге и Ляпине составляла в среднем соответствен-
но 61 и 59 тыс. икринок.

Подъем пеляди по р. Хулге к местам массового размножения
наблюдался нами в сентябре—октябре, массовый ход—в се-
редине сентября. Производители, нерестовавшие в октябре—
ноябре 1972 г. в пределах 117—120 км от устья реки, а также
выше впадения ее притоков Нерка-ю и Енгота-ю, отличались
более крупными линейными размерами и весом тела по срав-
нению с рыбами из рек нижерасположенной части бассейна—
Маньи и Ляпина. В уловах наиболее часто встречались особи с
длиной тела от 31 до 37 см и весом от 500 до 650, в среднем—
около 600 г, имевшие возраст 5+, 6+ лет. В целом возраст
рыб в уловах колебался от 3+ до 9+ лет. Самцы количественно
преобладали над самками (60 и 40% соответственно). Нер-
ест пеляди в р. Хулге в 1972 г. продолжался с середины сен-
тября по вторую декаду октября. На сроках икрометания, оче-
видно, сказался перепад температуры воды: в начальный период
нереста она колебалась от +3 до +0,2°С, затем наступило
потепление, вновь сменившееся заморозками.

Тугун—самый многочисленный из сиговых и больше дру-
гих видов распространен в самой р. Северной Сосьве и ее при-
токах. На р. Ляпине нерестилища тугуна расположены в ее
верхнем течении (выше пос. Саранпауля), а также по ее при-
токам Щекурье, Манье и особенно Хулге. Тугун лучше других
сиговых приспособлен к местным условиям. Он обладает боль-

шими возможностями выживания при периодически повторяющихся заморных явлениях, так как имеет короткий жизненный цикл при более ранних сроках полового созревания и нереста, лучшие условия аэрации в местах икрометания и массовых зимовок, способен зимовать с одноразмерными или с близкими по размерам особями других туводных форм. Этот вид способен более чутко реагировать на изменения условий существования (включая промысел).

В исследованном бассейне тугун впервые созревает в возрасте 1+ лет, а в основном — 2+ лет. Конец нагула и начало подъема на нерест в 1971—1972 гг. (для нижнего течения р. Ляпина) были приурочены ко второй декаде августа. В середине сентября его особи отмечались уже в районе низовьев рек Щекурьи и Хулги, где они в это время осуществляли массовое икрометание, а также выше по течению последней, особенно в средней части ее бассейна. Нерест протекает обычно в конце второй — начале третьей декады сентября при температуре воды от +7 до +3° С.

Длина тела производителей тугуна в 1971 г. на р. Ляпине составляла преимущественно 11—16, в среднем 13,7 см, а общий вес — 25—60, в среднем 33,9 г. В пределах одновозрастных групп особей эти показатели были ниже по сравнению с данными прошлого десятилетия (Матюхин, 1966). В 1972 г. и размеры, и вес особей тугуна уменьшились. Индивидуальная абсолютная плодовитость этого вида в 1971 г. достигала в среднем лишь 3,9 тыс. икринок, т. е. меньше, чем в 1961 г. (Матюхин, 1966) на 2 тыс. икринок.

За 1961—1971 гг. сменилось несколько генераций тугуна, тем не менее особи в возрасте 2+ и более лет во время наших исследований составляли в уловах уже свыше 80%. Иными словами, наблюдалось относительное старение стада производителей, которое состояло из рыб в возрасте от 1+ до 4+ лет включительно. Анализ состояния зрелости половых продуктов у особей различных размерно-возрастных групп показал, что после первичного полового созревания тугун в бассейне р. Северной Сосьвы нерестует ежегодно.

Наши и литературные (Москаленко, 1955; Никонов, 1958; Матюхин, 1966) материалы свидетельствуют о том, что из-за небольшого промысла и сильно возросшей численности тугуна, возраст наступления половой зрелости основной массы его особей к 1971 г. увеличился с 1+ до 2+ лет. Эти и другие рассмотренные изменения основных биологических показателей данного вида имеют важное приспособительное значение, так как наилучшим образом способствуют восстановлению нарушенного соответствия между численностью его особей и пищевыми ресурсами водоемов, в которых они постоянно или временно обитают.

Чир — второстепенный промысловый вид среди сиговых рассматриваемого бассейна. Однако нерестилища этой рыбы, расположенные на реках Манье и Шекурье, по мнению Б. К. Москаленко (1958), способны играть решающую роль в воспроизводстве запасов данного вида в пределах всего Обского бассейна. И если учесть, что ранее большую часть уловов чира по этому бассейну давало тазовское стадо, численность которого в шестидесятых годах сильно сократилась из-за чрезмерной интенсификации промысла и массового вылова молоди чира (и других сиговых) в период вонзевого хода, то значение сосвинского стада для воспроизводства всего обского стада чира значительно возрастает.

Наши исследования 1971—1972 гг. не столько подтвердили эти сведения, сколько выявили еще более емкие нерестилища этой рыбы на р. Хулге. Нерестует чир и на р. Ляпине в районе пос. Хошлога, что было установлено не только поимкой его производителей, но и обнаружением его икры в желудках тугуна, выловленного нами там же. Однако в воспроизводстве чира в бассейне р. Северной Сосьвы нерестилища его на р. Ляпине существенной роли играть не могут вследствие сравнительной ограниченности их площади и емкости в целом.

Б. К. Москаленко (1958а, 1971) отмечал, что чир Обского бассейна становится половозрелым на шестом-седьмом году жизни; по нашим наблюдениям 1971—1972 гг. на р. Северной Сосьве и ее притоках, эта рыба впервые созревает на год позже — в возрасте 6+ и 7+ лет. Неполовозрелых особей чира среди ежегодно зимующих в верховьях после нереста рыб нами на протяжении указанных двух лет исследований не выявлено, как не отмечено и отклонений в возрастной структуре их стада и количественном соотношении особей отдельных возрастных групп в уловах.

В бассейне р. Северной Сосьвы чир начинает нерестовую миграцию значительно позднее других сиговых. На р. Ляпине первые экземпляры идущего на нерест чира были выловлены нами в 1971 г. в конце сентября, а в низовьях р. Маньи — в первых числах октября. На р. Шекурье в 1972 г. они отмечались в уловах в середине сентября и несколько позднее — на р. Хулге. Основная масса производителей этой рыбы начала заполнять нерестилища лишь в период ледостава (середина октября). До этого времени они встречались в уловах только единичными экземплярами. Интенсивность нереста была максимальной во второй половине октября, постепенно убывая в течение первой половины ноября. На р. Манье последние текущие самки чира были отмечены в конце второй декады этого месяца. Соотношение полов у производителей чира как во время нерестовой миграции и нереста, так и в период ската после него почти такое же, что и у пеляди. Нерест протекает обычно при температуре воды на поверхности, близкой к 0°С, у дна

+1—2° С. Индивидуальная абсолютная плодовитость чира в рассматриваемом бассейне в 1971—1972 гг. составляла 68,3—70,5 тыс. икринок.

В обследованных водоемах чир был наиболее крупным представителем сиговых. Длина тела его особей из рек Ляпина и Маньи в сетных уловах 1971 г. составляла преимущественно 43—49, в среднем — около 46 см. Общий вес тела был в среднем 1600 г при колебаниях от 700 до 3415 г. На реках Хулге и Щекурье в октябре—ноябре 1972 г. показатели длины и веса тела рыб составляли соответственно 41—48 см и 1000—2000 г. В начале нерестового хода (в первой декаде октября) на р. Хулге чирьи были значительно крупнее: 43—55, в среднем около 52 см и 1400—2700, в среднем 2000 г соответственно. Возраст производителей чира в уловах на этих реках варьировал от 4+ до 9+ лет при преобладании 6+ — 8+ лет.

Сиг-пыжьян — самый малочисленный из всех обитающих здесь сиговых. Он нерестует почти в тех же притоках и местах, где и остальные сиговые, но преимущественно в верховьях р. Ляпина и в среднем течении р. Хулги. В первой из рек он появляется одновременно с пелядью в середине августа; во второй — на семь — десять дней позднее ее и обычно в начале сентября. Массовый же нерестовый ход (конец августа — сентябрь) и сам нерест сига-пыжьяна бывают значительно позднее и менее интенсивны по сравнению с пелядью и тугуном.

Половое созревание сига-пыжьяна растянуто на ряд лет, и для него характерны пропуски в икрометании после первичного полового созревания (Москаленко, 1955, 1958а, 1971; Дормидонтов, 1974, 1974а, и др.). Ранее некоторыми исследователями уже была показана зависимость гаметогенеза и нерестовых миграций у этого и близких к нему видов от экологических условий (Решетников, 1966, 1967; Решетников и др., 1971). В пределах обследованного нами бассейна эта рыба впервые созревает в возрасте 3+ лет, а основная часть ее особей — в 5+ и 6+ лет. В августе — сентябре на р. Ляпине, в сентябре — октябре на ее притоках поднимающийся на нерест и последующую зимовку сиг-пыжьян был представлен исключительно половозрелыми особями с гонадами в IV стадии зрелости.

На р. Ляпине икрометание сига-пыжьяна в 1971 г. в пределах Хангловского нерестилища происходило в третьей декаде октября. Несмотря на то, что места размножения пеляди и сига-пыжьяна совпадают, расхождение в сроках нереста является своеобразным экологическим барьером, препятствующим массовому возникновению гибридных форм близкородственных видов. Расхождение в сроках икрометания рыб из рек Маньи (1971 г.) и Хулги (1972 г.) составило неделю, хотя отдельные особи пеляди с текучими половыми продуктами встречаются и позднее. Последнее обстоятельство обуславливает появление гибридов этих видов, которые изредка отмечались нами в уло-

вах. На р. Манье в 1971 г. нерест сига-пыжьяна длился с первой декады октября по первые числа ноября, т. е. в течение месяца, при температуре воды от $+2$ до $+0,2^{\circ}\text{C}$. На р. Хулге в 1972 г. начало массового икрометания его особой отмечалось в то же время, но конец его был зафиксирован уже в середине октября, хотя отдельные самки и нерестовали еще в конце месяца. Индивидуальная абсолютная плодовитость самок в возрасте от 3+ до 9+ лет составляла 19—24 тыс. икринок.

Длина тела основной массы рыб, выловленных во время подъема на нерест осенью 1971 г. на р. Ляпине, составляла 27—29 см; на р. Хулге в тот же период 1972 г.— 32—36 см, а вес тела колебался от 500 до 700 г., т. е. был также значительным, нежели в первом случае (465 г в среднем). Возрастной состав уловов обоих лет слагался из групп от 3+ до 9+ лет с преобладанием особей в возрасте 5+, и 6+ лет.

Характеристика мест и условий нереста сиговых

На р. Ляпине, на участке протяженностью 64 км (от пос. Хурумпауля до пос. Яссунта), в 1971 г. нами были выявлены и детально обследованы 11 нерестовых участков, на восьми из которых была обнаружена икра сиговых (табл. 1). Площадь фактически используемых нерестилиц колебалась от 3 до 35 га. По своей морфологической характеристике они имеют большое сходство. Располагаются участки на песах реки со спокойным или умеренно быстрым течением, скорость которого на местах массовых кладок икры колеблется от 0,2 до 0,6 м/сек. На всех участках один берег, как правило, высокий, крутой или обрывистый, а противоположный — низкий, пологий, в виде периодически затопляемых песчаных отмелей и кос. Дно реки обычно выстлано песком или песком с мелкой галькой, а на перекатах — крупной галькой и отдельными крупными камнями. Преобладающая глубина на нерестилицах 1—2 м при колебаниях от 0,5 до 2,8 м.

В 1971 г. на р. Ляпине ситами при размножении использовалось лишь около 38% площади обследованных нами нерестилиц этих рыб. Это объясняется, на наш взгляд, относительно высоким уровнем воды в период нерестовой миграции сиговых (во время наших наблюдений), что позволило значительной части их производителей подняться выше по этой и другим рекам, где они и нерестовали. Среди обследованных нерестилиц самым емким на р. Ляпине оказалось Усть-Маньинское, находящееся в месте слияния рек Маньи и Хулги. Количество икринок сиговых в отдельных пробах здесь доходило до 380, а средняя плотность — до 240 шт/м². Высокими показателями характеризовалось и расположенное в 2 км ниже по течению Яссунтское нерестилище сигов, где средняя плотность икры достигала

Т а б л и ц а 1

Краткая характеристика нерестовых участков сиговых рыб на реках Ляпине и Манье (1971 г.)

Нерестилище и его удаленность от устья, км	Состав донного грунта	Глубина, м	Скорость течения, м/сек	Площадь нерестилища, %	Средняя плотность кладок икры		Удельный вес отложенной икры, %	Удельный вес видов, %
					шт/м ²	% **		
Река Ляпин								
Хурумпаульское, 94	Песчаный, песчано-галечниковый	1,5—2,8	0,24—0,63	37,0	20	27,58	2,12	Пелядь Пыжьян 17
Пувлохское, 120	Песчаный	1,5—2,5	0,17—0,48	60,0	13	17,93	1,41	Пелядь 100
Хангловское, 134	Песчаный, песчано-галечниковый	2,0—2,5	0,20—0,50	83,0	25	34,48	4,43	Пелядь 80 Пыжьян 20
Усть-Щекуринское, 144	Песчаный, песчано-галечниковый	0,5—2,0	0,3	57,0	26	35,86	3,68	Чир 65 Тугун 15 Пелядь 20
Хартымское, 146	Песчано-илистый	1,5—2,0	0,2—0,3	66,6	60	82,75	8,51	Тугун 85 Пелядь 15
Максимольское, 147	Песчаный	2,0—2,5	0,3	75,0	66	91,03	14,18	Пелядь 50 Тугун 40 Пыжьян 10
Ясунтское, 150	Песчаный, песчано-галечниковый	1,0—2,0	0,2—0,3	100,0	130	179,31	23,12	Пелядь 55 Чир 20 Пыжьян 20 Тугун 5

Усть-Маньинское, 151	Песчаный, песчано-галечниковый	1,0—2,5	0,3—0,4	55,5	240	331,03	42,55	Чир Пелядь Тугун Пыжьян	60 20 15 15
Общие и средние показатели по р. Ляпину	Песчаный, песчано-галечниковый	0,5—2,8	0,17—0,63	38,0	72,5	100,0	100,0	Пелядь Чир Тугун Пыжьян	37,8 28,3 20,3 13,6
Река Манья									
3	Песчаный	1,5—2,0	0,2	66,6	66	58,61	8,63	Чир Пелядь	80 20
18	Песчаный	1,5—2,5	0,2—0,4	87,5	152	134,99	35,22	Чир Пелядь Пыжьян	80 15 5
19	Песчано-галечниковый	2,0—2,8	0,2—0,4	100,0	80	71,04	7,97	Пелядь Тугун	95 5
24	Песчаный	2,0—2,5	0,2—0,4	100,0	145	128,77	24,25	Пелядь Пыжьян Чир Тугун	70 10 10 10
27	Песчаный, песчано-галечниковый	1,5—2,2	0,3—0,4	100,0	120	106,57	23,93	Пелядь Тугун	80 20
Общие и средние показатели по р. Манье	Песчаный, песчано-галечниковый	1,5—2,8	0,2—0,4	65,8	112,6	100,0	100,0	Пелядь Чир Тугун Пыжьян	52,2 37,5 7,7 2,6

* Фактическая используемая площадь нерестовых угдий в год наблюдений от максимально возможной.

** Относительная плотность кладок икры от средней абсолютной (шт/м²) — по каждому нерестилищу и каждой реке в отдельности.

*** Удельный вес отложенной икры от ее общего количества на всех нерестилищах каждой реки в отдельности вместе взятых.

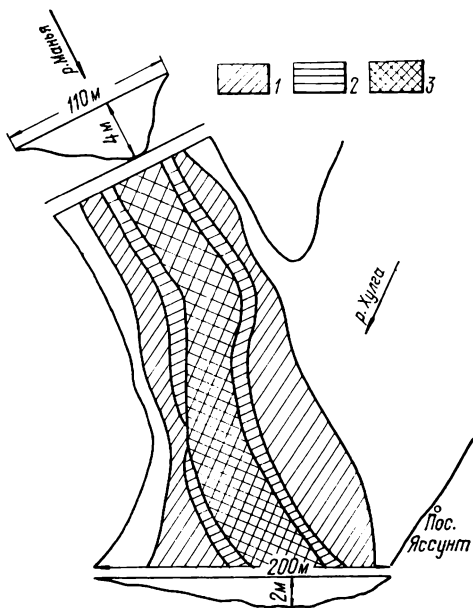


Рис. 1. Расположение и плотность кладок икры сиговых на Усть-Маньинском нерестилище.

Плотность: 1 — низкая (1—50 шт/м²); 2 — средняя (51—100 шт/м²); 3 — высокая (свыше 100 шт/м²).

щего количества икры в пробах), чир (28,3%) и тугун (20,3%). Менее всего в пробах было икры сига-пыжьяна (13,6%), хотя на отдельных нерестилищах его икра и составляла от 15 до 20% и встречалась наравне с икрой тугуна (Усть-Маньинское нерестилище). Всего на обследованных нами участках данной реки сиговыми было выметано свыше 28 млн. икринок.

Икра сиговых по ложу реки распределялась большей частью неравномерно, мозаично. По уровню концентрации (т. е. плотности на отдельных участках реки) в какой-то степени можно судить и о границах того или иного нерестилища. Наибольшая плотность икры наблюдалась обычно в русловых и прирусловых участках рек, где больше скорость течения и лучше условия аэрации икры при ее инкубации. Ближе к берегам меньше и количество икринок на единицу площади грунта (см. рисунок).

Своеобразным толчком к массовому нересту пеляди на р. Ляпине в 1971 г. послужило снижение температуры воды из-за интенсивных снегопадов в первых числах октября. Обилие выпавшего снега, в несколько раз превысившее обычную для этого времени года норму, вызвало образование шуги. Она сносилась течением вниз, где на участках с поперечно-ступен-

130 шт/м². Средняя плотность икры сиговых по всем обследованным нерестовым участкам на этой реке составляла 72,5 шт/м².

На упомянутых двух нерестилищах наблюдалось икрометание всех видов сиговых рыб, но если первое из них по количеству преобладанию в пробах икры можно отнести к чировому типу, то второе — к пеляжьему. К чировому же относится и Усть-Щекуринское, а к пеляжьим — Хурумпаульское и Пувложское; остальные — к тугуновым (Хартымское) или к пеляжье-тугуновым (Максимольское). В целом же в 1971 г. на р. Ляпине в пределах обследованных участков нерестовали в основном пелядь (37,8% об-

чатым рельефом дна или узким извилистым руслом образовывала сплошные (до дна) заторы, часто вызывавшие резкие колебания уровня воды (в отдельных местах до 1 м). Эти заторы нередко преграждали путь особям пеляди к наиболее благоприятным местам нереста, вынуждали рыб преждевременно прекращать миграцию и нерестовать в неподходящих для этого экологических условиях. Например, на участках Мункес и Соимья до и после образования ледового покрова вся пригодная для икротетания часть реки с глубинами до двух-трех метров изобиловала сплошными заторами из шуги, практически исключавшими здесь всякую возможность нереста. В тех местах, которые были свободны от заторов и где сиговые отнерестовали уже до их образования, икра рыб впоследствии и особенно в неглубоких местах оказалась механически поврежденной шугой или была снесена ею на более глубокие участки, явно неподходящие для нормальной инкубации. Там икра обычно заиливалась и впоследствии, вероятно, погибала.

Обследование семи нерестовых участков на р. Манье, на протяжении 27 км вверх от ее устья, позволило выявить пять массовых мест нереста сиговых, фактическая площадь каждого из которых колебалась от 3 до 7 га. Места нереста сиговых на этой реке также аналогичны друг другу по морфологической характеристике (см. табл. 1). Нерестилища располагаются обычно в плесовой части реки. Скорость течения около 0,2—0,4 м/сек; глубина варьирует от 1,5 до 2,8 м. Оба берега высокие, местами обрывистые. Дно выстлано песком с небольшой примесью мелкой гальки. Заиленные участки дна встречаются лишь в глубоких местах (в частности, на зимовальных ямах).

На этой реке в год наших наблюдений сиговыми использовалось около 65,8% площади обследованных нерестилищ, т. е. больше, чем на р. Ляпине (38,0%). Значительно выше по сравнению с предыдущей рекой была здесь и средняя плотность кладок икры (112,6 шт/м²). На отдельных участках она достигала 145—152 икринок. Но именно участок с наивысшей плотностью отличался от остальных и значительным количеством (до 16 шт/м²) неоплодотворенной погибшей икры, что объясняется отрицательным воздействием антропогенного фактора, о котором мы будем говорить в специальном разделе настоящей работы.

В низовьях р. Маньи (3—18 км от устья) в год наших наблюдений нерестовал преимущественно чир, икра которого в пробах от общего количества икры среди других видов (пелядь, сиг-пыжьян) составляла в двух случаях из пяти 80%. Выше по течению нерестовала пелядь (70—95% всей икры в пробах), а затем другие виды, в том числе и чир. На всех исследованных нами участках реки, в пробах (так же, как и на р. Ляпине) преобладала икра пеляди (52,2%) и чира (37,5%);

Таблица 2

Краткая характеристика нерестовых участков сиговых рыб. на р. Хулге (1972 г.)

Нерестилище и его удаленность от устья, км	Состав донного грунта	Глубина, м	Скорость течения, м/сек	Площадь нерестилища *	Средняя плотность кладок икры		Удельный вес отложенной икры ***, %	Удельный вес видов, %
					шт/м ²	% **		
3	Песчано-каменисто-галечниковый	0,8—1,5	0,6	78	11	14,01	0,34	Пелядь 65 Чир 20 Тугун 15
10	Каменисто-галечниковый	0,9—1,4	0,6	77	18	22,92	0,36	Пелядь 80 Чир 20
16	Песчаный, песчано-галечниковый	1,0—1,3	0,6	80	9	11,46	0,36	Пелядь 60 Чир 25 Пыжьян 15
26	Каменисто-галечниковый	1,2—1,5	0,6	77	39	49,68	1,75	Пелядь 65 Тугун 35
34	Песчано-галечниковый	1,5—2,0	0,6	89	75	95,54	2,72	Пелядь 55 Тугун 25 Пыжьян 20
49	Песчаный	1,0—1,5	0,5	77	119	151,59	12,08	Пелядь 60 Чир 20 Тугун 15 Пыжьян 5
74	Песчаный, песчано-галечниковый	1,2—1,5	0,5—0,6	75	131	166,87	3,42	Пелядь 65 Тугун 15 Чир 10 Пыжьян 10

107	Песчаный	1,0—4,3	0,5—0,6	79	150	191,08	54,39	Пелядь Тугун Чир Пыжьян	70 10 10 10
133	Песчаный	1,0—1,5	0,5	66	200	254,77	6,09	Пелядь Чир Пыжьян Тугун	65 15 15 5
139	Песчано-галечниковый	0,9—1,2	0,5—0,6	72	115	146,49	3,84	Пелядь Тугун Чир Пыжьян	60 20 10 10
152	Песчано-галечниковый	1,0—1,5	0,7	91	143	182,16	14,56	Пелядь Тугун Чир	60 20 20
Р. Нерка-ю, 0—2	Песчано-галечниковый	1,0—2,0	0,3—0,4	50	7	8,91	0,07	Пелядь Чир	75 25
Р. Янгога-ю, 0—2	Песчаный. песчано-иллистый	0,9—1,5	0,2—0,3	33	3	3,82	0,02	Чир Пелядь	55 45
Общие и средние показатели по р. Хулге	Песчаный, песчано-галечниковый	0,8—4,3	0,2—0,7	72,6	78,5	100,0	100,0	Пелядь Тугун Чир Пыжьян	66,8 12,1 11,5 9,6

* Фактическая используемая площадь нерестовых угодий в год наблюдений от максимально возможной, %.
** Относительная плотность кладок икры от средней абсолютной (шт./м²) — по каждому нерестилищу в отдельности.
*** Удельный вес отложенной икры от ее общего количества на всех нерестилищах вместе взятых.

икра остальных видов в них встречалась значительно реже (см. табл. 1). Только по обследованным на этой реке участкам сиговыми было выметано не менее 30 млн. икринок.

В год наших наблюдений уровень воды в реках был сравнительно высоким, а поэтому значительная часть наиболее крупных по размеру производителей сиговых (по наблюдению И. А. Паракецова) смогла пройти на нерест выше по реке Манье, где гидрохимический режим в зимнее время гораздо благоприятнее. В маловодные годы должна возрастать степень использования нерестилищ, расположенных ниже по течению. Следовательно, средняя плотность икры сиговых здесь должна быть еще выше. В целом же, благодаря наличию комплекса положительных гидрологических факторов (большей степени извилистости и меньшего уклона русла, большим средним и максимальным глубинам, составу допных грунтов, лучшему водному и гидрохимическому режиму и т. п.), р. Манья по сравнению с другими нерестовыми притоками р. Северной Сосьвы обладает более стабильными условиями массового размножения и последующей зимовки сиговых рыб в средней и особенно в нижней части своего течения.

В 1972 г. нами были продолжены исследования по изучению условий и мест нереста сиговых в среднем и верхнем течении р. Хулги, изобилующем каменистыми перекатами, песчаными и песчано-галечниковыми отмелями, которые обычно и являются излюбленными местами массового размножения сиговых рыб. Близость гор, характер водного питания правых притоков — определяющие факторы в создании микроклиматических условий, отличающихся от таковых в бассейнах более южных притоков р. Ляпина. Более ранние сроки понижения температуры воды в осенний период и сравнительно ранний ледостав способствуют тому, что в р. Хулге и ее притоках (Нерке-ю, Енготе-ю и др.) сига начинают нерестовать раньше, нежели в реках Ляпине, Манье и Шекурье.

На участке длиной 160 км (от устья р. Хулги до впадения в нее р. Балбанты-вис) в 1972 г. были детально обследованы 13 нерестилищ сиговых рыб (табл. 2). Площадь каждого из них составляла от 6 до 250 га. По морфологической характеристике они также очень сходны между собой, а берега аналогичны берегам р. Ляпина, описанным выше. Эти нерестилища располагаются чаще всего на плесовых участках реки со спокойным или умеренно быстрым течением (0,2—0,7 м/сек). Дно реки обычно выстлано песком с галькой, а на отдельных участках — песком, крупной галькой и отдельными большими камнями. Преобладающие глубины на нерестилищах 1,0—1,5 м.

Общая площадь исследованных нами в 1972 г. нерестилищ сиговых на р. Хулге составляла около 751 га. Фактически же ситами при размножении в том году использовалось примерно 585 га, или 72,6%. Это объясняется относительно высоким

уровнем воды в период нерестовой миграции сиговых в 1972 г., что позволило значительной части стада подняться и нерестовать в той части р. Хулги, которая располагается выше впадения в нее р. Балбанты-вис. В годы с низким уровнем воды в осенний период значительная часть выявленных нерестилищ на р. Хулге может быть и не использована производителями сиговых рыб, которые вынуждены будут, очевидно, нерестовать в ниже расположенной и являющейся ее естественным продолжением р. Ляпине. Наибольшая плотность кладок икры здесь также наблюдается в русловых и прирусловых участках, а вблизи уреза воды количество икринок на единицу площади грунта сокращается (см. рисунок).

Если оценивать нерестовые участки по их фактической емкости, то наиболее крупным по площади и продуктивным является нерестилище, расположенное на 107 км выше устья р. Хулги (см. табл. 2). Средняя плотность икры здесь составляла около 150 шт/м². Фактически используемая при нересте площадь достигала 79% потенциально возможной, а количество икры, откладываемой здесь сиговыми, превышало 54% всей икры обследованных нерестовых участков этой реки вместе взятых. Больше всего (70%) на этом нерестилище было икры пеляди. Важно, что мертвая икра в пробах на данном участке встречалась очень редко.

Второе место по количеству отложенной икры и третье по плотности ее кладок (143 шт/м²) принадлежит нерестовому участку, расположенному на 152 км выше устья р. Хулги. Занимая площадь значительно меньшую, чем предыдущее (70 га), это нерестилище, тем не менее, характеризуется более высоким показателем (91%) фактического использования его территории производителями сиговых рыб при их массовом размножении.

Довольно крупным и высокопродуктивным является также нерестилище сиговых рыб, расположенное в 49 км выше устья р. Халмер-ю. Плотность икры сиговых здесь достигала 119 шт/м², при фактически используемой площади мест нереста 70 га (77% максимально возможной). На остальных нерестовых участках их площадь использовалась на 33—89%; плотность икры колебалась от 3 до 200 шт/м². Всего на р. Хулге с притоками на обследованных нами участках сиговыми было выметано около 700 млн. икринок.

Естественные условия массового размножения сиговых рыб в бассейне р. Северной Сосьвы в 1972 г. были весьма благоприятны. Относительно высокий уровень воды на путях миграций позволил рыбам использовать наиболее удаленные нерестовые участки рек в верхней части бассейна. Так, большинство притоков р. Хулги выше впадения в нее р. Ния-ю широко использовалось тугуном, пелядью и чиром при их массовом размножении.

Таблица 3

Сравнительная характеристика нерестилищ сиговых рыб на реках бассейна Северной Сосьвы

Показатель	Река, год исследований		
	Ляпин (1971)	Манья (1971)	Хулга (1972)
Колич. обследованных участков	8	5	13
Площадь обследованных участков *, %	10,5/38,0	4,3/65,8	85,2/72,6
Средняя плотность кладок икры **	72,5/82,5	112,6/128,1	78,5/89,3
Удельный вес отложенной икры, %:			
пеляди	2,2	3,3	94,5
чира	5,5	10,8	83,7
тугуна	8,0	2,3	89,7
пыжьяна	6,2	1,3	92,5
все виды	3,8	4,0	92,2

* В числителе — общая от площади всех обследованных нерестовых участков трех рек в целом; в знаменателе — фактически используемая площадь нерестилищ в год наших наблюдений от максимально возможной.

** В числителе — абсолютная величина плотности кладок икры ($\text{шт}/\text{м}^2$); в знаменателе — относительная величина плотности (%) от средней абсолютной, принятой нами за 100% по всем трем рекам, вместе взятым.

Мы уже отмечали, что площадь, используемая сиговыми при их массовом размножении на 13 нерестовых участках р. Хулги в 1972 г., составила 72,6% общей площади этих нерестилищ (см. табл. 2). Сравнение величин рассматриваемых показателей с аналогичными данными по рекам Ляпину и Манье за 1971 г. (также многоводный) свидетельствует о том, что р. Хулга по фактической емкости только обследованных нами нерестилищ сиговых рыб превосходит указанные реки и в условиях благоприятного гидрологического режима водоемов служит одним из основных центров размножения пеляди, тугуна и чира в бассейне р. Северной Сосьвы.

О значении каждой из обследованных нами рек в процессе естественного воспроизводства запасов сиговых рыб бассейна р. Северной Сосьвы свидетельствуют и результаты сравнения относительного количества икры, откладываемой самками различных видов сиговых рыб на нерестилищах (табл. 3).

Основная масса икры рыб в эти годы была отложена сиговыми именно на р. Хулге (до 92,2% от ее общего количества на обследованных нерестилищах всех трех рек, вместе взятых). И объясняется это отнюдь не количеством выявленных нами нерестовых участков на этих реках, а прежде всего их общей (в том числе — потенциальной) площадью, которая на р. Хулге многократно превышала аналогичные показатели по остальным

притокам Северной Сосьвы (85,2; 10,5 и 4,3% соответственно; см. табл. 3). Кроме того, вследствие особенностей географического положения бассейна р. Хулги и свойственных ему микроклиматических и гидрологических условий, нерест сиговых здесь начинается раньше (в сентябре) и длится гораздо дольше (по октябрь — ноябрь включительно). Это позволяет нерестовать и большему количеству производителей сиговых, значительная часть которых впоследствии скатывается на зимовку в р. Манью из-за относительного недостатка зимовальных угодий в самой р. Хулге.

Как мы уже указывали, в пробах из большинства рек доминировала икра пеляди и чира, и затем уже — тугуна и сига-пыжьяна (см. табл. 1, 2). Обычно места икротетания пеляди на р. Хулге расположены между перекатами на грунте, состоящем из мелкозернистого песка с примесью мелкой гальки или на галечниковом грунте с примесью гравия на глубинах 0,8—3,0 м. Наиболее массовые кладки икры были найдены на глубине 1,2—2,0 м. Следует подчеркнуть, что границы нерестилищ как пеляди, так и других сиговых рыб в реках бассейна р. Северной Сосьвы не остаются из года в год постоянными — их конфигурация, площадь и, следовательно, емкость меняются. Эти изменения обусловлены главным образом колебаниями уровня воды в реке, перемещениями донного грунта. Определенную роль в воспроизводстве запасов сиговых играют изменения численности и распределение производителей в пределах бассейна в преднерестовый и нерестовый периоды.

Все нерестилища пеляди, исследованные в 1972 г. на р. Хулге, по плотности кладок икры можно условно разделить на две группы: нерестилища с плотностью икры менее 60 шт/м² и места нереста с большой ее плотностью. Первые свойственны преимущественно нижнему течению р. Хулги (до 34 км от ее устья включительно), а также ее притокам: рекам Нерка-ю и Енгота-ю (в пределах 2 км от их устья); вторые — главным образом среднему и лишь отчасти началу верхнего ее течения (49—152 км от устья). Необходимо иметь в виду, что в условиях нестабильного гидробиологического режима реки относительно малопродуктивные в годы наших наблюдений нерестилища не должны игнорироваться при разработке мер по повышению уровня естественного воспроизводства пеляди и других рыб, так как эти нерестилища (особенно расположенные ниже по течению) могут играть важную роль в воспроизводстве запасов этих рыб, а в годы с низким водным уровнем — основную.

Исследования, проведенные на р. Хулге в 1971—1972 гг., показали, что эта река является одним из основных мест нереста и производителей чира. Икра этого вида была обнаружена на 11 из 13 обследованных нами нерестилищ. Наиболее богатыми икрой чира оказались пробы, взятые на нерестилищах, распо-

ложенных в районе 49 и 133 км вверх от устья. Количество икринок на 1 м² площади в пределах этих двух нерестилищ достигало соответственно 24 и 30 шт. Хотя на остальных нерестилищах икры чира в пробах и было значительно меньше (2—3 шт/м²), мозаичные кладки икры этого вида встречались далеко за их пределами, особенно в среднем и верхнем течении р. Хулги. Откладывание икры самками чира происходит преимущественно в плесовой части реки, где скорость течения равна 0,2—0,4 м/сек, на глубину 1—3 м на песчаном, песчано-галечниковом, реже — на каменисто-галечниковом грунте. На нерестилищах оплодотворенная икра чаще всего заносится течением в небольшие углубления на дне реки, где и происходит ее многомесячное развитие.

Нерестилища тугуна на р. Хулге расположены в ее нижнем и среднем течении. В 1972 г. нерестовый ход тугуна наблюдался здесь до середины сентября. К этому же периоду был приурочен и его массовый нерест, который происходил на песчано-галечниковом грунте на глубине 1—3 м. Скорость течения воды варьировала от 0,2 до 0,4 м/сек, а температура воды от +6 до +3°С. Из 13 обследованных нами предполагаемых мест нереста тугуна икра была найдена на девяти. Наивысший показатель плотности его икры был свойствен нерестилищу, расположенному в 152 км выше устья этой реки (30 шт/м²).

Икра сига-пыжьяна на р. Хулге обнаружена на семи из обследованных нами 13 нерестилищ сиговых рыб. Особи его разномужаются на песчано-галечниковом грунте, на глубине 1—3 м, преимущественно в плесовой части реки, где скорость течения равна 0,2—0,4 м/сек. По нашим наблюдениям, главную роль в воспроизводстве запасов сига-пыжьяна в бассейне р. Хулги играют нерестилища, расположенные в ее среднем течении. Наибольшая плотность икры этого вида рыб (30 шт/м²) была отмечена на нерестилище, расположенном на 133 км выше устья реки. На остальных нерестовых площадях плотность колебалась от 1 до 16 шт/м².

В 1971 г. нами было обследовано и Усть-Щекуринское нерестилище сиговых рыб, расположенное в месте впадения р. Щекурьи в р. Ляпин. В пробах, взятых здесь, была обнаружена икра чира, пеляди и тугуна (соответственно 65,20 и 15%, см. табл. 1). Икра сига-пыжьяна отсутствовала. Средняя плотность икры сиговых на этом нерестилище в абсолютном (26 шт/м²) и относительном (35,9%) выражении характерна для низовьев бассейнов рек Щекурьи и Ляпина, поскольку она в значительной мере превосходит аналогичные показатели по устьевым нерестовым участкам р. Хулги, намного уступая таким р. Маньи (см. табл. 1 и 2).

Подводя итог сказанному, отметим, что особенности гидрологического и гидрохимического режимов рек в осенне-зимний период накладывают отпечаток и на условия естественного

воспроизводства сиговых рыб. Вероятнее всего, это проявляется в непостоянстве расположения, площади и конфигурации мест массового размножения рыб, степени (эффективности) использования разных и одних и тех же нерестовых участков рек различными видами сиговых и особями различных размерно-возрастных групп в пределах единого вида и популяции. Наибольшая плотность кладок икры сиговых отмечена на вышерасположенных, а также на русловых и прирусловых участках рек.

Межвидовые отношения рыб и их естественное воспроизводство

Результаты наших наблюдений и материалы других исследователей (Москаленко, 1955, 1958 и др.) свидетельствуют о том, что у сиговых бассейна р. Северной Сосьвы существуют весьма напряженные межвидовые взаимоотношения с основными представителями туводных форм рыб, в значительной мере ухудшающие условия и снижающие темпы их естественного воспроизводства, что в конечном счете ведет к уменьшению его объема в целом. Помимо пищевой конкуренции с наиболее массовыми и менее ценными в промысловом отношении видами, они подвержены и отрицательному воздействию пресса хищных рыб (щука, налим и др.), непосредственно подрывающих численность сигов в различные периоды жизненного цикла.

Рыбы частиковых пород (елец, плотва, ерш и др.), конкурируя с сиговыми во время их преднерестового нагула, значительно ухудшают его условия, выедавая запасы кормовых организмов не только в соровой системе, но и в других участках поймы и русла рек (особенно в низовьях). Об этом говорят и наши наблюдения, и результаты исследований прошлых лет (Москаленко, 1958). Данному обстоятельству должно уделяться особое внимание в годы с относительно низким уровнем весенне-летнего паводка, когда пищевые отношения рыб-конкурентов из-за бедности ресурсов кормовых объектов обостряются необычайно, что в конечном итоге весьма отрицательно сказывается не столько на линейном и весовом приростах, упитанности производителей сиговых рыб, сколько на своевременности созревания их половых продуктов, массовости нереста и плодовитости — основных показателей, определяющих объем и темпы естественного воспроизводства популяций изученных нами видов рыб.

По данным Б. К. Москаленко (1958), два десятилетия назад в бассейне р. Северной Сосьвы на долю хищных приходилось около 23% всего количества рыбы, добываемой на его водоемах. (Среди них в уловах обычно доминировала щука). Основную же часть (56,4%) годового вылова рыбы составляли такие виды, как елец, плотва, ерш. Наши наблюдения на

р. Ляпине в районе пос. Саранпауля в августе 1971 г. показали, что елец и плотва составили почти весь улов закидного невода (66,4 и 28,3%), тогда как на долю щуки, ерша и окуня вместе взятых приходилось немногим более 5% улова (2,6; 2,0 и 0,7%).

Щука истребляет производителей сиговых (большей частью — пеляди, тугуна) преимущественно в соровой системе — во время их нагула, а также на путях миграции к местам массового размножения и последующей зимовки в притоках. В роли жертвы щуки нами отмечена и молодь сиговых, которую она истребляет во время ската в соровую систему. По наблюдениям Б. К. Москаленко (1958), на этой реке упомянутые виды сиговых были обнаружены в желудках 40—45% вскрытых особей щуки.

Налим, достигший в рассматриваемом бассейне сравнительно большой численности, пожирает производителей сиговых в период их нерестового подъема и икротетания. По нашим материалам, в это время налимов с пустыми желудочно-кишечными трактами встречено не было, а тугун и пелядь были главными компонентами питания этой рыбы на р. Ляпине в октябре-ноябре 1971 г. Спектр питания налима в этой реке не остается постоянным из года в год: в 1953 г. в нем доминировали тугун и ерш (Москаленко, 1958), а в 1971 г. (ноябрь, наши данные) — пелядь и сиг-пыжьян. У 29 налимов с длиной тела от 38 до 72 см были обнаружены 38 экз. пеляди и 9 экз. сига-пыжьяна. Обычным компонентом питания налима служит также и тугун. В начале ноября 1971 г. на р. Ляпине у пяти выловленных в районе пос. Ханглы налимов с длиной тела от 37 до 59 см были обнаружены 32 экз. тугуна и 9 экз. пеляди, а у одного из них — 47 икринок пеляди. В значительных количествах пожирает икру сиговых на местах их массового размножения и ерш (Москаленко, 1958), что подтверждается и результатами наших наблюдений.

Икру сиговых поедают во время нереста и другие виды рыб. По нашим материалам, это прежде всего относится к тугуну и сигу-пыжьяну. После окончания собственного нереста, тугун постоянно и в больших количествах присутствовал в 1971—1972 гг. на нерестилищах чира и пеляди на р. Манье, уничтожая выметанную ими икру. В желудках 10 тугунов обнаружено от 2 до 16 икринок. Также после собственного нереста в больших количествах пожирает икру пеляди в октябре-ноябре сиг-пыжьян. Например, в желудке только одной его особи, выловленной 9 октября 1971 г. на р. Ляпине возле пос. Ханглы, имевшей длину тела по Смитту 36,5 см, было обнаружено 5940 икринок. Икрой пеляди и других видов сиговых были набиты желудки и других покатных особей сига-пыжьяна. Приведенные данные значительно перекрывают аналогичные показатели, приведенные Б. К. Москаленко (1958) для сиговых р. Сыни. Этот же

автор указывал, что по завершении нереста икра почти не служит объектом питания рыб (Москаленко, 1958). Нами же неоднократно отмечались случаи поедания икры пеляди и чира даже в ноябре. Их желудки были буквально забиты икрой упомянутых рыб. Явление поедания сигом-пыжьяном икры других видов рыб того же рода, в частности тугуна, характерно не только для водоемов севера Западной Сибири и Урала (Москаленко, 1955), но Якутии (Кириллов, 1955, 1972; Стрелецкая, 1962; Вознюк, 1974, и др.) и других регионов страны.

Результаты более внимательного сравнительного анализа содержимого желудков именно этого вида приводят к интересному и важному в научном и практическом отношении выводу: степень наполнения желудков рыб икрой сиговых — индикатор наличия и мощности (емкости) нерестилищ. Это подтверждается следующими данными. Если на Хангловском нерестилище р. Ляпина количество заглоченных одной особью отнерестовавшего сига-пыжьяна икры пеляди варьировало от 450 до 5940 и достигало в среднем 3400 икринок, то на нерестилищах того же вида, расположенных ниже по течению этой реки в районе пос. Пувлоха и Хурумпауля, оно не превышало нескольких десятков. По количеству отложений икры Хангловское нерестилище превосходило Хурумпаульское и Пувлохское в 2—3 раза (см. табл. 1).

На р. Хулге в октябре — ноябре 1972 г. количество икринок сиговых, заглоченных покатыми особями сига-пыжьяна, составляло в среднем 3500. Икра сиговых изредка нами встречалась и в желудках пеляди. На р. Хулге и ее притоках пожирателем икры сиговых является и хариус. Например, в указанный период времени в желудке одной особи хариуса с промысловой длиной тела 38,1 см и общим весом 988 г нами было обнаружено около 5600 икринок сиговых различных видов.

Касаясь вопроса о выедании икры сиговых их же производителями и представителями других видов и семейств местной ихтиофауны, Б. К. Москаленко (1958) обращал особое внимание на то, что по мере уменьшения активности массового размножения сиговых и с приближением сроков его завершения, уменьшается и встречается их икры в желудках рыб, не объясняя причины этого явления. Общеизвестно и положение о том, что у хищных рыб (в данном случае прежде всего — у налима и окуня) инстинкт хищничества проявляется преимущественно по отношению к движущимся объектам питания. Вероятнее всего, сиговыми и другими рыбами поедается прежде всего икра, еще не прикрепившаяся к субстрату и сносимая вниз по течению, независимо от того, оплодотворена она или нет. В октябре — ноябре 1971 г. И. А. Паракецов на р. Манье наблюдал, как неоплодотворенная еще икра, текущая из самок чира и пеляди, попавших в сети, тут же поедалась особями тугуна. Исключением из этого правила могут служить, на наш взгляд,

рыбы-бентофаги (чир, сиг-пыжьян, ерш; возможно и пескарь), которые способны поедать и живую икру с субстрата (донный грунт) еще значительное время после нереста сиговых — в пределах сроков, указываемых Б. К. Москаленко (1958).

Воздействие некоторых антропогенных факторов на естественное воспроизводство сиговых

Как и на многих других реках Урала и Сибири, состав, структура и динамика численности стада производителей сиговых в бассейне р. Северной Сосьвы подвержены не только прямому, но и косвенному воздействию промышленного лова рыбы, приводящему иногда к явно нежелательным последствиям. Коснемся некоторых из них, имеющих непосредственное отношение к проведенным нами исследованиям.

Значение необходимости сокращения излишней численности в уральских нерестовых притоках р. Оби таких элементов ихтиофауны, как рыбы частичковых пород, оказывающих отрицательное влияние на состояние и воспроизводство запасов сиговых, трудно переоценить (Москаленко, 1958). Однако масштабы, методы, а главное способы рыбохозяйственной мелиорации в бассейне р. Северной Сосьвы оставляют желать лучшего. Так, отлов налима самоловами нередко ведется на путях и в период подъема косяков сиговых к местам их массового размножения. Травмирование самоловными снастями и последующая за ним гибель производителей пеляди в сентябре — октябре 1971 г. в верховьях р. Ляпина (район пос. Ханглы, низовья р. Маньи) представляли массовое явление. Важно, что вред, наносимый стаду производителей сиговых самоловами, заключается не только в гибели попавших на них особей. Пытаясь освободиться, они сильно бьются, преждевременно выпуская икру.

Кожные покровы у сиговых намного нежнее, слабее, чем у налима, а поэтому они чаще срываются с крючков самоловов и уходят со следами малых и больших травм на теле. Эти рыбы впоследствии становятся более уязвимыми для различного рода заболеваний (инфекционных, паразитарных), а также для своих врагов и обычно вскоре погибают, так как среди особей, скатывающихся после зимовки на нагул весной следующего года, они почти не встречаются. Кроме того, контактируя со здоровыми производителями на местах их массовых концентраций во время зимовки, они подвергают их опасности заражения кожными и другими болезнями, возникающими у них вследствие перенесенных травм.

Хотя самоловный промысел рыбы широко распространен и в остальных частях бассейна, сугубо отрицательное воздействие самоловов на состояние стада производителей сиговых во время их активных миграций и массового размножения особенно силь-

Таблица 4

**Прилов сиговых рыб (экз.) при использовании самоловов
в октябре — ноябре 1971 г.**

Дата	Колич. самоловов и крючков*	Добыто рыбы, экз.				
		налим	пелядь	пыжьян	тугун	все виды **
20 октября	1/50	12	6	4	2	24/50,0
6 ноября	1/50	12	10	2	2	26/53,8
19 ноября	4/320	94	4	7	4	109/13,8
20 ноября	4/320	70	3	5	2	10/12,5
Всего	10/740	188	23	18	10	239/21,3

* В числителе — колич. самоловов; в знаменателе — колич. крючков.

** В числителе — общее колич. добытой рыбы, экз.; в знаменателе — в том числе сиговых, %.

но проявлялось на р. Ляпине возле пос. Яссунта, где расположено наиболее крупное и активно используемое ими Усть-Маньинское нерестилище. С 20 октября по 20 ноября 1971 г. там на участке реки протяженностью только 250 м местными рыбаками было выставлено для ловли налима 28 самоловных снастей с общим количеством крючков, достигающим 2200 (от 50 до 90 шт. на каждый из них). В полутора километрах ниже по течению стояло еще около 10 самоловов с общим количеством крючков на них около 1000.

Анализ добычи самоловов, выставленных в пределах только Усть-Маньинского нерестилища показал, что прилов производителей сиговых (преимущественно пеляди и пыжьяна; с икрой или уже без нее) в указанный выше период составлял от 12,5

Таблица 5

**Прилов производителей сиговых, травмированных самоловами,
по данным сетного лова в ноябре 1971 г.**

Вид рыбы	Добыто рыб, экз.	В том числе травмированных	Удельный вес травмированных, %
Пелядь	85/23 *	40/10	46,8/43,5
Чир	14/24	4/6	28,6/25,0
Пыжьян	4/5	3/5	75,0/100,0
Всего	103/52	47/21	45,6/40,4

* В числителе — при размере ячеек сети 45 мм; в знаменателе — при размере ячеек сети 55 мм.

до 53,8, в среднем 21,3% общего количества экземпляров добываемой рыбы (табл. 4). Наивысшие показатели прилова сиговых относились ко времени наиболее интенсивного икротетания рыб, а более низкие — к окончанию его и последующей миграции к основным местам зимовок в низовьях р. Маньи.

Пытаясь выяснить количество производителей сиговых (по видам), получающих травмы при лове налима самолловами, мы проанализировали улов двух сетей, выставленных в низовьях р. Маньи выше Усть-Маньинского нерестилища. Оказалось, что больше всего самолловами травмируются производители сига-пыжьяна (75—100% от общего количества пойманных особей данного вида), затем — пеляди (43—47%) и чира (25—29%). Общее же количество травмированных сиговых рыб в улове этих сетей достигало в среднем 40,4—45,6% (табл. 5).

Принимая во внимание сравнительно незначительную встречаемость сига-пыжьяна при промышленном и любительском лове (исходящую из относительной немногочисленности этой рыбы в водоемах бассейна р. Северной Сосьвы вообще), мы должны признать, что при лове налима самолловами травмируется большое количество производителей преимущественно пеляди и чира.

Большой прилов сиговых дают не только самолобы. При определенных условиях постановки фитилей, предназначенных в основном для лова частичковых пород (плотвы, ельца, язя, налима и др.), в них попадает сиговых больше, нежели особей других родов и семейств. Так, 20 октября 1971 г. при проверке только одного из нескольких фитилей, выставленных местными рыбаками на р. Ляпине между Яссунтским и Усть-Маньинским нерестилищами сиговых, оказалось, что за неполные сутки всего лишь на пять попавших в него особей плотвы пришлось пять пыжьянов и 35 особей пеляди, т. е. 11,1; 11,1 и 77,8% всей выловленной рыбы соответственно. Использование самолловных снастей и ловушек при ловле второстепенных и менее ценных объектов промысла на путях миграций и вблизи мест массового размножения сиговых наносит прямой и серьезный урон численности этого рода рыб.

Ввиду того, что на р. Манье расположены не только места зимовок сиговых, но и массового размножения чира, его нерестилища здесь используются для сбора икры и последующего искусственного ее оплодотворения местными рыбохозяйственными организациями в рыбоводных целях. Однако практикуемые ими методы и способы отлова производителей чира и дальнейшее их использование нередко ведут к резкому ограничению не только потенциальных, но и фактических возможностей нерестилищ сиговых в пределах этой реки, а также к другим не менее тяжелым последствиям в изменении состава, структуры, динамики численности стада производителей, эколого-физиологических показателей их особей и т. п.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

В свое время нами впервые было показано, что каждый из видов сиговых Обского бассейна в большинстве случаев представлен тремя основными экологическими группами, особи которых отличаются по своим размерам, возрасту, росту и физиологическому состоянию (степени зрелости половых продуктов), по путям и срокам миграций, сезонному распределению и др. признакам (Венглинский, 1970, 1974, 1975 и др.). Было также отмечено, что при одинаковой структуре тазовских и обских популяций пеляди и чира промысловая нагрузка на их составные элементы различна (Венглинский, 1974а). Остается добавить, что и значение в воспроизводстве сиговых рыб Обского бассейна, ежегодно мигрирующих после нереста в Обскую и Тазовскую губы, по сравнению с рыбами, остающимися на зимовку в нерестовых притоках, также различно. Особям последней группы принадлежит ведущая роль в создании основного биологического резерва популяций сиговых во все более усложняющихся условиях их существования, включая промысел, гидростроительство и загрязнение вод промышленными и транспортными отходами.

Согласно результатам наших наблюдений на р. Хулге в 1972—1973 гг. в отличие от основной массы перезимовавших в верховьях особей пеляди, сига-пыжьяна и чира, которая весной скатывается на нагул в низовья бассейна этой реки и прилегающие к ним районы, часть стада производителей рассматриваемых видов способна оставаться и интенсивно питаться в среднем его течении, используя при этом кормовые ресурсы сравнительно немногочисленных и небольших по своей площади стариц, курей, озер и других пойменных водоемов, а также прнустьевых участков имеющих здесь притоков.

Немногочисленные в видовом и количественном (пыжьян) отношениях сиговые рыбы в бассейне р. Северной Сосьвы испытывают сильное отрицательное воздействие со стороны как мирных, так и хищных рыб. Однако, несмотря на сложные экологические отношения между представителями различных семейств, родов и видов, условия массового естественного воспроизводства сиговых рыб в водоемах этого бассейна благоприятны.

Ю. С. Решетниковым (1967) и его соавторами (Решетников и др., 1970; Решетников и др., 1971; Решетников, Ермохин, 1975, и др.) была показана зависимость степени участия сиговых в очередном сезоне размножения от состояния упитанности (содержания жира в теле) особей после зимовки в начале нагульного периода. По их мнению, нерестовавшие (особенно впервые) особи после зимы имеют меньшие запасы жира, чем молодые еще неполовозрелые особи. Именно первые из них в большей мере предрасположены к пропуску нерестового сезона в текущем году. А большое содержание жира у рыб водоемов азиат-

ской Палеарктики является, как известно, приспособлением к обитанию при постоянно низких температурах воды и больших энергетических затратах, обеспечивающих их широко экологическую пластичность (Тугарина, 1974).

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы по условиям нагула и степени упитанности рыб в различные сезоны года, а также по состоянию зрелости их половых продуктов позволяют утверждать, что в уральских притоках р. Оби упомянутые и другие особенности полового созревания сиговых госят несколько иной характер за счет внутривидовой дивергенции рыб данного рода, специфики сезонного размещения (распределения) и миграции представителей различных экологических групп (Венглинский, 1970; 1974; 1974а, и др.).

Как известно, основная часть популяций полупроходных сиговых Обского бассейна зимует в Обской и Тазовской губах (молодь, взрослые неполовозрелые рыбы, пропускающие очередную нерест, а также ежегодно нерестующие поблизости от этих губ и возвращающиеся туда на очередную зимовку). Однако значительная часть производителей сиговых (в том числе и впервые нерестующих) приспособилась зимовать в непосредственной близости от мест массового размножения, расположенных чаще всего вдали от районов зимовки основной части их популяций. Это дает им возможность на следующий (после нереста и зимовки) год более чем наполовину сокращать протяженность нагульных миграций. Двигаясь весной вслед за льдом (иногда вместе с ним или несколько ранее), они достигают основных мест нагула в низовьях р. Северной Сосьвы и прилегающих к ним участках р. Оби значительно раньше (май — июнь) рыб, поднимающихся в тот же год после зимовки из Обской губы (преимущественно июль — август); дольше (июнь — сентябрь включительно) и наиболее полно используют ресурсы кормовых организмов в водоемах. Все это обеспечивает своевременное половое созревание почти всех особей данной экологической группы. Этим же объясняется их относительно высокая упитанность весной по сравнению с особями, зимовавшими в Обской и Тазовской губах. Вот почему рыбы именно этой экологической группы растут и созревают быстрее после зимовки, следующей за первым в их жизни икрометанием (Венглинский, 1970, 1974, и др.).

В процессе адаптации к весьма непостоянным гидрологическим условиям сиговые уральских притоков, а также самой р. Оби выработали систему признаков и свойств, обеспечивающих максимальное массовое участие их производителей в размножении в наиболее сжатые сроки при относительной ограниченности мест, пригодных для икрометания. Именно данное обстоятельство, на наш взгляд, обусловило возможность икрометания сразу четырех видов сиговых на одних и тех же участках рек, но в различные (хотя и близкие) сроки. Не случайно и то,

что в годы с оптимальными условиями гидрологического и гидробиологического режимов стадо производителей сиговых в конце нагульного периода, во время миграции на нерест и зимовку в верховьях р. Северной Сосьвы и других притоков представлено исключительно половозрелыми особями. Рыбы с несозревшими (первично, вторично) половыми продуктами значительных по протяженности миграций вверх по р. Оби и ее притокам в большинстве своем не совершают, вновь скатываясь после нагула в Обскую (Тазовскую) губу на зимовку и составляя дополнительный резерв численности популяций сиговых Обского бассейна.

Для прогнозирования пополнений нерестовых стад и эффективности естественного размножения тех или иных видов обычно пользуются данными по заходу производителей в реки; затем определяются предполагаемый фонд икры и количество скатившихся личинок (Замятин, 1971; Шулев, 1975). Получаемые подобным образом данные дают относительное представление о потенциальной и тем более о фактической емкости мест нереста, не говоря уже о показателях плотности кладок икры на них, по которым с той или иной степенью достоверности можно было бы судить о фонде откладываемой производителями икры и ожидаемом пополнении на будущий год.

Сравнивая результаты наблюдений, полученные нами непосредственно на местах массового размножения сиговых, отметим, что они далеко не однозначны с имеющимися материалами по другим видам рыб данного рода. Например, они в десятки раз уступают данным по плотности кладок икры байкальского омуля в естественных условиях (4,8—6,1 тыс. шт/м² — Мишарин, 1974). Более близки к нашим материалам данные по плотности кладок икры ряпушки (9,5—21,2, в среднем 14,9 шт/м²) в озерах северо-запада (Nissinen Toivo, 1972). Но данные по омулю и ряпушке получены весной, а не осенью, как нами. Они включают в себя значительный процент естественного отхода икры за зимний период. Касаясь этого отхода, В. С. Юхнева (1967) показала, что на естественных нерестилищах сиговых р. Сыни в течение зимы происходит массовое выедание водными насекомыми живой развивающейся икры. В качестве основного метода борьбы с этими насекомыми она предлагает применение инсектицидов в период массового вылета имаго ранней весной. Мы решительно против использования инсектицидов для подавления массового развития водных беспозвоночных, выедающих икру сиговых и других рыб на их нерестилищах, так как это неизбежно приведет к нарушению экологического баланса в биоценозах, к резкому ухудшению условий питания и к прямой гибели тех же рыб и особенно их молоди. Надо искать биологические методы защиты от вредителей и прямых потребителей икры рыб, развивающейся в естественных условиях.

В отношении размещения мест нереста сиговых в верховьях бассейнов уральских притоков р. Оби (Юхнева, 1967) мы должны сказать следующее. Во-первых, в верховьях нерестовых притоков, носящих с гидрологической точки зрения горный или близкий к нему характер, к которым и относятся исследованные нами в разные годы реки Войкар (1964, 1970), Сыня (1972—1973 и ранее) и Северная Сосьва (1971—1973), обычно обитают лишь рыбы-реофилы (хариус, а несколько ниже по течению — голянь и таймень). Во-вторых, наши исследования последних лет лишь частично подтвердили выводы В. С. Юхневой (1967) о сугубо раздельном расположении мест нереста каждого из видов сиговых в пределах бассейнов этих рек. Так, в годы с максимальным уровнем осеннего паводка отдельное по каждому из видов расположение мест массового размножения сиговых в пределах бассейнов нерестовых притоков может наблюдаться, как правило, лишь в части среднего течения на границе его с верхним. На остальной же части среднего течения и на границе его с нижним такое расположение чаще всего уступает явлению совместного икрометания нескольких видов рыб на одном и том же участке реки, но в различные сроки. Этот факт, по-видимому, будет типичным для большей части бассейнов данных рек и в годы с низким уровнем осеннего паводка, когда большинство из обитающих здесь видов вынуждено будет нерестовать на относительно ограниченной территории. В-третьих, для рек равнинного или полуравнинного типов с умеренно выраженными в верховьях течением, сезонными колебаниями водных уровней и обилием мелководий (Таз, Пур и их основные притоки) подобное распределение по видам в период массового их размножения может носить и противоположный характер. Иначе говоря, более мелкие по своим размерам виды (тугун) могут нерестовать значительно выше по течению, нежели более крупные (пелядь и др.). Об этом свидетельствуют и результаты наших наблюдений по сезонному размещению разноразмерных особей рыб одного и того же вида в пределах одного бассейна (Венглинский, 1970).

Даже при беглом ознакомлении с нашими материалами по распределению плотности кладок икры сиговых в пределах нерестовых угодий бассейна исследованных рек (см. табл. 1, 2) отчетливо видна закономерность возрастания приводимых относительных показателей по отдельным участкам снизу вверх по течению рек Ляпина и Хулги. В одном случае они возрастали от 27,6 до 331,0% от среднего количества икры, откладываемой производителями на единице площади мест нереста ($72,5 \text{ шт/м}^2$); в другом — от 14,0 до 254,8% ($78,5 \text{ шт/м}^2$). В низовьях этих рек, а также р. Маньи (где были обследованы нерестовые участки, расположенные лишь в нижнем ее течении) рассматриваемая закономерность проявляется менее четко или не проявляется вовсе по сравнению с участками среднего течения рек. Однако

показатели плотности кладок икры сиговых для участков нижнего течения нерестовых рек и их основных притоков (Нерка-ю, Енгота-ю) всегда ниже по сравнению с участками в пределах среднего течения.

Наши наблюдения по размерно-возрастному составу производителей сиговых, нерестовавших в пределах рассматриваемых участков бассейна р. Северной Сосьвы, свидетельствуют также о том, что наиболее крупные особи, обладающие более высокими энергетическими ресурсами и лучшими продукционными свойствами, поднимаются для икрометания гораздо выше по течению, чем мелкие по своим размерам и весу рыбы того же вида. Последние обычно нерестуют значительно ниже. Более крупные особи обычно имеют и более высокую индивидуальную абсолютную плодовитость (Никольский, 1953; Йоганзен, 1955, и др.).

Таким образом, наиболее ценные в рыбохозяйственном отношении нерестилища сиговых рыб расположены в средней части бассейна нерестовых рек и выше. Именно для них характерны высокие показатели плотности кладок икры при сравнительно меньшей площади мест нереста вследствие относительного сужения русловых и прирусловых участков рек.

Приуроченность большинства кладок икры сиговых к русловым и прирусловым участкам рек, их наивысшая плотность именно на этих участках обусловлены не одним лишь гидрологическим фактором. И не только из-за меньшей возможности выедания икры здесь (по сравнению с прибрежными участками со слабым течением) водными беспозвоночными и различными рыбами, а также относительно лучшими условиями ее аэрации на протяжении всего инкубационного периода. Следует иметь в виду, что именно рассматриваемые участки водоемов, обладая повышенными скоростью течения и проточностью вод, имеют к тому же наибольшую глубину и меньшую вероятность замерзания в зимнее время, которое при известных обстоятельствах может привести и к вымерзанию икры (Мишарин, 1974).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования особенностей экологии и условий существования сиговых рыб в водоемах Субарктики свидетельствуют о высокой жизнестойкости и многообразии их адаптационных свойств, обуславливающих высокую степень выживаемости видов в экстремальных условиях. Наиболее важные и полезные адаптационные свойства и механизмы позволяют сиговым возможно шире и полнее использовать энергетические ресурсы водоемов при исторически сложившихся в них неблагоприятных условиях для массового воспроизводства. Одним из ярких примеров этого может служить ежегодное и массовое участие производителей всех обитающих здесь видов в размножении при весьма непостоянном и нередко низком водном уров-

не нерестовых рек, при относительной ограниченности мест, пригодных для икротетания и последующей зимовки.

При оптимальных, положительных для вида в целом показателях гидрологического, гидрохимического (газового) и гидробиологического режимов водоемов пропуска очередного нереста у сиговых может и не происходить. Этому во многом способствует внутривидовая дифференциация этих рыб, приведшая к образованию экологических групп в пределах популяций и обусловившая максимальное использование их особями в процессе своей жизнедеятельности энергетических и других ресурсов субарктических водоемов при минимальных собственных энергетических затратах.

При непостоянном гидрологическом режиме рек горного и полугорного типов и сравнительной ограниченности мест, пригодных для массового преднерестового нагула и последующего размножения, представители разных видов сиговых и даже отдельных экологических групп и популяций приспособились использовать при своем откорме и нересте одни и те же участки акватории порой в весьма сжатые, но различные сроки, обеспечивая тем самым оптимальные условия питания и естественного воспроизводства в критических для видов ситуациях. Расхождение в сроках икротетания рыб единого бассейна — своеобразный экологический барьер, препятствующий их массовой гибридизации.

Пропускающие очередной нерест и зимующие в Обской и Тазовской губах особи сиговых наряду с зимующими в непосредственной близости от мест своего очередного икротетания являются составной частью биологического резерва популяций полупроходных рыб Обского бассейна, призванного стабилизировать их численность в экстремальных условиях существования на оптимальном для них уровне, а также восстанавливать и увеличивать ее при улучшении последних.

Начало нерестовых миграций в большинстве рек обычно связано с осенним изменением (падением) водного уровня. Начало и продолжительность процесса икротетания в реках и озерах обусловлены преимущественно температурным фактором. Степень использования тех или иных нерестилищ полупроходными сиговыми вообще или некоторыми из видов, в частности, а также их границы, конфигурация, площадь и емкость из года в год не остаются постоянными, а могут меняться в зависимости от конкретных гидрологических условий. В воспроизводстве сиговых в годы с высоким уровнем осеннего паводка возрастает роль мест нереста, расположенных в средней части бассейнов рек и выше; в годы с низким уровнем, наоборот, приобретают большее значение нерестовые участки, находящиеся ниже по течению.

Наиболее продуктивные с точки зрения объема естественного воспроизводства места нереста сиговых рыб расположены в

средней части бассейна нерестовых рек и выше. Для них характерны высокие показатели плотности кладок икры (до 200—240 шт/м²) при сравнительно меньшей площади русловых и прирусловых участков. Это объясняется тем, что наиболее крупные особи, обладающие высокими энергетическими ресурсами и лучшими продукционными показателями (плодовитостью) поднимаются на нерест значительно выше по течению. Мелкие, как правило, нерестуют гораздо ниже и несколько позже, что обусловлено отчасти и более поздним созреванием их половых продуктов в течение преднерестового сезона.

Кладки икры сиговых по ложу реки распределяются большей частью неравномерно, мозаично. Наибольшая плотность кладок (до 380 икринок в одной пробе) отмечалась в русловых и прирусловых участках нерестовых притоков, где больше глубина, скорость течения, лучше условия аэрации и инкубации икры в целом.

В реках горного или полугорного типов, в годы с максимальным уровнем осеннего паводка отдельное для каждого из видов расположение мест массового размножения сиговых в пределах бассейнов нерестовых притоков может наблюдаться, как правило, в части среднего течения на границе его с верхним. Ниже по течению оно уступает чаще всего явлению совместного икромстания нескольких видов на одном и том же участке реки, но в различные сроки. Этот факт может быть типичным для большей части бассейнов этих рек в годы с низким уровнем осеннего паводка. В реках же равнинного или полуравнинного типов с умеренно выраженными в верховьях течением и сезонными колебаниями водных уровней, а также с обилием мелководий на основных путях нерестовых миграций более мелкие по своим размерам виды сиговых (тугун) могут нерестовать значительно выше по течению, нежели крупные (пелядь и др.).

Сиговые рыбы Обского бассейна в различные периоды своего жизненного цикла и особенно при процессе естественного воспроизводства испытывают сильное отрицательное воздействие со стороны хищных и мирных рыб, а также антропогенного фактора.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурмакин Е. В. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди.— Труды Барабинского отд. ВНИОРХ, т. 6, вып. 1. Новосибирск, 1953.
- Венглинский Д. Л. О составе, особенностях биологии и хозяйственном использовании лососевых и сиговых рыб водоемов Ямала.— Совещание по биологической продуктивности водоемов Сибири. Иркутск, 1966 (Лимнолог. ин-т СО АН СССР).
- Венглинский Д. Л., Добринская Л. А., Амстиславский А. З. Особенности биологии некоторых промысловых рыб Обского Севера.— Проблемы Севера, вып. 11. М., «Наука», 1967.
- Венглинский Д. Л. Особенности условий существования и экологии рыб Тазовского бассейна.— Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970 (Урал. фил. АН СССР).

- Венглинский Д. Л. Приспособления сиговых рыб к условиям существования в заморных водоемах Приобского Севера.— Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974 (ДВНЦ АН СССР).
- Венглинский Д. Л. Экологические аспекты рационального использования запасов сиговых рыб севера Западной Сибири и Урала. Тезисы докладов VI Симпозиуму по проблеме «Биологические проблемы Севера», вып. 2. Якутск, 1974а (Якутск. фил. СО АН СССР).
- Венглинский Д. Л., Шишмарев В. М., Амстиславский А. З., Мельниченко С. М. К определению потенциальной и фактической емкости нерестилищ сиговых рыб р. Ляны.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных, вып. 1. Свердловск, 1974 (УНЦ АИ СССР).
- Венглинский Д. Л. Специфика адаптационных свойств и внутринульционнй экологической дифференциации сиговых рыб бассейна р. Северной Сосьвы.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1975 (УНЦ АН СССР).
- Вознюк В. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Вилюйского водохранилища.— Тезисы докладов VI Симпозиуму по проблеме «Биологические проблемы Севера», вып. 2. Якутск, 1974 (Якутск. фил. СО АН СССР).
- Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 41.
- Дормидонтов А. С. Нерестовые миграции как адаптации, обеспечивающие расселение молоди сигов по местам нагула.— Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974 (ДВНЦ АН СССР).
- Дормидонтов А. С. Особенности гаметогенеза сигов в северных водоемах Якутии.— Там же, 1974а.
- Дулькейт Г. Д. О сиговых верхней и средней Оби.— Труды Биол. ин-та Томск. ун-та, 1939, т. 6.
- Замятин В. А. Эффективность естественного воспроизводства сиговых в реке Оби.— Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. Тюменское кн. изд-во, 1971.
- Иоганзен Б. Г. К изучению плодовитости рыб.— Труды Томского ун-та, т. 131. Томск, 1955.
- Кириллов Ф. Н. Водоемы Якутии и их рыбы. Якутск, 1955.
- Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. М., «Наука», 1972.
- Краснощеков С. И. Биология, распределение и динамика численности омуля в оз. Байкал. Иркутское кн. изд-во, 1968.
- Матюхин В. П. К биологии некоторых видов рыб реки Северной Сосьвы.— Биология промысловых рыб нижней Оби. Труды Ин-та биологии УФАИ СССР, вып. 49. Свердловск, 1966.
- Меньшиков М. И., Козьмин Ю. А. К познанию биологии пеляди р. Оби.— Изв. Естеств.-научн. ин-та при Пермском ун-те, т. 12, вып. 6. Пермь, 1948.
- Мишарин К. И. Байкальский омуль.— Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. Иркутское кн. изд-во, 1958.
- Мишарин К. И. Результаты исследования воспроизводства байкальского омуля и их внедрение.— Исследование природных ресурсов Сибири (1923—1973 гг.). Иркутск, 1974 (Биол.-геогр. НИИ СО АН СССР).
- Москаленко Б. К. О воспроизводстве сиговых рыб на Оби.— Рыбное хоз-во, 1954, № 7.
- Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Обского бассейна. Тюменское кн. изд-во, 1955.
- Москаленко Б. К. Влияние многолетних колебаний уровня р. Оби на рост, плодовитость и размножение некоторых рыб.— Зоол. журнал, 1956, т. 35, вып. 5.
- Москаленко Б. К. Биологическая мелиорация приуральских нерестовых рек.— Вопросы ихтиологии, 1958, № 10.

- Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюменское кн. изд-во, 1958а.
- Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Сибири. М., Пищепромиздат, 1971.
- Никольский Г. В. О некоторых закономерностях динамики плодovitости рыб.— Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1953.
- Никонов Г. И. Тугун бассейна Обл.— Изв. ВНИОРХ, 1958, т. 44.
- Пирожников П. Л. Полупроходные рыбы и речной сток.— Изв. ТИНРО, 1949, т. 29.
- Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера.— Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М., «Наука», 1966.
- Решетников Ю. С. Периодичность размножения у сигов.— Вопросы ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 6 (47).
- Решетников Ю. С., Паранюшкина Л. П., Кияшко В. И. Сезонные изменения белкового состава сыворотки крови и жирности сигов.— Вопросы ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 6 (65).
- Решетников Ю. С., Белянина Т. Н., Паранюшкина Л. П. Характер жиронакопления и созревания сигов.— Закономерности роста и созревания рыб. М., «Наука», 1971.
- Решетников Ю. С., Ермохин В. Я. Содержание жира у сигов в весенний период.— Вопросы ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 1 (90).
- Селезнев В. Н. Байкальский омуль, его естественное размножение и перспективы искусственного разведения.— Изв. Биол.-геогр. научн.-исслед. ин-та при Восточносиб. ун-те, 1942, т. 9, вып. 1—2.
- Смирнова-Залуми Н. С. Эколого-физиологические адаптации половых циклов сиговых рыб.— Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974 (ДВНЦ АН СССР).
- Смирнов В. В., Шумилов И. П. Омули Байкала. Новосибирск, «Наука», 1974.
- Стариков П. С. Опыт учета выживаемости икры омуля на естественных нерестилищах реки Большой.— Изв. Биол.-геогр. научн.-исслед. ин-та при Иркутск. ун-те, 1953, т. 14, вып. 1—4.
- Стрелецкая Э. А. Некоторые вопросы питания рыб р. Яны.— Научные сообщения Якутского филиала СО АН СССР, 1962.
- Тугарина П. Я. Эколого-физиологические адаптации харьусовых рыб Палеарктики.— Тезисы докладов VI Симпозиуму по проблеме «Биологические проблемы Севера», вып. 2. Якутск, 1974 (Якутск. фил. СО АН СССР).
- Шулев В. В. Состояние воспроизводства омуля в реке Баргузин.— Тезисы докл. научн.-практич. конф. по развитию Тюменского рыбохозяйственного комплекса. Тюмень, 1975 (СибрыбНИИпроект).
- Юдашов И. Г. Река Сыня и ее значение для рыболовства Обского Севера.— Работы Обь-Иртышской научной рыбохозяйственной станции, т. 1, вып. 4, 1932.
- Юхнева В. С. Наблюдения за нерестом и развитием икры сиговых рыб на реке Сыня.— Озерное и прудовое хоз-ва в Сибири и на Урале. Тюменское кн. изд-во, 1967.
- Nissinen Toivo. Плотность икры рясницы и их выживаемость на нерестилищах озер Пурувеси и Оулуярва. — Tiedonant Kalantutkimusosasto Riista — ja Kalatalouden tutkimuslaitos, № 1, вып. 1, 1972.

В. М. ШИШМАРЕВ

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ
БАССЕЙНА РЕКИ СЕВЕРНОЙ СОСЬВЫ**

Река Северная Сосьва с притоками играет ведущую роль в воспроизводстве запасов нельмы, пеляди и тугуна — ценных промысловых объектов рыбной промышленности Обского бассейна. Отметим, однако, что морфология и экология нельмы и пеляди р. Северной Сосьвы не исследована, а литературные сведения по морфологии и биологии тугуна отрывочны и немногочисленны.

Цель данной работы — изучение морфологии и экологии некоторых видов рыб бассейна р. Северной Сосьвы. Работа основана на материалах, собранных автором в период работы в составе Полярной ихтиологической экспедиции Уральского научного центра АН СССР на уральских притоках р. Оби в 1970—1974 гг. Всего было исследовано: 56 экз. нельмы, из них 41 на морфологический анализ, 38 на морфофизиологический (сердце и мозг) и 10 на плодовитость; 350 экз. пеляди, из них 120 на морфологический анализ, 92 на морфофизиологический и 74 на плодовитость; около 1500 экз. тугуна, из них 56 на морфологический анализ и 64 на плодовитость; 64 экз. тайменя, из них 44 на морфологический анализ и три на плодовитость; 12 хариусов на морфологический анализ. Кроме того, в работе использованы данные по изучению нельмы из р. Таза (сборы 1967—1968 гг.): на морфологический анализ 23 и на морфофизиологический — 51 экз.

Морфометрический анализ проведен по общепринятой методике (Правдин, 1966). Возраст рыб, кроме тайменя, определялся по чешуе (Чугунова, 1952). Для определения возраста тайменя исследованы жаберные крышки. При изучении интерьерных особенностей рыб применен метод морфофизиологических индикаторов (Шварц, 1958; Смирнов и др., 1972). Для выявления внутривидовых группировок пеляди использован такой показатель, как приведенный вес мозга, который вычисляется по формуле $P \text{ мозга} / \sqrt{P \text{ тела}}$ (Смирнов, Бруснынина, 1972). Этот

Таблица 1

Меристические признаки нельмы из различных водоемов Сибири

Признак	1. Р. Северная Сосьва (наши данные, 1973)		2. Р. Вилюй (Кириллов, 1972)		3. Р. Кольма (Кириллов, 1972)		t	
	n	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	1-2	1-3
Количество:								
жаберных тычинок . . .	41	20,9 ± 0,07	69	20,67 ± 0,13	80	20,89 ± 0,13	1,55	0,07
чешуи в боковой линии	41	103,85 ± 0,36	70	110,17 ± 0,42	80	108,19 ± 0,39	11,40	8,18
ветвистых лучей в D	41	11,57 ± 0,04	70	11,39 ± 0,12	80	11,14 ± 0,08	1,43	4,83
ветвистых лучей в A	41	14,71 ± 0,1	70	13,17 ± 0,06	81	13,36 ± 0,12	13,15	8,01

Таблица 2

Морфологические признаки нельмы из различных водоемов Обского бассейна

Признак	1. Р. Северная Сосьва (наши данные, 1973; n = 41)		2. Р. Иртыш (Меньшиков, 1935)		3. Р. Таз (наши данные, 1968; n = 23)		t	
	M ± m	n	M ± m	n	M ± m	n	1-2	1-3
Длина тела (по Смитту), см	67,48 ± 1,41		67,6 ± 0,88	61	62,12 ± 2,66		0,07	1,78
Количество:								
жаберных тычинок . .	20,90 ± 0,07		20,73 ± 0,11	92	21,4 ± 0,3		1,30	1,62
ветвистых лучей в D	11,57 ± 0,04		11,13 ± 0,09	83	10,38 ± 0,12		4,49	9,36
ветвистых лучей в A	14,71 ± 0,1		14,34 ± 0,09	83	13,69 ± 0,17		2,74	5,17
чешуи в боковой линии	103,85 ± 0,36		104,67 ± 0,36	83	106,2 ± 0,5		1,61	3,82
В % длины тела (по Смитту)								
Расстояние:								
антедорсальное . . .	48,06 ± 0,15		46,59 ± 0,14	83	47,56 ± 0,41		7,17	1,14
постдорсальное . . .	37,08 ± 0,68		36,57 ± 0,17	61	37,72 ± 0,24		0,72	0,89
постанальное	11,70 ± 0,1		11,23 ± 0,08	83	12,37 ± 0,11		3,67	4,49
антевентральное . . .	50,22 ± 0,18		49,36 ± 0,16	83	49,04 ± 0,34		3,57	3,06
антеанальное	73,32 ± 0,32		71,80 ± 0,21	80	72,96 ± 0,38		3,97	0,72
пектروцентрального . .	26,57 ± 0,16		26,44 ± 0,22	83	26,76 ± 0,24		0,48	0,66
вентроанальное	24,71 ± 0,15		23,22 ± 0,15	83	24,60 ± 0,32		7,02	0,31
Длина:								
спинного плавника . .	11,32 ± 0,2		11,18 ± 0,07	83	10,57 ± 0,15		0,66	3,00
анального плавника . .	12,16 ± 0,08		12,41 ± 0,08	83	12,16 ± 0,12		2,21	0
грудного плавника . .	14,49 ± 0,07		14,70 ± 0,07	61	13,75 ± 0,22		2,12	3,20
брюшного плавника . .	14,20 ± 0,1		13,27 ± 0,08	61	13,44 ± 0,25		7,27	2,82
головы	23,68 ± 0,09		22,32 ± 0,09	61	23,17 ± 0,18		10,72	2,54
Высота:								
спинного плавника . .	14,64 ± 0,21		12,83 ± 0,09	61	12,94 ± 0,44		7,90	3,49
анального плавника . .	12,75 ± 0,08		10,98 ± 0,07	59	11,81 ± 0,26		16,70	3,45
В % длины головы								
Предглазничное расстояние	24,62 ± 0,18		—	—	23,39 ± 0,4		—	2,80
Диаметр глаза	13,08 ± 0,14		11,59 ± 0,08	61	13,35 ± 0,42		9,20	0,61
Ширина лба	18,80 ± 0,09		19,80 ± 0,13	61	17,82 ± 0,21		6,32	4,28
Высота верхней челюсти	9,25 ± 0,08		7,49 ± 0,11	60	8,66 ± 0,2		12,93	2,73
Длина челюсти:								
верхней	30,75 ± 0,19		30,77 ± 0,21	59	32,62 ± 0,45		0,07	3,83
нижней	47,33 ± 0,17		50,95 ± 0,31	59	49,24 ± 0,38		10,22	4,59
Высота головы:								
наибольшая	56,91 ± 0,4		56,11 ± 0,35	80	56,63 ± 0,84		1,51	0,30
наименьшая	37,83 ± 0,5		36,09 ± 0,35	82	32,69 ± 0,6		2,85	16,59

Таблица 3

Возрастные изменения относительного веса сердца у нельмы из различных

Река	Год исследования	Возраст.			
		4+	5+	6+	7+
Таз	1968	1,31±0,23	—	1,20±0,07	0,97±0,09
Северная Сосьва	1973	—	0,96±0,06	—	0,91±0,07

показатель в меньшей степени зависит от возраста и веса тела рыбы, чем относительный вес мозга. В качестве критерия для оценки скорости роста рыб использовали отношение длины (или веса) исследуемой возрастной группы к длине (весу) группы, младшей на год: $K = \sqrt[4]{L_t / L_0}$, или $K = \sqrt[4]{P_t / P_0}$ (Смирнов и др., 1972). Этот показатель, кроме простоты вычисления, имеет и другое преимущество: у рыб, обладающих изометрическим ростом, во всех возрастах показатель весового роста равен кубу линейного роста. Вариационно-статистическая обработка результатов анализа рыб проводилась по методике Н. А. Плохинского (1970).

Как известно, в отличие от большинства других крупных рек севера страны, основная часть водоемов Обского бассейна зимой испытывает острый дефицит кислорода в воде. Это обуславливает не только специфику их гидрохимического режима, но и особенности состава, распространения и сезонного распределения обитающих в них видов рыб, а также других сторон их экологии. Основная масса сиговых и многих других рыб бассейна зимует обычно в незаморных участках Обской и Газовской губ, а весной (с освежением вод в пределах важнейших речных магистралей и прилегающих к ним зон) поднимается на нагул в соровую систему нижнего течения впадающих в них рек Оби, Пура, Таза и др. После нагула половозрелые особи сиговых идут на нерест в уральские притоки и водоемы средней Оби, нижнего течения Пура и Таза, а их молодь вновь скатывается в Обскую и Тазовскую губы на зимовку. После нереста большинство производителей сиговых скатывается туда же, а часть их зимует в верховьях нерестовых рек и их притоках.

Нельма *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) — широко распространенный вид, встречающийся во всех реках бассейна Северного Ледовитого океана. В литературе имеются некоторые сведения о существовании в Обь-Иртышском бассейне нескольких стад нельмы (Меньшиков, 1935; Вовк, 1948; Дрянин, 1948; Петкевич, 1953).

Для выявления закономерностей изменчивости морфологических признаков рыб исследовано 20 самцов и 21 самка, которые были выловлены из р. Северной Сосьвы в сентябре

ВОДОЕМОВ

лет		n
8+	9+	
1,0±0,11	0,94±0,04	51
0,85±0,01	—	38

1973 г. в районе пос. Няксимволя. Полового диморфизма при анализе материала не обнаружено, поэтому дальнейшее исследование проводилось на смешанном по полу материале. Длина тела рыб (по Смитту), взятых на морфологический анализ, в среднем была 67,5 см, возраст — от 5+ до 8+ лет.

Большинство пластических признаков рыб подвержено размерно-возрастной изменчивости (Меньшиков, 1935; Кафанова, 1964; Новиков, 1966; Смирнов, Шумилов, 1974, и др.), а поэтому сравнение нельмы из р. Северной Сосьвы с особями из других водоемов Сибири (за исключением р. Иртыша) велось только по меристическим признакам (табл. 1). Сравнение выявило, что у северососьвинской нельмы количество ветвистых лучей в анальном плавнике больше, нежели у вилюйской и колымской, соответственно на 1,54 и 1,35 луча, но меньше на 6,32 и 4,34 чешуй в боковой линии и больше лучей в спинном плавнике в 1,04 раза, т. е. на 0,43 луча, чем у колымской.

Сравнение северососьвинской нельмы с иртышской (Меньшиков, 1935) по 25 признакам выявило реальные различия по 18 из них (табл. 2). Нельма из р. Северной Сосьвы имеет большее число ветвистых лучей в спинном плавнике (на 0,44 луча), в анальном — на 0,37 луча. У нее также большее на 1,47% антедорсальное, на 0,86 антевентральное, на 1,52 антеанальное, на 1,49 вентроанальное и на 0,47% постанальное расстояния, больше высота спинного и анального плавников соответственно на 1,81 и 1,77%. Голова длиннее на 1,36, а брюшной плавник — на 0,93%; диаметр глаза, высота верхней челюсти и наименьшая высота головы соответственно больше на 1,49; 1,76 и 1,74%. В то же время сосьвинская нельма имеет ширину лба меньше на 1% и длину нижней челюсти — на 3,62%.

От нельмы из р. Таза северососьвинская нельма отличается по 17 из 26 сравниваемых признаков. Помимо большего числа ветвистых лучей в спинном, анальном плавниках и меньшего числа чешуй (на 2,35) ей присуще большее (на 1,18%) антевентральное расстояние, более длинные грудные, брюшные и спинной плавники (соответственно на 0,74; 0,76 и 0,75%), а высота спинного и анального плавника больше на 1,7 и 0,94%. При большей длине головы (на 0,51%) и большем предглазничном расстоянии (на 1,23%) она имеет меньшую длину верхней и нижней челюстей (соответственно на 1,87 и 1,91%). Наименьшая высота головы сосьвинской нельмы больше на 5,14%.

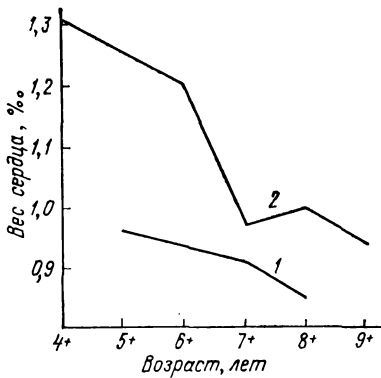


Рис. 1. Возрастные изменения индекса сердца у нельмы из рек Северной Сосьвы (1) и Таза (2).

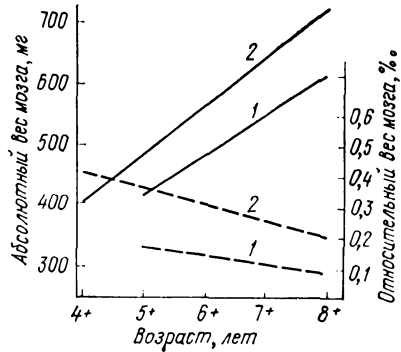


Рис. 2. Возрастные изменения веса мозга у нельмы из рек Северной Сосьвы (1) и Таза (2).

При сравнении тазовской и северососьвинской нельмы по морфофизиологическим показателям выявлено, что у обследованных нами популяций нельмы с увеличением возраста уменьшается относительный вес сердца (табл. 3, рис. 1). Так, в популяции тазовской нельмы рыбы в возрасте 4+ лет имели индекс сердца $1,31 \pm 0,23\%$, в 6+ лет — $1,20 \pm 0,07\%$, а в 9+ лет — $0,94 \pm 0,4\%$. У северососьвинской нельмы относительный вес сердца снижается с $0,96 \pm 0,06\%$ у рыб в возрасте 5+ лет, до $0,85 \pm 0,01\%$ у особей 8+ лет. Относительный вес сердца для нельмы из р. Северной Сосьвы в среднем равен $0,88 \pm 0,03\%$, а нельмы из р. Таз — $1,13 \pm 0,07\%$.

Имеющиеся в литературе данные о зависимости индекса сердца от возраста рыбы противоречивы. Так, Р. Гессе (Hesse, 1921), С. Вильбер и другие (Wilber, Humi, Robinson, 1961), Л. А. Добринская (1964), А. С. Яковлева (1970) у всех исследованных ими видов не установили изменений относительного веса сердца от возраста.

А. М. Божко (1962), В. С. Смирнов, А. М. Божко (1970), И. Н. Бруснына (1973) отмечают уменьшение индекса сердца с возрастом. Меньший индекс сердца у северососьвинской нельмы можно рассматривать, по-видимому, как свидетельство меньших энергетических затрат на передвижение при сезонных миграциях и на добычу корма, поскольку есть основание утверждать, что протяженность миграционных путей у нельмы из этой реки меньше. А величина относительного веса сердца обычно выше у тех животных, которые производят интенсивные энергетические затраты.

Головной мозг — важнейший орган, определяющий функциональную целостность организма, а поэтому всякие изменения в величине не только всего головного мозга, но и любо-

го из его отделов не могут быть малозначащими (Смирнов и др., 1972).

Абсолютный и относительный вес мозга в значительной степени определяется весом тела (Никитенко, 1964; Добринская, 1965; Шварц и др., 1966, 1968; Бруснынина, 1970; Яковлева 1970; Баймуратов, 1972, и др.). Вес мозга нарастает в течение всей жизни, но рост его отстает от увеличения массы тела, поэтому относительный вес мозга с возрастом снижается.

Полового диморфизма при сравнении одновозрастных особей нельмы из рек Северной Сосьвы и Таза по абсолютному и относительному весу мозга нами не выявлено. Поэтому анализ проводился в каждой возрастной группе на смешанном по полу материале.

Для обследованных нами нельм также характерно увеличение абсолютного и уменьшение относительного веса мозга с возрастом. У особей из р. Северной Сосьвы абсолютный вес мозга в возрастном интервале с 5+ до 8+ лет увеличился с 410 до 620 мг, а индекс мозга уменьшился с 0,18 до 0,11‰. Отметим, что одновозрастные особи нельмы из рек Таза и Северной Сосьвы имеют разные показатели абсолютного и относительного веса мозга (рис. 2). Рыбы из р. Северной Сосьвы при большем весе тела обладают меньшим мозгом. Например, в возрасте 5+ лет они имеют вес тела 2500 г, абсолютный вес мозга 410 мг, а тазовская нельма в этом же возрасте при

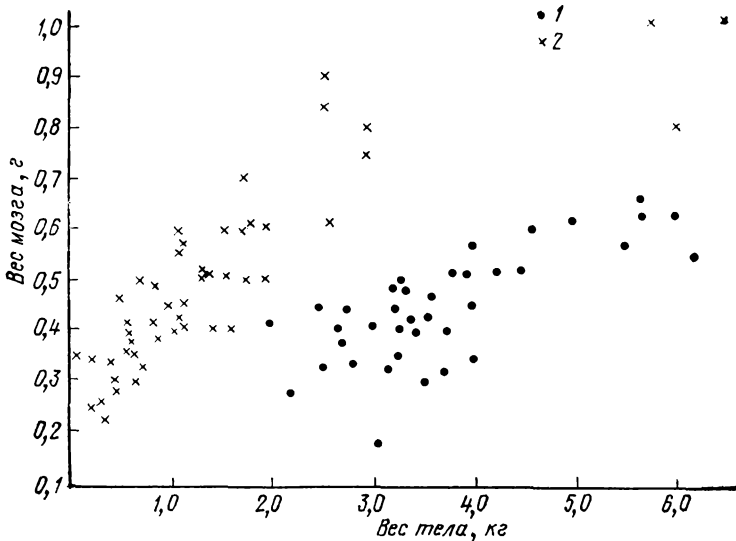


Рис. 3. Абсолютный вес мозга у нельмы из рек Северной Сосьвы (1) и Таза (2).

Таблица 4

**Возрастной состав нельмы бассейна р. Северной Сосьвы
в уловах различных лет, %**

Год улова	n	Возраст, лет											По данным	
		0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+		11+
1953	100	9,0	—	7,0	8,0	6,0	14,0	16,0	23,0	8,0	4,0	4,0	1,0	Никонов, 1959
1961	25	28,0	32,0	20,0	12,0	4,0	4,0	—	—	—	—	—	—	Матюхин, 1966
1962	23	—	26,1	26,1	17,4	4,3	—	—	—	—	—	—	—	Матюхин, 1966
1973	56	—	1,8	1,8	3,6	5,4	21,3	23,2	21,3	18,0	3,6	—	—	Наши дан- ные

весе 1900 г имеет абсолютный вес мозга 460 мг. Это подтверждается и данными скорости роста мозга. У северососьвинской она меньше (1,04), чем у тазовской (1,14). Нарастание массы мозга рыб из р. Таза значительно опережает увеличение веса мозга у особей из р. Северной Сосьвы (рис. 3), т. е. нельмы тазовские весом 1 кг имеют мозг такой же, как и северососьвинские весом 3 кг. С нарастанием веса тела увеличение массы мозга несколько замедляется. Исходя из того, что вес мозга наследственно обусловлен (Шварц и др., 1968), т. е. растет несмотря на худшие условия, в расчете на обслуживание большей массы тела, можно предположить, что северососьвинская нельма является самостоятельной популяцией.

Таблица 5

Линейно-весовой рост нельмы в различных реках

Река	Год улова	n	Возраст,			
			0+	1+	2+	3+
Северная Сосьва	1953	100	14,2 *	—	30,2	44,5
			0,02	—	0,28	0,86
Северная Сосьва	1973	56	—	21,3	34,8	46,7
			—	0,21	0,47	1,00
Обь	1974	48	—	—	—	31,0
			—	—	—	0,25
Таз	1968	51	—	20,4	30,0	34,2
			—	0,07	0,28	0,44

* В числителе — длина, см; в знаменателе — вес, кг.

Возрастной состав нельмы из р. Северной Сосьвы за 1953—1973 гг. (табл. 4) значительно изменился. Если в 1953 г. в уловах были особи от 0+ до 11+ лет, то в 1961 и 1962 гг. рыбы старшевозрастных групп в неводных уловах отсутствовали. Это объясняется, видимо, высокой интенсивностью промысла в начале 60-х годов. В 1973 г. в уловах вновь появились особи старших возрастных групп. Молодь нельмы ловилась в основном на местах нагула в сорových системах р. Северной Сосьвы. Половозрелые старшевозрастные особи вылавливались в верхнем течении этой реки в период их подъема на перестылища. Они имели длину тела от 55 до 80 см и вес от 2,0 до 6,5 кг.

Сравнение темпов роста нельмы из различных водоемов показывает, что рыбы из бассейна р. Северной Сосьвы являются быстрорастущими (табл. 5). Нельма из р. Оби растет значительно медленнее, но достигает больших размеров и веса до 20 кг. Как правило, эти особи имеют возраст 18+—20+ лет и более.

По литературным данным сроки наступления полового созревания нельмы различны: иртышская нельма созревает в 10—11 лет (Меньшиков, 1935), ленская — в 12—13 (Аверинцев, 1933), обская — в 5—8 лет (Вовк, 1948). По нашим наблюдениям, для рыб из р. Северной Сосьвы характерно раннее половое созревание: в 5+—6+-летнем возрасте. Индивидуальная абсолютная плодовитость северососьвинской нельмы в год наших наблюдений составляла в среднем 224 160 икринок (140 750—281 460). Однако проба была небольшая (10 экз.). Откладываемая нельмой икра светло-желтого цвета, имеет диаметр 2—4 мм. Перест, по нашим наблюдениям, происходит на песча-

лет								По данным
4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	
<u>51,0</u>	<u>64,0</u>	<u>68,5</u>	<u>74,0</u>	<u>81,0</u>	<u>82,0</u>	<u>84,7</u>	<u>91,0</u>	Никонов, 1959
1,35	2,7	3,5	4,6	5,81	6,39	7,39	8,0	
<u>54,2</u>	<u>61,3</u>	<u>68,3</u>	<u>71,4</u>	<u>79,1</u>	<u>80,1</u>	—	—	Наши данные
1,90	2,60	3,50	4,2	5,6	6,4	—	—	
<u>38,5</u>	<u>42,8</u>	<u>44,3</u>	<u>48,8</u>	<u>56,1</u>	—	—	—	То же
0,49	0,72	0,78	0,99	1,51	—	—	—	
<u>41,0</u>	<u>43,6</u>	<u>60,5</u>	<u>64,0</u>	<u>68,3</u>	<u>74,9</u>	<u>81,3</u>	—	»
0,92	1,2	2,15	2,5	2,86	3,8	4,2	—	

но-галечниковом грунте на глубине 1,5—2 м при температуре воды от 0 до +4° С.

Наши исследования показали, что основная часть нерестилищ нельмы расположена в верхнем течении р. Северной Сосьвы. Начинаются они выше пос. Нерохи и располагаются почти до пос. Усть-Маньи. В 1973 г. отдельные особи появились в этом районе в середине августа. В первой декаде октября был отмечен массовый ход производителей к местам размножения. В 1953 г., по данным Г. И. Никонова (1959), в начале октября нерест нельмы уже закончился. Очевидно, сроки подъема производителей к местам нереста зависят от гидрологического и температурного режимов водоема. После нереста нельма скатывается на зимовальные ямы, находящиеся в р. Ляпине, незначительная часть ее остается до весны на ямах р. Северной Сосьвы (выше пос. Усть-Тапсуя). С прибылью воды она вместе с молодью скатывается вниз, используя для нагула соровые системы низовьев р. Северной Сосьвы и сора Малой Оби.

Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin) — наиболее массовый вид, распространенный в речных и озерных водоемах северной части страны от р. Мезени до р. Колымы. Морфологические и биологические особенности пеляди Обского бассейна наиболее полно изучены Е. В. Бурмакиным (1953), который обобщил результаты исследований Н. А. Варпаховского (1899, 1902), П. Г. Борисова (1923), И. Г. Юданова (1932), Г. Д. Дулькейта (1939), М. И. Меньшикова и Ю. А. Козьмина (1948), П. А. Дрягина (1948).

Известно, что пелядь весьма лабильна и отличается большой экологической изменчивостью в морфологических признаках. Исследователи О. С. Зверева и другие (1953), Е. В. Бурмакин (1953), Д. Л. Венглинский (1966), Ф. Н. Кириллов (1972) и другие подтверждают высокую пластичность пеляди и указывают на ее способность в пределах бассейна и в озерах образовывать локальные формы. В этом отношении обская пелядь изучена слабо, и вопрос о существовании в Обском бассейне ее локальных форм является дискуссионным. Так, в 1932 г. И. Г. Юданов высказал предположение о том, что существуют две расы пеляди, одна из которых нагуливается по сора Малой Оби и нерестует в уральских притоках, а другая нагуливается по сора Большой Оби и нерестует в Верхней Оби. Позднее это предположение было поддержано Г. Д. Дулькейтом (1939), М. И. Меньшиковым и Ю. А. Козьминым (1948).

Е. В. Бурмакин (1953) выделяет у обской пеляди три формы: приустьевую, пойменно-речную и озерную, которая может переходить в пойменно-речную и наоборот. Б. К. Москаленко (1955) указывает, что в Обском бассейне существует лишь два стада пеляди Обское и Тазовское.

Таблица 6

**Морфологические признаки пеляди из р. Северной Сосьвы
в 1971 и 1972 гг.**

Признак	1971 ($n = 80$) $M \pm m$	1972 ($n = 40$) $M \pm m$	t
Длина тела (по Смитту), см .	34,69 ± 0,22	34,79 ± 0,29	0,27
Количество:			
жаберных тычинок	57,45 ± 0,32	56,88 ± 0,48	0,99
ветвистых лучей в <i>D</i>	10,13 ± 0,06	10,05 ± 0,12	0,60
ветвистых лучей в <i>A</i>	13,12 ± 0,10	13,20 ± 0,15	0,45
чешуй в боковой линии	87,55 ± 0,43	86,79 ± 0,75	0,88
<i>V</i> % длины тела (по Смитту)			
Расстояние:			
антедорсальное	43,24 ± 0,15	42,93 ± 0,21	1,20
постдорсальное	43,12 ± 0,13	43,12 ± 0,17	0
постанальное	13,27 ± 0,10	13,07 ± 0,17	1,01
антевентральное	43,69 ± 0,18	43,81 ± 0,18	0,47
антеанальное	68,91 ± 0,22	68,57 ± 0,18	1,19
пектровентральное	26,90 ± 0,15	26,70 ± 0,23	0,73
вентроанальное	27,37 ± 0,15	27,08 ± 0,25	1,00
Длина спинного плавника	11,41 ± 0,07	11,38 ± 0,14	0,19
Высота:			
анального плавника	15,21 ± 0,11	14,95 ± 0,57	0,45
грудного плавника	13,20 ± 0,08	13,11 ± 0,15	0,53
брюшного плавника	15,21 ± 0,10	15,23 ± 0,18	0,10
головы	18,15 ± 0,06	18,01 ± 0,09	1,30
спинного плавника	16,53 ± 0,13	16,37 ± 0,20	0,67
анального плавника	11,92 ± 0,10	11,82 ± 0,20	0,45
<i>V</i> % длины головы			
Предглазничное расстояние	23,93 ± 0,24	24,13 ± 0,29	0,53
Диаметр глаза	23,74 ± 0,21	23,51 ± 0,23	0,74
Ширина лба	30,83 ± 0,22	30,71 ± 0,25	0,36
Высота головы:			
наибольшая	73,75 ± 0,73	73,53 ± 0,69	0,22
наименьшая	47,45 ± 0,43	47,50 ± 0,67	0,06
Длина челюсти:			
верхней	30,15 ± 0,35	29,87 ± 0,34	0,57
нижней	43,20 ± 0,45	43,11 ± 0,36	0,16
Высота верхней челюсти	9,75 ± 0,11	9,38 ± 0,16	1,91

Имеющиеся сведения по северососьвинской пеляди (Москаленко, 1955а, 1958, 1971; Матюхин, 1966; Петкевич, 1971) содержат данные по некоторым вопросам биологии этого вида. Поскольку в литературе отсутствуют материалы по морфологии пеляди бассейна р. Северной Сосьвы, интерес представляет выяснение ее таксономического ранга в пределах Обского бассейна в целом.

В августе-сентябре на морфологический анализ были взяты рыбы в р. Северной Сосьве (1971, 1972), р. Сыне (1972), р. Тань-ю (1970). Они имели возраст от 4+ до 6+ лет, были половозрелыми, длина их тела по Смитту составляла в среднем соответственно $34,69 \pm 0,22$; $34,79 \pm 0,29$; $34,91 \pm 0,37$;

Таблица 7

Морфологические признаки пеляди из различных водоемов бассейна р. Оби

Признак	1. Р. Северная Сосва, 1971 (n = 80) M ± m	2. Р. Сынга, 1972 (n = 40) M ± m	3. Р. Тянь-ю, 1970 (n = 102) M ± m	4. Р. Куноват, 1965 (n = 66) M ± m	t			
					1-2	1-3	1-4	
Длина тела (по Смитту), см.								
Количество:								
жаберных тычинок	34,69 ± 0,22	34,91 ± 0,37	34,87 ± 0,30	—	0,51	0,48	—	—
ветвистых лучей в D	57,45 ± 0,32	58,74 ± 0,45	59,68 ± 0,48	55,76 ± 0,43	2,34	3,86	3,15	—
ветвистых лучей в A	10,13 ± 0,06	9,50 ± 0,11	9,54 ± 0,09	9,51 ± 0,07	5,04	5,46	6,74	—
чешуй в боковой линии	13,12 ± 0,10	14,30 ± 0,12	14,20 ± 0,10	14,38 ± 0,10	7,57	7,65	8,93	—
В % длины тела (по Смитту)								
Расстояние:								
антедорсальное	43,24 ± 0,15	42,81 ± 0,18	42,96 ± 0,10	—	1,84	1,56	—	—
постдорсальное	43,22 ± 0,13	43,74 ± 0,15	43,84 ± 0,11	—	2,62	3,64	—	—
постанальное	13,27 ± 0,10	13,73 ± 0,14	—	—	2,67	—	—	—
антеанальное	43,69 ± 0,18	—	42,78 ± 0,11	—	—	4,31	—	—
антеанальное	68,91 ± 0,22	—	69,26 ± 0,12	—	—	1,40	—	—
пектروентральное	26,90 ± 0,15	—	24,46 ± 0,11	—	—	13,12	—	—
вентроанальное	27,37 ± 0,15	—	27,17 ± 0,12	—	—	1,04	—	—
Длина:								
спинного плавника	11,41 ± 0,07	11,42 ± 0,14	11,34 ± 0,15	—	0,06	0,42	—	—
анального плавника	15,21 ± 0,11	14,72 ± 0,14	15,25 ± 0,09	—	2,75	0,28	—	—
грудного плавника	13,20 ± 0,08	13,44 ± 0,11	—	—	1,76	—	—	—
брюшного плавника	15,21 ± 0,10	15,50 ± 0,09	—	—	2,15	—	—	—
головы	18,15 ± 0,06	17,64 ± 0,06	19,21 ± 0,08	—	6,00	10,60	—	—
Высота:								
спинного плавника	16,53 ± 0,13	14,69 ± 0,22	17,67 ± 0,17	—	7,18	5,33	—	—
анального плавника	11,92 ± 0,10	10,14 ± 0,12	11,08 ± 0,10	—	11,40	5,94	—	—
В % длины головы								
Предглазничное расстояние	23,93 ± 0,24	27,31 ± 0,41	24,33 ± 0,19	—	7,12	1,31	—	—
Диаметр глаза	23,74 ± 0,21	19,69 ± 0,20	20,81 ± 0,14	—	13,95	11,62	—	—
Ширина лба	30,83 ± 0,22	—	30,28 ± 0,17	—	—	1,98	—	—
Длина челюсти:								
верхней	30,15 ± 0,35	—	26,41 ± 0,19	—	—	9,40	—	—
нижней	43,20 ± 0,45	—	40,75 ± 0,21	—	—	4,92	—	—
Высота верхней челюсти	9,75 ± 0,11	—	9,97 ± 0,09	—	—	1,55	—	—

$34,87 \pm 0,3$ см, т. е. практически все особи были одинаковы. Половой диморфизм пеляди при сравнении морфологических признаков не выражен, а поэтому изучение ее внутривидовой изменчивости проводилось на смешанном по полу материале.

Для изучения изменчивости морфологических признаков пеляди из р. Северной Сосьвы нами осенью 1971 и 1972 гг. был собран соответствующий материал (табл. 6). При сопоставлении сравниваемых признаков рыб оказалось, что существенных различий между ними нет. Ф. Н. Кириллов (1972) при сравнении меристических и пластических признаков у ряда сиговых рыб Якутии, исследованных в одном и том же водоеме, но в разные годы, обратил внимание на значительные изменения этих признаков по годам. Он считал это следствием экологической изменчивости, обусловленной изменением гидрологических и кормовых условий обитания. Очевидно, в р. Северной Сосьве эти условия более стабильны, нежели в водоемах Якутии.

Сравнение пеляди из р. Северной Сосьвы с особями данного вида из других рек Обского бассейна обнаруживает отличия по многим признакам (табл. 7). Из 16 сравниваемых признаков у пеляди р. Северной Сосьвы достоверные различия с сынской обнаружены по 12 признакам. В некоторых случаях эти различия велики. Так, диаметр глаза у пеляди из р. Северной Сосьвы больше в 1,2 раза, высота анального плавника больше в 1,17 раза, а количество ветвистых лучей в анальном плавнике в 1,09 раза меньше, чем у сынской пеляди. При сравнении северососьвинской пеляди с пелядью из р. Тань-ю (бассейн р. Войкара) по 12 морфологическим признакам из 21 выявлены статистически достоверные различия. Так, пелядь р. Северной Сосьвы имеет меньшее количество ветвистых лучей в спинном плавнике и меньшую длину головы (соответственно в 1,09 и 1,06), а пектروцентрального расстояния, диаметр глаза и длина верхней челюсти у нее больше, чем у пеляди из р. Тань-ю (соответственно в 1,1; 1,14 и 1,14 раза). Северососьвинская пелядь статистически достоверно отличается от куноватской по всем сравниваемым меристическим (за исключением числа чешуй в боковой линии) признакам. Таким образом, сравнительный морфологический анализ рыб из различных водоемов Обского бассейна позволяет высказать мысль о морфологической специфичности пеляди из р. Северной Сосьвы.

В качестве основного морфофизиологического показателя для рыб, обитающих в различных водоемах, мы использовали абсолютный и приведенный вес мозга.

Если другие внутренние органы (сердце, печень, селезенка) изменяют свой абсолютный и относительный вес с изменением условий, то вес мозга значительно слабее реагирует на внешние воздействия и вместе с тем он меньше варьирует

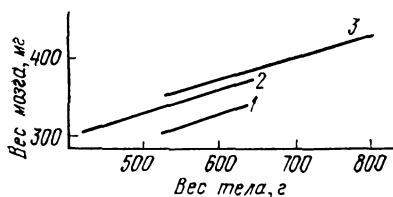


Рис. 4. Абсолютный вес мозга у пеляди рек Северной Сосьвы (1), Тань-ю, 1970 (2) и Тань-ю, 1964 (3).

(Смирнов и др., 1972). Мы уже указывали на то обстоятельство, что мозг у рыб растет на протяжении всей жизни, но со значительно меньшей скоростью, чем масса тела, и что относительный вес мозга с возрастом уменьшается. В. С. Смирнов и И. Н. Брусынина (1972) отмечали, что возрастные изменения скорости роста аб-

солютного и относительного веса мозга, хотя и одинаковы по величине, но противоположны по направлению и вдвое уступают изменениям скорости роста веса тела.

Скорость весового роста пеляди из р. Тань-ю в 1964 г. была равна 1,50; 1,30 и 1,13 для рыб в возрасте 3+—6+ лет, а в 1970 г. у рыб того же возраста этот показатель был иным: 1,17; 1,14 и 1,34, причем в 1964 г. пелядь по весу была крупнее. Сопоставляя прямые 1, 2 и 3 (рис. 4), можно отметить, что существенное снижение скорости весового роста пеляди отразилось и на нарастании массы мозга, но в меньшей степени. Пелядь из р. Северной Сосьвы при одинаковом весе имеет меньший абсолютный вес мозга. Очевидно, различия в условиях среды в меньшей степени сказываются на нарастании массы мозга рыб. Данная закономерность, однако, может протекать на фоне специфического для каждой популяции соотношения веса мозга и веса тела.

Обнаружить эту специфику можно двумя способами. Если специфических особенностей нет, то рыбы из сравниваемых популяций при равном весе тела будут иметь одинаковый вес мозга. Если же различие в весе мозга достоверно, т. е. подтверждено во многих попарных сравнениях (для чего требуется обильный материал), то это указывает на специфику в соотношении веса тела и мозга. Другой прием — вычисление приведенного веса мозга (ПВМ), который должен быть одинаковым у рыб разного веса. Рассмотрим это на конкретном

Таблица 8

Приведенный вес мозга пеляди

Река	Год и месяц улова	Возраст.			
		3+		4+	
		<i>n</i>	$M \pm m$	<i>n</i>	$M \pm m$
Тань-ю	VIII-1964	8	14,66 ± 0,79	30	15,12 ± 0,29
Тань-ю	VIII-1970	6	13,94 ± 0,73	27	14,30 ± 0,60
Северная Сосьва .	VIII-1971	—	—	21	13,67 ± 0,55

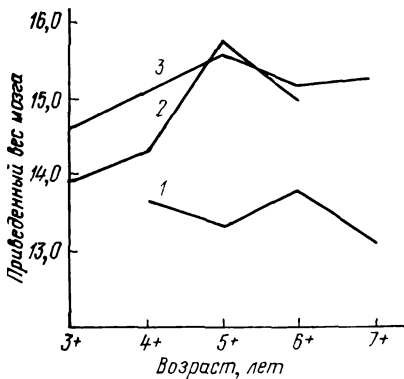


Рис. 5. Приведенный вес мозга у пеляди рек Северной Сосьвы (1), Тянь-ю, 1970 (2) и Тянь-ю, 1964 (3).

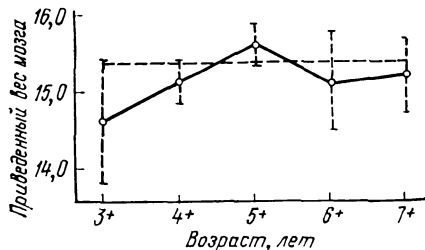


Рис. 6. Изменение приведенного веса мозга у пеляди бассейна р. Северной Сосьвы.

примере (табл. 8, рис. 5). На первый взгляд кажется, что средний приведенный вес мозга у пеляди из рек Тянь-ю и Северной Сосьвы в каждой возрастной группе не одинаков. У рыб из р. Тянь-ю прослеживается увеличение ПВМ с возрастом, а в возрасте 6+ лет этот показатель в обоих случаях несколько уменьшился. У пеляди из р. Северной Сосьвы наблюдается то нарастание, то уменьшение приведенного веса мозга с возрастом, но во всех случаях недостоверно.

Теперь рассмотрим этот пример с других позиций (рис. 6). Здесь показан приведенный вес мозга той же пеляди, что и на рис. 5 с той лишь разницей, что на рис. 6 нанесены ошибки для каждой возрастной группы. При нанесении ошибок можно видеть, что ни о каком увеличении ПВМ с возрастом не может быть речи: пунктирная горизонтальная линия проведена на такой высоте, что по всем возрастным группам ПВМ отклоняется от нее менее, чем на одну ошибку. Если бы по случайным причинам у особей в возрасте 3+ лет ПВМ оказался

лет					
5+		6+		7+	
<i>n</i>	$M \pm m$	<i>n</i>	$M \pm m$	<i>n</i>	$M \pm m$
41	$15,61 \pm 0,27$	16	$15,18 \pm 0,64$	4	$15,28 \pm 0,50$
25	$15,80 \pm 0,47$	7	$15,05 \pm 0,63$	—	—
41	$13,35 \pm 0,34$	24	$13,80 \pm 0,47$	6	$13,10 \pm 0,51$

большим лишь на одну ошибку, то он был бы равен 15,45, но при доверительном интервале в две ошибки (норма) ПВМ может быть не больше 16,24. В нашем случае это самое высокое значение из всех. Величина скорости роста приведенного веса мозга во всех возрастных группах пеляди из обеих рек близка к единице.

Таким образом, наши данные не дают основания поставить под сомнение существующую точку зрения (Смирнов, Бруссынина, 1972), что ПВМ с возрастом не изменяется, т. е. соотношение веса мозга и веса тела подчиняется аллометрической зависимости с постоянной для всех возрастов величиной. По приведенному весу мозга пелядь из р. Северной Сосьвы статистически достоверно отличается от особей данного вида из р. Тань-ю, исследованных в 1964 и 1970 гг. (соответственно $t=4,9$ и $3,0$). Различий по этому показателю у пеляди из р. Тань-ю, выловленной в разные годы, не обнаружено ($t=1,1$).

Пелядь — основной промысловый вид среди сиговых рыб бассейна р. Северной Сосьвы. По весу он составляет обычно 80—90% от общего их улова за год. Как показали исследования Б. К. Москаленко (1958) и наши данные, нагульные площади пеляди располагаются в низовьях р. Северной Сосьвы, часть стада этой рыбы заходит в соровые системы р. Оби. В годы наших наблюдений массовый подъем производителей пеляди после нагула к местам нереста начинается в первых числах августа. Пик подъема приходится на конец августа — начало сентября. В начальный период подъема преобладают особи длиной тела 33—35 см и весом 550—700 г. Неполовозрелые особи редки и ежегодно в уловах не встречаются. В 1971 г. в уловах преобладали особи 4+—5+ лет, а в 1972 г.— 5+—6+-летние.

Известно, что продолжительность жизни пеляди Обского бассейна ограничена 10—12 годами (Москаленко, 1971). В бассейне р. Северной Сосьвы в 1953 г. самой старшей возрастной группой среди рыб в уловах были особи в возрасте 7+ лет, в 1971 г.— в возрасте 8+ лет, а в 1972 г.— 9+ лет. Последние в уловах встречаются редко. Проведенное нами сравнение возрастного состава производителей пеляди в уловах, а также их линейного роста на основании материалов прошлых лет (Матюхин, 1966), выявило признаки изменений как возрастной структуры, так и темпов роста особей данной популяции. Начиная с 1962 г., в стаде пеляди наблюдается уменьшение количества рыб младших возрастных групп и увеличение численности особей более старшего возраста (табл. 9).

Один из важнейших показателей биологического состояния популяции — скорость роста ее особей. Известно, что рост рыбы продолжается в течение всей жизни, но скорость роста год от года уменьшается, и размер рыбы с возрастом приближается к определенному пределу. Изменение скорости роста

Таблица 9

Возрастной состав пеляди бассейна р. Северной Сосьвы в условиях разных лет, %

Год улова	n	Возраст, лет									По данным
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
1961	—	1,2	0,7	17,2	74,8	5,8	0,3	—	—	—	Матюхин, 1966 Матюхин, 1966 Наши данные Наши данные
1962	—	—	1,5	12,5	41,0	41,5	3,5	—	—	—	
1971	150	—	—	3,3	74,0	18,0	3,3	1,4	—	—	
1972	200	—	0,5	0,5	2,5	43,0	39,0	9,0	4,5	1	

Таблица 10

Скорость линейного и весового роста пеляди из р. Северной Сосьвы в разные годы

Год улова	Возрастные группы						По данным
	3+—4+	4+—5+	5+—6+	6+—7+	7+—8+	8+—9+	
1953	1,08 *	1,16	—	—	—	—	Москаленко, 1958
	1,32	1,69	—	—	—	—	
1962	1,08	1,05	1,07	—	—	—	Матюхин, 1966
	1,30	1,21	1,25	—	—	—	
1971	1,09	1,04	1,02	1,02	—	—	Наши данные
	1,35	1,15	1,2	1,03	—	—	
1972	1,02	1,03	1,05	1,03	1,03	1,02	Наши данные
	1,02	1,14	1,09	1,29	1,04	1,0	

* В числителе — скорость линейного; в знаменателе — весового роста.

Таблица 11

Линейный и весовой рост пеляди в различных реках Обь-Тазовского бассейна

Река	Год улова	n	Возраст, лет							По данным
			3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
Северная Сосьва . .	1972	200	33,0*	33,7	35,0	36,9	38,0	39,1	39,9	Наши данные
			477	487	558	611	794	826	829	
Северная Сосьва . .	1971	150	31,5	34,5	36,0	36,8	37,5	—	—	Наши данные
			436	590	682	811	841	—	—	
Таз	1967	107**	25,0	27,2	28,1	29,0	33,2	—	—	—
			173	205	247	284	450	—	—	
Таз	1950	—	28,6	31,2	33,0	—	—	—	—	Москаленко, 1958
			257	407	491	—	—	—	—	
Пур	1968	200**	18,0	21,0	23,0	25,0	—	—	—	—
			65	103	140	193	—	—	—	

* В числителе — длина, см; в знаменателе — вес, г.

** Использованы материалы Д. Л. Венглинского, А. З. Амстиславского, И. А. Парекецова.

рыб тесно связано с характером динамики стада (Васнедов, 1953, 1956). Скорость линейного и весового роста пеляди в отдельные годы различна (табл. 10). Значительное уменьшение линейной и весовой скорости роста пеляди в 1972 г., по сравнению с другими годами, возможно, объясняется возросшей численностью и наступлением относительного старения стада (Никольский, 1974).

Сравнение темпа роста особей рассматриваемого вида из различных районов Обь-Тазовского бассейна показывает, что пелядь из р. Северной Сосьвы характеризуется высокой скоростью линейного и весового роста в младшем возрасте. В возрасте 3+ лет она достигает длины 31—32 см и веса 430—480 г; рыбы из р. Таза в этом же возрасте имеют длину 25—29 см и вес 170—260 г; у пеляди из р. Пура линейные и весовые размеры еще меньше (табл. 11).

Как показали наши наблюдения, во время нагула пеляди в соровой системе низовьев р. Северной Сосьвы соотношение полов равнялось 1:1. В период нерестового подъема и нереста самцов было больше, чем самок (соответственно 3:2). Это объясняется тем, что самцы значительно раньше начинают преднерестовую миграцию и дольше задерживаются на местах размножения.

Обская пелядь становится половозрелой на третьем-четвертом году жизни (Москаленко, 1958, 1971), енисейская, по наблюдениям В. Н. Грезе (1957), — на пятом-шестом году жизни. Особенно рано (на первом-втором году) наступает половая зрелость у озерной пеляди (Вснглинский, 1963). Однако под влиянием неблагоприятных условий среды озерная пелядь может созревать на шестом и даже на седьмом году жизни (Карантонис и др., 1956). Тазовская пелядь, по нашим наблюдениям, впервые созревает в возрасте 3+, а в основной массе — в возрасте 4+ и 5+ лет. Как мы уже отмечали, половая зрелость у северососьвинской пеляди в 1971 г. наступила 4+-, 5+-летнем возрасте, а в 1972 г. — в возрасте 5+—6+ лет.

Индивидуальная абсолютная плодовитость пеляди, исследованной в 1971 г., была очень высокой и достигала в среднем 61 тыс., а в 1972 г. — 59 тыс. икринок (табл. 12). Для сравнения укажем, что в 1972 г. плодовитость северососьвинской пеляди составляла, по данным В. П. Матюхина (1966), 2 тыс. икринок. Благоприятные условия нагула в последние годы обусловили не только увеличение линейных размеров и веса пеляди, но и высокую ее плодовитость.

Исследования показали, что большое количество нерестилищ пеляди в бассейне р. Северной Сосьвы расположено в верхнем течении р. Ляпина, в реках Манье и Хулге. Места икротематия обычно располагаются на грунте, состоящем из мелкозернистого песка с примесью мелкой гальки, или на галечниковом грунте с примесью гравия, на глубине 0,8—3,0 м.

Таблица 12

Индивидуальная абсолютная плодовитость пеляди в различные годы

Возраст, лет	(Матюхин, 1966)	(Наши данные, 1971)	n	(Наши данные, 1972)	n
3+	—	3600	1	—	—
4+	28000	36260 (31442—39362)	4	35168 (34596—35739)	2
5+	34000	50446 (31416—66826)	8	49623 (37800—72684)	11
6+	43000	55440 (36700—84760)	11	58488 (41040—93437)	16
7+	—	60143 (40500—90520)	9	81712 (80496—86240)	5
8+	—	66700 (45000—12600)	6	85690	1

Их границы, конфигурации, площади, а, следовательно, емкости из года в год меняются. Эти изменения обусловлены в основном колебаниями водного уровня реки, перемещениями донного грунта и численностью самих производителей (Венглинский и др., 1974).

Весной из отложенной икры выклевываются личинки, которые еще подо льдом скатываются вниз по течению. С паводковыми водами их выносит в соровые системы низовьев р. Северной Сосьвы, где они находятся до осени. В это время мальки одинаковых размеров образуют довольно значительные группы и мигрируют в Обскую губу, где обитают до полового созревания (Шишмарев, 1974). Достигнув половой зрелости, особи пеляди в возрасте 3+—4+, а в некоторых случаях 5+—6+ лет, поднимаются на нерест в притоки р. Северной Сосьвы, где остаются на зимовку, а весной скатываются в низовья.

В период наших исследований мы не наблюдали молоди этих рыб, которая поднималась бы на зимовку в верховья рек. Не была она обнаружена там и в течение всего зимнего периода. После нереста часть производителей пеляди остается на зимовку в верхнем течении рек Хулги, Маньи и Ляпина. Весной, с распалением льда, пелядь скатывается на нагул в сора и пойменные водоемы нижнего течения р. Северной Сосьвы, а часть стада откармливается в соровой системе р. Оби.

Тугун *Coregonus tugin* (Pallas) — эндемик Сибири. Распространен в бассейнах рек Оби, Енисея, Лены, Яны, в притоках которых образует многочисленные стада. В бассейне р. Оби тугун обитает в ее уральских притоках Шучьей, Соби, Войкаре, Сыне и Северной Сосьве. Наиболее многочисленно его стадо в бассейне р. Северной Сосьвы (Москаленко, 1971).

Первые сведения по морфологии тугуна р. Северной Сосьвы (четыре экз., выловленные в районе пос. Березово) были сообщены Н. А. Варпаховским (1899). Б. Г. Иоганзен (1945, 1953)

Таблица 13

Различия между самцами и самками в реках Северной Сосьве и Манье

Признак	Р. Северная Сосьва (наши данные)		
	самцы $M \pm m$	самки $M \pm m$	t
Длина по Смитту, см	14,02±0,14	13,93±0,13	0,47
<i>В % длины тела</i>			
Расстояния:			
пектровентральное	28,34±0,32	29,24±0,24	2,25
антевентральное	—	—	—
антеанальное	—	—	—
Длина грудного плавника	15,84±0,13	14,78±0,18	3,18
<i>В % длины головы</i>			
Диаметр глаза	—	—	—
Заглазничный отдел головы	—	—	—

на основании морфологической характеристики сосвинского тугуна (Варпаховский, 1899) и данных В. С. Чепурнова (1931) по тугуну из р. Томи, пришел к выводу, что в этих водоемах обитают два подвида тугуна. Позднее А. Н. Гундрисер (1969) привел сведения по морфологии тугуна из р. Северной Сосьвы по шести экземплярам. Более полная морфологическая характеристика тугуна из р. Маньи дана нами (Яковлева, Шишмарев, 1974).

Для изучения морфологических особенностей тугуна из р. Северной Сосьвы (район пос. Няксимволя) исследовано 56 экз. (28 самок и 28 самцов) в возрасте от 1+ до 3+ лет, с длиной тела (по Смитту) в среднем 13,94 см. Взятые на анализ рыбы были половозрелыми. При выявлении полового диморфизма у северососьвинского тугуна достоверные различия ($P > 0,05$) обнаружены по длине грудного плавника и расстоянию между грудными и брюшными плавниками. У маньинского тугуна половой диморфизм проявляется по пяти пластическим признакам: пектровентральному, антевентральному и антеанальному расстояниям, а также диаметру глаза и заглазничному отделу головы (Яковлева, Шишмарев, 1974; табл. 13). В исследуемых нами реках Северной Сосьве и Манье самцы и самки тугуна отличаются по разным признакам, средние значения которых, за исключением длины грудного плавника и диаметра глаза, у самцов меньше, чем у самок.

П. В. Тюрин (1929) отмечал, что у енисейского тугуна половой диморфизм проявляется по следующим признакам: у самцов высота головы у затылка, антедорсальное и пектровентральное расстояния меньше, грудные, брюшные и анальные плавники длиннее, высота анального плавника и наименьшая высота тела больше, чем у самок. У тугуна из бассейна р. Лены полового

Р. Манья (Яковлева, Шишмарев, 1974)		
самцы $M \pm m$	самки $M \pm m$	t
16,79±0,09	17,01±0,14	1,3
27,15±0,33	29,40±0,24	4,0
46,32±0,28	48,08±0,24	4,7
67,16±0,30	68,91±0,40	3,5
—	—	—
30,88±0,46	29,12±0,34	3,1
46,17±0,47	48,74±0,53	3,0

диморфизма в морфологических признаках не обнаружено (Кожевников, 1960; Кириллов, 1972).

Факты, приведенные выше, свидетельствуют о большой популяционной изменчивости тугуна в пределах его ареала. П. А. Дрягин и др. (1969, с. 16) считают, что «тугун, обитающий, главным образом, в реках и имеющий ограниченный ареал, морфоэкологически довольно однороден, сравнительно малочислен и проявляет даже тенденцию к биологическому регрессу, отчасти под влиянием деятельности человека (ска-

зывающемся в сокращении ареала и численности, уменьшении морфобиологической разнокачественности)». По мнению Ф. Н. Кириллова (1972), тугун обладает высокой способностью к локализации. Поэтому можно предположить, что обитающий в разных местах тугун имеет морфологические отличия. В связи с этим нами проведено сравнение тугуна из различных водоемов Сибири по меристическим признакам, которые, в отличие от пластических, менее всего зависят от размеров тела (Савваитова, 1962; Svårdson, 1965, и др.).

Тугун из р. Северной Сосьвы по большинству признаков статистически достоверно отличается от тугуна из рек Маньи, Войкара и Енисея (табл. 14).

Вероятно, обнаруженные нами различия можно объяснить влиянием температурных условий, в которых происходит развитие икры и личинок рыб. На это обстоятельство указывали Г. В. Никольский, 1965; К. И. Татарко, 1968; J. Schmidt, 1921; A. Taning, 1952; G. Hempel a, G. Blaxter, 1961.

Для сравнения тугуна из реки Северной Сосьвы по пластическим признакам использованы данные А. Н. Гундризера (1969), описавшего верхнеенисейскую популяцию (22 самца и 28 самок), особи которой по линейным размерам близки к тугуну из р. Северной Сосьвы (табл. 15). Данными других исследователей мы не воспользовались, чтобы при сравнении избежать размерно-возрастной изменчивости, потому что размеры взятых на морфологический анализ рыб либо не приводятся вовсе, либо меньше или больше по своим средним значениям от сравниваемых.

Северососьвинский тугун отличается по двенадцати из семнадцати сравниваемых пластических признаков. В некоторых случаях эти различия довольно велики. Например, высота спин-

Таблица 14

Меристические признаки тугуна из разных рек Сибири

Признак	Р. Северная Сосьва (Наши данные, 1973; $n = 56$) $M \pm t$	Р. Манья (Наши данные, 1971; $n = 50$) $M \pm t$	Р. Войкар (Гундризер 1969; $n = 10$) $M \pm t$
Количество:			
ветвистых лучей в спинном плавнике	9,17 ± 0,08	9,80 ± 0,12 (4,20)*	8,65 ± 0,09 (4,33)
ветвистых лучей в анальном плавнике . .	12,14 ± 0,12	12,7 ± 0,17 (2,67)	11,79 ± 0,14 (1,94)
чешуй в боковой линии	69,04 ± 0,44	68,8 ± 0,60 (0,32)	67,81 ± 0,35 (2,20)
жаберных тычинок . .	27,27 ± 0,23	29,1 ± 0,34 (4,46)	28,62 ± 0,19 (4,50)

* В скобках t в сравнении с северососьвинским тугуном.

ного и анального плавников у северососьвинского тугуна больше, чем у енисейского соответственно в 1,28 и 1,37 раза, а длина грудных и брюшных плавников — в 1,13 и 1,19 раза соответственно.

Места нагула тугуна расположены от устья р. Северной Сосьвы до д. Анеево. Не исключено, что частично он использует для нагула и расположенные выше по течению старицы, курьи и глухие протоки. Особи тугуна в период нагула держатся небольшими стайками. Конец нагула и начало подъема к местам нереста отмечались нами в начале августа. В период наших наблюдений в 1971 г. (табл. 16) основную массу тугуна, идущего на нерест и зимовку в р. Ляпин, составляли особи длиной 11—16 см и весом 25—60 г, а в р. Северную Сосьву (1973 г.) — соответственно 10—17 см и 19—55 г.

Некоторое уменьшение длины и веса производителей тугуна в уловах с августа по ноябрь объясняется тем, что крупные особи идут на нерест, как правило, первыми, и их количество в уловах со временем заметно сокращается как на миграционных путях, так и на местах их массового размножения. Уменьшение среднего веса особей (с 39 г в августе до 28 г в ноябре) происходит преимущественно за счет вымета половых продуктов.

Многолетние наблюдения за одной и той же популяцией позволяют выявить ряд существенных изменений, происходящих в ее структуре в связи с изменениями тех или иных условий жизни (Алм, 1952; Ле Срен, 1958).

Тугун из рек Северной Сосьвы и Ляпина имеет сходные размеры тела, но по весу (особенно в 2+ и 3+-летнем возрасте) северососьвинские особи значительно уступают рыбам данного вида из р. Ляпина (табл. 17). При сравнении длины и веса тугуна из

Р. Енисей, верховья (Гундрисер, 1969; $n = 50$) $M \pm m$	Р. Енисей, низовья (Тюрин, 1929; $n = 226$) $M \pm m$	Р. Яна (Кириллов, 1972; $n = 140$) $M \pm m$	Р. Алдан (Кириллов, 1972; $n = 140$) $M \pm m$
$8,80 \pm 0,07$ (3,46)	$8,71 \pm 0,04$ (5,11)	$8,71 \pm 0,05$ (4,89)	$8,67 \pm 0,10$ (3,85)
$11,66 \pm 0,10$ (2,82)	$11,93 \pm 0,05$ (1,62)	$11,96 \pm 0,06$ (1,38)	$11,76 \pm 0,14$ (2,11)
$70,43 \pm 0,19$ (2,89)	$67,30 \pm 0,22$ (3,55)	$63,82 \pm 0,33$ (9,49)	$65,82 \pm 0,38$ (5,55)
$28,64 \pm 0,18$ (4,72)	$28,73 \pm 0,09$ (5,84)	$26,72 \pm 0,13$ (2,12)	$27,98 \pm 0,33$ (1,78)

р. Ляпина в разные годы отмечено, что в последний период произошло уменьшение размерно-весовых показателей во всех возрастных группах.

По данным Г. И. Никонова (1958) и Б. К. Москаленко (1958, 1971), возрастной состав локальных стад тугуна Обского бассейна в течение многих лет не претерпевал значительных изменений, а в бассейне Северной Сосьвы в 1939 и 1953 гг. тугун был представлен главным образом рыбами в возрасте 1+—2+ лет. Основу промысла составляли особи в возрасте 1+ (табл. 18). С 1961 г. в возрастной структуре стада производителей тугуна произошли изменения: в уловах уменьшилась численность старшевозрастных групп; в дальнейшем эти изменения проявились еще более четко. С 1962 по 1971 гг. сменилось несколько поколений тугуна, однако особи в возрасте 2+ и более лет во время наших наблюдений составляли в уловах 63—80,5%. Все эти изменения в размерно-возрастной структуре стада производителей тугуна произошли, видимо, вследствие снижения интенсивности промысла (рис. 7). В последние годы количество неводов, выставленных на лов тугуна, со-



Рис. 7. Динамика уловов тугуна в р. Северной Сосьве, т.

Таблица 15
Пластические признаки тугуна из разных рек

Признак	Р. Северная Сосьва (наши данные, 1973; n = 56)		Р. Манья (наши данные, 1971; n = 50)		Р. Енисей, верховья (Гундрисер, 1969; n = 50)
	M ± t	C, %	M ± t	C, %	M ± t
Длина тела по (Смитту), см	13,94 ± 0,09	4,73	17,01 ± 0,14	—	13,40
В % длины тела					
Длина головы	19,35 ± 0,09	3,52	19,00 ± 0,09	3,4	19,24 ± 0,11 (0,78) *
Расстояние:					
антедорсальное	43,69 ± 0,18	3,02	43,40 ± 0,15	2,2	43,02 ± 0,15 (2,86)
антеанальное	68,18 ± 0,19	2,07	68,00 ± 0,21	1,9	67,95 ± 0,19 (0,85)
антевентральное . . .	47,22 ± 0,26	4,11	47,00 ± 0,17	2,5	46,55 ± 0,22 (1,97)
пектровентральное	28,67 ± 0,21	5,61	28,60 ± 0,19	5,2	27,91 ± 0,13 (3,04)
Длина:					
основания спинного плавника	11,82 ± 0,17	10,58	12,13 ± 0,11	5,6	11,15 ± 0,11 (3,30)
основания анального плавника	13,76 ± 0,15	7,92	14,20 ± 0,13	5,6	13,14 ± 0,13 (3,11)
грудного плавника	15,15 ± 0,11	5,61	14,40 ± 0,13	6,6	13,31 ± 0,11 (11,79)
брюшного плавника	14,73 ± 0,10	5,16	14,00 ± 0,11	5,4	12,39 ± 0,10 (16,48)
Высота:					
спинного плавника	18,07 ± 0,16	6,64	16,04 ± 0,13	5,2	14,11 ± 0,11 (20,84)
анального плавника	12,62 ± 0,14	8,08	12,35 ± 0,10	6,4	9,20 ± 0,09 (20,60)
В % длины головы					
Предглазничное расстоя- ние	23,94 ± 0,35	11,02	21,90 ± 0,24	6,7	22,51 ± 0,21 (3,50)
Диаметр глаза	30,56 ± 0,37	8,90	30,00 ± 0,29	6,6	32,40 ± 0,23 (4,23)
Наименьшая высота го- ловы	47,11 ± 0,32	6,19	48,60 ± 0,47	8,2	51,04 ± 0,34 (8,40)
Ширина лба	27,58 ± 0,31	8,33	28,80 ± 0,06	6,7	29,80 ± 0,41 (4,31)
Длина челюсти:					
верхней	28,43 ± 0,31	8,16	25,80 ± 0,28	4,7	27,77 ± 0,30 (1,53)
нижней	47,17 ± 0,42	6,48	44,00 ± 0,30	5,1	46,07 ± 0,40 (1,93)

* В скобках t в сравнении с северососьвинским тугуном.

Таблица 16

Размеры и вес тугуна в р. Ляпине во время нерестовой миграции и нереста (1971)

Месяц	Длина тела, см	Вес тела, г	n
Август	13,8 (9,8—18,8) *	39,0 (14,0—107,0)	700
Сентябрь	13,7 (10,1—18,0)	34,5 (12,0—92,4)	300
Ноябрь	13,5 (9,5—18,3)	28,2 (9,5—64,5)	150
Среднее	13,7 (9,5—18,8)	33,9 (9,5—107,0)	1150

* В скобках — колебания.

кратилось до 14 вместо 80—120 в прошлом (Петкевич, 1971).

Популяции рыб с коротким жизненным циклом, к которым относится и тугун, обычно состоят из особей весьма ограниченного количества возрастных групп. Стадо производителей данного вида, принимающих активное участие в размножении, в тот или иной год наблюдений бывает представлено, как правило, особями какой-либо одной из этих групп, призванной обеспечить динамическое равновесие между убылью и пополнением в популяции в целом. Нарушение одной из сторон такого процесса вызывает глубокие изменения в возрастной структуре данного вида (популяции), приводящие обычно к заметному колебанию

Таблица 17

Длина и вес тугуна в бассейне р. Северной Сосьвы

Год	Река	Возраст, лет				По данным
		1+	2+	3+	4+	
1961	Ляпин	13,9*	15,9	16,9	—	Матюхин, 1966
		34,9	46,4	71,6	—	
1962	Ляпин	12,2	14,2	17,9	—	Матюхин, 1966
		25,6	40,2	77,1	—	
1971	Ляпин	11,0	13,7	16,1	18,4	Наши данные
		16,2	35,0	63,6	—	
1973	Северная Сосьва (пос. Няксим- воль)	11,2	13,0	16,1	—	Наши данные
		19,1	32,2	43,8	—	

* В числителе — длина тела, см (промысловая); в знаменателе — вес, г.

Таблица 18

**Возрастной состав тугуна бассейна р. Северной Сосьвы
(по данным уловов), %**

Год	Возраст, лет				По данным
	1+	2+	3+	4+	
1939	89,8	9,5	0,63	0,07	Москаленко, 1955а
1953	83,6	14,6	1,4	0,4	Никонов, 1958
1961	50,0	40,4	9,6	—	Матюхин, 1966
1964	37,0	49,5	13,5	—	Петрова, 1969
1971	19,5	62,0	14,5	4,0	Наши данные
1973	35,1	63,5	1,4	—	Наши данные

Таблица 19

Морфологические признаки тайменя из бассейна р. Северной Сосьвы

Признак	Р. Хулга (1973); <i>n</i> = 22		Р. Северная Сосьва (1973); <i>n</i> = 22		<i>t</i>
	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>C</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>C</i>	
Длина тела (по Смитту), см	88,29 ± 0,80	—	86,60 ± 0,85	—	—
Количество:					
жаберных тычинок	11,09 ± 0,15	6,22	11,18 ± 0,56	23,52	0,16
ветвистых лучей в спинном плавнике	10,77 ± 0,18	8,08	10,64 ± 0,19	8,46	0,50
ветвистых лучей в аналь- ном плавнике	10,00 ± 0,13	6,20	9,18 ± 0,14	7,19	4,29
чешуй в боковой линии .	134,41 ± 1,95	6,79	129,59 ± 1,11	4,00	2,15
<i>В % длины тела</i>					
Расстояние;					
антедорсальное	46,70 ± 0,26	2,6	46,72 ± 0,28	2,82	0,05
постдорсальное	39,10 ± 0,51	6,14	37,62 ± 0,24	3,00	2,62
постанальное	12,90 ± 0,14	4,96	13,32 ± 0,18	6,38	1,98
антевентральное	54,90 ± 0,54	4,46	56,02 ± 0,29	2,46	1,82
антеанальное	74,10 ± 0,72	4,59	74,43 ± 0,28	1,77	0,43
пектровентральное	34,00 ± 0,46	6,33	33,83 ± 0,65	9,07	0,21
вентроанальное	20,10 ± 0,30	7,0	18,94 ± 0,26	6,44	2,92
Длина:					
спинного плавника	10,30 ± 0,14	6,4	10,40 ± 0,10	4,71	0,59
анального плавника	7,50 ± 0,12	7,5	7,12 ± 0,10	6,74	2,44
грудного плавника	12,00 ± 0,06	2,25	12,52 ± 0,12	4,55	3,88
брюшного плавника	9,90 ± 0,21	10,0	10,15 ± 0,10	4,83	1,07
головы	22,50 ± 0,14	3,0	22,87 ± 0,20	4,15	1,52
Высота:					
спинного плавника	10,40 ± 0,24	11,1	10,49 ± 0,34	15,35	0,21
анального плавника	10,80 ± 0,29	12,2	11,28 ± 0,19	8,07	1,38
<i>В % длины головы</i>					
Предглазничное расстояние . .	26,90 ± 0,33	5,75	27,46 ± 0,42	7,21	1,05
Диаметр глаза	11,80 ± 0,20	7,83	11,53 ± 0,25	10,23	0,84
Ширина лба	28,50 ± 0,48	7,96	27,77 ± 0,35	5,98	1,23
Высота верхней челюсти	10,20 ± 0,18	8,6	10,42 ± 0,14	6,33	0,96
Длина челюсти:					
верхней	43,40 ± 0,16	12,6	43,98 ± 1,24	13,23	0,34
нижней	61,90 ± 0,50	3,8	61,97 ± 0,75	5,71	0,08
Высота головы:					
наибольшая	55,30 ± 0,66	5,44	55,41 ± 0,79	6,71	0,11
наименьшая	39,20 ± 0,5	5,99	38,73 ± 0,70	8,42	0,55

численности его особей во времени на определенных участках ареала.

Эти колебания зависят еще и от таких важных биологических показателей, как возраст наступления половой зрелости (в ее массовом проявлении) и плодовитость особей. Данные В. П. Матюхина (1966) и наши материалы свидетельствуют о том, что вследствие недопромысла и возросшей численности тугуна, половая зрелость основной массы его особей наступает на год позже: в возрасте 2+ лет. Этот механизм саморегуляции численности особей в популяциях тугуна бассейна р. Северной Сосьвы начал проявляться уже с 1961 г., когда наблюдались не только значительные изменения в возрастной структуре стада производителей этой рыбы, но и закономерное уменьшение плодовитости с увеличением численности тугуна и соответствующим запаздыванием в сроках наступления половой зрелости основной части его особей. Так, индивидуальная абсолютная плодовитость тугуна из р. Ляпина в 1961 г. составляла в среднем 5,9 тыс. икринок (Матюхин, 1966), а в 1962 г.—только 4,6 тыс. (Матюхин, 1966). По нашим данным (1971), она снизилась до 3,9 тыс. икринок. Известно, что саморегулирование плодовитости обеспечивает известную сопряженность уменьшения и увеличения численности популяции с изменяющимися условиями среды (Никольский, 1950, 1953, 1966, 1974; Beverton, 1953, и др.).

Ю. Е. Лапин (1960, 1971), А. П. Макеева и Г. В. Никольский (1965) показали на некоторых видах рыб, обладающих коротким жизненным циклом, приспособительное значение изменений плодовитости и скорости воспроизводства нерестового стада. Особенно большим тормозящим влиянием на скорость воспроизводства вида обладает, по данным Г. Д. Полякова (1971), совместное воздействие таких двух факторов, как смещение сроков полового созревания самок и изменение их индивидуальной и популяционной плодовитости. Известно, что у сетка из Рыбинского водохранилища смещение срока нереста лишь у 20% самок на один год (с двух лет до одного года) увеличивает показатель скорости воспроизводства в шесть раз, т. е. на 500% (Поляков, 1971). Наблюдаемые у тугуна р. Ляпина изменения биологических показателей, несомненно, имеют важное приспособительное значение, ибо способствуют восстановлению нарушенного соответствия между оптимальной численностью стада и пищевыми ресурсами водоема.

Наш вывод о чрезмерной численности тугуна в популяции р. Ляпина в последние годы подтверждается закономерным снижением размерно-весовых показателей по всем без исключения возрастным группам (см. табл. 17). Как следствие этого, происходит уменьшение абсолютной индивидуальной плодовитости его особей, что не противоречит данным Л. А. Анохиной (1969),

Меристические признаки тайменя из разных рек Сибири

Признак	Р. Хулга (Наши дан- ные, 1973; $n = 22$) $M \pm m$	Р. Северная Сосьва (Наши данные, 1973; $n = 22$) $M \pm m$	Р. Лена (Кириллов, 1972; $n = 57$) $M \pm m$
Количество ветвистых лучей: в спинном плавнике . . .	10,77 ± 0,18	10,64 ± 0,19	10,39 ± 0,08 (1,93) [1,21]
в анальном плавнике . . .	10,00 ± 0,13	9,18 ± 0,14	8,74 ± 0,09 (8,0) [2,65]
Количество жаберных тычинок	11,09 ± 0,15	11,18 ± 0,56	12,85 ± 0,19 (10,0) [2,95]

Примечание. В круглых скобках t в сравнении с хулгинским; в квадратных —

показавшей на примере салаки взаимосвязь абсолютной плодовитости с длиной, весом и возрастом самок.

Тугун из р. Северной Сосьвы достиг более высокой степени адаптации к местным условиям, чем другие виды сиговых. Его нерестилища расположены обычно выше мест нереста других сиговых и в лучших условиях аэрации, поэтому в случае возникновения заморных явлений в речной сети у этого вида больше возможности для выживания основной части особей стада по сравнению с остальными видами рыб. По нашим наблюдениям, нерестилища тугуна расположены в верховьях этой реки выше впадения правого притока р. Тансуй и в ее притоках Лепле, Пийсе и Волье. Есть они и в верховьях р. Ляпина, а также в ее притоках Щекурье, Манье и Хулге. После нереста тугун держится на зимовальных ямах в верхнем течении упомянутых рек. Весной, с распадением льда перезимовавшие особи тугуна скатываются на нагул в соровую систему р. Северной Сосьвы.

Таймень. *Hucho taimen* (Pallas) — туводная речная рыба. Она занимает обширный ареал, обитая во всех реках, впадающих в Северный Ледовитый океан, от Печоры и далее на восток. Встречается также в бассейне рек Волги и Камы.

Первые сведения по тайменю из рек Обь-Иртышского бассейна были опубликованы П. С. Палласом (Pallas, 1771). Некоторые данные о таймене из р. Оби сообщают Л. С. Берг (1908). Н. А. Варпаховский (1899) указывает на наличие тайменя в р. Иртыше, а П. Г. Борисов (1923) — во всех левобережных притоках и в низовьях р. Оби. Кроме данных Н. А. Варпаховского (1899) и А. И. Березовского (1924), сведений по морфологии тайменя Обь-Иртышского бассейна в литературе нет. Таймень бассейна р. Северной Сосьвы совершенно не изучен.

Р. Оленск (Кириллов, 1972; $n = 24$ $M \pm m$)	Р. Ангара (Мишарин, Шутило, 1971; $n = 100$ $M \pm m$)	Р. Фролиха 1971; $n = 47$ $M \pm m$
10,21±0,13 (2,52) [1,87] 8,54±0,14 (7,6) [3,23] 13,04±0,29 (6,0) [2,94]	10,09±0,02 (3,76) [2,88] 8,98±0,01 (7,9) [1,43] 12,71±0,09 (9,3) [2,70]	9,87±0,05 (4,81) [3,93] 8,64±0,07 (9,2) [3,44] 12,02±0,10 (5,2) [1,49]

с северососьвинским тайменем.

(табл. 19). Ф. Н. Кириллов (1972), К. И. Мишарин, Н. В. Шутило (1971) отмечали, что несмотря на обширный ареал распространения, морфологические признаки тайменя устойчивы, и вид является стабильным. Они объясняли это сходными условиями жизни. Как показали наши исследования, таймени, обитающие в различных реках одного бассейна, морфологически отличаются друг от друга. Из меристических признаков хулгинский таймень имеет большее количество ветвистых лучей в анальном плавнике и число чешуй в боковой линии, соответственно в 1,08 и 1,03 раза. Постаанальное и вентроанальное расстояния, а также длина основания анального плавника у тайменя, обитающего в р. Хулге, соответственно в 1,04; 1,06 и 1,05 раза больше, чем у тайменя из р. Северной Сосьвы. По длине грудного плавника хулгинский таймень уступает северососьвинскому в 1,04 раза.

Для выявления морфологической изменчивости тайменя из рек Сибири мы воспользовались лишь меристическими признаками, так как особи из рек Хулги и Северной Сосьвы значительно превосходят по длине тела тайменей, изученных исследователями из других рек Сибири. Сравнение проводилось по трем признакам: количеству ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, числу жаберных тычинок (табл. 20). Хулгинский таймень отличается по всем трем признакам от тайменя из рек Лены, Оленека, Ангара и Фролихи. Северососьвинский таймень не имеет отличий лишь по количеству ветвистых лучей в спинном плавнике от тайменя из рек Лены и Оленека, по количеству ветвистых лучей в анальном плавнике от ангарского и по числу жаберных тычинок от фролихинского тайменя.

В р. Хулге, в сетных и спиннинговых уловах, были отмечены особи в возрасте от 3+ до 26+ лет, размерами от 43 до 135 см

На морфологический анализ нами было взято 44 экз. (по 22 из рек Хулги и Северной Сосьвы) в возрасте 4+ до 21+ года, имевших длину тела (по Смитту) в среднем 88,29 см (р. Хулга) и 86,6 см (р. Северная Сосьва). Половой диморфизм при сравнении морфологических признаков отсутствует, а поэтому изучение внутривидовой изменчивости велось на смешанном по полу материале.

Мы сравнивали тайменя из указанных двух рек по четырем меристическим и 22 пластическим признакам

Таблица 21

Линейно-весовой рост тайменя из различных рек Сибири

Река	n	Возраст, лет													По данным		
		2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+		15+	16+
Хулла . . .	32	—	$\frac{47,2}{1,0}$	$\frac{55,4}{1,8}$	—	$\frac{65,8}{3,0}$	$\frac{70,8}{3,7}$	$\frac{79,3}{5,7}$	—	$\frac{91,5}{7,5}$	$\frac{95,0}{8,8}$	—	$\frac{100,3}{10,5}$	—	$\frac{107,2}{14,0}$	—	Наши данные, 1973
Сев. Сосьва	30	—	—	$\frac{55,6}{1,6}$	$\frac{63,3}{2,2}$	$\frac{68,3}{3,0}$	—	$\frac{78,8}{5,2}$	$\frac{86,5}{6,5}$	—	$\frac{92,5}{7,3}$	—	—	$\frac{98,3}{8,0}$	—	$\frac{106,2}{11,4}$	Наши данные, 1973
Енисей . .	—	—	—	—	—	$\frac{62,0}{1,8}$	$\frac{66,0}{2,7}$	$\frac{70,0}{3,2}$	$\frac{77,0}{3,7}$	$\frac{80,0}{4,7}$	$\frac{88,0}{6,9}$	$\frac{96,0}{7,2}$	$\frac{96,0}{8,2}$	$\frac{99,0}{8,9}$	—	$\frac{108,0}{11,1}$	Подлесный, 1958
Лена . . .	—	$\frac{24}{0,07}$	$\frac{36,0}{0,33}$	$\frac{50,0}{0,72}$	$\frac{56,0}{1,17}$	$\frac{66,0}{2,3}$	$\frac{73,0}{3,8}$	$\frac{82,0}{4,8}$	$\frac{92,0}{6,5}$	$\frac{100,0}{9,5}$	$\frac{109,0}{—}$	—	—	—	—	$\frac{140,0}{—}$	Пирожников, 1955
Ангара . .	200	—	$\frac{55,0}{0,78}$	$\frac{55,0}{1,6}$	$\frac{64,0}{2,5}$	$\frac{70,0}{3,5}$	$\frac{77,0}{4,4}$	$\frac{81,0}{5,3}$	$\frac{88,0}{6,2}$	$\frac{90,0}{7,1}$	$\frac{91,0}{9,1}$	$\frac{102,0}{10,6}$	$\frac{112,0}{13,2}$	$\frac{110,0}{14,2}$	$\frac{108,0}{18,8}$	—	Мишарин и Шутило, 1971

* В числителе — длина тела, см; в знаменателе — вес, кг.

и весом от 0,8 до 20 кг; преобладали особи 6+ — 8+ и 10+ — 11+ лет. Таймень из р. Северной Сосьвы был представлен особями от 4+ до 23+-летнего возраста с длиной тела (по Смитту) от 54 до 120 см и весом от 1,3 до 16 кг; преобладали рыбы в возрасте 6+, 8+ и 9+ лет. В уловах из обеих рек таймени старше 18+ лет встречались единично.

Таймени из обеих рек первые шесть лет растут быстро, затем темп их роста замедляется (табл. 21). Имеющиеся у нас данные по темпам линейного и весового роста тайменей из других рек позволяют заключить, что самые быстрорастущие особи обитают в р. Лене, затем идут хулгинские, после них — ангарские таймени (с 4+ до 11+ лет по длине тела они увеличились в 2,18; 1,71 и 1,65 раза соответственно).

Таймень в исследуемом бассейне созревает в возрасте 6+ — 7+ лет, достигнув размеров 65—70 см. Сразу после ледохода половозрелые особи идут с мест зимовок к местам нереста. Наши наблюдения показали, что на нерест таймень идет не только в горные реки с чистой водой, но и в реки, берущие начало в болотистых местах. Такими реками в исследуемом бассейне являются левые притоки р. Хулги: Пупуя, Нея-ю, Янгота-ю. Нерест тайменя в р. Северной Сосьве происходит в ее притоках Висиме, Хуре, Тапсуе, Ворье, Лепле, Лопсе. Икра тайменя очень крупная (4—7 мм), янтарного цвета. Плодовитость особей невелика. Пойманные нами самки из р. Хулги в возрасте 10+, 14+ и 20+ лет имели плодовитость соответственно 8,6; 13,7 и 20,4 тыс. икринок, а две самки из р. Северной Сосьвы в возрасте 9+ и 17+ лет — соответственно 9,0 и 21,1 тыс. икринок.

Сроки нереста тайменя зависят от температурного режима водоема. В р. Северной Сосьве его нерест начинается обычно во второй декаде мая и длится до середины июня, а в р. Хулге — в первой декаде июня и длится весь месяц. После нереста таймень поднимается в верховья рек, где находится все лето; в середине сентября начинается скат на зимовальные места, располагающиеся в незаморных зонах горных рек.

Основу питания рыб данного вида в летний период составляют речные гольяны, а также миноги, ерши, плотва, зимой — сиговые.

В последние годы численность тайменя значительно сократилась, что, вероятнее всего, объясняется отрицательным воздействием антропогенного фактора.

*Хариус *Thymallus arcticus* (Pallas)*. Сведения по морфологии и систематике хариуса бассейна р. Северной Сосьвы в литературе отсутствуют, поэтому полученные нами данные представляют определенный интерес в изучении этого вида.

Для изучения морфологических особенностей хариуса р. Хулги нами исследовано 12 экз. рыб в возрасте 5+ — 8+ лет с

Т а б л и ц а 22

Морфологические признаки харнуса из р. Хулги

Признак	M	m	σ	C
Длина тела (по Смитту), см	42,5	0,13	1,57	3,7
<i>B</i> % длины тела (по Смитту)				
Количество ветвистых лучей в плавнике:				
в спинном	14,2	0,36	1,20	8,5
в грудном	14,1	0,23	0,71	5,0
в брюшном	9,2	0,20	0,63	6,9
в анальном	9,7	0,24	0,8	8,3
Количество:				
жаберных тычинок	16,1	0,57	1,88	11,7
чешуй в боковой линии	91,5	0,94	3,12	3,4
Длина:				
спинного плавника	26,2	0,40	1,40	5,30
анального плавника	9,6	0,32	1,13	11,7
брюшного плавника	17,7	0,72	2,52	14,2
головы	17,8	0,25	0,89	5,0
Высота:				
спинного плавника	21,7	0,66	2,32	10,6
анального плавника	12,6	0,26	0,91	7,2
Высота тела:				
наибольшая	22,1	0,58	1,63	7,32
наименьшая	7,7	0,15	0,42	5,5
Расстояние:				
антедорсальное	32,0	0,26	0,9	2,8
постдорсальное	38,6	0,33	1,17	3,03
постанальное	14,6	0,19	0,65	4,45
антевентральное	45,6	0,68	2,4	5,26
антеанальное	70,8	0,3	1,0	1,41
пектовентральное	31,2	0,57	2,0	6,4
вентроанальное	25,8	0,27	0,96	3,7
<i>B</i> % длины головы				
Высота головы:				
наибольшая	79,8	1,61	5,65	7,1
наименьшая	52,7	1,1	3,8	6,8
Ширина:				
головы	56,5	0,12	3,94	6,96
лба	30,8	0,68	2,37	7,7
Высота:				
лба	6,8	0,63	1,67	25,0
верхней челюсти	9,6	0,31	1,07	11,2
Предглазничное расстояние	24,6	0,46	1,6	6,5
Диаметр глаза	20,2	0,74	2,6	12,9
Заглазничный отдел головы	52,8	0,55	1,92	3,6
Длина:				
верхней челюсти	29,2	0,69	2,42	8,3
нижней челюсти	45,3	0,74	2,58	5,68

размерами тела (по Смитту) от 40,5 до 46,3 см, в среднем 42,5 (табл. 22).

Для определения систематического положения хариуса из р. Хулги наши данные сопоставлены с описанием Л. С. Берга (1948): лучей в спинном плавнике V—IX 11—16 (всего 18—24); в спинном плавнике III—IV 8—11; чешуй в боковой линии 73—97; жаберных тычинок на первой дуге 16—20. Для хулгинского хариуса характерно: лучей в спинном плавнике VIII—XI 11—16 (всего 22—25); в грудном I 13—15; в брюшном I—II 8—10; в анальном III—IV 8—10; чешуй в боковой линии 83—95; тычинок на первой жаберной дуге 13—18; жаберных лучей 7—9. Несмотря на незначительные отклонения в меристических признаках хариуса из р. Хулги, его можно считать типичным сибирским хариусом. Из пластических признаков наиболее изменчивы высота спинного плавника, лба, верхней челюсти, длина анального, брюшного плавников, диаметр глаза.

Половозрелым хариус становится в возрасте 3+—4+ лет. Нерестится в горных речках, откладывая икру довольно крупного размера (3—4 мм) на галечниковом грунте. У пойманных нами самок шестилетнего возраста с длиной тела 40,5 и 41,5 см абсолютная индивидуальная плодовитость составила соответственно 16673 и 20572 икринки. Питается хариус в основном воздушными насекомыми и их личинками. Осенью, в период нереста сиговых, охотно питается их икрой (в одном из желудков, взятых на анализ, мы насчитали около 5,6 тыс. икринок).

Выводы

1. Нельма, обитающая в р. Северной Сосьве, является обособленной популяцией, существенно отличающейся по морфофизиологическим признакам, темпу роста от нельм из рек Иртыша и Таза.

2. Пелядь в исследуемом бассейне представлена в основном группой половозрелых особей, ежегодно нерестующих и зимующих в его верховьях. Эта группа экологически тесно связана с подобными группами рыб из р. Оби и других притоков ее бассейна (молодь таких групп до полового созревания обитает также в Обской губе), но отличается от их представителей по ряду морфофизиологических показателей и экологии.

3. В бассейне р. Северной Сосьвы можно выделить две группы тугуна: северососьвинскую и маньинскую, которые отличаются друг от друга различной степенью проявления полового диморфизма, многими морфологическими признаками и размерно-весовой структурой.

4. Таймень в исследуемом бассейне образует две локальные популяции, которые различаются по ряду морфологических признаков.

5. Хариус р. Хулги относится к типичной сибирской форме, описанной Л. С. Бергом.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев С. В. Рыбный промысел низовьев и дельты р. Лены; его современное состояние и пути к его развитию.— Рыбное хозяйство Якутии. Труды Якутской научн. рыбохозяйственной станции, 1933, вып. 2.
- Апохина Л. Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М., «Наука», 1969.
- Баймуратов А. Б. О закономерностях роста тела и мозга сазана в водоемах дельты Аму-Дарьи.— Экология, 1972, № 6.
- Берг Л. С. Список рыб реки Оби.— Ежегодник Зоол. музея Академии наук, т. 13, № 3. СПб, 1908.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948.
- Березовский А. И. Ихтиофауна озер Минусинского и Ачинского округов Енисейской губернии.— Труды Сиб. ихтиологической лаборатории (Красноярск), 1924, т. 2, вып. 1.
- Божко А. М. Возрастные изменения относительных размеров внутренних органов озерного лосося.— Биология внутренних водоемов Прибалтики. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Борисов П. Г. Обь-Иртышский водоем.— Рыбное хозяйство, кн. 4. М., 1923.
- Бруснынина И. Н. Возрастные изменения внутренних органов рыб.— Биология и продуктивность водных организмов. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, 1970, вып. 72.
- Бруснынина И. Н. Морфофизиологическая характеристика озерного голяка и изменения интерьерных показателей в зависимости от условий существования. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1973.
- Бурмакин Е. В. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди.— Труды Барабинского отд. ВНИОРХ, 1953, т. 6, вып. 1.
- Варпаховский Н. А. Данные по ихтиологической фауне бассейна реки Оби.— Ежегодник Зоол. музея Академии наук, т. 4. СПб, 1899.
- Варпаховский Н. А. Рыболовство в бассейне реки Оби.— Рыбы бассейна Оби, т. 2. СПб, 1902.
- Васнецов В. В. О закономерностях роста рыб.— Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953.
- Васнецов В. В. Опыт анализа роста рыб реки Амура.— Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945—1949 гг., 1956, т. 4.
- Венглинский Д. Л. Особенности биологии пеляди — *Coregonus peled* (Gmelin) из озер Вилюйской низменности.— Вопросы ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 3 (28).
- Венглинский Д. Л. Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов.— Биология промысловых рыб нижней Оби. Труды Ин-та биологии УФАИ СССР, 1966, вып. 49.
- Венглинский Д. Л., Шишмарев В. М., Амстиславский А. З., Мельниченко С. М. К определению потенциальной и фактической емкости нерестилищ сиговых рыб р. Ляпин.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных, ч. 1. Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).
- Вовк Ф. И. Нельма р. Оби (биолого-промысловый очерк).— Труды Сиб. отд. ВНИОРХ, 1948, т. 7, вып. 2.
- Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 41.
- Гундризер А. Н. К систематике тугунов Сибири.— Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Западной Сибири. Новосибирск, 1969.
- Добринская Л. А. Об отличиях в изменчивости интерьерных признаков рыб и наземных позвоночных.— Материалы совещания по внутривидовой изменчивости. Свердловск, 1964 (УФАИ СССР).
- Добринская Л. А. Возрастные изменения относительного веса внутренних органов рыб.— Зоол. журнал, 1965, т. 12, вып. 1.

- Дрягин П. А. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна.—Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 25, вып. 2.
- Дрягин П. А., Пирожников П. Л., Покровский В. В. Полиморфизм сиговых рыб (*Coregoninae*) и его биологическое и рыбохозяйственное значение.—Вопросы ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 1 (54).
- Дулькейт Г. Д. О сиговых Верхней и Средней Оби.—Труды Биол. ин-та Томского гос. ун-та, 1939, т. 6.
- Зверева О. С., Кучина Е. С., Остроумов Н. А. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. М., Изд-во АН СССР, 1953.
- Иоганзен Б. Г. Новые формы рыб из Западной Сибири.—Заметки по фауне и флоре Сибири, вып. 6. Томск, 1945.
- Иоганзен Б. Г. Рыбохозяйственные районы Западной Сибири и их биолого-промысловая характеристика.—Труды Томского гос. ун-та, 1953, т. 125.
- Карантонис Ф. Э., Кириллов Ф. Н., Мухомедияров Ф. Б. Рыбы среднего течения р. Лены.—Труды Ин-та биологии Якутского фил. АН СССР, 1956, вып. 2.
- Кафанова В. В. Половая и размерная морфологическая изменчивость большого алтайского османа.—Труды Сиб. отд. ГосНИОРХ, 1964, т. 8.
- Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. М., «Наука», 1972.
- Кожевников Г. П. Тугун *Coregonus tugin lenensis* (Berg) р. Вилюя.—Вопросы ихтиологии, 1960, вып. 14.
- Лапин Ю. Е. Особенности динамики численности рыб с коротким жизненным циклом на примере снетка.—Зоол. журнал, 1960, т. 30, вып. 9.
- Лапин Ю. Е. Закономерности динамики популяции рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. М., «Наука», 1971.
- Макеева А. П., Никольский Г. В. Половая структура нерестовой популяции рыб, ее приспособительное значение и способы регуляции.—Теоретические вопросы рыбоводства. М., 1965.
- Матюхин В. П. К биологии некоторых видов рыб реки Северной Сосьвы.—Биология промысловых рыб нижней Оби. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 49.
- Меньшиков М. И. Материалы по систематике и биологии нельмы низовьев реки Иртыша.—Изв. Пермского биол. ин-та, 1935, т. 10, вып. 1—2.
- Меньшиков М. И., Козьмин Ю. А. К познанию биологии пеляди *Coregonus pled.* (Gmelin) р. Оби.—Изв. Естественнонаучн. ин-та при Пермском ун-те, т. 12, вып. 6. Пермь, 1948.
- Мишарин К. И., Шутило Н. В. Таймень, его морфология, биология и промысел.—Изв. биолого-геогр. научно-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те, 1971.
- Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Обского бассейна. Тюменское кн. изд-во, 1955.
- Москаленко Б. К. Состояние запасов сиговых рыб Обского бассейна и пути их воспроизводства.—Труды Томского гос. ун-та, 1955а, т. 31.
- Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюменское кн. изд-во, 1958.
- Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Сибири. М., Пищепромиздат, 1971.
- Никитенко М. Ф. О размерах и строении головного мозга некоторых рыб в связи с образом их жизни.—Вопросы ихтиологии, 1964, т. 4, вып. 1 (30).
- Никонов Г. И. Тугун бассейна Оби.—Изв. ВНИОРХ, 1958, т. 44.
- Никонов Г. И. Нельма р. Северной Сосьвы.—Научн.-техн. бюлл. ГосНИОРХ, 1959, № 8.
- Никольский Г. В. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб.—Зоол. журнал, 1950, т. 29, вып. 1.
- Никольский Г. В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб.—Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.—Л., 1953.

- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М., «Наука», 1965.
- Никольский Г. В. О формах приспособлений к саморегуляции численности популяций у рыб.— Журнал общей биологии, 1966, № 21, вып. 4.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., «Пищевая промышленность», 1974.
- Новиков А. С. Рыбы реки Колымы. М., «Наука», 1966.
- Петкевич А. Н. К биологии мигрирующих рыб средней и верхней Оби.— Труды Баранского отд. ВНИОРХ, 1953, т. 6, вып. 1.
- Петкевич А. Н. Биологические основы рационального рыбного хозяйства в Обь-Иртышском бассейне.— Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. Тюменское кн. изд-во, 1971.
- Петрова Н. А. Состояние запасов тугуна Северной Сосьвы.— Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., «Наука», 1969.
- Пирожников П. Л. Материалы по биологии промысловых рыб реки Лены.— Изв. ВНИОРХ, 1955, т. 35.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970.
- Подлесный А. В. Рыбы реки Енисей, условия их обитания и использование.— Изв. ВНИОРХ, 1958, т. 44.
- Поляков Г. Д. Количественная оценка и приспособительное значение изменчивости плодовитости и скорости воспроизводства популяции рыб.— Закономерности роста и созревания рыб. М., 1971.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., «Пищевая промышленность», 1966.
- Савваитова К. А. Возрастная изменчивость озерно-речной формы гольца *Salvelinus alpinus* (L.).— Вопросы ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 4 (25).
- Смирнов В. С., Божко А. М. Относительный вес сердца рыб как показатель дифференциации внутривидовых группировок.— Биология и продуктивность водных организмов. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, 1970, вып. 72.
- Смирнов В. С., Бруснынина И. Н. Зависимость между весом тела и весом мозга у рыб.— Экология, 1972, № 3.
- Смирнов В. С., Божко А. М., Рыжков Л. П., Добринская Л. А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб.— Труды СевНИОРХ, т. 7. Петрозаводск, «Карелия», 1972.
- Смирнов В. В., Шумилов И. П. Омули Байкала. Новосибирск, «Наука», 1974.
- Татарко К. И. Влияние температуры на меристические признаки рыб.— Вопросы ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 3 (50).
- Тюрин П. В. Тугун р. Енисей.— Труды Сиб. рыбохозяйственной станции, 1929, вып. 3.
- Чепурнов В. С. К вопросу о биологии и промысле манерки *Coregonus tugin* (Pallas) р. Томи.— Изв. Томского гос. ун-та, 1931, т. 83.
- Чугунова Н. И. Методика изучения возраста и роста рыб. М., «Советская наука», 1952.
- Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных.— Зоол. журнал, 1958, т. 37, вып. 2.
- Шварц С. С., Добринская Л. А., Добринский Л. Н. О принципиальных различиях в характере эволюционных преобразований у рыб и высших позвоночных животных.— Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966 (Ин-т биол. УФАИ СССР).
- Шварц С. С., Ищенко В. Г., Добринская Л. А., Амстиславский А. З., Бруснынина И. Н., Паракецов И. А., Яковлева А. С. Скорость роста и размеры мозга рыб.— Зоол. журнал, 1968, т. 47, вып. 6.
- Шишмарев В. М. К вопросу о миграции сиговых рыб в бассейне р. Северная Сосьва.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных, ч. 1. Свердловск, 1974 (УИЦ АН СССР).

- Юданов И. Г. Река Сыня и ее значение для рыболовства Обского Севера.— Работы Обь-Иртышской научн. рыбохозяйственной станции, 1932, т. 1, вып. 4.
- Яковлева А. С. Особенности возрастных изменений интерьерных признаков чира *Coregonus nasus* (Pallas) из водоемов Ямала и Полярного Урала.— Биология и продуктивность водных организмов. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1970, вып. 72.
- Яковлева А. С., Шишмарев В. М. Морфологическая характеристика тугуна *Coregonus tugun* (Pallas) р. Манья.— Вопросы ихтиологии, 1974, № 6.
- Alm G. Year class fluctuations and span of life of perch.— Rept. Inst. Freshwater Res. Drottingholm, 1952, N 33.
- Beverton R. I. H. Some observations on the principles of fishery regulation.— J. Cons., 1953, vol. 19, N 1.
- Hempel G., Blaxter G. H. S. The experimental modification of meristic characters in herring (*Clupea harengus* L.).— J. Cons., 1961, vol. 26, N 3.
- Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere.— Zool. Jahrb. Abt. Physiol, 1921, Bd. 38.
- Le Cren E. D. Observations on the growth of perch (*Perca fluviatilis*, L.) over twenty two years with special reference to the effects of temperature and population density.— J. Animal Ecol., 1958, vol. 27.
- Pallas P. S. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reiches. St. Petersburg, 1771, Bd. 1.
- Schmidt J. Racial investigation, VII. Comptes Rendus du Lab. de Carlsberg, 1921, vol. 14, N 15.
- Svärdson G. The Coregonid Problem, VII. The isolationg mechanism in sympatric species.— Rept. Inst. Freshwater. Res. Drottingholm, 1965, N 46.
- Taning A. V. Experimental study of meristic characters in fishes.— Biol. Rev., 1952, vol. 27, N 2.
- Wilber C. G., Humi I. B., Robinson P. F. Heart size and body size in fish.— Anat. Rec., 1961, vol. 140, N 4.

А. В. ЛУГАСЬКОВ

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЧИРА
COREGONUS NASUS (PALLAS)
РЕКИ ЩЕКУРЫ**

Река Щекурья, наряду с такими притоками Северной Сосьвы как Манья и Хулга, играет большую роль в воспроизводстве чира Обского бассейна. Сведения по биологии чира бассейна р. Северной Сосьвы в литературе очень скудны. В. П. Матюхин (1966) приводит данные по размерно-возрастному составу и плодовитости чира из р. Маньи — притока р. Северной Сосьвы; Л. В. Кугаевская (1967) освещает некоторые вопросы экологии нереста чира в этой же реке. Наиболее полные данные по биологии чира этого бассейна имеются в работе Б. К. Москаленко (1971). А по щекурьюнскому стаду сведения отсутствуют вообще.

Цель данной работы — изучение биологии производителей чира из р. Щекурьи и выявление экологической дифференциации обского чира.

Материал был собран во время ихтиологических исследований в сентябре — октябре 1973 г. в период размножения чира в р. Щекурье. На различных этапах нереста изучался размерно-возрастной состав, соотношение полов и состояние зрелости гонад. Обработка производилась по методикам И. Ф. Правдина (1966) и Н. И. Чугуновой (1952). Длина тела рыб приводится по Смитту. Всего исследовано 734 особи чира из сетных уловов.

Наши наблюдения можно разделить на четыре периода: подъем производителей чира на нерестилища, начало нереста, конец размножения и покатная миграция отнерестовавших производителей на основные места их зимовок. Разделение основывалось на визуальном определении стадии зрелости гонад, их процентном соотношении для каждого периода наблюдений.

Подъем производителей с созревшими половыми продуктами на нерестилища начался в третьей декаде сентября и продолжался до середины октября. С 15 октября в уловах стали встречаться особи с текучими и выметанными половыми продуктами. Нерест протекал подо льдом, на глубине 2—4 м,

на песчано-галечниковом грунте. Температура воды была близка к 0° С, а скорость течения 0,3—0,5 м/сек. Количество поднимающихся на нерест производителей чира и площадь используемых нерестилищ в этом бассейне непостоянны и во многом зависят от гидрологических условий года (Москаленко, 1958; Венглинский, 1974, 1974а; Венглинский и др., 1967).

По нашим и литературным данным (Москаленко, 1971) в нересте участвуют главным образом впервые созревающие особи. Половая зрелость рыб изученного стада наступает в возрасте 4+—5+ лет. Созревание основной массы производителей происходит в возрасте 6+—7+ лет. В наших уловах встречались особи от 4+ до 10+ лет и длиной тела 41—58 см (табл. 1).

В предыдущие годы в реках Манье в 1962—1965 гг. (Кугавская, 1967) и Щекурье в 1971—1972 гг., по материалам Д. Л. Венглинского, А. З. Амстиславского, В. М. Шишмарева и И. А. Паракецова, нерест протекал более продолжительное время (15—25 дней), чем в 1973 г. (11 дней); окончание массового нереста в 1973 г. отмечено 26 октября. До этого дня с начала размножения в уловах преобладали рыбы с гонадами V стадии зрелости. С 27 октября вылавливались преимущественно отнерестовавшие особи.

Первыми в реку заходят наиболее крупные экземпляры чира, имеющие длину тела 52—54 см и вес 2,5—3,0 кг. В основном это рыбы в возрасте 5+—7+ лет. Особи до восьмилетнего возраста в первые два периода наблюдений составили 75,6—79,6% добытых за это время рыб (табл. 2). Примерно такой же удельный вес они составляли и на скате, а в период интенсивного нереста их доля снижалась до 56,0%. В начале подъема к местам нереста самцов значительно больше, чем самок. В различные периоды наблюдений нереста соотношение самцов и самок представляет следующую картину:

	Самцы	Самки
Подъем на нерест 25/IX—15/X	$\frac{30^*}{81,0}$	$\frac{7}{19,0}$
Начало нереста 15—17/X . . .	$\frac{29}{28,2}$	$\frac{74}{71,8}$
Массовый нерест 21—26/X . . .	$\frac{121}{42,7}$	$\frac{162}{57,3}$
Скат с 27/X	$\frac{136}{43,7}$	$\frac{175}{56,3}$
В целом за период нереста . .	$\frac{316}{43,1}$	$\frac{418}{56,9}$

* В числителе — колич. экз.; в знаменателе — удельный вес пола, %.

Таблица 1

Линейно-весовые показатели производителей чира из р. Щекурьи за период наблюдений в 1973 г.

Возраст, лет	Длина тела по Смитту, см	Вес тела, г	Коэффициент вариации длины тела, %	n	Удельный вес возрастной группы, %
4+	45,3 (41,9—47,5) *	1264 (870—1530)	4,9	5	1,9
5+	48,5 (42,9—53,7)	1637 (1170—2500)	5,8	20	7,6
6+	49,9 (41,1—56,0)	1837 (930—2780)	7,0	82	31,2
7+	49,6 (42,1—56,9)	1824 (970—2920)	6,8	84	31,9
8+	49,3 (43,0—58,0)	1726 (940—3020)	8,7	47	17,9
9+	49,9 (44,6—53,5)	1785 (1170—2790)	6,0	18	6,8
10+	48,0 (44,4—55,7)	1551 (1280—2490)	8,9	7	2,7
Средний	49,4 (41,1—58,0)	1716,5 (870—3020)	7,3	—	—

* В скобках — колебания.

Таблица 2

Возрастной состав чира из р. Щекурьи по уловам в различные периоды наблюдений нереста в 1973 г.

Возраст, лет	Период наблюдений			
	первый	второй	третий	четвертый
4+	—	$\frac{5}{4,9}$	—	—
5+	$\frac{4}{10,8}$ *	$\frac{8}{7,7}$	$\frac{2}{3,4}$	$\frac{6}{9,0}$
6+	$\frac{12}{32,4}$	$\frac{38}{36,9}$	$\frac{14}{24,5}$	$\frac{18}{27,3}$
7+	$\frac{12}{32,4}$	$\frac{31}{30,1}$	$\frac{16}{28,1}$	$\frac{25}{37,9}$
8+	$\frac{5}{13,6}$	$\frac{15}{14,5}$	$\frac{17}{30,0}$	$\frac{10}{15,2}$
9+	$\frac{4}{10,8}$	$\frac{5}{4,9}$	$\frac{4}{7,0}$	$\frac{5}{7,6}$
10+	—	$\frac{1}{1,0}$	$\frac{4}{7,0}$	$\frac{2}{3,0}$
В целом . .	$\frac{37}{100}$	$\frac{103}{100}$	$\frac{57}{100}$	$\frac{66}{100}$

* В числителе — колич. экз., в знаменателе — удельный вес, %.

Таблица 3

Длина тела чира (с.м) в различные периоды наблюдений нереста в р. Щекурье в 1973 г.

Возраст, лет	Период наблюдений			
	первый	второй	третий	четвертый
5+	51,5	47,7	46,1	48,3
6+	52,5	49,6	48,8	49,6
7+	52,4	49,8	47,9	49,2
8+	53,9	51,1	46,5	49,0
9+	52,3	50,9	48,4	48,3
Средняя . . .	52,5	49,8	47,7	49,1
Колич. экз.	37	97	53	64

Мы уже отмечали, что в ходе размножения чира меняется возрастной состав производителей. Кроме того, изменяется и размерная структура стада. Крупные молодые производители поднимаются для размножения в верховья реки и задерживаются на нерестилищах наиболее продолжительное время, а часть из них, возможно, остается на зимовку в р. Щекурье. Наши наблюдения показали, что у рыб всех возрастных групп (за исключением девятилетних особей) происходит уменьшение средней длины тела в период интенсивного размножения по сравнению с начальным и конечным периодами наблюдений (табл. 3). Так, рыбы с длиной тела более 52 см в период подъема на нерест составляли 67,6, в третьем периоде 5,3, а в начале ската уже 28,8% всех добытых рыб для соответствующего периода наблюдений.

Таблица 4

Средняя длина тела чира с различной стадией зрелости гонад, с.м

Возраст, лет	Стадия зрелости гонад		
	IV	V	VI
5+	50,2	46,2	48,7
6+	50,6	48,5	50,1
7+	51,0	48,8	48,6
8+	51,9	48,6	47,4
9+	51,5	48,6	48,1
Средняя по стадиям	50,5	48,4	48,8
Колич. экз.	103	74	74

Такие колебания средней длины тела производителей чира в ходе нереста позволяют заключить, что скат отнерестовавших крупных особей наступает значительно позже, чем у рыб средних размеров, более растянут во времени и, возможно, часть крупных производителей остается на зимовку в данной реке. Это подтверждается сравнением размеров тела рыб, имеющих различное состояние зрелости гонад: у чиров с гонадами IV стадии зрелости длина тела во всех возрастных группах выше, чем у рыб, имеющих текущие половые продукты, или находящихся в стадии выбоя. Интересно отметить, что у пяти-шестилетних рыб в стадии выбоя средняя длина тела выше, чем у текущих особей, а в других возрастных группах этого не наблюдается (табл. 4). Отсюда можно предположить, что из отнерестовавших крупных экземпляров чира первыми скатываются более молодые особи. Так, в начальный период нереста из всех исследованных особей обоих полов, имевших текущие половые продукты, лишь 16% (25 экз.) были в возрасте старше 7+ лет, а из девяти отнерестовавших к этому периоду рыб только одна была старше 6+ лет (8+ лет).

Тот факт, что молодые рыбы принимали участие в нересте раньше, чем особи старших возрастов, представляет определенный интерес, так как показатели, характеризующие готовность рыб к нересту: коэффициент зрелости и упитанность (определялась по Фультону) — у чира младших возрастов не отличались от соответствующих показателей старшевозрастных рыб.

Особь старших возрастных групп (8+—10+ лет) в значительном количестве отмечены в уловах лишь на завершающем этапе интенсивного нереста (в конце октября). Удельный вес рыб этих возрастов в различные периоды наблюдений был следующим: во время подъема на нерестилища — 24,4, в начале нереста — 20,4, к концу интенсивного размножения — 44,0 и на скате — 25,8% (см. табл. 2).

Структуру стада производителей чира р. Щекурьи можно считать разновозрастной лишь условно. В наших уловах встречались особи семи возрастных групп, а в большинстве рек Сибири (Лене, Вилюе, Пясине и др.) нерестовые стада чира представлены обычно восемью — одиннадцатью возрастными группами; возраст половозрелых особей колеблется от 5+ до 15+ лет, в р. Индигирке — даже до 19+ лет (Красикова и Сесягин, 1962, 1967; Новиков, 1966; Кириллов, 1972, и др.). Многовозрастная структура стада производителей — характерная черта для многих видов рыб. Большинство исследователей объясняет это продолжительностью жизненного цикла у долгоживущих видов, неравномерностью их роста и полового созревания (Васнецов, 1953; Никольский, 1965; Москаленко, 1971).

Обский чир, по сравнению с особями этого вида из других сибирских рек, имеет укороченный жизненный цикл: 10—12 лет (Москаленко, 1971; Петкевич, 1971, и др.). Возможно, это объ-

ясняется своеобразным биологическим приспособлением к специфичным условиям существования (ежегодным зимним заморам на Оби, длительным нагульным и нерестовым миграциям и др.). Сокращение продолжительности жизни, вероятно, связано также с ускорением сроков полового созревания (на р. Оби чир становится половозрелым в среднем на 2—3 года раньше, чем в других реках Сибири). Важную роль, по-видимому, играет естественная смертность в условиях ежегодных заморозов, зараженность паразитами и нагрузка промысла.

Результаты анализа возрастного состава производителей чира бассейна р. Северной Сосьвы позволяют говорить о старении этого стада. Так, рыбы в возрасте старше 7+ лет в 1961 г. составляли 6,0; в 1962 г.— 14,5 (Матюхин, 1966), в 1971 г.— 17,0; в 1972 г.— 10,9 (по материалам Д. Л. Венглинского, А. З. Амстиславского, В. М. Шишмарева и И. А. Параксцова), а в 1973 г.— 27,2%. Одна из главных причин увеличения количества старшевозрастных особей чира в 1973 г., на наш взгляд, заключается в резком падении вылова этого вида рыб на р. Северной Сосьве и в ее низовьях. Так, основная рыбодобывающая организация этого района Березовский рыбокомбинат в 1973 г. сократил добычу чира на 97,0 и на 92,4% по сравнению с 1972 и 1971 гг. соответственно. В год наших наблюдений нерестовое стадо чира в бассейне этой реки практически от промысла не пострадало.

Линейно-весовые показатели одновозрастных особей чира в р. Щекуре существенно различались. Пределы значений близки между собой во всех возрастных группах, и разница между минимальными и максимальными значениями достигает 15 см по длине и 2 кг — по весу тела. Средние значения и коэффициенты вариации в каждой возрастной группе почти совпадают (см. табл. 1).

Неравномерный темп роста чира, который отмечался многими исследователями, является, по-видимому, биологической особенностью данного вида. Так, В. А. Красикова и С. М. Сесягин (1962; 1967) указывают, что у чира из р. Пясины колебания линейно-весовых показателей наблюдаются во всех возрастных группах, достигая в возрасте старше восьми лет 11 см по длине и 1 кг по весу. Условия обитания — одна из важнейших причин, определяющих большую изменчивость в темпе роста, свойственную чире не только Обского бассейна, но Енисея, Колымы и других сибирских рек (Волгин и Лобовиков, 1958; Новиков, 1966; Кириллов, 1972, и др.).

Так как пределы колебаний и средние значения длины тела рыб в исследованных возрастных группах почти совпадают, мы можем сделать вывод, что сроки полового созревания чира, как и многих других видов рыб, определяются главным образом достижением определенных весовых и линейных, а также

ряда физиологических показателей, специфичных для каждого вида (Васнецов, 1934; Кошелев, 1971, и др.).

Соотношение полов на разных этапах нереста чира различно. Лишь в самом начале подъема производителей на нерест в уловах преобладали самцы. С начала нереста до его завершения самок, как мы показали выше, было больше. М. В. Волгин и Л. Н. Лобовиков (1958), Ф. Н. Кириллов (1972) и другие указывали, что в нерестовых скоплениях чира рек Лены, Енисея, Вилюя преобладают самцы. Аналогичные данные для чира бассейна р. Северной Сосьвы приводил и В. П. Матюхин (1966).

По нашим данным, в 1973 г. по сравнению с предыдущими годами произошло постарение щекурьинского стада производителей. Вместе с тем установлено, что у сиговых и некоторых других видов рыб в старшевозрастных группах обычно преобладают самки (Никольский, 1965; Решетников, 1966, и др.). Это утверждение справедливо и для исследованных нами рыб из р. Щекурьи: среди особей в возрасте 4+—5+ лет доля самцов составляла 44, в возрасте 9+ лет—33%, а все десятилетние рыбы (7 экз.) оказались самками. В связи с этим можно сказать, что преобладание самок у производителей щекурьинского стада чира—явление своеобразное. Вероятней всего, оно связано с особенностями биологии обоих полов: более быстрым половым созреванием самцов и их ранним выходом из состава популяции (Никольский, 1965; Смирнов и Шумилов, 1974), большей продолжительностью жизненного цикла самок. В конечном счете, эти особенности отражают высокую степень адаптации вида, направленную на поддержание численности популяции и ее воспроизводства.

Важный момент для понимания путей приспособления рыб к условиям существования—выявление закономерностей их роста. Изучение роста особей отдельных поколений методом обратного расчисления позволило установить, что широкие пределы колебаний по длине тела у чира связаны с несодиаковым темпом роста разных групп особей одного поколения в период, предшествующий половому созреванию. Построенные эмпирические распределения длины тела у шести- и восьмилетних рыб оказались двувершинными и с разной степенью вероятности достоверно отличались от нормального распределения. Сравнение распределений производилось по критерию хи-квадрат (Плохинский, 1970). Вероятность отклонения эмпирического распределения длины тела от теоретического для восьмилетних рыб больше 99,0%.

Соответственно найденным средним значениям длины тела для каждой из вершин распределения было отобрано по 10 восьмилетних рыб и проведено обратное расчисление роста по чешуе. Полученные данные позволили установить, что у особей отдельных поколений чира, начиная с четырех-пяти лет, на-

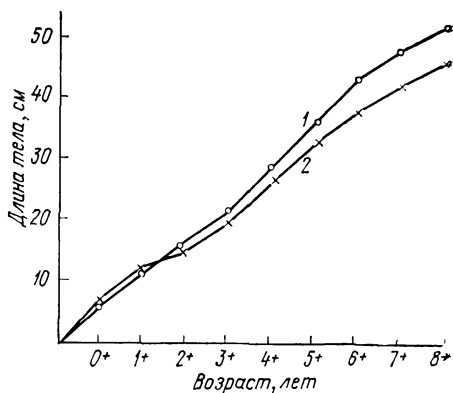
блюдается существенное расхождение в темпе роста отдельных групп рыб, которое в дальнейшем сохраняется значительную часть жизни (см. рисунок).

Как указывалось выше, в возрасте 4+ — 5+ лет у чира наступает половое созревание, и с этого момента существенно меняется его биология. Г. П. Сидоров (1974) относит чира к группе рыб, характеризующихся либо почти равномерным ростом до наступления половой зрелости, либо его усилением преимущественно с третьего года жизни. Это утверждение в определенной мере подходит и для обского чира, но требует разъяснений.

Молодь обского чира до наступления половой зрелости обитает в Обской губе и частично в дельте реки, образуя особую экологическую группу (Венглинский, 1974, 1974а). Кормовые ресурсы этого огромного возрастного водоема довольно стабильны (Лещинская, 1962), вследствие чего молодь чира в первые годы жизни растет здесь равномерно. Примерно с трех-, четырехлетнего возраста чир начинает нагуливаться в сорочных системах нижней и средней Оби, значительно отличающихся по продуктивности.

Ц. И. Иоффе (1947) указывал, что в притоках Оби со слабым течением и илисто-глинистым грунтом биомасса бентоса равна 480 кг/га; в районе рек Соби и Сосьвы она в несколько раз меньше (145 кг/га). В пойме Оби, ее протоках биомасса достигает 285—727 кг/га, а в малых протоках даже 1335 кг/га. Аналогичные сведения приводятся в работе М. П. Сальдау (1949). В. В. Васнецов (1947) отмечал значительные изменения роста особей одного и того же вида рыб, обитающих в водоемах с различной кормностью. Способность рыб реагировать изменением роста на изменение внешних условий (главным образом кормовых) понималась этим исследователем как адаптация.

Естественно, что, нагуливаясь в различных по кормовой продуктивности участках бассейна, отдельные группы особей будут расти неодинаково. Это подтверждается данными по темпу роста чира в р. Щекурье (см. рисунок), где отчетливо видны отличия в темпе роста разных групп рыб этого вида. Существенное расхождение в росте начинает появляться в воз-



Линейный рост различных групп восьмилетнего чира р. Щекурья (расчисленные данные).

1 — быстрорастущие; 2 — тугорослые.

расте трех-пяти лет и к восьмилетнему возрасту достигает (по длине тела) 6—7 см. Именно на четвертом-пятом году жизни у обского чира наступает половое созревание, а для нагула начинают использоваться самые различные участки бассейна: от Обской губы до низовьев р. Северной Сосьвы.

Основываясь на приведенных выше данных по биомассе бентоса в Обском бассейне, мы предполагаем, что быстрорастущие группы чира нагуливаются в основном в малых протоках Оби и мелководных сорах бассейна. Тугорослые группы особей в основном используют для нагула низовья левых притоков Оби: Северной Сосьвы, Сыни, Войкара и Соби. Появившиеся в молодом возрасте различия в росте у обского чира в дальнейшем сохраняются на протяжении большей части жизни. В наших уловах в возрасте 6+ лет тугорослые особи составляли около 10%, а в возрасте 8+ лет — до 40% рыб соответствующих возрастных групп.

Если бы рыбы использовали возможности роста полностью, то к моменту достижения предельного возраста могла произойти компенсация в росте отдельных групп чира. Однако этого не происходит, так как обский чир имеет укороченный жизненный цикл и, кроме того, часть половозрелых особей изымается из состава популяции задолго до достижения предельных для вида размеров и возраста. Об этом свидетельствуют полученные данные по возрастному составу. Самые старшевозрастные рыбы в наших уловах достигали возраста 10+ лет, тогда как предельный возраст чира считается 18—20 лет (Москаленко, 1971).

Особый интерес представляет тот факт, что часть отнерестовавших особей чира ежегодно остается на зимовку в верховьях нерестовых рек (Москаленко, 1958, 1971; Петкевич, 1971; Дормидонтов, 1971; Венглинский, 1974, 1974а; Шишмарев, 1974). Биологическое значение зимовки в нерестовых реках у сиговых Обского и Тазовского бассейнов заключается в том, что в условиях ежегодных зимних заморозов на реках Оби, Тазе, Пуре сиговые, зимующие в незаморных нерестовых притоках этих рек, представляют собой резерв вида, способный восполнить потери популяции под воздействием тех или иных неблагоприятных условий среды. Особи этой экологической группы смогут в последующем обеспечить восполнение и дальнейший рост численности популяции (Венглинский, 1969, 1970, 1974, 1974а).

Д. Л. Венглинский (1974а) дает общую схему образования экологических групп у полупроходных сиговых Обского бассейна. Схема эта приемлема, на наш взгляд, только для пеляди. Автор указывает, что рыбы, зимующие в горных, незаморных притоках Оби и Северной Сосьвы обычно отличаются более крупными размерами и весом, лучшими показателями линейно-весового роста, чем особи, зимующие в нижней Оби и Обской губе. Происходит это за счет более ранних сроков нагула и

увеличения его продолжительности, так как перезимовавшие в нерестовых реках особи пеляди и чира скатываются на места нагула (нижнее течение р. Северной Сосьвы и соровые системы этого бассейна) вслед за ледоходом.

Весьма вероятно, что пелядь в бассейне р. Северной Сосьвы может размножаться ежегодно, так как запасы зоопланктона нагульных угодий этой реки огромны — до 267,5 тыс. экз. на 1 м³ воды (Венглинский, 1974б) и способны обеспечить ее интенсивный линейно-весовой рост и быстрое созревание.

Многие исследователи (Москаленко, 1971; Петкевич, 1971, и др.) предполагают, что чир нерестует не ежегодно. Рыбы, остающиеся на зимовку в верховьях горных нерестовых рек, бедных по продуктивности, зимой почти не растут. Так, плотность бентосных организмов в р. Ляпине составляла даже в летний период всего 10 экз. на 1 м³ (Июффе, 1947). Перезимовавшие рыбы скатываются на нагул в низовья р. Северной Сосьвы, а позже в нижнюю Обь и Обскую губу. Вполне возможно, что необходимое для последующего нереста физиологическое состояние эти особи смогут приобрести лишь через несколько лет (предположительно через два-три года).

Рыбы, скатывающиеся после нереста в нижнюю Обь и Обскую губу, образуют вторую экологическую группу, особи которой имеют возможность более интенсивно питаться и расти всю зиму (Москаленко, 1971). Однако большая протяженность путей нагульно-нерестовых миграций требует расхода значительных энергетических запасов организма, на восстановление которых понадобится также не один год. Лишь незначительная часть особей рассмотренных выше групп чира потенциально сможет принять участие в размножении на следующий год.

Таким образом, в Обском бассейне существуют три экологические группы чира; первую составляют неполовозрелые особи, вторую производители, остающиеся после нереста на зимовку вблизи от мест размножения, а в состав третьей входят рыбы, скатывающиеся после нереста в низовья Оби и Обскую губу. Ежегодно происходит обмен особями между второй и третьей группами и поступление в них впервые созревающих рыб из первой.

Несомненно, что образование различных по составу и значению экологических групп обского чира способствует более полному освоению ареала, снижению пищевой конкуренции и сохранению численности популяции в условиях ежегодных заморозов и интенсивного промысла на р. Оби. С. С. Шварц (1960) отмечал, что усложнение структуры популяции значительно повышает ее приспособительные возможности. Отсюда образование экологических групп у обского чира, как один из путей повышения степени адаптации к условиям существования, имеет большое биологическое значение.

Выводы

1. Особи нерестового стада чира из р. Щекурьи, по сравнению с представителями этого вида из бассейнов других сибирских рек, имеют укороченный жизненный цикл, ограниченный 10 годами.

2. В сравнении с предыдущими годами возрастной состав изученного в 1973 г. стада чира изменился в сторону постарения, что связано главным образом со снижением интенсивности промысла данного вида в исследованном районе.

3. В процессе нереста происходят существенные изменения возрастного, размерного и полового состава производителей, обеспечивающие наиболее эффективное воспроизводство и более полное использование нерестилищ в р. Щекурье.

4. Темп роста различных групп чира данного стада в отдельных поколениях неодинаков. Во многом он определяется конкретными условиями нагула и зимовки на протяжении всей жизни.

5. Образование экологических групп у чира Обского бассейна является отражением высокой степени адаптации данного вида к специфичным условиям существования в водоемах Сибири и ведет к повышению жизнеспособности популяции в целом.

ЛИТЕРАТУРА

- Васнецов В. В. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых.— Зоол. журнал, 1934, т. 13, вып. 3.
- Васнецов В. В. Рост рыб как адаптация.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1947, т. 52, вып. 1.
- Васнецов В. В. О закономерностях роста рыб.— Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1953.
- Венглинский Д. Л. Особенности качественного состава популяций и некоторых других сторон экологии полупроходных рыб Тазовского бассейна.— Материалы Отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных УФАН СССР, 1969, вып. 3.
- Венглинский Д. Л. Особенности условий существования и экологии рыб Тазовского бассейна.— Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970 (УФАН СССР).
- Венглинский Д. Л. Экологические аспекты рационального использования запасов сиговых рыб Севера, Западной Сибири и Урала.— Тезисы докладов VI Симпозиума по проблеме «Биологические проблемы Севера», вып. 2. Якутск, 1974 (Якутск. фил. СО АН СССР).
- Венглинский Д. Л. Приспособление сиговых рыб к условиям существования в заморных водоемах Приобского Севера.— Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974а (ДВНЦ АН СССР).
- Венглинский Д. Л. О зоопланктоне низовьев р. Северной Сосьвы.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных, вып. 1. Свердловск, 1974б (УНЦ АН СССР).
- Венглинский Д. Л., Добринская Л. А., Амстиславский А. З. Особенности биологии некоторых промысловых рыб Обского Севера.— Проблемы Севера, вып. 11. М., «Наука», 1967.
- Волгин М. В., Лобовиков Л. Н. Чир реки Енисей.— Изв. ВНИОРХ, 1958, т. 44.

- Дормидонтов А. С. Характер покатной миграции сиговых в посленерестовый период.— Материалы симпозиума по проблеме «Биологические основы управления поведением рыб в связи с применением рыбозащитных и рыбопропускных сооружений». М., 1971.
- Иоффе Ц. И. Донная фауна Обь-Иртышского бассейна и ее рыбохозяйственное значение.— Изв. ВНИОРХ, 1947, т. 25, вып. 1.
- Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. М., «Наука», 1972.
- Кошелев Б. В. Некоторые закономерности роста и первого икротелания у рыб.— Закономерности роста и созревания рыб. М., «Наука», 1971.
- Красикова В. А., Сесягин С. М. Наблюдения за нерестом чира — *Coregonus nasus* (Pallas) — в р. Рыбной (система р. Пясины).— Вопросы ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 2 (23).
- Красикова В. А., Сесягин С. М. Биология и промысел чира *Coregonus nasus* (Pallas) р. Пясины.— Труды Красноярского отд. СибНИИРХ. Красноярск, 1967.
- Кугаевская Л. В. Обский чир как объект искусственного разведения.— Озерное и прудовое хозяйство в Сибири и на Урале. Тюменское кн. изд-во, 1967.
- Лещинская А. С. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база для рыб.— Труды Салехардского стационара УФАН СССР, 1962, вып. 2.
- Матюхин В. П. К биологии некоторых рыб реки Северной Сосьвы.— Биология промысловых рыб нижней Оби. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 49, 1966.
- Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюменское кн. изд-во, 1958.
- Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Сибири. М., Пищепромиздат, 1971.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М., «Наука», 1965.
- Новиков А. С. Рыбы реки Колымы. М., «Наука», 1966.
- Петкевич А. Н. Биологические основы рационального рыбного хозяйства в Обь-Иртышском бассейне.— Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. Тюменское кн. изд-во, 1971.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., «Пищевая промышленность», 1966.
- Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера.— Закономерности динамики численности рыб Белого моря в его бассейна. М., «Наука», 1966.
- Сальдау М. П. Питание рыб Обь-Иртышского бассейна.— Изв. ВНИОРХ, 1949, т. 28.
- Сидоров Г. П. Особенности роста и созревания рыб в условиях Заполярья.— Тезисы докладов VI Симпозиуму по проблеме «Биологические проблемы Севера», вып. 2. Якутск, 1974 (Якутск. фил. СО АН СССР).
- Смирнов В. В., Шумилов И. П. Омули Байкала. Новосибирск, «Наука», 1974.
- Чугунова Н. И. Методика изучения возраста и роста рыб. М., «Советская наука», 1952.
- Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных.— Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 21, 1960.
- Шишмарев В. М. К вопросу о миграциях сиговых рыб в бассейне р. Северной Сосьвы.— Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных, вып. 1. Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).

А. С. ЯКОВЛЕВА

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ
СТРУКТУРЫ ЧЕШУИ РЫБ
ПРИ ЭКОЛОГИЧЕСКОМ АНАЛИЗЕ**

Известно, что отдельные элементы чешуи рыб (кольца, склериты), возникающие в разное время на протяжении всей жизни той или иной особи, содержат определенную информацию об особенностях условий существования и закономерностях индивидуального развития и роста рыб. Многие исследователи занимались изучением структуры чешуи разных видов рыб с целью использования ее при разграничении локальных стад. Так, Эйнар Леа (Lea, 1927) пришел к выводу, что рельеф, образуемый рядами склеритов на поверхности чешуи сельди, имеет определенные характерные различия у отдельных рас. О разной структуре чешуи лососевых рыб в отдельных стадах писали Фэрстер (Faerster, 1929), Кид (Kidd, 1956); по строению чешуи, как указывал Коо (Коо, 1962), различаются все виды лососевых рыб. Е. И. Комарницкой (1939) установлено, что чешую трески можно использовать для расового анализа уловов.

Позднее в работах Ф. В. Крогиус (1958, 1970), Ф. В. Крогиус и Е. М. Крохина (1956), Д. А. Бивена (1961), Н. И. Куликовой (1970), М. М. Селифонова (1970), Билтона с соавторами (Bilton и др., 1964, 1965) и других исследователей показано на других видах рыб, что структурные особенности их чешуи и отолитов могут быть использованы как диагностический признак при изучении внутривидовой изменчивости рыб. При этом учитываются размеры чешуи и отдельных годовых колец, количество годовых колец, расположение склеритов на чешуйной пластинке, количество склеритов в каждой годовой зоне, их ширина.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для наших исследований послужили пробы чешуи чира из рек Маньи и Хулги. Сбор материала проведен в период нереста в октябре — ноябре 1971 г. в нижнем течении р. Маньи ($n=92$) и в октябре — ноябре 1972 г. в верхнем тече-

нии р. Хулги ($n=92$). Эти реки, сливаясь вместе, образуют р. Ляпин — приток р. Северной Сосьвы.

Чешую собирали у рыб под спинным плавником выше боковой линии. Обработка ее проводилась обычным способом: промывали в слабом растворе аммиака, очищая от слизи и пигмента; после осушки помещали 6—8 чешуек между предметными стеклами. Затем препараты просматривались с помощью микрофота 5ПО-1 при 20-кратном увеличении. При этом определены размеры наибольшего радиуса чешуи и отмечена ширина всех годовых колец. Так как центр чешуи определяется легко, то измеряется не диаметр, а радиус чешуи (данные измерений используются для обратного расчисления роста рыб).

Поскольку соотношение длины тела и размеров чешуи у чира старших возрастов (6+—11+) из рек Хулги и Маньи выражается прямой линией (Яковлева, 1976), расчисление роста проведено по формуле Розы Ли (Чугунова, 1959).

Скорость роста вычислена по формуле l_n/l_{n-1} , где l_{n-1} — длина тела рыб младшей возрастной группы, l_n — длина тела рыб старшего возраста (Смирнов, Божко, 1970).

При вычислении степени различий в величине радиуса чешуи применен метод разностей, позволяющий дать единую обобщенную оценку выявляемых различий (Смирнов и др., 1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Рост тела и чешуи рыб взаимосвязаны, поэтому изменения условий обитания, влияющие на рост рыб, находят свое отражение и в структуре чешуи. В связи с этим, прежде чем переходить к описанию структурных особенностей чешуи чира, следует рассмотреть некоторые особенности его роста.

Пробы чешуи чира взяты от рыб старшего возраста: от 6+ до 11+ лет. Одновозрастные группы исследованных рыб из обеих рек (табл. 1) незначительно отличаются друг от друга по длине тела (по Смитту). Изменения в длине тела рыб в возрастном ряду от 6+ до 11+ лет невелики и, казалось бы, могут свидетельствовать о том, что рыбы не растут.

Подобная картина наблюдалась при изучении биологии чира бассейна р. Колымы П. А. Дрягиным (1951), когда у рыб старших возрастных групп полученное соотношение годовичных приростов не отвечало действительности. Приводим данные этого исследователя:

Возраст рыб,								
лет	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+
Длина тела, см	49,9	50,0	52,0	55,3	55,7	52,0	52,7	51,4
Вес тела, кг	1,8	1,9	1,8	2,8	2,7	1,8	1,8	2,0

Пробы чира из рек Маньи и Хулги состояли из одноразмерных особей разного возраста, так как взяты они в период не-

Таблица 1

Длина годовиков чира (l_1) из рек Хулги и Маньи, рассчитанная по чешуе рыб разного возраста

Возраст, лет	Р. Хулга				Р. Манья			
	Длина тела рыбы, см	Радиус чешуи, мм	l_1	n	Длина тела рыбы, см	Радиус чешуи, мм	l_1	n
6+	48,8	92,2	11,6	6	46,9	84,8	13,5	8
7+	48,3	96,7	10,2	19	48,3	89,5	13,8	24
8+	47,9	90,2	10,5	31	47,8	88,2	13,9	25
9+	48,6	96,8	10,3	21	47,7	90,7	13,3	20
10+	47,4	93,3	10,1	12	47,9	89,0	13,3	10
11+	48,8	107,0	10,1	3	47,9	90,5	14,4	4
Среднее	47,97	96,0	10,4	—	47,75	88,8	13,7	—

раста, когда рыбы подбираются в группировки по размерному признаку. Поэтому естественно, что представленный материал не отражает истинного соотношения годовых приростов чира в каждой из рек.

По данным обратного расчисления, чiry из рек Маньи и Хулги росли по-разному, о чем свидетельствуют следующие числовые значения:

Возраст рыб, годы	Р. Хулга	Р. Манья	Возраст рыб, годы	Р. Хулга	Р. Манья
1	<u>10,45*</u>	<u>13,70</u>	7	<u>36,36</u>	<u>38,63</u>
	10,45	13,70		2,73	2,82
2	<u>14,13</u>	<u>17,41</u>	8	<u>39,53</u>	<u>40,76</u>
	3,68	3,71		3,17	2,13
3	<u>18,44</u>	<u>21,22</u>	9	<u>42,06</u>	<u>43,28</u>
	4,31	3,81		2,53	2,52
4	<u>22,73</u>	<u>25,67</u>	10	<u>44,48</u>	<u>46,54</u>
	4,29	4,45		2,42	2,36
5	<u>28,47</u>	<u>30,10</u>	11	<u>47,27</u>	<u>47,15</u>
	5,74	4,43		2,79	1,51
6	<u>33,60</u>	<u>35,81</u>			
	5,13	5,71			

* В числителе — длина тела рыб, см; в знаменателе — годовой прирост, см.

Годовики чира в р. Манье были крупнее, чем в р. Хулге. В последующие годы на протяжении всего возрастного ряда, как видно из приведенных числовых значений, это отличие в размерах сохранилось, хотя скорость роста длины тела чира из

р. Хулги была выше на всем протяжении возрастного ряда. Сказанное подтверждается следующими расчисленными данными:

Возраст рыб, годы	Р. Хулга	Р. Манья	Возраст рыб, годы	Р. Хулга	Р. Манья
1—2	1,35	1,27	6—7	1,08	1,08
2—3	1,31	1,22	7—8	1,09	1,06
3—4	1,23	1,21	8—9	1,06	1,06
4—5	1,25	1,17	9—10	1,06	1,05
5—6	1,18	1,19	10—11	1,06	1,03

Представляется вероятным, что чирь, нерестующие в реках Хулге и Манье, различаясь по темпу роста, действительно принадлежат к разным локальным экологическим группировкам, у которых отличаются не только места нагула и обеспеченность кормами, но и условия гидрохимического режима, особенно в зимний подледный период времени. Возможность образования таких группировок в пределах популяций различных видов сиговых рыб в реках Оби, Тазе и Пуре отмечалась ранее (Венглинский, 1974).

Различия в условиях обитания должны влиять не только на темп роста самих рыб, но и на рост их чешуи. По наблюдаемым данным обнаружено, что отличающиеся незначительно по длине тела одновозрастные чирь из обеих рек различаются по длине переднего радиуса чешуи (табл. 2). Эти различия между группами 7+ — 9+-летних рыб, представленных достаточным количеством особей (см. табл. 1 и расчисленные данные о скорости роста длины тела), проявляются на уровне 98—98,6% (по одностороннему критерию; Митропольский, 1961). Так, группы 8+-летних рыб по длине тела не отличаются ($t=0,11$), а по величине радиуса чешуи различия заметны ($t=1,9$).

Для увеличения объема выборок все полученные разности средних значений суммируются и вычисляется усредненная оценка различий в размерах тела и величине радиуса чешуи для всех возрастных групп вместе. Полученная достоверность показывает, что чирь рек Хулги и Маньи по размерам тела не отличаются ($t=0,38$), а по величине радиуса чешуи различия существенны ($t=3,04$). Радиус чешуи больше у рыб из р. Хулги. И по расчисленным данным, радиус чешуи во всех возрастных группах (1—11) чира из р. Хулги больше (р. Хулга: 11,16; 19,40; 28,65; 38,63; 51,47; 62,88; 73,84; 81,37; 86,93; 93,21; 92,28; р. Манья: 10,76; 19,25; 27,97; 38,14; 48,42; 60,89; 70,90; 76,53; 81,77; 86,57; 88,88). В то же время чирь из р. Хулги по сравнению с чирами того же возраста из р. Маньи имеют, как мы показали выше, меньшую длину тела.

Расположение кривых линий в системе координат свидетельствует о том, что и одноразмерные чирь из обеих рек отличаются по величине радиуса чешуи (у чиров р. Хулги он больше, см. рисунок). Поскольку различия в размерах радиуса довольно существенны, представляют интерес структурные особенности

Таблица 2

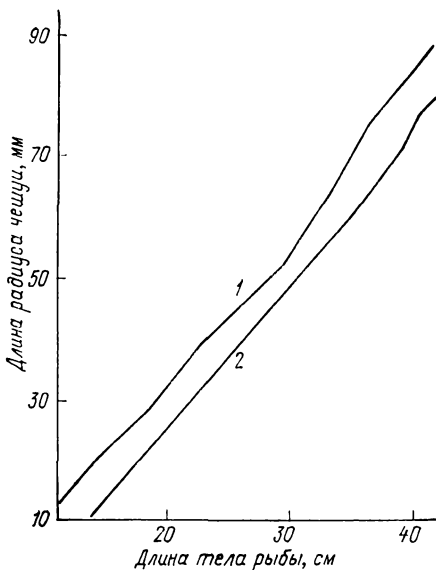
Различия по радиусу у одновозрастных особей чира из рек Хулги ($x_1 \pm s_1$) и

Возраст, лет	Длина тела, см			
	$x_1 \pm s_1$	$x_2 \pm s_2$	$\pm \sqrt{\frac{x_1 - x_2}{s_1^2 + s_2^2}}$	t
6+	48,80 ± 0,91	46,88 ± 1,33	+1,92 ± 1,61	1,19
7+	48,30 ± 0,91	48,33 ± 0,40	-0,03 ± 0,99	0,06
8+	47,88 ± 0,68	47,75 ± 0,88	+0,13 ± 1,11	0,11
9+	48,65 ± 0,72	47,65 ± 0,53	+1,0 ± 0,89	1,12
10+	47,38 ± 1,52	47,94 ± 1,27	-0,56 ± 1,98	0,28
Сумма . . .	241,01 ± 4,74	238,55 ± 4,41	+2,46 ± 6,58	—
Среднее . .	—	—	+0,49 ± 1,30	0,38

чешуи. Нами рассмотрен один из признаков, сопряженный с размерами радиуса чешуи,— ширина годовых колец.

Судя по чешуйным препаратам, у большинства особей чира из р. Хулги первые пять годовых колец чешуи трудноразличимы и по сравнению с последующими более узкие. Вероятно, эти особи чира нагуливались в течение пяти лет в каких-то однородных условиях, не мигрируя. Начиная с шестого годового кольца, нарастание склеритов идет неравномерно. За одним-двумя годами с очень хорошим приростом идет год с малым приростом. Можно полагать, что чира, достигшие пятилетнего возраста, периодически совершают нерестовые миграции, что отражается на росте рыб и характере нарастания склеритов чешуи.

Другая часть чешуйных препаратов чира из р. Хулги свидетельствует о том, что годовое кольцо за 1969 г. у группы особей (32 экз.) и за 1970 г. у другой группы (35 экз.) самое широкое в сравнении с остальными смежными годовыми кольцами чешуи. Наибольшее количество особей чира из р. Маньи в тех группах рыб,



Соотношение размеров тела и радиусов чешуи у чира рек Хулги (1) и Маньи (2) (расчисленные данные).

Манья ($x_2 \pm s_2$)

Радиус чешуи, мм			
$x_1 \pm s_1$	$x_2 \pm s_2$	$\pm \sqrt{\frac{x_1 - x_2 \pm s_1 \pm s_2}{s_1^2 + s_2^2}}$	t
92,17±5,23	84,75±5,68	+7,42±7,72	0,80
96,68±3,29	89,50±1,82	+7,18±3,75	1,91
93,06±1,86	88,16±1,71	+4,90±2,52	1,90
96,76±2,39	90,70±1,63	+6,06±2,89	2,09
93,25±2,42	88,70±1,85	+4,55±3,05	1,30
471,92±15,19	441,81±12,69	+30,11±9,89	—
—	—	+6,02±1,98	3,04

на чешуе которых самые широкие кольца за 1969 г. (39 экз.) и за 1970 г. (42 экз.). В целом о встречаемости широких годовых колец на чешуе чира из рек Хулги и Манья дают представление следующие данные:

Год	Р. Хулга	Р. Манья	Год	Р. Хулга	Р. Манья
1963	0*	1	1968	9	17
	0	1,1		9,7	18,3
1964	0	4	1969	32	39
	0	4,3		34,7	42,3
1965	0	6	1970	35	42
	0	6,5		38,0	45,6
1966	4	9	1971	29	8
	4,3	9,7		31,5	8,7
1967	2	10	1972	1	—
	2,2	10,8		1,1	—

* В числителе — колич. экз.; в знаменателе — удельный вес, %.

Таким образом, по встречаемости широких годовых колец на чешуе в одни и те же годы различий у чира из рек Манья и Хулги не обнаружено. На чешуе остальных рыб в обеих пробах количество широких колец и их расположение в пределах чешуи различное.

Широкое годовое кольцо можно рассматривать как показатель хорошего темпа роста и нагула в благоприятных условиях. Кроме того, широкие годовые кольца могут быть заложены в те годы, когда чир пропускает нерест. В этом случае вся энергия затрачивается на рост тела. И рост чешуи служит отражением процесса нарастания массы тела. Нерестовый период, как изве-

стно, характеризуется замедлением роста, причем на чешуе закладывается более узкое годовое кольцо. Поэтому широкие годовые кольца могут свидетельствовать о пропуске икротаяния в течение одного, реже двух лет подряд, что может быть объяснено неблагоприятными условиями гидрологического режима. Возможно, две наиболее многочисленные группы рыб, имеющих чешую с широкими годовыми кольцами за 1969 или 1970 гг., выделенные в пробах из обеих рек, именно в эти годы, скорее всего, не участвовали в нересте.

У чира из р. Маньи на чешуе почти все кольца трудноразличимы, склериты тесно расположены. А видимость годичных колец — весьма важный признак, так как, по мнению П. А. Дрягина (1951, с. 341—342), «степень отчетливости отложений годичных колец и темп роста могут служить очень важным индикатором для суждения, находится ли данный вид в благоприятных условиях обитания или же в условиях переменяющегося или постоянного угнетения». По-видимому, влияние экологических факторов находит свое отражение в росте чешуи, и этим обусловлен иной характер ее роста у чира из р. Маньи по сравнению с хулгинским. Это дает нам основание говорить о различиях в условиях обитания исследуемых рыб.

Таким образом, в результате анализа полученных данных установлено, что различия в размерах радиуса чешуи при сравнении одноразмерных особей могут служить показателем отличий в темпе роста рыб в разных водоемах (смежных или изолированных); структурные особенности чешуи (ширина годовых колец, их видимость) позволяют судить об условиях развития и роста рыб. Исходя из этого, можно заключить, что исследование структуры чешуи способствует изучению экологических особенностей чира в водоемах бассейна р. Северной Сосьвы. Несомненно также, что дальнейшее исследование структуры чешуи необходимо, причем на материале возможно большого числа водоемов. При этом больше внимания следует уделять изучению связей между строением чешуи и условиями обитания рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Бивен Д. А. Различия в характере чешуи кеты Дальнего Востока и Аляски.— Вопросы ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 1 (18).
- Венглинский Д. Л. Приспособление сиговых рыб к условиям существования в заморных водоемах Приобского Севера.— Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974 (ДВНЦ АН СССР).
- Дрягин П. А. Материалы по биологии чира бассейна р. Колымы.— Труды Карело-Финского отд. ВНИОРХ, 1951, т. 3.
- Камерницкая Е. И. Различение косяков трески Баренцова моря по структуре чешуи.— Труды ВНИРО, т. 4. М., Пищепромиздат, 1939.
- Крогиус Ф. В., Крохин Е. М. Результаты исследований биологии неркн-красной, состояния ее запасов и колебаний численности в водах Камчатки.— Вопросы ихтиологии, 1956, вып. 7.

- Крогиус Ф. В. О строении чешуи камчатской красной разных локальных стад.— Материалы по биологии морского периода жизни дальневосточных лососей. М., 1958.
- Крогиус Ф. В. О различных типах чешуи красной в бассейне Камчатки и времени образования годового кольца.— Изв. ТИНРО, 1970, т. 74.
- Куликова Н. И. Структура чешуи и характер роста кеты различных стад.— Там же.
- Митропольский А. К. Техника статистических вычислений. М., Физматгиз, 1961.
- Селифонов М. М. О структуре чешуи молоди красной курильского озера.— Изв. ТИНРО, 1970, т. 74.
- Смирнов В. С., Божко А. М. Относительный вес сердца рыб как показатель дифференциации внутривидовых группировок.— Биология и продуктивность водных организмов. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, 1970, вып. 72.
- Смирнов В. С., Божко А. М., Рыжков Л. П., Добринская Л. А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб.— Труды СевНИОРХ, т. 7. Петрозаводск, «Карелия», 1972.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Яковлева А. С. О соотношении роста тела и чешуи чира в разных водоемах.— Закономерности роста и морфологические особенности рыб в различных условиях существования. Труды Ин-та экологии растений и животных УИИЦ АН СССР, 1976, вып. 99.
- Bilton H. T., Jenkinson D. W., Shepard M. P. A key to Five Species of Pacific Salmon (Genus *Oncorhynchus*) Based on Scale Characters.— J. Fisheries Res. Canada, 1964, vol. 21, N 5.
- Bilton H. T., Ricker W. E. Supplementary Checks on the Scales of Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and Chum Salmon (*O. keta*).— J. Fisheries Res. Canada, 1965, vol. 22, N 6.
- Lea E. The Herrings scale as a certificate of origin, its applicability to race investigations.— Rep. Proc., 1927, vol. 4.
- Faerster R. E. An investigation of the life-history and propagation of the sockeye salmon at Cultus-lake. B. C. Introduction and the run of 1928.— Contr. Canad. Biol., 1929, N 5(1).
- Kidd G. Scale ring counts pinpoint sockeye races.— Western Fisheries, 1956, vol. 52, N 6.
- Koo T. S. Y. Differential Scale Characters among Species of Pacific Salmon.— Univ. Washington Publ. in Fish., New Ser., 1962, vol. 1.

Н. С. ВЛАДЫЧЕНСКАЯ, О. С. КЕДРОВА

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ГЕНОМОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ РОДА *COREGONUS*

Обширная и разнородная группа рыб выделяется среди прочих позвоночных значительными вариациями в размерах геномов своих представителей. Это объясняется тем, что в группе рыб широко распространены явления тандемной дупликации генов и полиплоидии с последующей диплоидизацией геномов в большей или меньшей степени. Уже по указанным причинам исследование молекулярной организации геномов рыб очень важно.

Род *Coregonus* замечателен своей крайней изменчивостью, представляющей общебиологический интерес (Кузнецов, 1973; Амстиславский, 1974; Венглинский, Беляев, 1974). Он является молодым родом, система его разработана недостаточно; вопрос о числе видов в нем в большой мере остается открытым. Проблема *Coregonus* по словам Свэрдсона, это проблема изменчивости и видообразования (Svärdson, 1949, цит. по Кузнецову, 1973).

Генетический анализ показывает, что у сигов сравнительно небольшие изменения генотипа могут сопровождаться существенными изменениями фенотипа: их сильно различающиеся морфологические формы сравнительно легко скрещиваются между собой (Кузнецов, 1973). В целом фауну сигов еще нельзя считать сложившейся, достигшей состояния стабильности. Очевидно, что для такого рода особенно большое значение имеет анализ близкородственных форм на молекулярном уровне.

Один из подходов к исследованию молекулярной организации геномов эукариот — исследование гетерогенности их ДНК. Известно, что ДНК эукариот содержит фракции с разной степенью повторяемости нуклеотидных последовательностей — от единичных повторений до сотен тысяч (Britten, Kohne, 1967); эти последовательности могут быть сгруппированы или определенным образом распределены по всему геному, чередуясь с уникальными последовательностями (Britten, Davidson, 1973).

Распределение и свойства фракций ДНК с различной степенью повторяемости являются специфическими характеристиками генома и позволяют судить в определенной степени о принципах и деталях его организации.

Общепринятый способ анализа фракций повторяющихся последовательностей в ДНК — исследование кинетики ее реассоциации. Нити двойной спирали ДНК, будучи разделены при денатурации, могут в определенных условиях реассоциировать, спариваясь своими комплементарными участками. Чем выше концентрация одинаковых последовательностей в растворе, тем больше будет скорость их реассоциации, поэтому каждая данная фракция ДНК реассоциирует тем быстрее, чем больше степень повторяемости полинуклеотидных участков в ней. С другой стороны, скорость реассоциации ДНК или ее фракций обратно пропорциональна сложности генома или сложности каждой данной фракции. В соответствии с этим на кривых кинетики реассоциации ДНК в виде более или менее дискретных ступеней прослеживается реассоциация отдельных фракций, различающихся по степени повторяемости (Britten, Kohne, 1967).

Для исследования кинетики реассоциации мы выделяли ДНК из фиксированных спиртом печени или гонад сига по принятой в лаборатории биоорганической химии МГУ методике (Антонов и др., 1971). Фиксированный материал был любезно предоставлен нам сотрудниками Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Использовали ДНК, фрагментированную ультразвуком до длины 300—500 пар нуклеотидов; ДНК денатурировали нагреванием и инкубировали отдельные пробы с различной концентрацией в течение неодинакового времени при температуре 60° С, что примерно на 25° ниже температуры «плавления» ДНК при денатурации; реассоциировавшую ДНК отделяли от денатурированной на колонках с гидроксипатитом.

Кривые кинетики реассоциации строили, откладывая значения величины реассоциировавшей ДНК в процентах от всей ДНК против логарифма произведения начальной концентрации денатурированной ДНК в молях на время инкубации в секундах C_0t (Britten, Kohne, 1967). По величине C_0t , при которой реассоциирует половина данной фракции ($C_0t_{1/2}$), судили о скорости ее реассоциации. Размер генома рассчитывали, сравнивая скорость реассоциации исследуемой ДНК и скорость реассоциации ДНК *E. coli*, величина генома которой известна; повторяемость во фракциях рассчитывали аналогичным образом, исходя из количества ДНК в данной фракции и сравнивая скорость ее реассоциации со скоростью реассоциации ДНК *E. coli* (Britten, Kohne, 1967; Куприянова и Тимофеева, 1973).

Кривые кинетики реассоциации ДНК исследованных нами сига (рис. 1—3) в целом типичны для рыб (Куприянова и Тимофеева, 1973; Kupriyanova, Timofeeva, 1974; Helleiner и др., 1974; Владыченская и др., 1974). Они демонстрируют наличие

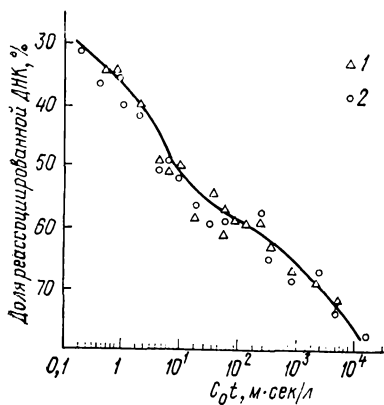


Рис. 1. Кривые кинетики реассоциации ДНК печени (1) и гонад (2) чира из р. Хулги.

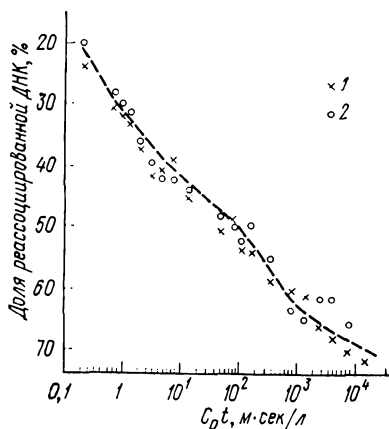


Рис. 2. Кривые кинетики реассоциации ДНК ряпушек из рек Мессо-Яха (1) и Щучья (2).

в этих ДНК очень быстро реассоциирующих последовательностей, последовательностей с промежуточной скоростью реассоциации и уникальных последовательностей. Реассоциация последовательностей промежуточной фракции ДНК сигаов происходит примерно в том же интервале, что и у прочих исследованных рыб (от $C_0t=1$ до $C_0t=100-200$), а повторяемость в этих фракциях (порядка 10^2) также не отличается принципиально от повторяемости в аналогичных фракциях прочих рыб (Куприянова, Тимофеева, 1973; Кургьянова, Тимофеева, 1974; Владыченская и др., 1974; Владыченская и др., 1975).

С другой стороны, как показывает характер реассоциации ДНК сигаов, она отличается некоторыми особенностями, специ-

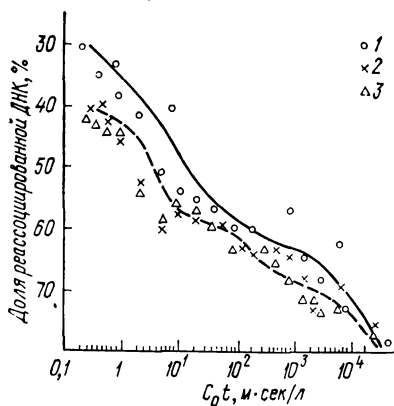


Рис. 3. Кривые кинетики ДНК чира из рек Хулги (1), Манья (2) и Шекурьи (3).

фическими для данной группы. ДНК исследованных нами сигаов содержит чрезвычайно большое количество последовательностей, реассоциирующих с высокой скоростью, практически мгновенно (при C_0t менее 0,2); количество таких последовательностей составляет у них до 40% всей ДНК, тогда как у прочих исследованных рыб оно обычно не превышает 20% (Куприянова и Тимофеева, 1973; Кургьянова, Тимофеева, 1974; Владыченская и др., 1974; Владыченская и др., 1975). Эти последовательности могут представлять собой ядерные сател-

Характеристика фракций с различной степенью повторяемости последовательностей в ДНК сигов

Рыба	Река	$C_0 t_{1/2}$	От всей ДНК, %	$C_0 t_{1/2}$	От всей ДНК, %	Повторяемость	$C_0 t_{1/2}$	От всей ДНК, %
Ряпушка	Мессо-Яха	0,2	25	3,5	25	220	800	25
Ряпушка	Щучья	0,2	20	3,5	30	200	800	20
Чир	Хулга	0,2	30	6	30	350	1500	20
Чир	Шекурья	0,2	41	1,5 } 5	17 } 24	680 } 320	1200	15
				30 } 5	7 } 24	18 }		
Чир	Манья	0,2	42	1,5 } 5	16 } 23	670 } 300	1200	15
				30 } 5	7 } 23	15 }		

литные ДНК, характеризующиеся высокой частотой повторяемости (Waring, Britten, 1966), и обращенные повторы, реассоциирующие мгновенно за счет спаривания соседних участков нити ДНК (Черч и др., 1974). Последовательности, реассоциирующие с промежуточной скоростью ($C_0 t_{1/2}$ порядка единиц) у разных сиговых рыб представлены более или менее гетерогенной фракцией и составляют около 30% ДНК. Их реассоциация начинается при $C_0 t = 1$ и заканчивается при $C_0 t$ около 100, что соответствует для данных геномов степени повторяемости порядка сотен.

Характерная особенность реассоциации ДНК сигов — сравнительно позднее начало реассоциации уникальных последовательностей (после $C_0 t = 100—200$), что может указывать на довольно значительную величину геномов рыб этого рода. Количество уникальных последовательностей у сигов (15—20%) несколько меньше, чем у большинства исследованных рыб, у которых оно составляет около 50% и более (Куприянова и Тимофеева, 1973; Helleiner и др., 1974; Владыченская и др., 1974; Владыченская и др., 1975), т. е. соотношение между повторяющимися и уникальными последовательностями у них несколько изменено в сторону преобладания повторов. Приводим данные о количественных характеристиках фракций ДНК рыб рода *Sorogonus* из пяти рек Обского бассейна (см. таблицу).

Поскольку в опытах мы использовали для исследования кинетики реассоциации ДНК из разных органов — печени и гонад, мы сочли целесообразным сравнивать кривые, полученные для ДНК печени и гонад только у чира. Оказалось, что эти кривые не отличаются друг от друга (см. рис. 1) и, следовательно, использование разных органов в нашем случае допустимо. Отсутствие различий в кривых для ДНК, полученных независимо и из разных препаратов, свидетельствует о надежности используемых нами методов.

В соответствии с поставленными задачами, мы провели сравнительный анализ кинетики реассоциации ДНК форм ряпушек

и чиров, обитающих в разных реках. Сибирская ряпушка *C. sardinella* была взята из р. Щучей, впадающей в Обскую губу, и р. Мессо-Яхи, впадающей в Тазовскую губу. Кривые кинетики реассоциации ДНК этих двух форм не различаются между собой (см. рис. 2). ДНК этих рыб содержит 20—25% мгновенно связывающегося материала. Последовательности с промежуточной частотой повторяемости составляют 30% ДНК; они реассоциируют в виде одной фракции при $C_0t_{1/2}=3,5$; форма участка кривой, соответствующего их реассоциации, не исключает гетерогенность этой фракции, т. е. наличие нескольких субфракций в ее составе. Гетерогенность фракций последовательностей с промежуточной частотой повторений наблюдается у рыб довольно часто; несколько фракций таких последовательностей обнаружено у форели, вьюна (Куприянова и Тимофеева, 1973), гольца (Киргианова, Тимофеева, 1974); у акулы, кеты, чавычи и голавля фракция повторов с промежуточной частотой также обнаруживает значительную гетерогенность (Владыченская и др., 1975). Это объясняется присутствием нескольких семейств повторяющихся последовательностей, различающихся по частоте повторений и длине повторяющихся участков. Рассматривая промежуточную фракцию ДНК ряпушек в целом, можно считать степень повторяемости в ней около 220. Судя по кривым, эта фракция не отделяется четко от фракции уникальных последовательностей. Уникальные последовательности ДНК ряпушки реассоциируют, начиная с $C_0t=100-150$, при $C_0t_{1/2}$ около 800. Приблизительный размер генома обеих форм сибирской ряпушки соответствует $2,6 \times 10^9$ пар нуклеотидов ДНК.

Чирь *C. nasus*, геномы которых мы исследовали, обитают в притоках р. Северной Сосьвы — Хулге, Манье и Щекурье. Форма и характер кривых кинетики реассоциации ДНК этих чиров (см. рис. 3) позволяют высказать следующие соображения о характере распределения в их ДНК нуклеотидных последовательностей. Чирь, как и ряпушки, содержат большое количество последовательностей, реассоциирующих при $C_0t < 0,2$. Реассоциация повторяющихся последовательностей у чиров из рек Хулги, с одной стороны, Маньи и Щекурьи — с другой, происходит несколько неодинаково. У чиров из р. Хулги последовательности с промежуточной частотой повторений реассоциируют в виде одной довольно гетерогенной фракции в области $C_0t=0,2-100$ при $C_0t_{1/2}$ около 6; количество этих последовательностей составляет 30% всей ДНК, а число повторений — 350. У чиров из рек Маньи и Щекурьи наблюдается реассоциация довольно гомогенной фракции в области $C_0t=0,2-10$ при $C_0t_{1/2}$ примерно 1,5; количество последовательностей в этой фракции составляет около 16—17% ДНК, а их повторяемость — 660. В области промежуточных значений C_0t (10—100) можно заметить реассоциацию еще одной фракции (менее 10%) с $C_0t_{1/2}$ около 30 и невысокой повторяемостью участков (15—20).

Таким образом, вместо одной гетерогенной фракции промежуточных последовательностей в ДНК у чиров из р. Хулги, мы имеем у чиров из рек Маньи и Шекурьи две более гомогенные фракции. Рассматривая у этих чиров весь материал, реассоциирующий в промежуточной области, можно заметить, что его кинетические характеристики не отличаются принципиально от характеристик промежуточной фракции чиров из р. Хулги ($C_0t_{1/2}$ около 5, повторяемость 300—320); общее количество последовательностей, реассоциирующих в области промежуточных значений C_0t , составляет в ДНК чиров из рек Маньи и Шекурьи около 25%. Очевидно, суть различий в характере реассоциации последовательностей с умеренной частотой повторений у чиров состоит в разной степени дискретности семейств последовательностей, образующих эту фракцию. ДНК чиров различаются также в отношении количественного распределения фракций повторяющихся последовательностей: при общем их одинаковом количестве (около 60% всей ДНК) у чиров из р. Хулги количество последовательностей примерно одинаково в быстрой и промежуточной фракциях, а у чиров из рек Маньи и Шекурьи мгновенно реассоциирующие последовательности преобладают над промежуточными (см. таблицу).

Количество уникальных последовательностей в ДНК всех чиров примерно одного порядка (около 15%); уникальные последовательности ДНК у чиров из рек Маньи и Шекурьи реассоциируют несколько быстрее, чем у чиров из реки Хулги ($C_0t_{1/2}=1200$ и 1500 соответственно). Размеры геномов в целом у них одинаковы и составляют около 6×10^9 пар нуклеотидов ДНК.

При сравнении характера реассоциации ряпушек и чиров можно отметить следующее. При общем однотипном ходе кривых кинетики реассоциации ДНК этих рыб, имеются некоторые различия в количественном распределении и характеристиках ДНК во фракциях. Содержание уникальных последовательностей в ДНК чиров немного меньше, чем в ДНК ряпушек, а количество повторяющихся больше, в основном за счет мгновенно реассоциирующих последовательностей; повторяемость во фракции с промежуточной частотой у ряпушек меньше, чем у чиров. ДНК чиров характеризуется большей дискретностью фракций по сравнению с ДНК ряпушек; уникальные последовательности ДНК чиров реассоциируют медленнее, чем ДНК ряпушек, а геномы чиров по своим размерам превосходят геномы ряпушек. Таким образом, в данном случае, как и в ряде других случаев у рыб (Владыченская и др., 1975), имеет место различная организация ДНК в геномах представителей различных видов одного рода.

Результаты наших исследований по кинетике реассоциации ДНК некоторых видов рыб позволяют заключить, что формы их из разных мест обитания могут иметь как сходные, так и

несколько различные геномы. В первом случае, как это имеет место у чиров из рек Маньи и Щекурьи и у ряпушек, приуроченность к разным водоемам не связана с различиями на уровне организации ДНК; генетический материал данных форм сигов из этих рек представляя в общем одинаковым набором нуклеотидных последовательностей. Иная ситуация наблюдается при сравнении ДНК чиров из рек Маньи и Щекурьи, с одной стороны, и Хулги — с другой. Судя по кривым кинетики реассоциации, ДНК в геномах этих рыб организована по-разному. Наибольшие различия наблюдаются во фракции последовательностей с умеренной степенью повторяемости, которые, по современным представлениям, имеют отношение к процессам генной регуляции (Britten, Davidson, 1973). Очевидно, у чиров из разных рек эти последовательности представлены группами, несколько различающимися по длине повторяющихся участков и по степени их повторяемости. Такие различия могли возникнуть за счет дивергенции исходных групп повторяющихся последовательностей.

Высокую изменчивость сигов нередко рассматривают как следствие приспособления к изменчивым условиям их существования. Однако известны случаи, когда рыбы в равно изменчивых условиях не обладают такой большой пластичностью, как сизи, и наоборот (Кузнецов, 1973). В этой связи существенным является вопрос о соотношении и модификационной изменчивости у сигов. Пример с различиями в организации геномов у близкородственных форм чиров позволяет думать, что изменчивость у них может быть связана и с различиями на уровне генотипа.

Некоторые особенности строения геномов сиговых рыб, видимо, имеют отношение к их высокой изменчивости. В частности, заслуживает внимания присутствие в ДНК сигов последовательностей с высокой скоростью реассоциации, значительную часть которых, вероятно, составляют последовательности сателлитной ДНК. Согласно данным, полученным на млекопитающих (кенгуровые крысы; Mazrimas, Hatch, 1972), более изменчивые виды содержат больше сателлитной ДНК по сравнению с менее изменчивыми; предполагается, что сателлитная ДНК в какой-то мере ответственна за обеспечение генетической лабильности. Не исключено, что высокое содержание мгновенно реассоциирующих последовательностей у сигов связано также с их изменчивостью. Из прочих исследованных рыб такое большое количество быстрореассоциирующего материала наблюдалось только у тресковых рыб (Helleiner и др., 1974).

Отличительная черта исследованных нами сигов — значительная величина их геномов ($2-5 \times 10^9$ пар нуклеотидов ДНК). Такая величина соизмерима с величиной генома млекопитающих (Bachmann и др., 1972). Полученные нами данные

хорошо согласуются с известными для лососевых рыб величинами размеров генома, определенными цитофотометрически (порядка 3×10^9 пкг ДНК; Ohno, 1970; Britten, Davidson, 1971; Hinegardner, Rosen, 1972; Vachmann и др., 1972). Геномы больших размеров вообще характерны для лососевых рыб; прочие костистые рыбы, как правило, имеют геномы меньших размеров — порядка 1—2 пкг ДНК (Оно, 1973; Hinegardner Rosen, 1972). Согласно современным данным, более специализированные формы рыб содержат меньше ДНК, чем менее специализированные, в пределах одной и той же филетической группировки (Ebeling и др., 1971; Hinegardner, Rosen, 1972). Наличие большого количества ДНК у неспециализированных форм обеспечивает их большую генетическую лабильность; при специализации, с появлением более определенных и ограниченных функций, количество ДНК уменьшается. «Лососевые рыбы представляют собой группу, содержащую в мозаичном виде все основные черты, представляющие сырой материал для эволюции в направлении более продвинутых групп» (Greenwood, 1966, цит. по Hinegardner, Rosen, 1972); в этой связи неудивителен факт наличия большого количества ДНК в их геномах. Сиги, наиболее молодой и изменчивый род из всех лососевых, являются к тому же тетраплоидами. Их большой геном возник, по-видимому, путем полиплоидизации генома диплоидного предка (Ohno, 1970) и обеспечивает возможности для их изменчивости в различных направлениях.

ЛИТЕРАТУРА

- Амстиславский А. З. Внутривидовая дифференциация сига-пыжьяна Обского бассейна.—Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных, ч. 1. Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).
- Антонов А. С., Владыченская Н. С., Петров Н. Б. Выделение препаратов ДНК из тканей беспозвоночных животных и высших растений, фиксированных спиртом.—Научные доклады высшей школы. Биол. науки, 1971, вып. 137.
- Венглинский Д. Л., Беляев В. И. К изучению структуры стада производителей пеляди р. Северной Сосьвы.—Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных, ч. 1. Свердловск, 1974 (УНЦ АН СССР).
- Владыченская Н. С., Мирошниченко Г. П., Вальехо-Роман К. М., Петров Н. Б., Антонов А. С. Особенности строения геномов некоторых позвоночных животных.—Научные доклады высшей школы. Биол. науки, 1974, вып. 102.
- Владыченская Н. С., Кедрова О. С., Антонов А. С. Кинетика реассоциации ДНК и особенности строения геномов рыб.—Научные доклады высшей школы. Биол. науки, 1975, вып. 105.
- Кузнецов В. В. Изменчивость в группе молодых видов животных (на примере сегов — род *Coregonus*).—Некоторые проблемы теории эволюции. М., 1973 (Второй Моск. мед. ин-т).
- Куприянова Н. С., Тимофеева М. Я. Характеристика промежуточной фракции повторяющихся нуклеотидных последовательностей ДНК.—Молекулярная биология, 1973, т. 7.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., 1973.

- Черч Р. Б., Рысков А. П., Георгиев Г. П. Структура ядерной про-м РНК. VI. «Обращенные повторы» в ДНК и их гибридизация с двуспиральными участками про-м РНК.—Молекулярная биология, 1974, т. 8.
- Bachmann K., Goin O., Goin K. Nuclear DNA amount in vertebrates.—Brookhaven. Symp. Biol., 1972, vol. 23.
- Britten R., Davidson E. Repetitive and non-repetitive DNA sequences and speculation of evolutionary novelty.—Quart. Rev. Biol., 1971, vol. 46.
- Britten R., Davidson E. Organization, transcription and regulation in the animal genome.—Quart. Rev. Biol., 1973, vol. 48.
- Britten R., Kohne D. Nucleotide sequence repetition in DNA.—Carn. Inst. Yearb., 1967, vol. 65.
- Edeling A., Atkin N., Setzer P. Genome sizes of teleostean fishes: increase in some deep-sea species.—Amer. Naturalist, 1971, vol. 105.
- Greenwood P., Rosen D., Weitzmann S., Myers G. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms.—Amer. Mus. Natur. Hist. Bull., 1966, vol. 131.
- Helleiner C., Huh T., Saugster S. Satellites and rapidly reassociating fractions in the DNA of Gadidae (Codfishes).—Compar. Biochem. and Physiol., 1974, vol. 486.
- Hinegardner R., Rosen D. Cellular DNA content and the evolution of teleostean fishes.—Amer. Naturalist, 1972, vol. 106.
- Kuprijanova N., Timofeeva M. Repeated nucleotide sequences in the loach genome.—Europ. J. Biochim., 1974, vol. 44.
- Mazrimas J., Hatch F. A possible relationship between satellite DNA and the evolution of kangaroo rat species (Genus Dipodomys).—Nature New Biol., 1972, vol. 240.
- Ohno S. The enormous diversity in genome sizes of fish as a reflection of Nature's extensive experiments with gene duplication.—Trans. Amer. Fish. Soc., 1970.
- Svärdson G. The Coregonid problem. 1. Some general aspects of the problem.—Inst. Freshwater Res., 1949, vol. 29.
- Waring M., Britten R. Nucleotide sequence repetition: a rapidly reassociating fraction of mouse DNA.—Science, 1966, vol. 154.

СОДЕРЖАНИЕ

	<i>Стр.</i>
Д. Л. Венглинский, В. М. Шишмарев, И. А. Паракецов, С. М. Мельниченко. Экологические аспекты естественного воспроизводства и охраны сиговых рыб	3
В. М. Шишмарев. Морфологическая характеристика некоторых видов рыб бассейна реки Северной Сосьвы . . .	38
А. В. Лугаськов. Экологические особенности чира <i>Coregonus nasus</i> (Pallas) реки Щекурьи	74
А. С. Яковлева. Использование особенностей структуры чешуи рыб при экологическом анализе	86
Н. С. Владыченская, О. С. Кедрова. Сравнительный анализ геномов некоторых видов рыб рода <i>Coregonus</i>	94

УДК 597.0/5

Экологические аспекты естественного воспроизводства и охраны сиговых рыб. Венглинский Д. Л., Шишмарев В. М., Мельниченко С. М., Паракецов И. А. «Морфоэкологические особенности рыб бассейна реки Северной Сосьвы». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Дана характеристика особенностей экологии сиговых рыб р. Северной Сосьвы, определяющих характер и темп воспроизводства их популяций. Представлена сравнительная оценка мест и условий их размножения.

Табл. 5. Илл. 1. Библ. 46 назв.

УДК 597.0/5—14

Морфологическая характеристика некоторых видов рыб бассейна реки Северной Сосьвы. Шишмарев В. М. «Морфоэкологические особенности рыб бассейна реки Северной Сосьвы». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Приведена морфологическая характеристика нельмы, пеляди, тугуна, тайменя и хариуса. На основании особенностей их экологии и морфофизиологии выявлена специфичность перечисленных видов для исследуемого бассейна.

Табл. 22. Илл. 7. Библ. 87 назв.

УДК 597.0/5.11

Экологические особенности чира *Coregonus nasus* (Pallas) реки Щекурьи. Лугаськов А. В. «Морфоэкологические особенности рыб бассейна реки Северной Сосьвы». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Посредством анализа ряда биологических показателей установлено, что чир из р. Щекурьи имеет укороченный жизненный цикл. Показано, что рост различных групп рыб в одном поколении может быть неодинаков и зависит от условий нагула и зимовки на протяжении всей жизни. Отмечается совпадение по времени расхождений в темпе роста отдельных групп чира с наступлением сроков его полового созревания.

Табл. 4. Илл. 1. Библ. 33 назв.

УДК 597.0/5

Использование особенностей структуры чешуи рыб при экологическом анализе. Яковлева А. С. «Морфоэкологические особенности рыб бассейна реки Северной Сосьвы». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

У чира из рек Маньи и Хулги изучены структурные особенности чешуи, по которым можно судить об условиях развития и роста рыб. Установлено, что различия в размерах радиуса чешуи при сравнении одноразмерных особей могут служить показателем отличий в темпе роста рыб в разных водоемах.

Табл. 2. Илл. 1. Библ. 20 назв.

УДК 575.633+597.5

Сравнительный анализ геномов некоторых видов рыб рода *Coregonus*. Владыченская Н. С., Кедрова О. С. «Морфоэкологические особенности рыб бассейна реки Северной Сосьвы». Свердловск, 1979 (УНЦ АН СССР).

Исследована кинетика реассоциации ДНК у различных популяций ряпушки и чира Обского бассейна. ДНК сиговых рыб характеризуется высоким содержанием мгновенно реассоциирующих последовательностей и медленной реассоциацией уникальных последовательностей, указывающей на значительную величину геномов рыб этого рода. Высокое содержание мгновенно реассоциирующих последовательностей и большой размер генома сигов могут быть связаны с высокой изменчивостью этих рыб. ДНК сиговых рыб может быть организована как сходным образом (ряпушки, некоторые чiry), так и различным образом (чiry). Полученные данные могут указывать на то, что изменчивость у сиговых рыб может быть связана с различиями на уровне генотипа.

Табл. 1. Илл. 3. Библ. 22 назв.

ВЫХОДИТ В СВЕТ

**сборник научных статей сотрудников Института
экологии растений и животных
Уральского научного центра АН СССР**

**Материалы по фауне субарктики Западной Сибири. 9 п. л.
Цена 95 коп.**

Тематика сборника объединена вопросами экологии важнейших видов животных, представляющих народнохозяйственное значение. Обсуждается распределение отдельных видов животных на территории Западной Сибири, динамика их численности, экологии и эколого-физиологических особенностей их популяций. Ихтиологические работы вскрывают некоторые закономерности роста и развития важнейших промысловых рыб в водоемах Севера. Орнитологическими работами освещаются особенности распространения и видового состава птиц малоизученных районов Западной Сибири и Приполярного Урала, а также экология отдельных видов. Остальные работы посвящены изучению приспособительных особенностей, экологии и динамики численности ряда видов грызунов и важнейшего промыслового вида Ямальской тундры — песца.

Сборник представляет интерес для зоологов широкого профиля.

*Заявки направлять по адресу:
г. Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР.*

ИМЕЕТСЯ В ПРОДАЖЕ

**сборник научных статей сотрудников Института
экологии растений и животных
Уральского научного центра АН СССР**

**Экспериментальная экология низших позвоночных. 10 п. л.
Цена 1 р.**

Публикуются работы, подводящие итоги многолетних исследований по изучению экспериментальной регуляции динамики популяционных процессов, скорости роста и развития и основных физиологических показателей рептилий, амфибий и рыб.

Сборник представляет интерес для зоологов широкого профиля, экологов, эмбриологов, физиологов и студентов биологических факультетов.

*Заявки направлять по адресу:
г. Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР.*

**МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ РЫБ
БАССЕЙНА РЕКИ СЕВЕРНОЙ СОСЬВЫ**

Труды Института экологии
растений и животных УНЦ АН СССР,
вып. 121

Утверждено к печати
Редакционно-издательским советом
Уральского научного центра АН СССР

Редактор **Н. И. Гладких**
Обложка художника **М. Н. Гарипова**
Технический редактор **Н. Р. Рабинович**
Корректор **О. П. Естишина**

РИСО УНЦ № 908—(79). Сдано в набор 13/VI-78 г.
НС 23013. Подписано к печати 22/1 1979 г. Усл.-печ.
л. 6,5. Уч.-изд. л. 8,0. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага
типографская № 1. Тираж 800 экз. Заказ 452.
Цена 80 коп.

РИСО УНЦ АН СССР, г. Свердловск, ГСП-169,
Первомайская, 91.
Типография изд-ва «Уральский рабочий»,
г. Свердловск, пр. Ленина, 49.