

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ВОДНЫХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

П. А. Попов

**РЫБЫ СИБИРИ:
распространение, экология, вылов**

Ответственный редактор
доктор биологических наук *В. А. Казанцев*

Новосибирск
2007

УДК 597.5+591.639+591.5
ББК Е693.32,73–1+Е685(253)Я73–1
П 580

Попов П. А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов: моногр. / Новосибир. гос. ун-т. Новосибирск, 2007. 526 с.

ISBN 978-5-94356-497-0

В монографии впервые обобщен большой массив фактической информации по различным аспектам экологии (видовой состав, распространение, миграции, рост, размножение, питание, состояние численности и вылов) рыб Сибири, опубликованной на протяжении последних десятилетий отечественными ихтиологами, в том числе автором, в научной печати. В гл. 1 изложена краткая история изучения рыб Сибири. В гл. 2–17 приведены очерки по видам семейства миноговых и семейств рыб (кроме видов рыб-эндемиков оз. Байкал). В гл. 18 дается обобщенная характеристика рыб Сибири по разделам: видовое разнообразие ихтиофауны, характер распространения (ареал) и степень автохтонности видов, распределение рыб по фаунистическим комплексам и ландшафтно-географическим зонам, продолжительность жизненного цикла, характер роста, размножения, питания, отношение к гидродинамическому, температурному и газовому факторам среды обитания. В заключительной главе содержится оценка эксплуатации рыбных запасов по главным бассейнам сибирских рек и Сибири в целом.

Предназначена для ихтиологов, гидробиологов, специалистов в области экологии и охраны природы, преподавателей и студентов биологических специальностей университетов.

Рецензенты

д-р биол. наук, проф. М. Г. Сергеев,
канд. биол. наук О. В. Трифонова

Утверждено к печати ученым советом Института водных и экологических проблем СО РАН.

© Институт водных и экологических
проблем СО РАН, 2007

© Новосибирский государственный
университет, 2007

© Попов. П. А., 2007

ISBN 978-5-94356-497-0

ВВЕДЕНИЕ

За более чем двухсотлетний период – с выхода в свет работ П. Палласа (см.: Путешествие по разным провинциям Российской Империи. СПб., 1773, 1786, 1788; Цит. по: Берг, 1948) и до настоящего времени – отечественными, прежде всего сибирскими, ихтиологами, опубликованы десятки монографий и несколько тысяч статей и тезисов докладов, посвященных преимущественно вопросам систематики, характеру распространения и миграций, видового разнообразия, роста, размножения, питания, состоянию и динамике численности и промысла рыб, обитающих в многочисленных водоемах (реках, озерах и водохранилищах) Сибири. При этом в работах монографического плана содержится информация или об отдельных видах либо их группе в пределах надвидовых таксонов (например, семейства сиговых), или об ихтиофауне того или иного водоема, бассейна, региона Сибири.

Высокая научная и практическая значимость большинства публикаций по рыбам Сибири несомненна. Вместе с тем развитие сибирской ихтиологии достигло такого состояния, при котором необходимо создание общей ихтиологической картины данной географической страны. Актуальность реализации этой сложной задачи определяется не только теоретическими, но и практическими интересами в свете оптимизации стратегии охраны и рационального использования как рыб, так и гидроэкосистем Сибири в целом.

В настоящей книге предпринята попытка обобщения фактической информации по различным аспектам экологии рыб Сибири и лишь по некоторым видам рыб рассматриваются вопросы их систематики. В гл. 1 содержится краткая история изучения рыб Сибири. В основных главах изложены повидовые очерки рыб по схеме: характерные признаки вида; его распространение в пределах сибирской части ареала; миграции; рост; размножение; питание; вылов (промысловых видов). В гл. 18 на основе анализа информации повидовых очерков предыдущих глав приводится классификация рыб Сибири по разделам: видовое разнообразие ихтиофауны, характер распространения (ареал) и степень автохтонности видов (аборигены, акклиматизанты и эндемики), распределение рыб по фаунистическим комплексам и ландшафтно-географическим зонам, продолжительность жизненного цикла, характер роста, размножения, питания, отношение к гидродинамическому (реофилы, лимнофилы), температурному и газовому (O_2) факторам среды обитания. Оценка эксплуатации рыбных запасов по главным бассейнам сибирских рек и Сибири в целом дана в гл. 19.

В повидовые очерки не включены виды рыб, являющиеся эндемиками Байкала, поскольку по ряду этих видов имеются обобщающие публикации (см. список литературы), а глубоководные широколобки (22 вида) остаются до настоящего времени малоизученными. Но в заключительной главе автором учтена имеющаяся информация по всем видам рыб этого уникального озера.

Фигурирующее в настоящей работе число видов рыб, встречающихся в водоемах Сибири, отличается от рассмотренных в Аннотированном каталоге круглоротых и рыб континентальных вод России (1998) и в Атласе пресноводных рыб России (2003), поскольку такие рыбы, описанные в XX в. отечественными ихтиологами в качестве самостоятельных видов, главным образом по морфологическому критерию, как боганидская паляя, голец Черского, голец Дрягина, якутский голец, таймырский голец и есейская паляя, рассматриваются автором в качестве экологических форм арктического гольца – полиморфного циркумполярного вида. Напротив, сиг Правдина, обитающий только в оз. Телецкое вместе с телецким сигом и фигурирующий в современной ихтиологической литературе в качестве подвида сига-пыжьяна, включен в список рыб Сибири в качестве самостоятельного вида.

Не включены автором в список рыб Сибири кета (*Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792) и горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, 1792), поскольку достоверные сведения о их размножении в водах Сибири отсутствуют (подробнее см. в разд. 4.1), европейская корюшка, или снеток (*Osmerus eperlanus* Linnaeus, 1758), вселенная в 1930-х гг. и обитающая до настоящего времени только в оз. Большой Кисегач Челябинской области и являющаяся в этом водоеме промысловой рыбой (Мухачев, 2002), белый толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix* Valenciennes, 1844), спорадически проникающий из рыбозоводных хозяйств в речную систему Оби [единичные особи толстолобика вылавливаются ежегодно в Оби в пределах северной части Томской области; в водоеме-охладителе Беловской ГРЭС (Кемеровская область) этот толстолобик обитает вместе с пестрым толстолобиком (*Aristichthys nobilis* Richardson, 1846)] (Колосов, Скалон, 2004), амурский язь (*Leuciscus waleckii* Dybowski, 1869), указание на присутствие которого в оз. Арахлей и Степном водохранилище (Забайкалье) встречено нами только в работе С. П. Кухарчука (1991), вьюн (*Misgurnus* sp.), отмеченный О. В. Трифионовой (устное сообщение) в одном из озер в Красноозерском районе Новосибирской области (отловленные особи, жившие некоторое время в аквариуме, до вида не определены), канальный сомик (*Ictalurus punctata* Rafinesque, 1818), выращиваемый в Беловском водохранилище (Колосов, Скалон, 2004) и бычок-цуцик (*Proterorhinus marmoratus* Pallas, 1814), на поимки которого вблизи Абалакского осетрового рыбозаводного завода, расположенного на Нижнем Иртыше, указывает И. С. Мухачев (2002). Не исключено, что в отдельных водоемах на территории Сибири могут встречаться в небольшом числе и другие вселенцы, но сведений об этом мы не обнаружили.

Латинские названия рыб и их диагностические признаки (включая кариотип) приводятся в соответствии с Атласом пресноводных рыб России (2003), но с учетом и других опубликованных сведений. Длина и масса тела рыб обозначены в тексте как «длина» и «масса», при этом для лососевых и сиговых приводится длина по Смитту (*ac*) в сантиметрах, для карповых и других рыб – абсолютная (*ae*) в сантиметрах (рис. 1); случаи указания промысловой

длины (ad) оговариваются в тексте и таблицах; значения массы тела везде даны с учетом массы внутренних органов (Q) в граммах. **В таблицах длина тела рыб указана или слева от косой разделительной черты или в верхней строчке.** При описании характерных признаков римскими цифрами (I, II, III и т. д.) обозначено число жестких (неразветвленных на конце) лучей в плавниках (D_1 – первый спинной, D_2 – второй спинной, P – грудной, V – брюшной, A – анальный), арабскими цифрами (1, 2, 3 и т. д.) – число мягких (разветвленных на конце) лучей в плавниках; LL – число прободенных чешуй в боковой линии; NF – число плеч диплоидного набора хромосом. При указании возраста рыб знак «+» обозначает, что рыбе нет полного числа лет, следующего за указанным. Например, выражение: «Рыба становится половозрелой в 2+» – следует понимать как: «Рыба становится половозрелой на третьем году жизни». При указании индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) – числа икринок, выметываемых самкой в течение года, используется термин плодовитость или ИАП. Под сочетанием «нерест неежегодный» понимается, что одна и та же половозрелая особь принимает участие в нересте не каждый год.

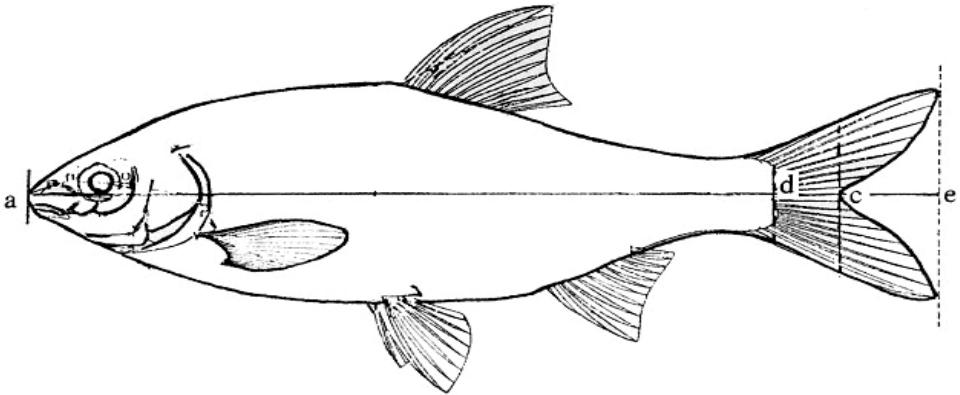


Рис. 1. Схема измерения рыбы: ae – абсолютная длина тела; ac – длина тела по Смитту; ad – промысловая длина тела

Также необходимо отметить, что под Сибирью понимается часть территории азиатского материка от Урала на западе до хребтов Тихоокеанского водораздела на востоке и от берегов Северного Ледовитого океана на севере до холмистых степей Республики Казахстан и границы с МНР на юге. Протяженность Сибири с юга на север – около 3 500 км, с запада на восток – более 7 000 км. Площадь – около 10 млн км². Основу речной сети Сибири образуют Обь (с Иртышом), Енисей и Лена. Кроме того, в моря Северного Ледовитого океана впадают реки Пясины, Хатанга, Оленек, Яна, Индигирка, Колыма и др. (Краткая географическая энциклопедия, 1962; Михайлов, 1976).

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	7
Глава 1. ИЗ ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ РЫБ СИБИРИ.....	10
1.1. Бассейн Оби.....	10
1.2. Бассейн Енисея.....	12
1.3. Озеро Байкал.....	13
1.4. Восточная Сибирь.....	14
Глава 2. СЕМЕЙСТВО PETROMYZONTIDAE – МИНОГОВЫЕ.....	16
2.1. Общая характеристика семейства.....	16
2.2. Японская (тихоокеанская) минога <i>Lethenteron japonicum</i> (Martens, 1868).....	16
2.3. Сибирская минога <i>Lethenteron kessleri</i> (Anikin, 1905).....	18
Глава 3. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА ACIPENSERIDAE – ОСЕТРОВЫЕ.....	23
3.1. Общая характеристика семейства.....	23
3.2. Сибирский осетр <i>Acipenser baeri</i> Brandt, 1869.....	23
3.3. Стерлядь <i>Acipenser ruthenus</i> Linne, 1758.....	43
Глава 4. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА SALMONIDAE – ЛОСОСЕВЫЕ.....	52
4.1. Общая характеристика семейства.....	52
4.2. Ленок <i>Brachymystax lenok</i> (Pallas, 1773).....	54
4.3. Обыкновенный таймень <i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773).....	61
4.4. Ручьевая форель <i>Salmo trutta</i> (Linnaeus, 1758).....	70
4.5. Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i> (Richardson, 1856).....	70
4.6. Арктический голец <i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758).....	72
Глава 5. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА COREGONIDAE – СИГОВЫЕ.....	84
5.1. Общая характеристика семейства.....	84
5.2. Омуль <i>Coregonus autumnalis</i> (Pallas, 1776).....	85
5.3. Обыкновенный сиг <i>Coregonus lavaretus</i> (Linne, 1758).....	104
5.4. Сиг-лудога <i>Coregonus lavaretus ludoga</i> Poljakow, 1874.....	134
5.5. Муксун <i>Coregonus muksun</i> (Pallas, 1814).....	134
5.6. Чир <i>Coregonus nasus</i> (Pallas, 1776).....	150
5.7. Пелядь <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789).....	161
5.8. Сибирская ряпушка <i>Coregonus sardinella</i> Valenciennes, 1848.....	178
5.9. Рипус <i>Coregonus albula morpha vimba</i> (Linne, 1758).....	192
5.10. Тугун <i>Coregonus tugun</i> (Pallas, 1814).....	194
5.11. Обыкновенный валец <i>Prosopium cylindraceum</i> (Pallas et Pennant, 1784).....	200
5.12. Нельма <i>Stenodus leucichthys</i> (Güldenstädt, 1772).....	206

Глава 6. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА THYMALLIDAE – ХАРИУСОВЫЕ.....	218
6.1. Общая характеристика семейства.....	218
6.2. Сибирский хариус <i>Thymallus arcticus</i> (Pallas, 1776).....	218
6.3. Монгольский хариус <i>Thymallus brevirostris</i> Kessler, 1879.....	234
Глава 7. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА OSMERIDAE – КОРЮШКОВЫЕ.....	238
7.1. Общая характеристика семейства.....	238
7.2. Малоротая корюшка <i>Hypomesus olidus</i> (Pallas, 1811).....	238
7.3. Азиатская зубатая корюшка <i>Osmerus mordax</i> (Mitchill, 1815).....	240
Глава 8. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА ESOCIDAE – ЩУКОВЫЕ.....	245
8.1. Общая характеристика семейства.....	245
8.2. Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758.....	245
Глава 9. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА CYPRINIDAE – КАРПОВЫЕ.....	260
9.1. Общая характеристика семейства.....	260
9.2. Лещ <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758).....	261
9.3. Уклейка <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758).....	267
9.4. Серебряный карась <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758).....	269
9.5. Золотой, или обыкновенный, карась <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758).....	279
9.6. Белый амур <i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844).....	286
9.7. Сазан, обыкновенный карп <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758.....	288
9.8. Пескарь <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758).....	293
9.9. Пескарь Солдатова <i>Gobio soldatovi</i> Berg, 1914.....	295
9.10. Верховка <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843).....	296
9.11. Язь <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758).....	299
9.12. Сибирский елец <i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i> (Dybowski, 1874).....	306
9.13. Алтайский осман Потанина <i>Oreoleuciscus potanini</i> (Kessler, 1879).....	315
9.14. Гольян Чекановского <i>Phoxinus czekanowskii</i> Dybowski, 1869.....	318
9.15. Гольян Лаговского (амурский гольян) <i>Phoxinus lagowskii</i> Dybowski, 1869.....	320
9.16. Озерный гольян <i>Phoxinus perenurus</i> (Pallas, 1814).....	321
9.17. Обыкновенный (речной) гольян <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758).....	325
9.18. Амурский чебачок <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846).....	328
9.19. Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758).....	330
9.20. Линь <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758).....	339
Глава 10. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА CATOSTOMIDAE – ЧУКУЧАНОВЫЕ.....	344
10.1. Общая характеристика семейства.....	344
10.2. Обыкновенный чукучан <i>Catostomus catostomus</i> (Forster, 1773).....	344

10.3. Большеротый буффало <i>Ictiobus cyprinellus</i> (Valenciennes, 1844).....	346
Глава 11. РЫБЫ СЕМЕЙСТВ VALITORIDAE – БАЛИТОРИЕВЫЕ И COBITIDAE – ВЬЮНОВЫЕ.....	349
11.1. Общая характеристика семейств.....	349
11.2. Сибирский голец-усач <i>Barbatula toni</i> (Dybowski, 1869).....	349
11.3. Сибирская щиповка <i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925.....	352
Глава 12. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА SILURIDAE – СОМОВЫЕ.....	355
12.1. Общая характеристика семейства.....	355
12.2. Амурский сом <i>Parasilurus asotus</i> (Linnaeus, 1758).....	355
Глава 13. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА LOTIDAE – НАЛИМОВЫЕ.....	358
13.1. Общая характеристика семейства.....	358
13.2. Налим <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758).....	358
Глава 14. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА GASTEROSTEIDAE – КОЛЮШКОВЫЕ.....	372
14.1. Общая характеристика семейства.....	372
14.2. Малая южная колюшка <i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859).....	372
14.3. Девятииглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758).....	373
Глава 15. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА PERCIDAE – ОКУНЕВЫЕ.....	376
15.1. Общая характеристика семейства.....	376
15.2. Обыкновенный ерш <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758).....	376
15.3. Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758.....	382
15.4. Обыкновенный судак <i>Stizostedion lucioperca</i> (Linnaeus, 1758).....	393
Глава 16. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА ELEOTRIDIDAE – ГОЛОВЕШКОВЫЕ.....	399
16.1. Общая характеристика семейства.....	399
16.2. Головешка-ротан <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877.....	399
Глава 17. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА COTTIDAE – КЕРЧАКОВЫЕ.....	404
17.1. Общая характеристика семейства.....	404
17.2. Пестроногий подкаменщик <i>Cottus poecilopus</i> Heckel, 1836.....	404
17.3. Сибирский подкаменщик <i>Cottus sibiricus</i> Kessler, 1899.....	407
17.4. Песчаная широколобка <i>Leocottus kesslerii</i> (Dybowski, 1874).....	410
17.5. Каменная широколобка <i>Paracottus knerii</i> (Dybowski, 1874).....	412
17.6. Четырехрогий бычок, или рогатка <i>Triglopsis quadricornis</i> (Linnaeus, 1758).....	414
Глава 18. КЛАССИФИКАЦИЯ РЫБ СИБИРИ ПО НЕКОТОРЫМ ПАРАМЕТРАМ ИХ ЭКОЛОГИИ.....	418
18.1. Видовое разнообразие.....	418

18.2. Характер распространения.....	419
18.3. Размеры, рост и продолжительность жизни.....	423
18.4. Миграции.....	428
18.5. Размножение.....	430
18.6. Питание.....	438
18.7. Температурный фактор.....	441
18.8. Фактор дыхания.....	443
Глава 19. О ВЫЛОВЕ РЫБ В ВОДОЕМАХ СИБИРИ.....	445
19.1. Бассейн Оби.....	445
19.2. Бассейн Енисея.....	448
19.3. Байкал.....	450
19.4. Якутия.....	451
Список литературы.....	454
Приложение	

ГЛАВА 1

ИЗ ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ РЫБ СИБИРИ

1.1. Бассейн Оби

Информацию по истории изучения рыб из водоемов бассейна Оби находим в работах Б. Г. Иоганзена (1948, 1953 и др.), Б. К. Москаленко (1955, 1971), А. Н. Гундризера с соавт. (1969, 1981, 1982, 1984), в «Очерках истории рыбохозяйственных исследований Сибири» (1999), в коллективной монографии «Экология рыб Обь-Иртышского бассейна» (2006).

Первые сведения о рыбах и рыбных промыслах Сибири собрали участники экспедиций Петербургской академии наук во второй половине XVIII в. Используя коллекции этих экспедиций, П. С. Паллас в сочинениях «Путешествия по разным провинциям Российской Империи» (1773–1776), и особенно в «*Zoographia Rossa-Asiatica*» (1811), впервые описал многих рыб Сибири. Один из участников экспедиций, студент В. Ф. Зуев совершил в 1771 г. поездку в низовья Оби и на побережье Карского моря, где познакомился с промыслом рыб, в том числе сиговых. Впервые работа Зуева была опубликована лишь в 1947 г. В. Ф. Зуев перечисляет рыб Нижней Оби, приводит первые сведения о заморных явлениях, когда «в Оби с около лежащими реками вода мертва бывает», описывает способы и орудия лова рыб (Иоганзен, 1948; Москаленко, 1971; Гундризер, Иоганзен и др., 1984). Другие имена натуралистов, чьи труды конца XVIII–XIX вв. прямо или косвенно служили накоплению информации о рыбах бассейна Оби, указывает Б. Г. Иоганзен (1947).

Целенаправленное рыбохозяйственное обследование Оби впервые было выполнено в 1895–1896 гг. Н. А. Варпаховским. Собранные им сведения опубликованы в книге «Рыболовство в бассейне реки Оби» (1898–1902, репр. 2003 г.). Многие районы Обского Севера посетила в 1922 г. ихтиологическая экспедиция под руководством П. Г. Борисова. Результаты исследований были опубликованы в его работе «Обь-Иртышский водоем» (1923). В 1926 г. была организована комплексная рыбохозяйственная экспедиция под руководством А. И. Березовского в целях изучения рыбных ресурсов Обского бассейна. В течение двух лет сотрудники экспедиции изучали химический состав обских вод и явление замора, биологию рыб, преимущественно сиговых, состояние рыбного промысла. Сведения о рыбохозяйственных исследованиях в бассейне Оби в 1928–1931 гг. приведены в указанных выше «Очерках истории...» (1999).

В 1930 г. был организован стационар Всесоюзного научно-исследовательского института рыбного хозяйства (ВНИОРХ) в Тобольске. Так был начат новый этап исследований, связанный с созданием в Обском бассейне государственной рыбной промышленности. На этом этапе наибольший вклад в изучение рыб Обского бассейна внесли ихтиологи Томского университета под руководством профессора Б. Г. Иоганзена (полный список его публикаций, включающий работы по рыбам, содержится в сб.: Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998).

Во второй половине XX в. рыб водоемов бассейна Оби изучали, помимо ихтиологов кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ (и НИИ биологии и биофизики при ТГУ), сотрудники Барабинского отделения ВНИОРХ, на базе которого в Тюмени в январе 1964 г. был создан Сибирский НИИ рыбного хозяйства с отделением в Новосибирске (и в других городах Сибири). Позднее этот институт был преобразован в СибрыбНИИпроект (ныне ФГУП «Госрыбцентра» – ЗапСибНИИ водных биоресурсов и аквакультуры). Подробная информация по истории и основным итогам деятельности Новосибирского отделения СибрыбНИИпроект за период с 1947 по 1997 г. изложена в работе Р. И. Сецко и А. А. Ростовцева (1997). Также в ихтиологических исследованиях в бассейне Оби в этот период принимали участие сотрудники Биологического института СО АН СССР (ныне – Институт систематики и экологии животных СО РАН), Института водных и экологических проблем СО АН СССР (ныне – СО РАН), Института зоологии АН Казахской ССР, Тюменского университета, в последние годы XX в. – Алтайского, Омского и Тобольского университетов.

Отдельно остановимся на истории ихтиологических исследований оз. Телецкое. Изучение рыб озера начато в 1865 г. С. И. Гуляевым, опубликовавшим в «Томских губернских ведомостях» статью «О телецких сельдях». В 1897 г. А. А. Селантьевым была собрана коллекция рыб озера, на основании которой Н. А. Варпаховским в 1900 г. опубликована работа «Рыбы Телецкого озера». В 1929 и 1930 гг. рыб и рыбное хозяйство озера изучали сотрудники Сибирской научной рыбохозяйственной станции (А. И. Березовский, Е. П. Радченко и др.). По материалам этих экспедиций в 1935 г. Е. П. Радченко опубликовал работу «О рыбном хозяйстве Телецкого озера». Регулярные исследования ихтиофауны озера начаты лишь в 1936 г. сотрудниками кафедры ихтиологии и гидробиологии Томского университета Б. Г. Иоганзеном, Г. М. Кривошековым, В. М. Кругловой, И. П. Лаптевым и др. и особенно активно осуществлялись в период с 1946 по 1980 г. Результаты этих исследований были обобщены в монографии «Рыбы Телецкого озера», вышедшей в свет в 1981 г. (Гундризер, Иоганзен и др., 1981).

1.2. Бассейн Енисея

Из работы А. В. Подлесного (1958) и «Очерков истории...» (1999) узнаем, что первые сведения о рыбах Енисея, так же как и Оби, приводит П. С. Паллас. После большого перерыва, лишь во второй половине XIX в., вновь стали появляться публикации о природе Красноярского края, в том числе о рыбах бассейна Енисея: М. Ф. Кривошапкина (1865), П. И. Третьякова (1869), А. Миддендорфа (1867), М. Ф. Шмидта (1872). В 1886 г. вышла в свет монография Ф. Смитта по лососевым рыбам, в том числе из нижнего течения Енисея (цит. по: Москаленко, 1971). О рыбах и рыбном промысле в низовьях Енисея имеются публикации Я. Кытманова (1898), Кулакова (1908), П. Островских (1909) (Цит. по: Подлесный, 1958). В 1908 г. А. Я Тугаринов опубликовал список рыб Енисея, встречающихся от Красноярска до Енисейского залива включительно; о рыбах верхнего Енисея краткие сведения сообщил Г. Е. Грум-Гржимайло (1914) и М. Д. Рузский (1916) (Цит. по: Подлесный, 1958).

В 1908 г. начинается этап планомерного изучения енисейских рыб и их промысла. В этом году В. Л. Исаченко организовал в Красноярске Енисейскую ихтиологическую лабораторию. В результате исследований, осуществленных этой лабораторией, был опубликован ряд работ по рыбам Енисея, в том числе В. Л. Исаченко «Рыбы Туруханского края, встречающиеся в Енисее и Енисейском заливе» (1912), являющуюся первой сводкой о енисейских рыбах. В 1911 г. Л. Д Лавров и В. Л. Исаченко опубликовали работу по питанию рыб Енисея (1924), А. И. Березовский – «О сиговых Енисея», П. Ф. Тюрин – «К вопросу изучения азиатской корюшки» (1925). Кроме того, П. Ф. Тюрин опубликовал работу «Тугун р. Енисей в систематическом и биологическом отношении», а В. Л. Исаченко – «Новый вид сига из бассейна р. Енисей». В 1928 г. лаборатория была переименована в Сибирскую рыбохозяйственную станцию, которая продолжила изучение водорослей, беспозвоночных животных и рыб водоемов бассейна Енисея. До конца первой половины XX в. силами станции, на основе которой в 1938 г. было организовано Восточно-Сибирское отделение ВНИОРХ, переименованное в 1948 г. в Сибирское отделение ГосНИОРХ, а также силами ряда других учреждений этого профиля было осуществлено несколько десятков экспедиций на разные участки Енисея, его притоки и озера. По результатам исследований в 1958 г. в Известиях ВНИОРХ («Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование») опубликован ряд обобщающих работ о рыбах Енисея, в том числе А. В. Подлесного «Рыбы Енисея, условия их обитания и использование». Подробная информация о рыбохозяйственных исследованиях в бассейне Енисея в период с 1908 по 1968 г. изложена в «Очерках истории...» (1999). Сведения о рыбном хозяйстве Сибири, преимущественно в пределах Красно-

ярского края, в годы Великой Отечественной войны, имеются в работе Ю. П. Прибыльского и В. И. Федорченко (1988).

Во второй половине XX в. изучение рыб Енисея было продолжено ихтиологами многих научных учреждений Сибири: Красноярского отделения СибНИИРХ (с 1968 г. – Красноярское отделение СибрыбНИИпроект, с 1978 г. – Красноярское отделение ВостСибрыбНИИпроект, в настоящее время – НИИ экологии рыбохозяйственных водоемов и наземных биосистем), Енисейрыбвода, Лимнологического института СО АН СССР (ныне СО РАН), Томского, Красноярского, Иркутского и Московского университетов. Однако и до настоящего времени многие водоемы бассейна этой реки остаются в гидробиологическом и ихтиологическом отношении слабо изученными.

1.3. Озеро Байкал

Сведения по истории изучения рыб и рыболовства в оз. Байкал имеются в сборнике работ «Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал», вышедшем в 1958 г. под редакцией М. М. Кожова и К. И. Мишарина, в монографии М. М. Кожова «Биология озера Байкал» (1962), в работе А. Г. Егорова и М. Д. Клименченко (1971), в сборнике работ «Ихтиологические исследования озера Байкал...» (1996), в «Очерках истории...» (1999), в ряде других публикаций, посвященных рыбам Байкала и Забайкалья.

Первые сведения о рыбах Байкала приводятся в отчете Курбата Иванова, проникшего на озеро с казаками-сотоварищами из Верхнеленского острога в 1642–1643 гг. Отчет назывался «Чертеж Байкала и в Байкал падучим рекам». В XVII в. Байкал красочно описывал в своих воспоминаниях протопоп Аввакум, переезжавший озеро в 1656 г. во время следования в ссылку в Забайкалье: «Лодку поченя и парус скропав через море пошли. Погода окинула на море и мы гребли-перегреблись. Егда к берегу пристали восстала буря ветряная, и на берегу насили место обрели от волн... Рыба в нем – осетры, таймени, стерляди, и омули, и сиги, и прочих родов много. Вода пресная, а нерпы и зайцы великие в нем: во океане море большом, живучи на Мезени, таких не видал. А рыбы зело густо в нем: осетры и таймени жирны гораздо, – нельзя жарить на сковороде: жир все будет». В 1675 г. Байкал посетил Николай Спафарий – посол царя Алексея Михайловича к китайскому богдыхану. Кроме всего прочего, он описал ледовый покров озера, чистоту его вод, упомянул о главнейших промысловых рыбах Байкала. В 1771–1772 гг. на озере работал участник экспедиции П. С. Палласа – И. Г. Георги, который при участии Лебедева объехал на лодке почти вокруг всего Байкала. И. Г. Георги описал байкальского омуля и дал ему название «странствующий сиг», он же описал гольца-даватчана, а также собрал сведения о рыбном промысле. П. С. Паллас дал описание голомянки. Крупный вклад в изучение животного

мира Байкала, в том числе рыб, внес работавший на озере в 1868, 1870 и 1876 гг. польский зоолог, сосланный в Забайкалье в 1865 г., Бенедикт Дыбовский. В работе «Рыбы системы оз. Байкал» (1876) он описал 21 вид рыб из этого озера, в том числе впервые – 6 ранее неизвестных для мировой ихтиологии видов бычкообразных, а также байкальские разновидности хариуса и сига. Он первым установил живорождение голомянки. Существенно расширил знания о биологии этого эндемика Байкала активный исследователь фауны озера профессор Киевского университета А. А. Коротнев, работавший на озере в 1900–1902 гг.

В конце XIX в. интерес к рыбам и рыбному хозяйству Байкала возрос в связи с наметившимся уменьшением в нем запасов рыбы, особенно омуля. Ряд ценных материалов был опубликован на эту тему И. Кирилловым (1886), И. Сабуровым (1888), Д. Стахеевым (1895), Грациановым (1902) и др. (Цит. по: Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал, 1958). На основании новых и обширных материалов, собранных названными натуралистами, Л. С. Берг в 1900 и 1903 гг. опубликовал новую сводку рыб Байкала и описал несколько новых видов бычков-подкаменщиков.

Важный этап в изучении биологии Байкала, в том числе его рыб, начался в 1928 г. и был связан с организацией в этом году в пос. Лиственничное Байкальской лимнологической станции. Первым и бессменным до 1944 г. ее директором был Г. Ю. Верещагин. Впоследствии на базе станции был создан единственный на территории Сибири Институт лимнологии СО АН СССР (ныне – СО РАН). Из числа многих исследователей биологии Байкала второй половины XX в. здесь следует назвать В. Ч. Дорогостайского, составившего первый определитель рыб озера, а также подробно изучившего хариусов Байкала и прилежащих к нему водоемов; А. И. Березовского, исследовавшего различные стороны экологии омуля; М. М. Кожова, фундаментальный труд которого «Биология озера Байкал» (1962) является настольной книгой каждого натуралиста, интересующегося жизнью этого уникального водоема; К. И. Мишарина – родоначальника школы ихтиологов Иркутского университета (Кожова, Павлов, 1996; Тугарина, 1996а). Имена многих исследователей ихтиофауны Байкала фигурируют в работе П. А. Кардашевской (2001) и в работах, цитированных в настоящей книге.

1.4. Восточная Сибирь

Из работ Ф. Н. Кириллова (1955а, б, 1962, 1972) узнаем, что первые письменные сведения о рыбах Якутии поступили от землепроходцев, посещавших в разное время наиболее крупные реки этого края. В 1630 г. Андрей Палицын упоминает в челобитной о Лене как о рыбной реке. В 1638 г. Постник Иванов, посетивший Яну, сообщает о ней как о реке безрыбной. В 1639 г. он же

проник на Индигирку (в то время р. Собачья) и сообщил о ней как о реке весьма рыбной. Первый краткий список рыб рек Якутии дан в работах П. Палласа. Всего им отмечено 13 видов рыб, в том числе 10 видов – для Лены, 4 – Индигирки, один – Алазеи, 7 – для Колымы. В последующем сведения о рыбах этих и других рек Восточной Сибири пополнялись А. Е. Фигуриным (1822), М. М. Геденштромом (1822–1830), Р. К. Мааком (1844–1886) и другими натуралистами (Цит. по: Кириллов, 1972). Наиболее полные данные о рыбах Якутии были опубликованы Л. С. Бергом (1906, 1908, 1912) (Цит. по: Кириллов, 1972), но и в них повторялись ошибочные сведения, например, о наличии в Колыме тайменя, тугуна и плотвы. В целом же в результате ихтиологических работ, проведенных в XIX – начале XX в., в реках Якутии было установлено обитание 30 видов рыб, в том числе для Анабара – 3 вида, Оленека – один, Лены – 23, Яны – 6, Индигирки – 5, Колымы – 21, Алазеи – один, прочих рек – 6 видов. Полный список рыб этого края России был составлен в результате ихтиологических исследований отечественных ихтиологов: В. К. Есипова, П. А. Дрягина, П. Г. Борисова, С. В. Аверинцева, В. В. Флоровского, Г. П. Кожевникова, Ф. Н. Кириллова, П. Л. Пирожникова, В. С. Михина, Б. К. Москаленко, А. С. Новикова, А. Ф. Кириллова и др. лишь к середине XX в. Сведения о значении традиционного рыболовства в экономике коренных народов Якутии имеются в монографии Я. Г. Слепцова (2002). В настоящее время ихтиологические исследования в Якутии осуществляются сотрудниками Института прикладной экологии Севера Академии наук Республики Саха (Якутия), Якутского университета и других научных учреждений, как Якутии, так и России в целом.

ГЛАВА 2

СЕМЕЙСТВО PETROMYZONTIDAE – МИНОГОВЫЕ

2.1. Общая характеристика семейства

В класс миноги – Cephalaspidomorphi (Petromyzontes) входят хордовые животные, имеющие черепную коробку, но не имеющие обособленных челюстей. Хорда сохраняется в течение всей жизни. Скелет ныне живущих круглоротых неокостеневающий. Жабры в виде мешков. Полукружных каналов внутреннего уха два. Миноги – мелких и средних размеров (свыше 1 м) водные животные, населяющие как пресные, так и морские водоемы (Берг, 1948; Никольский, 1971). Это наиболее древние из известных черепных хордовых – впервые их остатки найдены в отложениях верхнего ордовика (480–450 млн лет назад) (Основы палеонтологии, 1964).

В пресных водах России обитает 9 видов миног (Атлас пресноводных..., 2003). Внешние формы тела этих животных змееобразные. Длина тела взрослых особей – 15–100 см. Спинных плавников – один или два. Жаберных отверстий – по 7 с каждой стороны. Рот в виде воронки, с роговыми зубами, обрамлен кожистой бахромой. Глаза развиты. Кровеносная система замкнутая. Сердце двухкамерное. В отличие от миксин у миног развитие происходит с метаморфозом. Личинка миноги – пескоройка, отличается от взрослой особи по ряду признаков: рот у нее в виде треугольной щели, глаза развиты слабо и прикрыты кожей, непарные плавники развиты существенно слабее, чем у взрослых особей (Никольский, 1971).

В водоемах Сибири известно два вида миног – полупроходная тихоокеанская и туводная сибирская. Ранее сибирская минога рассматривалась в качестве подвида тихоокеанской (Берг, 1948). Бесспорным является то, что биология обеих миног изучена крайне слабо. В то же время роль этих рыбообразных в ихтиоценозах сибирских водоемов немаловажная (Полторыхина, 1972, 1983). Изучение миног представляет интерес и с точки зрения эволюции строения и функционирования систем жизнеобеспечения рыбообразных и рыб: пищеварения, кровеносной, иммунной и др.

2.2. Японская (тихоокеанская) минога – *Lethenteron japonicum* (Martens, 1868)

Характерные признаки. Тело змееобразное (рис. 2, а). Хвостовой плавник ланцетообразный. Спинные плавники у половозрелых особей соприка-

саются, у неполовозрелых разделены промежутком. Зубы ротовой воронки хорошо развиты и в течение всего года, кроме периода нереста, острые. Нижнегубные зубы в виде узкой полоски из одного ряда зубов. На верхнечелюстной пластинке – 2 зуба, на нижнечелюстной – 6–7 зубов. Боковые губные зубы двураздельные (рис. 2, б). В отличие от сибирской, у тихоокеанской миноги кишечник не атрофирован, его диаметр – 4–20 мм. Кариотип: $2n = 144–162$ (Атлас пресноводных..., 2003).

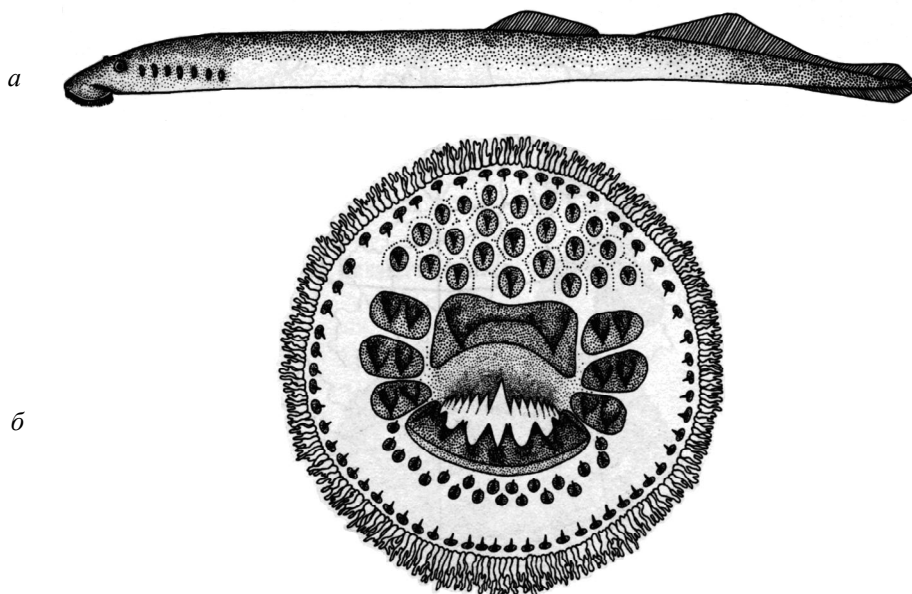


Рис. 2. Японская (тихоокеанская) минога: а – внешний вид; б – ротовая воронка

Распространение. Голарктический вид с разорванным ареалом. На западе известен от р. Пасвик до Енисея включительно, на востоке – по тихоокеанскому побережью от р. Анадырь на юг до п-ова Корея и Япония. Обычна на Сахалине. По побережью Северной Америки обитает от п-ова Кенай на юге до р. Маккензи на севере (Черешнев, 1996а, б; Куклин, 1999а, б; Черешнев, Шестаков и др., 2001а, б; Атлас пресноводных..., 2003; Сафронов, Никифоров, 2003). В бассейне Оби тихоокеанская минога немногочисленна и ее биология здесь остается слабоизученной. В Енисее взрослые особи японской миноги изредка вылавливаются в нижнем течении реки и Енисейском заливе. Доказательством того, что это тихоокеанская минога, а не речная, являются крупные размеры первой (до 32 см и 40 г и более) и морфологические особенности: строение ротовой воронки, форма и число зубов, расположение

плавников (Подлесный, 1958; Куклин, 1999*a*, *б*). В реках Восточной Сибири тихоокеанская минога не отмечена, здесь ее заменяет сибирская речная минога (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

Возраст и размеры. Взрослые особи проходной формы достигают 60–70 см длины и 240 г массы. Особи туводной формы, обитающей в водоемах Аляски, мельче – до 18–35 см. Продолжительность жизни 7 лет (Атлас пресноводных..., 2003).

Экология. В море живет 1–3 года, придерживаясь мелководных участков вблизи устьев рек, питается рыбами (сельди, лососи, гольцы, камбалы и др.). На нерест поднимается вплоть до верховьев рек, впадающих в море. В европейской части России это происходит с июля по сентябрь включительно. Миграция осуществляется большими стаями со скоростью 3–11 км в сутки. Во время подъема на нерест не питается, что отмечено Г. В. Никольским (1956) и в Амуре. Процесс размножения тихоокеанской миноги происходит с апреля по июль – август при температуре воды 12–16 °С. Икра откладывается в гнезда. Плодовитость составляет 25–175 тыс. икринок. Икра овальная, мелкая (0,4–0,6 мм), после оплодотворения разбухает до 1,0–1,2 мм. Отнерестившиеся особи гибнут. Пескоройки длиной 7–10 мм скатываются вниз по течению в июне – июле. В речных водах они живут четыре года, питаются водорослями перифитона и детритом, достигая длины 15–21 см. На пятом году жизни, после метаморфоза, молодь миноги выходит в море (Атлас пресноводных..., 2003).

В бассейне Оби половозрелые особи миноги концентрируются к концу лета в Обской губе и затем поднимаются по реке в ее верхнее течение и в притоки – Иртыш, Томь и др. До строительства плотины Новосибирской ГЭС эта минога поднималась до низовий Катунь и Бии (Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Веснина, Журавлев и др., 1999). Нерестится после зимовки в мае – июне. Плодовитость – до 100 тыс. икринок. Вылавливается редко в качестве прилова при добыче рыб (Иоганзен, 1935*a*, *б*; Гундризер, Иоганзен и др., 1984).

2.3. Сибирская минога – *Lethenteron kessleri* (Anikin, 1905)

В качестве самостоятельного вида сибирская минога впервые описана В. П. Аникиным в 1905 г. (Цит. по: Гундризер, Иоганзен и др., 1984) при изучении данного представителя рыбообразных из рек Томь и Киргизка (бассейн Оби). Затем эту миногу рассматривали в качестве непроходной и непаразитической формы японской миноги (Иоганзен, 1935*a*, *б*; Берг, 1948; Андрияшев, 1954; Кириллов, 1972). В настоящее время сибирская минога вновь рассматривается в ранге вида (Атлас пресноводных..., 2003), прежде всего благодаря результатам изучения ее биологии в бассейне Оби А. Н. Полторыхиной (1972–1974, 1979, 1983). Сибирскую миногу из бассейна р. Анадырь

И. А. Черешнев (1996а, б) рассматривает в качестве туводного подвида (*L. japonicum kessleri* (Anikin, 1905) тихоокеанской миноги. Жилая форма японской миноги обитает здесь совместно с дальневосточной ручьевой миногой, выделенной в ранг вида [*L. reissneri* (Dybowski, 1869)] (Аннотированный каталог..., 1989; Черешнев, 1998; Атлас пресноводных..., 2003).

Характерные признаки. Внешне имеет сходство с тихоокеанской миногой, но отличается от нее несколько меньшими размерами и меньшей плодовитостью. Верхнечелюстная пластинка широкая и имеет по краям по одному зубу. Нижнечелюстная пластинка обычно с 6–7 зубами (редко 5 и 8–10), из которых внешние, а иногда и некоторые средние, раздвоены. Внутренние боковые губные зубы – по 3 с каждой стороны, в основном двураздельны. Верхние губные зубы (17–25) имеют радиальное расположение и уменьшаются от центра к периферии. Нижние губные зубы (16–25) образуют один дугообразный ряд (рис. 3); у многих особей они очень мелкие, но отсутствуют редко. В период нереста зубы бывают тупыми (Полторыхина, 1974; Атлас пресноводных..., 2003).

Распространение. В европейской части России известна в бассейне Северной Двины, в Мезени, в верховьях Печоры. Обитает во всех сибирских реках – от Оби до Колымы включительно (Атлас пресноводных..., 2003); в бассейне Тихого океана – в реках вдоль побережья Берингова моря, на Чукотке – до лимана Анадырь (Черешнев, 1996а, б), на Сахалине отмечена в р. Тымь и водоемах северной части острова, есть на о-ве Хоккайдо (Сафронов, Никифоров, 2003).

В Оби сибирская минога встречается от верховьев до губы включительно (Полторыхина, 1972, 1979; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Веснина, Журавлев и др., 1999), в Иртыше – в верховьях (Полторыхина, 1973, 1974, 1983).

На Ямале минога отмечена в реках Тамбей и Хабейяха (Богданов, Богданова и др., 2000), обитает в р. Надым (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974а), изредка вылавливается в реках Пур и Таз (Экология рыб..., 2006).

В Енисее взрослые особи сибирской миноги вылавливались в первой половине XX в. в низовьях реки (дельте и губе с горлом) и в Енисейском заливе, а личинки и неполовозрелые особи – до верховий Енисея и в притоках (Подлесный, 1958). В Красноярском водохранилище встречается и молодь (пескоройки) и взрослые особи сибирской миноги (Вышегородцев, Космаков и др., 2005). Широко была распространена минога в Ангаре (кроме участка от истока до Иркутска) (Мишарин, 1950). В Братском водохранилище в первые



Рис. 3. Сибирская минога: ротовая воронка

годы его существования минога встречалась часто и являлась одним из главных объектов питания хищных рыб, однако постепенно из водохранилища минога ушла в его притоки и вверх по Ангаре (Мамонтов, 1977). Отмечена сибирская минога на нижнем устьевом участке р. Хантайка (Романов, 1988a) в верховьях р. Пясины (Ольшанская, 1965) и в бассейне р. Хатанга (Лукиянчиков, 1967).

В Байкале сибирская минога отсутствует (Биоразнообразие байкальской..., 1999; Аннотированный список..., 2004). Обитает она во всех реках, впадающих в море Лаптевых и Восточно-Сибирское море, из рек заходит и в некоторые озера. На северо-западе Якутии встречена в реках Оленек и Анабар. В Лене особенно многочисленна в ручьях и речках низовьев этой реки, в районе Сорока Островов. В Витиме встречается в нижнем течении и в ее левом притоке – р. Ципа, в Вилюе – от Чоны до устья, в Алдане – от Учюра до устья. Обитает и в других притоках Лены – Нюе, Пилке, Большом Патоме, Олекме и Намане. В Яне известна от Верхоянска до моря, в Индигирке – от Момы до приморских участков, в Хроме отмечена в нижнем течении, вероятно, живет и в среднем течении. Есть в Колыме и Алазее (Кириллов, 1962, 1972; Новиков, 1966; Калашников, 1978; Егоров, 1985; Кириллов, 2002a).

Возраст и размеры. В водоемах Оби пескоройки живут до 6 лет и достигают 25 см длины (Полторыхина, 1972, 1974, 1979). Сведений о размерах половозрелых особей сибирской миноги в публикациях по этому бассейну нет. В Енисейском заливе длина 32 взрослых самок миноги составила в среднем 32 см, масса – 40 г; у 29 самцов эти показатели равнялись в среднем 22 см и 34 г (Подлесный, 1958). Личинки, пойманные в р. Агул (правый приток р. Кан – правобережье Верхнего Енисея) имели длину 6–13 см и массу 0,3–2,4 г (Вышегородцев, 2000). В сборах из рек Якутии размеры личинок миноги колеблются от 5 до 15 см и от 0,5 до 1,5 г, размеры взрослых особей достигают 20–25 см и 10–15 г (Кириллов, 1972).

Экология. По наблюдениям Н. А. Полторыхиной (1972–1974, 1979, 1983), в притоках Иртыша нерест сибирской миноги происходит в конце мая – начале июня на участках с медленным течением и небольшими глубинами при температуре воды 13–15 °С. К нерестилищам производители поднимаются группами, после нереста большая их часть погибает. Одна самка выметывает от 1,8 до 5,8 тыс. икринок. Отмечены случаи гибели самок с икрой в случае попадания их в неблагоприятные условия (недостаток кислорода, отсутствие течения и т. д.) (Полторыхина, 1983). Оплодотворенные икринки развиваются 10–13 суток. Выклюнувшиеся из икринок личинки некоторое время (3–5 суток) остаются в нерестовых ямках, а затем выносятся течением в нижние участки реки. Здесь в прибрежной части русла они оседают на стебли и листья водных растений или зарываются в самый верхний слой ила. Выросшие до 5–15 см пескоройки держатся на открытых участках дна и об-

разуют скопления до 10–15 экз. на квадратный метр. Крупные личинки размером 15–25 см живут в затененных, сильно заиленных участках с нижележащим крупнозернистым песком, часто у выхода грунтовых вод или родников. Существенное влияние на рост, развитие и некоторые другие стороны биологии личинок миноги оказывает температура воды. По данным А. Н. Полторыхиной (1983), понижение температуры воды в среднем на 0,5–1,0 °С в эмбриональный период замедляет развитие зародыша миноги на 2–3 дня. Напротив, при повышении температуры рост личинок может ускоряться на 20 % и более. Однако при прогреве воды выше адаптивной нормы превращение личинок во взрослую стадию может задерживаться. Стадия личинки-пескоройки длится у сибирской миноги большую часть ее жизни – около 5 лет. В верховьях Иртыша к концу первого лета жизни личинки достигают 2–3 см длины, к концу первого года жизни – 3–4 см.

Несмотря на то что глаза у пескороек недоразвиты и затянuty кожей, они реагируют на свет (обычно избегая его). Хорошо развито у них тактильное чувство: в аквариуме пескоройки стараются проникнуть в узкие, тесные места или забираются под отдельно лежащие мелкие предметы, которые часто не защищают их от действия света, но создают чувство безопасности. При неблагоприятных условиях, а также в связи с сезонной динамикой заиления водоемов, личинки совершают небольшие по протяженности миграции, преимущественно против течения. На последних стадиях метаморфоза и после него пескоройки чаще всего встречаются на проточных участках реки, нередко заросших макрофитами. Отрицательно реагируют на свет и взрослые миноги (Полторыхина, 1983).

В реках Якутии сибирская минога половозрелой становится при достижении 21–22 см длины и 8–11 г массы. У самок таких размеров ИАП составляет 4,8–5,5 тыс. икринок, которые имеют светло-желтый цвет и диаметр 0,8–1,5 мм. Нерест начинается в период максимального весеннего паводка и продолжается около 45 дней. В период весеннего половодья и личинки и взрослые особи иногда выходят на заливаемые луга на нагул. Летом минога в значительном количестве концентрируется в устьях ручьев и небольших рек, заходит в пойменные озера, где нередко при быстром спаде воды остается на длительный период в лужах и мелководных озерах. При пересыхании луж личинки миноги зарываются в грунт, преимущественно в песок, пропитывают его слизью и образуют вокруг себя своеобразную капсулу. Вынутые из капсулы личинки остаются неподвижными, но опущенные в воду быстро приобретают способность к активному перемещению. Осенью, перед ледоставом, личинки миноги из ручьев и озер выходят в реки, где и остаются зимовать. В это время они предпочитают участки реки со слабо выраженным течением и сильно заиленным дном (Кириллов, 1962, 1972).

Пескоройки питаются микроскопическими водорослями перифитона (зеленые, эвгленовые, диатомовые), зоопланктоном (ветвистоусые, веслоногие, остракоды, коловратки), детритом (Атлас пресноводных..., 2003; Карасев, 2003). Питание взрослых особей в реках Сибири не изучено. Указание на то, что у взрослых особей этого вида кишечник атрофирован и они не питаются (Атлас пресноводных..., 2003), требует проверки, поскольку, например, в желудке щуки, пойманной в Вилюйском водохранилище, обнаружена взрослая минога, в пищеварительном тракте которой оказалось 10 экз. личинок хирономид (Кириллов, Кириллов и др., 1979). Известно (Гирсон, Зайцева, 1973; Атлас пресноводных..., 2003), что европейская речная минога (*Lampetra fluviatilis*) во взрослом состоянии питается и лишь к началу нерестовой миграции ее кишечник дегенерирует. Сибирская минога отмечена в питании таких рыб Сибири, как осетр, таймень, нельма, щука, окунь, налим (Кириллов, 1972).

Промыслового значения сибирская минога, как правило, не имеет. В Якутии в прежние годы личинок миноги использовали в качестве наживки при добыче на переметы осетра, нельмы и других хищных рыб (Кириллов, 1972).

ГЛАВА 3

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА ACIPENSERIDAE – ОСЕТРОВЫЕ

3.1. Общая характеристика семейства

Для рыб этого семейства характерным является удлиненное, веретенообразное тело, покрытое пятью рядами костных жучек: одним спинным, двумя боковыми и двумя брюшными; у старых особей брюшные жучки иногда исчезают. Между рядами жучек рассеяны мелкие костные зернышки и костные пластинки (щитки). Голова покрыта сверху соприкасающимися или почти соприкасающимися костными щитками. На верхней лопасти хвостового плавника имеются ромбические чешуи. Рыло удлиненное, коническое или лопатовидное. Рот на нижней стороне головы, иногда частью переходящий и на бока в виде поперечной щели или полукруглый, опоясан мясистыми губами. На нижней стороне рыла – 4 усика в виде поперечного ряда. Челюсти выдвигающиеся, у взрослых без зубов. Жаберных тычинок сравнительно мало. Жаберных лучей, имеющих у хрящевых рыб (акул и скатов) и выполняющих функцию опорного скелета межжаберной перегородки, у осетровых нет. Спинной плавник далеко позади головы. Пресноводные или проходные рыбы Европы, Северной Азии и Северной Америки; 4 рода с 23 видами (Берг, 1948; Никольский, 1971). В водоемах России обитает 13 видов семейства осетровые (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003), в водоемах Сибири – сибирский осетр и стерлядь.

Согласно современным взглядам, обобщенным Г. И. Рубан (1999), осетрообразные (Acipenseriformes) возникли в юрское время мезозоя в бассейне моря Тетис на территории современной Центральной Азии. Возникновение осетровых в результате дивергенции Acipenseridae и Polyodontidae от вымершего предка, известного из позднеюрских отложений, происходило в юрском периоде 200–135 млн лет назад. Наиболее древние находки представителей рода *Acipenser* известны из верхнемеловых отложений (95–65 млн лет назад) (Несов, Казнышкин, 1983). Возможно, предок сибирского осетра проник в реки Сибири из водоемов Понто-Каспийского бассейна в середине плейстоцена через систему подпорных приледниковых озер, существовавших во время максимального оледенения (Рубан, 1999).

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

Современное название этой рыбы широко применялось в русском языке XI–XVII вв: «А от лучина... две лисици и осетръ» (1150 г.); «Купилъ въ мо-

настырь къ Троице на обиходъ пятнадцать осетровъ длинных, осенней рыбы, на отборъ» (1585 г.). В Мангазейской десятичной книге 1635 г. есть запись: «С трех пуд рыбы свежие... да с осетра... взято пять алтын четыре денги», а в книге печатных пошлин Туруханского зимовья 1651 г.: «...А с нимь отпущено ево лътнево промыслу просолной рыбы нелем и чировъ и осетровъ» (Гурулев, 1992). Неполовозрелого осетра из Оби и Енисея часто называют кострюком (Иоганзен, 1948; Подлесный, 1958; Гундризер, Иоганзен и др., 1984), в Якутии остросорьную форму осетра – стерлядь (Кириллов, 1972).

Характерные признаки. Спинных жучек – 10–20, боковых – 32–62, брюшных – 7–16. Между рядами жучек расположены мелкие костные пластинки. У молодых особей жучки очень острые. Жаберные тычинки веерообразные, в числе 20–49. Длина рыла – 37 % от длины головы. Окраска спины и боков тела от светло-серой до темно-коричневой, брюхо серовато-белое (Берг, 1948; Петкевич, 1953; Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип: $2n = 240$ (Васильев, Соколов, 1980). Форма тела удлинённая, веретеновидная (рис. 4).

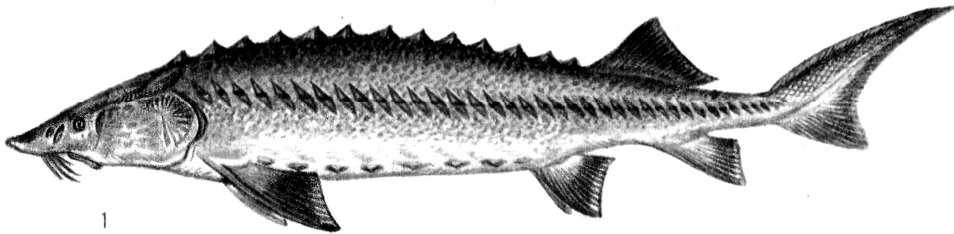


Рис. 4. Сибирский осетр

В первой половине XIX в. сибирского осетра относили к атлантическому осетру (*A. sturio* Linnaeus, 1758). В качестве самостоятельного вида сибирский осетр из рек Обь и Лена был описан Дж. Брандтом в 1869 г. Во второй половине XIX – первой половине XX в. было выделено 4 подвида: в Иртыше и Оби – западносибирский осетр (*A. baerii baerii* Brandt, 1869), в Енисее и Хатанге – восточносибирский, или длиннорылый, осетр (*A. baerii stenorrhynchus* A. Nikolsky, 1896), в реках Якутии – якутский, или стерлядевидный, осетр (*A. baerii chatys* Drjagin, 1948), в Байкале – байкальский осетр (*A. baerii baicalensis* A. Nikolsky, 1896). К концу XX в. было выявлено (Рубан, 1999), что морфологические различия между популяциями осетра из бассейна Енисея и Лены не достигают подвидового уровня по критерию Э. Майра (1971) и якутский осетр должен быть включен в подвид *A. baerii stenorrhynchus*. Также была установлена высокая степень изменчивости ряда важных в таксономическом отношении морфологических признаков сибирского осетра в преде-

лах его ареала. Полученные Г. И. Рубан (1999) результаты анализа фенетического разнообразия популяций сибирского осетра по пластическим и меристическим признакам позволили сделать вывод о том, что сибирский осетр является монотипическим видом, представленным популяциями, населяющими речные системы Оби, Енисея и далее на восток до Колымы включительно.

В Енисее встречаются гибриды осетра и стерляди; в низовьях реки среди молоди осетра на долю гибридов приходится, по данным разных авторов, от 1,4 до 10 % (Михалев, 1967).

Распространение. Сибирский осетр обитает в бассейнах всех крупных сибирских рек – от Оби на западе до Колымы на востоке. На севере его ареал заходит далеко за полярный круг – до 73–74° с. ш. (Обская губа, дельта Лены), на юге осетр встречается до 48–49° с. ш. (Черный Иртыш, Селенга) (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003). В реках Камчатки и побережья Охотского моря отсутствует (Черешнев, 1996а, б).

В Обском бассейне осетр распространен от истоков Оби до северной части Обской губы (Иоганзен, 1948; Венглинский, 1971; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Бабуева, 1997а, б; Соловов, 1997; Веснина, Журавлев и др., 1999; Богданов, Богданова и др., 2000; Соловов, Новоселов, 2000; Журавлев, 2003). В Обской губе основные скопления осетра находятся в южной, опресненной ее части и реже в средней. В Тазовскую губу и впадающие в нее реки осетр заходит из Обской губы в небольшом количестве (Чупретов, Резанова, 1981; Экология рыб..., 2006). Изредка вылавливается осетр в верховьях Бии и даже в оз. Телецкое (Жданов, Собанский, 1975).

Ежегодные заморы, представляющие характерную особенность Обского бассейна, делают невозможным круглогодичное пребывание осетра на значительном протяжении Оби – от устья р. Тым до южной части Обской губы включительно. В Иртыше заморы наблюдаются только в низовьях реки. При первых признаках дефицита кислорода молодь осетра и задержавшиеся в пределах заморной зоны взрослые особи скатываются в губу (Дрягин, 1948; Богданова, 1972). Помимо мигрирующей речной формы в Верхнем Иртыше имелись, а в настоящее время являются единственными, два немногочисленных стада туводного осетра – в оз. Зайсан и в Белом Иртыше (Ерещенко, 1969; Рыбы Казахстана, 1986). В р. Тобол осетр заходит из Иртыша на нагул (Карасев, 2003).

Туводная форма осетра сформировалась и в верховьях Оби (от устьевых участков Бии и Катуня до верхней части Новосибирского водохранилища включительно) в связи с зарегулированием реки плотиной Новосибирской ГЭС (Петкевич, 1952; Вотинов, 1958, 1966; Сецко, 1969; Вотинов, Злоказов и др., 1975; Соловов, 1997а). В Новосибирском водохранилище в пределах его верхнего речного участка обитает преимущественно молодь осетра: в контрольных уловах рыбы до 6+, длиной до 50 см составляют около 70 %, на до-

лю половозрелого осетра и особей в преднерестовом возрасте (от 9 лет и старше) приходится в среднем 6,6 (2,7–11,7) %. Самый крупный осетр, выловленный на этом участке, оказался в возрасте 19+ и имел 111 см длины и 15,3 кг массы (Трифорова, 1998).

Обитает осетр и в наиболее крупных левобережных и правобережных притоках Оби и Иртыша, известен в реках Ямала (Богданов, Богданова и др., 2000), изредка вылавливается в Надыме (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974а). В реках Пур и Таз осетр некогда был многочисленным видом рыб, о чем свидетельствуют находки его костных частей скелета при раскопках существовавшего в средние века в среднем течении р. Таз г. Мангазея. В настоящее время осетр обитает в небольшом числе в верхних участках этих рек. В ноябре 1969 г. в низовьях р. Пур выловлен гибрид осетра и стерляди – самка в возрасте 5 лет длиной 37 см и массой 140 г, с гонадами во второй стадии зрелости (Амстиславский, 1971; Чупретов, Слепокуров, 1979). В первой половине XX в. осетр встречался в реках Гыданского залива (Бурмакин, 1941; Дрягин, 1948), из которых в конце столетия отмечался в р. Юрибей (Вышегородцев, 1973а).

В Енисее осетр представлен двумя экологическими формами – мигрирующей и туводной. В Енисейском заливе осетр встречается чаще в его южной части с соленостью вод не более 7–8 ‰ (Михалев, 1967). Ареал мигрирующего осетра делят (Подлесный, 1958; Михалев, 1967) на два участка, которые различаются как гидрологическими условиями, так и характером кормовой базы рыб. Первый участок – от устья Ангары до южной оконечности дельты – характеризуется сравнительно высокими скоростями течения (1,5–10,5 км / ч у поверхности), высоким уровнем весеннего паводка (до 18 м в районе Туруханска и до 8,6 м – в северной части), продолжительным периодом открытой воды (127–196 суток). Среднегодовое температура воды в этот период у г. Енисейска 9,8 °С, Туруханска – 9,1, Усть-Порта – 7,7 °С. На всем протяжении в реке преобладают галечные и песчаные грунты. Второй участок – низовья (дельта, губа и горло Енисея) – отличается низкими скоростями течения (0,3–3,6 км / ч), наличием обратных течений при северных ветрах и во время приливов, небольшим уровнем (2,4–6 м) весеннего паводка, меньшим периодом открытой воды (100–122 суток) и низкой в это время ее температурой (7,1–7,5 °С). Из грунтов на этом участке преобладают заиленные пески и илы.

Соответственно гидрологическим условиям развивается и кормовая база енисейского осетра: зоопланктон и зообентос достигают наибольшего развития в низовьях реки, придонный зоопланктон, играющий большую роль в питании личинок и мальков осетра, – в южной части нижнего течения (Грезе, 1957а; Михалев, 1967).

В верховьях Енисея до зарегулирования реки плотиной Красноярской ГЭС осетр был представлен немногочисленной туводной формой. В настоящее

время он встречается в пределах всей акватории Красноярского водохранилища, но везде единично; чаще всего осетра (преимущественно молодь) вылавливают в зоне выклинивания рек Енисей, Туба и Абакан (Вышегородцев, Космаков и др., 2005).

В левых притоках Енисея – реках таежной (Елогуй, Сым, Кас, Дубчес, Турухан), лесотундровой (Малая и Большая Хета) и тундровой (Яра, Пелядка, Танама) ландшафтно-географических зон, осетр встречается повсеместно, но лишь на их устьевых участках, куда он заходит из Енисея на нагул (Глазков, 1977, 1981; Головкин, 1973а, б; Попов, 1978а, 1986).

Небольшие по численности жилые стада осетра известны в правых притоках Енисея: Ангаре, Подкаменной и Нижней Тунгуске (Подлесный, 1955, 1958; Михалев, 1967; Егоров, 1985; Попов, 1990а; Биоразнообразии байкальской..., 1999; Михалев, Михалева, 1999). Вверх по р. Виви (правый приток Нижней Тунгуски) осетр поднимается в небольшом числе до оз. Виви (Сиделев, 1981). В низовья Хантайки заходит в небольшом числе из Енисея на нагул. До зарегулирования реки плотиной Хантайской ГЭС осетр встречался в оз. Хантайское (Михалев, 1966; Вершинин, Сычева и др., 1967; Романов, 1988а).

В р. Пясины туводный осетр встречается в небольшом числе в пределах верхнего участка реки и в соединяющихся с рекой озерах Мелкое и Лама (Ольшанская, 1965; Разнообразии рыб..., 1999). Отсутствует в бассейне оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985; Малинин, Поддубный и др., 1988). В бассейне Хатанги встречается в Хете, низовьях Хатанги, изредка в Котуе, куда заходит весной (Лукияничков, 1967).

До зарегулирования Ангары плотинами ГЭС осетр обитал в среднем и верхнем течении этой реки, в настоящее время встречается в небольшом числе только в Братском водохранилище и в низовьях Ангары (Мамонтов, 1977; Куклин, 1999а, б). Попытки акклиматизировать в Братском водохранилище осетра из Байкала успехом не увенчались (Мамонтов, 1977).

В Байкале основные места обитания осетра приурочены к приустьевым, сравнительно мелководным участкам главных притоков озера, но в наибольшем числе он встречается в придельтовом пространстве Селенги, на селенгинском мелководье, в заливе Провал и в нижнем течении Селенги. Вверх по этой реке осетр поднимается почти на тысячу километров, заходя в низовья крупных притоков – Чикой и Орхон (Хохлова, 1967). Встречается осетр в Баргузинском и Чивыркуйском заливах и Баргузине, реже – у северной оконечности Байкала, в Верхней Ангаре и в низовьях Кичеры (Егоров, 1958, 1985; Кожов, 1962; Афанасьев, 1998). В самом озере осетр освоил зону восточного побережья до глубин 200 м (Егоров, 1985).

В пределах Восточной Сибири осетр заселяет большинство рек, впадающих в море Лаптевых и Восточно-Сибирское море, но численность его в них весьма различна. В Анабаре осетр встречается в небольшом количестве в

среднем и нижнем течении, и, возможно, нерестится здесь (по крайней мере, молодь осетра вылавливается в устье реки). В Оленек заходит в небольшом числе на нагул неполовозрелый осетр, поднимаясь вверх по реке на 800–1 000 км от приморья. Наиболее многочислен осетр в бассейне Лены, где в прошлые годы он обитал от дельты на севере до Киренги (включая и этот приток) – на юге. В настоящее время южная граница распространения ленского осетра переместилась примерно на 300 км севернее. Обитает осетр и в верхней части Вилюйского водохранилища (Кириллов, 1972; Кириллов, Кириллов и др., 1979; Рубан, 1999).

В годы максимального речного стока и преобладания ветров южных румбов осетр единично заходит в бухту Тикси. Встречается он и в притоках Лены – Вилюе, Алдане (особенно в его притоке Амге), Олекме и в низовьях рек Нюя и Витим. Устьевые участки этих рек обычно служат районами наибольшей концентрации и нереста осетра. В Витиме на участке от устья до Парамского порога в небольшом числе встречается неполовозрелый осетр массой до 12 кг (Калашников, 1978). В нижнем течении Лены осетр известен в районе Сорока Островов, в районе с. Жиганска и в устье Натары. Сравнительно многочислен в районе о-ва Тит-Ары, где расположены его нерестилища. В районе о-ва Столб и в Быковской протоке живет преимущественно неполовозрелый осетр. Еще в первой половине XX в. осетр был многочислен в заливе Неелова, где концентрировались для откорма главным образом неполовозрелые особи. В настоящее время осетр встречается здесь в небольшом количестве. В Яне осетр распространен от Верхоянска до авандельты. В Индигирке он немногочислен и распространен от приморья до с. Крест Майор (850 км от устья), реже доходит до Зашиверска. В дельте Индигирки чаще всего встречается у сел Русское Устье и Косухино. В Колыме распространен от устья р. Шаманиха (1 069 км от устья Колымы) до авандельты. Места наибольшей зимней концентрации осетра расположены в дельте Колымы (Кириллов, 1962, 1972; Кириллов, 1975; Лепешкин, 1966; Новиков, 1966; Дормидонтов, Софронов, 1976; Тяптиргянов, 1980; Рубан, Акимова, 1991; Глушков, 1996; Венглинский, 1998а, б; Рубан, 1999; Кириллов, 2002а).

Миграции. Как отмечено выше, в отличие от русского осетра, сибирский осетр в море не выходит и весь его жизненный цикл проходит в пресной воде. Лишь изредка сибирский осетр встречается в слабосоленых (до 8–10 ‰) водах эстуарных участков сибирских рек. Озерно-речной осетр выходит из озер в реки на нерест (Подлесный, 1955, 1958; Кириллов, 1972; Дормидонтов, Софронов, 1976).

В Оби в начале июня после вскрытия ледового покрова и насыщения воды кислородом начинается массовая миграция всех видов рыб, в том числе и осетра, из Обской губы в дельту и реку. При этом в реку наряду с половозрелыми поднимаются и неполовозрелые, а также взрослые, но не готовые к

размножению (пропускающие нерест) особи осетра. Вначале весенний подъем осетра в Обь представляет собой кормовую миграцию, и только позднее для половозрелой части стада она превращается в нерестовую. Некоторая часть осетра, преимущественно молодь, в реку не поднимается и нагуливается в Обской и Тазовской губах. С окончанием летнего нагула неполовозрелая часть стада и отнерестившиеся в этом году особи уходят осенью для зимовки в Обскую губу (Дрягин, 1948, 1949; Иоганзен, 1948; Петкевич, 1952).

Для размножения осетр поднимается вверх по Оби летом текущего года, нерестится – весной следующего. В течение зимы перед нерестом осетр живет в реке, в том числе концентрируясь на участках зимовальных ям. До перекрытия Оби плотиной Новосибирской ГЭС в среднем и верхнем участках этой реки насчитывалось около 60 зимовальных осетровых ям; в Иртыше основная часть зимовальных ям находится в низовьях реки. В конце зимы осетр поднимается с мест зимовки к местам нереста. До сооружения плотины Новосибирской ГЭС нерестилища имелись на большом протяжении Оби – от низовьев Катуня до устья Чулыма. В верховьях Оби нерестовые площади осетра были известны на нижних участках Ануя, Алея, Чарыша. Общая протяженность нерестилищ в пределах Алтайского края составляла около 200 км, Томской области – около 700 км, площадь нерестилищ – 8,2 и 35,1 тыс. га соответственно. С возведением Новосибирской ГЭС все нерестилища в верховьях Оби утратили свое значение для мигрирующей формы осетра и служат только для размножения местного стада. Небольшая часть туводного осетра нерестится и в верхней части Новосибирского водохранилища. Здесь же происходит нагул молоди осетра в возрасте до 12+–15+ лет (Дрягин, 1948, 1949; Петкевич, 1952, 1953; Сецко, 1969; Воинов, Касьянов, 1978; Соловов, 1997; Трифонова, 1998; Соловов, Новоселов, 2000). В первые годы существования водохранилища, особенно в многоводные, часть молоди осетра выносилась в нижний бьеф, где вылавливались особи до 2 кг массы (Сецко, 1969).

В Иртыше места нереста мигрирующего осетра были расположены по руслу реки от Семипалатинска до оз. Зайсан, частично – по Черному Иртышу. Главные нерестовые площади находились от устья р. Шульба до Усть-Каменогорска. Этот участок Иртыша богат каменистыми и песчано-галечными россыпями с относительно умеренными скоростями течения. Он представлял собой как бы единое нерестилище осетра. По Белому Иртышу (от устья Бухтармы до Букони) тянулась почти сплошная цепь нерестилищ. Расположенный между указанными основными нерестилищами участок Иртыша, так называемый Быстрый Иртыш, был менее благоприятен для воспроизводства, он служил в основном миграционным путем и местом зимовки осетра, здесь были расположены наиболее глубокие и удобные зимовальные ямы. В связи с постройкой на Иртыше в 1950 г. плотины Усть-Каменогорской

ГЭС мигрирующий осетр оказался изолированным от половины нерестилищ в Верхнем Иртыше. Они оставались только на отрезке реки от Семипалатинска до плотины ГЭС. С вводом в действие в 1987 г. Шульбинской ГЭС были затоплены нерестилища и этого участка. Выше зоны выклинивания Усть-Каменогорского водохранилища условия для нереста осетра оставались благоприятными до 1960 г. С созданием в этом году Бухтарминского водохранилища все нерестилища, расположенные по Белому и Быстрому Иртышу, попали в зону затопления, оказались на значительной глубине (30–70 м) и утратили свое былое значение (Петкевич, 1952, 1953; Ерещенко, 1969; Вотинов, Злоказов и др., 1975; Вотинов, Касьянов, 1978; Рубан, 1999).

В Енисее основными нагульно-выростными угодьями для мигрирующего осетра служат дельта, губа и в меньшей степени горло. Большая часть нерестилищ расположена между селами Ворогово и Сумароково – в 1–1,5 тыс. км от мест нагула. Нерестовая миграция начинается во второй половине июня и заканчивается в сентябре. Поднявшиеся на нерестилища производители зимуют на «ямах» (Подлесный, 1955, 1958; Михалев, 1967; Михалев, Михалева, 1999). В течение первого месяца после нереста производители скатываются в низовья реки. Молодь осетра скатывается в низовья в течение нескольких лет (вероятно, 2–5 и более) (Михалев, 1967).

В Байкале осетр совершает миграции в течение года по всему озеру, придерживаясь прибрежной мелководной зоны, заходя в бухты и заливы, но преимущественно вдоль восточного берега, тогда как вдоль западного встречается единично. В закрытые мелководные озеровидные губы и заливы (Истокский, Посольский, Рангутай) не заходит. Но в залив Провал, примыкающий к дельте Селенги и постоянно пополняемый свежими водами этой реки и нагонными ветрами открытого Байкала, осетр, особенно молодь, заходит в весенне-летний период на нагул в значительном количестве и держится здесь до осени. В конце сентября – первой половине октября осетр покидает и этот залив и уходит на зимовку в озеро. Зимует байкальский осетр на глубинах 20–40 м и более. Ранней весной, еще подо льдом, он мигрирует на меньшие глубины, а летом обитает вблизи берегов на глубинах 10–15 м и мельче. В отдельных районах Байкала (Баргузинском заливе и других) осетр скапливается летом на глубинах 20–50 м. Во время сильных волнений водной массы (в период продолжительных ветров летом и в период осенних бурь) осетр уходит глубже – до 100–150 м и более. Имели место случаи вылова осетра на глубине 220 м (Афанасьев, 1998).

Вверх по р. Селенга осетр поднимается почти на 1 000 км, заходит и в крупные притоки этой реки – Чикой и Орхон. По притоку Селенги – р. Хилок осетр заходит иногда, особенно в годы с высокой его численностью в Байкале, в Ивано-Арахлейские озера (Егоров, 1985). В р. Баргузин осетр поднимается на 300 км от устья и выше. В реках осетр зимует на ямах, в глубоких

уловах, расположенных обычно под скалистыми утесами, в устьях притоков и кое-где на приглубых тихих плесах между перекатами. Размеры зимовальных ям достигают длины 50–100, ширины 10–20 и глубины 5–10 м и более (Хохлова, 1967; Сорокин, Сорокина, 1988).

В Байкале на предустьевом пространстве Селенги осетр зимует на тех же глубинах (20–40 м), что и в других районах озера. Во время зимовки он малоподвижен в течение 1,5–2 месяцев, но уже во второй половине февраля совершает массовые передвижки. В марте–апреле в этом районе начинают формироваться нерестовые стада осетра. Вслед за производителями на Селенгинское мелководье в большом числе подходит и молодь этой рыбы (Хохлова, 1967; Сорокин, Сорокина, 1988).

Нерестовый ход байкальского осетра из озера в реки начинается в апреле, еще до полного очищения рек ото льда, при температуре воды 3–5 °С, и продолжается обычно до середины июня, когда речная вода прогревается до 14–17 °С. Наибольшая активность миграции наблюдается в период с 5–10 мая (температура воды – 7–9 °С) по 5–10 июня (13–14 °С). В это время происходит первый подъем уровня воды в реках. К концу июня – началу июля уровень воды падает до летнего минимума, а температура воды поднимается до летнего максимума (18–22 °С) (Егоров, 1958, 1961, 1985). С конца июня до середины сентября наблюдается второй, летний ход осетра в реки Байкала преимущественно в Селенгу, Баргузин и Верхнюю Ангару. Пик миграции отмечается в августе, когда в реках происходит второй и наиболее мощный подъем уровня воды. Температура воды в первой декаде августа остается высокой, но во второй и третьей декадах она резко падает (в среднем до 15–16 °С) в связи с наступлением периода дождей и ветров. Осеннее снижение уровня воды в реках происходит с середины сентября (Егоров, 1958, 1961). Перерыв между весенним и летним ходом осетра, наблюдаемый в июле, обусловливается высокими в реках температурами воды. И в самом Байкале в июле, когда прибрежные воды существенногреваются, осетр также отходит от берега на глубины 20–50 м. Также следует отметить, что и во время весеннего и во время летнего хода осетра в реки вместе с производителями поднимаются и неполовозрелые особи (Хохлова, 1967; Афанасьев, 1977; Афанасьев, Афанасьева, 1996; Афанасьев, 1998; Афанасьева, Афанасьев, 2003).

В Восточной Сибири осетр заселяет участки рек с явно выраженным течением, однако заходит и в озера, например, Ципо-Ципиканской системы (Егоров, 1985). В вечернее и ночное время он кормится на затишных участках с илистыми или песчано-илистыми грунтами. В зимнее время концентрируется на ямах. Но до января активен и питается. Установлена некоторая зависимость в распределении осетра на глубинных и прибрежных нагульных участках от температуры воды. В наиболее теплое время года – с июня по август – крупные осетры держатся на быстром течении: на участках впадения прито-

ков в основные реки и на фарватере, а весной и осенью – на отмелях. При этом бывают случаи, хотя и редкие, когда весенним ледоходом рыбы выбрасываются на берег. Нагульные площади молоди осетра в реках Якутии почти полностью совпадают с кормовыми участками сиговых, карповых и окуневых, что обостряет пищевые взаимоотношения рыб. В целом, в большинстве рек Якутии осетр не совершает больших кормовых и нерестовых миграций; чаще всего они происходят в пределах 100-километрового участка (Кириллов, 1972; Дормидонтов, Софронов, 1976; Венглинский, 1998б; Кириллов, 2002а).

В низовьях Лены осенью наблюдается массовая миграция осетра из притоков в основное русло на зимовальные ямы. В это время осетр попадает в ставные сети по всему сечению воды. Активен и в ноябре-декабре и питается (в том числе икрой сиговых). Вылов осетра в качестве прилова в омулевых сетях за ноябрь-декабрь может превышать 1 тыс. экз. (Луцик, Луцик, 1982).

Возраст и рост. В условиях рек Сибири осетр живет 50–65 лет. В Оби в первой половине XX в. нередко вылавливали особей осетра до 2 м длиной и 200 кг массой. В 23+ осетр имел 115 см длины и 24 кг массы (Петкевич, 1952). В конце XX в. в верховьях Оби в контрольных уловах размеры молоди туводного осетра в 1+–3+ составляли 20–30 см длины и 50–200 г массы (Журавлев, 2003).

В Енисее в начале XX века был пойман осетр массой 115 кг (Подлесный, 1958). В 1960 г. осетр, выловленный в низовьях этой реки, в 1+ имел 15 см длины (*ad*) и 30 г массы, в 3+ – соответственно 27 и 150, в 6+ – 41 и 500, в 9+ – 51 и 820, в 11+ – 56 и 1 500, в 13+ – 64 и 3 100, в 15+ – 71 и 3 300, в 20+ – 89 и 6 000, в 25+ – 105 и 9 000, в 30+ – 117 и 11 700, в 32+ – 117 см длины и 11 700 г массы. В 1964 г. размеры осетра из этого же района в одних и тех же возрастах были заметно больше, что обусловлено генотипической разнородностью поколений и разными условиями их нагула (Михалев, 1967). По данным ряда авторов (Михалев, 1967; Андриенко, Богданов и др., 1999), темп роста енисейского осетра в течение жизни меняется: от года до шести-семи лет годовые приросты длины достигают в среднем 20–40 %, массы – до 550 %. С возрастом темпы линейного роста – и абсолютного и относительно-го, замедляются. Отмечается значительный размах колебаний размеров рыб в каждой возрастной группе.

В Братском водохранилище в июле 1965 г. был пойман осетр массой 40 кг, но в большинстве случаев выловленные особи этого вида не превышали 1,5–1,7 м длиной и 25 кг массой (Мамонтов, 1977). В бассейне Хатанги во второй половине XX в. ловился осетр до 43+, 150 см длиной и 27 кг массой (Лукиянчиков, 1967). В Селенге молодь осетра в 2+ имеет 37 см длины (*ae*) и 177 г массы, в 3+ – 45 и 379, в 4+ – 55 см и 549 г (Хохлова, 1967). В Байкале в течение первого года жизни молодь осетра достигает 20–25 см длины, в тече-

ние второго прирост составляет 10 см, в последующие годы – 3–5 см и меньше (Егоров, 1985). Некоторое представление о росте осетра в водоемах бассейна Оби и в Байкале можно составить по данным табл. 1, 2.

Таблица 1

Длина и масса тела молоди осетра из некоторых водоемов бассейна Оби

Водоем	Возраст, лет						
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
1	39/240	63/1 400	80/2 500	86/3 900	101/5 800	109/6 500	126/7 300
2	31/400	40/600	49/800	64/1 200	70/1 500	100/2 400	110/4 800
3	28/60	34/100	39/200	46/700	55/900	67/3 200	86/4 100
4	37/140	41/300	50/600	60/1 000	61/1 000	64/1 210	72/1 800
5	–	27/140	34/315	53/950	61/1 800	67/2 000	72/2 900

Примечание. Водоемы: 1 – Усть-Каменогорское водохранилище; 2 – Иртыш у плотины Усть-Каменогорской ГЭС; 3 – Иртыш в нижнем течении; 4 – Обская губа; 5 – Новосибирское водохранилище. Таблица **составлена** по данным В. И. Ерещенко (1969) и Р. И. Сецко (1969, Новосибирское водохранилище).

Таблица 2

Длина и масса тела осетра из оз. Байкал

Параметр	Возраст, лет									
	1+	6+	11+	16+	21+	26+	31+	36+	38+	44+
Длина	23	60	82	115	127	148	162	179	180	180
Масса	380	900	2 400	8 600	1 400	2 300	3 500	3 900	4 200	6 000

Примечание. Таблица составлена по данным А. Г. Егорова (1985).

В Лене наиболее крупный осетр массой 59 кг был выловлен в низовьях реки в 1937 г. В годы Великой Отечественной войны в результате усиленного лова запасы ленского осетра были существенно подорваны; в 1948 г. его средняя длина в промысловых уловах на участке реки у с. Хохоччи составляла 50 см при массе около 1 кг, т. е. вылавливалась молодь. В 1961 г. в этом же районе средние размеры осетра в уловах составляли 77 см и 2 кг.

Наиболее интенсивно осетр в Лене растет в первые два года, в дальнейшем линейный прирост заметно снижается. Характер весового роста прямо противоположен линейному. Средние размеры ленского осетра по состоянию на 1965 г. были таковы: в 1+ 20 см длины и 23 г массы, в 5+ – соответственно 37 и 168, в 10+ – 50 и 430, в 15+ – 61 и 811, в 20+ – 72 и 1 520, в 25+ – 83 и 2 610, в 30+ – 97 и 4 520, в 40+ 136 см длины и 12 800 г массы (Соколов, 1965а). При выращивании ленского осетра в бассейнах Конаковского завода,

рост его значительно ускорился: в 1+ масса рыб в среднем равнялась 400 г, в 6+ – 6,4 кг (Бердичевский, Малютин и др., 1983).

В Индигирке отлавливаются особи осетра в возрасте от 1 до 63 лет. При этом самцы имеют более короткий жизненный цикл, особи старше 38 лет представлены в уловах только самками. Наиболее многочисленны в реке возрастные группы до 20 лет, которые составляют до 90 % от общего числа вылавливаемых осетров. Самки индигирского осетра в возрасте 63 лет достигают 140 см длины и 21 кг массы, самцы в возрасте 38 лет – 120 см и 10 кг (Рубан, Акимова, 1991).

Линейный и весовой рост колымского осетра происходит более интенсивно, чем в Лене и Индигирке. Различия эти проявляются уже в первые годы жизни рыб, с возрастом они все более и более увеличиваются и особенно велики у половозрелых особей. Например, в 5+ осетр из Лены имеет 37 см длины и 168 г массы, а в Колыме – 42 см и 369 г, в 10+ соответственно 49 и 430, 64 и 1 074, в 16+ – 63 и 950, 87 см длины и 2 625 г массы (Новиков, 1966). Причины лучшего роста осетра в Колыме связаны с более благоприятными условиями его нагула: ленский осетр обычно живет и питается в реке и очень редко заходит в высококормные дельтовые озера, колымский осетр активно нагуливается и в придаточной системе среднего и нижнего течения реки (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов, 1972).

В целом, практически во всех реках Якутии осетр растет медленно и значительно уступает по размерам осетру Оби, Енисея и Байкала. Такой характер роста якутского осетра определяется суровыми условиями его существования, прежде всего неблагоприятным температурным режимом и слабой кормовой базой. Эта пищевая недостаточность особенно относится к зимнему периоду, когда многие кормовые участки оказываются замороженными до дна, а осетр, сконцентрированный в это время в основном на фарватере рек, в зоне сильно перемытого, почти лишённого жизни песка, вынужден находиться на полуголодном рационе (Кириллов, 1972; Рубан, 1999).

Небезынтересно отметить сравнительно хорошие потенциальные возможности роста сибирского осетра, что наглядно проявляется при его выращивании в теплых водах и искусственном кормлении. Так, в бассейнах с подогретой водой на Конаковском заводе средняя масса особей сибирского осетра в 6+ равнялась в среднем 6,4 кг, максимальная – 10,8 кг (Рубан, 1999).

Размножение. В Оби основные нерестилища осетра в настоящее время находятся на отрезке реки от Новосибирска до Колпашево. На протяжении 563 км выявлено около 40 участков общей площадью 882 га, пригодных для нереста осетровых (осетра и стерляди) рыб. Однако далеко не все эти участки используются осетром для нереста. В частности, не отмечается в последние десятилетия нерест этого вида рыб в Оби на приплотинном участке Новосибирской ГЭС и ниже Новосибирска, что связано с загрязнением реки. Если в

первые 10 лет существования ГЭС здесь вылавливалось до 150–250 экз. взрослого осетра в год, то в 1962 г. было поймано для рыбоводных целей только 34 экз., в 1963 г. – 18, в 1966 г. – 3, в 1967 и 1968 гг. – по 4 особи (Петкевич, Башмакова и др., 1950; Петкевич, 1952, 1953, 1961; Сецко, 1969, 1976а; Вотиннов, Касьянов и др., 1972; Вотиннов, Касьянов, 1978; Трифонова, 1998). В первой половине XX в. П. А. Дрягин (1949) отмечал наличие нерестилищ осетра и в низовьях Оби.

В верховьях Оби производители местного стада осетра нерестятся в нижнем течении рек Катунь, Песчаная, Чарыш и Ануй, а также на прилегающих к устьям этих рек участкам Оби. Общая площадь нерестилищ составляет около 650 га. Небольшие по площади (около 50 га) нерестилища осетра расположены в зоне выклинивания Новосибирского водохранилища (Соловов, 1997; Соловов, Новоселов, 2000).

В Иртыше, как отмечено выше, основные нерестилища осетра находились от устья р. Шульба до Усть-Каменогорска и оказались в зоне затопления Шульбинского водохранилища. Обширные нерестовые площади, имевшиеся на участке Иртыша от оз. Зайсан до устья р. Бухтарма (Белый Иртыш), вошли в глубоководную зону Бухтарминского водохранилища (Вотиннов, Злоказов и др., 1975; Рыбы Казахстана, 1986). В настоящее время осетр может нереститься в Иртыше лишь ниже Семипалатинска. Однако и на этом участке река существенно загрязняется сточными водами промпредприятий, с высоким содержанием в них целого ряда токсических соединений. Последствия этого для воспроизводства осетра крайне отрицательные (Рубан, 1999).

В условиях Оби самцы осетра половозрелыми становятся в 8+–11+, самки – в 10+–17+. Нерест неежегодный – у самцов через 2–3 года, у самок через 4–5 лет. Начинается нерест в последней декаде мая при температуре воды 8–11 °С. Процесс размножения длится более месяца и завершается при температуре воды 17–19 °С. Плодовитость самок в сильной степени зависит от их возраста и размеров. У особей длиной тела около 1 м и массой 7 кг ИАП составляет 80 тыс. икринок, у самок массой около 50 кг – 900 тыс. икринок. Продолжительность инкубации оплодотворенной икры при температуре 11–13 °С равна 7–8 суток, при 15–17 °С – около 5 суток. К концу первых пяти суток жизни личинок длина их тела составляет 9–15 мм, масса 8–17 мг. В первые дни после выклева личинки ведут малоподвижный образ жизни и лишь время от времени поднимаются со дна в толщу воды и затем снова опускаются на грунт. Эти периодические подъемы способствуют сносу личинок вниз по реке. По мере развития личинок и превращения их в мальков они распределяются по участкам придаточной системы реки со слабым течением (протоки, курьи, заливы). Массовый скат молоди осетра в низовья Оби происходит в ноябре – декабре, в период заморных явлений. В Обскую губу молодь осетра скатывается в течение первых двух лет жизни, часть ее задержи-

ваются в реке на более продолжительное время – отдельные экземпляры до 17–18 лет. Некоторые особи становятся половозрелыми без ската в губу и пополняют местное туводное стадо осетра. Основным абиотическим фактором, влияющим на эффективность размножения осетра в Оби, является уровень режим реки в районе нерестилищ: годам с высоким уровнем воды соответствует высокая численность молоди, и наоборот (Петкевич, 1952; Воинов, 1965; Воинов, Касьянов и др., 1972; Воинов, Злоказов и др., 1975; Воинов, Касьянов, 1978; Соловов, 1997; Петлина, Романов, 2004).

В Енисее нерестилища осетра расположены на участке реки от устья р. Курейка до с. Атаманово (845–2 324 км от устья), лучшие нерестилища находятся на участке от с. Ворогово до с. Сумароково (1 509–1 630 км от устья). Нерест енисейского осетра происходит в конце июня – в июле при температуре воды 8,5 °С и выше на плотных грунтах (Михалев, 1967; Михалев, Михалева, 1999). Оптимальная температура нереста 17 °С. Если вода прогрелась недостаточно, то нерест растягивается до августа. Вскоре после нереста отметавшие половые продукты особи скатываются в низовья реки. Отнерестившиеся самки хорошо отличаются от не принимавших участия в нересте наличием остатков икринок данного года и слабым развитием икринок следующей генерации. Молодь после выхода из икринок скатывается вниз по реке в течение нескольких лет (2–5 и более), нагуливаясь в это время на мелководных участках (Подлесный, 1955; Михалев, 1967; Михалев, Михалева, 1999; Вышегородцев, 2000). Таким образом, нижнее течение Енисея служит для осетра одновременно и местом нагула и миграционным путем и местом нереста. Существенное влияние на эффективность нереста енисейского осетра оказывают не только такие абиотические факторы, как температура воды, но и другие, особенно уровень режим реки в период нереста. Оптимальными уровнями воды в районе нерестилищ (по водопосту в Енисейске), с большой вероятностью обеспечивающими высокую урожайность поколений енисейского осетра, являются: в июне – 5–7 м, в июле – 3,5–6, в августе – 3–5 м (Подлесный, 1958; Михалев, 1967).

В условиях Енисея самки осетра созревают в 19+–23+ и первый раз нерестятся в полные 20–24 года. В это время они имеют 85–100 см длины (*ad*) и 4,5–8 кг массы. Самцы вступают в процесс размножения на 2–3 года раньше самок при длине от 75 см и массе не менее 3 кг. Промежуток между двумя нерестами у самок составляет 5–6, у самцов – 4–5 лет. Плодовитость в 1947–1988 гг. колебалась от 51 тыс. икринок у самок массой 4,5 кг до 714 тыс. икринок – массой 48 кг; в среднем по всем возрастам ИАП равнялась 181 тыс. икринок (Подлесный, 1955, 1958; Михалев, 1967). В 1989–1998 гг. ИАП особей массой 5–10 кг равнялась в среднем 113 тыс. икринок, массой 15–20 кг – 183, массой 25–30 кг – 262, в среднем по всем возрастам – 146 тыс. икринок. Снижение плодовитости

енисейского осетра связывают с загрязнением реки (Андриенко, Богданов и др., 1999; Михалев, Михалева, 1999).

Места нереста байкальского осетра расположены на участках нижнего, среднего и отчасти верхнего течения указанных выше рек, для которых характерны каменисто-галечные и крупнозернистые песчаные грунты. В Селенге нерест осетра происходит преимущественно с середины мая до середины июня при температуре воды 9–15 °С. Производители осетра вскоре после нереста уходят в Байкал на нагул и последующую зимовку. Мальки по выходе из икры в течение всего лета живут в нерестовых реках: в затонах и других тихих участках, и лишь осенью (в сентябре – ноябре) скатываются в озеро. Вместе с ними в это время мигрирует в Байкал молодь и неполовозрелые особи осетра (Егоров, 1958, 1961; Хохлова, 1967).

Самцы байкальского осетра половозрелыми становятся в 14+, самки – в 18+–19+. Максимальный вес яичников (с икрой) у самок старших возрастов в среднем не превышает 11 кг, у самок младших возрастов он составляет не менее 1 700 г. У наиболее крупных самок вес яичников может достигать нескольких десятков килограммов. С увеличением линейных размеров и массы тела ИАП возрастает. У самок массой 14–16 кг количество икринок составляет в среднем 304 тыс., массой 17–19 кг – 263, 20–22 кг – 305, 23–25 кг – 418, 26–28 кг – 486, 29–40 кг – 530, 53 кг – 740 тыс. Нерест неежегодный. Самцы нерестятся через один-два, самки – через два-три года (Егоров, 1958, 1985; Афанасьев, 1977; Афанасьев, Афанасьева, 1996; Афанасьев, 1998; Афанасьева, Афанасьев, 2003).

В Якутии нерестилища осетра расположены в нижнем, среднем, частью – в верхнем течении рек. Ясно выраженных нерестовых миграций не наблюдается, поскольку места нагула и размножения осетра почти совпадают. В среднем течении Лены осетр нерестится в конце мая – начале июня (Кошелев, Рубан и др., 1989), в нижнем течении – с середины июня до середины июля (Акимова, 1985). В Индигирке нерест проходит в июле вплоть до начала августа. В Колыме нерестилища осетра расположены в главном русле реки в месте впадения р. Ожогина (877 км от устья Колымы) и предположительно на участке реки от Среднеколымска до пос. Зырянка (Рубан, 1999). Нерест проходит с конца июня до конца июля при температуре воды 16–21 °С. Самки со зрелыми половыми продуктами встречаются до 24 июля. Икру осетр откладывает в реках Якутии на каменисто-галечных и плотных песчаных грунтах, на глубине 6–8 м, где скорость течения составляет около 1,4 м / с, при температуре воды 12–16 °С (Соколов, 1965б, 1966а; Кириллов, 1972; Дормидонтов, Софронов, 1976; Рубан, Акимова, 1991, 1993; Рубан, 1999). Морфологическая картина процессов гаметогенеза осетра Лены и Индигирки изучалась Н. В. Акимовой (1978, 1981, 1985; Рубан, Акимова, 1991).

Половозрелым осетр в бассейне Лены становится в 10+–21+ по достижении 60–75 см длины (*ad*) и 1 200–4 500 г массы (Соколов, 1965б, 1973; Соколов, Малютин, 1977; Акимова, 1978), в Индигирке – в 11+–13+, 70–75 см и 1 200–2 000 г (Рубан, Акимова, 1991), в бассейне Колымы – в 15+–17+ (Новиков, 1966; Рубан, Акимова, 1993). Минимальные размеры половозрелых самок колымского осетра со следами нереста в предыдущем году составляют 79 см при массе 2,1 кг и возрасте 16+ (Рубан, 1999).

Жесткие условия обитания определяют не только замедленный рост, но и пониженную плодовитость якутского осетра. У рыб Лены ИАП в возрасте 10+–22+ колеблется от 16 до 144 тыс. икринок, Индигирки в 32+–57+ – от 105 до 245, Колымы в 17+–23+ – 66–228 тыс. икринок (Соколов, 1965б; Соколов, Рубан, 1979; Рубан, Акимова, 1991, 1993). С увеличением размеров и возраста самок вес икринок и ИАП увеличиваются, но у особой одинакового размера и возраста с увеличением плодовитости масса икринок снижается (Рубан, 1999).

Нерестится осетр в реках Якутии не каждый год. Период повторного созревания гонад может длиться до четырех лет. Ежегодно только пятая часть взрослого стада принимает участие в размножении. Нередко у самок осетра из рек этого региона наблюдаются нарушения функционирования воспроизводительной системы. Так, изучение индигирского осетра выявило нарушение созревания яйцеклеток у большого числа как неполовозрелых (в некоторых пробах до 100 %), так и половозрелых самок. Полагают, что одна из возможных причин этого явления – загрязнение Индигирки. В целом, и самки и самцы осетра из рек Якутии отличаются от популяций осетра из Оби, Енисея и Байкала более низким темпом роста, созреванием в более раннем возрасте при меньших размерах (Рубан, Акимова, 1991, 1993; Рубан, 1999).

Выметанные в воду и тут же осемененные яйца осетровых опускаются на дно, заносятся под камни и вскоре приклеиваются студенистой оболочкой к субстрату (Макеева, 1992). Развитие оплодотворенных икринок длится у сибирского осетра в условиях Лены при температуре воды 11,3 °С в течение 215,5 ч. Продолжительность периода от вылупления личинок до их перехода на внешнее питание – в среднем 15 суток. Важной особенностью постэмбрионального развития сибирского осетра является отсутствие у личинок периода питания в толще воды планктоном. Почти сразу после окончания желточного питания они переходят к потреблению организмов зообентоса (Рубан, 1999). Л. С. Богдановой (1972) в условиях эксперимента показано, что в случае отсутствия пищи личинки сибирского осетра начинают гибнуть через 3–5 суток после начала этапа экзогенного питания. Личинки русского осетра на этом же этапе развития способны обходиться без пищи в 2–3 раза дольше. Особенности гамето- и гонадогенеза и эмбрионального развития сибирского

осетра, в том числе в условиях загрязнения рек Сибири, изучались Н. В. Акимовой (1985), Н. В. Акимовой и Г. И. Рубан (1996, 2000) и Г. И. Рубан (1999).

Питание. В Оби осетр питается личинками ручейников, поденок, мошек, хирономид, моллюсками, олигохетами, амфиподами. У рыб с 3+, но чаще у половозрелых особей, в составе пищи встречаются и рыбы – плотва, елец, ерш, корюшка, ряпушка и др. (Сальдау, 1949, Чупретов, Резанова, 1981). В Енисее излюбленной пищей осетра в низовьях реки являются личинки хирономид, кроме того, он поедает здесь амфипод, морских тараканов, малощетинковых и многощетинковых червей. Летом половозрелые особи осетра предпочитают нагуливаться на глубинах 8–10 м, молодь – на мелководных участках. В дельте Енисея осетр потребляет амфипод, олигохет и морских тараканов. В губе морские тараканы составляют более 90 % его пищи, а личинки комаров почти отсутствуют. Изредка в желудках взрослого осетра обнаруживаются личинки миноги и молодь рыб (Подлесный, 1955; Грезе, 1957a; Ольшанская, 1964a, 1965; Заделенов, Трофимова, 1998).

Во время миграций к местам размножения осетр в Оби и Енисее питается слабо или не питается вообще. Зимой в первый период концентрации на «ямах» взрослый осетр питается, хотя и слабо, но затем прием пищи прекращается. Молодь осетра в 1+–14+ активно питается почти всю зиму (Заделенов, Трофимова, 1998; Михалев, Михалева, 2001a).

Главную пищу байкальского осетра в течение всей его жизни составляют амфиподы, личинки хирономид, веснянок, поденок и рыбы, главным образом байкальские широколобки; отмечены случаи массового поедания осетром молоди окуня и карповых рыб (Егоров, 1985). Сравнительно часто встречаются в желудках осетра моллюски, олигохеты, личинки ручейников, мух, жуков, мошки, кладки плоских ресничных червей – планарий. У некоторых особей желудки наполнены почти на 100 % губкой. Нередко одновременно с пищевыми объектами осетр заглатывает детрит, кусочки полусгнившей древесины, коры и большое количество ила, песка, слюды. В байкальских реках весной и летом главной пищей осетра являются личинки поденок, хирономид, веснянок, в меньшей степени личинки ручейников, мошек, жуков, слепней и других насекомых. В заливе Провал в июле–сентябре в пище нагуливающегося здесь осетра преобладают хирономиды и амфиподы, в качестве дополнительных компонентов – молодь широколобок и реже – молодь карповых, еще реже – черви, личинки мух и других насекомых. На участке озера против дельты Селенги пищу молодых осетров в летний и зимний периоды составляют почти исключительно амфиподы, но нередко желудки рыб бывают наполнены молодь широколобок. Реже встречаются здесь в пище осетра моллюски, черви, кладки планарий, губки. У крупных осетров, выловленных зимой на глубине 10–30 м, желудки чаще всего наполнены широколобками, амфиподами, в меньшей степени моллюсками и кладками планарий. В же-

лудке осетра массой 37 кг, пойманного в Чивыркуйском заливе, было обнаружено 220 экз. окуней-годовиков. Каннибализм у байкальского осетра не отмечен. Молодь этой рыбы поедается в небольшом количестве хищными рыбами озера (щукой, тайменем, в меньшей степени окунем) (Егоров, 1958, 1961; Кожов, 1962; Устюжанина-Гурова, 1971а).

В реках Якутии осетр находит наилучшие условия для нагула не в основных руслах рек, где чаще всего дно сложено хорошо перемытым, почти лишенным жизни песком, а в придаточных водоемах – заливах, протоках, озерах. Пищевой рацион рыб состоит из 10–12 компонентов, в том числе таких, как личинки и куколки хирономид, личинки других двукрылых, моллюски, амфиподы, икра и молодь рыб (Новиков, 1966; Соколов, 1966б, 1981; Кириллов, 1972; Дормидонтов, Софронов, 1976). Особенно заметна доля рыб в питании осетра в Алдане (Соколов, Кошелев и др., 1986; Рубан, 1999) и Индигирке (Рубан, Акимова, 1991). В желудках индигирского осетра неоднократно встречали мышевидных грызунов и мелких погибших птиц (Кириллов, 1972). Выявлены различия в питании осетра разных размеров, что обусловлено возрастными особенностями строения ротового аппарата этих рыб. Так, в Лене особи осетра длиной от 30 до 50 см заглатывают моллюсков со средним весом около 5 мг, в то время как особи, длина тела которых превышает 90 см, поедают моллюсков со средней массой около 37 мг (Кириллов, 1972).

В целом, следует отметить высокую степень эврифагии сибирского осетра, которая выражается в способности его потреблять самые разные пищевые объекты. Например, в условиях Колымы, где кормовая база осетра бедна, он активно питается нектобентосным листоногим рачком *Lynceus brachiurus* (Соколов, Новиков, 1965; Новиков, 1966). В лучших условиях нагула в эстуариях других сибирских рек этого не наблюдается, поскольку требует от осетра дополнительных энергозатрат на лов активно плавающего рачка. Вопрос о питании осетра в зимний период в реках Сибири до сих пор остается слабо изученным, но достоверно известно, что хотя активность потребления осетром пищи в это время года существенно ниже, чем в период открытой воды, полного голодания рыб не происходит (Егоров, 1961; Рубан, 1999).

Вылов. В бассейне Оби, преимущественно в пределах Томской и Тюменской областей, в 1927–1928 гг. вылов осетра составлял около 3 тыс. ц ежегодно. В Верхней Оби в эти годы вылавливалось 200–500 ц осетра в год. Максимальные суммарные уловы этой рыбы в целом по бассейну до 1930 г. не превышали 6,5–7,0 тыс. ц. Начиная с 1931 г. район промысла существенно расширился, вплоть до южной части Обской губы, и уловы осетра быстро увеличились: в 1935 г. вылов его по бассейну достиг 14 тыс. ц, из них в Обской губе было поймано свыше 11 тыс. ц. Массовый вылов молодежи и неполовозрелых рыб привел к резкому сокращению воспроизводительных возможностей стада, и уже в 1941 г. вылов осетра в целом по бассейну составил

1,6 тыс. ц. Запрет его добычи в 1938 г. на зимовальных ямах и ограничение лова с 1940 г. в Обской губе несколько восстановили численность стада. Однако интенсивный вылов осетра в военные годы (в 1942–1945 гг. вылавливалось 3,5–4,4 тыс. ц ежегодно) вновь привел к снижению суммарного вылова рыбы по бассейну – до 1,3 тыс. ц в 1949 г. С 1947 г. был введен запрет лова осетра в Обской губе и на зимовальных ямах. Благодаря этим и другим мерам численность осетра начала постепенно увеличиваться. В 1951 г. было выловлено 2,5 тыс. ц, в 1956 г. – 6,3, в 1964 г. – 7,5, в 1967 г. – 5,1 тыс. ц. В 1968–1971 гг. уловы резко упали – до 2,2–3,3 тыс. ц в год из-за чрезмерного вылова осетра в дельте Оби. Массовый вылов молоди осетра стрелевыми неводами практиковался с 1941 по 1969 г. в Средней Оби. Только в 1957 г. в Томской области в течение 100 суток промысла было выловлено 100–120 тыс. экз. размером от 18 до 25 см, что составляло 90 % от общего числа особей добытого здесь осетра (Петкевич, Башмаков и др., 1950; Вотинов, Злоказов и др., 1975; Гундризер, Егоров и др., 1983; Прусевич, Дубинин, 1999). В 1975 г. в бассейне Оби промысловым ловом было добыто 3,0 тыс. ц, в 1978 г. – 2,7, с 1988 по 1992 г. – в среднем ежегодно около 400, в 1997 г. – 110 ц осетра (Гундризер, Залозный и др., 2000).

В Иртыше в 1932 г. вылов осетра составил 526 ц, или 4,9 % от общего вылова этой рыбы в бассейне Оби, в 1952 г. – 321 ц (10,3 %), в 1960 г. – 530 ц (максимальный вылов за период с 1932 г. по настоящее время) (9,2 %), в 1971 г. – 65 ц (2,7 %).

Интенсивный вылов, сокращение нерестовых площадей и числа зимовальных ям в связи с гидростроительством, загрязнение рек – главные причины резкого сокращения численности осетра в бассейне Оби. В период с 1990 по 1995 г. вылов молоди осетра в низовьях Оби сократился из расчета на один контрольный невод с 704 до 80 экз. (Крохалевский, 1999, 2001). В 1996 г. осетр из верховьев Оби внесен в Красную книгу Республики Алтай, в 1998 г. – Алтайского края (Журавлев, 2003). С 1998 г. осетр обской популяции занесен в Красную Книгу Российской Федерации (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В бассейне Енисея промысловая добыча осетра началась в XVIII в. В конце XIX в. вылов этой рыбы достиг 750–1 540 ц, или 10–18 % добычи всех видов рыб в реке. Интенсивная эксплуатация промысловых запасов осетра отмечена в 1930-х гг., при этом в большом количестве добывалась и молодь (от 42 до 76 % по весу). Молодь активно вылавливалась в низовьях, производители – в реке. В результате уже с 1937 г. уловы осетра упали до 915 ц. В годы Великой Отечественной войны вылов составлял 1,0–2,0 тыс. ц, в год, при этом доля в уловах молоди осетра достигала 90 % по весу. С 1947 по 1953 г. добыча осетра на Енисее была запрещена, что сыграло положительную роль в восстановлении его численности. Но последующий вылов осетра вновь подорвал его запасы. В 1965–1970 гг. ежегодные уловы ко-

лебались в пределах 360–1 207 ц. С 1971 по 1990 г. вновь ввели мораторий на вылов осетра. В 1990 г. было добыто 406 ц. С 1991 по 1996 г. вылов колебался в пределах 330–488 ц, в среднем составив 416 ц. В 1997 г. он снизился до 200 ц, в 1998 г. – до 103 ц. С 1998 г. вылов осетра в Енисее вновь запрещен. Но имеет место прилов осетра при добыче других видов рыб. Кроме того, ихтиологи НИИ ЭРВНБ (Красноярск) считают, что легальная добыча осетра рыбодобывающими организациями составляет лишь 20–25 % от фактических объемов добычи, т. е. 75–80 % приходится на так называемый неучтенный вылов (Андриенко, Богданов и др., 1989, 1999; Заделенов, 1998, 2000; Михалев, Михалева, 1999).

Лов осетра в Байкале и его притоках ведется с древнейших времен (с неолита), о чем свидетельствуют наскальные рисунки первобытных людей, живших на побережье этого озера и по берегам Ангары. Во второй половине XIX в. ежегодный вылов осетра по всему Байкалу составлял 2,0–3,0 тыс. ц (Афанасьев, 1997). В дальнейшем по мере снижения запасов омуля промысел осетра усиливался и в начале XX в. сложилась реальная опасность полного исчезновения осетра в Байкале в качестве промысловой рыбы. В 1930 г. был введен круглогодичный пятилетний запрет осетрового промысла по всему озеру и в реках, в него впадающих. Затем промысел был вновь разрешен, но только в Байкале и преимущественно зимой. С 1935 по 1944 г. ежегодный вылов осетра колебался от 40 до 200 ц. В годы Великой Отечественной войны, с 1941 по 1944 г. включительно, лов осетра проводился без ограничений, в том числе добывалась и молодь. Тем самым результаты пятилетнего запрета на промысел осетра были сведены почти к нулю. С 1944 г. лов осетра был вновь запрещен круглогодично и повсеместно. К 1972 г. общая ихтиомасса этой рыбы в озере возросла до 5,0–5,5 тыс. ц, а промысловые запасы – до 600–700 ц. В настоящее время общая численность осетра на Селенгинском мелководье составляет около 10–18 тыс. особей, в Баргузинском заливе – 3–4 тыс. особей. В Селенгу из озера на нерест ежегодно заходит всего от 70 до 140 особей осетра. В 1983 г. байкальский осетр был внесен в Красную книгу Российской Федерации, в 1988 г. – в Красную книгу Республики Бурятия (Егоров, 1961, 1985; Воинов, Злоказов и др., 1975; Афанасьев, Афанасьева, 1996; Афанасьев, 1997; Биоразнообразие байкальской..., 1999; Неронов, Пронин и др., 2002; Афанасьева, Афанасьев, 2003). Заметное положительное влияние на состояние численности осетра в оз. Байкал оказывают начатые в конце XX в. работы по инкубации и подращиванию (до 45 суток) мальков этого вида на Селенгинском экспериментальном рыбноводном заводе (СЭРЗ) и созданию маточного стада осетра в рыбноводном хозяйстве при Гусиноозерской ГРЭС. С 1986 по 1996 г. СЭРЗ выпустил в Байкал 851 тыс. экз. молоди осетра с навеской 0,5–2,2 г; в 1996–2002 г. в оз. Гусиное в общей сложности выпущено

4,4 млн экз. молоди с навеской 0,5–2 г (Афанасьев, 1977; Афанасьев, Афанасьева, 1996; Афанасьев, 1998; Афанасьева, Афанасьев, 2003).

В Якутии осетр являлся одной из основных промысловых рыб, по крайней мере в течение последних пяти тысяч лет. Об этом свидетельствуют данные археологии: в культурных слоях, датируемых третьим тысячелетием до н. э. содержится большое количество костей осетра (Кириллов, 1972). В настоящее время осетр наиболее многочислен в Лене. Его уловы из этой реки составляют 95–97 % от общего вылова осетра в Якутии. Максимальные величины уловов осетра в Лене имели место в 1941, 1942 и 1943 гг. – 931, 1 510 и 1 899 ц соответственно. В первые послевоенные годы (1946–1954 гг.) уловы осетра в этой реке снизились до 120–575 ц, в 1955–1957 г. они составили 81–188 ц. Но с 1958 по 1965 г. уловы вновь возросли и держались на уровне 352–857 ц в год. Начиная с 1970 г. наблюдалось резкое снижение уловов осетра, продолжающееся и в настоящее время (Кириллов, 1972; Рубан, 1999).

Численность осетра в Индигирке и Колыме чрезвычайно низка, еще меньшее он в Яне, что обусловлено гидрологическими особенностями этой реки, в частности промерзанием ее на многих участках. В целом по Якутии статистика вылова осетра такова: 1940 г. – 406 ц, 1945 – 502, 1950 – 382, 1955 – 255, 1960 – 857, 1965 – 399, 1975 – 79, 1985 – 101, 1995 – 131, 2000 г. – 144 ц. В настоящее время вылов осетра в реках Якутии запрещен. В 1998 г. осетр из рек Индигирка и Колыма занесен в Красную книгу севера Дальнего Востока России, в 2003 г. – из р. Яна – в Красную книгу Якутии (Ходулов, 2006). В пределах всего ареала сибирский осетр внесен в Красную книгу МСОП (Атлас пресноводных..., 2003).

3.3. Стерлядь – *Acipenser ruthenus* Linne, 1758

Современное русское название этой рыбы впервые встречается с начала XVIII в. Так, в описных книгах рыбных ловель говорится: «Бывает у меня в улове рыбы стерляди...» (Енисейский уезд, 1704 г.) (Гурулев, 1992). На Оби стерлядь также называют *карыш*, мелкую – *крестоветик*, *пиковка*, на Иртыше – *сюрик* (Гундризер, Иоганзен и др., 1984). На Енисее гибридных особей между осетром и стерлядью, а также молодь стерляди, называют *костерью* (Хохлова, 1955).

Характерные признаки. От других видов рода *Acipenser* отличается большим числом (от 56 до 71) боковых жучек. Спинных жучек – 13–16, брюшных – 10–20. Жаберных тычинок – 18–31. Нижняя губа посередине прервана. Усики, как правило, бахромчатые. В отличие от осетра, у стерляди морда острорылая и иногда немного загнута вверх (рис. 5). Однако наряду с острорылой встречаются особи стерляди и с тупым рылом. Окраска спины у стерляди от темно-серой до серовато-коричневой, брюхо белое (Хохло-

ва, 1955; Атлас пресноводных..., 2003; Журавлев, 2003). Стерлядь относится к 120-хромосомной группе осетров (Васильев, 1985).

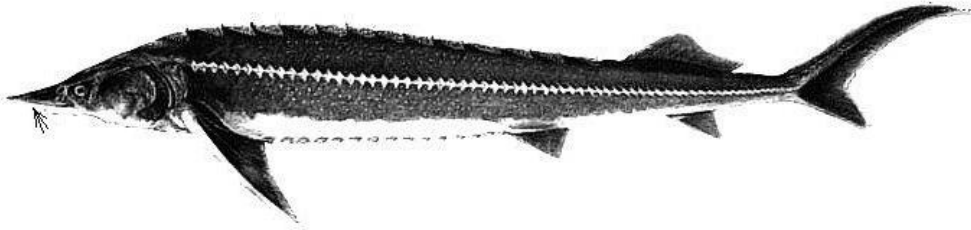


Рис. 5. Стерлядь

Высокая степень изменчивости пластических и меристических признаков стерляди в пределах Обского и Енисейского бассейнов выявлена М. И. Меньшиковым (1936, 1937), Б. Г. Иоганzenом (1946) и М. В. Хохловой (1955). С современных позиций биологической концепции вида (Майр, 1971, 1974; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003), выделение подвидов стерляди на основании различий только морфологических признаков, что было сделано М. И. Меньшиковым (1937), не представляется правомерным. Тем не менее в ранге подвида *A. ruthenus marsiglii* (Brandt, 1833) стерлядь из Оби и Енисея фигурирует в ряде публикаций (Подлесный, 1958; Гундризер, Иоганzen и др., 1984) и до настоящего времени.

Распространение. Населяет реки бассейнов Черного, Каспийского и Балтийского морей. Есть в бассейне Северной Двины. В Сибири обитает в бассейнах Оби и Енисея. В Байкале и его притоках, кроме Ангары, а также в реках Восточной Сибири отсутствует (Кириллов, 1972; Биоразнообразие байкальской..., 1999; Калашников, 2004). Озерные формы стерляди не известны (Атлас пресноводных..., 2003).

В Оби выделяют несколько более или менее обособленных стад стерляди: 1 – верхнеобское – от нижних участков Бии и Катуня до устья Томи; 2 – среднеобское – от устья Томи до устья Иртыша; 3 – иртышское – от устья этой реки до плотины Шульбинской ГЭС; 4 – верхнеиртышское – от Бухтарминского водохранилища до верховий Черного Иртыша включительно. Кроме основного русла стерлядь обитает во многих притоках Оби – Чулыме, Кети, Васюгане, Парабеле, Тyme, Вахе и др., и Иртыша – Ишиме, Тоболе, Таре, Тавде, Демьянке и др., а также в реках Ямала (Венглинский, 1971; Гундризер, Иоганzen и др., 1984; Еньшина, 1986; Рыбы Казахстана, 1986; Богданов, Богданова, 2000; Карасев, 2003). Малочислена стерлядь в низовьях Оби и в южной части Обской губы, а в северной части губы – редко встречающийся вид. Не отмечена стерлядь в р. Таз и Тазовской губе, в реках Надым и Юрибей (Гыданский п-ов) (Коломин, Черкашин и др., 1972; Вышегородцев, 1973а; Коломин, 1974а; Еньшина, 1986).

В верховьях Оби районы обитания стерляди приурочены к устьевым участкам Бии и Катуня и притоков Оби: Ануя, Песчаной, Чарыша, Алея, Чумыша (Соловов, 1997; Веснина, Журавлев и др., 1999; Соловов, Новоселов, 2000; Дегтярь, 2006). Обычна стерлядь в верхней, речной части Новосибирского водохранилища, в последние годы встречается и ниже – вплоть до плотины Новосибирской ГЭС (Еньшина, Трифонова, 1998; Трифонова, Новоселов, 1997; Трифонова, 1998; Попов, Визер и др., 2000; Еньшина, Клюня и др., 2001). В р. Чулым стерлядь распространена повсеместно вплоть до устья р. Урюп в верховьях (Усынин, 1977, 1978). Из уральских притоков Нижней Оби (реки Северная Сосьва, Манья, Щекурь и др.) стерлядь обитает и является промысловым видом в р. Ляпин (Амстиславский, 1972).

В бассейне Енисея стерлядь, помимо самого русла этой реки, известна как в правых, так и в левых притоках, очень редко встречается в дельте, губе и горле. В протоках Бреховского архипелага держится единично. В виде исключения попадает иногда в береговой зоне Енисейского залива. Во время высоких весенне-летних паводков заходит в некоторые озера, связанные с Енисеем. Наибольшие концентрации стерляди в последние годы отмечаются на отрезке Енисея между Ангарой и Хантайкой (Хохлова, 1955; Подлесный, 1958; Михалев, 1967; Головки, 1973а; Попов, 1983; Егоров, 1985; Попов, 1986, 1990а; Криницын, 1989; Андриенко, Богданов и др., 1999; Михалев, Михалева, 1999; Вышегородцев, 2000; Чупров, Вышегородцев и др., 2001; Аракчаа, Шацких, 2003).

До зарегулирования Ангары плотинами ГЭС в этой реке встречалась как заходящая из Енисея «острорылая» стерлядь, так и туводная «тупорылая» (Мамонтов, 1977). В настоящее время стерлядь обитает как в низовьях Ангары, так и в Братском водохранилище и некоторых его притоках, хотя и в небольшом числе. Вскоре после образования водохранилища в него было выпущено 3 163 экз. стерляди из Оби и 1 000 экз. пересажено из нижнего бьефа Ангары (Мамонтов, 1977). На зарегулированных участках Ангары в ее среднем и верхнем течении стерлядь из основного русла переместилась в притоки (Михалев, Михалева, 1999; Куклин, 1999а, б).

В Подкаменной Тунгуске стерлядь встречается лишь на нижнем 100–150 км участке реки. В Нижнюю Тунгуску она заходит на нагул из Енисея с середины июля до середины августа и встречается до пос. Ногинск (300 км от устья), а также в правых притоках этой реки – Учами и Виви (Попов, 1980а). Вверх по Виви стерлядь поднимается в небольшом числе до оз. Виви (Сиделев, 1981). Заходит стерлядь в небольшом числе в низовья Хантайки; в оз. Хантайское не отмечена (Романов, 1988а). В р. Пясины (Ольшанская, 1965), в других реках, а также озерах Таймыра, включая оз. Таймыр, и в бассейне Хатанги стерлядь не обнаружена (Михин, 1955; Лукьянчи-

ков, 1967, Романов, Тюльпанов, 1985; Малинин, Поддубный и др., 1988; Разнообразия рыб..., 1999).

В левобережных притоках Енисея – от Абакана до Танама включительно, стерлядь малочисленна и встречается только на устьевых участках рек, где нагуливается в период открытой воды, возвращаясь на зимовку в Енисей (Головко, 1971б, 1973а; Глазков, 1977, 1981; Попов, 1978а, 1986). По некоторым данным (Вышегородцев, Мартынюк и др., 2003), требующим уточнения, немногочисленное туводное стадо стерляди обитает в верхнем и частично среднем течении р. Сым. В небольшом числе встречается стерлядь в верховьях Енисея – в некоторых притоках Красноярского и Саяно-Шушенского водохранилищ (Вышегородцев, 2000; Чупров, Вышегородцев и др., 2001; Вышегородцев, Космаков и др., 2005). В 1948 г. 215 экз. стерляди из Енисея было выпущено в р. Селенга (близ ст. Селенга), где она не прижилась (Биологические инвазии..., 2004).

Миграции. Стерлядь является жилой, или туводной рыбой, но иногда мигрирует на большие расстояния. Так, Н. В. Сушилиным (1929; Цит. по: Егоров, 1985) установлено, что из 211 экз. меченых им особей стерляди один экземпляр через 21 месяц поднялся вверх по Енисею на расстояние в 500 км и далее вверх по Ангаре на 250 км, однако большинство особей и через 6–8 месяцев вылавливались на месте их мечения.

Весной, в период подъема уровня воды, стерлядь из русла главной реки (Оби, Енисея) заходит на залитую пойму: в протоки, курьи и старицы, где интенсивно питается. Не размножающиеся в данном году особи нагуливаются в пойменной системе до осеннего спада воды, а особи, участвующие в размножении, скатываются в русло реки перед нерестом, после которого вновь заходят в пойменные водоемы. Летом стерлядь не совершает массовых передвижений. Зимовальная миграция начинается, в зависимости от температуры воды, в августе–октябре. Чем холоднее осень и чем раньше образуется ледяной покров, тем раньше начинается и интенсивнее проходит перемещение стерляди к местам зимовки. Зимовальные ямы, как правило, представляют собой глубокие участки реки, обычно у высоких, вогнутых берегов, постоянно подмываемых течением. Будучи крайне чувствительной к недостатку кислорода, в случае дефицита его в местах зимовки стерлядь снимается с ям и уходит в более благополучные по этому фактору участки реки. О том, что такого рода подъем не является миграцией к местам нереста, свидетельствует присутствие в уловах большого процента молоди и неполовозрелых рыб (Иоганзен, 1946а; Хохлова, 1955; Подлесный, 1958; Усынин, 1977, 1978).

В Чулыме стерлядь в летний период больших массовых передвижений в пределах реки не совершает. Весной она выходит на заливную пойму, где интенсивно питается. Особи, участвующие в данном году в нересте, с наступлением оптимальных условий для размножения возвращаются в русло реки, а

после нереста вновь мигрируют к местам нагула. Зимовальная миграция начинается, в зависимости от температуры воды, в августе–октябре. Чем холоднее осень и чем раньше образуется ледяной покров, тем раньше начинается и интенсивнее проходит миграция стерляди к местам зимовки (Усынин, 1977).

В верховьях Оби стерлядь зимует, как и осетр, на ямах. В 1940-е гг. отмечалось 40 осетровых ям с глубинами более 10 м. В 1993 г. из 11 обследованных ям стерлядь зимовала только в двух глубиной более 10 м и четырех – глубиной более 6 м; на остальных ямах глубиной 3–5 м стерлядь не обнаружена (Трифенова, Новоселов, 1997).

В Ангаре до ее зарегулирования плотинами ГЭС стерлядь во время вскрытия реки в мае скатывалась вниз по течению, спасаясь от влияния ледохода и увеличения концентрации в воде взвеси. С очищением воды в июне неполовозрелая стерлядь постепенно возвращалась в среднее и вернее течения Ангары, а половозрелая, напротив, продолжала сплывать в низовья реки на нерест. В июле–августе стерлядь массовых миграций в Ангаре не совершала, а к середине сентября скапливалась на зимовальных ямах глубиной 6–15 м и более. Вспугнутая в это время стерлядь обычно снимается с ям и уходит вниз по реке, собираясь вновь на ямах (не обязательно прежних) в конце октября – начале ноября. Часть стерляди зимует не в ямах, а на тихих, сравнительно глубоких плесах реки или на незамерзающих участках ниже порогов. При этом косяк рыб образует треугольник, вершина которого направлена вверх по течению; стерлядь в косяке лежит в два, три и более слоев. Если это скопление потревожить, то стерлядь уйдет на другое место. При понижении температуры воды до зимних значений, стерлядь впадает в состояние оцепенения, практически не питается и не совершает подвижек до весны (Егоров, 1985).

Возраст и рост. В Оби ловится стерлядь до 22+, достигая в этом возрасте 63–65 см длины и 2 000–2 100 г массы (Усынин, 1978; Гундризер, Йоганзен и др., 1984). В верховьях Оби вылавливаются особи стерляди от 1+ до 8+ 15–55 см длиной и 30–750 г массой (Соловов, 1997а, б), в р. Чарыш – от 2+ до 8+ (Дегтярь, 2006). В Новосибирском водохранилище в конце 1990-х гг. в траловых уловах встречалась стерлядь от сеголетков до 15+, массой от 28 до 2 100 г; преобладали (около 75 %) особи в 2+–5+, длиной 30–40 см и массой 30–500 г (Еньшина, Трифенова, 1998; Еньшина, Ключня и др., 2001). По сравнению с 1980-ми, в 1990-е гг. средний возраст стерляди в уловах из водохранилища снизился с 5,2 до 3,6 года, а средняя длина рыб, несмотря на увеличение темпа роста за этот же период, – с 36,5 до 30 см. Основная причина наблюдаемого – активный вылов стерляди селективными орудиями лова (Трифенова, Новоселов, 1997; Еньшина, Трифенова, 1998; Трифенова, 1998).

В Чулыме в промысловых уловах встречается стерлядь в возрасте от 2+ до 17+, длиной (*ad*) от 20 до 59 см и массой от 40 до 2 100 г. В каждой возрастной

группе наблюдаются большие колебания размеров рыб, например в 6+ длина особей колеблется от 38 до 49 см, масса – от 215 до 442 г (Усынин, 1977).

В Енисее предельный возраст стерляди равен 33+, длина 85–90 см, масса 4 100–4 300 г. В первые шесть лет линейный прирост енисейской стерляди составляет 6–9 см в год, в последующие годы в связи с наступлением половой зрелости годовые приросты снижаются до 2–4 см, а прирост массы составляет 110–250 г (Хохлова, 1955; Подлесный, 1958; Михалев, Михалева, 1999; Заделенов, 2001). Рост стерляди, как и других рыб, существенно зависит от комплекса абиотических факторов и степени развития организмов зообентоса – основных объектов питания этой рыбы (Ольшанская, 1959). Крупная стерлядь ловилась в Ангаре до ее зарегулирования и в притоках (Мамонтов, 1977). Енисейская стерлядь в одних и тех же возрастных группах при приблизительно равной длине имеет большую массу тела, чем обская (табл. 3).

Таблица 3

Длина и масса тела стерляди из водоемов Оби и Енисея

Водоем	Возраст, лет						
	1+	3+	5+	9+	11+	23+	27+
Обь	17/40	41/200	47/400	58/800	–	–	–
Иртыш	23/40	32/100	38/200	48/500	58/700	99/3 500	–
Кеть	20/60	33/100	39/300	52/600	63/1 000	–	–
Чулым	16/30	40/100	48/200	58/500	64/600	–	–
Новосибирское водохр.	25/134	30/222	37/476	45/747	49/917	–	–
Средняя Обь	–	31/230	36/340	43/600	47/770	–	–
Сред. Енисей	26/70	42/250	53/600	66/1 400	68/1 700	87/3 800	89/4 300
Нижний Енисей	15/14	39/248	44/338	48/477	50/548	69/1 643	73/2 100

Примечание. Таблица составлена по данным А. Н. Гундризера (1963), С. А. Еньшиной с соавт. (1998) – Обь, Иртыш, Новосибирское водохранилище, С. А. Еньшиной (1986) – Средняя Обь, В. Ф. Усынина (1978) – Чулым, Н. А. Прусевича (1971) – Кеть, М. В. Хохловой (1955) – Енисей.

Размножение. В Оби стерлядь становится половозрелой в 4+–6+ и даже в 8+. Самцы созревают на год-два раньше самок. Нерест с пропусками в два-три года. Проходит он с последних чисел мая до конца июня – начала июля на песчано-галечных грунтах при температуре воды 14–15 °С (Иоганзен, 1946; Гундризер, 1963; Амстиславский, 1972; Соловов, 1997а, б). В верховьях Оби небольшие по площади нерестилища стерляди известны на участке Оби от места слияния рек Бия и Катунь до устья р. Чарыш, в низовьях рек Алей, Ануй, Песчаная, Большая Калманка, в верхней части Новосибирского водохранилища, но основные участки нереста расположены в низовьях Катунь и в среднем течении Чарыша. Разработка месторождений песчано-

галечной смеси в Катуне и Чарыше грозит исчезновению этих нерестовых угодий стерляди (Трифорова, Новоселов, 1997). Плодовитость стерляди в верховьях Оби составляет 4,5–35 тыс. икринок (Соловов, 1997а, б).

В Чулыме стерлядь становится половозрелой впервые в 4+, в массе – в 6+ по достижении 35–42 см длины (*ad*). Самцы созревают на год-два раньше самок и при меньших размерах. Нерест единовременный, происходит с конца мая до середины июня на участках реки с быстрым течением и плотным галечным дном. Температура воды в начале нереста – 8–11 °С. Самка выметывает от 5,1 до 54,8, в среднем 14,4 тыс. икринок. В 4+ ИАП составляет 8,7 тыс. икринок, в 6+ – 14,5, в 8+ – 15,8, в 11+ – 17,1, в 14+ – 30,3, в 16+ – 54,8 тыс. икринок (Усынин, 1977, 1978, 1981). ИАП стерляди из Средней Оби (Томская область) в 1984 г. составила у самок в 9+ в среднем 25, с колебаниями от 22 до 36 тыс. икринок (Еньшина, 1986).

В Енисее на участке Ворогово–Сумароково отдельные особи самцов созревает в 3+–4+ при достижении 350–375 г массы, а их большая часть – в 5+–7+ по достижении 46 см длины (*ad*) и 750 г массы. Период полового созревания самок растянут с 8+ до 14+, но их основная часть становится половозрелой в 6+–8+ по достижении 48–60 см длины и 900 г массы. Как и в Оби, половозрелые особи енисейской стерляди участвуют в нересте один раз в 2–3 года. Нерест енисейской стерляди на указанном участке реки наблюдается в конце мая – июне, преимущественно на галечном субстрате, на глубине 2–7 м, при температуре воды 8–15 °С и скорости течения воды около 5 м / с. ИАП самок массой 1 000–3 500 г, отловленных близ сел Сумароково и Полой, равнялась 29–58 тыс. икринок, массой 4 000–6 500 г – 74,5–129 тыс. икринок. В целом плодовитость енисейской стерляди колеблется в пределах 19,5–139,5 тыс. икринок (Хохлова, 1955; Ольшанская, 1959; Андриенко, Богданов и др., 1999; Михалев, Михалева, 1999; Заделенов, 2001). В 1997 г. на нерестилищах у Сумароково в нерестовом стаде стерляди на одну зрелую самку приходилось 12–13 зрелых самцов (Михалев, Михалева, 1999).

Развитие оплодотворенной икры стерляди продолжается 4–7 суток. Десятидневные личинки, у которых желточный мешок уже отсутствует, имеют длину 14,7–15,5 мм (Петлина, Романов, 2004).

Питание. В водоемах Сибири стерлядь – типичный бентофаг с широким спектром пищевых объектов. Как правило, смена ассортимента пищи мало сказывается на интенсивности питания этой рыбы. Основу питания стерляди составляют личинки и куколки хирономид, личинки поденок, ручейников, мошек, моллюски, амфиподы, олигохеты. В Чулыме в летний период в пищевом рационе стерляди около 70 % по частоте встречаемости составляют личинки хирономид, 2,5 % – куколки хирономид, 3 % – моллюски. Единично в содержимом кишечника рыб встречаются диатомовые водоросли, копеподы,

нематоды, волосатики, довольно часто – детрит. В зимний период в кишечнике стерляди обнаруживается аморфная масса из остатков пищевых объектов (Усынин, 1977).

В условиях Енисея молодь стерляди чаще всего держится на мелководных отмелях и косах преимущественно с крупногалечными грунтами и относительно небольшими скоростями течения, где питается придонным зоопланктоном и мелкими формами зообентоса (Грезе, 1957а; Заделенов, Трофимова, 1998). Взрослая стерлядь предпочитает нагуливаться на участках реки с крупногалечным, плитняково-каменистым и скалистым дном со скоростями течения до 15 км / час (Заделенов, Трофимова, 1998). Нередко в желудках взрослых особей обнаруживается икра и молодь рыб (в том числе стерляди) (Коновалова, Попов, 1983; Михалев, Михалева, 2001б).

Состав пищи стерляди во многом зависит от мест ее обитания и соответствующего состава беспозвоночных. Так, в летний период в низовьях Енисея (Курейка–Дудинка) в пище этой рыбы доминируют личинки поденок, а в среднем и верхнем течении реки – личинки ручейников, хирономид и симулиид, в меньшей степени – амфипод и моллюсков. Во время нереста и зимой активность питания стерляди невысокая, но вскоре после вымета половых продуктов производители начинают активно питаться, в том числе собственной икрой; поедает икру стерляди и находящаяся на нерестилищах неполовозрелая стерлядь (Иоганзен, 1946а; Хохлова, 1955; Михалев, Михалева, 1999б).

Вылов. В бассейне Оби (включая Иртыш) в первой половине XX в. вылов стерляди рыбодобывающими организациями и рыбаками-любителями достигал в отдельные годы 7,0 тыс. ц (Иоганзен, 1946). В 1940–1950 гг. только промысловым ловом ежегодно добывалось в среднем 1,2 тыс. ц этой рыбы, в 1968 г. вылов составил 1,4 тыс. ц, но уже в 1969 г. снизился до 830 ц. К 1977 г. эта цифра упала до 200 ц. В 2000 г. было добыто 156 ц, в 2001 г. – 100 ц стерляди (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003). В верховьях Оби стерлядь перестала фигурировать в промысловой статистике с начала 1970-х гг.; за период 1956–1975 гг. среднегодовые уловы ее снизились с 60 до 10 ц, но с учетом любительского вылова они остались на уровне 20–30 ц в год. До настоящего времени численность стерляди на этом участке Оби остается сравнительно высокой, но отмечается чрезмерный вылов старшевозрастных групп. В связи с чем необходим строго контролируемый лицензионный лов стерляди (Соловов, 1997б).

В пределах Средней Оби (от устья Томи до устья Иртыша), где сосредоточены наибольшие для Оби запасы стерляди, ее максимальный вылов отмечен в 1933, 1943, 1944 и 1951 гг. и составил соответственно 2 555, 2 900, 1 914 и 2 169 ц. Но в 1938 и 1948 гг. на этом отрезке реки было выловлено всего 249 и 316 ц стерляди соответственно (Еньшина, 1986; Гундризер, 1997). В последующие годы промысловые уловы стерляди в пределах Томской области неук-

лонно снижались и с 1984 по 1988 г. составили в среднем 122 ц в год, с 1989 по 1995 г. – около 220, в 1997 г. – 114 ц в год (Гундризер, 1997). С учетом того что в пределах Тюменской области в этот период ежегодно добывалось 50–60 ц стерляди, ее суммарный вылов в Оби составил 270–280 ц в год. Рыбаками-любителями в реке вылавливается, по всей видимости, не менее 400 ц стерляди в год (Еньшина, 1998, 2002). В Новосибирском водохранилище в результате загрязнения его вод и браконьерства численность стерляди сократилась с 360 тыс. экз. в 1971–1978 гг. до 200 тыс. экз. в 1991–1996 гг. (Трифонова, Новоселов, 1997; Трифонова, 1998; Еньшина, Клюня и др., 2001). В целом, в бассейне Оби промысловые запасы стерляди в настоящее время находятся в удовлетворительном состоянии, однако нередко в уловах преобладают неполовозрелые и впервые созревающие особи (Гундризер, Залозный и др., 2000; Крохалевский, 1999, 2001). В 2002 г. промышленный лов стерляди в бассейне этой реки был запрещен. В 1996 г. стерлядь включена в Красную книгу Республики Алтай (Кучин, 2001), в 1999 г. рекомендована к внесению в Красную книгу Алтайского края (Веснина, Журавлев и др., 1999).

В Енисее общая численность стерляди существенно ниже, чем в Оби. И в прежние годы здесь добывалось лишь около четверти от уловов этой рыбы в Оби. В 1942–1944 гг. ежегодные промысловые уловы стерляди в Енисее составляли 1,3–1,6 тыс. ц, при этом вылавливался большой процент неполовозрелых особей. В 1946 г. были запрещены самоловы и добыча стерляди сократилась. С 1946 по 1960 г. ежегодно вылавливалось от 250 (1954 г.) до 1 230 (1947 г.), в среднем – 570 ц, в 1961–1994 гг. – от 24 до 227 ц стерляди. В 1995 г. было добыто 94 ц, в 1996 г. – 83, в 1997 г. – 59, в 1998 г. – 25 ц этой рыбы. В настоящее время промысловые запасы стерляди в Енисее практически отсутствуют, о чем свидетельствует не только величина вылова, но и биологическое состояние популяций (Гулимов, Заделенов, 1997; Андриенко, Богданов и др., 1999). Как указано выше, с 1998 г. лов стерляди в Енисее полностью запрещен (Андриенко, Богданов и др., 1999; Михалев, Михалева, 1999). В пределах ареала вида стерлядь включена в Красную книгу МСОП (Атлас пресноводных..., 2003).

Частными лицами стерлядь и в Оби и в Енисее по-прежнему вылавливается повсеместно, в том числе запрещенными орудиями лова. По прогнозной оценке (Михалев, Михалева, 1999), нелегальный вылов стерляди в Енисее составляет около 80 % всей добычи этой рыбы в реке.

ГЛАВА 4

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА SALMONIDAE – ЛОСОСЕВЫЕ

4.1. Общая характеристика семейства

В соответствии с современной классификацией рыб (Решетников, 1980; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003), рыбы семейств лососевые и сиговые объединены в подотряд лососевидные (Salmonoidei) отряда лососеобразные (Salmoniformes). В этот же подотряд входит семейство хариусовых (Thymallida). Другой подотряд – корюшковидные (Osmeroidei) – представлен одним семейством – корюшковые (Osmeridae). В водоемах России в составе семейства лососевых насчитывается 30 видов, семейства сиговых – 14, семейства хариусовых – 3, семейства корюшковых – 4 вида (Атлас пресноводных..., 2003).

Ископаемые остатки лососей, сигов, хариусов и корюшек встречаются в верхнетретичной фауне рыб (Берг, 1962; Данильченко, 1964; Решетников, 1980). Сиговые обитали в это время в пресных водах Азии и Америки. В эоцене (60–37 млн лет назад) появились все современные семейства пресноводных рыб, а с середины плиоцена (6 млн лет назад) ихтиофауна приобретает свой современный видовой состав (Лебедев, 1960; Цепкин, 1967). Достоверные остатки вальков известны из плейстоценовых отложений Северной Америки. Все современные виды сиговых рыб возникли также в плиоцене, а может быть и раньше. Существующие ныне особенности морфологии и биологии, а также ареал лососевых и сиговых, в значительной степени сложились в ледниковое и послеледниковое время в последние десятки тысяч лет (Решетников, 1980).

Современные лососевые и сиговые рыбы имеют ряд общих черт, в том числе в строении. Позади спинного плавника у них имеется так называемый жировой плавник, не имеющий скелета. Тело этих рыб покрыто плотной, у одних видов мелкой, у других – сравнительно крупной чешуей. Имеется боковая линия. Череп хрящевой, хорошо развит и сверху покрыт плотно соединяющимися друг с другом костными пластинками (так называемыми накладными костями черепа). Позвонки у основания хвостового плавника загибаются вверх. Ребра окостеневшие, прикрепляются к телам позвонков; поперечные отростки позвонков очень короткие или отсутствуют. Плавательный пузырь большой и соединяется специальным протоком с кишечником. Яйцеводы зачаточные или совершенно отсутствуют – зрелые яйца падают в полость тела. Желудок в виде изогнутой трубки без слепого мешка.

Пилорические придатки желудка многочисленные. Это проходные и пресноводные рыбы Европы, Северной Азии и Северной Америки (Привольнев, 1967; Подлесный, 1968; Никольский, 1971; Решетников, 1980).

Из рыб, обитающих в пресных водах России, в семейство лососевых включают представителей восьми родов: ленки, таймени, тихоокеанские лососи, сахалинские таймени, дальневосточные форели, лососи, гольцы, длинноперые палии, в семейство сиговых – рыб трех родов: сизи, вальки, белорыбицы, или нельмы (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003). В водоемах Сибири из семейства лососевых постоянно обитают виды рыб трех родов: ленки, таймени, гольцы, из семейства сиговых – также трех родов: сизи, вальки и нельмы. Из семейства тихоокеанских лососей на устьевых участках сибирских рек изредка встречается горбуша, а в низовьях рек Восточной Сибири довольно часто вылавливается сравнительно большое количество приходящей сюда с востока кеты, в том числе с созревшими половыми продуктами (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Кириллов, 1997). В низовьях р. Танама – левобережном дельтовом притоке Енисея, один экземпляр горбуши был пойман в 1965 г. (Устюгов, 1967). Нами в начале сентября 1975 г. в 50 км от устья этой реки добыты самец и самка горбуши, гонады которых имели 4–5-ю стадию зрелости; у самца ярко выражены признаки полового деморфизма – горб, крючкообразная верхняя челюсть и т. д. Рыбаки сообщили, что в августе-сентябре 1975 г. ими было поймано в Танаме около 100 экз. горбуши. В работе А. А. Вышегородцева (2000) имеется требующая проверки информация, полученная от рыбаков, о случаях отлова в нижнем течении Енисея сеголетков и мальков горбуши. По данным И. С. Мухачева (2002), по нечетным годам в южной части Обской губы отмечаются небольшие группы горбуши, приходящей сюда от берегов Кольского п-ва; в 2001 г. в устье Надыма горбушу с гонадами IV стадии зрелости ловили десятками и сотнями экземпляров. Изредка в единичных экземплярах вылавливается горбуша в р. Таз (Экология рыб..., 2006).

В Лене на участке в 500 км от устья в разные годы (1926, 1990, 1993, 1995) было поймано в общей сложности 14 экз. половозрелой кеты в возрасте около 5 лет, длиной до 70 см, из них 2 особи оказались самками. В 1927 г. на рыбоприемные пункты в низовьях Лены было сдано 1216 кг кеты (Кириллов, Губанов и др., 1996).

В прошедшем столетии предпринимались попытки акклиматизировать кету в пресных водоемах Сибири: в 1932 и 1933 г. она вселялась в верховья Оби (в р. Катунь), в 1932 г. – в оз. Байкал. И в том и в другом случае результаты интродукции были отрицательными (Иогансен, Петкевич, 1951). В период с 2000 по 2003 г. в реки Якутии (Анабар, Оленек, Лена, Яна и др.) по инициативе и под контролем Департамента биоресурсов республики Якутия (Саха) было выпущено в общей сложности 411 тыс. мальков кеты, полученных из

проинкубированной на Чернышевском рыбноводном заводе икры, привезенной с Сахалина. По данным Института прикладной экологии Севера АН РС(Я), результаты этой интродукции отрицательные (Кириллов, 2002а, б). Представляет интерес положительный опыт однолетнего выращивания кеты и горбуши в соленых озерах на юге Красноярского края (Сигиневич, Романов, 1984; Кудерский, 2001).

4.2. Ленок – *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773)

Название *ленок* в сибирских документах появляется в начале XVII в. Так, в описной книге рыбных ловель Енисейского уезда 1704 г. говорится: «Ловит он... рыбу мелкую... ленки...» (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D III–IV (V) – 9–12, P I – 13–16, V I – 9–10, A III–IV (V) – 8–11. Жаберных тычинок: у ленка из Оби – 19–25, чаще – 20–22, из рек Восточной Сибири – 22–31; LL – 132–175. Позвонков – 57–62. Кариотип: $2n = 90$, $NF = 116$. Тело вальковатое (рис. 6), рот конечный или полунижний, у многих особей верхняя челюсть заметно выступает вперед за счет разрастания кожистого слоя. Зубы на сошнике и небе образуют непрерывную подковообразную полоску. Зубы на челюстях слабые, верхнечелюстная кость не заходит за вертикаль заднего края глаза. На боках тела имеются округлые темные пятна, у молодых особей – поперечные полосы (Берг, 1948; Дорофеева, 1977; Кириллов, 1972; Викторовский, Макоедов и др., 1985; Мина, 1977; Мина, Васильева, 1979; Мина, Алексеев, 1985).

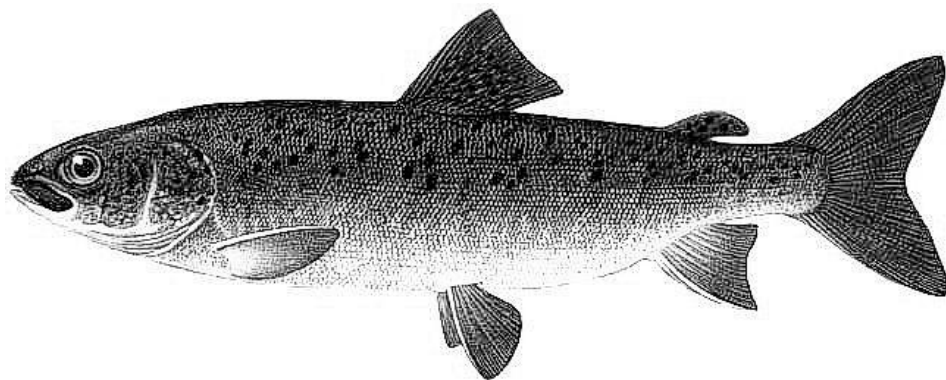


Рис. 6. Ленок

Ленок – единственный представитель рода *Brachymystax*. Высокая степень изменчивости целого ряда морфологических признаков и черт экологии ленка послужила основанием для выделения внутри этого вида нескольких под-

видов (Митрофанов, 1959а; Кириллов, 1962). Позже этим подвидам был придан статус видов: *B. lenok* (Pallas, 1773) – острорылый ленок и *B. savinovi* (Mitrafanov, 1959) – тупорылый ленок (Кифа, 1976). Однако в связи с наличием переходных форм, в настоящее время предложено рассматривать ленка в качестве комплексного вида (Мина, 1986; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003).

Распространение. В реках Сибири ленок обитает в бассейнах Оби, Енисея, Хатанги, в оз. Байкал и его притоках, во всех реках Якутии. Широко распространен в бассейне Амура (Никольский, 1956), известен в реках, впадающих в Японское и Охотское моря, на Шантарских островах. На Дальнем Востоке северная граница ареала доходит до рек Тугур и Уда, на юге – до рек юга Корейского п-ова и р. Ялу. На Сахалине обитает в реках северо-западного побережья и имеет контакт через Амурский лиман с популяцией ленка из Амура. Живет во многих реках Северного Китая и Монголии (Никольский, 1956; Рыбы Монгольской..., 1983; Алексеев, Дудник, 1989; Черешнев, 1996; Атлас пресноводных..., 2003; Сафронов, Никифоров, 2003).

В бассейне Оби ленок обитает только в верховьях Иртыша (реки Черный Иртыш, Кальджир, оз. Маркаколь), в истоках Оби – реках Бия, Катунь, Ануй, Песчаная, Чарыш и в бассейне оз. Телецкое, в притоках верхнего течения Томи (Рузский, 1920; Иоганзен, 1953; Митрофанов, 1959а; Мина, 1977; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Веснина, Журавлев и др., 1999; Попов, 2000, 2002а; Журавлев, 2003). Везде малочислен. Отсутствует в реках п-ова Ямал и Гыданского п-ова (Вышегородцев, 1973а; Попов, 1986; Богданов, Богданова и др., 2000).

В Енисее ленок встречается от верховий реки до Дудинки (422 км от устья) (Подлесный, 1958), но сравнительно многочислен лишь в Верхнем, Большом и Малом Енисее, а также в притоках Большого Енисея – реках Чаваш, Хамсара, Абакан, Стерлиг-Хем, Хемчик и др., в хорошо проточных озерах Тувы (отсутствует в ряде крупных олиготрофных озер Тождинской котловины, лишенных притоков) (Гундризер, 1974, 1975; Аракчаа, Шацких, 2003). Известен ленок в притоках Красноярского водохранилища (Вышегородцев, Космаков и др., 2005). В левых притоках среднего и нижнего течения Енисея не обитает (Головки, 1971б, 1973а, б; Глазков, 1977, 1981; Попов, 1978а, 1986). В правых притоках ленок повсеместен и является здесь, наряду с хариусом и тайменем, фоновым видом рыб (Ольшанская, 1965; Романов, 1988а; Попов, 1990а; Кукулин, 1999а, б; Разнообразие рыб..., 1999). В Ангаре встречается только в низовьях; из зарегулированных плотинами ГЭС участков реки почти полностью мигрировал в притоки, где немногочислен (Мамонтов, 1977, Емельянова, Тугарина, 1990, Биоразнообразие байкальской..., 1999). В оз. Таймыр отсутствует (Михин, 1955, Романов, Тюльпанов, 1985, Малинин, Поддубный и др., 1988; Разнообразие рыб..., 1999). В бассейне Хатанги обитает лишь на среднем и верхнем участках Котуга (Лукьянчиков, 1967).

Известен ленок в Байкале и его южных притоках, в том числе в Селенге и ее притоках. В северо-восточной части озера чаще встречается на устьевых участках рек Баргузинского заповедника. Везде крайне малочислен (Мишарин, 1950; Тугарина, 1967; Хохлова, 1967; Егоров, 1985; Тугарина, Пронин, 1966; Тугарина, Купчинская, 1977; Тугарина, Тютрина и др., 1996; Био-разнообразии байкальской..., 1999).

В пределах Восточной Сибири ленок обитает во всех реках и большинстве ледниковых и тектонических озер. В Анабаре редок и встречается преимущественно в нижнем течении реки. В р. Оленек известен в притоках верхнего и среднего течения, в Лене – от верховьев до дельты включительно. Из притоков Лены обитает в Витиме, Нюе, Патоме, Олекме, Алдане, Вилюе и др. Наиболее многочислен в реках и проточных озерах Витима и Вилюя (Калашников, 1978). В Вилюйском водохранилище встречается преимущественно в зоне активного влияния речного стока (Кириллов, Кириллов и др., 1979). Есть в р. Омолой. В Яне отмечен по всей реке, особенно многочислен в ее правом притоке – Адыче. В Хроме известен в нижнем течении. В Индигирке повсеместен, но в дельте реки редок. Особенно многочислен ленок в верховьях этой реки, а также в озерах ледникового происхождения: Лабынкыр, Ястребиное и др. В Алазее отмечен в верхнем течении, в Колыме – по всей реке, кроме дельты (Кириллов, 1962, 1972; Новиков, 1966; Кириллов, 1975, 2002a, 2003; Калашников, 1978; Алексеев, Кириллов, 1985).

Миграции. В зимнее время ленок держится в руслах главных рек и их крупных притоках или в глубоких олиготрофных проточных озерах. Весной, вскоре после вскрытия реки, половозрелые особи ленка мигрируют для размножения в притоки горного типа. Неполовозрелые особи только частично заходят в такие притоки и высоко по ним не поднимаются. Незначительная часть особей ленка, оставшаяся на лето в главной реке, держится здесь рассредоточено, обычно на перекатах и у порогов, а в озерах – у истоков рек и устьев притоков, во всех случаях предпочитая участки с галечно-каменистым дном. После нереста ленок на некоторое время остается вблизи нерестилищ и только при резком снижении уровня воды покидает притоки и выходит в главные реки. При этом рыбы часто преодолевают весьма мелкие перекаты, порой переползая их. Такие перекаты ленок преодолевает по ночам, днем концентрируясь в стаи по 20–30 особей на глубоководных плесах. Скат ленка с нерестилищ растянут с июля по сентябрь включительно, сроки его пребывания в нерестовых реках зависят от уровня воды в них и условий питания рыб (Митрофанов, 1959a; Гундризер, 1974, 1975; Мина, 1977; Тугарина, Тютрина и др., 1996). Молодь ленка выходит осенью из притоков в основную реку одновременно с взрослыми особями и частично ими поедается. Перед ледоставом молодь ленка держится в предустьевых участках нерестовых речек, нередко вместе с речным гольяном (Сытина, 1965).

В Якутии в озерах конечноморенного ландшафта и озерах ландшафта основной морены, расположенных на высоте 1 000 м и более над уровнем моря, ленки для размножения не только поднимаются в притоки этих озер, но и спускаются по вытекающим из них рекам (Кириллов, 1972; Венглинский, 1998б; Кириллов, 2002а).

Возраст и рост. В верховьях Иртыша – в оз. Маркаколь и р. Кальджир, ленки в конце второго лета жизни (1+) достигает 13,5–16,5 см длины, в 2+– 23–25, в 3+ – 28–33, в 4+ – 34–35 см (Мина, 1977). В оз. Телецкое продолжительность жизни ленки составляет 12+ (Гундризер, Иоганзен и др., 1981). Размеры ленки из этого водоема в 1970-х гг. показаны в табл. 4; в настоящее время в озере изредка вылавливаются особи массой не более 1 000 г. В этой же таблице приведены данные А. Н. Гундризера (1974) по размерам ленки из Большого Енисея.

Таблица 4

Длина и масса тела ленки из некоторых водоемов бассейнов рек Обь и Енисей

Водоем	Возраст, лет								
	1+	2+	3+	5+	7+	9+	10+	11+	12+
Оз. Марка-Куль	14	24	29	41	54	60	61	–	–
	30	110	210	680	770	2 400	2 400		
Оз. Телецкое	19	21	26	37	45	53	64	70	73
	85	112	238	682	1 117	2 250	3 500	4 500	4 660
Большой Енисей	17	25	33	41	51	56	59	61	62
	60	200	400	700	1 300	1 800	1 900	2 300	2 500

Примечание. Таблица составлена по данным В. П. Митрофанова, 1961 (оз. Марка-Куль), А. Н. Гундризера с соавт., 1981 (оз. Телецкое), А. Н. Гундризера, 1974 (Большой Енисей).

В правобережных притоках Нижнего Енисея ленки доживает до 12+ и вырастает до 65 см длиной и 7,5 кг массой. В возрасте 6+– 9+ особи имеют 48–55 см длины и 1 000–1 800 г массы. Обычно на спиннинговую снасть ловятся ленки массой 800–1 200 г (Попов, 1990а). В Витиме ленки на втором году жизни (1+) достигает 21 см длины (*ae*) и 100 г массы, в 3+ – соответственно 30 и 322, в 5+ – 40 и 816, в 7+ – 52 и 1 678, в 9+ – 53 и 1 781, в 10+ – 66 см длины и 2 800 г массы (Калашников, 1978). В Вилуе длина тела (*ac*) ленки в среднем равна: в 2+ – 21 см, в 4+ – 27, в 5+ – 33, в 6+ – 40, в 7+ – 46, в 8+ – 48, в 9+ – 53, в 10+ – 58 см (Кириллов, 1962, 1972). Несколько лучше растет ленки в низовьях Лены, где в 4+ он достигает в среднем 40 см длины (*ac*) и 409 г массы, в 6+ – соответственно 48 и 1 054, в 8+ – 50 и 1 267, в 12+ – 56 и 1 385, в 14+ – 62 и 2 150, в 17+– 66 см длины (Венглинский, Лабутина и др., 1987).

Размножение. В оз. Маркаколь и р. Кальджир ленок половозрелым становится в 4+–5+ (Митрофанов, 1959б; Мина, 1976), в оз. Телецкое – в 3+ (Гундризер, Иоганзен и др., 1981), в правых притоках Енисея – 3+–5+ (Попов, 1990), в Большом Енисее и реках Якутии – в 4+–5+ (Кириллов, 1962, 1972; Гундризер, 1974, 1975; Калашников, 1978; Матвеев, Самусенок, 1996), в притоках Иркутского водохранилища – в 5+–6+ (Емельянова, Тугарина, 1990), в средних и малых притоках Байкала – в 6+–7+ по достижении 43–48 см длины и 900–1 400 г массы (Матвеев, Самусенок, 1996).

Нерест ленка происходит весной – в течение мая в верховьях Иртыша и Оби, в конце мая – в притоках Иркутского водохранилища и в водоемах Якутии, при температуре воды до 5 °С, на участках рек с быстрым течением и каменисто-галечным дном. По данным одних авторов (Петлина, Романов, 2004), ленок зарывает во время нереста икру в грунт, по данным других авторов (Матвеев, Самусенок, 1996), он этого не делает. ИАП ленка из водоемов Сибири, в зависимости от массы тела, составляет от 3 до 16 тыс. икринок.

В бассейне Большого, Малого и Верхнего Енисея ленок размножается в первой половине мая, его плодовитость колеблется в пределах 2,4–14,5 тыс. икринок (Гундризер, 1974, 1975). В Витиме в 5+ самки выметывают от 3,3 до 5,1 тыс. икринок (Калашников, 1978), в Лене диапазон ИАП ленка репродуктивных возрастов составляет 2,2–8,1 тыс. икринок (Кириллов, 1962).

В притоки Байкала ленок поднимается на нерест во второй – третьей декадах мая, нерестится в первых числах июня. В эти же сроки размножается ленок в горных озерах Забайкалья, но сроки нереста его здесь более растянуты (в оз. Хубсугул – до конца июня). Нерестилища ленка расположены в начале или конце плесов, на хорошо аэрируемых, не заиленных галечных участках, в местах выхода грунтовых вод, на глубинах от 0,3 до 1,0–1,5 м и скоростью течения от 0,3 до 0,8–1,0 м / сек. Икра выметывается при температуре воды 5–7 °С и в грунт не зарывается (Матвеев, Самусенок, 1996). В настоящее время в притоки Южного и Юго-Западного Байкала ленок заходит на нерест в небольшом числе, в реки Баргузинского и Байкальского заповедников – небольшими нерестовыми скоплениями (Тугарина, Тютрина и др., 1996). Плодовитость ленка из притоков Байкала (рек Фролиха, Кабанья) колеблется в пределах от 2,8 до 12,9 тыс. икринок; у самок с массой тела 1 500 г ИАП составляет 3,5 тыс., массой 2 700 г – 9,2 тыс. икринок. Наиболее низкие показатели ИАП характерны для популяций ленка, подверженных интенсивному вылову: в верховьях Лены – 3,3 тыс. икринок, в р. Ингода – 3,5, в р. Онон – 3,5, в р. Фролиха – 3,8 тыс. икринок (Матвеев, Самусенок, 1996).

В сходных условиях ленок нерестится и в других водоемах ареала (Гундризер, 1974; Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Кифа, 1974; Кириллов, 1972; Мина, 1977; Митрофанов, 1959б; Тугарина, Пронин, 1966; Рыбы Казахстана, 1986).

В благоприятных условиях обитания он размножается ежегодно, в неблагоприятных – через два и даже три года (Мина, 1976; Матвеев, Самусенок, 1996).

Диапазон температур, при которых происходит развитие оплодотворенной икры ленка в различных водоемах, значителен. В Енисее развитие оплодотворенной икры при 8,6–15,3 °С происходит в течение 16 суток (Смольянов, 1961), в притоках Северного Байкала (реки Кабанья, Фролиха) при 6–10 °С – 28–22 суток (Матвеев, Самусенок, 1996), в низовьях Амура при 5,7–7,2 °С – 25–28 суток (Кифа, 1974, 1975). В р. Агул (приток р. Кан, впадающей в Енисей) нерест ленка в 1958–1960 гг. наблюдался с 20-х чисел мая до первых чисел июня. Период развития зародышей длился (в условиях опыта в реке) при температуре 9–15 °С в среднем 16 суток. Выклюнувшиеся зародыши до перехода в личиночное состояние оставались на дне, забившись между камнями. Личиночный период наступил в возрасте 9–10 суток после выклева. С наполнением плавательного пузыря воздухом (на 9–13-е сутки после выклева) личинки начинали плавать в толще воды и переходили (на 14-е сутки после выклева) на питание мелкими формами зоопланктона (Смольянов, 1961). При инкубации икры в аппаратах Сес-Грина, установленных в Ангаре, развитие оплодотворенных икринок при температуре воды 4,6–4,9 °С происходило в течение 45–49 суток (Мишарин, 1942; Цит. по: Егоров, 1985). В условиях более высоких температур воды (в естественных условиях) период инкубации сокращается до 20–30 суток, при этом сумма температур инкубации составляет, как и в аппаратах Сес-Грина, около 220–230 градусо-дней (Егоров, 1985). При выращивании личинок в садках в Ангаре в первые сутки после выклева они имели 12 мм длины и 40 мг массы, на 15-е сутки – соответственно 19 и 45, на 30-е сутки – 21 мм длины и 39 мг массы (Мишарин, 1942; Цит. по: Егоров, 1985). В возрасте 2–2,5 месяцев сеголетки ленка обычно достигают 10 см длины и 250 мг массы, к концу первого года жизни – 2,5 г массы (Петлина, Романов, 2004).

Небольшое число икринок из полости тела самок ленка во время нереста не выбрасывается и рассасывается только зимой. Интенсивное созревание икринок генерации будущего года начинается вскоре после нереста. Осенью диаметр икринок равен 3,2 мм. Такой характер развития икры связан с хорошей обеспеченностью ленка пищей в течение лета и начала осени (Митрофанов, 1959б; Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Гундризер, 1974; Мина, 1977; Гундризер, Иоганзен и др., 1981).

Питание. Личинки ленка после исчерпания запасов питательных веществ желточного мешка и переходе на внешнее питание (через 10–15 суток после выклева из икринок) первое время потребляют малоподвижных, имеющих небольшие размеры животных бентоса. По мере роста спектр питания молодежи ленка расширяется, но основу его составляют организмы зообентоса, в

летний период – также имаго воздушных насекомых. Взрослый ленок по характеру питания является эврифагом. Его пищевой рацион состоит как из разных видов рыб и их икры, так и из беспозвоночных гидробионтов: ракообразных, личинок двукрылых и их взрослых форм, олигохет. Особой избирательностью к составу кормов ленок не отличается, но все-таки в весенне-летний период в составе его пищи чаще встречаются беспозвоночные, а осенью большой удельный вес рациона занимает рыба (гольян, щиповка, бычки, сиговые, молодь тайменя и ленка), а также мышевидные. Ленок прожорлив и часто вместе с пищей заглатывает мелкую гальку. Кормится эта рыба в любое время суток, но особенно активно рано утром и перед заходом солнца, а в дни полнолуния – и ночью (Леванидов, 1951; Тэн, 1959; Сытина, 1965; Тугарина, Тютрина и др., 1996).

В южных притоках Байкала в летние месяцы спектр питания ленка насчитывает до 30 компонентов, включая рыб (обыкновенный гольян, сибирский голец-усач, бычок желтокрылка, песчаная широколобка) и их икру, организмы зообентоса и нектобентоса (амфиподы). К осени спектр питания значительно сокращается и в октябре в пище ленка встречаются в основном бычки и бокоплав. В Иркутском водохранилище состав пищи ленка менее разнообразен, чем в Байкале. В верхней, речной части водохранилища ленок активно питается бокоплавами, в средней части – также моллюсками, пиявками, икрой хариуса и бычков, в меньшей степени бычком желтокрылкой; зимой основной пищей ленка являются бокоплав, гольян и широколобка. Близкий характер питания имеет ленок в Братском водохранилище (Тугарина, Купчинская, 1977).

Вылов. Промысловый лов ленка в большинстве рек Сибири в настоящее время не ведется в связи с малочисленностью в них этой рыбы. Крайне редкой рыбой является ленок в верховьях Иртыша и особенно в верховьях Оби (в водоемах Горного Алтая). Более многочислен он в правых притоках и верховьях Енисея. Так, в водоемах Тувы ранее добывалось до 140 ц ленка в год, в последние 2–3 десятилетия вылавливается (рыбаками-любителями) около 50 ц этой рыбы (Гундризер, 1974).

Малочислен (практически редок) ленок в настоящее время в Байкале (Тугарина, Тютрина и др., 1996). В период с 1938 по 1955 г. в озере ежегодно добывалось от 7 до 153, в среднем 35 ц ленка и тайменя (оба вида учитывались промысловой статистикой вместе) (Кожов, Спелит, 1958а, б).

В реках Якутии промысловый вылов ленка в отдельные годы (1944, 1947, 1948) составлял более 500 ц, но уже в конце 1970-х гг. он не превышал 300 ц в год; в настоящее время здесь ежегодно вылавливается от 30 до 100 ц этой рыбы (Кириллов, 2002а). Ленок включен в Красную книгу Республики Алтай (1996), Алтайского края (1998) и Российской Федерации (2001) (Веснина, Журавлев и др., 1999; Атлас пресноводных..., 2003; Журавлев, 2003).

4.3. Обыкновенный таймень – *Hucho taimen* (Pallas, 1773)

В пределах Сибири обитает обыкновенный таймень, иногда называемый сибирским. В русском языке название *таймень* употребляется с XVII в. (Гурьев, 1992).

Характерные признаки. D III–V – 9–12, P I – 14–16, V I – 9–10, A III–IV – (7) 8–10. Жаберных тычинок – 9–16. Чешуя мелкая, поперечных рядов – 190–242, в среднем – 215 чешуй. Позвонков – 64–71. Пилорических придатков – 160–250 (Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип: $2n = 84$, $NF = (102)$ 112–116 (Дорофеева, 1977; Викторовский, Макоедов и др., 1985). Тело низкое, прогонистое, удлинненное, спина широкая, спинник плавник задним краем своего основания приходится над брюшным плавником. Голова большая, уплощенная, лоб широкий (рис. 7). У взрослого тайменя верхняя челюсть заметно заходит за вертикаль заднего края глаза. Окраска тела темная, брюшные и хвостовой плавники красные. В период нереста все тело приобретает медно-красный цвет, плавники становятся огненно-красными. Годовики и двухлетки по окраске и частично по внешнему виду похожи на ленка, но отличаются от него тем, что на боках тела имеют 8–10 темных поперечных полос; верхнечелюстная кость у молодых особей тайменя доходит до вертикали заднего края глаза (Берг, 1948; Мишарин, Шутило, 1971).

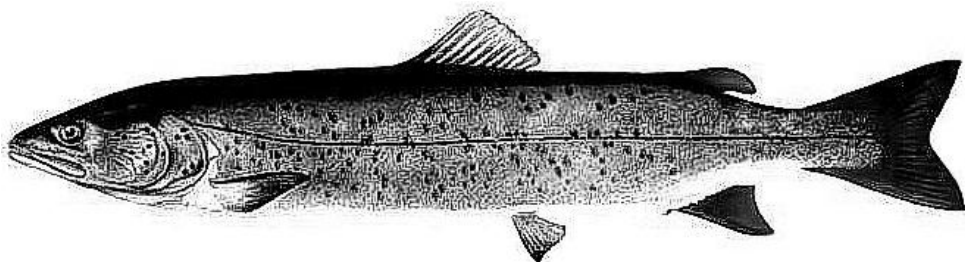


Рис. 7. Обыкновенный таймень

Распространение и миграции. Таймень обитает только в пресных водах – реках с быстрым течением и олиготрофных проточных озерах. На западе граница его ареала доходит до бассейнов рек Печора, Кама и Вятка. Ранее населял притоки Средней Волги и встречался в верховьях р. Урал (Атлас пресноводных..., 2003). Обитает в бассейнах всех крупных рек Сибири, но в Индигирке и Колыме отсутствует (Кириллов, 1972). Отмечен в некоторых реках, впадающих в Охотское море. В бассейне Амура распространен широко: населяет все реки верховьев (Аргунь, Онон, низовья Ингоды, Шилка, Нерча и др.), есть в

реках, впадающих в Амурский лиман. Известен в бассейне рек Сунгари и Уссури (Никольский, 1956). Сравнительно недавно обнаружен таймень на Сахалине (в реках Пырка, Лангры и Чингай) (Сафронов, Никифоров, 2003), где он обитает наряду с сахалинским тайменем [*Parahucho perryi* (Brevoort, 1856)].

В бассейне Оби таймень известен в водоемах Горного Алтая – реках Бия и Катунь, оз. Телецкое, в верховьях Оби (реках Чарыш, Чумыш) и Иртыша (Черный Иртыш, оз. Зайсан). Изредка встречается этот вид рыб в некоторых уральских притоках Оби: в р. Тавда – притоке Тобола, и в р. Сось, на Ямале (реки Хадытаяха, Сеяха) (Иоганзен, 1948; Кафанова, 1967а; Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984; Веснина, Журавлев и др., 1999; Богданов, Богданова и др., 2000; Богданов, Кижеватов, 2000; Карасев, 2003). В правобережье Оби таймень известен только в верховьях Томи (Иоганзен, 1953). Отсутствует он в р. Надым и в реках, впадающих в Гыданскую губу (Коломин, Черкашин и др., 1972; Вышегородцев, 1973а; Коломин, 1974а; Судаков, 1977). Встречается таймень в р. Таз, но не отмечен в р. Пур (Экология рыб..., 2006).

В русле Енисея таймень встречается от верховьев до залива. Обычен, но малочислен в притоках верхнего участка Енисея – реках Абакан, Туба, Кемчик, Уса, Сисим и Мана, постоянно живет в Можарских озерах бассейна р. Туба, обычен в реках Серлиг-Хем, Систиг-Хем, Хамсара (Подлесный, 1958; Гундризер, 1975, 1978а; Вышегородцев, 2000).

В большинстве левобережных притоков Среднего Енисея (Елогуй, Сым, Кас, Дубчес, Турухан) и Нижнего Енисея (Большая и Малая Хета, Яра, Пелядка, Танама), имеющих в целом характер равнинных рек, таймень встречается в небольшом числе и лишь в их верховьях, носящих характер водотоков горного типа (Глазков, 1977, 1981; Головки, 1971б, 1973а, б; Попов, 1978а, 1986). Обитает таймень в олиготрофных озерах в бассейне Турухана – Маковском и Советских (Головки, 1973а; Головки, Попов, 1973).

В правых притоках Енисея – Ангаре, Большом Пите, Бахте, Подкаменной и Нижней Тунгуске, Курейке и Хантайке, таймень встречается повсеместно, за исключением ангарских водохранилищ, из которых переместился в некоторые притоки, но и в них в настоящее время малочислен (Мамонтов, 1977; Биоразнообразии байкальской..., 1999). Обитает в большинстве проточных олиготрофных озер плато Путорана (Виви, Дюпкун, Агата, Хантайское и др.) (Попов, 1980а, б, в; Сиделев, 1981; Романов, 1988; Попов, 1990а). В небольшом числе встречается в Пясине (Ольшанская, 1965). В водоемах на севере Таймыра, в том числе в оз. Таймыр, таймень отсутствует (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985; Малинин, Поддубный и др., 1988; Разнообразие рыб..., 1999). Повсеместно встречается он, но также немногочислен, в бассейне Хатанги (Лукуянчиков, 1967, 1971).

В бассейне Байкала в прошлом таймень был распространен широко. В озере он обитал на приустьевых участках многих притоков, в которые весной под-

нимался для нагула и размножения. Значительная часть неполовозрелых и пропускающих нерест особей оставалась в литорали озера, мигрируя в его пределах на значительные расстояния. В крупных притоках Байкала имелись локальные популяции тайменя, совершающие незначительные по протяженности нерестовые и нагульные миграции (Мишарин, Шутило, 1971). В результате воздействия различных форм антропогенной деятельности на водные экосистемы, численность тайменя в бассейне озера катастрофически снизилась, вплоть до полного исчезновения ряда популяций. С 1990 г. не отмечен таймень в уловах из литорали Южного Байкала и его притоков. Продолжается снижение численности тайменя в литорали и притоках северо-западного и северо-восточного побережий озера (Хохлова, 1967; Тугарина, Купчинская, 1977; Матвеев, Пронин и др., 1996; Пронин, Матвеев и др., 1996).

Известен таймень в реках и проточных олиготрофных озерах Забайкалья и в большинстве притоков Амура (Никольский, 1956; Егоров, 1985; Карасев, 1987). В пределах Якутии таймень заселяет только реки западной части – от Анабара до Яны включительно. В реках Анабар и Оленек он распространен от истоков до устья, в р. Оленек обитает даже в дельтовых протоках до границы пресных вод с солеными. В Лене известен от верховьев до дельты включительно, а также во всех основных притоках этой реки, есть в Вилуйском водохранилище, где держится в зоне переменного подпора с максимальным влиянием речного стока. В Яне встречается на всем ее протяжении, но наиболее многочислен в р. Адыча. Есть в оз. Токко, расположенном на юго-востоке Якутии (Кириллов, 1962, 1972; Кириллов, 1975, 2002a; Кириллов, Кириллов и др., 1979; Венглинский, 1998b).

Как правило, таймень не совершает значительных миграций в течение года и вне периода нереста держится в реке разрозненно, по индивидуальным охотничьим участкам, часто изгоняя с них щуку и ленка. Взрослый таймень предпочитает глубокие плеса и ямы в русле реки на участках с быстрым течением и только в погоне за жертвой подходят ближе к берегу. Напротив, молодь тайменя чаще встречается в прибрежной полосе, где находит лучшие условия питания. Распределение рыб в пределах определенного участка реки происходит в соответствии с их размерами – самые крупные особи держатся в вершинах плесов и ям. В осенне-зимний период и летом при повышении температуры воды выше оптимальных значений таймень может скапливаться на глубоком, как правило, коротком отрезке реки, по несколько десятков особей. В период нерестовых миграций таймень образует небольшие скопления. После нереста часть производителей возвращается в основную реку, но большая часть остается на нагул вблизи мест нереста до осени. Зимой таймень ведет активный образ жизни, но питается менее интенсивно, чем в период открытой воды (Кафанова, 1967a; Кириллов, 1972; Мишарин, Шутило, 1971; Матвеев, Пронин и др., 1996).

В Байкале начало нерестовой миграции тайменя в Селенгу и ее притоки отмечается в конце апреля – начале мая и совпадает с ледоходом, т. е. происходит в более ранние сроки, чем в Северном Байкале, где в 1983–1991 гг. нерестовый ход проходил с 25 мая по 10 июня (Матвеев, Пронин и др., 1996). Примерно в эти же сроки заходил таймень на нерест в р. Фролиха в 1960-е гг. при температуре воды 8–10 °С и резком подъеме уровня (Мишарин, Шутило, 1971). По Верхней Ангаре половозрелые и неполовозрелые особи тайменя, зимующие в Байкале, поднимаются на расстояние 25 км от устья, по р. Фролиха – до оз. Фролиха (12 км от устья), по рекам Тампуда и Большая – на расстояние более 40 км от устья (Устинов, 1979).

Миграции тайменя, постоянно живущего в притоках Байкала, также связаны с его нагулом и размножением. В конце мая – первых числах июня идущий на нерест таймень поднимается в верховья основных русел крупных притоков (Верхняя Ангара, Баргузин) и в притоки второго порядка, имеющих горный характер. Начало нагульной и нерестовой миграций совпадает с пиком весеннего паводка и повышением температуры воды до 7–8 °С. По мере падения уровня воды летом таймень скатывается вниз по течению, но в случае повышения температуры воды выше физиологического оптимума для этого вида рыб (14–15 °С), он вновь поднимается вверх, к местам впадения холодных горных рек и ручьев, выхода грунтовых вод, либо залегает на дно глубоких ям, становясь малоактивным. Во вторую половину лета и осенью (до середины октября) таймень скатывается с верховьев притоков и концентрируется или на глубоких ямах основного русла крупных притоков, или на предустьевых участках литорали Байкала, где и зимует. В тех реках, где размножается омуль, таймень совершает еще одну непродолжительную кормовую миграцию вслед за нерестовыми косяками этого вида (Матвеев, Пронин и др., 1996).

По наблюдениям Д. Л. Венглинского (1998) на одном из главных притоков Лены – р. Муна, сразу же после ледохода в конце мая таймень начинает подъем в верховья реки на нерест, а в середине июня, после нереста, начинается его скат.

Возраст и рост. Живет до 33+, достигает 120–150 см длины и 30 кг массы. Ранее в реках Сибири ловили тайменей в возрасте до 55 лет массой 50, 60 и даже 80 кг (Иоганзен, 1948; Подлесный, 1958; Мишарин, Шутило, 1971; Кириллов, 1972; Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984). Годовые приросты енисейского тайменя в Туруханском районе составляют 3–5 см и 700–100 г (Андрюченко, Богданов и др., 1999). В Ангаре до ее зарегулирования ловился таймень до 23+, длиной до 150 см и массой до 31 кг; в 1+ рыбы достигали 30 см длины и 240 г массы, в 3+ – соответственно 55 и 1 200, в 5+ – 70 и 3 500, в 7+ – 81 и 6 900, в 13+ – 110 и 15 000, в 14+ – 111 и 16 000, в 23+ – 128 и 22000 г, в 26+ – 139 см и 28000 г, в 28+ – 148 см длины и 31 000 г массы (Мишарин, Шутило, 1971; Мамонтов, 1977). В Хете (бассейн Хатанги) таймень в 3+–17+ имел

70–100 см длины и 2 900–7 400 г массы (Лукьянчиков, 1967). Размеры тайменя из Байкала, Витима и верховьев Амура приведены в табл. 5.

Таблица 5

Длина и масса тела тайменя из водоемов Восточной Сибири

Водоем	Возраст, лет							
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
Северный Байкал	33	38	50	65	78	93	96	99
	353	553	1 346	3 265	4 850	7 680	9 170	10 625
Р. Фролиха	30	37	51	61	68	81	93	97
	240	520	1 360	2 550	3 650	6 480	9 320	10 800
Р. Витим	32	37	44	50	59	67	73	77
	264	472	776	1 230	2 050	2 773	3 490	4 550
Верхний Амур	32	40	48	54	62	71	80	86
	267	585	980	1 560	2 170	3 850	5 100	6 200

Примечание. Таблица составлена по данным А. Н. Матвеева с соавт., 1996 (Северный Байкал), К. И. Мишарина с соавт., 1971 (р. Фролиха), Ю. Е. Калашникова, 1978 (р. Витим), Г. Л. Карасева, 1987 (Верхний Амур).

С 1985 по 1993 г. в Байкале близ устья Верхняя Ангара вылавливались таймени с максимальной массой 15 кг, в р. Фролиха – 10 кг, в ставные омулевые невода в озере периодически попадались особи от 5–10 до 30–40 кг. Если в 1960-е гг. половозрелые особи (до 28+) тайменя в уловах из р. Фролиха составляли до 23–25 %, то в к концу столетия доля рыб в 1+–4+ увеличилась до 95–100 % (Матвеев, Пронин и др., 1996).

В реках Якутии крайне редко вылавливаются особи тайменя массой до 80 кг. Чаще добываются особи массой 15–20 кг. В 1993 г. в уловах из р. Муна (приток Лены) особи тайменя в 10+ имели в среднем 109 см длины (*ас*), в 12+ – 118 см и 18 кг массы, в 14+ – 134 см и 33,5 кг (Венглинский, 1998б).

Быстрый рост тайменя отмечен в р. Оленек, что объясняется хорошей здесь кормовой базой этого хищника и почти полным отсутствием конкурентов. По этой же причине таймень лучше растет в верховьях Вилюя, нежели в низовьях этой реки. В последнем случае таймень вступает в жесткую конкуренцию из-за пищи с ленком, щукой, окунем и налимом (Кириллов, 1972). Длина тела тайменя из рек Якутии приведена в табл. 6.

Таблица 6

Длина тела тайменя из рек Якутии

Река	Возраст, лет								
	1+	2+	4+	5+	6+	8+	10+	11+	12+

Оленек	26	–	46	79	88	108	–	124	–	–
Лена	–	24	48	56	66	73	100	110	116	122
Вилкой ^в	8	17	41	52	63	83	100	110	–	123
Вилкой ^н	11	19	36	45	55	75	86	89	90	101
Яна	13	22	33	43	60	68	–	–	–	–

Примечание. Таблица составлена по данным Ф. Н. Кириллова (1972); в – верховья реки; н – низовья реки.

Размножение. Таймень половозрелым становится в большинстве водоемов Сибири сравнительно рано – в 5+– 6+ по достижении 60–70 см длины и 4–6 кг массы. Но основная часть рыб созревает на год–два позже: в притоках Большого, Малого и Верхнего Енисея – в 6+– 7+ при 65–70 см длины (*ad*) и 2 500–3 500 г массы (Гундризер, 1975), в Енисее в пределах Туруханского района – в 8+–9+ (Головко, 1972). В крупных притоках Байкала таймень начинает размножаться в 4+–6+ при 50–70 см длины и 2 500–3 000 г массы. Озерно-речная форма байкальского тайменя, размножающаяся в нижнем течении-Верхней Ангары, в реках Фролиха, Томпуда, Большая, становится половозрелой позже речной формы – самцы в 6+–7+ при длине не менее 80 см и массе 6–7 кг, самки на один–два года позднее самцов по достижении около 90 см длины и 9 кг массы. Более раннее созревание тайменя, постоянно обитающего в притоках, обусловлено более благоприятными в них, по сравнению с литоралью Байкала, условиями существования этого вида (Мишарин, Шутило, 1971). В Ангаре до ее зарегулирования таймень созревал в 4+–5+ (Мамонтов, 1977). В Витиме, Лене и большинстве рек Якутии он становится половозрелым в 6+ по достижении 60–70 см длины и 1,5–3,2 кг массы (Кириллов, 1972).

Нерест у тайменя неежегодный, происходит он на порожистых участках и перекатах рек с большими скоростями течения и галечно-каменистым, не заиленным дном. В притоках Большого, Малого и Верхнего Енисея таймень нерестится в первой половине мая, на нерестилищах преобладают особи массой 5–7 кг (Гундризер, 1975). В Якутии таймень приступает к размножению с последней декады мая, вскоре после ледохода (Кириллов, 1972). Нерест байкальского тайменя наблюдается в первой декаде июня при температуре воды 8–10 °С. Нерестилища расположены в верховьях рек на плесах перед или после перекатов, часто в местах выхода грунтовых вод, на глубине от 0,5–0,7 до 1,5–2 м. Производители вырывают нерестовые ямы диаметром 1,0–1,5 м, глубиной до 0,5 м и зарывают икру в галечный грунт, состоящий из гальки диаметром от 5–7 до 10–12 см в диаметре (Матвеев, Пронин и др., 1996). Подобное поведение тайменя в местах нереста отмечено и в бассейне Амура (Кифа, 1974, Матвеев, Пронин и др., 1996). В р. Муна (приток Лены) массовый нерест тайменя отмечен в начале июня (Венглинский, 1998б).

Плодовитость тайменя в верховьях Енисея составляет в 7+ 3,2–3,5 тыс. икринок, в 14+–20+ при 100–112 см длины (*ac*) и 10–15 кг массы – 12–15 тыс. икринок (Гундризер, 1975). В северных притоках Байкала ИАП особой тайменя в 8+, длиной 99 см и массой 11 кг равняется 16 тыс. икринок, в 28+ длиной 136 см и массой 28,4 кг – 35 тыс. икринок. Диаметр икринок увеличивается с возрастом рыб и составляет около 4 мм в 10 лет и около 5 мм – в 14–20 лет (Мишарин, 1963; Мишарин, Шутило, 1971; Матвеев, Пронин и др., 1996). ИАП тайменя в реках Якутии колеблется в пределах 7,4–19,7 тыс. икринок (Карантонис, Кириллов и др., 1956; Подлесный, 1958; Кириллов, 1962, Мишарин, Шутило, 1971; Калашников, 1978).

Эмбриональное развитие икринок тайменя длится, в зависимости от температуры воды, 28–38 суток. К годовалому возрасту мальки достигают 80 мм длины и 2–5 г массы (Кафанова, 1967; Мишарин, Шутило, 1971; Кифа, 1974; Андриенко, Богданов и др., 1999). В искусственных условиях при температуре воды 10 °С для эмбрионального развития байкальского тайменя потребовалось 232 градусо-дня, постэмбрионального (до полной резорбции желточного мешка) – 309 градусо-дней (Матвеев, Пронин и др., 1996). В р. Фролиха первые выклюнувшиеся личинки встречаются в начале июля, их длина сразу после выклева составляет 18–19 мм, масса 40 мг. К концу июля у молоди длиной в среднем 40 мм желточный мешок полностью резорбируется, развиваются плавники. Годовики тайменя вырастают до 66–79 мм длиной и 2,5–5,1 г массой. К концу третьего года жизни темп роста тайменя существенно возрастает благодаря наличию в литорали озера большого количества доступной для молоди пищи – взрослых особей бычков-подкаменщиков (Матвеев, Пронин и др., 1996). В притоках Байкала личинки тайменя в течение 5–10 суток после выклева находятся в нерестовых буграх и малоподвижны. После резорбции желточного мешка и перехода на внешнее питание они перемещаются в прибрежную часть основного русла реки и держатся здесь у уреза воды небольшими стайками по 5–10 особей. Вскоре после этого молодь постепенно скатывается вниз по течению и заходит в протоки и заливы на нагул. В случае, если уровень воды в придаточных водоемах существенно снижается, молодь выходит в основное русло реки на неглубокие участки плесов и перекатов. По мере роста сеголетки и молодь последующих лет перемещаются на все более глубокие участки реки (Матвеев, Пронин и др., 1996).

Питание. Питается таймень в течение всего года, но наиболее активно весной после нереста и осенью, менее активно – во второй половине лета (особенно на участках рек с повышенной температурой воды) и зимой. В течение первого года жизни молодь тайменя потребляет вначале мелких беспозвоночных, затем в рацион включаются более крупные животные – амфиподы и личинки насекомых (хирономид, ручейников, мошек, стрекоз и др.).

В конце первого – начале второго года жизни таймень постепенно переходит на питание молодью рыб и взрослыми рыбами небольших размеров (гольяны, подкаменщики и др.). Полный переход тайменя на хищный тип питания завершается к трехлетнему возрасту, конкретные сроки перехода и его характер зависят от условий обитания молоди тайменя, в том числе состава и доступности кормовых объектов (Кафанова, 1967; Мишарин, Шутило, 1971; Тугарина, Купчинская, 1977; Матвеев, Пронин и др., 1996).

Рацион взрослых особей тайменя почти на 100 % состоит из рыб. В водоемах севера Сибири это преимущественно представители семейства сиговых, а также налим, в водоемах юга Сибири – рыбы семейств карповых и окуневых, стерлядь. Размеры съедаемых взрослым тайменем рыб колеблются от 5 до 50 см. Летом и осенью в желудках тайменя часто встречаются мышевидные. Крупные таймени нападают не только на мышевидных, но и на белок, ондатр, водоплавающих птиц. Серьезными конкурентами на почве питания взрослого тайменя являются такие рыбы, как ленок, щука, окунь и налим. Для молоди тайменя пищевую конкуренцию составляют сиг-пыжьян, тугун, хариус, елец, ерш, в спектр питания которых также входят личинки веснянок, ручейников и хирономид. Молодь тайменя поедается щукой, ленком и взрослыми особями своего вида (Мишарин, Шутило, 1971; Кириллов, 1972; Калашников, 1978; Коновалова, Попков и др., 1983).

В притоках верхнего течения Лены молодь тайменя в возрасте от месяца и до года питается молодью пестроногого и сибирского подкаменщиков, ельца и речного голяна, обитающих на глубине до одного метра; особи тайменя в 2+–5+ расширяют зону охоты до глубины 2 м, в связи с чем их пищевой рацион изменяется и состоит из тугуна, молоди сига и, реже, ельца и голяна (Книжин, 1997). В р. Фролиха (бассейн Байкала) в июле 1985 г. в желудочно-кишечных трактах сеголетков тайменя обнаружены личинки поденок, составлявшие до 90 % массы пищи; планктонные ракообразные и личинки хирономид присутствовали в небольшом количестве, интенсивность питания рыб колебалась от 98 до 552 ‰, в среднем составив 257 ‰. Годовики тайменя в нижнем течении реки питались организмами зообентоса с преобладанием личинок поденок. Переход на питание рыбой у молоди тайменя из этой реки отмечен либо на втором году жизни, в период появления в местах его обитания личинок хариуса и ленка, либо после ската годовиков тайменя в литораль оз. Байкал, где они начинают питаться многочисленной молодью бычков. Основными пищевыми объектами двух–трехлеток тайменя в оз. Байкал в течение всех сезонов года являются каменная, песчаная широколобки и озерный голян. На четвертом году жизни тайменя роль в его питании широколобок снижается до 35–12 % массы пищи, а хариуса – увеличивается. С этого возраста черный байкальский хариус становится основной пищей тайменя в литорали озера и его притоках. В целом, в рационе байкальского тайменя в возрасте 4+–10+ от-

мечены, кроме широколобок и хариуса, следующие виды рыб в порядке снижения их значимости в рационе: омуль, озерно-речной сиг, ленок, налим, окунь, щука. Нередко в желудках крупных тайменей, помимо рыб (а также мышевидных и водоплавающих птиц), встречаются амфиподы, личинки ручейников, имаго воздушных насекомых. Средняя относительная (в процентах длины тела) величина жертв увеличивается от 17 % у особей тайменя длиной 20–30 см до 28,5 % у рыб крупнее 40 см. У особо крупных особей тайменя относительные размеры жертв (хариус, сиг, ленок, налим) достигают 42 %. В желудках таких тайменей, следующих за нерестовыми косяками омуля в р. Верхняя Ангара, отмечалось до 22 экз. омуля (Матвеев, Пронин и др., 1996).

Вылов. В водоемах гор юга Сибири (Алтай, Саяны) численность тайменя в настоящее время невелика; ежегодно здесь вылавливается около 100–150 особей, преимущественно неполовозрелых. В пределах Красноярского края в период с 1944 по 1955 г. ежегодно добывалось от 240 до 570 ц тайменя, с 1956 по 1961 г. – в среднем 300 ц, с 1976 по 1985 г. – 10–20 ц. В настоящее время силами гослова и рыбаками-любителями на всей территории края ежегодно вылавливается 50–70 ц этой рыбы (Андриенко, Богданов и др., 1989, 1999; Ку克林, 1999а, б; Михалев, Андриенко и др., 1999).

В Байкале в результате многолетнего интенсивного вылова численность тайменя в настоящее время крайне низка. Максимальные размеры половозрелых особей с 30–50 кг в 1950–1960-е гг. уменьшились до 10–15 кг. Ежегодно в озере добывается несколько десятков тайменей (Мишарин, Шутило, 1971; Демин, 1997а, 2003; Пронин, Матвеев и др., 1996; Биоразнообразии байкальской..., 1999).

В водоемах Якутии максимальные промысловые уловы тайменя имели место с 1941 по 1948 г. – от 491 до 1 789 ц в год. С 1952 по 1961 г. добывалось в среднем 270 ц тайменя в год. В бассейне Лены в 1940 г. было выловлено 232 ц, в 1942 – 1 238, в 1948 г. – 831, в 1952 г. – 168, в 1967 – 86, в 1968 г. – 191, в 1970 г. – 87 ц тайменя (Кириллов, 1972). С 1988 по 2000 г. в Якутии, согласно статистики промыслового лова, ежегодно вылавливалось от 73 до 206, в среднем – 143 ц тайменя. С 1999 г. специализированная добыча тайменя в реках Якутии запрещена, допускается прилов его не более 10 % общего улова всех видов рыб (Кириллов, 2002а).

В настоящее время промысловая добыча тайменя в водоемах Сибири запрещена повсеместно, но спортивный лов этого хищника продолжается и в большинстве случаев бесконтрольно. Таймень включен в Красные книги Республики Алтай и Алтайского края (Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003), Красноярского края (Андриенко, Богданов и др., 1999), Республики Тыва (2002) (Аракчаа, Шацких, 2003), Республики Бурятия (1988) (Неронов, Пронин и др., 2002). Наряду с сахалинским, обыкновенный таймень занесен в Красную книгу Сахалинской области (Сафронов, Никифоров, 2003).

4.4. Ручьевая форель – *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758)

Ручьевая форель (*S. trutta morfa fario*) – туводная форма полупроходного вида кумжи, обитающей в реках Европы (Берг, 1948). В отличие от кумжи, ручьевая форель постоянно живет в пресной воде, отличается от нее более низким темпом роста и меньшей плодовитостью. Размножается осенью. Во многих озерах на севере Европы обитает озерная форма кумжи (рис. 8),

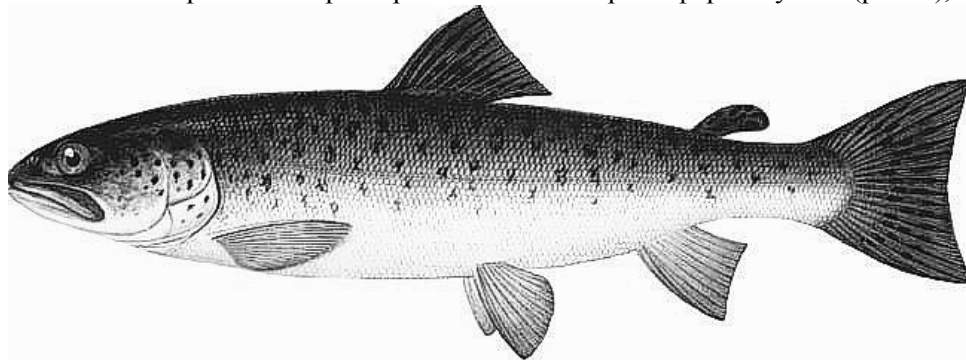


Рис. 8. Озерная форель

которая обычно растет медленнее проходной, но несколько быстрее ручьевой форели. Часто провести четкую границу между ручьевой форелью и озерной кумжей невозможно (Берг, 1948). В Сибири в естественных водоемах ручьевая форель достоверно известна в р. Каменка – левом притоке нижнего участка Катуня (бассейн Оби), куда она проникла из прудов, расположенных в верховьях этой небольшой реки. Малочисленна. Отлавливается местными жителями. Биология в новых условиях не изучалась.

4.5. Радужная форель – *Salmo gairdneri* (Richardson, 1856)

Радужная форель (*S. gairdneri morfa fario*) – туводная форма полупроходного лосося *Salmo gairdneri* (рис. 9), обитающего по арктическому побережью Америки. В русской ихтиологической литературе латинское название радужной форели чаще всего *Salmo irrideus*. Радужная форель – обитатель пресных вод. Как и исходный вид, нерестится весной, хотя встречаются и осенненерестящиеся популяции. Широко распространенный в Северной Америке и Европе объект холодноводного прудового рыбоводства, чего нельзя сказать о Сибири. В течение нескольких последних десятилетий разводится в прудах близ села Алтайское Алтайского края (Веснина, Журавлев и др., 1999). В июне 1976 г. 10 тыс. личинок радужной форели из этих прудов

было завезено в оз. Ежелюколь, расположенное в 12 км западнее оз. Телецкое на высоте 1 200 м над уровнем моря. Площадь оз. Ежелюколь – 23 га, средняя глубина – 2,5 м. Из озера вытекает ручей, впадающий в оз. Телецкое. В 1977 г. в оз. Ежелюколь было отловлено 78 экз. форели, средняя навеска которых составила 330 г. Наиболее крупные особи имели около 600 г массы при длине (*ae*) 36 см. У некоторых из них обнаружена хорошо развитая икра (Собанский, 1979). Сведения о современном состоянии популяции радужной форели в озере в литературе отсутствуют. Опасения, что форель может проникнуть в оз. Телецкое и тем самым оказать влияние на ихтиоценоз этого заповедного водоема, пока не подтвердились.

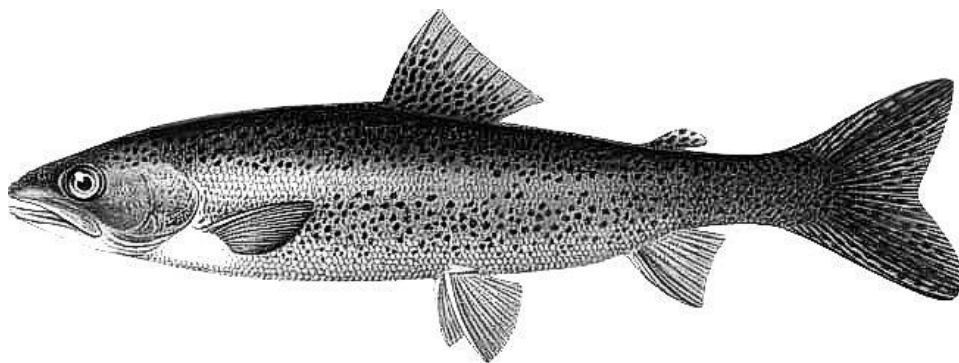


Рис. 9. Радужная форель

Попала радужная форель из садковых хозяйств при Красноярской, Саяно-Шушенской и Майнской ГЭС и в Енисей, распространившись к настоящему времени в верхнем и среднем течении реки, в отдельных притоках (Амыл, Оя, Кебеж, Кан). Изредка вылавливается в Красноярском водохранилище (фигурируя в списке его ихтиофауны то как *Salmo mykiss gairdneri* (Richardson, 1836) (Вышегородцев, 2003), то как *Parasalmo mykiss irrideus* (Gibbons, 1855)] (Вышегородцев, Космаков и др., 2005) и в Енисее на расстоянии до 250 км ниже Красноярска (Вышегородцев, 2000, 2003). Встречается радужная форель в Иркутском водохранилище (Купчинская, Купчинский, 1997), из которого она описывается как *Parasalmo mykiss irrideus* (Gibbons, 1855) (Биологические инвазии..., 2004), и куда она проникла из водоемов Бурдугузского рыбноводного завода, расположенного на берегу водохранилища, в 30 км от Байкала. В Байкале радужная форель до настоящего времени не обнаружена, но вероятность этого имеется (Биологические инвазии..., 2004). В естественных водоемах Сибири радужная форель достигает 40–50 см длины и 800–1 600 г массы. Везде малочисленна. Биология не изучена (Вышегородцев, 2000; Куклин, 1999а, б).

4.6. Арктический голец – *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758)

Для рыб рода *Salvelinus* характерным является очень мелкая чешуя, наличие зубов на небных костях и сошнике, темная с белыми, часто и с красными пятнами по бокам, окраска тела. Брюшко светлое. Анальный плавник короткий (Берг, 1948; Никольский, 1971). Не менее характерна для этих рыб высокая степень адаптации к разнообразным условиям обитания, что проявляется в изменчивости их морфоэкологии, в образовании экологически и географически изолированных групп (популяций). В одних случаях наблюдается непрерывная изменчивость фенотипа и отсутствие хиатуса между группировками, в других – репродуктивная изоляция между формами гольца. В зависимости от точки зрения, одни исследователи рассматривают такие формы как полноценные биологические виды, другие – как экологические расы (Савваитова, Максимов, 1980, 1991; Савваитова, Максимов и др., 1980; Савваитова, 1989; Разнообразие рыб..., 1999). Методом анализа электрофоретических характеристик аллозимов и мтДНК выявлен низкий уровень генетической дивергенции аллопатрических и симпатрических форм гольца из водоемов Сибири, что явилось основанием отнести эти формы к одной филогенетической группе (Осинов, 2001, 2002).

По современным воззрениям (Савваитова, 1989; Разнообразие рыб..., 1999, Атлас пресноводных..., 2003), арктический голец представляет собой сложно-комплексный вид, включающий как проходного гольца (*Salvelinus alpinus*), так и 9 видов озерно-речных и озерных видов гольца (боганидский, Черского, Дрягина, якутский, паляя, нейва, таймырский, Таранца и есейская паляя) (Атлас пресноводных..., 2003). В Сибири согласно этой схеме обитает проходной голец и 6 видов туводных гольцов (боганидский, Черского, Дрягина, якутский, таймырский и есейская паляя). Подробно проблема систематики и филогенеза рода *Salvelinus*, формо- и видообразования гольцов изложена в работах К. А. Савваитовой (1976, 1983, 1985, 1989 и др.), К. А. Савваитовой и И. И. Смольянова (1967), К. А. Савваитовой и В. А. Максимова (1980, 1991), К. А. Савваитовой, В. А. Максимова и др., (1977, 1980а, б; 1981а, б), в монографии под ред. Д. С. Павлова и К. А. Савваитовой «Разнообразие рыб Таймыра» (1999) в ряде других публикаций (Мина, 1962; Романов, 1988б, 1996, 2002а, б, 2004а, 2005; Алексеев, Пичугин и др., 2000; Осинов, 2001, 2002; Осинов, Алексеев и др., 2003; Шубина, Пономарева и др., 2006).

Слово *голец* в значении *рыба* отмечено в русском языке с XVI в.: «В стольству подают рыбную... щучина живопресолная, голцы росолные, голцы в кислых штях» (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D III–V – 8–11, P I – 10–14, V II – 7–10, A III–V – 7–10. Жаберных тычинок – 18–30; LL – 120–180. Позвонков – 62–69. Пило-

рических придатков – 30–60. Верхняя челюсть прямая, широкая, немного заходит за задний край глаза. На челюстях, небных и язычной костях и сошнике небольшие зубы. Спинной и анальный плавники расположены ближе к хвосту, чем к голове. Тело прогонистое, вальковатое (рис. 10). В период размножения горло желтое, брюхо и парные плавники красные, их наружные

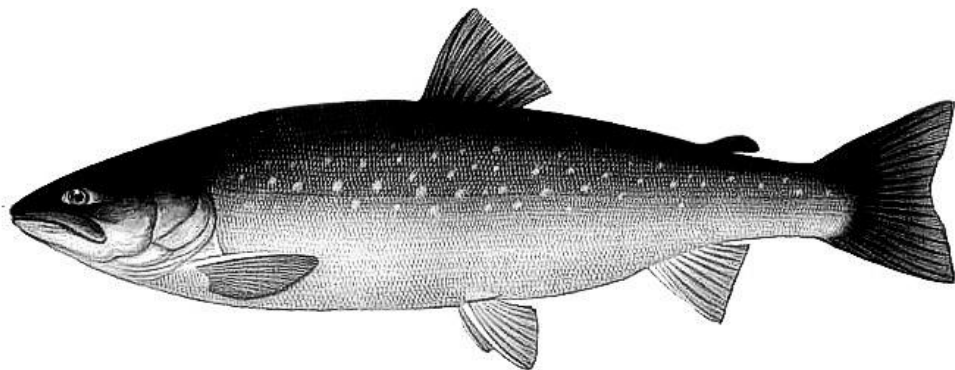


Рис. 10. Арктический голец

лучи молочно белые. Особенно ярок брачный наряд у самцов. Вне периода размножения голова сверху и спина темно-серые, бока и брюхо серебристо-белые, пятен на теле нет или их мало (Атлас пресноводных..., 2003). Разные виды и внутривидовые формы гольца имеют несколько отличные от указанных морфологические признаки и формы тела. Особенно это касается числа жаберных тычинок, краниологических признаков, внешних форм тела и др. (Атлас пресноводных..., 2003). Так, в оз. Аян (бассейн р. Хатанга) у тугорослого гольца-планктофага 27–37, в среднем 34 жаберные тычинки, у озерного хищного их 27–34, в среднем – 30, у озерно-речного хищного – 28–33, в среднем – 30. По результатам генетического анализа достоверных различий между этими формами не выявлено, что позволяет рассматривать их в рамках панмиксной популяции с общим генофондом (Павлов, 1995, 1997). В оз. Хантайское В. И. Романов (1983а, 2005) выявил четыре экологические формы гольца: озерно-речная длиннотычиночная, озерно-речная короткотычиночная, озерная типичная («тыптушка») и озерная глубоководная («пучеглазка»).

Распространение. По всему побережью Северного Ледовитого океана – от Исландии и западного берега Норвегии до Гренландии включительно. Отсутствует в бассейне Белого и Балтийского морей (Атлас пресноводных..., 2003). Проходная форма многочисленна у Шпицбергена, Новой Земли, Новосибирских островов. Обитает в соединяющихся с морем озерах на островах Вайгач, Большой Бегичев, Котельный (из группы Новосибирских островов) (Бурмакин, 1957; Пономаренко, 1994). Жилая (не выходящая в

морские воды) форма известна на Новой Земле и на о-ве Большевик архипелага Северная Земля (Алексеев, Макарова и др., 2003). В Тихом океане заменяется близким видом *S. malma* (Walbaum, 1792).

Арктический голец заходит из прибрежной зоны морских вод для размножения в пресные воды и известен из приустьевых участков Енисея, Пясины, Хатанги и далее на восток до рек Чукотского п-ова (Ольшанская, 1965; Кириллов, 1972; Савваитова, 1989; Атлас пресноводных..., 2003). На Чукотке и по побережью Охотского моря известны разнообразные в морфоэкологическом отношении туводные формы арктического гольца, в том числе в ранге видов (Глубоковский, Черешнев, 1981; Черешнев, 1996a).

В бассейне Оби проходной голец отмечен только в губе и в бассейне Байдарацкой губы, туводный обитает в некоторых олиготрофных озерах Полярного Урала (Хадыга, Большое Щучье) и северо-восточной части Ямала (Венглинский, 1971; Амстиславский, 1974a; Богданов, Богданова и др., 2000).

В Енисейский залив проходной арктический голец заходит крайне редко (Подлесный, 1958). На Таймыре он известен в реках и заливах вдоль побережья п-ова от Енисейского залива до Хатангской губы. Проходные гольцы этого п-ова относятся к многотычинковым гольцам (23–30 шт., в среднем 26,8 тычинки) с большим числом пилорических придатков (30–60 шт.) (Романов, Тюльпанов, 1985; Савваитова, 1989; Разнообразие рыб..., 1999). Подобные гольцы известны на Чукотке и к востоку от р. Маккензи в Северной Америке (Черешнев, 1978).

В левобережье Нижнего Енисея в глубоких олиготрофных озерах ледникового происхождения – Маковском, Советских и Налимьем, расположенных на широте Полярного круга в верховьях р. Турухан, обитает озерная форма гольца (Лобовикова, 1959a; Головки, 1971b, 1973a; Васильева, 1999), выделенная в ранг вида *Salvelinus drjagini* Logashev, 1940 (Логашев, 1940). К этой же форме относят популяцию гольца из оз. Таймыр и р. Нижняя Таймыра (Савваитова, Максимов и др., 1980; Савваитова, 1989; Разнообразие рыб..., 1999; Атлас пресноводных..., 2003). По опросным сведениям, обитает голец в некоторых материковых озерах Гыданского полуострова в бассейне р. Танама (Попов, 1978a).

В правобережье Нижнего Енисея голец представлен озерной и озерно-речной формами и населяет практически все более или менее крупные олиготрофные озера ледниково-тектонического происхождения, расположенные в бассейнах Нижней Тунгуски (Виви, Тембенчи, Агата), Курейки (Бельдунчана, Дюпкун) и Хантайки (Кутарамакан, Большое Хантайское и др.) (Савваитова, Смольянов, 1967; Сиделев, 1975, 1976, 1981; Романов, 1980a, 1983a, 1988a, б, 1996; Попов, 1990a). Обитает голец в Норило-Пясинской системе озер, в оз. Кета (Романов, 1996), в оз. Таймыр (Михин, 1955; Ольшанская, 1965; Савваитова, Максимов и др., 1980; Романов, Тюльпанов, 1985; Савваитова, 1989; Павлов, 1997; Разнообразие рыб..., 1999). Популяции голь-

ца из озер Норило-Пясинской системы (Лама, Кета, Собачье, Глубокое, Капчук) и оз. Боганидское (басс. Хатанги) рассматриваются в качестве вида боганидская палия (*Salvelinus boganidae* Berg, 1926), из оз. Таймыр и оз. Кета – таймырский голец (*Salvelinus taimyricus* Michin, 1949), из оз. Хантайское и оз. Есей (бассейн р. Хатанга) – есейская палия (*S. tolmachoffi* Berg, 1926) (Михин, 1955; Савваитова, Смольянов, 1967; Савваитова, Максимов и др., 1980; Савваитова, 1989; Разнообразиие рыб..., 1999; Атлас пресноводных..., 2003). В бассейне оз. Таймыр В. С. Михин (1955) выделил три экологические формы гольца: 1) озерный, весь жизненный цикл которого проходит в пределах озера; 2) озерно-речной – для размножения входит в реки и, частично, спускается в Таймырскую губу; 3) проходной – нагуливается в Таймырской губе, на нерест поднимается в Нижнюю Таймыру.

В бассейне Хатанги в Хатангском заливе встречается проходной голец, в пойменных и материковых озерах (Аян, Томмот) – туводный, в том числе относимый к видам боганидский голец (палия боганидская) и есейская палия, которые часто встречаются вместе (Михин, 1941; Лукьянчиков, 1967; Романов, 2000a; Осинов, 2002).

В бассейне Байкала известна самая южная на территории Сибири популяция арктического гольца, живущая в оз. Фролиха, расположенном северо-восточнее Байкала и соединяющегося с ним одноименной рекой. Этот голец, рассматриваемый некоторыми авторами (Атлас пресноводных..., 2003) в качестве подвида даватчан – [*S. alpinus erythrinus* (Georgi)], вылавливается в устье р. Фролиха и в близлежащей части Байкала (Кожов, Мишарин, 1958; Алексеев, Пичугин и др., 2000). Обитает голец, которого относят к этому же подвиду, и во многих других олиготрофных озерах Забайкалья, связанных с притоками оз. Байкал и Лены: Орон (заходит спорадически), Крестаки-1, Большой Намаракит, Девочанда, Малое и Большое Леприндо, Гольцовое, Токко и др. (в общей сложности в 52 озерах) (Калашников, 1978; Савваитова, Максимов и др., 1981a, б; Савваитова, 1989; Алексеев, Пичугин и др., 1997; Алексеев, Булдыгеров и др., 1999; Алексеев, Матвеев и др., 2000; Алексеев, Пичугин и др., 2000; Осинов, 2002; Структура биоты..., 2006). Среди гольцов из этих водоемов имеются как крупные, так и мелкие формы. В оз. Девочанда помимо крупной (длиной до 54 см) формы хищного гольца и гольца-эврифага (длиной до 31,5 см) обнаружена третья форма – глубоководный карлик-бентофаг длиной менее 20 см, который имеет наименьшее среди изученных забайкальских гольцов число жаберных тычинок – 25–32 (в среднем 27,9); у крупной формы гольца из этого озера число жаберных тычинок – 36–42 (39,4), у мелкой – 38–43 (39,8) (Алексеев, Пичугин, 1997a, 1998). Три экологические формы (крупная, средняя и мелкая) гольца описаны из оз. Крестаки-1 (Алексеев, 2001). Возможно, симпатрические формы гольца – крупная и мелкая, обитают и в двух других озерах Забайкалья в верховьях левых притоков Витима – Падоринское и Ирбо. В первом из них мелкий го-

лец планктофаг, во втором – бентофаг; они различаются по числу жаберных тычинок и пилорических придатков (Алексеев, Пичугин, 1997б). Популяцию карликового гольца из оз. Гольцовое (бассейн р. Чара) рассматривают в качестве неотеничной формы, взрослые особи которой имеют признаки, характерные для молоди (Савваитова, 1989). В общей сложности к концу XX столетия в водоемах Забайкалья описано около 20 изолированных популяций гольца (Самусенко, 2000).

На территории Восточной Сибири в рамках комплекса *Salvelinus alpinus* выделяют два вида гольца: голец Черского (*S. czerskii* Drajin, 1932) – из водоемов северной части Якутии (Кафанова, Ширинский, 1976) и якутский голец (*S. jacuticus* Borisov, 1932) – из озер Аранастах и Форелевое, расположенных в районе дельты Лены (Борисов, 1932; Кириллов, 1972; Савваитова, 1989; Атлас пресноводных..., 2003). Популяции гольца из ряда озер на севере Якутии, например, из оз. Улахан-Силян-Кюель (бассейн р. Яна) рассматриваются вне рамок этих видов, но включаются в *Salvelinus alpinus* complex (Осинов, Алексеев и др., 2003). Полупроходной голец в реки Якутии заходит крайне редко и его биология в этом регионе не изучена. Озерные гольцы наиболее многочисленны в озерах тундровой зоны, обычны в горных озерах Верхоянского и Момского хребтов, на юге Якутии (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Савваитова, 1991; Кириллов, 2002а; Алексеев, Кириллов, 2003). В Алазее голец Черского обитает в материковых озерах, имеющих незначительный сток (Кафанова, Ширинский, 1976).

Миграции. Взрослые особи проходного гольца нагуливаются в течение лета в морских водах, во время приливов подходят к берегу. Молодь предпочитает держаться в опресненной зоне близ устьев сравнительно небольших рек. В начале июля половозрелые, а в сентябре и все остальные особи проходного гольца поднимаются из моря в реки и расположенные в их верховьях озера. Здесь происходит нерест и зимовка этой рыбы. Максимальная протяженность миграционного пути около тысячи километров. Как правило, для размножения проходной голец поднимается в те реки, в которых он провел первые годы своей жизни (Атлас пресноводных..., 2003). Миграции проходного гольца, обитающего вдоль арктического побережья Сибири, почти не изучены. В северной части Таймырской губы голец появляется после распада льда, со второй половины июля. Для размножения входит в р. Нижняя Таймыра и в ее приток – р. Шренк (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985).

В оз. Таймыр озерно-речной голец летом и осенью держится в прибрежной полосе и на устьевых участках впадающих в озеро рек, а летом откочевывает в наиболее глубоководные участки озера. В весенне-летний период нагульное стадо гольца представлено всеми возрастными группами, в конце июля – начале августа оно состоит только из молодых и не нерестящихся в этом году рыб. Нерестовая миграция в реки начинается после очищения их

ото льда в конце июня – начале июля. После нереста производители возвращаются в озеро (Романов, Тюльпанов, 1985).

Озерной голец в левобережье и в правобережье Енисея, а также и в оз. Таймыр, зимует и большую часть года нагуливается на глубоких участках водоема и лишь в конце лета – осенью подходит для продолжения питания, а затем и размножения, в прибрежную зону. В оз. Таймыр нерестовая миграция этой формы гольца начинается за 1,5–2 месяца до начала нереста, обычно в первой половине июля. После нереста производители отходят на наиболее глубоководные участки (Михин, 1955, Романов, Тюльпанов, 1985, Савваитова, 1989, Романов, 2005).

В озерах Забайкалья арктический голец крупной формы обитает преимущественно в литорали, отличаются высоким темпом роста, поздними сроками созревания и относительно высокой плодовитостью. Для мелкой формы характерны более равномерный рост, сходные с крупной формой биотопы обитания и особенности размножения. Карликовая форма населяет глубокие участки водоемов, имеет наименьший темп роста, низкую плодовитость и растянутые сроки нереста (Самусенок, 2000, Структура биоты..., 2006).

Возраст и рост. Проходной голец живет до 17–20 лет и достигает более метра длины и 12–16 кг массы (Савваитова, 1989). В Таймырской губе особи этой формы гольца в 5+ имеют 46 см длины (*ad*) и 500 г массы, в 10+ лет – 64 см и 2 300 г, в 17+ лет – 85 см и 7 200 г (Романов, Тюльпанов, 1985).

В оз. Хадыга (Полярный Урал) отмечен голец до 8+ длиной до 45 см (Амстиславский, 1974а). В озерах Ямала голец достигает 80 см длины и 5 кг массы, в уловах размеры рыб редко превышают 50–65 см и 2 000–2 500 г (Венглинский, 1971). В озерах Маковском и Советских (левобережье Нижнего Енисея) популяции гольца представлены 16 возрастными группами: в 5+ рыбы достигают в среднем 35 см длины (*ae*) и 280 г массы, в 10+ – 50 см и 1 240 г, в 16+ – 66 см и 5 600 г (Головко, 1972). С 2+ до 6+ годовые приросты рыб из этих озер составляют в среднем 5 см и 150 г, с 9+ до 13+ – 2 см и до 400 г (Андрienко, Богданов и др., 1999). В оз. Таймыр озерно-речной голец живет 26–28 лет; в 5+ он вырастает до 41 см длины и 460 г массы, в 10+ лет – соответственно 62 и 1 460, в 16+ лет – 79 и 4 300, в 26+ лет – 103 см длины и 13 200 г массы. Жизненный цикл озерной формы гольца в этом озере существенно короче – 12–14 лет; в 5+ рыбы достигают в среднем 39 см длины и 247 г массы, в 10+ – 52 см и 970 г, в 12+ – 56 см и 1 400 г (Романов, Тюльпанов, 1985). В оз. Кета озерный голец редко вырастает более 500–700 г, а его половозрелость наступает по достижении 300 г (Романов, 1996), в оз. Томмот (бассейн р. Хатанга) самый крупный голец в 15+ имел 69 см длины и 2 400 г массы (Романов, 2000а). В оз. Виви в уловах присутствуют особи гольца в 5+–11+, 26–35 см длины и 180–380 г массы. В оз. Анама крупная, но малочисленная форма гольца живет до 18–20 лет, «типичный» голец – 8–10 лет, карликовый – 4–9 лет (Сиделев, 1981). Из нескольких форм гольцов Норило-

Пясинских озер наибольшую продолжительность жизни имеет глубоководный голец – до 18 лет. Все формы гольцов из этой системы озер характеризуются низким темпом роста (Савваитова, 1989). В оз. Аян тугорослый многотычинковый голец живет до 16 лет и достигает 31–35 см длины и 180–200 г массы, озерно-речной – соответственно 62–66 и 2 300–3 400, озерный – 68–81 см длины и 3 600–5 900 г массы (Павлов, 1997). Размеры боганидского гольца из озер Сигтак и Безымянное (бассейн р. Хатанга) в 5+ составляют 36 см длины и 660 г массы, в 9+ – 52 см и 1 360 г, в 12+ – 60 см и 2 700 г; есейской палы из этих же озер в 5+ – 35 см и 760 г, в 9+ – 53 см и 1 770 г, в 10+ – 54 см и 2 100 г (Лукиянчиков, 1967). В целом, в водоемах Таймыра быстрее растут проходные гольцы, близкий к ним темп роста имеют голец Дрягина и боганидская палия, наиболее медленно растут глубоководные гольцы (Савваитова, 1989; Разнообразие рыб..., 1999).

В оз. Бол. Леприндо крупный голец живет до 13 лет и достигает 36 см длины и 750 г массы, мелкий голец – до 10 лет, 25 см длины и 134 г массы, карликовый голец вырастает до 18 см и 52 г; в оз. Девочанда: крупный голец – до 17 лет, 44 см и 800 г, мелкий голец – до 13 лет, 28 см и 255 г (Савваитова, 1989). В оз. Крестаки-1 продолжительность жизни крупного гольца 17 лет, максимальная длина 44 см и масса 1 032 г, мелкого гольца – 13 лет, 37 см и 430 г, карликового гольца – 11 лет, 17,5 см и 57 г (Алексеев, 2001). Но в оз. Большой Намаракит «нормальные» гольцы живут до 11 лет, достигая 33 см длины, а карликовые – до 23 лет, вырастая до 20 см (Алексеев, Пичугин и др., 1997). По данным В. П. Самусенка (2000), гольцы крупной формы из оз. Безымянное живут до 18 лет; к 10 годам они достигают в среднем 34–36 см длины и 460–480 г массы, к 15 годам – 47–51 см и 940–1 260 г.

В озерах в дельте Лены мелкие формы гольцов, по сравнению с крупной формой, также характеризуются небольшими размерами и массой тела, меньшей продолжительностью жизни, более ранним половым созреванием (Кириллов, 1972; Савваитова, 1989). Крайне медленным ростом отличается многотычинковый голец из оз. Улахан-Силян-Кюель (бассейн р. Яна): в 13 лет длина рыб составляет 21 см, масса 69 г (Осинов, Алексеев и др., 2003). В озерах в низовьях Лены голец в 4+ достигает в среднем 40 см длины (*ac*) и 409 г массы, в 6+ – 48 см и 1 054 г, в 8+ – соответственно 50 и 1 267, в 12+ – 56 и 1 385, в 14+ – 63 и 2 150, в 17+ – 66 см длины (Венглинский, Лабутина и др., 1987).

Размножение. Проходной голец половозрелым становится частично в 7+–9+, в массе – в 10+–11+ по достижении 55–65 см длины и 2–3 кг массы. Нерест неежегодный, происходит в сентябре–октябре на участках рек с быстрым течением и галечными грунтами (Романов, Тюльпанов, 1985; Савваитова, 1989; Разнообразие рыб..., 1999).

Озерно-речной и озерный гольцы и крупных и мелких форм размножаются также неежегодно. Лишь в некоторых водоемах, например в оз. Лама

(Таймыр) у глубоководного, а в оз. Форелевое (Якутия) – у мелкого гольца, отмечен ежегодный нерест (Савваитова, 1989).

В озерах Ямала и озерный и полупроходной голец нерестятся с сентября по декабрь включительно, икру откладывает в прибрежной зоне на песчаный грунт. Полупроходной голец после нереста остается на зимовку в озерах, и лишь весной скатывается вниз по рекам (Венглинский, 1971). В олиготрофных озерах левобережья Нижнего Енисея (Маковское, Советские, Налимье) самки гольца созревают в массе в 7+, самцы – в 8+, нерест происходит в прибрежной зоне озер на галечном субстрате (Андриенко, Богданов и др., 1999).

Среди гольцов Норило-Пясинских озер и озер плато Путорана имеются как осенненерестящиеся популяции (их большинство), так и зимне- и весенненерестящиеся. Так, в оз. Лама голец Дрягина размножается в реках, впадающих в озеро, поздней осенью, зимой и, возможно, весной. Черная палия нерестится в июле–августе, глубоководный голец – в августе – первой половине сентября (Савваитова, 1989). В оз. Аян тугорослый «путоранчик» половозрелым становится в 7+, нерестится с конца августа по октябрь на глубине 5–15 м вблизи впадения в озеро небольших ручьев; озерно-речной голец созревает в 6+–8+, размножается в октябре в заливах на участках впадения в озеро крупных притоков, на небольшой глубине; озерный голец становится половозрелым в массе в 8+–10+, нерестится также в октябре, но на больших, чем озерно-речной голец, глубинах – 15–25 м (Павлов, 1997). Боганидский голец созревает в 5+–7+ по достижении 35–40 см длины (*ad*) и 660–870 г массы, есейская палья – в 5+–7+, 32–50 см длины (*ad*) и 760–820 г массы. Нерестятся эти гольцы на прибрежных участках озер с песчаными грунтами на глубине 2,5–4,5 м; начало икромета отмечено перед ледоставом во второй-третьей декаде октября; продолжается нерест до середины декабря (Лукьянчиков, 1967).

Озерно-речной голец в оз. Таймыр становится половозрелым в 7+, чаще 9+–10+, по достижении 50–60 см длины и 1 200–1 500 г массы. Половое созревание рыб одного поколения растянуто с 7+ до 14+. Нерест через 2–3 года, в конце сентября – октябре, на галечных и песчано-галечных грунтах рек. Озерный голец в условиях этого озера впервые созревает в 5+ при 40 см длины и 450–700 г массы, но большая часть особей рыб – в 7+–8+. Повторный нерест через два года. Икра откладывается в прибрежной части озера с начала сентября до конца октября, на галечных и песчано-галечных грунтах на глубине 3–4 м, при температуре воды 1,2 – 0,4 °С; в большом числе выметанная гольцом икра поедается разными рыбами озера, в том числе самим гольцом (Романов, Тюльпанов, 1985).

В озерах Забайкалья голец крупной формы половозрелым становится в 7+–12+, нерестится в пределах озер осенью и в начале зимы, не ежегодно, икра откладывается на каменистых, нередко заиленных грунтах на глубинах до 10 м (Павлов, Пичугин и др., 1993; Алексеев, Матвеев и др., 2000; Самусенок, 2000). В оз. Фролиха созревание озерно-речного крупного гольца проис-

ходит относительно рано – в 6+–7+, а его нерест наблюдается в притоках озера в сентябре (Савваитова, Максимов и др., 1977). Особенности размножения наиболее многочисленной в озерах Забайкалья мелкой формы гольца во многом сходны с таковыми крупной формы. Половозрелыми мелкие гольцы становятся в 5+–10+, нерестятся в указанные сроки и на сходных с крупным гольцом биотопах (Самусенок, 2000). Голец карликовой формы из озер этого региона Забайкалья созревает в 3+–5+, нерестится осенью, а в ряде озер (Девочанда, Токко) – в июле–августе, на больших глубинах (15–25 м) на свале литорали (но в озерах Кудушкит и Токко, видимо, на глубинах до 3–5 м) (Пронин, 1967; Савваитова, Максимов и др., 1977; Самусенок, 2000).

Голец, живущий в ряде озер, расположенных в дельте Лены, нерестится в разные сроки: в оз. Дальнее – в августе, в оз. Переходное – в августе–сентябре, в оз. Форелевое – в августе – начале сентября (крупная форма) и в конце августа (мелкая форма) (Кириллов, 1972; Савваитова, 1989).

Для арктического гольца характерна низкая плодовитость. ИАП проходного гольца в 10+–18+ колеблется в пределах 1,4–9,1 тыс. икринок (Романов, Тюльпанов, 1985; Савваитова, 1989; Разнообразие рыб Таймыра, 1999). ИАП туводного гольца в оз. Хадыга (Полярный Урал) у рыб длиной 39–44 см составляет 2,0–4,2, в среднем – 2,8 тыс. икринок (Амстиславский, 1974а), из водоемов Ямала – 0,8–7,5 (Венглинский, 1971), из указанных выше озер левобережья Нижнего Енисея – 1,1–7,4 тыс. икринок (Андриенко, Богданов и др., 1999), у медленнорастущего «путоранчика» из оз. Аян – 250–360 икринок (красного или ярко-оранжевого цвета диаметром 4,2–4,5 мм), у нормально растущего боганидского гольца – 2,6–3,1 тыс. икринок (Лукуянчиков, 1967), у озерно-речного гольца из оз. Таймыр в 11+–17+ – 3,0–7,0 тыс. икринок. Низкая плодовитость характерна для гольца из озер Северного Забайкалья: 536–2 935 икринок (диаметром 4,4–5,2 мм) – у крупной формы (Павлов, Пичугин и др., 1993; Алексеев, Матвеев и др., 2000; Самусенок, 2000), 373–588 – у мелкой и 95–148 икринок (диаметром 2,7–5,0 мм) – у карликовой формы (Пронин, 1967; Савваитова, Максимов и др., 1977; Самусенок, 2000). В оз. Большой Намаракит у «нормальных» самок длиной 298–340 мм и массой 297–426 г ИАП составила 325–433 икринки, у карликовых длиной 159–227 мм и массой 38–77 г – 68–127 икринок (Алексеев, Пичугин, 1997б). Плодовитость гольца из озер в дельте Лены колеблется в пределах 880–4 300 икринок (Савваитова, 1989).

Питание. Молодь проходного гольца в море питается зообентосом и крупными формами нектобентоса, имаго падающих на воду насекомых. Со второго года жизни голец начинает питаться рыбой. Взрослые особи поедают сайку, песчанку, треску, мойву, бычков, сиговых (Романов, Тюльпанов, 1985; Савваитова, 1989; Атлас пресноводных..., 2003).

Характер питания туводного гольца весьма разнообразен и может существенно отличаться как у представителей одной и той же формы из разных водоемов, так и у разных форм из одного и того же водоема. В озерах северного Урала (Хадыта, Большое Щучье) в желудках половозрелого гольца были обнаружены личинки насекомых, моллюски и молодь рыб (Амстиславский, 1974а). В оз. Лама боганидская паляя и голец Дрягина – эврифаги с преобладанием в спектре питания рыб, глубоководный голец – бентофаг, черная паляя – эврифаг (Савваитова, 1989). В оз. Хантайское озерно-речной короткотычиночный голец – типичный хищник, озерные длиннотычиночные (тыптушка и пучеглазка) – бентофаги (питаются и мизидами) (Романов, 1983а). Тугорослый многотычинковый голец из оз. Аян – преимущественно планктофаг, озерно-речной и озерный гольцы – хищники (Павлов, 1997). В бассейне р. Хатанга боганидский голец и есейская паляя питаются преимущественно крупными формами зоопланктона, амфиподами, личинками хирономид, рыбой – молодью сигов и девятиглай колюшкой. В оз. Томмот неполовозрелый голец питается беспозвоночными и молодью рыб, половозрелый предпочитает поедать рыб (подкаменщиков, ряпушку) (Лукьянчиков, 1967; Романов, 2000а). В оз. Таймыр озерно-речной голец до 4+ питается в основном беспозвоночными – хирономидами, мизидами, бокоплавами, в более старших возрастах наиболее активно потребляет рыб. Озерный голец в этом водоеме использует в пищу главным образом мизид и амфипод, в меньшей степени – рыб. В период нереста производители и озерно-речного и озерного гольца в озере не питаются (Романов, Тюльпанов, 1985).

Гольцы крупной формы в озерах Забайкалья – хищники-эврифаги. Видовой состав их жертв отражает структуру ихтиоценоза того водоема, в котором они обитают. Линейные размеры жертв составляют до 57 % длины тела хищника. В целом, доля рыб в питании крупного гольца составляет в летние месяцы 89–99 % веса пищевого комка. Наиболее часто в желудках гольца встречаются такие виды рыб, как голец (мелкий, карликовый и молодь крупного), хариус, обыкновенный гольян, пестроногий подкаменщик, песчаная широколобка (Алексеев, Матвеев и др., 2000; Самусенок, 2000).

Однако, в случае высокой численности беспозвоночных гидробионтов, они активно поедаются крупным гольцом. Например, в оз. Ирбо крупные гольцы в июне почти полностью переходят на потребление имаго крупных ручейников (97 % массы пищевого комка). В озерах Фролиха и Огиендо-3 в пище крупного гольца обнаружен планктон (2,5–3 % массы пищевого комка). В пище гольца из оз. Бол. Леприндо найдены остатки подкаменщиков, молоди сигов и гаммарусы, в оз. Орон – преимущественно молодь сигов. В оз. Безымянное наряду с рыбами в желудках крупного гольца встречались ручейники и личинки стрекоз (Калашников, 1978).

Питание гольцов мелкой формы изучалось В. П. Самусенок (2000) в 14 озерах Северного Забайкалья. Эти гольцы также эврифаги. Летом в озерах

Леприндо, Девочанда, Большой Намаракит в их питании доминирует зоопланктон, в озерах Огиендо-1, Соли, Ирбо, Кирылта-4 – преимаго и имаго амфибиотических насекомых; субдоминанты – зоопланктон, но в озерах Падоринское, Крестаки, Леша, Токко субдоминанты – зообентос (15–60 % по массе содержимого желудков). В оз. Номама в желудках рыб во все сезоны года доминирует зообентос. Рыба встречается в питании гольца мелкой формы (наиболее часто у рыб старших возрастов) во всех исследованных озерах. Это обыкновенный голянь, пестроногий подкаменщик и особи собственного вида. По частоте встречаемости и удельному весу в желудках, рыбы в питании мелких голецов уступают крупным голям.

Питание карликового гольца изучалось этим же автором (Самусенок, 2000) в восьми озерах Северного Забайкалья. В весенне-летний период этот голец в одних озерах питается преимущественно зоопланктоном, в других (в которых зоопланктон беден) – зообентосом. Питание имаго наземно-воздушных насекомых для карликового гольца не характерно, кроме его многочисленной популяции из оз. Гольцовое. В оз. Девочанда карликовый голец в течение всего лета потребляет планктон; осенью, по мере снижения биомассы зоопланктона, голец переходит на питание зообентосом. В наименее кормных или перенаселенных голецом озерах он питается любыми доступными по размеру пищевыми объектами, включая рыб.

Сходный характер питания имеет голец в оз. Крестаки, в ихтиофауне которого другие виды рыб отсутствуют. Крупный голец поедает мелкого и карликового, в том числе половозрелых особей. В летние месяцы крупный голец, наряду с рыбой, питается личинками и куколками насекомых и, в меньшей степени, их имаго. Вероятно, существенно возрастает в питании крупной формы гольца доля бентосных животных в осенне-зимний период. Гольцы мелкой формы питаются в этом водоеме в июле преимущественно воздушно-наземными и насекомыми-амфибионтами, ракообразные планктона составляют до 10 % массы пищевого комка. В пище гольца карликовой формы летом по биомассе преобладает зообентос (личинки хирономид, вислокрылок, мошек, мокрецов, в меньшей степени моллюски и др. группы), но у 43 % рыб в желудках обнаружен и зоопланктон (около 20 % по массе) (Структура биоты..., 2006).

Вылов. Промысловый лов гольца ведется повсеместно, но величины уловов сравнительно невелики из-за общей малочисленности этой рыбы. Согласно имеющейся статистике, в бассейне Енисея в период с 1976 по 1985 г. ежегодно добывалось от 40 до 130, в среднем – 98 ц гольца (Романов, Тюльпанов, 1985; Андриенко, Богданов и др., 1989). Однако тот факт, что в эти же годы по данным этих же авторов только в р. Таймыр ежегодно вылавливалось от 90 до 200, в среднем 156 ц гольца, свидетельствует о несовершенстве отражения статистикой добычи гольца в регионе. В настоящее время в бассейне оз. Таймыр добывается не более 50 ц этой рыбы (Михалев, Андриенко и др., 1999). В водоемах Якутии в отдельные годы вылавливалось от 130 до 336 ц гольца; с 1991

по 2000 г. промысловой статистикой учтен ежегодный вылов от 2 до 164 ц, в среднем – 32 ц этой рыбы (Кириллов, 2002а).

В целом ряде озер в правобережье Нижнего Енисея и Якутии лов гольца не ведется из-за труднодоступности этих водоемов, но и в них относительные показатели его численности (в расчете на единицу площади водного зеркала водоема) невелики (Кириллов, 1972; Сиделев, 1981; Романов, 1983а; Кириллов, 2002а). В некоторых водоемах голец является объектом спортивного рыболовства. Гольцы из водоемов Забайкалья занесены в Красную книгу Российской Федерации (2001). Гонец-даватчан в оз. Большое Леприндо практически исчез полностью (Биоразнообразии байкальской..., 1999).

ГЛАВА 5

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА COREGONIDAE – СИГОВЫЕ

5.1. Общая характеристика семейства

У рыб этого семейства тело покрыто плотной крупной чешуей, передний край которой округлый или волнистый. Число чешуй в боковой линии – менее 120, боковая линия полная. Зубов на верхнечелюстной кости не бывает. Зубы могут быть на других костях, но в этом случае они имеют другую форму и иной способ прикрепления, чем у лососевых рыб. Три последних хвостовых позвонка загнуты вверх, при этом преуральный и уральные не сливаются в один конечный. В отличие от хариусовых, у сиговых имеется гипозтмоид. Спинной плавник у них короткий, в нем – менее 17 ветвистых лучей. Сеймосенсорные каналы на голове закрыты. Жаберные перепонки не сращены с межжаберным промежутком. Пилорические придатки в числе 10–330 (Решетников, 1980).

Сиговые рыбы представляют собой довольно однородную группу в кариологическом отношении. Диплоидный набор хромосом у видов рода *Coregonus* равен 80 при колебаниях общего числа плеч (NF) от 96 до 106, у *Prosopium* диплоидный набор хромосом колеблется от 64 до 82, а число плеч постоянно и равно 100. У *Stenodus* диплоидный набор состоит из 74–76 хромосом, общее число плеч равно 98 (Фролов, 2000).

Рыбы семейства сиговых широко распространены в водоемах Голарктики от Англии и Дании вдоль берегов Северного Ледовитого океана до Северной Америки. Семейство включает три рода – *Prosopium*, *Coregonus* и *Stenodus*, в которых насчитывается около 30 видов, из них в водах России обитает 14 видов (Пирожников, Дрягин и др., 1975; Решетников, 1980; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003). Наибольшее количество видов вальков и ряпушек обитает в водоемах Северной Америки, где от каждого вселенца (из Северной Азии) образовалось по несколько видов. Наибольшее число собственно сигов населяет водоемы Сибири и Дальнего Востока. Лишь немногие из этих видов обитают немного западнее Уральского хребта (пелядь, чир, муксун, омуль) или на Американском континенте (чир, ледовитоморский омуль). Широко распространены сиг (*C. lavaretus*) и нельма. В Великих озерах Америки обитает 10 видов сиговых (Решетников, 1979a), в водоемах Сибири – 9 видов (Атлас пресноводных..., 2003).

Современный ареал сиговых рыб охватывает не все водоемы, потенциально пригодные для их обитания. Например, нет сиговых в большинстве озер Алтая, Саян, Тувы. В то же время некоторые виды этого семейства (особенно

пелядь) сравнительно успешно адаптируются (вплоть до размножения) в некоторых олиготрофных озерах указанных регионов, будучи вселенными сюда человеком (Гундризер, 1968, 1970, 1972; Гундризер, Попков, 1991; Гундризер, Иоганзен, 1995).

Об относительной эволюционной молодости сиговых свидетельствуют не только данные палеонтологии, физиологии и экологии (в том числе характер миграций), но и тот факт, что практически во всех реках, где обитают эти рыбы, встречаются их межвидовые гибриды. Так, в водоемах бассейна Оби нередко вылавливаются гибриды между пелядью и сигом-пыжьяном, пелядью и муксуном, пелядью и чиром, и даже пелядью и нельмой, тугуном и пелядью, тугуном и сигом-пыжьяном, сигом-пыжьяном и чиром, муксуном и нельмой. Нередко межвидовые гибридные формы плодовиты. Однако, как правило, по совокупности приспособлений к условиям обитания гибриды все-таки проигрывают исходным формам и численность их в естественных условиях невелика. В связи с хорошими показателями роста, гибридные формы сиговых используют в озерном и прудовом рыбоводстве (Иоганзен, Петкевич и др., 1972; Бурмакин, Шимановская, 1975; Павлов, 1979, 1981б; Попков, 1979, 1980а, б, 2005; Романов, 1983б; Новоселов, Решетников, 1988; Решетников, Мухачев и др., 1989; Кудерский, 2001).

5.2. Омуль – *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776)

В русском языке слово *омуль* встречается в XVI в.: «Дал... бочку омулей за рубль» (1577); «Рыба въ немъ (Байкале)... и омули...» (Аввакум, 1673 г.; Цит. по: Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D III–V – 8–13, P I – 15–17, V II – 11–12, A III–IV – 10–14. Жаберных тычинок – 32–54, чаще – 42–46; LL – 80–111. Позвонков – 60–66. Пилорических придатков – 133–217 (Решетников, 1980). Кариотип омуля из Енисея: $2n = 78$, $NF = 104$, у омуля из Байкала: $2n = 72, 80$, $NF = 96$ (98) (Фролов, 2000). Рот конечный, ось тела проходит через середину глаза, нижняя челюсть не заходит за верхнюю, обычно челюсти равной длины (рис. 11). Окраска рыбы сверху от коричневой до зеленой, бока серебристые. Самцов от самок можно отличить только в нерестовый период по сильнее выраженным у первых эпителиальным бугоркам на чешуе.

В водоемах России выделяют два подвида: *C. autumnalis autumnalis* (Pallas, 1776) – ледовитоморский, или арктический, омуль и *C. autumnalis migratorius* (Georgi, 1775) – байкальский омуль (Решетников, 1979б, 1980, 1988). К арктическому омулю близки американские виды – *C. laurettae* Bean, 1882 и *C. alascanus* (Scofield, 1899). С омулем отождествляют обитающий в водах Ирландии *C. pollan* (Thompson, 1838) (Бодали, Вуоринен и др., 1994). Все они нередко рассматриваются как *C. autumnalis* complex (Атлас пресноводных..., 2003).

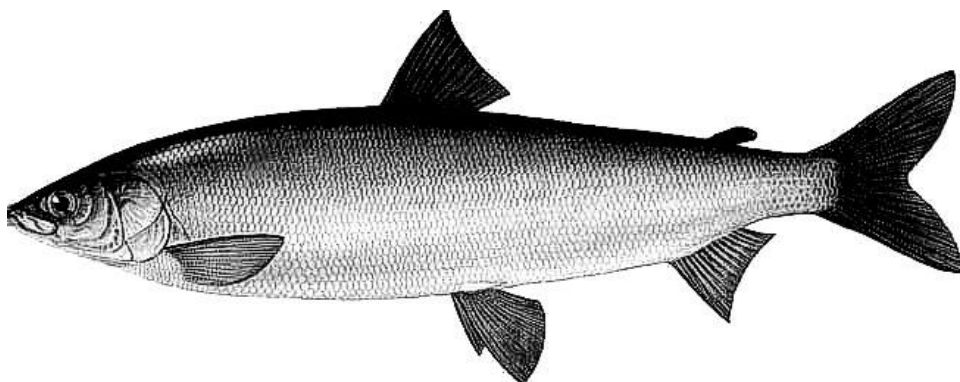


Рис. 11. Омуль

Распространение и миграции. В России омуль населяет реки тундровой зоны от Мезени на западе до Чаунской губы на востоке, а также оз. Байкал. В рамках подвида *C. autumnalis autumnalis* выделяют печорское, енисейское, хатангское, ленское, индигирское и колымское стада омуля. Печорское стадо распространяется вдоль берегов Малоземельской и Большеземельской тундр, в Печорском заливе, Хайпудырской губе, вдоль западного и восточного берегов Югорского полуострова, в Байдарацкой губе. Встречается у о-ва Вайгач, вдоль южного берега о-ва Новая Земля, у островов Белого, Шокальского, Бегичева, Новосибирского архипелага (Бурмакин, 1957; Рутилевский, 1970). По американскому побережью омуль известен в реках от мыса Барроу до залива Корнейшен (Решетников, 1980). Нет омуля в Анадыре, Амгуэме и в водоемах Чукотки (Черешнев, 1996а, б).

В Обь омуль из моря не заходит, но в Обской губе встречается (Москаленко, 1955, 1958а, 1971). В морских водах, омывающих п-ов Ямал, в Байдарацкой губе и южной части Карского моря нагуливается и зимует неполовозрелый (2+–8+) омуль печорского стада. Осенью, при возрастании солености пресных вод, омуль частично заходит из губ в реки Ямала, где зимует в приливно-отливной зоне, возвращаясь в море в июне (Москаленко, 1955, 1958а, 1971; Богданов, Богданова и др., 2000). В Надыме не отмечен (Коломин, 1974а).

Енисейское стадо омуля обитает вдоль северо-западного берега Ямала, в проливе Малыгина, северной части Обской губы, в Енисейском и Пясинском заливах, Таймырской губе, шхерах Минина. Заходит омуль этой популяции в небольшом числе на нагул в низовья р. Юрибей (Гыданский залив) (Вовк, 1949а, 1949; Вышегородцев, 1973а, б, 1974а, б) и в Пясину (Ольшанская, 1965). Хатангское стадо омуля распространено в Хатангском и Анабарском заливах, у берегов о-ва Бегичев (Подлесный, 1958; Москаленко, 1971; Романов, Тюльпанов, 1985; Креницын, 1989). В Хатангском заливе омуль на-

гуливается в заливе и на нижних участках губы и еще в июне начинает нерестовую миграцию в Хету (преодолевая расстояние в 600–800 км от устья реки), на средних участках которой появляется во второй половине июля. Кроме мигрирующего, в р. Большая Балахня, впадающей в Хатангский залив, имеется локальное стадо омуля, жизненный цикл которого проходит в речных водах и который в Хатангскую губу и дельту не спускается. Мигрирующий омуль скатывается с нерестилищ вскоре после нереста, в период ледостава (Лукьянчиков, 1967).

Ленское, наиболее многочисленное из стад ледовитоморского омуля, занимает самый обширный ареал – от Оленекского залива на западе до предустьевой зоны р. Яна на востоке. У южных берегов Новосибирских островов омуль встречается в августе при условии отсутствия здесь в это время плавающих льдов (Кожевников, 1948; Воробьев, 1971; Луцик, Луцик, 1982). На нерест в Лену омуль начинает заходить в июне, поднимаясь по реке выше Якутска.

Индибирское и колымское стада омуля невелики по численности и занимают предустьевые зоны и дельты Индибирки и Колымы. По Индибирке омуль поднимается на нерест до Зашиверска, по Колыме – до устья р. Каркодон (Новиков, 1966; Пробатов, 1966; Кириллов, 1972).

Омуль относится к эвригалинным рыбам, выдерживающим сравнительно широкий диапазон солености воды, в связи с чем он обитает не только в заливах и губах, находящихся под непосредственным влиянием речных вод, но и вдоль всей прибрежной зоны полярных морей, совершая морские миграции значительной протяженности и выдерживая соленость до 20–24 ‰. Помимо эвригалинности, широкое распространение омуля в полярных водах обуславливается его способностью переносить низкие температуры воды (Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Решетников, 1979б, 1980; Ризванова, 1979).

В отличие от других полупроходных сигов, омуль не заходит на нагул в придаточные пойменные водоемы рек и не встречается в тундровых материковых озерах, но поднимается по Нижней Таймыре в оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985). В летний период (июль–август) омуль почти полностью избегает пресной воды (Пробатов, 1950; Москаленко, 1971). Считают (Москаленко, 1971), что это связано не столько с отрицательной реакцией омуля на уменьшение солености, сколько на более высокую температуру воды в реках в летний период.

В Обской губе и Гыданском заливе нагуливается только неполовозрелый омуль енисейского стада. При приближении половой зрелости омуль откочевывает отсюда в Енисейский залив. В Енисейском заливе обитает преимущественно половозрелый омуль, процент неполовозрелых особей здесь невелик даже в период летнего нагула. В начале июля, когда Енисейский залив еще не полностью освобождается ото льда, омуль находится в южной опресненной

части. В поверхностном слое, где держится в основном омуль, соленость воды составляет в это время 5–9, иногда – 15–17 ‰, температура воды – около 8, редко – 13–14 °С. Места обитания рыб в прибрежной зоне ограничены изобатой в 10 м. Эта зона хорошо прогревается, здесь преобладают песчаные и каменистые грунты. На глубинах более 10 м условия резко меняются: соленость повышается до типично морской, температура воды понижается до 0 °С и часто бывает даже отрицательной. Наиболее интенсивное питание рыб наблюдается при солености воды 12–18 ‰ и температуре воды 3–5 °С (Москаленко, 1971).

По данным В. С. Криницына (1989), в период открытой воды енисейский омуль всех возрастов держится в узкой – до 1 км – прибрежной полосе моря до изобаты 5 м и на большем удалении от берега, как правило, не встречается. В районе островов, расположенных между Енисейским и Пясинским заливами, где соленость превышает 10 ‰, омуль также отсутствует. В пределах зоны нагула омуль постоянно перемещается вдоль побережья. Эти миграции во многом связаны с изменением гидрологической и гидрохимической ситуации – с ветровыми явлениями на акватории енисейского залива и соответствующими колебаниями солености воды (с 2,5 до 17–20 ‰ за сутки). Скорость нагульных миграций не превышает 15–20 км в сутки, но иногда достигает 40 км (Бурков, Соловкина, 1976), а в период нерестового хода в нижнем течении Енисея – 45 км в сутки (Криницын, 1989).

Осенью под влиянием увеличения солености морских вод и снижения температуры речной воды омуль покидает места летнего нагула и уходит в тундровые реки, где распределяется на зимовку в их низовьях (Москаленко, 1971). Часть омуля зимует в морских водах на тех участках, соленость которых в этот период года не превышает указанные выше пределы. Встречается зимой омуль по всей акватории Гыданского залива, где активно питается и имеет высокую жирность (Стариков, Шумилов и др., 1985), в небольшом числе заходит в это время года в северную часть Енисейского залива. В июне, когда в реках начинает быстро прибывать вода, омуль стремительно уходит в море (Криницын, 1989).

Миграция на нерест енисейского омуля начинается в южной части дельты с середины августа, массовый ход отмечается в первой половине сентября. По мере приближения к нерестилищам крупное стадо омуля разбивается на более мелкие группы, и лишь в районе нерестилищ вновь образует небольшие скопления (Вышегородцев, 2000). В район основных нерестилищ, расположенных в Туруханском районе, в 1,5 тыс. км от мест нагула, первые производители омуля подходят обычно в конце сентября, основное стадо – в течение первой половины октября (Подлесный, 1958; Андриенко, Куклин, 1989). По данным Н. И. Романова и М. А. Тюльпанова (1985), в небольшом числе омуль поднимается на нерест в оз. Таймыр и р. Верхняя Таймыра.

После нереста енисейский омуль спускается в низовья Енисея и мигрирует на нагул к востоку – к Пясинскому заливу и Таймырской губе. Таким образом, у енисейского стада имеет место разделение ареала: западную его часть – Обскую губу и Гыданский залив, занимают неполовозрелые рыбы (до 6–7 лет), центр ареала – Енисейский залив, служит местом расположения нерестового стада рыб в возрасте 8–10 лет и старше, в восточной части ареала – у берегов Таймырского полуострова, нагуливается отнерестившийся омуль. Биологическое значение такого распределения заключается в снижении внутривидовой конкуренции на почве питания (Москаленко, 1971).

В хатангском и ленском стадах омуля резкого обособления рыб по вышеуказанной схеме не наблюдается. Это происходит лишь в период нерестового хода, когда половозрелая часть стада заходит на нерест в низовья Хатанги, дельту и низовья Лены. В Анабар омуль не заходит, промысловые скопления его наблюдаются на морских участках за пределами Анабарской губы (Кириллов, 2002a; Кириллов, Саввинов и др., 2004). Такое же распределение характерно и для индигирского и колымского стад омуля. Меньший речной сток в море Лаптевых, по сравнению с речным стоком в Карское море, снижает возможности межрайонных миграций омуля, ограничивая их опресненными предустьевыми зонами тех рек, где находятся центры размножения этой рыбы (Москаленко, 1971; Кириллов, 1972).

Центром обитания ленского омуля является дельта Лены и примыкающее к ней мелководное взморье, находящееся под распресняющим влиянием речной воды. Летом омуль расходится по обширной морской солоноватоводной зоне, не заходя на участки с глубиной более 20 м. В сентябре, с уменьшением речного стока, омуль начинает отходить к устьям дельтовых протоков, по которым поднимается на 10–15 км. С наступлением зимы все стадо сосредоточивается в этих протоках. Причем молодь и рыбы старших возрастов скапливаются на одних и тех же площадях. Нерестовая миграция ленского омуля начинается во второй половине июня. Во второй половине октября он достигает нерестилищ. Отнерестившиеся особи мигрируют вниз по реке (Пирожников, 1955a; Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Кириллов, 2002a).

В Байкале выделяют четыре популяции омуля: северобайкальскую, чивыркуйскую, селенгинскую и посольскую. Рыбы этих популяций отличаются друг от друга по числу жаберных тычинок (у рыб чивыркуйской расы их в среднем 39, посольской – 42,6, северобайкальской – 43, селенгинской – 48), пластическим признакам и ряду черт экологии (характеру миграций, темпу роста, биологии размножения и др.). Самой многочисленной является посольская популяция омуля (Хохлова, 1967; Смирнов, Шумилов, 1974; Сорокин, Сорокина и др., 1981; Майстренко, Майстренко, 2003; Демин, 2004). В. В. Смирнов и И. П. Шумилов (1974), используя биотопический принцип,

выделяют три морфо-экологические группы (популяции) омуля: пелагическую, прибрежную и придонно-глубоководную.

В процессе адаптивной эволюции байкальский омуль из типично проходной превратился в туводную пресноводную рыбу и освоил большие глубины. Зиму он проводит в придонном слое воды на глубине 100–300 м и ведет активный образ жизни, питаясь и совершая миграции по озеру. В июне омуль выходит на прибрежные мелководные участки на нагул. В июне и начале июля концентрация зоопланктона – основной пищи омуля, у берегов и в заливах примерно в 4 раза выше, чем в открытой части Байкала над глубинами 250–300 м (Кожов, 1962). К середине июля, когда весенний режим Байкала сменяется на летний, а развитие зоопланктона достигает максимума, омуль передвигается из прибрежной зоны в более открытые районы озера. К этому же времени формируются косяки половозрелых особей. По данным за многие годы наблюдений, одним из основных мест нагула селенгинского и северобайкальского омуля является Малое море: в первой половине лета в уловах преобладает первый, ближе к осени – второй (Сорокин, Сорокина и др., 1981). Из северной части Байкала омуль северобайкальской расы устремляется на север к устьям рек Кичера и Верхняя Ангара, из южной и средней частей (селенгинская и посольская расы) – к устьям рукавов р. Селенга и меньших рек, впадающих в Посольский сор. Омуль чивыркуйского стада концентрируются к осени близ устьев рек, впадающих в Чивыркуйский залив (Смирнов, Шумилов, 1974).

На нерест омуль начинает входить в Селенгу в конце августа – начале сентября при температуре воды в реке 10–12 °С; после нереста скатывается в озеро до декабря включительно. В Кичеру и Верхнюю Ангару омуль заходит для размножения в конце сентября–октябре при температуре воды 7–8 °С, возвращается в озеро в конце октября–ноябре. В реках Чивыркуйского залива производители омуля появляются в первых числа октября при температуре воды 3,5–4 °С. В октябре–ноябре нагульная часть стада, а также отнерестившийся и скатившийся из рек омуль отходят на зимовку в открытую часть Байкала (Хохлова, 1967; Смирнов, Шумилов, 1974; Черняев, 1982).

В целом, для селенгинского стада омуля характерным является большая привязанность в период нагула к открытым районам озера (Мишарин, 1958). В благоприятные по температурному режиму вод и кормности годы селенгинский омуль мигрирует в северную часть Байкала вплоть до его северной оконечности. Но такие протяженные миграции совершают лишь половозрелые рыбы, молодь же нагуливается в открытых водах, примыкающих к Селенгинскому мелководью (Хохлова, 1967; Смирнов, Шумилов, 1974).

Основная черта северобайкальского омуля – прибрежный образ жизни. Даже в годы повышенного прогрева воды, когда селенгинский омуль уходит в открытую часть озера, северобайкальский омуль продолжает кормиться в

пределах узкой береговой отмели, характерной для всего Северного Байкала. Пути миграций северобайкальского омуля выражены более четко, чем селенгинского: молодь и отнерестившиеся особи мигрируют в южном направлении, производители – на север к нерестовым рекам. Омуль чивыркуйской и посольской популяций дальних миграций не совершают (Смирнов, Шумилов, 1974). Подробная характеристика экологии посольского омуля дана в работе С. Г. Майстренко и М. А. Майстренко (2003).

Для байкальского омуля характерны не только горизонтальные, но и вертикальные миграции, связанные с сезонным характером распределения и миграций в толще воды организмов зоопланктона (Кожов, 1958, 1962; Мишарин, 1958). Вертикальные суточные миграции для омуля в Байкале не характерны, несмотря на то, что концентрация массовых видов зоопланктона в озере в темное время суток выше в верхнем (фотическом) слое, а днем зоопланктеры опускаются в нижележащие слои воды (Захваткин, 1930; Могилев, 1955; Кожов, 1958, 1962, 1963; Коряков, 1959; Смирнов, Шумилов, 1974). Хорошо выражена разграниченность популяций байкальского омуля по экологическим нишам, что позволило выделить три экологические группы: 1) пелагическую (селенгинская популяция); 2) прибрежную (северобайкальская и баргузинская популяции); 3) придонно-глубоководную (популяции малых притоков озера) (Смирнов, Шумилов, 1974).

Существенное влияние на многие стороны биологии байкальского омуля (и многих других видов рыб Байкала) оказывает термический и уровенный режим озера, обуславливая внутригодовые и межгодовые особенности нагульно-нерестовых миграций, характер питания, эмбрионального и постэмбрионального развития, темп роста и наступления половой зрелости и др. (Смирнов, Смирнова-Залуми, 1994; Топорков, Козлова, 1994; Топорков, 1996; Козлова, 1997). Среднегодовой уровень Байкала до постройки плотины Иркутской ГЭС (с 1900 по 1955 г.) составлял 127 см, после подъема (1960–1990 гг.) – 203 см над нулем графика водности порта Байкал. В результате этого были затоплены низкие берега (на площади 500 км²), высококормные дельтовые участки крупных притоков – Селенги (260 км²), Верхней Ангары и Кичеры (100 км²) (Рогозин, 1974). Сильный размыв песчаных кос увеличил в сорах ветровые волнения и усилил водообмен с основной акваторией озера в 1,5–2 раза (Фиалков, 1977), снизил в Посольском соре температуру воды почти в 2 раза (Шимараев, Куимова, 1977). Высокопродуктивные теплолюбивые биоценозы сменились холодолюбивыми (Топорков, Козлова, 1994).

Возраст и рост. Предельный возраст омуля из водоемов Сибири – 20 лет, но далеко не во всех водоемах он доживает до него. В промысловых уловах преобладают рыбы более молодого возраста – от 7–8 лет – в Байкале, до 10–11 лет – на севере Сибири (Москаленко, 1971). В Обской губе омуль в возрасте двух лет достигает 84 г массы, в 3 года – 162, в 4+ – 294, в 5+ – 441,

в 6+ – 611, в 7+ – 685, в 8+ – 780 г массы (Богданов, Богданова и др., 2000). В уловах из низовьев р. Юрибей заходящий сюда из Гыданской губы омуль в 2+ имеет 19,5 см длины и 74 г массы, в 4+ – соответственно 26 и 191, в 6+ – 34 и 477, в 8+ – 40 и 770, в 9+ – 42 см и 956 г; самки во всех возрастных группах несколько крупнее самцов (Вышегородцев, 1973б, 1974б).

В Енисейском заливе сравнительно редко встречается омуль старше 16 лет массой более 2,0 кг (Вовк, 1949а; Подлесный, 1958). В конце XX в. в нерестовом стаде енисейского омуля длина самок составляла от 33 до 45, в среднем – 37,6 см, масса – 573 г, среднегодовые приросты – 2 см и 90–100 г (Андрюченко, 1996). В середине XX в. в бассейне оз. Таймыр в уловах присутствовал омуль в 6+–14+, длиной до 58 см и массой до 1 840–2 200 г (Михин, 1955). В 1968–1970 гг. омуль в уловах из этого озера в 7+ имел 36 см длины (*ad*) и 670 г массы, в 10+ – соответственно 44 и 1 315, в 13+ – 52 см длины и 2 220 г массы (Романов, Тюльпанов, 1985). В Хатангском заливе мигрирующий омуль в 5+ достигает 39 см длины и 615 г массы, в 7+ – соответственно 41 и 807, в 9+ – 44 и 1 137, в 11+ – 47 и 1 439, в 13+ – 49 и 1 550, в 16+ – до 57 см длины и 2 850 г массы. Местный омуль Хатанги растет хуже мигрирующего и в 6+ вырастает в среднем до 36 см длиной и 500 г массой, в 7+ – соответственно 38 и 535, в 9+ – 40 см длины и 730 г массы (Лукьянчиков, 1967).

В Байкале омуль растет хуже, чем ледовитоморский омуль. Например, если в Северном Байкале омуль в 8+ имеет 33 см длины и 502 г массы (Смирнов, Шумилов, 1974), то в Енисейском заливе в этом возрасте рыбы вырастают до 37 см и 575 г (Подлесный, 1958), в Лене – до 48 см и 718 г (Кузнецова, 1993а; Кириллов, 2002а), в Индигирке – до 41 см и 768 г (Кириллов, 2002а). В 2–3 раза выше, по сравнению с Байкалом, темп роста посольского омуля, вселенного в высококормное и хорошо прогреваемое в период открытой воды мезотрофное оз. Арахлей (Кухарчук, 1984). Лучше, чем в Байкале, растет посольский омуль и в Красноярском водохранилище (Майстренко, Майстренко, 2003). В Братском водохранилище байкальский омуль в 8+ имеет 43 см и 920 г (Купчинский, Купчинская и др., 1996а).

В самом Байкале наиболее низкий линейный и весовой рост характерен для придонно-глубоководного омуля посольской популяции. По усредненным данным за период с 1979 по 1996 г. (Майстренко, Майстренко, 1998), в северной части Байкала сеголетки омуля вырастают с третьей декады июня до первой декады сентября до 9,5 см длиной и 9,96 г массой; прирост за этот период составляет около 6 см и 9,42 г. По данным А. И. Демина (2004), среднегодовой прирост омуля из северо-западной части Байкала в период от 1+ до 7+ составляет 70 г и 47 мм. В 1976–1978 гг. в Малом море Байкала в уловах присутствовал омуль от 1+ до 15+ лет, длиной от 12 (1+) до 34 (11+) см и массой от 27 (1+) до 463 (11+) г (Сорокин, Сорокина и др., 1981).

В средней и южной зонах акватории Байкала сеголетки омуля растут заметно лучше, что, прежде всего, связано с более высокими здесь, нежели в северной части озера, температурами воды и более благоприятными условиями нагула в целом (Майстренко, Майстренко, 2003). Личинки посольского придонно-глубоководного омуля при выпуске с Большереченского рыбоводного завода обычно имеют длину в среднем 12–12,5 мм и массу – 7 мг. В конце мая 1998 г. в возрасте 15 суток они имели 13,9 мм длины и 10,5 мг массы. В конце июня 1999 г. в возрасте 44 суток длина мальков равнялась 30,9 мм, масса – 309 мг (Бобков, Павлицкий, 2003). Коэффициент корреляции линейно-весовых показателей молоди омуля из средней и южной зон и температурного режима воды за 1979–1996 гг. составил в среднем 0,77 (Майстренко, Майстренко, 2003). Заметим, что высокое значение коэффициента корреляции (0,90) получено А. И. Лавровым (1975) при сопоставлении данных по температуре воды и темпу роста омуля (в 10+) в низовьях Лены в июне–сентябре в период с 1966 по 1970 г.

Размножение. Как было отмечено выше, в Обской губе и ее притоках и в Гыданском заливе нерест омуля не установлен, в обоих районах встречается особи младших возрастов длиной до 35–40 см и массой до 500–600 г. Половозрелый омуль свыше 45 см и 1 000 г вылавливается здесь единичными экземплярами (Москаленко, 1958а, 1971; Вышегородцев, 1973б, 1974б).

В Енисейском заливе самцы омуля впервые половозрелыми становятся в 5+–6+, самки – с 7+. Массовое созревание и тех и других происходит в 9+–10+ (Андриенко, Куклин, 1989). Вхождение в репродуктивную часть стада каждого поколения растягивается до 5 лет. В нерестовом стаде присутствуют особи в возрасте от 7+ до 16+ (Андриенко, Куклин, 1989). Омуль, нагуливающийся в Таймырской губе, становится половозрелым в 8+–9+ при 35–40 см длины и 800–1 000 г массы (Романов, Тюльпанов, 1985). Хатангский омуль созревает в массе в 6+–7+ (Лукьянчиков, 1963, 1967), ленский в конце 1960-х гг. созревал в массе в 9+–12+, в конце XX в., при его более интенсивном вылове, чем в предыдущие годы, – в 6+ (Кириллов, 2002а).

Байкальский омуль, обитающий в прибрежной зоне, становится половозрелым впервые в 4+–6+, в массе – в 6+–7+ по достижении 25 см длины; в 9+–10+ все особи половозрелы. Омуль, ведущий в озере преимущественно придонно-глубоководный образ жизни, созревает гораздо позднее – впервые в 9+–10+ при длине 29–30 см, в массе – в 11+–15+ при длине 34–52 см (Майстренко, Майстренко, 1998, 2003). Среднее положение по этому параметру биологии занимает пелагическая форма байкальского омуля. У всех трех экологических форм омуля самцы достигают половой зрелости обычно на год раньше, чем самки (Смирнов, Шумилов, 1974; Демин, 2004). В конце XX в. в нагульном стаде байкальского омуля 95,7 % по числу особей приходилось на неполовозрелую молодь и лишь 4,3 % – на половозрелых рыб, в том числе

1,5 % – на пропускающих нерест. Наиболее высокая доля неполовозрелых рыб отмечалась у придонно-глубоководного омуля, наименьшая (92,6 %) – у прибрежного. Роль повторно нерестующих производителей заметна лишь в прибрежной группе омуля. Старшевозрастная часть стад придонно-глубоководного и пелагического омуля мала вследствие их вылова и менее благоприятных условий жизни (Майстренко, Майстренко, 1998, 2003).

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

Из Таймырской губы омуль поднимается с началом паводка в первой декаде июня в Верхнюю Таймыру и ее притоки, в которых нерестится в сентябре на участках с галечно-песчаными, песчаными и песчано-илистыми грунтами на глубине 2,5–5 м при температуре воды 2,0–0,1 °С. Плодовитость рыб в 8+–13+ составляет 18–64, в среднем – 41 тыс. икринок. После нереста производители скатываются в губу и лишь небольшая их часть остается на зимовку в оз. Таймыр (Романов, Тюльпанов, 1985).

В бассейне р. Хатанга мигрирующий омуль нерестится в Хете с конца сентября – в октябре, на песчаных и песчано-галечных грунтах при температуре воды около 1 °С в течение 12–15 суток; ИАП рыб колеблется от 9,1 (в 7+) до 22,0 (в 9+) тыс. икринок. Не мигрирующий омуль нерестится в другом притоке Хатанги – р. Большая Балахня, в 200–250 км от ее устья, во второй половине сентября – первой декаде октября, икра откладывается на песчаный грунт на глубине 3,5–4 м (Лукиянчиков, 1967).

В Лене омуль нерестится обычно во второй половине октября, во время ледостава. Нерестилища расположены в 550–600 км выше Якутска. Скат с нерестилищ после нереста наблюдается до конца ноября – начала декабря (Луцик, Луцик, 1982). По Индигирке омуль поднимается на нерест более чем на тысячу километров (Кириллов, 1972). В Колыме нерестилища этой рыбы до зарегулирования реки плотиной ГЭС находились в Верхнеколымском районе, как в русле Колымы, так и в ее левых притоках. В настоящее время омуль нерестится ниже по течению, во второй половине сентября–октябре, перед ледоставом, на песчано-галечном грунте, на глубине около 2 м. Скат отнерестившихся особей продолжается до декабря (Новиков, 1966; Кириллов, 2002а).

Нерестилища байкальского омуля расположены на разных расстояниях от устьев рек: в Кичере – в 70 км, в Верхней Ангаре – в 250, в Большом Чивыркуе и других малых реках – в 10–15 км. В Селенгу омуль заходит на нерест в благоприятные по гидрологическим условиям годы выше Улан-Удэ на расстояние до 153 км от устья реки, в неблагоприятные годы – на участки, расположенные ниже города (Базов, Базова, 2006). Имеются сведения (Эрдэнэбат, 2005) о подъеме омуля из Байкала на нерест и в верховья Селенги.

Нерест омуля происходит во второй половине октября при стартовой температуре воды 4 °С и оптимальной 1 °С и ниже, на участках рек с каменисто-галечными грунтами и умеренно быстрым течением. Как правило, массовый вымет икры почти совпадает с ледоставом на реках и наблюдается обычно в ночное время суток (Мишарин, 1958; Кожов, 1963; Смирнов, Шумилов, 1974; Сорокин, Сорокина, 1991). В Братском водохранилище омуль нерестится в декабре (Башаров, Башарова, 1984).

У омуля из всех водоемов Сибири нерест неежегодный и происходит через 2–3 года (Подлесный, 1958; Москаленко, 1971; Смирнов, Шумилов, 1974; Андриенко, Куклин, 1989; Майстренко, Майстренко, 1998, 2003; Богданов, Демин, 2004). Например, в 1976 г. в Малом море Байкала более 50 % самок в 5+–11+ имели гонады во второй стадии зрелости и в данном году не нерестились (Сорокин, Сорокина и др., 1981).

Плодовитость енисейского омуля колеблется (в зависимости от массы тела рыбы) от 6,6 до 67, в среднем по всем репродуктивным возрастам – 28 тыс. икринок (Подлесный, 1958; Андриенко, Куклин, 1989). По данным А. И. Андриенко (1996), ИАП омуля нерестового стада – в среднем 21,5 тыс. икринок. Плодовитость омуля, поднимающегося по Енисею на нерест в пределы Туруханского района, выше, чем у омуля, размножающегося в низовьях Енисея, и составляет от 20,5 тыс. икринок в 8+ до 35 тыс. икринок – в 14+ (Андриенко, Богданов и др., 1999).

Ленский омуль откладывает в среднем от 38 тыс. икринок в 7+ до 41 тыс. икринок – в 13+; у самок массой 1 000–1 249 г ИАП составляет в среднем 29 тыс. икринок, 1 250–1 499 г – 37, 1 500–1 749 г – 41, 1 750–1 999 г – 49 тыс. икринок. В Индигирке средние показатели плодовитости омуля колеблются с увеличением массы (и возраста) рыб от 22 до 49 тыс. икринок, в Колыме – от 24 до 52 тыс. икринок (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Лавров, 1975; Кириллов, 2002a).

Плодовитость омуля северобайкальской популяции в среднем за период наблюдений с 1962 по 1968 г. составила у самок в 4+ 4,4–9,8, в среднем 7,1 тыс. икринок, в 6+ – 4,1–19,7 (10,0), в 8+ – 10,0–21,8 (15,7), в 9+ – 13,2–40,8 (19,5), в 13+ – 26,6–39,5, в среднем – 33,0 тыс. икринок (Смирнов, Шумилов, 1974).

Выметанная и оплодотворенная икра байкальского омуля опускается из верхних слоев воды ко дну. Обладая в течение первых 3 часов, и особенно первых 15 минут, клейкостью, икра закрепляется на субстрате. После набухания и увеличения объема в 2–4 и массы – в 2 раза икринки теряют клейкость и закатываются под камни, где и находятся в течение всего инкубационного периода с октября по апрель–май. Вместе с оплодотворенной икрой к субстрату приклеивается и набухает и неоплодотворенная, которая не разрушается длительное время, вплоть до весны (Мишарин, 1937).

Выживаемость икры омуля на нерестилищах в Байкале составляет от 5 до 56, в среднем 18–20 %. Гибель икры происходит в результате: промерзания нерестовых участков вследствие снижения уровня воды, выедания икринок беспозвоночными и рыбами (гольяном, ельцом, налимом, щиповкой, хариусом и самим омулем), загрязнением нерестилищ (Мишарин, 1958; Смирнова-Залуми, 1969; Смирнов, Шумилов, 1974; Сорокин, Сорокина, 1988, 1991).

По данным М. Г. Воронова (1994а, б), на нерестилищах в Селенге снос током воды выметанной омулем икры составляет от 3,2 % на участках с крупными фракциями грунта до 6 % – на участках с мелким субстратом. В среднем с нерестилищ в этой реке сносится около 4 % икры омуля. В зону промерзания в результате падения уровня воды к концу зимы попадает около 2 % омулевой икры. Производители омуля во время нереста поедают собственную икру: в разгар нереста в одном желудке рыб встречается до 123–151 икринок, по окончании нереста – 0,6–2 икринки; в итоге омулем потребляется 2–3 % выметанной икры. Общий фонд икры на нерестилищах омуля в Селенге сокращается к апрелю в среднем на 22,4 %, причем 87 % развивающихся икринок элиминируется с конца октября по декабрь. Выживаемость икры до стадии личинки на нерестилищах, расположенных выше Улан-Удэ, составляет в среднем около 50 %, на нерестилищах, расположенных ниже города и загрязняемых его проточками – 12,9 % (Воронов, 1994а, б). По данным многолетних наблюдений А. В. Базова с соавт. (2006), в 1984–1989 гг. процент живой икры к концу инкубации (в марте) на нерестилищах ниже города составлял 29,2 % от отложенной, в 1992–2000 гг. – 43,2 %. Выше города соответственно 61,8 и 65,3 %. Из 100 выпущенных Посольским рыбозаводным заводом личинок омуля до промысловых размеров выживает лишь одна особь (Смирнов, Шумилов, 1974).

Отмечено (Воронов, 1998), что икра омуля прибрежной экологической группы, нерестящегося в низовьях притоков Байкала (Малый Чивыркуй, Безымянная и др.), имеет наиболее интенсивный красно-оранжевый цвет с высоким содержанием дыхательных пигментов (каратиноидов) и наиболее устойчива к дефициту кислорода; икра у придонно-глубоководной группы омуля, выметывающего икру на средних и верхних участках нерестилищ, имеет бледно-

желтый цвет с низким содержанием дыхательных пигментов и к условиям кислородного режима инкубации более требовательна (Воронов, 1998).

А. В. Мужиковым (1996) в условиях натурального эксперимента выявлено, что яйцеклетки омуля сохраняют способность к эффективному оплодотворению, обычно в течение первых двух минут пребывания в воде, после чего основная масса икринок теряет фертильность. Фертильность сперматозоидов через 40 с пребывания в воде снижается в среднем на 30 %, через 80 с только 18,7 % спермиев были способны к оплодотворению. Наиболее высокая оплодотворяющая способность спермиев наблюдалась в течение 40 с после их активации водой, полная утрата этой способности происходит через 5–6 мин после активации. В течение первых 2–4 с контакта гамет происходит оплодотворение 60–80 % яйцеклеток омуля. Этим же автором показано, что спермии реофильных и лимнофильных рыб теряют активность и способность к оплодотворению при близких значениях времени.

М. П. Думановым (2003) изучалось развитие зрелой, но неоплодотворенной икры омуля в инкубационных аппаратах Вейса на Селенгинском экспериментальном рыбноводном заводе. Было выявлено, что картина развития неоплодотворенной икры омуля весьма существенно отличается от таковой оплодотворенной. При температуре воды 1 °С полная гибель неоплодотворенной икры произошла через 32-е суток; факт того, что икринки не оплодотворены, можно определить уже на 4–5-е сутки инкубации.

В условиях притоков Байкала развитие оплодотворенных икринок омуля продолжается 180–210 суток – до апреля–мая. Выклюнувшиеся личинки пассивно сносятся течением в Байкал. В Селенге это происходит в период между 5 и 15 мая. Часть личинок остается на нагул в реке до июня–июля. В воды озера скатившиеся личинки и мальки проникают лишь при условии прогрева воды до 8–10 °С и выше. В противном случае они задерживаются в прибрежной зоне (Смирнов, Шумилов, 1974). Соры, заливы и мелководья Байкала, наряду с водоемами пойменных систем притоков и дельты Селенги, играют важную роль в экологии ранней молоди омуля. Продолжительность нагула личинок омуля определяется температурой воды, которая достигает на указанных участках 18–20 °С, и не превышает двух месяцев (Бобков, Павлицкая, 2002).

Подробно характер размножения, и особенно эмбрионального развития, байкальского омуля изучался Ж. А. Черняевым (1968, 1971, 1982), влияние на личинок и сеголетков омуля сублетальных и летальных температур воды и концентрации в воде кислорода и характера питания – Н. И. Козловой (1992, 1994, 1997) и Н. И. Козловой с соавт. (1994, 1996). Этими и другими исследователями отмечается высокая степень устойчивости омуля на стадиях раннего и позднего эмбриогенеза к колебаниям ряда факторов среды: температуры, газовому и ионному составу воды и др. В целом, для байкальского омуля характерна высокая степень экологической пластичности, как на стадии ранне-

го онтогенеза (Мамонтов, 1979; Мужиков, 1997; Тугарина, Козлова, 2003), так и во взрослом состоянии (Смирнов, Шумилов, 1974; Сорокин, Сорокина, 1991; Майстренко, 1998, 2003). Благодаря этому, омуль в процессе акклиматизации адаптировался к условиям существования в водоемах разных географических районов мира, в том числе высокогорном (1645 м над уровнем моря) оз. Хубсугул, в котором оптимальная для развития молоди омуля температура воды (8–12 °С) наступает почти на месяц позднее, чем в материнском водоеме (Тугарина, Козлова, 2002).

Питание. По характеру питания омуль относится к эврифагам и потребляет в пищу широкий набор кормовых объектов (Решетников, 1980). В Карской губе омуль питается беспозвоночными, преимущественно плавающими в придонном слое среди зарослей травы и гидроидов, в том числе мизидами, бокоплавами и морскими тараканами. Временами омуль поднимается в верхние слои воды, где поедает веслоногих рачков и упавших на воду взрослых насекомых. Питается омуль в этом районе и донными организмами, например полихетами и асцидиями (Москаленко, 1971).

В Обской губе пищу омуля составляют главным образом мизиды и молодь бычков, а также бокоплавы и солоноватоводные копеподы (Шапошникова, 1940). В Енисейском заливе основную роль в питания этой рыбы играют мизиды и, в меньшей степени, зоопланктон (Грезе, 1957а). В Таймырской губе омуль питается мизидами, амфиподами, молодью сайки и четырехрогого бычка (Романов, Тюльпанов, 1985).

В дельте Лены молодь омуля (длиной 30–50 мм) питается пресноводным зоопланктоном и мелкими личинками хирономид, а также мелкими наземными насекомыми, попавшими в воду с суши. Пищевой спектр омуля из разных водоемах отличается. Так, если в районе мыса Мостаах с июля по ноябрь в желудках рыб встречались двукрылые насекомые, мизиды и амфиподы, то в районе Сагыллах-Ары – исключительно копеподы, численность которых в одном желудке достигала 9 тыс. экз. (Титова, 1969). Наиболее интенсивно молодь питается при невысоких температурах воды (Кириллов, 1972).

Взрослый омуль ленского стада, кроме зоопланктона, придонных ракообразных и организмов зообентоса, сравнительно активно поедает рыб. Так, в каждом третьем желудке омуля, выловленного в бухте Тикси, обнаружены мальки полярной и восточно-сибирской трески (Пирожников, 1955а; Кириллов, 1972). Характер питания омуля меняется по сезонам года: у рыб длиной более 40 см в летний период в пище преобладают крупные мизиды и мальки рыб, осенью и зимой – лимнокалянус (Пирожников, 1955а, б).

Сравнительно хорошо изучен характер питания байкальского омуля (Топорков, 1963, 1964, 1967; Топорков, Тугарина, 1963; Смирнов, Шумилов, 1974, Сорокина, 1976; Топорков, Черкашина, 1977; Тугарина, Купчинская, 1977). Выявлено, что личинки омуля выходят из икринок в начале веге-

тационного периода одновременно с личинками налима и на 20–30 суток раньше, чем личинки других байкальских рыб. Численность личинок налима существенно ниже, чем личинок омуля. В итоге при переходе на активное (внешнее) питание омуль практически не имеет пищевых конкурентов. До месячного возраста основу питания личинок омуля составляют ранние стадии развития веслоногих и ветвистоусых рачков и коловратки. С месячного возраста при достижении длины 25–30 мм молодь омуля переходит на питание взрослыми и старшими копепоидными стадиями рачков, а также мелкими формами личинок хирономид. В этот период заметный удельный вес в питании омуля занимают мелкие воздушные насекомые, а коловратки из пищевого рациона выпадают. Характерным для питания молоди омуля является избирательность этого процесса. Из 15–18 видов низших ракообразных и коловраток байкальского и озерно-речного комплексов, ведущую роль в питании молоди омуля указанных выше размеров играют лишь кладоцеры и эпишура, в качестве поддерживающего корма – личинки и имаго хирономид (Смирнов, Шумилов, 1974; Бобков, Павлицкая, 2002). Конкуренция на почве питания снижается в результате разобщения мест нагула сеголетков: крупные особи нагуливаются в наиболее глубоких районах мелководий Байкала (Со-рокина, 1976).

Личинки посольского (придонно-глубоководного) омуля после их выпуска с Большереченского рыбозаводного завода начинают питаться уже во время ската в Посольский сор; в это время основу их пищи (до 100 % ее массы) составляют реофильные личинки хирономид. Непосредственно в Посольском соре личинки омуля питаются организмами зоопланктона, личинками, куколками и имаго хирономид, а также поденками, веснянками, остракодами, воздушными насекомыми и личинками рыб (Бобков, Павлицкая, 2003). В оз. Арахлей сеголетки и двухлетки посольского омуля питаются в толще воды зоопланктоном в течение всего весенне-летнего периода; осенью и зимой интенсивность питания молоди рыб существенно снижается, но полностью не прекращается (Кухарчук, 1984).

Основой питания взрослых особей байкальского омуля служат копеподы *Epishura baicalensis*, *Cyclops baicalensis* и амфиподы *Macrohectopus branckii*, составляющие 55 % годового рациона рыб. Поедает байкальский омуль и рыб – более 40 % его годового рациона приходится на молодь пелагического бычка желтокрылки и голомянок. Изредка в желудках омуля обнаруживается молодь окуня, песчаной и каменной широколобок.

Существенно меняется характер питания байкальского омуля по сезонам года. В первой половине лета рачковый планктон в зависимости от района обитания омуля составляет от 60 до 90 % его пищи. Во второй половине лета омуль переходит на питание молодь бычка-желтокрылки, но рачковый планктон продолжает занимать в его рационе значительное место, и только в

конце октября – в ноябре совершенно исчезает из пищи. Поздней осенью, зимой и ранней весной омуль питается молодью желтокрылки и голомянок, а также донными и пелагическими амфиподами (особенно активно макрогектопусом) (Тугарина, Купчинская, 1977). Летний нагул омуля в средней части Байкала начинается с середины июня при температуре 7–8 °С и продолжается до октября. Максимальная интенсивность питания наблюдается в июле–августе в условиях оптимальной температуры 7–15 °С. Именно в этот период количество рыб с пустыми желудками минимально и составляет 15–17 %. Зимой омуль питается в Байкале слабо (Мишарин, 1958). По данным исследований Е. В. Дзюбы и Н. Г. Мельник (2001) в сентябре 1999 г. на Селенгинском мелководье, пищевой спектр придонно-глубоководного омуля состоял из молоди бычка-желтокрылки (100 % массы пищи), прибрежного омуля – из молоди этого же бычка (96,6 %), гаммарид (2,8 %) и зоопланктона (0,6 %). Коэффициент пищевого сходства (по Шорыгину, 1952) прибрежного омуля и белого хариуса составил 30,5 %, глубоководного омуля и хариуса – 27,7 %.

В оз. Арахлей, как и в Байкале, омуль по мере роста переходит на придонный образ жизни и начинает питаться крупными формами зоопланктона (в основном копеподами), в том числе в зимний период (Кухарчук, 1984). В Братском водохранилище омуль посольской популяции питается до трех лет зоопланктоном и хириномидами, в последующие годы жизни – в основном молодью песчаной широколобки и окуня; в период ледового режима в желудках омуля встречены ракообразные планктона, личинки и куколки хириноmid, остракоды, моллюски, ерш. Упитанность и жирность омуля в водохранилище высокие, особенно зимой (Купчинская, Купчинский, 1996).

Интродукция. Омуль из оз. Байкал вселялся в ряд других водоемов Сибири. В 1962–1971 гг. и в 1969–1993 гг. байкальский омуль выпускался на стадии личинки, молоди и производителей в Братское водохранилище, где он прижился. В 1988 и 1989 гг. проводилась заготовка икры омуля местного нерестового стада, с последующей инкубацией ее на рыбоводных заводах, подращиванием личинок в прудах и озерах и их выпуском в водохранилище. За последующие 10 лет (до 2002 г.) в водохранилище было выпущено более 650 млн личинок (Мамонтов, 1977, 2005).

Половозрелым омуль в Братском водохранилище становится впервые в 3+ (самцы)–4+, в массе – в 6+–7+ (Башаров, Башарова, 1984). На нерест производители заходят в реки Иркут, Белая, Горный Куй, Еловка и др. С 1978 г. в эти реки поднимался на нерест омуль местных генераций в 5+–7+. В 1981–1986 гг. в один из притоков водохранилища – р. Белая стало заходить маточное стадо омуля численностью 47–70 тыс. экз. (Башаров, Башарова, 1984; Тугарина, Храмцова, 1996).

В Братском водохранилище омуль держится в пелагиали русловой части, где в основном и питается, потребляя преимущественно (до 90 % по частоте

встречаемости) *Daphnia longispina*, а также циклопов и эпишуру, гаммаруса, молодь окуня, ерша, бычка-подкаменщика и налима. В 1980-е гг. в пищевом рационе омуля отмечено преобладание рыб. Также выявлено, что за более чем 20-летний период омуль в Братском водохранилище стал заметно отличаться от омуля из Байкала по морфологии (достоверные отличия отмечены по 16 из 26 пластических признаков), но остался близким к нему по характерным для вида чертам физиологии и экологии (Мамонтов, 1977; Башаров, Башарова, 1984; Поляков, 1989; Захарова, 1996; Купчинский, Купчинская, 1995; Купчинская, Купчинский, 1996).

С 1968 по 1975 г. 450 млн личинок байкальского омуля было выпущено в Иркутское водохранилище, в котором он, по всей видимости, не прижился – в уловах присутствуют особи омуля, заходящие из Байкала. Выпуск в это водохранилище в последующие годы одного миллиона подрощенной молоди омуля также оказался безуспешным (Мамонтов, 2005). В 1975–1982 гг. 355 млн личинок омуля выпущено в Усть-Илимское водохранилище, впоследствии в этом водоеме наблюдался нерест и присутствие молоди омуля, но натурализация не отмечена (Панкратов, 1985; Мамонтов, 2005).

С 1968 по 1978 г. 113,5 млн экз. личинок омуля было выпущено в Красноярское водохранилище. Партии личинок, выпускаемые в это водохранилище до 1972 г., не подращивались, а с 1972 г. и в последующие годы – подращивались около 40 сут. На втором этапе (1979–1987 гг.) для посадки использовали подрощенную в прудах Абаканского рыбозавода молодь омуля; всего было выпущено 6,3 млн экз. со средней навеской 3,0–11,5 г. Уже в 1973 г. отмечены первые заходы созревшего омуля (самцы – в 3+, самки – в 4+) в притоки водохранилища на нерест; плодовитость особей в 4+ составила 13,3 тыс. икринок диаметром 1,8 мм. Темп роста омуля в Красноярском водохранилище, по состоянию на 1978 г., оценивался как хороший: в 3+ рыбы имели 26–32 см длины (*ad*) и 210–402 г массы, в 4+ 31–32 см и 315–580 г, в 5+ – 34 см и 475 г (Толмачев, Ольшанская, 1979). В итоге байкальский омуль в этом водохранилище достиг стадии натурализации, живет до 12 лет, сравнительно хорошо растет (в 1987 г. в 5+ средняя длина (*ad*) рыб равнялась 38 см, масса – 822 г, в 10+ – 44 см и 1 405 г), половозрелым становится в массе в 5+–7+, нерестится в зонах выклинивания в конце сентября – первой половине октября, одна самка выметывает в среднем от 16 до 64 тыс. икринок. Однако отсутствие кормов, которыми омуль питается в Байкале, не позволило ему стать многочисленной (промысловой) рыбой в Красноярском водохранилище (Вышегородцев, 2000; Толмачев, 1989; Вышегородцев, Космаков и др., 2005).

В мае 1972 г. байкальский омуль выпущен (вместе с пелядью) на стадии личинки в безрыбное, олиготрофное оз. Суг-Холь (Республика Тыва). Через два года вселенная молодь омуля выросла до 89 г. Двухлетки пеляди имели

массу 430 г. В пищевом комке двухлеток омуля преобладали (по весу) дафнии (85 %), затем следовали гаммарусы (8 %) (Гундризер, 1975). В итоге омуль в озере не прижился (Попков, 2005а). В 1977 г. омуль посольской популяции вселен в оз. Арахлей Ивано-Арахлейской группы озер; осенью 1980 г. в этом водоеме начат промысловый лов вселенца (Кухарчук, 1984). В 1975 г. омуль интродуцирован в пределы Монголии в оз. Хубсугул (Эрдэнэбат, 2005).

Осенью 1998 г. с Большереченского рыбозаводного завода оплодотворенная икра байкальского омуля завезена на Виллойский рыбозаводный завод, откуда весной 1999 г. личинки омуля были выпущены в Виллойское водохранилище и ряд озер Якутии (Кириллов, 2002а).

Но в целом ряде водоемов Сибири вселенный в них байкальский омуль по тем или иным причинам не прижился. Например, не смог адаптироваться омуль к условиям обитания в оз. Чаны. Так, выпущенные в 1976–1977 гг. в залив-питомник «Домашний» 4,5 млн личинок погибли в связи с высокой минерализацией воды (5,9 ‰), дефицитом кислорода (Воскобойников, 1997).

Важную роль играет деятельность рыбозаводных заводов, расположенных на Байкале (Большереченский, Селенгинский и Баргузинский) в поддержании численности омуля в самом озере (Терехин, 1994). Так, воспроизводство популяций придонно-глубоководного омуля рек Посольского сора в течение многих лет осуществляется только искусственным способом (Бобков, Павлицкая, 2003).

В начале 1970-х гг. были проведены работы по вселению омуля из Индигирки в ряд озер Якутии (Кусаган-Кель, Юннях, Эмис-Кель и др.). Икра, собранная у производителей на местах нереста, инкубировалась на Виллойском экспериментальном рыбозаводном заводе. Температура инкубации не указывается. Процент выхода личинок колебался от 34 до 79, в среднем составив 63 %. Средняя длина личинок при выклеве 11,6 мм, масса – 7,5 мг. Оптимальная температура воды для роста и развития личинок – 18 °С. В возрасте 45 суток личинки достигли стадии малька, имея при этом среднюю длину 34,5 мм и массу 625 мг; тело их было покрыто чешуей с одним склеритом (Ризванова, 1979).

Вылов. В низовьях Оби ежегодно вылавливалось около тысячи центнеров омуля, но в конце 1990-х – начале 2000-х гг. вылов этой рыбы в силу организационных причин снизился в 2002 г. до 254 ц (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В Енисее промысловый лов омуля ведется главным образом в заливе, где в период с 1946 по 1960 г. в среднем за год добывалось 1,6 тыс. ц, с 1976 по 1985 г. – 1,4 (Андриенко, Богданов и др., 1989), с 1986 по 1990 г. – 1,7, с 1991 по 1995 г. – 1,4, с 1996 по 2000 г. – 1,3 тыс. ц (Андриенко, Богданова, 2001).

В настоящее время промысловые запасы омуля в Енисее находятся в удовлетворительном состоянии (Андриенко, Богданова, 2001).

В Байкале максимальные уловы омуля наблюдались в 40-х гг. XIX в., а также в 1937–1943 гг., когда они колебались в пределах 48–91 тыс. ц в год. С 1944 по 1955 г. уловы омуля снизились и составили 47–73 тыс. ц, в среднем – 54 тыс. ц в год. В последующие годы чрезмерно интенсивный вылов омуля существенно снизил его запасы в озере: в 1969 г. вылов этой рыбы составил всего 4,6 тыс. ц. Установленный в 1969 г. повсеместный запрет на лов омуля способствовал восстановлению его численности. Но и до настоящего времени вылов омуля в озере далек от среднегодового, составляющего 57 тыс. ц. В 2002 г. было добыто 18,5, в 2003 г. – 22,3 тыс. ц омуля, что равнялось соответственно 62 и 69 % от вылова в озере всех промысловых видов рыб. При этом на долю омуля приходится лишь около 13 % всей ихтиомассы Байкала, а на долю эндемичного голомянко-бычкового комплекса – 85 % ихтиомассы, или 1 500–1 800 тыс. ц (Кожов, Спелит, 1958а, б; Калашников, 2004).

Одной из важных причин медленного роста численности омуля в озере является снижение численности майской субпопуляции бычка-желтокрылки – основного кормового объекта омуля в осенне-зимне-весенний период, когда концентрация рачка эпишуры сравнительно невысока и не обеспечивает накормленность омуля. Снижение численности бычка-желтокрылки связывают с большей амплитудой колебаний уровня Байкала по сравнению периодом до зарегулирования Ангары Иркутской ГЭС (Кожов, Спелит, 1958а, б; Мишарин, 1958, 1959; Москаленко, 1971; Смирнов, Шумилов, 1974; Топорков, 1990; Тугарина, Храмцова, 1996). Многолетняя амплитуда колебания уровня в естественных условиях составила в период 1900–1949 гг. 1,91 м, а за 30 лет (1960–1989) зарегулированного стока Ангары – 2,23 м; внутригодовая амплитуда в эти же периоды равнялась соответственно 96 см и 104,5 см (Топорков, 1996). Отрицательное влияние на выживаемость личинок придонно-глубоководного омуля оказывает и снизившаяся в результате зарегулирования Ангары температура воды – на 3,5–5,5 °С в пределах Посольского сора; увеличение водообмена привело к проникновению в пределы сора холодной воды из открытой зоны озера (Калашников, 2004).

Как отмечено выше, в заметной степени поддержанию численности омуля в Байкале способствует инкубация его икры на рыбопроизводных заводах с последующим выпуском личинок в прибрежно-соровую зону озера. Так, в период с 1973 по 1976 г. с Большереченского рыбопроизводного завода в Посольский сор выпускалось ежегодно по 510–600 млн личинок. Ранее, в 1960–1962 гг., ежегодный выпуск личинок составлял около половины этой величины. В последние годы XX в. величина выпуска личинок существенно выросла: до 578 млн – в 1999 г. и 830 млн – в 2000 г. (Калашников, 2004). Однако в случае образования в пределах зоны нагула большой концентрации молоди омуля ее рост за-

метно снижается в связи с относительным (в расчете на особь) уменьшением кормовых ресурсов (Чупрова, Топорков, 1981). Информация о некоторых других проблемах, связанных с разведением омуля на Байкале, имеется в публикации Т. Т. Болотовой и Л. Ф. Калягина с соавт. (2004).

В Братском водохранилище омуль сравнительно многочислен. В 1990 г. его промысловый вылов составил 541 ц, или 2,7 % от суммарного вылова в этом году всех промысловых видов рыб водохранилища. Но в последующие три года вылов омуля сократился: в 1991 г. он равнялся 510 ц, в 1992 г. – 93, в 1994 г. – лишь 48 ц. Связано это с тем. Что рыбопроизводные заводы (Бельский, Бурдугузский) уменьшили количество выпускаемых в водохранилище личинок (в 1988 г. – 37,6 млн шт., в 1989 г. – 27,1, в 1990 г. – 87, в 1991 г. – 14,2, в 1992 г. – 57, в 1993 г. – 12,3, в 1994 г. – 5,6 млн шт.) (Тугарина, Храмцова, 1996).

В Лене и Индигирке омуль является одной из основных промысловых рыб. В реках Анабар, Оленек, Яна и Колыма он вылавливается в сравнительно небольшом количестве, но в стоимостном отношении омуль и здесь играет важную роль. В Анабаре ежегодно добывается от 2 до 90 ц омуля (Кириллов, Саввинов и др., 2004). Максимальный промысловый вылов омуля в реках Якутии имел место в 1943 г. – 11,6 тыс. ц, минимальный в 1950 г. – 2,6 тыс. ц. В последующем (с 1951 по 1968 г. включительно) его уловы колебались в пределах 3,6–8,9 тыс. ц, составив в среднем 5,4 тыс. ц в год. За период 1991–2000 гг. ежегодный вылов омуля в реках Якутии равнялся в среднем 8,8 тыс. ц, в 2000 г. – 12,8 тыс. ц (Кириллов, 2002а). Согласно прогнозной оценке (Кириллов, 2002а), в настоящее время экологически оптимальный вылов омуля в этом регионе не может составлять более 3,5 тыс. ц, в том числе в Лене – 2,0, в Индигирке – 1,0, в прочих реках – 0,5 тыс. ц.

5.3. Обыкновенный сиг – *Coregonus lavaretus* (Linne, 1758)

Слово *сиг* в русском языке отмечено в XVI в.: «Ловят те ж крестьяне... неводы и сетми и гарвами с весны и до осени лососи и сизи» (1563 г.). Сига из рек Сибири называют сигом-пыжьяном или пыжьяном. Название пыжьян заимствовано из языка хантов, где эта рыба называется пышьян (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D III–V – 9–13, P I – 14–15, V II – 10–11, A III–IV – 9–14. Жаберных тычинок – 15–62 (у сига-пыжьяна – 15–30, среднетычиноквых форм – 30–40, многотычиноквых форм – более 40); LL – 69–109. Пилорических придатков – 89–280. Позвонков – 58–65 (Решетников, 1980, 1995; Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип у большинства популяций: $2n = 80$, $NF = 96–102$ (Фролов, 2000). Рот нижний (от типично нижнего до конечного). Рыльная площадка хорошо выражена (рис. 12). Окраска обычная для сиговых: тело серебристое, спинка и плавники темные. Брачный наряд в виде эпителиальных бугорков на голове и туловище, у самцов выражен ярче.

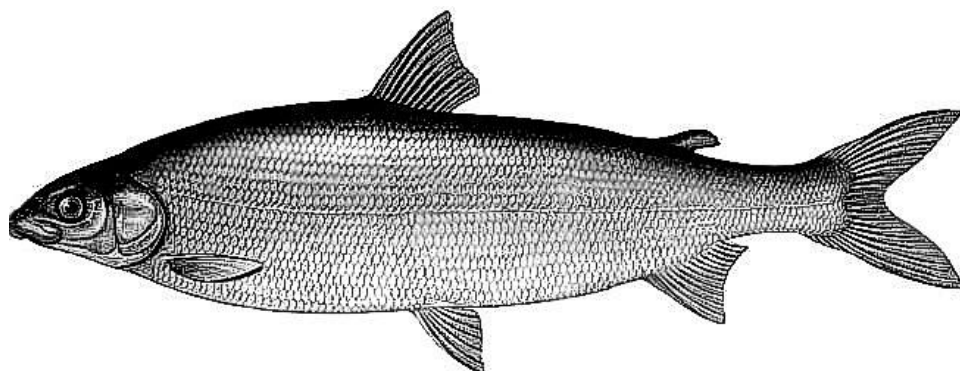


Рис. 12. Сиг-пыжьян

В процессе изучения обыкновенного сига было описано более 100 внутривидовых форм, в том числе более 30 подвидов (Правдин, 1954; Берг, 1948; Анпилова, 1967а; Кириллов, 1972; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Шапошникова, 1974). Затем число подвидов было сокращено до 16 (Шапошникова, 1976, 1977), а к настоящему времени – до 6: *C. l. baeri* (Kessler, 1864) – волховский сиг; *C. l. baunti* (Muchomedijarov, 1948) – баунтовский сиг; *C. l. lavaretus* (Linnaeus, 1758) – европейский сиг; *C. l. maraenoides* (Poljakow, 1874) – чудской сиг; *C. l. pallasi* (Valenciennes, 1848) – многотычинковый сиг; *C. l. pidschian* (Gmelin, 1788) – сиг-пыжьян, или сибирский сиг (Решетников, 1980). Таким образом, обыкновенный сиг, как и арктический голец, представляет собой сложнокомплексный вид, аналогичный *S. alpinus* complex, и образует большое число экологических форм, нередко обитающих в одном и том же водоеме (Решетников, 1980, 1995, 2000).

Сиг-пыжьян отличается от сига других подвидов прежде всего малым числом жаберных тычинок (в Оби 19–25, в Енисее – 17–24, в р. Оленек – 22,4, в Лене – 18,7, в Индигирке – 18,8, в Колыме – 19,6) и короткой нижней челюстью (Подлесный, 1958; Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Решетников, 1980). Населяет сиг-пыжьян реки, впадающие в моря Северного Ледовитого океана: Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, озера в бассейнах этих рек (тундровой и лесотундровой зон), ряд озер и рек Южной Сибири. Северной границей распространения пыжьяна является оз. Таймыр (75° с. ш.). У южной границы своего распространения, проходящей по 50° с. ш., сиг-пыжьян обитает в верховьях Оби и Енисея, в оз. Телецкое, ряде Тувинских озер (Азас, Кадыш и др.), монгольском оз. Хубсугул, в Байкале, Ципо-Ципиканских озерах (Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Гундризер, 1978б; Решетников, 1980; Гундризер, Иоганзен и др., 1984).

Характерной чертой для сига-пыжьяна, как и для других подвидов обыкновенного сига, является образование многочисленных аллопатрических и симпатрических форм, отличающихся друг от друга пропорциями тела, числом жаберных тычинок, другими морфологическими признаками, а также экологией: сроками нереста, характером питания и др. Не будет преувеличением сказать, что из всех сиговых рыб Сибири сиг-пыжьян является самой экологически пластичной рыбой, хорошо приспосабливающейся к разным условиям обитания (Куликова, 1960; Анпилова, 1965, 1967б; Венглинский, 1974, 1977; Решетников, 1980, 1995; Кириллов, 1983; Тяптиргянов, 1988). Разумеется, эти свойства сига-пыжьяна не выходят за пределы адаптивных границ вида. Сиг-пыжьян обычно живет в пресных, олиготрофных водоемах с высокой концентрацией растворенного в воде кислорода и сравнительно низкими температурами воды, в том числе в летний период. Вселенный в хорошо прогревающиеся в весенне-летний период водоемы мезотрофного типа в равнинной части юга Сибири, сиг-пыжьян растет быстрее, чем в водоемах Субарктики Сибири, но не размножается (Нестеренко, Кассихина, 1972; Нестеренко, Парамонов и др., 1976; Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Попов, Воскобойников и др., 2005). В условиях олиготрофных озер гор Алтая и Саян сими-интродуценты успешно размножаются, их рост в таких водоемах в первые годы после вселения убыстряется, но затем замедляется в результате пресса вселенцев на исходно бедную кормовую базу (Гундризер, 1970, 1975, 1978а, б; Гундризер, Попков, 1991; Попков, 2005а). Лишь в оз. Телецкое аборигенные популяции сига-пыжьяна – телецкий сиг, и особенно сиг Правдина, нагуливающийся летом в относительно теплых водах р. Лебедь, сравнительно многочисленны (Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Кириллов, 1990; Бочкарев, 1996, 2000а). Как известно (Кошелев, 1971, 1984; Никольский, 1974а, 1980; Решетников, 1980; Кириллов, 1983; Уголев, Кузьмина, 1993), для реализации всех сторон жизнедеятельности рыб, особенно в процессе их адаптации к новым условиям обитания, необходим оптимум проявления и сочетания многих факторов среды.

Распространение и миграции. Обыкновенный сиг имеет циркумполярное распространение. В Европе он населяет водоемы Англии, Швеции, Финляндии, Норвегии, Дании и других стран бассейна Балтийского моря. На территории России встречается от Баренцева и Белого морей до Чукотки, есть в реках Пенжина и Анадырь, но не встречен в Амгуэме (Решетников, 1980). Вылавливался сиг у островов Карского моря, изредка заходит в реки Новосибирских островов (Бурмакин, 1957). На Американском континенте сиг обычен в реках и озерах Аляски и Канады. Близкий к обыкновенному сигу вид *C. clupeaformis* (Mitchill, 1818) населяет многие водоемы Северной Америки (Решетников, 1979а, 1980; Атлас пресноводных..., 2003).

В бассейне Оби сиг-пыжьян распространен преимущественно в нижнем течении реки и ее левых притоках, стекающих с Уральских гор, в оз. Телецкое и некоторых реках Алтая. В северной части Обского бассейна этот сиг представлен как полупроходной, так и озерно-речной формами. Наиболее многочислен здесь полупроходной сиг, образующий два локальных стада – нижнеобское и тазовское. Первое держится в южной половине Обской губы до р. Се-Яха, для летнего нагула поднимается в пойменные водоемы Нижней Оби, а на нерест – в уральские притоки. Второе населяет Тазовскую губу и на нерест поднимается в реки Пур и Таз (и некоторые их притоки) (Москаленко, 1971; Богданов, 1984, 1997; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Князев, 1999; Чертыковцев, 2002; Янкова, Кадыров и др., 2003). Заходит полупроходной сиг на нерест и в реки западного побережья Ямала в районе Байдарацкой губы (Куликова, 1960).

Озерно-речной сиг-пыжьян живет во многих озерах Ямала и Гыданского п-ва, в тундровых реках, связанных с этими озерами, по которым летом спускается в небольшом числе на нагул в предустьевые пространства Обской и Тазовской губ (Куликова, 1960; Венглинский, 1971; Богданов, 1997; Богданов, Богданова и др., 2000; Богданов, Кижеватов, 2000). В Надым заходит до устья р. Хейга-Яха, в годы с высоким уровнем воды – и в материковые озера (Коломин, 1974а, б, в). В бассейне Гыданского залива немногочисленное стадо сига населяет реки Гыда и Юрибей, из которых летом сиг выходит в южную опресненную часть залива (Вышегородцев, 1973б, 1974а).

Самые южные в Сибири популяции сига-пыжьяна известны в оз. Телецкое, а также в олиготрофном оз. Черное (Кара-Коль), расположенном в верховьях Большого Абакана (Иоганзен, Моисеев, 1955; Лобовикова, 1959б) и олиго-мезотрофном оз. Тиберкуль (бассейн р. Казыр) (Колядин, 1975). В этих озерах обитает относительно крупная форма сига, описанная Н. А. Варпаховским в 1900 г. (Цит. по: Гундризер, Иоганзен и др., 1981) в качестве вида *Coregonus smitti*. Однако Л. С. Берг (1948) рассматривал сига данных озер только в качестве племени *C. l. pidschian natio smitti* в рамках подвида сиг-пыжьян. В ранге племени телецкий сиг фигурирует и в большинстве современных работ (Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Бочкарев, Гафина, 1993, 1996; Бочкарев, 2000а, б; Журавлев, 2003, 2004). Меристические признаки этой формы сига из оз. Телецкое таковы: D III–V – 10–12, P I – 14–17, V II – 10–12, A III–V – 11–14. Жаберных тычинок – 23–29; LL – 75–90. Позвонков с уростилем – 61–62. У сига из оз. Черное жаберных тычинок – 3–28, в среднем – 25 (Иоганзен, Моисеев, 1955; Гундризер, Иоганзен и др., 1981).

Другой экологической формой обыкновенного сига, обитающей только в оз. Телецкое и верховьях р. Бия, является сиг Правдина, которого Г. Д. Дулькейт (1949) описал в качестве вида *Coregonus pravdinellus* (Dulkeit, 1949), затем А. Н. Гундризер (1962) – в качестве самостоятельного подвида

C. l. pravdinellus (Dulkeit, 1949). Меристические признаки его таковы: D IV–V – 10–11, P I – 14–16, V II – 10–12, A IV–V – 11–14. Жаберные тычинки длинные, имеют поперечные шипики и расположены на жаберных дугах густо, их число – 30–39; LL – 72–90. Позвонков с уростилем – 58–63 (Гундризер, 1962а; Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Бочкарев, Гафина, 1993; Бочкарев, 2000б). В соответствии с классификацией сигов, разработанной Ю. С. Решетниковым (1980, 1988), телецкий сиг относится к группе малотычинковых сигов, сиг Правдина – группе среднетычинковых сигов. По числу жаберных тычинок к сигу Правдина близок среднетычинковый (по другой терминологии Ю. С. Решетникова – многотычинковый) сиг из Ципо-Ципиканских озер Забайкалья (см. ниже), но, в отличие от последнего, сиг Правдина нерестится, как и телецкий сиг, осенью.

Таким образом, в оз. Телецкое, согласно вышеизложенному, обитает две группы сигов в статусе подвида. Однако это противоречит современным принципам выделения подвидовых таксонов (Берг, 1948; Майр, 1971, 1974; Никольский, 1974, 1980; Решетников, 1980), согласно которым одним из основных критериев выделения таксономической категории «подвид» является географическая изоляция популяции (или популяций). Существенные различия в морфоэкологии телецкого сига и сига Правдина и их полная репродуктивная изоляция (до настоящего времени гибриды не известны), делают правомерным возвращение сигу Правдина видового статуса. Этой же точки зрения придерживается Н. А. Бочкарев, осуществивший (в том числе с соавторами) тщательные многолетние исследования сигов рассматриваемого водоема (Бочкарев, 1996, 1998, 2000а, б; Бочкарев, Гафина, 1993, 1996; Бочкарев, Кривопапов, 1998; Бочкарев, Зуйкова, 2004). Также следует отметить, что обе формы сига – телецкий и сиг Правдина, обитающие в горах юга Сибири, являются географически изолированными от более северных популяций сига-пыжьяна в Оби и Енисее (Гундризер, 1978б; Гундризер, Иоганзен и др., 1981).

Жизненный цикл телецкого сига проходит в озере. В течение лета он встречается преимущественно на мелководных участках и по свалу – близ устья Чулышмана и в низовьях этой реки, в заливах Камга, Кыга, Ыдып, Колдор, с середины июля – и в северо-западном плесе в районе пос. Артыбаш. Нерестится этот сиг, вероятно, в устье Чулышмана, в Камгинском и устьевой части Кыгинского заливов, на других участках озера (Бочкарев, 1993, 1996, 2000а). Сиг Правдина зимует в основной своей массе в пределах верхнего участка Бии и в р. Лебедь (правый приток верхнего участка Бии). В июле–августе, по достижении в истоке Бии температуры воды 8–10 °С, наблюдается подъем сига в озеро на нагул и последующий нерест. В конце октября наибольшая концентрация производителей отмечается в заливе Колдор, где в одну сеть, поставленную на глубине 25–35 м, за одну ночь можно поймать более 100 особей рыб. Нерестилища сига Правдина предположительно расположены в заливе

Колдор, в пределах устьевых участках заливов Камга и Кыга, возможно и в других местах. После нереста основная часть производителей постепенно скатывается в Бию и Лебедь. В небольшом числе этот сиг постоянно вылавливается и в озере, особенно летом (Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Бочкарев, 1993, 1996, 2000а, б). Информация о том, что в начале XX в. ареал сига Правдина охватывал всю Бию, нижний участок Катунь и верхний 50-километровый участок Оби (Журавлев, 2004), вряд ли соответствует действительности, поскольку в настоящее время сиг Правдина в указанных районах не встречается и явных причин для этого нет: ни Бия, ни Катунь практически не загрязняются (и не загрязнялись в прошлом, а практиковавшийся в первой половине XX в. молевой сплав леса по Бии не мог оказать на сига столь тотально отрицательное влияние).

В бассейне Енисея выделяют несколько экологических форм сига-пыжьяна – речной полупроходной (восточносибирский), речной туводный, озерно-речной и озерный (Подлесный, 1958; Андриенко, Богданов и др., 1999). Полупроходной сиг встречается в Енисее от устья Нижней Тунгуски до залива, т. е. на отрезке реки протяженностью около тысячи километров, нагуливается в дельте и губе, нерестится на участке между Хантайкой и Нижней Тунгуской. Также водится этот сиг в сравнительно небольших реках, впадающих в дельту и губу, заходит на нерест в Пясину (Крупницкий, 1975; Ольшанская, 1965). По образу жизни восточносибирский сиг сходен с полупроходным сигом из Оби. Различие заключается в том, что первый нерестится в русле главной реки (Енисее), а второй – в незаморных притоках Оби (Москаленко, 1971; Андриенко, 1978, 1996).

Речной туводный сиг известен в левобережных притоках Енисея: от р. Елогуй – на юге, до р. Танама – на севере, обычен в правобережных притоках Енисея – от Ангары до Пясины, обитает в левых притоках Братского водохранилища (Ольшанская, 1965; Головкин, 1971а, б, 1973а, б; Глазков, 1977, 1981; Попов, 1978а, 1986, 1990а; Демин, 1994а; Разнообразие рыб..., 1999; Романов, 2005). Этот сиг более крупный, чем восточносибирский, но малочислен. Его уловы составляют около 1 % уловов восточносибирского. После зарегулирования Енисея плотинами Саянской и Красноярской ГЭС численность речного сига заметно увеличилась на участке от Красноярска до устья Ангары, где он является, наряду с хариусом, основным объектом любительского лова. Изредка здесь добываются особи сига массой до 7 кг и более (Куклин, 1999а, б). В Красноярском водохранилище ежегодный учетный вылов сига не превышает 60 кг (Вышегородцев, Космаков и др., 2005).

В горных реках и озерах Верхнего Енисея обитает несколько речных и озерно-речных форм сига-пыжьяна – саянский, нойнхольский, саянский озерный высокотелый и низкотелый, саянский озерно-речной (Гундризер, 1975, 1978б; Вышегородцев, Мартынюк и др., 2003).

В олиготрофных озерах северной части бассейна Енисея, которые в большинстве своем являются проточными (Маковское, Налимье, Советские и др. – в левобережье, Виви, Лама, Дюпкун, Някшингда, Агата, Хантайское, озера Норило-Пясинской системы, Таймыр и др. – в правобережье), обитают популяции озерно-речного и озерного сига, которые по численности уступают полупроходному из Енисея, но превосходят по этому показателю речного туводного. Озерно-речной сиг из этих озер на нерест выходит в реки. Озерный в течение всего года держится в озерах, совершая незначительные нагульно-нерестовые миграции в пределах водоема (Михин, 1955; Ольшанская, 1965; Головкин, Попов, 1973; Романов, 1980*a, б*, 1985, 1988*a*, 2005; Сиделев, 1981; Романов, Карманова, 1998; Разнообразие рыб..., 1999).

В оз. Таймыр сиг-пыжьян представлен озерно-речной и озерной формами. Озерно-речной сиг в этом водоеме немногочислен, встречается как в самом озере, так и в его крупных притоках, в промысле большого значения не имеет. Озерный сиг обитает в озере, является в нем наиболее многочисленным видом рыб и представлен несколькими локальными группировками, различающимися между собой по численности и морфоэкологии. Нерестовая миграция озерно-речного сига в притоки начинается в июне–июле и продолжается до сентября (Михин, 1955; Романова, Романов, 1975; Романов, Тюльпанов, 1985).

В бассейне Хатанги обитает озерно-речной, озерный и речной сиг, из которых наиболее распространенным здесь является озерно-речной, встречающийся от верховий Хеты и Котуя до Хатангского залива, а также во многих притоках названных рек, в материковых и пойменных озерах. Молодь озерно-речного сига выходит на нагул в дельту Хатанги, губу и Хатангский залив. Речной сиг обитает на всем протяжении р. Попигай и в Хатангскую губу никогда не выходит. В течение лета речной сиг совершает небольшие по протяженности нагульные миграции из реки в пойменные озера и обратно, нерестится на всем протяжении реки (Лукияничков, 1967).

В Байкале сиг-пыжьян представлен двумя озерно-речными и двумя озерными популяциями. Все они являются малотычинковыми: у озерно-речного сига жаберных тычинок – 22,2–23,0 у озерного – 25,6–29,0. Поскольку места и последние сроки нереста озерно-речного сига и омуля в ряде притоков совпадают, в озере встречаются гибриды озерно-речной сиг × омуль с числом жаберных тычинок 29–35. Достигнув половозрелости, эта гибридная форма принимает участие в нересте с сигами, в результате чего появляются возвратные гибриды с числом жаберных тычинок 26–28, 23–25. Такие сизи-гибриды встречаются в уловах вдоль восточного берега среднего и северного побережья Байкала, изредка на Малом море, в основном же на Северобайкальских мелководьях, где нередко составляют до 60 % от всего улова сиговой молоди. Гибридная форма омуль × сиг в Байкале не обнаружена. Искусственно полученная икра гибридной формы практически полностью погибает в процессе развития и на

стадии выклева предличинки (Скрябин, 1969; Яхненко, 1988; Мамонтов, Яхненко, 1988; Мамонтов, 1996а; Яхненко, Яхненко, 2005).

Места концентрации озерно-речного и озерного байкальских сига находятся вблизи берегов, на участках с глубинами до 200 м, главным образом вдоль восточного побережья средней и северной части озера. Озерный сиг обитает преимущественно на глубине 40–100 м (до 200 м) и за пределы озера не выходит. По западному побережью озера сравнительно высокие концентрации сига отмечены лишь в Малом море и по восточному побережью о-ва Ольхон, но в целом эта форма сига распространена практически по всему озеру; однако в южной части Байкала озерный сиг очень редок. Половозрелые особи этого сига заходят в прибрежную зону Байкала осенью – на нерестилища, неполовозрелые летом – на нагул. Нерестовая миграция начинается в октябре, в районе нерестилищ производители встречаются до февраля–марта, по окончании нереста они отходят на глубины. В реки на нерест озерный сиг не поднимается (Скрябин, 1969; Сорокин, Сорокина, 1991).

Озерно-речной сиг держится в литорали озера на участках не глубже 20 м. Нерестовая миграция в реки начинается в августе и заканчивается в октябре. Скаты отнерестившихся рыб в озеро растянут до декабря. Часть особей остается в реках на более длительное время. В Южном Байкале этот сиг не встречается совсем. В Северном Байкале он концентрируется в предустьевом пространстве Верхней Ангары и Кичеры. На нерест заходит в реки Тья, Кичера, Верхняя Ангара, Фролиха, Томпуда. Молодь озерно-речного сига до 4+ обитает в Байкале, на Северобайкальской отмели и в низовьях Верхней Ангары. Осенью молодые и взрослые особи держатся в прибрежной зоне озера. Позднее крупные особи отходят глубже, а молодые (0+–4+) остаются на глубине 4–7 м в течение всей зимы. Весной, до вскрытия ледового покрова на Верхней Ангаре и в Байкале, часть взрослых и молодых сига заходит в дельту этой реки и на Северобайкальскую отмель на нагул. В бассейне Верхней Ангары, особенно в озерах, молодые и реже половозрелые особи озерно-речного сига встречаются постоянно, но зимой численность их здесь мала. В Баргузинском заливе озерно-речной сиг обитает, главным образом, у южного и юго-восточного побережья, в августе–сентябре поднимается на нерест в Баргузин, с октября по декабрь включительно скатывается в Байкал. На Селенгинском мелководье и в Селенге озерно-речной сиг редок (Скрябин, 1969).

В последней четверти XX столетия 10 млн личинок озерного сига и 20 тыс. экз. молоди этой рыбы, подрощенной на Бурдугузском рыбноводном заводе, было выпущено в Иркутское водохранилище; до конца 1980-х гг. молодь сига обнаруживалась в уловах, но в настоящее время не встречается (Мамонтов, 2005).

В Забайкалье в Ципо-Ципиканской озерно-речной системе, включающей множество соединенных друг с другом озер, наиболее крупными из которых

являются Большие Капылюши, Малые Капылюши, Верхнее и нижнее Окуневое, Баунт, Доронг и Бусани, обитает три группы (экологические формы) сига: малотычинковый озерно-речной (жаберных тычинок – 20–25, в среднем – 22,4), малотычинковый озерный (жаберных тычинок – 20–28, в среднем – 22,6) и многотычинковый (по другой терминологии – среднетычинковый) озерный (жаберных тычинок – 28–42, в среднем – 35). Первые две группы размножаются осенью и относятся к подвиду сига-пыжьяна, третья (отсутствует в озерах Баунт и Бусани) нерестится весной, является планктофагом и, как отмечено выше, выделена в ранг подвида *C. l. baunti*. От сигов Байкала этот сиг отличается, кроме всего прочего (Скрябин, 1977), по трем локусам изоферментов из 27 сравниваемых (Яхненко, Мамонтов, 1998).

Озерно-речной малотычинковый сиг большую часть года живет в озерах Баунт и Бусани. Летом частично выходит из озер в реки Верхняя и Нижняя Ципа, а также в более мелкие пойменные озера, где нагуливается. Во второй половине августа – сентябре мигрирует в эти реки на нерест, после которого производители скатываются на зимовку в озера. Озерный малотычинковый и озерный многотычинковый сиви Ципо-Ципиканской системы круглый год живут в озерах. Летом они держатся преимущественно на глубоких участках с наиболее низкой температурой воды, где и зимуют. На нерест подходят в прибрежную зону озер с глубинами 4–7 м (Стерлигова, 1964; Скрябин, 1977; Калашников, 1978).

В оз. Орон, через которое протекает р. Сыгыкта – правый приток Верхней Витимы, – обитает мелкий сиг длиной 12–20 см и массой 20–80 г. С многотычинковым баунтовским сигом этот сиг имеет сходство по размерам тела, положению рта, числу позвонков, числу жаберных тычинок (у оронского их 33–40, в среднем – 36). Известен в бассейне Витима и типичный малотычинковый ледовитоморский сиг-пыжьян, который встречается от устья до верховьев реки, а также в озерах в бассейне р. Ципа, в Жаровских озерах и в оз. Орон (Калашников, 1978; Структура биоты..., 2006).

На территории Восточной Сибири выделяют три группы сига-пыжьяна: ледовитоморский, или восточносибирский (который обитает и в бассейне Енисея), ледниково-равнинный (рис. 13) и оленекский (рис. 14). Выделение ледниковоравнинного сига из р. Хрома и ледовитоморского сига в качестве подвигов, а оленекского – в качестве племени (Кириллов, 1972), считается необоснованным (Решетников, 1980).

Восточносибирский сиг, называемый якутами *маягас*, а юкагирами – *яркади*, широко расселен во всех наиболее крупных реках, впадающих в море Лаптевых и Восточно-Сибирское море, и образует множество локальных морфоэкологических форм. Проведенные в конце 1960-х гг. Б. К. Москаленко (1971) круглогодичные наблюдения за миграциями сига в Анабаре – типичной тундровой реке Субарктики Сибири – позволили установить сле-

дующее. В конце июня – начале июля, после вскрытия реки (а в небольшом числе еще и подо льдом), сиг спускается на летний откорм в ее устьевую часть, а молодь, кроме того, – и в опресненную зону Анабарского залива (соленость 0,5–1,1 ‰). В августе с увеличением солености сиг раньше других сиговых (муксуна, ряпушки и омуля) уходит из залива, а в сентябре – из устья реки и поднимается в среднее течение Анабара, где в октябре – начале ноября нерестится. После нереста сиг рассеивается по реке, не спускаясь в ее нижнее течение, и уходит на зимний откорм в связанные с рекой озера (Кириллов, Саввинов и др., 2004).

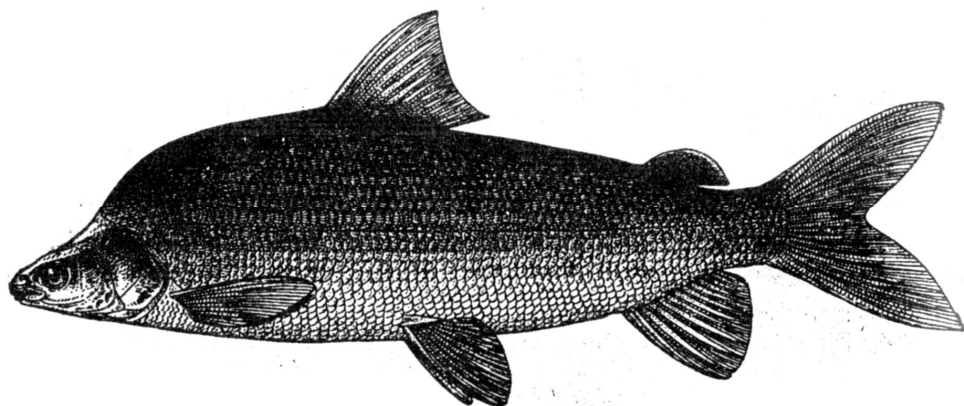


Рис. 13. Ледниково-равнинный сиг

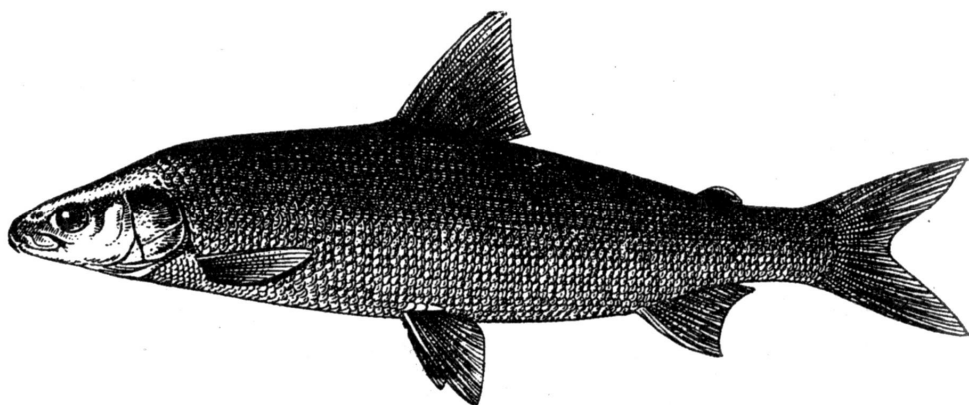


Рис. 14. Оленекский сиг

В р. Оленек сиг заселяет все участки и опресненную речными водами часть Оленекского залива, откуда для размножения поднимается вверх по ре-

ке. Наиболее многочислен в нижнем течении. Для нагула и размножения заходит во многие крупные притоки. Молодь (0+–2+) придерживается мелководных участков с песчано-галечными грунтами, расположенных близ устьев притоков. В штормовую погоду, когда увеличивается количество взвеси в воде, молодой сиг отходит от берегов. Взрослые особи нагуливаются в более глубоких местах реки с замедленным течением и в заводях, которых в этой реке мало (Кириллов, 1972).

В Лене сиг-пыжьян распространен от верховьев до дельты включительно и держится более или менее локальными стадами близ устьев притоков – Чуя, Витим, Нюя, Большой Патом, Олекма, Толба и некоторые другие. Эти стада не совершают по руслу Лены больших миграций и лишь на нерест поднимаются в названные притоки. В первой половине XX в. сиг был многочислен в заливе Неелова, но в результате усиленного лова это стадо было уничтожено. Имеются стада, живущие только в притоках Лены, а также озерах этих притоков (Кириллов, 1972; Кириллов, 2002a). В Вилюйском водохранилище сиг-пыжьян немногочислен и встречается в основном в зоне действия максимального речного стока (Кириллов, Тяптиргянов, 1975; Кириллов, Кириллов и др., 1979; Кириллов, 1989).

В Яне сиг обитает по всей реке, а также в ее притоках Адыче, Батынтае и Джанкы. В нижнем течении Хромы встречается и сравнительно многочислен ледниково-равнинный сиг. Возможно, эта же форма сига-пыжьяна живет в ряде озер Яно-Индибирского междуречья и в южной части Хромской губы. Зимует ледниково-равнинный сиг преимущественно в Хромской губе, весной заходит в Хрому, где усиленно питается, а затем и размножается. Из озер ледникового происхождения этот сиг выходит весной в реку, размещается здесь по глубоководным заливам, а осенью для размножения возвращается в озера. В целом, миграции хромского сига не превышают 50 км (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

В Индигирке сиг встречается также повсеместно, в том числе во многих притоках среднего и нижнего участков этой реки (Кириллов, 1972). Повсеместно обитает сиг и в Колыме (Кириллов, 1972; Новиков, 1966), многочислен в озерах Колымско-Индигирской низменности, но далеко не во всех – из 529 обследованных озер сиг обнаружен в 48 (Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972). Широко распространен сиг в озерах Сордоннохского плато (верховья Индигирки), где обитает преимущественно в глубоких олиготрофных озерах ледникового происхождения и в вытекающих из них реках. На Чукотке сиг-пыжьян обитает в оз. Иони в бассейне р. Ионивеемом (Черешнев, 1976).

В зимнее время восточносибирский сиг держится в протоках и основных руслах рек на участках с замедленным течением. Утром он поднимается к ледяному покрову, где питается поселяющимися на нижней стороне льда рако-

образными (гаммаридами), а в западных реках Якутии поедает и мальков тугуна. Весной сиг одним из первых появляется на освободившихся ото льда прибрежных мелководных участках, в период весеннего половодья расходится по ним, заходит в притоки и пойменные озера. Молодь (1+–2+) сига нагуливается летом в прибрежных мелководных участках, но сильно прогреваемых мелководий избегает. Половозрелые особи в это время года днем обитают в наиболее глубоких местах реки или в глубоководных протоках, а в ночные часы выходят на кормежку в прибрежные участки. Осенью в реке остается только молодь и не участвующие в нересте взрослые особи. Половозрелые же самки и самцы к этому времени сосредотачиваются на нерестилищах (Мишарин, 1959; Кириллов, 1972; Книжин, 1996).

Возраст и рост. Сиг-пыжьян, населяющий водоемы лесотундровой и тундровой зон Сибири, относится к рыбам со средней продолжительностью жизни – 10–18 лет. Полупроходной сиг-пыжьян в Обском и Енисейском бассейнах достигает 45 см длины и 1,2–1,5, максимум – 2,3 кг массы, но в промысловых уловах размеры рыб существенно меньше и составляют в Обском бассейне 270–370 г, в Енисейском – 200–800, Хатангском – 370–620, Колымском – 110–420 г. Мелкие формы сига достигают 10–15 см длины (Подлесный, 1958; Нейман, 1959; Новиков, 1966; Решетников, 1966, 1980; Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972; Коломин, 1974е; Кириллов, Тяптиргянов, 1975; Мамонтов, 1977; Книжин, 1996; Богданов, Мельниченко, 2001; Кириллов, 2002а). В Енисее изредка встречаются особи туводного сига в возрасте до 16 лет массой до 4 кг (Подлесный, 1958). В большинстве сибирских рек промысел изымает сига задолго до того, как будут реализованы потенциальные возможности роста этой рыбы. Тем более что рост сига-пыжьяна в значительно большей степени, чем у других сиговых, зависит от колебаний уровня воды в реках, изменяющих условия нагула рыб (Москаленко, 1955; Решетников, 1966, 1980; Богданов, 1984, 1997; Богданов, Агафонова, 2001).

В оз. Телецкое сиг-пыжьян (телецкий сиг) живет до 12 лет, в 1+ достигает 10 см длины и 10 г массы, в 2+ – соответственно 14 и 20–24, в 3+ – 18 и 56–80, в 5+ – 23 и 192, в 7+ – 27 и 305, в 11+ – 40 см длины и 700 г массы (Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Бочкарев, 2000а; Власов, Журавлев, 2002). Продолжительность жизни сига из оз. Черное – до 7 лет, в 3+ он имеет в среднем 16 см длины и 50 г массы, в 4+ – соответственно 18 и 75, в 5+ – 20 см длины и 92 г массы (Иоганзен, Моисеев, 1955; Лобовикова, 1959). Сиг Правдина – самый мелкий представитель семейства сиговых. В оз. Телецкое этот сижок в 1+ достигает в среднем 9 см длины и 10 г массы, в 2+ – соответственно 11 и 15, 3+ – 13 и 27, 4+ – 14 и 33, 5+ – 15 и 40, 6+ – 17 см длины и 52 г массы (Дулькейт, 1949; Гундризер, 1962а; Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Бочкарев, Гафина, 1993; Бочкарев, 2000а; Бочкарев, Зуйкова, 2004).

В районе Байдарацкой губы полупроходной сиг в среднем с 1933 по 1948 г. в 2+ имел 24 см длины и 120 г массы, в 4+ – соответственно 29 и 154, в 6+ – 35 и 368, в 8+ – 42 и 567, в 10+ – 1 391 г массы (Куликова, 1960). В Северной Сосьве в 1998 г. сиг в 9+ имел в среднем 42 см длины и 1 065 г массы (Экология рыб..., 2006). В озерах Ямала нередко встречается сиг до 14+, более 50 см длиной и 2,5–3,0 кг массой, однако обычно в уловах преобладают особи в 6+–9+, длиной 16–35 см и массой 100–400 г; годовой прирост в среднем по всем присутствующим в выборке возрастам составляет в большинстве озер до 2–3 см и 165 г, у небольшого процента особей – до 4 см и 530 г (Венглинский, 1971). В Надыме встречается сиг до 10+, длиной до 50 см и массой до 1 000 г (Коломин, 1974б). В Тазовской губе сиг-пыжьян в 4+ имеет в среднем 207 г массы, в 6+ – 286, в 8+ – 450, в 10+ – 633, в 12+ – 700 г (Князев, 1999). В уловах из р. Юрибей сиг представлен особями от 2+ до 14+, длиной до 51 см и массой до 2 260 г (Вышегородцев, 1973б).

В левобережье Нижнего Енисея в р. Турухан сиг представлен особями в 0+–15+ длиной от 6 до 45 (в 12+) см и массой 12–1 275 (в 12+) г (Головко, 1971б). В тундровых притоках Нижнего Енисея – реках Яра, Пелядка, Танама, в уловах встречается сиг от 0+ до 13+ длиной от 3 до 48 см и массой от 137 мг до 1 700 г; прирост сеголетков с 21 июля по 21 августа 1973 г. составил в среднем 14 мм (*ad*) и 141 мг. Рост рыб всех возрастов начинается в текущем году с началом паводка и наиболее интенсивен в течение июля–августа. В первые годы жизни темп линейного роста значительно превосходит весовой, но на пятом году (4+) они почти равны, а с 5+ и всю последующую жизнь темп весового роста превышает линейный. Массовая половозрелость рыб наступает через год после начала превышения темпа весового роста над линейным. С наступлением массовой половозрелости темп линейного и весового роста снижается (до 8+), затем темп весового роста неуклонно возрастает, а линейный увеличивается несколько только в последние годы жизни, что может быть связано с селективным характером смертности рыб (Попов, 1975а, 1976а, 1978а). Аналогичный характер имеет связь между темпом роста и временем наступления половой зрелости и у других видов семейства сиговых со средним (ряпушка) и длительным (омуль, муксун, чир, валец, пелядь) жизненным циклом (Решетников, 1966, 1980; Кошелев, 1971).

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

большинства особей рыб начинается в конце июня – начале июля и заканчивается в конце сентября.

В оз. Таймыр озерно-речной сиг в промысловых уловах представлен особями в возрасте от 11 до 27 лет, длиной 28–45, в среднем 35 см и средней массой 650 г (Богданов, Богданова, 1996). В 1969 г. в 4+ длина рыб равнялась 24 см, масса – 200 г, в 6+ – соответственно 29 и 295, в 8+ – 35 и 543, в 10+ – 39 и 812, в 14+ – 45 и 1 345, в 17+ – 51 и 1 790, в 19+ – 55 см длины и 2 250 г массы (Романов, Тюльпанов, 1985). Отмечается значительна амплитуда колебаний линейных размеров сига во всех размерно-возрастных группах. Ежегодные приросты рыб в 2+–10+ колеблются в пределах 22–25 мм, с 11-летнего возраста они существенно снижаются (Малинин, Поддубный и др., 1988). Озерный сиг в оз. Таймыр растет несколько медленнее озерно-речного: в 1969 г. в 4+ длина особей озерного сига составляла 24 см, масса – 175 г, в 10+ – соответственно 38 и 779, в 12+ – 41 см длины и 1 200 г массы (Романов, Тюльпанов, 1985).

Рост сига в Норильских озерах зависит, как, собственно, в любом водоеме, от степени развития кормовой базы, доступности кормовых объектов, плотности популяции рыб и ряда других факторов. У сига всех трех форм (речной, озерно-речной и озерной) из оз. Лама рост сходен, их длина достигает 38–40 см, масса 650–800 г (Пичугин, Савваитова и др., 1995). В оз. Мелкое озерный сиг живет 10–13 лет и его длина не превышает 50 см (Логашев, 1940). Размеры речного сига, заходящего в р. Пясины из Пясинского залива, не превышают 42 см и 850 г, предельный возраст в уловах – 10+. Крупным является сиг из оз. Кета; его продолжительность жизни близка к таковой сига других популяций, но к концу жизни он достигает 70 см длины и 4,1 кг, очень редко – до 10 кг массы (Разнообразие рыб..., 1999).

В олиготрофных озерах плато Путорана сиг-пыжьян живет долго, но растет медленно. Так, в оз. Някшингда в 3+ сиг имеет 20 см длины (*ac*) и 70 г массы, в 6+ – соответственно 30 и 161, в 10+ – 40 и 646, в 16+ – 47 см длины и 1 090 г массы. В озерах Верхняя и Нижняя Агата, Северное, Эпекли продолжительность жизни сига – до 25+, длина (*ac*) рыб нерестового стада в среднем по всем возрастам – 32 см, масса – 420–460 г (Сиделев, 1981). В оз. Хантайское длина сига в 12+ составляет 45 см, масса – 1 700 г, в 18+ – 62 см и 3 кг (Романов, 1988а). В Хантайском водохранилище в первые годы его существования сиг достигал в одних и тех же возрастных группах больших размеров, чем в озере, но по мере ухудшения в водохранилище условий питания сиговых рыб темп роста сига-пыжьяна существенно замедлился – к концу XX в. масса рыб в одновозрастных группах снизилась по сравнению с 1977 г. почти в 3 раза (Романов, Карманова, 1998, 2001, 2004; Карманова, 2004).

В Бассейне Хатанги озерный сиг растет лучше, чем озерно-речной и речной (в р. Попигай). Их размеры в 6+ соответственно равны 34, 32, 29 см дли-

ны и 509, 350, 267 г массы, в 8+ – соответственно 36, 32, 32 и 600, 407, 376, в 10+ – 38, 34, 36 см длины и 718, 465, 517 г массы. Наибольшую продолжительность жизни – до 16+ – имеет озерно-речной сиг (Лукьянчиков, 1967). В оз. Томмот сиг в 3+ имеет 20 см длины и 69 г массы, в 5+ – соответственно 28 и 257, в 7+ – 32 и 416, в 9+ – 39 и 760, в 12+ – 44 см длины и 1 165 г массы (Романов, 2000а).

В Братском водохранилище в первые годы (1964–1967) его существования встречался сиг до 12+, длиной до 65 см и массой до 2 672 г (Мамонтов, 1977). Небольшие размеры имеет сиг в левобережных притоках этого водохранилища. Например, в оз. Гузен (верховья р. Ока) масса тела рыб в 5+ равнялась 167 г, в 6+ – 273 г (Демин, 1994а). Такой темп роста присущ популяциям сига из водоемов субарктической зоны Сибири – рек Хатанга (Лукьянчиков, 1967), Индигирка (Кириллов, 1955).

В водоемах Тувы в большинстве популяций предельный возраст сига составляет 11+ – 13+, но в ряде озер встречаются особи в возрасте до 23+ (Гундризер, 1978б). Продолжительность жизни саянского озерного сига в разных озерах колеблется от 12+ до 23+, его максимальные размеры достигают 50 см длины и до 1 500 г массы. Саянский озерно-речной сиг (живущий в р. Большой Енисей) в уловах встречается в возрасте до 9+ (о предельном возрасте не сообщается), длиной до 45–50 см и массой до 2 кг. Саянский озерный низкотелый сиг в 7+ имеет 28 см и 300 г, нойонхольский сиг (олиготрофное оз. Нойонхоль – бассейн Большого Енисея) тугоросл и в 9–10 лет достигает 32–35 см длины и 400–450 г массы (Гундризер, 1975, 1978б).

Для байкальских озерных сигов характерен продолжительный жизненный цикл: нерестовая популяция этой формы из чивыркуйского стада состоит из 14 возрастных групп, самые крупные особи имеют возраст 19+. Нерестовые популяции сига маломорского и селенгинского стад насчитывают 16 возрастных групп и состоят из самок в 6+– 21+ и самцов в 5+–19+. В Баргузинском заливе отлавливаются самки в 6+–18+, самцы в 6+–17+. В 21+ озерный сиг достигает 5 600 г. В середине XX в. в озере встречались экземпляры сига массой 8–12 кг, имевшие возраст примерно 30 лет.

Озерно-речные сиги в Байкале имеют более короткий, чем озерные, жизненный цикл: самые крупные экземпляры в 13+ имеют 75 см длины и 5 400 г массы. В прежние годы вылавливались особи озерно-речного сига массой до 12 кг, что соответствует, по расчетным данным, возрасту в 20 лет (Скрябин, 1969, 1979). В 3+ байкальский озерный сиг имеет 31 см длины и 300 г массы, озерно-речной – 38 см и 400 г, в 5+ – 45 см и 700 г, 47 см и 1 000 г соответственно, в 7+ – 49 см и 1 300 г, 53 см и 1 700 г, в 10+ – 57 см и 2 700 г, 64 см и 2 700 г (Скрябин, 1969).

Байкальские сиги растут быстрее сигов из многих других сибирских водоемов. Это связано с тем, что в Байкале в местах обитания сиговых рыб выше

годовая сумма температур воды и гораздо лучше развита кормовая база. Так, если в оз. Телецкое биомасса организмов зообентоса равна 11 кг / га, в Баунтовских озерах – 15 кг / га, то в Байкале до глубины 250 м она составляет 220–250 кг / га (Скрябин, 1969, 1977, 1979).

Малотычинковые сиги Ципо-Ципиканской системы озер живут до 14+–15+ и достигают 30–44 см длины и 500–800 г массы. Многотычинковый баунтовский сиг старше 8+ в уловах не встречается и имеет гораздо меньшие размеры и темп роста, чем малотычинковые сиги (Стерлягова, 1964; Скрябин, 1977). Например, в озерах Большое и Малое Капылюши баунтовский сиг в 1+ достигает в среднем 10 см длины и 7,4 г массы, в 2+ – соответственно 14 и 20, в 3+ – 18 и 41, в 4+ – 19 и 61, в 5+ – 22 и 90, в 6+ – 23 см длины и 135 г массы. Для сравнения заметим, что при выращивании в прудах и озерах в северо-западной части России, в том числе в ЦЭС «Ропша», этот сижок растет лучше и к концу второго лета жизни достигает 100–150 г массы (Анпилова, 1967б).

В оз. Орон среди малотычинкового сига выделяют (Калашников, 1978) медленнорастущую и быстрорастущую формы, которые живут соответственно до 15 и 17 лет. В 4+ длина медленнорастущего сига составляет 13 см, масса – 120 г, быстрорастущего – 15 см и 300 г, в 8+ соответственно 32 см и 350 г, 44 см и 874 г, в 14+ – 40 см и 780 г, 45 см и 1 357 г. (Калашников, 1978). В 2002–2003 гг. быстрорастущий сиг в 4+ имел 23 см длины и 125 г массы, в 8+ – 38 см и 733 г (Структура биоты..., 2006).

В притоках верховьев Лены – реках Киренга, Окунайка, Моголь, Улькан, встречается сиг до 14+, 46 см длины и 1 400 г массы, в оз. Дальнее – до 10+, 42 см длины и 1 050 г массы. При сравнении темпа роста сига из этого озера из уловов 1964 и 1987 гг. оказалось, что темп роста рыб возрастных групп от 2+ до 7+ увеличился в результате сокращения численности популяции и, как следствие этого, улучшения обеспеченности ее кормами (Книжин, 1996).

Восточносибирский сиг живет 9–10 лет. В конце первого лета жизни годовалки достигают в среднем в Вилюе 85 мм, в Яне – 74 мм, в Индигирке – 77 мм, в Колыме – 64 мм длины. Темп линейного роста преобладает до наступления половой зрелости рыб, затем убыстряется темп весового роста (Кириллов, 1972). Размеры сига-пыжьяна из Вилюйского водохранилища и некоторых рек Якутии приведены в табл. 7.

Оленекский сиг представлен в промысловых уловах особями от 1+ до 8+. Его рост сходен с ростом сига из других рек Якутии. Изредка в р. Оленек попадают особи длиной 55–60 см и массой 2,3–2,5 кг (Кириллов, 1972).

Размножение. В Оби полупроходной сиг-пыжьян половозрелым становится в массе в 4+–6+ при длине 24–27 см (Янкова, Кадыров и др., 2003), в Надыме – впервые в 4+–5+ по достижении 28–29 см и 350–400 г, в массе – в 6+ при 32–34 см и 440–600, в Гыданском заливе и р. Гыда – в 5+–6+ (Куликова, 1960; Москаленко, 1971; Коломин, 1974в), в р. Юрибей – в 6+–8+ по

достижении 37 см длины и 500–800 г массы (Вышегородцев, 1978). В Оби у полупроходного сига в годы роста численности популяций и как следствие этого нерестовых стад, в последних преобладают производители в 4+–5+, в годы депрессии численности – в 7+–8+, в периоды стабилизации численности – в 5+–6+ (Богданов, Мельниченко, 2001). В р. Северная Сосьва (левобережье Нижней Оби) в нерестовом стаде сига присутствовали особи в 3+–10+, при этом в 3+–4+ обнаружены только самцы, которые в 3+ имели 29 см длины и 245 г массы (Мельниченко, 2001).

Таблица 7

Длина и масса тела восточносибирского сига из водоемов Якутии

Водоем	Возраст, лет								
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+
Лена	24	31	34	36	38	39	40	42	46
	110	276	483	606	764	857	704	1 037	1 400
Вилуйское водохр.	29	35	38	39	42	44	46	47	49
	320	616	992	1 111	1 415	1 626	1 929	1 997	2 190
Индигирка	–	–	–	28	31	33	35	38	–
	–	–	–	266	328	374	498	629	–
Хрома	–	–	28	–	34	–	39	–	43
	–	–	258	–	511	–	869	–	1 083
Колыма	23	25	26	28	30	32	33	35	38
	127	127	233	293	340	368	410	456	540

Примечание. Таблица построена по данным Ф. Н. Кириллова, 1972 (Хрома) и А. Ф. Кириллова (2002a). Длина тела рыб из Лены и Вилуйского водохранилища – *ас*, из Индигирки и Колымы – *ад*.

Телецкий сиг (в том числе в оз. Черное) становится половозрелым впервые в 3+, в массе – в 4+–5+, сиг Правдина в 2+–3+ (Иоганзен, Моисев, 1955; Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Бочкарев, 2000a; Власов, Журавлев, 2002). В популяции телецкого сига из оз. Телецкое доля неполовозрелых и впервые созревающих особей в 1990 г. составляла 37,9 %, в 2001 г. – около 40 %; рыбы старше 7+ в сетных уловах в 2001 г. встречались редко, то есть наблюдается омоложение стада сига в результате его селективного вылова (Власов, Журавлев, 2002).

В Енисее полупроходной сиг-пыжьян становится половозрелым впервые в 5+–6+, в массе – в 8+–9+, речной туводный сиг – в массе в 9+–10+ по достижении около 50 см длины и 2 000 г и более массы (Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко, 1996; Андриенко, Богданов и др., 1999). В Турухане сиг созревает в 6+–7+ (Головко, 1971a, б), в тундровых притоках левобережной дельты

Енисей – единично в 4+–5+, в массе – в 6+–7+ по достижении 32–34 см длины и 415–528 г массы (Попов, 1976а, 1978а).

В водоемах Таймыра сиг созревает в разном возрасте: в оз. Кета в 5+ , в оз. Лама в 9+–11+ (Разнообразие рыб..., 1999), в оз. Хантайское в 6+–7+, в Хантайском водохранилище на 1–2 года раньше (к концу 1990-х гг. возраст массового наступления половозрелости сига в этом водохранилище сместился до 9+–10+) (Романов, Карманова, 2004; Романов, 2005), в оз. Таймыр озерно-речной сиг – в 9+–11+ при 38 см длины и 700–900 г, озерный – в 7+–9+ при 31 см длины и 450–500 г массы (Романов, Тюльпанов, 1985).

В бассейне Хатанги озерно-речной сиг созревает в 6+–8+ по достижении 28–30 см длины (*ad*) и 250–400 г массы, озерный – в 6+–7+, 30–33 см (*ad*) и 500–570 г, речной (из р. Попигай) – в 6+–7+, 32–35 см (*ad*) и 300–350 г (Лукуянчиков, 1967). В левобережных притоках Братского водохранилища сиг созревает в 5+–6+ (Демин, 1994а).

В бассейне Верхнего Енисея саянский озерный высокотельный сиг половозрелым становится в 6+–7+ при 500–700 г массы (но в оз. Кара-Холь – в 8+–9+), саянский озерно-речной (в р. Большой Енисей) – в массе в 5+–6+ по достижении 600–700 г, саянский озерный низкотельный – впервые в 4+, нойонхольский – в 5+–6+ при средней длине 26 см и массе около 200 г, в мезотрофном оз. Азас – в 3+–6+ по достижении 108–240 г (Гундризер, 1975, 1978а, б).

В верховьях Лены самцы сига становятся половозрелыми на 1–2 года раньше самок – в 5+–6+ при длине 30–35 см и массе 500 г. Массовое созревание самок происходит в 7+ по достижении 36–38 см и 500 г (Книжин, 1996). В некоторых озерах Верхней Лены, например в олиготрофном оз. Дальнее, обитают локальные популяции сига-пыжьяна, для которых характерно более позднее наступление половозрелости (в 7+–8+) и более низкий темп роста, чем у мигрирующего сига (Книжин, 1996; Мишарин, 1959).

В Байкале озерный сиг созревает в массе в 8+, озерно-речной – в 7+ (Скрябин, 1969), малотычинковый из Ципо-Ципиканских озер – в 4+–6+, многотычинковый из этих озер – в 2+–3+ года (Скрябин, 1977, 1979; Стерлягова, 1964). Малотычинковый медленно растущий сиг из оз. Орон становится половозрелым в 8+ по достижении 30 см длины и 300 г массы, быстрорастущий – в 4+ при 35 см и 500 г (Калашников, 1978). В благоприятном по температурным условиям 2000 г. массовое созревание оронского малотычинкового сига отмечено в 5+, в менее благоприятном 2001 г. – в 7+, при этом 95 % особей в 4+–6+ оказались в 2001 г. неполовозрелыми. Оронский многотычинковый сиг созревает в 6+–9+ (Структура биоты..., 2006). В водоемах Восточной Сибири сиг-пыжьян созревает в 7+ – 8+ (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Кириллов, 2002а).

Общим правилом для большинства популяций сига-пыжьяна из водоемов Сибири является то, что самцы становятся половозрелыми на год-два раньше

самок, а также тот факт, что, как и у большинства других видов рыб семейства, созревание одного поколения растягивается на 3–4 года, например, в Байкале с 5+–6+ до 10+–12+ (Скрябин, 1969, 1979).

Сроки нереста сига-пыжьяна могут колебаться в пределах двух недель в зависимости от температуры воды и, главное, от физиологического состояния рыб, определяемого прежде всего интенсивностью их питания в преднерестовый период. При сокращении летнего нагульного периода в связи с низким уровнем и ранним спадом воды созревание половых продуктов у производителей затягивается, нерест наступает позднее, продолжительность нерестового периода увеличивается. При хороших условиях питания половое созревание завершается раньше, нерест происходит в более короткий, сжатый срок. Сроки нереста у сига-пыжьяна, мечущего икру в реках, отличаются от сроков нереста озерных форм. Первые нерестятся в сентябре – октябре, вторые – в ноябре – декабре (Венглинский, 1971; Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Тугарина, Лукьянчиков и др., 1977; Скрябин, 1979; Решетников, 1980; Кошелев, 1984).

Нерест сига-пыжьяна в большинстве водоемов Сибири неежегодный и у одной и той же самки происходит через два и даже три года. В частности, как правило, через 2 года принимают участие в размножение производители сига обеих форм в Байкале (Скрябин, 1969), через 2–3 года – в оз. Таймыр (Романов, Тюльпанов, 1985). О периодичности размножения сига Правдина и многотычинкового сига из Цыпо-Цыпиканских озер опубликованная информация отсутствует.

В р. Юрибей (Гыданский п-ов) нерест озерно-речного сига отмечен с середины октября до первой половины ноября на песчано-галечных и песчаных грунтах на глубине не менее 1,5 м (Вышегородцев, 1978). Сиг из материковых озер Гыданского п-ова нерестится с середины ноября до конца декабря (Полымский, 1971а). Телецкий сиг нерестится в оз. Телецкое в ноябре на галечном грунте на участках со слабым течением вблизи выхода грунтовых вод, сиг Правдина – в конце октября – начале ноября при температуре воды 7–8 °С на глубине 30–35 м в пределах глубоководной зоны водоема (Гундризер, Иогансен и др., 1981; Бочкарев, Гафина, 1993; Бочкарев, 2000а).

В Енисее полупроходной сиг-пыжьян нерестится в октябре–ноябре на песчаных и песчано-галечных грунтах. В конце XX в. в нерестовом стаде из низовьев Енисея доля самок составляла 40 %, их плодовитость в среднем по всем возрастам равнялась 13,3 тыс. икринок (Андриенко, 1996). Отнерестившийся сиг скатывается в дельту Енисея, где встречается в уловах уже в ноябре–декабре (Подлесный, 1958; Андриенко, 1978). Речной туводный сиг нерестится в Енисее с конца сентября – в октябре (Подлесный, 1958). Одно из нерестилищ этого сига расположено в Енисее ниже Красноярска (Вышегородцев, Мартынюк и др., 2003).

В бассейне Турухана речной сиг нерестится в конце сентября – начале октября, живущий в озерах – до конца декабря – начала января (Головко, 1971а, б). В тундровых притоках левобережной дельты Енисея нерест начинается через 20–25 суток после ледостава и в массе проходит в ноябре (Попов, 1976а, 1978а).

Озерно-речной сиг из оз. Лама нерестится в речных водах в конце сентября – октябре, озерный – в ноябре–декабре подо льдом; сиг из оз. Кета нерестится в озере с конца декабря по первую декаду января (Разнообразие рыб..., 1999).

В оз. Хантайское и Хантайском водохранилище нерест сига наблюдается на приустьевых участках притоков и в самих притоках с середины сентября до конца ноября, в конкретных условиях – в более сжатые сроки. Во время и после нереста производители, а также неполовозрелые и пропускающие нерест сига, активно поедают выметанную икру (Романов, 1988а; Романов, Карманова, 1998).

В оз. Таймыр нерестилища озерно-речного сига расположены преимущественно в верховьях притоков (в Верхнем Таймыре в 150 км от устья). Нерест проходит в сентябре при температуре воды около 1–2 °С. Икра выметывается на участках с плотными песчаными грунтами и течением 1,5–2 км / час. Во время нереста большое количество икры сига выедается рыбами. Озерный сиг в этом водоеме нерестится в октябре–декабре на прибрежных участках озера и в устье некоторых притоков; икра откладывается на каменисто-галечные грунты или слабо заиленный песок на глубине 3–4 м при температуре около 0,1 °С, после нереста производители уходят на участки с наибольшими глубинами, обитая здесь до весеннего подъема уровня воды (Романов, Тюльпанов, 1985). Гистологический анализ гонад озерно-речного сига (а также чира и озерно-речного муксуна), проведенный В. М. Володиным (1993) осенью 1987 и 1988 гг., выявил, что в оз. Таймыр у подавляющего большинства сиговых рыб имеет место двух- и, вероятно, даже трехлетняя периодичность повторного созревания и нереста. Кроме того, у значительно процента молодых особей происходит тотальная резорбция икры. В результате из общего числа самок в составе нерестового стада ежегодно откладывает икру всего около одной трети.

В бассейне Хатанги нерест озерно-речного сига начинается перед ледоставом и заканчивается через 7–10 суток после образования ледового покрова, икра откладывается на песчаные, реже песчано-илистые грунты, ИАП в 6+ составляет в среднем 10,5 тыс. икринок, в 10+ – 13,6, в 12+ – 21,1 тыс. икринок. Нерест озерного сига Хатанги проходит со второй половины октября до начала декабря; икра выметывается на песчано-илистые грунты на глубине 3–4 м. Речной попигайский сиг Хатанги нерестится с середины ноября до се-

редины декабря, подо льдом; икра откладывается, как и у озерного сига, на песчано-илистые грунты на глубине 3–4 м (Лукьянчиков, 1967).

В верховьях Енисея в оз. Кара-Холь саянский озерный высокотельный сиг нерестится в глубоководных (70–80 м и более) озерах в конце сентября – первой половине октября, в менее глубоководных и лучше прогреваемых – в середине сентября, на участках с песчано-галечными грунтами, расположенными вблизи устьев рек или на участках слабого водослива, реже в центральной части озера. Саянский озерный низкотельный сиг в оз. Кадыш размножается с первых чисел декабря по начало января на участках с галечно-песчаным грунтом, в оз. Азас – во второй–третьей декаде ноября. У саянского озерно-речного сига, нерестилища которого расположены в приустьевой части р. Кизи-Хем – правом притоке Хамсары, по Большому Енисею у Даг-Ужарского порога, в приустьевой части р. Азас и в ряде других мест, нерест проходит с 5–10 по 20–25 сентября, основная масса рыб выметывает икру в течение недели. Нойонхольский сиг нерестится в конце октября – начале ноября (Гундризер, 1975, 1978б).

В верховьях Лены сиг начинает подъем к нерестилищам с середины сентября, нерест проходит в течение 7–10 суток, после чего производители сразу же скатываются в основное русло реки (Книжин, 1996).

В Байкале основные нерестилища озерно-речного сига расположены в притоках Верхней Ангары, в 250–300 км от ее устья (в реках Янчуй и Котера) (Рыжова, Тютрина и др., 1994), нерест проходит в сентябре. Среди озерных сегов Байкала выделяют осенне- и зимнерестящихся. Массовый нерест первых происходит 10–25 ноября, вторых – 1–12 января. В Чивыркуйском заливе популяция сига с осенне-зимним нерестом практически уничтожена, массовый нерест зимнерестящегося сига наблюдается 12–30 декабря (Мамонтов, 1969; Скрябин, 1969). Методом гидроакустических меток выявлено, что производители озерных сегов покидают нерестилища сразу после вымета половых продуктов (Карабанов, Мамонтов и др., 1982). Отложенная сигадами икра почти на 100 % выедается беспозвоночными и рыбами (Скрябин, 1969). В специально поставленных опытах икра, заложенная в декабре на нерестилищах, за месяц выедалась на 99 %, к началу выклева оставалось около 0,01 %.

Выклев личинок байкальских сегов происходит одновременно с выклевом личинок омуля – в апреле–мае. Сходны в это время личинки этих рыб и по длине – 10–12 мм. Гибель сегов на стадии личинок, которые держатся в толще воды в форме «стай» размером до 300 × 250 м, по сравнению с гибелью икры, уменьшается (Сорокин, Сорокина, 1991).

Как отмечено выше, сиви всех популяций Байкала нерестятся не ежегодно и не более чем 1,5–2 раза в течение жизни (Мамонтов, 1996а). Несмотря на относительно хорошую изученность условий питания и выживания молоди байкальского сига в разного типа водоемах (Широбоков, 1985, 1987), попыт-

ки акклиматизировать его в Иркутском и Братском водохранилищах оказались безуспешными. Рыборазводные работы по сигу в самом Байкале дают существенный положительный эффект (Тугарина, Лукьянчиков и др., 1977; Мамонтов, 1996а, 1998).

Малотычинковый сиг системы Ципо-Ципиканских озер нерестится с середины сентября до середины–конца октября. Своеобразна биология размножения многотычинкового баунтовского сига: в отличие от всех других сигов Сибири, он нерестится, как и баунтовская ряпушка, весной – в конце марта – начале апреля, подо льдом, на глубине 3–5 м, при температуре воды у поверхности льда 0,2–0,5 °С, в толще воды – 1,5–2,0, у дна – 3,0–3,5 °С. Икра выметывается на песчаные и каменистые грунты, иногда встречается и на подводной мягкой растительности. Икринки сравнительно крупные и до набухания имеют диаметр от 1,8 до 2,5 мм, в период нереста сига они активно пожираются ершом (Анпилова, 1967б). Возможные причины весеннего нереста баунтовского сига обсуждаются в монографии Г. Л. Карасева (1987). В оз. Орон многотычинковый сиг нерестится в конце ноября и, возможно, в декабре (Структура биоты..., 2006).

Нерест восточносибирского сига в водоемах Якутии происходит примерно в одни и те же сроки, обычно в конце сентября – начале октября, как правило, на участках рек со скоростью течения 2–3 км / ч, на глубине от 0,5 до 2,0 м. По характеру грунтов участки нереста различаются. Так, в условиях верховьев Вилюя сиг откладывает икру на слегка заиленных песчано-галечных или каменистых участках реки, в Лене и Индигирке – на песчаных и песчано-галечных участках. Как правило, самки выметывают икру ночью. Утром отнерестившиеся особи отходят на глубокие места со слабым течением (Кириллов, 1972). Сроки и характер нереста ледниково-равнинного и оленекского сигов в общих чертах сходны с таковыми восточносибирского, однако в подробностях размножение этих сигов изучено недостаточно (Кириллов, 1972; Кириллов, Кириллов, 1979).

Плодовитость сига-пыжьяна в пределах ареала существенно варьирует, что является отражением неравноценности условий обитания этой рыбы в водоемах Сибири и генетической разнокачественности популяций и особей. Одна самка полупроходной формы сига-пыжьяна в возрасте 4+–8+ выметывает в среднем: в Оби – 18,8 тыс. икринок, в Гыде – 11,3, в Юрибее – 19,9, в оз. Таймыр – 11, в Хатанге – 13, в Норильских озерах – 16 тыс. икринок (Венглинский, 1971; Вышегородцев, 1973б, 1978; Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко, Богданов и др., 1999; Богданов, Богданова и др., 2000; Янкова, Кадыров и др., 2003). В р. Сыня – уральском притоке Нижней Оби, ИАП 553 проанализированных в 1974–1985 гг. П. А. Кочетковым (1986) особей сига в 3+–11+ длиной (L) 23–38 см и массой 160–890 г колебалась от 4,0 до 46 тыс. икринок; в 1985 г. плодовитость рыб в 5+ составила в среднем 10,1;

в 7+ – 18,5, в 9+ – 30,7, в 11+ – 33,4 тыс. икринок. В р. Северная Сосьва ИАП сига в 4+ – 9+ в 1982 г. колебалась в пределах 16–49, в 2000 г. – 13–36 тыс. икринок (Экология рыб..., 2006). У озерно-речного сига Ямала ИАП колеблется от 3,9 до 73,0 тыс. икринок (Венглинский, 1971). Плодовитость полупроходного сига из Енисея достигает 49 тыс. икринок (Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко, Богданов и др., 1999).

Существенно ниже плодовитость сига из горных озер на юге Сибири. У телецкого сига из оз. Телецкое ИАП составляет в 4+ 1,0 тыс. икринок, в 10+ – 9,3 тыс., из р. Чулышман в этих же возрастных группах – соответственно 2,1 и 11,2 тыс. (Бочкарев, Гафина, 1993, 1996), из оз. Черное – 4–5 тыс. (Иоганзен, Моисеев, 1955). ИАП сига Правдина из оз. Телецкое еще меньше и колеблется от 822 икринок в 3+ до 918 икринок в 5+ (Гундризер, 1962; Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Бочкарев, Гафина, 1993).

У саянского озерного высокотелого сига плодовитость самок массой 500 г составляет 10–11 тыс. икринок, массой 800–1 200 г – 18–22 тыс. икринок; у саянского озерного низкотелого из оз. Азас: в 3+ – 2,5 тыс., в 4+ – 3,6, в 5+ – 4,2, в 6+ – 5,2 тыс., из оз. Кадыш у самок массой от 108 до 240 г – 2,5–5,2 тыс. икринок (Гундризер, 1975, 1978б).

В левобережье Нижнего Енисея плодовитость речного сига из Турухана колеблется по возрастным группам от 7,2 до 24,5 тыс. икринок (Головко, 1971б), из Танамы – 5,7–22,6, в среднем составляя 11,9 тыс. икринок (Попов, 1975а, 1978а). В правобережье Нижнего Енисея ИАП речного туводного сига из Курейки колеблется в пределах 6–24 тыс. икринок (Андриенко, Богданов и др., 1999), из оз. Хантайское – 5–18,5 (в среднем – 15,8). У сига из Хантайского водохранилища в первые годы существования водоема плодовитость равнялась 3,4–74,6, в среднем – 17,8 тыс. икринок (Романов, 1988а), но в последующем она снизилась до среднего значения 8,3 тыс. икринок (Романов, Карманова, 2004; Романов, 2005). В оз. Таймыр озерно-речной сиг выметывает 6–33, в среднем – 17,5 тыс. икринок, озерный сиг – 7–36,7, в среднем – 15,7 тыс. икринок (Романов, Тюльпанов, 1985).

В притоке Братского водохранилища – р. Иркут плодовитость сига в 5+–8+ колеблется в пределах 11,7–35,1 тыс., в среднем составляя 22 тыс. икринок, у тугорослого сига массой 273 г из малокормного оз. Гузен (верховья р. Ока) – 5,9 тыс. икринок (Демин, 1994а). В верховьях Лены ИАП сига в 6+ равняется 5,3 тыс. икринок, в 7+ – 8,7, в 8+ – 10,1, в 10+ – 14,5, в 15+ – 15,9 тыс. икринок; в оз. Дальнее плодовитость сига меньше и в 7+ при массе самок 314 г составляет 4,0, в 8+ и 434 г – 3,0 тыс. икринок (Книжин, 1996).

Высокой плодовитостью обладают самки байкальских сигов: озерный в 7+ выметывает в среднем 24 тыс. икринки, озерно-речной – 41, в 12+ – 56 и 77 тыс. икринок соответственно (Скрябин, 1969). Напротив, низкая плодовитость характерна для сигов из Цыпо-Цыпиканских озер: у малотычинкового у

особей в 5+ она колеблется от 6 до 13 тыс. икринок, в 10+ – соответственно от 9 до 13, в 14+ – от 13,7 до 19 тыс. икринок; у многотычинкового (с весенним нерестом) в 2+ – от 0,4 до 1,6, в 4+ – от 0,6 до 3,4, в 5+ – от 1,0 до 3,8, в 7+ – от 2,2 до 4,8 тыс. икринок (Скрябин, 1977). ИАП малотычинкового медленнорастущего сига из оз. Орон составляет 2,6–14,2, в среднем – 6,6 тыс. икринок, быстрорастущего сига – 5,2–24,6, в среднем – 11,1 тыс. икринок (Калашников, 1978), многотычинкового в 10+ и 11+ (по 5 экз.) – 3,2–4,0, в среднем – 3,6 тыс. икринок (Структура биоты..., 2006).

У восточносибирского сига из водоемов Якутии ИАП в 6+–11+ колеблется от 10 до 35 тыс. икринок. Плодовитость ледниково-равнинного сига из этих водоемов существенно выше и в указанном интервале возрастов составляет 20–97, в среднем – 44 тыс. икринок. Плодовитость оленекского сига равняется 2,8–39, в среднем – 6,5 тыс. икринок. В Вилюйском водохранилище ИАП сига длиной (*ac*) 33–35 см составляет в среднем 5,9 тыс. икринок, длиной 38–40 см – 9,5, 43–45 см – 16,1, длиной 48–50 см – 27,2 тыс. икринок. Максимальная ИАП – 33,5 тыс. икринок, отмечена у самки длиной 50 см и массой 1 720 г (Кириллов, 1972; Кириллов, Тяптиргянов, 1975; Кириллов, Кириллов и др., 1979; Кириллов, 1989).

Период развития оплодотворенной икры сига-пыжьяна близок к таковому других сиговых и продолжается в условиях притоков Нижней Оби 200–270 суток. Небольшой процент эмбрионов развивается быстрее – 185–190 суток. Основная масса личинок вылупляется с конца апреля до начала июня. Их длина во время выклева – 8,3–11,3 мм. Скат личинок с нерестилиц в низовья происходит, как правило, до распаления льда. Скорость их сноса в Обь примерно 25–30 км / сутки. Смертность личинок в районе нерестилиц составляет около 10 %, в случае, если вылупление происходит по открытой воде, смертность возрастает до 50 % (Богданов, 1984).

При инкубации икры на омулево-сиговых заводах Байкала начало массового выклева личинок сига наблюдается при 160–200, в среднем – 173 градусоднях, при температуре инкубации 5–8 °С и завершается в последней декаде мая. В естественных условиях выклев личинок озерного сига происходит в то время, когда Байкал еще покрыт льдом, под нижней кромкой которого уже сравнительно хорошо развит наннопланктон, представителями которого (инфузориями, коловратками и науплиальными стадиями копепоид) личинки сига и начинают питаться через несколько часов после выклева, еще при наличии питательных веществ в желточном мешке. Полная резорбция желточного мешка происходит на 7-е сутки после выклева. На 40–50-е сутки после выклева заканчивается личиночный и наступает мальковый этап развития сига; на 60-е сутки длина малька составляет около 8 см, его тело покрыто чешуей, рыбы питаются в основном зообентосом, но продолжают поедать и планктон (Черняев, 1973).

Сравнительно подробно характер эмбрионального, личиночного и малькового развития озерного сига Байкала изучался Ж. А. Черняевым (1973).

Интересно отметить, что предличинки байкальского сига, вынутые из оболочек за 15–20 суток до их выклева, вполне жизнеспособны и через 2–4 часа при 8 °С начинали питаться (Козлова, 2001). В условиях эксперимента, проведенного Н. И. Козловой (2001) в аквариумных установках, было выявлено, что байкальский сиг наиболее чувствителен к колебаниям температуры воды в личиночный период развития. При этом оптимальная температура 8–12, летальная – 19,5–23,4 °С. На стадии малька сиг предпочитает градиент температур 11–17, с наибольшим предпочтением 15–16, верхнее критическое значение температуры составляет 28–30,1 °С. В возрасте рыб 150 суток оптимальной температурой для них является 9–12 °С, верхняя летальная – 26,8–29 °С. В возрасте двух лет термопреферендум составляет 7–10 °С, а верхний критический максимум остается прежним. В варианте эксперимента, когда температура выращивания была ниже оптимальной, а остальные условия наиболее благоприятными, наблюдалось замедление роста и развития молоди сига.

Инкубационный период у осеннерестящихся сегов Ципо-Ципиканской системы озер составляет 210 суток (Скрябин, 1977), у баунтовского сига – 78–81 суток при температуре воды 3 °С. Баунтовский сиг в условиях натурального эксперимента при температуре воды 12,6 °С на 13-е сутки после вылупления имел 13 мм длины, на 21-е сутки (12 °С) – 15 мм, на 27-е сутки (13,5 °С) – 16,7 мм, на 36-е сутки (16–17 °С) – 23,5 мм, через 80 суток после вылупления – 62–68 мм длины и 1,9–2,6 г массы – мальки активно питались как организмами планктона так и бентоса (Черняев, Пичугин, 1999). В озерах выклев этого сига происходит в конце мая – начале июня, длина личинок при выклеве 10–11 мм, масса 8–9 мг. Этап смешанного питания личинок наступает при температуре воды около 8 °С через 3–4 суток после выклева и длится при 17 °С около 3 суток, при 11,8 °С – около 5 суток. Этап питания микропланктоном длится при температуре воды в среднем 12,4 °С около 12 суток, при 17 °С – около 9 суток. Переход к питанию мезопланктоном происходит при достижении личинками в среднем около 20 мм, этот этап при 16–19 °С длится около 15 суток и завершается по достижении личинками около 5 см длины и развитии чешуйного покрова. В итоге длительность личиночного развития баунтовского сига с момента вылупления до образования чешуи составляет 30–36 суток, после чего наступает мальковый период онтогенеза (Анпилова, 1967б).

Говоря о размножении баунтовского осеннерестящегося сига, нельзя не отметить наблюдавшийся В. М. Анпиловой (1965) в условиях натурального эксперимента факт передифференцировки пола у 10 особей двухгодовалых са-

мок этой рыбы, живших в течение пяти месяцев (с мая по конец сентября 1955 г.) в пруду при температуре воды 7–10 °С. В начале эксперимента овоциты яичников находились в стадии протоплазматического роста (II стадия зрелости), в конце эксперимента небольшая часть овоцитов находилась по-прежнему во II стадии зрелости, а основная же часть их была резорбирована и замещена мужскими половыми клетками разных генераций. В контрольной группе самок, живших в «теплом» пруду при температуре 8–22 °С, процесс созревания протекал нормально и в конце сентября овоциты перешли в период трофоплазматического роста (III стадия зрелости).

Питание. Основу питания молоди сига-пыжьяна на первом-втором годах жизни составляют организмы зоопланктона, в меньшей степени – зообентоса (Москаленко, 1971; Кирилов, 1972; Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Сорокин, Сорокина, 1988). В низовьях Енисея удельный вес зоопланктона в пище годовиков составляет в реке 40 %, в озерах – 60 % (Грезе, 1957a). В среднем течении Лены молодь потребляет, помимо рачков планктона и коловраток, личинок хирономид, симулиид, одноклеточные водоросли (Кириллов, 1972).

Взрослый сиг во всех реках Сибири питается организмами бентоса и нектобентоса. В пойменной системе низовий Оби он поедает мелких моллюсков, рачков эстерия, щитней. Большой удельный вес в пище сига имеют водяной ослик, пиявки, личинки ручейников и поденок, которых рыбы находят в прибрежной растительности. По некоторым подсчетам, для насыщения крупного сига в возрасте 6–7 лет требуется 70 г животной пищи, это примерно 410 мелких моллюсков или 70 щитней или 275 рачков эстерия. Сиг охотно поедает икру как своего, так и других видов рыб. Летом и осенью использует в пищу и падающих в воду воздушных насекомых (Венглинский, 1971, 1977).

В Надыме рацион питания сига-пыжьяна состоит из ракушковых рачков, щитней, личинок хирономид, моллюсков, жуков-гребляков; основными пищевыми конкурентами сига являются чир и ерш (Коломин, Игнатьев, 1971; Коломин, 1974б, в). В р. Юрибей (Гыданский п-ов) в период открытой воды главную роль в питании сига играют моллюски (81 % встречаемости), за которыми следуют личинки хирономид (37,5 %), однако у сига, нагуливающегося в придаточных водоемах реки в питании доминируют личинки хирономид (70 %), за которыми следуют моллюски (47,6 %) и имаго воздушных насекомых (29 %). Осенью в желудках сига из этой реки обнаруживается девятиглая колюшка и икра сиговых. Зимой интенсивность питания заметно снижается, но совсем не прекращается (Вышегородцев, 1978). В оз. Телецкое телецкий сиг является бентофагом, сиг Правдина – планктофагом и питается в течение всего года преимущественно крупными особями кладоцер и копепод, которых он процеживает главным образом в верхнем 50-метровом слое воды (Зуйкова, Бочкарев, 2002). Изредка в желудках сига Правдина встреча-

ются организмы зообентоса – очень мелкие личинки хирономид (Гундризер, Йоганзен и др., 1981).

На основных нагульных площадях в дельте Енисея сиг-пыжьян питается моллюсками и амфиподами, составляющими в среднем 65 и 18 % его рациона (Подлесный, 1958). Таков же примерно рацион питания сига в Хатангском заливе (Лукьянчиков, 1967) и дельте Лены (Кириллов, 1972). В среднем течении этой реки в летний период сиг питается личинками симулиид, хирономид, поденок, ручейников, летающими формами упавших на воду муравьев, моллюсками, икрой и молодь рыб (Кириллов, 1972).

В левобережье Нижнего Енисея – в р. Танама сеголетки сига длиной 26–29 мм питаются зоопланктоном, в составе пищи взрослых рыб отмечено 14 групп организмов, в том числе личинки насекомых, моллюски, амфиподы, мизиды, икра и молодь рыб, остатки растительности; в период открытой воды в желудочно-кишечных трактах преобладают личинки хирономид (34,3 % массы), моллюски (32 %), личинки ручейников (16 %), бокоплавцы (4 %); в период половодья в желудках сига в массе обнаружены дождевые черви, попадающие в воду из верхнего слоя почв (Попов, 1978a).

В оз. Таймыр озерно-речной сиг до наступления половой зрелости питается в основном личинками хирономид, а также личинками других насекомых, мизидами и гаммаридами, в небольшой степени растительностью. С 6+ спектр питания рыб расширяется до 10 компонентов и включает, кроме названных объектов, жуков, икру и рыб. Уже в 2+ в пище сига встречаются рыбы, с 8+ его рацион на 90–100 % состоит из бычков-подкаменщиков, в меньшей степени – колюшки, а также икры рыб (Романов, Тюльпанов, 1985). Озерный сиг в оз. Таймыр – бентофаг, его пищевой спектр состоит из 14 компонентов (олигохеты, моллюски, остракоды, клещи, детрит, молодь рыб и др.), из которых в озере основной пищей являются мизиды и гаммариды, в реках и придаточных водоемах – личинки хирономид. Заметный удельный вес в пище этого сига занимают гидрофиты, осенью – икра сиговых. Наиболее активно обе формы сига питаются в озере и его притоках в июле–августе. В период нереста многие производители питаются малоактивно, как и в зимний период, когда наполнение их желудочно-кишечных трактов снижается до 22–5 % (Романова, Романов, 1975, 1988; Малинин, Поддубный и др., 1988).

Саянский озерный высокотельный сиг – бентофаг, с преобладанием в пище личинок хирономид, реже встречаются мелкие формы моллюсков и бокоплавцы, в сентябре наполнение желудочно-кишечных трактов составляет 130–140 %. Саянский озерный низкотельный сиг во взрослом состоянии потребляет в пищу зоопланктон и зообентос, предпочитая последний. Этот сиг интенсивно питается в течение всего года, кроме преднерестового и нерестового периодов. Нойнхольский сиг в летний период преимущественно планктофаг, на организмы бентоса – моллюсков и личинок хирономид, приходится лишь

3,6 % содержимого желудочно-кишечных трактов. Причины преобладания в пище нойнхольского сига зоопланктона – глубоководность озера и небольшой процент в нем мелководий с развитым зообентосом (Гундризер, 1975, 1978б).

В притоках и озерах верховьев Лены характер питания сига зависит от степени трофности водоема, в котором этот вид рыб обитает: в реках и олиготрофных озерах основная пища сига – реофильные донные беспозвоночные (ручейники, поденки, веснянки), в мезотрофных озерах и придаточных водоемах – моллюски, хирономиды, поденки, гаммариды, в эвтрофных – моллюски. За 10–15 дней до начала нереста производители сига почти полностью прекращают питаться, на нерестилищах процент рыб с пустыми желудками достигает 80 %, а наполняемость желудочно-кишечных трактов у остальных 20 % особей слабая и не превышает 25,4 %. После окончания нереста и ската в основное русло сиг возобновляет питание, индекс наполнения желудочно-кишечных трактов возрастает в среднем до 111,4 ‰ (45–285,5) (Книжин, 1996).

В Байкале сиг-пыжьян почти на 100 % питается животными организмами планктона (ветвистоусые), нектобентоса (амфиподы) и бентоса (моллюски, остракоды, личинки хирономид, ручейников и других насекомых, олигохеты и полихеты). В желудках половозрелых сигов часто встречаются остатки рыб, главным образом бычки (Скрябин, 1969). На Селенгинском мелководье молодь сига до 4 лет питается дафниями и циклопами, а взрослые особи – преимущественно амфиподами, а также моллюсками, олигохетами, личинками хирономид, рыбой. В Малом Море сиг до 3–4-летнего возраста является планктофагом, но в небольшом количестве потребляет и хирономид, моллюсков, остракод; с 5-летнего возраста пища сига в основном состоит из моллюсков летом и амфипод зимой и весной, рыба в желудках встречается редко (Устюжанина-Гурова, 1971а).

Бентофагом является сиг в Ангарских водохранилищах. Характерной чертой в питании сига из Братского водохранилища является заметный удельный вес, иногда до 30 % массы пищевого комка, детрито-иловой смеси (Тугарина, 1969; Тугарина, Купчинская, 1977).

В Цыпо-Цыпиканский озерах малотычинковый озерно-речной и озерный сизи питаются преимущественно организмами зообентоса и, в меньшей степени, планктона и нектобентоса, в период нереста рыб – их икрой. В отличие от озерно-речного, в питании озерного сига более заметную роль играют амфиподы. Большую часть года в желудочно-кишечном тракте сигов по частоте встречаемости и по массе доминируют личинки хирономид, моллюски и олигохеты. Во время нерестового хода и нереста обе формы сига практически не питаются, приступая к активному нагулу сразу после размножения. Многотычинковый баунтовский сиг – планктофаг, основу его питания составляют организмы зоопланктона, на долю которых приходится около 90 % по частоте встречаемости. Около 10 % по частоте встречаемости приходится на амфипод и личинок

насекомых, изредка в желудках рыб встречается икра, в том числе своего вида. В период нереста этот сиг также не питается. Говоря о питании сигов в Цыпо-Цыпиканской системе озер, следует отметить, что многотычинковый сиг конкурирует в небольшой степени на этой почве с молодь других рыб, а малотычинковые сиги – с ершом, окунем и налимом; сами сиги поедаются в озерах окунем, налимом и щукой (Анпилова, 1967б; Скрябин, 1977).

В оз. Орон малотычинковый сиг во взрослом состоянии – бентофаг, и лишь в небольшой степени питается зоопланктоном и рыбой (молодь пестроногого подкаменщика). Среднетычинковый сиг, который обитает преимущественно в пределах глубоководной котловины озера, также бентофаг, и лишь в августе, когда биомасса бентоса заметно снижается в результате вылета хириноид, в питании этой формы сига заметную роль играет и зоопланктон (Структура биоты..., 2006).

Восточносибирский сиг в летний период питается преимущественно личинками хириноид, ручейников, которых поедает в любые часы суток, кроме утренних. В полдень в желудках рыб преобладают взрослые формы воздушных насекомых: наездников, ос, слепней, а также личинки долгоножек и комаров-звонцов. В вечерние часы, кроме беспозвоночных, в желудках крупных сигов обнаруживаются остатки рыб: тугуна, сига, окуня, ерша и ельца. В целом, сказанное свидетельствует о высокой активности питания и широком спектре пищевых объектов сига в водоемах Восточной Сибири в наиболее благоприятный период нагула. Также следует отметить, что высокая частота встречаемость рыб в желудках сига отмечается не только летом, но и во все сезоны года.

Характер питания ледниково-равнинного и оленекского сигов в водоемах Якутии в значительной степени схож с таковым восточносибирского. Основными компонентами в рационе ледниково-равнинного сига являются моллюски, личинки ручейников и хириноид. Также в его желудках обнаруживаются бокоплав, взрослые комары и мошки, ракушковые ракообразные, жуки-водолюбы, клещи, веслоногие ракообразные, икра гольца. Эврифагом является и оленекский сиг, набор кормов которого состоит из 10–12 компонентов, в том числе пиявок, бокоплавов, олигохет, взрослых форм комаров и мошек, водорослей, макрофитов, мальков и икры рыб (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Кириллов, Тяптырянов, 1975; Кириллов, 1975, 2002а).

Вылов. В бассейне Оби максимальный вылов сига, по данным Нижнеобьрыбвода, отмечен в 1958 г. – 12,5 тыс. ц. С 1971 по 1980 г. ежегодная добыча этой рыбы (главным образом в низовьях Оби) колебалась от 0,5 до 7,8, в среднем составив 6,5 тыс. ц. В настоящее время вылавливается 3,0–4,6 тыс. ц сига в год (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003; Янкова, Кадыров и др., 2003).

В оз. Телецкое сиг-пыжьян являлся промысловым видом вплоть до конца 1970-х гг. Его годовые уловы не превышали 20–30 ц и лишь в 1930 г. было

добыто 75 ц. В настоящее время промысловый лов этой рыбы в озере полностью запрещен в связи с ее малочисленностью и ценностью в научном отношении. Промысловый лов сига Правдина никогда не велся. Во время подъема из Бии в озеро этот сижок вылавливается местными жителями в ловушки типа «вентерь». Известен случай, когда в 1955 г. за одно притонение невода в мелководном заливе Бии было выловлено около 8 ц этой рыбы. В настоящее время сиг Правдина занесен в Красную книгу республики Алтай и его лов полностью запрещен (Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003, 2004).

В бассейне Енисея с 1954 по 1966 г. ежегодно вылавливалось 5,0–7,0 тыс. ц, с 1986 по 1990 г. – 3,7–4,0 тыс. ц сига. В конце XX в. добывалось не более 2,5–3,0 тыс. ц (Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко, 1996).

В Байкале с 1938 по 1955 г. ежегодно добывалось от 235 (1951 г.) до 1 782 ц (1942 г.), в среднем – 854 ц сига (Кожов, Спелит, 1958а, б). Облов преднерестовых и нерестовых скоплений озерного сига был связан с его концентрацией на небольших нерестовых участках. В остальные сезоны года этот сиг держатся на больших глубинах и промысловых концентраций не образуют. С 1960 г. лов сига на нерестилищах был запрещен и он стал фигурировать в статистике вылова в качестве прилова при добыче омуля. С 1960 по 1964 г. зафиксирована добыча 300 ц сига в год, что являлось существенно заниженной величиной (Скрябин, 1969). В конце XX в. наметилась тенденция увеличения численности сига в озере, главным образом, благодаря проведенным с 1980 по 1993 г. работам по инкубации его икры на рыбоводных заводах и выпуску подрощенной молоди на участках естественного нереста.

Озерно-речной баргузинский сиг находится на грани исчезновения – в 1997 г. численность его нерестового стада оценивалась в 600–700, а в 1998 г. – в 300 экз. (Мамонтов, 1998).

В озерах и реках Ципо-Ципиканской системы с 1939 по 1945 г. вылавливалось от 100 до 320 ц, в среднем 220 ц, с 1947 по 1958 г. – от 100 до 600 ц, в среднем – 300 ц сига в год (Скрябин, 1977). Весенне-нерестующего сига Бунтовских озер предлагается включить в Красные книги МСОП, России и Бурятии (Биоразнообразии байкальской..., 1999).

В водоемах Якутии удельный вес сига-пыжьяна в добыче промысловых видов рыб невелик, поскольку его запасы здесь ограничены. Одним из важных факторов, сдерживающих рост численности сига в водоемах этого региона, является сильный пресс хищничества со стороны других рыб (щуки, ленка, плотвы, ельца, тайменя, налима, чукучана и др.), в большом количестве поедающих икру, молодь и взрослых особей сига. Однако самое большое влияние на численность восточносибирского сига оказывает промысел. Ледниково-равнинный сиг заселяет труднодоступные водоемы, в связи с чем вылов его ограничен, а удельный вес в общей добыче сига в Якутии относительно невелик. Численность оленекского сига относительно небольшая, он добывается

местными жителями для собственных нужд. В общей сложности, в водоемах Якутии с 1944 по 1953 г. ежегодно вылавливалось в среднем около тысячи центнеров, с 1954 по 1963 г. – 1,4 тыс. ц, с 1964 по 1973 г. – 3,3, с 1974 по 1983 г. – 4,1, с 1984 по 1993 г. – 4,0, с 1994 по 2000 г. – 2,4 тыс. ц сига-пыжьяна (Кириллов, 1972; Кириллов, 2002a; Кириллов, Саввинов и др., 2004).

5.4. Сиг-лудога – *Coregonus lavaretus ludoga* Poljakow, 1874

Ранее этот сиг рассматривался в качестве подвида, в настоящее время входит в группу малотычинковых сигов *C. l. lavaretus* (Решетников, 1980). Исконно обитает в Ладожском и Онежском озерах, где питается главным образом зообентосом, половозрелым становится в 3+–4+, размножается в прибрежной зоне озер на галечниковом грунте (Никольский, 1971).

В 1930-х гг. XX в. сиг-лудога был завезен на стадии оплодотворенной икры и молоди в ряд озер Зауралья, а также в оз. Большое, расположенное в верхнем течении Чулыма (бассейн Оби). В оз. Большое сиг прижился. Нерестится он здесь, как и на родине, в конце октября – начале ноября при температуре воды 3,5–4 °С. Молодь питается исключительно планктоном, взрослые особи – бентосом и крупными формами зоопланктона. В первые десятилетия после вселения, сиг-лудога и в оз. Большое и в ряде других озер Западной Сибири отличался ускоренным линейным и весовым ростом по сравнению с лудогой из Ладожского озера. Например, в возрасте четырех лет в оз. Большое рыбы имели 36 см длины и 600 г массы, а в Ладожском озере – лишь 30 см. Однако в последующем темп роста акклиматизанта заметно снизился из-за вселения в оз. Большое и др. водоемы других сиговых рыб, а также возросшей интенсивности промысла лудоги (Иоганзен, Петкевич, 1951; Гундризер, Иоганзен и др., 1984).

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

В актах Якутской воеводской избы 1639–1647 гг. записано: «Шестьсоть мусуновъ провеслых соленьихъ, два беремени юколы» (1641 г.), в книге печатных пошлин Туруханского зимовья: «Отпущено его промыслу просолной рыбы муксунов и осетрины и жиру рыба» (1651 г.) (Гурулев, 1967).

Характерные признаки. D III–V – 9–13 (чаще IV – 11), P I – 13–17, V II – 9–13, A III–V – 10–14 (IV – 12). Жаберных тычинок – 42–65, в Норильских озерах – до 78; LL – 80–107 (чаще – 87–94). Позвонков – 61–65 (чаще – 62). Пилорических придатков – 163–326 (Бег, 1948; Решетников, 1980). Кариотип: 2n = 76–80/78, NF = 100 (Атлас пресноводных..., 2003). Рот нижний, рыло тупое и вытянутое. Ширина рыльной площадки в 1,5–2,2 раза больше ее высоты. Череп спереди сужается. Тело за головой круто поднимается вверх (рис. 15).

Большая верхняя челюсть заметно выдается над нижней. Длина верхней челюсти в 2,5–3,5 раза больше ее ширины. Окраска чешуи серебристая, у муксуна из Норильских озер она может быть золотисто-желтой. Подвиды не выделены (Решетников, 1980; Романов, 1999; Атлас пресноводных..., 2003).

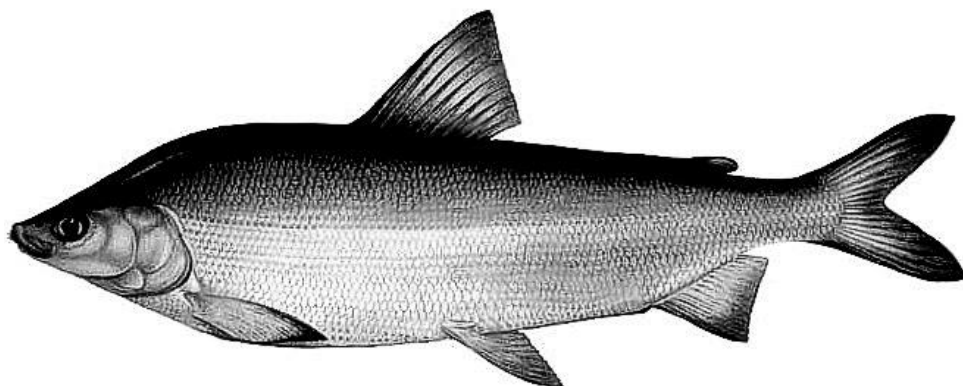


Рис. 15. Муксун

Распространение и миграции. Муксун населяет все крупные реки Сибири – от Кары на западе до Колымы на востоке. Является типичным полупроходным видом и образует локальные стада, связанные с главными реками, впадающими в Северный Ледовитый океан – Обью, Гыдой, Енисеем, Пясиной, Хатангой, Анабаром, Леной, Яной, Индигиркой и Колымой. Северная граница распространения муксуна проходит по линии стыка пресных речных вод с осолоненными прибрежными водами полярных морей. Южная граница, по которой расположены нерестилища обского, енисейского и ленского муксуна, проходит по 58–62° с. ш. (Москаленко, 1971; Кириллов, 1972).

В периоды увеличенного речного стока и, в связи с этим, интенсивного опреснения прибрежных морских вод, места нагула муксуна разных стад частично совпадают. Происходит обмен особями между обским и гыданским, гыданским и енисейским, енисейским, пясинским и таймырским стадами и т. д. В бассейне Карского моря полупроходная форма муксуна образует и жилые формы, обитающие в озерно-речных системах Ямала и Таймыра (Москаленко, 1971).

Основные места зимовки обского полупроходного муксуна – южная и средняя части Обской губы. Весной муксун распределяется по местам нагула на север до р. Тамбей и на юг до Мужевской поймы Оби. При этом молодь (в основном до 2+) остается в губе, а большая часть стада заходит в дельту реки. Значительное количество муксуна сосредоточивается на лето на салмах

(протоках) Надымской Оби. Здесь концентрируются преимущественно неполовозрелые особи и рыбы, пропускающие по разным причинам очередной нерест. В целом, в период весенне-летнего нагула на мелководьях Нижней Оби нагуливается муксун разных возрастов и в разном физиологическом состоянии. В 1987–1990 гг. соотношение незрелых, пропускающих нерест и самок с отсроченным созреванием равнялось 47, 34 и 19 % соответственно. Половозрелые, нерестящиеся в текущем году самки составляли в этот период наблюдений 55–65 % от численности всех особей нагульного стада (Москаленко, 1971; Никонов, 1977а; Селюков, Мостовой, 1994; Селюков, 2002а).

Заходит муксун из Обской губы на нагул и в дельтовые участки рек Пур и Таз, состоящие из многочисленных рукавов, протоков и соров. В Тазовской губе он появляется в конце июня – начале июля, после завершения массового (вонзевого) хода пеляди, сига и чира из губы в названные реки. Период нагула муксуна длится в районе Тазовской губы более трех месяцев. Основная масса муксуна, нагуливающегося в реках Пур и Таз, скатывается в южную часть Тазовской губы до ледостава, откуда вместе с частью стада, кормившегося летом в губе, уходит в среднюю часть Обской губы, избегая тем самым отрицательного влияния зимнего замора. Таким образом, Тазовская губа и низовья рек Пур и Таз являются местами нагула как неполовозрелого, так пропускающего нерест муксуна в возрасте до 13 лет. Особи, которые будут нереститься в текущем году, начинают встречаться в уловах в небольшом числе только в верхних участках дельты Оби (Никонов, 1977а; Чертыковцев, 2002). По данным Г. И. Никонова (1977а), в среднем и верхнем течении р. Таз имеется локальная, небольшая по численности и не связанная с обским стадом популяция муксуна, весь жизненный цикл которого проходит в бассейне этой реки. В небольшом числе заходит муксун на нагул и, реже, на нерест в низовья Тобола (Карасев, 2003).

Места нереста обского муксуна расположены в Средней Оби, на расстоянии почти 2 000 км от устья реки, на участке протяженностью около 150 км – от с. Никольское до с. Киреевское (Томская область). Нерестилища этой рыбы в реках Томь и Чулым к концу XX в. утратили свое былое значение (Чупретов, Замятин, 1990; Еньшина, 1999; Селюков, 2002а). К нерестилищам производители муксуна начинают подниматься из Обской губы в июне. Средняя скорость продвижения – 18–20 км / сутки. В дельте Оби нерестовое стадо муксуна появляется в первой половине июня, в Березовском районе – в середине июля, у Колпашево – в сентябре, в районе нерестилищ – в октябре – начале ноября. Когда первые производители подходят к нерестилищам, последние производители находятся еще в пределах нижнего участка Средней Оби, в результате нерестовое стадо рассредоточивается по Оби на многие сотни километров. Конкретные сроки начала и хода нерестовой миграции, других ее характеристик, определяются физиологическим состоянием рыб, температурой воды в

реке и ее уречным режимом (Москаленко, 1971; Еньшина, 1999). После нереста большинство производителей муксуна не успевают скатиться в Обскую губу до наступления замора, зимуют южнее границы заморных вод и вниз по реке спускаются в течение весны и начала лета следующего года. Лишь немногим особям удастся миновать заморную зону в условиях достаточной концентрации кислорода. Небольшая часть производителей остается после нереста на нагул в пределах Средней Оби (Москаленко, 1971).

Как отмечено выше, в крупных озерно-речных системах Ямала имеются небольшие озерно-речные стада муксуна, которые нагуливаются на предустьевых участках и в дельте рек, а на нерест поднимаются с середины августа в их верховья. В некоторых крупных озерах обитает озерная форма муксуна (Венглинский, 1971; Богданов, Богданова и др., 2000). Единичные особи этой рыбы отмечены в низовьях р. Надым (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974б). В Гыданском заливе муксун обитает в его южной части. Летом встречается у о-ва Олений, в районе Юрацкой губы, в июле заходит в небольшом числе на нагул и, возможно, на нерест в низовья р. Юрибей (Вышегородцев, 1972, 1973б).

В 1974 г. личинки обского муксуна были выпущены вместе с личинками пеляди в олиготрофные высокогорные (~ 1 500 м над уровнем моря), сравнительно глубокие (в среднем – 7,5–12 м), небольшие по площади озера Улаганской системы Алтая – Сарулу-Коль, Талду-Коль. Муксун в озерах прижился, достиг половой зрелости и стал размножаться, однако высокой численности не достиг в связи со слабым развитием в водоемах кормовой базы – как планктона, так и бентоса. К настоящему времени муксун из этих озер не исчез, но в уловах (рыбаков-любителей) редок (Вершинин, Гундризер и др., 1979; Гундризер, Зимин и др., 2001; Попков, 2005а). Вселение муксуна в большие озера Новосибирской области (Чаны, Убинское и Сартлан) положительного результата не дали (Злоказов, Нестеренко и др., 1978; Злоказов, Сецко и др., 1989, 1991; Воскобойников, 1997).

В Енисее места нагула муксуна расположены в дельте, губе и южной части енисейского залива. На нерест он поднимается вверх по реке до Осиновского порога на расстояние 800–1 500 км от мест нагула (Подлесный, 1958; Москаленко, 1971; Куклин, 1976; Андриенко, Куклин, 1989; Криницын, 1989; Андриенко, Богданов и др., 1999). В небольшом числе неполовозрелый муксун заходит на нагул в левобережные притоки Нижнего Енисея – от Турухана на юге до Танама на севере (Головкин, 1973а; Попов, 1978а). В водоемах бассейна р. Хантайка муксун не встречается, но в устьевую часть реки в небольшом числе, видимо, заходит (Романов, 1999, 2004а). В Пясину муксун заходит на нагул и нерест и встречается на всем протяжении реки до Пясинского залива включительно (Ольшанская, 1965; Крупицкий, 1975). В Норильских

озерах и оз. Анама (плато Путорана) имеется жилая форма муксуна (Ольшанская, 1965; Сиделев, 1981).

Енисейский муксун выдерживает соленость морских вод до 10–14 ‰, но предпочитает нагуливаться при солености не более 5 ‰. На участки залива с более высокой соленостью (на глубины более 10 м) муксун в массе не выходит, несмотря на то что кормовая база для него на этих участках существенно богаче, чем на южнее расположенных – мелководных и распресненных. В летний период северная граница распространения муксуна находится в прибрежье Енисейского залива, южная – в районе Дудинки (70° с. ш.). Осенью по мере уменьшения стока Енисея и наступления морских вод муксун уходит из залива в губу, особенно интенсивно – в конце октября – первой половине ноября. В конце зимы при минимальном речном стоке и дальнейшем проникновении в губу соленых вод муксун отходит в южную ее часть, возвращаясь в северные участки губы только во время весеннего увеличения речного стока (Куклин, 1976, 1982; Криницын, 1989). В губе муксун обитает круглый год, при этом, чем севернее находится участок нагула, тем больший процент рыб в нагульном стаде состоит из рыб младших возрастов. Муксун старших возрастов предпочитает нагуливаться в южной части губы, придерживаясь приглубых участков (до 15–20 м) и питаясь здесь амфиподами и молодью морского таракана. Молодь муксуна держится на отмелях левобережья губы (бухты Иннокентьевская и Дорофеевская), где хорошо развит зоопланктон (до 450 мг / м³) и зообентос (до 12 г / м²). Сеголетки и годовики муксуна в июле–сентябре повсеместно обитают в протоках дельты, губе и горле Енисея, придерживаясь мелководных, хорошо прогреваемых заливов и бухт; на всем протяжении дельты они составляют от 5 до 65 % численности по отношению к другим видам рыб (Куклин, 1976, 1982).

Подъем нерестового стада муксуна вверх по Енисею начинается в июле и заканчивается в октябре. Нерестилища расположены на расстоянии 600–1 179 км от устья Енисея, на отрезке реки между селами Карасино и Верхнеимбатское. В годы большой численности муксун поднимается до с. Ворогово (1 558 км от устья). Скот отнерестившейся рыбы начинается в ноябре и продолжается в течение всех зимних месяцев (Куклин, 1976, 1982).

Небольшое стадо полупроходного муксуна дислоцируется в Таймырской губе, откуда он поднимается в Нижнюю Таймыру и частично – в Верхнюю Таймыру на нерест. В оз. Таймыр имеется немногочисленное стадо туводного муксуна (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985; Богданов, Богданова, 1996).

В Хатангском заливе и губе муксун обитает круглый год, в Хатанге и хетте – в массе только летом, в небольшом числе – всю зиму. Заходит в реки Большая Балахня и Котуй, включая их притоки. С ноября по январь муксун отходит из залива в дельту в связи с повышением солености вод. В конце мая – июне, еще подо льдом, муксун всех возрастов идет в реку на нагул.

В течение второй половины июля и весь август в реку из залива поднимается только половозрелый муксун, к которому в реке присоединяется ранее зашедшие сюда производители. Нерестовая миграция проходит интенсивно до первых чисел сентября, но в небольшом числе муксун продолжает подниматься до конца этого месяца, уже подо льдом. Нерестилища расположены в Хете, в 250–400 км от ее устья. Сразу после нереста производители скатываются в залив и губу (Лукьянчиков, 1963, 1967, 1971).

Стадо хатангского муксуна связано с анабарским. В Анабаре муксун летом держится в Анабарском заливе: в дельте нагуливаются старшевозрастные группы рыб (до 14+), в губе – неполовозрелая часть стада. Осенью по мере снижения речного стока и наступления соленых вод моря все возрастные группы отходят в опресненную зону реки, где концентрируются на относительно небольшой площади. Весной передвижение муксуна с мест зимовки на места летнего нагула начинается сразу после ледохода (в июне). Миграция рыб вниз по реке продолжается около двух недель с пиком в первые дни после ледохода (Москаленко, 1958a, 1971; Кириллов, 1975, 2002a; Кириллов, Саввинов и др., 2004).

В р. Оленек нагуливаются часть ленского стада муксуна и имеется немногочисленная местная популяция, производители которой поднимаются на нерест вверх по реке до пос. Таймылыр (Кириллов, 2002a).

В Лене муксун наиболее многочислен в дельте реки, где выделяют 4 экологические формы (расы). У полупроходного малотычинкового муксуна от 25 до 40 жаберных тычинок, в среднем – 32–33 тычинок. Этот муксун занимает нижние участки протоков дельты, летом выходит и в зону морского побережья с соленостью вод до 5 ‰. Полупроходной многотычинковый муксун – 44–60, в среднем – 52–54 жаберных тычинок. Наиболее многочислен он в низовьях многоводных протоков. Дельтовый муксун (36–53, в среднем – 42–45 жаберных тычинок) населяет все протоки дельты, в периоды распределения морских вод мигрирует в эстуарную зону. Основные места обитания туводного (речного) муксуна (45–65, в среднем – 55–57 жаберных тычинок) – верхний и средний участки дельты. Соотношение этих форм муксуна в дельте Лены по численности оценивается так: 63 % – полупроходной мало- и многотычинковый, 28 – речной, 9 % – дельтовый.

Осенью, особенно в период ледостава, ленский муксун уходит с участков с соленой водой и устремляется с открытых прибрежных районов моря в дельтовые протоки. Незначительная часть муксуна начинает нерестовый ход в июне непосредственно из районов зимовки. Но большая часть стада производителей до начала нерестового хода спускается в низовья протоков и прилегающие к ним предустьевые зоны для кратковременного преднерестового нагула и начинает подниматься вверх по протокам дельты в июле – начале августа. К Якутску производители муксуна подходят в середине октября.

Вторая волна нерестового стада поднимается еще выше и подходит к нерестилищам в Вилюе в октябре. Молодь муксуна держится в протоках Ленской дельты круглый год и наиболее многочисленна на участках проток с замедленным течением, заиленным дном и хорошо развитой кормовой базой (Дормидонтов, 1961, 1974; Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Луцик, Луцик, 1982; Кузнецов, 1994; Кириллов, 2002а).

В Яне муксун в прошлом встречался от зоны приморья до устья р. Адыча, но в настоящее время он обитает только в низовьях реки, откуда поднимается на нерест на расстояние 120–250, иногда 300 км от устья Яны. В Индигирке муксун в настоящее время малочислен и встречается только в качестве прилова во время осеннего лова ряпушки и в подледный период во время добычи омуля. Специализированный лов муксуна в реке запрещен (Кириллов, 2002а). В небольшом числе встречается муксун и в дельте Алазеи, куда заходит, очевидно, из Индигирки (Кириллов, 1972). В бассейне Колымы до середины XX в. муксун был многочислен и встречался от дельты до пос. Среднеколымск (Новиков, 1966). Однако к концу века численность муксуна в этой реке существенно снизилась в результате его интенсивного вылова. С 1999 г. промысловый лов муксуна в Колыме запрещен (Кириллов, 2002а).

Возраст и рост. Муксун живет дольше других сиговых. Еще во второй половине XX в. в реках Сибири встречались особи этой рыбы в возрасте до 25 лет, массой до 9–14 кг (Подлесный, 1958; Новиков, 1966; Лукьянчиков, 1967; Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Гундризер, Иоганзен и др., 1984). В настоящее время возрастной ряд муксуна обычно не превышает 14+–15+, а масса рыб – 3–4 кг, но в озерах Ямала вылавливаются особи до 20+ (Богданов, Богданова и др., 2000), в Обской губе – до 18+ (Селюков, Мостовой, 1994), в Лене – до 24+ (Кириллов, 2002а). В оз. Анама (плато Путорана) одна особь из 220 пойманных имела 29+ и 1,5 кг массы (Сиделев, 1981).

В условиях Оби сеголетки муксуна к концу сентября вырастают до 10–12 см длиной и 13–18 г массой. Годовики к концу второго лета жизни достигают 12–19 см длины и 16–60 г массы (в среднем 15,5 см и 33 г). Средняя длина рыб в 2 года – 25 см, масса – 172 г. В нагульном стаде муксуна в пойменных водоемах Нижней Оби рост рыб в значительной степени определяется градиентом температуры воды в период нагула: в многоводные годы (1985 и 1986), когда среднесезонная температура воды составляла 13,9–14,3 °С, а продолжительность нагула – 74–84 суток, прирост рыб равнялся 265–379 г; в средневодные годы (1983 и 1984) при среднесезонной температуре воды 16,3–18,4 °С и общей продолжительности нагула лишь 35–45 суток, прирост составил 244–306 г. Но в 1987 и 1989 гг., когда температура воды в летний период значительную часть времени равнялась 25 °С и выше, темп роста муксуна замедлялся и составил соответственно 101 и 51 г. Наиболее благоприятные условия для нагула муксуна складываются в средне- и

многоводные годы при температуре воды 14–18 °С. Также выявлено, что прирост длины и массы тела муксуна происходит, в основном, в летний период и практически отсутствует зимой (Князев, 1996).

В зимующем в Обской губе стаде муксуна в уловах встречаются особи в 3+–12+, 24–49 см длиной и 190–2 100 г массой, преобладают особи в 6+–9+. Весной, во время нагула на салмах, возрастной ряд муксуна представлен особями от 4+ до 14+, 30–51 см длиной и 300–1 700 г массой, основу (70–75 %) стада составляют рыбы в 8+–12+. Нерестовое стадо обского муксуна состоит из особей в 8+–15+, имеющих 41–60 см длины и 970–2 300 г массы, преобладают особи в возрасте 10+–13+ (60–70 %). В 1976 г. масса рыб в 9+ равнялась в среднем 957 г, в 1986 г. – 827 г, в 14+ – 1 959 и 1 470 г соответственно; снижение массы рыб по возрастным группам составило от 121 до 489 г, что связано с ухудшением условий обитания муксуна на местах нагула и ростом влияния на ихтиоценоз антропогенного фактора (Чупретов, Замятин, 1990; Еньшина, 1999).

Озерно-речной муксун Ямала в 7+–10+ имеет 39–55 см длины, муксун из оз. Ямбу-То в 12+ – 38 см и 800 г, в 14+ – 40 см и 967 г (Богданов, Богданова и др., 2000). В оз. Нгэвогы-То основную часть уловов составляют особи в 3+–11+, 40–50 см длины и 1 100–1 500 г массы (Венглинский, 1971). Муксун, заходящий из Гыданского залива в р. Юрибей (Гыданский п-ов), представлен в уловах особями в 5+–15+, длиной 34–61 см и массой 490–3 250 г (Вышегородцев, 1972, 1973а, б).

Для енисейского муксуна характерен сравнительно низкий темп роста при длительном жизненном цикле – до 20 и более лет. Медленный рост рыб лимитируется краткостью вегетационного периода, относительной бедностью кормовых ресурсов и низкими температурами воды в низовьях Енисея. Сеголетки в конце вегетационного периода достигают 50–70 мм длины и 2,5 г массы, что в 2–2,5 раза превосходит их длину и в 5–7 раз – массу при выклеве из икринок.

В 1960-х гг. енисейский муксун из уловов в губе и заливе в 4+ достигал 28 см длины и 260 г массы, в 6+ – соответственно 36 и 370, в 8+ – 40 и 660, в 10+ – 45 и 865, в 12+ – 50 и 1 512, в 14+ – 54 и 1 998, в 16+ – 58 и 2 591, в 18+ – 60 см длины и 3 800 г массы (Подлесный, 1958). В наших сборах 1973 г. муксун, заходящий на нагул в р. Танама, в 6+ имел 36 см длины и 571 г массы, в 9+ – соответственно 49 и 1 400, в 11+ – 52 см длины и 1 600 г массы (Попов, 1987). В последней четверти XX в. предельный возраст муксуна в уловах из низовьев Енисея составлял 21+, при максимальной длине рыб 65 см и массе 4 200 г. Средние размеры производителей муксуна в низовьях Енисея в эти годы равнялись 50 см длины и 1 600 г массы, среднегодовой прирост – 2,5 см и 220 г (Куклин, 1982; Андриенко, 1996).

В оз. Таймыр в 1969–1970 гг. полупроходной муксун в 4+ имел 28 см длины (*ac*) и 258 г массы, в 6+ – соответственно 33 и 480, в 8+ – 37 и 726, в 10+ – 41 и 1 000, в 12+ – 46 и 1 410, в 15+ – 56 см длины и 2 770 г массы; озерно-речной муксун: в 2+ – 19 см длины (*ad*) и 75 г массы, в 4+ – соответственно 26 и 240, в 6+ – 32 и 428, в 8+ – 36 и 660, в 10+ – 41 и 926, в 12+ – 45 и 1 278, в 14+ – 49 и 1 658, в 16+ – 54 и 2 380, в 18+ – 61 и 3 503, в 20+ – 66 см длины и 4 530 г массы (Романов, Тюльпанов, 1985). В 1986 г. озерно-речной муксун из этого водоема в 2+ имел 23 см длины, в 4+ – 34, в 6+ – 33, в 8+ – 34, в 10+ – 40, в 12+ – 45 см (Малинин, Поддубный и др., 1988). В первой половине 1990-х гг. эта форма таймырского муксуна была представлена в сетных уловах особями от 9+ до 25+, длиной 30–46 см, в среднем – 38 см и средней массой 850 г (Богданов, Богданова, 1996).

В Хатангской губе размеры половозрелого муксуна в середине XX в. у особей в 2+ равнялись 18 см длины и 41 г массы, в 4+ – 21 см и 90 г; производители в 18+ достигали 56 см длины и 1 747 г массы, в 21+ – 62 см длины и 3 000 г массы (Лукьянчиков, 1967).

В низовьях Лены темп роста многотычинкового полупроходного муксуна выше, чем темп роста муксуна туводной формы, что связано с лучшей обеспеченностью первого пищей. У всех четырех экологических форм ленского муксуна приросты длины и массы тела наблюдаются не более четырех месяцев в году, а наиболее активный рост происходит лишь в июле–августе, при наибольшем прогреве воды. В остальное время года рост муксуна замедлен или отсутствует совсем, что объясняется не снижением численности и биомассы беспозвоночных, а замедлением процессов метаболизма организма рыб при низких температурах воды. Зимой, особенно в ее начале, степень наполнения пищей желудочно-кишечного тракта муксуна нередко бывает высокой, но интенсивность переваривания пищи существенно замедленна. У нерестящихся в текущем году рыб значительная часть энергии, запасенной в процессе питания в летние месяцы, расходуется в начале осени на созревание половых продуктов, а затем и на нерест. Лимитирующая роль низких температур воды на рост муксуна хорошо демонстрируется при интродукции этой рыбы в водоемы с более короткой гидрологической зимой и большими годовыми суммами температур (Кузнецов, 1994; Кузнецов, Махли и др., 1991). Размеры муксуна в промысловых уловах из Лены и некоторых других рек Якутии приведены в табл. 8.

Размножение. В Оби полупроходной муксун становится половозрелым сравнительно рано – впервые – в 6+, в массе – в 7+–8+ (Москаленко, 1971; Гундризер, Иогансен и др., 1984). До начала интенсивного загрязнения Оби (1970–1980 гг.) возраст полового созревания муксуна не превышал 8–10 лет, но в последующие десятилетия и в настоящее время заметный процент самок становится половозрелым лишь по достижении 10–13 лет (Исаков, Се-

люков, 2005). В конце XX в. нерестовое стадо обского муксуна было представлено особями в 6+–13+ (Гундризер, Юракова и др., 1990; Еньшина, 1999). Озерно-речной муксун Ямала впервые созревает в 7+, в массе – на 2–3 года позднее (Венглинский, 1971; Богданов, Богданова и др., 2000), в р. Юрибей (Гыданский п-ов) – в 9+ при 43–47 см длины и 900–1 800 г массы (Вышегородцев, 1973б, 1974а). В р. Таз нерестовое стадо муксуна состоит из рыб в 10+–15+ (Чертыковцев, 2002).

Таблица 8

Длина и масса тела муксуна из рек Якутии в 1955–1965 гг.

Река	Возраст, лет									
	5+	6+	7+	8+	9+	10+	12+	14+	16+	18+
Анабар	40 475	34 375	40 563	43 782	46 925	49 1 089	55 1 650	64 2 525	–	–
Лена	–	34 750	36 800	40 837	43 1 136	47 1 576	51 2 055	54 2 669	57 3 000	60 4 000
Дельта Лены	35 600	36 650	38 675	40 900	46 1 430	49 1 430	51 1 430	56 1 430	–	–
Яна	–	–	–	46 1 428	49 1 684	51 1 975	56 2 635	–	–	–
Колыма	34 410	37 514	41 790	45 1 075	48 1 323	50 1 535	58 2 372	–	–	–

Примечание. Таблица построена по данным К. Н. Титовой (1969) и А. Ф. Кириллова (2002а). Длина тела рыб из Анабара и Колымы – *ас*, из Лены и Яны – *ад*.

В Енисее муксун созревает позднее обского – в основной массе в 12+–13+ при достижении длины 48–50 см и более (Подлесный, 1958; Куклин, 1982; Андриенко, Куклин, 1989; Криницын, 1989), в оз. Таймыр: полупроходной муксун в 8+–10+ при 37–40 см длины и 850–1 000 г массы, озерно-речной – в 9+–10+ при 38–43 см длины и 750–900 г массы (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985; Малинин, Поддубный и др., 1988). По данным В. Д. Богданова и Е. Н. Богдановой (1996), половое созревание озерно-речного муксуна в оз. Таймыр завершается лишь к 12–14 годам. В бассейне р. Хатанга муксун становится половозрелым впервые в 8+–9+ при достижении 35–40 см длины и 500–800 г массы, в основной массе – на год-два позже. На четвертом году жизни гонады у всех особей хатангского муксуна находятся в ювенильной стадии зрелости. Переход во вторую стадию зрелости наблюдается на шестом, в третью – на девятом годах жизни (Лукьянчиков, 1967).

В реках Якутии массовая половозрелость муксуна также наступает позднее, чем в Оби, – в 10+–13+ (Кириллов, 1972; Криницын, 1989; Кириллов, 2000, 2002а).

Более раннее половое созревание обского муксуна по сравнению с муксуном других рек Сибири объясняется лучшими в Оби условиями развития и роста этой рыбы. Так, период с температурой воды выше 0 °С в низовьях Оби продолжается в среднем 150 суток в году, а в низовьях рек Якутии – 118 суток. Ф. Н. Кирилловым (1972) было отмечено, что, несмотря на различия в сроках созревания, муксун из разных рек Сибири половозрелым становится при близкой массе тела: у части особей при достижении 800–1 000 г, у большинства рыб – 1 300–1 800 г.

Интересный феномен, связанный с характером полового созревания и размножения муксуна, обнаружен в районе мелководий Надымской Оби: в 1987–1990 гг. здесь в период летнего нагула встречались интерсексуальные особи этой рыбы, составлявшие до 20–30 % от числа особей в 6+–9+, или 3–5 % от общего числа исследованных рыб. В гонадах интерсексуалов среди ооцитов располагались многочисленные цисты сперматогониев и сперматоцитов I и II порядков. Провоцирующими агентами такой аномалии могли явиться либо повышенное содержание в организме рыб патогенных организмов (бактерий, гельминтов), либо загрязнение вод пестицидами и металлами (Селюков, Мостовой, 1994; Селюков, 2002а). Аналогичная патология генеративных органов отмечена в Надымской Оби и у обской пеляди (Селюков, 2002б).

Муксуну свойственна многовозрастная структура нерестовых стад, включающая половозрелых особей 8–14 поколений: в возрасте от 6 до 14–16 лет – в Оби и от 10–11 до 24 лет – в Лене. Но преобладающей по численности частью нерестового стада являются молодые, впервые созревающие особи. В условиях интенсивного вылова удельный вес старшевозрастных групп снижается, что может привести к общему омоложению стада и снижению его репродуктивного потенциала. Нерест муксуна во всех реках Сибири не ежегодный, промежуток между двумя очередными нерестами составляет не менее двух лет. С учетом этого и продолжительности жизни, муксун одного поколения нерестится в течение жизни не более 3–4 раз (Куклин, 1982). Детальный анализ состояния репродуктивной системы самок обского муксуна, в том числе в зимний период в условиях Обской губы, проведенный П. В. Исаковым и А. Г. Селюковым (2005) в 1996–2000 гг., во-первых, подтвердил факт двух- и трехлетней периодичности нереста этой рыбы; во-вторых, выявил, что в течение зимнего периода у впервые созревающих или половозрелых, но пропускающих очередной нерест самок происходит пополнение числа (резервного фонда) половых клеток, а у готовящихся к очередному нересту самок увеличения резервного фонда не происходит, но интенсивно протекает вителлогенез; в-третьих, прогнозирование участия самок в предстоящем нересте целесообразно делать по окончании зимнего периода на основании соотношения половых клеток разных генераций и состояния герминативного эпителия.

Нерестилища муксуна расположены обычно на перекатах с быстрым течением на глубине до 6 м. Нерест начинается при снижении температуры воды до 1–2 °С и протекает чаще всего подо льдом. Развитие икры длится 150–180 суток при сумме тепла 63,2 градуса-дня. Массовый выклев личинок происходит в апреле (Юхнева, 1963).

Наиболее хорошо изучен нерест обского муксуна. Прежде главные нерестилища его были расположены в нижнем течении Томи (ниже Томска) и в Оби несколько ниже устья Томи. Однако в последние 50 лет из-за загрязнения Томи сточными водами Кузбасса и Томска муксун в эту реку заходит в весьма небольшом числе (в отдельные годы не заходит вообще), а выметанная им здесь икра, вероятно, почти полностью гибнет. В настоящее время основные места нереста обского муксуна расположены в Оби в пределах Томской области между селами Никольское и Оськино (930–950 км по лоцманской карте). Массовый подход производителей к нерестилищам начинается с конца октября и продолжается в первой половине ноября. Нерест длится 25–30 суток и происходит, как правило, в период образования шуги и ледового покрова при температуре воды 1,5 °С и ниже (Чаликов, 1931; Башмаков, 1949; Волгин, 1953a). Икра откладывается на галечный, гравийный или песчаный грунт на слабом течении (1,8–3,2 км / ч), на глубине от 2–3 до 6 м. Инкубационный период равен 132–182-м суткам, выклев личинок происходит со второй половины марта до конца апреля. Личинки сносятся весенними водами вниз по течению Оби. В пути они превращаются в мальков и в начале осени в виде сеголетков попадают в Обскую губу (Москаленко, 1971; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Гундризер, Юракова и др., 1990; Богданов, 1997).

В 1995 г. начало нереста обского муксуна отмечено в первых числах ноября, что связано с теплой осенью и снижением температуры воды в районе нерестилищ до 2–3 °С несколько позднее, чем обычно; массовый нерест наблюдался 4–6 ноября при температуре воды 1–2 °С, закончился нерест 18–20 ноября подо льдом. В эти же сроки 1995 г. проходил нерест муксуна и в устье Томи (Панкин, 1998; Еньшина, 1999).

Озерно-речной муксун Ямала нерестится со второй половины октября (Венглинский, 1971), озерный позднее – в ноябре–декабре (Богданов, Богданова и др., 2000). Муксун тазовского стада поднимается для размножения в верховья основного русла и в притоки р. Таз. Сроки его нереста здесь совпадают со сроками нереста сига и пеляди – вторая половина октября – первая декада ноября (Никонов, 1977a). В р. Юрибей (Гыданский п-ов) муксун размножается в октябре – ноябре на участках с песчаными грунтами на глубине 4–6 м (Вышегородцев, 1973б, 1974a).

Основные нерестилища муксуна в Енисее расположены на участке между устьями рек Хантайка и Подкаменная Тунгуска, но верхняя граница их находится еще выше – в районе Осиновских порогов (61° с. ш.). Расстояние от

мест нагула до мест нереста 800–1 500 км, средняя скорость подъема рыб 20–25 км / сутки. Нерестовый ход муксуна в низовьях реки начинается в июне. В районе Дудинки рыбы появляются в середине июля – начале августа. Наиболее интенсивный ход вверх по реке наблюдается в середине августа – начале сентября. Нерестилищ муксун достигает в конце сентября–октябре. Нерест проходит в октябре при температуре воды ниже 4 °С. Часть производителей нерестится в начале ноября (Андриенко, Куклин, 1989). Структура нерестового стада существенно различается в разные годы: в 1938–1940 гг. в составе производителей преобладали (более 80 % по численности) 15–17-летние особи, в начале 1960-х гг. стадо состояло из 10–16-летних рыб, в конце века рыбы старших возрастов (13+ и более) составляли от 33 до 56 % нерестового стада (Куклин, 1982).

В оз. Таймыр полупроходной муксун нерестится подо льдом, с начала октября до середины ноября, на фарватере рек Нижняя и, частично, Верхняя Таймыра, на галечно-песчаных и песчаных грунтах, на глубине 3,5–7 м. После нереста основная часть производителей скатывается в губу и лишь небольшая доля рыб зимует в реках (Романов, Тюльпанов, 1985). Озерно-речной муксун нерестится в притоках озера с середины сентября до середины октября, икра выметывается на участках с песчаными и илисто-песчаными грунтами на глубине 3–6 м (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985; Малинин, Поддубный и др., 1988).

В бассейне Хатанги муксун нерестится в Хете и ее притоке – Боганиде. Начало нереста – период ледостава (конец сентября – начало октября). Икра выметывается при температуре воды около 1 °С на песчаные грунты на глубине 3–5 м. Во время икромета рыбы образуют скопления по 15–20 экз. (Лукьянчиков, 1967).

В условиях Якутии нерест муксуна начинается, так же как и в реках Западной и Средней Сибири, в период образования на реках льда, заканчивается в конце сентября – октябре. Нерестовые участки расположены чаще всего на крупнопесчаных и галечных перекатах, реже – на плесах с замедленным течением и песчаным дном (Кириллов, 1972).

В Анабаре муксун размножается в низовьях реки в октябре–ноябре (Кириллов, 2002a). В Лене полупроходной многотычинковый муксун нерестится преимущественно на участке 800–1 300 км от устья, полупроходной малотычинковый – рассредоточен на отрезке в 500–600 км нижнего течения реки. Личинки и мальки этих экологических форм муксуна в первое же лето скатываются в дельту, лишь небольшая часть их попадает сюда на втором году жизни. Производители полупроходного муксуна сразу после нереста скатываются в низовья Лены. Посленерестовая покатная миграция у туводного муксуна не выражена. Дельтовый муксун размножается в низовьях Лены в относительно небольших протоках, на слабом течении или при отсутствии

такового, на илисто-песчаных грунтах. Икра у этого муксуна имеет ярко-красный цвет, т. е. содержит высокое количество каратиноидов (Дормидонтов, 1974; Луцик, Луцик, 1982).

В Яне, в отличие от других рек Якутии, муксун нерестится до ледостава, одновременно с ряпушкой (Кириллов, 2002a). В Индигирке нерестилища муксуна расположены в нижнем течении реки, куда производители подходят в конце сентября (Кириллов, 1972). В Колыме нерест муксуна наблюдается в конце сентября – начале октября, преимущественно вблизи впадения в Колыму р. Седедема (Кириллов, 2002a; Новиков, 1966).

Плодовитость обского муксуна, по данным за период с 1936 по 1978 г., колебалась в пределах от 22,3 до 167 тыс. икринок, в 1980 г. (в устье Томи) – от 36,6 до 95,1, в 1995 г. – от 26 до 62 тыс. икринок. Кроме снижения ИАП, наблюдалось уменьшение размеров икринок и за счет этого увеличение их числа в одном грамме ястыка (со 163 шт. в 1936 г. до 256 шт. в 1976–1978 гг.) (Гундризер, Юракова и др., 1990; Еньшина, 1999).

Плодовитость озерно-речного муксуна из водоемов Ямала по данным Д. Л. Венглинского (1971) составляет 21,6–54,1, в среднем по всем репродуктивным возрастам 35,4 тыс. икринок; по данным В. Д. Богданова и Е. Н. Богдановой (2000), – 31,4–113,4 тыс. икринок. В р. Юрибей муксун в 11+–13+ выметывает 60,3–176,9 тыс. икринок (Вышегородцев, 1973б, 1974a).

Плодовитость енисейского муксуна в середине XX в. колебалась, по данным А. В. Подлесного (1958), в пределах от 30 до 93 тыс. икринок. По данным более поздних публикаций (Куклин, 1982; Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко, Богданов и др., 1999), этот предел иной – от 19 до 128 тыс. икринок. При этом у рыб в 11+ ИАП составляет в среднем 41 тыс. икринок, в 13+ – 43, в 14+ – 49, в 15+ – 72, в 18+ – 49 тыс. икринок. В оз. Таймыр плодовитость муксуна в 8+–20+ составляет 8,8–107,8, в среднем – 33,6 тыс. икринок (Романов, Тюльпанов, 1985; Малинин, Поддубный и др., 1988), в Хатанге в 9+ – в среднем 21,5, в 15+ – 30,5, в 20+ – 40,5 тыс. икринок (Лукьянчиков, 1967).

У ленского муксуна в 11+ плодовитость равна 25 тыс. икринок, в 13+ – 41, в 17+ – 72 тыс. икринок; у самок массой около 1 500 г средняя плодовитость составляет 51 тыс. икринок, массой 3 000–3 990 г – 93–99 тыс. икринок (Кириллов, 2002a). В Индигирке муксун в 10+ выметывает в среднем 47,6 тыс. икринок, в 13+ – 62,4, в 16+ – 72,4 тыс. икринок (Кириллов, 1972). В Колыме самка в зависимости от ее размеров откладывает от 17 до 108 тыс. икринок (Кириллов, 2002a; Новиков, 1966).

Питание. Сочетание большого числа жаберных тычинок и нижнего рта позволяет муксуну питаться как мелкими организмами планктона, так и сравнительно крупными – нектобентоса и бентоса (Пирожников, 1950, 1953, 1955a, б; Бруснынина, 1966, 1970; Никонов, 1977a; Ризванова, 1979; Решетников, 1980). Основой питания молоди муксуна является зоопланктон, преимущественно ра-

кообразные. Неполовозрелый и взрослый муксун во время нагула в зимний период в низовьях сибирских рек потребляет в пищу солоноватоводного рачка *Limnocalanus grimaldii*, амфипод, морского таракана, в меньшей степени – зоопланктон (Пирожников, 1937, 1950, 1953, 1955а, б; Куклин, 1976).

Ранней весной (апрель–май), когда температура воды понижается до минимума ($-0,2$ – $-0,4$ °С), муксун в реках Сибири, как правило, не питается. В это время он становится малоподвижным и если в желудках иногда и встречается пища, то в результате рефлекторного заглатывания (Москаленко, 1971). Летом главная пища муксуна – придонные ракообразные, а также моллюски, олигохеты, личинки хирономид, иногда остракоды и полихеты. Часто и в значительных количествах в желудках муксуна обнаруживают зеленые и диатомовые водоросли, остатки гидрофитов, песок, галька (Куклин, 1982).

Летний нагул обского муксуна происходит в пресных водах. Молодь концентрируется в предустьевом пространстве Оби – в салмах. Здесь муксун поедает моллюсков, личинок хирономид, олигохет. Однако интенсивность питания муксуна на салмах слабая. Более активно питается неполовозрелый муксун в южной части Тазовской губы, где в августе–сентябре в желудках рыб преобладают моллюски и личинки хирономид. По мере подъема муксуна на нерест вверх по Оби, интенсивность питания ослабевает. Во время нереста муксун практически не питается (Москаленко, 1971).

У взрослых особей озерно-речного муксуна из водоемов Ямала основу питания в сентябре–октябре составляет зоопланктон (Венглинский, 1971). В р. Юрибей (Гыданский п-ов) в пище муксуна обнаружено 10 компонентов, из которых по частоте встречаемости в июле–сентябре доминировали моллюски (62 %), гидрофиты (50 %), личинки хирономид и кладоцеры (по 25 %), в дельте реки в желудках рыб встречались мизиды, амфиподы и морские тараканы (Вышегородцев, 1973а).

В Енисее в южной части губы летом муксун питается в основном мизидами и моллюсками, в северной – полихетами и детритом, в меньшей степени амфиподами и изоподами. В зимний период муксун питается в этом районе активно, в пище преобладают солоноватоводные копеподы. Потребление енисейским муксуном бентоса весьма ограничено, что связано со значительным осолонением придонных слоев воды на местах его нагула (Куклин, 1982).

В оз. Таймыр в июле–августе муксун в 4+ и более лет питается зоопланктоном и детритом. Планктон на 63 % (по весу) состоит из циклопов. В 20 % желудков рыб обнаружены мизиды. Растительный детрит, а также грунт и песок встречаются практически у всех особей рыб этой возрастной группы. Пищевой рацион молоди муксуна (длиной в среднем около 13 см) более чем на 50 % состоит из остракод и амфипод. Рыбы этой возрастной группы в гораздо меньшей степени, чем предыдущей, потребляют зоопланктон, который составляет лишь 18 % массы пищевого комка; удельный вес грунта, песка и

детрита в содержимом этого комка достигает 27 %. Интенсивность питания муксуна всех возрастов в летний период высокая – индексы наполнения желудочно-кишечных трактов составляют 85–105 %, процент особей с пустыми желудками не превышает 25. Питается муксун в озере и зимой, в том числе икрой сиговых, но гораздо менее интенсивно, чем летом (Грезе, 1953а; Романова, Романов, 1975; Романов, Тюльпанов, 1985; Малинин, Поддубный и др., 1988; Богданов, Богданова, 1996). В Таймырской губе муксун в период открытой воды поедает рачка *Pontoporeia affinis*, остракод, моллюсков, отчасти сайку (Романов, Тюльпанов, 1985).

У муксуна из Хатангской губы в июне–октябре в желудочно-кишечном тракте обнаружены ветвистоусые и веслоногие рачки, амфиподы, морские тараканы, личинки хирономид, веснянок, олигохеты, моллюски, водяные пауки, изредка гидрофиты (Лукьянчиков, 1967). По характеру питания хатангский муксун более сходен с муксуном из Оби, в питании которого также преобладают донные беспозвоночные, и отличается от муксуна из Енисея, пищевой рацион которого более разнообразен (Грезе, 1957а).

В реках Якутии мальки и сеголетки муксуна питаются организмами зоопланктона и зообентоса при доминировании в пище кладоцер и мелких форм личинок и куколок хирономид. По мере роста молоди все большее значение в ее питании играют мизиды, а осенью – бокоплавцы. В дельте Лены неполовозрелый муксун (3+–12+) с июля по ноябрь питается морскими тараканами, мелкими двустворчатыми моллюсками, мизидами, личинками и куколками хирономид, зимой – исключительно веслоногими рачками (Титова, 1969). В р. Оленек пища взрослого муксуна в октябре состоит из мизид (51 % встречаемости), копепод (24 %), амфипод (21 %), детрита (15 %), гидрофитов (9 %) и молоди рыб (3 %) (Кириллов, 1972). В целом, в большинстве рек Якутии взрослый муксун наряду с ракообразными планктона и нектобентоса широко использует в пищу бентос, особенно личинок и куколок хирономид. В солоноватых водах дельтовых участков рек в состав пищи муксуна входят *Mysis oculata*, *Pontoporeia affinis* и мелкие формы *Mesidothea entomon*, *Limnocalanus grimaldii* (Кириллов, 1972).

Вылов. В прошлом ежегодные уловы муксуна в реках Сибири достигали 70 тыс. ц, или 6–7 млн экз. (Решетников, 1980). В бассейне Оби в 1962–1973 гг. ежегодно добывалось в среднем 10,7 тыс. ц муксуна, в 1974–1983 гг. – 11,4, в 1984–1993 гг. – 11,1, в 1994 г. – 8,9, в 1995 г. – 6,2, в 1996 г. – 4,6 тыс. ц (Гундризер, Адам, 1996; Гундризер, Залозный и др., 2000). Почти 100 % муксуна в бассейне Оби изымается промыслом из нерестового стада, в результате чего численность последнего сокращается ежегодно на 35–54 %. Кроме того, значительное количество рыбы вылавливается рыбаками-любителями во время подъема муксуна к нерестилищам (Чупретов, Замя-

тин, 1990). В 2002 г. в Оби было добыто 5,3 тыс. ц муксуна (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В Енисее промысловые уловы муксуна в 1976–1985 гг. колебались от 1,7 до 3,0 тыс. ц в год (Андриенко, Богданов и др., 1989). Среднегодовой улов муксуна во всех реках Сибири в эти годы составлял около 20 тыс. ц. В реках Якутии в 1991–1999 гг. ежегодно вылавливалось 3,1–6,8, в среднем – 4,5 тыс. ц муксуна, из них 4,0 тыс. ц – в Лене (Кириллов, 2002а). В последние годы в большинстве рек Сибири состояние промысловых запасов муксуна находится в критическом состоянии (главная причина чего – интенсивный вылов), а его суммарный вылов в водоемах этого региона не превышает 10 тыс. ц (Крохалевский, 2001; Еньшина, Клюня, 2004).

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

В Сибири название рыбы употребляется с середины XVII в.: «С промышленные ево просолные рыбы... с семидесят пуд нелмы и Чиров» (1652 г., Енисей) (Гурулев, 1992). На Оби чира называют также *щокуром* (Москаленко, 1971), на Енисее крупного озерного чира – *мокчегором* или *макчугором* (Подлесный, 1958). В Якутии у русских непополовозрелый чир – *нерпейка*, у якутов чир любого возраста – *мунгур* (Кириллов, 1972).

Характерные признаки. D III–V – 9–12, P I – 14–16, V II – 10–12, A III–V – 9–13. Жаберные тычинки короткие, их число – 18–28; LL – 76–107. Позвонков – 60–65. Пилорических придатков – 118–360 (Решетников, 1980; Атлас пресноводных..., 2003).

Голова у чира относительно небольшая. Верхнечелюстная кость короткая и широкая (ее ширина обычно более половины длины), длина верхнечелюстной кости – менее 22 % длины головы. Тело высокое и уплощенное с боков, рот нижний. Рыло впереди немного с горбом (рис. 16). Окраска тела серебристая, но более темная, чем у других сиговых; на боках тела могут быть серебристо-желтые полосы. Во время нереста голова, тело и плавники покрываются белыми эпителиальными бугорками, которые лучше заметны у самцов (Решетников, 1980; Атлас пресноводных..., 2003). Чир – сравнительно мономорфный вид и подвиды не выделены (Игнатъев, 1972а, б, 1976; Решетников, 1980). В то же время, чир, как и другие сиговые, является экологически пластичной рыбой, о чем свидетельствует многолетний опыт его выращивания в прудовых хозяйствах европейской части России и на Украине (Шкорбатов, 1954; Кравчук, Сесягин, 1956; Головков, 1962; Головков, Коровина и др., 1967).

Распространение и миграции. Чир является озерно-речной, в меньшей степени – речной рыбой (Игнатъев, 1976; Андриенко, Куклин, 1989) и встречается в бассейне Северного Ледовитого океана от р. Волонга в Чешской губе на западе (46° восточной долготы) до Чукотки и Аляски и залива Куин-Мод

(102° западной долготы) – на востоке. Известен чир и в пресных водоемах арктических островов: Большой Бегичев, Большой Ляховский, Котельный, Хершел (Бурмакин, 1957; Рутилевский, 1970). В заливы и губы с соленостью более 9–15 ‰ чир выходит редко (Разнообразие рыб..., 1999).

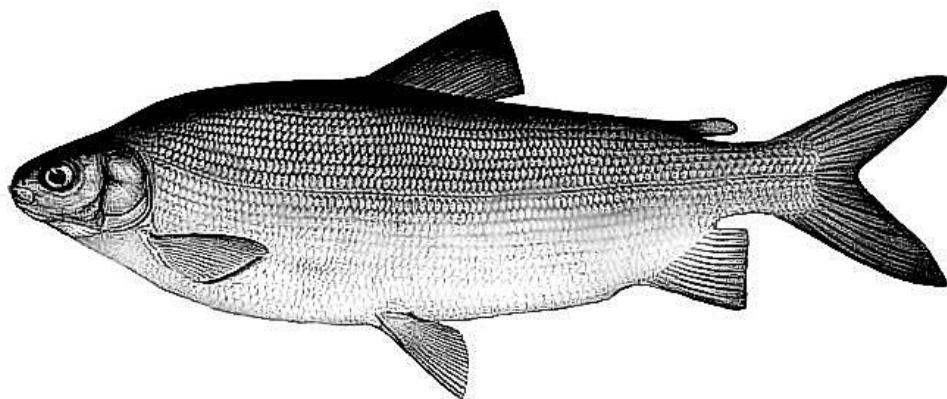


Рис. 16. Чир

На территории Сибири чир обитает как в крупных реках – Оби, Енисее, Лене, Колыме, главным образом в пределах их нижних участках, так и в многочисленных реках меньшего размера, а также в озерно-речных системах тундровой и лесотундровой зон. В последние десятилетия под воздействием деятельности человека южная граница ареала чира смещается к северу. В начале XX в. отмечался подъем чира по Иртышу до Тобольска. Но уже много десятилетий чир в Иртыш не заходит, а по Оби не поднимается выше пос. Березово (Москаленко, 1971). На Ямале и Гыданском п-ове озерно-речной чир до наступления половозрелости обитает преимущественно в наиболее крупных и сравнительно глубоких озерах. Достигнув репродуктивного возраста он выходит на нерест в реки, в которых затем и зимует; в последующие годы половозрелый чир нагуливается в придаточной системе рек, в том числе и в соединяющихся с реками озерах (Куликова, 1960; Венглинский, 1971; Вышегородцев, 1973б, 1974в). В Надыме чир встречается в озерах, соединяющихся с рекой протоками (Игнатъев, 1972а; Коломин, 1974а, б). В низовьях Надыма довольно часто (2,2 %) встречаются гибриды между чиром и сигом-пыжьяном (Игнатъев, Коломин, 1978). В р. Таз заходит чир на нерест из Тазовской губы (Чертыковцев, 2002). В р. Юрибей (Гыданский п-ов) чир повсеместен и представлен озерно-речной формой (Вышегородцев, 1974в).

В Енисее чир встречается от Ангары до Сопочной Карги, но основные места его обитания расположены севернее полярного круга (Подлесный, 1958). В левобережье Енисея чир обитает от Турухана до Танама включительно, в правобережье – от Подкаменной Тунгуски до Пясины включительно (Волгин, Лобовиков, 1958; Подлесный, 1958; Ольшанская, 1965; Головкин, 1971, 1972, 1973*a, б*; Попов, 1978*б*; Попов, 1980*a*, 1983; Андриенко, Куклин, 1989; Разнообразиие рыб..., 1999). В бассейне Хантайки чир обитает в Малом Хантайском озере, но отсутствует в Большом Хантайском озере; в Хантайском водохранилище (и его притоках) чир ловился только в первые годы существования этого водоема (Крупницкий, Мартынюк, 1977; Романов, 1988*a*, 2004*a*). В озерно-речной системе плато Путорана чир отмечен только в озерах Виви и Аян (Сиделев, 1981), в бассейне оз. Таймыр он распространен повсеместно, в том числе в Таймырской губе, многих пойменных и материковых озерах, но везде малочислен (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985; Богданов, Богданова, 1996).

В бассейне Хатанги чир обитает от истоков Хеты до залива, в притоках – Попигае, Жданихе, Боганиде и др., в пойменных и материковых озерах, изредка встречается в заливе, чаще на обширном мелководье устьев рек Большая Балахня и Гусиха. Зимует преимущественно в озерах, из которых весной выходит в речную систему на нагул. Со спадом половодья возвращается в озера и лишь в небольшом числе остается в реках. Больших по протяженности нерестовых миграций не совершает (Лукьянчиков, 1967).

В Анабаре чир встречается в пределах среднего и нижнего участков реки. В Лене он обитает преимущественно в низовьях, но есть и в озерах среднего течения (в том числе в бассейне рек Вилкой и Олекма). Одним из основных промысловых видов рыб является чир в Яне, Индигирке, Алазее и Колыме, в пойменных озерах Колымо-Индигирской низменности (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972; Кириллов, 2002*a*; Кириллов, Саввинов и др., 2004). В Колыме южная граница распространения чира проходит по 62° северной широты, хотя здесь он довольно редок (Новиков, 1966). В водоемах Якутии чир заселяет не только реки и озера, но иногда встречается и в солоноватых водах дельты и авандельты рек. В устье Колымы чир вылавливался в водах с соленостью 9 ‰, в северной части дельты Лены – 13 ‰, в предустьевых участках Нижней Таймыры – 15 ‰ (Новиков, 1966; Игнатьев, 1972; Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972; Кириллов, 1975, 2002*a*).

Обитает чир в р. Чукочьа, в бассейне Малого Анюя, в реках Анадырь, Пенжина и Амгуэма (Черешнев, 1972, 1991, 1996*a, б*). На Американском континенте чир встречается в р. Кускоквам, Юкон, их притоках. Самая южная граница ареала чира в Северной Америке – оз. Теслин (60° северной широты) (Решетников, 1980).

Чир образует в пределах Сибири три экологические формы: нагуливающуюся и размножающуюся в реке (трофически и генеративно речная), нагу-

ливающуюся в озерах и размножающуюся в реке (трофически озерная и генеративно речная), нагуливающуюся и размножающуюся в озерах (трофически и генеративно озерная (Москаленко, 1971).

Речной чир основную часть жизни проводит в реке. Для нагула использует курьи, заливы, а в период открытой воды и связанные с рекой озера. В годы с высоким весенним паводком чир заходит в материковые озера, в которых может нагуливаться несколько лет, вплоть до полового созревания. Зимует речной чир преимущественно в озерах (Кириллов, 1972; Лугаськов, Степанов, 1988; Богданов, Богданова и др., 2000).

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

Чир озерной формы нагуливается и нерестится не выходя из озера, хотя места питания и размножения могут и не совпадать (Москаленко, 1971; Игнатьев, 1972; Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972; Кириллов, 2002a).

В отличие от других рек Сибири, в Оби чир совершает значительные миграции, причем здесь имеется два стада мигрирующего чира. Одно связано с южной частью Обской губы, низовьями Оби и ее уральскими притоками. Другое, более многочисленное, обитает в Тазовской губе и впадающих в нее реках, из которых главную роль как место нагула и нереста чира играет р. Таз с притоками. Обское стадо зимует в северной половине южной части Обской губы, Тазовское – в северной части Тазовской губы. Места зимовки обского и тазовского чира разобщены.

С наступлением лета чир мигрирует в реки. В Обской губе на лето остается лишь молодь в возрасте 1–2 лет, которая кормится на прибрежных мелководьях, в бухтах и заливах южной части губы. Миграции в речную систему обской чир начинает в начале третьего года жизни. Нагул происходит в протоках и сорах дельты и примыкающего к ней участка низовий Оби. В дельту заходит как половозрелая, так и неполовозрелая часть стада, которая осенью скатывается обратно в Обскую губу. Нерестовая миграция производителей чира начинается с конца августа и продолжается в течение сентября–октября. Нерестилища расположены относительно недалеко – в уральских притоках нижней Оби: Ляпин, Сыня, Войкар, Сось и др. После нереста часть произво-

дителей остается на зимовку в местах размножения и скатывается в Обь весной или даже осенью следующего года.

Миграции тазовского чира отличаются от миграций обского. После зимовки в Тазовской губе чир идет в реки Таз и Пур, где нагуливается в нижнем течении этих рек. Нерестовый ход начинается в р. Таз в конце июля, а в р. Пур, где нерестилища отделены от мест нагула небольшим расстоянием, в конце сентября. По р. Таз чир поднимается на 1 000 км и более – до притоков верхнего течения (Москаленко, 1958а, б, 1971; Лугаськов, Степанов, 1988; Богданов, Богданова и др., 2000).

В низовьях Енисея нагульно-нерестовая миграция чира начинается с июня. Отсюда он поднимается в левобережные притоки дельты – Яра, Пелядка, Танама, в устьевые участки Хантайки и Курейки и ряд других рек Нижнего Енисея. Больших скоплений мигрирующий чир не образует, его ход в реки продолжается с июня по октябрь, но основная масса рыб проходит до сентября. Скатывающиеся весной и в начале лета сеголетки чира рассредоточиваются в пойменной системе Нижнего Енисея и в дельте, преимущественно левобережной (Волгин, Лобовиков, 1958). Чир, постоянно обитающий в озерах, выходит из них в реки, как правило, только на нерест. Из глубоких озер он может мигрировать на нагул в менее глубокие и в пойменные водоемы, но на зимовку возвращается в «свои» озера. В озерах с наличием благоприятных условий нагула, нереста и зимовки чир совершает лишь внутриводомные перемещения.

В Анабаре чир больших по протяженности миграций не совершает, в Лене он изредка поднимается до Якутска и выше, в Яне после распаления льда заходит в протоки и заливные озера, а с июля и до ледостава поднимается вверх по реке к нерестилищам. В Индигирке нерестовый ход чира начинается в августе, в среднем течении – в районе нереста, он появляется в сентябре. Аналогичный характер носят миграции чира в Колыме (Игнатъев, 1972; Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972; Кириллов, 2002а).

Возраст и рост. Также как и муксун, чир относится к долгоживущим рыбам. Ранее в уловах встречался чир в возрасте до 18–20 лет, в настоящее время особи старше 10–12 лет редки. В большинстве рыбопромысловых районов Сибири чира добывают в возрасте 4–7 лет, снижая, тем самым, репродуктивный потенциал популяций этого вида. В ряде труднодоступных северных рек и озер чир и в настоящее время вырастает до 80–100 см длиной и 12–15 кг массой. В промысловых уловах половозрелые особи чира имеют обычно до 1,5–2,5 кг массой (Головко, 1972; Игнатъев, 1972; Лукьянчиков, 1976; Разнообразия рыб..., 1999; Богданов, Богданова и др., 2000).

В Оби чир в конце второго лета жизни (1+) имеет в среднем 25 см длины и 222 г массы, в Енисее – соответственно 19 см и 119 г, в Колыме – 14–30 см и 40–325 г. К 8+ чир достигает в Оби в среднем 53 см длины и 1 900 г массы, в Енисее – 52 см и 2 200 г, в оз. Таймыр – 44 см и 1 000 г (Михин, 1955; Мос-

каленко, 1955, 1958а, б, 1971; Подлесный, 1958; Романов, Тюльпанов, 1985; Богданов, Богданова, 1996). В водоемах Ямала чир живет до 9+ и вырастает до 40–55 см длиной и 4 000 г массой, в уловах преобладают особи в 6+–8+, наибольшие годовые приросты составляют 45 мм и около 500 г (Венглинский, 1971). В Надыме в уловах присутствуют особи чира до 10+, длиной до 50 см и массой до 2 000 г и более. В 1+ размеры чира из озер этого бассейна составляют 17 см длины и 231 г массы, в 3+ – соответственно 30–36 и 375–745, в 5+ – 36–45 и 627–1453, в 7+ – 42–47 см длины и 1 175–1 615 г массы; в каждой возрастной группе линейные и весовые размеры рыб существенно колеблются (Игнатъев, 1972а; Коломин, 1974а, б). В Тазовской губе и р. Таз чир в 4+ достигает в среднем 415 г массы, в 6+ – 640, в 8+ – 1 028, в 10+ – 1 538 г (Князев, 1999). В Юрибее (Гыданский п-ов) чир в уловах представлен особями в 0+–18+, длиной 12–72 см и массой 25–5 500 г (Вышегородцев, 1973б, 1974е).

Быстро растет чир при его выращивании в мезотрофных озерах. Например, в ряде озер Тюменской области сеголетки чира достигают к началу зимы 18–27 см длины и 148–256 г массы, двухлетки – соответственно 33–40 и 590–1 040, трехлетки – 46–51 см длины и 1 613–1 983 г массы. При этом основу питания молоди чира составляют организмы зообентоса (Судаков, 1972).

В Енисее в середине XX в. в уловах встречался чир до 19+. В речных условиях в низовьях реки особи чира в 1+ имели в среднем 19 см длины (*ac*) и 119 г массы, в 2+ – соответственно 30 и 318, в 7+ – 47 и 1 508, в 14+ – 61 и 3 503, в 19+ – 68 см длины и 4 500 г массы (Волгин, Лобовиков, 1958). В конце XX в. размеры чира в уловах из этого участка Енисея колебались от 17 до 70 см (в среднем – 40 см), средняя масса рыб составляла 1 467 г, среднегодовой прирост – 2–3 см и 200 г, большая часть вылова была представлена особями в 10+–17+ (Андриенко, 1996).

В Турухане обитает чир в 0+–15+, длиной 11–75 см и массой 16–7 200 г (Головко, 1973а). В оз. Маковское (верховья Турухана) встречаются особи этого вида в 22+ массой до 11 кг (Головко, Попов, 1973). В р. Большая Хета в 1973 г. был пойман чир массой около 12 кг (Головко, 1973б). В Танаме в августе 1973 г. нами (Попов, 1978б) вылавливался чир от 0+ до 13+, длиной от 35 мм (*ad*) до 63 см (*ac*) и массой от 500 мг до 3 500 г; в пределах каждой возрастной группы отмечены большие колебания размеров рыб. Характер линейного и весового роста и их соотношение в течение жизни чира из Танама принципиально схожи с этими параметрами танамского сига (Попов, 1975а, б, 1976а, 1978б).

В оз. Таймыр в уловах встречается чир длиной 30–52, в среднем – 36,5 см и массой в среднем 700 г (Богданов, Богданова, 1996). В середине XX в. в этом водоеме ловился чир до 14+, при этом в 9+ он имел 50 см длины и 1 590 г массы (Михин, 1955). В 1968 и 1969 гг. чир в уловах из Верхней Тай-

мыры в 1+ имел 16 см длины и 52 г массы, в 3+ – соответственно 24 и 169, в 5+ – 30 и 374, в 7+ – 36 и 657, в 10+ – 44 и 1 268, в 12+ – 49 и 1 875, в 14+ – 55 и 1 830, в 16+ – 64 см длины и 4 400 г массы (Романов, Тюльпанов, 1985). Данные по размерам чира из Хатанги, оз. Томмот (бассейн р. Хатанга) и некоторых рек Якутии приведены в табл. 9.

Размножение. В небольшом числе чир созревает в 4+–5+, но массовая половозрелость этого вида рыб в реках Сибири наступает в 7+–9+ и даже в 10+–12+. Созревание каждого поколения растягивается на 3–4 года.

Таблица 9

Длина и масса тела чира из некоторых водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет									
	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	15+
Сев.	42	42	44	45	46	53	–	–	–	–
Сосьва	963	1 078	1 239	1 370	1 360	2 275	–	–	–	–
Хатанга	35	39	42	44	48	51	53	54	55	–
	513	753	1 034	1 171	1 586	1 909	1 850	2 284	2 386	–
Оз.	31	38	39	42	44	48	–	–	–	–
	Томмот	336	574	654	818	1 031	1 287	–	–	–
Лена	46	–	50	–	51	–	53	–	55	68
	1 210	–	1 448	–	1 708	–	2 082	–	2 496	4 100
Яна	–	41	43	46	49	51	54	57	–	–
	–	965	1 183	1 451	1 745	2 146	2 533	3 040	–	–
Инди- гирка	–	43	44	48	51	53	55	57	59	63
	–	1 070	1 340	1 770	2 050	2 500	2 830	3 090	3 400	4 200
Колыма	40	42	44	47	50	54	56	59	62	–
	908	1 335	1 552	1 874	2 165	2 563	2 929	3 590	3 820	–

Примечание. Таблица составлена по данным Ф. В. Лукьянчикова, 1967 (Хатанга), В. И. Романова, 2000 (оз. Томмот – бассейн р. Хатанга), А. Ф. Кириллова, 2002а (реки Якутии), «Экология рыб...», 2006 (Северная Сосьва). Длина тела рыб из Хатанги, Лены и оз. Томмот – *ас*, из Яны, Индигирки и Колымы – *ад*.

В Оби в годы с благоприятными условиями роста численности чира, в составе его нерестовых стад преобладают особи в 5+–7+, в периоды спада численности – в 8+–10+ (Богданов, Мельниченко, 2001). В водоемах Ямала чир становится половозрелым в 5+–7+ (Куликова, 1960; Венглинский, 1971), в Надыме и Юрибее (Гыданский п-ов) – в 5+–6+ (Игнатъев, 1972а, б; Вышегородцев, 1973б, 1974в; Коломин, 1974а, б).

В Турухане чир созревает в 6+–7+ при 51–55 см длины и 2 166–2 456 г массы (Головко, 1973а), в Танаме – частично в 5+–6+, в массе – в 7+–8+ при 45–48 см и 1 200–1 600 г (Попов, 1978б), в Пясине – в 6+–7+ при 42 см и 1 100 г (Красикова, Сесягин, 1967), в низовьях Енисея – в 10+–12+; длина по-

ловозрелых особей енисейского чира колеблется от 43 до 70 см, масса – от 1 200 до 7 100 г (Андриенко, 1996).

В оз. Таймыр большинство особей чира созревает в 8+–9+ при длине 37–39 см и массе 750–900 г (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985; Богданов, Богданова, 1996), в Хатанге – впервые в 6+–7+, в массе – на год позже (Лукьянчиков, 1967), в Анабаре – в массе в 7+, в Лене и Колыме – впервые в 5+, в Яне – в 6+–7+, в Индигирке – впервые в 4+ (Новиков, 1966; Игнатьев, 1972; Кириллов, 1972; Кириллов, 1975, 2000, 2002a).

Нерестится чир в октябре – первой половине ноября, в период замерзания водоемов и в первые недели после ледостава, при температуре воды около 0 °С у поверхности и 1,0–1,5 °С – в придонном слое. Нерестилища расположены в руслах рек, обычно на участках с песчано-галечными грунтами, глубиной до 10 м и скоростью течения воды 3–4 км / ч. Нерест неежегодный, с пропусками в 2–3 года. Те особи половозрелого чира, которые оказываются в маловодные годы в отшнуровавшихся от рек озерах, могут пропускать нерест и большее число лет. Рыбы, пропускающие в данном году нерест, хорошо отличаются от размножающихся по внешнему виду, степени развития гонад, большому содержанию жира на кишечнике, активному питанию и в период нереста.

Места размножения обского чира находятся в уральских притоках нижнего течения Оби. В ряде тундровых рек, впадающих в Обскую и Тазовскую губы, нерестятся небольшие по численности, локальные стада чира, выходящие для размножения из озер Ямала и Тазовской тундры (Венглинский, 1971; Москаленко, 1971). В р. Таз чир поднимается на нерест и из Тазовской губы; при этом нерестовое стадо представлено особями в 5+–12+; в 2001 г. начало нереста чира отмечено в р. Таз 6 октября (Чертыковцев, 2002). В водоемах юго-западного побережья Ямала нерест чира начинается в октябре и продолжается до конца ноября (Куликова, 1960).

В бассейне Енисея нерестилища чира более рассредоточены, чем в бассейне Оби, и находятся в притоках губы и дельты – реках Муксуниха, Большая и Малая Хета, Танама, Пелядка, Яра, а также в реках правобережья Нижнего Енисея – Хантайке (до плотины ГЭС), Курейке (до порога «Графитовый рудник») (Подлесный, 1958). В Нижнюю Тунгуску чир заходит из Енисея на нагул и на нерест до пос. Ногинский (300 км от устья Тунгуски) (Попов, 1980a). В нерестовом стаде в низовьях Енисея около 70 % составляют особи чира длиной 48–56 см и массой 2 500–3 000 г (Андриенко, Куклин, 1989; Андриенко, Богданов и др., 1999). В Пясине нерест чира начинается со второй декады октября и продолжается подо льдом как в основном русле, так и в притоках (Агапе, Дудыпте, Тарее и др.) (Красикова, Сесягин, 1967).

В оз. Таймыр чир нерестится в течение октября, в притоках, на участках с плотными песчаными, песчано-илистыми и галечно-песчаными грунтами и глубинами 3–6 м. После нереста производители возвращаются в озеро.

Во время нереста икра чира в массе поедается хариусом, ряпушкой, налимом и сигом (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985; Богданов, Богданова, 1996).

В Хатанге основные нерестилища чира расположены в Хете на отрезке от 420 до 550 км от устья этой реки. Нерест происходит в период с середины сентября до середины октября, по открытой воде (ее температура около 3 °С) – в начале нереста и подо льдом – в конце его. Икра выметывается на песчаных и песчано-илистых грунтах на глубине 3–4 м (Лукьянчиков, 1967).

В Лене чир нерестится во второй половине октября – начале ноября; в Яне – в октябре, в пределах отрезка реки с 200-го по 500-й километр от истоков; в Индигирке – в начале октября, в среднем течении реки, на участках торошения осенней шуги; в Колыме – в первой половине октября при температуре воды не выше 0,2 °С, в притоках Малый и Большой Анюй, а также в р. Ясачная и в самой Колыме у пос. Кульдино и выше пос. Зырянка (Новиков, 1966; Игнатъев, 1972; Кириллов, 1972; Кириллов, 1975, 2000, 2002а).

Плодовитость чира существенно колеблется не только в зависимости от возраста рыб, но и особенностей обитания той или иной популяции этого вида. В Оби самка чира выметывает 20–115 тыс. икринок (Москаленко, 1955), в Северной Сосьве – 30–83 (Экология рыб..., 2006), в Надыме – 29–147 (Игнатъев, 1972; Коломин, 1974б), в Юрибее – 39–153 (Вышегородцев, 1973б, 1974а, в), в низовьях Енисея – 33–163, в среднем по всем возрастным группам – 77,4 (Волгин, Лобовикова, 1958; Андриенко, 1996), в Турухане – 41–258 (Головко, 1971б, 1973а; Андриенко, Богданов и др., 1999), в Танаме – 10–100, в среднем – 36 (Попов, 1978б), в Нижней Тунгуске – 36–155 (Попов, 1983), в Пясине – 10–107 (Красикова, Сесягин, 1967), в оз. Таймыр в 6+–13+ в пределах 10,8–109,3, в среднем – 27,7 (Романов, Тюльпанов, 1985), в Хатанге в 8+ – 18,1, в 10+ – 27,7, в 12+ – 29,3, в 15+ – 53,5 тыс. икринок (Лукьянчиков, 1967).

В этих же пределах находится плодовитость чира в реках Восточной Сибири. В Вилюе она составляет 29–235 тыс. икринок, в Лене – 23–124, в Яне – 35–111, в Индигирке – 15–205, в Колыме – 49–96 тыс. икринок. В низовьях Лены чир в 8+ выметывает в среднем 27 тыс. икринок, в 10+ – 36, в 12+ – 56, в 13+ – 63, в 15+ – 124 тыс. икринок (Новиков, 1966; Игнатъев, 1972; Кириллов, 1972; Кириллов, 1975, 2000, 2002а).

Развитие оплодотворенной икры чира в уральских притоках Нижней Оби длится до 270 суток, вылупившиеся личинки имеют длину от 10,5 до 14 мм (Богданов, 1984). На инкубационных заводах развитие икринок чира при общей сумме температуры воды в 145 °С продолжается 150–160 суток. По наблюдениям, в реках Якутии выклюнувшиеся личинки чира сносятся паводковыми водами в низовья, при этом те из них, которые попали в пойменные озера, оказываются в наиболее благоприятных условиях: здесь они превращаются в мальков и переходят на экзогенное питание. В конце нагульного сезона сего-

летки чира в таких озерах существенно превосходят по размерам своих сверстников, росших в условиях русла реки или ее дельты (Кириллов, 1972).

В условиях эксперимента в аквариумах, вылупившиеся личинки чира оказались способными жить за счет питательных веществ желточного мешка до 42 суток при температуре 3,8 °С; при температуре 9,4 °С личинки перешли на внешнее питание на 5–6-е сутки. Весьма интересным фактом, выявленным в ходе этого эксперимента, является то, что первыми кормовыми объектами личинок чира служили бактерии бактериальной пленки на поверхности воды аквариумов, а также простейшие, которых вносили в сосуды в виде вытяжки из сенного настоя (Головков, 1962; Головков, Коровина и др., 1967).

Питание. Личинки чира первое время после рассасывания желточного мешка питаются зоопланктоном, но довольно скоро переходят на питание организмами зообентоса. Взрослый чир – типичный бентофаг, и основу его рациона составляют личинки хирономид и других насекомых, олигохеты, моллюски, придонные ракообразные. Для откорма чир выбирает места с илистым или песчано-илистым донным субстратом, где обычно хорошо развиты названные группы зообентоса. Питается чир в течение всего года, наиболее интенсивно в июле – первой половине августа, наименее интенсивно – на местах зимовки, особенно в конце зимы. Участвующие в нересте производители чира, как правило, в этот период не питаются. В период размножения, после вымета половых продуктов чир активно поедает икру, как свою, так и других сиговых. В одном желудке чира обнаруживается до 1 500 икринок (Москаленко, 1971).

В пойменных водоемах Нижней Оби спектр питания взрослого чира включает более 40 видов и форм беспозвоночных, среди которых отмечено 25 видов личинок хирономид и 10 видов моллюсков. В июле в желудке одного чира насчитывается до 8 тыс. мелких личинок хирономид или до тысячи, также небольшого размера, моллюсков. Ярко выраженной избирательности в питании чира не отмечено, он способен быстро переключаться с одного вида корма на другой. В течение года качественный состав пищи чира изменяется, что связано с соответствующими изменениями степени разнообразия и обилия его кормовой базы, а также с физиологическим состоянием рыб. Наиболее активно чир питается в низовьях Оби в сентябре–октябре, весной и летом процент особей с пустыми желудками увеличивается. Питается чир и зимой, однако менее активно, чем в другие сезоны года. Это связано не только со значительным снижением температуры воды, но и с ухудшением газового режима водоемов, вплоть до заморных явлений, особенно во второй половине зимы (Лугаськов, Степанов, 1988).

В Надыме пищевой спектр чира в июле–сентябре 1970 г. состоял из 13 групп, объединяющих 39 видов и форм. В желудочно-кишечных трактах рыб преобладали моллюски, личинки комаров, в пище сеголетков и годовиков высокий удельный вес занимали организмы фито- и зоопланктона, в пи-

щевом комке взрослых особей обнаруживались остатки гидрофитов, осе- нью – икра сиговых, включая икру чира (Игнатьев, Черкашина, 1973). В Юрибее (Гыданский п-ов) в питании чира отмечено 15 компонентов, из ко- торых наиболее часто в желудках рыб встречались моллюски и личинки хи- рономид, в низовьях реки значительную роль в питании чира играют листо- ногие рачки, личинки насекомых и гидрофиты (Вышегородцев, 1973б, 1974в).

В Танаме сеголетки чира длиной 35–55 мм в июле – августе активно (ин- декс наполнения желудочно-кишечных трактов в среднем равен 642 ‰) пи- таются организмами зоопланктона и зообентоса примерно в равном количе- стве. В состав пищи взрослых особей чира входят организмы зообентоса, ик- ра и молодь рыб, остатки растений; по частоте встречаемости и массе в пи- щевом комке в июле–августе доминируют личинки хирономид и моллюски. В эти месяцы активность питания рыб так высока, что более половины пищи выходит наружу в полупереваренном виде. В зимний период танамский чир питается, но не очень активно (Попов, 1976б; Попов, Гундризер и др., 1977).

В оз. Таймыр чир также потребляет в пищу в основном организмы зообен- тоса. В желудочно-кишечном тракте молоди (средней длиной 13 см) обнару- жены амфиподы, остракоды, нематоды, личинки хирономид, зоопланктон. В питании взрослых особей (средней длиной 32 см) преобладают личинки хирономид, за которыми следуют олигохеты и нематоды, изредка в составе пищи встречается молодь рыб. У всех особей чира высокий удельный вес (до 50 ‰) пищевого комка приходится на долю растительного детрита, песка и грунта. Летом чир питается активно, но тем не менее частота встречаемости рыб с пустыми желудками составляет от 20 до 33 ‰. В зимний период чир в озере питается менее активно, чем в период открытой воды (Михин, 1955; Романова, Романов, 1975; Романов, Тюльпанов, 1985; Малинин, Поддубный и др., 1988). В Хатанге в пище чира, кроме зообентоса, обнаружены девятииг- лая колюшка и гидрофиты (Лукуянчиков, 1967). В Колыме в питании чира в летний период важную роль играют листоногие рачки *Lynceus brachiurus* (Новиков, 1966).

Вылов. Чир – одна из наиболее ценных промысловых рыб на севере Сибир- и. В бассейне Оби с 1971 по 1976 г. ежегодно вылавливалось от 5,2 до 9,0 тыс. ц этой рыбы, в период с 1976 по 1980 г. уловы возросли до 12,0 тыс. ц в год (Москаленко, 1971). В 2001 г. было добыто 7,5, в 2002 г. – 6,1 тыс. ц чира (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В Енисее в 1946–1955 гг. на отрезке реки от устья Нижней Тунгуски до дельты включительно вылавливалось от 900 до 1 800 ц, с 1976 по 1985 г. – от 250 до 600 ц чира в год (Подлесный, 1958; Андриенко, Богданов и др., 1989). В Якутии самые высокие уловы этой рыбы отмечены в бассейнах рек Инди- гирка и Колыма, где в 1960–1968 гг. ежегодно вылавливалось по 2,0–3,0 тыс. ц чира. Еще раньше, в конце 1930-х гг., только в бассейне Колымы добывалось

до 3,6 тыс. ц чира в год. В общей сложности в реках Якутии (Лена, Яна, Индигирка, Колыма) динамика суммарных уловов чира по годам такова: 1942 г. – 3,4 тыс. ц, 1944 г. – 7,3, 1947 г. – 4,6, 1955 г. – 4,1, 1965 г. – 3,6, 1975 г. – 3,3, 1985 г. – 8,3, 1995 г. – 2,6, 2000 г. – 3,5 тыс. ц. В настоящее время промысловые запасы чира в этом регионе находятся в удовлетворительном состоянии (Новиков, 1966; Кириллов, 2002a). В целом по Сибири состояние численности чира также может быть оценено как удовлетворительное.

5.7. Пелядь – *Coregonus peled* (Gmelin, 1789)

Общепринятое русское название – *пелядь*, на Оби – *сырок*. В сибирских документах слово *сырок* отмечено в начале XVIII в. В десятичной книге Тюмени 1702 г. говорится: «Шесть возов... и сырковъ свежих, соленых» (Гурулев, 1967).

Характерные признаки. D III–V – 8–12, P I – 14–16, V II – 10–14, A III–V – 12–16. Жаберных тычинок – 46–69; LL – 76–102. Позвонков – 57–63. Пилорических придатков – 70–170. Кариотип: $2n = 70-76/74$, NF = 96. Рот конечный, верхняя челюсть несколько выдается над нижней, верхнечелюстная кость заходит за вертикаль переднего края глаза. Тело высокое (более 20 % длины тела), сразу же за затылком спина круто поднимается вверх, тело не круглое, а сжатое с боков (рис. 17). По сравнению с другими сиговыми, чешуя пеляди имеет более темную окраску, на голове и боках разбросаны темные крупные пятнышки, на спинном плавнике много черных точек в несколько рядов (Решетников, 1980; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003). Подвиды не выделены, но имеются экологические формы – речная, озерно-речная и типично озерная (Новоселов, Решетников, 1988; Решетников, Мухачев и др., 1989). В Оби, кроме названных форм, выделяют стада полупроходной пеляди – обское и тазовское (Москаленко, 1971).

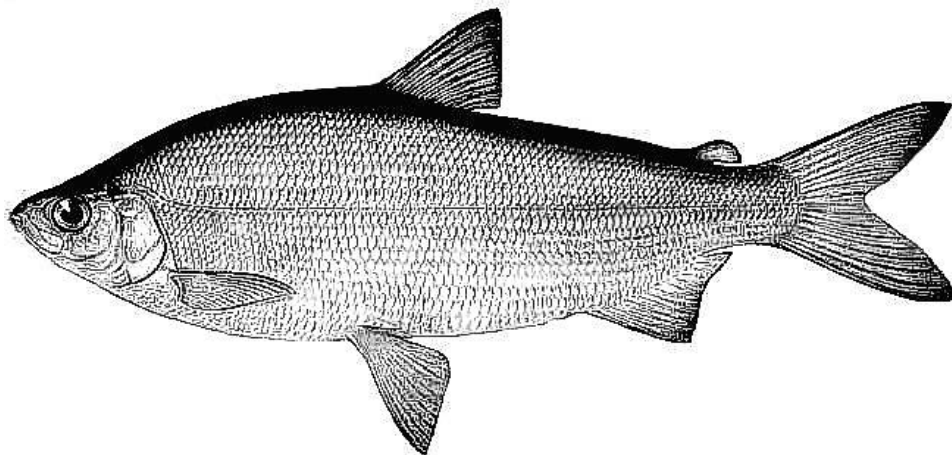


Рис. 17. Пелядь

Пластичность пеляди в морфоэкологическом отношении подтверждается способностью этой рыбы образовывать практически в каждом водоеме локальные популяции с явно выраженными различиями по меристическим и пластическим признакам. В случае изоляции в озерах речная пелядь достаточно быстро приобретает черты типично озерной. Нередко в одном озере встречается пелядь и с нормальным темпом роста и тугорослая (карликовая). Такие формы известны в озерах Большеземельской тундры и в озерах бассейнов сибирских рек (Полымский, 1971; Кириллов, 1972; Сидоров, 1974; Решетников, 1980; Решетников, Мухачев и др., 1989). В Средней Оби в районе нерестилищ сиговых встречаются стерильные гибриды между пелядью и сигом-пыжьяном, реже – пелядью и муксуном, еще реже – пелядью и нельмой и пелядью и тугуном (Решетников, Мухачев и др., 1989). Гибриды пелядь × чир (пелчир), полученные в искусственных условиях и проявляющие некоторую степень фертильности (Мостовская, 1990), в естественных условиях ни в бассейне Оби, ни в бассейнах других рек Сибири не известны.

Подробная информация по распространению, систематике, морфологии и различных сторонах экологии пеляди в ее ареале, в том числе в водоемах Сибири, изложена в монографии Ю. С. Решетникова, И. С. Мухачева с соавт. (1989).

Распространение и миграции. Пелядь обитает в водоемах арктического побережья Евразии – от Мезени на западе до Колымы на востоке, в Западной Европе и Северной Америке отсутствует. В пределах естественного ареала наиболее многочислена в бассейне Оби (Решетников, 1980; Решетников, Мухачев и др., 1989). В результате проведения акклиматизационных работ пелядь обитает в ряде водоемов европейской части России, стран Западной Ев-

ропы, Средней Азии и в Монголии (Решетников, 1980; Новоселов, Решетников, 1988; Решетников, Мухачев и др., 1989; Атлас пресноводных..., 2003).

В Сибири пелядь широко распространена в реках и озерах тундровой, лесотундровой и таежной зон. В морские воды обычно не выходит. Полупроходная обская пелядь в недавнем прошлом поднималась вверх по Оби до Камня-на-Оби. Южная граница распространения природных популяций озерно-речной пеляди в бассейне этой реки проходит по 60° северной широты (до верховьев бассейнов Казыма, Надыма, Пура, Таза), северная – по 70–72° северной широты. Южной границей обитания озерной пеляди в бассейне Оби является р. Тобол, в которую пелядь заходит в небольшом числе на нагул и реже – на нерест (Карасев, 2003), северной – система озер Ней-То на Ямале (71° северной широты). В озерно-речной системе Ямала пелядь представлена главным образом озерной, в меньшей степени – озерно-речной и полупроходной формами. В правобережье Нижней Оби полупроходная, озерно-речная и озерная пелядь обитает в бассейнах рек Надым, Пур, Таз (Бурмакин, 1953; Венглинский, 1971; Москаленко, 1971; Полимский, 1971; Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974а, б, 1976; Решетников, Мухачев и др., 1989; Богданов, Богданова и др., 2000; Чертыковцев, 2002). Есть озерно-речная и озерная пелядь и на Гыданском п-ове (Москаленко, 1958а, б, 1971; Вышегородцев, 1973б, 1974а; Попов, 1978а; Богданов, Богданова и др., 2000).

С 1972 по 1976 г. обская речная пелядь была вселена в сравнительно глубокие, холодноводные, незаморные озера Чибитской и Кара-Кудюрской систем, расположенные на водорозделе рек Чуя и Башкаус (юго-восточный Алтай), в которых пелядь довольно быстро адаптировалась и, достигнув половой зрелости, стала размножаться (Вершинин, Зимин и др., 1981; Гундризер, Иоганзен и др., 1984).

В 1960-е гг. была предпринята неудавшаяся попытка вселения пеляди в мезотрофное, сравнительно мелководное (в среднем 2 м) оз. Большой Берчикуль, расположенное на северо-востоке Кемеровской области в отрогах Кузнецкого Алатау. В настоящее время в связи с зарегулированием р. Дудет, площадь озера увеличилась до 2 000 га, а его средняя глубина – до 3 м, что снижает вероятность зимних заморов. В 2002 г. в озеро выпущено 100 тыс. личинок пеляди. Летом 2003 г. в контрольных уловах встречались двухлетки пеляди с массой тела 350–400 г. Отмечено, что в период открытой воды пелядь образует довольно плотные стаи и активно перемещается в этом водоеме в поисках пищи (Поляков, Бузмаков, 2005).

Попытки акклиматизировать обскую пелядь в равнинных солоноватоводных (на отдельных участках до 6–8 ‰) озерах мезоэвтрофного типа (Долгое, Горько-Лебедянское, Чаны, Сартлан, Кривое и др.), расположенных на юго-западе Западной Сибири, успехом не увенчались (Волгин, 1973; Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Ростовцев, Трифонова и др., 1999; Попов, Воско-

бойников и др., 2005). Выпускаемая в эти водоемы молодь пеляди сравнительно хорошо растет, становится половозрелой, ее гонады внешне развиваются нормально, но вследствие нарушения у большого процента производителей развития гамет (в том числе самцов) только малая часть выметанных яйцеклеток оплодотворяется, а выклюнувшиеся личинки практически полностью погибают (Нестеренко, Кассихина, 1972; Галактионова, 1973; Нестеренко, 1975, 1976*a*, *б*, 1983; Гаврилова, Сецко, 1975, 1976; Нестеренко, Парамонов и др., 1976; Новоселова, 1981; Зосько, Русанов, 1985; Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Кондратьев, Крайнов и др., 1985; Кондратьев, 1991). Н. А. Нестеренко (1976*б*) в условиях эксперимента было выявлено, что наиболее жизнеспособными к солености воды до 8 ‰ являются личинки пеляди в возрасте 5–7 суток, наименее толерантными – 1–3 и старше 15 суток.

В бассейнах рек Восточной Сибири, начиная с Енисея, обитает озерно-речная и озерная пелядь (Решетников, Мухачев и др., 1989). В бассейне Енисея пелядь обитает в водоемах лесотундры и тундры. В русле Енисея речная пелядь встречается на отрезке в 1 632 км – от устья р. Сым на юге до дельты на севере. Наиболее многочисленна на участке между селами Верхне-Имбатское и Усть-Порт (Подлесный, 1958). В левобережье Енисея речная, озерно-речная и озерная пелядь обитает от рек северо-таежной зоны – Елогуй и Турухан – до рек тундры – Яра, Пелядка, Танама, в том числе в материковых озерах в бассейне Турухана – Советских, Маковском, Налимьем (Красикова, 1961; Подлесный, Сесягин, 1968; Головко, 1971*б*, 1973*a*; Головко, Попов, 1973; Глазков, 1981; Попов, 1978*a*, 1986). В правобережье Енисея пелядь не известна в Подкаменной и Нижней Тунгусках (Попов, 1980*a*, *в*, 1983; Попов, 1990*a*), в Курейке она обитает только в озерах устьевого участка реки (наиболее многочисленна в оз. Мундуйское) (Вышегородцев, Чупров и др., 1989) и в горных озерах на водоразделе рек Курейка и Хантайка (Куклин, 1996*a*, *б*; Романов, 2004*a*).

В озерах плато Путорана пелядь известна только в трех из них – Харпичи, Люксина (бассейн Енисея) и Дюпкун (бассейн Котуя) (Сиделев, 1981). В водоемах Хантайской гидросистемы пелядь обитает как в озерах, так и в реках и в водохранилище, но в восточной глубоководной части оз. Хантайское она малочисленна (Романов, 1980, 1988*a*, 2004*a*; Романов, Карманова, 1998). В бассейне Пясины пелядь встречается как в основном русле реки, так и в ее притоках и озерах, в том числе не имеющих связи с Пясиной (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994; Разнообразие рыб..., 1999). В бассейне оз. Таймыр пелядь является малочисленным видом рыб и обитает только в Верхней Таймыре и некоторых пойменных озерах этой реки, в оз. Таймыр отсутствует (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985). В бассейне Хатанги пелядь расселена широко; зимует в основной своей массе в озерах, выходя в реки в период весеннего подъема воды на нагул; встречается в опресненных бухтах Хатангского залива (Лукьянчиков, 1967; Романов, 2000*a*).

В 1966 г. 2 млн личинок пеляди из экспериментального хозяйства ГосНИОРХ «Ропша» было завезено в мезотрофное оз. Чагытай, расположенное в бассейне Малого Енисея на территории Западного Саяна. В настоящее время пелядь в этом озере немногочисленна, но размножается (Гундризер, 1972, 1975; Бурлаева, Бескровных, 1975; Вершинин, Гундризер и др., 1979; Попков, 1980*a, б*, 1988, 2005*a*; Вершинин, Зимин и др., 1981; Гундризер, Попков, 1991). Натурализовалась (но также немногочисленна) пелядь и в других олиготрофных озерах Западных Саян – Сут-Коль, Куп-Коль и Маны-Холь (Попков, 2005*б*).

Интродуцирована и изредка встречается пелядь в Иркутском водохранилище (Купчинская, Купчинский, 1997). Вселена пелядь в Красноярское (в 1968 г.), Братское (с 1968 г.) и Усть-Илимское (в конце XX в.) водохранилища, натурализовалась в них, но малочисленна (Толмачев, Ольшанская, 1979; Толмачев, 1989; Тютрина, Купчинский и др., 1995; Вышегородцев, 2000; Мамонтов, 2005). Пелядь из Братского водохранилища относят к озерной форме (Скрябин, 1979); в настоящее время она обитает преимущественно в верхней, ангарской части водохранилища и должна быть отнесена к озерно-речной форме; в контрольных уловах отмечается в возрасте до 9 лет (Купчинский, Купчинская, 1995; Купчинский, Купчинская и др., 1996*б*). В Красноярском водохранилище стадо пеляди ежегодно пополняется путем выпуска в этот водоем подрощенной молоди пеляди; всего за период с 1968 по 2003 г. было выпущено более 45 млн личинок и мальков этого вида (Вышегородцев, Космаков и др., 2005).

С 1963 по 1966 г. были предприняты попытки акклиматизировать пелядь в некоторых озерах Верхне-Чулымской группы. Из них в озера Цингол и Кашгол ранее были запущены сиг и ряпушка, которые ко времени вселения пеляди были здесь весьма малочисленны и не размножались. Часть озер до заселения их пелядью была обработана ихтиоцидом. В других озерах рыбы-аборигены (окунь, плотва, ерш, золотой карась) продолжали обитать. Сбор и осеменение икры пеляди осуществлялся на озерах Советское, Хантайское и р. Пясины. Икра инкубировалась на Ужурском рыбопроизводном заводе. В общей сложности в указанные годы в озера было выпущено более 16 млн личинок пеляди. В итоге попытка создания в этом районе Красноярского края маточных стад пеляди не удалась по причине малокормности озер для пеляди, наличия заморных явлений в зимний период, выедания молоди пеляди местными рыбами (Завьялова, 1969, 1984).

В многоводные 1971, 1973 гг. пелядь проникла из оз. Щучье Гусино-Убукунской системы (куда ее впервые интродуцировали в 1968 г.) в Селенгу и далее – в Байкал. С 1969 г. началось вселение пеляди в озера Еравно-Харгинской системы, где она акклиматизировалась и откуда также проникла через Селенгу в Байкал. В настоящее время пелядь в этом озере встречается, но крайне редко, преимущественно в районе Селенгинского мелководья и вдоль юго-восточного побережья Байкала (Аннотированный список..., 2004;

Биологические инвазии..., 2004). В 1978 г. пелядь интродуцирована в систему Баунтовских озер (в основном в оз. Немьяда), где она также прижилась и размножается. С 1992 г. завоз новых партий посадочного материала пеляди в эти озера прекращен (Тютрина, Купчинский и др., 1995; Неронов, Пронин и др., 2002). С 1968 г. велись работы по интродукции пеляди в ряд крупных озер Южного Забайкалья; в некоторых из них сформировались маточные стада этой рыбы (Карасев, Шкатулова, 1976; Скрябин, 1979).

На территории Восточной Сибири пелядь распространена широко и обитает в бассейнах рек, впадающих в море Лаптевых и Восточно-Сибирское море. В Анабаре она представлена озерной и озерно-речной формами, в реках Оленек, Лена, Индигирка и Колыма – озерной нормально растущей и озерной карликовой, в Колыме, кроме того, и озерно-речной и, возможно, речной. Наиболее многочисленна пелядь в сравнительно неглубоких озерах, имеющих связь с речной системой. В озерах ледникового происхождения пелядь на территории Восточной Сибири не обнаружена (Дормидонтов, 1969а; Кириллов, 1972; Кириллов, 1975, 2002а; Решетников, Мухачев и др., 1989).

В бассейне Лены южной границей распространения озерной пеляди являются правобережные озера Вилюя; основные же пеляжки озера расположены преимущественно в левобережье Вилюя – в некоторых из них пелядь является доминирующей по численности. В небольшом числе обитает пелядь в Вилюйском водохранилище. Далее на север от Вилюя количество озер, заселенных пелядью, увеличивается. В северных озерах бассейна Лены живет наиболее мелкая форма этого вида. В реке пелядь встречается до Олекминска (Кириллов, 1972; Кирилов, 2000, 2002а). В Витиме пелядь не встречается (Калашников, 1971, 1978). О ее интродукции в ряд озер в бассейне верховьев Витима отмечено выше.

В бассейне Яны пелядь наиболее многочисленна в озерах северной части реки, расположенных на территории Янской низменности. В бассейне Индигирки пелядь обитает в озерах от устья Момы до морского побережья, но в солонатоводных озерах ее нет. В бассейне Колымы особенно богаты пелядью левобережные озера Средне- и Нижнеколымского районов (Лепешкин, 1966; Новиков, 1966; Кириллов, 1972). Восточная граница ареала пеляди проходит по правобережным притокам Колымы: рекам Малый Анюй и Большой Анюй, а также по Илернейским озерам (Тугарина, Постников, 1970).

Следует отметить, что степень заселения озер пелядью в пределах ареала зависит не столько от географического положения водоема как такового, сколько от его гидрологических и гидрохимических характеристик. Например, многие озера Центральной Якутии, ранее заселенные озерно-речными видами рыб, в том числе пелядью, вследствие усыхания стали непроточными – пелядь из состава ихтиофауны этих озер выпала. В результате обмеления (и снижения степени проточности) и ухудшения газового режима в

зимний период исчезла пелядь во многих озерах бассейна Вилноя (Кириллов, 1972). Однако из всех сиговых пелядь наименее требовательна к содержанию в воде кислорода: угнетение дыхания этой рыбы наступает при снижении концентрации O_2 до 2,3 мг / л, асфикция – при 0,7–1,85 мг / л (Кудлина, 1966).

Миграции. Весной, после схода ледового покрова и притока свежей воды, перезимовавшая в Обской губе полупроходная пелядь выходит в массу (так называемая «вонзь», нен. – богатое время) в Нижнюю Обь, где нагуливается в мелководных, хорошо прогреваемых, заиленных водоемах поймы (сорях). В этот период стадо пеляди состоит как из неполовозрелых, так и из фертильных, в том числе пропускающих в данном году нерест, особей. В пойменной системе Нижней Оби пелядь нагуливается в зависимости от гидрологического режима в течение 1,5–2,5 месяцев. В этот период температура воды в поверхностном метровом слое колеблется от 17 до 26 °С. При более высоких температурах воды пелядь прекращает кормиться и перемещается на глубокие участки водоемов. В июле–августе на мелководьях южной части Обской губы концентрируется в основном неполовозрелая пелядь (вместе с молодьё муксуна и чира) (Селюков, 2002б).

Осенью неполовозрелая часть стада пеляди скатывается в Обскую и Тазовскую губы на зимовку. Половозрелая пелядь мигрирует на нерест в уральские притоки Оби (Северную Сосьву, Сыню, Войкар, Сось, Щучью) и лишь часть репродуктивного стада поднимается для размножения в Среднюю Обь. Места нереста пеляди и муксуна в Средней Оби в значительной степени совпадают и расположены на отрезке реки между 930–980 км по лоцманской карте (Еньшина, 1999). В Надым полупроходная пелядь заходит только на нагул (Коломин, 1974). Тазовское стадо обской пеляди нерестится в притоках рек Таз и Пур (Москаленко, 1958а, 1971; Богданов, Богданова и др., 2000).

Озерно-речная пелядь нагуливается в бассейнах сибирских рек в пойменных озерах, протоках, старицах, нерестится в руслах рек и в глубоких озерах. Неполовозрелые и тугорослые особи миграций не совершают. Активность выхода пеляди из озер зависит, прежде всего, от скорости падения уровня воды в реке. При резких спадах уровня рыбы выходят из озер дружно, и только отдельные особи могут остаться в этом случае в отрезанных от реки озерах на зимовку. При плавном же падении речного уровня выход пеляди из озер растянут во времени. В этом случае иногда заметная часть нагульной пеляди остается в озерах на зимовку, но во второй половине зимы, как правило, погибает от духа.

Взрослые особи озерной пеляди в летнее время держатся разрозненно на глубоких центральных участках водоема, а осенью концентрируются на нерестилищах вблизи берегов. После нереста пелядь вновь отходит в центральную часть озера, на зимовку. Неполовозрелые особи, особенно сеголетки и годовики, чаще всего питаются в прибрежной зоне на участках со слабо раз-

витой водной растительностью. Сильно заросшие макрофитами участки и молодь, и взрослая пелядь избегают. Ранее считалось, что пелядь не совершает миграций из озера в озеро. Однако было выявлено, что на Ямале половозрелая пелядь нередко мигрирует для размножения из крупных озер в меньшие по площади и глубине (Венглинский, 1971). В термокарстовых озерах Колымо-Индибирской низменности половозрелая пелядь перемещается весной из озера в озеро по протокам против течения воды, а осенью – по течению (Куликова, 1960; Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Решетников, 1980; Богданов, Богданова и др., 2000).

Возраст и рост. Жизненный цикл пеляди ограничен 10–12 годами. В промысловых уловах преобладают рыбы в возрасте 6–7 лет. Более старшие возрастные группы в настоящее время немногочисленны, а во многих водоемах отсутствуют. Например, если в 1929 г. в уловах обской полупроходной пеляди преобладали рыбы в 4+–6+ и старше, то в начале 1970-х гг. основу уловов составляли особи в 2+–3+ (Москаленко, 1971).

В Оби озерная пелядь в 1+ достигает в среднем 21 см длины (*ad*) и 90 г массы, тугорослая – 17 см и 50 г, в 2+ – соответственно 24 и 19 см, 200 и 100 г, в 3+ – полупроходная – 36 см и 600 г, озерная – 28 см и 300 г, озерная тугорослая – 22 см и 100 г, в 5+ – соответственно 40 см и 1 000 г, 34 см и 500 г, 34 см длины и 500 г массы (Москаленко, 1971).

Высокий темп роста характерен для пеляди, нагуливающейся в условиях хорошо развитой кормовой базы пойменной системе Нижней Оби. Так, у рыб в Ханты-Питлярском соре в 1982–1987 гг. прирост массы тела за период нагула на четвертом году жизни составил 78 г, на пятом – 100, на шестом – 120, на седьмом – 142, на восьмом – 160, на девятом – 180 г (Князев, 1994). В р. Северная Сосьва пелядь в многоводные годы растет заметно лучше, чем в маловодные. Например, в маловодном 2000 г. особи этой рыбы в 3+ имели 30 см длины и 367 г массы, а в многоводном 2001 г. – 32 см и 438 г. В других возрастных группах эти показатели соответственно указанным годам равнялись: в 5+ – 34 см и 501 г, 35 см и 601 г, в 7+ – 36 см и 649 г, 38 см и 765 г, в 9+ – 40 см и 773 г, 41 см и 1 060 г (Экология рыб..., 2006).

В озерах Ямала пелядь живет до 10 лет и достигает 50 см длины и 1 388 г массы; в возрасте от 1+ до 3+ наибольшие годовые приросты рыб составляют 5 см и 300 г (Венглинский, 1971). В разных водоемах этого полуострова размеры пеляди в одних и тех же возрастах заметно отличаются, отражая состояние популяций и кормовой базы. Существенно колеблется рост пеляди в одних и тех же водоемах в разные годы (Куликова, 1960).

В р. Надым озерно-речная пелядь представлена особями от 0+ до 9+, длиной до 45 см и массой до 1 300 г. В 1+ размеры рыб равны 17 см и 70 г, в 3+ – 30 см и 350–450 г, в 5+ – 30–39 см и 360–908 г. Темп роста этой формы пеляди

в Надыме выше, чем полупроходной и озерной. Например, в оз. Нум-То годовые приросты рыб составляют лишь 25 мм и около 130 г (Коломин, 1974а, б).

В Тазовской губе и р. Таз пелядь в 3+ вырастает в среднем до 200 г, в 4+ – 321, в 6+ – 401, в 7+ – до 439 г (Князев, 1999). В бассейне р. Юрибей (Гыданский п-ов) пелядь в уловах представлена от 2+ до 11+, длиной 21–48 см и массой 98–1 440 г (Вышегородцев, 1973б, 1977).

Рост пеляди, как и других рыб, прямо или косвенно зависит от условий обитания, прежде всего от степени развития кормовой базы и доступности кормовых организмов. Особенно наглядно это проявляется при выращивании пеляди в мезотрофных высококормных озерах. Например, в озерах Тюменской области сеголетки пеляди к началу зимы достигают 12–17 см длины и 18–75 г массы, двухлетки – соответственно 18–27 и до 288, трехлетки – 24–38 и 200–1 100, четырехлетки – 28–40 см длины и 400–1 500 г массы. При этом основным кормом пеляди является планктон (Судаков, 1972).

В Енисее в середине XX в. пелядь старше 11 лет (массой 2 кг) не встречалась. В оз. Карасино в 1+ она имела 14 см длины (*ad*) и 24 г массы, в 2+ – соответственно 22 и 167, в 3+ – 28 и 341, в 5+ – 34 и 537, в 7+ – 36 и 735, в 9+ – 39 см длины и 913 г массы (Подлесный, 1958).

В Турухане встречается пелядь в 0+–7+, длиной 8–58 см и массой 13–2 590 г (Головко, 1971а, б). Пелядь из олиготрофных озер, расположенных в верховьях этой реки, таких размеров не достигает: в оз. Маковское в 6+ длина рыб составляет 33–38 см, масса – 425–725 г (Красикова, 1961). В Танаме пелядь в 4+ имеет 31 см длины и 380 г массы, в 6+ – соответственно 36 и 670, в 8+ – 38 и 840, в 10+ – 44 и 1 200, в 12+ – 48 см длины и 1 800 г массы (Попов, 1978а).

В правобережье Нижнего Енисея в оз. Мундуйское (низовья р. Курейка) пелядь в 2+ имеет 21 см длины и 155 г массы, в 4+ – соответственно 28 и 396, в 6+ – 31 и 568, в 8+ – 35 и 788, в 10+ – 40 см длины и 1 090 г массы (Вышегородцев, Чупров и др., 1989). В Красноярском водохранилище пелядь к концу третьего лета жизни (2+) достигает 33 см и 690 г, в 3+ – 1 120 г (Вышегородцев, 2000), в Братском водохранилище в 1+ – 17 см и 67 г, в 2+ – соответственно 19,5 и 116, в 3+ 31 и 457, в 4+ – 35 и 679, в 6+ – 43 и 1 433, в 8+ – 53 см длины и 2 710 г массы (Купчинская, Купчинский и др., 1994), в условиях хорошо развитой кормовой базы Еравнинских озер в Забайкалье в 1+ – 25 см, в 2+ – 32 см и 560 г, в 3+ – 36 см и 750 г (Карасев, 1987).

В Хантайской гидросистеме самые высокие показатели роста отмечены у пеляди из водохранилища, где в 1977 г. рыбы в 7+ имели 37 см длины и 740 г массы, в 1999 г. в 10+ – 32 см и 404 г (Романов, 2005; Романов, Карманова, 1998).

В бассейне оз. Таймыр в оз. Нерехай пелядь растет медленно и в 4+ достигает в среднем 27 см длины и 305 г массы, в 6+ – 33,5 см и 515 г (Романов, Тюльпанов, 1985). В Хатанге пелядь живет до 9+, вырастая в среднем до 40 см длиной и 1 000 г массой (Лукияничков, 1967). В оз. Пеляжье (бассейн р. Хатанга) пелядь в 3+ имеет 19 см длины и 79 г массы, в 5+ – соответственно 28 и 267, в 7+ – 32 и 414, в 9+ – 36 и 620, в 12+ – 38 см длины и 650 г массы (Романов, 2000а).

Темп роста и размеры пеляди, вселенной в озера Алтае-Саянской горной страны в первые годы акклиматизации достигали сравнительно высоких значений. Так, в оз. Чагытай рыбы в ноябре в 1+ имели в среднем 725 г массы, в 2+ – 1 300, 3+ – 1 700, 4+ – 2 100, 5+ – 2 600 г. Однако через 7–10 лет после начала интродукции рост пеляди и в оз. Чагытай и в других озерах существенно снизился. В оз. Чагытай с 1967 по 1974 г. масса двухлеток уменьшилась в 8,5 раз, трехлеток – с 1 300 г в 1968 г. до 168 г в 1982 г. В оз. Сут-Холь (Саяны) в 1972 г. длина рыб в 2+ равнялась 40 см, в 3+ – 44,5, а в 1985 г. – соответственно 18,7 и 24 см. Аналогичная картина наблюдалась по росту пеляди и в других озерах Саян (Чага-Коль, Сут-Холь) и Алтая (Сарулу-Коль, Талду-Коль) (Гундризер, 1972, 1975; Бурлаева, Бескровных, 1975; Вершинин, Гундризер и др., 1979; Попков, 1980а, б, 1988, 2000; Вершинин, Зимин и др., 1981; Гундризер, Попков, 1991). Размеры озерно-речной пеляди из рек Якутии приведены в табл. 10.

Таблица 10

Длина и масса тела пеляди из некоторых рек Якутии

Река	Возраст, лет						
	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+
Анабар	29/149	33/356	36/519	–	–	–	–
Вилюй	34/500	–	37/700	–	–	–	–
Средняя Лена	27/239	28/340	31/387	33/482	35/639	38/664	39/816
Нижняя Лена	–	30/267	34/413	39/596	41/742	42/823	–
Индигирка	–	–	34/600	–	38/900	–	–
Колыма	25/245	27/310	29/374	30/430	32/510	–	–

Примечание. Таблица составлена по данным А. С. Дормидонтова, 1969а (Нижняя Лена), Ю. П. Ларионова, 1969 (Средняя Лена), Ф. Н. Кириллова, 1972 (Вилюй, Индигирка) и А. Ф. Кириллова, 2002а (Анабар, Колыма).

Размножение. Пелядь половозрелой становится раньше других сиговых, имеющих аналогичную продолжительность жизни. Вступление каждого поколения в репродуктивную часть стада растягивается на 3–4 года. Пропуски нереста чаще отмечаются в 5+–6+, т. е. после первого нереста. В благоприят-

ных условиях обитания нерест, как правило, ежегодный (Решетников, Мухачев и др., 1989).

Полупроходная и озерная пелядь в бассейне Оби единично созревает в 2+ и в 6+, в массе – в 3+–5+. Полупроходная пелядь Тазовского стада становится половозрелой на 1–2 года позже обской. В 2001 г. нерестовое стадо пеляди в р. Таз состояло из особей в 5+–11+ (Чертыковцев, 2002). Озерно-речная пелядь в р. Надым созревает в 4+ (Коломин, 1974а, б), в р. Юрибей – в 5+ (Вышегородцев, 1973б, 1977). Тугорослая (карликовая) озерная пелядь созревает в 2+. В озерах тундры Западной Сибири пелядь становится половозрелой, как правило, на несколько лет позже, чем в озерах лесотундры и тайги, и сроки ее созревания растянуты на большее число лет. Массовое созревание пеляди в озерах всех указанных ландшафтно-географических зон происходит при достижении рыбами 19–25 см длины (*ad*). Самцы созревают на год-два раньше и при меньших размерах, чем самки (Москаленко, 1971; Полимский, 1971а, б; Павлов, 1978, 1981а).

В 1995 г. пелядь на нерестилищах в Средней Оби и в устье Томи была представлена особями в 2+–8+, при этом доля рыб в 2+ составляла 1,8 % от числа всех производителей, в 3+ – 7,4, в 4+ – 20,4, в 5+ – 33,3, в 6+ – 24,2, в 7+ – 3,7, в 8+ – 9,2 %. Размеры пеляди в нерестовых скоплениях колебались в пределах от 27 до 39 см, доля особей длиной 29–35 см (массой 350–500 г) составила около 80 % (Еньшина, 1999).

Возрастная структура нерестового стада обской полупроходной пеляди зависит от нескольких факторов: 1) численности генераций; 2) условий нагула рыб, вступающих в воспроизводство; 3) степени вылова рыб. Из них наибольшее влияние на рассматриваемый параметр нерестового стада оказывает численность поколений пеляди, что, в свою очередь, зависит от условий нереста и нагула. В годы с благоприятным гидрологическим режимом и длительным залитием поймы, средние значения длины, массы тела, массы икры, плодовитости, темпов полового созревания и упитанности рыб значительно выше, чем в маловодные годы. В силу этих причин, численность нерестового стада может колебаться по годам в десятки и сотни раз. При стабильной численности в нерестовом стаде обской пеляди доминируют производители в 5+–6+, в периоды роста численности – 4+–5+, в период депрессии численности – 6+–7+ (Богданов, Мельниченко, 2001; Селюков, 2002б).

В бассейне Енисея озерная пелядь становится половозрелой в массе в 4+–5+ по достижении 15–18 см длины (*ad*) и 250–300 г массы, озерно-речная – в 5+–6+ при 22 см длины (*ad*) и 400–500 г массы (Подлесный, 1958). В р. Турухан пелядь созревает впервые в 2+–3+, в массе – 4+–5+ по достижении 35–38 см длины и 640–800 г массы (Головко, 1971а, б, 1973а). В оз. Маковское основная масса самцов созревает в 4+ при достижении 24 см длины (*ad*) и 400 г массы,

самки – в 5+ при 24 см и 500 г (Красикова, 1961). В Танаме пелядь становится половозрелой впервые в 4+, в массе – в 5+ (Попов, 1978а).

В правобережье Нижнего Енисея в оз. Мундуйское пелядь созревает по достижении 25–27 см длины и 300–400 г массы (Вышегородцев, Чупров и др., 1989). В бассейне р. Хантайка в конце 1960-х гг. самцы пеляди становились половозрелыми в 3+ при 23–26 см длины и 160–200 г массы, самки – в 4+ при 25–28 см длины и 250–290 г массы, на нерестилищах встречались особи от 3+ до 11+, преобладали особи в 4+–5+ (Романов, Карманова, 1998, 2001; Карманова, 2004). В Хатанге пелядь созревает в 5+–6+ по достижении 27–30 см длины и 400–500 г массы (Лукуянчиков, 1967). Сравнительно рано, в 2+–3+, становится половозрелой пелядь в Красноярском (Толмачев, 1989) и Братском (Купчинский, Купчинская и др., 1996б) водохранилищах.

В мезотрофных озерах низкогорий Алтае-Саянского нагорья интродуцированная пелядь первого поколения созревала рано – в 1+, в олиготрофных озерах – на год позже, по достижении 850–1 000 г массы. Однако по мере сокращения кормовых запасов вследствие их выедания акклиматизантами и замедления темпа роста, пелядь стала созревать в озерах обоого типа при меньших размерах (массе 100 г и менее), но в более старшем возрасте (Вершинин, Гундризер и др., 1979; Вершинин, Зимин и др., 1981; Гундризер, Попков, 1991; Попков, 1980а, б, 1988, 2005а).

Пелядь из озер Восточной Сибири становится половозрелой в 2+–6+. Как и темп роста, сроки полового созревания пеляди в сильной степени зависят от условий жизни этой рыбы – чем суровее условия, тем позже наступает половозрелость (Новиков, 1966; Кузьмин, 1967; Дормидонтов, 1969; Кириллов, 1972; Решетников, Мухачев и др., 1989; Кирилов, 2002а).

Нерестится пелядь в реках и озерах Сибири в период с конца сентября по конец января, как правило, при температуре воды 1–2 °С (Куликова, 1960; Венглинский, 1971; Полимский, 1971; Решетников, Мухачев и др., 1989). В верховьях р. Северная Сосьва в период нереста пеляди температура воды в придонном слое составляла 0,2–0,8 °С, содержание кислорода – 4–10 мг / л (Мухачев, Кубышкин, 1975; Богданов, 1983). Именно температура воды является «стартовым» фактором среды для начала нереста пеляди. У речных популяций этого вида процесс начинается при температуре воды ниже 5°, а «пик» его приходится на период с температурами один градус и ниже (Москаленко, 1971; Венглинский, 1977; Богданов, 1983; Крохалевский, 1983; Решетников, Мухачев и др., 1989).

Речная пелядь нерестится в Сибирском регионе раньше озерной и в более сжатые сроки – в конце сентября – октябре, перед ледоставом, в течение 18–30 суток. Озерная пелядь нерестится в ноябре–декабре, иногда по январь включительно, подо льдом. Период икрометания растянут и составляет в целом для нерестового стада пеляди 45–80 суток (Решетников, Мухачев и др., 1989).

В некоторых озерах Якутии пелядь приступает к нересту в сентябре при температуре воды 5–9 °С (Венглинский, 1963, 1977). В озерах бассейна Вилюя нерест наблюдается в период с середины сентября по январь включительно (Венглинский, 1966; Кириллов, 1972), в оз. Муосталаах – с последних чисел августа до конца декабря (Венглинский, 1960); массовый нерест в этих озерах наблюдается в середине сентября на прибрежных участках на глубине 1–5 м.

Конкретные сроки нереста пеляди варьируют и зависят от условий обитания той или иной популяции. Так, в бассейне Оби в тундровых озерах Ямала (Ямбу-То, Ней-То) пелядь нерестится в сентябре–октябре при температуре воды у поверхности 2,5–0,2 °С, в озерах Гыданского п-ова – во второй половине ноября, подо льдом, при температуре воды 0,8–1 °С, в таежных озерах Западной Сибири массовый нерест происходит в ноябре–декабре (Венглинский, 1971; Полимский, 1971а, б). Начало нереста пеляди в одном из притоков р. Таз наблюдалось 2 октября (Чертыковцев, 2002). Несмотря на то что общая продолжительность нереста пеляди составляет 3 и более месяца, основная масса (65–75 %) производителей той или иной популяции выметывает икру в течение 12–15 суток (Решетников, Мухачев и др., 1989). В случае, если нерестовое стадо состоит из генетически разнородных групп, может наблюдаться эффект нескольких максимумов нереста (Андрияшева, 1988).

В качестве нерестового субстрата речная пелядь использует песчаный, песчано-галечный либо каменистый грунт на глубинах 1,2–4 м, озерно-речная и озерная пелядь – в разной степени заиленный песок с остатками растительности. В Байкале пелядь нерестится в прибрежной зоне на заиленных грунтах (Рыжова, Тютрина и др., 1994). В реках на участках нереста пеляди скорость течения не превышает 2–2,5 км / ч (Москаленко, 1971). И в реках и в озерах мелкая (1,3–1,5 мм в диаметре), желтоватого цвета икра пеляди размещается на грунте весьма неравномерно – от 1 до 200 и более икринок на 1 м² площади дна; икринки обладают слабой клейкостью, что позволяет им удерживаться на поверхности нерестового субстрата (Венглинский, 1971; Москаленко, 1971).

Плодовитость пеляди как вида в целом намного больше, чем у других сиговых (Решетников, 1980; Решетников, Мухачев и др., 1989). В водоемах Сибири ИАП пеляди колеблется в зависимости от размеров и физиологического состояния самок от 3 тыс. до 300 тыс. икринок. У полупроходной пеляди из Оби плодовитость составляет 19–63, в среднем – 35 тыс. икринок, у озерной пеляди – 3–138 тыс. икринок. При этом коэффициент корреляции ИАП с длиной и массой самок равен в среднем около 0,8, с возрастом – 0,3–0,4 (Полимский, 1971). По данным С. А. Еньшиной (1999), в 1973 г. на нерестилищах близ устья Томи ИАП пеляди колебалась от 10,3 до 50 тыс. икринок.

В бассейне р. Северная Сосьва ИАП пеляди в многоводные годы выше, чем в маловодные. Так, в маловодный 2000 г. рыбы в 4+ выметывали в среднем

29 тыс. икринок, в 5+ – 35, в 6+ – 43, в 7+ – 54 тыс. икринок, в многоводном 2001 г. в соответственных возрастах 42, 50, 52 и 71 тыс. икринок, в маловодном 2003 г. – 34, 38, 41 и 51 тыс. икринок соответственно (Экология рыб..., 2006).

У пеляди из озер Ямала плодовитость колеблется от 13,8 до 138,4, в среднем по всем репродуктивным возрастам составляя 72,4 тыс. икринок (Венглинский, 1971). Озерно-речная пелядь в бассейне Надыма выметывает от 48,6 до 112, в среднем – 67,4 тыс. икринок (Коломин, 1974*a, б*), в бассейне Юрибея (Гыданский п-ов) – от 30 до 63,5, в среднем – 43 тыс. икринок (Вышегородцев, 1973*б*, 1977).

В Енисее плодовитость пеляди составляет 23,7–84,5 тыс. икринок (Подлесный, 1958), в Турухане – 17,3–183, в среднем – 83 (Головко, 1971*a, б*, 1973*a*), в оз. Маковское: у самок в 4+ – 35, в 5+ – 39, в 6+ – 66 (Красикова, 1961), в Танаме – 19,2–62,2, в среднем – 46 (Попов, 1978*a*), в оз. Мундуйское: у озерно-речной – 9,7–37,3, у озерной – 10,9–59,2 тыс. икринок (Вышегородцев, Чупров и др., 1989). В бассейне р. Хантайка в конце 1960-х гг. плодовитость пеляди в 5+–8+ равнялась 10–28 тыс. икринок (Завьялова, 1969), к концу XX столетия наиболее высокая плодовитость отмечена у пеляди из водохранилища – до 30 тыс. икринок (Романов, Карманова, 1998, 2001; Карманова, 2004). В Хатанге пелядь в 5+ выметывает 19,3, в 6+ – 24,8, в 8+ – 75,0, в 9+ – 107,8 тыс. икринок (Лукьянчиков, 1967).

У пеляди, акклиматизированной в Красноярском водохранилище, ИАП в 3+ равняется 26–65, в среднем 43 тыс. икринок, в 4+ – 78 (Андриенко, Богданов и др., 1999), в Братском водохранилище в 2+–8+ – 12–295 (Купчинский, Купчинская и др., 1996*б*), в озерах Забайкалья в 1+ – 33,0, в 2+ – 57,4, в 3+ – 98,5 тыс. икринок (Биологические инвазии..., 2004).

Плодовитость пеляди, вселенной в озера Алтае-Саянской горной страны, в первые годы акклиматизации была высокой. В низкогорном мезотрофном оз. Чагытай у рыб в 2+ при средней массе 540 г она равнялась 36,6 тыс. икринок, в высокогорном олиготрофном оз. Сут-Холь у рыб в 3+ при средней массе 1 570 г – 107,7 тыс. икринок. Через 8–11 лет после вселения плодовитость пеляди в этих водоемах, как и темп роста, существенно снизились. В оз. Чагытай через 9 лет после интродукции плодовитость рыб в 3+ уменьшилась в 8 раз, в 4+ – в 5, в 5+ – в 3 раза. В высокогорном олиготрофном оз. Сарулу-Коль (Алтай) через 6 лет после вселения ИАП у местных генераций рыб в возрасте 2+ понизилась более чем в 6 раз – с 53 до 8,8 тыс. икринок (Гундризер, 1975; Вершинин, Гундризер и др., 1979; Попков, 1979, 1980*a, б*, 1988, 2005*a*; Вершинин, Зимин и др., 1981; Гундризер, Попков, 1991).

Плодовитость пеляди в бассейне Лены составляет 10–174 (в среднем – 74) тыс. икринок, Яны – 17–23 (19), Колымы – 20–72 (49) тыс. икринок. Низкая плодовитость отмечена у пеляди из некоторых дельтовых озер Лены (в среднем – 5,1 тыс. икринок) и пеляди Мастаахской группы озер (3,6–18,5 тыс. ик-

ринок) (Кириллов, 1962, 1972; Новиков, 1966; Дормидонтов, 1969; Новиков, Кириллов и др., 1972; Кириллов, 2002a).

В период инкубации икра пеляди довольно устойчива к дефициту кислорода, порог содержания которого находится в пределах 1,35–2,28 мг / л (Шкорба-тов, 1954). Нередко отложенные в условиях озер на слабопроточных участках, икринки покрываются тонким слоем ила, но, тем не менее, в массе не гибнут (Афанасьева, Севостьянова, 1960; Никонов, 1963; Кубышкин, Юхнева, 1971). Во многих типично пеляжьих, сравнительно мелководных (2–3 м) озерах в таежной, лесотундровой и тундровой зонах Сибири, промерзающих к концу зимнего периода почти до дна, икра пеляди также развивается нормально. Однако в случае полного промерзания водоема или весенних подвижек ледового покрова под действием ветров, происходит полная гибель кладок икры пеляди (и других осенеезимненерестящихся рыб). Например, такое явление отмечено Д. Л. Венглинским (1981) в озерах бассейна Индигирки.

В условиях натурального эксперимента выявлено, что период развития оплодотворенной икры пеляди длится от 80 до 123 суток, при этом основная масса личинок вылупляется на 110–116 сутки после оплодотворения, «набрав» 330–348 градусо-дней. Оптимальными для инкубации икры пеляди являются температуры воды в диапазоне 2–5 °С; температуры 7–8° составляют верхний порог нормального развития, 10–11° – сублетальны, 14–20 °С – летальны (Лебедева, 1971, 1974, 1983, 1985; Решетников, Мухачев и др., 1989).

Первый этап личиночного развития пеляди – эндогенного питания, длится 21 сутки при температуре воды один градус, 13 суток – 2°, 11 суток – 3°, 8 суток – 4°, 6 суток – 5°, 5 суток – при 6 °С. При температуре один градус личинки заканчивают первый этап развития и полностью переходят на экзогенное питание в возрасте 39 суток, при 2° – 31, при 3° – 27, при 4° – 24, при 5° – 17, при 6 °С – в возрасте 15 суток (Лебедева, 1983, 1985). Личинки пеляди, как и взрослые особи, относятся к наиболее теплолюбивым из сиговых рыб. Верхняя пороговая температура для только что выклюнувшихся эмбрионов пеляди составляет 25°, для личинок на I и II стадиях развития – 26,5°, на последующих – 27,5°, при переходе на стадию малька – 28,2 °С (Кугаевская, Сергиенко, 1988). Влияние температурного фактора на личинок тесно связано с характером их питания. Несмотря на то, что повышение температуры до 23–24 °С вызывает ускорение развития личинок, если их пищевой рацион состоит из зоопланктона, то повышение температуры более чем 17 °С отрицательно сказывается на их жизнедеятельности. Также отмечено (Лебедева, 1985), что на первом этапе развития личинки пеляди обнаруживают положительный фототаксис, на втором-третьем этапах – отрицательный.

Питание. По данным наблюдений Е. Н. Богданова (1991), личинки пеляди в водоемах Оби переходят на экзогенное питание еще до окончательного

рассасывания желточного мешка, но только при условии повышения температуры воды как минимум до 6 °С. Основу их рациона составляют науплии копепод, молодь кладоцер, коловратки и мелкие (< 2 мм) личинки насекомых; до 5 % личинок начинают питаться еще во время ската с мест выклева (Богданова, 1991).

Рацион питания взрослой пеляди в водоемах Сибири, в том числе в тех, в которых эта рыба акклиматизирована, состоит из широкого спектра организмов: зоо- и фитопланктона, зообентоса и нектобентоса, попавших в воду воздушных насекомых, перифитона, гидрофитов, икры рыб. Пелядь в гораздо большей степени, чем другие сиговые, приспособлена к питанию в прибрежной мелководной зоне пойменных водоемов. В северных водоемах эта рыба является главным, а в некоторых случаях – единственным потребителем обильного корма на заливных участках поймы. В годовом цикле питания для пеляди более, чем для других сиговых рыб, важен период летнего нагула, за 2–3 месяца которого она заметно увеличивает свои размеры, массу и упитанность. Питается пелядь и в зимний период, хотя и менее интенсивно чем в период открытой воды. Не питается или слабо питается пелядь в период нереста (Сальдау, 1949; Пирожников, 1950; Венглинский, 1962, 1963; Москаленко, 1971; Польшский, 1971; Кириллов, 1972; Коломин, 1974а, 1976; Вышегородцев, 1977; Вершинин, Осипова, 1980; Гундризер, Иванова и др., 1980; Вершинин, 1984; Вышегородцев, Чупров и др., 1989).

Полупроходная обская пелядь летом питается в сорах поймы нижнего течения Оби и в низовьях впадающих в нее уральских притоков. В это время наибольший удельный вес в пище пеляди принадлежит эстерии – рачку из группы листоногих, обитающему в придонном слое воды и развивающемуся летом в громадном количестве. Второе место в питании пеляди принадлежит ветвистоусым и веслоногим рачкам. В отдельных случаях к этой пище примешиваются организмы бентоса – личинки хирономид, ручейников, моллюски. Во второй половине лета питание рыб сокращается, что связано с выходом пеляди из соров из-за падения уровня воды. Во время подъема к нерестилищам пелядь почти не питается. Подробно характер питания пеляди в местах ее нагула в Нижней Оби, в том числе по сезонам года, у рыб разного возраста изложен в работе А. А. Салазкина (1969).

Озерная пелядь в большинстве водоемов ареала питается преимущественно организмами зоопланктона и в меньшей степени – водорослями. В оз. Ендырь (бассейн Оби) в пище взрослой пеляди в июле преобладают босмины, в августе – хидорус, в сентябре – босмины и дафнии. Молодь питается летом хидорусом, развивающимся в это время в количестве до 380 тыс. экз. / м³. По мере снижения в озере температуры воды и численности зоопланктона, активность питания и взрослой пеляди и ее молоди постепенно угасает, падая в ноябре – январе почти до нуля (Венглинский, 1971). Однако в большинстве

водоемов, особенно на юге ареала, пелядь сравнительно активно питается и подо льдом (Москаленко, 1971; Скрябин, 1979; Карасев, 1987; Прусевич, 2001). В целом, в озерах бассейна Оби, как таежных, так и тундровых, в составе пищи пеляди ведущую роль из зоопланктона играют кладоцеры, затем идут копеподы и коловратки. Нередко ветвистоусые рачки преобладают в питании пеляди даже в тех озерах, где в составе зоопланктона доминируют веслоногие рачки. Организмы зообентоса в желудках пеляди из озер обского бассейна встречаются редко и в небольшом количестве (Полымский, 1971).

В левобережье Нижнего Енисея – в оз. Маковское (бассейн р. Турухан), взрослая пелядь питается преимущественно организмами зоопланктона, но нередко в желудках рыб встречаются представители зообентоса – личинки хирономид, ручейников, иногда имаго ручейников (Головко, Попов, 1973). Наблюдениями А. В. Сычевой (1955) выявлено, что спектр питания пеляди из другого озера в бассейне Турухана – Вымского, также состоит из организмов планктона и бентоса. В течение суток пелядь в этом водоеме наиболее активно питается в утренние часы и в первую половину дня, а также с 18 ч до полуночи; остальное время суток активность потребления пищи существенно ниже. В вечерние часы и в начале ночи пелядь подходит для кормежки к берегам озера, в остальное время держится в пелагиали.

В Танае, как и в большинстве других рек тундры Сибири, взрослая пелядь в значительно большей мере, чем в более южных водоемах, потребляет организмы зообентоса в связи с крайне низким развитием здесь зоопланктона (Попов, 1978a). По этой же причине нередко в желудках пеляди из водоемов Субарктики обнаруживаются небольших размеров рыбы, а также остатки гидрофитов (Венглинский, 1971; Москаленко, 1971; Попов, 1978a).

В Братском водохранилище условия для нагула пеляди хорошие, большую часть года она питается здесь зоопланктоном. В первой половине июня у рыб в 1+–6+ в составе пищи преобладают веслоногие, с июля – доминирующие в это время в водоеме ветвистоусые ракообразные, осенью – и те и другие. В начале лета, когда зоопланктон в водохранилище беден, в составе пищи пеляди отмечены моллюски, личинки и куколки хирономид и других насекомых, паукообразные, жуки, детрит (Купчинская и др., 1994; Купчинский, Купчинская и др., 1996б). Преимущественно зоопланктоном (босминами) питается взрослая пелядь в период открытой воды и в Красноярском водохранилище (Вышегородцев, Космаков и др., 2005).

В отличие от водоемов в пределах естественного ареала, в озерах Алтае-Саянского нагорья пелядь-акклиматизант питается зоопланктоном лишь в первые годы жизни, переходя затем на преимущественное питание зообентосом. Например, в оз. Чагытай через 8 лет после вселения в него пеляди биомасса зоопланктона снизилась в 6 раз в результате его выедания многочисленными поколениями этой рыбы. В последующие годы, вплоть до настоящего времени,

основной прирост пеляди в озере обеспечивается за счет потребления рыбами организмов нектобентоса (гаммарусы) и зообентоса – личинок хирономид и поденок (Гундризер, Попков, 1991). В большинстве озер Горного Алтая, в которые была вселена пелядь, биомасса зоопланктона через 5–7 лет после зарыбления снизилась в 8–10 раз. Это явилось причиной перехода пеляди на питание в основном бокоплавами и хирономидами; нередко в этих озерах пелядь активно питается в июле–августе, подобно хариусу, воздушными насекомыми, выпрыгивая из воды (Вершинин, Осипова и др., 1980).

В Восточной Сибири наиболее благоприятных условиях питания пеляди наблюдаются в озерах Вилюйской низменности с повышенными в них температурами воды и хорошо развитой фауной беспозвоночных в летний период. Напротив, озера Колымо-Индигирской низменности характеризуются слабой прогреваемостью поверхностных и придонных слоев воды, невысокими показателями развития зоопланктона. В таких условиях значительную долю в питании пеляди занимают организмы зообентоса. Более того, в озерах северной части Колымо-Индигирской низменности в питании взрослой пеляди преобладает рыба – девятииглая колюшка (Новиков, 1966; Дормидонтов, 1969; Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972; Кириллов, 2002а).

Вылов. Пелядь – ценная промысловая рыба, ежегодные уловы которой только в бассейне Оби до 1954 г. составляли 35,0 тыс. ц, или около 6 %, от вылова всех сиговых рыб в водоемах Сибири. С 1976 по 1980 г. вылов пеляди в бассейне этой реки возрос до 50,0 тыс. ц в год. В настоящее время ежегодно вылавливается менее одной трети этой величины: в 2001 г. – 12,2, в 2002 г. – 12,4 тыс. ц (Москаленко, 1971; Мамонтов, Литвиненко и др., 2003). В то же время в последние годы отмечается постарение популяций и недоиспользование промысловых запасов обской пеляди, в нерестовых скоплениях которой преобладают особи в 6+–7+, а продолжительность жизни рыб возросла до 13+ (Крохалевский, 2001).

В бассейне Енисея в 1976–1985 гг. вылавливалось от 1,6 до 3,0, в среднем – 2,3 тыс. ц пеляди в год, в настоящее время ежегодно добывается 1,5–3,0 тыс. ц этой рыбы (Андриенко, Богданов и др., 1989; Андриенко, 1996). С 1984 г. ведется лимитированный лов пеляди в Братском водохранилище (Купчинский, Купчинская и др., 1996б). В Красноярском водохранилище в период с 1993 по 2000 г. ежегодно добывалось от 10 до 80 ц, в 2003 г. – 51 ц пеляди (Вышегородцев, Космаков и др., 2005).

В реках и озерах Якутии с 1944 по 1964 г. включительно величина промысловых уловов пеляди колебалась от 1,6 до 3,9 тыс. ц в год, с 1965 по 1991 г. – от 3,5 до 7,6 тыс. ц. С 1992 г. вылов снизился до 3,0 тыс. ц, в последние годы он составляет не более 2,5 тыс. ц в год (Кириллов, 2002а)

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

Видовое название *sardinella* означает *маленькая сардинка*. Общепринятое название – сибирская ряпушка, на Оби – *обская сельдь*, на Индигирке и Колыме – *сельдятка*, у якутов – *кондевка* (Решетников, 1980).

Характерные признаки. D III–V – 8–12, P I – (11) 12–16, V II – (8) 9–13, A III–V – 10–15. Жаберных тычинок – 35–56; LL – 62–111. Позвонков – 56–65. Пилорических придатков – 57–102. Кариотип: $2n = 80$, $NF = 98–100$ (Фролов, 2000; Атлас пресноводных..., 2003; Романов, 2005). Рот верхний. Нижняя челюсть заметно выступает вперед и вверх. По сравнению с европейской ряпушкой спинной плавник сдвинут вперед. Окраска спинки от коричневой до оливково-зеленой, бока и брюшко серебристые. У мигрирующих форм часто имеются темные точки на затылке, спинном и жировом плавниках. Парные плавники у таких форм часто темнее, чем у немигрирующих. Тело вытянутое, сельдеобразное (рис.18). Размеры особей мигрирующих форм достигают 42 см длины и 800–1 000 г массы, жилые формы редко бывают крупнее 23 см. Несмотря на высокую степень морфологической и экологической изменчивости, сибирская ряпушка четко выраженных подвидов не образует. Известны полупроходная (мигрирующая) и туводные: речная, озерно-речная и озерная формы (Решетников, 1980; Максимов, Савваитова и др., 1995; Разнообразие рыб..., 1999; Романов, 1997, 2000б, 2005). Заметно отличается от других ряпушка из оз. Баунт, которая имеет небольшие размеры – до 15 см длины и до 22 г массы и, самое главное, нерестится весной. Ее признаки: ветвистых лучей в D – 7–10 (в среднем – 8,4), в A – 10–15 (11,7), в P – 14–19 (16,2), в V – 9–12 (10,3); жаберных тычинок – 40–48 (42,7); LL – 72–96 (83,9); позвонков – 51–55 (52,8) (Скрябин, 1977, 1979).

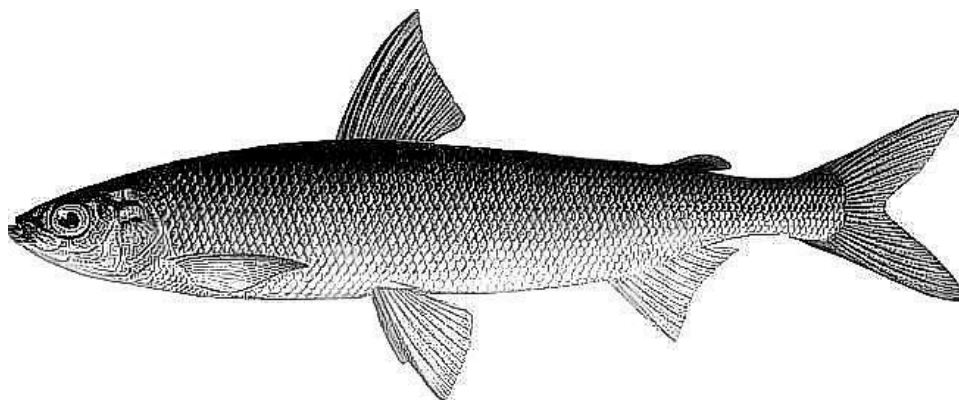


Рис. 18. Сибирская ряпушка

Распространение и миграции. Ареал сибирской ряпушки простирается от р. Кара на западе до рек бассейна Берингова моря на востоке. В период открытой воды ряпушка встречается в проливе Югорский Шар, обитает в оз. Песчаное на о-ве Колгуев, в Карской губе, в устьях рек западного Ямала (Юрибей, Морды-Яха и др.). Наиболее крупное стадо обской ряпушки обитает в Обской и Тазовской губах. В Енисейском заливе ряпушка доходит на север до островов Олений и Сибирякова, имеется на Новосибирских островах, населяет озера о-ва Айон. Широко распространена ряпушка в пойменных озерах в бассейне Колымы. К востоку от Колымы ряпушка представлена несколькими экотипами: полупроходной – реки Чаунской губы, Анадырь, озерно-речной – реки арктического побережья, Анадырь, озерной («карликовой», «нормальной», «крупной») – водоемы Чукотки. За исключением «крупной» ряпушки, все остальные популяции морфологически близки к ряпушке из Индигирки и Колымы (Бурмакин, 1957; Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Решетников, 1980; Черешнев, 1992, 1996а, б). Обитает сибирская ряпушка и в Северной Америке – в Бристольском заливе и в бассейнах рек Кускоквам, Юкон, Танана, Ноатак, Колвилл, Маккензи и далее на восток до пролива Дис; известна в водоемах о-вов Виктория и Банкс (Ругилевский, 1970; Решетников, 1980; Черешнев, 1996а, б).

В бассейне Оби известно наиболее крупное стадо полупроходной ряпушки, которое, в свою очередь, слагается из трех более или менее автономно существующих популяций: новопортовской, щучьереченской и мессояхинской. Жизненный цикл новопортовской ряпушки проходит в южной и средней части Обской губы, где она и нагуливается и нерестится. Ряпушка щучьереченской популяции кормится в средней и южной частях Обской губы, а нерестится в притоках Оби – до р. Щучья включительно. Мессояхинская ряпушка в большей степени связана с Тазовской губой, в Обской губе нагуливается лишь часть этой популяции. Летом в средней части Обской губы ряпушка встречается только у берегов, зимой она расходится по всей южной половине этой части губы. Здесь главное место ее зимовки. В северной части Обской губы и в проливе Малыгина она встречается только летом и ранней осенью у берегов, преимущественно у устьев тундровых рек. В период зимовки в средней части Обской губы происходит смешение ряпушки локальных популяций (Москаленко, 1958а, б, 1971; Амстиславский, 1974б; Андриенко, 1978, 1981а, б, 1985, 1987; Богданов, Богданова и др., 2000).

В озерно-речных системах Ямала ряпушка представлена полупроходной, озерно-речной и озерной формами. Полупроходная ряпушка нагуливается в озерах и протоках низовьев рек, а с понижением уровня воды уходит в реки. В середине августа производители начинают подниматься вверх по течению к местам нереста, неполовозрелые особи концентрируются в дельтах рек. Жизненный цикл озерной ряпушки проходит в озерах (Бруснынина, 1963; Москаленко, 1971; Андриенко, 1981а, б, 1985, 1987; Богданов, Богданова и др., 2000).

др., 2000). В Надыме ряпушка встречается крайне редко в низовьях реки (Коломин, 1974а, б), а в р. Таз она фактически отсутствует (Экология рыб..., 2006).

В Гыданской губе также обитает локальное стадо полупроходной ряпушки, заселяющее южную половину залива и заходящее во впадающие в него реки. В северной части губы ряпушка немногочисленна. Здесь она встречается у мыса Олений и о-ва Олений, в проливе между о-вом Шокальского и п-овом Ямал (Москаленко, 1971). В р. Юрибей ряпушка заходит на нагул из губы в июле, поднимаясь в конце августа к нерестилищам (Вышегородцев, 1972, 1973б, 1974а).

В бассейне Енисея ряпушка является наиболее многочисленным среди сиговых видов рыб и представлена двумя полупроходными формами: мелкой – туруханской и крупной – карской. Туруханская ряпушка отличается от карской меньшей плодовитостью и более низким темпом роста, но гораздо большей жирностью (Боброва, 1958; Подлесный, 1958; Подлесный, Сесягин, 1966; Устюгов, 1972, 1973, 1976).

Карская ряпушка большую часть своей жизни проводит в солоноватых водах Енисейского залива. Во время летнего нагула эта ряпушка придерживается районов с соленостью в 12 ‰, но иногда встречается на участках с соленостью более 26 ‰. Наличие ряпушки у о-ва Олений, лежащего на стыке вод Енисейского и Гыданского заливов, а также у материкового берега в районе о-ва Диксон, свидетельствует о возможных связях енисейского стада с гыданским и пясинским, имеющих место в период летнего опреснения прибрежных районов Карского моря (Пирожников, 1955а; Боброва, 1958; Ольшанская, 1964б; Устюгов, 1973; Андриенко, Куклин, 1989).

На нерест карская ряпушка поднимается на расстояние в 100–150 км от мест нагула в левый дельтовый приток Енисея – р. Танама. Заходит она сюда в период с начала августа до начала сентября. Миграция начинается при температуре воды в Енисейском заливе 6,5–7,0 °С. После нереста в Танаме ряпушка скатывается в залив в течение всей зимы, задерживаясь в местах скопления амфипод. Личинки ряпушки выклеваются из икринок весной и сносятся паводком в дельту Енисея. Часть личинок остается в Танаме, где они вырастают до репродуктивного возраста. Остается в этой реке и небольшая часть взрослой ряпушки. Впоследствии и оставшаяся в реке и вновь пришедшая на нерест из залива ряпушки встречаются на нерестилищах и образуют смешанную популяцию (Боброва, 1958; Подлесный, 1958; Устюгов, 1972, 1973; Попов, 1978а).

Туруханская ряпушка нагуливается в устьевой части Енисея, в местах наибольшего распреснения Енисейского залива. Иногда в зимний период в связи с повышением солености вод в заливе поднимается в горло и губу Енисея. В Енисей туруханская ряпушка заходит в первых числах июля, вскоре после освобождения этого района ото льда. Здесь она нагуливается до начала августа. После этого молодь и не нерестящаяся в данном году часть стада ряпушки вновь спускаются в распресненный район залива, а размножающаяся

часть поднимается вверх по реке к нерестилищам, расположенным на участке между устьем Подкаменной Тунгуски (975 км от устья Енисея) и пос. Верецагино (1 285 км от устья Енисея) (Устюгов, 1972, 1973; Головки, 1973*a*; Лобовикова, 1975; Криницин, 1989).

В левобережье Енисея мелкая озерная форма ряпушки обитает лишь в озерах верхнего течения Турухана – Маковском, Налимьем, Советских (Головки, 1971, 1973*a*; Головки, Попов, 1973; Мальков, 1977; Попов, 1986). В правобережье Енисея и мелкая и крупная формы ряпушки обитают в бассейне Нижней Тунгуски (крупная – в озерах Виви, Някшингда, мелкая – в озерах Верхняя и Нижняя Агата, Северное, Энекли), Курейки (крупная – в оз. Усть-Эндэ, мелкая – в оз. Ядун) (Попов, 1980*a, б*; Сиделев, 1981). Не отмечена ряпушка в Ангаре (Биоразнообразии байкальской..., 1999).

В Хантайской гидросистеме ряпушка повсеместна и наиболее многочисленна в западной мелководной части оз. Хантайское (в озеровидных расширениях р. Хантайка в ее верхнем течении) и в водохранилище (Романов, 1988*a*; Романов, Карманова, 1998, 2005). В восточной глубоководной части озера обитает медленнорастущая ряпушка с более поздним, чем в западной части, половым созреванием. Из водохранилища ряпушка поднимается в восточную часть озера на нерест (Романов, 1980*a, б*, 1981).

В Пясинском заливе существует локальное стадо полупроходной ряпушки, поднимающейся на нерест в р. Пясины (Ольшанская, 1964, 1965; Крупицкий, 1975). Жилые формы речной ряпушки известны в этой реке, озерные формы – в озерах Кета, Глубокое, Мелкое, Лама, Собачье, Арылах, Первое Пуринское (Ольшанская, 1962, 1964*б*, 1965; Максимов, Савваитова и др., 1995; Разнообразии рыб..., 1999).

В бассейне оз. Таймыр ряпушка распространена широко и представлена полупроходной, озерно-речной и озерной формами. Полупроходная ряпушка обитает в Таймырской губе, на нерест поднимается в Нижнюю Таймыру и, возможно, в ее притоки. Озерно-речная ряпушка встречается как в озере, так и в его притоках, в которых нерестится. Озерная ряпушка отмечена в центральной части оз. Таймыр и его глубоководных заливах. От озерно-речной отличается более мелкими размерами и ранним половым созреванием. На нерест озерная ряпушка подходит в прибрежную зону озера (Подлесный, Лобовикова, 1951; Подлесный, 1958; Подлесный, Сесягин, 1966; Романов, Тюльпанов, 1985; Богданов, Богданова, 1996).

Хатангское стадо полупроходной ряпушки обитает в Хатангском заливе и дельте Хатанги и является в этой реке самым многочисленным промысловым видом рыб. Нагуливается ряпушка в заливе и губе, на нерест поднимается в Хатангу и в ее левый приток – Хету. Нерестовый ход начинается обычно в третьей декаде августа при температуре воды около 10 °С, массовый ход наблюдается в начале сентября при температуре воды 7–9 °С, в годы с теплой осенью – с середины сентября (при этой же температуре воды) (Лукьянчи-

ков, 1967). Кроме полупроходной, в бассейне Хатанги обитает и озерная ряпушка, например, в озерах Аян, Лабаз, Томмот (Романов, 1997, 2000б).

В 1973 г. енисейская ряпушка была вселена в высокогорное озеро Сут-Холь (Восточные Саяны), где акклиматизировалась и откуда была расселена в озера Тоджинской котловины, в оз. Чагытай (Аракчаа, Шацких, 2003).

В бассейне оз. Байкал сибирская ряпушка отсутствует (Биоразнообразие байкальской..., 1999; Аннотированный список..., 2004). Как отмечено выше, в оз. Баунт обнаружена локальная популяция ряпушки, жизненный цикл которой протекает в пределах этого водоема (Скрябин, 1977, 1979). Имеются сведения (Аннотированный список..., 2004) о случайном вселении ряпушки в Байкал из оз. Гусиное, куда она была интродуцирована в 1955 г. из оз. Баунт, однако эта информация требует подтверждения.

В Восточной Сибири полупроходная ряпушка встречается во всех реках, впадающих в море Лаптевых и Восточно-Сибирское море, наиболее многочисленна в Лене (Дормидонтов, 1969б; Кириллов, 1972; Тяптиргянов, 1990). В одной реке Якутии ряпушка заходит для размножения, в другие – на нагул. В Анабаре держится в нижнем течении и в заливе. Здесь ряпушка нагуливается до наступления половой зрелости, а затем часть ее уходит на нерест в Хатангу, другая часть – в Анабар (Москаленко, 1971; Кириллов, 1975). В бассейне р. Оленек основная масса ряпушки концентрируется в Оленекском заливе и в устье реки. В Лене ряпушка нагуливается в обширном придельтовом районе моря Лаптевых – от Оленекского залива на западе до губы Буорхая на востоке. Летом в период наибольшего опреснения взморья границы распространения ряпушки отодвигаются к северу (до 74° северной широты), а зимой смещаются к устьям дельтовых протоков Лены. Молодь населяет протоки дельты и встречается по всему нижнему течению реки. На нерест производители ленского стада ряпушки поднимаются по Лене до устья Вилюя (Кириллов, 1972).

Янское стадо ряпушки локализуется в Янском заливе и низовьях дельтовых протоков Яны. Весной вскоре после распаления льда, а иногда и подо льдом, ряпушка входит в протоки дельты, но высоко по ним не поднимается. Здесь она соединяется с ряпушкой, зимовавшей в дельте. С началом летнего паводка ряпушка мигрирует из дельты в залив – в район летнего нагула. Нерестовый ход в Яну начинается в конце августа – начале сентября. Сразу после нереста производители скатываются в Янский залив (Кириллов, 1972; Халатян, 1985).

Небольшое стадо полупроходной ряпушки имеется в Хромской губе, расположенной между устьями рек Яна и Индигирка. Нерест этой ряпушки происходит в р. Хрома. Основным местообитанием индигирского стада ряпушки является дельта Индигирки. В течение весны и часть лета половозрелые особи нагуливаются в дельте этой реки, на нерест поднимаются до среднего течения Индигирки и в ее притоки. Нерестилища ее имеются также в протоках дельты (Кириллов, 1972).

Колымское стадо ряпушки нагуливается в дельте Колымы круглый год. Летом неполовозрелые особи заходят на нагул в протоки и озера, а также выходят в предустьевую солоноватоводную зону моря. Нерестилища расположены от дельты до Среднеколымска (Новиков, 1966; Кириллов, 1972). Кроме полупроходной в некоторых приморских озерах Колымской низменности обитает озерная ряпушка, созревающая при небольших размерах и имеющая пониженную плодовитость (Черешнев, 1996а, б). Морфологически эта ряпушка сходна с полупроходной (Кириллов, 1972).

Следует отметить, что ареалы смежных стад сибирской ряпушки не разобщены и между ними наблюдается обмен «генетического материала» в виде особей всех возрастных групп. Также в качестве обобщения следует отметить, что в обширных заливах и губах, сильно врезанных в материк и принимающих большие объемы пресной воды, ряпушка находится как летом, так и зимой (Обь, Енисей). В выносных дельтах (Лена), небольших открытых заливах (Яна) или в дельтах, имеющих непосредственную связь с открытым взморьем (Индиگیرка, Колыма), основные места обитания ряпушки расположены в речных дельтах, из которых для нагула на взморье выходит летом лишь часть стада, в основном неполовозрелых рыб. Другая часть стада мигрирует в начале лета на нагул на заливаемую паводковыми водами пойму речных низовий (Яна, Индиگیرка, Колыма). Это создает впечатление, что некоторые стада ряпушки имеют два хода в реку – в начале лета и осенью, в период нерестовой миграции (Москаленко, 1971; Кириллов, 1972).

Возраст и рост. Предельный возраст сибирской ряпушки – 11–13 лет. Мигрирующие (полупроходные) формы достигают 42–49 см длины и 800–1 300 г массы, туводные формы гораздо мельче – до 25 см и 160 г (Боброва, 1958; Москаленко, 1971; Устюгов, 1972, 1976; Решетников, 1980; Богданов, Богданова и др., 2000; Атлас пресноводных..., 2003). Размеры полупроходной ряпушки из рек Сибири приведены в табл. 11.

Таблица 11

Длина и масса тела полупроходной ряпушки из рек Сибири

Река	Возраст, лет					
	2+	4+	5+	6+	8+	9+
Енисей ^к	15/40	20/90	23/100	25/200	29/200	35/300
Енисей ^г	–	–	17/50	18/60	19/70	–
Хатанга	18/50	24/90	25/100	27/200	30/200	31/200
Пяси́на	18/30	25/100	27/200	30/300	38/500	–
Яна	–	24/200	30/200	31/300	32/–	33/–
Лена	17/60	22/111	24/144	25/171	33/–	34/–
Индиگیرка	22/100	27/200	29/200	30/200	35/400	37/500
Колыма	–	26/200	30/200	31/300	34/300	–

Примечание. Таблица составлена по данным А. Ф. Устюгова, 1972 (Енисей), Ф. В. Лукьянчикова, 1967 (Хатанга), Ольшанской, 1965 (Пясины), Ф. Н. Кириллова, 1972 и А. Ф. Кириллова, 2002а (Яна, Лена, Индигирка, Колыма), К. Н. Титовой, 1969 (дельта Лены); к – карская форма, т – туруханская форма.

В низовьях Оби в р. Мессо, по данным с 1932 по 1956 г, ряпушка в 3+ имела 21–24 см длины, в 4+ – 23–26, в 5+ – 25–28, в 6+ – 27–30, в 7+ – 30–31 см (Москаленко, 1958а). В р. Юрибей (Гыданский п-ов) размеры озерно-речной ряпушки в 1+–9+ равнялись 14–35 см длины и 30–550 г массы (Вышегородцев, 1973а, б, 1974).

В уловах из Енисея в середине XX в. карская ряпушка встречалась в возрасте до 12+, туруханская – до 8+. В конце XX в. размеры туруханской ряпушки в нерестовом стаде (возраст от 2 до 8, в среднем – 4,4 года) составляли в среднем 17,8 (14–25) см длины и 57 г массы, годовые приросты – 1 см и 20–30 г (Андриенко, 1996).

В оз. Маковское (верховья р. Турухан) ряпушка в июле–августе 1972 г. в 3+ имела 17 см длины и 38 г массы, в 5+ – соответственно 19 и 59, в 7+ – 20 см длины и 72 г массы (Мальков, 1977). В Танаме полупроходная (карская) ряпушка представлена в уловах особями от 0+–9+; в 1+ рыбы имеют 15,5 см длины и 35 г массы, в 3+ – соответственно 20 и 65, в 6+ – 27 и 151, в 9+ – 35 см длины и 294 г массы. В первые годы жизни темп линейного роста танамской ряпушки превосходит весовой, но на четвертом году жизни темп весового роста обгоняет линейный и всю последующую жизнь значительно превышает его; темп весового роста увеличивается за три года до наступления половой зрелости рыб (Устюгов, 1972; Попов, 1975б, 1978а).

В озерах плато Путорана предельный возраст ряпушки 14+ (Сиделев, 1981), в оз. Хантайское – 9+, размеры половозрелых рыб колеблются в пределах 20–37 см длины и 73–485 г массы (Романов, 1988а). В Хантайском водохранилище в первые годы его существования ряпушка росла быстро и в 5+ достигала 30–33 см длины и 330–550 г массы, однако по мере увеличения степени трофности этого водоема рост многих рыб в нем замедлился. В 2000 г. ряпушка в 5+ имела только 22 см и 116 г, в 8+ (предельный возраст) – 28 см и 234 г (Романов, 1981; Романов, Карманова, 1998, 2004, 2005; Романов, Карманова и др., 2001).

В бассейне Пясины продолжительность жизни озерной медленно растущей ряпушки 7+, быстрорастущей озерной – 10+, проходной – 12+. Из них наибольшими размерами отличается полупроходная ряпушка, достигающая в 9+ 30 см длины и 320 г массы, наименьшими – из озер Арылах и Собачье – в 9+ 28 и 27 см длины и 174 и 189 г массы соответственно (Максимов, Савваитова и др., 1995; Разнообразие рыб..., 1999).

В оз. Таймыр полупроходная ряпушка в 3+ имеет 18 см длины и 60 г массы, озерно-речная – 15 см и 31 г, озерная – 14 см и 29 г, в 8+ – соответственно

30, 24 и 25 см и 280, 150 и 133 г; в оз. Нерехай в 8+ – 30 см и 335 г (Романов, Тюльпанов, 1985). В августе 1986 г. ряпушка из оз. Таймыр в 3+ имела 14 см длины, в 5+ – 17, в 8+ – 26 см (Малинин, Поддубный и др., 1988).

В Хатанге размеры ряпушки хатангской части стада у рыб в 2+ равняются 17,5 см длины и 48 г массы, в 4+ – соответственно 24 и 89, в 6+ – 27 и 153, в 8+ – 30 и 195, в 10+ – 33 см длины и 264 г массы; у ряпушки, размножающейся в р. Большая Балахня, – в 6+ – 28 см и 270 г, в 8+ – 32 см и 320 г, в 10+ – 33 см и 365–400 г (Лустьянчиков, 1967). В период с 1983 по 1992 г. в нерестовом стаде проходной ряпушки Хатанги длина самцов составляла в среднем около 25 см, масса – около 130 г, самок – 26 см и 150 г (Богданов, Богданова, 1999). В озерах бассейна Хатанги – Лабаз и Томмот, ряпушка в 5+ вырастает в среднем до 17 см и 45 г, в 9+ – 25 см и 140 г, в 11+ (в оз. Томмот) – 28 см и 220 г (Романов, 1997, 2000а, б).

В оз. Баунт ряпушка живет 6–7 лет; в 2+ она имеет 10,7 см длины и 11 г массы, в 3+ – соответственно 11,3 и 13, в 4+ – 12 и 16, в 5+ – 12,8 и 18, в 6+ – 13,7 см длины и 22 г массы (Скрябин, 1977). В озерах Индигирки ряпушка в 5+ достигает лишь 49 г массы (Кириллов, 1972).

Следует отметить, что темп роста сибирской ряпушки сильно колеблется по годам. Это связано с изменениями уровня и температуры воды, что, в свою очередь, определяет условия питания рыб. В годы, когда уровень рек выше, площадь залитой поймы и сумма температур воды больше, рост ряпушки улучшается. Наиболее интенсивно ряпушка растет в первый год жизни. Так, в дельте Лены в июне личинки этой рыбы имеют длину тела 20 мм, в июле – около 40 мм (Кириллов, 1972).

Проведенный Е. Н. Кузнецовой (1993) анализ данных по росту ряпушки из низовьев Лены и побережья моря Лаптевых из уловов 1961–1965 гг. позволил выявить, что в зимний период рост этого вида рыб весьма замедлен, а с ноября по январь включительно он отсутствует совсем. Наиболее активный прирост длины и массы тела у ряпушки этого региона наблюдается лишь один месяц в году – в июле, менее активный – в августе и сентябре, слабый – в октябре. У части рыб прирост отсутствует в начале нерестового хода в конце июля – начале августа.

Размножение. Ряпушка относится к раннесозревающим сиговым рыбам. В Оби она становится половозрелой в массе в 3+–4+, в р. Юрибей (Гыданский п-ов) – в 4+ (Вышегородцев, 1973б, 1974а), в Енисее: карская ряпушка – в 5+–6+, туруханская – в 4+–5+ (Боброва, 1958; Андриенко, 1996), в Пясине – в 4+–6+ (Ольшанская, 1967; Крупицкий, 1975; Разнообразии рыб..., 1999), в Хантайской гидросистеме – в 4+–5+ (Романов, Карманова и др., 2001), в бассейне оз. Таймыр: полупроходная ряпушка – в 4+–6+, озерно-речная – в 4+–5+ при 17–19 см длины и 50–70 г массы, озерная – в 3+–4+ при длине 14–17 см и массе 30–50 г (Романов, Тюльпанов, 1985), в Хатанге – в 5+–7+ (Богданов, Богдано-

ва, 1999), в оз. Баунт – впервые – в 1+–2+, в массе – в 2+–3+ (Егоров, 1985), в реках Якутии – обычно в 5+–7+, но мелкие формы озерной ряпушки созревают здесь в 2+–3+ при длине 10–15 см и массе 25–45 г (Дормидонтов, 1969б; Кириллов, 1962, 1972; Халатян, 1985; Кириллов, 2002а).

В большинстве водоемов Сибири ряпушка нерестится с пропусками в два, а иногда и три года (Москаленко, 1971; Иванова, 1974; Андриенко, 1996). Сроки нереста ряпушки различаются по бассейнам рек и колеблются по годам в зависимости от условий нагула рыб и характера осеннего снижения температуры воды. Полупроходная ряпушка размножается в руслах магистральных рек и их притоках, в речных дельтах, тундровых реках, бухтах и открытых участках побережья губ и заливов полярных морей. Икра выметывается на каменистые, галечные, песчаные, песчано-илистые грунты, на глубине от 2–3 до 50–60 м (в некоторых материковых озерах Таймыра), как на участках с достаточно большими скоростями течения, так и в водоемах со стоячей водой. По сравнению с другими сиговыми, ряпушка менее требовательна к кислородному, температурному режимам, химическому составу воды и др. (Москаленко, 1971). Часть производителей ряпушки после нереста погибает (Решетников, 1980).

В Оби нерест ряпушки происходит с конца сентября до начала ноября (Москаленко, 1971), в р. Юрибей (Гыданский п-ов) – с конца сентября до середины октября, икра откладывается на песчаные грунты на глубине 2–8 м (Вышегородцев, 1973б). Благоприятные условия для размножения (в том числе отсутствие заморных явлений) находит ряпушка в левобережных уральских притоках нижней Оби – реках Щучья, Войкар, Сыня, Северная Сосьва. В 2004 г. нерест ряпушки в р. Войкар наблюдался в конце сентября, в 2005 г. – в более поздние сроки из-за высокого уровня воды в соровой системе; в оба года основу нерестового стада составляли особи в 5+ – 6+ (Госькова, Гаврилов и др., 2006).

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

В бассейне Пясины нерест мелкой озерной ряпушки происходит в первой половине сентября, в прибрежной зоне, на глубине 10 м, на каменисто-галечных грунтах, при температуре воды 8–11 °С. Размножение крупной озерной ряпушки наблюдается позднее – в декабре–январе, на свале, на глубине 25–60 м, на мягких, илистых, покрытых тонким слоем детрита грунтах,

при мало колеблющейся температуре (1,2–1,5 °С) воды у дна. Продолжительность нереста – 3–4 недели. Нерест мигрирующей речной пясинской ряпушки отмечен в районе Крестов в самом начале октября подо льдом при температуре воды 0,2–0,3 °С (Ольшанская, 1967; Крупицкий, 1975). Массовый нерест крупной полупроходной и более мелкой жилой ряпушки в 1992 г. наблюдался в истоке р. Пясины с последней декады сентября, при образовании ледового покрова около 2 см толщиной и температуре воды 0,8–1,2 °С; икра выметывалась на участке залива, отгороженного от русла реки галечниковой косой, на глубине 3–6 м, на галечниково-каменистый субстрат. Проходная и туводная ряпушки размножались в этом году в этой реке одновременно (Максимов, Савваитова и др., 1995).

В Норильских озерах тугорослая ряпушка размножается в сентябре, быстрорастущая – в ноябре–декабре (Москаленко, 1971). В оз. Хантайское нерест ряпушки наблюдается в сентябре–октябре в пределах западной части водоема, в оз. Дельмакит, частично – в восточной части Большого Хантайского озера (Романов, Карманова, 2005). В бассейне оз. Таймыр полупроходная ряпушка нерестится в р. Нижняя Таймыра и, возможно, в ее притоках в сентябре и октябре на участках с песчано-галечными грунтами, озерно-речная ряпушка – в р. Верхняя Таймыра и ее притоках с конца сентября до конца октября на участках с песчаными и песчано-галечными грунтами на глубине 3–6 м. Озерная ряпушка размножается в декабре – январе в прибрежной зоне озер на участках с песчаными и песчано-галечными грунтами, на глубине 3–8 м (Романов, Тюльпанов, 1985).

В бассейне Хатанги полупроходная ряпушка хетского стада нерестится с конца второй декады сентября до середины октября на отрезке Хеты от 175 до 312 км от устья, на участках с песчаными и илисто-песчаными грунтами; температура воды в начале нереста составляет 3,8–1,9 °С. В другой реке этого бассейна – Большой Балахне, нерест ряпушки длится не более полутора-двух недель – с середины сентября до первых чисел октября, в 100–120 км от устья реки, на песчаных, реже песчано-илистых грунтах (Лукьянченко, 1967; Богданов, Богданова, 1996, 1999). Выявлено (Богданов, Богданова и др., 2001), что урожайность поколений ряпушки в Хатанге зависит от суммы температур воды в реке в июле ($r = + 0,55$), величины вылова рыб родительского стада ($r = + 0,44$), уровня воды во второй половине инкубации икры (январь – май, $r = - 0,67$), количества зимне-весенних осадков ($r = - 0,46$) и урожайности предшествующих поколений ряпушки со сдвигом в 5–6 лет ($r = - 0,61-0,69$).

Ряпушка из оз. Баунт размножается в конце марта – начале апреля, подо льдом, при температуре воды 1,8 °С – у поверхности льда и 3,5 °С – у дна. Икра откладывается на глубине 8–22 м на песчаный грунт (Скрябин, 1977). По всей видимости, нерест у этой ряпушки в течение жизни однократный,

поскольку численность репродуктивных особей (5+–6+) в популяции мала (Егоров, 1985).

В Лене в маловодные годы и низкими температурами воды (10–14 °С) нерестовый ход ряпушки начинается со второй половины июля, с нарастанием интенсивности хода в первой пятидневке августа. Второй период интенсивного подъема ряпушки к местам нереста, более значительный, чем первый, начинается в третьей декаде сентября – начале октября и продолжается до середины – конца октября, в том числе подо льдом (Луцик, Луцик, 1982). В годы с близким к среднемноголетнему уровню воды в реке нерестовый ход ряпушки идет более равномерно, распределяясь, судя по уловам, в соотношении: июль – 13,2 %, август – 29,4, сентябрь – 57,4 % общегодового вылова ряпушки в летне-осенний период. Во всех случаях нерестовый ход начинают старшевозрастные, наиболее крупные особи. В течение суток нерестовое стадо проходит 0,5–0,7 км, скорость течения реки в это время составляет до 1,5 м / с (Халатян, 1985; Тяптиргянов, 1990). Ряпушка из оз. Малое Морское (бассейн р. Чукочьа) нерестится в северной части озера на участках с песчаным и илисто-песчаным дном, сроки нереста существенно смещены к весне (Кириллов, 2002а).

Плодовитость сибирской ряпушки колеблется в зависимости от возраста и размеров рыб от 2 до 110 тыс. икринок (Решетников, 1980). В бассейне Оби у полупроходной ряпушки из Карской губы ИАП составляет 6–24 тыс. икринок, в среднем – 11, из низовьев Оби – 4–20, в среднем – 10 тыс. икринок (Москаленко, 1971).

В р. Юрибей (Гыданский п-ов) полупроходная ряпушка выметывает в среднем 15,8 тыс. икринок (Вышегородцев, 1973б), карская ряпушка в Енисее – 2,2–23,6 (Боброва, 1958), туруханская – 3–8, в среднем – 4,3 тыс. икринок (Андриенко, 1996; Андриенко, Богданов и др., 1999). В Танаме в 1966 г. плодовитость карской ряпушки равнялась 4,5–32,1 в среднем – 16 тыс. икринок (Устюгов, 1972), в 1973 г. – 5,5–24,8, в среднем – 12,8, в 1975 г. – 4,1–12,1, в среднем – 10 тыс. икринок (Попов, 1978а). В Хантайском водохранилище в 1978 г. – в среднем 14,3 тыс. икринок, но в 2000 г. – только 6,1 тыс. икринок (Романов, 1988а; Романов, Карманова и др., 2001; Романов, Карманова, 2004). В оз. Таймыр плодовитость полупроходной ряпушки в 4+–7+ составляет 5,5–13,8, в среднем 8,6 тыс. икринок, озерно-речной в этих же возрастах – 2,7–7,5, в среднем – 4,9 тыс. икринок (Романов, Тюльпанов, 1985). В Хатанге ряпушка, поднимающаяся на нерест в Хету, в 5+ выметывает в среднем 11,3 тыс. икринок, в 7+ – 12,0, в 8+ – 12,5, в 9+ – 12,9, в 10+ – 13,4 тыс. икринок (Лукуянчиков, 1976). У ряпушки из оз. Томмот (бассейн р. Хатанга) в 3+ (при длине рыб 14 см и массе 25 г) ИАП колеблется в пределах 1,2–1,8, в среднем равнясь 1,5 тыс. икринок, в 4+ (15 см, 34 г) – 1,5–2,9 (2,1), в 11+ (28 см, 220 г) – в среднем 14,9 тыс. икринок.

При этом коэффициент корреляции числа икринок с массой самок равен 0,95, длиной – 0,87, возрастом – 0,86, коэффициентом упитанности по Фультону – 0,57, по Кларк – 0,49 (Романов, 2000а, б).

Плодовитость баунтовской ряпушки, как и баунтовского сига, невелика: в 2+ – 1,5 тыс. икринок, в 3+ – 1,8, в 4+ – 2,0, в 5+ – 2,4, в 6+ – 2,8 тыс. икринок, но индивидуальная относительная плодовитость имеет сравнительно высокие значения – до 133 икринок на один грамм массы самок (Скрябин, 1977; Егоров, 1985).

Плодовитость ряпушки в реках Восточной Сибири в среднем заметно выше, чем в обском и енисейском бассейнах, подтверждая, тем самым, известное (Никольский, 1974а, б; Иоганзен, Кафанова и др., 1984; Кошелев, 1984) правило, что плодовитость рыб является приспособлением, обеспечивающим сохранение вида в тех условиях, в которых он возник и существует. В Лене полупроходная ряпушка длиной 27–33 см и массой 210–440 г выметывает 10,9–27,8, в среднем 17 тыс. икринок, в Яне – 7–100 (24), в Индигирке – 10–69 (28), в Колыме – 7–50, в среднем – 19 тыс. икринок (Дормидонтов, 1969б; Кириллов, 1962, 1972; Халатян, 1985; Кириллов, 2002а). Ряпушка из оз. Малое Морское в 2+ откладывает от 0,6 до 3,7 тыс. икринок (Кириллов, 2002а).

Икра у сибирской ряпушки мелкая, около миллиметра диаметром, инкубационный период длится 220–240 суток (Москаленко, 1958). Выклев личинок совпадает с ледоходом или происходит сразу после него. Например, в Тазовской губе это наблюдается в конце мая. Длина выклюнувшихся личинок составляет 7–10 мм при массе 2,7–3,4 г (Богданов, 1998). Мальковый этап наступает через 36–40 суток после выклева, при длине рыб 21–25 мм (Атлас пресноводных..., 2003).

В условиях Танама (Гыданский п-ов) продолжительность эмбрионального периода у карской формы енисейской ряпушки 273–283 суток, выклев личинок приурочен к распадению ледового покрова; к концу первого лета жизни сеголетки вырастают в среднем до 10,5 мм и 5,4 г (Устюгов, 1972; Попов, 1978а).

У ряпушки из низовьев Яны инкубационный период составляет 240 суток, скат личинок начинается с весенним подъемом уровня воды в реке, максимум ската наблюдается в первые сутки. В 1974 г. скат личинок начался 28 мая и продолжался 9 суток, закончился он до ледохода, который на участке лова личинок отмечен 11 июня. Скатывающиеся личинки находились на первом этапе развития, продолжительность которого составила 22–23 суток; 19 июня личинки были уже на II этапе развития и имели 8–9 (в среднем – 8,6) мм длины и 2–4 (в среднем – 2,75) мг массы; продолжительность этого этапа составила 14–15 суток. К концу III этапа, продолжавшегося 2–4 суток, длина личинок равнялась 10,8–13,5, в среднем – 12,2 мм, масса – 8,2–17,4, в среднем –

11,3 мг. На IV этапе развития размеры личинок составили 13,4–16,7 (в среднем – 15) мм и 16,7–36 (в среднем – 24) мг (Луцук, 1975).

Питание. Полупроходная ряпушка на местах нагула на открытых пространствах губ и заливов питается преимущественно организмами зоопланктона, но заметный удельный вес в рационе рыб составляют и придонные и донные беспозвоночные животные. Крупные особи ряпушки помимо беспозвоночных животных поедают молодь рыб, в частности, четырехрогого бычка (Москаленко, 1971).

По данным Е. Н. Богдановой (1996), в июне – начале июля 1983 (средневодного) и 1984 (маловодного) гг. в водоемах придельтового и дельтового участков Оби личинки ряпушки на III (экзогенное питание) и IV (формирование плавников) этапах развития питались мелкими планктонными организмами (коловратки, молодь копепод и кладоцер), длина тела которых не превышала 0,6 мм. Главная пища «ранних» личинок ряпушки – науплии и копеподиты циклопид с длиной тела 0,15–0,35 мм. В маловодные годы условия нагула более благоприятные, в результате чего индекс наполнения кишечника выше, а процент особей личинок с пустым кишечником – ниже, чем в многоводные годы. В р. Юрибей (Гыданский п-ов) мальки ряпушки питаются летом преимущественно босминами и коловратками, взрослые рыбы – копеподами (преобладают), кладоцерами, мизидами, личинками хирономид и моллюсками (Вышегородцев, 1972, 1973б, 1974а).

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

Условия питания ряпушки в оз. Таймыр неблагоприятны даже в летний период. В. Н. Грезе (1953) отмечал, что ряпушка в этом водоеме является типичным планктофагом и питается исключительно копеподами, лишь изредка поедая личинок хирономид. Но по данным Л. К. Малинина с соавт. (1988), летом 1986 г. пища ряпушки из этого водоема состояла из амфипод и мизид, а также воздушных насекомых; при этом отмечен большой процент (57) рыб с пустыми желудками. В Таймырской губе полупроходная ряпушка питается преимущественно амфиподами и мизидами, озерно-речная ряпушка – кроме того, ракообразными планктона, личинками хирономид и других насекомых, молодь рыб (Романов, Тюльпанов, 1985).

В Норильских озерах основу питания ряпушка составляет зоопланктон, в озерах Лама и Мелкое заметную роль в пище рыб играют организмы нектобентоса и бентоса (Разнообразие рыб..., 1999). Спектр питания ряпушки в Хатангской губе и речных водах состоит из организмов зоопланктона, нектобентоса (амфиподы и мизиды) и зообентоса (Лукьянченко, 1967).

У ленской полупроходной ряпушки в условиях летнего нагула в придельтовой зоне взморья и протоках дельты в желудочно-кишечных трактах рыб обнаруживается до 45 пищевых компонентов, среди которых преобладают ракообразные (копеподы, кладоцеры, мизиды), личинки хирономид, ручейников и некоторых перепончатокрылых. Из копепод в питании ряпушки в солоноватой зоне моря наибольшее значение имеет лимнокалянус, в речных водах – диаптомусы, циклопы. Из кладоцер в пищевом комке преобладают босмины. На устьевых участках дельтовых проток и прилегающих участках моря большую роль в питании ряпушки играют амфиподы и мизиды, летом увеличивается доля личинок насекомых. С наступлением зимы состав пищи резко обедняется: с конца октября до начала апреля ряпушка питается только рачками лимнокалянуса. В период нерестового хода интенсивность питания ряпушки ослабевает, а во время нереста прекращается. Лишь после периода размножения, скатившись на места зимнего нагула, ряпушка приступает к интенсивному питанию (Титова, 1969; Кириллов, 1972).

Вылов. По абсолютной численности и удельному весу (47–50 %) в промысловых уловах сибирская ряпушка занимает среди сиговых рыб Сибири первое место. В начале 1960-х гг. ежегодный вылов ее в реках этого региона составлял 40–80 тыс. ц, или 60–80 млн экз. В бассейне Оби с 1971 по 1974 г. ежегодно вылавливалось в среднем 16,8, с 1976 по 1980 г. – 37,0 тыс. ц ряпушки. Здесь промысел базируется на использовании запасов популяций ряпушки Тазовской губы, Оби и ее притоков и Обской губы. В настоящее время промысловые запасы этой рыбы в бассейне Оби находятся в удовлетворительном состоянии (Андриенко, 1990; Бруснынина, Андриенко, 2001; Крохалевский, 2001; Госькова, Гаврилов и др., 2006), однако уровень вылова ряпушки сравнительно невысокий – в 2002 г. добыто 12,4 тыс. ц (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В бассейне Енисея в конце 1970-х гг. ежегодная добыча ряпушки составляла около 2,0 тыс. ц, с 1975 по 1986 г. – 1,3–3,8, в среднем – 2,5, с 1986 по 1990 г. – 1,7 тыс. ц. В настоящее время за год вылавливается не более 1,5 тыс. ц этой рыбы (Андриенко, Богданов и др., 1989; Андриенко, 1996). Сибирская ряпушка является одной из основных промысловых рыб на нижних участках рек Восточной Сибири, особенно в тундровой зоне. В 1940 г. в водоемах Якутии в общей сложности было добыто 4,7 тыс. ц ряпушки, в 1943 г. – 57,5, в 1950 г. – 9,9, в 1960 г. – 24,2, в 1970 г. – 19,6, в 1980 г. – 9,2, в 1990 г. – 22,0, в 2000 г. – 8,8 тыс. ц. В последние годы состояние промысловых запасов ряпушки в этом регионе Сибири оценивается как удовлетворительное (Тяптиргянов, 1990; Кириллов, 2002a).

5.9. Рипус – *Coregonus albula morpha vimba* (Linne, 1758)

Рипус является одной из двух экологических форм балтийской, или европейской ряпушки (*Coregonus albula*) (рис. 19), ареал которой охватывает бассейны Северного, Балтийского, Баренцева и Белого морей, на восток доходит до Печоры и Вашуткиных озер. В районе Печоры происходит перекрытие ареала европейской ряпушки с сибирской. Рипус обитает в Ладожском и Онежском озерах и в настоящее время в качестве подвида не выделяется. Холодолобная рыба. Отличается быстрым ростом. Половозрелой становится в 3+–4+. Нерестится в октябре–декабре при температуре воды 5–0 °С. Икру откладывает на песчаных и галечных грунтах. Плодовитость 0,7–8 тыс. икринок. Питается преимущественно планктоном (Никольский, 1971; Потапова, 1978; Решетников, 1980, 1995; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003).

Интродукция рипуса в водоемы бассейна Оби началось в 1932 г., когда его завезли в ряд озер Восточного Урала (Увильды, Таватуй и др.). С 1952 г. рипуса стали вселять в водоемы Новосибирской области, в частности – в оз. Сартлан. К 1958 г. рипус в этом водоеме стал сравнительно многочисленным, однако в последующем его численность здесь существенно снизилась из-за ухудшения гидрологического режима озера (Нестеренко, Кассихина, 1972). В настоящее время рипус в оз. Сартлан отсутствует (Ростовцев, Трифонова и др., 1999).

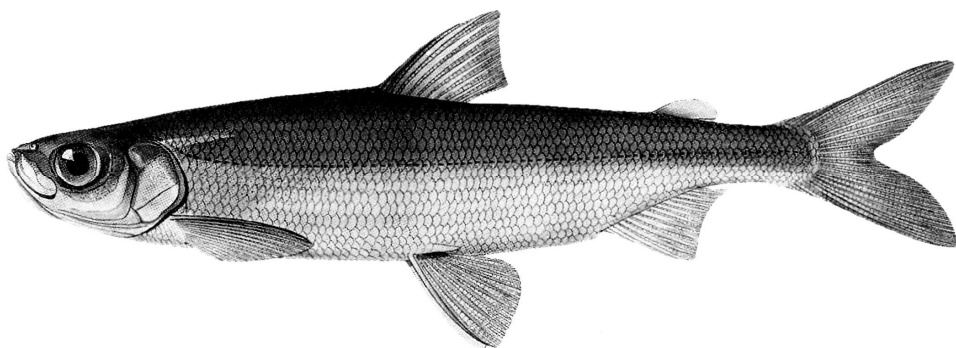


Рис. 19. Европейская ряпушка

В верховьях Енисея рипус акклиматизирован в глубоководном олиготрофном оз. Инголь. Здесь в уловах встречаются особи рипуса до 6+, массой до 400 г. В ряде эвтрофных озер (Бугаево, Сойлыг–Холь, Иткуль, Пятое) Саянского нагорья рипус используется для товарного выращивания в течение одного лета. Молодь рипуса в этих озерах питается организмами зоопланктона, взрослые особи, кроме того, амфиподами и личинками хирономид и, возможно, других насекомых. Самки рипуса из оз. Инголь становятся половоз-

рельями в возрасте 3+ при длине 23–27 см и массе 170–230 г. Самцы созревают на год раньше, при 23–25 см длины и 120–156 г массы. Нерест происходит в начале ноября при температуре воды не выше 2 °С. ИАП составляет в среднем 13 тыс. икринок (Гундризер, 1975). Сведения о современном состоянии рипуса в этом озере в публикациях отсутствуют.

В 1955 г. 700 тыс. оплодотворенных икринок ладожского рипуса было завезено в оз. Гунда Еравнинской системы озер. В эти же годы 100 тыс. личинок было выпущено в оз. Арахлей. Ни в том, ни в другом случае положительного результата интродукция не дала. В 1956 г. рипус был вселен в оз. Щучье (бассейн р. Селенга) (Демин, 1973; Аннотированный список..., 2004), где крайне редко встречается и до настоящего времени (Биологические инвазии, 2004). В 1960–1963 гг. в оз. Большое Еравное было выпущено в общей сложности 6 346 тыс. личинок рипуса, который в итоге здесь акклиматизировался. Особи в 1+ имеют 11 см длины и 100 г массы, в 2+ – 21 см и 175 г, в 4+ – 30 см и около 300 г. Нерест проходит, вероятно, в октябре, спектр питания состоит из планктона, личинок хирономид, ручейников и других организмов зообентоса (Калашников, 1978; Егоров, 1985).

В 1971–1973 гг. оз. Щучье соединялось с р. Селенга, по которой рипус спустился в Байкал. Ранее, в 1960 г., 500 тыс. личинок этой ряпушки попали из водоемов Большереченского рыбоводного завода в р. Большая Речка, которая впадает в Байкал. Спустя некоторое время рипус начал единично встречаться в уловах в прилегающей к Посольскому сору части озера (Демина, 2001).

5.10. Тугун – *Coregonus tugun* (Pallas, 1814)

Видовое название заимствовано из ханты-мансийских диалектов. В сибирских документах это название известно с начала XVII в. В описных книгах рыбных ловель указывается: «Ловлю я... летом неведомъ частикомъ рыбу ж тугуны...»; «Бываетъ у меня в улове рыбы... тугуновъ...» (Енисейский уезд, 1704–1705 гг.). Общепринятое русское название – *тугун*, реже – *сосьвинская сельдь*, у якутов – *ньогор*, *сыа-балык* (Гурулев, 1967; Кириллов, 1972; Решетников, 1980).

Характерные признаки. D III–V – 7–12, P I – 12–15, V II – 8–11, A III–IV (V) – 10–14. Жаберных тычинок – 21–39, чаще – 26–28; LL – 53–80, чаще – 60–68. Позвонков – 50–57. Пилорических придатков – 12–56 (Гундризер, 1969; Решетников, 1980; Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип: 2n = 86–88, NF = 106 (Фролов, 2000).

Тугун – небольшая рыба с вальковатым телом и широкой спиной (рис. 20). Внешне похож на ряпушку, но в отличие от нее имеет конечный рот и меньшее число жаберных тычинок. Чешуя у тугуна тонкая, легко опадающая. Окраска тела обычная для сиговых рыб. В пределах ареала образует в раз-

личной степени локальные популяции, отличающиеся по ряду морфоэкологических параметров. Подвиды не выделены (Гундризер, 1969; Решетников, 1980; Решетников, Богуцкая и др., 1997; Атлас пресноводных..., 2003).

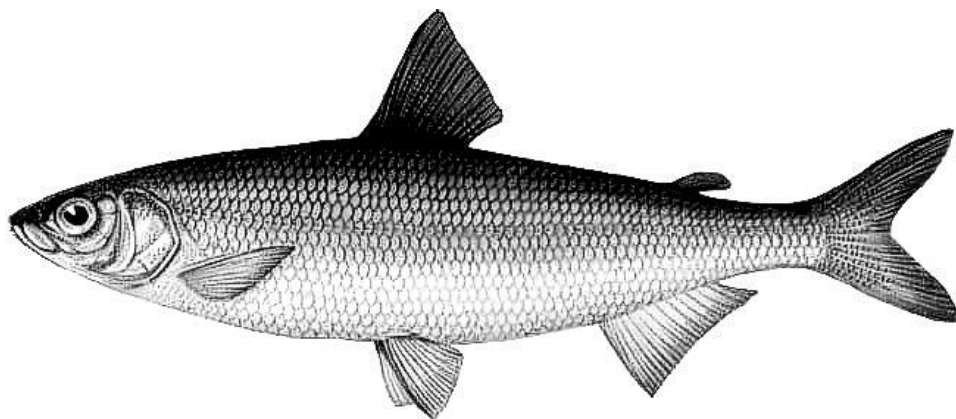


Рис. 20. Тугун

Распространение и миграции. Тугун является эндемиком Сибири и обитает от Оби до Яны включительно, в море никогда не выходит. Ареал тугуна в значительной степени совпадает с ареалом пеляди. Известны как речные, так и озерно-речные экологические формы тугуна (Гундризер, 1969; Решетников, 1980).

В Обском бассейне тугун представлен локальными стадами в притоках нижнего течения Оби – Северная Сосьва, Сыня, Войкар, Сось, Щучья. В первые десятилетия XX в. тугун населял и притоки среднего течения Оби – Томь, Чулым, приток Тобола – Тавду (Дулькейт, 1939), но в настоящее время он в них не живет, поскольку является крайне чувствительным к чрезмерному вылову и, главное, загрязнению вод. Встречается тугун в некоторых притоках р. Таз, в небольшом числе вылавливается он в реках Назым, Полуй, Ныда, Се-Яха (Никонов, 1958; Москаленко, 1971; Экология рыб..., 2006). Отсутствует в реках Ямала (Венглинский, 1971; Богданов, Богданова и др., 2000) и в р. Надым (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974а, б). Не отмечен тугун и в реках бассейна Гыданского залива (Вышегородцев, 1973б).

В Енисее тугун представлен речной и озерно-речной формами. Встречается на всем протяжении реки, а также на нижних участках ее правых притоков: Ангары (Биоразнообразии байкальской..., 1999), Подкаменной Тунгуски, Нижней Тунгуски, Курейки. Наибольшие концентрации образует в пределах Туруханского и Енисейского районов (Скрябин, 1983; Андриенко, Богданов и

др., 1999). В левобережье Нижнего Енисея тугун сравнительно многочислен в Турухане (Головки, 1971*a, б*, 1973*a, б*), менее многочислен в реках лесотундры (Большая и Малая Хета), и редок в тундровых притоках дельты – Яра, Пелядка, Танама (Попов, 1978*a*, 1986). Известен в озерно-речной системе плато Путорана (Подлесный, 1958; Сидилев, 1981) и в Норило-Пясинской озерно-речной системе (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994; Разнообразиие рыб..., 1999). Отсутствует тугун в Хантайской гидросистеме (Романов, 1988*a*, 2004*a*), в бассейне оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985). В бассейне Хатанги обитает в среднем течении Хеты – в 100–120 км от устья (Лукьянчиков, 1967).

До зарегулирования Ангары тугун встречался почти на всем ее протяжении и в ряде притоков, отсутствовал он лишь на 200–250-километровом участке от истока реки (Кожов, 1950). В 1975–1976 гг. сравнительно часто тугун ловился в нижнем бьефе Братской ГЭС (Скрябин, 1979). В настоящее время встречается в относительно небольшом числе только на не зарегулированных участках Ангары.

Сравнительно небольшая по численности локальная популяция тугуна обитает в Верхнем Енисее до устья р. Хемчик. Связь тугуна этой популяции с тугуном Нижнего Енисея может быть только односторонней в результате сноса молоди рыб вниз по течению. В Большом и Малом Енисее тугун отсутствует (Гундризер, 1969). Изредка встречается тугун в уловах в Красноярском водохранилище (Вышегородцев, Космаков и др., 2005).

В оз. Байкал тугун также отсутствует (Биоразнообразиие байкальской..., 1999). В Восточной Сибири он известен в реках Анабар, Оленек, Лена, Яна и Омолой и их притоках. В Анабаре тугун ловился в среднем течении, но границы его распространения в этой реке не установлены. В р. Оленек отмечается от верхнего течения до 72° северной широты. В Лене известен от с. Киренск (верхнее течение) до дельты, включая и дельтовые притоки. Заходит во многие притоки Лены, в частности в р. Киренга, в которой он наиболее многочислен на участках с развитой озерно-речной системой (Книжин, 1994*a*). В Витиме тугун встречается до порогов Южно-Муйского хребта и в оз. Орон (Кириллов, 1972; Калашников, 1978; Скрябин, 1979; Егоров, 1985). В Вилюе на участке Вилюйского водохранилища тугун был одним из наиболее массовых видов рыб из сиговых, но в водохранилище малочислен (Кириллов, Тяптыргянов, 1975).

Биология тугуна изучена недостаточно полно. Среди сиговых Сибири он является самым теплолюбивым видом рыб (Никонов, 1958; Решетников, 1980; Богданов, Следь, 1990). На нагул заходит в мелкие, хорошо прогреваемые участки водоемов, где температура воды временами достигает 20 °С. На перекатах и порогах единичен, предпочитая плесы с замедленным течением, небольшими глубинами и песчано-галечно-гравийными грунтами.

Но иногда при заходе в реки второго и третьего порядка эта небольшая рыбка преодолевает участки с высокими (8–10 км / ч) скоростями течения и даже пороги. Сеголетки тугуна летом поднимаются вверх по притокам на расстояние до 10 км, а осенью спускаются обратно в реку и чаще всего концентрируются в пределах предустьевых участков (Кириллов, 1972).

В бассейне Оби сразу после ледохода тугун скатывается с мест зимовки в верховьях Северной Сосьвы, Сыни, Соби, Войкара в низовья этих рек, богатые пойменными сорами, с хорошо развитой в них кормовой базой. В сорах тугун питается около двух месяцев. Часть стада выходит для летнего нагула за пределы своей реки, распространяясь вверх и вниз по течению Оби на 40–60 км. Как только начинается падение уровня воды, тугун первым из сиговых выходит из мест нагула и поднимается вверх по родной реке к местам нереста и зимовки. В сентябре он подходит к нерестилищам и во второй половине этого месяца мечет икру. По окончании нереста остается зимовать на глубоких участках реки с тихим течением. Таким образом, обскому тугуну свойственны две миграции – кормовая и нерестово-зимовальная (Никонов, 1958, Москаленко, 1971).

В Норильской системе озер (Мелкое, Глубокое, Лама, Собачье) тугун является озерно-речной рыбой, нагуливается на прибрежных, мелководных участках озер, в начале августа заходит на нерест в реки, после чего возвращается на зимовку в озера (Красикова, 1967; Максимов, Савваитова, 1999).

В Витиме молодь тугуна в период второго лета жизни нагуливается в хорошо прогреваемых заливах с песчано-илистым дном, где держится стайками вместе с молодьёю других рыб, чаще всего с годовиками ельца. Взрослый тугун держится в Витиме в течение всего периода открытой воды преимущественно на неглубоких участках реки с замедленным течением и песчаными грунтами. Значительная часть тугуна мигрирует из Витима на нагул в оз. Орон, где активно питается до конца августа, после чего возвращается в речные воды (Калашников, 1978). В Вилюе тугун заходит весной на нагул в озера, а в конце августа в связи с падением уровня воды возвращается в реку. В отличие от многих других сибирских рыб, в том числе сиговых, речной тугун никогда не остается в озерах на зимовку (Кириллов, 1972).

Помимо сезонных миграций, тугун совершает и суточные передвижения. В светлое время суток он, как правило, держится на глубоких участках реки, в вечерние и ночные часы подходит к берегу, нередко образуя здесь значительные скопления (Вышегородцев, 2000). В озерах тугун нагуливается в толще воды на наиболее кормных горизонтах (Скрябин, 1979; Книжин, 1994а). В ряде рек Якутии максимум подхода тугуна к берегу совпадает с минимумом, а порой и с полным отсутствием на этих участках молоди других промысловых рыб (Кириллов, 1972).

Возраст и рост. Наибольшая продолжительность жизни тугуна – 8 лет, максимальные размеры – до 20 см длины и 60–80 г массы. Но даже до третьего–четвертого года жизни доживает небольшое число особей этой рыбы. Чаще всего в нерестовом стаде преобладает тугун в 1+–2+ массой 20–30 г, в промысловых уловах – длиной 9–12 см и массой до 20 г. (Москаленко, 1971; Решетников, 1980).

В течение первого лета жизни молодь тугуна растет сравнительно быстро. Так, в р. Сыня (бассейн Оби) в июне сеголетки рыб имели в среднем 2 см длины и 50 мг массы. В начале августа их средняя длина увеличилась до 9 см, масса – до 6,5 г (в 130 раз). В р. Лозьва – горном притоке Оби четвертого порядка, тугун в 1+ достигает длины 10,8–11,6 см, в 2+ – 12–13,6 см, в контрольных уловах с 1977 по 1995 г. преобладали рыбы в 1+ (Лугаськов, Лугаськова, 1996). Тугун из р. Северная Сосьва представлен особями в 1+–4+ (Мельниченко, Богданов, 2006). Тугун из низовьев Оби на втором году жизни (1+) имеет 11–13 см длины и 17–27 г массы, в 2+ – соответственно 14–16 и 31–52, в 3+ – 16–18,5 и 58–75, в 4+ – 19 см длины и 71–97 г массы (Никонов, 1958).

В Енисее тугун растет сравнительно медленно: в районе Туруханска годовой прирост рыб составляет в среднем 1,5 см длины и 10–20 г массы; на особей длиной 9–11 см приходится около 80 % промысловых уловов (Андриенко, Богданов и др., 1999). В конце 1920-х гг. тугун из уловов в Подкаменной Тунгуске в 1+ имел 8,4 см длины (*ad*) и 2,3 г массы, в 2+ – соответственно 9,8 и 5,5, в 3+ – 11,5 и 7,4, в 4+ – 13 и 16, в 5+ – 13 см длины и 26 г массы (Тюрин, 1929; Цит. по: Подлесный, 1958). В р. Турухан встречается тугун в 0+–5+, длиной до 16 см и массой до 70 г (Головко, 1971*a, б*, 1973*a, б*).

В р. Ока – одном из главных притоков Братского водохранилища, в 1962–1964 гг. самки тугуна в конце первого года жизни имели около 6 см длины, второго – около 10, третьего – 12, четвертого – 13 см длины; на плесовых участках Култукского расширения вылавливались особи тугуна длиной до 21 см (Мамонтов, 1977).

В Норильских озерах возраст тугуна не превышает 6+, его размеры колеблются и составляют: в оз. Глубокое – 9,2–15,7 см длины и 7,6–30 г массы; в оз. Мелкое – 8,8–18 см и 5,2–53,2 г; в оз. Лама – 4–15 см и 4,4–35,8 г (Красикова, 1967); в оз. Пясино – 8,4–15,6 см длины и 3,8–32,2 г массы (Разнообразие рыб..., 1999).

В Хатанге тугун в 3+ имеет 7 см длины и 3 г массы, в 5+ – соответственно 9 и 10, в 7+ – 11 и 12 (Лукьянчиков, 1967). В верховьях Лены – в р. Киренга: в 3+ – 12 и 16, в 4+ – 13 и 22, в 5+ – 13,5 и 29; в оз. Дальнее: в 1+ – 5,6 и 0,98, в 3+ – 13 и 23, 4+ – 14 и 31; в мезотрофном оз. Кунерма в 3+ – 15 и 34,5, в 4+ – 16 см длины и 52 г массы (один экземпляр имел 18 см и 70 г) (Демин, 1994*a*).

В Витиме тугун в 1+ имеет 10 см длины и 11 г массы, в 3+ – соответственно 13 и 22, в 5+ – 15 и 38, в 6+ – 18 и 80 (Кириллов, 1972; Калашников, 1978); в оз. Орон: в 1+ – 11 и 16, в 3+ – 14 и 26, в 5+ – 15 см и 35 г (Калашников, 1967, 1978), в Лене близ устья Алдана в 5+ – 58 г; в Яне: в 1+ – 1,5 см, в 3+ – 9 см, в 5+ – 28 см; в Олекме: в 0+ – 7 см и 5 г, в 1+ – 10 см и 6,5 г, в 3+ – 12 см и 20 г (Новиков, 1962; Кириллов, 1972). В Вилюйском водохранилище тугун в 2+ достигает 15 см длины и 33 г массы; до зарегулирования реки тугун в этом возрасте имел 11 см длины и 15 г массы (Кириллов, Тяптиргянов, 1975).

Размножение. Тугун становится половозрелым в водоемах Сибири рано – впервые в 1+, в массе – в 2+, при 6–13 см длины и 4–23 г массы. Основная доля рыб нерестится в течение жизни один раз. Вероятность повторного нереста крайне мала в связи с большой гибелью тугуна старше двух лет (Подлесный, 1958; Красикова, 1967; Лукьянчиков, 1967; Головкин, 1971а, б; Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Мамонтов, 1977; Калашников, 1978; Демин, 1994а; Вышегородцев, 2000). В загрязненных озерах Норило-Пясинской системы у тугуна отмечена резорбция половых продуктов и массовый пропуск нереста (Максимов, Савваитова, 1999).

Нерест тугуна проходит в конце сентября – начале октября, обычно в период ледостава, при температуре воды не ниже 1–2 °С. Продолжительность нерестового периода – 5–15 суток. Икра откладывается на песчаный, мелкогалечный и каменистый грунты в русле реки на глубине 1,5–2,0 м (Никонов, 1958; Кириллов, 1972; Вышегородцев, 2000).

Плодовитость тугуна сравнительно небольшая. У рыб из Оби (Северной Сосьвы) она составляет от 0,6 до 10,6, в среднем – 3,7 тыс. икринок (Никонов, 1958; Малышев, 1975; Мельниченко, Богданов, 2006; Экология рыб..., 2006), из Енисея – 0,4–5,2, Турухана – 0,5–5,8, в среднем – 2,3 (Головкин, 1971а), Норильских озер – 0,6–4,6, в среднем – 1,9 (Андреенко, Богданов и др., 1999; Разнообразии рыб..., 1999), р. Ока (приток Братского водохранилища) – у самок в 2+ массой 29 г – 1,9, в 3+ – массой 31 г – 1,7 (Мамонтов, 1977), Хатанги – 1,0–3,0 (Лукьянчиков, 1967), Киренги (верховья Лены) – у особей в 2+ – 0,6–1,1, в среднем – 0,8, в 3+ – 0,8–1,9 (1,1), в 4+ – 0,9–2,0 (1,4), из мезотрофного оз. Кунерма (бассейн Киренги) – в 3+ – 1,7–3,0 (2,3), в 4+ – 1,9–4,0 (3,0) (Книжин, 1994), Витима – в 2+ – в среднем – 1,0, в 3+ – 1,2, в 4+ – 1,6, в 6+ – 4,8 (Калашников, 1978), Вилюя – 0,2–2,7 (0,9), Вилюйского водохранилища – в 1+ – 0,5–5,0 (1,7) (Кириллов, Тяптиргянов, 1975), р. Оленек – 0,3–1,5 (1,0), Яны – 1,0–5,0 (2,4) тыс. икринок (Кириллов, 1972).

Икринки у тугуна мелкие – до 1,8 мм в диаметре во время вымета, желтовато-красного цвета. Инкубационный период в уральских притоках Оби длится 183 суток. Длина вылупившихся личинок – 6,4–8,8 мм. Мальковый

этап наступает при достижении 26–30 мм длины (Красикова, 1967; Богданов, 1984, 1997; Богданов, Следь 1990).

Питание. В водоемах с хорошо развитым зоопланктоном тугун в основном его и потребляет, но везде в той или иной степени питается и организмами зообентоса, в основном личинками и имаго насекомых. В период лета насекомых поднимается к поверхности и поедает их – как упавших на поверхность, так и летающих низко над водой. После нереста нередко кормится у поверхности льда (Скрябин, 1979; Книжин, 1994).

В бассейне Оби тугун летом питается организмами зоопланктона и мелкими формами зообентоса, воздушными насекомыми, активно поедает икру рыб, в том числе собственную. Питается и зимой, хотя и менее интенсивно, чем в другие сезоны года, особенно летом (Никонов, 1958; Сальдау, 1949). В Турухане, наряду с зоопланктоном, заметную роль в летнем питании тугуна играют амфиподы и личинки хирономид (Головко, 1971а, б). В верховьях Енисея основу пищи этой рыбы составляют босмины, а также имаго воздушных насекомых (Гундризер, 1969).

В Витиме и в других реках Восточной Сибири основной пищей тугуна в летнее время служат личинки, куколки и взрослые формы мошки (*Simulium*), в меньшей степени – личинки ручейников, поденок, веснянок и хирономид. В период вылета мошки и ее брачных полетов тугун в массе выходит на фарватер и, питаясь мошкой, повторяет путь ее движения. Такой характер питания тугуна можно наблюдать в дневные часы несколько суток подряд. В конце лета тугун перемещается с фарватера на тиховодные участки и в его пище начинают преобладать личинки веснянок, ручейников, поденок. В сентябре ведущее значение в питании рыб занимают личинки поденок, за которыми следуют личинки веснянок. Во время нереста тугуна пища в его желудках отсутствует, но после нереста он питается активно, в том числе икрой сиговых, включая тугуна. Во время подъема на нерест и в местах зимовки основная пища тугуна – зообентос. Питание молоди по составу пищи мало отличается от питания взрослых особей. Пищевыми конкурентами тугуна является молодь других сиговых, а также елец, язь, ерш и окунь (Кириллов, 1972; Калашников, 1978; Скрябин, 1979). В Вилюйском водохранилище основу пищевого рациона тугуна составляют личинки хирономид, веснянок, поденок, ручейников и других насекомых-амфибионтов, летом – и летающие над водой насекомые (на этой почве тугун конкурирует с ленком и сигом) (Кириллов, Тяптиргянов, 1975).

Вылов. Несмотря на сравнительно небольшие размеры, тугун отличается великолепными вкусовыми качествами, особенно при пряном посоле. В бассейне Оби в 1971–1975 гг. промысловым ловом добывалось ежегодно от 176 до 469 ц тугуна, но уже в 1976–1980 гг. уловы снизились до 100 ц в год. В конце XX в. (1999–2002 гг.) добыча тугуна выросла до 250–320 ц в год

(Мамонтов, Литвиненко и др., 2003). Сравнительно высокая численность тугуна отмечается в последние годы в р. Северная Сосьва (Мельниченко, Богданов, 2006).

В Енисее тугун был более многочислен, чем в Оби: в 1946–1960 гг. здесь ежегодно вылавливалось в среднем 1,8 тыс. ц этой рыбы. Однако в 1975–1986 гг. в Енисее добывалось лишь 70–230 ц тугуна в год (Андриенко, Куклин и др., 1989). Существенно снизились уловы тугуна и в Якутии. Если в 1943–1945 гг. в водоемах республики добывалось максимальное количество этой рыбы – 2,5 тыс. ц в год, то в последние 10 лет минувшего столетия ежегодные уловы тугуна составили в среднем 236 ц (Кириллов, 2002а).

5.11. Обыкновенный валец – *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant, 1784)

Характерные признаки. D III–IV – 10–13, P I – 12–15, V II – 9–11, A III–IV – 8–12. Жаберных тычинок – 14–22; LL – 79–109. Позвонков – 59–65. Пилорических придатков – 52–121 (Решетников, Богоуцкая и др., 1997; Атлас пресноводных..., 2003; Вышегородцев, Мартынюк и др., 2003). Кариотип: $2n = 78 + b$, NF = 96–100 (Фролов, Скурихина, 1994).

Тело обыкновенного вальца в поперечном сечении округлое, вальковатое, рот маленький, рыло узкое, голова небольшая (рис. 21). Между ноздрями нет задней плоской лопасти, но есть передняя круглая. На голове и жировом плавнике могут быть мелкие темные пятна, у молодых особей на боках тела бывает 7–13 крупных овальных пятен. Жировой плавник маленький. Окраска спины взрослых рыб темно-серая, бока серебристые с желтоватым оттенком. Во время нереста у самцов появляется брачный наряд: эпителиальные бугорки на теле и окрашенные в желтовато-оранжевый оттенок брюшко и парные плавники. Четко выраженных экологических форм и подвидов не образует (Решетников, 1980; Атлас пресноводных..., 2003). Так же как и для других сиговых, для вальца характерна высокая степень приспособления к разнообразным условиям обитания, что проявляется в характере изменчивости его морфоэкологических признаков и черт экологии, образовании озерно-речных и речных популяций. Последнее показано, в частности, для вальца из водоемов Таймыра (Романов, 1983б; Савваитова, Груздева и др., 1996; Разнообразие рыб..., 1999) и Северо-Востока Азии (Черешнев, 1991).

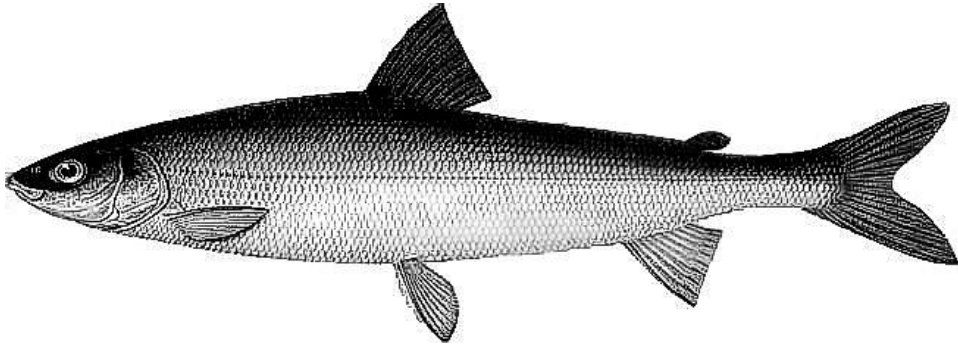


Рис. 21. Обыкновенный валец

Распространение и миграции. На территории Северной Азии обыкновенный валец встречается от правобережных притоков Енисея до рек Чукотки и охотского побережья включительно (Решетников, 1980; Черешнев, 1991; Шестаков, 2003). Широко распространен обыкновенный валец и на Американском континенте – от Аляски до Гудзонова залива и побережья Атлантики, населяет все Великие озера, кроме оз. Эри. Причем на севере этого континента валец обитает в реках, а на юге (до 42° северной широты) – в озерах (Решетников, 1980).

В бассейне Оби и в левобережных притоках Енисея валец отсутствует (Головко, 1973а, б; Гундризер, Йоганзен и др., 1984; Попов, 1986). В Енисее он встречался на всем протяжении реки, в том числе в притоках верховьев – реках Туба, Абакан и др. (Подлесный, 1958; Гундризер, 1975, 1978б; Вышегородцев, 2000). Однако в настоящее время валец известен только в реках бассейна Тубы и полностью исчез в реках Абакан, Амыл, Сисим, Мана и далее на север, включая Ангару и Большой Пит (Биоразнообразие байкальской..., 1999; Вышегородцев, Мартынюк и др., 2003). Ниже Ангары валец известен в Подкаменной и Нижней Тунгусках, Курейке, Хантайке (Романов, 1980а, б, 1984, 1988а; Попов, 1985; Попов, 1990а), в бассейне Пясины – реках Дудыпта, Норильская, Глубокая, Аякли, Пясины, Мусун, Валец и др., озерах Лама, Мелкое и Собачье (Ольшанская, 1965; Красикова, 1968; Савваитова, Пичугин и др., 1994; Савваитова, Груздева и др., 1996; Разнообразие рыб..., 1999). Обнаружен этот вид рыб на Таймырском п-ове и гораздо севернее Пясины – в реках Хутудабига и Северная, впадающих в фиорд Хутуда залива Минина (Романов, Рябова, 2003). В озерах плато Путорана и Хантайской гидросистеме валец представлен речной и озерно-речной формами (Сиделев, 1981; Романов, 1984, 1988а, 2004а).

Не отмечен обыкновенный валец в бассейне оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985). В бассейне Хатанги он малочислен и встречается

в основном в верховьях рек Хета и Большая Балахня. В самой Хатанге, дельте и губе вылавливается редко (Лукьянчиков, 1967).

Отсутствует валеk в бассейне Байкала (Биоразнообразии байкальской..., 1999). В Витиме он встречается от верховьев до устья р. Нижняя Ципа (Скрябин, 1979), в р. Калар – вплоть до ее истока, летом заходит в оз. Орон (Структура биоты..., 2006). В Лене обыкновенный валеk распространен от верховий до дельты, особенно многочислен в правых притоках, стекающих с Верхоянского хребта (Кириллов, 1972). В низовьях Лены валеk живет и в соединяющихся с реками озерах, например Тит-Ары и Тас-Ары (Дормидонтов, 1969а). Известен этот вид рыб в Яне и Индигирке (от истоков до порога Бусика) (Кириллов, 1975, 2002а). В Колыме он обитает от верховьев до дельты, но в среднем и нижнем течении встречается только в правых притоках, а в низовьях реки единичен (Новиков, 1966). Сравнительно многочислен валеk в реках Чукотки – Амгуэме, Анадыре, Пенжине и реках побережья Охотского моря. В бассейне Амгуэмы в горных озерах тектонического и ледникового происхождения обнаружена карликовая форма валька (Черешнев, 1991, 1996; Черешнев, Скопец, 1992).

Обыкновенный валеk предпочитает держаться на участках рек с повышенными скоростями течения и каменистыми и песчано-галечными грунтами. В русла крупных рек выходит из притоков редко и, как правило, неполовозрелым (Кириллов, 1972). В бассейне Пясины молодь валька нагуливается в верховьях рек и в прибрежной зоне озер (Красикова, 1968).

В верховьях Лены после ледохода и прогрева воды до 8–10 °С половозрелый валеk поднимается с мест зимовки в основном русле в притоки на нагул, при этом он опережает на 5–10 суток хариуса. Все лето валеk нагуливается в притоках, в которых осенью и нерестится, поэтому ярко выраженной осенней нерестовой миграции нет. Покатная миграция после нереста отмечается в конце октября (Книжин, 1994б)

Возраст и рост. В реках Сибири продолжительность жизни валька – 13–16 лет. В Нижней Тунгуске валеk в 7+ имеет 43 см длины и 750 г массы; в Курейке: в 7+ – 40 см и 710 г, в 9+ – соответственно 44 и 943, в 11+ – 46 и 1 142, в 13+ – 60 см и 1 420 г (Попов, 1985; Андриенко, Богданов и др., 1999). В оз. Хантайское для озерно-речного валька характерна меньшая продолжительность жизни (10+), чем у речного (14+), но большие размеры в одних и тех же возрастах; самка речного валька в 14+ имела 47 см длины и 965 г массы (Романов, 1984). В бассейне Пясины в уловах из озер (Аян, Арылах, Собачье, Лама) и рек (Талая, Муксун, Микчанда, Глубокая) присутствуют особи валька до 11+ (Красикова, 1968; Савваитова, Груздева и др., 1996). В р. Талая рыбы в 2+ имели 20 см длины и 83 г массы; в оз. Лама в этом же возрасте – 17 см и 37 г; в оз. Глубокое – 17 см и 39 г. В 8+ размеры рыб из р. Талая и оз. Глубокое равнялась соответственно 38 см, 435 г и 41 см, 605 г (Красикова, 1968). В ни-

зовьях р. Северная (впадающей в Пясинский залив) в сетных уловах встречается валеков от 3+ до 10+; у рыб в 5+ длина тела колеблется от 26 до 28 см, масса тела – от 129 до 202 г (Романов, Рябова, 2003). В Хатанге валеков в 4+ имеет 35 см длины и 300 г массы, в 5+ – соответственно 37 и 320, в 6+ – 38 и 335, в 7+ – 39 см длины и 335 (до 540) г массы (Лукьянчиков, 1967).

В Витиме встречается валеков до 9+. В 2+ длина рыб составляет 22 см, масса – 71 г, в 5+ – соответственно 34 и 371, в 7+ – 39 и 692, в 9+ – 43 см и 815 г; отдельные особи достигают 46 см длины и 1 150 г массы (Калашников, 1978). В бассейне Лены в конце второго лета жизни (2+) молодь валька имеет 10–12 см длины и 10–12 г массы, в 3+ – соответственно 25–29 и 59–244, в 8+ – 31–45 и 755–939, в 10+ – 43 см длины и 1 000 г массы (Скрябин, 1977). В Чаре валеков живет до 12 лет и достигает 48 см длины и 1300 г массы (Зосько, Русанов, 1985). В Колыме рыбы в 9+ имеют 46 см длины (Новиков, 1966; Кириллов, 1972). В Анадыре продолжительность жизни валька 14 лет; в 3+ он имеет 20,5 см длины и 66 г массы, в 5+ – соответственно 29 и 214, в 7+ – 36 и 410, в 9+ – 38 и 510, в 11+ – 39 см длины и 520 г массы. Интересным является тот факт, что темп роста валька в этой реке заметно ускоряется через 1–2 года после резкого увеличения численности заходящего в реку на нерест стада кеты (Шестаков, 2003).

Размножение. Сведения о различных сторонах размножения валька в водоемах Сибири немногочисленны. В оз. Хантайское он становится половозрелым в 4+–6+ (Романов, 1984, 1988а), в р. Пясины, в озерах Собачье и Аян – в 6+ при 30–35 см длины и 400–450 г массы, в озерах Лама и Арылах – в 4+ при 25 см длины и 100–150 г массы (Савваитова, Груздева и др., 1996). Валеков из рек Талая и Муксун созревает на год позднее (Красикова, 1968), в Хатанге – впервые в 4+–5+ при 30–35 см и 270–350 г (Лукьянчиков, 1967), в верховьях Лены – в 5–6 лет по достижении 35 см длины и 360 г массы (Книжин, 1994б), в Витиме – в массе в 5+ по достижении 34 см длины и 400 г массы (Калашников, 1978), в Чаре – в 5+ при 32–34 см длины и 300–400 г массы (Зосько, Русанов, 1985), в Анадыре – в 5+–6+ при достижении 32–34 см длины и 300–350 г массы (Шестаков, 2003).

Нерест валька в Енисее проходит после ледостава – в конце октября – начале ноября (Андриенко, Богданов и др., 1999). В р. Рыбная (бассейн Пясины) в 1958 г. нерест валька отмечен в первой декаде октября при температуре воды около 0 °С; икра выметывалась на каменисто-галечных участках ниже перекатов. В небольших реках этого района нерест валька отмечен в конце сентября (Красикова, 1968). В Хатанге валеков нерестится на песчаных и песчано-галечных грунтах перед ледоставом: в Хете – в последних числах сентября, в Большой Балахне – с середины сентября (Лукьянчиков, 1967).

В Витиме нерест валька наблюдается с середины сентября до конца первой декады октября; икра выметывается на галечно-песчаные и песчаные грунты

на плесах с глубинами более 1 м; скат производителей с нерестилищ происходит сразу после нереста (Калашников, 1978; Структура биоты..., 2006). В Чаре валец размножается в первой половине сентября (Зосько, Русанов, 1985), в Индигирке в пределах Оймьяконского района – в конце октября – начале ноября (Дрягин, 1949; Цит. по: Кириллов, 1972), в Анадыре – в конце сентября – начале октября при температуре воды 2–4 °С (Шестаков, 2003).

В притоке Чары – р. Нечера отмечены случаи поимки валька с текучими половыми продуктами в мае. В р. Урях (бассейн р. Витим) самки с недавно выметанной икрой встречались в середине июля. Автор этой информации (Книжин, 1994б) предполагает, что приведенные факты могут свидетельствовать о размножении какой-то части популяций валька в конце зимы – начале весны. Однако это лишь предположение, требующее подтверждения дальнейшими наблюдениями.

Нерест валька неежегодный (Разнообразие рыб..., 1999). Высокий процент (до 20) самок, пропускающих нерест, отмечен в некоторых озерно-речных системах плато Путорана (Романов, 1984).

Плодовитость обыкновенного валька сравнительно невысокая. У рыб из Енисея она составляет 5,9–15,3, в среднем по всем репродуктивным возрастам 11 тыс. икринок (Андриенко, Богданов и др., 1999), в Курейке (у одного экземпляра в 8+) – 19,7 (Попов, 1985), в оз. Хантайское у рыб массой 600–1 000 г – от 8,6 до 18,2 тыс. икринок (Романов, 1984, 1988а). В бассейне Пясины у валька в 6+–10+ ИАП колеблется от 4,6 до 14,3 тыс. икринок (Красикова, 1968); у двух самок в 9+ длиной 340 и 372 мм из р. Северная она составила 4,8 и 7,6, у третьей самки (10+, 396 мм) – 3,7 тыс. икринок (Романов, Рябова, 2003).

В верховьях Лены плодовитость валька до 6+ включительно колеблется в пределах 1,8–10,6 тыс. икринок (Книжин, 1994б). В Витиме самки длиной 33–35 см выметывают в среднем 3,9 тыс. икринок, длиной 37–39 см – 4,6, длиной 41–43 см – 10,8 тыс. икринок (Калашников, 1978). В среднем течении Лены самки в 4+ и 32 см длины откладывают 3,1, в 6+ и 36 см – 7,8, в 8+ и 41 см – 10, в 10+ и 44 см – 18,6 тыс. икринок (Скрябин, 1979). В Индигирке ИАП валька 7,4–8,5 тыс. икринок (Дрягин, 1949; Цит. по: Кириллов, 1972), в Анадыре – 3,8–12,7 тыс. икринок (Штуднюк, 1976; Шестаков, 2003).

Икра у валька сравнительно крупная – диаметр икринок во время их вымета 2,4–2,9 мм, через несколько часов пребывания в воде – 3,3–4,6 мм. В Анадыре инкубационный период отмечен до апреля; в конце мая при температуре воды 0,1–1,5 °С молодь (длиной 12–15 мм, массой 12–18 мг) скатывается в низовья, где нагуливается на мелководных участках (Шестаков, 1998).

Питание. В Пясинской озерно-речной системе в августе валец питается личинками и куколками хирономид, в меньшей степени – ручейниками, в

речных водах преобладают личинки и имаго симулиид (Красикова, 1968). В верховьях Лены в июне и сентябре в содержимом кишечника взрослых рыб до 90 % по частоте встречаемости составляли личинки и куколки ручейников, в небольшой степени присутствовали моллюски (9 %) и личинки хирономид (5 %); перед нерестом (в сентябре) валеk активно питался, главным образом личинками ручейников (Скрябин, 1979). В Витиме и среднем течении Лены в летнее время валеk потребляет в пищу преимущественно личинок хирономид, веснянок, поденок, мошек, ручейников, падающих на воду насекомых. По весу в пищевом комке чаще всего преобладают личинки хирономид. Молодь валька питается ракообразными планктона и нектобентоса, мелкими формами зообентоса (Кириллов, 1972; Калашников, 1978). В верхнем течении Индигирки валеk в период нереста поедает в основном личинок ручейников (Кириллов, 1972). В Колыме летом состав пищи валька близок к таковому валька из Средней Лены, но в Колыме в питании рыб преобладают ручейники, субдоминантами являются личинки хирономид и личинки веснянок, меньшую роль в питании играют куколки мошек (Новиков, 1966). Повсеместно взрослые особи валька поедают икру и молодь рыб. Питается валеk и в зимний период (Книжин, 1994б).

Вывод. В сибирских реках обыкновенный валеk – сравнительно редкий вид, на Чукотке более многочислен (Решетников, 1980; Черешнев, 1992, 1996а, б; Черешнев, Шестаков и др., 2001). Специализированный промысловый лов валька не ведется. Повсеместно этот вид рыб подлежит охране. Занесен в Красную книгу Красноярского края (Андриенко, Богданов и др., 1999).

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

В Сибири название нельма употребляется с середины XVII в.: «В улов бывает рыбы в год... по пятисот нелем...» (1705 г., описная книга рыбных ловель Енисейского уезда) (Гурулев, 1967).

Характерные признаки. D III–V – (9) 10–13, P I – 12–17, V II – 9–11, A III–V – 11–16. Жаберных тычинок – 17–27; LL – 66–71. Позвонков – 66–71. Пилорических придатков – 88–239 (Решетников, 1980). Кариотип: 2n = 74–76, NF = 98 (Фролов, 2000).

Нельма – крупная рыба с большим конечно-верхним ртом. Нижняя челюсть выдается вперед и спереди круто загибается вверх, в виде «зуба» входит в выемку верхней челюсти. На челюстях, сошнике и языке имеются мелкие зубы. Носовое отверстие поделено двумя перегородками. Тело щуковидное, сжатое с боков (рис. 22). Чешуя крупная, циклоидная. Окраска тела на спине от темно-зеленой до светло-коричневой, на брюхе и боках серебристая (Решетников, 1980; Атлас пресноводных..., 2003).

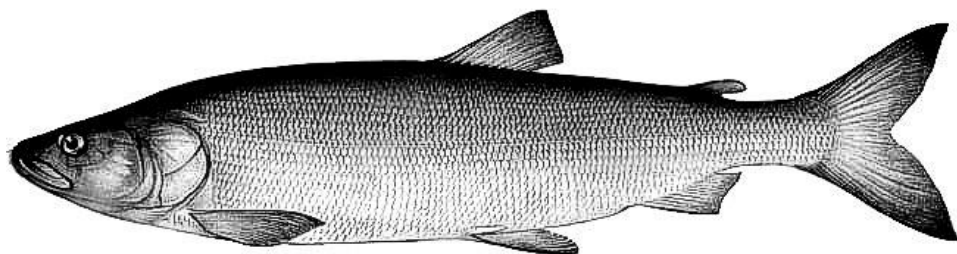


Рис. 22. Нельма

Выделяют два подвида нельмы. В бассейне Каспийского моря она рассматривается в качестве *S. leucichthys leucichthys* (Güldenstädt) – белорыбца, в реках, впадающих в Северный Ледовитый океан, в том числе реках Америки, в качестве *S. l. nelma* (Pallas, 1773) – нельма (Решетников, 1980). Морфологические отличия между этими подвидами незначительные и проявляются лишь по некоторым остеологическим признакам (Берг, 1948; Шапошникова, 1976, 1977; Решетников, 1980).

Распространение. Населяет все реки Северного Ледовитого океана. В пределах России – от Белого моря до Анадыря. В водоемах Северной Америки нельма известна из рек Кускоквам, Юкон, Теслин, Ноатак, Колвилл, Маккензи, Андерсон (Решетников, 1980).

Нельма – полупроходная рыба, нагуливающаяся в низовьях сибирских рек. При определенных условиях в реках формируются и местные локальные стада. Туводная речная форма нельмы известна в Оби и Енисее (Подлесный, 1958; Москаленко, 1971; Гундризер, Иоганзен и др., 1984). В период размножения, нагула и во время миграций происходит в разной степени смешивание стад нельмы разных популяций и форм (Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Решетников, 1980; Черешнев, Шестаков и др., 2000).

В бассейне Оби нельма обитает на всем протяжении реки – от губы до истоков, а также в Иртыше, включая Черный Иртыш (Рыбы Казахстана, 1986), в Тоболе (Карасев, 2003). Северной границей распространения нельмы в Обской губе является устье р. Тамбей по западному берегу и остров Шокальского – по восточному. Севернее этих пунктов, где воды уже значительно осолонены, нельма отсутствует. В Обской губе встречаются в небольшом числе преимущественно неполовозрелые особи этой рыбы. Известна нельма в реках и проточных озерах Ямала (Богданов, Богданова и др., 2000). В Надым заходит на нагул только молодь (0+–5+) этого вида (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974а, б). Широко распространена, но малочисленна

нельма в р. Юрибей (Гыданский п-ов), куда с началом половодья она заходит на нагул из Гыданского залива (Вышегородцев, 1972, 1973*a*, *б*). Встречается нельма в небольшом числе и во всех крупных притоках Оби и Иртыша (Вовк, 1948; Москаленко, 1971; Гундризер, Иоганзен и др., 1984).

После перекрытия Оби плотиной Новосибирской ГЭС и Иртыша – Усть-Каменогорской и Бухтарминской ГЭС, в верховьях этих рек сформировались туводные стада нельмы (Конева, 1972*a*, *б*, 1976). В настоящее время в пределах Алтайского края нельма в течение всего года встречается в низовьях Катуни, на нижнем и среднем участках Чарыша, на приустьевых участках Алея, Чумыша и Верхней Ини (Соловов, 1986*a*, 1994; Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003). Изредка заходит из Бии в Телецкое озеро (в 1970 г. в центральной части озера была поймана нельма массой 3 кг). Не исключено, что туводная форма нельмы существовала в Верхней Оби и до ее зарегулирования (Конева, 1972*a*, *б*, 1976). В Новосибирском водохранилище нельма, как молодь, так и взрослые особи, встречается сравнительно редко, предпочитая нагуливаться в придаточных водоемах Оби выше водохранилища. Но на зимовку часть молоди и взрослой нельмы мигрирует из реки на наиболее глубокие участки верхней части водохранилища.

До 1993 г. нельма постоянно вылавливалась в Оби на участке непосредственно ниже плотины Новосибирской ГЭС, но в последующие годы она стала здесь редкой рыбой (Попов, Визер и др., 2000). В 1971 и 1973 гг. 450 тыс. личинок обской нельмы было выпущено в мезотрофное слабосоленое (зимой до 3,6 ‰) озеро Сартлан, расположенное на юго-западе Западной Сибири. В 1975 г. в это же озеро вселены сеголетки нельмы. В новых условиях молодь нельмы хорошо росла, питаясь крупными организмами бентоса, а с 2–3-летнего возраста – исключительно окунем; в 2+ масса тела рыб составила 280–700 г, в 3+ – 970–1 400 г. Однако для размножения нельмы условия в озере оказались неподходящими и она в нем не прижилась (Конева, Нестеренко, 1976).

В бассейне Енисея нельма обитает преимущественно на отрезке от залива до устья Ангары, выше по Енисею встречается в настоящее время редко (Вышегородцев, 2000). Не отмечена нельма и в списке рыб Ангары (Биоразнообразии байкальской..., 1999). До зарегулирования Енисея плотинами Саянской и Красноярской ГЭС нельма встречалась до Минусинска (300 км южнее Красноярска) (Жуклин, 1999*a*, *б*).

Как и в Оби, в Енисее выделяют полупроходную, более многочисленную, и туводную форму нельмы. Полупроходная нельма нагуливается в низовьях Енисея, в Енисейский залив проникает до зоны соленых вод, но не заходит в них, а держится в бухтах и прибрежных участках с пресной водой. На нерест эта форма нельмы поднимается вверх по реке на расстояние до 1 500 км и более от мест нагула (Подлесный, 1958; Криницын, 1989).

Туводная нельма отмечена в русле Енисея и в некоторых притоках. В низовьях Енисея жилая нельма не встречается (Андриенко, Богданов и др., 1999). Нет этой рыбы и в енисейских водохранилищах (Заделенов, 1999). В левые притоки Нижнего Енисея – от Турухана до Танамы включительно, нельма заходит в небольшом числе на нагул (Головко, 1973а, б; Попов, 1978а, 1986). В Курейку она поднимается до Графитового порога (Попов, 1980б, в), в Хантайку – до плотины Хантайской ГЭС (Романов, 1988а). В Пясине отмечена как полупроходная нельма, заходящая сюда на нерест, так и, возможно, туводная озерно-речная (Ольшанская, 1965; Разнообразии рыб..., 1999).

В бассейне оз. Таймыр нельма встречается редко и ее образ жизни здесь не изучен (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985). В бассейне Хатанги нельма вылавливается в Хете, Хатанге, Котуе и их притоках, в пойменных озерах, в Хатангской губе и заливе. Нагульная миграция из залива в губу начинается во второй декаде июля сразу после ледохода и продолжается до начала сентября, особенно активно – во второй половине июля. Молодь в течение всего лета нагуливается и на средних участках губы (Лукьянчиков, 1967). Отсутствует нельма в бассейне Байкала (Биоразнообразии байкальской..., 1999).

В реках Якутии Ф. Н. Кириллов (1972) выделяет солоноватоводно-полупроходную и туводную формы нельмы. Полупроходная нельма основную часть жизни проводит в дельтах и в прибрежной морской зоне с соленостью не более 9 ‰. Этот автор обращает внимание на то, что указание П. Л. Пирожникова (1955а, б) на заход нельмы в воды с соленостью до 18–20 ‰ основано на нахождении в ее желудках полярной трески, но известно (Андрияшев, 1954; Рутилевский, 1970), что полярная треска заходит и в устья рек.

В Анабаре нельма встречается в нижнем течении реки, в Анабарском заливе и в тундровом озере Киенг-Кюэль, куда заходит по р. Суолема. В р. Оленек в нижнем течении и в Оленекском заливе вверх по этой реке поднимается до 70-й параллели. В Лене нельма встречается от Витима до устья, но основным районом ее обитания является дельта, откуда летом нельма заходит и в эстуарную зону и встречается здесь до изогалины в 14–18 ‰ при температуре воды 5–12 °С. При зимних отрицательных температурах воды нельма этих вод избегает (Дормидонтов, Иванова и др., 1976; Луцик, Луцик, 1982). В небольшом числе заходит нельма из Лены в низовья Витима и Олекмы, единично – в Алдан, вверх по Вилюю поднимается до порога Куччугуй-Хана.

В первой половине XX в. небольшое стадо нельмы обитало в Яне, но в результате интенсивного вылова ее численность здесь резко сократилась. В Индигирке нельма встречается от устья р. Куйдусун до приморских участков, в Алазее единичные особи доходят до р. Кумах, в Колыме она повсеместна – от Сеймчана (1 650 км от устья) до авандельты (Кириллов, 1955, 1972; Новиков, 1966; Калашников, 1978; Кириллов, 2000а). В Анадыре нельма является

пресноводной рыбой, поскольку в морские воды не выходит; в заливе Онемен, где она изредка встречается, соленость низкая – 1–2 ‰ (Черешнев, 1996а, б, 1998; Черешнев, Шестаков и др., 2000).

Миграции. В бассейне Оби полупроходная нельма с наступлением весны поднимается из Обской губы в реку. Неполовозрелые особи нагуливаются в течение всего лета на мелководных пойменных участках (салмах, сорах) дельты Оби. Половозрелая часть стада начинает подъем на нерест в верховья Оби еще подо льдом, в начале июня. В среднем течении Оби (в северной части Томской области) нерестовое стадо появляется в первой половине августа, в районе нерестилищ – в сентябре – начале октября. Вылупившаяся весной из икринок молодь остается в реке и лишь постепенно, в течение 2–5 лет, скатывается в дельту Оби и Обскую губу (Вовк, 1948; Москаленко, 1971; Гундризер, Иоганзен и др., 1984).

Нельма, живущая в Оби выше плотины Новосибирской ГЭС, больших миграций не совершает (Конева, 1966, 1969, 1972а, б). Локальное стадо верхнеобской нельмы нагуливается в течение лета в основном русле реки и на нижних участках ее притоков, частично в верхней части Новосибирского водохранилища. На нерест нельма этого стада начинает подниматься в верховья Оби в июле–августе. В Катунь в районе верхних нерестилищ плесы реки имеют глубины 1,5–3 м, в районе нижних нерестилищ – 4,5–6 м. Поэтому в годы с высоким уровнем воды в Катунь нельма заходит в эту реку раньше и проходит до верхних нерестилищ. В маловодные годы производители нельмы концентрируются вначале вблизи устья реки и только с понижением температуры воды до нерестовой – входят в Катунь и нерестятся на нижних нерестилищах, где глубины не превышают в это время 1,5–2 м. Сразу после нереста нельма начинает спускаться вниз по Оби, задерживаясь в затонах и протоках. На высококормных участках поймы реки она может остаться и на зимовку. Например, некоторые скопления нельмы отмечались зимой в устье Чумыша, Куклинском затоне, Меньшиковской протоке, в районе сел Верхний Сузун и Малышево. Во время снижения в Оби в зимний период уровня воды нельма концентрируется вблизи устьевых участков заморных притоков и активно питается скатывающейся из них рыбой, преимущественно плотвой (Конева, 1972а, б). Таким образом, в условиях Верхней Оби нельма совершает в течение года хотя и не столь протяженные, как у полупроходной нельмы Средней и Нижней Оби, но все-таки хорошо выраженные миграции (Соловов, 1994; Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003).

В Енисее с наступлением весны и повышением уровня воды нельма всех возрастов начинает подниматься с мест зимовки на нагул в дельту Енисея. Как только заканчивается весенний паводок и уровень воды в реке снижается, нельма выходит из проток дельты. Молодь и пропускающие в данном году нерест взрослые особи рыб остаются на нагул в низовьях Енисея, а участ-

вующие в нересте производители начинают нерестовый ход (Подлесный, 1958; Лобовикова, 1972; Куклин, 1996а). Хорошо заметной эта миграция становится в начале июля, активно продолжается до конца месяца и едва заметно тянется до середины–конца августа. Расстояние от Усть-Порта до Игарки в 335 км нельма проходит за месяц со средней скоростью 10–12 км / сутки. Путь длиной 863 км от Игарки до северных границ нерестилищ – в районе пос. Сумароково, нельма преодолевает за 40–60 суток со средней скоростью 14–20 км / сутки. На местах нереста она появляется в сентябре – начале октября (Подлесный, 1958). Температура воды в районе нерестилищ (у д. Сумароково) в начале сентября равняется 14–15 °С, в третьей декаде сентября – 10–6, в середине октября – 5–3 °С. По наблюдениям в 1978–1982 и в 1994 гг., массовый приход нельмы на нерестилища совпадает с падением температуры воды на этом отрезке Енисея ниже 10 °С и некоторым повышением ее уровня (Заделенов, 1999). Скат нельмы с нерестилищ происходит сразу же после нереста. В Игарском районе он протекает дружно, ниже, в Дудинском районе, скат уже слабо выражен, и нельма постепенно рассеивается. Появившаяся весной из икринок молодь нагуливается в реке в течение нескольких лет, постепенно мигрируя к устью (Вовк, 1949б; Подлесный, 1958; Лобовикова, 1972; Куклин, 1996а).

Характер миграций нельмы в реках Якутии подробно описан Ф. Н. Кирилловым (1972) и некоторыми другими авторами (Дормидонтов, 1961; Новиков, 1966; Дормидонтов, Иванова, 1976; Дормидонтов, Иванова и др., 1976; Венглинский, 1998а, б). Схема этих миграций такова. Половозрелые особи нельмы начинают перемещаться вверх по реке из района зимовки к основным местам нереста вскоре после весеннего ледохода, а иногда и перед ним. Завершается нерестовый ход лишь в августе. Вместе с особями, которые будут нереститься в текущем году, вверх по реке поднимается и небольшое количество неполовозрелой нельмы. Основная же часть неполовозрелой нельмы размещается вместе с особями, пропускающими в данном году нерест, на приморских участках и в дельте. Такое распределение по местам нагула и нереста сохраняется до осени. После окончания нереста производители скатываются в низовья рек. В Лене с нерестилищ, расположенных в 2–3 тыс. км от устья, истощенные во время нерестовой миграции и нереста производители скатываются в низовья реки лишь летом. Вылупившиеся из икры личинки нельмы сносятся в низовья рек, но часть молоди задерживается близ нерестилищ до следующего года и лишь постепенно, в течении нескольких лет, скатывается вниз по течению. Какая-то часть молоди полупроходной нельмы в низовья рек не мигрирует и в дальнейшем может пополнять туводные стада (Кириллов, 1972).

Возраст и рост. В Оби в уловах встречаются особи нельмы до 20+, длиной до 150 см и массой до 20 кг. В первой половине XX в. в низовьях реки

сеголетки нельмы имели 13 см длины и 30 г массы, рыбы в 2+ – соответственно 35 и 120, в 4+ – 42 и 820, в 6+ – 56 и 1 700, в 8+ – 71 и 3 700, в 10+ – 85 и 8 400, в 12+ – 92 и 9 200, в 15+ – 100 см длины и 12 300 г массы (Вовк, 1948; Дрягин, 1948). В Надыме в уловах встречается молодь нельмы в 0+–5+ – 9–53 см длины и 15–1 575 г массы (Коломин, 1974*a, б*), в Юрибее (Гыданский п-ов) – до 12+ и до 87 см длиной (Вышегородцев, 1972).

В верховьях Оби в настоящее время максимальный возраст нельмы не превышает 7+. В 1+ рыбы достигают 30–32 см длины и 200–340 г массы, в 2+ – соответственно 42–47 и 792–1 217, в 3+ – 51–56 и 1 376–1 951, в 4+ – 61–64 и 2 480–2 538, в 7+ лет – 77 см длины и 5 000–5 800 г массы (Журавлев, 1996; Веснина, Журавлев и др., 1999).

В Енисее изредка вылавливаются особи нельмы в 25+–28+, длиной до 125 см и массой до 20 кг. В промысловых уловах встречаются особи от 6+ до 17+. В середине XX в. нельма из уловов в дельте в 6+ имела 48–59 см длины и 1 000–1 400 г массы, в 12+ – 84–86 см и 6 300–7 600 г, в 17+ – 103 см длины и 11 300 г массы (Подлесный, 1958). В конце столетия на этом участке Енисея размеры нельмы в уловах колебались от 36 до 118 см, годовые приросты рыб равнялись 4–5 см и 500–700 г; около 80 % нагульного стада приходилось на неполовозрелых особей в 4+–11+; длина половозрелых самок (на 78 % в 15+–21+) составляла 71–118 см, самцов (на 71 % в 12+–18+) – 55–98 см (Андриенко, 1996).

В 1994 г. особи нельмы из уловов в среднем течении Енисея у д. Сумароково в 4+ имели 57 см длины и 3 505 г массы, в 6+ – соответственно 63 и 3 560, в 8+ – 73 и 4 577, в 10+ – 79 и 5 800, в 12+ – 82 и 7 600, в 14+ – 87 и 7 500, в 16+ – 87 и 7 700, в 20+ – 94 и 10 000, в 28+ – 106 см длины и 13 860 г массы; во всех возрастных группах размеры самок были большими, чем самцов (Заделенов, 1999).

В Турухан заходит на нагул из Енисея нельма в 0+–11+, длиной 13–91 см и массой от 21 до 8 830 г (Головко, 1971*a, б*, 1972, 1973*a, б*). В Танаме в июле–сентябре 1973–1974 гг. в промысловых уловах отмечена только неполовозрелая нельма в 2+–14+, длиной от 23 до 106 см и массой от 84 г до 14 кг (Попов, 1978*a*), в бассейне оз. Таймыр особь в 22+ имела 110 см длины и 16 кг массы (Романов, Тюльпанов, 1985).

В Хатанге нельма старше 18 лет не встречается, в 5+ она имеет 45 см длины и 325 г массы, в 6+ – соответственно 48 и 741, в 8+ – 54 и 1 496, в 10+ – 74 и 3 250, в 12+ – 81 и 4 476, в 14+ – 89 и 7 000, в 16+ – 95 и 8 900, в 17+ – 103 см длины и 13 000 г массы (Лукьянчиков, 1967).

В реках Восточной Сибири нельма достигает значительных размеров. В бассейне Лены крупные особи этой рыбы вылавливаются и в настоящее время. Но наибольшую массу – 49,3 кг – имела нельма, выловленная

15 ноября 1945 г. в Индигирке. Длина тела этой особи – 162 см, возраст – 28 лет. Размеры нельмы из рек Якутии приведены в табл. 12.

Таблица 12

Длина и масса тела нельмы из рек Якутии

Река	Возраст, лет									
	2+	4+	6+	8+	10+	12+	14+	16+	18+	22+
Лена	32	45	54	65	78	90	95	100	106	120
Яна	20	37	46	67	–	–	–	–	–	–
Индигирка	24	38	50	65	81	98	99	–	–	–
	161	486	1 211	2 454	4 900	6 800	9 800			
Колыма	26	39	50	54	72	75	–	–	–	–

Примечание. Таблица составлена по данным Ф. Н. Кириллова (1972). Нижний ряд значений по нельме из Индигирки – масса в г, остальные значения в таблице – длина в см.

Размножение. В Оби полупроходная нельма половозрелой становится в 5+–7+. С 1971 по 1975 г. в нерестовом стаде мигрирующей нельмы присутствовали особи в 5+–18+, длиной 50–110 см и массой 2–16 кг. При этом до 50 % по численности составляли рыбы в 10+–12+, длиной 60–100 см и массой 4–12 кг. На долю самок приходилось около 1/3 всей нерестовой популяции (Еньшина, 1976). В Верхней Оби нельма становится половозрелой в 7+–9+, редко – в 6+ (Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003).

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

В бассейне Хатанги нельма становится половозрелой в 10+–11+, достигая к этому возрасту 70–80 см длины (*ad*) и 3 000–4 000 г массы (Лукиянчиков, 1967). В реках Восточной Сибири большинство самцов нельмы впервые участвуют в нересте в 11+, большинство самок – в 12+–13+ при 86 см длиной и 5 000–7 000 г массой (Кириллов, 1972; Дормидонтов, Иванова, 1976; Дормидонтов, Иванова и др., 1976).

До сооружения плотины Новосибирской ГЭС основные нерестилища обской нельмы были расположены в Бии, Катунь и Чарыше, еще раньше, в начале XX в. – в Томи (выше Новокузнецка) и ее притоках (Кондома, Бачата, Мрасс-Су). С 1936 г. заход нельмы в Томь прекратился из-за интенсивного загрязнения реки сточными водами Кузбасса (Вовк, 1948; Гусев, 1948; Иоганзен, 1953; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Попов, Трифонова, 2006). В настоящее время нельма нерестится преимущественно в притоках Оби – Чулыме и Кети, перед ледоставом (в октябре), при температуре воды 8,5–4,5 °С (Конева, 1976). Отмечен факт размножения нельмы и в низовьях Тобола (Карасев, 2003).

В течение многих лет после вступления в строй Новосибирской ГЭС наблюдалось скопление нельмы непосредственно ниже плотины, где она и нерестилась (Конева, 1966). В настоящее время во все сезоны года нельма здесь весьма малочисленна и не размножается (Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Трифонова, 1982; Попов, Визер и др., 2000).

В верховьях Оби нельма нерестится в октябре–ноябре в нижнем течении Катунь и среднем течении Чарыша при температуре воды 4,5–8,5 °С. Нерестилища, существовавшие ранее на устьевом участке Бии (протяженностью 70 км, до с. Соусканиха), в настоящее время нельмой не используются в связи с их загрязнением (Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003).

В Енисее полупроходная нельма нерестится в конце сентября – октябре при температуре воды 6 °С и ниже. Главные нерестилища (с галечными грунтами) расположены в районе пос. Сумароково и Ворогово, в 1 910–1 531 км от устья (Подлесный, 1958; Андриенко, 1996). В прежние годы нерест нельмы отмечался и в районе Игарки, в северной части о-ва Тальничный. Проходил он здесь на месяц позднее, чем у Сумароково, но период инкубации икры также составлял 180 суток (Лобовикова, 1972). Сроки и места нереста туводной нельмы в Енисее совпадают с таковыми полупроходной (Куклин, 1996). В бассейне Хатанги нельма нерестится в верховьях Хеты, возможно и в реках Аян и Аякли, в конце сентября – октябре при температуре воды, близкой к 0 °С (Лукьянчиков, 1967).

В реках Восточной Сибири половозрелая нельма при подъеме на нерест больших скоплений, как правило, не образует и к местам нереста идет либо разрозненно, либо небольшими стаями. По мере этого продвижения половые продукты рыб созревают. Основная часть особей нерестится в текущем году, но у определенной части рыб созревание гонад происходит лишь после одного или нескольких лет, проведенных в реке (Кириллов, 1972; Дормидонтов, Иванова, 1976; Дормидонтов, Иванова и др., 1976).

В Лене нерестовые участки мигрирующей нельмы расположены выше Якутска, на участке реки от Бестяха до Витима, а также в притоках – Лены: Витиме, Олекме, Вилюе, частично в Алдане. До зарегулирования Вилюя пло-

тиной Вилюйской ГЭС в эту реку на нерест поднималось около 20 % нерестового стада. В настоящее время в Вилюе нерестится лишь небольшая часть ленской нельмы (Дормидонтов, Иванова, 1976). В Индигирке нерест нельмы наблюдается на участке от с. Крест Майор до Зашиверска. В Колыме – в р. Ясачная, Зырянка, в самой Колыме выше устья р. Коркодон (Новиков, 1966; Кириллов, 1962, 1972, 1977).

Нерест нельмы в реках Якутии проходит обычно в первой декаде октября при температуре воды от 5,8 до 3 °С. Икра откладывается на каменистых участках дна, на глубине 2,5–3 м. Оплодотворенная икра опускается на дно и рассеивается течением среди камней. Зрелая икра имеет светло-желтый цвет, что свидетельствует о небольшом содержании в ней дыхательных пигментов; развитие такой икры требует повышенного содержания в воде кислорода (Кириллов, 1962, 1972; Кошелев, 1984).

Плодовитость нельмы в Оби колеблется в зависимости от размеров рыб в пределах 82–585 тыс. икринок (Вовк, 1948). В 1970-е гг. самки полупроходной нельмы в 7+–13+ выметывали от 79 до 428, в среднем – 290 тыс. икринок (Еньшина, 1976). Оплодотворенные икринки развиваются в течение 180 суток (Вовк, 1948). В верховьях Оби плодовитость нельмы составляет 80–600 тыс. икринок (Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003).

Плодовитость енисейской полупроходной нельмы на нерестилищах у д. Сумароково, по данным за 1978–1982 гг., колеблется от 5,3 до 416 тыс. икринок, в среднем по всем репродуктивным возрастам составляя 175–185 тыс. икринок (Куклин, Лопатин, 1983; Андриенко, 1996; Андриенко, Богданов и др., 1999; Куклин, 1996). В 1994 г. ИАП нельмы колебалась от 130 тыс. икринок у самок длиной 80 см, до 395 тыс. – у самок длиной 110 см. Среднепопуляционная плодовитость с 1978 по 1994 г. изменялась в небольших пределах – от 168 до 187 тыс. икринок (Заделенов, 1999). Икринки енисейской нельмы в начале нерестового хода имеют 6–7 мг массы, в конце хода – 11–13 мг (Куклин, Лопатин, 1983). Длительность инкубационного периода – около 180 суток (Лобовикова, 1972). В бассейне Хатанги нельма выметывает 140–380 тыс. икринок (Лукьянчиков, 1967).

В Лене плодовитость нельмы у рыб в 12+–14+ длиной 86–120 см и массой 5 700–12 000 г составляет 80–350 тыс. икринок. В Вилюе нельма выметывает 118–232, в Колыме – до 394 тыс. икринок (Кириллов, 1955, 1962, 1972; Новиков, 1966; Венглинский, 1998а, б; Кириллов, 2002а).

Питание. В Оби молодь полупроходной нельмы питается организмами планктона, нектобентоса (амфиподы, мизиды), бентоса и падающими на воду воздушными насекомыми, на 2–3-м годах жизни переходит к хищничеству. В низовьях Оби в состав пищевого спектра взрослой нельмы входят практически все обитающие в этом районе виды рыб, но наибольший удельный вес в ее рационе составляют сиговые – пелядь, муксун, ряпушка, сиг, чир и ту-

гун. С увеличением размеров нельмы увеличиваются размеры и ее жертв. Сравнительно часто в желудках нельмы встречаются личинки (пескоройки) миноги. Нередко у взрослых нельм в желудках обнаруживаются и беспозвоночные животные – личинки хирономид, олигохеты и др. Во время подъема на нерест питание производителей постепенно ослабевает, а при подходе к нерестилищам и во время нереста – прекращается совсем. Однако часть впервые созревших особей нельмы в это время питается, а рефлекс схватывания добычи сохраняется у всех производителей, что выяснено экспериментальным путем. После нереста нельма интенсивно нагуливается, поедая в районе нерестилищ преимущественно карповых рыб – ельца, плотву, молодь леща и др. Наиболее интенсивно нельма питается в Средней и Нижней Оби зимой, весной активность нагула снижается, а летом вновь повышается, особенно у молоди (Вовк, 1948; Салазкин, 1969; Петрова, 1988).

В верховьях Оби жертвами взрослой нельмы являются преимущественно плотва, лещ, язь, пескарь, окунь, ерш и щука. В пищевом комке преобладает (62 % массы) плотва. Молодь нельмы питается здесь наиболее интенсивно летом. У половозрелых особей в преднерестовый период (август–сентябрь) наполнение желудочно-кишечных трактов невысокое, в период нереста пища в них, как правило, отсутствует совсем, но в течение всей зимы интенсивность питания нельмы всех возрастов сравнительно высокая (Конева, 1969, 1972б; Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003).

Характер питания енисейской нельмы в принципе схож с таковым обской. В пище нельмы до 3+–4+, нагуливающейся в низовьях Енисея, встречаются беспозвоночные гидробионты, имаго воздушных насекомых и молодь рыб. Неполовозрелая нельма более старших возрастов в Енисейском заливе является облигатным хищником и практически не питается беспозвоночными, тогда как в дельте и губе молодь этой возрастной группы, наряду с рыбой, потребляет и ракообразных нектобентоса (Криницын, 1989). В Турухане у заходящей из Енисея неполовозрелой нельмы основу питания составляют рыбы: тугун, сиг, налим и окунь (Головко, 1971а, б). В Танае у нескольких особей нельмы в 5+ нами (Попов, 1978а) обнаружены в желудках, наряду с молодь рыб, амфиподы. Взрослая нельма питается в Енисее почти на 100 % рыбами (сиговые, ерш, налим, хариус, бычки, девятииглая колюшка), в том числе своего вида.

В дельте Лены и в ее придельтовой зоне нельма в возрасте до одного года питается преимущественно мизидами, мелкими (не более 18 мм длины) мальками рыб, в летнее время – куколками хирономид. С 4-летнего возраста нельма полностью переходит на хищный образ жизни. Однако на опресненных участках бухты Тикси у нельмы до 6+–9+ в летнее время основной пищей являются мизиды. Особи нельмы этого же возраста, нагуливающиеся в дельтовых притоках Лены, питаются преимущественно молодь ряпушки, значительно реже – личинками миноги. Пищей взрослой нельмы здесь слу-

жат многие виды рыб: ряпушка, молодь омуля и муксуна, корюшка азиатская, ледовитоморская рогатка, полярная треска, восточносибирская треска, девятииглая колюшка и др.

На речных участках Лены состав кормов нельмы несколько иной. Сеголетки и двухлетки питаются здесь личинками насекомых, главным образом хиромидами, личинками и сеголетками карповых рыб. Взрослая нельма поедает сига, тугуна, ельца и личинок миноги. Близок к ленскому характер питания нельмы и в других реках Восточной Сибири. Например, в Колыме взрослая нельма охотится на молодь ряпушки, омуля, чира, сига, чукучана, налима и щуки. Во всех реках Якутии нельма во время подъема на нерест, как правило, не питается совсем или питается очень слабо (Пирожников, 1955а, б; Новиков, 1966; Титова, 1969; Кириллов, 1972).

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

В Оби обитает самое многочисленное стадо нельмы. В первые десятилетия XX в. в бассейне реки (включая Иртыш) ежегодно добывалось в среднем около 5,0 тыс. ц этой рыбы, максимум вылова наблюдался в 1935 г. – 8,0 тыс. ц. С 1951 по 1960 г. в Обской губе и дельте вылавливалось в среднем 1,6 тыс. ц, в 1976–1985 гг. – 1,1 тыс. ц нельмы в год (Гундризер, Адам, 1996). В течение последних десятилетий в бассейне Оби ежегодно изымается (промысловым и любительским ловом) 2,0–3,0 тыс. ц нельмы. При этом интенсивность вылова продолжает возрастать, а численность популяций нельмы – сокращаться (Гундризер, Залозный и др., 2000; Крохалевский, 2001). В 2001 г. в Оби было добыто (без учета любительского лова) 384 ц, в 2002 г. – 962 ц нельмы (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В бассейне Енисея с 1889 по 1904 г. уловы нельмы равнялись 200–400, в среднем – 300 ц в год, с 1925 по 1928 г. – в среднем 500 ц в год, максимальная добыча зафиксирована в 1937 г – 1 300 ц. В 1969–1971 г. специализированный промысел нельмы в Енисее был запрещен. С 1974 г. разрешена ее добыча в качестве прилова при промысле других видов рыб (Лобовикова, 1972; Андриенко, Богданов и др., 1989; Андриенко, Богданов и др., 1999). В 1976–1985 гг. на 50 % в качестве прилова при добыче в низовьях Енисея муксуна ежегодно вылавливалось в среднем 952 ц нельмы, в 1986–1990 гг. – в среднем 460 ц (Андриенко, 1996).

В реках Якутии максимальный вылов нельмы – в 1943, 1944, 1945 гг., составил 4,2, 5,5 и 5,1 тыс. ц соответственно. К концу 1970-х гг. уловы этой рыбы снизились: в Лене – в 8 раз, в Яне – в 88, в Индигирке – в 87, в Колыме – в 17 раз (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Кириллов, 2002а). Крайне малочис-

ленна нельма в результате ее чрезмерного вылова в бассейне р. Анадырь (Штуднюк, Жарников, 1994).

В общей сложности, ежегодные промысловые уловы нельмы во всех реках Сибири в 1936–1939 гг. достигали 10,0–15,0 тыс. ц (Москаленко, 1971), в конце 1970-х гг. они составляли 1,0–1,5, в конце 1980-х гг. – 3,0–3,5, в настоящее время не превышают 2,0 тыс. ц. Во все годы наибольший удельный вес в уловах составляла обская нельма, затем следуют енисейская и ленская, доля нельмы других рек Сибири в общей величине уловов этого вида рыб незначительна (Андриенко, Богданов и др., 1989; Андриенко, Пушкина и др., 1990; Крохалевский, 1999, 2001).

В Верховьях Оби нельма включена в Красную книгу Республики Алтай (1996) и Алтайского края (1998) (Веснина, Журавлев и др., 1999), нельма из бассейна р. Анабар – в Красную книгу Республики Саха (Якутия) (2003), из Индигирки и Колымы – в Красную книгу севера Дальнего Востока России (1998) (Кириллов, 2002*a*; Ходулов, 2006).

ГЛАВА 6

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА THYMALLIDAE – ХАРИУСОВЫЕ

6.1. Общая характеристика семейства

Семейство включает один род *Thymallus* с четырьмя видами, обитающими в пресных водах умеренных и высоких широт Северного полушария (Никольский, 1972; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003). От представителей других семейств отряда Salmoniformes рыбы семейства хариусовых отличаются прежде всего большим спинным плавником, имеющим более 17 лучей. Обычно хариусы встречаются в реках с быстрым течением, плотными (от каменистого до песчаного) грунтами и сравнительно низкими температурами воды, но живут эти виды рыб и во многих холодных проточных озерах. Нерестятся весной. Абсолютная длина тела взрослых особей – до 50 см, обычно – 25–35 см, масса тела – до 2–2,5 кг, чаще – до килограмма. В водоемах европейской части России обитает обыкновенный хариус (*Th. thymallus*), в водоемах Сибири и Дальнего Востока – сибирский хариус, в Северо-Западной Монголии – монгольский хариус (*Th. brevirostris*), в Северной Америке – *Th. montanus*. Исходя из разнообразия форм хариусов на Алтае, Саянах и в Северной Монголии, А. Н. Световидов (1936) считал, что центром возникновения этой группы рыб являются горы Южной Сибири и Северной Монголии. Отсюда в процессе эволюции хариусы расселялись в Европу, в другие регионы Сибири, а через Беренгийскую сушу – в Северную Америку.

6.2. Сибирский хариус – *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776)

В сибирских документах название рыбы *харюз* (*харюс*) отмечено в начале XVIII в. В описных книгах рыбных ловель говорится: «В улове рыбы бывает... харюзы...» (Кузнецкий уезд, 1705 г.). Родственные названия *хайрюоз*, *хайруз*, *хайрюз*, *хариуз* (Гурулев, 1967).

Характерные признаки. D V–X (XIV) – 10–17, P I – 13–16, V II – 8–10, A (II) III–IV (V) – 7–12. Жаберных тычинок – 14–22; LL – 77–107. Позвонков – 54–62 (64). Пилорических придатков – 11–33. Кариотип: $2n = 100–102$, NF = 150–158 (Берг, 1948; Атлас пресноводных..., 2003). Тело сибирского хариуса покрыто среднего размера чешуей. Рот небольшой. Зубы есть на челюстях, сошнике и небных костях, иногда и на языке. Особенно хорошо развиты зубы у сибирского хариуса из некоторых озер Тувы (Гундризер, 1967a).

Основной цвет тела темный, с зеленоватым или синеватым пятнистым отливом или серебристый на боках, переходящий на спине в коричневатый или темно-малиновый. В передней части тела на боках часто имеются черные пятнышки, иногда расположенные в правильные ряды. На спинном плавнике по основному темному фону тянется несколько горизонтальных рядов кирпично-красных пятен, расположенных на перепонках между лучами в задней части плавника. Самцы окрашены более ярко, чем самки. Спинной плавник высокий (рис. 23), у самцов в прижатом состоянии он достигает хвостового (Световидов, 1936). У индигирского хариуса радужная окраска плавников выражена сплошными полосами с усиленными тонами на лучах (Кириллов, 1955). В Колыме хариус имеет золотисто-зеленую окраску с небольшими черными, красными и фиолетовыми пятнами на спине, на боках и спинном плавнике (Новиков, 1966).

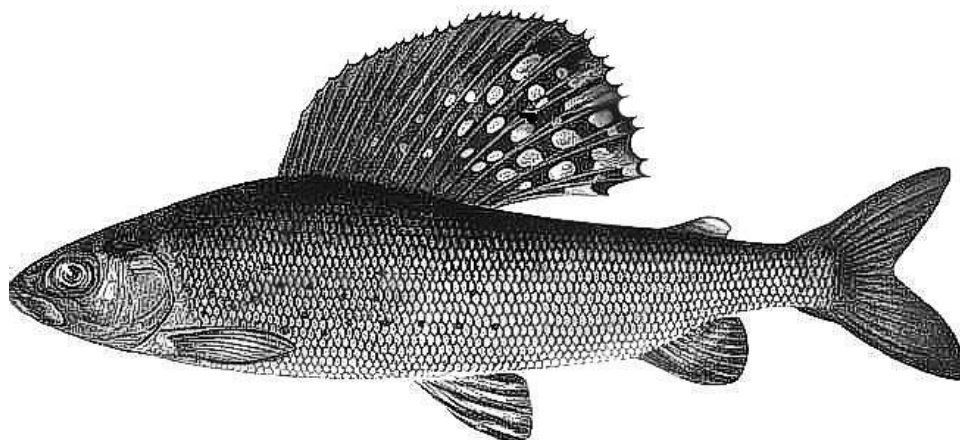


Рис. 23. Сибирский хариус

В рамках вида *Th. arcticus* в настоящее время выделяют восемь подвидов (Атлас пресноводных..., 2003), из которых в пределах Сибири обитает шесть: 1) *Th. a. arcticus* (Pallas, 1776) – западносибирский хариус, встречается в бассейнах рек Кара, Обь, Енисей и Кобдо (Восточные Саяны); 2) *Th. a. pallasi* (Vallenciennes, 1848) – восточносибирский хариус, населяет бассейны рек Енисей и далее на восток до рек Чукотки включительно (Тугарина, 1971; Кириллов, 1972; Зиновьев, Луцик, 1986); 3) *Th. a. mertens* (Vallenciennes, 1848) – камчатский хариус, обитает в реках бассейнов Берингова и Охотского морей (Тугарина, 1981a; Черешнев, 1996a); 4) *Th. a. baicalensis* (Dybowski, 1874) – черный байкальский хариус; 5) *Th. a. brevipinnis* (Svetovidov, 1931) – белый байкальский хариус (Световидов, 1936; Тугарина, 1981a); 6) *Th. a. grubei*

(Dybowski, 1869) – амурский хариус – бассейн Амура, реки восточного склона Сихотэ-Алиня на юг до Судзухе, а также реки по западному и северному берегам Охотского моря от Уды до Гижиги (Черешнев, 1996a). В бассейне Амура выделяют четыре репродуктивно изолированные морфологические формы хариуса (Книжин, Вайс и др., 2004).

Широко распространен сибирский хариус в реках северо-западного Сахалина от р. Пильво на севере до р. Уанга на юге (Никольский, 1956; Аннотированный справочник..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003; Сафронов, Никифоров, 2003). Подвид аляскинского хариуса [*Th. a. signifer* (Richardson, 1823)] в пределах России обитает в озерах и на участках рек с медленным течением в восточной части Чукотского п-ова (Черешнев, 1994, 1996a, 1998). Из оз. Хубсугул (Монголия) описан подвид *Th. a. nigrescens* (Dorogostaisky, 1923) – хубсугульский, или косокольский хариус (Гундризер, 1967a; Рыбы Монгольской..., 1983), ранее рассматривавшийся в ранге вида (Берг, 1948; Никольский, 1972). Косокольский хариус обитает только в этом озере и представлен здесь двумя экологическими формами – литоральный малотычинковой (репродуктивно реофильный) и пелагический многотычинковой (репродуктивно лимнофильный) (Тугарина, 2001). Хариуса из высокогорных олиготрофных озер, расположенных в верховьях правого притока Большого Енисея – р. Ий-Суг: Нойн-Холь и нижерасположенных и соединяющихся с ним Шерам-Холь и Борзе-Холь, А. Н. Гундризер (1967a) выделил в ранг подвида саянский хариус *Th. a. lacustris sp. nova* и рассматривал его как промежуточную форму между западно-сибирским и косокольским подвидами. При этом хариуса из озер Шерам-Холь и Борзе-Холь этот автор выделял в ранг племени (*Th. a. lacustris natio intermedius, nat. nova*) в рамках саянского хариуса. Совместное обитание западно-сибирского и восточно-сибирского хариусов в ряде водоемов юго-западной части Таймыра выявил В. И. Романов (2001, 2002b) на основе сравнительного анализа строения спинного плавника и некоторых других меристических и пластических признаков. Черному байкальскому хариусу и белому байкальскому хариусу П. Я. Тугариной (1981a) был присвоен видовой статус – *Th. baicalensis* (Dybowski) и *Th. brevipinnis* (Svetovidov). Эту точку зрения разделяют А. Н. Матвеев и И. Б. Книжин (1996). Наконец, в Якчинских озерах, имеющих связь с р. Верхняя Ангара и расположенных на водоразделе Байкальского и Ленского бассейнов, И. Б. Книжиным с соавт. (2006) обнаружена карликовая форма сибирского хариуса, таксономический статус которой авторами уточняется, в том числе по результатам молекулярно-генетических исследований.

В целом, сибирский хариус является весьма пластичной рыбой и образует не только подвиды, но и экологические формы: озерные, озерно-речные, речные, ручьевые, отличающиеся друг от друга морфологией, темпом роста, экологией (Световидов, 1936; Иогансен, 1945; Гундризер, 1966, 1967a, б, 1978a; Тугарина, 1967, 1974, 1981a, 1996б; Кафанова, 1970; Венглинский, Яковле-

ва, 1976; Зиновьев, 1981; Зиновьев, Северин, 1983; Купчинская, Купчинский, 1983; Попов, 1990б, 1997; Попов, Попов и др., 1990; Скопец, Прокопьев, 1990; Скопец, 1991, 1993; Романов, 2001, 2004б, в; Черешнев, 1994, 1996а; Атлас пресноводных..., 2003; Книжин, Кириллов и др., 2004).

Распространение и миграции. В бассейне Оби сибирский хариус распространен локально. Обитает он в большинстве рек и во многих олиготрофных озерах Алтая от озер Маркаколь и Черного Иртыша на западе до бассейна оз. Телецкое на востоке (Кафанова, 1970; Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984; Попов, 1997; Попов, Попов, 1997; Веснина, Журавлев, 1999), в правобережных притоках Новосибирского водохранилища, прежде всего р. Бердь (Терещенко, Трифонова и др., 2004) и в бассейне р. Томь (Рузский, 1920; Иоганзен, 1953; Петлина, Романов, 2004). На участке Средней Оби сибирский хариус практически отсутствует. В районе Нижней Оби он известен только в уральских притоках, преимущественно на их верхних участках, имеющих полугорный и горный характер. Известен в такого же типа реках на Ямале (Венглинский, Яковлева, 1976; Карасев, 2003). Отсутствует в Надыме (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974а) и в реках, впадающих в Тазовскую губу (Экология рыб..., 2006).

В левобережье Нижней Оби ареал сибирского хариуса соприкасается с ареалом широко распространенного в Европе европейского хариуса. Нередки (2–5 % от числа выборок) поимки гибридов этих двух видов, возможно, даже фертильных (Зиновьев, 1981). Не отмечен хариус в списке рыб Надыма (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974а, б), но известен в пределах средних и верхних участков рек и в глубоких олиготрофных озерах бассейна Гыданского залива (Вышегородцев, 1972, 1973б).

В бассейне Енисея хариус расселен широко. В русле реки он известен от истоков до залива включительно (Подлесный, 1958). В левобережье Енисея встречается сравнительно редко и в основном в верховьях рек и в олиготрофных проточных озерах (Советские, Маковское, Налимье) (Головко, 1971а, б, 1973а, б; Головко, Попов, 1973; Глазков, 1977; Попов, 1978а, 1986). Широко распространен хариус в правобережье Енисея и обитает здесь как в реках, так и в материковых озерах, в том числе в озерно-речных системах плато Путорана и Таймыра (Михин, 1955; Ольшанская, 1965; Сиделев, 1981; Романов, 1983; Попов, 1990а, б; Попов, Попов и др., 1990; Разнообразие рыб..., 1999). Обычен хариус в бассейне Хатанги (Лукуянчиков, 1976).

Обитает хариус в Ангаре и ангарских водохранилищах, но в последних, как и в низовьях реки, малочислен; на нерест поднимается в притоки в первой половине мая (Емельянова, Тугарина, 1990; Купчинская, 1981; Купчинская, Купчинский, 1983). В Иркутское водохранилище белый хариус заходит и из Байкала. В стадии личинки белый хариус выпускался в Усть-Илимское водохранилище (Мамонтов, 1977, 2005).

В пределах Хантайской гидросистемы хариус обитает в оз. Хантайское и всех его притоках, а также в верховьях притоков Хантайского водохранилища, в котором хариус вылавливался в небольшом количестве только в первые годы его существования (Романов, 1988а, 2001). В бассейне оз. Таймыр хариус встречается повсеместно: в пойменных и материковых озерах, реках, Таймырской губе, но нерестится в речных водах (Романов, Тюльпанов, 1985).

В водоемах Тувы западно-сибирский хариус распространен в бассейнах рек Большой и Малый Енисей, Кемчик. Зубастый сибирский хариус обитает только в древне-изолированной системе двух сообщающихся между собой озер Верхний и Нижний Кара-Холь, относящихся к бассейну р. Хамсара, саянский озерный хариус – в трех вышеназванных олиготрофных озерах (Гундризера, 1967а, 1975).

Сибирский хариус широко распространен в бассейне Байкала. В самом озере и черный и белый хариус встречаются повсеместно, но наиболее многочисленны они по восточному берегу. При этом черный хариус чаще всего встречается севернее Селенги и держится на небольших глубинах на участках с каменистым дном. Белый хариус предпочитает участки с глубинами до 25–35 м и песчаным дном. Значительные скопления белого хариуса наблюдаются в Малом море, в предустьевом пространстве Селенги от Посольска до мыса Облом. Весной черный хариус поднимается на нерест в небольшие притоки озера, белый хариус заходит для размножения в крупные реки – Селенгу, Баргузин и др. (Хохлова, 1967; Тугарина, 1971, 1981а). В ультраолиготрофных озерах Таркулик и Гитара, расположенных в районе Баргузинского и Байкальского хребтов соответственно, обнаружена карликовая форма черного байкальского хариуса, которому дано название «танцующий» в связи с тем, что рыбы в процессе питания воздушными насекомыми выскакивают из воды на 1,5–2,0 м от ее поверхности (Тугарина, 1996б). Подробная информация о многих сторонах биологии байкальского хариуса изложена в монографии П. Я. Тугариной (1981а) и целом ряде других публикаций этого автора (см. список литературы).

На территории Восточной Сибири сибирский хариус встречается в большинстве рек и во многих озерах, преимущественно проточных и олиготрофных. Повсеместен он в бассейне Витима, где в некоторых горных озерах и в вытекающих из них ручьях представлен карликовыми формами (Калашников, 1978; Тугарина, 1996б; Структура биоты..., 2006). В реках Анабар и Оленек хариус распространен от верховьев до устья. В Лене обитает также на всем ее протяжении, но особенно многочислен в правых притоках среднего течения. Есть хариус и в притоках Вилойского водохранилища (Кириллов, 1972; Кириллов, Кириллов и др., 1979). Известен в оз. Токко (бассейн р. Алдан), а также в озерах, расположенных на побережье залива Неелова. В Яне встречается повсеместно и особенно многочислен в притоке Адыча (Зиновьев, Луцик, 1986; Кириллов, 2002а). В Индигирке хариус распростра-

нен от истоков до средней части дельтовых протоков. Его численность в этой реке уменьшается с юга на север. Известен хариус и в притоках Индигирки, а также в ряде озер Момского района. В верховьях этой реки хариус живет в озерах Лабынкыр и Ястребином, в их притоках и истоках. В Колыме распространен по всему течению реки, отмечен и в ее дельте (Новиков, 1966; Кирилов, 1972; Черешнев, 1996а).

Во время ледохода хариус держится в прибрежной зоне рек, заходит в заводи, избегая в том и в другом случае большого количества взвеси, забивающей жабры. В период половодья хариус поднимается на нагул в притоки первого и второго порядка, вплоть до их верховьев и расположенных в истоках озер. Половозрелые особи в этих притоках нерестятся, продолжая нагуливаться в них и после нереста. Большая часть личинок, выклюнувшихся из икры на нерестилищах, задерживается в притоках на плесах, а осенью вместе с взрослыми особями скатывается в основные реки. Нередко из наиболее глубоких притоков и взрослые особи и молодь хариуса в главное русло осенью не спускаются, зимую, в основной своей массе, на наиболее глубоких участках с благоприятным газовым режимом, который обеспечивается зачастую благодаря отсутствию льда ниже порогов и шивер. Напротив, часть взрослого хариуса не поднимается из главного русла в притоки и в течение всего периода открытой воды нагуливается на местах зимовки, сосредоточиваясь по мере прогрева воды в омутах, на перекатах, вблизи устьев притоков. Из озер задолго до освобождения их ото льда хариус выходит в реки на нерест и на нагул, а осенью возвращается обратно (Калашников, 1978; Вышегородцев, Даперко и др., 1989; Попов, 1990б; Попов, Попов и др., 1990, 1998).

Возраст и рост. В водоемах Горного Алтая известны особи хариуса до 9+, 41 см длины и 600 г массы (табл. 13). В некоторых проточных озерах в верховьях Чарыша (Западный Алтай) живет тугорослый хариус, размеры которого не превышают 15 см длины и 75 г массы (Журавлев, 2003).

Таблица 13

Длина и масса тела хариуса из водоемов Горного Алтая

Водоем	Возраст, лет						
	1+	2+	4+	5+	7+	8+	9+
Р. Катунь	14/30	17/60	24/300	28/400	34/600	–	–
Р. Бирюкса	13/40	18/80	24/300	27/400	29/600	–	–
Оз. Мультигское	13/30	17/60	25/200	26/400	31/500	–	–
Оз. Каракол	12/20	17/60	24/200	26/300	31/500	–	–
Оз. Телецкое	17/50	19/90	28/300	31/400	38/800	40/900	41/1 000
Оз. Кулагаш-Бажи	12/40	18/70	25/200	26/300	29/500	31/500	33/600

Примечание. Таблица составлена по данным В. В. Кафановой, 1970 (оз. Кулагаш-Бажи), А. Н. Гундризера с соавт., 1981 (оз. Телецкое), П. А. Попова с соавт., 1997 (реки Катунь, Бирюкса, озера Каракол и Мультигское).

В водоемах центральной части Восточного Саяна наибольшая продолжительность жизни – до 10 лет, отмечена у хариуса из оз. Урунгэ-Нур, где он является облигатным хищником и достигает 40 см длины и 1 025 г массы. Наименьшая продолжительность жизни – до 5+ (25 см длины и 206 г массы), отмечена у хариуса из олиготрофной р. Садэ, в которой, помимо хариуса, многочислен и его пищевой конкурент – ленок (Книжин, Самарина и др., 2001a). Саянский озерный хариус живет 5–6 лет и достигает в этом возрасте в среднем 23 см длины и 127 г массы (Гундризер, 1967б).

В Братском водохранилище в 1964–1965 гг. ловился хариус до 7+, длиной до 40 см (Мамонтов, 1977). В правых притоках Нижнего Енисея хариус живет до 13+ (Купчинская, 1981; Попов, 1990б; Попов, Попов и др., 1990), его размеры из этих рек приведены в табл. 14. Среднегодовые приросты хариуса из Енисея у с. Ярцево и из оз. Маковское (бассейн р. Турухан) составляют 2–3 см и 100 г, из Подкаменной Тунгуски и Курейского водохранилища – до 4 см длины и 150–200 г массы (Андриенко, Богданов и др., 1999).

Таблица 14

Длина и масса тела хариуса из правых притоков Нижнего Енисея

Река	Возраст, лет						
	1+	3+	5+	7+	9+	11+	12+
П. Тунгуска	13/20	24/100	32/400	36/600	39/700	42/900	43/1 000
П. Тунгуска*	12/20	22/120	30/200	35/600	–	–	–
Н. Тунгуска	11/10	20/80	26/200	31/300	36/500	38/700	–
Курейка	12/20	24/100	32/400	38/700	42/900	45/1 000	46/1 200
Хантайка	11/20	24/100	31/300	38/600	45/1 000	46/1 100	–

Примечание. Таблица составлена по данным П. А. Попова с соавт., 1990 (Подкаменная и Нижняя Тунгуска, Курейка), В. И. Романова, 1988a (Хантайка), А. А. Вышегородцева с соавт., 1989 (П. Тунгуска*).

В оз. Хантайское продолжительность жизни самок хариуса не превышает 9+, самцов – 10+–13+. Самый крупный самец из этого озера был 51 см длиной и 1 665 г массой (Романов, 1988a). В бассейне Пясины речной хариус из р. Пясины в 3+ достигает 23 см длины, в 5+ – 30, в 7+ – 34, в 8+ – 35, из оз. Собачье в 1+ – 11 см, в 3+ – 21, в 5+ – 32, в 7+ – 36, в 9+ – 39 см длины; хариус старше 9+ в уловах из этих водоемов не вылавливался (Разнообразие рыб..., 1999).

В оз. Таймыр хариус растет медленно: в 1+ в конце июля он имеет 8 см длины и 4 г массы, в 2+ (в конце этого же месяца) – соответственно 15 и 21 массы, в 4+ – 22 и 82, в 5+ – 28 и 197, в 6+ – 30 и 281, в 7+ – 32 и 335, в 8+ – 34 и 389, в 9+ – 35 см длины и 445 г массы (Михин, 1955). В августе 1986 г. хариус из этого озера в 2+ был 20 см длиной, в 5+ – 26, в 7+ – 29, в 9+ – 37 см длиной (Малинин, Поддубный и др., 1988). Близки к приведенным

данные по росту хариуса из рек Нижняя и Верхняя Таймыра и залива Яму-Байкур (Романов, Тюльпанов, 1985).

В Хатанге хариус в 5+ имеет 28 см длины и 270 г массы, в 7+ – соответственно 35 и 420, в 9+ – 40 и 680, в 10+ – 41 см длины и 710 г массы (Лукьянчиков, 1967), в проточном оз. Томмот (бассейн р. Хатанга) в 2+ – 17 см и 39 г, в 4+ – соответственно 22 и 107, в 6+ – 32 и 364, в 8+ – 38 см длины и 638 г массы (Романов, 2000a).

В Байкале обе формы хариуса имеют предельный возраст 13+, но особи в 11+–13+ в уловах редки. Белый хариус растет быстрее черного. В возрасте одного года молодь белого хариуса превосходит молодь черного почти в 2 раза по длине и от 1,5 до 9 раз – по массе. В 6 лет белый хариус имеет в среднем по озеру, по данным за 1965–1976 гг., около 40 см длины и 652 г массы, черный в этом же возрасте – в среднем 34 см длины и 422 г массы. С наступлением половозрелости темп линейного роста у обоих хариусов снижается в 2–3 раза, темп весового роста – увеличивается. В течение года наибольшие приросты длины и массы рыб отмечаются в летние месяцы, с января по март рост прекращается (Тугарина, 1981). В горных озерах Таркулик и Гитара половозрелый хариус в 5+ достигает лишь 13,5–16,6, в среднем – 15 см длины, в 6+ – 15–20, в среднем – 18 см, что соответствует 2–3-годовалому возрасту черного хариуса из Байкала (Тугарина, 1981a, 1996). Карликовый хариус из Якчинских озер в 1+ имеет 7 см длины и 9 г массы, в 3+ – 15 см и 37 г, в 5+ – 17 см и 63 г (Книжин и др., 2006).

В Витиме хариус из реки в 1+ имеет 6 см длины, в 3+ – 19 см длины и 75 г массы, в 6+ – 29 см и 255 г, в 9+ – 33 см и 513 г, тугорослый из озер: в 1+ – 5 см, в 3+ – 14 см и 20 г, в 6+ – 17 см и 42 г, в 8+ – 20 см длины и 73 г массы (Калашников, 1978). В озерах Орон и Девочанда рыбы этого вида в 4 года достигают 25 см длины и 170–180 г массы, в 7 лет – 31–36 см длины и 336–390 г массы (Структура биоты..., 2006).

В Восточной Сибири наиболее быстрый рост хариуса отмечен в Индигирке и Колыме. Так, если ленский хариус в 5+ имеет в среднем 23 см длины, то индигирский и колымский в этом же возрасте – 31 см (Кириллов, 1972; Новиков, 1966).

Размеры хариуса в реках Анадырского бассейна колеблются в зависимости от условий его обитания от 6–12 см и 3–16 г – в 1+, до 41–47 см и 525–1 150 г – в 14+ (Черешнев, Шестаков и др., 2001).

Следует отметить, что для восточносибирского подвида сибирского хариуса характерно большое разнообразие локальных популяций, отличающихся друг от друга по продолжительности жизни и скорости роста. Выделяют длиннопериодические, среднецикловые, короткоцикловые и среднецикловые «карликовые» популяции. В первых двух типах рыбы могут быть быстро-, средне- и медленно-растущими, в популяциях третьего типа – средне- и медленно-растущими, четвертого типа – только медленно растущими. Нередко популяции хариуса

разного типа обитают в соединяющихся друг с другом озерах, но сохраняют при этом популяционную обособленность. В пределах крупных озер могут формироваться субпопуляции, отличающиеся приуроченностью к разным типам нерестилищ. Длинноцикловые популяции хариуса со средней скоростью роста обитают в основном в реках арктического побережья (Индибирка, Колыма, Чаун) и в группе рек охотского побережья. Медленнорастущие популяции – в реках побережья Чукотского моря, а также в высокогорных малокормных озерах и верховьях рек горного типа (район Верхней Колымы). Быстрорастущие популяции хариуса населяют крупные речные и озерные бассейны и небольшие, но высококормные реки (Скопец, 1985, 1991, 1993; Скопец, Прокопьев, 1990; Черешнев, 1994; Черешнев, Шестаков и др., 2001).

Размножение. В реках и озерах Горного Алтая массовая половозрелость хариуса наступает в 3+–4+ (Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Кафанова, 1970; Попов, 1997; Попов, Попов, 1997), в верховьях Енисея: у зубастого – в 3+ при 18,5–20 см длины (*ad*) и 75–85 г массы, у саянского – в 3+ (Гундризер, 1967б), у хариуса из среднего течения Енисея и его правых притоков – в 3+–5+ при 25–30 см длины и 250–400 г массы (Вышегородцев, Даперко и др., 1989; Попов, Попов и др., 1990; Демин, 1994б), из оз. Мелкое (бассейн р. Пясины) – в 5+, из оз. Таймыр – в 7+ при 28–31 см длины и 340–400 г массы (Романов, Тюльпанов, 1985), из Хатанги – в 5+ при 27–31 см длины и 240–320 г массы (Лукуянчиков, 1967). В Байкале черный хариус становится половозрелым в 3+–4+, белый – в 4+–6+. В реках Восточной Сибири хариус созревает в 3+–4+, по достижении 20–23 см длины и 110–130 г массы (Калашников, 1978; Кириллов, 1972), в среднем течении р. Анадырь – в 7+–8+, часть рыб – в 9+–10+ (Черешнев, Шестаков и др., 2001).

Нерест сибирского хариуса проходит обычно с середины мая до середины июня, иногда до середины июля, при температуре воды 5–10 °С, преимущественно на верхних участках рек с быстрым течением, в горных озерах – в их прибрежной зоне. Подъем саянского хариуса из оз. Борзе-Холь на нерестилища в р. Ий-Суг в 1962 г. начался 2 июня при температуре воды в реке 4,8 °С (в это время по берегам еще лежал снег). Разгар нереста отмечен 7–10 июня при температуре воды 5–7 °С и закончился 12–13 июня. Выклев личинок проходил с 20–22 июня при температуре воды 10–12 °С. В близкие сроки в этом году проходил нерест хариуса в р. Красная, впадающей в оз. Шерам-Холь. В выше расположенном, глубоком (максимальная глубина 225 м), олиготрофном оз. Нойн-Холь хариус нерестится с 1 по 10 июля, с отклонениями в разные годы на 1–2 дня (Гундризер, 1967б). Нами (Попов, 1997) нерест хариуса наблюдался в прибрежной зоне карстового олиготрофного оз. Каракол (Северный Алтай, максимальная глубина – около 40 м, высота над уровнем моря – около 2 тыс. м) в середине июня при температуре воды на горизонте нереста (1,5–2,0 м) 5–6 °С.

А. Н. Гундризером (1967б, 1978а) изучалось поведение хариуса в р. Ий-Суг (Тоджинская котловина) до и во время икротетания. На завершающей стадии этого процесса, во время судорожного кратковременного (10–12 с) сокращения тел самки и самца, последний выкапывает хвостовым стеблем в песчано-галечном грунте лунку, куда самка выметывает 20–30 икринок. Поднявшийся со дна грунт оседает и засыпает икру слоем около 1,5 см. Через 10–15 мин отдыха пара начинает следующий тур нереста. Одновременного спаривания одной самки с несколькими самцами этим автором не отмечено. Нами (Попов, 1997) аналогичная картина брачного поведения хариуса отмечена в оз. Каракол. В начале брачной игры за одной самкой одновременно ухаживало несколько самцов, но затем в непосредственный контакт с ней вступал лишь один, который и оплодотворял выметанную самкой икру. Примечательно, что перед началом и во время вымета половых продуктов производители на опущенную в воду наживку (икру хариуса) не реагировали, но через несколько минут после этого – хватали ее.

В бассейне оз. Таймыр хариус нерестится в конце июня – июле на участках рек с песчано-галечными грунтами и глубинами 1–2 м, при температуре воды 4–7 °С (Романов, Тюльпанов, 1985), в Хатанге – с середины июня до середины июля, икру откладывает на участках с быстрым течением и каменистым грунтом (Лукьянчиков, 1967).

В Байкале нерест обеих форм хариуса в южных притоках озера начинается раньше, чем в северных. В целом, нерест и черного и белого хариуса растянут с начала мая до середины июня и проходит в диапазоне температур воды от 3 до 17 °С. Наиболее благоприятными для нереста температурами являются от 7,5 до 14,6 °С (Тугарина, 1971, 1981а; Хохлова, 1967). Некоторая часть черного хариуса нерестится не в притоках, а в самом Байкале близ устьев небольших рек и у мысов, где имеются постоянные течения. Особи с текучими половыми продуктами вылавливаются на таких участках в июне, когда основной нерест в реках (в мае) заканчивается. Нерест белого хариуса в озере не отмечен. Размножение карликового черного хариуса в озерах Таркулик и Гитара происходит в июле (Егоров, 1985; Мамонтов, 1996б; Тугарина, 1996б).

В бассейне Витима хариус нерестится в зависимости от характера условий обитания с начала второй декады мая до конца июня (Калашников, 1978; Структура биоты..., 2006). Выклюнувшиеся личинки вскоре после рассасывания желточного мешка скатываются в низовья рек, но в крупных водотоках могут оставаться и на нагул и на зимовку. Из рек, впадающих в оз. Орон, сеголетки хариуса спускаются в озеро, в котором концентрируются на мелководных приустьевых участках. Карликовая форма хариуса нерестится в июне (Калашников, 1978). В реках Восточной Сибири хариус размножается в горных или горного типа притоках в конце мая – начале июня (Кириллов, 1972). В среднем течении р. Анадырь нерест этой рыбы начинается в первых числах июня и длится около 20 дней (Черешнев, Шестаков и др., 2001).

Плодовитость хариуса из водоемов Горного Алтая у особей в 5+ составляет 3,0–4,8 тыс. икринок, в 9+ – 6,4 (Попов, 1997). ИАП хариуса в водоемах Тувы равняется: в оз. Нойн-Холь у рыб в 5+ – 1,8, в озерах Тоджинской котловины в 5+ – 1,7–2,2, зубастого хариуса: в 3+ – 0,6–0,8, в 6+–7+ при массе самок 280–300 г – 2,7–3,5, саянского озерного хариуса – 1,0–1,8, в среднем – 1,3 тыс. икринок (Гундризер, 1967б). В Енисее в пределах Туруханского района плодовитость тугорослого хариуса около 2,0 тыс. икринок, у крупной формы (из р. Турухан) – от 2,3 до 4,0 (Андриенко, Богданов и др., 1999). В правых притоках Нижнего Енисея у особей модальной возрастной группы ИАП в среднем составляет 3,6, с максимумом до 7,8 – у хариуса из Курейского водохранилища и до 12,8 тыс. икринок – из оз. Мундуйское (Вышегородцев, Даперко и др., 1989; Демин, 1994б; Попов, 1990б; Попов, Попов и др., 1990). В р. Чапа (бассейн Подкаменной Тунгуски) хариус выметывает 1,6–6,0, в среднем – 3,8 тыс. икринок (Заделенов, Трофимова и др., 2005), в Хатанге – 4,1–5,2, в среднем – 4,8 тыс. икринок (Лукьянчиков, 1967). Коэффициент корреляции между длиной самок и ИАП у хариуса из Подкаменной Тунгуски составил + 0,43, между массой самок и ИАП – + 0,63, между возрастом и ИАП – + 0,34 (Вышегородцев, Даперко и др., 1989). Плодовитость хариуса из Иркутского водохранилища колеблется от 3,7 тыс. икринок у рыб в 3+ до 5,3 тыс. икринок – в 6+ (Емельянова, Тугарина, 1990).

В бассейне оз. Таймыр плодовитость хариуса в 6+–7+ составляет 2,4–6,7, в среднем – 4,6 тыс. икринок (Романов, Тюльпанов, 1985), в Хатанге – в 6+ – 4,1, в 10+ – 5,2 тыс. икринок (Лукьянчиков, 1967). Самки черного байкальского хариуса в 3+ выметывают в среднем 1,2 тыс. икринок, в 4+ – 1,7, в 5+ – 2,6, в 6+– 3,2 тыс. икринок. Самки белого байкальского хариуса более плодовиты и в 5+ откладывают в среднем 10,4 тыс. икринок, в 6+ – 11,3, в 7+ – 13,3, в 8+ – 14,4, в 9+ – 20,8 тыс. икринок. Выметанные в воду икринки сначала прилипают к донному субстрату, а затем заносятся струями воды между галькой, где и развиваются (Хохлова, 1967; Тугарина, 1971, 1981а). ИАП хариуса из Витима у рыб в 4+ длиной 25 см и массой 169 г составляет 2,2, в 6+, 31 см и 359 г – 4,7, в 9+, 37 см, 670 г – 8,8 тыс. икринок (Калашников, 1967). У индигирского хариуса ИАП колеблется в пределах 4,0–12,0 тыс. икринок, колымского – 2,4–9,7, алданского – 2,0–7,5 (Кириллов, 1972; Новиков, 1966), анадырского – 2,2–19,6 тыс. икринок (Черешнев, Шестаков и др., 2001).

По данным А. Н. Гундризера (1967б), оплодотворенная икра сибирского хариуса в условиях р. Ий-Суг при средней температуре воды 6,9 °С развивалась 17–18 суток, что в итоге составило 117–124 градусо-дней. Развитие искусственно оплодотворенной икры хариуса из этой реки при температуре 12 °С продолжалось 12 суток. Такой же инкубационный период отмечен этим автором для икры саянского озерного хариуса.

В условиях натурального эксперимента в р. Чапа (бассейн Подкаменной Тунгуски) оплодотворенная икра хариуса при средней температуре воды 8,7 °С развивалась 209 градусо-дней, при 9,3 °С – 205 градусо-дней, переход личинок на внешнее питание завершился на 4–6 сутки после выклева (Заделенов, Трофимова и др., 2005). В притоках Ангары инкубационный период икры хариуса при температуре воды около 9 °С равнялся 20 суткам (Соин, 1963), в самой Ангаре при температуре около 5 °С он длился 41–46 суток (Мишарин, 1950).

В Байкале эмбриональное развитие черного хариуса продолжается в зависимости от температуры воды 16–30 суток (150–260 градусо-дней) (Тугарина, 1981а). В притоках Ангары икринки этого хариуса развиваются при температуре воды 8–10 °С за 26–16 суток, в самой Ангаре при среднесуточных температурах воды в июне–августе 4,5–5,3 °С – 50–40 суток, до конца августа. Различия условий и сроков инкубации обуславливают индивидуальную и групповую изменчивость в развитии хариуса и в постэмбриональный период, в том числе темпа роста, полового созревания и сроков нереста (Мамонтов, 1996).

Развитие оплодотворенной икры белого хариуса начинается в притоках Байкала при температуре около 10 °С и заканчивается на 17-е сутки при температуре около 20 °С (222 градусо-дня) (Тугарина, 1981а). В инкубаторе «Осетр» на Селенгинском экспериментальном рыбопроизводном заводе развитие икры этого хариуса при средней температуре воды 14,2 °С и расходе воды 10–15 л / мин продолжалось 9–10 суток (Журавлев, 2003).

Выклюнувшиеся личинки и черного и белого хариуса имеют длину 12–15 мм. Желточный мешок рассасывается в течение 5 суток после выклева. Стадия личинки заканчивается у черного хариуса, в зависимости от температуры воды, к 25-дневному возрасту, при длине 22–25 мм и массе 50–100 мг. В южных притоках озера мальки черного хариуса на 45-е сутки после вылупления вырастают до 40 мм и 300 мг, сеголетки на 75-е сутки после выклева – 65 мм и 1 000 мг; из притоков в Байкал сеголетки этого хариуса скатываются в возрасте 2,5–3 месяцев (Тугарина, 1967, 1981а).

В р. Анадырь инкубация икры камчатского хариуса при температуре воды 4,5–16 °С длится 20 суток (Скопец, Прокопьев, 1990).

Питание. Для сибирского хариуса характерен широкий спектр пищевого рациона. Молодь кормится мелкими формами бентосных беспозвоночных. В пище взрослого хариуса в течение большей части года также преобладают организмы зообентоса, но более крупных размеров. В летне-осенний период в питании особей всех возрастных групп хариуса заметную роль играют имago поденок, веснянок, ручейников, стрекоз, бабочек, муравьи, водяные пауки, клопы, клещи, жуки. Часто в желудках хариуса встречаются водоросли, хотя и в малом количестве, а также икра и молодь рыб, в том числе хариуса. Так, в оз. Лама (бассейн р. Пясины) хариус в конце июля питается собственной икрой, а осенью икрой сигов и нельмы (Разнообразие рыб..., 1999). Нами (По-

пов, 1990б) в правом притоке Подкаменной Тунгуски – р. Кочумдек, в желудках хариуса в июле–августе встречены остатки гольяна и подкаменщика. Зубастый сибирский хариус из водоемов Тувы с 4-летнего возраста ведет преимущественно хищный образ жизни, в массе поедая пескарей и гольянов (Гундризер, 1975, 1978а).

В реках и озерах Горного Алтая в составе пищи хариуса встречается 8–12 компонентов (Кафанова, 1970; Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Попов, 1997; Попов, Попов, 1997), в Подкаменной Тунгуске – 28 (Вышегородцев, Даперко и др., 1989), в притоках Нижней Тунгуски – 10–24 (Коновалова, Попов и др., 1983; Попов, Попов и др., 1990).

В оз. Таймыр пища и неполовозрелого (длиной 8–30 см) и половозрелого хариуса в летний период состоит из личинок и куколок насекомых, воздушных насекомых, амфипод, олигохет, гидрофитов и некоторых других компонентов. Состав основной пищи у обеих возрастных групп в значительной степени схож. Из второстепенных объектов питания у взрослых особей преобладают куколки хирономид, олигохеты, гидрофиты, иногда рыба, у молоди – амфиподы и нематоды. Имеются различия в питании таймырского хариуса всех возрастов по сезонам года: в период весенне-летнего нагула, когда хариус скапливается у берегов, в его пище доминируют куколки и личинки хирономид, воздушные насекомые; в конце лета со спадом воды хариус отходит от берегов и из состава его пищи выпадают куколки хирономид, уменьшается количество воздушных насекомых; осенью хариус вновь появляется у берегов и в его питании резко увеличивается роль листоногих рачков; в это время года он активно пожирает икру и молодь сиговых рыб, подкаменщика; зимой в прибрежной зоне хариус поедает икру сиговых и налима (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985; Малинин, Поддубный и др., 1988). В бассейне р. Хатанга в содержимом желудков хариуса обнаружены амфиподы, имаго мошки, личинки хирономид и других представителей отряда двукрылых, жуки и гидрофиты (Лукьянчиков, 1967).

Подробно изучен характер питания байкальского хариуса (Тугарина, 1962, 1964, 1967, 1969, 1981а; Устюжанина-Гурова, 1971; Тугарина, Купчинская, 1977; Матвеев, Сафронов и др., 1996). На устьевых, мелководных участках притоков озера мальки хариуса начинают питаться еще при наличии желточного мешка и потребляют в основном личинок и куколок хирономид и других насекомых, а также насекомых, падающих в воду с прибрежной растительности. В пищевом рационе молоди черного хариуса всех возрастов во время ската в Байкал как по частоте встречаемости, так и весу доминируют личинки и куколки хирономид. Кроме того, в составе пищевого комка у рыб этой возрастной группы отмечаются личинки поденок, ручейников, воздушные насекомые, у молоди хариуса старшего возраста – также личинки веснянок. В условиях опыта, приближенного к натурным, наполнение желудка у мальков хариуса длиной 25–30 мм и массой 95–170 мг при температуре воды

14 °С происходило через 3–4 ч после дачи любого корма; голодная молодь съедает за это время до 25 экз. дафний. Полная эвакуация остатков пищи при указанной температуре отмечена через сутки. С повышением температуры воды необходимое для удаления неусвоенной пищи из кишечника время сокращается, а суточное потребление пищи возрастает (Устюжанина-Гурова, 1971а, б; Тугарина, Купчинская, 1977). По наблюдениям Л. А. Устюжаниной-Гуровой (1971а), на Селенгинском мелководье молодь хариуса длиной 50–60 мм питается насекомыми, взрослый хариус держится на глубинах до 25–35 м и потребляет в пищу разнообразных амфипод и рыб.

По данным А. Н. Матвеева и Г. П. Сафронова с соавт. (1996), изучавших питание черного байальского хариуса в период с 1980 по 1985 г., основным кормом для молоди рыб являются мелкие амфиподы и наземные беспозвоночные, представленные более чем 100 видами. Их встречаемость в пищевом комке составляет 40–60 %. С возрастом рыб и увеличением глубины обитания роль наземной энтомофауны в их питании снижается, но остается заметной в течение всего лета. В общей сложности спектр питания черного хариуса всех возрастов включает свыше 150 видов организмов, в том числе один вид моллюсков, 36 видов ракообразных (из них 34 вида – амфиподы), 97 видов насекомых из 10 отрядов, 4 вида рыб (в том числе бычок-желтокрылка). В мае–июле для черного хариуса, обитающего в это время преимущественно в пределах предустьевых участков горных притоков, характерен реофильный тип питания с преобладанием в пище амфибиотических и наземных насекомых (до 50–60 % по массе). По мере снижения уровня воды в реках роль амфибиотических насекомых в рационе хариуса снижается и к началу августа не превышает 5–7 % массы пищи. С этого времени в питании черного хариуса доминируют личинки ручейников и амфиподы. Разнокачественность питания связана и с характером распределения хариуса в толще воды: молодь (1+–2+) держится у самого уреза воды, рыбы более старших возрастов нагуливаются на больших глубинах.

По данным этих же авторов (Матвеев, Сафронов и др., 1996), характер питания черного хариуса в литорали оз. Байкал во многом определяется гидроклиматическими условиями, изменяющимися и в течение года и по годам. Например, в годы с теплой штилевой погодой, в июне, встречаемость в пище хариуса имаго ручейников составляет 100 %, в годы с холодным и ветреным июнем и в связи с этим растянутым вылетом ручейников их роль в питании снижается до 33–7,0 %. В августе, в годы с активным прогревом поверхностных вод, доля амфипод в питании хариуса увеличивается по частоте встречаемости до 93–95 %, в более холодные годы возрастает роль ручейников (до 75 %). В годы с высокими осенними температурами воды отмечается более интенсивное потребление рыбами амфипод, а накормленность достигает

75%, в годы с холодной осенью в питании преобладают личинки ручейников, а степень наполнения желудочно-кишечных трактов снижается до 25–18 %.

Набор пищевых объектов взрослого белого хариуса в оз. Байкал в принципе тот же, что и черного, но соотношение этих объектов у белого хариуса несколько иное, чем у черного, поскольку и участки нагула, и интенсивность питания этих форм хариуса по сезонам года отличаются. В частности, в желудках белого хариуса чаще обнаруживаются мальки бычка-желтокрылки. В июле – начале августа в питании черного хариуса значительную роль играют имаго ручейников (Устюжанина-Гурова, 1971а).

Активный период нагула у хариусов Байкала длится около 8 месяцев. В разгар нереста хариус практически не питается, компенсируя это интенсивным потреблением пищи сразу после вымета икры и в последующее время. Наиболее активно и наиболее разнообразно взрослый хариус питается в весенне-летний период. В осенне-зимний период состав пищи рыб сокращается, а активность ее потребления существенно снижается.

Хариус старше 5–6 лет в большинстве районов Байкала становится хищником, но в северной части озера в пище половозрелого хариуса по частоте встречаемости доминируют амфиподы (75 %), а рыбы составляют по этому показателю 36 %. Каннибализм у хариусов Байкала не отмечен (Тугарина, Купчинская, 1977; Тугарина, 1981а).

В реках и озерах юга Восточной Сибири хариус также имеет смешанный тип питания. В озерах основу его пищи составляют моллюски, амфиботические и воздушные насекомые, в горных реках – организмы зообентоса с преобладанием личинок и субимаго поденок, личинок веснянок и ручейников. Практически во всех водоемах региона заметную роль в питании хариуса играют икра рыб и рыбы (Книжин, Самарина и др., 2001б).

В реках Якутии в летнее время хариус питается, помимо беспозвоночных, личинками и мальками рыб, осенью активно поедает икру сиговых. В р. Оленек молодь хариуса потребляет в пищу преимущественно личинок и имаго насекомых-амфибионтов. В желудках трехлеток, кроме того, найдены остатки гидрофитов и молодь рыб, в основном сибирского подкаменщика. У колымского хариуса в составе пищи преобладают личинки ручейников, за которыми следуют личинки хирономид, водяные клещи, пауки, в меньшей степени личинки поденок и мошек (Кириллов, 1972).

В бассейне р. Анадырь камчатский хариус является ярко выраженным полизоофагом. Значительную часть его рациона составляют личинки и имаго амфиботических и имаго некоторых наземных насекомых, икра и молодь рыб, иногда в летний период – полевки и бурозубки. В декабре – январе хариус питается преимущественно личинками ручейников, в апреле – мае до паводка в его рационе появляются личинки двукрылых, веснянок и поденок, водяные клопы, в это же время он чаще, чем в другие сезоны года, поедает личинок миног и рыб – бычков-подкаменщиков, гольянов. В период полово-

дья в июне в желудках хариуса преобладают личинки двукрылых и вынесенная из бугров неоплодотворенная икра кеты. В июле – августе в районе хариуса доминируют воздушные насекомые, личинки двукрылых и растительные остатки. Осенью (сентябрь – октябрь) наибольший удельный вес в пище составляет икра кеты и сига; в одном желудке хариуса насчитывается от 43 до 308 икринок кеты (Черешнев, Шестаков и др., 2001). Осенью и особенно зимой хариус нередко питается разлагающимися тушками кеты, в связи с чем его мясо приобретает неприятный запах (Скопец, Прокопьев, 1990).

Вылов. Во многих водоемах Сибири хариус в настоящее время малочислен в связи с постоянным выловом его во все сезоны года, в том числе ставными сетями. Это, прежде всего, касается водоемов Горного Алтая и гор юга Сибири в целом, правых притоков Енисея, многих рек Забайкалья. Сравнительно низкая плодовитость и высокая чувствительность хариуса к загрязнению водоемов также способствуют снижению его численности.

Согласно промысловой статистике, в бассейне Енисея с 1976 по 1985 г. в среднем ежегодно добывалось 503 ц хариуса (Андриенко, Богданов и др., 1989). На Байкале хариусовый промысел был хорошо развит уже в первой половине XIX в. К концу этого столетия промысел еще более усилился. Только в районе Малого Моря и у северо-восточных берегов озера с 1882 по 1895 г. ежегодно вылавливалось (преимущественно неводами) от 55 до 295 ц этой рыбы. В некоторые годы в течение сентября здесь добывали до 170 ц хариуса. В XX в. промысловый лов хариуса в Байкале продолжал усиливаться. Лишь в Северном Байкале и Баргузинском заливе в период с 1938 по 1946 г. вылавливалось от 700 до 1 100 ц хариуса в год. По всему озеру в эти годы промысловым ловом ежегодно добывалось от 1,1 до 2,2 тыс. ц хариуса. Кроме того, не менее 100 % от этих величин вылавливалось местным населением для личного потребления. В целом по озеру ежегодный вылов хариуса составлял не менее 4,0–4,5 тыс. ц.

В настоящее время обе формы хариуса в Байкале далеко не так многочисленны, как прежде. Ежегодно в озере добывается, согласно статистике промыслового лова, 100–120 ц белого хариуса (Кожов, Спелит, 1958а, б; Калашников, 2004). Положительное влияние на состояние численности хариуса в Байкале оказывают мероприятия по инкубации икры этого вида на рыбоводных заводах, с последующим выпуском личинок в естественные условия. Так, с 1998 по 2002 г. включительно на Селенгинском экспериментальном рыбоводном заводе проинкубировано 420 тыс. икринок белого хариуса, из которых в р. Селенга выпущено 242 тыс. экз. мальков со средней навеской 200 мг.

В 1983 г. белый байкальский хариус был включен в Красную книгу РСФСР, в 1988 г. – в Красную книгу Республики Бурятия. Однако в последующем из Красной книги России этот хариус был исключен, поскольку, по мнению специалистов «Востсибрыбцентра» и «Байкалрыбвода», угроза даль-

нейшего сокращения его численности в озере отсутствует (Неронов, 1996; Неронов, Пронин и др., 2002; Калашников, 2004).

В бассейне Лены в 1970-е гг. ежегодно вылавливалось около 75 ц, Индигирки – 200, Колымы – 500 ц хариуса. В настоящее время эти показатели существенно ниже из-за повсеместного перелова хариуса, в связи с чем его промысловая добыча в реках Якутии запрещена (Кириллов, 1972; Кириллов, 2002a).

6.3. Монгольский хариус – *Thymallus brevirostris* Kessler, 1879

Характерные признаки. D IV–X – 10–16, P I – 12–17, V II – 8–12, A III–IV – 7–12. Жаберных тычинок – 15–21; LL – 70–94. Позвонков – 52–62. Пилорических придатков – 14–29. Кариотип: $2n = 100–108$ (102), $NF = 160–170$ (Берг, 1948; Гундризер, 1966; Атлас пресноводных..., 2003). Для монгольского хариуса характерна длинная голова (20–25 % длины тела по Смитту), хорошо развитые зубы на челюстях, головке сошника, небных костях и языке. Рот большой. Сочленение нижней челюсти с черепом позади вертикали заднего края глаза. Верхняя челюсть доходит до вертикали заднего края глаза. Заглазничное расстояние существенно больше предглазничного. От сибирского хариуса монгольский отличается более вытянутым, приостренным рылом и выдающейся вперед верхней челюстью, прикрывающей при закрытом рте нижнюю челюсть, более низким телом позади спинного плавника. У монгольского хариуса в противоположность другим видам этого рода всегда выше не задняя, а передняя часть спинного плавника (рис. 24). Окраска тела темная, черно-серая, реже светлая, без малиновых пятен даже в период размножения. Но на спинном плавнике в это время появляется оранжево-красная кайма. В целом же спинной плавник окрашен более тускло, чем у других хариусов. Брюшко светло-серое (Гундризер, 1966; Атлас пресноводных..., 2003).

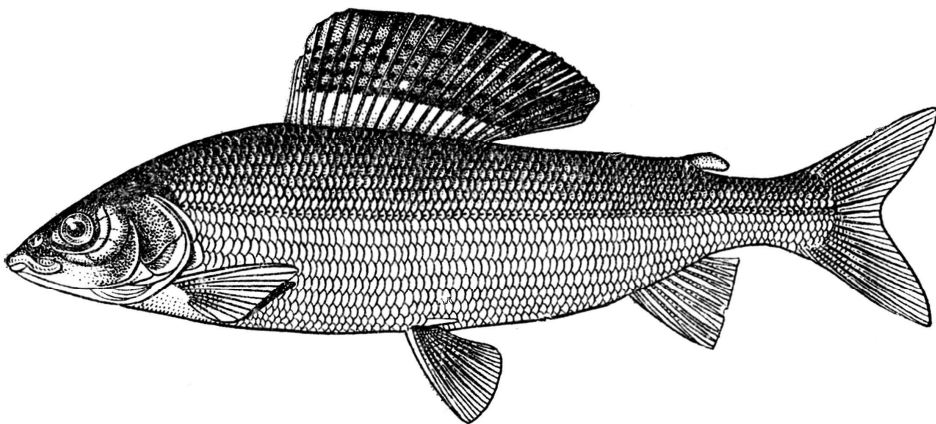


Рис. 24. Монгольский хариус

Распространение. Основная часть ареала расположена на территории Монголии – в бассейнах рек Кобдо и Дзабхан, в озерах Ачит-Нур, Айраг-Нур, Даян-Нур и др. На территории Сибири монгольский хариус обитает в водоемах юго-западной части Тувы в бассейнах рек Кобдо и Карга, впадающих в бессточные озера Монголии (оз. Урек-Нур и др.) (Гундризер, 1966; Гундризер, Попков, 1972; Тугарина, Дашидоржи, 1972). Ранее считали, что в этих же водоемах живет и сибирский хариус. Однако исследования, проведенные в 1963–1964 гг. А. Н. Гундризером (1966), позволили установить, что ареалы монгольского и сибирского хариусов не перекрываются и предполагавшаяся между ними гибридизация отсутствует. Сибирский хариус обитает в этом географическом районе только в водоемах, относящихся к бассейну Оби, расположенных в ряде случаев на водораздельном хребте в нескольких сотнях метров от мест распространения монгольского хариуса. Отсутствие сибирского хариуса, а также и других представителей ихтиофауны Сибири в Западномонгольской ихтиологической провинции свидетельствует, по мнению А. Н. Гундризера (1975), о древнем разобщении водных бассейнов этих регионов. Следует отметить, что в 1971 г. монгольский хариус завезен в оз. Сут-Холь (бассейн Енисея), где он прижился, но малочислен (Гундризер, 1975; Попков, 2005б).

Экология. Монгольский хариус обитает в горных реках и озерах. В обследованных А. Н. Гундризером (1966) водоемах юго-западной Тувы (озерах Хиндигтик-Холь, Груша, Ак-Холь, верховьях р. Моген-Бурен и ее притоке Джеты-Тей и др.) монгольский хариус представлен особями до 18+. Особи длиной (Sm) 26–28 см имели в среднем 260 г массы, длиной 27–30 см – в среднем 366 г, наибольшая масса рыб старших возрастов – 1 050 г. В озерах монгольский хариус растет медленнее, чем в реках. В мелководных озерах в верховьях р. Моген-Бурен этот хариус в 5+ достигает в среднем 220 г массы (Гундризер, Попков, 1972).

Размеры монгольского хариуса из данной системы водоемов заметно уступают размерам сибирского хариуса, в том числе обитающего в оз. Джулу-Куль (исток р. Чулышман, впадающей в оз. Телецкое) и в оз. Телецкое (табл. 15).

По мнению А. Н. Гундризера (1966), причины тугорослости монгольского хариуса из оз. Хиндигтик-Холь связаны не только с ярко выраженной олиготрофностью этого водоема, но и с наличием в нем в придонных слоях воды сероводорода, а также массовым заболеванием хариуса, по крайней мере, тремя паразитами (*Proteocephalus thymalli*, *Diphyllobothrium sp.*, *Cystidicola farionis*) одновременно.

В водоемах на территории Монголии монгольский хариус растет быстрее и в 8+–9+ достигает массы 460–890 г (Рыбы Монгольской..., 1983; Экология и хозяйственное..., 1985).

Таблица 15

**Длина и масса тела монгольского и сибирского хариусов
в районе сопредельного обитания**

Вид		Возраст, лет							
		2+	3+	5+	7+	9+	10+	11+	12+
Монгольский хариус	1964 г.	11	14	17	23	28	29	32	33
		10	20	60	130	200	270	320	390
	2004 г.*	11	16	18	25	30	32	35	–
		16	47	72	171	291	376	447	–
Сибирский хариус из оз. Джулу-Куль		–	–	30	39	–	–	–	–
Сибирский хариус из оз. Телецкое				350	670				
		19	24	31	40	41	–	–	–
		90	160	420	760	960			

Примечание. Таблица составлена по данным А. Н. Гундризера (1966), А. Н. Гундризера с соавт. (1981) и В. К. Попкова с соавт. (2005)*.

Монгольский хариус половозрелым становится в условиях рек в 4+–5+ (Рыбы Монгольской..., 1983), в условиях озер – в 8+–10+ (Гундризер, Попков, 1972). Нерестится монгольский хариус в апреле – июне в озерах и реках на галечных перекатах и отмелях. Икра зарывается в бугры. Плодовитость колеблется от 1,2 до 18, в оз. Хиндигтик-Холь – от 1,2 до 8,7 тыс. икринок. ИАП хариуса в этом водоеме увеличивается с возрастом рыб, составляя в 8+ 1,6 тыс. икринок, в 12+ – 3,8, в 17+ – 7,2 тыс. икринок. Развитие оплодотворенных икринок длится около месяца (Гундризер, Попков, 1972; Гундризер, 1975; Рыбы Монгольской..., 1983; Экология и хозяйственное..., 1985). В оз. Хиндигтик-Холь монгольский хариус нерестится в конце первой и во второй декаде июня при температуре воды от 0,2 до 4,5 °С, икру мечет в прибрежной зоне, освежаемой водами ручьев и ключей, на галечные грунты, на глубине не менее 0,7 м (Гундризер, Попков, 1972). В окрестных, более мелководных и лучше прогреваемых проточных озерах и в речной системе, нерест монгольского хариуса наблюдается на 8–10 дней раньше. Развитие оплодотворенных икринок в оз. Хиндигтик-Холь при температуре воды 0,2–7,2 °С длится около 35–38 суток (Гундризер, 1966; Гундризер, Попков, 1972, 1984).

Питается монгольский хариус круглый год, но наиболее интенсивно летом. Основу его пищевого рациона составляют организмы зообентоса и нектобентоса (амфиподы), воздушные насекомые, икра и молодь рыб. С возрастом элемент хищничества усиливается (Рыбы Монгольской..., 1983; Экология и хозяйственное..., 1985). В оз. Хиндигтик-Холь хариус питается пре-

имущественно личинками тендипедид, мелкими формами моллюсков и, особенно активно, гаммарусами. В желудке одного хариуса обнаружено 70 экз. пиявок. В реках этого района в желудках хариуса кроме названных организмов встречаются личинки ручейников, поденок и веснянок, изредка водяные клопы, жуки (Гундризер, Попков, 1972, 1984).

В Монголии монгольский хариус является объектом местного промысла. На территории Тувы численность монгольского хариуса была оценена А. Н. Гундризером (1966) в начале 1970-х гг. как высокая: с 1961 по 1980 г. в озерах ежегодно добывалось от 28 до 90 ц этой рыбы. В оз. Хиндиктик-Холь с 1970 по 1992 г. среднегодовой улов хариуса составил 50 ц (Попков, Попкова и др., 2005). В целом, в настоящее время численность монгольского хариуса в данном регионе заметно сократилась в результате его интенсивного вылова.

ГЛАВА 7

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА OSMERIDAE – КОРЮШКОВЫЕ

7.1. Общая характеристика семейства

Рыбы этого семейства выделены в подотряд корюшковидные (*Osmeroidei*) отряда лососеобразные. От рыб семейства лососевых рыбы семейства корюшковых отличаются прежде всего формой желудка – в виде слепого мешка. Пилорических придатков мало – 6–10. Плавательный пузырь есть. Чешуя, как правило, нежная, легко спадающая. Жировой плавник расположен над анальным, верхнечелюстная кость вооружена зубами. Это небольшие рыбки с телом удлинённой формы, обычно с серебристыми боками и темной спинкой, часто сразу после вылова имеют запах свежего огурца. Морские, полупроходные и пресноводные, относящиеся к четырем родам: обыкновенные корюшки (*Osmerus*) – 5–6 видов; мойвы (*Mallotus*) – один вид; малоротые корюшки (*Hypomesus*) – 2 вида; *Taleichthys* – один вид. В водоемах Сибири род малоротые корюшки представлен малоротой корюшкой, род обыкновенные корюшки – азиатской зубатой корюшкой (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003). В начале XX в. в оз. Большой Кисегач (Челябинская область) из Ладожского озера завезена европейская корюшка [*Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758)], которая является в оз. Большой Кисегач промысловым видом, но за пределами этого водоема неизвестна (Тереньева, Мухачев, 2006), и поэтому в список рыб Сибири нами не включена.

7.2. Малоротая корюшка – *Hypomesus olidus* (Pallas, 1811)

Характерные признаки. D II–III – 7–11, P I – (9) 10–12, V I – 6–8, A (II) III – 11–17. Жаберные тычинки тонкие и длинные, их – 27–34; LL – 53–63. Позвонков – 52–59. Боковая линия неполная, в ней – 7–16 пор. Пилорических придатков – (0–1) 2–4 (Берг, 1948; Клюканов, 1977; Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип: $2n = 56$, $NF = 78$ (Васильев, 1985). По бокам тела серебристая полоса (рис. 25). Лучи спинного и анального плавников с нежными черными точками. Голова и туловище также покрыты черной точечной пигментацией. Нижний край верхнечелюстной кости слабо зазубрен. Абсолютная длина тела – до 12, иногда – до 18,5 см, масса – до 10 г (Новиков, 1966; Никольский, 1971; Атлас пресноводных..., 2003).

Выделяют два подвида малоротой корюшки: *H. olidus bergi* (Tarantetz, 1935) – тымская малоротая корюшка из р. Тымь (Сахалин) и *H. olidus*

drjagini (Taranetz, 1935) – колымская малоротая корюшка из рек Колыма и Кара (Клюканов, 1977; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003).

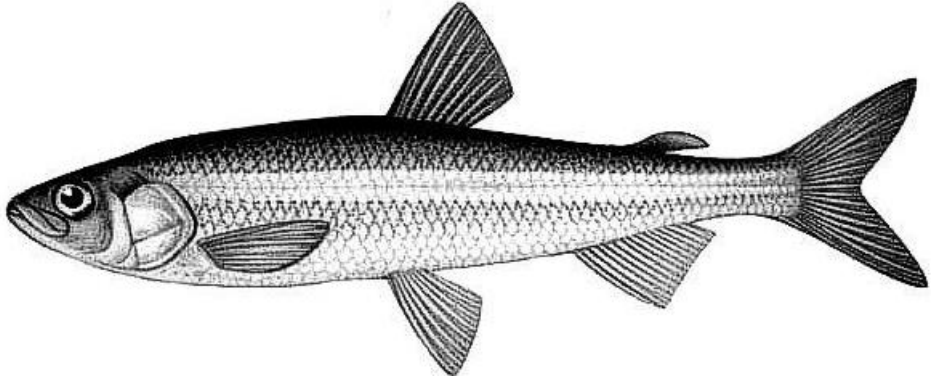


Рис. . . . малоротая корюшка

Распространение. Населяет азиатское побережье Тихого океана и восточную часть Ледовитого. Имеются как проходные, так и туводно-пресноводные формы. В бассейне Оби и Енисея малоротая корюшка отсутствует. Сведения о ее обитании в озерах Ямала (Атлас пресноводных..., 2003) ошибочны (Богданов, Богданова и др., 2000).

Туводная форма малоротой корюшки населяет реки Восточной Сибири и бассейна Амура (Никольский, 1956). В пределах Якутии встречается в бассейнах рек Алазея, Чукочьа и Колыма. По Колыме поднимается вверх до Верхнеколымска, заходит в соединяющиеся с рекой озера. Есть в озерах Колымо-Индибирской низменности, где размеры рыб не превышают 10 см (Новиков, 1966; Кириллов, 1972). По побережью Охотского моря и Восточной Камчатки обитает проходная и туводная (озерная) малоротая корюшка. Особенно крупными размерами отличается проходная корюшка из Иретского лимана Малкачанского залива Охотского моря (Черешнев, 1996а, б, 1998). На Сахалине встречается в морских заливах, лагунах и пресных озерах (Сафронов, Никифоров, 2003). Два экземпляра этой корюшки обнаружено в желудке кунджи, пойманной в протоке оз. Большое на о-ве Шумшу (Курилы) (Шедько, 2002).

Экология. Половозрелой малоротая корюшка в реках Якутии становится на втором году жизни при достижении 4 см длины. При первых признаках гидрологической весны производители малоротой корюшки начинают подниматься из дельтовых участков вверх по названным выше рекам Якутии для размножения. В нижнем течении Колымы корюшка заходит для размножения в озера, где в период нереста и после него активно питается (Новиков, 1966).

Нерест в течение жизни неоднократный, проходит он с конца апреля до половины мая при температуре воды 7–10 °С (Кириллов, 1972). В небольшом замкнутом термокарстовом оз. Матвей (Среднеколымский район) нерест малоротой корюшки в 1966 г. отмечен в первой половине июня (Кириллов, 1972). Одна самка откладывает от 1,2 до 3,8 тыс. икринок, которые приклеиваются к донному субстрату. Инкубационный период при 11–15 °С длится около 11–12 суток (Соин, 1978; Иванова, 1976). Молодь малоротой корюшки питается в водоемах Якутии мелкими формами коловраток и планктонных ракообразных. У взрослых особей летом в желудках обнаруживаются куколки и личинки хирономид, остракоды, кладоцеры и копеподы. В целом, наибольшее значение в питании озерно-речной малоротой корюшки в реках Восточной Сибири имеют хирономиды, за которыми следуют веслоногие ракообразные. В период нереста и озерно-речная и озерная формы этой рыбы питаются. Сама корюшка поедается хищными рыбами, особенно щукой. Промыслового значения малоротая корюшка не имеет (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

7.3. Азиатская зубатая корюшка – *Osmerus mordax* (Mitchill, 1815)

Характерные признаки. D II–III – 8–10, P I – 10–11, V I – 7, A III–IV – 11–14. Жаберных тычинок – 25–36; LL – 65–120, из них прободенных – 13–28. Позвонков – 63–69. Пилорических придатков – 4–7. Кариотип не изучен. Тело у зубатой корюшки удлинненное, глаза небольшие, их диаметр составляет 15 % от длины головы. Жировой плавник несколько смещен вперед от хвостового стебля. Нижняя челюсть заметно выдается вперед. Верхнечелюстная кость заходит за вертикаль заднего края глаза (рис. 26). Чешуя крупная, легко спадающая. Выделено 3 подвида, из которых в водах России, включая Сибирь, обитает только один – *Osmerus mordax dentex* Steindachner, 1870 – азиатская корюшка, или огуречник («зубатка») (Атлас пресноводных..., 2003).

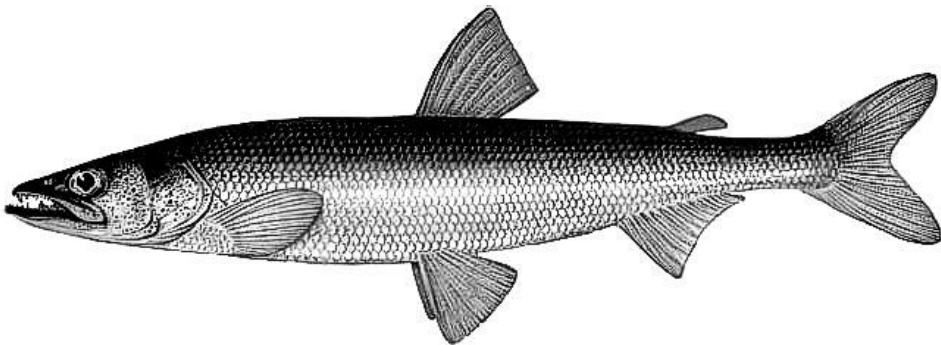


Рис. 26. Азиатская корюшка

Распространение и миграции. В России ареал азиатской корюшки включает побережье Северного Ледовитого океана от заливов Белого моря на западе до Чукотки на востоке. В Тихом океане зубатка распространена от Берингова пролива вдоль азиатских берегов на юг до п-ова Корея и Японии (о-в Хоккайдо). Есть на Камчатке, Курильских островах, в Амуре. Заходит в реки и лагуны Сахалина на нерест и нагул (Черешнев, 1996а, б, 1998; Аннотированный справочник..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003; Шедько, 2002; Сафронов, Никифоров, 2003).

В бассейне Оби азиатская корюшка обитает в Обской и Тазовской губах. На нерест заходит в реки и в имеющие с ними связь озера. Изредка встречается в реках Надым (Коломин и др., 1972; Коломин, 1974а) и Юрибей (Гыданский п-ов) (Вышегородцев, 1973а). Обская популяция азиатской корюшки является единственной из всех сибирских, полностью адаптировавшаяся к жизни в пресной воде и не выходящая в соленые морские воды (Амстиславский, 1966; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Богданов, Богданов и др., 2000).

В Енисее зубатка является проходной рыбой и, будучи холодолюбивой, постоянно обитает в заливе и частично – в горле и губе. В Енисей и в некоторые притоки Нижнего Енисея она поднимается только на нерест (Подлесный, 1958). В. И. Головки (1973а, б) отмечена в 1972 г. в Большой Хете, нами (Попов, 1978а) летом 1973 г. несколько экземпляров было поймано в Танаме. В Енисейском заливе в период открытой воды корюшка нагуливается в литорали до трехметровой изобаты по обоим берегам залива. В центральной части залива встречается в небольшом числе, глубже 10-метровой изобаты отсутствует вообще вследствие постоянно отрицательной температуры воды и высокой солености. Летом и в начале осени держится в горле Енисея на горизонтах 6–17 м от поверхности, при максимальной плотности рыб в районе изобаты 10 м. В конце сентября, перед ледоставом (начало октября), концентрируется в придонном осолоненном слое в русловой зоне губы. На нерест енисейская зубатка поднимается в пределы участка от устья Курейки (844 км от устья Енисея) до устья Нижней Тунгуски (975 км от устья Енисея). Нерестовая миграция начинается подо льдом во второй половине февраля и продолжается около четырех месяцев с максимумом хода в марте–апреле. Нерестовый ход заканчивается с распалением льда, в первой половине июня. Скот производителей с нерестилищ происходит в период весеннего ледохода (Кравчук, 1958; Подлесный, 1958; Криницын, 1989). Из Пясинского залива зубатка заходит в небольшом числе на нерест в р. Пясины (Ольшанская, 1965), из Таймырской губы – в р. Нижняя Таймыра и, возможно, в оз. Таймыр (Романов, Тюльпанов, 1985).

В бассейне Хатанги корюшка обитает в заливе, с наступлением половой зрелости поднимается на нерест в Котуй. Нерестовый ход продолжается с октября по март и даже апрель, после нереста производители дружно скатываются в губу и залив (Лукьянчиков, 1967).

В Восточной Сибири азиатская корюшка встречается по всему побережью моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря. Обитает в Анабарском и Оленекском заливах, в авандельте Лены, в Янском заливе, в дельте Индигирки и низовьях Колымы. Как и в Енисее, в Якутии зубатка является проходной рыбой и основную часть своей жизни проводит в море. Весной, еще до ледохода, заходит на нерест в реки, но высоко по ним не поднимается. По Лене единичные экземпляры доходят до Булуна, основные же места нереста расположены в южной части залива Неелова. Здесь в большом количестве вылавливают мальковым неводом слабоподвижных стекловидных личинок корюшки (Берг, 1948; Подлесный, 1957; Новиков, 1966; Кириллов, 1972). Проходной формой представлена азиатская корюшка в бассейнах Чукотского, Берингова и Охотского морей (Черешнев, 1996*a, б*, 1998).

Возраст и размеры. В Обской губе отдельные особи азиатской корюшки достигают 25 см длины и 260 г массы, в уловах преобладает корюшка 18–20 см длиной и 45–50 г массой (Амстиславский, 1963, 1966; Богданов, Богданова и др., 2000). В уловах из р. Надым присутствует зубатка в 3+–8+, длиной 18–27 см и массой 37–77 г (Коломин, 1974*a*).

В Енисее корюшка живет до 9–12 лет. К концу первого лета жизни она достигает 2,6 см длины (*ac*) и 1 г массы, в 1+ – соответственно 5 и 6, в 2+ – 12 и 25, в 3+ – 13 и 40, в 4+ – 17 и 41, в 5+ – 20 и 52, в 6+ – 22 и 80, в 7+ – 24 и 93, в 8+ – 25 см длины и 119 г массы (Кравчук, 1958). В Хатангском заливе корюшка живет до 15 лет, отличается невысоким темпом роста, в 5+ имеет 20 см длины и 130 г массы, в 7+ – соответственно 24 и 158, в 9+ – 25 и 186, в 11+ – 28 и 212, в 12+ – 29 см длины и 291 г массы (Лукьянчиков, 1967). Близкие к указанным размеры имеет азиатская корюшка и в низовьях рек Восточной Сибири (Кириллов, 1972).

Размножение. В условиях Обской, Надымской и Тазовской губ корюшка становится половозрелой частично в 3+ по достижении 17 см и 30–36 г, в массе – в 4+–5+. Полициклична, нерестится в мае – июне при температуре воды 4–7 °С. Икру откладывает на растительность и на песчано-галечный субстрат. Икринки клейкие, желтого цвета, диаметром сразу после вымета 0,8–1,0 мм. Плодовитость – в пределах 11–53 тыс. икринок. Оплодотворенные икринки развиваются 8–10 суток, личинки переходят на внешнее питание на 6-е сутки после выклева (Амстиславский, 1959, 1966; Коломин, 1974*a*; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Богданов, Богданова и др., 2000).

В Енисее зубатка созревает также в массе в 4+–5+ при 15–17 см длины (*ad*) и 50 г массы. Нерестилища ее расположены между Игаркой и устьем

Нижней Тунгуски. Нерест проходит в июне вблизи берегов на галечном грунте при температуре воды 4–7 °С. Плодовитость колеблется, в зависимости от размеров рыб, от 35 до 60 тыс. икринок (Кравчук, 1958). Диаметр выметанных икринок – не более миллиметра. Личинки выклеваются около середины июля (температура воды – 14 °С) и, достигнув 4–6 мм длины, скатываются в залив (Подлесный, 1958).

В Хатангском заливе азиатская корюшка впервые созревает в 4+–5+ при длине 23–25 см и массе 120–140 г, в массе – в 6+–7+. Плодовитость составляет 23–87, в среднем по всем репродуктивным возрастам – 47 тыс. икринок. Подъем рыб на нерест из залива в Хатангу и ее правый приток Котуй наблюдается с октября по март – апрель. Нерестилища расположены в нижнем и среднем участках рек, на р. Котуй – в 100–120 км от устья. Сам нерест происходит в июне, перед ледоходом, на каменистых перекатах, на глубинах до 2 м. Нерест дружный. Скат из Хатанги в залив совпадает с ледоходом (Лукиянчиков, 1967).

В Лене (в южной части залива Неелова) Ф. Н. Кириллов (1972) в июле 1945 г. в большом количестве ловил слабоподвижных стекловидных личинок азиатской корюшки, на основании чего сделал вывод о том, что нерестится корюшка в этом районе подо льдом незадолго до вскрытия реки. Ранее, в 1943 г. этим же автором в период ледохода было поймано несколько самок корюшки с гонадами в VI стадии, т. е. после вымета икры. Развитие оплодотворенной икры у зубатки длится в реках Якутии и Чукотки 18–25 суток при температуре 5–18 °С, что составляет 170 градусо-дней) (Кириллова, 1972; Черешнев, 1996а).

Питание. В первые месяцы жизни, скатившись на нагульно-выростные площади в заливы рек, азиатская корюшка питается мелкими ракообразными планктона, но вскоре в ее рационе появляются более крупные рачки нектобентоса – амфиподы и, особенно, мизиды. Взрослая корюшка питается в значительной степени (до 45 % по частоте встречаемости) планктонными рачками, но другая половина ее рациона, часто большая, состоит из амфипод, мизид и морских тараканов. В Енисее во время подъема на нерест зубатка питается амфиподами, молодью рыб, личинками некоторых комаров, однако интенсивность питания корюшки при этом невысокая. С 5+ в пище корюшки преобладает молодь рыб, в том числе сиговых и собственного вида. Во время нереста сиговых зубатка питается и их икрой (Кравчук, 1958; Подлесный, 1958; Амстиславский, 1966; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Криницын, 1989). В Надыме в период нереста и ската в Обскую губу зубатка не питается (Коломин, 1974а).

В Хатангском заливе азиатская корюшка питается мизидами, реже амфиподами, собственной молодью и молодью сиговых (Лукиянчиков, 1967). П. Л. Пирожников (1948), проанализировавший в августе 1945 г. содержание

желудочно-кишечных трактов у 75 экз. корюшки из Лены в районе мыса Муостах, пришел к выводу, что основным кормом зубатки в данное время года в этом районе являются мизиды *Mysis oculata*, амфиподы, мальки тресковых рыб и своего вида.

В эстуарии р. Большая (Западная Камчатка) основными объектами питания личинок азиатской корюшки, так же как и малоротой, с мая по сентябрь являются мизиды *Neomysis mercedis*. Спектр питания взрослых особей зубатки в эстуарии этой реки довольно разнообразен и включает организмы мезопланктона, нектобентоса (веслоногие подотряда Harpacticoida, мизиды *N. mercedis*, бокоплавов родов *Kamaka*, *Anisogammarus*, *Gammarus* и др.) и бентоса (личинки комаров-звонцов). Неполовозрелые особи азиатской корюшки в указанный период года питаются в эстуарии р. Большая преимущественно Harpacticoida и личинками комаров-звонцов, половозрелые – мизидами и креветкой *Crangon septemspinosa*. После нереста, в июне, во время нагула в море, основной пищей корюшки является мойва (более 99 % по весу содержимого желудков), в качестве второстепенной пищи – бокоплавов. Часть отнерестившихся особей питается в это время очень слабо (Максименков, Торанов, 1994).

Вылов. В 1936–1939 гг. в реках Сибири вылавливалось от 1,0 до 1,6 тыс. ц азиатской корюшки. В Обской губе с 1971 по 1980 г. включительно ежегодно добывалось от 58 до 199, в среднем – 136 ц этой рыбы (Гундризер, Иоганзен и др., 1984). В Енисее промысловые концентрации зубатки формируются главным образом от Усть-Порта до залива включительно. С 1946 по 1955 г. здесь ежегодно добывалось в среднем 1,5 тыс. ц, с 1976 по 1985 г. – 370 ц зубатки (Подлесный, 1958; Андриенко, Богданов и др., 1989). В настоящее время промысловые запасы енисейской корюшки невелики (Вышегородцев, 2000). Численность азиатской корюшки, заходящей на нерест в реки Восточной Сибири, окончательно не выяснена. Судя по обилию скатывающихся после нереста личинок, нерестовые скопления этого вида здесь значительны (Кириллов, 1972). В сводке вылова рыб в реках Якутии зубатка не фигурирует (Кириллов, 2002a). Повсеместно в Сибири распространен любительский лов азиатской корюшки, по объемам превосходящий промысловый.

ГЛАВА 8

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА ESOCIDAE – ЩУКОВЫЕ

8.1. Общая характеристика семейства

Для рыб этого семейства характерным является длинное рыло, сочленение нижней челюсти с черепом позади заднего края глаза. В грудных плавниках более 30 лучей. Крупные рыбы, населяющие пресные воды Северного полушария. В ископаемом состоянии известны из пресноводных олигоценовых, миоценовых и четвертичных отложений. В настоящее время семейство представлено пятью видами, из которых два вида – обыкновенная щука и амурская щука, обитают в водах Евразии и четыре вида (в том числе обыкновенная щука) – в Северной Америке (Никольский, 1971). В водоемах Сибири живет только обыкновенная щука.

8.2. Обыкновенная щука – *Esox lucius* Linnaeus, 1758

В Сибири название «щука» обнаружено в документах начала XVIII в. В книге выдельной рыбы Тюмени 1702 г. говорится: «Выделил в ряду рыбы шукъ...»; в десятичных книгах Тюмени 1702–1703 гг.: «Шездесять пуд рыбы шучины...»; в описных книгах 1705 г. рыбных ловель Енисейского уезда: «В той курье ловить рыбу... шуки...» (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D IV–IX – 13–19, P I – 11–17, V I–II – 7–12, A III–VIII – 10–15. Жаберные тычинки короткие и толстые, с расплюсченной вершиной, в числе – 13–45, чаще – 33–39; LL – 105–153, в том числе прободенных – 40–60. Позвонков – 53–63. Кариотип: $2n = 50$, $NF = 50$. Тело удлиненное, торпедообразное, несколько сжатое с боков. Голова крупная, с сильно вытянутым и слегка сплюсненным в дорзо-вентральном направлении рылом. Рот большой, занимает половину длины головы. Нижняя челюсть выдается вперед, сочленяясь с черепом на уровне задней вертикали глаза. Верхняя челюсть заходит за вертикаль переднего края глаза (рис. 27). Многочисленные, острые, загнутые назад зубы расположены на сошнике, межчелюстных, небных костях, нижней челюсти и языке. Жаберные перепонки не прирастают к межжаберному промежутку и не сращены между собой. Это способствует тому, что щука способна заглатывать крупную добычу. Жирового плавника нет. Грудные и брюшные плавники небольшого размера. Окраска тела весьма изменчива и зависит от условий обитания (Никольский, 1971; Гундризер, 1971; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Васильев, 1985; Егоров, 1985; Черешнев, Шестаков и др., 2001; Атлас пресноводных..., 2003).

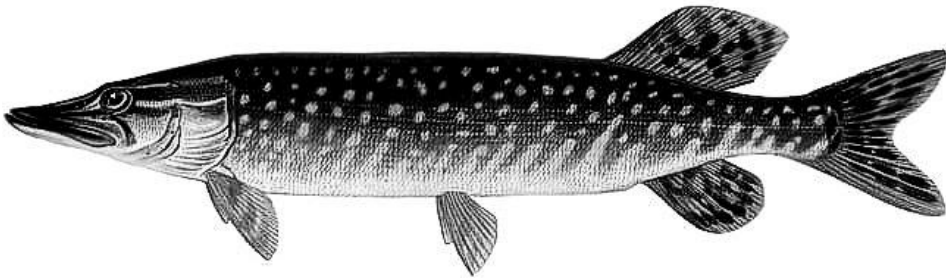


Рис. 27. Обыкновенная щука

Распространение и миграции. Щука – одна из наиболее эврибионтных пресноводных рыб северного полушария. Она распространена по всей Европе, на большей части Северной Азии и Северной Америки. Отсутствует щука в водоемах Пиренейского п-ова и южных районов Югославии, северных районов Англии и западной Норвегии, на о-ве Новая Земля. В пределах территории Сибири обитает от восточных склонов Урала до тихоокеанского побережья. Широко распространена щука в Анадырско-Пенжинском бассейне, периодически встречается в реках Корякии, северо-востока и северо-запада Камчатки, материкового побережья Охотского моря (Черешнев, 1996a, 1998; Черешнев, Шестаков и др., 2001; Грунин, 2003). Отсутствует обыкновенная щука на Сахалине и в водоемах Курильских о-вов (Сафронов, Никифоров, 2003; Шедько, 2002). В бассейне Амура и на Сахалине семейство щуковые представлено только амурской щукой (*Esox reichertii* Dybowski, 1869) (Никольский, 1956; Сафронов, Никифоров, 2003), в озерах и реках Монголии обитают оба вида (Рыбы Монгольской..., 1983; Экология и хозяйственное..., 1985). Подвиды обыкновенной щуки в пределах ареала не выделены.

В бассейне Оби щука обитает повсеместно. В оз. Телецкое и в реках Бия и Катунь она малочисленна, как и в Обской и Тазовской губах, но в среднем и нижнем течении Оби, напротив, многочисленна, особенно в пойменных озерах (Иванова, 1962; Гундризер, 1963, 1971; Гундризер, Коломин и др., 1979; Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984; Веснина, Журавлев и др., 1999). До середины XX в. щука была многочисленна в ряде озер Обь-Иртышского междуречья, прежде всего в оз. Чаны, но в настоящее время она здесь малочисленна в связи с ухудшением условий ее обитания – существенным снижением уровня воды, повышением ее минерализации, заморными явлениями в зимний период (Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Попов, Воскобойников и др., 2005). Начало угнетенного дыхания взрослых особей этого вида рыб наступает при концентрации в воде кислорода 3–2 мг / л, а предел выживаемости равен 0,6–0,3 мг / л (Строганов, 1962; Никольский, 1974). В Малых

Чанах, основном местообитании щуки, концентрация кислорода снижается во второй половине зимы в годы с низким уровнем воды почти до нуля. В Больших Чанах щука выходит зимой в малом числе, поскольку не переносит повышенной минерализации воды.

В низовьях Оби щука обитает как в реках, так и в озерах, но отсутствует в замкнутых заморных карасевых озерах (Судаков, 1977). Обычна в материковых озерах, как правило, олиготрофного типа и на нижних участках небольших рек Ямала, в реках, впадающих в Тазовскую губу (Надым, Пур, Таз), в реках Гыданского п-ова. В годы высоких паводков щука заходит в изолированные от рек озера, где и остается частично, после спада воды, достигая через несколько лет больших размеров в случае отсутствия зимних заморных явлений (Венглинский, 1971; Вышегородцев, 1972; Коломин, 1974а; Попов, 1989а; Богданов, Богданова и др., 2000).

В бассейне Енисея щука распространена от верховьев до Енисейского залива включительно (Гундризер, 1975; Криницын, 1989). Наиболее многочисленна в левобережных притоках таежной зоны (Кас, Сым, Дубчес, Елогуй, Турухан) (Головко, 1971а, б; Глазков, 1977, 1981), но обычна и в притоках лесотундры (Большая и Малая Хета) и тундры (Яра, Пелядка, Танама) (Попов, 1989а). В небольшом числе обитает щука в горных реках верховьев Енисея и в правобережных притоках Нижнего Енисея. Однако в верховьях Подкаменной Тунгуски и Нижней Тунгуски, имеющих на этом участке облик равнинных рек с хорошо развитой системой придаточных водоемов, щука сравнительно многочисленна (Подлесный, 1958; Попов, 1980а, 1983; Попов, 1986, 1990а; Вышегородцев, 2000). Населяет щука многие проточные озера плато Путорана (Сиделев, 1981). Довольно многочисленна она в водохранилищах на Ангаре, в Курейском и Хантайском водохранилищах, есть в соединяющихся с р. Пясиной озерах (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994; Романов, 1980а; Романов, 2004а; Куклин, 1996). В оз. Таймыр и реках, впадающих в Таймырскую губу, щука отсутствует (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985). В бассейне Хатанги повсеместна, но малочисленна. В Хатангской губе ниже р. Форсуновка (20 км от залива) и в р. Котуй не встречается (Лукьянчиков, 1967, 1971).

Обитает щука в прибрежной мелководной зоне Байкала, например в Чивыркуйском заливе, в пелагиаль озера выходит летом в потоке речных вод на расстояние до 10 км от берега. Известна в озерах-спутниках и притоках Байкала, в последних наиболее многочисленна в дельте Селенги. Обычна в бассейнах рек Забайкалья, в том числе в Еравно-Харгинских, Ципо-Ципиканских и Баунтовских озерах, в оз. Орон (Рыбы и рыбное..., 1958; Кожов, 1962; Пронин, 1967; Хохлова, 1967; Карасев, 1987; Сорокин, Сорокина, 1991; Демин, 1996; Структура биоты..., 2006). Для щуки из Байкала, также как и для щуки из других водоемов Сибири, характерна высокая устойчивость к суточным колебаниям температуры воды и содержанию в ней кислорода. Например, по наблюдениям В. Н. Сорокина и А. А. Сорокиной (1991), несколько особей половозрелой щу-

ки, оказавшиеся в изоляции после спада паводка в одной из стариц Селенги, выдерживали суточный перепад температуры воды от 16 до 28 °С, концентрацию кислорода – от 1,4 до 15,0 мг / л, углекислоты – от 0 до 8,9 мг / л и рН – от 7,0 до 8,9, оставаясь при этом активными.

В Восточной Сибири щука является одним из наиболее распространенных видов рыб и заселяет все реки, от верховьев до дельт включительно, и озера с благополучным газовым режимом в зимний период. Обитает она в реках бассейна Охотского моря – Анадырь, Пенжина, Хатырка и др. (Черешнев, 1996а, б; Грунин, 2003).

В бассейне Лены щука наиболее многочисленна в Вилюе, включая Вилюйское водохранилище и его притоки, в бассейне Индигирки – в озерах среднего течения реки и в озерах Сордоннохского плато, в бассейне Колымы – в озерах Колымо-Индигирской низменности. Обитает щука, хотя и в небольшом числе, в бассейне Хромы (Тяптиргянов, 1984). В годы повышенного стока воды сибирских рек щука встречается в опресненной прибрежной зоне морей Северного Ледовитого океана (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Кириллов, 1989, 2002а).

Значительных по протяженности миграций щука в течение жизни не совершает, но в период зимних заморов, которые особенно характерны для Средней и Нижней Оби, щука уходит из зоны дефицита кислорода в незамерзшие водоемы (или незамерзшие участки водоема). Нередко щука переживает период замора в небольших реках, имеющих подземное (ключевое) питание. В уральских притоках Оби – Северная Сосьва, Сына, Войкара и др., щука во избежание гибели от зимнего замора поднимается в верховья этих рек на расстояние 200–500 км от устья (Никонов, 1965).

В реках щука держится в затишной зоне прибрежной полосы основного русла, но чаще – в протоках, старицах, пойменных озерах, как правило, с хорошо развитым сообществом гидрофитов. При высокой численности в придаточной системе и нехватке здесь пищи часть особей щуки выходит в русло реки, что, например, характерно для Оби в ее среднем и нижнем течении. В крупных озерах и водохранилищах Сибири взрослые особи щуки нередко занимают центральную часть, а молодь – зону литорали. В реках Якутии щука встречается не только на участках с замедленным течением, но и, в небольшом числе, на участках с высокими скоростями течения, перекатами и порогами (Кириллов, 1972).

Возраст и рост. Известный предельный возраст щуки в водоемах Сибири – 18 лет. В водоемах бассейнов Оби и Енисея самые крупные экземпляры щуки имели в этом возрасте длину 1,5 м и массу 15 кг и более (Ефимова, 1949; Подлесный, 1958; Гундризер, 1975). Например, щука таких размеров встречалась в оз. Чаны в первой половине XX в. В настоящее время размеры вылавливаемых щук в этом водоеме не превышают 0,8–1,0 м длины и 7–8 кг массы (Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Попов, Воскобойников и

др., 2005). В Вилюе была поймана щука массой 20 кг (Кириллов, 1972). Размеры щуки из некоторых водоемов Сибири приведены в табл. 16.

Таблица 16

Длина и масса тела щуки из некоторых водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет						
	1+	3+	5+	7+	9+	11+	13+
Оз. Телецкое	24	43	56	66	75	89	–
	100	600	1 600	2 600	3 000	6 300	–
Верховья Оби: озера	40	50	75	–	–	–	–
	300	1 100	–	–	–	–	–
Оз. Чаны	34	44	60	–	–	–	–
	354	807	1 900	–	–	–	–
Новосиб. водохр.	30	35	42	–	–	–	–
	300	400	600	–	–	–	–
Средняя Обь	22	41	59	78	–	–	–
	110	667	2 000	4 600	–	–	–
Нижняя Обь	20	43	59	–	–	–	–
	130	690	2 000	–	–	–	–
Енисей	26	46	56	66	–	–	–
	200	700	1 400	2 100	–	–	–
Танама	–	–	40	46	60/	71	83
	–	–	610	1 000	2 400	3 600	5 500
Хантайское водохр.	29	41	55	60	73	84	88
	185	825	1 300	2 300	3 600	6 000	7 700
Нижняя Тунгуска	–	26	41	49	63	–	–
	–	400	600	1 000	2 100	–	–
Хатанга	–	30	38	44	50	–	–
	–	200	500	700	900	–	–
Братское водохр.	27	38	53	62	71	79	82
	210	1 400	2 000	2 800	3 700	5 000	6 000
Селенга	31	43	58	62	–	–	–
	0,2	0,7	1,3	1,7	–	–	–
Баунтовские озе- ра	22	36	49	60	71	–	–
	100	500	1 200	2 200	3 000	–	–
Оз. Орон (бассейн Витима)	–	35	50	57	84	–	90
	–	268	899	1 820	2 950	–	5 133
Вилюй	11	34	52	58	68	–	–
	70	300	1 200	1 700	3 200	–	–
Вилюйское водохр.	18	38	55	65	74	82	97
	67	510	1 400	2 300	3 500	5 300	8 200
Колыма	–	37	49	56	61	–	–
	–	500	1 000	1 600	2 100	–	–

Примечание. Таблица составлена по данным А. Н. Гундризера с соавт., 1981 (оз. Телецкое), З. А. Ивановой, 1962, Л. В. Весниной с соавт., 1999 (верховья Оби), В. А. Воскобойникова с соавт., 1986 (оз. Чаны), А. Н. Петкевича, 1958 (Новосибир-

ское водохранилище), А. Н. Гундризера, 1963 (Средняя и Нижняя Обь), А. В. Подлесного, 1958 (Енисей), В. И. Головки, 1972 (Турухан), П. А. Попова, 1989а (Танама), О. М. Ледаева, 1982 (Хантайское водохранилище), В. А. Попова, 1983 (Нижняя Тунгуска), Ф. В. Лукьянчикова, 1967 (Хатанга), А. М. Мамонтова, 1967 (Братское водохранилище), Л. В. Хохловой, 1967 (Селенга), А. Г. Скрябина, 1977 (Баунтовские озера), Ю. Е. Калашникова, 1978 (оз. Орон), Ф. Н. Кириллова, 1972 (Виллой), А. Ф. Кириллова, 1989 (Виллойское водохранилище), А. С. Новикова, 1966 (Кольма).

Как и следовало ожидать, щука растет существенно лучше в хорошо прогреваемых и соответственно высококормных водоемах, расположенных, как правило, в лесостепной и таежной зонах Сибири. Например, заметно снижаются длина и масса щуки в одних возрастных группах с продвижением с юга на север в левобережье Енисея – от Турухана до Танама включительно (Попов, 1989а). Сравнительно хорошо растет щука в Чивыркуйском заливе оз. Байкал: в 2+ длина рыб колеблется в пределах 36,5–61 см, в 3+ – 52–71, в 4+ – 60–80, в 5+ – 66–90, в 6+ – 74–100 см (Овенс, Пронин, 1997). В олиготрофных водоемах Сибири щука в течение всей жизни растет медленно. Так, в горных озерах Тувы щука в начале второго года жизни (в середине мая) имеет лишь около 10 г массы (Гундризер, 1978а). Небольшими размерами отличается щука из рек и озер побережья Охотского моря: в 10+ длина рыб составляет 51–79 см, масса – 1,0–2,8 кг (Черешнев, Шестаков и др., 2001; Грунин, 2003); щука в 23+ из р. Танюер имела 113 см и 9 кг, из р. Великая – 79 см и 3,2 кг (Черешнев, Шестаков и др., 2001). Снижение темпа роста и ряда других показателей (возраст наступления половой зрелости, плодовитость и др.) биологии щуки при ухудшении условий ее обитания выявлено для этого хищника и в европейской части ареала (Попова, 1971).

Размножение. В условиях хорошо развитой кормовой базы, щука становится половозрелой на 2–3-м году жизни, в малокормных водоемах – на 3–5-м году (Ефимова, 1949; Попова, 1965, 1971, 1979, 1982). В оз. Телецкое массовая половозрелость щуки наступает в 3+–5+ (Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984), в верховьях Оби и в оз. Чаны – в 2+–3+ по достижении 500–750 г массы (Воскобойников, Гундризер и др., 1986), в Средней и Нижней Оби – в 2+–4+ при минимальной длине 35–40 см и массе 500–700 г (Ефимова, 1949; Гундризер, 1963, 1971; Новиков, 1965; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Матковский, 1997), в Надыме – в 3+–4+ (Коломин, 1974а).

В Енисее щука созревает в 3+–4+ при 35–40 см длины и 350–620 г массы, но в низовьях реки – в 5+, а в горных озерах Тувы при длине 52 см и массе около 1 500 г (Гундризер, 1975; Вышегородцев, 2000). В Братском водохранилище щука становится половозрелой в 1+–3+ при 50–60 см длины и 1 500–2 000 г массы (Мамонтов, 1977), в Хантайском водохранилище – в 5+–6+ при 43–54 см и 980–1 700 г (Ледаев, 1980, 1992), в бассейне Хатанги – в 4+–5+ при 33–38 см и 350–700 г (Лукьянчиков, 1967), в Чивыркуйском за-

ливе Байкала – в 4+ при 44 см (Калягина, Петерфельд, 1998), в Селенге – в 4+ (Хохлова, 1967), в озерах верховьев Витима – в 2+–4+ (Карасев, 1987), в оз. Орон – в массе в 6 лет (Структура биоты..., 2006), в бассейне Вилюя и Колымы – в 3+–4+ (Новиков, 1966; Кириллов, 1972). Зависимость возраста наступления половой зрелости щуки от условий ее жизни хорошо проявляется при сравнении этого показателя с юга на север в левобережье Енисея: в таежных притоках – реках Кас, Сым, Дубчес, Елогуй и Турухан щука нерестится в массе с 2+–3+, в притоках лесотундры (Большая и Малая Хета) – с 4+–5+, тундры (Яра, Пелядка, Танама) – с 6+–7+ (Головко, 1971а, б; Глазков, 1977, 1981; Попов, 1989а).

Нерестится щука в водоемах Сибири раньше всех других видов рыб, в большинстве случаев – за несколько дней до или сразу за распалением льда. Как и в других частях ареала (Зайцев, 1956; Попова, 1971), сроки нереста щуки в водоемах Сибири прежде всего определяются температурой воды и уровнем паводка. Нерест происходит в прибрежной зоне на наиболее мелководных (нередко 5–10 см) свежезалитых участках, при температуре воды 3–6 °С. В водоемах европейской части России щука начинает выметывать икру при температуре воды не ниже 4 °С (Дрягин, 1949; Доманевский, 1958). Например, в днепровских водохранилищах начало нереста щуки отмечено при температуре воды 6 °С, в низовьях Волги – при 6,2–10 °С (Владимиров, Сухойван и др., 1963). В Иргиз-Тургайских озерах Казахстана массовый нерест этого вида рыб наблюдается в диапазоне температур воды от 9 до 14 °С (Шиленкова, 1956).

Поведение щуки во время нереста в водоемах Сибири изучено слабо, в связи с чем небезынтересно отметить, что, например, в днепровских водохранилищах нерест у этого вида рыб носит групповой характер. В период вымета икры, на площади 100 м² в размножении одновременно принимают участие до 25 производителей щуки. Рыбы плавают группами, каждая из которых состоит из одной самки и двух – пяти самцов. В случае, если температура воды на нерестилище повышается до 18–20 °С, нерест щуки на мелководьях прекращается и она уходит на большие глубины с более низкими температурами воды. С понижением температуры воды в прибрежной зоне к вечеру того же дня производители вновь возвращаются на эти участки и продолжают нерест. Наблюдается он и в ночное время суток. Самки щуки сразу после вымета икры покидают нерестилища, а самцы в значительном числе остаются в их пределах, в результате чего в период массового нереста наблюдается преобладание самцов над самками (Владимиров, Сухойван и др., 1963).

В условиях низовьев Оби щука откладывает икру за один прием, а самцы принимают участие в нересте несколько раз, поскольку сперма в молоках созревает не одновременно. Икра выметывается одной самкой на площади диаметром до 10–12 м, причем на одной и той же площади откладывает икру не-

сколько самок (Гундризер, Иоганзен и др., 1984). В олиготрофном оз. Телецкое массовый нерест щуки наблюдается во второй половине мая (Гундризер, Иоганзен и др., 1981), в верховьях Оби – во второй половине апреля, в быстро прогреваемых Чано-Барабинских озерах – в конце апреля – первой декаде мая, в водоемах Средней Оби – в первой половине мая (Гундризер, 1963, 1971), Нижней Оби – во второй половине мая – начале июня при прогреве воды до 4–6 °С (Ефимова, 1949; Никонов, 1965), в Енисее на участке Красноярск – Ворогово – во второй половине мая, в низовьях этой реки – в первой половине июня (Подлесный, 1958). В водоемах северных широт щука нерестится существенно позднее. Например, в реках Гыданского п-ова и Восточной Сибири – с 20 июня до 5–8 июля (Кириллов, 1972; Кириллов, 1989; Попов, 1989*a*), в Хатанге – во второй половине июня, в Хатангском заливе и губе – в первой декаде июля при температуре воды 5–7 °С (Лукьянчиков, 1967).

В Братском водохранилище нерест щуки начинается в конце апреля при температуре воды ниже 1 °С и заканчивается в конце мая при температуре воды 6–10 °С; массовый нерест проходит в течение 3–4 суток, чаще всего в первой декаде мая (Мамонтов, 1977). В условиях Хантайского водохранилища наблюдается два пика массового нереста щуки: в конце мая – начале июня в притоках при температуре воды 6–11 °С (в это время водохранилище покрыто льдом) и в конце июня – начале июля в прибрежной зоне водохранилища при температуре воды 6–14 °С, обычно в местах впадения ручьев, на глубине 15–70 см (Ледяев, 1992).

В районе Селенги начало нереста щуки приходится на первые числа мая (Сорокин, Сорокина, 1991), в Чивыркуйском заливе и севернее она нерестится в последней декаде мая (Калягина, Петерфельд, 1998), в притоках Северного Байкала и в Ивано-Арахлейских озерах – в апреле – мае (Карасев, 1966), в оз. Орон – с последних чисел мая до 5–15 июня (Калашников, 1978, Структура биоты..., 2006). В Вилуйском водохранилище начало нереста щуки отмечено в последних числах мая при температуре воды 1,7 °С; в это время большая площадь водохранилища покрыта льдом; массовый нерест наблюдался по открытой воде при температуре воды 2,5–6,7 °С, на глубине 1–2 м (Кириллов, Кириллов и др., 1979).

В озерно-речной системе Забайкалья производители щуки концентрируются за несколько дней перед нерестом в озерах на участках впадения в них рек, в протоках между озерами, в курьях. Как только в реках начинает подниматься уровень воды, щука заходит в них («идет на воду»). Начало нереста в реках этого района отмечено с 20 апреля при температуре воды 3,6–4,1 °С. В озерах и протоках между ними нерест начинается в первых числах мая при температуре воды 3,8–6 °С, но разгар нереста приходится на середину, а в ряде озер – на конец мая и даже начало июня, когда температура воды заметно

повышается. Обычные места нереста – мелководные (1–2 м), покрытые прошлогодней растительностью (осока, камыш, тростник, манник) заливы, протоки и предустьевые участки рек с песчаными и галечными грунтами. Икромет начинается во второй половине дня и продолжается до утра следующего дня (Карасев, 1987).

В среднем течении р. Анадырь нерест щуки начинается после ледохода в конце мая, при температуре воды 4–5 °С. Общая продолжительность нереста около трех недель. В нижнем течении р. Анадырь и реках Канчалан и Великая сроки нереста щуки сдвинуты на середину июня (Черешнев, Шестаков и др., 2001).

Плодовитость щуки из водоемов Оби колеблется от 3 до 172 тыс. икринок, у самок массой 9–10 кг она достигает более 300 тыс. икринок (Ефимова, 1949; Гундризер, Иоганзен и др., 1984). В Надыме ИАП щуки составляет 23–87 тыс. икринок (Коломин, 1974а), в оз. Чагытай (Тува) у рыб в 4+–6+ – 21–31, в 16+ массой 14 кг – 230 (Гундризер, 1975), в Турухане – 8,5–98 (Головко, 1971а, б, 1973а), в Танаме – 21–156 (Попов, 1989а), в Братском водохранилище в 4+ – 22, в 7+ – 128 (Мамонтов, 1977), в Хантайском водохранилище в 4+ – 14–17, в 8+ – 22–41, в 13+ – 51–148 (Ледяев, 1992), в Байкале: в Чивыркуйском заливе – 29–92, в Истокском соре – в 3+ – 8–19, в р. Селенга в 2+–9+ – 7–270 (Хохлова, 1967; Калягина, Петерфельд, 1998), в оз. Орон – 53–86, в Ивано-Арахлейских озерах – 3,7–57 (у рыб массой 16 кг – 500–700) (Карасев, 1966; Егоров, 1985), в водоемах в бассейне Вилюя – 16–65, в Вилюйском водохранилище – 5,5–211 (Кириллов, 1972; Кириллов, 1989), в Колыме – 8,4–32,3 (Новиков, 1966), в бассейне р. Анадырь: в протоке Щучья в 6+–14+ длиной 59–98 см – 26–142, в р. Тюрнюр в 7+–21+ длиной 50–100 см – 14,5–150 тыс. икринок (Черешнев, Шестаков и др., 2001).

Икринки щуки имеют желтоватый цвет, сходный с цветом прошлогодней растительности, их диаметр после оплодотворения составляет от 2 до 3,5 мм. Выметанная икра сначала приклеивается к прошлогодней свежезалитой растительности, реже – на кустарники, затем теряет клейкость и падает на дно, где и продолжает развиваться среди остатков растительности (Дрягин, 1949; Никонов, 1965; Гундризер, Иоганзен и др., 1984).

На выживаемость отложенной икры сильное влияние оказывает величина весеннего паводка – в годы с высоким и продолжительным паводком и площадь нерестилищ и процент выживания выметанных икринок увеличиваются. В итоге поколение щуки такого года бывает многочисленным (Никонов, 1965; Новиков, 1966). В случае быстрого падения уровня воды в водоеме в тот, относительно короткий период, когда икра находится в толще воды на растительности, она может обсохнуть и погибнуть. Повышение уровня воды над отложенной икрой, как правило, не оказывает на нее отрицательного

влияния, но срок инкубации удлиняется. Кратковременное вмерзание икры щуки в лед не всегда приводит к летальному исходу оплодотворенных икринок (Захарова, 1955; Цит. по: Матковский, 1997).

Инкубационный период длится от 7–10 до 18–20 суток, в зависимости от условий развития икринок щуки, прежде всего температуры воды. Например, в Братском водохранилище икра, отложенная в начале мая, развивается около 40 суток, а отложенная в середине мая – около 30 суток (Мамонтов, 1977). В инкубационных аппаратах Сес-Грина, поставленных в р. Ариштовка (приток оз. Большой Уват – левобережье Средней Оби), искусственно оплодотворенная икра щуки развивалась 9 суток при средней температуре воды 12 °С (Кугаевская, 1971). При выращивании щуки в прудах на территории Алтайского края инкубационный период при температуре воды 11–12 °С длился 20–21 суток (Морузи, Фефелкин и др., 2001). В водоемах европейской части России развитие оплодотворенной икры щуки при 10 °С продолжается 10–12 суток, при охлаждении воды во время заморозков ниже 4–5 °С икра погибает (Бурмакин, 1958; Цит. по: Владимиров, Сухойван и др., 1963).

Икринка щуки во время развития вращается в оболочке, что способствует более успешному газообмену эмбриона (Котляревская, 1969). Вылупившаяся предличинка длиной около 8 мм имеет крупный желточный мешок с сильно развитой на его поверхности сетью кровеносных сосудов, играющих роль личиночного органа дыхания. Непосредственно после выклева личинки приклеиваются к растениям и некоторое время висят неподвижно. Через 7 суток после выклева содержимое желточного мешка расходуется и при длине около 1,5 см личинка переходит к активному питанию. Малек щуки в условиях пойменных водоемов Средней Оби к середине лета достигает 10–12 см длины, к осени – 19–21 см длины и 60–100 г массы, к концу первого года жизни – 25 см и 150 г, к концу второго года жизни – 35–40 см длины и 500–600 г массы (Гундризер, Иоганзен и др., 1984). В олиготрофных водоемах Сибири молодь, да и взрослая щука растут медленно. Например, в горных озерах Тувы щука в начале второго года жизни (в середине мая) имеет лишь около 10 г массы, а половозрелой щука в этих водоемах становится на год-два позже, чем обская щука (Гундризер, 1978а).

Питание. Молодь щуки питается в первые месяцы жизни зоопланктоном, организмами нектобентоса и бентоса, но уже в возрасте 2–3 месяцев в ее пище значительный удельный вес начинает занимать молодь рыб. В условиях аквариума мальки щуки на 15-й день жизни охотились за личинками рыб, в том числе своего вида (Никонов, 1965). В пойменных водоемах Оби мальки щуки длиной 2,5–3,0 см начинают активно хищничать. В это время они встречаются повсеместно по заросшему растительностью мелководью, наиболее крупные из них подходят к истокам вытекающих из озер ручьев, где активно питаются молодь рыб: плотвы, ельца, окуня, щуки и др. (Гундри-

зер, Коломин и др., 1979). Такому характеру питания молоди щуки способствует то, что личинки щуки выклеваются из икринок на неделю-две раньше, чем карповые и окуневые рыбы, и в дальнейшем развитии всегда превосходят размеры своих жертв. Например, в р. Северная Сосьва (низовья Оби) мальки щуки в середине лета имеют среднюю длину 8,5 см, плотвы – 3,0, окуня – 3,8, ерша – 1,8 см (Никонов, 1965). Молодь окуня и ерша длиной 5–6 см для сеголетков щуки таких размеров недоступна (Убаськин, 1978). В системе оз. Орон (бассейн р. Витим) молодь щуки в первый год жизни активно потребляет в пищу беспозвоночных и лишь к концу второго года становится облигатным хищником (Структура биоты..., 2006). В Колыме щука начинает питаться молодью рыб при достижении сеголетками щуки около 6 см длины и 3 г массы (Новиков, 1966).

Скорость переваривания пищи у молоди щуки зависит от ее физиологического состояния, температуры воды и размеров жертвы. При температуре воды 11–17 °С время переваривания рыб (карповых и окуневых) составляет 2 суток, при 18 °С и выше – сутки (Убаськин, 1978).

В водоемах Средней Оби пища однемесячных мальков щуки состоит из зоопланктона и диатомовых водорослей (57 % по весу пищевого комка), зообентоса (41 %), на долю мальков рыб разных видов приходится 2%. Через месяц по достижении длины 7–9 см основу питания мальков щуки составляет молодь рыб (44 % по весу), зообентос (37 %) и зоопланктон (18%). Годовики щуки потребляют почти исключительно молодь рыб (карповых, ерша, окуня, судака, щуки), в меньшей степени представителей зообентоса. Разнообразен состав пищи сеголетков щуки и в Нижней Оби – наряду с организмами зообентоса (личинки тендипедид, ручейников, поденок, мух, жуки и др.) в него входят и мальки ельца, плотвы, щуки, реже – налима и пеляди. В конце июля молодь щуки в низовьях Оби полностью переходит на хищничество (Сальдау, 1949; Матковский, 1997).

Взрослая щука питается в Оби в основном карповыми, прежде всего плотвой – одним из наиболее многочисленных видов рыб этой реки, а также ершом, окунем, молодью щуки. В оз. Телецкое щука до 5+–6+ поедает в основном голяна, ельца и окуня, щука более старших возрастов – преимущественно сигов и налима (Гундризер, Йоганзен и др., 1984). В малокормных материковых озерах в бассейне Надыма рацион питания щуки состоит преимущественно из беспозвоночных бентоса и молоди своего вида (Коломин, 1974a).

Следует отметить, что в целом для Обского бассейна явление каннибализма у щуки развито слабо в связи с хорошими возможностями ее питания здесь другими видами рыб. Потребление обской щукой в качестве основного корма плотвы связано с тем, что большая часть жизненного цикла этой рыбы проходит в значительной степени в тех же биотопах, где обитает щука. Здесь же держится окунь, молодь язя и ельца. Взрослые особи язя и ельца выходят из

пойменных водоемов в основное русло реки сразу же с началом спада воды, в связи с чем их роль в питании щуки снижается. В низовьях Оби, особенно в уральских нерестовых притоках, щука потребляет в значительных количествах сиговых рыб – тугуна, пелядь, сига-пыжьяна (Никонов, 1965). Во время охоты на рыб щука нередко не может поймать жертву, но ранит ее. Особенно часто это наблюдается в мае, когда у щуки происходит смена зубов. Крупные особи щуки охотятся не только на рыб, но могут напасть и на водоплавающих и околоводных птиц, мышевидных, ондатру, водяных крыс, кротов (Никонов, 1965). В большинстве водоемов в бассейне Оби, особенно в ее среднем и нижнем течении, взрослая щука не вступает в существенную пищевую конкуренцию с другими хищными видами рыб. Высокопродуктивные пойменные водоемы Оби служат хорошим местом для нагула щуки и пищевой фактор не является лимитирующим для роста ее численности. Однако в случае высокой концентрации щуки в этих водоемах, часть рыб выходит в русло реки, где условия питания существенно хуже (Матковский, 1997).

Наиболее интенсивно щука питается (и растет) в Оби сразу после нереста и с середины июля по октябрь включительно, когда водоемы мелеют и концентрация рыб – объектов питания щуки, в них возрастает. В июне и первой половине июля интенсивность питания щуки сравнительно невысокая, причем в рационе, наряду с рыбами, в это время встречаются беспозвоночные (щитень и др.) (Никонов, 1965; Матковский, 1997; Гундризер, Коломин и др., 1979).

В левобережье Енисея спектр питания взрослой щуки расширяется при продвижении с юга на север: в Турухане он состоит из 9–10 компонентов, с преобладанием по частоте встречаемости и удельному весу в желудочно-кишечных трактах щуки карповых рыб, а в реках тундры (Яра, Пелядка, Танама) – из 14–15 компонентов, с преобладанием сиговых рыб. Эти различия связаны с ухудшением условий питания щуки в водоемах тундры – существенно меньшей здесь суммарной численностью рыб (Попов, 1989а). В правобережных притоках Нижнего Енисея, в которых численность всех видов рыб сравнительно невысокая, взрослая щука, помимо рыб, нередко потребляет в качестве дополнительной пищи и беспозвоночных нектобентоса (бокоплав) и бентоса (личинки стрекоз и ручейников, моллюски, смываемые в воду дождевые черви и др.) (Коновалова, Попов, 1983). В Хантайском водохранилище щука питается наиболее активно в июле–октябре, наименее активно – в зимний период. Основу пищевого рациона щуки в этом водоеме в течение всего года составляют сиговые рыбы (Ледяев, 1992).

В Иркутском водохранилище летом щука активно поедает песчаную широколобку и гольяна, в меньшей степени других рыб: плотву, окуня, желтокрылку, щуку, щиповку, леща. В Братском водохранилище, помимо названных рыб, в желудках щуки обнаружены елец, налим, ерш, единично крупнозубая бурозубка (Тугарина, Купчинская, 1977).

В Байкале мальки щуки переходят на питание молодью мирных рыб (в основном карповых и окуневых) по достижении длины 4–5 см. Взрослая щука в озере является облигатным хищником (Сорокин, Сорокина, 1988). В литорали Северного Байкала основу летнего питания взрослой щуки составляют рыбы, прежде всего бычки-подкаменщики, а также молодь налима, ельца и хариуса (Тугарина, Купчинская, 1977). В дельте Селенги щука в возрасте до 5 лет потребляет малоценных рыб, по наблюдениям А. И. Демина (1996) в августе 1993 г. – преимущественно многочисленного на этом участке реки ротана; максимальные размеры жертв составляли 16 см длины (*ad*) и 80 г массы. По данным Л. А. Устюжаниной-Гуровой (1971а), на Селенгинском мелководье в летнем питании щуки первое место по частоте встречаемости занимают песчаная широколобка и плотва, но по весу в желудках – молодь омуля. Зимой щука наряду с рыбой (окунь, щиповка, песчаная широколобка, плотва, щука) питается в этом районе и амфиподами.

В Забайкалье в озерах Баунтовской системы взрослая щука питается в основном наиболее массовыми видами рыб: сига́ми, ряпушкой, плотвой, окунем, ершом (Скрябин, 1977). В Ивано-Арахлейских озерах в рацион щуки входят все обитающие здесь виды рыб; особи щуки длиной до 40–50 см чаще поедают молодь рыб длиной 5–12 см, у более крупных щук размеры жертв больше; иногда в пище этого хищника встречаются ручейники, пиявки и лягушки. Сравнительно активно питается щука в озерах и зимой (Карасев, 1987).

В среднем течении Лены щука в массе потребляет ельца, окуня и ерша, в Вилюе – ельца и плотву, а также сибирскую миногу. В Вилюйском водохранилище щука в зимние месяцы (октябрь–январь) довольно активно потребляет в пищу молодь окуня, налима, сига, в меньшей степени – плотву и молодь щуки (Суханова, 1983; Кириллов, 1989). В большинстве водоемов Якутии щука в течение всей своей жизни наряду с рыбами, составляющими основу ее питания, потребляет беспозвоночных бентоса и нектобентоса, доля которых в пище щуки возрастает при недостатке рыбного корма. Нередко в желудках взрослой щуки из водоемов Якутии встречается в большом числе молодь собственного вида (Кириллов, 1972). В условиях р. Анадырь молодь щуки переходит на хищный тип питания при достижении 14–15 см длины и 30–40 г массы, но и у половозрелой щуки в составе пищи могут присутствовать беспозвоночные (Черешнев, Шестаков и др., 2001).

Интенсивность питания щуки в первые годы жизни (до 4–5 лет) выше, чем в последующие годы (Кузьмич, 1971; Купчинская, 1972). Совсем или почти совсем не питается щука во время нереста и зимой в заморных водоемах при снижении в воде концентрации кислорода (Матковский, 1997). Ранее считали, что снижение активности питания щуки в летний период связано со сменой зубов, однако затем было установлено, что главная причина этого – повышенная температура воды (Попова, 1965; Терешенков, 1972). Однако высокий процент

особей щуки с пустыми желудками может встречаться летом как в водоемах с повышенной температурой воды, так и с сравнительно низкой. Такого рода факты, выявленные, например, для щуки из системы Баунтовских озер (Скрябин, 1977), объясняются ритмикой питания щуки, как и многих других хищных рыб (Мантейфель, Гирса и др., 1965). Не прекращает питаться щука в незаморозных водоемах Сибири и зимой, хотя интенсивность питания ее в это время заметно ниже, чем в период открытой воды, а рост рыб практически прекращается (Ефимова, 1949; Никонов, 1965). Наиболее серьезными конкурентами взрослой щуки на почве питания в водоемах Сибири являются нельма, налим (особенно в зимний период) и окунь (Матковский, 1997).

Вылов. В верховьях Оби в пределах Алтайского края промысловые уловы щуки в середине XX в. достигали 500–700 ц в год. Начиная с 1980 г. уловы существенно снизились, прежде всего, в связи с наступлением неблагоприятного гидрологического периода, а также в связи с чрезмерно интенсивным выловом производителей щуки перед нерестом и во время него. В 1990–1994 гг. в ежегодной статистике вылова фигурировало лишь 28 ц щуки (Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003).

В водоемах Тюменской области максимальная величина добычи щуки (115 тыс. ц) отмечена в 1948 г. В настоящее время уловы щуки в пределах области не превышают 50 тыс. ц, а ее оптимальный вылов оценивается для этого региона Западной Сибири в 20–25 тыс. ц в год. В целом, в бассейне Оби в 1951 г. было добыто 87 тыс. ц щуки, в 1999–2002 г. – от 25,7 до 32,7 тыс. ц в год (Никонов, 1965; Матковский, 1997; Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В бассейне Енисея (без учета водохранилищ) с 1976 по 1985 гг. ежегодно добывалось от 3,0 до 4,5 тыс. ц щуки, с незначительными колебаниями уловов по годам (Андриенко, Богданов и др., 1989).

В водоемах Иркутской, Читинской областей и республики Бурятия с 1938 по 1963 г. вылов щуки колебался в пределах 1,8–8,8 тыс. ц, в среднем составляя 3,7 тыс. ц в год (Егоров, 1985).

В реках и озерах Восточной Сибири в пределах Якутии в 1942 г. было добыто 1,3 тыс. ц щуки, в 1946 г. – 3,0, в 1956 г. – 1,3, в 1966 г. – 5,0, в 1976 г. – 7,1, 1986 г. – 6,6, в 1996 г. – 2,3, в 2000 г. – 1,6 тыс. ц. Наибольший вылов этой рыбы за период с 1941 по 2000 г. – 8,5 тыс. ц, отмечен в 1979 г. Неуклонное падение уловов щуки началось с 1992 г., что связано не с падением ее численности в водоемах, а в силу экономико-организационных причин (Кириллов, 2002а, б).

В бассейне р. Анадырь наибольший годовой улов щуки отмечен в 1983 г. – 816 ц. Интенсивность промысла все годы невысокая. По экспертной оценке (Черешнев, Шестаков и др., 2001), добыча щуки в реках Анадырского лимана может быть увеличена до 5,0 тыс. ц в год.

В сибирских водохранилищах численность щуки была сравнительно высокой лишь в первые годы их существования (Кириллов, 1977; Ольшанская, 1977; Романов, 1980а; Кириллов, 1989; Куклин, 1996а, б; Романов, Карманова и др., 2000; Романов, Карманова, 2001, 2004). Так, в Новосибирском водохранилище в 1959 г. выловлено 113 ц щуки, в 1964 г. – 728, в среднем с 1959 по 1968 г. – 368 ц в год, в 1971 г. – 65 ц, в 1985 г. – 21, в 1995 г. – 2 ц (Попов, Визер и др., 2000). В Красноярском водохранилище в первые годы после его заполнения (1970 г.) ежегодно добывалось до 510 ц щуки, но в конце XX в. уловы не превышали 10–15 ц и лишь в многоводные годы начала XXI в. достигали 35 ц в год (Вышегородцев, Космаков и др., 2005). В Хантайском водохранилище щука доминировала в промысловых уловах с 1976 по 1988 г. Ее максимальный вылов отмечен в 1981 г. – 3,5 тыс. ц, что составило 79,2 % от годовой добычи всех видов рыб в водоеме. В последующие годы численность щуки в этом водохранилище снизилась и лидерство по величине вылова перешло к налиму (Романов, 1988а; Романов, Карманова и др., 2000; Романов, Карманова, 2001, 2004). В Вилюйском водохранилище в 1973 г. было добыто 2,2 тыс. ц щуки, в 1975 г. – 3,8 (максимум за все годы существования водоема), в 1980 г. – 0,5 тыс. ц. В связи с преобладанием в уловах особей старших возрастов, произошло омоложение стада и уменьшение средней длины и массы щуки: в 1972 г. средние размеры рыб в уловах равнялись 70 см длины и 3 600 г массы, в 1982 г. – 50 см и 1 100 г. В 1989 г. промысловые запасы щуки в Вилюйском водохранилище оценивались величиной в 250 ц в год (Кириллов, 1989).

Причины колебания численности щуки во всех сибирских водохранилищах в принципе одни и те же. Увеличение численности происходит в связи с резким возрастанием в первые годы существования этих водоемов площади пригодных для нереста щуки участков, хорошими условиями развития ее молоди на мелководье, увеличением кормовой базы. Причины спада численности щуки – постепенное уменьшение площади нерестовых участков в результате активно развивающихся абразионных процессов, низкий уровень воды и его колебания в период нереста, сокращение площади зарастания водной растительностью, возрастание конкуренции на почве питания со стороны других хищных рыб (окуня, судака) (Ефимова, 1949; Никонов, 1965; Гундризер, 1971; Фортунатова, Попова, 1973; Кириллов, 1989; Кириллов, Ледаев и др., 1989; Попов, Визер и др., 2000; Попов, 2005а).

ГЛАВА 9

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА CYPRINIDAE – КАРПОВЫЕ

9.1. Общая характеристика семейства

Рыбы семейства карповые входят в отряд карпообразных рыб (Cypriniformes). Помимо карповых в этот отряд включены еще 3 семейства: чукучановые (в пресных водах России представлено четырьмя видами), балиториевые (4 вида) и выюновые (10 видов) (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003).

Рыбы отряда карпообразных отличаются от рыб других отрядов прежде всего наличием «веберова аппарата» – четырех пар подвижно сочлененных косточек, выполняющих роль передаточной системы вибрации плавательного пузыря к лабиринту внутреннего уха рыб. Если органом боковой линии рыбы воспринимают низкочастотные (5–25 Гц) колебания среды, то посредством веберова аппарата – звуковые волны с частотой от 16 до 13 000 Гц (Никольский, 1971, 1974a).

Плавательный пузырь карпообразных разделен на две неравные части (переднюю и заднюю); задняя часть у большинства этих рыб соединена с кишечником посредством специальной трубки – выроста кишечника (ductus pneumaticus). По этому признаку карпообразных включают в группу открытопузырных рыб. Брюшные плавники у карпообразных расположены обычно за грудными на брюхе. Колючки, как правило, отсутствуют, а если имеются, то только одна (в спинном плавнике иногда две); в брюшных плавниках колючек не бывает. Тело покрыто циклоидной чешуей или голое, или покрыто костными шипиками и пластинками. Карпообразные населяют воды Северной и Южной Америки, Европы, Азии, Африки и Австралии. Большинство пресноводные. Отряд включает 4 подотряда: харациновые; электрические угри; сомовидные; карповидные. Всего в отряде насчитывается более 5 тыс. видов (Никольский, 1971).

У рыб семейства карповых, как и у представителей других семейств подотряда карповидные, зубы на челюстях отсутствуют, но сравнительно хорошо развиты зубы на нижнеглоточных костях. Эти зубы расположены в 1–3 ряда и служат вместе с жерновком (роговидное образование на нижней стороне черепа) для перетирания пищи. Рот у карповых рыб окаймлен только межчелюстными костями. Усики или нет, или не более двух пар (только у живущих в бассейне Амура и водоемах Китая пескарей рода *Gobiobotia* число усиков больше). Плавательный пузырь обычно крупный и, за немногими исключениями, его передняя часть не заключена в костную капсулу (имеется у некоторых даль-

невосточных пескарей из родов *Saurogobio*, *Gobiobotia* и др.). Тело покрыто циклоидной чешуей, реже – голое. Пресноводные и солоноватоводные рыбы. Населяют водоемы Африки, кроме Мадагаскара, Северной Америки, Европы, Азии на юг до «линии Уоллеса»). Нет карповых, кроме завезенных, в Австралии и Южной Америке. В пресных водах России из рыб семейства карповых обитает 85 видов, в водоемах Сибири – 19 видов (Никольский, 1971; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003; Попов, 2005a).

9.2. Лещ – *Abramis brama* (Linnaeus, 1758)

В древнерусском языке впервые название лещь встречается в 1460 г.: «Сто судаковъ да сто лещовъ». Подлещик – название мелкого или молодого леща, в русском языке существует с конца XVII в.: «Уха подлещиковая изъ живыхъ» (1699 г.) (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D III – 8–12, P I – 13–17, V II – 7–9, A III – 16–30. Жаберных тычинок – 18–28; LL – 49–60. Глоточные зубы однорядные: 5–5, 6–5 или 5–6, редко – двурядные: 2.5–5.2. Позвонков – 41–47 (Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип: $2n = 50$, $NF = 80$ (Васильев, 1985). Сравнительно крупная рыба с высоким телом, сжатым с боков. Голова небольшая. Спина за затылком резко поднимается вверх, особенно у взрослых особей (рис. 28). Рот полунижний, небольшой, но способен сильно выдвигаться, образуя направленную вниз трубку. В период размножения у самцов появляется брачный наряд в виде эпителиальных бугорков, расположенных на голове, жаберных крышках и по бокам туловища (Бабуева, 1969; Никольский, 1971; Купчинский, 1987).

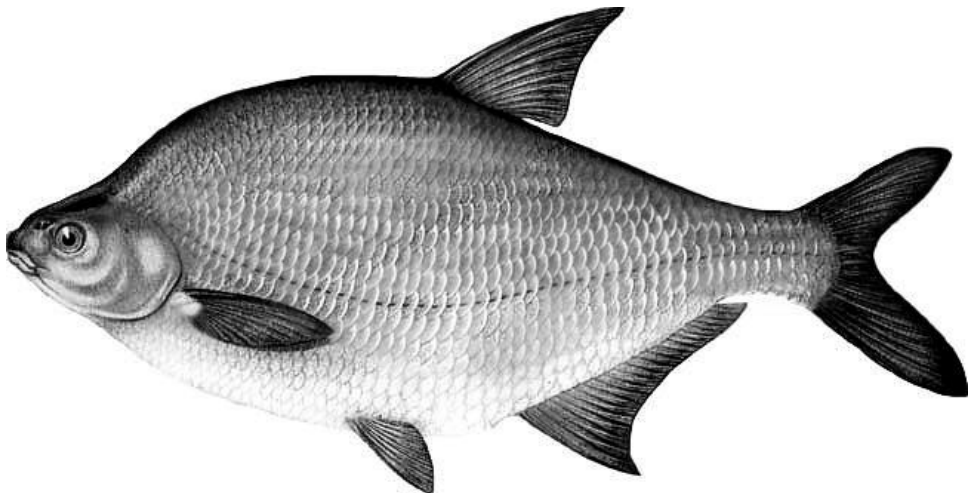


Рис. 28. Лещ

Распространение. В Европе лещ (*A. brama*) обитает к востоку от Пиренеев и к северу от Альп – в реках, озерах и опресненных участках морей. В бассейне Амура этот лещ отсутствует, но широко распространен здесь черный амурский лещ [*Megalobrama terminalis* (Richardson, 1846)] и белый амурский лещ [*Parabramis pekinensis* (Basilewsky, 1855)] (Никольский, 1956, 1971; Атлас пресноводных..., 2003).

В Сибири лещ является видом-акклиматизантом. История его вселения в пределы Сибири в период до 1950 г. изложена в работе Б. Г. Иоганзена и А. Н. Петкевича (1951). Впервые восточнее Урала – в систему р. Исеть – левый приток Тобола, лещ был завезен из водоемов Европейской части России еще в середине XIX в. (Иоганзен, Петкевич, 1951, 1968). Но планомерные работы по интродукции леща начались в первой трети XX столетия. В частности, в 1928 г. леща завезли из рек Уфа и Белая в оз. Сартлан (22 экз. в 2+), в 1929 г. – в оз. Убинское (249 экз. в 2+). Из оз. Убинское лещ стал завозиться в другие водоемы Сибири: в 1951 г. – в оз. Сартлан, в 1952 г. – в оз. Чаны, в 1956 г. – в оз. Ик (Омская область) (Битехтина, 1968). В оз. Чаны было выпущено около миллиона разновозрастных лещей (в основном в 1+–3+). В настоящее время лещ в этом водоеме обычен, но немногочислен (Бабуева, 1998, 1999). С 1957 по 1961 г. более 27 тыс. молоди и взрослых особей леща было выпущено в р. Обь в районе Барнаула, откуда лещ проник в Новосибирское водохранилище и затем расселился по Оби вплоть до Обской губы (Иоганзен, Петкевич, 1968; Сецко, Долженко и др., 1969; Бабуева, 1972, 1998, Новоселов, 1979, 1986). Обычен лещ в пределах Нижнего Иртыша (Промоторова, 2003). В оз. Телецкое лещ отмечен впервые в 1964 г.; в настоящее время ежегодно, в основном в южной части озера, на приустьевых участках рек Чири, Кыга и Чулышман ежегодно вылавливается по несколько десятков экземпляров взрослых особей (массой тела до 1 200 г) этой рыбы, но нерест и наличие в озере молоди леща не отмечены. Иначе говоря, эта рыба в озере не размножается, что, вероятнее всего, связано с низкими в нем температурами воды и в летний период (Жданов, Собанский, 1975). В Бии лещ обитает на всем протяжении реки. В Катунь встречается от устья до левого притока Сема, поднимаясь по нему вверх на 10–12 км (летом 1974 г. у с. Черга был пойман лещ массой 800 г) (Торопов, 2000; Кучин, 2001). В верховьях Оби лещ адаптировался к условиям жизни как в реках, так и во многих озерах лесостепной зоны (Большой Уткуль, Бакланье, Камышное, Телецкое и др.) (Бабуева, 1997б, 1999; Веснина, Журавлев и др., 1999).

В 1957 г. 500 экз. разновозрастного леща было интродуцировано в оз. Большое на юге Красноярского края, где лещ прижился и через несколько лет после выпуска стал размножаться (Лобовикова, 1968). В 1962–1970 гг. лещ был интродуцирован в Красноярское водохранилище, где через 20 лет стал наиболее многочисленным видом рыб и откуда проник в Енисей. В настоящее время лещ встречается в этой реке от плотины Саяно-Шушенской

ГЭС до Полярного круга (устье р. Курейка) и севернее (Куклин, 1999; Вышегородцев, 2000; Долгих, Скобцов, 2005). Хорошо адаптировался лещ и к условиям Саяно-Шушенского водохранилища, в котором в настоящее время является одним из основных объектов промысла (Попков, 2005б).

В 1965 г. 1850 экз. разновозрастных особей леща было завезено в крупное мезотрофное оз. Чагытай, расположенное в бассейне Малого Енисея. В последующие годы лещ в этом водоеме акклиматизировался, но большой численности не достиг; ежегодный вылов его в этом водоеме составляет 20–60 ц (Попков, 2005б). Как и в других водоемах Сибири, у леща из оз. Чагытай отмечен лигулез и диплостоматоз; из рыб-аборигенов озера эти заболевания обнаружены у язя. По мнению А. Н. Гундризера (1975), в большинстве холодноводных озер Тувы лещ не сможет стать многочисленным и перспективным в промысловом отношении видом рыб.

В 1956–1970 гг. лещ из оз. Убинское завезен в водохранилища Ангары: в 1956–1962 гг. 23,8 тыс. экз. – в Иркутское, в 1962–1970 г. 38,4 тыс. экз. – в Братское. Первый и весьма эффективный нерест леща в Братском водохранилище наблюдался в 1963 г., втором году его наполнения; к 1981 г. площадь водоема сократилась на 124 тыс. га и численность леща в нем существенно снизилась (Мокшин, Олифер, 1982).

С 1954 г. началась интродукция леща из оз. Убинское в водоемы Забайкалья: в 1955 г. 1 137 экз. было завезено в оз. Большое Еравное, в 1960–1961 гг. 2 770 экз. – в оз. Котокель (северо-восток Прибайкалья), откуда значительная часть леща вышла в Байкал, в 1964 г. 3 520 экз. – в оз. Иван (Асхаев, 1958а; Демин, 1972, 2001; Калашников, 1978; Купчинский, 1987). В 1973 г. 345 экз. разновозрастных лещей было завезено из Новосибирского водохранилища в оз. Гусиное (Сорокин, Сорокина, 1991). В настоящее время лещ сравнительно многочислен в озерах Еравно-Харгинской, Ивано-Арахлейской и Гусино-Убукунской систем (Карасев, 1987). В самом Байкале лещ встречается преимущественно в сорах и заливах восточной части, но везде малочислен и промыслового значения не имеет (Демин, 2001, 2003; Биологические инвазии..., 2003). В оз. Котокель лещ в настоящее время многочислен и продолжает выходить из этого водоема в Байкал, где вылавливается в районе устья р. Турка (Бобков, Соколов, 1996; Биоразнообразии байкальской..., 1999). По-видимому, из Еравно-Харгинской системы озер проник лещ в Витим, в котором встречается до оз. Орон (Структура биоты..., 2006). В водоемах Восточной Сибири лещ до настоящего времени не отмечен.

Поскольку участки и сроки нереста леща частично совпадают с таковыми плотвы, то нередко в водоемах Сибири, особенно в озерах и водохранилищах, встречаются в небольшом числе гибриды этих видов рыб. Половая система у таких гибридов развивается, но достоверные факты их размножения не известны (Соловов, 1970; Купчинский, 1978, 1987; Карасев, 1987; Вышегородцев, 2000; Структура биоты..., 2006). В европейской части ареала гибрида-

ция леща и плотвы – явление распространенное; при этом гибриды первого поколения фертильны как при межгибридных, так и при возвратных скрещиваниях, однако ни одного случая интрогрессии не отмечено (Яковлев, Слынько и др., 2000).

Возраст и рост. В водоемах Сибири лещ живет до 20 лет, достигая длины 75–80 см и массы 6–9 кг. В верховьях Оби в уловах встречаются особи леща в возрасте до 15 лет, длиной до 75 см и массой до 6,5 кг. В оз. Бакланье лещ в 1+ имеет в среднем 14 см длины и 80 г массы, в 2+ – 19 см и 123 г (Иванова, 1962). В Оби на приплотинном участке Новосибирской ГЭС в промысловых уловах встречается лещ до 12+, а его годовые приросты составляют, в среднем по всем возрастам, 30 мм и 176 г (Шаропина, Бирюков, 2004). В Братском водохранилище лещ живет до 14+ (Мокшин, Олифер, 1982), в Иркутском водохранилище в 4+–7+ он имеет 23–31 см длины и 250–710 г массы (Мамонтов, 1977; Купчинский, 1978, 1987). Размеры леща из некоторых водоемов Сибири приведены в табл. 17.

Таблица 17

Длина и масса тела леща из водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет							
	1+	3+	5+	7+	9+	11+	13+	15+
Верховья Оби	11	28	39	46	–	–	–	–
	12	307	921	–	–	–	–	–
Оз. Убинское	12	24	32	38	44	–	–	–
	13	304	807	1 223	1 760	2 266	–	–
Оз. Чаны	–	22	32	37	44	–	–	–
	–	257	790	1 307	1 931	–	–	–
Новосиб. водохр.	–	24	28	31	36	40	–	–
	–	236	531	882	1 252	1 913	–	–
Иркутское водохр.	15	19	21	25	36	39	–	–
	75	138	206	313	1 001	1 319	–	–
Братское водохр.	16	22	32	38	44	47	–	–
	76	217	739	1 357	2 067	2 617	–	–
Оз. Котокель	–	18	31	42	46	48	–	–
	–	129	728	1 696	2 483	2 873	–	–
Оз. Большое Еравное	14	19	28	36	43	48	53	53
	58	157	448	1 065	2 005	2 550	3 200	3 600

Примечание. Таблица составлена по данным А. П. Соловова, 1970 (Верхняя Обь), А. Н. Гундризера с соавт., 1984 (оз. Убинское), В. А. Воскобойникова с соавт., 1986 (оз. Чаны), П. А. Попова с соавт., 2000 (Новосибирское водохранилище), Б. С. Купчинского, 1987 (Иркутское и Братское водохранилища, оз. Котокель), С. Г. Карасева, 1987 (оз. Большое Еравное).

Размножение. Половозрелым лещ становится в верховьях и среднем течении Оби в 4+–5+ при достижении 26–32 см длины и 700–1 200 массы (Бабуева, 1969; Сецко, Долженко и др., 1969; Соловов, 1970; Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Веснина, Журавлев и др., 1999), на участке ниже Новосибирской ГЭС – в 3+–4+, единично – в 2+ (Шаропина, Бирюков, 2004), в Красноярском водохранилище – в 3+–4+ при длине около 27 см и массе 400–450 г. В водоемах Байкала-Ангарского бассейна (включая водохранилища на Ангаре) самцы леща созревают в 4+–5+ при длине 25–32 см, самки – в 5+–7+ при длине 27–41 см, в озерах Забайкалья – оба пола в 5+–7+ при длине 30–35 см и массе 600–1 100 г (Калашников, 1978; Карасев, 1987; Купчинский, 1987; Вышегородцев, 2000).

Нерест леща в водоемах Сибири единовременный и происходит в период с середины мая по конец июня в течение от 2–3 до 7–15 дней при температуре воды 10–18 °С. В холодные весны начало нереста сдвигается на конец июня – начало июля. Будучи сравнительно теплолюбивым, лещ нерестится один раз в году не только в Сибири, но и на северо-западе ареала, например в Прибалтике, и, что особенно интересно, в ряде водоемов Средней Азии (например, в оз. Ясхан в Туркмении), в которых лещ представлен тугорослой камышовой формой (Нооритс, 1985). В европейской части России четко выраженная порционность нереста леща отмечена в бассейне Азовского и Черного морей (Владимиров, Сухойван и др., 1963).

В низовьях Бии и Катуня и в верховьях Оби лещ размножается во второй половине мая (Кучин, 2001). В Новосибирском водохранилище нерест леща наблюдается в третьей декаде мая – первой половине июня на хорошо прогреваемых участках со слабой проточностью и глубинами 1,5–7,0 м, при температуре воды 14 °С в начале и 16–18 °С в конце этого срока. В годы с холодной весной нерест продолжается не 7–10 дней, как обычно, а 20–25 дней (Бабуева, 1969; Феоктистов, Трифонова и др., 1996). В оз. Чаны лещ нерестится в пределах пресных вод Малых Чанов при температуре воды 12 °С в течение 10–25 суток. В отдельные годы большое количество отложенной икры леща (и других рыб) гибнет в этом водоеме в результате резкого повышения солености воды. В Братском и Иркутском водохранилищах нерест леща наблюдается во второй половине июня и начинается при температуре воды 12–16 °С; в годы с холодной весной – в первых числах июля при прогреве воды до 11–12 °С; сроки и условия нереста леща на разных участках этих водохранилищ несколько отличаются (Купчинский, 1987). В оз. Котокель нерест леща в 1979 г. отмечен (Сорокин, Сорокина, 1991) 4–5 июня, одновременно с нерестом плотвы, при температуре воды 14,6–15,7 °С, на глубине 1,0–1,5 м.

Обычно лещ выметывает икру на свежезалитую и не заиленную растительность (роголистник, рдесты, тростник и др.) на затишных участках водоема на глубине от 0,2 до 1,5–2,0 м. По данным наблюдений в водоемах европейской

части России, содержание кислорода в воде на нерестилищах леща высокое – от 13 до 18 мг / л; в условиях опыта инкубация икры этой рыбы проходила нормально в диапазоне от 9,2 до 33,7 мгО₂/ л (Гулидов, Попова, 1977).

В Иркутском и Братском водохранилищах нерестилища леща расположены на глубине до 3–4,5 м, в Ангарской части Братского водохранилища кладки икры обнаружены на глубине до 10–15 м. В маловодные годы при низком уровне залития поймы лещ нерестится в русловой части проток и стариц и откладывает икру на песчано-гравийный грунт. В этом случае, как правило, происходит гибель значительной части отложенной икры (Купчинский, 1978, 1987).

Плодовитость леща в верховьях Оби у рыб в 4+–7+ колеблется от 49 до 303 тыс. икринок. У рыб массой до 750 г она составляет в среднем 50 тыс. икринок, массой от 1 250 до 1 500 г – 144, от 2 250 до 2 500 г – 302 тыс. икринок (Соловов, 1970). В Новосибирском водохранилище лещ в зависимости от размеров рыб выметывает 54–713 тыс. икринок, в оз. Убинское – в среднем – 197 (Бабуева, 1969; Феоктистов, Трифонова и др., 1996), в Красноярском водохранилище – 23–67, в Еравно-Харгинских озерах – 13,5–316 (Демин, 1973; Карасев, 1987), в Иркутском водохранилище: в 5+ – в среднем – 59, в 7+ – 91, в 9+ – 103, в 10+ – 114, в Братском водохранилище в этих же возрастных группах – соответственно 83, 206, 352 и 374, в оз. Котокель: в 9+ – 433, в 11+ – 486, в 13+ – 696, в 15+ – 804 тыс. икринок (Купчинский, 1987). М. И. Шатуновским (2006) при анализе плодовитости леща из водоемов Европейской части России и Казахстана выявлено, что в экстремальных условиях обитания (Карелия, Казахстан), при которых темп роста рыб пониженный, а смертность ранних стадий онтогенеза максимальна, ИАП этого вида имеет высокую степень связи с массой самок ($r = 0,71-0,78$); в благоприятных условиях жизни леща эта связь выражена слабо ($r = 0,37-0,56$).

Диаметр выметанных икринок леща – 1,0–1,5 мм. Их развитие после оплодотворения длится от 4 до 6 суток. В инкубационных аппаратах, установленных в Братском водохранилище на глубине от 1,0 до 3,5 м, выклев личинок леща наблюдался на 7-е сутки при температуре инкубации 16–17 °С. На 3-й, 4-й день после выклева личинки активно передвигались, временами опускаясь на дно для отдыха. В последующие дни они группировались в стайки и держались в толще воды (Купчинский, 1987).

Питание. На стадии малька лещ питается преимущественно зоопланктоном и делает это эффективнее других карповых благодаря выдвигаемому ротовому аппарату. Поедает молодь леща и беспозвоночных нектобентоса и бентоса. Взрослый лещ питается в основном организмами зообентоса, которых способен добывать из грунта с глубины до 5–10 см. Крупный лещ может поедать молодь рыб (Торопов, 2000). В период нереста производители леща питаются, но менее интенсивно, чем до и после него (Купчинский, 1987).

В верховьях Оби пища взрослого леща состоит преимущественно из личинок хирономид, ручейников, стрекоз, олигохет, моллюсков и других пред-

ставителей зообентоса. В меньшей степени лещ питается здесь ракообразными планктона и растительностью. В Новосибирском водохранилище значительную долю в пищевом рационе леща занимают акклиматизированные байкальские гаммариды (*Gmelinoides fasciatus* и *Micruropus possolskii*) и дальневосточные мизиды (*Neomisis intermedia*) (Визер, 1998, 2003, 2006). Основные места нагула обского леща в летний период – протоки и курьи с замедленным течением, заливы и затоны с илистым и илисто-песчаным грунтами. Основные конкуренты леща в Верхней Оби на почве питания – ерш, плотва, в меньшей степени окунь. Индексы пищевого сходства между лещом и плотвой в Новосибирском водохранилище в многоводные годы составляют от 5 до 9 %, в маловодные годы – до 22–47 % (Парамонова-Кассихина, 1976).

В водохранилищах Ангары и водоемах Забайкалья лещ в течение всего года питается преимущественно организмами зообентоса и нектобентоса (бокоплавы), летом – также ракообразными зоопланктона, водорослями и детритом. В целом, спектр пищевых организмов взрослого леща в этих водоемах разнообразен и состоит не менее чем из 27 компонентов. Близок к родительским видам рыб характер питания гибридной формы леща и плотвы в Иркутском водохранилище (Купчинский, 1987).

В условиях водоемов Сибири лещ питается в течение всего года, но в зимний период интенсивность питания несколько снижается, а набор кормов сужается (Сецко, Долженко и др., 1969; Купчинская, 1972, 1978; Купчинский, 1978, 1987; Карасев, 1987). Так, в верховьях Оби питание леща сразу же после ледостава почти прекращается, но с середины декабря до конца января оно несколько возрастает. Во второй половине зимы – до середины марта – лещ питается нерегулярно. В этот период частота встречаемости неполовозрелых особей с пустыми желудками составляет около 40 %, половозрелых – 65 % (Соловов, 1970).

Вылов. В бассейне Оби лещ является одним из промысловых видов рыб на всем протяжении реки. Его уловы в пределах Алтайского края колеблются от 0,5 до 2,0 тыс. ц в год (Новоселов, 1986; Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003). В Новосибирском водохранилище в период с 1995 по 2002 г. ежегодно добывалось 5,0–9,1 тыс. ц, в Оби ниже водохранилища – 2,3–17,9, в целом по Обскому бассейну – 35 тыс. ц (Сецко, Долженко и др., 1969; Терентьева, Мухачев, 2006). В Красноярском водохранилище в 1995–2001 гг. ежегодный промысловый вылов леща составлял 0,4–2,3 тыс. ц, в Братском водохранилище в 1995–2001 гг. – 0,2–0,8, в озерах Еравно-Харгинской системы в 1997–1999 гг. – 0,7–1,7 тыс. ц (Кудерский, Строганова и др., 2004; Вышегородцев, Космаков и др., 2005).

9.3. Уклейка – *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758)

Характерные признаки. D III–IV – 7–9, A III – 14–21. Жаберных тычинок – 17–22 (25); LL – 42–55. Глоточные зубы двурядные, слегка зазубренные и изогнутые на концах: 2,5–5,2 или 2,5–5,3 (Берг, 1949a). Кариотип: $2n = 52$, $NF = 86$ (Васильев, 1985). Тело удлинненное, стройное, сжатое с боков. Рот конечный, косо направлен вверх. Глаза большие (рис. 29). Чешуя тонкая, ярко-серебристая, легко опадающая и обильно «уклеивает» руки рыболова. Между брюшным и анальным плавниками имеется кожистый киль без чешуи. Анальный плавник удлинненный. Окраска тела пелагическая: спина зеленовато-серая, бока и брюшко серебристые, плавники бесцветные (Атлас пресноводных..., 2003).

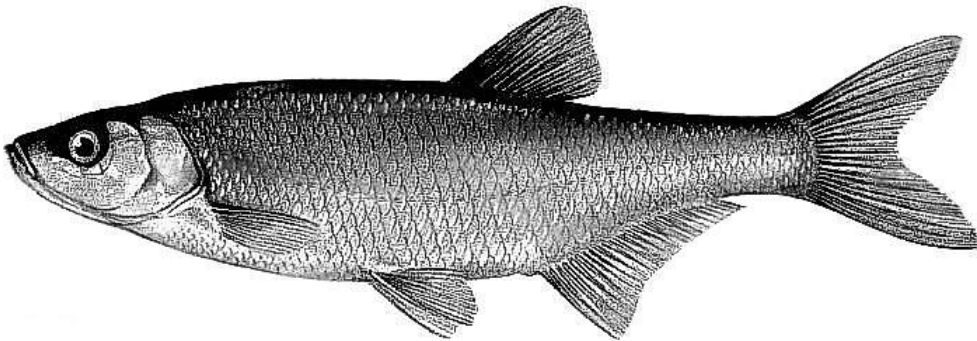


Рис. 29. Уклейка

Распространение. Вид широко распространен в Европе и отсутствует в Азии. В 1990-х гг. уклейка была обнаружена в р. Тобол в пределах Курганской и Тюменской областей, куда она, вероятно, проникла из бассейна р. Урал (Терентьева, Мухачев, 2006), зимой 2000 г. – в р. Ишим (левый приток Иртыша) возле Петропавловска (Коломин, 2005). В 1973 г. уклейка обнаружена на территории Новосибирской области в оз. Хорошее Бурлинской системы озер; в этот водоем эта рыбы была случайно завезена вместе с карпом из прудовых хозяйств европейской части СССР. К новым условиям жизни уклейка хорошо адаптировалась и в настоящее время в оз. Хорошее сравнительно многочисленна. Ее биология в этом водоеме не изучена. С 1999–2000 г. уклейка – массовый вид в р. Томь, где она является объектом любительского рыболовства (Юракова, Петлина, 2001; Колосов, Скалон, 2004).

Возраст и размеры. Максимальная длина уклейки в водоемах Европы – 20 см, масса – 60 г, продолжительность жизни – 10–12 лет, обычные размеры в уловах 19–24 см и 10–12 г (Атлас пресноводных..., 2003).

Экология. Уклейка обитает в реках, озерах, водохранилищах и проточных прудах. Встречается она и в солоноватых водах устьев рек и заливов.

Держится стаями в верхнем слое воды, чаще – на слабом течении в заливах и заводях. Летом нередко плещется, выпрыгивая из воды. Молодь питается микроскопическими водорослями и мелким зоопланктоном. Взрослые особи – планктоном, воздушными насекомыми и их водными личинками, иногда икрой, личинками и мальками рыб, в том числе своего вида. Половозрелой уклейка становится на третьем году жизни при длине 7–8 см. Нерест порционный и происходит с мая по июль при температуре воды не ниже 15–16 °С. Обычно самка откладывает за этот срок 3 порции (некоторые самки – до 6) икры с промежутками между кладками в 10–11 дней. Икра выметывается на подводную растительность, реже – гальку и камни, на глубине 7–50 см. Икринки клейкие, желтовато-оранжевого цвета, диаметром 1,5–1,9 мм. ИАП от 3 до 10,5 тыс. икринок. Инкубационный период при температуре воды 21 °С длится 75–80 ч (Атлас пресноводных..., 2003).

Из-за малых размеров уклейка является в основном объектом любительского рыболовства. В прежние времена чешуя этой рыбки использовалась для изготовления искусственного жемчуга (Борисов, Овсянников, 1964; Атлас пресноводных..., 2003).

9.4. Серебряный карась – *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758)

В сибирских документах название появляется в начале XVIII в. В книге выдельной рыбы Тюмени 1702 г. говорится: «Выделил в ряду рыбы... и карасей свежих». В описных книгах рыбных ловель: «Ловит он... рыбу мелкую караси...» (Енисейский уезд, 1704 г.) (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D III–IV – 14–19, A II–IV – 5–6. Последние неветвистые лучи спинного и анального плавников жесткие, с зазубринами по заднему краю. Жаберные тычинки длинные, в числе 31–55, чаще – 44–47; LL – 28–34, у якутской формы боковая линия прерванная. Позвонков – 29–34, чаще – 29–30. Глоточные зубы однорядные: 4–4 (Кириллов, 1972, Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип диплоидной формы $2n = 100$, NF = 148, триплоидной однополной формы $2n = 162$, NF = 348 (Васильев, 1985). Тело короткое и высокое. Рот конечный. Чешуя крупная, серебристого оттенка. Окраска спины темно-зеленая, бока и брюхо серебристые. Брюшина от светло-серого до угольно-черного цвета (Скакун, Горюнова, 2004). В отличие от золотого карася, спинной плавник длинный (рис. 30).

Распространение и миграции. Ареал серебряного карася весьма обширен и охватывает Евразию и Америку. В Северной Азии этот карась широко распространен в водоемах Западной и Средней Сибири, где нередко встречается вместе с обыкновенным карасем. Повсеместен серебряный карась в бассейне Амура (Никольский, 1956), в водоемах Монголии (Экология и хозяйственное..., 1985), есть в озерах Камчатки и на Сахалине (Романов, Ковалев, 2001; Черешнев, Шестаков и др., 2001; Сафронов, Никифоров, 2003), в Приморье

(Романов, Ковалев, 2003, 2004), но отсутствует в бассейне Анадырского залива (реки Анадырь, Пенжина, Хатырка и др.) (Черешнев, Шестков и др., 2001) и на Курильских о-вах (Шедько, 2002).

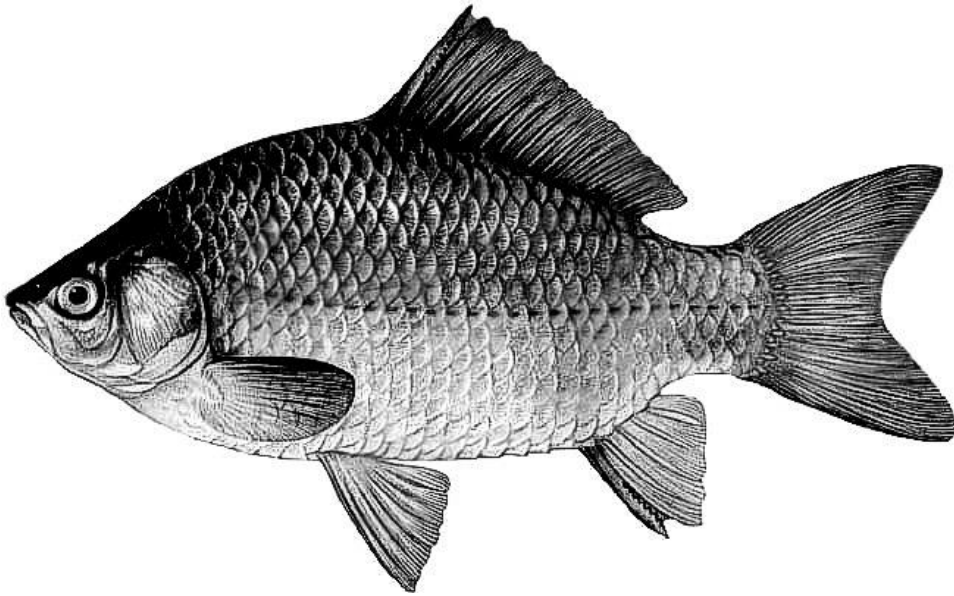


Рис. 30. Серебряный карась

В бассейне Оби серебряный карась известен от верховьев до дельты. В водоемах Горного Алтая отсутствует. Многочислен в пресноводных и слабосоленых озерах лесостепной зоны Западной Сибири, на юге Тюменской области и в низовьях Оби, где обитает как в изолированных, так и в сточных и проточных, хорошо прогреваемых (в середине лета до 26–28 °С), часто слабокислых (с рН 4–5) озерах, и хорошо переносит зимний дефицит кислорода (Полукеев, 1977; Судаков, 1977; Бельченко, Кель, 1991). Не обнаружен серебряный карась в водоемах Ямала (Богданов, Богданова, 2000; Богданов, 2001), есть в пойменных озерах р. Надым (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974а). Кроме серебряного карася-аборигена в бассейне Оби широко распространен серебряный карась, вселенный сюда в конце XX в. из бассейна Амура. В настоящее время этот вселенец хорошо адаптировался к местным условиям и в ряде водоемов, например в оз. Чаны (Воскобойников, 2002; Попов, Воскобойников и др., 2005) полностью вытеснил серебряного карася-аборигена.

В бассейне Енисея серебряный карась известен от верховьев до дельты включительно. И здесь во многих водоемах аборигенная форма вытеснена амурским серебряным карасем, завезенным из бассейна Амура: в 1960–1964 гг. – в озера степной и лесостепной зоны на юге Красноярского

края (Колядин, Величко, 1989; Куклин, 1999; Вышегородцев, 2000), в 1962–1967 гг. – в Братское водохранилище (Мамонтов, 1977; Куклин, 1999). С большой долей уверенности можно считать, что аборигенный серебряный карась по-прежнему обитает в таежных озерах левобережных и правобережных притоков Нижнего Енисея. Есть серебряный карась, хотя и малочислен, в озерах нижнего течения правых притоков Нижнего Енисея. Отсутствует этот вид рыб в водоемах лесотундры и тундры в левобережье Енисея, в озерах плато Путорана и в оз. Таймыр, в реках Курейка, Пясины, Хатанга (Михин, 1955; Ольшанская, 1965; Лукьянчиков, 1967; Сиделев, 1981; Романов, Тюльпанов, 1985; Попов, 1990а; Савваитова, Пичугин и др., 1994; Куклин, 1996б, 1997). На Таймыре он известен только в Хантайской гидросистеме, но и здесь встречается в небольшом числе лишь в Хантайском водохранилище и в некоторых озерах в низовьях р. Хантайка (ниже Хантайской ГЭС) (Романов, 1988а, 2004а). В верховьях Енисея серебряный карась обитает в Саяно-Шушенском водохранилище и в Улуг-Хеме (Гундризер, 1975; Аракчаа, Шацких, 2003).

Широко распространен серебряный карась в озерах и озерно-речных системах бассейна Байкала и Забайкалья, в озерах в верховьях Витима, в мелководных Еравнинских озерах (Калашников, 1971, 1978; Карасев, 1987; Биоразнообразие байкальской..., 1999; Аннотированный список..., 2004). В Байкале этот карась встречается изредка в летнее время в прибрежной зоне на приустьевых участках притоков (Верхняя Ангара, Кичера, Баргузин и др.). Сравнительно многочислен серебряный карась в дельте Селенги, в непроточных, небольших по площади и мелководных озерах в прибрежной зоне Байкала (Картушин, 1958; Хохлова, 1967; Сорокин, Сорокина, 1991; Неронов, Пронин и др., 2002).

Нерешенным остается вопрос о наличии серебряного карася в водоемах Восточной Сибири. По мнению ряда авторов (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Черешнев, Шестаков и др., 2001; Кириллов, 2002а), от Анабара до Колымы включительно, а также в бассейне р. Анадырь, серебряный карась отсутствует. Ф. Н. Кириллов (1972) считал, что карась в водоемах Восточной Сибири является «якутской» формой золотого карася. Б. В. Силин (1983) на основании проведенного им сравнительного морфо-экологического анализа якутского карася и типично серебряного карася из водоемов европейской части России и Западной Сибири пришел к выводу, что якутского карася следует рассматривать в качестве подвида серебряного [*C. auratus gibelio* (Bloch.)], размножающегося в водоемах Якутии не посредством гиногенеза, а с участием самцов своего вида. В качестве этого же подвида рассматривал карася Лены П. Л. Пирожников (1959).

Возраст и рост. Продолжительность жизни серебряного карася в водоемах Сибири – 15–18 лет. В благоприятных условиях жизни он достигает 45 см длины и более 2 кг массы. В труднодоступных озерах Нижней Оби и во многих

озерах Забайкалья в уловах нередко встречаются особи серебряного карася длиной до 50 см и массой до 3 кг (Петкевич, Никонов, 1974; Судаков, 1977).

В озерах степной и лесостепной зон на юге Красноярского края сеголетки серебряного карася первой генерации вырастают к осени до 94 мм длины и 26–28 г массы, сеголетки второй генерации – 26 мм и 1 г (Колядин, Величко, 1989). В этих водоемах в первый год жизни молоди карася индивидуальная изменчивость его размеров значительна (коэффициент вариации по длине и массе достигает 18,6 %), но уже к концу третьего лета жизни индивидуальная изменчивость снижается (коэффициент вариации 5,4 %) в результате селективной смертности рыб, особенно в зимний период (Колядин, Величко, 1989).

В тех озерах, в которых условия обитания для серебряного карася неблагоприятные (в том числе наблюдаются зимние заморы), он растет медленно, живет сравнительно недолго (до 5+–6+) и больших размеров не достигает (см. в табл. 18 данные по росту карася из оз. Титово).

Таблица 18

Длина и масса тела серебряного карася из водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет								
	1+	3+	5+	7+	9+	10+	11+	12+	13
Материковые озера Алтайского края	10	15	24	–	–	–	–	–	–
Оз. Титово*	8	13	17	23	25	–	–	–	–
Верхняя Обь	22	69	180	446	537	–	–	–	–
	12	18	20	–	–	–	–	–	–
Средняя Обь	67	244	347	–	–	–	–	–	–
	–	16	24	28	30	–	–	–	–
Средняя Обь: пойменные озера	12	19	22	26	31	33	–	–	–
	75	240	370	480	1 090	1 150	–	–	–
Нижняя Обь	13	17	23	27	31	34	–	–	–
	69	179	386	542	1 000	1 370	–	–	–
Озера степной зоны Красноярского края	12	20	25	29	33	–	–	–	–
	59	272	540	816	1 200	–	–	–	–
Озера лесостепной зоны Красноярского края	11	19	24	28	32	34	–	–	–
	52	264	504	763	1 045	1 240	–	–	–
Оз. Кенон	9	16	24	26	28	29	31	32	34
	23	138	412	652	782	896	1 014	1 275	1 550

Примечание. Таблица составлена по данным З. А. Ивановой, 1962 (озера Алтайского края), А. Н. Гундризера, 1963 (Верхняя и Средняя Обь), А. Н. Гундризера с соавт. (пойменные озера Средней Оби), В. М. Судакова, 1977 (Нижняя Обь), С. А. Колядина с соавт., 1989 (озера степной и лесостепной зон Красноярского края), Г. Л. Карасева, 1987 (оз. Кенон). * – заморное, расположено в лесостепной зоне на юго-западе Новосибирской области. Длина тела – *ad*.

В одном и том же водоеме нередко присутствуют как тугорослый, так и быстрорастущий серебряный карась. Считают (Экология и хозяйственное..., 1985), что медленнорастущий карась имеет диплоидный набор хромосом и размножается при участии самцов своего вида, а быстрорастущий карась – триплоид и размножается путем гиногенеза (см. ниже). В целом, вопрос о генетической структуре популяций серебряного карася и ее роли в стратегии адаптации этого вида рыб к условиям обитания в водоемах Сибири остается практически не изученным.

Размножение. На юге Западной Сибири в озерах лесостепной зоны серебряный карась становится половозрелым в 2+ при 10–12 см длины и 40–60 г массы (Журавлев, 2003), в верховьях Оби – в 3+ при 16 см и 200–300 г, в водоемах Средней Оби – в 3+–4+ (Гундризер, 1963; Полукев, 1977; Усынин, 1981), в бассейне Надыма – в 5+ (Коломин, 1974a), Енисей – в 3+–4+ при 12–15 см и 50–70 г, в озерах бассейна Байкала – в 3+–5+ при 19–21 см и 135–250 г, в Еравно-Харгинских озерах – в 3+–5+ при 18–22 см и 150–350 г, в Нижней Ципе (бассейн Витима) – в 4+–5+ при 20–23 см и 300–400 г (Карасев, 1987). В Ивано-Арахлейских озерах самцы карася приступают к размножению в 2+, 3+, самки – в 3+, 4+ (Калашников, 1978). В Карповских озерах (бассейн Ингоды) и в оз. Тасей (бассейн Конды) обитает карликовая форма серебряного карася, созревающего в 3+, 4+ при длине 14 см и массе 20–50 г (Карасев, 1987).

Нерест серебряного карася в большинстве сибирских водоемов порционный, но при неблагоприятных условиях обитания икра выметывается в один прием. Например, такая зависимость отмечена в Братском водохранилище: трехкратный нерест в 1963 и 1964 гг. сменился на однократный в 1966 г. или слабовыраженный двукратный в 1967 г. (Мамонтов, 1977). Впервые нерестящиеся самки карася из озер лесостепной зоны Западной Сибири независимо от условий обитания откладывают только одну порцию икры (Анчутин, Волгин, 1973; Анчутин, 1976a, 1982; Анчутин, Волгин, 1983).

В преднерестовый период икринки серебряного карася имеют примерно одинаковый размер, но по степени развития они неоднородны и выметываются в разные сроки по мере созревания. Перед нерестом текущего года в яичниках присутствуют и очень мелкие икринки, которые достигают размеров зрелых икринок только к концу осени и выметываются летом следующего года. Процесс созревания этих икринок завершается не к концу осени текущего года, а к началу следующего периода размножения (Анчутин, 1982).

В пойменных водоемах верховьев Оби нерест серебряного карася начинается в первой декаде мая при температуре воды 12–13 °С. При затяжной весне с частыми возвратами холодов и резкими колебаниями температуры воды начало нереста задерживается на одну–две недели (Журавлев, 2003). В озерах

лесостепной зоны Западной Сибири первая порция икры откладывается серебряным карасем в конце мая – первой половине июня при температуре воды не ниже 14–18 °С, на прошлогоднюю и вегетирующую растительность, на глубине 0,15–0,30 м. Вторая порция икры выметывается обычно 10–15 июля (Гундризер, 1963; Анчутин, 1976а, 1982; Полукеев, 1977; Судаков, 1977). Доля самцов на нерестилищах составляет от 2 до 10 %, в ряде водоемов они не обнаружены вообще. В верховьях Оби в материковом озере Островное соотношение полов в разные годы изменяется от 5 : 1 до 10 : 1 в пользу самок. В придаточных водоемах поймы реки соотношение самцов и самок близкое 1 : 1 (Журавлев, 2003). В заморном оз. Мостовое (Тюменская область) доля самцов в популяции серебряного карася в июле 2000 г. составила 9 % (Янкова, Маурина, 2002), в пойменных озерах в бассейне Надыма – 4–6 % (Коломин, 1974а).

В озерах степной зоны на юге Красноярского края серебряный карась нерестится в течение лета 2–3 раза, в озерах лесостепной зоны, имеющих меньшую годовую сумму температур воды – один раз и лишь в жаркое лето – дважды. В озерах обеих зон нерест карася начинается при температуре воды 16–18 °С, в степной зоне – во второй половине июня, в лесостепной – в начале июля. Икра откладывается на вегетирующую водную растительность на глубине 0,3–0,5 м. Доля самцов в популяциях колеблется от 7 до 26 %. Самцы старше семи лет в озерах не встречаются, самки доживают до 11 лет. Явление гиногенеза не обнаружено (Колядин, Величко, 1989).

В озерах-спутниках Байкала нерест карася наблюдается в середине лета; в 1964 г. он начался 14 июня при температуре воды 16 °С. Вторая порция икры откладывается через 10–15 дней после первой. Икринки приклеиваются на растительный субстрат в основном рассредоточенно, инкубационный период длится 17–22 дня. Большое количество икры гибнет из-за недостатка кислорода и снижения уровня воды (Сорокин, Сорокина, 1991).

В водоемах Забайкалья серебряный карась обычно откладывает 2 порции икры, в Горячинском геотермальном озере-пруду – 3–4 порции. В первой половине июня икромет происходит при температуре воды 16–20 °С и длится 2–3 дня, во второй половине июля – при температуре воды 20–25 °С. Икра приклеивается к водной растительности (тростник, камыш, гречиха земноводная, водокрас и др.) на глубине 2–3 м и развивается при 20–22 °С до 5 суток (Карасев, 1987).

Во многих водоемах Сибири самцы в популяциях аборигенного серебряного карася весьма малочисленны (около 1 %) и выметанные в воду икринки не оплодотворяются – активация их развития происходит в результате прониновения в яйцо сперматозоидов других рыб – плотвы, линя, золотого карася, сазана, голяна. Как известно (Кирпичников, 1987), это явление, встре-

чающееся не только у серебряного карася, но и у многих других видов рыб, носит название гиногенеза. Из сибирских рыб этот тип размножения присущ только серебряному карасю. Однако, как отмечено выше, в ряде озер верховьев Оби (Журавлев, 2003), лесостепной и степной зон на юге Красноярского края (Колядин, Величко, 1989), а также в Братском водохранилище (Мамонтов, 1977), в озерах-спутниках Байкала (Сорокин, Сорокина, 1991), во многих водоемах Забайкалья и в бассейне Амура (Никольский, 1956) в популяциях серебряного карася присутствует заметный процент (от 7 до 67,5) самцов, в результате чего размножение рыб происходит обычным путем. Но и в этих водоемах гиногенез у карася полностью не исключается (Карасев, 1987; Колядин, Величко, 1989). По мнению одних исследователей (Головинская, Ромашов и др., 1965; Черфас, 1966, 1969; Горюнова, 1974; Raicu and Faisescu, 1981; Pelz, 1987; Журавлев, 1989; Васильева, 1999), однополые и двуполые формы серебряного карася можно рассматривать как самостоятельные биологические виды-двойники, практически не различимые по параметрам внешней морфологии. По мнению других исследователей (Скаун, Горюнова, 2004), соотношение полов и в соответствии с этим характер размножения серебряного карася одной и той же популяции может меняться в зависимости от условий обитания – в неблагоприятных условиях преобладает половое размножение, в благоприятных – гиногенез. Так, по данным Н. И. Гончаренко (2001), у серебряного карася из низовьев Дуная как среди быстрорастущих, так и среди медленно растущих группировок к концу XX в. по сравнению с 1970 гг. процент самцов увеличился до 40, что, по мнению автора, связано с ухудшением условий обитания карася. В популяции карася из оз. Андреевское, расположенного в пригородной зоне Тюмени, в 1970–1980-х гг. самцы отсутствовали, а при ухудшении условий в водоеме к концу века соотношение самцов и самок составляло как 5 : 240 (Мухачев, Янкова и др., 2003). В Томи на загрязняемых (в том числе сточными водами Сибирского химического комбината Северска) участках реки и придаточных водоемов в популяциях серебряного карася присутствует до 28 % самцов, тогда как на рядом расположенных, но не загрязняемых участках карась размножается гиногенетически (Юракова, 1981; Юракова, Попкова и др., 1983; Юракова, Петлина, 1997).

Исследованиями Н. В. Черфас (1966, 1969) выявлено, что самки однополной формы серебряного карася являются триплоидами и число хромосом в соматических клетках у них составляет 141 против 94 у серебряного карася двуполой формы. У триплоидных самок больше, чем у диплоидных, размеры эритроцитов крови и клеток некоторых других тканей, что позволяет различать эти формы карася цитологическими методами – у однополого карася площадь поверхности эритроцитов в 1,4–1,5 раза больше, чем у двуполого. Аналогичные результаты получены В. Б. Журавлевым (2003) при изучении

серебряного карася из озер верховьев Оби. В заморном оз. Мостовое (Тюменская область) в случайной выборке из 37 особей 20 (54 %) самок оказались диплоидами, 14 (38 %) – триплоидами, ploidyность 3 самок (8 %) цитометрическим методом определить не удалось (Янкова, Маурина, 2002).

В ряде озер лесостепной зоны Западной Сибири начало нереста серебряного карася наблюдается в конце мая, а обитающего в этих же водоемах золотого – в конце июня, что, казалось бы, должно способствовать их репродуктивной изоляции. Однако часть самцов золотого карася созревает гораздо раньше самок своего вида и принимает участие в ложном оплодотворении икры серебряного карася (Анчутин, 1982).

В водоемах бассейна Амура явление гиногенеза у серебряного карася не обнаружено. Самки откладывают в сезон размножения две, чаще – три порции икры. В низовьях Амура нерест начинается обычно в последних числах мая – начале июня, в оз. Ханка – несколько раньше, и проходит при температуре воды 18–25 °С. Наблюдаются брачные игры карася, хотя и менее шумные, чем у сазана (Никольский, 1956).

Плодовитость серебряного карася в водоемах лесостепной зоны Западной Сибири (Алтайский край) у самок в 3+ массой около 100 г составляет в среднем 32 тыс. икринок, в 4+ (около 200 г) – 48,5, в 5+ (около 300 г) – 58, в 6+ (около 400 г) – 132, в 7+ (несколько более 400 г) – 145 тыс. икринок (Иванова, 1962). В пойменных водоемах верховьев Оби плодовитость серебряного карася выше, чем в материковых озерах – 340 и 53 тыс. икринок соответственно (Журавлев, 2003). В водоемах таежной зоны Западной Сибири ИАП серебряного карася колеблется от 6 тыс. икринок у рыб в 2+ до 170 тыс. икринок – в 7+ (Анчутин, 1976а; Полукеев, 1977; Судаков, 1977). У серебряного карася из р. Чулым рыбы в 2+ выметывают в среднем 19 тыс. икринок, в 4+ – 46, в 6+ – 88, в 9+ – 177, в среднем по всем репродуктивным возрастам – 64,5 (18,4–301) тыс. икринок (Усынин, 1981). В условиях р. Надым (зона тундры) плодовитость серебряного карася относительно низкая и колеблется в пределах от 39 до 202 тыс. икринок (Коломин, 1974а).

В озерах степной и лесостепной зон на юге Красноярского края плодовитость серебряного карася составляет 23–320 тыс. икринок (Колядин, Величко, 1989; Вышегородцев, 2000), у карася из водоемов Забайкалья она достигает 300 тыс. икринок. Тугорослые популяции серебряного карася в Забайкалье малоплодовиты: в Карповских озерах карась выметывает всего 5–45 тыс. икринок (Карасев, 1987). В Ивано-Арахлейских озерах плодовитость быстрорастущей формы 5–189, тугорослой – 4–21 тыс. икринок (Калашников, 1978). Высокая плодовитость отмечена у серебряного карася в бассейне Амура – от 160 до 383, в среднем – 254 тыс. икринок (Никольский, 1956).

Икру серебряный карась откладывает на гидрофиты, преимущественно на рдесты. В случае, если икра падает с растительного субстрата на дно, она

гибнет. Инкубационный период длится при температуре 20–22 °С около 5 суток. Размер предличинок при их вылуплении – в среднем около 6 мм. В течение трех суток после выклева предличинки висят неподвижно, прикрепившись к растениям вблизи поверхности воды и питаются за счет содержимого желточного мешка. В возрасте 8 суток (и достижении обычно 7 мм длины) предличинки превращаются в личинку и переходят к активному питанию. Постепенно роль личиночных органов дыхания уменьшается и основное значение в этом процессе приобретают жабры. Примерно в возрасте 25 суток происходит заполнение воздухом передней части плавательного пузыря и появляются брюшные плавники. С этого этапа личинки ведут скрытый образ жизни (Никольский, 1956; Соин, 1978).

Питание. В водоемах Оби сеголетки карася питаются зоопланктоном, в меньшей степени – фитопланктоном и мелкими формами зообентоса. Пища взрослого карася состоит преимущественно из организмов зоопланктона и зообентоса, но встречаются в ее составе и водоросли, гидрофиты и детрит. В целом, характер питания карася в значительной степени зависит от конкретной ситуации в водоеме: качественного и количественного развития в нем растительных и животных организмов, количества детрита и др. (Сальдау, 1949). Так, в оз. Сартлан основу питания серебряного (амурского) карася составляют личинки хирономид – наиболее многочисленные представители зообентоса в этом водоеме (Прусевич, 2001). Во многих озерах в Новосибирской области амурский карась активно питается гаммарусом, что привело к существенному снижению в этих водоемах численности данного рачка. В оз. Чаны с характером питания этой формы серебряного карася связывают уменьшение доли в зоопланктоне крупных видов кладоцер и снижение общей численности и биомассы зоопланктона в 5–10 раз. В силу этой же причины на многих участках в озере снизились запасы зообентоса. Подобные изменения в зоопланктоне и зообентосе отмечены и в другом водоеме Новосибирской области – оз. Хорошее, где также многочислен амурский карась (Визер, Намкина и др., 2006). В пойменных озерах низовьев Надыма в пище серебряного карася в июле–августе обнаружено 10 компонентов, среди которых по частоте встречаемости в пищевом комке доминируют кладоцеры (61 %) и гидрофиты (29 %) (Коломин, 1974а). По данным В. М. Анчутина (1972), имеются заметные различия в характере питания серебряного и золотого карасей из водоемов Западной Сибири, связанные с морфофизиологическими особенностями этих рыб. Например, золотой карась, у которого на первой жаберной дуге насчитывается 23–26 тычинок, менее приспособлен к питанию планктоном, чем серебряный, у которого 33–52 жаберных тычинки. Длина кишечника золотого карася оказалась равной в среднем 206 (155–230) % от промысловой длины всей рыбы, а серебряного – 327 (282–440) %, в связи с

чем в рационе первого вида в большей степени присутствуют организмы бентоса.

В озерах степной зоны юга Красноярского края серебряный карась во взрослом состоянии питается в летний период преимущественно кладоцерами, а также синезелеными водорослями и зобентосом, в озерах лесостепной зоны – также и детритом. Доля последнего компонента в питании рыб увеличивается по мере роста численности карася в водоеме и усиления, в связи с этим, пищевой конкуренции (Колядин, Величко, 1989).

Весьма разнообразно питание серебряного карася в водоемах Забайкалья, в которых наряду с растительностью и детритом он поедает организмы зоопланктона и зообентоса. Нередко в кишечнике рыб по биомассе доминируют гидрофиты. Если в рационе рыб преобладает животная пища, то растут они лучше. Например, в годы, когда серебряный карась в оз. Тасей питался почти одними хирономидами, максимальные размеры рыб достигали 30 см, а в годы, когда в пище преобладали водоросли, – лишь 10–15 см (Карасев, 1987).

В целом, серебряный карась в выборе кормов неприхотлив, что, наряду с рядом других особенностей его биологии, способствует сравнительно широкому расселению и высокой численности этого вида рыб во многих регионах Сибири. В озерах с благоприятным газовым режимом в зимний период серебряный карась питается и в это время года, хотя и менее активно, чем в период открытой воды. В мелководных, полностью промерзающих зимой озерах серебряный карась нередко оказывается единственным видом рыб или обитает вместе с обыкновенным карасем и, как и последний, впадает в период зимнего дефицита кислорода в анабиоз, зарываясь в ил. Последнее наблюдалось в ряде озер Забайкалья, где серебряный карась впадает в анабиоз лишь на два месяца (январь–февраль). Возможно, одна из причин повышенной активности карася в холодное время года – высокая степень его зараженности в этих водоемах внутриполостными паразитами из рода *Ligula* (Карасев, 1987).

Вылов. В бассейне Оби вылов серебряного карася учитывается обычно вместе с золотым. Добыча обоих видов существенно колеблется по годам. В озерах Верхней Оби в пределах территории Алтайского края суммарный ежегодный вылов карасей в 1972–1984 гг. составлял от 2 120 до 5 416, в среднем – 3 435 ц, или около 9 % от вылова всех промысловых видов рыб в крае в указанный период (Журавлев, 1986). К концу XX в. вылов карасей в крае существенно снизился и в пойменных озерах составлял 0,2–1,0 тыс. ц, в материковых озерах – 2,0–5,0 тыс. ц в год, при этом доля обыкновенного карася близка к 5 % (Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2002). В оз. Чаны в промысловых уловах встречается только амурская форма серебряного карася и его доля в общем вылове рыб в озере в 2000 г. составляла 60,8 % (12,0 тыс. ц), в 2001 г. – 64 % (7,1 тыс. ц), в 2002 г. – 49,5 % (10,0 тыс. ц) (Попов, Воскобойников и др., 2005).

В Средней Оби в пределах Томской области с 1951 по 1970 г. добывалось в среднем около 4,6 тыс. ц, в Омской области с 1954 по 1970 г. – около 2,5, в Нижней Оби в пределах Тюменской области с 1951 по 1970 г. – в среднем около 17 тыс. ц карасей ежегодно (Петкевич, Никонов, 1974). В последние десятилетия промысловые запасы серебряного и золотого карасей в бассейне Оби находятся в хорошем состоянии (Терентьева, Мухачев, 2006).

В бассейне Енисея вылов карасей с 1976 по 1985 г. колебался от 180 до 970 ц, в среднем составил 480 ц в год (Андриенко, Богданов и др., 1989). В бассейне Байкала вылов карася в 1938 г. равнялся 264 ц, в 1942 г. – 2 586, в 1947 г. – 45, в 1951 г. – 325, в 1955 г. – 162 ц (Кожов, Спелит, 1958a).

9.5. Золотой, или обыкновенный, карась – *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758)

Характерные признаки. D III–IV – 14–21, чаще – 15–19, A II–III – 5–8; LL – 31–36. Жаберных тычинок – 23–44, чаще – 25–31. Позвонков – 30–34. Глоточные зубы однорядные: 4–4. Кариотип: $2n = 100$, $NF = 160$. Как и у серебряного карася, последние неветвистые лучи спинного и анального плавников жесткие, с мелкими зазубринами по заднему краю. Тело короткое и высокое, сжатое с боков. Рот конечный, без усиков (рис. 31). Чешуя золотистого оттенка (Кириллов, 1972; Анчутин, 1976; Силин, 1983; Атлас пресноводных..., 2003).

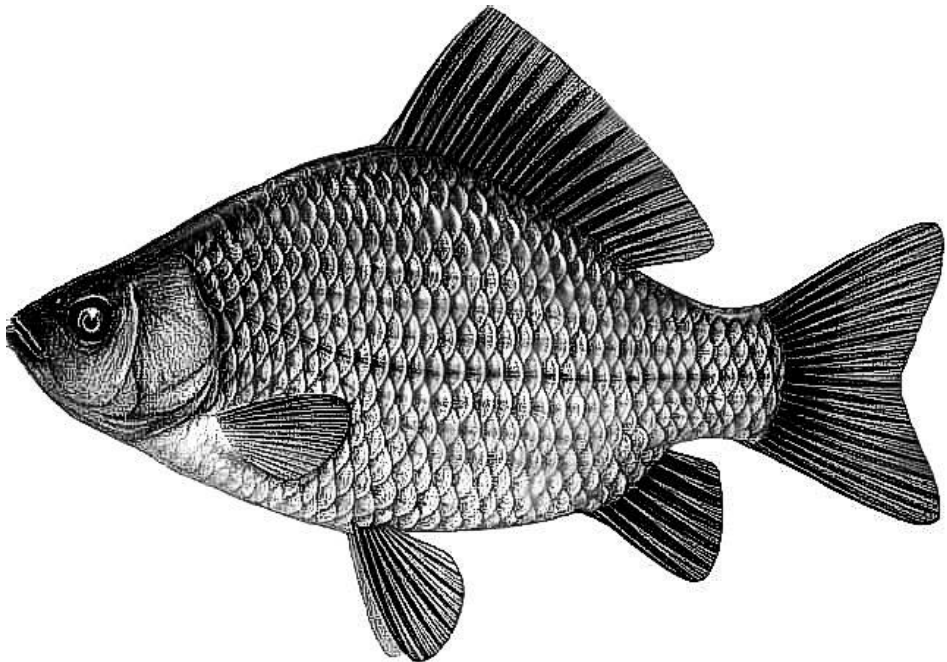


Рис. 31. Золотой, или обыкновенный, карась

Для золотого карася характерна высокая степень морфоэкологической пластичности в процессе адаптации к широкому спектру условий обитания на территории Сибири. Карася из озер Якутии Ф. Н. Кириллов (1972) выделил в подвид *C. carassius jacuticus* (Kirillov). Как сказано выше, Б. В. Силин (1983) пришел к выводу о принадлежности якутского карася к двуполой форме серебряного карася. Работы по цитогенетике карася из этого региона, которые могли бы прояснить ситуацию, нам не известны.

Распространение. В Европе золотой карась распространен от Великобритании и Скандинавии – на севере до Македонии и Северной Италии – на юге. В реках бассейна Северного Ледовитого океана повсеместен и встречается до 70° 30' северной широты. В реках и озерах по побережью Тихого океана отсутствует (Черешнев, Шестаков и др., 2001). На Сахалине аборигенная форма этого карася обитает в реках Тымь и Поронай и в водоемах на севере и северо-востоке острова. На юге Сахалина золотой карась является акклиматизантом (Сафронов, Никифоров, 2003). Отсутствует обыкновенный карась в бассейне Амура (Никольский, 1956; Карасев, 1987), в водоемах Монголии (Экология и хозяйственное..., 1985), на Курильских о-вах (Шедько, 2002).

В бассейне Оби золотой карась известен от верховьев до губы. Вселен и прижился в нескольких, небольших по площади водного зеркала и мелководных мезотрофных озерах низкогорий Алтая – безымянное в Канской степи (близ с. Усть-Кан), Теньгинское, Манжерок и Ая (Кучин, 2001; Попов, 2002a). В верховьях Оби обитает преимущественно в мелких бессточных озерах; в крупных проточных озерах малочислен (Попов, 1979; Журавлев, 1989; Веснина, Журавлев и др., 1999). Широко населяет бессточные озера лесостепной зоны на юге Западной Сибири (Кулундинская, Чано-Барабинская, Карасукская и др. системы озер). В озерах с минерализацией более 5 ‰ не встречается (Иванова, 1962; Кривошеков 1952; Бабуева, 1982, 1991a; Воскобойников, Гундризер и др., 1986). В бассейне Средней и Нижней Оби чаще всего обитает в пойменных озерах, реже – курьях, протоках, на заросших гидрофитами участках рек с медленным течением (Петкевич, Никонов, 1974; Анчутин, 1976; Гундризер, Залозный и др., 2000). На севере Западной Сибири известен в озерах Восточного Ямала (Богданов, Богданова, 2000), но не отмечен в водоемах Байдарацкой губы (Богданов, 2001). Обитает золотой карась в пойменных, реже материковых озерах в бассейне р. Надым (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974a).

Золотой карась часто встречается вместе с серебряным карасем: в промысловых уловах в водоемах Нижней Оби численность обыкновенного карася составляет 10–15 % от численности серебряного (Петкевич, Никонов, 1974). Но в отличие от последнего, золотой карась способен жить и в небольших, мелководных и малопроточных озерах, нередко промерзающих до дна, с

большим количеством в воде гуминовых веществ и частыми заморными явлениями, впадая в конце зимы в анабиоз (Иванова, 1962; Гундризер, 1963; Волгин, Анчутин и др., 1975; Судаков, 1977; Бабуева, 1982). В таких озерах обыкновенный карась, как правило, отличается короткой продолжительностью жизни (до 5+), низкой плодовитостью (в оз. Карасук 6–13 тыс. икринок) и небольшими размерами (см. в табл. 19 данные по размерам обыкновенного карася в озерах Титово, Прямое и Карасук). Тугорослая форма золотого карася весьма устойчива к экстремальным условиям обитания и успешно заселяет большое число заморных озер Сибири (Бабуева, 1982, 1989; Бельченко, Кель, 1991). Несмотря на то что быстрорастущая и тугорослая формы золотого карася отличаются и по строению тела и по экологии, в генетическом отношении они близки. При ухудшении условий обитания быстрорастущая форма может трансформироваться в тугоруслию и наоборот (Бабуева, 1989).

Широко распространен золотой карась в бассейне Енисея. В верховьях реки он обитает в мелководных, сильно заросших и заиленных озерах, но отсутствует в водоемах горного типа в бассейне Большого и Малого Енисея (Гундризер, 1968). Особенно многочислен обыкновенный карась в таежных левобережных притоках Енисея – реках Кас, Сым, Дубчес, Елогуй, Турухан. Севернее, в бассейнах рек лесотундры (Большая и Малая Хета) и тундры (Яра, Пелядка, Танама), золотой карась отсутствует (Головкин, 1971а, б; Глазков, 1981; Попов, 1986). В правобережье Енисея он обитает в озерах бассейна Ангары (Мишарин, 1950), малочислен в Братском водохранилище (но обычен в окрестных озерах) (Мамонтов, 1977), встречается в небольшом числе в озерах в бассейне Подкаменной и Нижней Тунгусок, Курейки (Попов, 1980а, 1983; Попов, 1990а). Известны единичные случаи поимки золотого карася в озерах, расположенных на островах в дельте Енисея (Подлесный, 1958).

Не отмечен обыкновенный карась в озерах плато Путорана (Сиделев, 1981) и в бассейне р. Хантайка (Романов, 1988а; Романов, 2004а). Нет его в бассейне р. Пясины и в оз. Таймыр (Михин, 1955; Ольшанская, 1965; Романов, Тюльпанов, 1985; Савваитова, Пичугин и др., 1994). В бассейне Хатанги золотой карась встречается в небольшом числе в его южной части в озерах верховьев рек Хета, Котуй и др. (Лукьянчиков, 1967).

В Байкале обыкновенный карась очень редко вылавливается в заливах, соках и на мелководье, но обычен в мезо- и эвтрофных озерах-спутниках (Рыбы и рыбное..., 1958; Кожов, 1962; Хохлова, 1967). Не обнаружен золотой карась в бассейне Витима (Калашников, 1978) и в водоемах Забайкалья (Карасев, 1987).

В водоемах Якутии обыкновенный карась (по принятым до настоящего времени воззрениям) распространен очень широко. В бассейне р. Оленек он встречается до 70° 30' северной широты, в бассейне Лены заселяет озера от южных границ республики до Жиганска (севернее Полярного круга). Сравнительно многочислен золотой карась в Вилюйском водохранилище

(Кириллов, Кириллов и др., 1979; Кириллов, 1989) и особенно многочислен в озерах Вилуйской низменности и в озерах, расположенных в нижнем течении р. Алдан. В бассейне Яны обитает только в оз. Бюгюях (в 6 км от Верхоянска), куда он был вселен в 1961 г. Обычен в озерах среднего течения Индигирки (до устья р. Омолон). В бассейне Колымы обыкновенный карась сравнительно многочислен в пойменных озерах и озерах- старицах в пределах территории Среднеколымского административного района (Новиков, 1966). В термокарстовых озерах Колымо-Алазейского междуречья не отмечен. Нет золотого карася и в горных озерах Якутии и в озерах Верхне-Индигирского и Сордоннохского плато (Тяптиргянов, 1980, 1984). В целом, распространение обыкновенного карася на территории Якутии представлено двумя большими по площади районами: западным – от Анабара до Лены включительно и восточным, включающим бассейны рек Индигирка и Колыма и Колымо-Индигирскую низменность (Новиков, Стрелецкая, 1971; Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972; Кириллов, 2002a; Слепцов, 2002). В последние годы проводятся работы по реакклиматизации золотого карася в ряде озерных систем Якутии, например в бассейне р. Яна. В общей сложности в период с 1997 по 2001 г. было отловлено для перевозки 1,1 млн экз. разновозрастного карася и зарыблено 4 688 озер республики (Кириллов, 2002a).

Возраст и рост. В водоемах Сибири обыкновенный карась живет 12–15 лет, достигая 40 см длины и 3 кг массы. В степных озерах Алтайского края с благоприятным газовым режимом золотой карась растет гораздо лучше, чем в заморных озерах. Например, в 3+ длина рыб в заморных озерах составляет в среднем 12 см, масса – 69 г, в незаморном оз. Большой Уткуль – 20 см и 350 г (Иванова, 1962). В заморных озерах Кулунды продолжительность жизни самок тугорослой формы не превышает 6+–7+ лет, самцы живут на год–два меньше, при этом самки достигают 17 см длины и 180 г массы, самцы – 12 см длины и 40 г массы (Волгин, Анчутин и др., 1975; Бабуева, 1989). Существенно замедляется рост карася, вплоть до возникновения карликовых форм, и в небольших по площади озерах, где его численность достигает некоторого предела, после которого внутривидовая конкуренция на почве питания обостряется. В случае зимнего замора часть рыб погибает, численность популяции снижается, темп роста выживших особей возрастает. Другими словами, наблюдается известный в динамике популяций рыб процесс саморегуляции численности (Никольский, 1974).

В озерах Средней и Нижней Оби золотой карась живет до 11+ и достигает 30 см длины и 2 кг массы; основу промысловых уловов составляют особи в 4+–5+ длиной 16–25 см и массой 100–350 г (Судаков, 1977). В пойменном оз. Зеркальное (Нижний Иртыш) обыкновенный карась в 2+ имеет 11 см длины и 39 г массы, в 3+ – соответственно 12 и 69, в 4+ – 13 и 77, в 5+ см длины и 103 г массы. В озерах бассейна р. Надым размеры этого карася в 4+–10+ составляют 20–34 см и 268–1 200 г (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коло-

мин, 1974а). В левобережье Енисея (в озерах в бассейне р. Турухан) обыкновенный карась живет до 9+ и достигает 32 см длины и 1625 г массы (Головко, 1971а, б, 1972, 1973а, б).

Хорошо растет золотой карась в некоторых озерах в бассейне Байкала (Картушин, 1958). В уловах из Вилуйского водохранилища встречаются экземпляры обыкновенного карася в 14+ длиной 33 см и массой 1 100 г (Кириллов, Кириллов и др., 1979; Кириллов, 1989). В высококормных озерах Якутии золотой карась растет заметно лучше, чем в малокормных. В озерах бассейна Колымы карась в 9+ достигает 24–27 см длины и 480–720 г массы (Новиков, 1966). Размеры обыкновенного карася из некоторых водоемов Сибири приведены в табл. 19.

Таблица 19

Длина и масса тела обыкновенного карася из водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
Материковые озера Алтайского края	9	11	14	15	16	17	–	–	–	–
Оз. Титово	33	73	76	88	100	120	–	–	–	–
Р. Верхняя Обь	6	7	9	10	13	16	–	–	–	–
	10	12	18	40	74	163	–	–	–	–
Оз. Чаны	–	14	15	16	18	–	–	–	–	–
	–	91	128	169	313	–	–	–	–	–
Средняя Обь: пойменные озера	10	12	14	17	18	20	21	22	24	26
Нижняя Обь	26	85	130	203	275	310	356	391	470	650
	–	–	14	17	19	21	24	25	–	–
	–	–	125	200	250	405	630	700	–	–
Озера в бассейне Нижней Тунгуски	–	–	–	–	–	–	25	27	28	30
Озера в верховьях Ангары	–	–	15	19	22	24	540	635	700	730
Р. Оленек	–	–	138	280	396	450	550	850	1 050	–
	–	–	14	16	17	18	19	20	22	23
	–	–	92	124	163	225	263	268	374	400
Оз. Ниджили*	–	–	14	18	19	20	21	22	23	25
	–	–	89	187	244	283	321	348	389	422
Вилуйское водохр.	–	–	–	–	26	27	27	28	28/	29
	–	–	–	–	536	570	620	683	697	772
Р. Колыма	–	–	9	12	16	19	22	23	25	–
	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Примечание. Таблица составлена по данным З. А. Ивановой, 1962 (озера Алтайского края), А. Н. Гундризера, 1963 (оз. Титово, Верхняя Обь), В. А. Воскобойникова с соавт., 1986 (оз. Чаны), А. Н. Гундризера с соавт., 1984 (пойменные озера Средней Оби),

В. М. Судакова, 1977 (Нижняя Обь), В. А. Попова, 1983 (озера в бассейне Нижней Тунгуски), А. И. Каргушина, 1958 (озера в верховьях Ангары), А. Ф. Кириллова, 1989, 2002а (Оленек, оз. Ниджили, Вилуйское водохранилище), А. С. Новикова, 1966 (Кольма); * – озеро расположено в междуречье Лены и Вилуя. Длина тела – *ad*.

Размножение. В заморных озерах на юге Западной Сибири большинство особей обыкновенного карася половозрелыми становятся рано – самки в 2+–3+, самцы на год раньше. В нерестовых скоплениях обычно преобладают особи в 2+–5+ (Иванова, 1962; Гундризер, 1963). В оз. Чаны золотой карась созревает в массе в 3+ (Воскобойников, Гундризер и др., 1986), в озерах Нижней Оби – в 3+–5+ при минимальной длине самок 14 см и массе тела 125 г (Судаков, 1977), в озерах бассейна Вилуя в пределах Вилуйской низменности – в 3+–4+, в оз. Ниджили и в Вилуйском водохранилище – в 4+–5+ (Кириллов, 1972; Кириллов, Кириллов и др., 1979).

Соотношение самок и самцов в нерестовых скоплениях обыкновенного карася в водоемах Сибири чаще всего составляет 1 : 1. В озерах Якутии доля самцов в популяциях этой рыбы нередко выше, чем доля самок (Кириллов, 1972). В целом, как правило, при благоприятных условиях жизни золотого карася в его нерестовых скоплениях преобладают самки, особенно в старших возрастах, при ухудшении условий обитания заметно возрастает процент самцов (Гундризер, Кафанова и др., 1959; Иванова, 1962; Волгин, Анчутин и др., 1975; Анчутин, 1976; Судаков, 1977; Бабуева, 1989).

Нерест золотого карася в водоемах Сибири в благоприятных условиях обитания порционный и происходит в период с конца мая до конца июля при температуре воды 11–24 °С. В оз. Чаны карась нерестится двукратно – в середине июня при температуре воды 21 °С и в конце первой декады июля (Воскобойников, Гундризер и др., 1986). В озерах Средней Оби вымет первой порции икры наблюдается обычно также в середине июня при температуре воды не ниже 17–18 °С. Вторая порция икры откладывается в этих озерах в середине июля (Гундризер, 1963; Гундризер, Залозный и др., 2000). В условиях низких летних температур воды золотой карась выметывает только одну порцию икры, что имеет место во многих водоемах Средней и, особенно, Нижней Оби (Юракова, 1981).

В водоемах Якутии нерест золотого карася обычно двукратный и происходит при температуре воды не ниже 11–12 °С. Нерестилища расположены в прибрежной зоне, реже – в центральной части озер, но во всех случаях – с сильно развитой водной растительностью, глубинами до 1,5 м и высоким содержанием в воде кислорода (Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972).

Плодовитость золотого карася в бассейне Оби достигает 300 тыс. икринок, но в заморных озерах ИАП карася значительно ниже и у рыб массой около 100 г она составляет 24–40, в среднем – 32 тыс. икринок (Анчутин, 1973, 1982; Суда-

ков, 1977; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Журавлев, 1989). В оз. Чаны обыкновенный карась в 3+ откладывает 7 тыс., в 6+ – 54 тыс. икринок (Воскобойников, Гундризер и др., 1986), в озерах Нижней Оби: в 3+ – 28, в 6+ – 143 (Судаков, 1977), в бассейне Надыма – 18–246 тыс. икринок (Коломин, 1974a). В озерах левобережья Вилюя ИАП карася составляет в среднем около 120, в оз. Ниджили – 115 тыс. икринок (Кириллов, 1972; Кириллов, 2000).

Как правило, обыкновенный карась нерестится в прибрежной зоне озер. Икра клейкая и откладывается на растительность. Икринки, упавшие на дно, погибают. Оплодотворяются они самцами своего вида. Инкубационный период – 5–7 суток (Судаков, 1977). Личинки, длина которых после вылупления – около 6 мм, вначале подвешиваются к растениям, а через двое суток переходят в толщу воды. В возрасте 10 суток они совершают незначительные плавательные движения, на 13-е сутки становятся активными и начинают питаться (Иванова, 1962; Веснина, Журавлев и др., 1999).

В озерах Якутии большой процент развивающейся икры золотого карася гибнет в результате выталкивания из воды на берег нерестового субстрата вместе с икрой дрейфующими льдинами. Нередко в водоемах этого региона к концу инкубации по разным причинам гибнет до 80–85 % выметанных икринок (Венглинский, 1998b).

После вымета последней порции икры текущего года, гонады самок золотого карася переходят в стадию трофоплазматического роста икринок генерации следующего года, а в январе–феврале – в преднерестовую IV стадию зрелости. Это относится и к серебряному карасю из озер Средней Оби (Юркова, 1981).

Питание. Характер питания обыкновенного карася в общих чертах схож с таковым серебряного карася. Личинки после рассасывания желточного мешка и мальки питаются мелкими формами зоопланктона и фитопланктона, в меньшей степени – детритом. Основная пища взрослых особей – организмы зоопланктона и зообентоса (личинки хирономид и других насекомых, моллюски, олигохеты), а также организмы нектобентоса (бокоплавы), водоросли, гидрофиты и детрит (Кириллов, 1972; Анчутин, 1976; Коновалова, Попов, 1983). По данным А. Н. Медведевой (2003), в пойменных водоемах Нижнего Иртыша соотношение животной и растительной пищи в рационе золотого карася составляет 1 : 1, на долю детрита приходится до 25 %. В оз. Ниджили (Якутия) в пище карася преобладают личинки хирономид и рачки планктона (Кириллов, 1972). Обычно в питании карася доминируют те группы организмов, которые являются наиболее многочисленными и наиболее доступными для него в данном водоеме. В зимний период в озерах с благополучным газовым режимом золотой карась продолжает кормиться, но в случае существенного (близкого к пороговой величине) снижения концентрации кислорода

в воде активность карася резко падает и процесс питания прекращается (Сальдау, 1949; Кириллов, 1972).

Вылов. Как отмечено выше, вылов золотого карася в бассейне Оби и Енисея учитывался все годы вместе с серебряным. В озерах Якутии рыбопродуктивность большинства карасевых озер низка и составляет в среднем 2–3 кг / га, что, прежде всего, связано со значительной гибелью икры карася во время ее инкубации. Однако в связи с большим количеством таких озер, суммарный вылов золотого карася в водоемах Якутии достигает значительных величин. С 1940 по 1967 г. на территории республики добывалось от 4,2 (в 1948 г.) до 18,7 (в 1942 г) тыс. ц карася в год (Кириллов, 1972). В настоящее время численность этой рыбы в озерно-речной системе Якутии продолжает оставаться высокой, что позволяет прогнозировать увеличение ежегодного вылова карася до 50 тыс. ц, в том числе в бассейне Лены до 48 и в бассейне Яны – до 1 тыс. ц (Кириллов, 2002a).

9.6. Белый амур – *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844)

Характерные признаки. D III – 7, A III – 8. Жаберные тычинки короткие, редкие, в числе – 12–18; LL – 39–47 (37). Глоточные зубы двурядные, обычно 2,5–5,2, сильно зазубренные (в виде пилы). Позвонков – 42–46. Брюшина темно-бурая, почти черная. Тело удлинненное, вальковатое (рис. 32). Рот полунижний, лоб широкий. Спина зеленовато- или желтовато-серая, бока темно-золотистые, брюхо светлее. По краю каждой чешуйки темная каемка. Спинной и хвостовой плавники темные, остальные более светлые. Радужина глаз золотистая (Никольский, 1956; Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип: $2n = 48$, $NF = 84$ и 88 (Васильев, 1985).

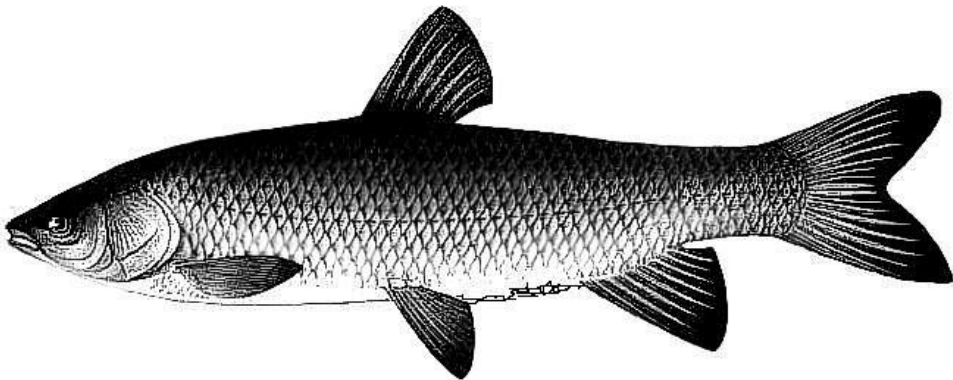


Рис. 32. Белый амур

Распространение. В естественном состоянии белый амур обитает в водоемах Восточной Азии от Амура на юг до Сицзяна (Китай). В Амуре встречается в среднем и нижнем течении, в устье рек Сунгари, Уссури, в оз. Ханка (Берг, 1949а; Никольский, 1956). В водоемы северо-запада Сахалина заходит на нагул, в озерах юго-востока острова акклиматизирован (Сафронов, Никифоров, 2003). Интродуцирован в водоемы Европы, Азии и Северной Америки как объект рыбоводства. В 1960–1970-е гг. завезен во многие водоемы России (и другие республики бывшего СССР) и в ряде из них прижился (Атлас пресноводных..., 2003).

В Сибири белый амур известен в составе ихтиофауны водохранилища Беловской ГРЭС (Беловское водохранилище), в которое он был вселен в 1973 г. и где успешно прижился. Обитает в качестве акклиматизанта этот вид рыб в Братском водохранилище, куда он проник по Ангаре, вероятно, из Байкала, но в котором, однако, не встречается (Куклин, 1999а, б). В 1953 и 1954 гг. была сделана попытка вселения белого амура в водоемы Забайкалья: в озера Котокель (соединяющееся с Байкалом р. Коточик) и Большое Еравное из Амура завезли 60 производителей; положительного результата не получено (Демин, 2001, 2003). С 1970 г. белого амура стали выращивать (совместно с белым и пестрым толстолобиками) в озерно-прудовом хозяйстве на оз. Кенон: молодь рыб подращивалась в прудах с теплой водой, поступающей от ГРЭС, а затем выпускалась в озеро; в течение 3–5 лет нагула рыбы достигали 3–5 кг массы (Карасев, 1987).

Возраст и рост. В водоемах Амура достигает 1,2 м длины и 32 кг массы (Берг, 1949а). Отличается быстрым ростом: в условиях р. Сицзян годовики имеют длину 20–25 см и массу до 600 г, в возрасте 3 лет – до 3 кг (Атлас пресноводных..., 2003).

Размножение. Сведений о размножении белого амура в естественных водоемах Сибири, кроме Беловского водохранилища, мы не обнаружили. В бассейне Амура белый амур половозрелым становится в возрасте 9–10 лет при длине 68–75 см (Макеева, 1974), в реках Китая – на 1–2 года раньше. Плодовитость в Амуре от 237 до 1 686, в среднем – 800 тыс. икринок. Размножается в условиях этой реки, вероятно, одновременно, в июне – июле, в реках Китая нерест порционный – с апреля по август.

Икру белый амур выметывает в верхние слои воды в периоды быстрых подъемов уровня во время ливневых паводков. Икринки перед выметом имеют диаметр 1,0–1,3 мм, после вымета – до 3,5–5,0 мм. Икра полупелагическая, нелипкая. Личинки вылупляются при температуре воды около 20 °С через трое суток и имеют около 7 мм длины (Атлас пресноводных..., 2003).

Питание. Мальки до 3,5–5,0 мм длины питаются планктоном в прибрежной зоне и мелководных заливах, затем переходят на питание мелкими формами зообентоса и растительностью. Основной пищей взрослых особей бело-

го амура служат высшие водные растения, которые он размельчает при помощи глоточных зубов (Атлас пресноводных..., 2003).

9.7. Сазан, или обыкновенный карп – *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758

Характерные признаки. D III–IV (V) – 15–22, A III–IV – 5–6. Жаберных тычинок – 21–29; LL – 32–41. Позвонков – 36–38. Глоточные зубы крупные, жевательного типа, трехрядные: 1,1,3–3,1,1, реже – 1,2,3–3,2,1. Длина кишечника в 2,5–3 раза превышает длину тела. Кариотип: $2n = 100$, $NF = 152$. Рот нижний, способен сильно выдвигаться, образуя хоботок. В углах рта две пары коротких усиков. Лоб большой, глаза маленькие (рис. 33). Спинной плавник длинный, с зазубренным жестким лучом впереди, анальный короткий и тоже с зазубренным лучом. Из четырех выделяемых подвидов в водах России обитают два: европейский сазан [*C. carpio carpio* (Linnaeus, 1758)] и амурский сазан [*C. carpio haematopterus* (Temminck et Schlegel, 1846)]. У амурского сазана меньше, чем у европейского, число жаберных тычинок и лучей в спинном плавнике (Атлас пресноводных..., 2003).

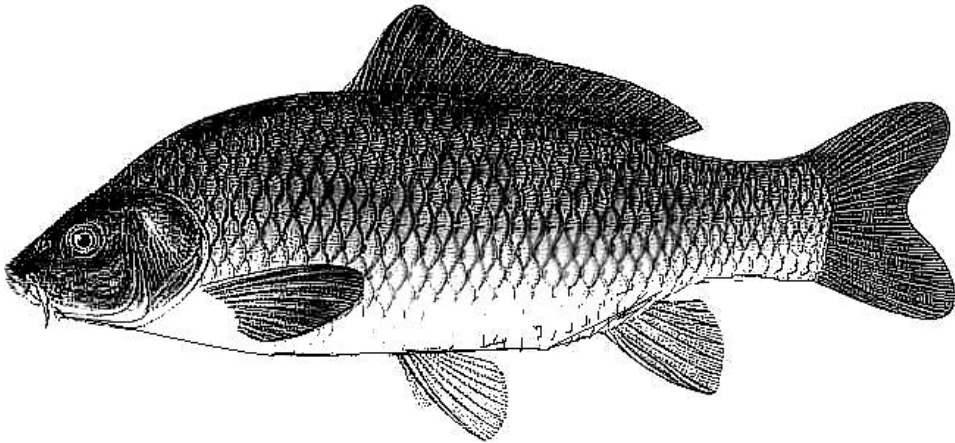


Рис. 33. Сазан, или обыкновенный карп

Распространение. Естественный ареал сазана охватывает водоемы Понто-Каспийско-Аральского региона и бассейны рек Дальнего Востока и Юго-Восточной Азии – от Амура на севере до Юньнана (Китай) и Бирмы на юге. Обитает в водоемах Камчатки (Никольский, 1956, 1971). В южной части Сахалина немногочислен и представлен как естественными, так и акклиматизированными популяциями (Сафронов, Никифоров, 2003). Обитает в оз. Буир-Нур в бассейне р. Халкин-Гол (Монголия) (Экология и хозяйственное..., 1985).

В Европе сазан населяет пресные и солоноватые воды бассейнов Северного, Балтийского, Средиземного, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей, есть в оз. Иссык-Куль. В Юго-Восточной Азии, особенно в Китае, сазан (каarp) широко расселен человеком. В Каспии и Арале сазан образует полупроходные формы – нагуливается в море, а на нерест поднимается в реки. Туводный сазан больших миграций в течение года не совершает (Атлас пресноводных..., 2003).

Интродукция сазана в водоемы юга Западной Сибири была начата еще в 1909–1910 гг. и особенно активно осуществлялась в 1920-е гг. Родоначальной формой явился сазан из оз. Балхаш, куда он был завезен из р. Карасук (приток р. Большая Алмаатинка), куда, в свою очередь, был интродуцирован из р. Чу, некогда соединявшуюся с р. Сыр-Дарьей и с оз. Иссык-Куль (Берг, 1905; Цит. по: Сатюков, 2001).

С 1927 по 1935 г. в водоемы Обь-Иртышского междуречья на территории Новосибирской области (озера Сартлан, Чаны, Убинское, Хорошее) было завезено из ряда водоемов Урала и оз. Балхаш в общей сложности около 15 тыс. молоди и половозрелых особей сазана. В озерах Чаны и Сартлан большая часть вселенного сазана погибла в результате заморных явлений в маловодные годы, в других озерах сазан прижился (Долженко, 1952, 1953). Из оз. Хорошее сазан проник по р. Бурла в оз. Песчаное, Малое Топольное и другие озера Бурлинской системы, лежащие в пределах Алтайского края. В начале 1970-х гг. были проведены успешные работы по вселению сазана в Мамонтовские и Барнаульские озера, оз. Уткуль (Иванова, 1962; Сатюков, 1979, 1981). В итоге сазан акклиматизировался во многих озерах юга Западной Сибири, в том числе в озерах Чаны и Сартлан, но везде сравнительно малочислен. В небольшом числе он обитает и в хорошо прогреваемых речных водах верховьев Оби. По Бии сазан не поднимается выше устья р. Неня, а по Катунь – выше с. Сростки. Встречается сазан в пределах нижнего и среднего течений рек Чумыш, Чарыш и Алей. В р. Чуя (Горный Алтай), куда сазан также был завезен, он не прижился (Кучин, 2001). В Новосибирском водохранилище ежегодно добывают до 100 ц этой рыбы (Попов, Визер и др., 2000; Бабуева, 2001б, 2005). В оз. Чаны сазан вылавливается в небольшом числе в качестве прилова; нередко экземпляры до 5 и даже 10 кг (Попов, Воскобойников и др., 2005). В оз. Сартлан промысловая численность сазана обеспечивается частично как за счет его самовоспроизводства, так и за счет ежегодного выпуска молоди (Прусевич, 2001, 2006). Фигурирует сазан в статистике промыслового и любительского лова в р. Томь, где отмечен его нерест (Колесов, Трифонова, 2001).

В целом, сазан в водоемах юга Западной Сибири малочислен. Главные причины этого – его теплолюбивость, высокая чувствительность к зимним заморам, повышенной и высокой минерализации вод большинства озер ре-

гиона, конкуренция на почве питания с рыбами-аборигенами (плотва, караси), значительный пресс хищников (щука, окунь, в некоторых водоемах судак) (Иванова, 1981).

С 1934 по 1954 г. сазан интродуцирован из водоемов бассейна Амура в Байкал и водоемы Забайкалья. В 1957–1963 гг. 7 950 разновозрастных особей сазана было завезено в Иркутское водохранилище, в 1963–1967 гг. 4 800 особи – в Братское водохранилище (Мамонтов, 1977; Демин, 2001). В настоящее время сазан сравнительно многочислен в Байкале в районе дельты Селенги (Посольский сор, Селенгинское мелководье, залив Провал), встречается на всем протяжении реки, в ее притоках и многих пойменных озерах. В реках Баргузин и Верхняя Ангара сазан хотя и прижился, но большой численности не достиг (Асхаев, 1958; Хохлова, 1967; Стариков, 1971; Асхаев, Ельцова, 1972; Демин, 2001, 2003). Сравнительно подробная информация о биологии амурского сазана в Байкале имеется в работе А. И. Демина (2001) и «Биологические инвазии...» (2004).

Помимо сазана, в некоторых водоемах лесостепной и степной зон на юге Сибири обитает его культурная форма – карп. Так, в пойменные озера верховьев Оби карп попал из прудовых хозяйств Алтайского края (Иванова, 1981). В 1962–1970 гг. карп был вселен (совместно с лещом) в Красноярское водохранилище, откуда он проник в Верхний Енисей, его притоки (Абакан, Кан и др.) и пойменные озера (Куклин, 1999; Вышегородцев, 2000). В 1969 г. несколько десятков особей зеркального карпа было пересажено из Бичурских прудов в геотермальное озеро-пруд курорта Горячинск в Прибайкалье (Карасев, 1987). Очень редко отдельные особи этой формы карпа вылавливаются в Байкале (Демин, 2001). В середине XX в. карп был завезен в ряд озер и прудов на юге Забайкалья (оз. Окуневое Гусино-Убукунской системы и др.) (Егоров, 1985; Карасев, 1987).

В большинстве случаев карп в Сибири успешно размножается и хорошо растет, но не в естественных водоемах, а в условиях искусственного разведения при сравнительно высоких температурах воды и, как правило, специализированном кормлении (Иванова, 1981; Карасев, 1987). В то же время о способности карпа приспосабливаться к суровым условиям обитания свидетельствует факт его акклиматизации в субарктическом водоеме Кольского полуострова – оз. Имандра (Лукин, 1999).

Возраст и рост. Предельный возраст сазана – 30 лет. Достигает более метра длины и 16–32 кг массы (Атлас пресноводных..., 2003). Размеры сазана из озер Бурлинской системы (Алтайский край), оз. Байкал, водоемов Забайкалья и Амура приведены в табл. 20.

Размножение. В естественных водоемах Европы сазан половозрелым становится в массе в 3+–5+ при длине более 30 см. Нерест порционный, с конца апреля по август (в зависимости от географической широты), при тем-

пературе воды 16–20 °С и выше. Икра откладывается на мягкую растительность на глубине до 0,5 м. Плодовитость – 96–1 800 тыс. икринок. Икринки клейкие, диаметром 1,4–1,5 мм, после оплодотворения развиваются от 2,5 суток при температуре воды 22–24 °С до 7,5 суток – при 17–18 °С. Вылупившиеся личинки первое время висят, прикрепившись к растениям, затем переходят к активному движению и начинают питаться зоопланктоном (Лебедев, Спановская и др., 1969; Атлас пресноводных..., 2003).

Таблица 20

Длина и масса тела сазана из водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет								
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	10+
Бурлинские озера	–	21	29	35	38	42	44	48	55
		280	563	1 057	1 323	1 474	1 735	2 148	3 240
Оз. Хорошее (Новосиб. обл.)	–	–	19	23	35	–	–	–	–
Оз. Байкал:	–	–	21	27	33	37	40	–	–
Посольский сор			191	436	604	1 021	1 612		
Ивано-Арахлейские озера	7	12	19	28	33	36	39	43	–
	12	75	248	452	620	1 042	1 716	2 090	
Оз. Большое Еравное	14	17	19	22	28	33	36	39	–
	58	94	157	265	448	790	1 065	1 380	

Примечание. Таблица составлена по данным С. Н. Сатюкова, 1981 (Бурлинские озера), М. П. Долженко, 1952 (оз. Хорошее), Л. Г. Карасева, 1987 (озера Байкал, Большое Еравное, Ивано-Арахлейские).

На Алтае в озерах Бурлинской системы сазан еще до распаления льда (в конце апреля) начинает продвигаться к нерестилищам, где интенсивно питается до периода размножения. Нерест единовременный и происходит в массе в конце мая – начале июня при температуре воды 16–22 °С. Первыми нерестятся производители старшевозрастных групп, по мере прогрева воды включаются в этот процесс и особи младших возрастов. Плодовитость рыб в 4+ составляет в среднем 35 тыс. икринок, в 8+ – 373, в 10+ – 552 тыс. икринок. У самых крупных самок ИАП близка к миллиону икринок. Значительная часть выметанной сазаном икры поедается водными беспозвоночными и рыбами. В оз. Сартлан сазан нерестится в середине июня, ИАП рыб длиной 44–52 см и массой 1,7–3,1 кг составляет 346–514 тыс. икринок (Сатюков, 1979, 1981, 2001, 2005).

В условиях Байкала амурский сазан созревает в 3+–4+, нерестится с середины июня до конца июля. Но в мелководных озерах Прибайкалья нерест начинается во второй половине апреля при температуре воды 12 °С и закан-

чивается во второй половине июня при температуре воды 16–23 °С; ИАП впервые созревающих самок (длиной в среднем 290 мм и массе 866 г) – 55,8–105,5 тыс. икринок; инкубационный период – 5–6 сут (Демин, 2001; Биологические инвазии..., 2004).

В водоемах Забайкалья амурский сазан достигает половой зрелости на 4–5-м году жизни. Нерестится при температуре воды 16–22 °С с середины июня до середины июля. Сведений о порционности нереста нет. Плодовитость 5–9-летних самок в пределах 55–186 тыс. икринок (Асхаев, Ельцова, 1972). Инкубационный период при температуре воды 19–25 °С составляет около 5 суток (Крыжановский, Смирнов и др., 1951; Цит. по: Карасев, 1987). Наиболее благоприятны условия размножения сазана в условиях Забайкалья в многоводные годы. В большом числе сазан, прежде всего молодь, гибнет при снижении в мелких водоемах уровня воды (Карасев, 1987).

Питание. Молодь сазана питается вначале зоопланктоном, затем – организмами зообентоса и водорослями. Например, содержимое кишечника у 6 экз. личинок сазана, отловленных в р. Баргузин, состояло из крупных ракообразных планктона и личинок хирономид (Сорокин, Сорокина, 1988). Основу питания взрослого сазана составляют организмы зообентоса с небольшой долей водной растительности. В озерах Сартлан и Хорошее пища сазана состоит из личинок хирономид, моллюсков, гаммарусов, ракообразных планктона и водорослей (Долженко, 1952).

В Байкале молодь амурского сазана потребляет в пищу в основном организмы зоопланктона. Рыбы в возрасте 2+ и старше питаются зообентосом и, в меньшей степени, гидрофитами. В зимний период сазан обычно залегает в ямы; крупные концентрации рыб в это время года отмечались в середине Посольского сора (Демин, 2001)..

В оз. Большое Еравное сазан, как и карась, питается и в зимний период, хотя и менее интенсивно, чем летом, поедая в основном личинок хирономид и рачков нектобентоса (Карасев, 1987)

Вылов. В пределах Алтайского края (в озерах Бурлинской системы и в пойменных водоемах Оби) вылавливается 150–200 ц сазана в год, в прудовых хозяйствах этого региона – 700–800 ц в год (Журавлев, 2003). В оз. Чаны заметные уловы сазана фиксировались промысловой статистикой в 1989–2002 гг. – от 790 до 5 000 ц, в среднем – 2,5 тыс. ц в год. В настоящее время заметная (до 80 %) часть добычи этой рыбы уходит на «черный» рынок и статистикой не учитывается (Попов, Воскобойников и др., 2005). В оз. Сартлан сазан являлся долгие годы основной промысловой рыбой и его уловы достигали 6 тыс. ц (в 1985 г.), однако в связи с неуклонным снижением в озере кормовой базы рыб, в том числе в связи с ростом численности вселенного сюда амурского серебряного карася (промысловый вылов которого возрос с 200 до

3 000 ц), добыча сазана существенно сократилась – до 1,4 тыс. ц в 1996 г. (Прусевич, Егоров и др., 1997; Прусевич, 2006).

В Красноярском водохранилище с 1980 по 1990 г. ежегодно добывалось 10–20 ц сазана, в 2001 г. – 68, в 2003 г. – 59 ц (Вышегородцев, Космаков и др., 2005). В Байкале в 1996 г. было добыто 617 ц этой рыбы, в 1997 г. – 472, в 1998 г. – 292 ц (Демин, 2001, 2003).

9.8. Пескарь – *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758)

Характерные признаки. D III – 7, A II–III – 6–7. Жаберные тычинки короткие, бугорковидные, 2–6 шт., чаще – не более 4 или их нет вообще; LL – 38–45. Позвонков – 39–41. Глоточные зубы двурядные, вытянутые в крючок: 3,5–5,3 (Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип: $2n = 50-52$, $NF = 98$ (Васильев, 1985). Тело удлинненное, вальковатое, покрыто крупной чешуей. Рот нижний, дугообразный, в углах его по одному усика. Нижняя губа широко прервана. Рыло длинное, вдвое больше диаметра глаза. Глаза относительно крупные. Спинка серо-бурая, бока светлые, у крупных особей желтоватые. По бокам тела вдоль боковой линии расположены около 10 крупных темных пятен (рис. 34). Спинной и хвостовой плавники серо-желтые, с рядами мелких темных пятнышек, остальные плавники бесцветные. Хвостовой плавник заметно вырезан. Самки обычно крупнее самцов.

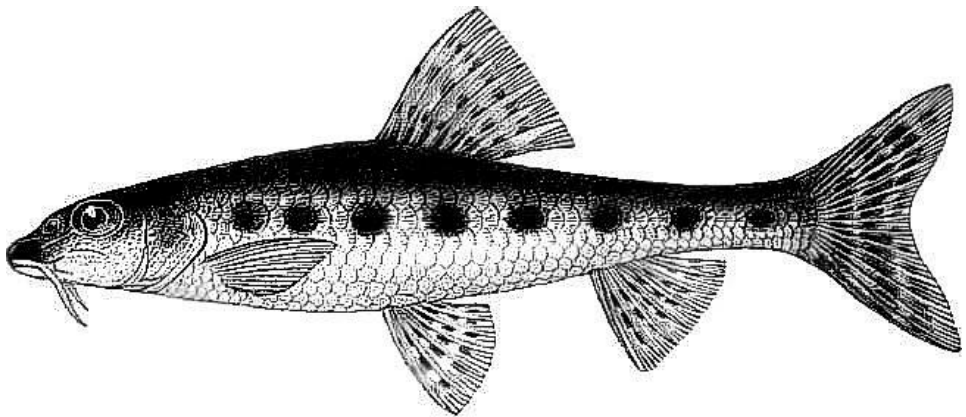


Рис. 34. Пескарь

В мировой ихтиофауне известно около 20 подвидов пескаря, в водоемах России обитают представители трех подвидов, в водоемах Сибири – сибир-

ский пескарь [*G. gobio synocephalus* (Dybowski, 1869)] (Атлас пресноводных..., 2003).

Распространение. Пескарь – широко распространенный в Европе и Северной Азии вид. Обитает как в озерах, так и в реках. Держится вблизи дна, летом – на мелководье, зимой – на глубоких участках с песчаным грунтом. Больших миграций не совершает.

В бассейне Оби пескарь распространен повсеместно (Судаков, 1977; Гундризер, Иоганзен и др., 1984). Изредка встречается в оз. Телецкое (Жданов, Собанский, 1975), но в большинстве горных рек и озер Алтая отсутствует. Обитает в р. Лебедь, на всем протяжении Бии, на нижнем участке Катуня и в ее притоках – Иша и Майма, в реках Бие-Чумышской возвышенности и Приобского плато (Кучин, 2001), в Новосибирском водохранилище (Попов, Визер и др., 2000). В оз. Чаны пескарь встречался в начале XX в., когда уровень воды в этом водоеме был высоким, но сравнительно многочислен пескарь был только в пресной воде Малых Чанов и реках Чулым и Каргат (Дулькейт, Башмаков и др., 1935). В настоящее время пескарь в оз. Чаны встречается крайне редко, предпочитая жить в Чулыме и Каргате, в том числе в проточных озерах (Урюм, Саркуль, Фадиха) этих рек (Воскобойников, Гундризер и др., 1986). Не отмечен пескарь в водоемах Ямала (Богданов, Богданова и др., 2000; Богданов, 2001a), редок в бассейне Надыма (Коломин, Черкашин и др., 1972), но сравнительно многочислен в р. Таз (Экология рыб..., 2006).

В бассейне Енисея пескарь обитает в речных водах от истоков до устья. Широко распространен в речной системе Большого, Малого и Верхнего Енисея. В олиготрофных озерах Тувы малочислен (Гундризер, 1975). В левобережье Енисея обычен в водоемах таежной зоны, редок в водоемах лесотундры и не отмечен в водоемах тундры (Головко, 1971a, б; Попов, 1978a, 1986). Есть в Ангаре и ангарских водохранилищах (в последних малочислен), в бассейнах рек Подкаменная и Нижняя Тунгуска (Попов, 1990a), Курейка, Хантайка (Мишарин, 1950; Скрябин, Воробьева и др., 1987; Романов, 1988a; Куклин, 1996б, 1999a, б). Не обнаружен пескарь в озерах плато Путорана (Сиделев, 1981; Романов, 2004a), в бассейне Пясины (Савваитова, Пичугин и др., 1994) и в оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985). В бассейне Хатанги он встречается в правых притоках верхнего и среднего участков Хеты, еще реже – в самой Хете (Лукиянчиков, 1967).

Обитает пескарь в Байкале и в притоках озера, в том числе в Селенге (Кожов, 1962; Хохлова, 1967; Карасев, 1987; Скрябин, 1997). В реках Восточной Сибири, от Анабара до Колымы включительно, обыкновенный пескарь отсутствует (Новиков, 1966; Кириллов, 1972). Пескарь из бассейна Лены выделен в самостоятельный вид – пескарь Солдатова (см. ниже). Весьма многочислен обыкновенный пескарь во всех реках бассейна Верхнего Амура (Никольский, 1956; Карасев, 1987).

Возраст и рост. В Оби пескарь живет до 7 лет и достигает 15 см длины и 80 г массы. Самки обычно крупнее самцов. В притоках Средней Оби пескарь в 2+ имеет 16 г, в 4+ – 34 г массы (Татарникова, 1969), в озерах Нижней Оби в 1+ – 4,4 см длины и 2 г массы, в 2+ – соответственно 9 и 16, в 3+ – 11 и 25, в 4+ – 12 и 32, в 5+ – 13 и 48, в 6+ – 15 см длины и 80 г массы (Судаков, 1977), в бассейне Надыма в 3+–4+ – 9–15 см длины и 15–62 г массы (Коломин, 1974а).

В Енисее пескарь в 6+–7+ достигает 16–17 см длины и 65–70 г массы. Обычно встречаются особи длиной 9–10 см и массой 13–20 г (Вышегородцев, 2000). В притоках Верхнего Амура размеры сибирского пескаря в 1+ колеблются от 5,0 до 7,8 см длины и от 2 до 6 г массы, в 2+ – соответственно 7,8–10 и 5–13, в 3+ – 9–13 и 10–22, в 4+ – 11–14 и 21–31, в 5+ – 12–14 и 26–42, в 6+ – 14–16 см длины и 33–60 г массы (Карасев, 1987).

Размножение. Половозрелым сибирский пескарь становится в 1+–3+, при неблагоприятных условиях обитания – в 4+ по достижении 7–8 см длины и 4–10 г массы. Нерестится в мае – июле при температуре воды 12–22 °С. В водоемах Тувы пескарь выметывает 0,6–5,0 тыс. икринок, в р. Турухан в 3+ – 1,3, в 4+ – 2,1 (Головки, 1971а), в Ангаре в 2+ – 3,0, в 3+ – 3,1, в Братском водохранилище в соответствующих возрастах 4,0 и 4,8 тыс. икринок (Гундризера, 1975; Мамонтов, 1977; Скрыбин, Воробьева и др., 1987). Низкая плодовитость отмечена у пескаря из озер в бассейне Витима: в гонадах у шести самок длиной 4,5–6,0 см оказалось от 0,4 до 0,5, в среднем – 0,47 тыс. икринок (Калашников, 1978). ИАП пескаря из рек Ингода, Онон и Шилка составляет 1,0–4,8, в водоемах-охладителях ГРЭС – до 14 тыс. икринок (Карасев, 1987).

Обычно сибирский пескарь откладывает икру порциями на каменисто-песчаный грунт на участках с небольшими глубинами и сравнительно быстрым течением. Икринки диаметром 1,3–1,5 мм приклеиваются к грунту. Инкубационный период – около 8 дней (Судаков, 1977; Гундризера, Иоганзен и др., 1984).

Питание. Личинки и мальки сибирского пескаря питаются преимущественно планктоном, взрослые особи – личинками хирономид, ручейников, поденок, веснянок, моллюсками, олигохетами, ракообразными нектобентоса, икрой рыб (Гундризера, 1975).

9.9. Пескарь Солдатова – *Gobio soldatovi* Berg, 1914

Характерные признаки. D III – 6–7, P I – 12–14, чаще – 13, V I – 7, A III – 5–6; LL – 35–42. Глоточные зубы 2,5–5,2 или 3,5–5,2. Тело удлинненное, не сжатое с боков. Рот нижний. Горло не покрыто чешуей. Вдоль боков тела – темная полоса, иногда вместо нее – около 7 крупных темных пятна. На чешуе выше продольной полосы пигментные точки, образующие зигзагообразные полоски. Спинной и хвостовой плавники с рядами темных мелких пятнышек,

остальные – бесцветные (Атлас пресноводных..., 2003). В отличие от обыкновенного пескаря, у пескаря Солдатова меньше чешуй в боковой линии, а брюшные плавники заходят за анальное отверстие и почти достигают анального плавника (рис. 35).

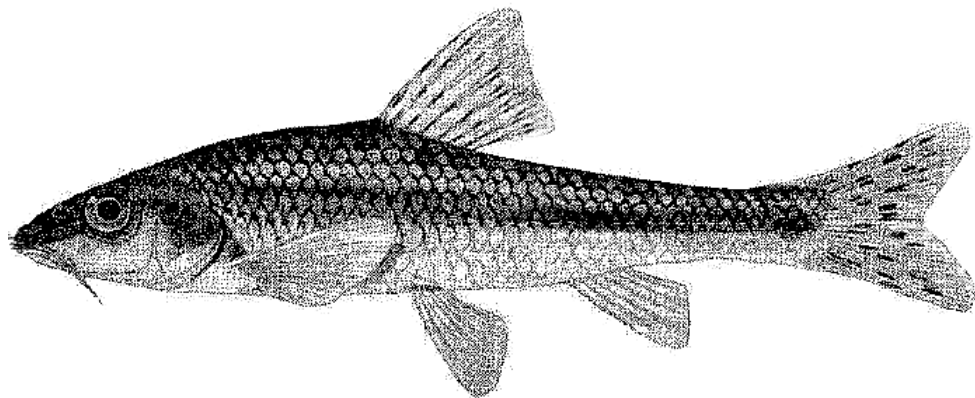


Рис. 35. Пескарь Солдатова

Из трех выделяемых подвидов пескаря Солдатова, два водятся в водоемах России: пескарь Солдатова [*Gobio soldatovi soldatovi* (Berg, 1914)] – в бассейне Амура и на северо-западе Сахалина и ленский пескарь [*Gobio soldatovi tungussicus* (Borisov, 1928)] – в верхнем и среднем течении Лены до Жиганска и в озерах бассейна Вилюя. Третий подвид – *Gobio soldatovi minus* (Nichols, 1925), живет в Северном Китае (Атлас пресноводных..., 2003; Сафронов, Никифоров, 2003).

Экология. В бассейне Лены в двух озерах – Монгой (в истоке р. Конда) и Кусоты (бассейн р. Заза), обнаружен «ленский» пескарь. В других притоках Лены и в ее русле обитает пескарь Солдатова. Это типично озерная рыба, но изредка встречается и в реках, предпочитая селиться в них на участках, связанных со старицами и большими заливами. Отмечен пескарь Солдатова как в проточных, так и в изолированных озерах с песчаными отмелями и небольшой численностью или полным отсутствием хищников (Кириллов, 1972; Карасев, 1987). Живет не менее шести лет и достигает 9 см длины. Половозрелым становится в 2+–3+ по достижении 6–7 см длины. Нерестится в июне–июле при температуре воды 15–24 °С. Откладывает 3–4 порции икры общим числом от 0,5 до 14 тыс. икринок. Икринки развиваются в толще воды, довольно крупные, диаметром 3,4 мм в набувшем состоянии. Вылупление личинок происходит через 2,5 суток. Предличинки постоянно всплывают вверх и держатся в потоке воды. Взрослые особи питаются массовыми фор-

мами зоопланктона и зообентоса, водорослями, в меньшей степени гидрофитами и детритом (Кириллов, 1972; Карасев, 1987).

9.10. Верховка – *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843)

Характерные признаки. D III – 7–9, A III – 10–14. Жаберных тычинок – 10–17, чаще – 14–16. Позвонков – 38–40. Боковая линия неполная. Число прободенных чешуй варьирует от 0 до 19. Глоточные зубы двурядные: 1,5–4,1 или 1,5–5,1, реже – однорядные: 5–4 или 5–5, сжатые с боков, с зубчатой короной и с крючком на конце. Кариотип: $2n = 50$, $NF = 94$. Небольших размеров рыба с удлинённым, сжатым с боков телом, рот конечный, косой, направлен вверх. Спинка бледно-зеленоватая, бока ярко-серебристые. Все плавники бесцветные. Вдоль боков, особенно в задней части тела, тянется голубоватая полоска (рис. 36). В период размножения у самцов появляются эпителиальные бугорки на голове, а у самок образуется бугристое утолщение вокруг мочеполового отверстия (Берг, 1949a; Васильев, 1985; Атлас пресноводных..., 2003).

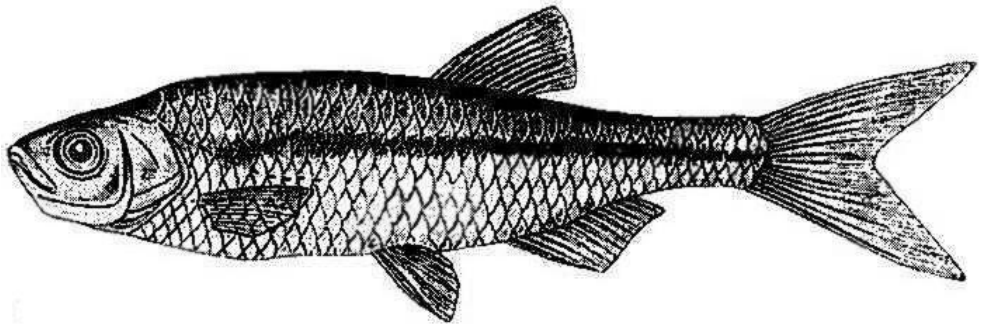


Рис. 36. Верховка

Распространение. В водоемах Европы верховка распространена от Рейна до Волги включительно, на севере обитает и в некоторых озерах бассейнов рек Онега и Северная Двина. Для Западной Сибири верховка впервые указана Г. М. Кривошековым (1973) как случайный вселенец, завезенный летом 1962 г. в пруды Ояшинского карпового питомника (Новосибирская область) из Брянской области вместе с карпом. В 2004 г. верховка обнаружена в бассейне р. Ишим в пределах Северо-Казахстанской области (Коломин, 2005). В настоящее время верховка обитает во многих пресных водоемах степной и лесостепной зон Западной Сибири, в том числе в оз. Чаны, в котором встречается только на участках с пресной водой (Бабуева, Изотова и др., 1982; Бабуева, 1991a, б, 1997a; Ядренкина, 1996; Мухачев, 2002; Терентьева, Мухачев, 2002).

чев, 2006). Обычна верховка в верховьях Оби (Торопов, 2000), в Новосибирском водохранилище, где держится на устьевых участках притоков с замедленным течением воды (Попов, Визер и др., 2000; Бабуева, 2005), известна в составе ихтиофауны Томи (Моисеев, 1998), многочисленна в Беловском водохранилище (Колосов, Скалон, 2004).

В 1963 г. верховка была непреднамеренно завезена в Ужурское прудовое хозяйство на юге Красноярского края, откуда она проникла в естественные водоемы верховьев Енисея и в настоящее время встречается на расстоянии более 100 км ниже створа Красноярской ГЭС (Куклин, 1999; Вышегородцев, 2000). В 1973 г. верховка вместе с карпом была завезена из рыбопитомника «Зеркальный» Новосибирской области в Кударейский пруд Иркутской области. Этот пруд расположен в 70 км от Ангары и сообщается с ней (Демин, 1997б). Имеются сведения о вылове верховки в Ангаре в черте Иркутска (Биологические инвазии..., 2004).

Экология. Чаще всего верховка обитает в прудах, небольших озерах, запруженных участках небольших рек. В теплые летние дни нередко в весьма большом числе плавает у самой поверхности воды, питаясь воздушными насекомыми. Ночью опускается на глубину и питается зоопланктоном и мелкими организмами зообентоса. При этом сама верховка поедается многими видами рыб, прежде всего хищниками (Рыбы Подмосковья, 1988).

В озерах и реках Обь-Иртышского междуречья верховка живет до 5+ и достигает 5 см длины и 5 г массы. Половозрелой становится в 1+–2+ при достижении около 4 см длины. Нерест порционный, в июне –августе, на глубине 1,0–1,5 м. Икринки приклеиваются самкой к нижней поверхности плавающих листьев рдеста, стрелолиста, кубышек и других растений, нередко к плавающим в воде предметам (палкам, доскам и т. п.). Кладка верховки имеет вид строчек в 1–2 икринки шириной. В каждой кладке – от 10 до 30 икринок. В общей сложности самка выметывает (в условиях рек Карасук и Бурла) 250–600, в среднем – 400 икринок на грамм массы. ИАП рыб в 2+ –4+ составляет в среднем 0,8–2,0 с максимумом в 5,6 тыс. икринок. Инкубационный период – 5–6 суток. Вылупившиеся из икринок личинки способны к активному передвижению и поиску корма (Бабуева, Изотова и др., 1982; Бабуева, 1991б).

В пруду р. Бугач, протекающей в пригородной зоне Красноярска, верховка представлена особями в 0+–5+ длиной от 53 до 97 мм и массой от одного до 8 г. Половозрелой становится на втором году жизни при длине около 4 см. Нерестится с середины июня до конца июля при температуре воды 17–20 °С. Плодовитость колеблется в пределах 1,5–5,1 тыс. икринок. Питается зоопланктоном, воздушными насекомыми, личинками хирономид и хаборусов, мокрецов, водорослями (Задорин, Зуев и др., 2004; Зуев, 2006). В Кударейском пруду верховка в 4+ лет имеет 6 г массы, созревает на 2–3-м годах жизни, нерестится в июне–августе, выметывает несколько порций икринок общим числом 286–1 476 (Демин, 1997б).

В целом, к условиям жизни во многих озерах и водохранилищах на юге Сибири верховка приспособилась весьма успешно и хорошо переносит высокую степень минерализации воды и низкие концентрации в ней кислорода. В течение лета ее численность в некоторых водоемах по сравнению с весной возрастает в 300–500 раз. Результаты этого особенно ощутимы в небольших озерах, где верховка является конкурентом карасей и других рыб на почве питания. В малых озерах Кулундинской равнины, на территории которой их насчитывается свыше 1 400 с общей площадью около 200 тыс. га, численность видов рыб-аборигенов снизилась в последние десятилетия на 30–80 %, численность верховки достигает 25 тыс. экз. на гектар водного зеркала. Кроме того, верховка поддерживает очаги гельминтозов, в том числе описторхоза [*Opisthorchus felineus* (Rivolta, 1884)] (Бабуева, Изотов и др., 1982). Летом и осенью 1995 г. метацеркарии *O. felineus* были обнаружены в 100 % особей верховки, отловленных на паразитологический анализ в среднем течении Каргата и Чулыма; у аборигенного вида этих рек – пескаря – частота встречаемости метацеркарий была существенно ниже (Юрлова, Водяницкая и др., 1996).

9.11. Язь – *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758)

В сибирских документах название рыбы отмечено в начале XVIII в. Например, в десятинной книге Тюмени 1702 г. говорится: «Шесть возов... и язеи... свежих, соленых» (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D III – 7–10, A III – 9–12. Жаберные тычинки короткие и редкие, их 9–13; LL – 53–68. Позвонков – 44–46. Чешуя мелкая. Глоточные зубы двурядные: 3,5–5,3. Кариотип: $2n = 50$, $NF = 88$. Тело умеренно удлинненное, овальное. Голова небольшая, лоб выпуклый. Рот конечный, его вершина расположена заметно ниже уровня середины глаза (рис. 37). Окраска тела серебристо-желтоватая. Все плавники красноватого оттенка, особенно ярко окрашены брюшные и анальный. Радужина глаза зеленовато-желтая. Анальный плавник выемчатый (Гундризер, 1956; Кириллов, 1972; Усыннин, 1979; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Атлас пресноводных..., 2003).

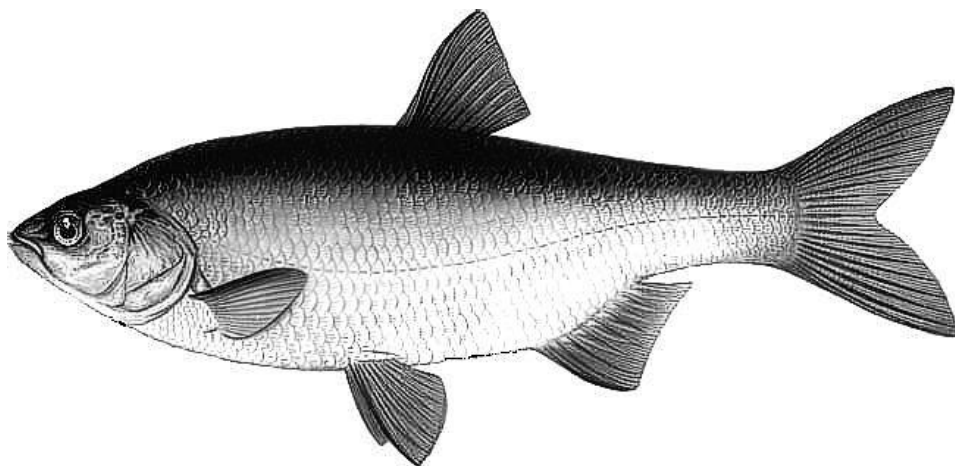


Рис. 37. Язь

Распространение и миграции. Язь – широко распространенный в Евразии вид, включая реки Северного Ледовитого океана. Отсутствует в Якутии восточнее Лены, в реках Тихоокеанского побережья (Черешнев, 1996а; Черешнев, Шестаков и др., 2001), на Сахалине (Сафронов, Никифоров, 2003) и Курильских островах (Шедько, 2002). В бассейне Амура род *Leuciscus* представлен только амурским чебаком (*L. waleckii* Dyb.) (Никольский, 1956).

В бассейне Оби язь повсеместен, но в водоемах Горного Алтая, кроме низовий Бии и Катунь, отсутствует (Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984; Попов, 2002а). В верховьях Оби язь обитает в русловых водах реки и пойменных водоемах, заходит на нижние участки притоков первого порядка – Алей, Чарыш, Чумыш, Иня, известен в озерах Шибоево, Камышное, Телеутское, Кокуйское. В степных левобережных притоках Оби в начале XX в. язь был многочислен и поднимался до верховых озер (Песчаное, Зеркалы, Бахматовское), однако в настоящее время он встречается в этих реках только в пределах их нижнего течения (Журавлев, Соловов, 1984). Сравнительно многочислен язь в оз. Чаны (Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Попов, Воскобойников и др., 2005). Широко распространен этот вид рыб в водоемах Средней и Нижней Оби, где является озерно-речной рыбой и в изолированных от рек озерах не обитает (Гундризер, 1963; Судаков, 1977; Гундризер, Коломин и др., 1979; Гундризер, Залозный и др., 2000). Обычен язь в Новосибирском водохранилище и в его нижнем бьефе (Попов, Визер и др., 2000; Бабуева, 2005), обитает в водоемах восточной территории Ямала (Богданов, Богданова, 2000), не отмечен в реках Байдарацкой губы (Богданов, 2001). В Обской и Тазовской губах известен в пределах верхних и средних участков (Гундри-

зер, Иоганзен и др., 1984), есть в Надыме (Коломин, 1974а), отсутствует в Юрибее (бассейн Гыданского залива) (Вышегородцев, 1973а).

В Енисее язь обитает от верховьев (реки и озера Тувы) до дельты (Подлесный, 1958; Гундризер, 1975; Вышегородцев, 2000). В левобережье Енисея многочислен в притоках таежной зоны (до р. Турухан включительно), редок в реках лесотундры (Большая и Малая Хета) и не отмечен в водоемах тундры (Яра, Пелядка, Танама) (Головкин 1971а, б; Глазков, 1977, 1981; Попов, 1978а, 1986). В правобережных притоках Енисея язь обычен в Ангаре и ангарских водохранилищах (Биоразнообразии байкальской..., 1999), сравнительно многочислен в пределах верхних, равнинного типа участках Подкаменной и Нижней Тунгусок, но малочислен в среднем и нижнем течении этих рек, имеющих полугорный характер (Попов, 1980а, б, в, 1983; Попов, 1990а). Обитает язь в бассейне Курейки и Хантайки, где сравнительно многочислен в системе Малого Хантайского озера и лишь изредка вылавливается в Большом Хантайском озере (Ледяев, 1980; Романов, 1988, 2004а; Попов, 1990а), в соединяющихся с рекой озером верхнего течения Пясины (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994). Есть, хотя и малочислен, в бассейне Хатанги (Лукьянчиков, 1967). Отсутствует язь в озерах плато Путорана (Сиделев, 1981) и в оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985).

В Байкале язь предпочитает устья больших рек с обширными мелководьями и озерами. Это дельта Селенги, сор Провал, Истокский и Посольский, озера по рекам Кичера и Верхняя Ангара. Обычен в заливах Малого моря, в Чивыркуйском и Баргузинском заливах, в оз. Котокель и в Северо-Байкальских озерах. Наиболее многочислен по восточному берегу Байкала, предпочитая неглубокие озера с илисто-песчаными грунтами, хорошо развитыми гидрофитами и зарослями камыша. Как и елец и плотва, язь совершает в Байкале в течение года небольшие по протяженности, но хорошо выраженные нерестовые и нагульные (в конце октября – ноябре) миграции. Например, в Селенгу язь начинает заходить на нерест за 10–15 дней (15–20 апреля) до вскрытия реки. Несмотря на низкую температуру воды (около 0 °С), язь проявляет в это время большую миграционную активность, поднимаясь вверх по реке на расстояние до 60 км. Рыбы движутся поодиночке в слое воды 20–30 см под метровым льдом и активно питаются бокоплавами. Вблизи нерестилищ язь скапливается в конце апреля (Картушин, 1958, 1966; Сорокин, Сорокина, 1991; Демин, 1996; Аннотированный список..., 2004).

В бассейне Витима язь встречается в Ципо-Ципиканской озерно-речной системе, многочислен в Баунтовских озерах (Картушин, 1958; Кожов, Мишарин, 1958; Скрыбин, 1977; Калашников, 1978; Неронов, Пронин и др., 2002). В озера Еравно-Харгинской и Ивано-Арахлейской систем заходит единично из Витима и Селенги. Интересно, что еще в 1938 г. язь был многочислен в одном из озер Ивано-Арахлейской системы – оз. Иргень, но зимой 1937–1938 г. прак-

тически вся рыба в озере была уничтожена. К 1948 г. местные виды рыб вновь заселили озеро (зайдя в него из р. Хилок), кроме язя (Карасев, 1987).

В водоемах Якутии язь обитает только в бассейне Лены – в среднем и частично нижнем течении реки, включая притоки. В Вилюе довольно многочислен, особенно в его притоке – р. Тюнг (Кириллов, 1962, 1972; Кириллов, 2002a). В бассейне Олекмы редок (Карасев, 1987). В Алдане встречается только в нижнем течении. В самой Лене язь наиболее многочислен в районе устья Вилюя. Отсутствие язя восточнее бассейна Лены обуславливается не только своеобразием природных условий в бассейне Омолая, Яны, Индигирки и Колымы, но и историей проникновения язя в водоемы Восточной Сибири из бассейна Оби (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

Несмотря на то что язь, обитая в реках, озерах и водохранилищах, предпочитает глубокие участки с замедленным течением и глинистыми и заиленными грунтами, в целом он является речной, а не озерной рыбой. Миграции язя в течение года выражены отчетливо: весной он выходит с мест зимовки на нерест на залитую пойму рек, а при спаде воды первым скатывается в речную систему. Летом язь в пойменных озерах редок. Осенью он концентрируется на зимовку на наиболее глубоких участках проточных озер и на участках рек с благоприятным кислородным режимом зимой. В заморной зоне Нижней Оби язь поднимается на зимовку в верховья притоков, в некоторых случаях преодолевая расстояние в 600–700 км (Никонов, 1957; Гундризер, 1963; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Судаков, 1977; Гундризер, Коломин и др., 1979; Усынин, 1979; Гундризер, Залозный и др., 2000).

Возраст и рост. Продолжительность жизни язя в водоемах Сибири – 15–18 лет. В благоприятных условиях обитания, например в озерно-речной системе Нижней Оби, язь достигает 50–70 см длины и 3–4 кг массы (Гундризер, 1958, 1963; Судаков, 1977). В верховьях Оби встречаются особи язя до 9+ (Журавлев, Соловов, 1984; Веснина, Журавлев и др., 1999), в Средней и Нижней Оби – до 16+ (Гундризер, 1958, 1963; Судаков, 1977), в Надыме – до 13+ (47 см длины и 2,3 кг массы) (Коломин, 1974a), в Енисее – до 15+ (45 см длины и 2,5 кг массы), в бассейне Турухана – до 14+ (Головко, 1971a, б, 1973в). В Хантайском водохранилище особи язя в 13+ имеют 37 см длины и 1 200 г массы (Романов, 1988). В Байкале лучшим ростом обладает язь из оз. Котокель, Чивыркуйского залива и дельты Селенги, достигая к 5+ 700 г массы (Картушин, 1958; Демин, 1996). В Лене язь живет до 12+ (Кириллов, 1972).

В большинстве водоемов Сибири в годы с низким уровнем воды темп роста язя снижается в связи с сокращением нагульных площадей и ухудшением условий питания в целом, в многоводные годы наблюдается обратная картина (Москаленко, 1956; Никонов, 1957; Гундризер, 1958, 1963). Размеры язя из ряда водоемов Сибири приведены в табл. 21.

Размножение. В бассейне Оби язь половозрелым становится в 3+–5+ при достижении 26–30 см длины и 450–600 г массы (Гундризер, Кафанова и др., 1959; Гундризер, 1963; Судаков, 1977; Журавлев, Соловов, 1984; Воскобойников, Гундризер и др., 1986), в бассейне Надыма – в 6+–7+ (Коломин, 1974а), в водоемах на юге Красноярского края – в 3+–4+, но в Большом, Малом и Верхнем Енисее – в 7+–8+ при 30–32 см длины и 500–600 г массы (Гундризер, 1975), в низовьях Енисея – в 7+ (Подлесный, 1958), в Турухане – в 7+ при 26–30 см и 600–650 г (Головко, 1971а, 1973в; Вышегородцев, 2000), в Байкале – в 4+ при 19–23 см и от 330 (Истокский сор) до 724 г (оз. Котокель), в среднем течении Селенги – в 6+–7+ при 28–32 см и 620–750 г (Волгин, 1953б; Карасев, 1987), в озерно-речной системе Верхней Ангары и Кичеры – в 7+ при 35–37 см и 800–926 г (Сорокин, 1968), в бассейне Витима (в том числе в Баунтовских озерах) – в 5+–7+ при 30–35 см и 650–800 г., в Вилуе – в 6+–7+, в бассейне Средней Лены – в 7+ (Кириллов, 1972). Как правило, самцы язя созревают в водоемах Сибири на год раньше самок.

Нерест язя происходит в верховьях Оби в конце апреля – начале мая, в оз. Чаны – с конца апреля до середины мая на приустьевых участках и в низовьях рек Чулым и Каргат при температуре воды 6–20 °С (Крайнов, 1978; Ядренкина, 2000), в бассейне р. Вах (Средняя Обь) – в третьей декаде мая при

Таблица 21

Длина и масса тела язя из водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	8+	10+	12+	16+
Верховья Оби	9	16	21	24	30	35	41	–	–	–
Оз. Чаны	–	16	20	23	27	28	30	–	–	–
Средняя Обь	8	15	23	27	32	34	40	45	–	–
Чулым	12	80	236	400	705	958	1 625	2 400	–	–
Вах	14	19	23	29	32	33	37	40	–	–
	87	126	218	431	652	786	1 165	1 386	–	–
	14	19	22	27	28	32	36	–	–	–
	47	122	192	407	532	755	1 117	–	–	–
Нижняя Обь	–	–	27	31	34	36	41	44	46	51
Турухан	–	–	384	546	738	953	1 500	1 900	2 200	3 000
	11	14	18	21	23	26	32	34	38	–
	31	38	123	208	276	379	742	966	1 400	–
Верховья Ниж. Тунгуски	–	–	13	18	21	24	28	33	–	–
Братское водохр.	–	–	40	110	180	300	470	730	–	–
	14	24	28	36	37	38	–	–	–	–
	54	300	480	1 130	1 160	1 308	–	–	–	–

Оз. Котокель (бассейн Байкала)	17 63	19 116	31 330	37 724	41 907	43 1 459	50 1 671	–	–	
Дельта Селенги	12 41	16 87	19 146	24 320	29 554	33 875	40 1 546	44 2 050		–
Нижняя Ципа	–	–	–	23 268	29 515	31 793	38 1 214	41 1 550	–	
Лена	–	–	17 75	19 131	23 237	24 282	32 742	36 917	42 1 760	
Виллюй	8 10	10 22	14 44	16 86	20 153	24 299	29 525	31 618	–	

Примечание. Таблица составлена по данным В. Б. Журавлева с соавт., 1984 (верховья Оби), П. А. Попова с соавт., 2005 (оз. Чаны), А. Н. Гундризера, 1963 (Средняя Обь), В. Ф. Усынина, 1979 (Чулым), В. А. Малькова, 1979 (Вах), В. М. Судакова, 1977 (Нижняя Обь), В. И. Головки, 1971а (Турухан), В. А. Попова, 1983 (верховья Нижней Тунгуски), А. М. Мамонтова, 1977 (Братское водохранилище), А. И. Картушина, 1958 (оз. Котокель), А. И. Демина, 1996 (Селенга), Л. Г. Карасева, 1987 (Нижняя Ципа), Ф. Н. Кириллова, 1972 (Лена, Виллюй). Длина тела – *ad*.

температуре воды 9–10 °С, в низовьях Оби – во второй половине мая – начале июня при температуре воды 6–10 °С. Общая продолжительность размножения язя обычно – около двух недель, массовый нерест длится 2–3 дня. В годы с холодной и затяжной весной время нереста сдвигается на более поздние сроки (Гундризер, 1963; Судаков, 1977). В р. Чулым (Средняя Обь) у 5–10 % половозрелых самок язя отмечена неежегодность нереста (Усынин, 1979).

В бассейне Енисея в большинстве водоемов Тувы язь нерестится во второй половине мая, но в озерах олиготрофного типа (например, в оз. Мюнь в бассейне Большого Енисея) – в третьей декаде июня (Гундризер, 1975). В Енисее в районе Красноярска нерест язя наблюдается во второй половине мая (после шуки, одновременно с окунем, несколько раньше плотвы), в условиях Среднего Енисея – в конце мая – начале июня, при температуре воды 4–6 °С, в течение 3–5 дней (Головки, 1971а; Вышегородцев, 2000).

В дельте Селенги язь начинает нереститься в первых числах мая в неглубоких озерах и протоках. Между 5 и 10 мая нерест язя происходит в верхних протоках дельты Селенги. В 1954 г. нерест язя в Чивыркуйском заливе наблюдался с 5 по 15 июня при температуре воды в поверхностном слое от 4,5 до 18,8 °С, в 1955 г. – с 25 мая по 10 июня при 6–13 °С (Картушин, 1958).

В р. Ирбикта (северный Байкал) язь нерестится с 20 мая по 7 июня на участках с низкой скоростью течения и глубинами до 1,5 м, густо покрытых травянистой растительностью. Икра откладывается (и приклеивается) на прошлогоднюю растительность, на залитые водой корни и ветви прибрежных ив. Температура воды в это время равняется 13 °С, рН 6,4, содержание в воде ки-

слорода 10,8 мг / л. Во всех наблюдавшихся случаях нерест язя происходил в условиях хорошей аэрации воды. Подъем уровня воды не оказывает отрицательно влияния на развитие выметанной икры. При снижении уровня, особенно быстром, часть икры высыхает и погибает. В оз. Котокель отмечен факт вымета язем икры не только на растительность, но и на галечно-каменистый субстрат, почти лишенный налета ила (Картушин, 1958, 1966; Волгин, 1953б; Сорокин, 1968; Сорокин, Сорокина, 1991).

В водоемах Забайкалья язь нерестится в период с 15 мая до 15 июня, при постепенном увеличении температура воды от 4,5 до 18,8 °С, в бассейне Лены – в июне, в массе в течение 2–3 дней (Кириллов, 1972; Калашников, 1978; Карасев, 1987).

Плодовитость язя в верховьях Оби у самок в 6+ при массе гонад 115 г составляет в среднем 58 тыс. икринок, в 8+ при массе гонад 274 г – 137 тыс. икринок (Журавлев, Соловов, 1984). В оз. Чаны и в водоемах Средней Оби ИАП язя колеблется в пределах 17–300 тыс. икринок (Гундризера, 1963; Воскобойников, Гундризера и др., 1986), в водоемах Нижней Оби – 40–241 (Судаков, 1977), в Надыме – 70–170 тыс. икринок (Коломин, 1974а). В р. Чулым (Средняя Обь) плодовитость язя растет, по мере увеличения размеров рыб, от 26 до 180 тыс. икринок (Усыннин, 1979). В р. Вах (Средняя Обь) язь в 4+ массой 300 г выметывает 43 тыс. икринок, в 6+ массой около 800 г – 100, в 9+ массой 1 300 г – 164 тыс. икринок (Мальков, 1981).

В Енисее плодовитость язя колеблется в пределах от 17 до 134 тыс. икринок. В водоемах Тувы озерный язь из оз. Чагытай в 7+–12+ выметывает в среднем 62 тыс. икринок, озерно-речной – 122 тыс. икринок (Гундризера, 1975). В Турухане ИАП язя в 5+–14+ составляет 17–134 тыс. икринок (Головко, 1971а, 1973б). В оз. Котокель (бассейн Байкала) язь в 6+, 7+ длиной 42–47 см и массой 1 700–2 200 г откладывает от 180 до 374 тыс. икринок (Волгин, 1953; Картушин, 1958), в р. Кичера в 6+–11+ массой 1 123–2 030 г – 87–192 (Сорокин, 1968), в Вилное – 4,5–110 тыс. икринок. В Лене плодовитость язя длиной 39 см и массой 1 462 г – 100 тыс. икринок, в 12+, 42 см и 1 760 г – 177 тыс. икринок (Кириллов, 1972).

Икра у язя слабосклеивающаяся, откладывается на прошлогоднюю травянистую растительность или на песчано-галечный грунт, на участках со слабым течением (0,2–0,3 м / с) на глубине 0,5–1,5 м. В пойменных водоемах Верхней Оби оплодотворенные икринки язя развиваются при температуре воды 6,5–8,0 °С 7–9 суток (Журавлев, Соловов, 1984), в пойменных водоемах Средней Оби – 11–12 суток (Гундризера, 1958), в соровой системе оз. Байкал – 15–20 суток (Сорокин, Сорокина, 1988).

Питание. В водоемах бассейна Оби язь в течение первого и в начале второго года жизни питается фито- и зоопланктоном, затем в его пище преобладают организмы зообентоса: личинки хирономид, поденок, веснянок, стрекоз,

ручейников, моллюски, олигохеты, крупные формы нектобентоса, жуки и их личинки. Встречаются в пище взрослого язя водоросли и детрит, а также и молодь рыб (Сальдау, 1949; Гундризер, 1958, 1963; Журавлев, Соловов, 1984; Воскобойников, Гундризер и др., 1986). В бассейне Надыма в летний период в пище язя обнаружено 13 компонентов, среди которых по частоте встречаемости преобладают гидрофиты (78,5 %), моллюски (38 %), личинки хирономид (33 %) и водоросли (33 %), отмечены случаи хищничества (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974а).

В водоемах бассейна Енисея пища взрослого язя состоит из беспозвоночных бентоса, амфипод, воздушных насекомых, рыб, а также водорослей, доля которых в пище язя нередко достигает 20–25 % массы пищевого комка (Коновалова, Попов, 1983). В Байкале язь в летний период питается зообентосом, амфиподами, гидрофитами. В притоках Байкала в питании сеголетков язя в период открытой воды большую роль играют имаго воздушных насекомых (Сорокин, Сорокина, 1988). В дельте Селенги в августе 1993 г. пищевой спектр половозрелого язя состоял из личинок и имаго хирономид (56,7 % по частоте встречаемости), моллюсков (49,2 %), гидрофитов (51,4 %), личинок ручейников, стрекоз, детрита; у двух особей рыб отмечены остатки ротана (Демин, 1996). В водоемах Забайкалья, кроме зообентоса, язь поедает мягкие части гидрофитов, перифитон, детрит. В Ципо-Ципиканской озерно-речной системе основными объектами питания язя являются бокоплав, реже личинки хирономид и других насекомых, моллюски, олигохеты, синезеленые водоросли, из гидрофитов рдесты, пузырчатка, хара, уруть, ежеголовник (Калашников, 1978). В Нижней Ципе в летнем питании язя обнаружены остатки рдестов, урути, нителлы, фитопланктон, составляющие до 62 % массы пищи, а также личинки хирономид (28 %), гаммариды (6,4 %), моллюски (3 %), в небольшом количестве зоопланктон. Аналогичная картина питания язя наблюдалась в заливах одного из озер в бассейне р. Баргузин (Карасев, 1987). В бассейне Средней Лены в весеннем рационе язя преобладают корма животного происхождения, в летне-осенний период – растительные (Кириллов, 1972).

Вылов. Сравнительно раннее наступление половозрелости, большая плодовитость, обычно ежегодный нерест и одновременное участие в нем многих (до 7–8) возрастных групп, а также благоприятные условия развития икры и роста молоди способствуют высокой численности язя во многих водоемах Сибири, прежде всего в бассейне Оби (Гундризер, 1958, 1963; Гундризер, Кафанова и др., 1959; Гундризер, Коломин и др., 1979).

В верховьях Оби в пределах Алтайского края ежегодно вылавливается от 20 до 100 ц язя (Журавлев, Соловов, 1984; Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003). В оз. Чаны вылов язя достигал заметных величин с 1979 по 1990 г. – до 15,0–20,0 тыс. ц в год, затем его уловы снижались: в 2000 г. было поймано 1,1, в 2001 г. – 0,5, в 2002 г. – 2,0 тыс. ц язя. Помимо вытеснения язя из озера амурским карасем, заметную роль в снижении уловов язя в озере иг-

рает теневой рынок (Попов, Воскобойников и др., 2005). В Новосибирском водохранилище с 1992 по 1998 г. ежегодно добывалось 111–296, в среднем – 176 ц язя (Ростовцев, Трифонова и др., 1999). В целом, в бассейне Оби в пределах Томской и Тюменской областей (главных рыбопромысловых районов Западной Сибири) с 1958 по 1966 г. вылавливалось 30–67, в среднем – 52 тыс. ц язя в год (Лузанская, 1970). В настоящее время промысловые запасы язя в бассейне Оби находятся в удовлетворительном состоянии. Например, в 2002 г. уловы язя хотя и были ниже среднемноголетних, тем не менее составили 21 тыс. ц (Крохалевский, 2001; Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В бассейне Енисея с 1976 по 1985 гг. ежегодно добывалось от 790 до 1 620, в среднем – 1 029 ц (Андриенко, Богданов и др., 1989), в бассейне Байкала с 1938 по 1955 г. – от 291 до 1 477, в среднем – 529 ц язя (Кожов, Сеплит, 1958). В водоемах Якутии с 2001 по 2005 г. отмечен вылов лишь 3–20, в среднем – 11,2 ц язя в год (данные Якутрыбвода, 2006).

9.12. Сибирский елец – *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowski, 1874)

В русском языке название «елец» употребляется с XVII в., в сибирских документах фиксируется в начале XVIII в. В описных книгах рыбных ловель встречаем: «Ловлю я... летом неводом частичкомъ рыбу ж... елцы...»; «Бывает у меня в улове рыбы... ельцовъ...»; «Ловим мы безоблично въ Енисее речке... рыбу мелкую... елцы... на продаже» (Енисейский уезд, 1704–1705 гг.) (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D III – 7–8, обычно – 7, P I – 14–18, V I – 7–9, A III – 9–11, чаще – 9. Жаберные тычинки короткие, в числе 6–13; LL – 43–58. Позвонков – 39–45. Глоточные зубы двурядные, незазубренные, их соотношение в рядах разнообразно: 1,5–5,2, 2,4–4,2, 2,5–5,2, 3,4–5,2, 3,5–5,3, 3,6–4,2, 3,6–5,2 (Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип: 2n = 50, NF = 88 (Васильев, 1985). Тело удлинненное, прогонистое (рис. 38). Соединение нижней челюсти с черепом за вертикалью переднего края глаза. Спина темная, от серой до зеленоватой, бока и брюхо серебристые. Спинной и хвостовой плавники серые, парные плавники и анальный желтоватые, во время нереста красные или оранжевые. Радужина глаза желтая. Анальный плавник немного выемчатый или усеченный.

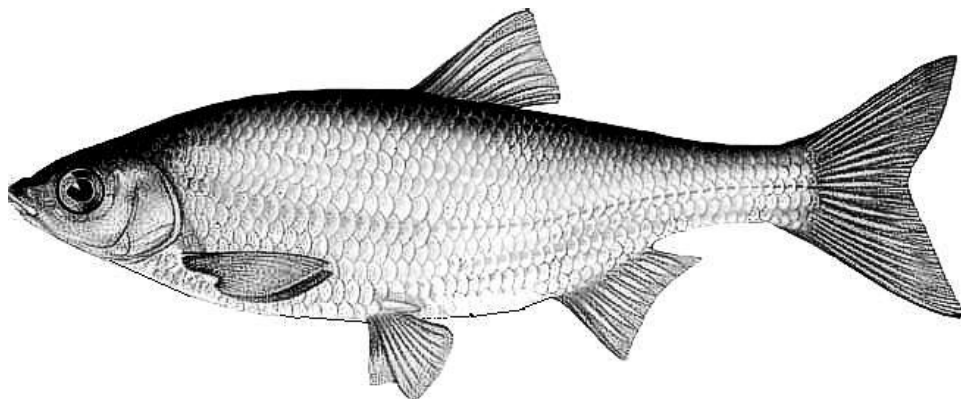


Рис. 38. Сибирский елец

Распространение и миграции. В пределах обширного ареала, включающего значительную часть территории Европы и Азии, выделяют два подвида ельца – европейский [*Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758)], населяющий водоемы Европы, и сибирский – обитающий в водоемах Сибири (Кириллов, 1972; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Атлас пресноводных..., 2003). Отсутствует елец по тихоокеанскому побережью Азии (Черешнев, 1996а, 1998), нет его на Сахалине (Сафронов, Никифоров, 2003), на Курильских о-вах (Шедько, 2002) и в бассейне Амура (Никольский, 1956, 1971).

Сибирский елец – типичный реофил и предпочитает прозрачные, с быстрым течением участки рек с песчаным, галечным или каменистым дном. При снижении в воде концентрации кислорода до 3–4 мг / л у ельца наблюдаются симптомы угнетенного дыхания (Строганов, 1962).

В Оби елец распространен повсеместно – от истоков до южной части Обской губы включительно. На Алтае обитает в оз. Телецкое, в реках Бия и Катунь, но отсутствует в водоемах высокогорий. Сравнительно многочислен в верховьях Оби. В Чано-Барабинской озерно-речной системе держится только в реках (Чулым, Каргат и др.) и в озера заходит редко. В небольшом числе обитает в Новосибирском водохранилище, главным образом в его наиболее крупном притоке – р. Бердь (Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984; Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Веснина, Журавлев и др., 1999; Богданов, Богданова, 2000; Попов, Визер и др., 2000; Попов, 2002а; Журавлев, 2003; Попов, Воскобойников и др., 2005).

Обычен елец в бассейне Средней и Нижней Оби, где обитает как в реках, так и в сточных и проточных озерах; чисто озерные формы ельца не обнаружены (Кафанова, 1951; Гундризер, 1963; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Гундризер, Коломин и др., 1979). Известен в реках Ямала (Богданов, Богданова, 2000; Богданов, 2001а), в среднем и нижнем течении Надыма (Коломин,

Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974а), в реках Гыданского полуострова (Судаков, 1977; Вышегородцев, 1972, 1973а).

Широко распространен сибирский елец в бассейне Енисея (Подлесный, 1958; Куклин, 1996б, 1999а, б; Вышегородцев, 2000). В верховьях реки (в бассейне Большого, Малого и Верхнего Енисея) он обитает как в реках, так и в проточных олиготрофных и мезотрофных озерах (Гундризер, 1975). В левобережье Енисея многочислен в притоках таежной зоны (Глазков, 1977, 1981; Головкин, 1971а, б, 1972) и малочислен в притоках лесотундры и тундры (Попов, 1975в, 1986).

В правобережье Енисея елец сравнительно многочислен в бассейне Ангары, но в ангарских водохранилищах обитает преимущественно в пределах их верхних участков (Скрябин, 1985; Мамонтов, 1977; Купчинский, Купчинская, 2001). В Подкаменной и Нижней Тунгуске и Хантайке более или менее многочислен только в придаточных водоемах на устьевых участках этих рек (Попов, Попов, 1990; Куклин, 1996б). В небольшом числе обитает в оз. Хантайское и в Хантайском водохранилище (Романов, 1988а), в соединяющихся с рекой озерах верхнего течения Пясины (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994; Разнообразии рыб..., 1999). В бассейне Хатанги встречается преимущественно в правых притоках верхнего и среднего участков Хеты, реже – в самой Хете (Лукьянчиков, 1967). Не отмечен елец в озерно-речной системе плато Путорана (Сиделев, 1981) и в оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985).

В Байкале елец живет в ссорах, заливах, притоках, в основном по восточному берегу, но встречается и по западному. Предпочитает участки с небольшими глубинами, песчано-илистыми или илистыми грунтами. В Селенге распространен от верховьев до устья и довольно многочислен. Зимует основная масса ельца в Байкале. В апреле–мае елец концентрируется перед устьями рек и ручьев, и еще подо льдом заходит в них. Обычно миграция начинается при прогреве воды в реках до 6 °С (Картушин, 1958; Хохлова, 1967; Сорокин, Сорокина, 1991; Демин, 1996; Аннотированный список..., 2004).

Обитает елец в проточных озерах и в реках в бассейне Витима, включая Ципо-Ципиканскую и Баунтовскую озерно-речные системы (Скрябин, 1977; Калашников, 1978; Неронов, Пронин и др., 2002; Структура биоты..., 2006). На юге Забайкалья повсеместен, но везде малочислен. В глубоких непроточных и в крупных мелководных озерах, например в Еравно-Харгинских, отсутствует, но известен в Ивано-Арахлейских (Демин, 1973; Карасев, 1987).

В пределах Восточной Сибири елец известен от Анабара до Колымы включительно. Наиболее многочислен в среднем течении и малочислен или редок в низовьях рек (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Кириллов, 2002а). В Вилуйском водохранилище предпочитает селиться в пределах его верхнего участка (Кириллов, Кириллов и др., 1979; Кириллов, 1989).

Наиболее значительные по протяженности миграции сибирский елец совершает в Оби, поднимаясь зимой в основной своей массе из заморных зон ре-

ки в благополучные по газовому режиму притоки. Часть обского стада ельца зимует в заморной зоне, концентрируясь у выхода подземных вод. В Телецком озере елец образует массовые зимние скопления подо льдом на мелководных перекатах в низовьях Чулышмана (Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984). Весной, с появлением в Оби обогащенных кислородом вод, елец поднимается для нереста и нагула в пойменные озера. В июле, по мере снижения уровня воды в озерах, выходит из них в реки. В благополучных по газовому режиму условиях ведет активный образ жизни и в зимний период (Кириллов, 1972).

Возраст и рост. В оз. Телецкое предельный возраст ельца – 8+, при котором он достигает 160–180 г массы (Кафанова, 1953; Гундризер, Иоганзен и др., 1981). В среднем и нижнем течении Оби встречается елец до 9+ (Судаков, 1977), в Надыме – 10+ (Коломин, 1974а), в верховьях Енисея (водоемы Тувы) – 13+ (Гундризер, 1975), в Турухане – 11+ (Головко, 1971а, б, 1973а), в Танаме – 12+ (Попов, 1975в), в правобережье Нижнего Енисея – 7+ (Попов, Попов, 1990), в Баунтовских озерах – 10+ (Скрябин, 1977), в Лене – 9+ (Кириллов, 1972; Кириллов, 2002а).

В низовьях Оби елец вырастает до 24 см длины и до 250 г массы (Судаков, 1977), в верховьях Енисея – до 220 г, в низовьях этой реки – до 300 г (Подлесный, 1958; Вышегородцев, 2000), в Витиме – до 20 см и 210 г (Калашников, 1978), в Вилуе – до 23 см и 225 г, в Вилуйском водохранилище – до 300 г (в 6+) (Кириллов, 1972; Кириллов, 2002а). При продвижении с юга на север в левобережье Енисея размеры ельца в одних и тех же возрастных группах уменьшаются, а в правобережье – увеличиваются, что является примером зависимости роста рыб не от широтного расположения водоема как такового, а от конкретных условий их обитания (Никольский, 1974). Размеры ельца из ряда водоемов Сибири приведены в табл. 22.

Таблица 22

Длина и масса тела ельца из водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
Оз. Телецкое	–	–	15	16	17	18	19	20	–	–
			49	61	74	83	122	125		
Средняя Обь	8	12	14	16	18	23	–	–	–	–
	7	26	39	69	85	150				
Нижняя Обь	–	10	13	15	16	19	21	23	24	–
		10	40	65	82	113	142	190	238	
Надым	10	11	14	17	18	20	21	22	24	25
	10	19	46	88	105	147	161	194	244	270
Енисей	–	11	12	14	17	18	20	–	–	–
		20	27	43	62	82	110			
Турухан	10	13	14	16	17	18	19	20	21	22

	20	36	50	72	86	110	131	149	173	206
Танама	7	10	13	15	16	17	19	20	21	22
	15	25	35	51	75	100	112	136	157	197
Подкаменная	4	6	8	11	12	15	17	–	–	–
Тунгуска	8	13	20	34	60	90	107	–	–	–
Курейка	10	13	15	19	21	23	24	–	–	–
	14	31	63	111	137	158	211	–	–	–
Оз. Байкал	–	13	14	15	16	18	19	–	–	–
		33	47	59	88	108	130	–	–	–
Средняя Ангара	–	–	–	13	14	15	16	17	19	20
				42	53	65	78	96	126	147
Братское водохр.	–	–	–	13	15	16	18	19	22	–
				36	53	71	95	124	167	–
Баунтовские озера	–	–	–	17	18	19	20	21	–	–
				109	125	130	155	166	–	–
Виллой	6	10	13	15	16	18	20	–	–	–
	3	10	39	54	60	99	149	–	–	–
Яна	7	9	11	13	15	16	19	20	22	–
	4	11	23	36	53	71	95	124	167	–
Индибирка	9	10	12	13	14	15	16	18	–	–
	12	20	29	38	53	64	78	96	–	–
Кольма	–	–	–	13	15	18	20	23	–	–

Примечание. Таблица составлена по данным А. Н. Гундризера с соавт., 1981 (оз. Телецкое), В. В. Кафановой, 1951 (Средняя Обь), В. М. Судакова, 1977 (Нижняя Обь), Ю. М. Коломина, 1974а (Надым), А. В. Подлесного, 1958 (Енисей), В. И. Головки, 1971а (Турухан), П. А. Попова, 1975в (Танама), В. А. Попова с соавт., 1990 (Подкаменная Тунгуска, Курейка), А. И. Картушина, 1958 (оз. Байкал), А. Г. Скрябина, 1977 (Средняя Ангара, Баунтовские озера), А. М. Мамонтова, 1977 (Братское водохранилище), Ф. Н. Кириллова, 1972 (Виллой, Яна, Индибирка), А. С. Новикова, 1966 (Кольма). Длин тела – *ad*.

Размножение. В Телецком озере елец половозрелым становится в массе в 3+ при достижении 15 см длины (Кафанова, 1954; Кафанова, Петлина, 1979; Гундризер, Иоганзен и др., 1981), в реках лесостепной и таежной зон Западной Сибири – частично в 2+, в массе – в 3+–4+ (Кафанова, 1953; Гундризер, 1963), в Надыме – в 4+–5+ (Коломин, 1974а), в водоемах Тувы – в 4+–5+ (Гундризер, 1975), в таежных левобережных и правобережных притоках Енисея – в 3+–4+, в притоках лесотундры и тундры Енисея – на год позже (Головки, 1971б, 1973б; Попов, 1975; Попов, Попов, 1990), в Братском водохранилище – в 3+ при длине 13 см (Мамонтов, 1977).

В Байкале массовое созревание ельца наступает в Чивыркуйском заливе в 2+ при достижении 15 см длины и 57 г массы, в Посольском и Истокском сорах – в 4+ при 15 см и 61–63 г массы (Картушин, 1958), в Селенге, Баунтовских озерах

и в озерно-речной системе на юге Забайкалья – в 2+–3+ (Хохлова, 1967; Карасев, 1987), в Витиме – в 3+–4+ при 13–15 см длины (Калашников, 1978), в среднем течении Вилюя, Вилюйском водохранилище и в Колыме – в 2+–3+ (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Кириллов, Кириллов и др., 1979).

Нерест ельца в сибирских водоемах единовременный, протекает как днем, так и ночью, в течение 3–5 суток, но в неблагоприятные для размножения годы может растягиваться на 20–30 суток. Самцы участвуют в нересте более продолжительное время, чем самки, которые сразу после вымета икры уходят с мест размножения (Кафанова, 1951, 1953, 1954; Картушин, 1958; Скрябин, 1985). Предполагавшийся А. И. Картушиным (1958, 1966) порционный характер нереста ельца в Байкале гистологическими исследованиями В. В. Кафановой и А. П. Петлиной (1978) не подтвердился, «порционность» же объясняется растянутостью периода размножения этой рыбы в холодных водах озера.

Елец по характеру используемого нерестового субстрата в большинстве водоемов Сибири является псаммолитофитофилом, т. е. откладывает икру на каменистый или песчаный грунты или на растительность – в зависимости от конкретной ситуации в том или ином водоеме (Кафанова, 1951, 1953, 1954; Гундризер, Кафанова и др., 1959; Гундризер, 1963; Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984). Так, в речных водах Колымы елец выметывает икру обычно на песчано-галечном грунте, но в заливах и озерах отмечены случаи откладки икры на растения (Новиков, 1966).

В Телецком озере (Кыгинском заливе) елец нерестится в конце мая, в затяжные весны – в первой декаде июня (Гундризер, Иоганзен и др., 1981). В нижнем течении Бии и верховьях Оби икромет наблюдается обычно 28 апреля – 5 мая. В более холодных водах нижнего участка Катуня – в первой половине мая (Веснина, Журавлев и др., 1999). В эти же сроки размножается елец на устьевом участке Томи, но в годы с поздним половодьем и низкими в это время температурами воды – во второй половине мая (Юракова, Попкова и др., 1983). В условиях Верхней и Средней Оби нерест ельца происходит в мае, вскоре после нереста щуки, конкретные сроки определяются температурой воды, которая должна составлять не менее 5, лучше – 6–8 °С (Кафанова, 1951, 1953, 1954). В реках Ямала и Гыданского п-ова елец нерестится с 25–27 июня по 5–7 июля при температуре воды около 5 °С (Попов, 1975в).

В водоемах Верхнего и Среднего Енисея нерест ельца наблюдается в мае при температуре воды 6,6–7,5 °С (Головко, 1971а; Гундризер, 1975; Вышегородцев, 2000), в притоках дельты Енисея – в конце июня – начале июля (Попов, 1975в). Елец, обитающий в зоне влияния подогретых вод Назаровской ГРЭС, нерестится в марте–апреле (Вышегородцев, 2000).

В Байкале сроки и температурные условия нереста ельца из разных местобитаний заметно различаются: в Посольском и Истокском сорах он размножается в период с начала третьей декады мая до конца первой декады июня при температуре воды от 9 до 17 °С в поверхностном слое воды и 12 °С – у дна. В Чивыркуйском заливе нерест начинается не ранее 25 мая и заканчивается не позднее 25 июня, продолжаясь в массе в течение 4–15 дней при температуре воды в поверхностном слое 4,5–5,6 °С в начале нереста и 13–16,3 °С – в конце его (Картушин, 1958). В низовьях Селенги елец нерестится в первой половине мая (Хохлова, 1967), в Витиме близ оз. Орон – с конца мая до 5–7 июня при температуре воды около 6 °С (Структура биоты..., 2006), в водоемах южного Забайкалья – с середины мая до середины июня, в большинстве водоемов – в третьей декаде мая – начале июня, обычно 5–7 дней, при температуре воды 5–10 °С, на каменистых и песчаных отмелях, реже в зарослях растительности (Карасев, 1987). В Лене близ устья Витима нерест ельца наблюдается с последней декады мая до середины июня, близ устья Вилюя – во второй половине июня (Кириллов, 1972). В Колыме елец выметывает икру и молоки в конце июня – начале июля при температуре воды около 12 °С (Новиков, 1966).

Плодовитость ельца в водоемах Сибири сравнительно небольшая. В оз. Телецкое она составляет 3–15 тыс. икринок, в Средней Оби – 1,5–22 (Кафанова, 1953; Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984), в Нижней Оби – 2,5–16 (Судаков, 1977), в р. Согом (левый приток низовьев Иртыша) – 3,3–26,5 (Танасийчук, Зыкова, 1986), в Надыме – 2–9,5, в среднем – около 6 (Коломин, 1974а), в водоемах Тувы – 1,8–2,0 у рыб массой 35–40 г и 5,0–8,0 – массой 80–90 г (Гундризер, 1975), в среднем течении Енисея – 1,7–36, в Турухане – 2,4–13 (Головко, 1971а), в Танаме – 3,7–26 (Попов, 1975в), в Братском водохранилище в 4+ – 8,0, в 8+ – 15 (Мамонтов, 1977), в Подкаменной Тунгуске – 4,7–12, в среднем – 8,6, в Нижней Тунгуске – 5,0–12, в среднем – около 9, в Курейке – 3,4–19, в среднем – 11 (Попов, 1983; Попов, Попов, 1990), в Хантайском водохранилище – 3,0–9,0 тыс. икринок (Романов, 1980а, 1988а). При ухудшении условий обитания ИАП ельца увеличивается, о чем свидетельствуют приведенные данные по плодовитости ельца в левых и правых притоках Нижнего Енисея в направлении с юга на север. Увеличение плодовитости ельца по мере его роста демонстрируют данные по Томи: ИАП рыб в 2+ (Q ~ 30 г) равняется в среднем 2,5 тыс. икринок, в 4+ (Q ~ 50 г) – 7,5, в 7+ (Q ~ 150 г) – 12 тыс. икринок (Кафанова, 1953).

В Байкале плодовитость ельца колеблется в пределах 3,0–30 тыс. икринок, в Селенге у рыб в 4+–5+ длиной 14–19 см – 3,1–7,9 (Хохлова, 1967), в Витиме – 3,5–13 (Калашников, 1978), в водоемах юга Забайкалья – 7,6–31,3 (Карасев, 1987), в бассейне Вилюя – 2,0–15, в Вилюйском водохранилище у рыб

длиной 16–23 см и массой 68–220 г – 2,0–15 (Кириллов, Кириллов и др., 1979), в среднем течении Лены – 2,4–6,0, в Колыме – 3,2–15 тыс. икринок (Кириллов, 1972; Новиков, 1966).

Сведения по продолжительности развития оплодотворенных икринок у сибирского ельца нами не найдены. В водоемах Подмосковья инкубационный период у ельца (*L. leuciscus leuciscus*) длится около 10 дней (Рыбы Подмосковья, 1988). Формирование и развитие икринок генерации следующего года у сибирского ельца начинается вскоре после окончания нереста. Наиболее активно этот процесс протекает с августа по апрель включительно (Кафанова, 1953; Кафанова, Петлина, 1978).

Питание. На первом году жизни основу питания ельца составляют организмы зоопланктона и водоросли. По мере роста рыб пищевой спектр расширяется и, наряду с указанными пищевыми объектами, елец активно поедает организмы зообентоса, имаго воздушных насекомых, детрит (Сальдау, 1949; Картушин, 1958, 1966; Судаков, 1977; Сорокин, Сорокина, 1988). Спектр питания взрослого ельца также широк и состоит из представителей всех названных групп организмов. Но в реках лесотундры и тундры спектр питания ельца заметно сужается. Например, в Надыме летом в пище ельца обнаружено 6 компонентов, с преобладанием по частоте встречаемости (65 %) гидрофитов (Коломин, 1974а).

В оз. Телецкое взрослый елец питается преимущественно организмами зообентоса, среди которых в желудочно-кишечном тракте рыб преобладают личинки ручейников (51 % массы пищевого комка), моллюски (20 %), жуки (11 %) и имаго двукрылых (10 %); летом в пище ельца обнаружены наземные клопы и водоросли (Гундризер, Иоганзен и др., 1981). И в оз. Телецкое и в водоемах бассейна Оби в целом елец наиболее активно нагуливается в мае–июле, менее активно – в августе–октябре; с конца октября по конец апреля елец ведет малоподвижный образ жизни и питается очень слабо (Кафанова, 1951; Гундризер, 1963; Гундризер, Коломин и др., 1979).

В таежных притоках левобережья Енисея питание взрослого ельца смешанное и наряду с организмами зообентоса он использует в пищу гидрофиты и детрит (Головко, 1971а). В реках тундры в пище ельца в июле–августе по частоте встречаемости и удельному весу преобладают моллюски, личинки хирономид и имаго насекомых. С сентября по июнь включительно интенсивность питания ельца в этих реках невысокая (Попов, 1975б). В правобережных притоках Енисея основу питания ельца составляют организмы зообентоса, перифитона и гидрофиты (Коновалова, Попов, 1983; Попов, Попов, 1990).

В Байкале на Селенгинском мелководье в пище молоди ельца длиной до 50 мм встречаются жуки (70 % по частоте встречаемости), гидрофиты и фитопланктон (19 %), амфиподы (9 %) и ракообразные планктона (2 %). В Селенге молодь ельца летом питается почти на 100 % насекомыми. У взрослого

ельца ведущая роль в питании принадлежит амфиподам, в том числе и в зимний период (Устюжанина-Гурова, 1971а). Сходный (разнообразный) характер питания выявлен у ельца из Чивыркуйского залива и Малого моря (Картушин, 1958; Тугарина, Купчинская, 1977).

В Ивано-Арахлейских озерах состав пищи ельца зависит от кормовых условий и состава ихтиофауны водоемов. В случае конкуренции со стороны рыб – активных потребителей зоопланктона и зообентоса, елец поедает не только беспозвоночных, но и в значительной мере фитопланктон, нитчатые водоросли, гидрофиты и детрит (Кузьмич, 1971; Калашников, 1978; Карасев, 1987). В водоемах Якутии основу пищевого рациона ельца составляет зообентос, в летне-осенний период – и имаго воздушных насекомых. Заметную роль в пище якутского ельца играют организмы зоопланктона, водоросли и гидрофиты, отмечены случаи поедания ельцом икры и молоди рыб. Несмотря на то что елец – реофил, нередко он кормится не на быстром течении, а на хорошо прогреваемых мелководных участках реки и ее придаточных водоемов (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

Таким образом, и по набору кормов и по ритму питания в течение года у ельца из разных водоемов Сибири имеется сходство. Наиболее активно он питается в летний период при температуре воды от 7–10 до 20–25 °С и почти не питается во время нереста. Осенью активность питания ельца снижается по мере охлаждения воды до 10–7 °С. В условиях эксперимента В. А. Пегелем (1950, 1959, 1973) было показано, что при температуре воды 0,5–5 °С сибирский елец малоподвижен, пища в его кишечном тракте движется медленно и полностью переваривается в течение 130–80 ч. При температуре воды 10 °С это же количества пищи (белок) переваривается за 60 ч, при 15 °С – за 40, при 20 °С – за 20 и при 25 °С – за 15 ч. Тем не менее, как отмечено выше, в естественных условиях сибирский елец питается и зимой, хотя пищевой спектр его в это время года резко сужается, а интенсивность переваривания пищи понижается (Карасев, 1987).

Вылов. В большинстве водоемов Сибири промысловые запасы ельца в настоящее время находятся в удовлетворительном состоянии (Крохалевский, 2001; Кириллов, 2002а; Слепцов, 2002; Мамонтов, Литвиненко, 2003). В верховьях Оби – елец объект любительского лова и промысловой статистикой учитывается как «мелочь». В бассейне Средней и Нижней Оби елец – один из промысловых видов рыб, но статистикой вылова учитывается вместе с плотвой, что делает невозможной оценку динамики их вылова по отдельности. С 1958 по 1966 г. в границах Томской и Тюменской областей ежегодно добывалось от 66 до 94, в среднем – 83 тыс. ц ельца и плотвы.

В бассейне Енисея (кроме водохранилищ) с 1958 по 1966 г. ежегодно вылавливалось от 628 до 2 088, в среднем – 1 187 ц ельца (Лузанская, 1970), с 1976 по 1985 г. – от 710 до 1 300, в среднем 1 016 ц (Андриенко, Богданов и

др., 1989). В верховьях Енисея до зарегулирования реки плотинами ГЭС елец был одним из основных промысловых видов рыб (в 1947–1952 гг. его вылов достигал 394 ц), но в водохранилищах постепенно стал малочисленным и промысловой статистикой не учитывается (Вышегородцев, Космаков и др., 2005).

В Байкале с 1938 по 1955 г. учет вылова ельца велся вместе с плотвой. Их уловы колебались в эти годы от 13,8 до 31,3 тыс. ц в год; среднемноголетняя добыча составила 20,7 тыс. ц (Кожов, Спелит, 1958). В водоемах Тувы запасы ельца невелики и его уловы не превышали в этом районе 100 ц в год (Гундриз-зер, 1975).

В водоемах Якутии елец является одним из основных промысловых видов рыб. С 1942 по 1968 г. в Лене, Индигирке и Колыме в общей сложности ежегодно добывалось от 400 до 4 000, в среднем – 1 740 ц ельца, в 2001–2005 гг. – 321–641, в среднем – 463 ц (Кириллов, 1972, 2002а, б). В настоящее время промысловые запасы ельца в реках Якутии находятся в удовлетворительном состоянии и его вылов в водоемах этого региона Сибири рекомендуют увеличить (Кириллов, 2002а).

9.13. Алтайский осман Потанина – *Oreoleuciscus potanini* (Kessler, 1879)

Характерные признаки. D III – 7–10, A III – 8–9. Жаберных тычинок – 14–36; LL – 80–120. Позвонков – 43–46. Глоточные зубы однорядные: 6–5 или 5–5. Кариотип: $2n = 46–50$, в среднем – 48. Тело прогонистое. Рот конечный (рис. 39). Чешуя очень мелкая, слабо налегающая друг на друга. Окраска сильно варьирует в зависимости от места обитания и принадлежности к той или иной экологической форме. Самцы отличаются от самок по наличию конусовидного выроста на половом сосочке (Световидов, 1965; Гундриз-зер, 1976, Рыбы Монгольской..., 1983; Атлас пресноводных..., 2003).

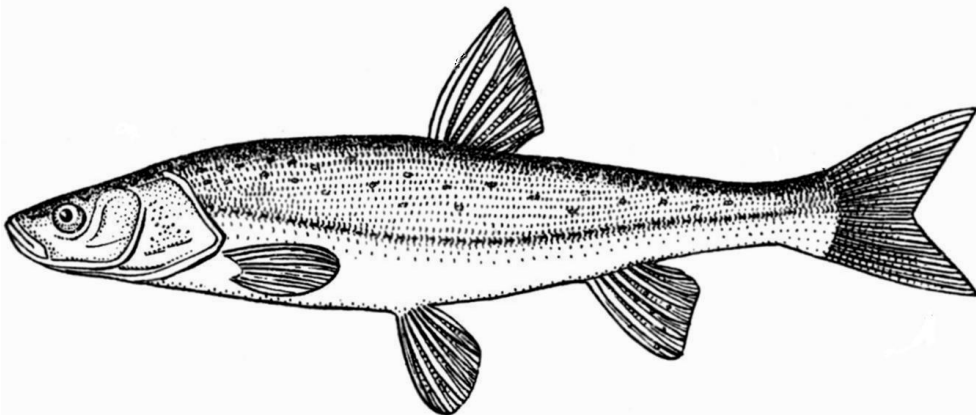


Рис. 39. Алтайский осман Потанина

В род османы [*Oreoleuciscus* (Warpachowski, 1889)] включают два вида – карликового алтайского османа [*O. humilis* (Warpachowski, 1889)] и алтайского османа Потанина. Первый вид обитает преимущественно в водоемах Монголии и частично Тувы. Второй вид занимает на территории России более широкий ареал и может быть отнесен к сибирским видам рыб. Тугорослый осман Потанина из водоемов Убсанурской котловины (включая оз. Убса-Нур) выделен А. Н. Гундризером (1962б) в подвид (*O. potanini pewzowi*, ssp. Nova). По мнению А. А. Световидова (1965) и А. Н. Гундризера (1962б), карликовый алтайский осман (*O. humilis*) выделен в статусе вида без достаточных на то оснований и должен рассматриваться в качестве тугорослой формы османа Потанина, по мнению А. Н. Гундризера (1976) – убсанурского подвида османа Потанина. Ю. Ю. Дгебуадзе и И. Н. Рябов (1978), изучая османов из оз. Сангийн-Далай-Нур на северо-западе Монголии, пришли к мнению о высокой вероятности того, что осман Потанина и карликовый осман являются экологическими формами одного вида.

В водоемах МНР выделяют три экологические формы османа Потанина: растительноядную, хищную (рыбоядную) и острорыльную (Берг, 1949а; Рыбы Монгольской..., 1983; Экология и хозяйственное значение..., 1985). В пределах Алтая осман обитает только в примонгольских водоемах – в озерах и реках с относительно спокойным течением. По мнению Б. Г. Иоганзена (1940), османы проникли в водоемы Алтая из Монголии в историческом масштабе времени недавно – после того, как сложился современный рельеф Горного Алтая. Этому способствовало близкое расположение друг к другу истоков ряда рек и озер, разделяемых водоразделами с невысокими относительными отметками над уровнем моря.

Распространение и миграции. На территории Монголии осман Потанина обитает в бассейне рек Кобдо и Дзабхан, в оз. Урэ-Нур (Западная Монголия, частично Тува). В пределах Тувы – в бассейне рек Кобдо и Каргы, Дзапхына, в водоемах Убсанурской котловины, в оз. Кындыкты-Коль (бассейн реки Моген-Бурен). В пределах Республики Алтай – в бассейне рек Башкаус, Чулышман, Аргут, Чуя. В оз. Телецкое и водоемах Северного Алтая отсутствует. Часто обитает совместно с хариусом, но встречается и в небольших, заросших гидрофитами, проточных озерах, в которых кроме османа отмечен только обыкновенный голяк и сибирский голец-усач. В целом, алтайский осман является озерной рыбой, не избегающей рек с замедленным течением, но не выносящей быстротекущих водотоков. Осман – эвриоксибионт, он обитает не только в водоемах с высоким содержанием кислорода, но и в заморных озерах, где нередко гибнет в зимний период (Иоганзен, 1940; Гундризер, 1962б, 1976; Рыбы Монгольской..., 1983; Экология и хозяйственное значение..., 1985; Дгебуадзе, Ермохин, 1989).

Возраст и рост. В водоемах Монголии осман-фитофаг живет до 34 лет, достигает 40 см длины и 1,3 кг массы, хищный осман – более 40 лет и более 100 см, острорылая форма – 6 лет и 30 см (Рыбы Монгольской..., 1983). В реках и озерах Тувы и Южного Алтая наиболее крупные особи османа достигают 50–60 см длины, 2,0–2,5 кг массы и живут до 35 лет (Гундризер, 1975, 1976). Медленно растет осман в водоемах Убсанурской котловины: в возрасте 20 лет особи имеют 40 см длины и 650–700 г массы. Размеры османа из водоемов Южного Алтая весьма различаются. В озерах Кулу-Коль и Ян-Коль (бассейн р. Чулышман) длина рыб колеблется от 13 до 52 см, масса – от 600 до 2 300 г. В небольших озерах в окрестностях пос. Кош-Агач (бассейн р. Чуя) длина рыб колеблется от 7 до 34 см, масса – от 5 до 255 г (Кривошеков, 1959а, б; Кафанова, 1963, 1967б). Размеры османа из оз. Кулу-Коль приведены в табл. 23.

Таблица 23

Длина и масса тела османа Потанина из оз. Кулу-Коль

Возраст, лет									
4+	6+	8+	10+	12+	14+	16+	18+	22+	30+
14	16	18	22	26	28	33	36	40	52
30	48	68	149	210	278	495	700	1 000	2 250

Примечание. Таблица составлена по данным В. В. Кафановой (1967б). Длина тела – *ad*.

Размножение. В реках и озерах Монголии осман-фитофаг половозрелым становится в 6+–7+ при длине 17–19 см, осман-хищник – в 7+–8+, 20–24 см, острорылый осман – в 3+–4+, 11–12 см. Осман-фитофаг нерестится в протоках рек и в прибрежной части озер с мая по август при температуре воды от 8–10 до 18–24 °С. Рыбоядная форма размножается весной при температуре воды 18–24 °С в течение 40–50 дней. У всех указанных форм османа икра приклеивается к растениям и гальке (Рыбы Монгольской..., 1983; Экология и хозяйственное..., 1985).

В водоемах Тувы осман созревает в 7+–9+ при достижении 18–20 см длины и 140–150 г массы. В этих возрастах его плодовитость составляет около 30 тыс. икринок, достигая к 16+–17+ 120–140 тыс. икринок; нерест порционный. Тугорослый осман из рек Убсанурской котловины становится половозрелым при достижении 9–10 см длины и 10–13 г массы, из озер – на несколько лет позднее при достижении массы 170–200 г (Гундризер, 1975, 1976).

В водоемах Южного Алтая осман приступает к размножению в 4+–5+, нерестится с конца мая до конца июня при температуре воды 8–12 °С. Икра выметывается на гальку и песок, реже – на гидрофиты, в несколько приемов, о чем свидетельствует и большая изменчивость размеров икринок, диаметр ко-

торых в одном ястыке варьирует в начале нерестового периода от 0,06 до 1,80 мм. Порционный характер откладки икры подтверждается и результатами гистофизиологического анализа состояния половых продуктов османа. Плодовитость алтайского османа из указанных выше водоемов колеблется в пределах 6,0–656 тыс. икринок. По мере увеличения размеров рыб, их плодовитость заметно возрастает: у самок длиной 13–14 см она равняется в среднем 16 тыс., длиной 22–27 см – 323 тыс. икринок (Кривошеков, 1959а, б; Гундризер, 1976; Кафанова, 1963, 1967; Дгебуадзе, Ермохин, 1989).

Питание. В реках и озерах Монголии растительноядный осман питается преимущественно харовыми водорослями, хищный – рыбой (осман, голец) и водорослями, острорылый – растительностью и беспозвоночными (Рыбы Монгольской..., 1983). В водоемах Тувы и Южного Алтая осман (в том числе тугорослая форма) является эврифагом. В состав его пищи входят водоросли, гидрофиты, семена растений, ракообразные планктона и нектобентоса (бокоплавы), моллюски, личинки ручейников и хирономид, клещи, рыбы. У молодых особей османа в пищевом рационе преобладает растительная пища и беспозвоночные, у крупных особей доминирует рыба и беспозвоночные. Больших различий в составе пищи алтайского османа из разных водоемов не наблюдается (Кривошеков, 1959а, б; Кафанова, 1967; Гундризер, 1975).

В водоемах Алтая и Тувы осман – объект любительского лова, его численность здесь находится в удовлетворительном состоянии и определяется условиями питания и другими природными факторами.

9.14. Гольян Чекановского – *Phoxinus chekanowskii* Dybowski, 1869

Характерные признаки. D III – 7–8, P I – 12–16, V II – 6–8, A III–VI – 7–8. Жаберных тычинок – 10. Позвонков – 36–40; LL – 90. Боковая линия заканчивается на уровне заднего края грудных плавников. Глоточные зубы двурядные: 2,5–4,2, реже 2,5–5,2, на вершине с крючком. Чешуя очень мелкая, не налегающая друг на друга. Тело удлинненное, веретенообразное. Рот полунижний (рис. 40). Спинка коричневая, бока коричнево-золотистые, брюшко светлое. От озерного гольяна отличается преобладанием коричневых и отсутствием зеленоватых тонов, а также более яркими черными пятнами по бокам тела. Лоб немного выпуклый. Брюшина бурая (Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Кириллов, 1972; Атлас пресноводных..., 2003; Зуев, Вышегородцев и др., 2006).

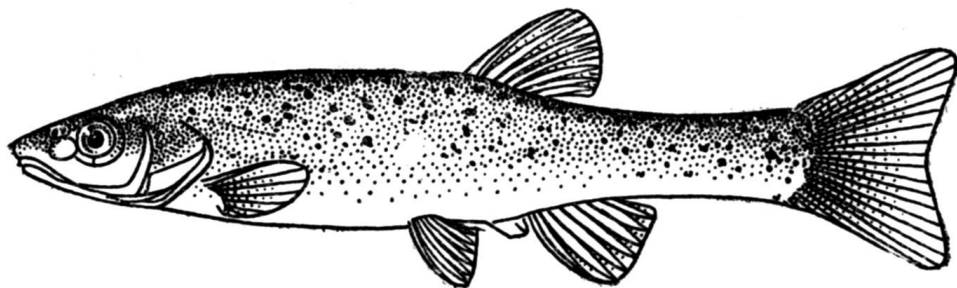


Рис. 40. Гольян Чекановского

Распространение и миграции. Номинативный подвид обитает в бассейнах рек Северной Азии. Обычен в Амуре (Никольский, 1956) и в реках Монголии (Рыбы Монгольской..., 1983). Выделяют и еще два подвида: гольян Черского [*P. czekanowskii czerskii* (Berg, 1912)] из бассейна оз. Ханка и суйфунский гольян [*P. Czekanowskii suifunensis* (Berg, 1932)] из рек Приморья (Никольский, 1956). Отсутствует гольян Чекановского в реках охотоморского побережья (Черешнев, 1996а, б) и на Курилах (Шедько, 2002). В 2001 г. обнаружен в озерно-речной системе на северо-западе Сахалина (Сафронов, Никифоров, 2003).

В Оби гольян Чекановского отмечен только в низовьях (Судаков, 1977), в Енисее – на всем протяжении реки – от Минусинска до Дудинки (Подлесный, 1958, Вышегородцев, 2000). В правобережье Енисея известен в Ангаре и ангарских водохранилищах (Биоразнообразие байкальской..., 1999), в озерно-речной системе Таймырского п-ова (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994; Зуев, 2004; Зуев, Вышегородцев и др., 2006). Не обнаружен в крупных тектонических озерах: Лама, Капчук, Кутарамакан, Глубокое и в прилегающих к ним мелких озерах (Зуев, 2007). Обнаружен в бассейне Хатанги (Лукьянчиков, 1967). В левых притоках Нижнего Енисея этот гольян не отмечен, но, вероятно, обитает и в них. Так, обнаружен гольян Чекановского в тундровом притоке Енисея – р. Пелядка (Долгих, Клеуш и др., 2000).

В Байкале гольян Чекановского не встречается, но в притоках озера обитает (Биоразнообразие байкальской..., 1999). В Забайкалье (бассейн верхнего Витима) живет в небольшом числе на водораздельных плато в медленно текущих реках и на участках озеровидных расширений горных рек (Калашников, 1978; Карасев, 1966, 1987). На территории Якутии встречается, также в небольшом числе, в озерах Вилюя, в пойменных озерах Момы и Индигирки, в нижнем течении Колымы (Кириллов, 1972).

Экология. Образ жизни гольяна Чекановского изучен весьма слабо, в целом же он схож с таковым обыкновенного (речного) гольяна, с которым нередко обитает вместе. В реке Богунай (приток р. Кан, впадающей в Енисей в его верховьях) гольян Чекановского представлен особями от 0+ до 5+, дли-

ной до 12 см и массой до 16 г. Соотношение самок и самцов в нерестовых скоплениях близкое 1 : 1. Нерест протекает с 10–15 июня до начала июля. Самка выметывает 0,4–5,0, в среднем – около 2 тыс. икринок. В водоемах плато Путорана голян Чекановского живет до 7+ и достигает 13 см длины и 21 г массы (Зуев, 2007). В водоемах Забайкалья голян Чекановского нерестится в июне – июле (Карасев, 1987). Питается этот голян организмами зообентоса, имаго насекомых, водорослями (Чупров, Давыдов, 2000).

9.15. Голян Лаговского (амурский голян) – *Phoxinus lagowskii* Dybowski, 1869

Характерные признаки. D III – 6–8, A III – 6–7. Жаберных тычинок – 8–12. Боковая линия полная, в ней – 62–89, чаще – 72–87 чешуй. Позвонков – 38–42. Глоточные зубы двурядные: 2,5–4,2, реже 2,5–5,2 (Никольский, 1956; Кириллов, 1972). Кариотип: $2n = 50$, $NF = 90$ (Васильев, 1985). Тело удлиненное, несколько сжатое с боков. Рот полунижний, косой, сравнительно большой. Верхняя челюсть немного длиннее нижней челюсти. Лоб плоский. Вдоль боков тела тянется светлая полоска, которая при фиксации рыб спиртом становится темной. У голяна Лаговского из Лены эта полоска и у живых рыб бывает темной, с коричневым оттенком (рис. 41). Окраска спины желтовато-серая, брюшко и бока серебристо-желтые. На теле у части особей встречаются мелкие темные пятна. В период размножения окраска тела и самцов и самок становится яркой и контрастной (Кириллов, 1972; Атлас пресноводных..., 2003).

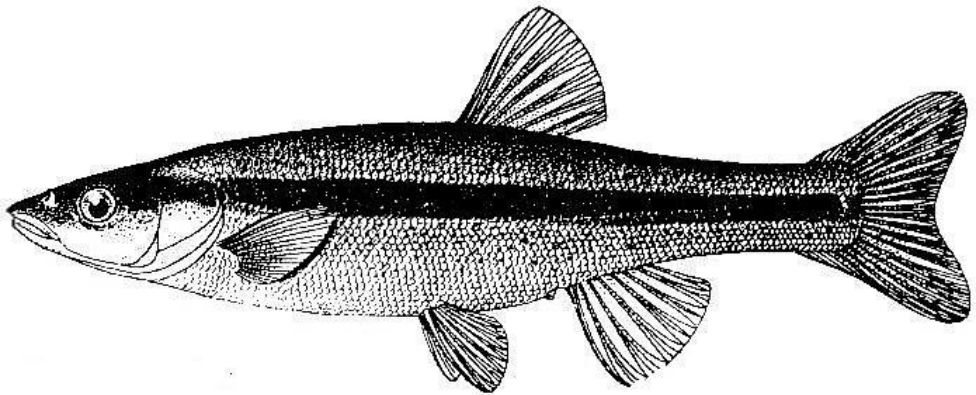


Рис. 41. Голян Лаговского (амурский голян)

Распространение и миграции. Обитает голян Лаговского в реках и озерах Восточной Азии – от Лены и Амура на севере до бассейна Янцзы на юге (Никольский, 1956). На территории Сибири – в верховьях Селенги (верховья

р. Уда) (Хохлова, 1967), в ряде притоков Байкала (Биоразнообразии байкальской..., 1999), в водоемах Забайкалья (Ципо-Ципиканские и Еравно-Харгинские озера), в Витиме – от верховьев до устья (Калашников, 1971, 1978; Карасев, 1987), в верхнем и среднем течении Лены (от Витима до Вилюя) (Кириллов, 1972). Предпочитает горные реки с быстрым течением и хорошо проточные озера с прозрачной водой, но встречается и в заросших гидрофитами заводях и в прибрежной зоне рек с песчаным грунтом. Обычно держится стаями, часто вместе с речным гольяном или на схожих биотопах (Никольский, 1956, 1971). Местами многочислен.

Возраст и рост. Из всех гольянов гольян Лаговского является самым крупным, достигая длины 20–25 см и массы 50 г. Живет до 7 лет. В водоемах Забайкалья (в том числе в Еравнинских озерах) в 3+ вырастает до 8 см длиной и 8 г массой, в 4+ – 10 см и 15 г, в 6+ – 13–14 см и 38 г. Растет медленнее, чем озерный гольян (Калашников, 1978; Карасев, 1987).

Размножение. В бассейне Витима гольян Лаговского становится половозрелым в 2+, в бассейне Лены – по достижении 8–10 см длины, в Амуре самцы созревают при длине 11 см, самки – 13–15 см (Никольский, 1956, 1971). Нерест этого гольяна в южных районах Забайкалья отмечен в мае, в северных – в июне, при температуре 20–21 °С. Икру откладывает порциями на участках с быстрым течением, на камни или песчано-галечный грунт, иногда – на хорошо омываемые потоком гидрофиты. Икринки сравнительно крупные – 1,6–2,0 мм, клейкие, желтоватого цвета. Плодовитость у рыб из оз. Исинга – 1,6–6,0 тыс. икринок, из оз. Большое Еравное – 2,4–8,0 (Калашников, 1978), из Лены – от 1,0 до 3,6 тыс. икринок (Кириллов, 1972). Инкубационный период около 5 суток. Переход на внешнее питание происходит на 11-е сутки после вылупления (Крыжановский, 1949).

Питание. В отличие от других гольянов, в питании взрослых особей гольяна Лаговского преобладает животная пища: личинки и имаго насекомых, моллюски, олигохеты, икра рыб (в том числе своего вида). Крупные особи гольяна поедают мальков рыб. Изредка встречаются в пище этого гольяна семена водных растений.

9.16. Озерный гольян – *Phoxinus phoxinus* (Pallas, 1814)

Характерные признаки. D III – 6–8, P I – 13–14, V I – 6, A III – 6–8. Жабрных тычинок – 8–12. Боковая линия полная у одних популяций и неполная – у других; в ней – 67–90 чешуй, из которых у особей с неполной линией всего 10–65 прободенных чешуй. Позвонков – 35–41. Глоточные зубы двурядные, с крючком на конце: 2,5–4,2, реже – 2,5–5,2. Тело выше, чем у других гольянов, немного сжатое с боков. Рот конечный (рис. 42). Окраска тела

темно-голубовато-золотистая, у живых особей по бокам тела желтовато-золотистая полоска. Плавники оранжевые или красные. Чешуя несколько крупнее, чем у других голянов. Ею покрыто и брюшко рыб. Многие признаки строения тела озерного голяна весьма изменчивы, однако, в пределах монотипического вида (Кириллов, 1972; Тугарина, 1981б; Карасев, 1987; Бабуева, 1998; Атлас пресноводных..., 2003).

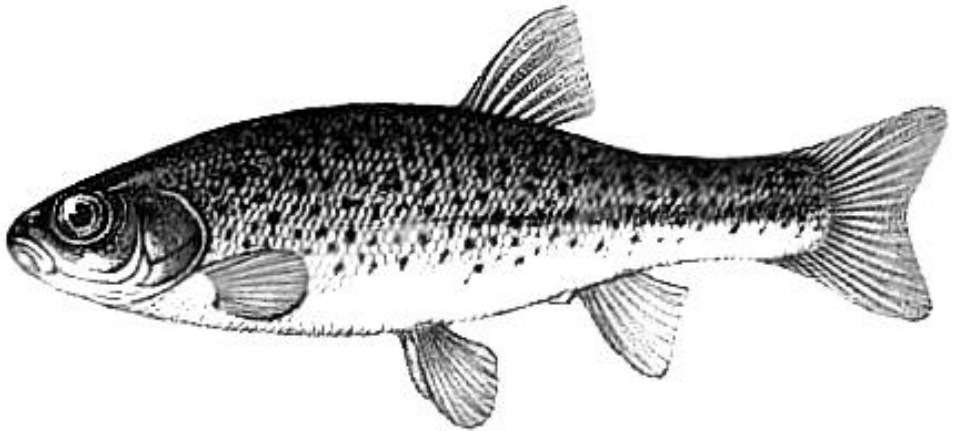


Рис. 42. Озерный голян

Распространение и миграции. Озерный голян живет в озерах Европы и Северной Азии. Встречается в бассейнах всех крупных сибирских рек, предпочитая селиться на затишных речных участках, на участках водохранилищ и озер с хорошо развитой водной растительностью. Редок в реках Охотского моря, отсутствует на Курилах, есть в водоемах северо-западного побережья Сахалина, широко распространен в бассейне Амура (Никольский, 1956; Кириллов, 1972; Рыбы Монгольской..., 1983; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Черешнев, 1996б; Бабуева, 1998; Атлас пресноводных..., 2003; Сафронов, Никифоров, 2003).

В бассейне Оби озерный голян широко распространен в озерах лесостепной зоны, в том числе в мелководных заморных озерах Кулунды, многочислен в озерах таежной зоны Западной Сибири (Иванова, 1962; Судаков, 1977; Малышев, 1982; Бабуева, 1991а, 1998; Веснина, Журавлев и др., 1999), есть в озерах Ямала и Гыданского п-ова (Богданов, Богданова и др., 2000; Богданов, 2001). Не отмечен озерный голян в бассейне Надыма (Коломин, 1974а), отсутствует он и в высокогорных водоемах на юге Сибири (Попов, 2002а, 2005).

В бассейне Енисея озерный голян также повсеместен и особенно многочислен в пойменных озерах степной и лесостепной зон (Подлесный, 1958;

Вышегородцев, 2000). Обычен в левобережных притоках таежной зоны (Глазков, 1977, 1981; Головки, 1971*б*, 1972, 1973*а*), но не отмечен в зоне лесотундры и тундры (Головки, 1973*б*; Попов, 1978*а*, 1986). В правобережье Енисея обитает в озерах бассейна Ангары, Подкаменной и Нижней Тунгусок. Не отмечен в списках рыб Курейской озерно-речной системы, в озерах плато Путорана (Ольшанская, 1965, Сиделев, 1981, Романов, 2004*а*, Разнообразие рыб..., 2005), в оз. Таймыр и в близлежащих озерах-спутниках (Михин, 1955, Романов, Тюльпанов, 1985), в бассейне Хатанги (Лукияничков, 1967). Единичные находки этого голяна известны в Хантайской и Норило-Пясинской озерно-речных системах (Зуев, 2004, 2007).

В Байкале озерный голян обитает в прибрежной зоне на небольших глубинах (Тугарина, 1981*б*; Аннотированный список..., 2004). В Забайкалье он известен не только в пресных, но и в слабосоленых (до 1–2 ‰) озерах (Калашников, 1978; Карасев, 1987). Однако в целом ряде глубоких озер Забайкалья озерный голян или малочислен или отсутствует вовсе (Карасев, 1987). Широко распространен этот голян в водоемах Восточной Сибири (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972). Известен он и в бассейне рек Анадырско-Пенжинской депрессии, в бассейне р. Тауй и в озерах верховьев рек, впадающих в Охотское море (Черешнев, 1996*а*).

Озерный голян ведет преимущественно стайный придонный образ жизни и больших по протяженности миграций не совершает. Характер местных миграций озерного голяна связан с процессами его нагула, размножения и зимовки. В озерах юга Западной Сибири озерный голян в третьей декаде мая начинает нерестовую миграцию, концентрируясь в тростниковых зарослях в прибрежной мелководной зоне водоемов. Летом озерный голян рассредоточивается по акватории озера и совершает суточные миграции – ночью расходится по всему водоему, днем держится под сплавидами и в густых зарослях прибрежной растительности. Осенью голян подходит к берегам, образуя здесь крупные стаи, а ближе к зиме мигрирует в наиболее глубокие участки озера.

В первую половину зимы озерный голян обычно малоподвижен. В середине зимы активность его возрастает, что связано с ухудшением кислородного режима в водоеме и поиском рыбами наиболее благоприятных для выживания участков (Малышев, 1975, 1982; Соусь, Малышев, 1983). Вместе с тем озерный голян довольно устойчив к снижению в воде концентрации кислорода, сравнительно хорошо переносит постепенное снижение температуры воды, вплоть до минусовых значений, повышение ее солености (Малышев, 1982).

Возраст и рост. Продолжительность жизни озерного голяна – 5–6 лет. К концу этого срока он достигает 18 см длины и 100 г массы (Атлас пресноводных..., 2003). В верховьях Оби озерный голян в 4+ имеет в среднем 5 см длины и 3 г массы, в 5+ – 6 см и 5 г, в 6+ – 7 см и 7 г; в озерах лесостепной зоны в 1+ – 6 см, в 3+ – 10 см, в 7+ – 15 см; наибольшая отмеченная масса

рыб – около 70 г (Малышев, 1982). В водоемах Средней Оби длина озерного голяна в 4+ составляет в среднем 6 см, масса – 7 г, в 5+ – 8 см и 11 г, в 6+ – 9 см и 13 г, в 7+ – 9 см и 16 г, в озерах Нижней Оби в 4+ – 12 см и 37 г, в 5+ – 13 см и 49 г (Гундризер, 1963).

В Турухане размеры озерного голяна в 1+–5+ составляют 6–11 см длины и 2–29 г массы (Головки, 1972, 1973а), в Витиме в 5+ – от 50 до 82 г (Калашников, 1978). В Забайкалье эта рыба живет до 6+ и к концу третьего лета нагула вырастает до 9–11 см длины и 19–30 г массы (Карасев, 1987). В оз. Белое (бассейн Лены) голян в 4+ достигает в среднем 12 см длины и 35 г массы, в озерах Индигирки в 5+ – 11 см и 27 г, в озерах Колымы в 5+ – 12 см длины и 41 г массы (Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972).

Размножение. В бассейне Оби самки озерного голяна становятся половозрелыми в 2+, 3+, самцы – на год раньше (Гундризер, 1963; Малышев, 1982). В старшевозрастных группах преобладают самки, составляя к концу жизненного цикла озерного голяна почти 100 % популяции (Малышев, 1982). В Байкале в размножении участвуют особи озерного голяна длиной 5–10 см и массой 4–23 г, нерест наблюдается до конца июля при температуре воды 11–15 °С. В озерах Забайкалья озерный голян созревает в 2-летнем возрасте при длине 6–8 см и массе 5–7,5 г, нерестится в июне – июле при температуре воды 10–23 °С, наиболее активно – при 15–20 °С, икра откладывается на прибрежную растительность, часто на устьевых участках рек (Карасев, 1987). В озерах Якутии озерный голян становится половозрелым в 2+ и достигает 6–7 см длины и 3,5–4,0 г массы. Нерест порционный, наблюдается с конца мая до конца июня, при стартовой температуре воды не ниже 9–11 °С, икра откладывается на прошлогоднюю жесткую растительность в верхнем слое воды. Икринки клейкие, но по мере их развития клейкость уменьшается и, в случае волнения воды, икринки могут упасть на дно и погибнуть (Кириллов, 1972; Новиков, Кириллов и др., 1972).

Плодовитость озерного голяна в озерах верховьев Оби в 2+ составляет в среднем 1,2 тыс. икринок, в 4+ – 10,6, в 6+ – 21,4, в 7+ – 28,3 (Малышев, 1982), в Байкале у рыб длиной 4–9 см – 1,4–5,8, в среднем – 2,0 (Карасев, 1987), в озерах Зун-Торей и Барун-Торей (Забайкалье) в 1+–3+ при длине 8–10 см и массе 7–25 г – 1,1–2,5, в Витиме – 14,0–22,0, в среднем – 17,3 (Калашников, 1978), в озерах Якутии – 13,0–85,6, в среднем – 26,5 (Кириллов, 1972), в пойменных озерах р. Хилок (верховья Амура) в 4+–6+ при длине 11–13 см и массе 40–52 г – 5,8–12,8 тыс. икринок (Карасев, 1987). Инкубационный период в условиях озер Амура при температуре воды 14–15 °С составляет 5 суток (Крыжановский, Смирнов и др., 1951).

Питание. В озерах бассейна Оби озерный голян в возрасте 7 суток питается зоопланктоном, в возрасте 15 суток в пище рыб появляются организмы

зообентоса, к концу первого месяца жизни рацион гольяна становится схож по степени разнообразия с таковым взрослых особей. В выборе кормов озерный гольян неприхотлив и поедает организмы фито- и зоопланктона, зообентоса, гидрофиты, детрит, икру рыб, летом и осенью – также падающих на воду насекомых. В летние месяцы озерный гольян наиболее активно питается в ночное время, совершая как горизонтальные, так и вертикальные миграции. В преднерестовый период он интенсивно нагуливается и днем. Зимой озерный гольян в водоемах Сибири, по всей видимости, не питается (Малышев, 1975, 1982; Сипко, Малышев, 1975).

В Байкале пища озерного гольяна состоит из водорослей, амфипод и личинок хирономид (Тугарина, 1981). Высокий удельный вес водорослей и гидрофитов отмечен в питании озерного гольяна и в ряде озер южного Забайкалья (Карасев, 1987). В бассейне Лены мальки гольяна питаются зоопланктоном и мелкими организмами зообентоса, пищей взрослых рыб являются преимущественно организмы зообентоса и водоросли, в летний период в желудках гольяна встречается икра карася и собственная. В бассейне Индигирки в озерах Момского района рацион взрослого гольяна состоит из организмов зоопланктона, зообентоса и растительности. Доля гидрофитов в пище рыб снижается в случае достаточного количества беспозвоночных. В целом, спектр питания озерного гольяна в озерах Якутии в значительной степени схож с таковым золотого карася. Это одна из причин того, что многие озера Якутии из типично карасевых трансформировались в гольяновые (Кириллов, 1972).

В большинстве районов Сибири озерный гольян – непромысловый вид. Но в Якутии эта рыба издавна использовалась местным населением в пищу. Например, в бассейне Лены в 1962 г. было добыто 130 ц, в 1964 г. – 1 880, в 1966 г. – 1 820 ц озерного гольяна. По прогнозным оценкам, общий вылов этого вида рыб по бассейнам Лены, Яны, Индигирки и Колымы может быть доведен до 15,0 тыс. ц в год (Кириллов, 1972; Кириллов, 2002а, б).

9.17. Обыкновенный (речной) гольян – *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758)

Характерные признаки. D III – 7–8, P I – 13–15, V II – 6–8, A III – 6–8. Жаберных тычинок – 5–12. Боковая линия не всегда доходит до хвостового стебля, но всегда прерывчатая, в ней – 44–92 чешуи. Позвонков – 39–43. Глоточные зубы двурядные: 2,5–4,2, реже – 2,4–4,2 (Кириллов, 1972; Карасев, 1987; Рыбы Казахстана, 1987; Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип: $2n = 50$, $NF = 90$ (Васильев, 1985). Тело удлиненное, веретенообразное. Чешуя очень мелкая. Брюхо голое. Хвостовой стебель низкий и длинный. Голова небольшая. Рыло короткое и тупое. Рот полунижний. Плавники округленные. На боках 10–15 больших темных поперечных полос, которые ниже боковой линии могут сливаться (рис. 43). В период нереста у самцов

появляется брачный наряд: спина становится темной, грудные плавники – желтыми, брюхо – красным, углы рта – малиновыми, брюшные и анальный плавники – ярко-красными, наверху головы появляется мелкая сыпь (Атлас пресноводных..., 2003). Ранее выделялось несколько подвидов речного голяна (Берг, 1949а), что в свете современной систематики рыб считается неоправданным (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003).

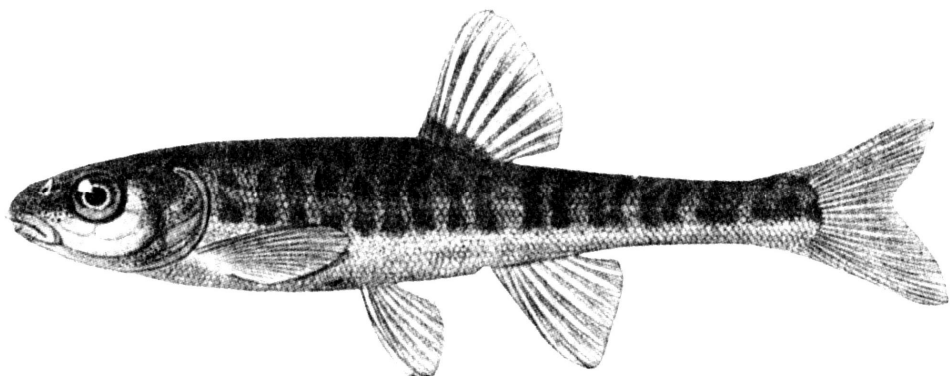


Рис. 43. Обыкновенный (речной) голян

Распространение и миграции. Обыкновенный голян широко распространен в Европе и Северной Азии, включая всю территорию Сибири и многие бассейны рек тихоокеанского побережья (Никольский, 1971; Атлас пресноводных..., 2003). Есть в верхнем течении р. Лангра на северо-западе Сахалина (Сафронов, Никифоров, 2003), не отмечен на Курильских о-вах (Шедько, 2002), обычен в бассейне Амура (Никольский, 1956). Обитает не только в реках и ручьях, но нередко и в проточных озерах. В течение всего года ведет стайный образ жизни, предпочитительно на участках с каменисто-галечным и песчаным дном, у заболоченных берегов озер встречается редко. В олиготрофных озерах держится на неглубоких, относительно хорошо прогреваемых участках.

В бассейне Оби речной голян повсеместен. В небольшом числе встречается на хорошо (до 20 °С) прогреваемых участках рек и некоторых проточных озер высокогорий Алтая (Попов, 2002а), в Телецком озере, в реках Бия и Катунь (Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984). Не обнаружен в Новосибирском водохранилище, но сравнительно многочислен во всех его притоках (Попов, Визер и др., 2000; Бабуева, 2005). Не отмечен в Обской губе, есть в водоемах Ямала (Богданов, Богданова, 2000; Богданов, 2001) и в бассейне Надыма (Колломин, Черкашин и др., 1972).

В бассейне Енисея речной голян многочислен в озерно-речной системе верховьев реки, обитает на всем ее протяжении и в притоках, во всех водо-

хранилищах (Подлесный, 1958; Гундризер, 1975; Мамонтов, 1977; Попов, 1986; Куклин, 1996б). В левобережье Енисея его ареал доходит до побережья Ледовитого океана, в правобережье речной гольян известен до Пясины включительно. Отмечен речной гольян в составе ихтиофауны материковых проточных олиготрофных озер левобережья (Налимье, Маковское, Советские) (Головки, 1971а, б, 1973б; Попов, 1986) и правобережья Нижнего Енисея (озера плато Путорана) (Сиделев, 1981; Зуев, 2004; Романов, 2004а). Есть в бассейне Пясины (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994) и Хатанги (Лукьянчиков, 1967; Романов, 2000а), не отмечен в оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985).

Широко распространен речной гольян в бассейне Байкала, где наиболее многочислен на устьевых участках притоков озера, в Забайкалье (Хохлова, 1967; Калашников, 1978; Егоров, 1985; Карасев, 1987; Сорокин, Сорокина, 1991), в водоемах Восточной Сибири (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Тяптиргянов, 1984; Черешнев, 1996а, б, 1998).

Возраст и рост. Известный предельный возраст речного гольяна в водоемах Сибири – 9+–10+, в котором он достигает 12–13 см длины и 30 г массы. В оз. Телецкое гольян в 3+ имеет 5 см длины и 2 г массы, в 6+ – соответственно 6 и 8,5, в 8+ – 7,5 и 10, в Чулыме (правый приток Средней Оби) в 1+ – 5 и 5, в 5+ – 7 и 10, в 9+ – 11 см длины и 30 г массы (Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984). В Хатанге в 1+–2+ длина рыб – 4–5 см, масса – 2–3 г (Лукьянчиков, 1967). В Байкале гольян достигает 10 см длины 15 г массы (Сорокин, Сорокина, 1991), в устье Витима особи длиной 4–6,5 см имели 2–2,5 г массы (Кириллов, 1972).

Размножение. В благоприятных условиях жизни речной гольян половозрелым становится в 1+–2+ по достижении 4–6 см длины и 2–3 г массы (Гундризер, 1963; Малышев, 1982; Карасев, 1987; Бабуева, 2001а, б). В оз. Телецкое массовая половозрелость этой рыбы отмечена в 3+–4+ при 6,0–6,5 см длины и 2,7–4,0 г массы (Гундризер, Иоганзен и др., 1984), в озерно-речной системе верховьев Енисея – в 3+–5+, 5–9 см и 4,5–10 г (Гундризер, 1975).

Нерест речного гольяна в оз. Телецкое происходит на мелководных участках с июня до середины августа, в массе – в первой половине июля при температуре воды в поверхностном слое 8–10 °С (Гундризер, Иоганзен и др., 1981). В озерно-речной системе верховьев Енисея обыкновенный гольян размножается в июне, в притоках Байкала – в июне при температуре воды 8 °С и выше (Сорокин, Сорокина, 1991), в реках Южного Забайкалья – с конца мая до конца второй декады июня, в Ивано-Арахлейских озерах – в первой декаде июня, в Жаровских озерах – во второй половине июня, в северных районах Забайкалья – в первой декаде июля, везде при температуре 13–20 °С. Икра выметывается на галечниковые и галечно-песчаные грунты, как прави-

ло, на течении, на глубине до 60 см. Мелкие, желтого цвета икринки западают между камешками и приклеиваются к ним (Гундризер, 1975; Карасев, 1987; Сорокин, Сорокина, 1991). В бассейне Лены нерест речного гольяна отмечен в июне – июле, в оз. Лабынкар (нижнее течение Лены) – в конце июля при температуре воды 19 °С. Одновременно на этих же участках присутствовали сеголетки гольяна длиной 2 см, вылупившиеся из икры, отложенной ранее (Кириллов, 1972).

Плодовитость обыкновенного гольяна в оз. Телецкое составляет 1,3–2,0 тыс. икринок, диаметр которых – 1,1–1,5 мм (Гундризер, Иоганзен и др., 1981), в Верховья Енисея – 0,3–0,9, в среднем – 0,5 (Гундризер, 1975), в бассейне Хатанге – в среднем – 2,2 (Лукиянчиков, 1967), в Ивано-Арахлейских у рыб длиной 6–9 см и массой 7–10 г – 0,1–0,2 (Карасев, 1987), в бассейне Лены – от 0,2 до 0,7 тыс. икринок (Кириллов, 1962, 1972).

Нерест речного гольяна в водоемах Сибири порционный. Инкубационный период составляет 4–5 суток при температуре воды 18 °С и 10–12 суток – при 7–10 °С. Первое время личинки (длиной около 6 мм) проявляют отрицательный фототаксис и прячутся под камнями. Через 4–5 дней после рассасывания желточного мешка они начинают вести активный образ жизни и приступают к питанию планктоном (Кириллов, 1972; Мальшев, 1982; Сорокин, Сорокина, 1991).

Питание. Основу питания взрослых особей речного гольяна составляют мелкие беспозвоночные бентоса: личинки насекомых, моллюски, олигохеты и др. Поедает он и нитчатые водоросли и падающих в воду насекомых, а также молодь и икру рыб (Сальдау, 1949). У гольяна из заливов Байкала в отдельных случаях 70–80 % массы пищевого комка приходится на рыб (Сорокин, Сорокина, 1988). В низовьях рек Селенга, Баргузин, Верхняя Ангара обыкновенный гольян активно поедает на нерестилищах икру омуля, в меньшей степени – сига, весной – личинок и мальков этих рыб (Карасев, 1987). В водоемах Якутии речной гольян питается преимущественно зообентосом, в период нереста рыб – их икрой, изредка в содержимом кишечника присутствует водная растительность. Сам гольян – излюбленная пища хищных рыб – щуки, налима и др. (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Тяптиргянов, 1980).

9.18. Амурский чебачок – *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846)

Характерные признаки. D III – 7, A III – 5–6. Жаберных тычинок – 8–10; LL – 35–39. Глоточные зубы однорядные: 5–5. Кариотип: $2n = 50$, $NF = 100$. Тело несколько удлинненное. Чешуя крупная, по краю окаймлена темным ободком. Рот верхний, очень маленький. Усики отсутствуют (рис. 44). Брюшные, грудные и анальный плавники светло-желтые. На боку тела у неполовозрелых особей тянется темная узкая полоса, исчезающая у взрослых.

В период нереста окраска тела самцов становится почти черной, под глазом у них появляется несколько острых роговых бугорков (Никольский, 1956; Васильев, 1985; Атлас пресноводных..., 2003).

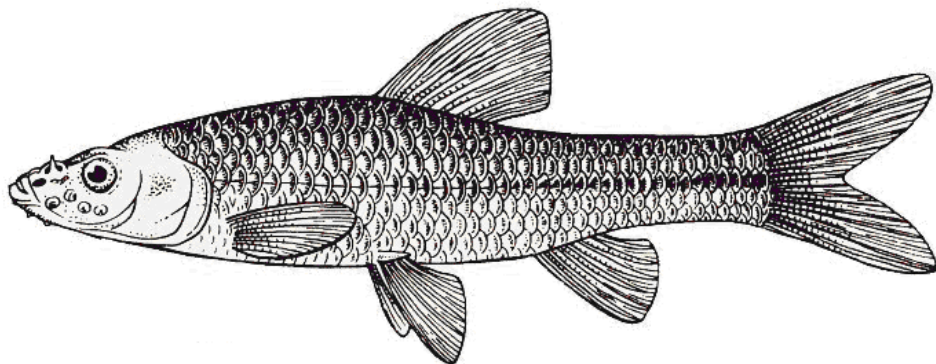


Рис. 44. Амурский чебачек

Распространение и экология. Обитает амурский чебачок от бассейна Амура, Монголии (оз. Буйр-Нур), рек западного побережья Японского моря и Японии на юг до рек п-ова Корея, Северного Вьетнама, островов Тайвань и Хайнань (Берг, 1949а; Никольский, 1956). В результате случайной интродукции вид широко расселился в водоемах Средней Азии, Европы и северной Африки (Фролова, 2002; Болтачев и др., 2006). В бассейне Оби впервые отмечен Л. И. Фроловой в Иртыше в 1972 г.; в настоящее время сравнительно многочислен как в Иртыше, так и в его притоке – Ишиме (Мухачев, 2002; Терентьева, Мухачев, 2006). В пределах Восточной Сибири известен в р. Ингода в районе Читы и, по требующим проверки данным, – в Братском водохранилище (Карасев, 1987; Атлас пресноводных..., 2003).

В Амуре амурский чебачок достигает 8–9, редко – 12 см длины. Живет до 4 лет. Держится в прибрежной зоне тихих вод. Половозрелым становится на втором году жизни при длине 4,5–5,5 см. Нерестится с конца июня до начала августа (в водоемах Китая – с конца марта до середины июня, в Чехии – с мая по июль). Нерест порционный. Мелкая, очень клейкая икра откладывается на тихих участках водоемов на подводные объекты: камни, ветки, пустые раковины моллюсков и пр. Плодовитость – от 0,4 до 3,0, в среднем – 1,4 тыс. икринок. Самцы охраняют кладку (Мухачева, 1950). Молодь вначале питается коловратками, затем рачками зоопланктона и мелкими личинками насекомых. Основу пищевого рациона взрослых особей составляют личинки хирономид и планктонные ракообразные. Поедает амурский чебачок и икру рыб (Никольский, 1956, Атлас пресноводных..., 2003). Наибольшую пищевую активность в водоемах Европы чебачек проявляет при температуре около

24 °С, выше 30 °С интенсивность питания резко снижается (Фролова, 2002). В целом, амурский чебачок является экологически пластичной рыбой, что вызывает тревогу в связи с продолжающимся широким расселением данного вида за пределами его нативного ареала и вытекающими из этого последствиями для аборигенной ихтиофауны (Болтачев и др., 2006).

9.19. Плотва – *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)

Помимо этого названия широко распространены другие: сорога и чебак. В сибирских документах название рыбы встречается в двух формах: плотва и плодва, реже – плотица. В русском языке слово сорога употребляется с начала XVII в. В сибирских документах начинает встречаться в первой половине XVII в. В таможенных рыбных приходных книгах Мангазейского города 1633 г. говорится: «С трех пудъ рыбы свежие с сорог взято четыре алтна»; в таможенной книге Туруханского зимовья 1635 г.: «С мелкие з дву пуд рыбы свежей сорог по оценке с четырех гривен взято восемь денег»; в документах Якутской области 1794 г.: «Речка же Марха... каменистая; рыбы въ ней довольно, имянно... сороги». В сибирских документах начала XVIII в. название рыбы приводится в двух формах: чебак и чабак. Например: «Четыре бочки небольшой соленой рыбы... и чабаковъ» (Книги приходно-расходные Нерчинской приказной палаты и таможенной избы, 1715 г.) (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D III–V – 8–12, P I – 14–17, V I – 8, A III–IV – 8–12. Жаберных тычинок – 9–16; LL – 40–48. Позвонков – 37–43. Глоточные зубы однорядные: 6–5, 5–5, реже – 6–6. Кариотип: 2n = 50, NF = 82–84. Чешуя крупная (крупнее, чем у ельца), плотно сидящая. Тело несколько сжатое с боков. Рот конечный (рис. 45). Все плавники, кроме спинного и хвостового, имеют оранжево-красноватый оттенок. В период нереста у самцов и у крупных самок появляются эпителиальные бугорки («жемчужная сыпь»), покрывающие чешую и жаберные крышки (Манадеева, 1953; Кириллов, 1972; Васильев, 1985; Атлас пресноводных..., 2003).

В пределах ареала выделяют до 13 подвидов плотвы, в том числе подвид сибирской плотвы *R. rutilus lacustris* (Pallas, 1811) (Аннотированный каталог..., 1998). В некоторых водоемах Сибири, например в оз. Чаны, встречаются стерильные гибриды первого поколения между плотвой и язем (Гундризер, 1955a; Ядренкина, 2003a), в Братском водохранилище обнаружены гибриды плотвы и леща (Мамонтов, 1977).

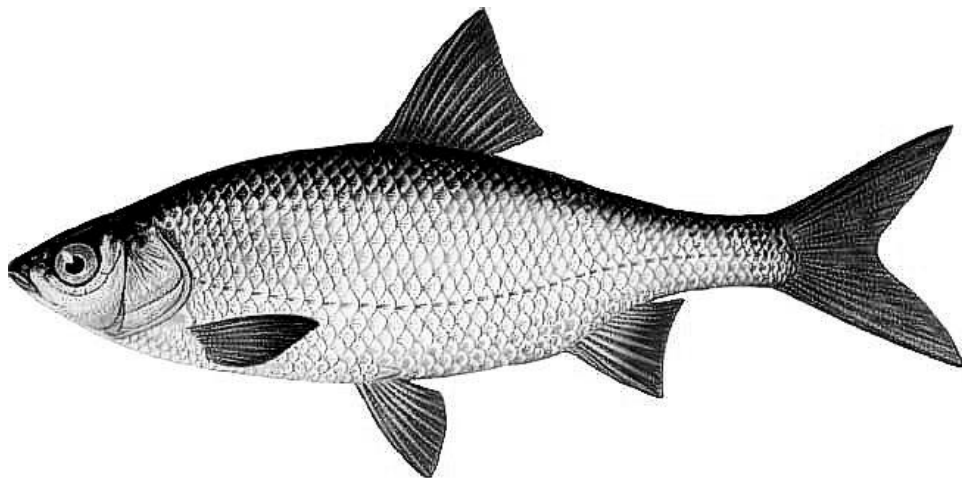


Рис. 45. Плотва

Распространение и миграции. Плотва – евроазиатский вид, в Сибири встречается от Урала до Лены включительно, отличается высокой степенью приспособления к различным условиям обитания (Куликова, 1975; Никонов, 1977б). В отличие от ельца, плотва предпочитает держаться на хорошо прогреваемых участках водоемов с замедленным течением, часто заросших растительностью. В глубоких озерах в их центральную часть заходит редко, но на зимовку во всех водоемах концентрируется на ямах. Наиболее многочисленна на участках рек с развитой системой пойменных водоемов.

В водоемах Западной Сибири плотва распространена широко и является здесь озерно-речной рыбой. Многочисленна она в верховьях Оби, в озерах предгорий Алтая (Белое, Колыванское), в пресных и слабосоленых озерах Обь-Иртышского междуречья, в бассейне Средней Оби и Среднего и Нижнего Иртыша (Гундризер, Коломин и др., 1979; Новоселова, 1979; Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Рыбы Казахстана, 1987; Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003). Отсутствует плотва в горных водоемах Алтая (Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Попов, 2002а, 2005). В Бии и Катунь она обитает в небольшом числе лишь на нижних участках этих рек (в Бии до впадения р. Лебедь, в Катунь – до р. Иша) (Журавлев, 2003).

Мало плотвы в уральских притоках Нижней Оби – реках Щучья, Сось, Войкары и Сыня, в русле Нижней Оби ниже пос. Березово. В дельте Оби, в Обской губе и бассейне Надыма плотва также малочисленна (Гундризер, 1963; Коломин, Черкашин и др., 1972; Никонов, 1977б, Судаков, 1977). Есть плотва в озерно-речной системе Восточного Ямала, в среднем и верхнем течении рек Пур и Таз, в незamorных озерах правобережья Нижней Оби – Ендырь, Нум-То,

Пяку-То, Сырковое, Польемтур, Балбанты, Большой Уват и др. (Судаков, 1977; Полимский, Крохалевский, 1990; Богданов, Богданова, 2000).

В озерно-речной системе Оби плотва совершает в течение года небольшие по протяженности миграции. Весной она распределяется по местам нагула и нереста, в конце осени – начале зимы возвращается в районы зимовки. Большую часть времени года проводит в речных водах, меньшую – в пойменных водоемах (сорах, старицах, курьях, затонах, протоках, пойменных озерах). В связи с ежегодными заморами в русле Средней и Нижней Оби и в низовьях Иртыша плотва совершает на этих участках весьма значительные миграции от мест нагула и нереста до мест зимовки. Из района зимнего дефицита кислорода плотва поднимается в верхние незаморные участки таежных притоков. В границах Ханты-Мансийского округа насчитывается более 100 таких рек. Большое количество плотвы в зимнее время отстает от выхода подземных вод (живунов). Но нередко в периодически заморных водоемах наблюдается массовая гибель плотвы.

Весной, с началом прибыли и освежением воды, плотва покидает места зимовок и уходит в пойменные водоемы на нагул и нерест. В дружные и теплые весны скат рыбы длится 7–8, в затяжные – 18–20 суток. Продолжительность нагульного периода зависит от уровня и длительности стояния воды в пойме: в годы раннего спада воды выход плотвы из соров происходит в конце июня – первой половине июля, в годы позднего спада воды – в августе (Гундризер, 1963; Полимский, 1971а; Никонов, 1977б; Судаков, 1977).

В бассейне Енисея плотва обитает в озерах Большого Енисея, в Саяно-Шушенском и Красноярском водохранилищах (Гундризер, 1975; Коновалова, Попков и др., 1983; Штейнберг, 1983, 1987; Чупров, Вышегородцев и др., 2001). В левобережье Енисея она сравнительно многочисленна в таежных притоках и редка в притоках лесотундры и тундры (Головкин, 1971а, б, 1973а, б; Глазков, 1977, 1981; Попов, 1978а, 1986). В правобережье Енисея плотва предпочитает селиться на нижних участках притоков и в озерно-речной системе верховьев Подкаменной и Нижней Тунгусок (Попов, 1983; Попов, 1990а). Обитает этот представитель карповых рыб в большинстве озер плато Путорана, где держится на хорошо прогреваемых мелководных участках, заросших гидрофитами (Сиделев, 1981), в пойменных мелководных озерах в бассейне р. Хантайка (в оз. Хантайское плотва встречается редко в его западной части) (Романов, 2004а, 2005), в соединяющихся с речной системой озерах в верховьях Пясины (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994). В Курейском и Хантайском водохранилищах плотва малочисленна (Попов, 1980б; Куклин, 1996б; Карманова, Романов и др., 2002; Карманова, 2004). Нет ее в оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985). В бассейне Хатанги плотва обитает на всем протяжении Хеты и в ее притоках, но более или менее многочисленна лишь в среднем течении этой реки

(Лукьянчиков, 1967). Одним из основных промысловых видов рыб является плотва в Братском (Мамонтов, 1977) и других ангарских водохранилищах (Куклин, 1999а, б), а также в Красноярском водохранилище, в котором в 2001 г. ее удельный вес в промысловых уловах достиг 20 %, что составило 1,3 тыс. ц (Вышегородцев, Космаков и др., 2005).

В Байкале плотва населяет прибрежную мелководную зону: соры, заливы, озера и нижние участки притоков, преимущественно вдоль восточного берега озера, а также на всем протяжении Селенги, особенно в ее дельте. По западному побережью озера плотва наиболее многочисленна в южной части Малого моря. В течение года байкальская плотва совершает ярко выраженные нагульно-нерестовые миграции, протяженность которых достигает нескольких десятков километров (Мишарин, 1950; Хохлова, 1967; Устюжанина-Гурова, 1971а; Сорокин, Сорокина, 1991; Демин, 1996; Калягина, Петерфельд, 1996). В Забайкалье она обитает в Ципо-Ципиканской и Баунтовской озерно-речных системах (Скрябин, 1977), многочисленна в системе Ивано-Арахлейских озер (Карасев, 1987), в большинстве рек равнинного типа. В наиболее глубоких озерах – Баунт, Капыльчикан, Орон и др., держится только в прибрежной зоне и в центральную часть выходит редко (Калашников, 1978; Неронов, Пронин и др., 2002). Сравнительно высока численность плотвы в Жаровских озерах (низовья Витима) (Структура биоты..., 2006).

В бассейне р. Анабар плотва обитает, но в небольшом числе, в бассейне р. Оленек встречается только в озерах, в бассейне Лены повсеместна и особенно многочисленна в низовьях Вилюя и Вилюйском водохранилище. В Яне и далее на восток, включая р. Колыма, плотва отсутствует (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Тяптиргянов, 1980; Кириллов, Кириллов, 1979; Черешнев, 1996а, б, 1998; Кириллов, 2002а).

Возраст и рост. Продолжительность жизни плотвы в водоемах бассейна Оби и Енисея составляет 13+–17+ (Головко, 1971а; Казанцев, 1971; Феоктистов, 1972а; Коломин, 1974а; Никонов, 1977; Вышегородцев, 2000; Карманова, Романов и др., 2002), бассейна Байкала – 16+–17+ (Калягина, Петерфельд, 1996). В водоемах Тюменской области встречается плотва длиной до 35–38 см и массой до 800–1 000 г (Никонов, 1977б), в таежных озерах Западной Сибири плотва в 10+ достигает 20 см и 650 г (Судаков, 1977), в р. Хантайка в 14+ – 33 см и 875 г (Карманова, Романов и др., 2002), в дельте Селенги в 7+ – 26 см и 436 г (Демин, 1996). В Баунтовских озерах плотва живет до 14+ (Скрябин, 1977), в Ивано-Арахлейских озерах – до 11+, в Витиме – до 8+ (Калашников, 1978). В целом, плотва хорошо растет в водоемах озерного типа, и гораздо хуже в реках (табл. 24).

Размножение. В верховьях Оби плотва половозрелой становится в основной своей массе в 2+–3+ (Журавлев, 2003), в оз. Чаны – в 3+ при достижении 14 см длины и 63 г массы (Воскобойников, Гундризер и др., 1986), в водоемах

Таблица 24

Длина и масса тела плотвы из водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
Верховья Оби: материковые озера	–	15	17	19	21	22	–	–	–	–
Оз. Чаны	12	14	17	19	21	23	–	–	–	–
Верхняя Обь	8	10	12	15	19	20	–	–	26	–
Средняя Обь	10	13	16	17	21	24	27	–	–	–
Нижняя Обь	10	13	15	17	20	21	22	–	–	–
Енисей	7	11	15	16	19	20	21	23	24	–
Нижняя Тунгуска	8	9	11	15	16	17	20	21	22	24
Средняя Ангара	–	–	12	13	15	16	17	20	21	23
Братское водохр.	–	–	36	51	61	100	119	182	206	275
Байкал: Чивыркуйский залив	11	15	18	21	24	25	27	–	–	–
Байкал: Посольский сор	24	71	120	182	275	328	399	–	–	–
Селенга	–	–	33	47	61	78	127	–	–	–
Баунтовские озера	–	10	12	15	17	18	21	23	24	–
Оз. Орон	–	18	27	54	90	107	157	199	227	–
Ивано-Арахлейские озера	3	12	13	15	18	19	20	21	22	24
Средняя Лена	–	29	48	76	130	140	183	200	240	300
Виллой	–	9	12	14	18	18	18	19	19	20
Виллойское водохр.	–	15	32	54	104	115	121	137	156	166
Верхняя Обь	8	11	14	16	18	19	20	25	27	30
Средняя Обь	19	40	55	70	100	120	140	230	270	330
Средняя Лена	4	8	9	11	13	16	17	18	19	–
Виллой	1,3	9,4	13	20	38	71	84	121	117	–
Виллойское водохр.	7	9	12	13	14	17	20	22	23	–
Виллойское водохр.	13	13	32	36	65	107	193	290	272	–
Виллойское водохр.	5	–	–	19	20	22	26	27	29	31
Виллойское водохр.	1,8	–	–	125	142	224	361	398	441	537

Примечание. Таблица составлена по данным З. А. Ивановой, 1962 (верховья Оби: материковые озера), В. А. Воскобойникова с соавт., 1986 (оз. Чаны), А. Н. Гундризе-

ра, 1963 (Верхняя Обь), Г. И. Никонова, 1977б (Средняя и Нижняя Обь), А. В. Подлесного, 1958 (Енисей), В. А. Попова, 1983 (Нижняя Тунгуска), А. Г. Скрябина, 1977 (Средняя Ангара), А. М. Мамонтова, 1977 (Братское водохранилище), А. И. Картушина, 1958 (Байкал: Чивыркуйский залив), Ю. Е. Калашникова, 1978 (Байкал: Посольский сор), Л. В. Хохловой, 1967 (Селенга), А. Г. Скрябина, 1970 (Баунтовские озера), Структура биоты..., 2006 (оз. Орон), Г. Л. Карасева, 1987 (Ивано-Арахлейские озера), Ф. Н. Кириллова, 1972 (Средняя Лена, Виллой), А. Ф. Кириллова, 1989 (Виллюйское водохранилище). Длина тела – *ad.*

Средней Оби – в 3+–4+ (Манадеева, 1953; Иванова, 1962; Гундризер, 1963; Кафанова, Петлина и др., 1979; Гундризер, Иоганзен и др., 1984), в низовьях Оби – в 3+–5+ при 11–14 см длины и 50–60 г массы (Никонов, 1977б; Судаков, 1977), в Надыме – в 4+–5+ (Коломин, 1974а), в бассейне Енисея: в Красноярском водохранилище – в 2+–3+ (Чупров, Вышегородцев и др., 2001), в Подкаменной Тунгуске и Турухане – в 4+–5+, в Хантайском водохранилище – в 5+–7+ (Головкин, 1973б; Попов, 1983; Карманова, Романов и др., 2002), в Байкале и Селенге – в 3+–4+ (Картушин, 1958; Хохлова, 1967; Калягина, Петерфельд, 1996), в Баунтовских озерах – в 7+ (Скрябин, 1977), в озерах верховьев Витима (Жаровские, Ивано-Арахлейские озера) – в 2+–3+ (Карасев, 1987), в Виллоу и Лене – в 3+–4+ при длине около 10 см и массе 13–19 г (Кириллов, 1972), в Виллюйском водохранилище – в 2+–4+ (Кириллов, 1989).

Нерестится плотва в водоемах бассейна Оби с середины мая до середины июня при температуре воды 6–7 °С – в первые дни нереста и 14–16 °С – в последующие дни. Продолжительность самого нереста – 5–7 дней, но в годы с неблагоприятными условиями он растягивается до 15–17 дней (Манадеева, 1953; Никонов, 1977б; Судаков, 1977; Кафанова, Петлина и др., 1979).

В оз. Чаны нерест плотвы происходит в пределах Малых Чанов, распределенных водами рек Чулым и Каргат, в первой половине мая при температуре воды 9–13 °С. Продолжительность нереста – около 10 дней. Самки выметывают икру в течение нескольких часов, самцы – нескольких дней небольшими порциями (Воскобойников, Гундризер и др., 1986).

В Братском водохранилище процесс размножения плотвы обычно наблюдается в первой половине июня, при температуре воды 5–10 °С, на глубине 1–3 м. В годы с затяжной весной и поздним распалением льда нерест растягивается до конца июня – начала июля. Соотношение самок и самцов в нерестовом стаде колеблется по годам от 1 : 3 до 2 : 1 (Мамонтов, 1977).

В Байкале сроки нереста плотвы близки к таковым ельца (Картушин, 1958). По наблюдениям В. Н. Сорокина и А. А. Сорокиной (1991), байкальская плотва чаще всего нерестится в соединяющихся с Байкалом озерах на мелководных (0,6–1,0 м), покрытых травянистой растительностью участках, при температуре воды 12–14 °С. По данным этих же авторов, в 1979 г. в оз. Котокель нерест

плотвы происходил с 1 по 5 июня при температуре воды 10–13,5 °С, инкубационный период длился около 10 суток. Развивающаяся икра в массе поедается бокоплавами и другими беспозвоночными, гибнет в случае высокой плотности ее на субстрате и при быстром снижении уровня воды.

В Селенге плотва размножается со второй декады мая до второй декады июня (Хохлова, 1967), в Ивано-Арахлейских озерах и связанных с ними реках – в конце мая – первых числах июня в течение 5–7 дней при температуре воды 8–15 °С (Карасев, 1987), на мелководных участках в оз. Орон (бассейн Витима) – с третьей декады мая до 8–14 июня при прогреве воды до 11 °С (Структура биоты..., 2006), в Вилуе – с конца ледохода до начала июля в пойменной системе водоемов (Кириллов, 1972). В Вилуйском водохранилище начало нереста плотвы совпадает с весенним паводком и поднятием уровня воды на 2–5 м – в конце мая – первых числах июня и происходит в одни сроки с нерестом окуня (Кириллов, 1989).

Плодовитость плотвы в верховьях Оби (оз. Большой Уткуль) у рыб в 3+–7+ массой от 33 до 191 г колеблется от 4 до 27 тыс. икринок (Иванова, 1962), в Средней и Нижней Оби у рыб длиной 13–26 см – 12–69, в среднем – 38 (Манадеева, 1953; Гундризер, 1963), в Чулыме в 2+ – 3,3, в 12+ – 83,4 (Кафанова, Петлина и др., 1979), в Надыме – 44 тыс. икринок (Коломин, 1974а).

В Турухане у плотвы в 4+–12+ ИАП составляет 9–81 тыс. икринок (Головко, 1971б, 1973б), в Братском водохранилище в 3+ – 9, в 10+ – 148 (Мамонтов, 1977), в Хантайском водохранилище в 5+–6+ – 9,0–50, в Байкале – 13–112 (Картушин, 1958), в Селенге в 4+–8+ – 5–50 (Хохлова, 1967), в Ивано-Арахлейских озерах – 5,7–60 (Карасев, 1987), в озерах Еравно-Харгинской системы – 3,3–135 (Демин, 1973), в оз. Орон (бассейн р. Витим) в 7+–11+ – 15–29 (Структура биоты..., 2006), в Вилуе – 4,5–80, в Вилуйском водохранилище – 9,0–101 тыс. икринок (Кириллов, 1972; Кириллов, 1979).

С увеличением длины и массы тела плотвы ее плодовитость возрастает. Например, в оз. Чаны у рыб длиной 13 см она равняется 5,6 тыс. икринок, длиной 18 см – 17,5, длиной 22 см – 36,2 тыс. икринок (Куликова, 1975). В р. Чулым (Средняя Обь) рыбы длиной 12–14 см выметывают в среднем 5,4 тыс. икринок, длиной 16–18 см – 10,9, длиной 20–22 см – 22 тыс. икринок (Кафанова, Петлина и др., 1979). В Вилуйском водохранилище у рыб длиной 19–22 см ИАП составляет в среднем 20 тыс. икринок, длиной 25–29 см – 44 тыс. икринок (Кириллов, 1989).

Икра плотвы клейкая, откладывается на прошлогоднюю травянистую растительность, на корневища деревьев, на обрастания стволов тальника, на листья тростника, на ветви деревьев, мох (Куликова, 1975). В ряде озер с каменистым дном плотва – литофил (Никонов, 1977б). Икринки у плотвы непрозрачные, ярко-желтого цвета, их диаметр 0,7–1,3 мм. Период инкубации при температуре

воды 10–15 °С составляет 12–14 суток (Карасев, 1987). Улучшению условий дыхания зародыша способствует его вращение внутри яичевой оболочки (Куликова, 1975). Средняя длина личинок при выклеве – от 5 до 7 мм. По наблюдениям в пойменных водоемах Средней Оби, через 3–5 ч после вылупления личинки устремляются вверх и подвешиваются к подводным предметам с их нижней стороны. Дыхание осуществляется у них в этот период через кьюберовы протоки (Крыжановский, 1949). Через 40–50 ч после выклева личинки отклеиваются от подводных предметов и начинают свободно плавать. На этом этапе развития плавательный пузырь имеет форму блестящего шарика, но жаберные крышки и ротовое отверстие визуально не различимы. Через 2–3 дня после этого желточный мешок рассасывается и личинки переходят на внешнее питание. К середине июня они вырастают в среднем до 9 мм длины и 50 мг массы, к началу августа – до 40 мм и 1 160 мг (Казанцев, 1981). К концу лета молодь плотвы достигает в пойменных водоемах Средней Оби в среднем 4–5 см длины и 0,5–1,0 г массы (Гундризер, 1963).

В Братском водохранилище инкубация икры плотвы требует обычно 120–130 градусо-дней и происходит в течение 2 недель при средней температуре воды 9–10 °С. В случае нарушения температурного режима инкубации наблюдается высокий процент гибели икринок и уродств среди личинок (Мамонтов, 1977). Вскоре после нереста у плотвы начинается процесс созревания половых продуктов генерации следующего года, который не прекращается и в зимние месяцы (Кафанова, Петлина и др., 1979).

Питание. Сибирская плотва – эврифаг, она протяжении всей своей жизни питается организмами зоопланктона, зообентоса, водорослями и гидрофитами. С ростом рыб роль зоопланктона в питании снижается, а зообентоса и растительности – повышается. Как правило, ведущими компонентами пищи плотвы являются наиболее массовые в данном водоеме и в данное время года организмы. Неприхотливость в выборе кормов способствует снижению конкуренции плотвы на почве питания с другими видами рыб Сибири, ведущими сходный образ жизни (Сальдау, 1949; Грезе, 1953; Картушин, 1958; Никонов, 1977б; Коновалова, Попков и др., 1983; Штейнберг, 1983).

Сравнительно хорошо изучен характер питания плотвы в бассейне Оби. Основу пищевого рациона сеголетков составляют водоросли, преимущественно диатомовые и синезеленые, мелкие формы зообентоса. Спектр питания взрослых особей включает водоросли и гидрофиты, организмы зоопланктона, прежде всего ракообразных, зарослевые формы нектобентоса, моллюсков, личинок ручейников и других насекомых, олигохет, водяных клещей. В Новосибирском водохранилище в июле–августе на участках с активным развитием водорослей пища плотвы состоит преимущественно из водорослей и детрита. В Надыме в пище плотвы обнаружено 11 компонентов, с преобладанием в летний период по частоте встречаемости гидрофитов (53 %), моллю-

сков (43 %) и водорослей (33 %); наиболее активно плотва питается здесь в июле–сентябре. В бассейне Оби отмечены случаи поедания взрослой плотвой молоди рыб (Сальдау, 1949; Манадеева, 1953; Гундризер, 1963; Парамонова-Кассихина, 1976; Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974a).

В озерах верховьев Енисея кроме растительности, зоопланктона и зообентоса в пище плотвы отмечены воздушные насекомые, которых рыбы собирают с поверхности воды (Коновалова, Попков и др., 1983). В левобережных притоках Нижнего Енисея пищевой рацион плотвы типичен. В правобережье Енисея, в том числе в Курейском и Хантайском водохранилищах, основу питания плотвы составляет зообентос, к которому летом добавляются воздушные насекомые и, в небольшой степени, гидрофиты (Головко, 1971a, б; Коновалова, Попов, 1983; Карманова, Романов и др., 2002). В водохранилищах Ангары в питании плотвы преобладают хирономиды, моллюски, весной и летом в кишечниках рыб часто и в большом количестве встречается детрит, у плотвы, кормящейся в заливах, – рачки планктона (Тугарина, Купчинская, 1977).

В Байкале взрослая плотва питается преимущественно организмами зообентоса и нектобентоса (амфиподы), но присутствует в пище рыб и зоопланктон, и растительность – нитчатые и харовые водоросли, гидрофиты, а также молодь рыб. Весной и летом в кишечном тракте плотвы обнаруживается много детрита. Зимой главной пищей рыб являются амфиподы. В Малом море взрослая плотва питается летом в основном моллюсками и бокоплавами (Устюжанина-Гурова, 1971a; Тугарина, Купчинская, 1977). В дельте Селенги в августе 1993 г. в пищевом комке взрослых особей плотвы преобладали водоросли (77,55 % по весу) и гидрофиты (15 %), животные были представлены личинками хирономид (7,5 %) (Демин, 1996).

В Ивано-Арахлейских озерах основу летнего питания плотвы составляют водоросли и гидрофиты, но значительную долю в пищевом рационе рыб занимают и беспозвоночные; отмечены в пищевом комке остатки рыб. Активно питается плотва в этих водоемах и зимой (Карасев, 1987). В Баунтовских озерах плотва питается харой, рдестами, пузырчаткой, из животных кормов – чаще всего моллюсками (Калашников, 1978). В оз. Орон в летнем питании взрослой плотвы ведущую роль играют организмы зообентоса, гидрофиты и нитчатые водоросли. Осенью интенсивность питания плотвы заметно снижается, при этом доля растительности в пище рыб уменьшается до 40 % (по массе пищевого комка), а потребление животных бентоса [личинки ручейников, вислокрылок, брюхоногих моллюсков (*Cincinna sibirica*)] существенно возрастает (Структура биоты..., 2006).

В Вилюе ведущую роль в рационе плотвы играют моллюски, личинки хирономид, ручейников и стрекоз, в качестве дополнительной пищи рыбами используются гидрофиты и имаго мошки. В Лене плотва после нереста интен-

сивно питается водорослями, зоопланктоном и зообентосом, в желудках неполовозрелых рыб большой удельный вес составляют зеленые и нитчатые водоросли (Кириллов, 1972). В озерах Вилуйской низменности основная пища плотвы в летнее время – растительность и зоопланктон (Венглинский, 1962).

Вылов. В верховьях Оби в пределах Алтайского края ежегодно в равнинных озерах вылавливается 1,0–2,0 тыс. ц, в речной системе и Новосибирском водохранилище – не более 150–200 ц плотвы (Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003). В оз. Чаны плотва в течение XX в. являлась одним из основных промысловых видов рыб. Наибольшая средняя величина ее уловов имела место в течение 18 лет, с 1952 по 1969 г., – 50,7 тыс. ц в год. В 1972–1977 гг. добывалось от 17,3 до 51,6 тыс. ц в год. С 1978 по 2000 г. уловы плотвы были сравнительно небольшими, снижаясь до минимума (571–625 ц) в годы наиболее низкого (105,5–105,7 м) уровня воды в озере. В целом, если за период с 1911 по 2000 г. средний годовой улов плотвы составил 23,4 тыс. ц, то в 1978–2000 гг. он равнялся лишь 3,3 тыс. ц. В 2001 г. было выловлено 572, в 2002 г. – 1 700 ц этой рыбы (Попов, Воскобойников и др., 2005).

В бассейне Енисея (кроме водохранилищ) с 1976 по 1985 гг. ежегодно добывалось от 2,5 до 4,4, в среднем – 3,3 тыс. ц плотвы. Колебания уловов по годам небольшие (Андриенко, Богданов и др., 1989).

В бассейне Лены с 1944 по 1968 г. вылавливалось от 110 до 2 460, в среднем – 810, в последние 10–15 лет – до 1000 ц плотвы в год, что меньше прогнозной оценки ее возможной добычи в водоемах этой реки (Кириллов, 2002a, б). В 2001 г. в водоемах Якутии добыча плотвы составила 162 ц, в 2002 г. – 273, в 2003 г. – 203, в 2004 г. – 71, в 2005 г. – 643 ц (данные Якутрыбвода).

9.20. Линь – *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758)

Название *линь* существовало в древнерусском языке: «А с нимъ Федкою послала къ тебе, государь, осетра свежаго, да щуку большую, да два леща свежихъ же, да линия, да соленыхъ четыре сига» (1678 г.) (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D III–V – 7–9, P I – 16–19, V II – 9, A III–IV – 6–8. Жаберные тычинки длинные, в числе – 10–16; LL – 85–120. Позвонков – 37–42. Глоточные зубы однорядные: 4–5 или 5–4, реже – 4–4 или 5–5. Кариотип: 2n = 48, NF = 86. Тело округлое, довольно высокое, хвостовой стебель толстый. Рот конечный, в углах его по короткому усика (рис. 46). Глаза маленькие, ярко-красные. Края всех плавников закруглены. У самцов брюшные плавники длиннее, чем у самок, и доходят до основания анального плавника. Их второй ветвистый луч сильно утолщен и широк. Спина темно-зеленая, бока оливково-зеленые, с золотистым блеском. Железы кожи, которая у линя толстая, выделяют много слизи. Подвиды не выделены (Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Атлас пресноводных..., 2003).

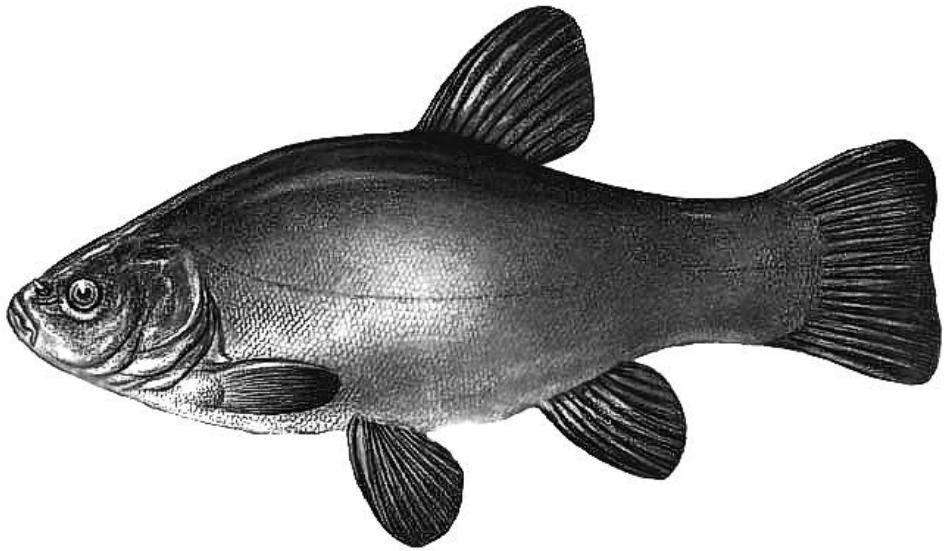


Рис. 46. Линь

Распространение. В Европе линь обитает в водоемах бассейнов Балтийского, Черного и Каспийского морей, но отсутствует в бассейне Северного Ледовитого океана. В Сибири распространение этого вида рыб ограничивается южными территориями бассейна Оби и Енисея, где линь нередко встречается в озерах вместе с карасями (Подлесный, 1958; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Атлас пресноводных..., 2003). Отмечен в Монголии в р. Булган (Рыбы Монгольской..., 1983). Будучи лимнофилом, линь избегает участков рек с быстрым течением и обычно живет в хорошо прогреваемых, неглубоких озерах, а в реках и водохранилищах – на участках с медленным течением, обильно заросших растительностью. Держится у дна. Скоплений не образует. Избегает яркого света. В зимний период находится в малоподвижном состоянии и способен выживать при снижении в воде концентрации кислорода до 0,5 мг / л и ниже, и уменьшении рН до 4,6. Но в озерах с регулярными зимними заморами линь отсутствует или весьма малочислен (Монич, 1952; Кафанова, Монич, 1953).

В Западной Сибири линь встречается от предгорий Алтая до рек Конда и Ларь-Еган (~ 61° северной широты). В конце XIX в. был вселен в олиго-мезотрофное оз. Теньгинское, расположенное в горах Алтая на высоте около тысячи метров над уровнем моря, в XX в. – в мезо-эвтрофные озера низгорий Алтая – Манжерок и Ая. Во всех трех озерах линь сравнительно многочислен, но отличается мелкими размерами (Кафанова, Монич, 1953). В оз. Ая в годы с поздним вскрытием ледового покрова часть особей лinya гибнет в результате замора. В пределах равнинного Алтая линь исчез в начале 1970-х гг. в

оз. Островное, на грани исчезновения находится в озерах Зеркальное и Горько-Перешеечное (Журавлев, 2003). Встречается линь в р. Чулым (бассейн оз. Чаны), но в небольшом числе (Воскобойников, Гундризер и др., 1986). Изредка вылавливается в озерах-спутниках Новосибирского водохранилища (Попов, Визер и др., 2000).

В верховьях Енисея, в том числе в водоемах Тувы, линь отсутствует (Гундризер, 1975). В левобережье Енисея он обитает в небольшом числе в озерах таежных рек Кас, Сым, Дубчес, Елогуй, но в Турухане и севернее не известен (Головко, 1971а; Головко, Попов, 1973; Глазков, 1977, 1981; Попов, 1980а; Попов, 1986). В правобережье Енисея встречается в малом числе только в озерах в бассейне Ангары (отсутствуя в ангарских водохранилищах) и далее на север не отмечен (Мишарин, 1950; Мамонтов, 1977; Сиделев, 1981; Романов, 1988а, 2005; Попов, 1990а; Куклин, 1996).

В бассейне Байкала линь весьма редок. Локальные местообитания этой рыбы приурочены к наиболее равнинным, с развитой речной сетью и выходом геотермальных вод, участкам рек Баргузин и Верхняя Ангара. Нет его в Ципо-Ципиканских и Баунтовских озерах. До 1970-х гг. линь обитал в оз. Линевое, расположенном в среднем течении р. Хилок (бассейн Амура), но затем озеро было засыпано и этот восточный рефугий линя был уничтожен (Скрябин, 1977; Калашников, 1978; Карасев, 1987; Сорокин, Сорокина, 1991; Биоразнообразии байкальской..., 1999; Просекина, 2002). В бассейне Лены и далее на восток линь отсутствует (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

Возраст и рост. В водоемах Сибири линь живет до 10+–12+ и достигает 63 см длины и 7,5 кг массы, однако в уловах размеры рыб обычно не превышают 30 см и 1,5 кг (Монич, 1952, 1953). В указанных выше озерах Горного Алтая линь крупнее 28 см и 300–400 г не встречается (Кучин, 2001). Для сравнения укажем, что в дельте Волги вылавливают линя до 13+, 42 см длины и 1,8 кг массы (Ветлугина, 1992). В озерах Карелии линь в 2+ имеет 14–22 см и 57–156 г, в 8 лет – 36–42 см длины и килограмм массы. Размеры линя из некоторых озер Западной Сибири приведены в табл. 25.

Таблица 25

Длина и масса тела линя из озер бассейна реки Оби

Водоем	Возраст, лет					
	1+	2+	3+	4+	5+	6+
Алтай: оз. Манжерок	–	–	–/6	–/10	–/17	–/50
Алтайский край: озера	–	14/67	17/155	19/200	15/287	23/322
Озера Иртыша	–	–	25/397	26/470	30/736	33/900
Озера Верхней Оби	–	15/95	18/148	20/229	25/402	29/600
Озера Средней Оби	13/59	15/90	16/110	19/250	22/330	27/600

Примечание. Таблица составлена по данным В. В. Кафановой с соавт., 1953 (оз. Манжерок), З. А. Ивановой, 1962 (Алтайский край: материковые озера),

А. Н. Гундризера, 1963 (озера Иртыша), И. К. Монича, 1952 (озера Верхней и Средней Оби). Длина тела – *ad*.

Размножение. В водоемах Западной Сибири лень половозрелым становится в благоприятных условиях обитания в 2+–3+, в неблагоприятных – в 4+–5+ (Монич, 1953, Гундризер, Кафанова и др., 1959, Журавлев, 2003). Для сравнения: в озерах Карелии лень созревает в 3+ при 19 см длины и 170 г массы (Дятлов, 1991).

Нерест лinya в водоемах Сибири порционный и происходит в 2–3 приема. На Алтае в оз. Теньгинское лень приступает к размножению в середине июля (Кучин, 2001). В озерах Верхней и Средней Оби первая порция икры выметывается при прогреве воды до 18–20 °С; в годы с ранней и теплой весной это наблюдается во второй половине июня. Заканчивается нерест в конце июля, промежуток между выметом порций икры около 10 дней (Кафанова, Монич, 1953; Монич, 1953). Для сравнения укажем, что в водоемах Дагестана нерестовый период лinya длится около 2 месяцев (июнь – июль), в течение которых рыбы выметывают две порции икры (Шихшабенов, 1977). Поведение самок и самцов лinya во время икрометания в водоемах европейской части России описано Б. В. Кошелевым (1978, 1984).

Плодовитость лinya из степных озер Алтайского края составляет 36–57 тыс. икринок (Иванова, 1962), в верховьях Оби – 50–100 (Журавлев, 2003), в водоемах Новосибирской и Томской области в 3+ – 27–60 (в среднем – 39), в 4+ – 17–109 (64), в 5+ – 33–217 (126), в 6+ – 164–227 (202), в 7+ – 206–259 (232), в 8+ – 272–292 (282) тыс. икринок (Монич, 1952, 1953). В дельте Волги минимальная плодовитость лinya составляет 92 тыс., максимальная – 863 тыс. икринок (Ветлугина, 1992).

Икринки у лinya мелкие: до набухания в воде диаметром около миллиметра, после набухания – около 2 мм, клейкие, откладываются на подводную растительность (рдесты, роголистник, уруть и др.), на глубине 1,5–2,0 м. Инкубационный период короткий и при температуре воды 22–23 °С длится 3–4 суток. По мере инкубации клейкость икринок уменьшается, и даже при легком встряхивании растения икринки могут отвалиться. Упавшие на дно икринки продолжают развиваться, частично погибая в результате образования на них налета ила, препятствующего дыханию эмбриона. Выклюнувшиеся личинки (длиной 4–4,5 мм) вначале висят, приклеиваясь к растениям. В возрасте 8-ми суток плавательный пузырь личинок наполняется воздухом, они переходят в толщу воды и начинают питаться организмами планктона. К началу августа сеголетки лinya вырастают в среднем до 14 мм длины и 0,05 г массы. Большой процент икринок, личинок и молоди лinya гибнет в результате поедания их личинками стрекоз, жуком-плавунцом и его личинками, бокоплавами, улитковыми пиявками (Монич, 1953).

Следует отметить, что в период нереста в яичниках линя присутствуют икринки не только текущего года размножения, но и двух последующих лет, заметно различающиеся друг от друга по диаметру. Так, у линя из водоемов бассейна Средней Оби в июне текущего года нереста диаметр икринок составляет: 1-й порции – 1 000–840 микронов; 2-й порции – 800–640; 3-ей порции – 600–440 микронов; генерации следующего года нереста – от 240 до 400 микронов, генерации следующего за этим года – 40–200 микронов. В июле, по окончании нереста текущего года, в яичниках обнаруживаются только икринки генераций последующих лет. Начиная с декабря наблюдается процесс увеличения диаметра икринок предстоящего года размножения, их число резко возрастает в мае. Таким образом, икринки генерации текущего года размножения развиваются у линя из водоемов Средней Оби в течение трех лет (Монич, 1953; Гундризер, Кафанова и др., 1959).

Питание. Молодь линя питается преимущественно зоопланктоном (до 80 % массы пищи), а также водорослями и мелкими формами зообентоса (Сальдау, 1949; Кафанова, Монич, 1953). Пищевой рацион взрослых рыб состоит из организмов зообентоса и нектобентоса, иногда – водорослей. В составе пищи линя из озер верховьев Оби отмечены придонные ракообразные, мелкие моллюски, личинки стрекоз, ручейников, хирономид и водоросли фитобентоса (Гундризер, Иоганзен и др., 1984). В водоемах Средней Оби в питании линя главную роль играют моллюски, в меньшей степени личинки хирономид, второстепенными объектами питания являются организмы зоопланктона, личинки стрекоз, воздушные насекомые. Степень пищевой конкуренции линя с карасями в этих водоемах незначительная (Сальдау, 1949; Монич, 1952).

Линь в Сибири везде малочислен. В пределах Алтайского края его промысловый вылов составляет не более 30–50 ц в год (Журавлев, 2003). Занесен в Красную книгу Бурятии (1988) (Биоразнообразие байкальской..., 1999).

ГЛАВА 10

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА CATOSTOMIDAE – ЧУКУЧАНОВЫЕ

10.1. Общая характеристика семейства

Рыбы семейства чукучановые близки к карповым, от которых отличаются наличием многочисленных глоточных зубов, сидящих в один ряд. Жерновка нет. Губы толстые, покрытые ворсинками. Рот нижний, выдвижной. Усики нет. Тело покрыто чешуей. Плавательный пузырь большой с 2 или 3 перегородками. В ископаемом состоянии чукучановые известны с верхнетретичных отложений. Из ныне живущих в семействе около 30 видов, распространенных в Северной Америке, Восточной Сибири и Китае (Никольский, 1971; Аннотированный каталог..., 1998; Черешнев, Шестаков и др., 2001; Атлас пресноводных..., 2003). В пределах Сибири чукучановые представлены видом-аборигеном – обыкновенным чукучаном и видом-акклиматизантом – большеротым буффало.

10.2. Обыкновенный чукучан – *Catostomus catostomus* (Forster, 1773)

Характерные признаки. D III–IV – 9–11, A III – 5–8. Жаберных тычинок – 16–34; LL – 95–126. Позвонков – 45–48. Глоточные зубы однорядные, многочисленные, короткие, сжатые с боков, их число колеблется от 32 до 56. Кариотип: $2n = 98$. Тело вальковатое, веретенообразное. Рот нижний, полунунный, окаймлен мясистыми губами с многочисленными вкусовыми почками. Верхняя губа сплошная, нижняя прервана посередине. Челюсти покрыты хрящевой обкладкой. Спинной и анальный плавники короткие, брюшные расположены под задней частью основания спинного (рис. 47). Чешуя округлая. В период нереста у самцов появляются эпителиальные бугорки на голове, анальном и хвостовом плавниках. Брюшина черная. Кишечник в 6 раз длиннее тела (Берг, 1948; Кириллов, 1972).

Выделено два подвида чукучана, один из которых обитает в Северной Америке, другой – сибирский чукучан [*Catostomus catostomus rostratus* (Tilesius, 1814)] – в Восточной Сибири. Однако правомерность выделения сибирского подвида ставится под сомнение в связи с близкими средними значениями и пределами изменчивости меристических признаков у сибирского чукучана и чукучана из рек Аляски (Атлас пресноводных..., 2003).

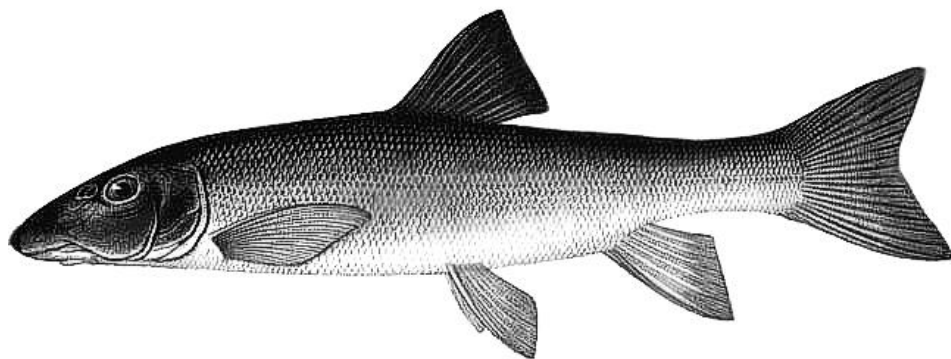


Рис. 47. Обыкновенный чукучан

Распространение. Большая часть ареала вида находится в Северной Америке, где чукучан широко распространен в северных реках (Атлас пресноводных..., 2003). В реках Колымо-Индибирской низменности (Индибирка, Алазая, Чукочьа, Колыма) расположена вторая, изолированная от первой, часть ареала этого вида рыб. Судя по ископаемым остаткам (Назаркин, 1992), в прошлом чукучан обитал и далее на восток. В XX в. он был вселен в водоемы Северо-Запада России (Величко, 1986), однако сведений о естественном воспроизводстве его в этом регионе нет. Имеются данные о поимке чукучана в Финском заливе, в р. Коваши и в Ладожском озере (Кошелев, Рябов и др., 1986; Первозванский, 1999). В Индибирке и Колыме чукучан распространен на всем протяжении рек, наиболее многочислен в их верховьях (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

Возраст и рост. В Северной Америке чукучан живет до 10 лет, достигая 64 см длины и 3,3 кг массы (Атлас пресноводных..., 2003). В уловах из рек Якутии встречаются особи в возрасте до 12 лет, с максимальной длиной 54 см и массой 1,65 кг (Кириллов, 1972). В Колыме чукучан в 1+ имеет 9 см длины (*ac*) и 8 г массы, в 3+ – соответственно 17–21 и 56–175, в 5+ – 24–29 и 150–330, в 7+ – 31–38 и 380–723, в 10+ – 47 см длины и 1 120 г массы (Кириллов, 2002a).

Экология. В отличие от американского чукучана, обитающего в медленно текущих реках и в озерах, сибирский чукучан заселяет участки рек как с быстрым течением и каменистым дном, так и с медленным течением и илистыми грунтами, а в озерах встречается редко. Большую часть жизни проводит в русле реки. В периоды максимальных подъемов уровня воды выходит на нагул в пойменные водоемы. Хорошо переносит большое количество в воде взвеси. Молодь и в реках и в озерах придерживается прибрежной зоны, взрослые предпочитают глубокие участки. В Индибирке половозрелым становится в 5+–7+, в Колыме – в 6+–7+ при 28–32 см длины. Для половозрело-

го чукучана характерно большое скопление жира под оболочкой половых желез, что нередко затрудняет определение пола пойманной особи. Размножается чукучан в водоемах Якутии с конца мая до конца июня, как правило, вскоре после ледохода, в реках с быстрым течением и песчано-галечными грунтами, на глубине 2–3 м. Нерест единовременный. Плодовитость индигирского чукучана в среднем 16,5 тыс. икринок, колымского – 30–60, в среднем – 43 тыс. икринок. Диаметр выметанных икринок – в среднем около 2 мм. Инкубационный период – 18–20 дней. Личинки начинают питаться планктоном при длине 17 мм. На стадии малька чукучан потребляет организмы зообентоса, которыми питается и всю последующую жизнь. Во время нереста сиговых чукучан поедает их икру (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

Вылов. В ряде районов Якутии чукучан является промысловой рыбой. В прошлые годы в бассейне Колымы вылавливали до 1,0 тыс. ц чукучана в год, в настоящее время ежегодный вылов составляет не более 200 ц, что гораздо меньше прогнозной оценки его промысловых запасов. На участках рек, сильно загрязняемых в результате разработки золотоносных месторождений открытым способом, численность чукучана резко снижается (Кириллов, 2002а, б).

10.3. Большеротый буффало – *Ictiobus cyprinellus* (Valenciennes, 1844)

Характерные признаки. D III – 23–30, P – 14–15, V – 10–11, A II – 7–10. Жаберные тычинки длинные, мягкие, тесно сидящие, с многочисленными боковыми выступами, в числе – от 60 до 100; LL – 39–41. Позвонков – 36–37. Глоточные зубы однорядные, тонкие, в числе – 10 и более. Жерновка нет. Кариотип: $2n = 99-100$. Крупная рыба с вальковатым телом и большой головой (рис. 48). Жаберная крышка высокая и широкая, радиально исчерчена. Глаза небольшие. Рот большой, конечный, не всасывающего типа, направлен косо вверх. Зубов в ротовой полости нет. Спинной и анальный плавники сдвинуты назад. Спинной плавник длинный, серповидной формы. Хвостовой плавник очень широкий, слегка выемчатый (Васильев, 1985; Атлас пресноводных..., 2003).

Распространение. В естественном состоянии большеротый буффало обитает в Северной Америке – в бассейне р. Миссисипи с ее притоками. В Россию был завезен в 1971 г. в рыбопитомник «Горячий ключ» в Краснодарском крае (Атлас пресноводных..., 2003), затем – в прудовые хозяйства Восточного Казахстана и Алтайского края. В пределах последнего региона этот вид разводится до настоящего времени, а в республике Казахстан разведение буффало практически прекращено (Данько, 2005). Вне прудовых хозяйств на территории Алтайского края несколько экземпляров большеротого буффало было поймано в верховьях Оби в районе с. Сорочиха и в правом притоке этого участка Оби – р. Большая Чемровка (Бабуева, 1997б). Имеются сведения

(Атлас пресноводных..., 2003) о завозе в прудовые хозяйства Алтайского края и другого представителя катостомид – черного буффало [*Ictiobus niger* (Rafinesque, 1820)]. Информация о поимках этой рыбы в естественных водах края отсутствует.

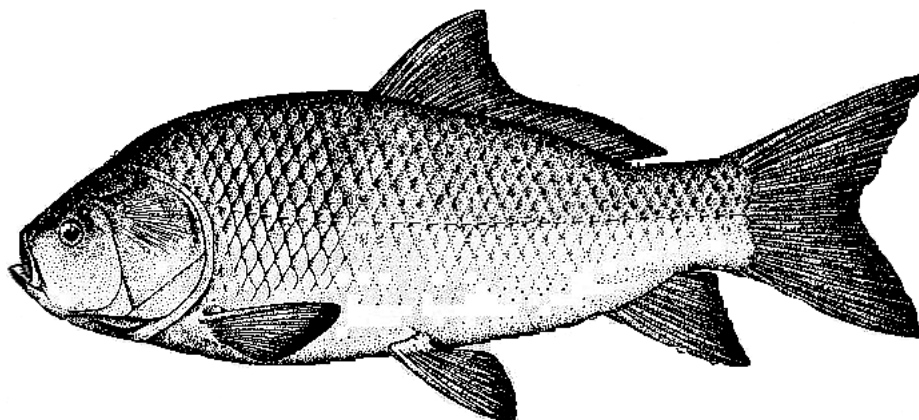


Рис. 48. Большеротый буффало

В 1979 г. миллион мальков большеротого и черного буффало завезли из рыбопитомника «Горячий ключ» в рыбоводные хозяйства Кемеровской области. В 1980 г. оба вида были вселены в водоем-охладитель Беловской ГРЭС (Беловское водохранилище), в котором большеротый буффало прижился, хотя и немногочислен, а черный буффало в уловах не встречается (Колосов, Скалон, 2004).

Возраст и размеры. Продолжительность жизни большеротого буффало – более 20 лет, максимальная длина – до 1,2 м, масса – до 45 кг (Атлас пресноводных..., 2003).

Экология. В Северной Америке большеротый буффало обитает в крупных реках с замедленным течением, в тихих заводях и старицах, а также в заливах озер и даже в болотах. Хорошо переносит низкую прозрачность воды. Обычно держится стаями в толще воды и у дна. Половозрелым становится в возрасте 3–5 лет при 30–50 см длины. Нерестится (единовременно) весной в неглубоких притоках или на разливах озер при температуре воды 15–20 °С. Плодовитость – до 750 тыс. мелких (1,2–1,8 мм) икринок, которые во время вымета приклеиваются к растениям или другому субстрату (вплоть до бетонных плит). Инкубационный период, в зависимости от температуры воды, – от 4 до 14 дней. Личиночный период – 20 дней. При достижении 6,5 мм длины личинки начинают питаться зоопланктоном. Молодь вначале потребляет в пищу фитопланктон, мелких личинок хирономид, затем и других бентосных

и нектобентосных беспозвоночных. Рацион взрослых особей смешанный и состоит как из организмов зообентоса, так и зоопланктона. Во время кормежки буффало держится вниз головой и, подпрыгивая вверх-вниз, взмучивает рылом ил и донные осадки и, процеживая воду через жабры, захватывает содержащиеся в иле пищевые организмы (Атлас пресноводных..., 2003).

В Северной Америке большеротый буффало – ценный объект рыболовства и рыбоводства. Перспективным объектом разведения в прудах и озерах является буффало и в благоприятных для этой рыбы условиях на юге Сибири (Иванова, 1962; Веснина, Журавлев и др., 1999; Данько, 2005).

ГЛАВА 11

РЫБЫ СЕМЕЙСТВ VALITORIDAE – БАЛИТОРИЕВЫЕ И COBITIDAE – ВЬЮНОВЫЕ

11.1. Общая характеристика семейств

Ранее в отечественной классификации рыб семейство балиториевые отсутствовало, ныне входящие в него виды включались в семейство вьюновые, с рыбами которого представители балиториевых имеют ряд общих черт.

Рыбы семейства вьюновые, как правило, имеют небольшие размеры, удлиненное вальковатое тело, покрытое мелкой чешуей или голое. Рот у большинства видов нижний. Вокруг рта – от 6 до 12 усиков. Глоточные зубы многочисленные, однорядные, жерновка нет. Передняя часть плавательного пузыря всегда заключена в костную капсулу. Почти все вьюновые имеют короткий жизненный цикл. Половозрелыми становятся довольно рано, некоторые виды – при достижении 3 см длины. Плодовитость всех видов мала. Икра донная, выметывается на камни и песок или откладывается на растения. Самцы многих гольцов имеют более крупные парные плавники, чем самки, и между лучами на грудных плавниках у них образуются своеобразные вздутия. У самцов гольцов и некоторых щиповок вздутия имеются и на боках. Оплодотворенные икринки гольцов и щиповок обычно развиваются в условиях высокого содержания в воде кислорода, в связи с чем их личинки имеют слабо развитые личиночные органы дыхания. Большинство вьюновых во взрослом состоянии питается организмами зообентоса, но некоторые крупные гольцы становятся хищниками. Во многих водоемах (в том числе сибирских) вьюновые играют важную роль в качестве промежуточного звена трофической цепи (Никольский, 1971).

Согласно современной классификации (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003), на территории Сибири обитает лишь один вид из семейства балиториевые – сибирский голец-усач, ранее относимый к роду *Nemachilus*, и один вид семейства вьюновые – сибирская щиповка.

11.2. Сибирский голец-усач – *Barbatula toni* (Dybowski, 1869)

Характерные признаки. D II–III – 7–8, P I – 10–15, V II – 6–9, A II–III – 5–7. Жаберных тычинок – 10–12. Позвонков – 41–47. Кариотип: $2n = 50$, $NF = 66$. Тело прогонистое, вальковатое, хвостовой стебель длинный, хвостовой плавник со слабой выемкой. Голова небольшая, широкая. Рыло длинное,

невысокое. Рот маленький, нижний. Губы мясистые. Усики 6: 4 – на конце рыла и по одному – в углах рта. Грудные плавники не доходят до брюшных, а брюшные – до анального (рис. 49). В грудных плавниках самыми длинными лучами обычно бывают 2-й и 3-й ветвистые лучи, а в брюшных – всегда 2-й или 2-й и 3-й вместе. Бока покрыты очень мелкой, не налегающей друг на друга чешуей. Окраска спины коричнево-серая, с темными пятнами, брюшко светлое. На спинном, хвостовом и грудных плавниках – ряды темных пятен (Атлас пресноводных..., 2003).

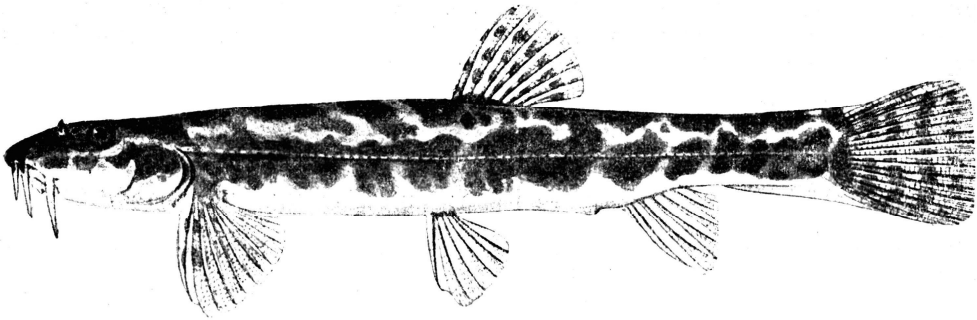


Рис. 49. Сибирский голец-усач

А. Н. Гундрисер (1975) описал сибирского гольца-усача из водоемов верховьев Енисея в качестве подвида [*Nemachilus barbatulus toni* (Dybowski)] европейского гольца [*B. barbatula* (Linnaeus, 1758)], гольца-усача из водоемов Убсанурской котловины (Монголия) – в качестве подвида сибирского [*Nemachilus dorsalis humilis* (Gundriser, 1962)], гольца-усача из бассейна р. Кобдо (Монголия) – в качестве самостоятельного вида [*Nemachilus cobdonensis* (Gundriser, 1975)].

Распространение. Основные места обитания гольца-усача – реки горного и полугорного характера с холодной водой и песчаным, песчано-галечниковым и галечниково-каменистым дном, проточные олиготрофные, реже мезотрофные озера. Кроме рек Сибири голец-усач обитает в реках побережья Охотского моря, Сахалина и в бассейне Амура. Встречается в водоемах севера Японии, п-ова Корея и Северного Китая, Монголии (Берг, 1949а; Никольский, 1956; Кириллов, 1972; Рыбы Монгольской..., 1983; Черешнев, 1996б; Шедько, 2002; Атлас пресноводных рыб..., 2003; Сафонов, Никифоров, 2003). В бассейне Оби обитает повсеместно – от водоемов высокогорий Алтая до Обской губы включительно. Нет этой рыбы в озерах Обь-Иртышского междуречья. Есть в водоемах Ямала (Богданов, Богданова, 2000; Богданов, 2001). Не указан голец-усач в списке рыб Надыма (Коло-

мин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974a), но вероятнее всего, обитает и в этой реке.

В бассейне Енисея голец-усач встречается от верховьев до устья, но в дельте не обнаружен (Гундризер, 1975; Вышегородцев, 2000). Не указан он для рек левобережья Енисея (Головкин, 1971a, б), но, видимо, из-за малой изученности этих притоков в ихтиологическом отношении. Обычен в Ангаре. В ангарских водохранилищах обитает только в их притоках (Мамонтов, 1977). В правобережных притоках Нижнего Енисея встречается редко (Романов, 1988; Попов, 1990). Не отмечен в озерах плато Путорана, но, возможно, обитает здесь. Однако в бассейне р. Хантайка выше плотины Усть-Хантайской ГЭС не обнаружен, несмотря на многолетние исследования ихтиофауны Хантайской гидросистемы В. И. Романовым (1980a, 1988a, 2004a, 2005). Есть в Пясине (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994). Не встречен голец-усач в оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985) и в бассейне Хатанги (Лукияничков, 1967).

Обитает голец-усач в Байкале, где является обычной рыбой в непроточных и слабопроточных водоемах, но встречается и на течении в Селенге (Кожов, 1962; Скрябин, 1997; Сорокин, Сорокина, 1991). В Забайкалье он населяет горные реки и их притоки вплоть до малых ручьев (Карасев, 1987). Повсеместен в бассейне Витима (Калашников, 1978). Известен почти во всех реках Якутии, но не обнаружен в дельте Лены и в Алазее, весьма малочислен в Индигирке (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Кириллов, 2002a).

Возраст и рост. Продолжительность жизни гольца-усача сравнительно высокая – в Телецком озере до 18 лет. В р. Чулышман (высокогорья Алтая) размеры гольца в 5+–17+ составляют 1,5–27 см длины и 25–103 г массы (Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984), в р. Ингода (Забайкалье) в 1+ – 4 см, в 2+ – около 10 см и 10 г, в 3+ – 13 см и 21 г, в 4+ – 14 см длины и 38 г массы (Карасев, 1987).

Размножение. В оз. Телецкое голец-усач нерестится с конца мая до середины июня при температуре воды 5–8 °С. Икра донная, липкая, прикрепляется к оголенным корневищам гидрофитов или к мелким камешкам. Плодовитость гольца из оз. Джулу-Куль (высокогорья Алтая) в среднем по всем репродуктивным возрастам – 3–5, у крупных особей – до 29 тыс. икринок. В водоемах равнинной зоны юга Западной Сибири голец-усач нерестится в мае и откладывает в среднем около 4–5 тыс. икринок (Гундризер, Иоганзен и др., 1984). Указание на порционность нереста этой рыбы в водоемах Сибири (Петлина, Романов, 2004) требует проверки.

В озерно-речной системе Верхнего Енисея (Бий-Хем) голец-усач становится половозрелым при достижении 9 см длины и 9 г массы, нерестится в первой половине июня на слабопроточных участках водоемов при температуре 9–11 °С, икру откладывает на корневищах растений, плодовитость рыб

массой 2,7–20 г от 0,4 до 5,0 тыс. икринок. В оз. Кындыкты-Коль (Тува) размеры половозрелых особей гольца составляют 12–17 см и 21–47 г, нерест наблюдается в июне, рыбы массой 23–46 г откладывают 5,0–16,5, в среднем – 9,3 тыс. икринок (Гундризер, 1975).

В реках Забайкалья и бассейна Витима голец-усач нерестится в конце мая – первой половине июня, самки в 1+–4+ длиной 5–14 см и массой 6,5–39 г выметывают 1,9–7,9 тыс. икринок (Калашников, 1978; Карасев, 1987). В реках Якутии голец размножается летом, время наступления половой зрелости и условия нереста не выяснены. Самка длиной 7,6 см и массой 5 г была половозрелой и имела 4 тыс. икринок (Кириллов, 1972).

Питание. Питается голец-усач в основном организмами зообентоса, но потребляет и зоопланктон и водоросли, сам является объектом питания других рыб Сибири, в том числе осетра (Гундризер, 1975). Объект любительского лова.

11.3. Сибирская щиповка – *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925

Характерные признаки. D II–III – 6–7, P I – 6–8, V I–II – 5–6, A II–III – 5–6. Жаберных тычинок – 10–12. Позвонков – 42–46. Кариотип: $2n = 48$, $NF = 76$. Тело удлинненное, сильно сжатое с боков. Голова маленькая, уплощенная с боков. Рыло округлое и горбатое. Рот нижний, небольшой, окаймлен 6 усиками. Глаза маленькие (рис. 50). Нижняя губа двухлопастная, без бахромы, каждая лопасть разделена на две части, принимая форму усика. Раздвоенный подглазничный шип глубоко скрыт в коже. При надавливании на него шип оттопыривается и наносит укол – «щипок». Однако это не щипок, а укол. По бокам тела бурые пятна, иногда сливающиеся в широкую полосу. Во время нереста окраска тела щиповки становится ярче и контрастнее: спинка желтеет, пятна на боках темнеют, на голове, теле, и особенно на боках, появляются эпителиальные выросты. Низ головы может быть фиолетово-розовым, а полоса на боку и хвостовой плавник становятся синеватыми (Берг, 1949а; Никольский, 1956; Кириллов, 1972; Рыбы Монгольской..., 1983; Карасев, 1987; Васильева, 1988; Атлас пресноводных..., 2003).

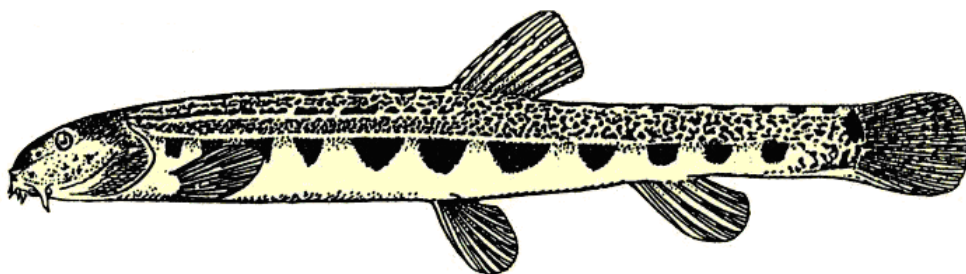


Рис. 50. Сибирская щиповка

Распространение. В европейской части России сибирская щиповка известна в бассейнах рек Дон, Кубань, Волга и Урал. В реках и озерах Сибири распространена от Урала на восток до Яны с ее притоком Адыча. Отсутствует в низовьях сибирских рек. Повсеместна в бассейне Амура, обитает в Приморье, на Сахалине, на п-ове Корея, в Северном Китае, в Монголии (Никольский, 1956; Кириллов, 1972; Рыбы Монгольской..., 1983; Карасев, 1987; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003; Сафронов, Никифоров, 2003).

В бассейне Оби сибирская щиповка обитает в реках и озерах предгорий Алтая, в верховьях и среднем течении Оби и ее притоках, встречается в Новосибирском водохранилище, не отмечена в Обской губе, водоемах Ямала и в Надыме (Коломин, 1974а; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Веснина, Журавлев и др., 1999; Богданов, Богданова, 2000; Попов, Визер и др., 2000; Богданов, 2001; Попов, 2002а).

Обычна щиповка в верховьях Енисея, обитает в оз. Чагытай и в большинстве озер Тоджинской котловины (Гундризер, 1975). Есть в левых и правых притоках Енисея (Головки, 1971а, б; Мамонтов, 1977; Попов, 1986, 1990а; Куклин, 1996, 1999), в верхних участках рек бассейна Хатанги (Лукьянчиков, 1967). Не отмечена в озерах плато Путорана (Сиделев, 1981), в р. Хантайка выше плотины ГЭС (Романов, 1980а, 1988а, 2004а), в бассейне Пясины (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994) и в оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985).

Широко распространена сибирская щиповка в бассейне Байкала (Калашников, 1978; Сорокин, Сорокина, 1991). В оз. Байкал она встречается преимущественно в прибрежной зоне его южной части (Аннотированный список..., 2004). В пределах Якутии известна в бассейнах рек Оленек (не встречается в низовьях), Лена (в том числе в Витиме и Вилюе), Яна, Омолой. Везде малочисленна. Не отмечена щиповка в Анабаре, Индигирке и Колыме (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Кириллов, 2002а).

Размеры. Достигает 13 см длины и 10 г массы, на п-ове Корея – 20 см длины (Атлас пресноводных..., 2003). В оз. Чагытай и озерах Тоджинской котловины размеры половозрелых особей составляют 8–9 см длины и 3,5–4,0 г массы (Гундризер, 1975).

Экология. Обитает в быстро- и медленно текущих реках, в олиго-, мезо- и эвтрофных озерах, иногда в прудах. В реках чаще всего встречается на участках с тихим течением и илисто-песчаным дном, нередко вместе с сибирским гольцом. Много времени проводит, зарывшись в песок, где, возможно, питается. Половозрелой становится в Горном Алтае в 1+–2+, в Забайкалье и Якутии – в 2+ при длине 7–8 см и массе 2,0–2,5 г. Нерестится на юге ареала в

конце мая – июне, на севере – в июне – июле, при температуре воды 17–25 °С. В водоемах Тувы плодовитость рыб массой 3,5–4,0 г составляет 0,9–1,1, в водоемах Забайкалья – 0,1–3,3, в водоемах Якутии – 0,5–1,0 тыс. икринок. Икринки желтого цвета, откладываются на песчаный грунт на глубине 20–30 см, иногда среди нитчатых водорослей.

Питается сибирская щиповка растительными и животными организмами планктона и бентоса. Сама поедается хищными рыбами. Местами многочисленна, но объектом промысла не является (Никольский, 1956; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Карасев, 1987; Кириллов, 1972).

ГЛАВА 12

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА SILURIDAE – СОМОВЫЕ

12.1. Общая характеристика семейства

Рыбы семейства сомовые входят, вместе с рыбами двух других семейств – косатковые (Bagridae) и икталуровые (Ictaluridae), в отряд сомообразные (Siluriformes). У рыб этого отряда тело покрыто шипиками или пластинками или голое. Рот не выдвигающего типа, на челюстях есть зубы. Усики несколько пар. Сомовые – главным образом пресноводные рыбы. Наибольшего видового разнообразия они достигают в пресных водах Южной Америки, Африки и Южной Азии. В бассейне Северного Ледовитого океана в настоящее время отсутствуют, но в ископаемом состоянии известны из четвертичных отложений бассейна Белого моря. В бассейне Амура ныне обитает амурский сом (Никольский, 1971).

12.2. Амурский сом – *Parasilurus asotus* (Linnaeus, 1758)

Характерные признаки. D – 4–5, V I – 10–11, A – (72) 75–84. Жаберных тычинок – 8–14. В боковой линии – 63–70 пор. Позвонков – 60–63. Кариотип: $2n = 58$, NF = 106, 100. Тело удлиненное, округлое в передней части и сжатое с боков – в задней. Голова по отношению к длине тела небольших размеров, сильно сжата в дорсовентральном направлении. Глаза маленькие, расположены ближе к затылку. Рыло плоское, широкое, закругленное. Рот большой, нижняя челюсть длиннее верхней и немного загибается вверх. У взрослых особей две пары усиков – одна пара на верхней, другая – на нижней челюсти (рис. 51). У молоди имеется в зачаточном состоянии вторая пара нижнечелюстных усиков. На челюстях и небе мелкие многочисленные зубы в виде щеток. Спинной плавник короткий, сильно сдвинут к голове. Анальный – очень длинный, соединен с хвостовым. В грудном плавнике наружный луч превращен в колючку и сильно зазубрен по заднему краю. Окраска тела оливково-зеленая или темно-серая, с расплывчатыми темными пятнами. Брюхо и брюшные плавники белые, остальные плавники – темные (Берг, 1949а; Никольский, 1956; Атлас пресноводных..., 2003).

Распространение. Широко распространен в реках Юго-Восточной Азии, обитает в водоемах Монголии, на российской территории – в бассейне Амура от верховьев (реки Ингода, Шилка, Онон, Аргунь, оз. Кенон) до Амурского лимана, включая реки Сунгари, Уссури и оз. Ханка. В 1932 (22 экз.) и 1938 гг. (400 экз.) был вселен в оз. Шакша, откуда проник в Селенгу и в прибрежно-

соровую систему Селенгинского мелководья Байкала, в Ангару, Иркутское и Братское водохранилища. Во всех этих водоемах в настоящее время амурский сом довольно многочислен. В Байкале в районе Селенгинского мелководья был пойман на глубине 100 м (Асхаев, 1958а; Карасев, 1987; Скрябин, 1997; Биоразнообразие байкальской..., 1999; Куклин, 1999; Демин, 2001; Неронов, Пронин и др., 2002; Аннотированный список..., 2004). В начале XXI в. отмечены случаи поимки амурского сома в устье Ангары и в Енисее ниже по течению (Вышегородцев, 2000). Обычным промысловым видом является амурский сом в озерах и реках бассейна Верхнего Амура (Карасев, 1987).

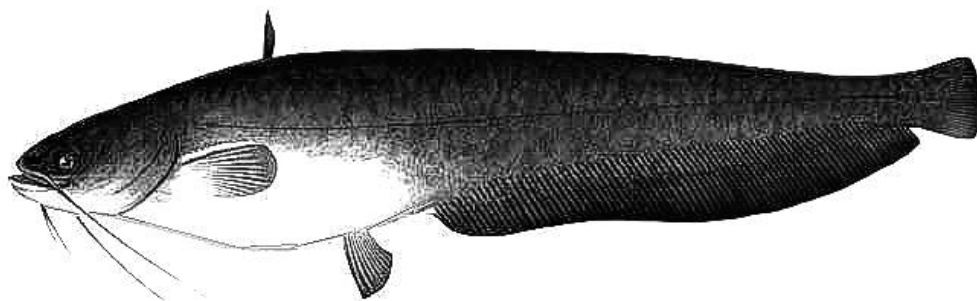


Рис. 51. Амурский сом

Возраст и размеры. В пределах естественного ареала вылавливаются особи амурского сома до 18 лет, до 1 м длиной и 6–8 кг массой. Растет сом очень медленно: в 1+ он достигает 13–15 см, в 9+ – 65 см длины. В ряде водоемов бассейна Амура с бедной кормовой базой, такой длины сом достигает не в 9+, а только в 16+ (Никольский, 1956; Вронский, 1960). Сом, вселенный в оз. Гусиное, растет сравнительно быстро и в 4+ имеет 56 см длины и 1 600 г массы. В этом же возрасте в оз. Онон (бассейн Амура) рыбы вырастают до 51 см и 1 180 г (Биологические инвазии..., 2004).

Экология. Держится амурский сом преимущественно в придаточной системе рек, выходя в русло только при сильном падении уровня и промерзании придаточных водоемов. Ведет сумеречный и ночной образ жизни, активно отыскивая добычу. Становится половозрелым в 3+ при достижении около 40 см длины и 350–500 г массы. Плодовитость высокая – от 8 до 200 тыс. икринок. В бассейне Амура нерестится с третьей декады июня до конца июля при температуре воды от 12–17 до 26 °С. Нерест происходит в пойменных озерах, заливах и протоках рек в теплые тихие вечерние часы на густо заросших травой прибрежных участках водоема с глубинами 60–80 см. Во время

брачных игр самцы ухаживают за самками. В отличие от обыкновенного (европейского) сома, амурский сом гнезд не строит и икру не охраняет. Икра выметывается разреженно на большой площади и приклеивается к субстрату. Икринки зеленоватого цвета, с двумя оболочками; при этом наружная оболочка очень толстая и студенистая. Диаметр икринок перед выметом – 1,6–1,9 мм, после вымета – 3,7–5,2 мм. Инкубационный период – 5–6,5 суток. Личинки после вылупления ненадолго подвешиваются к растениям, затем лежат на дне до рассасывания желточного мешка. На 8–9-е сутки после выклева молодь сома начинает питаться личинками рыб, молодью головастиков, крупными формами зоопланктона, разлагающимися остатками водных животных. Пища взрослых особей сома – мелкие массовые виды рыб и молодь крупных видов, а также беспозвоночные и органические остатки, иногда – лягушки. В Байкале амурский сом поедает окуня, плотву, карася, песчаную широколобку, ротана и беспозвоночных бентоса, нередко в желудках сома встречаются лягушки. В общей сложности спектр питания взрослого сома состоит из 13–15 и более видов рыб. Охотится сом чаще в одиночку, но иногда объединяется в группы по 15–30 особей для совместной охоты во время массового хода мелких видов рыб. Зимой сом питается, хотя и слабо (Крыжановский, Смирнов и др., 1951; Никольский, 1956; Асхаев, 1958а; Биологические инвазии..., 2004).

В бассейне Амура амурский сом – ценный промысловый объект. В последние десятилетия наблюдается падение его численности из-за чрезмерного вылова, в том числе на нерестилищах. Вид нуждается в охране (Атлас пресноводных..., 2003). В Байкале сом также является важной промысловой рыбой. В 1995–1998 гг. учтенный вылов его в озере колебался в пределах 15–86 ц в год. Считают (Демин, 2001), что расселяясь в прибрежье Байкала по его мелководным заливам, бухтам и сорам, сом не входит в антагонистические отношения с другими рыбами озера.

ГЛАВА 13

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА LOTIDAE – НАЛИМОВЫЕ

13.1. Общая характеристика семейства

Семейство налимовые входит в состав отряда трескообразные (Gadiiformes). У рыб этого отряда плавательный пузырь замкнутый, брюшные плавники располагаются перед грудными, тело покрыто циклоидной чешуей, колючих лучей в плавниках нет. Имеется у трескообразных и ряд других особенностей в строении тела. Главным образом, это морские рыбы, широко распространенные как в Северном, так и в Южном полушарии. Единственным видом, обитающим в пресных водах, в том числе на территории Сибири, является налим (Никольский, 1971).

13.2. Налим – *Lota lota* (Linnaeus, 1758)

Название рыбы в русском языке встречается во второй половине XVII в. В описных книгах рыбных ловель говорится: «Рыбу ловят в тех запорах... мелкие налимы...» (Пельимский уезд, 1704 г.); «В улове у него... рыб... налимов...» (Илимский уезд, 1705 г.) (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. $D_1 - 8-19$, $D_2 - 46-91$, $P - 12-24$, $V - 6-10$, $A - 52-85$. Жаберных тычинок – 4–14. Позвонков – 60–67. Пилорических придатков в азиатской части ареала – 42–180. Кариотип: $2n = 48$, $NF = 74$. Тело удлинненное, округлое в передней части и сильно сжатое с боков – в задней. Голова уплощена, ее длина превышает максимальную высоту тела. Глаза маленькие. Рот большой, полунижний. Верхняя челюсть достигает вертикали заднего края глаза, нижняя челюсть короче верхней (рис. 52). На подбородке

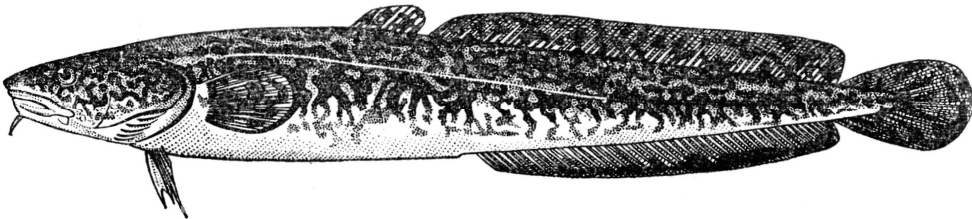


Рис. 52. Налим

один усик (20–30 % длины головы), у переднего края ноздрей – по одному короткому усичу. На челюстях и головке сошника мелкие щетинковидные зубы, но их нет на небе. Спинных плавников два, передний – короткий, задний – длинный. Анальный плавник тоже длинный. Грудные плавники округлые. Хвостовой – округлый и не соединяется со спинным и анальным. Брюшные плавники расположены на горле, впереди брюшных. Второй луч брюшного плавника вытянут в длинную нить, на которой имеются осязательные клетки, как и на усике. Чешуя очень мелкая, покрывает все тело и верх головы. Боковая линия от головы до начала хвостового плавника полная, далее может прерываться (Световидов, 1948; Берг, 1949б; Волгин, 1958; Тюльпанов, 1966; Никольский, 1971; Раб, 1986; Атлас пресноводных..., 2003).

Распространение. Налим широко распространен в северных районах Европы, Азии и в Северной Америке (Атлас пресноводных..., 2003). Анализу возможных причин проникновения налима в пресные воды посвящена работа М. А. Тюльпанова (1967а).

На территории Сибири налим повсеместен. Обитает в реках и многих холмоводных озерах и водохранилищах. В небольшом числе выходит на нагул из устьевых участков сибирских рек в морские воды с соленостью до 12 ‰. Известен в составе ихтиофауны Новосибирских островов (Криницын, 1989). Широко распространен в реках арктического побережья Восточной Чукотки, но редок на южном побережье Чукотского п-ова. Обычен в реках Анадырско-Пенжинской низменности и Корякского нагорья. На материковом побережье Охотского моря встречается только в р. Парень и в оз. Нерка (Черешнев, 1996а, б). Есть на Сахалине и Шантарских о-вах (Сафонов, Никифоров, 2003). Отсутствует на Курильских о-вах (Шедько, 2002). Повсеместен в бассейне Амура. Обитает на территории Монголии в бассейне Селенги, но отсутствует в системе озер Западной Монгольской провинции (Никольский, 1956; Рыбы Монгольской..., 1983; Атлас пресноводных..., 2003).

В бассейне Оби налим обитает на всем протяжении реки и в большинстве ее притоков (Тюльпанов, 1966, 1967б; Петкевич, Никонов, 1969; Рыбы Казахстана, 1989). В пределах Горного Алтая известен только в оз. Телецкое, где встречается до глубин 100–120 м, в оз. Таймень (верховья Катунь), в реках Бия и Катунь (Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984; Попов, 2002а). Отсутствует в озерно-речной системе Обь-Иртышского междуречья (Воскобойников, Гундризер и др., 1986). Есть, но сравнительно малочислен, в Новосибирском водохранилище (Попов, Визер и др., 2000), в таежных озерах Ханты-Мансийского округа и тундровых озерах Ямало-Ненецкого округа (Петкевич, Никонов, 1969; Судаков, 1977). Особенно многочислен налим в дельте и южной части Обской губы. В средней части Обской губы он встречается единично, а в северной, осолоненной, не отмечен. Заходит налим из Обской губы на нагул и нерест в Надым (Коломин, Черкашин и др., 1972; Коломин, 1974а). Известен в реках и глубоких проточных озерах Ямала и Гыдан-

ского п-ова (Венглинский, 1971; Вышегородцев, 1972; Богданов, Богданова и др., 2000; Богданов, 2001).

В бассейне Енисея налим распространен от истоков до Енисейского залива включительно, во всех притоках Енисея, в глубоководных олиготрофных озерах в верховьях реки и левобережья таежной зоны (Советские, Маковское, Налимье) (Волгин, 1958; Подлесный, 1958; Головки, 1973*a*, *b*; Головки, Попов, 1973; Куклин, 1999*a*, *b*; Вышегородцев, 2000). Отсутствует налим в крупных мезотрофных озерах в бассейне Малого Енисея – Чагытай и Тере-Холь (Гундризер, 1975). Обитает в Ангаре и ангарских водохранилищах (Мамонтов, 1977), в правых притоках Нижнего Енисея (Романов, 1988*a*; Попов, 1990*a*; Романов, Карманова и др., 2000, 2004; Карманова, Романов и др., 2004) и в озерах плато Путорана (Сиделев, 1981), в бассейне Пясины (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994; Разнообразие рыб..., 1999). Широко распространен и многочислен налим в системе оз. Таймыр, единично встречается и в Таймырской губе (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985). Есть в бассейне Хатанги (Лукьянчиков, 1967).

В Байкале налим встречается во всех его притоках и в самом озере до глубины 200 м, предпочитая, однако, сравнительно мелководные участки литоральной зоны с каменистыми грунтами и температурой воды не более 12–16 °С. В сравнительно хорошо прогреваемых байкальских сорах немногочислен. Значительные скопления образует налим в северной части Байкала на участках впадения в озеро рек Селенга, Баргузин, Большой и Малый Чивыркуй, Турка и др. с развитой, особенно на их нижних участках, системой пойменных озер. В притоках озера, не имеющих на нижних участках пойменных водоемов, налим многочислен (Асхаев, 1944; Кожов, Мишарин, 1958; Хохлова, 1967; Сорокин, 1976; Сорокин, Сорокина, 1991; Аннотированный список..., 2004).

В Забайкалье налим обитает в глубоких (10 м и более) озерах и достаточно крупных и глубоких реках, предпочитая участки с летними температурами воды не выше 10–12 °С (Карасев, 1987). Встречается налим в небольшом числе в Баунтовских озерах (Скрябин, 1977).

В бассейнах рек Восточной Сибири налим распространен повсеместно, включая небольшие реки, незаморные озера тайги, лесотундры и тундры, южные акватории Хромской, Омудляхской и Гусиной губ. Избегает мелководных, хорошо прогреваемых водоемов. Многочислен в Вилюйском водохранилище (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Тяптиргянов, 1984; Кириллов, 1989, 2002*a*).

Налим – холодолюбивая рыба и предпочитает холодные и прозрачные водоемы с каменистым, галечно-каменистым и песчаным дном с небольшой степенью заиления. Летом при температуре воды выше 15 °С налим становится вялым и прячется в различного рода убежища (норы, ямы, под коряги, под обрывистые берега и др.). В это время он мало питается, а при температуре воды 24–27 °С может наблюдаться массовая гибель рыб (Тюльпа-

нов, 1967б; Сорокин, 1976). Например, такое явление имело место летом 1968 г. в Новосибирском водохранилище в связи с повышением в нем температуры воды до 24 °С (Соусь, 1988).

В Оби, как и в большинстве других сибирских рек, налим в посленерестовый и весенне-летний периоды значительных миграций не совершает, локализуясь во время наибольшего прогрева воды на приглубых участках русла и придаточных водоемов. Осенью с понижением температуры воды до 12–8 °С (в Средней Оби это конец августа – начало сентября) налим выходит из укрытий и активно питается. В конце сентября половозрелый, а частично и неполовозрелый налим начинает продвижение к местам нереста. Протяженность нерестовых миграций сравнительно невелика и составляет 100–200 км. В первые годы после перегораживания Оби плотинами ГЭС – Новосибирской на Средней Оби и Усть-Каменогорской и Бухтармино-Зайсанской – на Иртыше, отмечались значительные скопления налима, поднимающегося на нерест в вышерасположенные по течению участки реки (Тюльпанов, 1966, 1967б).

В оз. Байкал налим в течение года совершает нагульные, нерестовые и зимовальные миграции. Летом он держится преимущественно в холодных водах озера, осенью и зимой – в притоках, в которых и питается и нерестится. Движение рыб вверх по рекам начинается при снижении в них температуры воды до 6 °С, массовый ход – при температуре, близкой к 0 °С. Также выявлено, что миграция налима происходит исключительно в ночное время. Рыбы движутся вблизи дна, придерживаясь фарватера реки или на быстром течении вблизи него. В малых реках налим поднимается на нерест на несколько километров, в более крупных – на 150–200 и даже на 400 км (в Селенге). В общей сложности миграция налима из озера к местам нереста длится с сентября по февраль. Во время нерестовой миграции байкальский налим питается. После нереста он постепенно скатывается вниз по течению, до прогревания воды нагуливается в устьевых участках рек, после чего уходит в холодные воды Байкала (Сорокин, 1976; Сорокин, Сорокина, 1991). Предположение о существовании в Байкале популяций налима, размножающегося в озере и не выходящего в притоки (Асхаев, 1944), исследованиями В. Н. Сорокина (1976) не подтвердилось.

В Якутии налим весной заходит вместе с сиговыми в лайды – широкие низменные пространства у устьев северных рек или по побережью моря в тундрах, покрытые галофитами и заливаемые морской или речной водой, где питается в течение лета молодью сиговых и чукучаном. Осенью, в период наибольшего падения уровня воды, налим последним из рыб покидает лайды и возвращается в речные воды. В течение всей зимы он перемещается по реке в поисках пищи. Сеголетки и годовики налима выходят в период половодья на мелководные, хорошо прогреваемые участки водоемов, где активно питаются, но, слабо реагируя на падение уровня воды, часто и в большом количестве остаются в обсыхаемых лужах, где и погибают (Кириллов, 1972).

Помимо туводной формы налима, не совершающего больших по протяженности миграций, в реках Сибири выделяют популяции полупроходного налима (Пирожников, 1949; Петкевич, Никонов, 1969), нагуливающегося в устьях рек и солоноватых водах, а для размножения поднимающегося в верховья рек, иногда на расстояние в несколько сот километров. Так, из Обской губы налим поднимается на нерест в верховья рек Щучья, Сосьва, Войкар, Сыня, Северная Сосьва, где и остается на зимовку. Обычно подъем налима в нерестовые реки начинается после 15–20 сентября, когда в них уже зашла для размножения большая часть полупроходных сиговых рыб. Налим поднимается медленно, приостанавливаясь на участках концентрации ерша и окуня, служащих в это время его основной пищей. Нерестилищ сиговых он достигает в ноябре. Обратный подъем налима начинается весной, незадолго перед вскрытием реки и во время ледохода (Петкевич, Никонов, 1969). Другая часть налима поднимается осенью из Обской губы на нерест в верховья Оби и Иртыша, в основном ночами, подолгу задерживаясь на тех или иных участках для нагула (Тюльпанов, 1966). До зарегулирования этих рек плотинами ГЭС нерестилища налима располагались на нижних участках Бии, Катуня, Чарыша, Ануя и в верховьях Иртыша. В настоящее время налим размножается в Оби на участке от плотины Новосибирской ГЭС до устья р. Парабель, в Иртыше – в районе Тобольска. Существенное влияние на характер миграций налима в Оби оказывают ежегодные зимние заморы (Гундризер, 1963; Тюльпанов, 1967б; Петкевич, Никонов, 1969).

Из Енисейского залива мигрирующий налим в середине июня (еще подо льдом) заходит в реки левобережной дельты (Яра, Танама, Пелядка), где активно нагуливается в пойменной системе. С середины июля, по мере спада уровня воды и ее прогрева, налим возвращается в холодные воды залива, и лишь небольшая часть его расходится по наиболее глубоким участкам рек. В начале августа, с понижением в притоках температуры воды до 12 °С и ниже, налим вновь заходит в них, на этот раз вслед за идущей на нерест ряпушкой. В этих же реках налим и нерестится. Аналогичные миграции совершает налим из Среднего Енисея в р. Турухан (Волгин, 1958; Головкин, 1973а, б).

Возраст и рост. В бассейне Оби и Енисея налим живет до 25 лет, в оз. Таймыр – до 30 и достигает 100–110 см длины и 9 кг массы, в Байкале – до 14 лет (Михин, 1955; Волгин, 1958; Тюльпанов, 1966, 1967б; Сорокин, 1976).

В Оби налим в 12+ имеет 88 см длины и 6–7 кг массы (Тюльпанов, 1966). Хорошо растет налим в южной части Обской губы, где он к пяти годам вырастает до 40–45 см длины (Богданов, Богданова и др., 2000). В р. Юрибей, впадающей в Гыданский залив, была поймана самка налима в 23+, длиной 130 см и массой 18,3 кг (Вышегородцев, 1972). В Енисее в 24+ налим достигает 112 см длины и 11 кг массы (Волгин, 1958; Подлесный, 1958; Андриенко, Богданов и др., 1999), в оз. Таймыр в 17+ – 73 см и 3 кг, в 24+ – 98 см и 7,6 кг (Романов, Тюльпанов, 1985), в Хатанге в 17+ – 112 см и 5,4 кг (Лукьянчиков, 1967), в Верхней Ангаре в 13+ – 88 см и 5,9 кг (Сорокин, 1976), в Ко-

лыме в 17+ – 95 см и 5,5 кг (Новиков, 1966). В Витиме особи налима длиной 68 см имели массу 2 200 г (Калашников, 1978). В пределах Якутии наиболее интенсивно налим растет в Вилюе. В Лене встречаются особи этой рыбы длиной до метра и массой 10–12 кг (Кириллов, 2002а). Размеры налима из ряда водоемов Сибири приведены в табл. 26.

Таблица 26

Длина и масса тела налима из водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет								
	1+	3+	5+	7+	9+	10+	12+	13+	14+
Оз. Телецкое	–	31 240	36 284	44 628	48 628	51 824	–	78 3 500	–
Верхняя Обь	16 41	31 296	44 714	56 1 500	71 2 800	–	–	–	–
Средняя Обь	–	31 250	46 710	54 1 225	60 2 025	76 3 100	–	–	–
Нижняя Обь	16 36	31 252	43 657	55 1 500	69 3 000	72 3 900	84 5 700	86 5 900	–
Дельта Оби	–	– 590	– 1 200	– 2 600	–	–	–	–	–
Обская губа	–	– 342	– 1 100	– 2 200	–	–	–	–	–
Енисей	–	28 120	41 700	60 1 340	75 2 200	82 3 300	96 4 500	96 4 400	94 5 500
Турухан	–	– 293	– 763	– 1 400	– 2 800	– 3 400	– 4 400	– 4 700	– 6 000
Танама	–	–	43 794	57 1 383	68 2 412	70 2 600	–	–	–
Хатангская губа	–	–	36 650	56 1 200	74 2 400	81 3 600	92 4 100	96 4 300	104 4 800
Притоки Байкала	22 80	38 480	49 980	60 1 860	69 2 740	68 2 570	76 3 930	88 5 850	–
Баунтовские озера	–	27 190	40 570	48 754	56 1 718	60 1 650	63 2 010	67 2 438	–
Витим	–	27 100	41 428	49 643	55 1 078	62 1 415	66 2 000	–	–
Лена	10 50	35 252	58 1 400	–	–	–	–	–	–
Вилюй	–	–	41 4 80	52 960	64 1 795	66 1 940	72 2 578	75 2 800	82 3 600
Колыма	–	35 244	–	–	63 1 595	66 1 666	75 2 028	76 2 150	81 2 550

Примечание. Таблица составлена по данным М. А. Тюльпанова, 1967б (оз. Телецкое, Верхняя, Средняя, Нижняя Обь), А. Н. Петкевича с соавт., 1969 (дельта Оби, Об-

ская губа), А. В. Подлесного, 1958 (Енисей), В. И. Головки, 1973б (Турухан), П. А. Попова, 1978а (Танама), Ф. В. Лукьянчикова, 1967 (Хатангская губа), В. Н. Сорокина, 1976 (притоки Байкала), А. Г. Скрябина, 1977 (Баунтовские озера), Ю. Е. Калашникова, 1978 (Витим), А. Ф. Кириллова, 2002а (Лена), Ф. Н. Кириллова, 1972 (Виллой), А. С. Новикова, 1966 (Колыма). Длина тела – *ae*, налима из Оби, Лены и Виллоя – *ad*.

Молодь налима сравнительно хорошо растет не только в период открытой воды, но и в период ледового режима водоемов. В Оби в конце июля сеголетки налима имеют в среднем 4,3 см длины и 0,8 г массы, а молодь (1+) в мае следующего года – в среднем 16 см длины и 41 г массы (Тюльпанов, 1966). В Байкале в течение пяти первых месяцев жизни (с начала весны до конца осени) прирост длины и массы молоди налима составляет около половины за первый год. В Селенге к августу сеголетки вырастают до 7 см длины и 4,4 г массы, к январю – в среднем до 21 см длины и 71 г массы (Сорокин, 1976).

Весьма неравномерен темп роста в течение года и в разные годы жизни и взрослого налима. В условиях Оби налим растет в длину наиболее быстро на первом и втором годах жизни – по 11–12 см в год. Резкое замедление линейного роста происходит на третьем-четвертом годах, в возрасте массового полового созревания рыб. С 5- до 10-летнего возраста годовые приросты длины близки и составляют 5–9 см. Темп весового роста обского налима до 5 лет уступает линейному, а с 6-го года жизни превосходит его. Годовой прирост массы тела в течение двух первых лет жизни рыб составляет 35–106 г, в период с 6 до 12 лет – 300–980 г. В последние годы жизни налима темп линейного и весового роста снижается (Тюльпанов, 1966).

Подобное соотношение скорости линейного и весового роста наблюдается и у байкальского налима. Так, у налима из Селенги до 3+ темп годового прироста длины составляет 9–27 %, массы – 0,7–3,9 %, у рыб старше 3+ – длины 5–10 %, массы – 9,0–19,6 % (Сорокин, 1976).

Размножение. В Оби налим половозрелым становится частично в 2+, в массе – в 3+–5+; самки созревают на год-два позже самцов. В низовьях Оби самцы налима вливаются в репродуктивную часть стада при достижении 30–33 см длины и 330–350 г массы, самки – 38–40 см и 450–500 г (Тюльпанов, 1967б; Петкевич, Никонов, 1969). В Обской губе массовое созревание самцов происходит в 3+–4+, самок – 4+–5+ (Богданов, Богданова и др., 2000).

В верховьях Енисея налим созревает в 3+ при массе 500 г, в материковых олиготрофных озерах в бассейне Турухана – в 4+–5+, в Турухане и в низовьях Енисея – в 5+–6+, в дельтовых притоках Енисея и в Хатанге – в 6+–7+. В оз. Таймыр около 10 % стада налима созревает в 7+, 25 % – в 11+, 35 % – в 12+ при длине 55–58 см и массе 1 200–1 500 г (Волгин, 1958; Лукьянчиков, 1967; Головки, 1973б; Попов, 1978а; Романов, Тюльпанов, 1985; Андриенко, Богданов и др., 1999).

В Байкале налим разных стад становится половозрелым в разном возрасте, а именно: заходящий на нерест в Селенгу – в 2+–3+; в Кичеру – в 4+–5+; в Верхнюю Ангару – в 6+; отдельные самцы способны размножаться уже на втором году жизни при длине 21 см (Сорокин, 1976; Сорокин, Сорокина, 1991). В реках Восточной Сибири налим начинает участвовать в размножении частично в 6+, в основной массе – в 7+ при достижении 50–54 см длины и 500–600 г массы (Кириллов, 1972). В Вилюйском водохранилище налим созревает раньше – в 3+–4+ (Кириллов, 1989).

У обского налима при понижении температуры воды осенью (в конце августа – в Нижней и в сентябре – в Средней Оби) до 12–8 °С начинается ускоренное созревание половых продуктов. К концу декабря основная часть самцов готова к нересту; у самок это состояние наступает на 15–30 суток позже. Общая продолжительность преднерестового созревания гонад у самцов обского налима длится 3,5–4, у самок – 4–5 месяцев (Тюльпанов, 1966).

У половозрелых особей налима из оз. Байкал летом гонады (яичники и семенники) находятся во II стадии зрелости, в начале сентября коэффициент половой зрелости составляет у самок 2,9, у самцов – 6,1 % массы тела. Максимальных размеров семенники достигают в ноябре (в это время их вес составляет в среднем 13,6 % массы тела), яичники – в начале января (при весе в среднем 19,2 % массы тела). После нереста вес гонад резко падает и составляет у самок в VI стадии зрелости в январе в среднем 2,2 %, у самцов – 2,0 %. В целом, преднерестовое развитие гонад у самцов налима длится в условиях озера около 3, у самок – около 5 месяцев (Сорокин, 1976).

Сходный в общих чертах с обским и енисейским характер созревания гонад в течение года отмечен и для налима и из рек Восточной Сибири (Тюльпанов, 1967б; Кириллов, 1962, 1972).

Массовый нерест налима в большинстве водоемов Сибири происходит в январе, но в целом для региона период размножения этой рыбы растянут с конца ноября до середины марта (Дрягин, 1948, 1949; Волгин, 1958; Тюльпанов, 1966; Кириллов, 1972; Сорокин, 1976; Гундризер, Йоганзен и др., 1981; Усынин, 1981; Карасев, 1987; Попов, Визер и др., 2000; Кириллов, 2002а).

На юге Западной Сибири нерест налима начинается обычно в середине или в конце декабря, в среднем течении Оби и в Иртыше – в середине января, в низовьях Оби (включая южную часть Обской губы) – только в начале февраля (Тюльпанов, 1966, 1967б). В олиготрофных озерах Тувы налим нерестится в конце февраля – начале марта, в водоемах бассейна Верхнего Енисея – с середины декабря, в среднем и нижнем течении Енисея – на одну–две недели позже (Вышегородцев, 2000), в притоках оз. Таймыр – в январе–марте (Романов, Тюльпанов, 1985), в бассейне Хатанги – в январе – начале февраля (Лукуянчиков, 1967). В притоках Байкала первые отнерестившиеся самки на-

лима вылавливаются 4–12 января, массовый нерест происходит в конце второй декады января, заканчивается период размножения в середине февраля – начале марта (Сорокин, Сорокина, 1991).

В Якутии начало нереста у налима совпадает с образованием на реках ледового покрова (Кириллов, 1972). В Вилуйском водохранилище процесс размножения этой рыбы длится с середины февраля до середины марта, в Колыме – в декабре – январе (Новиков, 1966; Кириллов, 1989).

Для размножения налим выбирает участки рек или озер с каменистыми, галечными и песчаными грунтами с прозрачной водой, часто в местах выхода подземных ключей или впадения в основное русло реки ручьев. Нерест протекает на глубине до 2 м при температуре воды около 0 °С и концентрации в ней кислорода не менее 6–9 мг / л. Сразу же после нереста производители скатываются с нерестилищ вниз по течению, на чем и основан промысел отнерестившегося налима ставными орудиями лова (Тюльпанов, 1966, 1967б; Петкевич, Никонов, 1969; Кириллов, Кириллов и др., 1979; Кириллов, 1989).

Важно отметить, что и в Байкале и в других водоемах Сибири, по крайней мере во многих из них, одна и та же особь половозрелого налима нерестится не каждый год (Тюльпанов, 1967б; Сорокин, 1976). Косвенно об этом свидетельствует, например, такой факт: из 510 особей налима, пришедших на нерест в 1970 г. в р. Кичера и помеченных здесь, в нерестовый период 1971 г. ни одна особь не отловлена. Коэффициент половой зрелости у особей налима, пропускающих в данном году нерест, близок к таковому неполовозрелых особей и не превышает в течение всего года 0,2–0,8 %. Возможно, что в водоемах с особенно неблагоприятными условиями жизни налим после очередного нереста отдыхает не один, а большее число лет (Сорокин, 1976).

Налим обладает наибольшей плодовитостью среди всех видов рыб Сибири. В Оби рыбы массой 250 г выметывают в среднем 88 тыс. икринок, массой 1 800–2 500 г – 1,3 млн икринок. У особи в 8+ длиной 80 см и массой 5 800 г в яичнике массой 609 г оказалось 4 млн икринок, у самки в 10+, 83 см и 6 700 г в яичнике массой 740 г – 5,5 млн икринок (Тюльпанов, 1966). В реках Гыданского п-ова плодовитость налима меньше, чем в Оби, и составляет 200–515 тыс. икринок (Попов, 1978а). Плодовитость енисейского налима колеблется в пределах 100 тыс. – 3 млн икринок (Вышегородцев, 2000), в Турухане – 194–533 тыс. (Головко, 1973а, б), в оз. Мундуйское (низовья р. Курейка) – 88–465 тыс., в Байкале – 50 тыс. – 2,3 млн (Сорокин, 1976), в Вилное – 102 тыс. – 1,2 млн икринок (Кириллов, 1962). У налима из водоемов Якутии плодовитость рыб длиной около 100 см составила 3,2 млн, длиной 112 см – 4,3 млн. икринок (Кириллов, 1955). В Вилуйском водохранилище налим в 4+ выметывает в среднем 138, в 6+ – 210, в 8+ – 617, в 9+ – 777 тыс. икринок (Кириллов, 1989).

Как и у большинства рыб Сибири (и рыб в целом), абсолютная и относительная (в расчете на единицу массы тела) плодовитость налима возрастает по мере увеличения возраста и размеров, прежде всего массы тела самок. Это выявлено по отношению к налиму из Оби (Тюльпанов, 1966) и других рек Сибири. Так, у налима из р. Кичера коэффициент корреляции показателей плодовитости (число икринок в яичнике) с длиной тела самок равнялся 0,75, с массой тела – 0,77, с возрастом – 0,52 (Сорокин, 1976).

Диаметр икринок налима – 0,75–0,92 мм в ястыке и 1,05–1,30 мм – в воде после вымета. По данным В. Н. Сорокина (1976), в благоприятных условиях плотность залегания икры на местах нереста налима может достигать нескольких сот тысяч икринок на квадратный метр. Долгое время было не ясным – развивается икра в толще воды или на субстрате. Наблюдения, проведенные рядом авторов (Мельянцев, 1946; Сергеев, 1959; Володин, 1960а, б, 1967; Володин, Иванова, 1968; Петкевич, Никонов, 1969; Сорокин, 1976; Сорокин, Сорокина, 1991), однозначно свидетельствуют о том, что икра налима не клейкая, развивается на субстрате на участках водоема с небольшим течением, нередко покрывается легким налетом ила, который смывается с икринок слабым движением воды. В противном случае, та или иная часть икринок гибнет в результате дефицита кислорода. Поскольку в икре налима содержится большая жировая капля и плавучесть икринок близка к нейтральной (+ 0,12), даже сравнительно небольшое течение воды (около 4 см / с) способствует подъему икры в толщу воды и смыву с нее налета ила. Поток скоростью 8 см / с сносит икру вниз по течению, резко увеличивая вероятность ее гибели в новых, далеко не всегда благоприятных условиях (Володин, 1960а, б). Но даже при благоприятных условиях инкубации коэффициент выживаемости икры налима до стадии выклева личинок составляет (в условиях притоков Байкала) лишь 0,15–0,20 % (Сорокин, 1966; Сорокин, Сорокина, 1991). Большое количество икры налима гибнет в результате ее поедания мирными и хищными (включая налима) рыбами, некоторыми водными беспозвоночными.

Развитие оплодотворенных икринок налима происходит при температуре воды около 0 °С и длится в зависимости от условий инкубации 2–3 месяца. Выклев личинок наблюдается при температуре воды 0,5–4 °С, перед началом и в процессе распаления льда на озерах или ледохода на реках (Тюльпанов, 1967б; Сорокин, 1976). В момент выклева длина личинок равняется 3–5 мм, масса – менее миллиграмма. Сразу после выклева личинки подвижны, держатся вертикально, совершая постоянные движения вверх и вниз в толще воды в процессе ската по течению. Через 3–4 дня личинки начинают активно плавать в горизонтальной плоскости у поверхности воды, опускаясь на дно при опасности. По наблюдениям В. Н. Сорокина (1966), в р. Селенга личинки налима после рассасывания у них желточного мешка собираются стайками и держатся на прогретых участках мелководий среди растительно-

сти. Достигнув длины 6,5–8,5 мм, личинки начинают держаться разрозненно, при опасности убегают в глубь воды, при достижении 1,5–2,0 см молодь уходит в затененные места. Спустя 12–15 дней после выклева (при длине 8–9 мм, а в некоторых случаях и при 6 мм) молодь налима заходит в мелководные прибрежные участки водоема и начинает активно питаться. В случае раннего выклева из икринок скат личинок с нерестилищ происходит подо льдом и во время ледохода. При спаде паводковых вод много мальков налима остается в отшнуровавшихся от реки пойменных водоемах, где впоследствии они погибают или поедается птицами. Важен выявленный В. Н. Сорокиным (1967, 1976) факт того, что молодь налима в период первой в своей жизни зимовки обладает высокой устойчивостью к дефициту кислорода. По наблюдениям этого автора, зимой 1969–1970 гг. молодь налима в одной из проток Селенги оставалась живой при снижении в воде концентрации кислорода до весьма критической для большинства сибирских рыб отметки – 0,72 мг O₂ / л. Спасительным оказалось то, что молодь налима сосредоточилась непосредственно под нижней кромкой льда, где кислорода было больше, чем в толще воды. Но, по всей видимости, данный случай является лишь исключением – в большинстве подобных ситуаций, в том числе по наблюдениям самого В. Н. Сорокина (1976), молодь налима в массе гибнет, чему способствует не только низкое содержание в воде кислорода, но и нередко отравляющее действие повышенной концентрации сероводорода в результате разложения органических веществ в анаэробных условиях.

Питание. Личинки налима начинают поедать мелкие организмы зоопланктона и водоросли перифитона незадолго до окончания питательных веществ желточного мешка. Пищевой спектр сеголетков налима довольно широк и складывается не только из водорослей и зоопланктона, но и организмов зообентоса, прежде всего личинок насекомых (хируномид, веснянок, поденок и др.) и детрита. В пище сеголетков налима из оз. Байкал обнаружен рачок *Epishura baicalensis*, а у мальков, отловленных зимой в Селенге, – икра омуля. Уже в конце первого года жизни налимом питается, наряду с беспозвоночными, молодь рыб, в том числе своего вида (Сорокин, 1966; Сорокин, 1976; Сорокин, Сорокина, 1988).

В оз. Телецкое налим в 1+ при длине 12–15 см питается зообентосом и рыбой, взрослые особи – рыбами, беспозвоночными, попавшими в воду дождевыми червями и даже ящерицами. Состав пищи налима в озере меняется в течение года. В мае в рационе преобладают рыбы, личинки хируномид и поденок, в июне – рыбы, чаще всего телецкий сиг, подкаменщик и молодь щуки (Гундризер, Иоганзен и др., 1981).

В Оби налим с 8–9-летнего возраста беспозвоночными почти не питается. В водоемах верхнего и среднего течения реки в желудках половозрелого налима встречается елец (до 46 % по частоте встречаемости и до 44 % по весу

пищевого комка), плотва (9 и 7 % соответственно), окунь (27 и 10 % соответственно), ерш (21 и 5 % соответственно). В содержимом желудков двухлетних налимов из Нижней Оби присутствовали только организмы зообентоса и молодь рыб, на третьем году жизни рыба составляла по весу более половины пищевого комка. Пища взрослого налима в низовьях Оби и южной части Обской губы более чем на 80 % состоит из наиболее многочисленных здесь сиговых рыб – ряпушки, пеляди, сига, чира, а также корюшки. В средней части Обской губы доля сиговых в пищевом рационе налима снижается, а доля ерша и корюшки – увеличивается (Тюльпанов, 1967б).

В водоемах Ямала основная пища налима – сиг-пыжьян, ряпушка, режешука и альпийский голец (Богданов, Богданова и др., 2000). Повсеместно в бассейне Оби налим поедает икру весенне- и зимненерестящихся рыб и их молодь – в некоторых желудках налима обнаружено до 80–120 сеголетков и годовиков карповых, окуневых и сиговых рыб). У крупных особей налима в желудке встречаются лягушки (Световидов, 1948; Сальдау, 1949; Тюльпанов, 1967б; Сорокин, 1976).

В реках Гыданской тундры в летний период в желудках налима по частоте встречаемости преобладает девятииглая колюшка, в целом же его пищевой спектр в это время года здесь довольно широк и включает, по нашим наблюдениям в р. Танама (Попов, 1978а), не только колюшку, но и других рыб – сига, чира, ряпушку, ельца, шуку, ерша, налима, а также мышевидных и беспозвоночных (олигохет, амфипод, мизид). В период осеннего подъема в Танаму налим активно питается ряпушкой, в период нереста в реке сиговых – их икрой. В оз. Таймыр в период открытой воды пищевой рацион налима состоит преимущественно из рыб (альпийский голец, сиг, муксун, чир, хариус, налим) и их икры, в зимний период – также и из организмов зообентоса и нектобентоса (Михин, 1955). В целом, характер питания налима в водоемах бассейна Енисея схож с таковым этого вида рыб в обском бассейне.

Разнообразен набор кормовых объектов взрослого налима в бассейне оз. Байкал. Так, в Селенге в зимний период пища налима состоит из 25–30 компонентов, при доминировании по частоте встречаемости (62–75 %) и массе в пищевом комке (до 28 %) рыб, главным образом песчаной широколобки, а также сига, шуки, ельца, окуня, плотвы, язя, щиповки и молоди собственного вида. Беспозвоночные играют в питании налима в этой реке в это время года второстепенную роль. В реках Кичера и Верхняя Ангара налим в течение всего года поедает в основном окуня и плотву (4–33 и 15–35 % по частоте встречаемости соответственно). Здесь же отмечены случаи активного потребления налимом в пищу омуля всех возрастов и его икры (Сорокин, 1976).

В Иркутском водохранилище в питании налима важную роль играют желтокрылка и песчаная широколобка, а также амфиподы, разнообразие которых в пище налима возрастает летом. В рационе налима из Братского водохрани-

лица отмечены окунь, личинки хирономид, остатки мшанки *Cristatella mucedo* со статобластами (Тугарина, Купчинская, 1977).

В прибрежной зоне Байкала основу питания налима составляют также рыбы, но нередко в пище этого хищника здесь преобладают бентосные беспозвоночные, особенно амфиподы (до 67 % массы пищевого комка). Изредка встречаются в желудках налима кладки ресничных червей планарий, растительные и древесные остатки, колониальная водоросль носток. Размеры поедаемых налимом в оз. Байкал рыб колеблются, по наблюдениям В. Н. Сорокина (1976), в следующих пределах: гольян – 3–5,5 см, плотва – 3–16 см, бычки – 2–11, окунь – 3,5–7,0, щука – 13–16, омуль – до 55 см. Как и в других водоемах Сибири, максимальные размеры жертв налима составляют около половины длины его тела. Канныализм у байкальского налима проявляется слабо, что, видимо, связано с раздельным обитанием в озере молоди и взрослых рыб этого вида (Сорокин, 1976; Тугарина, Купчинская, 1977).

В озерно-речной системе Ципо-Ципиканских и Баунтовских озер налим питается рыбой, в том числе сигами, а также зообентосом, амфиподами, икрой рыб и гидробионтами. Зимой в пищевом рационе преобладают рыбы, в период открытой воды увеличивается частота встречаемости беспозвоночных. Нередко весной (март–апрель) рыбы и икра сиговых составляют почти 100 % пищи налима (Скрябин, 1977). В оз. Орон (среднее течение Витима) налим собирается на участках нереста мелкой формы сига и активно пожирает как икру, так и производителей этой рыбы (Калашников, 1978).

В р. Оленек пища налима почти на 75 % состоит из мизид и морских тараканов. В Лене налим питается в основном рыбой. В верховьях реки это тугун, сиг, окунь, пестроногий подкаменщик, в среднем течении – тугун, елец, ерш, гольян, пестроногий подкаменщик, в низовьях – ряпушка, молодь муксуна и омуля, в дельте – молодь сиговых и тресковых (в том числе налима). В Виллюйском водохранилище в первые годы его существования взрослый налим питался исключительно рыбой, в последующем в его пищевом рационе стали встречаться и беспозвоночные, изредка – мышевидные. Зимой основным кормом налима в этом водоеме является молодь окуня. Повсеместно в реках Восточной Сибири налим поедает икру рыб, в том числе своего вида. Отмечены случаи, когда взрослый налим какое-то время питался только беспозвоночными, преимущественно бокоплавами (Кириллов, 1972; Вознюк, 1974; Кириллов, Кириллов и др., 1979; Кириллов, 1989; Венглинский, 1998б).

Интенсивность питания налима зависит как от абиотических, так и биотических составляющих конкретных условий обитания этой рыбы. В водоемах бассейна Оби налим питается наиболее активно в осенне-зимний и весенний периоды, и менее активно – в летние месяцы – при прогреве воды до 14 °С и выше (Тюльпанов, 1967б). В Селенге в августе и зимой 1968 г. частота встречаемости особей налима с пустыми желудками была высокой (55 и 35–58 %

соответственно) (Сорокин, 1976), что свидетельствует о важной роли в характере питания налима не только температурного фактора, но и других, например, численности жертв, условий охоты на них и др. Сравнительно активно питается налим во время нерестовой миграции и во время самого нереста (Волгин, 1958; Тюльпанов, 1967б; Петкевич, Никонов, 1969).

Вылов. На всей территории Сибири налим является одним из основных промысловых видов рыб, особенно в зимний период года. В верховьях Оби в пределах Алтайского края ежегодный промысловый вылов налима в 1950–1954 гг. составил в среднем 52 ц, в 1980–1984 гг. – 4 ц (Веснина, Журавлев и др., 1999). В пределах Томской и Тюменской областей с 1958 по 1966 г. в Оби и ее притоках ежегодно вылавливалось от 17,2 до 30,8 тыс. ц налима. Запрещение в 1968 г. использования речных тралов в низовьях Оби и духовых неводов в Ханты-Мансийском округе привело к сокращению уловов налима – в 1968 г. его было добыто в два раза меньше, чем в 1967 г. (Петкевич, Никонов, 1969). В 2002 г. в Оби было выловлено 12,5 тыс. ц налима (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003). В Новосибирском водохранилище в 1992 г. годовой улов налима составил 122 ц, с 1993 по 1998 г. – в среднем 38,5 ц в год (Ростовцев, Трифонова, 1999). В целом по обскому бассейну промысловые запасы этой рыбы находятся в удовлетворительном состоянии (Крохалевский, 2001).

В бассейне Енисея с 1958 по 1966 г. ежегодная добыча налима составила 1,5–4,9, в среднем – 2,9, в 1967–1998 гг. – 1,7–7,8, в среднем – 4,7 тыс. ц. При этом в силу организационных причин заметное снижение уловов налима началось в 1992 г. (было поймано 4,0 тыс. ц) и продолжалось до конца столетия (1,7 тыс. ц в 1998 г.) (Михалев, Андриенко и др., 1999). В настоящее время промысловые запасы налима в Енисее, так же как и в Оби, находятся в удовлетворительном состоянии (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В Байкале с 1938 по 1955 г. ежегодно вылавливалось от 486 до 1 314, в среднем – 858 (Кожов, Спелит, 1958), в 1958–1966 гг. – 190–1 538, в среднем – 902, в 1981–1988 гг. – 380–657, в среднем – 483 ц налима (Шимановская, Танасийчук, 1989). Согласно данным статистики, максимальный ежегодный вылов налима в озере не превышал 2 тыс. ц, фактически же он составляет не менее 3 тыс. ц (Калашников, 2004).

В главных реках Якутии с 1940 по 2000 г. добывалось от 521 (1999 г.) до 4 728 (1964 г), в среднем – 2 042 ц налима в год (Кириллов, 1972). В конце столетия промысел этого вида в водоемах республики снизился, но не в связи с уменьшением численности рыбы, а по причинам организационного характера (Кириллов, 2002а). В 2001–2005 г., по данным Якутрыбвода, вылавливалось 976–2 208, в среднем – 1 402 ц налима в год.

ГЛАВА 14

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА GASTEROSTEIDAE – КОЛЮШКОВЫЕ

14.1. Общая характеристика семейства

В семействе колюшковых пять родов, из которых представители родов *Apeltes* и *Spinachia* – морские прибрежные рыбы, населяющие воды Атлантики. Представители родов *Gasterosteus*, *Pungitius* и *Eucalia* в той или иной степени связаны с пресной водой, но представители *Gasterosteus* и *Pungitius* живут также и в морской воде, часто при очень высокой солености. На территории Сибири обитает два вида колюшковых – малая южная колюшка и девятиглая колюшка (Берг, 1949б; Никольский, 1971; Зюганов, 1991). А. Ю. Филатов (1997) указывает на факт обитания в водоемах бассейна Средней Оби трехглай колюшки (*Gasterosteus aculeatus*), что требует проверки.

14.2. Малая южная колюшка – *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859)

Характерные признаки. D VIII–XI – (6) 7–10, P – 10–11, V I – 0–1, A I – (6) 7–9. Жаберных тычинок – 10–13. Позвонков – 30–31. Кариотип: $2n = 42$, NF = 54 (70). Тело веретенообразное, покрыто не чешуей, а малозаметными костными пластинками (часто только передняя часть тела). Перед спинным плавником – 8–11 отдельно сидящих колючек, наклоненных попеременно в разные стороны (рис. 53). В брюшном и анальном плавниках имеется по одной колючке. Хвостовой плавник округлой формы. Плавательный пузырь замкнут. Спинка темно-зеленая или оливково-зеленая, бока светло-зеленые. В период нереста самцы чернеют. От девятиглай колюшки малая южная

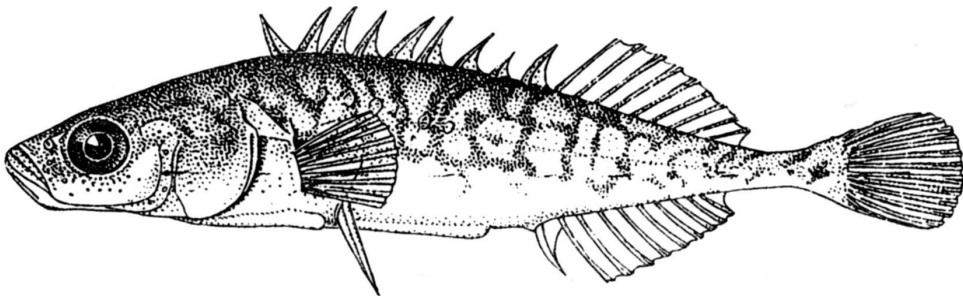


Рис. 53. Малая южная колюшка

колюшка отличается присутствием на теле ряда костных пластин, отсутствием кия на хвостовом стебле, меньшим числом позвонков и лучей в D и A, более высоким и коротким телом и окраской. Выделены 2 подвида: *P. platygaster platygaster* (Kessler, 1859) – малая южная колюшка (бассейны Черного, Азовского и Каспийского морей) и *P. platygaster aralensis* (Kessler, 1877) – аральская колюшка (Берг, 1949б; Казначеев, 1981; Васильев, 1985; Зюганов, 1991; Атлас пресноводных..., 2003).

Распространение. Номинативный подвид населяет солоноватые участки южных морей России и впадающих в них рек (Берг, 1949б; Казначеев, 1981). Аральская колюшка встречается в бассейне Аральского моря, в том числе в водоемах, ныне не связанных с этим морем. В 1980-е гг. аральская колюшка проникла в р. Ишим – левый приток Иртыша, и с этого времени активно расселяется в пределах южной части Обь-Иртышского бассейна, в том числе в верховьях Оби (Зюганов, 1984; Мухачев, 2002; Терентьева, Мухачев, 2006).

Экология. Живет до 3 лет и достигает 7 см длины и около грамма массы. Населяет заросшие гидрофитами участки водоемов с разной степенью солености. В отличие от девятииглой колюшки, держится не стаями, а разрозненно, предпочитая неглубокие стоячие или полупроточные водоемы. Питается зоопланктоном, бентосом и нектобентосом (амфиподы), икрой рыб (в том числе собственной) и растительностью. Половозрелой становится на втором году жизни. Нерестится в условиях низовий Волги с апреля по июнь. Икру откладывает порциями – до 5–6 раз за сезон. За один раз самка выметывает 60–90 икринок. Самец строит гнездо из обрывков растений и привлекает самку брачным танцем. После нереста охраняет потомство. В отличие от *Pungitius pungitius*, теплолюбива. Икра малой южной колюшки способна развиваться при температуре до 28 °С, в то время как икра девятииглой колюшки при этой температуре гибнет (Зюганов, 1991). Экология малой южной колюшки в водоемах юга Западной Сибири не изучена.

14.3. Девятииглая колюшка – *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758)

Характерные признаки. D (VI) VII–XII – 8–12, P – (9) 10, V I – , A I – 7–11. Жаберных тычинок – 12–13. Позвонков – 30–35. Кариотип: 2n = 42, NF = 70. Тело торпедовидное (рис. 54). Его передняя часть голая или покрыта мелкими пластинками над грудными плавниками. На тонком хвостовом стебле хорошо выражен киль, покрытый костными пластинками. Спинных колючек – 8–10. Брюшные колючки не зазубрены. Боковой тазовый отросток хорошо развит и достигает основания грудного плавника. Окраска в течение года меняется: зимой спина и голова темно-голубые, бока серебристо-белые с мелкими темными пятнышками; летом нижняя часть головы имеет красный оттенок, брюхо светло-зеленое, с золотистым отливом. В период нереста бока и

брюхо самцов становятся черными, брюшные колючки – белыми, у самок появляется «зеркальце» – блестящее пятно на боку тела, не покрытое пигментом (Зюганов, 1991; Атлас пресноводных..., 2003).

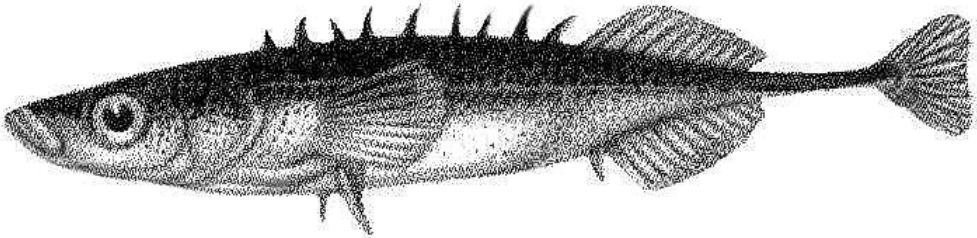


Рис. 54. Девятииглая колюшка

Распространение. Девятииглая колюшка обитает по всему побережью Ледовитого океана. В бассейне Тихого океана известна от Чукотки до Японии по западному побережью и от Берингового пролива до о-ва Кадьяк – по восточному. Многочисленна в водоемах Сахалина, на о-вах Хоккайдо и Хонсю, на Курилах (Черешнев, 1996б; Шедько, 2002; Сафронов, Никифоров, 2003). Девятииглая колюшка из бассейна Амура выделена в самостоятельный вид *Pungitius sinensis* (Guichenot, 1869) (Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных..., 2003).

В водоемах Сибири девятииглая колюшка представлена как жилыми, озерно-речными, так и полупроходными формами, которые нагуливаются в опресненных участках моря, а на нерест заходят в солоноватоводные лагуны, заливы, эстуарии или поднимаются в реки. Встречается в морских водах с соленостью до 32 ‰ (Зюганов, 1991).

В бассейне Оби ареал этого вида за последние 20–25 лет существенно расширился. В настоящее время девятииглая колюшка обитает не только в Нижней Оби, но и в верховьях реки: на нижних участках Бии и Катуня, в Томе (Юракова, Петлина, 2001). В Иртыше она встречается от Тобольска до устья (Гундризер, Иоганзен и др., 1984). В водоемы Алтайского края девятииглая колюшка завезена непреднамеренно вместе с сазаном из европейской части России (Журавлев, 1996, 2003; Веснина, Журавлев и др., 1999). Как абориген, девятииглая колюшка обитает в материковых проточных озерах Ямала (Венглинский, 1971; Богданов, Богданова, 2000). Не отмечена в Надыме (Коломин, 1974а).

В русле Енисея девятииглая колюшка известна от Туруханска до дельты включительно (Куклин, 1996б, 1999а; Вышегородцев, 2000), в левобережных притоках Нижнего Енисея не встречена в Турухане (Головко, 1973а, б), но достоверно обитает в Большой и Малой Хете (Головко, 1973а) и севернее (Попов, 1978а, 1986). В правобережье Нижнего Енисея девятииглая колюшка

до настоящего времени встречена только в озерах плато Путорана и в бассейнах рек Хантайка и Пясины (Ольшанская, 1965; Сиделев, 1981; Романов, 1988а; Попов, 1990а; Савваитова, Пичугин и др., 1994). В Хантайской гидросистеме она обитает в основном в небольших по площади и неглубоких озерах поймы р. Кутарамакан и в приустьевых заливах р. Гогочонда; в Малом Хантайском озере (только в глубоко врезанных мелководных заливах). В Хантайском водохранилище была многочисленна в первые годы его существования, но в настоящее время изредка вылавливается здесь только в приточной системе (Романов, 2004а). Встречается девятииглая колюшка в бассейне оз. Таймыр и р. Хатанга (Лукьянчиков, 1967; Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985).

В бассейне оз. Байкал девятииглая колюшка отсутствует (Мишарин, 1950; Кожов, Мишарин, 1958; Кожов, 1962; Биоразнообразии байкальской..., 1999; Аннотированный список..., 2004). В Восточной Сибири она известна в дельте Лены, в Яне, Хроме, в низовьях Индигирки и Колымы (от устья до Верхнеколымска), многочисленна в озерах бассейнов Индигирки и Колымы (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Тяптиргянов, 1980; Кириллов, 2000).

Возраст и рост. Продолжительность жизни девятииглой колюшки – 5 лет, но чаще она живет лишь 2–3 года, вырастая до 9–10 см (Зюганов, 1991). В р. Танама (Гыданский п-ов) длина взрослых особей колюшки составляет от 3 до 5 см, масса – от 450 до 750 мг (Попов, 1978а). В озерах дельты Лены колюшка в 0+ имеет 2,3 мм длины (*ad*) и 162 мг массы, в 3+ – 30 мм и 324 мг, в 5+ – 44 мм и 983 мг (Кириллов, 2000). В Колыме колюшка достигает 7 см длины и 2,7 г массы (Новиков, 1966).

Размножение. Половозрелой девятииглая колюшка становится в 1+–2+. Нерестится в европейской части ареала в зависимости от географической широты в апреле – июле. Нерест порционный и повторяется 6–8 раз за сезон. Общая плодовитость – 350–950 икринок. Икра откладывается по 60–160 икринок в гнездо, которое сооружает самец над грунтом в зарослях водных растений. Диаметр выметанных икринок – 1,2–1,5 мм. Самец охраняет икру и личинок в течение 5–6 дней, причем для личинок он строит специальное гнездо («колыбельку»), прикрепляя его выше первого, в которое самка откладывает икринки (Зюганов, 1991). Колюшка, живущая в эстуариях рек, после размножения и нагула уходит зимовать в морские воды. В Колыме девятииглая колюшка становится половозрелой в 1+, нерестится в конце мая на мелководных участках водоемов при температуре воды 12–15 °С (Новиков, 1966).

Питание. Спектр питания девятииглой колюшки довольно широк и состоит из беспозвоночных планктона, бентоса, икры и молоди рыб (в том числе своего вида) (Пинский, 1967; Зюганов, 1991). В Колыме колюшка – бентофаг (Новиков, 1966). Сама девятииглая колюшка – объект питания многих ценных в промысловом отношении видов рыб Сибири. В тундровых водо-

376 Глава 14. РЫБЫ СЕМЕЙСТВА GASTEROSTEIDAE – КОЛЮШКОВЫЕ
емах Якутии, где колюшка весьма многочисленна, она вылавливается на
корм ездовым собакам и для приманки пушных зверей (Кириллов, 1972).

ГЛАВА 15

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА PERCIDAЕ – ОКУНЕВЫЕ

15.1. Общая характеристика семейства

В пресных водах России обитает 6 видов рыб из этого семейства, входящего в состав отряда окунеобразные (Perciformes) – одного из наиболее многочисленных по числу ныне живущих в морях и континентальных водоемах видов рыб. У окунеобразных плавательный пузырь с кишечником не соединяется, брюшные плавники расположены под грудными или впереди грудных. Обычно два спинных плавника, в первом из которых, как правило, только колючие лучи. Чешуя, если есть, обычно ктеноидная, реже – циклоидная. Представители отряда широко распространены как в морских, так и в пресных водах. Наибольшее число пресноводных окунеобразных обитает в экваториальных и тропических водах; по мере продвижения к высоким широтам видовое разнообразие этих рыб заметно снижается (Берг, 1949б; Никольский, 1971). В водоемах Сибири из окуневых обитает два вида-аборигена: обыкновенный ерш и речной окунь и один вид-акклиматизант – обыкновенный судак.

15.2. Обыкновенный ерш – *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758)

В русском языке название рыбы известно с XV в. В описных книгах рыбных ловель говорится: «Ловлю я... осенью рыбу мелкую... ерши неводом частью десятью сажени в лодке набоиной» (Енисейский уезд, 1704–1705 гг.); «В том озере рыба... и ерши... а рыбы де у нихъ в улове бываетъ... е ершевъ по пяти пуд в год» (Туринский уезд, 1704 г.) (Гурулев, 1992).

Характерные признаки. D₁ XI–XVI, D₂ – 10–15, P – 10–15, V I – 4–6, A II – 2–7. Жаберные тычинки короткие, в числе – 6–14; LL – 32–42. Позвонков – 32–38. Кариотип: 2n = 48, NF = 48. Тело короткое, сжатое с боков, его высота составляет 20–30 % длины тела. Рот небольшой, нижний (рис. 55). На челюстях щетинковидные зубы. Голова голая, на ней большие полости сенсорной системы. На заднем крае предкрышки – 5–10 шипов, на нижнем – 3, на крышке – один хорошо развитый. Один колючий луч имеется в брюшных плавниках и два – в анальном. Окраска спинки серо-зеленая. На боках, а также на спинном и хвостовом плавниках – бурые меланиновые пятна. Для обыкновенного ерша характерна высокая морфоэкологическая изменчивость в пределах ареала, но подвиды не выделялись (Берг, 1949б; Петлина, 1967а, 1970; Никольский, 1971; Атлас пресноводных..., 2003).

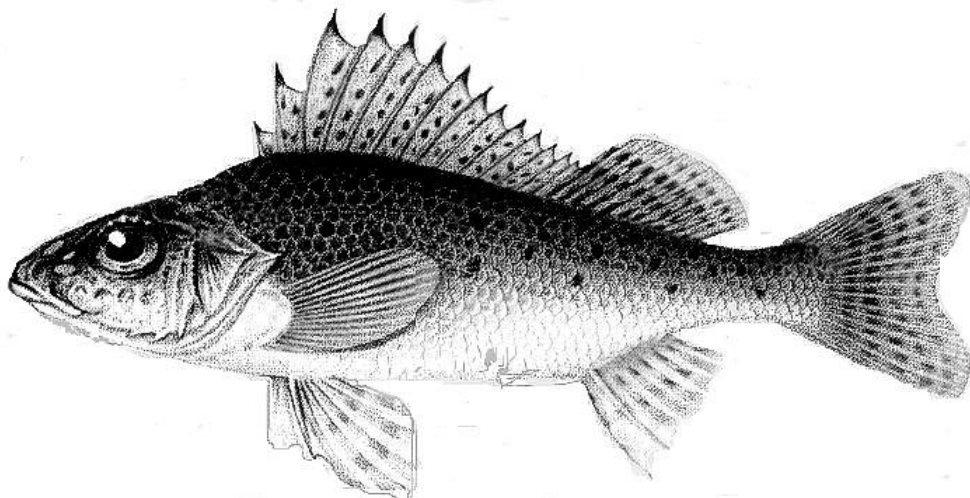


Рис. 55. Обыкновенный ерш

Распространение. Широко распространенный в Евразии вид. Нет ерша на Чукотке, по всему тихоокеанскому побережью, в бассейне Амура (Никольский, 1956; Черешнев, 1996б; Шедько, 2002; Сафронов, Никифоров, 2003). Случайно завезен ерш в Великие Озера Северной Америки (Решетников, Богуцкая и др., 1997; Атлас пресноводных..., 2003).

В Сибири ерш обитает в реках и многих олиго- и мезотрофных озерах, во всех водохранилищах, в дельтах рек и опресненных их водами участках Ледовитого океана. Широко распространен в бассейне Оби, включая Обскую и Тазовскую губы (Гундризер, 1963; Писанко, 1966а; Петлина, 1967а; Касьянов, 1971; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Слепокуров, Андриенко, 1990). Встречается в реках и гораздо реже в озерах Ямала (Богданов, Богданова и др., 2000; Богданов, 2001). Заходит в большом числе из Обской губы на нерест и нагул в Надым (Коломин, 1974а, 1977). В Горном Алтае живет только в Бии и Катунь (Попов, 2002а). Отсутствует в бессточных озерах Обь-Иртышского междуречья (в том числе в оз. Чаны, Сартлан и др.). Был многочислен в пресноводном оз. Убинское, но в настоящее время в связи с резким обмелением этого водоема ерш в нем не живет (Бабуева, 2001а, б). Малочисленна эта рыба в Новосибирском водохранилище (Попов, Визер и др., 2000). Есть в сточных и проточных озерах Ханты-Мансийского округа, в некоторых из них является самым многочисленным видом рыб (Судаков, 1977). Обитает в реках и материковых озерах Гыданского п-ова (Вышегородцев, 1972, 1973а; Попов, 1978а). В весьма большом количестве концен-

трируется ерш на нерестилищах сиговых рыб в уральских притоках Оби и бухтах Обской губы (Гундризер, 1963, Слепокуров, Андриенко, 1990).

В Енисее ерш распространен от верховьев до Енисейского залива включительно (Подлесный, 1958, Вышегородцев, 2000). В водоемах Тувы, кроме оз. Азас в бассейне Большого Енисея, малочислен (Гундризер, 1975). Есть во всех левобережных и правобережных притоках Енисея (Головки, 1971*б*, 1973*а*; Глазков, 1977, 1981; Попов, 1986, 1990*а*), в большинстве озер плато Путорана (Сиделев, 1981). В Хантайке отмечен только на отрезке ниже Хантайской ГЭС и не обнаружен в озерах среднего и верхнего участков реки, включая оз. Большое Хантайское; лишь изредка вылавливается ерш в северной части акватории Хантайского водохранилища (Романов, 1980*а*, 1988*а*, 2004*а*). Есть ерш в Пясине (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994), отсутствует в оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985), сравнительно многочислен в нижнем течении Хеты и в Хатанге (Лукьянчиков, 1967).

Нет ерша в Байкале, но обитает он в Ангаре и ангарских водохранилищах (Мамонтов, 1977; Биоразнообразии байкальской..., 1999). Не отмечен ерш в водоемах Южного Забайкалья (Скрябин, 1977; Карасев, 1987), но широко распространен в бассейне Витима, в том числе обитает в оз. Орон, в системе Ципо-Ципиканских и Баунтовских озер (Калашников, 1978; Структура биоты..., 2006). Обычен ерш во всех реках Якутии и в некоторых пойменных и термокарстовых озерах этого региона, особенно многочислен в среднем течении Лены близ устья Витима (Калашников, 1978; Кириллов, 1972). В Колыме, в отличие от других рек Якутии, массовых скоплений не образует (Новиков, 1966).

И в реках и в озерах ерш держится, как правило, стаями у дна на участках с песчано-илистым или глинистым, реже – каменисто-галечным дном, на глубине 0,2–18 м, избегая не только быстрого течения, но и хорошо прогреваемые участки (Кириллов, 1972; Коломин, 1977). Протяженных миграций не совершает, но местные передвижения ерша в течение года могут быть четко выраженными и сложными, как, например, это имеет место в Обской и Тазовской губах, где ерш, как и многие другие виды рыб, совершает нагульные, нерестовые и зимовальные миграции, в том числе уходя от заморных вод. Ерш выживает при снижении в воде концентрации кислорода до 0,8–0,6 мг / л (Слепокуров, Андриенко, 1990).

Возраст и рост. В бассейне Оби и Енисея ерш живет до 11–16, редко – до 18 лет, и достигает 22–24 см длины и 200 г массы. В Баунтовских озерах продолжительность жизни ерша – 11–13 лет. В южных районах Сибири ерш живет меньшее число лет, чем в северных, но растет быстрее и половозрелым становится раньше (Писанко, 1967; Петлина, 1967*а*; Скрябин, 1977; Карасев, 1987). Наибольшие размеры тела отмечены у ерша из Средней Оби, Обской губы, Турухана (в 11+ – 22 см и 142 г), Ангары и Братского водохранилища (в 6+–7+ – 17–18 см и 100–120 г), в озерно-речной системе Ципо-

Ципиканских и Баунтовских озер и в оз. Бусани (в 9+ – 19 см и 130 г) (Гундризер, 1963; Петлина, 1967а; Писанко, 1967; Головки, 1971б; Касьянов, 1971; Коломин, 1974а, 1977; Мамонтов, 1977). Медленно растет и не достигает крупных размеров ерш в Хатанге (в 4+ 8–10 см и 10–13 г) (Лукьянчиков, 1967) и Вилюе (при 7 см длины имеет 8 г массы) (Кириллов, 1972). Размеры ерша из некоторых водоемов Сибири приведены в табл. 27.

Таблица 27

Длина и масса тела ерша из водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
Верхняя Обь	4	9	9	12	–	–	–	–	–	–
	5	12	23	42						
Новосибирское водохранилище	4	6	8	9	10	11	–	–	–	–
	1,5	4,2	7	15	24	37				
Оз. Убинское	–	7	8	9	10	11	12	–	–	–
		6,4	6,6	15	20	27	28			
Средняя Обь	–	–	10	12	13	14	16	17	–	–
			23	34	46	61	84	104		
Нижняя Обь	7	9	10	11	12	13	14	15	–	–
	7	16	20	30	35	40	50	65		
Обская губа	–	8	9	12	13	14	15	16	18	–
		10	15	29	37	52	64	78	106	
Надым	–	8	11	12	13	14	15	16	17	–
		11	25	36	40	48	60	93	112	
Енисей	–	8	10	13	–	–	–	–	–	–
		11	25	44						
Турухан	–	–	–	–	15	16	–	–	–	–
					67	84				
Танама	–	–	–	–	8	9	10	13	14	15
					9	12	19	28	40	44
Ангара	–	9	11	14	15	16	17	18	–	–
		16	25	37	55	60	80	120		
Оз. Большие Капылюши	3	5	8	11	12	13	14	–	–	–
	2,2	5,4	11	19	31	42	55			
Баунтовские озера	3	4	6	9	11	12	13	–	–	–
	–	–	14	20	31	43	55			
Оз. Орон	–	–	–	9	11	12	13	–	–	–
				24	29	39	55			

Примечание. Таблица составлена по данным А. Н. Гундризера, 1963 (Верхняя Обь), А. П. Писанко, 1967 (Новосибирское водохранилище, оз. Убинское, Средняя Обь, Обская губа), В. М. Судакова, 1977 (Нижняя Обь), Ю. М. Коломина, 1977 (Надым), А. В. Подлесного, 1958 (Енисей), В. И. Головки, 1971б (Турухан), П. А. Попов

ва, 1978a (Танама), А. М. Мамонтова, 1977 (Ангара), Ю. Е. Калашникова, 1978 (оз. Большие Капылюши), А. Г. Скрябина, 1977 (Баунтовские озера), Структура биоты..., 2006 (оз. Орон).

Размножение. В водоемах Оби ерш половозрелым становится в 2+–4+ при достижении 7–11 см длины и 10–30 г массы (Писанко, 1966a, б; Петлина, 1967a; Судаков, 1977), в Обской губе – в 3+–4+ (Касьянов, 1971), в Надыме – в 2+–4+ при достижении 11–12 см длины и 20–36 г массы (Коломин, 1977), в верховьях Енисея (в Туве) – в 3+ (Гундризер, 1975), в Турухане – в 3+ при 8–10 см и 14–22 г (Андриенко, Богданов, 1999), в Братском водохранилище – в 2+ (Мамонтов, 1977), в бассейне Витима – в 2+–3+ (Карасев, 1987), в Лене и многих других реках и озерах Якутии – в 1+ при длине 5 см и массе 3–5 г (Кириллов, 1972). Сведения о наличии в популяциях сибирского ерша интерсексуальных особей, как, например, это было выявлено у ерша из восточной части Финского залива (Буцкая, 1976a, б), в публикациях отсутствуют.

Нерест ерша в водоемах Оби двухпорционный, происходит в мае – первой половине июня и длится около месяца. Первую порцию икры рыбы выметывают при температуре воды 4–9 °С, вторую – при 15–20 °С. После выброса первой порции икры яичники становятся дряблыми, в них присутствуют лопнувшие фолликулы, начинается созревания икринок второй генерации. После выметывания второй порции в яичниках остаются только ооциты генерации следующего года и небольшое число икринок второй генерации (Касьянов, 1971; Коломин, 1977). Некоторые авторы (Петлина, Романов, 2004) указывают на то, что обской ерш откладывает не две, а три порции икры: первую – при температуре воды 4–9 °С, вторую – 11–13 °С, третью – 18–20 °С.

С продвижением с юга на север сроки нереста ерша сдвигаются на более поздние даты. В Бухтарминском водохранилище ерш приступает к размножению в конце апреля – первых числах мая, в верховьях Оби и в ее среднем течении – во второй половине мая, в Нижней Оби – в конце июня, в Обской губе – в конце июня – начале июля. Икра откладывается в зависимости от ситуации на нерестилищах на прошлогоднюю, часто покрытую налетом ила растительность, на затопленные кустарники, коряги, пряди мха, на песчаные и каменистые грунты на глубине 0,6–2,5 м (Гундризер, 1963; Писанко, 1966a, б; Петлина, 1967a; Касьянов, 1971).

Из Обской губы ерш заходит на нерест в реки, икру мечет на песчаный грунт. В восточных притоках губы нерестится в мае – начале июня, в западных – в конце июня – начале июля, поскольку ямальские реки текут с севера и освобождаются ото льда позднее рек восточного побережья, текущих с юга (Касьянов, 1971). В бассейне Надыма первую порцию икры ерш откладывает в середине июня, после полного очищения рек ото льда и прогрева воды до

6,0–8,0 °С, вторую порцию – в первой половине июля. Икринки первой генерации имеют желтую окраску и диаметр в среднем – миллиметр. Икринки второй генерации окрашены бледнее и имеют меньшие размеры – в среднем 0,4 мм. Икра выметывается на глубине 1,5–2,0 м (Коломин, 1977).

В условиях горных водоемов Тувы ерш нерестится в конце мая – начале июня (Гундризер, 1975). В бассейне Хатанги – в июле, в прибрежной зоне рек (Лукьянчиков, 1967). В оз. Орон и в Лене в районе устья Витима вторая порция икры откладывается ершом в конце июня – первой половине июля (Кириллов, 1972; Калашников, 1978; Карасев, 1987). В Колыме первую порцию икры ерш выметывает в первой половине июня, сроки вымета второй порции не установлены (Новиков, 1966).

Плодовитость ерша в бассейне Оби колеблется от 4 до 52 тыс. икринок. В первой порции отложенной икры содержится от 4 до 43, в среднем – 30 тыс., во второй порции – от 2 до 21, в среднем – 14 тыс. икринок (Гундризер, 1963; Писанко, 1966а, б). В Надыме первая кладка ерша состоит из 4–30, в среднем – 13 тыс., вторая – из 0,4–6,0, в среднем – 2 тыс. икринок (Коломин, 1977). В водоемах Тувы ерш откладывает в общей сложности 10–12 тыс. икринок (Гундризер, 1975), в Турухане – от 3 до 18, в 4+–6+ – в среднем 7,2 (Андрienko, Богданов, 1999), в Братском водохранилище при длине самок 9–10 см – 4, 15–16 см – 25 (Мамонтов, 1977), в Баунтовских озерах в 3+ – 2,5, в 4+ – 4,3, в 5+ – 4,9 (Скрябин, 1977), в оз. Орон в 3+–7+ – 5,7–14,7 тыс. икринок (Структура биоты..., 2006).

Информация о сроках инкубации икринок ерша в водоемах Сибири скудна. В Оби этот период при температуре воды 15–16 °С длится 5–6 суток, при 20 °С – около 4,5 суток. Выклюнувшиеся из икринок личинки имеют длину около 4 мм, в возрасте 11 суток при длине 5–6 мм они начинают активно питаться (Писанко, 1966б). В Колыме выклев личинок происходит на 8–10-е сутки, к октябрю сеголетки достигают 37–38 мм длины и имеют на чешуе 5–8 склеритов (Новиков, 1966).

Питание. В течение первого лета жизни ерш в водоемах Сибири питается зоопланктоном, мелкими организмами зообентоса и в небольшой степени водорослями. Пища взрослого ерша состоит из организмов зообентоса и нектобентоса, икры и небольшого размера рыб, в меньшей степени – водорослей планктона и перифитона, гидрофитов. Элементы хищничества особенно характерны для ерша северных популяций. В большинстве водоемов ерш питается в течение всего года, включая время нереста, наиболее активно – в июле–августе, наименее активно – в ноябре–феврале (Бруснынина, 1966, 1970; Новиков, 1966; Писанко, 1966а; Петлина, 1967б; Кириллов, 1972; Скрябин, 1977; Карасев, 1987).

В водоемах бассейна Оби взрослый ерш питается личинками насекомых, моллюсками, олигохетами, пиявками, жуками, крупными рачками планктона, водорослями. В низовьях Оби в период нереста сиговых ерш активно поедает их икру, особенно ряпушки (Сальдау, 1949; Петлина, 1967б). В Обской губе объектами питания ерша являются амфиподы, мизиды, морские тараканы, моллюски, полихеты, личинки хирономид, ручейников, имаго насекомых, икра рыб, в небольшой степени – ракообразные планктона (Касьянов, 1971). В Надыме пищевой рацион ерша состоит как из растительных, так и из животных (моллюски, личинки хирономид, ручейников, в меньшей степени комаров семейства *Heleidae*, жуки) компонентов (Коломин, 1974а, 1977). В Хатанге ерш активно питается икрой рыб, в том числе сиговых (Лукьянчиков, 1967, 1971). В водоемах Якутии в возрасте до года ерш эврифаг наряду с зоопланктоном потребляет зообентос, взрослый ерш – преимущественно бентофаг, активно поедает икру и личинок рыб (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Кириллов, 1975).

Вылов. В большинстве случаев специализированный лов ерша не ведется и он фигурирует в статистике вылова как «мелочь II–III группы» или как «мелкий частик». В 1960-е гг. в Обской губе вылавливалось тралением (в настоящее время запрещенным) до 500 ц ерша в год (до 500 кг за одно траление). В целом в бассейне этой реки с 1953 по 1963 г. ежегодно добывалось от 9,8 до 28,7 тыс. ц ерша (Петлина, 1967а). В настоящее время промысловые запасы ерша в бассейне Оби находятся в удовлетворительном состоянии.

В бассейне Енисея вылов ерша промысловой статистикой учитывался sporadически. Так, в 1958 г. было добыто 36 ц этой рыбы, в 1962 г. – 279, в 1966 г. – 47, в 1978 г. – 2 ц (Лузанская, 1970; Андриенко, Богданов и др., 1989). В водоемах Восточной Сибири вылов ерша учитывается в составе «мелочи».

Следует отметить, что ерш весьма чувствителен к загрязнению воды и эвтрофированию водоемов, что является одной из причин заметного снижения его численности во многих водоемах Сибири.

15.3. Речной окунь – *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758

В десятичных книгах Тюмени говорится: «Тритцать шесть пуд... и окунеи свежих»; в описных книгах рыбных ловель: «В той курье ловить рыбу... и окуни...» (Енисейский уезд, 1705 г.).

Характерные признаки. D₁ XII–XVII, D₂ I–IV – 12–17, P I–II – 10–16, V I – (4) 5–6, A I–III – 7–11. Жаберных тычинок – 16–29; LL – 53–74. Позвонков – 38–44. Кариотип: 2n = 48, NF = 48. Тело сжатое с боков. Покрыто мелкой ктеноидного типа чешуей. На жаберной крышке – один прямой шип, предкрышка сзади зазубрена. Межчелюстные кости выдвигаемые. Тонкие зубы расположены полосами во много рядов на челюстях, сошнике, небных и

внешнекрыловидных костях. Жаберные перепонки сращены между собой. Два спинных плавника соприкасаются или немного раздвинуты, первый спинной выше второго (рис. 56). Тело зеленовато-желтое, на боках – 5–9 поперечных черных полос. Первый спинной плавник серый, с черным пятном на конце, второй спинной – зеленовато-желтый, грудные плавники желтые, иногда красные (Берг, 1949б; Асхаев, 1958б; Подлесный, 1958; Гольд, 1967; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Васильев, 1985; Вышегородцев, Чупров и др., 1988; Попова, Андреев и др., 1993; Атлас пресноводных..., 2003).

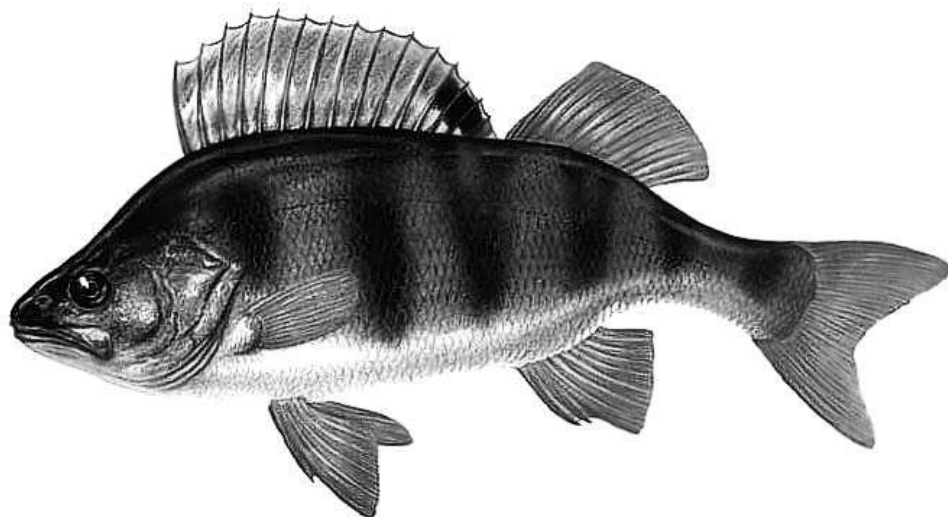


Рис. 56. Речной окунь

Подвиды речного окуня не выделены, но его морфоэкологические формы описаны (Попова, Андреев и др., 1993). Так, озерные популяции (экотипы) окуня из озер Тувы по сравнению с речными популяциями имеют большее количество жаберных тычинок и другие отличия в морфологии и экологии (Гундризер, 1975). Нередко окунь образует несколько экологических форм в одном и том же водоеме. Прибрежный окунь питается преимущественно беспозвоночными, растет медленно и не достигает больших размеров, а живущий на глубоких участках водоема является в значительной степени хищником и растет заметно быстрее. Однако, как правило, такого рода группировки окуня не изолированы друг от друга в репродуктивном отношении (Никольский, 1971; Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Карасев, 1987; Воскобойников, 2003).

Распространение. Речной окунь широко распространен в водоемах Евразии, но по побережью Тихого океана он известен только в реках Охотского

моря, отсутствует на Сахалине и на Курильских о-вах (Черешнев, 1996а, б; Аннотированный каталог..., 1998; Черешнев, Шестаков и др., 2001а, б; Шедько, 2002; Сафронов, Никифоров, 2003). В историческом прошлом обыкновенный окунь обитал в бассейне Амура, но затем по неизвестным причинам исчез (Никольский, 1956). В 1919 г. окунь в количестве 160 экз. был завезен из оз. Иван (бассейн Витима) в оз. Кенон и уже через три года стал в этом озере многочисленным видом рыб. К 1950 г. окунь проник и в ряд других водоемов бассейна Верхнего Амура (Никольский, 1956). Вселен окунь в водоемы Австралии, Новой Зеландии, Южной Африки и Азорских островов (Атлас пресноводных..., 2003).

Окунь – озерно-речная рыба, но встречается и в распресненных прибрежных участках морей и в озерах с повышенной соленостью (до 7–10 г / л). Лучше всего окунь приспособлен к жизни в прибрежной, заросшей гидрофитами зоне средних по глубине (от 2,5–4,0 м) мезотрофных пресноводных озер. В реках населяет, как правило, их нижние и средние участки. Устойчив к закислению воды (снижению рН до 5). Оксифил – нижний порог выживания окуня колеблется от 0,5 до 1,0 мг O_2 / л (Привольнев, 1947; Цит. по: Строганов, 1962).

В бассейне Оби окунь встречается повсеместно – от верховьев до губы включительно. На территории Горного Алтая обитает в Бии и Катунь, в оз. Телецкое, в ряде озер бассейна р. Чульча, куда был вселен из оз. Телецкое в 1951 г. Г. Д. Дулькейтом (Дулькейт, 1963; Гундризер, Иоганзен и др., 1981). В водоемах высокогорий Алтая отсутствует (Попов, 2002а, 2005). В пределах степной зоны Алтайского края окунь населяет, кроме русла Оби и ее притоков, незаморные материковые и пойменные озера, некоторые пруды; здесь встречаются озера, в которых окунь является единственным представителем ихтиофауны (Иванова, 1962; Веснина, Журавлев и др., 1999; Журавлев, 2003). Обычен окунь во многих пресных и солоноватоводных озерах Обь-Иртышского междуречья, особенно многочислен в оз. Чаны (Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Бабуева, 2001а, б). Встречается на всех участках Новосибирского водохранилища (Попов, Визер и др., 2000; Бабуева, 2005).

В таежной зоне Западной Сибири окунь обитает почти во всех незаморных, часто малокормных озерах, нередко – совместно с малочисленной в них щукой или является единственным представителем ихтиофауны озера (Гундризер, 1963; Гольд, 1967; Судаков, 1977). Известен окунь в водоемах Восточного Ямала, отсутствует в Байдарацкой губе, немногочислен в бассейне Надьма, не обнаружен в р. Юрибей (Гыданский п-ов) (Вышегородцев, 1973а; Коломин, 1974а; Богданов, Богданова и др., 2000; Богданов, 2001).

В бассейне Енисея окунь также распространен широко. В верховьях реки он обитает в озерах Большого Енисея, в Саяно-Шушенском и Красноярском водохранилищах (Гундризер, 1975; Коновалова, Попков и др., 1983; Вышегород-

цев, Чупров и др., 1988). Многочислен окунь в левобережных таежных притоках Енисея (Кас, Сым, Дубчес, Елогуй, Турухан), но в реках лесотундры и тундры малочислен (Глазков, 1977, 1981; Головкин, 1973а; Попов, 1978а, 1986).

Сравнительно многочислен окунь в Ангаре и ангарских водохранилищах (Мамонтов, 1977; Куклин, 1999а, б), повсеместен, хотя и малочислен, в правобережных притоках Нижнего Енисея (Попов, 1980а, б, в, 1983; Попов, 1990а) и в озерах плато Путорана (Сиделев, 1981), в Курейском и Хантайском водохранилищах, редок в глубоководной зоне Хантайского озера, но обычен в его заливах, а также в окрестных пойменных и материковых озерах (Романов, 1980а, 1988а, 2004а; Романов, Карманова и др., 2000). Отмечен окунь в соединяющихся с рекой озерах верхнего течения Пясины (Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994). В изолированных от озерно-речной системы небольших озерах Таймыра термокарстового происхождения обитает тугорослая форма окуня (Разнообразие рыб..., 1999; Романов, 2004а). Не отмечен окунь в оз. Аян (Сиделев, 1971). Отсутствует этот вид рыб в бассейне оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985). В бассейне Хатанги окунь обычен в пойменных озерах, малочислен в речных водах, а в дельте, губе и заливе не встречается (Лукьянчиков, 1967).

В Байкале окунь обитает в хорошо прогреваемых летом мелководных заливах, сорах и бухтах, из которых выходит изредка в открытую часть озера. Многочислен окунь в Малом море, преимущественно в заливе Мухор. Обитает он и в притоках Байкала, кроме их верховьев, имеющих горный характер, в Селенге встречается на всем протяжении реки, но наиболее многочислен в дельте. В заморных водоемах живет только во время летне-осеннего нагула. В Байкале зимует на участках с глубинами 10–15 м (Асхаев, 1958б; Хохлова, 1967; Евтюхова, 1964; Демин, 1996). В Забайкалье окунь живет во всех озерах Ципо-Ципиканской системы и в Баунтовских озерах (Калашников, 1971, 1978; Скрябин, 1977). В бассейне Витима окунь также обычен, но предпочитает селиться на равнинных участках основного русла и притоков, в старицах и пойменных озерах, есть и в оз. Орон (Структура биоты..., 2006).

Широко распространен окунь в реках и озерах Восточной Сибири. Особенно много этой рыбы в некоторых озерах Матахской и Сылахской групп в низовьях Вилюя. Одним из основных промысловых видов рыб является окунь в Вилюйском водохранилище (Новиков, 1966; Калашников, 1978; Кириллов, 1955, 1972; Кириллов, 1975, 1989, 2002а).

Возраст и рост. В верховьях Оби (в том числе в оз. Телецкое и оз. Чаны) окунь живет до 11+, в Средней и Нижней Оби – до 16+ (достигая в среднем 46 см длины и 1,1 кг массы) (Гольд, 1967, Судаков, 1977). В озерах предгорий Алтая и в Склюихинском водохранилище (бассейн р. Алей) окунь в 3+–7+ имеет всего 7–12 см длины и 10–50 г массы, в оз. Уткуль (Верхняя Обь) в этих же возрастах – 14–29 см и 90–850 г (Журавлев, 2003). Медленно растет окунь в озерах степной зоны Алтайского края (Иванова, 1962).

В верховьях Енисея (озера Тувы) и в низовьях этой реки в уловах встречается окунь до 19+ (Подлесный, 1958; Гундризер, 1975), в Турухане – до 13+ с максимальной длиной 36 см и массой 1,4 кг (Головки, 1971а, б). В Курейском водохранилище окунь доживает в небольшом числе до 22+ и достигает 33 см длины и более 900 г массы (Андриенко, Богданов, 1999). В Хантайском водохранилище в первые годы его существования (начало 1970-х гг.) возраст окуня не превышал 8+–10+, но к концу столетия в уловах из этого водоема стали встречаться особи окуня в возрасте до 19+ (Карманова, 2004). Однако, как и у многих других рыб этого водохранилища, размеры окуня в одних и тех же возрастных группах постепенно снижались; например, в 1977 г. особи в 6+ имели 469 г массы, а в 1999 г. – только 99 г (Романов, Карманова и др., 2000). В Хантанге окунь старше 8+ в уловах не отмечен (Лукьянчиков, 1963, 1967, 1971).

В Байкале окунь живет до 15+, наиболее крупные особи отмечены в заливах Мухор и Мухор-Халэ, в бухте Безымянной, сравнительно мелкие – в оз. Загли-Нур (Асхаев, 1958; Евтюхова, 1964). В Баунтовских озерах встречается окунь в 12+ (Скрябин, 1977), в бассейне Витима он достигает более 36 см длины и около 1 кг массы (Калашников, 1978). Хорошо растет окунь в озерах Большое Еравное, Гусиное, Арахлей, реках Верхняя Ангара, Кичера и Конда (Карасев, 1987). В бассейне Вилноя вылавливаются особи окуня массой до 2 кг и более (Кириллов, 1972). В Вилуйском водохранилище окунь живет до 18+ и достигает 37 см длины и килограмма массы (Кириллов, 1989). Размеры окуня из ряда водоемов Сибири приведены в табл. 28.

Таблица 28

Длина и масса тела окуня из водоемов Сибири

Водоем	Возраст, лет									
	1+	3+	5+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	16+
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Оз. Телецкое	8	18	21	23	24	26	30	32	–	–
Озера Алтайского края	8	102	190	261	294	470	510	600	–	–
	–	15	20	21	–	–	–	–	–	–
Верхняя Обь	7	60	170	180	–	–	–	–	–	–
	7	18	24	27	–	–	–	–	–	–
Средняя Обь	7	100	200	350	–	–	–	–	–	–
	10	18	26	30	31	–	–	–	–	–
Нижняя Обь	16	126	314	680	710	–	–	–	–	–
	–	15	23	29	31	33	35	37	38	–
Озера Тувы	–	70	213	439	600	738	864	970	1 000	–
	9	14	20	25	26	27	29	31	–	–
Саяно-Шушенское водохр.	12	50	155	270	340	400	475	540	630	1 210
	–	14	22	28	33	35	–	–	–	–
		70	236	610	880	989	–	–	–	–

Ангара	7	15	22	31	32	36	40	–	–	–
	7	62	197	580	711	1 100	1 400			
Братское водохр.*	10	18	27	34	–	–	–	–	–	–
	22	167	500	800						

Продолжение таблицы 28

(При продолжение таблицы вводится нумерация столбцов в начале таблицы и в первой строке ее продолжения – Попов)

Водоем	Возраст, лет									
	1+	3+	5+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	16+
Братское водохр.	–	17	21	22	22	27	–	–	–	–
		109	222	282	259	526				
Хантайское водохр.	–	–	15	19	21	22	23	24	25	29
Нижний Енисей	9	12	20	29	28	30	33	35	–	–
	17	41	105	415	500	540	570	572	731	–
Хатанга (озера)	11	14	22	25	–	–	–	–	–	–
	20	46	194	235						
Оз. Байкал (Посольский сор)	–	16	25	31	34	–	–	–	–	–
		62	260	451	–					
Оз. Байкал (оз. Загли-Нур)	5	9	13	15	15	16	18	–	–	–
	–	18	31	47	54	70	80			
Баунтовские озера	5	10	16	21	23	26	27	29	30	–
	–	75	130	230	300	378	400	600	725	–
Оз. Орон	11	16	19	23	24	26	29	–	31	30
	20	79	158	276	330	346	416		555	624
Виллой	9	14	22	25	27	30	31	36	40	–
	10	71	266	376	473	577	577	880	1 200	–
Виллюйское водохр.	14	19	24	27	28	29	30	32	33	37
	48	140	240	327	375	400	446	515	555	900
Колыма**	–	–	23	26	26	27	28	–	–	28
			170	285	290	380	380			570
Колыма***	–	20	23	25	27	–	–	–	–	–
		190	256	327	400					

Примечание. Таблица составлена по данным А. Н. Гундризера с соавт., 1981 (оз. Телецкое, озера Тувы), З. А. Ивановой, 1962 (материковые озера Алтайского края), А. Н. Гундризера, 1963 (Верхняя и Средняя Обь), В. М. Судакова, 1977 (Нижняя Обь), А. А. Вышегородцева с соавт., 1988 (Саяно-Шушенское водохранилище), С. А. Олифер, 1972, 1975 (Ангара), А. М. Мамонтова, 1977 (Братское водохранилище*), А. Г. Скрябина, 1977 (Братское водохранилище – Обусинский отрог, Баунтовские озера), О. Г. Кармановой, 2004 (Хантайское водохранилище), А. В. Подлесного, 1958 (Нижний Енисей), Ф. В. Лукьянчикова, 1967 (Хатанга – озера), М. Г. Асхаева, 1958 (оз. Байкал, Посольский сор), Б. К. Евтюховой, 1964 (оз. Байкал – оз. Загли-Нур), Структура биоты..., 2006 (оз. Орон), Ф. Н. Кириллова, 1972 (Виллой), А. Ф. Кириллова, 1989 (Виллюйское водохранилище), А. С. Новикова, 1966 (Колыма**), А. Ф. Кириллова, 2002a (Колыма***); ** – длина тела – *ae*.

Размножение. В оз. Телецкое окунь становится половозрелым в 3+–4+ (Гундризер, Иоганзен и др., 1981), в степных озерах Алтайского края – в 1+–2+ (Иванова, 1962), в пойменных и материковых озерах Верхней Оби – в 2+–3+ при достижении 12–14 см длины и 50–100 г массы (Журавлев, 2003), в оз. Чаны – в 2+–3+ при 11–14 см длины и 39–65 г массы (Воскобойников, 1991, 2003), в водоемах Нижней Оби – в 3+–4+ (Гундризер, 1963; Гольд, 1967; Судаков, 1977).

В верховьях Енисея и в Братском водохранилище окунь созревает в 2+–3+, частично (в горных озерах Тувы) – в 4+ (Гундризер, 1975, 1978а; Вышегородцев, Чупров и др., 1988), в Турухане – в 4+–5+ при 20 см длиной и 200 г массой (Андриенко, Богданов, 1999), в низовьях Енисея – в 3+–5+ (Подлесный, 1958; Вышегородцев, 2000), в Хатанге – в 3+–4+ при 13–23 см длиной и 100–150 г массой (Лукияничков, 1967).

В Байкале окунь половозрелым становится в основной массе в 2+–3+ (Асхаев, 1958б). В Посольском соре впервые созревающие рыбы имеют 1+– 2+, 8–10 см длины и 9–20 г массы (Демин, 1996), в малокормном озере-спутнике Байкала – Загли-Нур – 7–10 см длины (Евтюхова, 1964). Сравнительно поздно созревает окунь, несмотря на хороший рост, в северных притоках Байкала – реках Баргузин, Верхняя Ангара, Кичера, а также в Баунтовских озерах (Карасев, 1987).

В водоемах на юге Забайкалья окунь приступает к размножению в 2+–4+ (Скрябин, 1977), в оз. Кенон – в 2+–3+ при 11–13 см длины и 30–50 г массы (Карасев, 1987). До начала работы Читинской ГРЭС окунь созревал в этом водоеме-охладителе в 3+–4+ (Никольский, 1956). В водоемах Якутии окунь приступает к размножению в 2+–3+, но в северных районах региона – в 3+–4+ (Кириллов, 1972; Кириллов, 1989, 2002а).

Нерестится окунь в течение года однократно. Икра откладывается в виде длинных студенистых лент на отмершую травянистую растительность и затопленные или поваленные в воду деревья и кустарники. Такая лента имеет длину 12–70 см, ширину 3–7 см, клейкостью не обладает и держится в толще воды, будучи обмотанной вокруг стеблей растений. В озерах Нижней Оби нередки случаи выметывания окунем икры на песчаные и даже заиленные участки грунта (Судаков, 1977), что не отмечено в водоемах Якутии (Кириллов, 1972).

В оз. Телецкое нерест окуня происходит в конце мая – начале июня при температуре воды 8–10 °С, на глубине 0,5–1,5 м, на нижнем участке Бии – в первых числах мая, в низовьях Катуня – во второй половине мая, в пойменных водоемах Верхней Оби и в озерах степной зоны Алтайского края – в первой декаде мая при температуре воды 9–11 °С (Иванова, 1962; Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Журавлев, 2003). В оз. Телецкое А. Н. Гундризером (1963) отмечен факт выбоя молок в течение 20 и более дней после окончания нереста.

В оз. Чаны окунь нерестится в мае в течение 3–5 суток при температуре воды 12–15 °С и минерализации воды 0,5–0,9 ‰ (Воскобойников, 1991). В отличие от плотвы и язя, чановский окунь более индифферентен в отношении нерестового субстрата, аэрации воды и других условий нереста и инкубации икры. Ранее считали (Лаптев, 1946; Коноплев, 1969), что нормальное развитие оплодотворенных икринок окуня возможно на участках озера с соленостью воды до 5–7 ‰. Однако затем было достоверно выявлено (Воскобойников, 1991; Воскобойников, Селезнева, 1999), что успешный нерест окуня в оз. Чаны возможен только в воде с минерализацией до 2,0–2,5 ‰, а помки сеголетков этой рыбы на участках водоема с более высокой минерализацией объясняются миграцией молоди с мест размножения в места нагула. В водоемах Средней Оби окунь размножается в первой половине мая при температуре воды 10–13 °С (Гундризера, 1963), Нижней Оби – во второй половине мая при температуре воды 8–12 °С (Гольд, 1967; Судаков, 1977).

В водоемах Тувы, Саяно-Шушенском, Красноярском и Братском водохранилищах, в таежных притоках Среднего Енисея окунь нерестится в последней декаде мая – первой декаде июня при температуре 8–12 °С (Гундризера, 1975, 1978a; Вышегородцев, Чупров и др., 1988; Андриенко, Богданов, 1999), в Хатанге – в последних числах июня – начале июля (Лукьянчиков, 1967). В период наполнения Братского водохранилища (с 10 сентября 1961 г. по 15 сентября 1967 г.) нерест окуня в нем заканчивался лишь в первых числах июля (Мамонтов, 1977).

В Байкале окунь нерестится с середины мая до середины июня, наиболее интенсивно – в первой половине этого периода, в Чивыркуйском заливе – на глубине от 2 до 6 м (Асхаев, 1958). Заход рыб в нерестовые реки начинается задолго до ледохода – в начале–середине апреля, в северной части озера – в конце апреля. Нерест начинается при прогреве воды до 10 °С. В оз. Котокель в 1979 г. размножение окуня наблюдалось в последних числах мая – первой декаде июня. Икру байкальский окунь выметывает на отмершие стебли хвоща, тростника, роголистника, реже – на коряги, камни и песок на глубине 20–90 см, иногда – 2,5 м (на ставные сети) (Сорокин, Сорокина, 1991).

В Ивано-Арахлейских озерах нерест окуня в зависимости от условий обитания происходит с конца апреля до середины июня при температуре воды 3–15 °С (Карасев, 1987), в Баунтовских озерах – в конце мая – первой половине июня, в оз. Орон – в последней декаде мая при температуре воды около 10 °С, в расположенных севернее Жаровских озерах – в первой декаде июня, у небольшой части особой – до 20 июня (Скрябин, 1977; Калашников, 1978; Структура биоты..., 2006).

В водоемах Якутии размножение окуня наблюдается в первой половине июня при температуре воды 10–15 °С в прибрежной зоне озер или на разли-

вах рек, нередко на участках с довольно быстрым течением. В Вилюйском водохранилище нерест окуня начинается в первых числах июня в освободившихся ото льда заливах и длится 15–20 дней при температуре воды 2,6 °С – в начале нереста и до 9,2 °С – в последующие дни; икра откладывается на глубине 1,0–1,2 м, но при наполнении водохранилища она оказывается постепенно на глубине 4–5 м; значительная часть икринок гибнет в результате суточных колебаний температуры воды (Кириллов, Кириллов и др., 1979; Кириллов, 1989).

Плодовитость окуня в оз. Телецкое колеблется в пределах 13–42 тыс. икринок, в озерах степной зоны Алтайского края – 4,0–26, в пойменных водоемах верховьев Оби у самок в 3+–5+ и массе 115–250 г – 4,5–23, в оз. Чаны – 10–85, в водоемах Средней Оби в 4+–11+ – 22–81, Нижней Оби в 4+–6+ – 24–126 тыс. икринок (Иванова, 1962; Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Судачков, 1977; Воскобойников, 1991, 2003; Журавлев, 2003).

В водоемах Тувы впервые нерестящиеся особи окуня откладывают 3–4 тыс. икринок, рыбы старших возрастов – до 60–80 тыс. икринок. В Саяно-Шушенском водохранилище плодовитость окуня составляет 59–94, в среднем – 77 тыс. икринок, в Красноярском водохранилище – 48–86, в Турухане – 24–79, в Братском водохранилище – от 4 тыс. у рыб длиной 13 см до 158 тыс. длиной 37 см, в Хантайском водохранилище – 19–49 тыс. икринок (Головки, 1971а; Гундризер, 1975; Мамонтов, 1977; Вышегородцев, Чупров и др., 1988; Андриенко, Богданов, 1999; Романов, Карманова, 2001).

В Байкале плодовитость нормально растущей формы окуня – 40–100 тыс. икринок (Асхаев, 1958; Сорокин, 1968), тугорослой из сора Провал: в 3+ – 11, в 4+ – 22, в 5+ – 30, в 7+ – 37 тыс. икринок (Хохлова, 1967). В Верхней Ангаре и Кичере 3–7-годовалые самки выметывают от 10 до 148 тыс. икринок (Сорокин, Сорокина, 1991), в Ивано-Арахлейских озерах в 2+–7+ – 7,3–61 (Карасев, 1987), в Еравно-Харгинских озерах в 3+–10+ – 11–111 (Демин, 1973), в оз. Орон – 18–31, в среднем – 24 (Карасев, 1987), в водоемах бассейна Вилюя и Оленека – 14–162, в Вилюйском водохранилище – 6,1–98, в среднем – 36 тыс. икринок (Кириллов, 1989).

Диаметр выметанных икринок у окуня – 2,0–2,5 мм. Развитие оплодотворенных икринок в зависимости от температуры воды происходит в течение 10–14 суток. По наблюдениям на нерестилищах в притоках Байкала (Сорокин, Сорокина, 1991), уже на вторые сутки после оплодотворения в икринке образуется тело зародыша, на третьи сутки закладываются глазные, слуховые капсулы и миотомы, на четвертые – сердце. В последующие дни формируется система кровообращения. Выклев личинок происходит дружно, после чего в кладке остаются пустые ячейки и икринки с уродливыми эмбрионами, которых бывает до 15 % (Сорокин, Сорокина, 1991).

Личинки окуня при вылуплении имеют 4–6 мм длины и почти резорбированный желточный мешок, в связи с чем сразу начинают активно плавать и питаться. Оказавшись в мелководных, высыхающих или промерзающих озерах, личинки и сеголетки окуня в массе гибнут. Вскоре после вымета икры текущего года, у окуня начинается развитие икринок генерации следующего года, что хорошо просматривается на гистологических препаратах яичников (Гольд, 1967; Попова, 1971).

Питание. Основу питания окуня в первые недели после рассасывания желточного мешка составляют водоросли и организмы зоопланктона, в качестве дополнительной пищи – мелкие организмы бентоса и нектобентоса (Сальдау, 1949; Сорокин, Сорокина, 1988). Молодь рыб в пищевом рационе окуня начинает встречаться по достижении им в ряде водоемов 30 мм длины (Попова, 1971, 1979; Сорокин, Сорокина, 1988). В оз. Телецкое молодь окуня поедает весной икру щуки (Гундризер, Иоганзен и др., 1971). По мере роста окуня роль беспозвоночных в его питании уменьшается, а роль рыбной пищи – увеличивается. Однако, как правило, беспозвоночные присутствуют в пище и взрослого окуня. Например, смешанный тип питания – беспозвоночные и рыба – в течение всей жизни окуня отмечен в оз. Чаны (Воскобойников, 2003). Изменения в характере питания окуня по мере его роста выявлены в Оби (Сальдау, 1949; Гольд, 1964, 1967), Байкале (Евтюхова, 1964), Баунтовских озерах (Скрябин, 1977), водоемах Якутии (Кириллов, 1972).

В озерах Большого Енисея (Азас, Борзу-Холь и др.) спектр питания взрослого окуня состоит из беспозвоночных планктона и бентоса, воздушных насекомых, детрита, молоди рыб (окунь, плотва, ерш). В небольших, изолированных от речной системы озерах Тувы окунь отличается тугорослостью и небольшой долей в его питании рыб (Гундризер, 1975; Коновалова, Попков и др., 1983). В озерах Нижней Тунгуски окунь питается зообентосом, рыбой, летом в небольшой степени поедает воздушных насекомых (Коновалова, Попов, 1983). В Братском водохранилище спектр питания окуня состоит из рачкового планктона, хирономид (личинки, куколки, имаго), личинок ручейников, амфипод, моллюсков, рыб (окунь, ерш, голян, бычки, плотва, налим и др.), гидрофитов и детрита. Схож с этим характер питания окуня и в Иркутском водохранилище, но здесь в содержимом его пищи низка встречаемость кладоцер, а из рыб преобладает песчаная широколобка (Тугарина, Купчинская, 1977).

В литорали Байкала окунь питается амфиподами, рыбами (в том числе своего вида) и их икрой, осенью и зимой потребляет и детрит (Тугарина, Купчинская, 1977). На Селенгинском мелководье окунь длиной до 30 мм питается летом зоопланктоном и личинками хирономид. С ростом рыб в их пище увеличивается доля бокоплавов, которые постепенно вытесняют другие объекты питания. Окунь длиной 130 мм начинает вести хищный образ жизни, а крупный окунь питается почти исключительно рыбой, главным образом

песчаной широколобкой, а также желтокрылкой, плотвой и молодью окуня. Зимой у мелкого окуня в пище преобладают организмы зообентоса и нектобентоса, у крупного – рыба, при этом интенсивность питания у окуня всех возрастных групп сравнительно высокая, особенно в местах скопления гаммарид (Устюжанина-Гурова, 1971а). В дельте Селенги в пище окуня во все сезоны года и по частоте встречаемости и по удельному весу преобладает многочисленный здесь ротан; размеры жертв колеблются от 3 до 11 см, в одном желудке окуня встречается до 5 экз. ротана (Демин, 1996).

В озерах бассейна р. Оленек молодь окуня длиной 20–30 мм и массой 400–800 мг питается зоопланктоном, взрослые особи длиной 20–25 см и массой 150–310 г – преимущественно бокоплавами и ручейниками. В большинстве озер Вилюйской низменности пища взрослого окуня состоит из собственной молоди, плотвы, пеляди и ерша, в период нереста пеляди – ее икры (Кириллов, 1972). В Вилюйском водохранилище окунь питается организмами зоопланктона, зообентоса, нектобентоса (бокоплавы), имаго насекомых, молодью рыб, в том числе окуня; в желудках крупных особей окуня встречаются мышевидные и молодь водоплавающих птиц (Кириллов, 1989). В Колыме основная пища молоди окуня – кладоцеры и копеподы, что обусловлено их высокой численностью и приуроченностью к зоне прибрежных зарослей. Взрослый окунь питается в этой реке преимущественно рыбами, среди которых преобладает молодь сиговых (Новиков, 1966).

Таким образом, в целом спектр питания взрослого окуня в большинстве водоемов Сибири широк и представлен как беспозвоночными, так и рыбами, в том числе своего вида. В мезотрофных и эвтрофных водоемах с богатым бентосом и нектобентосом окунь использует организмы этих жизненных форм как основной корм и является лишь факультативным хищником. Не является окунь облигатным хищником и в Байкале, где наряду с донными бычками и другими рыбами он активно питается амфиподами (Евтюхова, 1964). Явление каннибализма характерно для окуня в тех озерах, где он обитает в качестве единственного вида рыб, как, например, в оз. Красиловское (правобережье Верхней Оби) (Иванова, 1962) и во многих озерах Забайкалья (Карасев, 1987), или вместе со щукой, как это имеет место в ряде озер Ханты-Мансийского округа (Судаков, 1977). В то же время в целом ряде озер в бассейне Средней Оби явление каннибализма у окуня в аналогичных ситуациях не наблюдалось (Гундризер, 1963). У особей окуня одного возраста, но имеющих разные размеры и массу тела спектр питания различается. Зимой окунь, как правило, активен и питается, хотя и менее интенсивно, чем в период открытой воды. Нередко активизация питания окуня весной наблюдается задолго до распаления льда – в Забайкалье в конце марта. В период нереста (выметывания половых продуктов) окунь не питается, но сразу же по окончании его начинает активно кормиться (Кузьмич, 1971; Скрябин, 1977; Карасев, 1987).

Вылов. В бассейнах всех крупных рек Сибири окунь является одним из основных промысловых видов рыб. В верховьях Оби в середине XX в. промысловые уловы окуня достигали 500–1 000 ц в год, но к концу века сократились до 150–200 ц (Журавлев, 2003). В оз. Чаны наибольшие уловы окуня в XX в. отмечены в 1943–1953 гг. – 8,3–33,0, в среднем – 17,8 тыс. ц в год. Во второй половине столетия ежегодная добыча окуня в этом водоеме колебалась в пределах от 2,4 до 9,2, чаще составляя около 2,0–2,5 тыс. ц. В 1991–2002 гг. доля окуня в суммарном вылове рыб в озере составила 15,7–27,2, в среднем – 19,3 % (3,2 тыс. ц) (Воскобойников, Селезнева, 2002; Попов, Воскобойников и др., 2005).

В бассейне Оби в пределах Томской и Тюменской областей в 1958–1966 гг. вылавливалось 8,3–21,3, в среднем – 13,7 (Лузанская, 1970), в 1981–1988 гг. – 5,5–9,8, в среднем – 7,7 тыс. ц в год (Танасийчук, 1989). В удовлетворительном, а в ряде водоемов в хорошем состоянии находятся промысловые запасы окуня в бассейне Оби и в настоящее время (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В бассейне Енисея (кроме водохранилищ) с 1958 по 1966 г. ежегодно добывалось 0,8–2,9, в среднем – 1,5 (Лузанская, 1970), с 1976 по 1985 гг. – 2,0–3,6, в среднем – 2,5 тыс. ц окуня (Андриенко, Богданов и др., 1989). В настоящее время величина добычи окуня учитывается в составе категории «мелкий частик»; промысловые запасы этой рыбы в Енисее находятся в удовлетворительном состоянии (Михалев, Андриенко и др., 1999). В Красноярском водохранилище абсолютная численность и удельный вес окуня в промысловых уловах постепенно увеличивались; в 2001 г. было добыто 2,8 тыс. ц, что в 30 раз превысило среднегодовой вылов этой рыбы в реке на участке ее зарегулирования (Вышегородцев, Космаков и др., 2005).

В Байкале лов окуня ведется в прибрежно-соровой зоне, главным образом в пределах Селенгинского сора и в Чивыркуйском заливе. В 1938–1955 г. в озере вылавливалось от 2,4 до 15,1, в среднем – 6,8 (Кожов, Спелит, 1958), в 1958–1966 гг. – 4,3–11,8, в среднем – 7,0 тыс. ц окуня в год. В начале 1990-х гг. численность окуня в этих районах заметно снизилась в результате его бактериального заболевания (псевдомоноз), но затем вновь стала расти (Калашников, 2004).

В водоемах Якутии с 1940 по 2000 г. ежегодно вылавливалось от 50 (1941 г.) до 5 420 (1985 г.), в среднем – 1 390 ц окуня, что гораздо меньше возможной прогнозной величины его добычи в регионе (Кириллов, 1972; Кириллов, 2002a).

15.4. Обыкновенный судак – *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758)

Характерные признаки. D₁ XIII–XVII, D₂ I–III – 19–24, P I – 14–18, V I – 5, A II–III – 10–14. Жаберных тычинок – 10–16, они короткие в виде бугор-

ков, густо усаженных зубчиками; LL – 80–97. Позвонков – 45–48. Кариотип: $2n = 48$, $NF = 48$ (Васильев, 1985). Тело удлиненное, сжатое с боков. Голова немного уплощена в спинно-брюшном направлении. Рот большой. Верхняя челюсть заходит за вертикаль заднего края глаза (рис. 57). Зубы расположены узкими рядами на челюстях, сошнике и небных костях. На челюстях и небных костях имеются хорошо развитые клыки. Предкрышечная кость по заднему краю зазубрена, внизу – с шипами. Щеки покрыты чешуей или только сверху или голые. Спинные плавники слегка раздвинуты. Спина и верх головы зеленовато-серые, брюхо белое. На боках – 8–12 буро-черных поперечных полос. На спинных и хвостовом плавниках – ряды темных пятен, расположенных на перепонках между лучами. Парные и анальный плавники бледно-желтые (Соловов, 1971; Феоктистов, 1972б; Атлас пресноводных..., 2003).

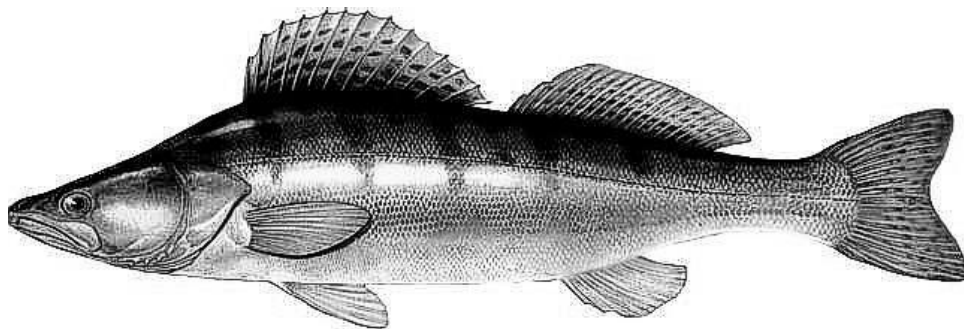


Рис. 57. Обыкновенный судак

Распространение. В пределах ареала судак населяет как пресные, так и солоноватоводные водоемы. Полупроходной судак нагуливается в опресненных мелководных районах морей с соленостью 7–9 ‰, а для размножения заходит в реки. До недавнего времени ареал судака ограничивался водоемами бассейнов Балтийского, Черного, Каспийского и Аральского морей. По мере строительства каналов и водохранилищ и проведения акклиматизационных работ ареал судака значительно расширился и в настоящее время занимает большую часть Европы. Появился он и в Средней Азии: в Каракумском канале, в озерах Саракамыш, Катташор, Балхаш, Алаколь, Иссык-Куль, в реках Талас, Нура и во многих водохранилищах (Рыбы Казахстана, 1989; Решетников, Шакирова, 1993; Атлас пресноводных..., 2003).

На территории Сибири судак был впервые акклиматизирован в водохранилищах верховий Иртыша и в Новосибирском водохранилище. В 1958 г. в Усть-Каменогорское водохранилище было выпущено 1 262 экз. аральского судака. Работы по интродукции судака в Новосибирское водохранилище осуществлены в 1959–1964 гг. В качестве посадочного материала служила предвари-

тельно проинкубированная икра, которая доинкубировалась в водохранилище. Сбор икры и первичную инкубацию ее проводили на разных водоемах европейской части России (озера Жижицкое, Селигер, Рыбинское водохранилище и др.). В общей сложности за указанный период в водохранилище выпущено 30 930 личинок судака (Иоганзен, Петкевич, 1968; Феоктистов, 1970). К настоящему времени судак не только успешно акклиматизировался в Новосибирском водохранилище, но и расселился по всей Оби – от Бии и нижнего течения Катунь до Обской и Тазовской губ включительно (Феоктистов, 1970; Соловов, 1971; Анчутин, 1976б; Стариков, Замятин, 1981; Экология рыб..., 2006). Не отмечен судак в реках Ямала (Богданов, Богданова, 2000).

Одним из промысловых видов рыб является судак в оз. Чаны, куда он вселился с 1962 по 1968 г. (Воскобойников, Гундризер и др., 1986). В Тазовской губе один экземпляр судака впервые выловлен 2 сентября 1974 г. в р. Таз в 170 км от устья; это был самец в 2+ 33 см длиной и 450 г массой (Анчутин, 1976б).

В бассейнах сибирских рек восточнее Оби судак отсутствует. Попытка акклиматизировать его в оз. Щучье (Еравнинская система озер в верховьях Витима), в которое в 1962 и в 1966 гг. из водоемов Казахстана завозилась икра, молодь и половозрелые особи судака (510 экз.), не удалась (Калашников, 1978). Вселен судак в оз. Ханка, из которого он проник в Амур (Богучкая, Насека, 1996). Поскольку судак является теплолюбивым видом рыб (Никольский, 1947, 1980; Танасийчук, 1974), расширение его ареала в пределах Сибири будет происходить, вероятно, прежде всего в лесостепной и в меньшей степени в таежной зонах.

В Новосибирском водохранилище судак – постоянный обитатель пелагиали, где держится во все сезоны года разреженно и лишь в преднерестовый и нерестовый периоды производители скапливаются на участках размножения. Основные места обитания молоди в летний период – закоряженное мелководье, где обитает молодь и других рыб. В октябре молодь судака скатывается в наиболее глубокую русловую часть водохранилища, а рыбы старших возрастов мигрируют в среднюю и нижнюю зоны водоема, где и зимуют. Во время весеннего паводка часть молоди судака выносятся вместе с молодь других видов рыб через турбины и водосливы ГЭС в нижний бьеф (Феоктистов, 1966, 1970, 1976). Хорошо выраженные миграции совершает судак в оз. Чаны, концентрируясь для размножения в распресненных водах Малых Чанов и уходя в основной своей массе на зимовку в Большие Чаны (Воскобойников, Гундризер и др., 1986; Попов, Воскобойников и др., 2005).

Возраст и рост. В водоемах Европы судак живет до 13–14 лет, достигает 130 см длины и 18 кг массы (Атлас пресноводных..., 2003). В верховьях Оби встречается судак до 13+, но особи старше 10+ в уловах редки и основу промыслового стада составляют рыбы в 4+–7+ длиной 44–62 см и массой

1,2–3,5 кг (Журавлев, 2003). К концу первого лета жизни сеголетки достигают 12–17 см длины и 20–56 г массы. В конце первого года жизни молодь имеет в среднем 15 см длины и 40 г массы, в конце второго лета (1+) – соответственно 30 и 470, в 2+ – 43 и 1 200, в 3+ – 54 и 2 300, в 4+ – 63 и 3 600, в 5+ – 66 см длины и 5 100 г массы (Соловов, 1970). Молодь судака из устьевого участка Томи в 1+–4+ имеет 11–45 см длины и 30–650 г массы (Юракова, Попкова и др., 1983). В оз. Хорошее (север Кулунды) размеры судака в 1+ составляют 20 см длины и 114 г массы, в 2+ – соответственно 31 и 590, в 3+ – 38 и 925, в 4+ – 49 и 1 900 (Бабуева, 1989), в оз. Чаны в 1+ – 16 и 48, в 3+ – 36 и 667, в 6+ – 55 и 2 600, в 8+ – 63 см длины и 4 200 г массы (Воскобойников, Гундризер и др., 1986). В Новосибирском водохранилище судак до середины 1970-х гг. имел хорошие годовые приросты длины и массы (Феоктистов, 1972б), но затем его рост в этом водоеме замедлился: в 1988 г. длина особей в 1+ составляла 19 см, масса – 100 г, в 4+ – 43 см и 1 100 г, в 8+ – 54 см и 2 000 г, в 10+ – 60 см и 2 700 г (Визер, Померанцева и др., 1990).

Темп роста судака, как и многие другие черты его биологии, существенно зависит от условий обитания, прежде всего температурного режима и кормовой базы водоема (Танасийчук, 1974). Так, в сравнительно холодном и относительно малокормном Онежском озере судак в 1+ имеет 11 см длины, в 13+ – 60 см, в хорошо прогреваемой и высококормной дельте Кубани в 1+ – до 17 см, в 7+ – до 80 см длины (Фортунатова, Попова, 1973). В оз. Чаны прирост судака с 1+ до 2+ составляет 13 см и 294 г, с 4+ до 5+ – 6 см и 593 г, с 7+ до 8+ – 3 см и 819 г (Воскобойников, Гундризер и др., 1986).

Размножение. В водоемах на юге Европы судак половозрелым становится в 2+–3+ при достижении 35–40 см длины, в северных водоемах Европы – в 4+–6+ при 50 см длины (Фортунатова, Попова, 1973; Атлас пресноводных..., 2003). В верховьях Оби и в Новосибирском водохранилище судак созревает в 2+–3+ при достижении 32–41 см длины и 450–1 200 г массы (Феоктистов, 1966, 1970; Журавлев, 2003), в оз. Чаны – в 3+ (Попов, Воскобойников и др., 2005).

Нерест судака в Азовском море происходит с середины апреля до начала июня при температуре 17–18 °С, на севере Европы (Онежское озеро) – в середине июня при температуре воды 15–16 °С (Атлас пресноводных..., 2003). В верховьях Оби судак нерестится в конце апреля – начале мая, обычно в течение 5–10 суток при температуре воды 8–12 °С (Журавлев, 2003). Нерестилища расположены преимущественно в русле реки, а не в пойменных водоемах, как у большинства местных рыб, поэтому условия весеннего паводка не оказывают на воспроизводство судака существенного влияния (Соловов, 1971; Веснина, Журавлев и др., 1999). В Новосибирском водохранилище нерест судака начинается обычно во второй декаде мая при температуре воды

8 °С и продолжается 7–15 суток. Икра откладывается на глубине 1,5–7,0 м преимущественно на слабо заиленные остатки затопленных кустарников, на прикорневые части и корни тростника. Как и в верховьях Оби, условия паводка не влияют существенно на сроки и продолжительность нереста судака в этом водоеме (Феоктистов, 1970; Феоктистов, Трифонова и др., 1996). В оз. Чаны судак нерестится в третьей декаде мая на акватории Малых Чанов, на небольших глубинах (Воскобойников, Гундризер и др., 1986).

Плодовитость судака в Оби в зависимости от размеров рыб колеблется от 70 до 1 200 тыс. икринок. В Новосибирском водохранилище рыбы в 3+ откладывают от 87 до 609, в среднем – 440, в 4+ – 101–956, в среднем – 628, в 5+ – 495–1 136, в среднем – 857 тыс. икринок (Феоктистов, 1970; Феоктистов, Трифонова и др., 1996). Икринки бледно-желтого цвета, диаметром около миллиметра в ястыке перед выметом и около 1,5 мм – вскоре после попадания в воду. Инкубационный период при температуре 16–18 °С длится 5–6 суток, при 20–22 °С – 72–80 ч. Выклюнувшиеся личинки имеют длину 4,0–5,0 мм и на 6–7-е сутки начинают активно питаться (Фортунова, Попова, 1973; Атлас пресноводных..., 2003).

Сведения о поведении судака в период его размножения в водоемах бассейна Оби отсутствуют. В водоемах европейской части России самка судака откладывает икру в предварительно приготовленное ею гнездо: с помощью грудных и хвостового плавников она размывает грунт, обнажая корешки гидрофитов или растительные остатки. В процессе этой работы самки принимают вертикальное положение и на участках с небольшими глубинами из воды торчат хвосты рыб. Готовое гнездо имеет форму диска диаметром обычно 40–60 см, но иногда – до 1,5 м. В гнездах любого диаметра икра обнаруживается только в его центральной части, представляющей собой небольшое углубление с густой сетью хорошо промытых корешков гидрофитов или другого растительного субстрата. Центральная часть гнезда окаймлена хорошо промытым грунтом, нередко с многочисленными в нем пустыми раковинами моллюсков. Охраняет кладку икры самец судака, который в течение всего периода инкубации икры не питается, находится в непосредственной близости у гнезда, «чистит» его от ила и аэрирует движениями плавников и тела (Владимиров, Сухойван и др., 1963).

Питание. Молодь судака в первые месяцы жизни питается беспозвоночными планктона, но уже к концу первого лета жизни переходит на питание придонными ракообразными (мизидами, изоподами, бокоплавами) и молодь рыб. Взрослый судак питается преимущественно молодь и взрослыми особями рыб небольших размеров (Попова, 1979). В водоемах бассейна Оби в пище взрослого судака встречаются практически все виды рыб, но преобладают (по частоте встречаемости и удельному весу в желудочно-кишечном тракте) плотва, елец и окунь (Гундризер, Иогансен и др., 1984). В Новосибир-

ском водохранилище в пище судака из рыб доминируют плотва, молодь леща и судака (Феоктистов, 1970). Особенно активно поедает судак молодь своего вида в средней и нижней зонах этого водоема. Активно питается судак в водохранилище и ракообразными-акклиматизантами – байкальскими бокоплавами и, особенно, дальневосточными мизидами (Визер, 1998, 2006). В оз. Чаны судак потребляет в пищу плотву, окуня, молодь язя и серебряного карася (Воскобойников, Гундризер и др., 1986). В низовьях Оби заметную роль в питании судака играют сиговые рыбы (Стариков, Замятин, 1981).

Вылов. В водоемах Европы судак является одним из наиболее ценных промысловых видов рыб, особенно в крупных озерах, водохранилищах, дельтах рек и опресненных заливах морей. Однако в последние годы наблюдается повсеместное падение его уловов в связи с загрязнением водоемов и нерациональной эксплуатацией запасов (Атлас пресноводных..., 2003).

В верховьях Оби в пределах Алтайского края промысловые уловы судака не превышают 50–100 ц в год. Вылов судака в Новосибирском водохранилище начал учитываться промысловой статистикой с 1967 г., когда было добыто 37 ц этой рыбы. В последующие годы шло нарастание численности судака и в водохранилище, и в уловах. Максимальных значений уловы судака достигли в 1989 г. (2,4 тыс. ц) и 1990 г. (2,3 тыс. ц). В настоящее время вылов судака в водохранилище резко снизился в связи с его переловом, особенно старшевозрастных групп (Попов, Визер и др., 2000). По данным Верхнеобьрыбвода, в 2001 г. в этом водоеме было добыто 293 ц, в 2002 г. – 272, в 2003 г. – 430, в 2005 г. – 401 ц судака.

В оз. Чаны судак достиг промысловой численности и стал фигурировать в статистике вылова с 1975 г. В 1975–1984 гг. ежегодно добывалось от 2 до 226 ц, в 1985–1991 гг. – от 200 до 2 510, в 1992–2001 г. – от 128 до 800, в 2002 г. – 1 000 ц судака. Снижение уловов связано с теневым рынком реализации судака; его реальные уловы в озере составляют около 2 000 ц (Попов, Воскобойников и др., 2005).

ГЛАВА 16

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА ELEOTRIDIDAE – ГОЛОВЕШКОВЫЕ

16.1. Общая характеристика семейства

Рыбы семейства головешковые входят в состав подотряда бычки (Gobioidei) отряда окунеобразные. Для рыб подотряда характерным является наличие в спинном плавнике не более восьми слабых колючек, образование у многих видов присоски в результате срастания брюшных плавников, отсутствие у большинства видов плавательного пузыря. Это богатая видами (~ 600) группа небольших, главным образом морских прибрежных рыб, обитателей преимущественно тропических, в меньшей степени умеренных вод. К условиям жизни в пресных водах приспособилось небольшое число видов подотряда. В пресных водах России из семейства головешковых обитает только два вида – китайский элеотрис и головешка-ротан (Никольский, 1971; Атлас пресноводных..., 2003). Последний вид является случайным вселенцем некоторых водоемов Сибири.

16.2. Головешка-ротан – *Perccottus glenii* Dybowski, 1877

Характерные признаки. D_1 VI–VIII, D_2 I–II – 9–11, P I – (10) 12–13 (14), VI – 5, A I–III – 7–10. Жаберных тычинок – 9–13. Позвонков – 28–30. Кариотип: $2n = 44$, $NF = 44$. Тело спереди вальковатое, сзади сжатое. Голова большая. За головой горб. Рот конечный, большой и широкий. Нижняя челюсть выдается вперед (рис. 58). Зубы имеются на сошнике и челюстных

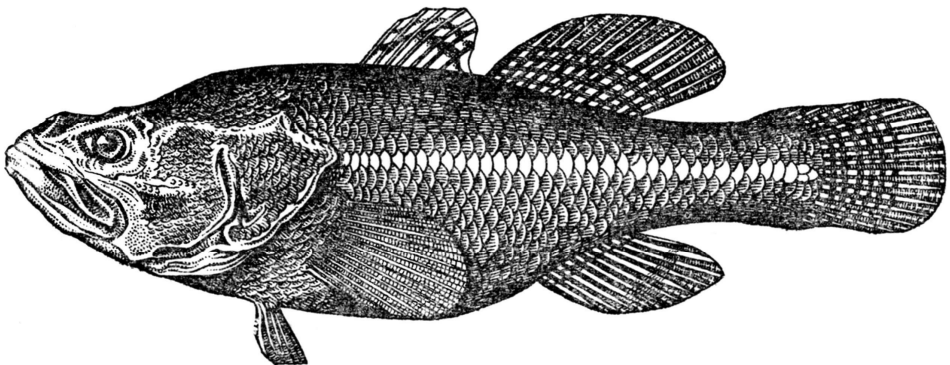


Рис. 58. Головешка-ротан

костях. Чешуя умеренной величины. Верх и бока головы покрыты чешуей. Предкрышка без шипа. Спинные плавники без колючек. У самцов они сближены, выше и ярче, чем у самок. Спина обычно черновато-зеленая, бока желтовато-зеленые, на боках – темно-бурые пятна неправильной формы. От рыла через глаз к концу предкрышки идет узкая темная полоса. В период размножения самцы становятся черными, на лбу появляется небольшое вздутие, на теле и непарных плавниках – сверкающие зеленые пятна (Еловенко, 1985; Голубцов, 1990; Атлас пресноводных..., 2003; Бознак, 2004).

Распространение. Естественный ареал ротана – бассейн Амура, на юг до Владивостока и п-ова Корея. В 1877 г. ротан был завезен в Европейскую часть России, в 1916 г. его вселили в садковый пруд под Петербургом, где он успешно прижился. В 1948 г. ротан вторично завезен из Амура в ряд прудов и озер Подмосковья. К концу XX в. он освоил многие водоемы бассейнов Балтийского, Белого, Каспийского и Черного морей. Встречается в мелких водоемах Московской, Ленинградской, Калининградской, Самарской и Нижегородской областей. В Волге ротан расселился от верховьев до Ивановского, Саратовского и Куйбышевского водохранилищ (Еловенко, 1985; Нелов, 1987; Рыбы Подмосковья, 1988; Евланов, Козловский и др., 1998; Атлас пресноводных..., 2003; Бознак, 2004). Повсеместен ротан в водоемах на юго-востоке Казахстана и на востоке Узбекистана (Пронин, Болонев и др., 2005).

На территории Сибири ротан встречается в оз. Большое Миассово (восточно-предгорный район Южного Урала) (Перескоков, 2004), в пойменных водоемах р. Омь (Бабуева, 2001а), в озерах, имеющих сток в р. Тобол (Мухачев, 2002; Терентьева, Мухачев, 2006) и в ряде озер на западе Новосибирской области (устное сообщение О. В. Трифоновой). В некоторых из указанных озер ротан многочислен и является объектом промыслового и любительского лова. Промысловым видом является он и в ряде озер Челябинской и Курганской областей (Терентьева, Мухачев, 2006). Летом 1998 г. несколько экземпляров ротана было поймано в пойменных озерах Оби в 100 км ниже слияния Бии и Катуня (Торопов, 2000). В настоящее время ротан встречается в пойменных водоемах на всем протяжении Верхней Оби (Журавлев, Ломодуров и др., 2006).

В 1990–1992 гг. ротан впервые отмечен в ряде водоемов Томска и особенно многочислен здесь в небольших, хорошо прогреваемых в летний период, малопроточных прудах пригородной зоны, в пойменных озерах в низовьях р. Томь. Помимо ротана, в этих водоемах обитают верховка, золотой и серебряный караси (Петлина, Рябова, 2004). Известен ротан и в ряде водоемов Кемеровской области (Острошабов, 2004).

В 1969 г. ротан случайно завезен вместе с сеголетками сазана из бассейна Амура в оз. Гусиное (бассейн Селенги). В настоящее время ротан населяет практически все водоемы в окрестностях Улан-Удэ, включая старицы Селенги. Северной границей распространения этого вида в Забайкалье является бассейн р. Турка, где ротан в массе встречается на мелководных участках. В 1978 г. ро-

тан впервые отмечен в устье Селенги и в Истокском и Посольском сорах Байкала; в настоящее время особенно многочислен на заросших участках проток и пойменных озер дельты Селенги и соров Селенгинского мелководья. Освоил ротан и высокоминерализованные (до 6,5 г / л) щелочные озера Оронгой и Сульфатное, расположенные в долине р. Селенга (Пронин, Болонев, 2005). В Байкале в районе Селенгинского мелководья ротан обитает до 30-метровой изобаты (Пронин, Селгби и др., 1998), на некоторых других участках озера – до глубины 75 м (Скрябин, 1997). В последние годы ротан начал активно осваивать западную часть озера, где регулярно встречается в бухте Большие Коты, в заливе Песчанка, близ устья р. Голоустная (Литвинов, 1990; Демин, 2001; Болонев, Пронин и др., 2002а, б; Аннотированный список..., 2004). Но в целом по бассейну Байкала численность этого вида рыб или стабилизировалась или (по западному побережью) снижается, основная причина чего – низкая температура воды в озере (Болонев, Пронин и др., 2002а, б; Пронин, Болонев, 2005; Пронин, Болонев и др., 2005). Вылавливаются отдельные особи ротана в Иркутском водохранилище (Купчинский, Купчинская, 2001).

Возраст и размеры. В Амуре и Байкале ротан живет до 8+ и достигает 25 см длины и 300 г массы (Скрябин, 1996). К концу первого года жизни он вырастает до 3–4 см длиной и 0,8 г массой, второго года – соответственно 6–7 и 4, третьего года – 9–11 и 11–12, четвертого года – 12–13 см длиной и 13–15 г массой. В оз. Круглое (Алтайский край) ротан в 2+ имеет в среднем 12–15 см длины и 62–146 г массы (Журавлев, Ломодуров и др., 2006). В водоемах Томска ротан живет до 5+; в 1+ самки достигают длины 8–9 см длины и 11–27 г массы, в 5+ – в среднем 125 мм и 94 г (Петлина, Рябова, 2004). Для сравнения: в некоторых водоемах в бассейне р. Вычегда особи ротана в 2+ имеют 6–10 см, в 4+ – 9–15 см длины (Бознак, 2004).

Экология. Головешка-ротан обычно обитает в стоячих водоемах: старицах рек, зарастающих и заболоченных озерах, прудах и болотах. Неприхотлив к условиям среды. Хорошо переносит дефицит кислорода в воде. Выдерживает почти полное высыхание и промерзание водоемов, зарываясь в ил. Ведет оседлый образ жизни. За добычей охотится из засады – густых зарослей подводной растительности. В придаточных водоемах Амура в конце декабря ротан скапливается в большом числе в полостях льда, заполненных воздушно-ледовой влажной массой. Полость в виде полусферы имеет диаметр от 20 см до 2 м. От верхней кромки льда до полусферы – 30–60 см. Температура в ней около 0–1 °С. Рыбы в таких полостях находятся в состоянии оцепенения и, будучи вынутыми, слегка шевелятся. При помещении в воду они быстроходят и начинают активно плавать. В природе ротан пробуждается от спячки в конце апреля. В водоемах европейской части России ротан в спячку не впадает и активен в течение всей зимы (Еловенко, 1985; Рыбы Подмоскovie, 1988; Соколов, 2001; Атлас пресноводных ..., 2003).

В Амуре ротан половозрелым становится в 2–3 года при длине около 6 см. Самка выметывает до 1 000 икринок. Нерест порционный и происходит в мае

– июле при температуре воды 15–20 °С. Икра откладывается на корневища растений, коряги, камни, на нижнюю поверхность плавающих предметов и листья водной растительности. Икринки удлиненной формы, размером $3,8 \times 1,3$ мм. К субстрату икринка приклеивается с помощью клейких ворсинок, расположенных на одном из ее концов. Икринки располагаются в один ряд, обычно близко к поверхности воды. При вылуплении личинки имеют длину 5,0–5,5 мм. Поскольку плавательный пузырь наполняется воздухом еще у эмбрионов в оболочке, личинки ротана не опускаются на дно и способны плавать в толще воды в более благоприятных условиях дыхания. Самец охраняет и икринки и личинок (Никольский, 1956, 1971).

В оз. Круглое (Алтайский край) ротан половозрелым становится в 2+; в преднерестовый период в яичниках рыб хорошо различимы икринки двух генераций диаметром 0,4–0,7 и 0,9–1,3 мм; ИАП, судя по незрелой икре, составляет 4 210–9 200 икринок (Журавлев, Ломодуров и др., 2006). В водоемах Томска самки ротана созревают в 3 года при достижении в среднем 10 см длины и 42 г массы. Нерест в течение года однократный и наблюдается в период с начала июня до конца июля – начала августа. ИАП колеблется от 560 до 2 459 икринок (Петлина, Рябова, 2004).

В Байкале ротан приступает к размножению в 2+ при достижении 7 см длины и 6 г массы, в оз. Гусиное – в 1+ при 4,5 см длины и 2 г массы. Способность к воспроизводству сохраняется до 8+. Первая порция икры выметывается в водоемах Селенги и сорах Байкала в течение июня, вторая – в конце июля – начале августа, третья порция, в отличие от ротана из Амура, не созревает. В первой порции у самок байкальского ротана в 2+ длиной 4–5 см насчитывается до 250 икринок, в 5+ длиной 10–12 см – до 5,4 тыс. икринок. Нередко икра откладывается на попавшие в водоем предметы: различные трубы, домашнюю посуду, обувь и т. п. Как и в Амуре, самец охраняет икру и личинок (Демин, 1997а; Скрыбин, 1997).

В водоемах Амура на вторые сутки после выклева личинки ротана начинают активно питаться мелкими, а затем и более крупными беспозвоночными планктона (Никольский, 1956). Взрослый ротан питается животными бентоса, реже – планктона, поедает икру и молодь рыб, в начале лета охотно поедает головастиков. Активно хищничает ротан во многих водоемах Европейской части России (Еловенко, 1985; Неелов, 1987; Рыбы Подмосковья, 1988; Евланов, Козловский и др., 1998). В оз. Круглое (Алтайский край) 5 из 10 просмотренных желудков ротана оказались пустыми, в остальных обнаружены остатки рыб, в том числе собственная молодь (Журавлев, Ломодуров и др., 2006). В озерно-речной системе Байкала молодь ротана питается зоопланктоном, особи в 1+ и старше – преимущественно личинками бентосных беспозвоночных. По мере увеличения размеров ротана в его пище все больший удельный вес занимают молодь и икра рыб. У взрослых рыб суточный рацион состоит нередко почти на 100 % из рыб, в том числе молоди омуля.

Сам ротан играет заметную роль в питании таких рыб Байкала, как щука, окунь, а также в питании многих видов птиц (Демин, 2001).

В связи с высокими приспособительными свойствами, ротан может широко распространиться как в самом Байкале (в его мелководной зоне), так и в других водоемах в бассейне этого озера. В 1990-е гг. на отдельных участках Посольского сора плотность этой рыбы достигала 95 экз. / м² (Скрябин, 1997). Ущерб, наносимый ротаном в Байкале в результате поедания им икры и молоди рыб-аборигенов, а также в результате конкуренции с байкальскими рыбами на почве питания, оценивался в 1980-е гг. в 2 200–5 000 ц рыбной продукции (Скрябин, 1997; Демин, 2001). Такая же ситуация в связи с увеличением численности и расширением ареала ротана может сложиться в недалеком будущем и во многих водоемах Западной Сибири.

РЫБЫ СЕМЕЙСТВА COTTIDAE – КЕРЧАКОВЫЕ

17.1. Общая характеристика семейства

Семейство керчаковые (по прежней классификации – семейство подкаменщики) входит в состав отряда скорпенообразные (Scorpaeniformes). Кроме керчаковых, в этот отряд включены семейства голомянковые (Comphoridae) и глубоководные широколобки (Abyssocottidae), представители которых (24 вида) обитают только в Байкале. Из семейства керчаковые 7 видов являются эндемиками Байкала, обыкновенный подкаменщик живет в водоемах Европы, амурская широколобка – в бассейне Амура, подкаменщик Черского и японский подкаменщик – в пресных водах бассейна Японского моря, сахалинский подкаменщик – в реках и опресненных участках тихоокеанского побережья вдоль берегов России, п-ова Корея, Японии, в реках Приморья и Сахалина, слизистый подкаменщик – в водоемах Восточной Чукотки и северных районов Северной Америки, песчаная широколобка – в бассейне Байкала, Ангаре и некоторых озерах Забайкалья, каменная широколобка – в Байкале и Енисее, пестроногий подкаменщик, сибирский подкаменщик и четырехрогий бычок – в водоемах Северной Азии, включая территорию Сибири. Еще четыре вида широколобок – желтокрылая, длиннокрылая, красная и большеголовая спорадически встречаются в верхнем течении Ангары (Никольский, 1971; Аннотированный каталог..., 1998; Куклин, 1999а, б; Атлас пресноводных..., 2003; Аннотированный список..., 2004). Желтокрылая широколобка до зарегулирования Ангары плотинами ГЭС встречалась в этой реки на всем ее протяжении (Мамонтов, 1977).

Обитание обыкновенного подкаменщика [*Cottus gobio* (Linnaeus, 1758)] в бассейне Оби – Иртыше, Катунь (Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Чабан, Богданов, 1960) и водоемах Ямала (Богданов, Богданова и др., 1997), ставится под сомнение (Решетников, Богуцкая и др., 1997). Требуется уточнение и указание на присутствие этого вида подкаменщиков в ихтиофауне бассейна р. Пясины (Савваитова, Пичугин и др., 1994; Разнообразие рыб..., 1999). В работах других авторов (Ольшанская, 1965; Лукьянчиков, 1967; Романов, 1980а, 1988а, 2004а, 2005; Сиделев, 1981; Романов, Тюльпанов, 1985), изучавших ихтиофауну Таймыра, обыкновенный подкаменщик не фигурирует.

17.2. Пестроногий подкаменщик – *Cottus poecilopus* Heckel, 1836

Характерные признаки. D₁ VII–X, D₂ – 16–19, P – 12–16, V I – 4, A – 11–15. Жаберных тычинок – 3–9. В канале боковой линии – 28 мелких пор.

Позвонков – 32–36. Кариотип: $2n = 48$, $NF = 56$. Туловище веретенообразное, равномерно удлинненное (рис. 59). Хвостовой стебель короткий и невысокий. Как и у всех других представителей семейства, чешуя отсутствует. Голова и рот большие. Передние ноздри в виде коротких, прямых трубочек. Глаза сравнительно маленькие. Челюсти сходной длины. Многочисленные и мелкие зубы имеются только на челюстях. На предкрышке – 2 шипа. Спинные плавники не соединены кожистой складкой. Второй спинной плавник длиннее анального, но примерно равной с ним высоты. Грудные плавники короткие, брюшные – длинные, доходят до анального отверстия, а у самцов заходят за него. Цвет тела оливково-зеленый, с бурыми пятнами (4–5) на боках, одно пятно – у основания хвостового плавника. На всех плавниках – поперечные темные полосы. Первый спинной плавник имеет оранжевую кайму. Рыба обладает способностью в течение нескольких секунд менять окраску тела под цвет окружающего грунта (явление «активной мимикрии») (Берг, 1949б; Кириллов, 1972; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Атлас пресноводных..., 2003).

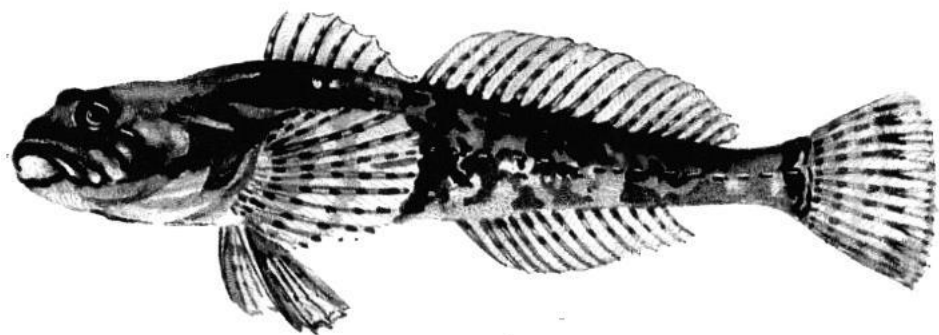


Рис. 59. Пестроногий подкаменщик

Распространение. Обитает пестроногий подкаменщик в реках и проточных озерах с холодной водой и высоким содержанием в ней кислорода. Селится на участках с песчаным или галечным грунтом и ведет малоподвижный образ жизни, в случае опасности прячется под камнями. Встречается в верховьях Дуная, Днестра, в бассейне Балтийского моря. Отсутствует в бассейне Волги и Урала (Зиновьев, 1963; Слынько, Кияшко и др., 2000). Широко распространен в бассейне Северного Ледовитого океана от Скандинавии до Чаунской губы и в бассейне Тихого океана от Камчатки и Охотского моря до п-ова Корея (Черешнев, 1996а, б; Кириллов, 1972; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Атлас пресноводных..., 2003). Обитает в бассейне Амура (Николаевский, 1980; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Атлас пресноводных..., 2003).

дырского бассейна (Черешнев, Шестаков и др., 2001), Сахалина (Сафронов, Никифоров, 2003) и Курильских о-вов (Шедько, 2002).

В Сибири пестроногий подкаменщик повсеместен, но отсутствует в Байкале. В бассейне Оби известен от верховьев до Обской губы (Гундризер, 1963; Гундризер, Иоганзен и др., 1984; Веснина, Журавлев и др., 1999; Бабуева, 2001б, 2005). В Горном Алтае обитает в оз. Телецкое, реках Башкаус, Чулышман, Урсул, на всем протяжении Бии и Катуня и в их наиболее крупных притоках. Отсутствует этот подкаменщик в ряде крупных предгорных озер Алтая (Белое, Кольванское), но живет в проточных родниковых озерах нижнего течения Катуня (Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Попов, 2000а, 2002а, 2005; Кучин, 2001; Попов, Ермолаева и др., 2003). Не указан пестроногий подкаменщик в списке рыб Ямала (Богданов, Богданова, 2000; Богданов, 2001) и бассейна Надыма (Коломин, 1974а), но, вероятнее всего, обитает и здесь.

В бассейне Енисея пестроногий подкаменщик распространен широко, в том числе живет в водоемах Тувы (Гундризер, 1975), в притоках Верхнего Енисея, в Ангаре, Подкаменной и Нижней Тунгусках, Курейке, Хантайке, Пясине. Есть в озерах плато Путорана и в Норило-Пясинской системе озер (Ольшанская, 1965; Коряков, Сиделев, 1976; Романов, 1988а; Попов, 1990а; Савваитова, Пичугин и др., 1994; Разнообразии рыб..., 1999; Вышегородцев, 2000).

Указание на обитание пестроногого подкаменщика в бассейне оз. Хантайское (Михалев, 1966), исследованиями В. И. Романова (2004а) не подтвердилось. Не отмечен этот подкаменщик в притоках левобережья Енисея, но, видимо, обитает здесь. Не обнаружен он и в бассейне Хатанги (Лукьянченко, 1967) и в оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, Тюльпанов, 1985).

Отсутствует пестроногий подкаменщик в Байкале, но встречается в водоемах на его водосборе (Богданов, 1996, 2000; Биоразнообразии байкальской..., 1999). Известен этот вид рыб в бассейнах всех рек Восточной Сибири – от Лены до Колымы включительно, в том числе во многих олиготрофных озерах (Кириллов, 1972; Калашников, 1978; Карасев, 1987). В Колыме редок (Новиков, 1966).

Возраст и размеры. Продолжительность жизни пестроногого подкаменщика – 6–7 лет. Максимальная длина – около 15 см. В оз. Телецкое особи в 2+–5+ достигают 2,8–7,0 см длины и 0,7–12 г массы. Самцы крупнее самок (Гундризер, Иоганзен и др., 1981). В озерах северного Забайкалья пестроногий подкаменщик в 6+ имеет 11–12 см длины и 16–17 г массы. В олиготрофных малокормных озерах Леприндо и Леприндокан (бассейн р. Чара) пестроногий подкаменщик растет, как и в аналогичного типа водоемах Горного Алтая и Саян (Гундризер, 1975, 1978а), медленно (Богданов, 2000). В р. Оленек встречаются подкаменщики длиной до 11 см (Кириллов, 1972). В Амуре особи в 1+ достигают длины 4–5 см, в 2+ – 7 см (Никольский, 1956).

Размножение. Половозрелым пестроногий подкаменщик становится в 3+, реже – в 4+, в некоторых озерах – на год раньше (Скрябин, 1997). В водоемах горного и равнинного Алтая нерестится в мае (Кучин, 2001), в реках и озерах северного Забайкалья – в период распаления льда и во время половодья, в бассейне Витима – в первой половине июня (Калашников, 1978).

Плодовитость пестроногого подкаменщика невысокая: в реках северного Забайкалья 108–336, в среднем – 197 икринок, в оз. Большое Леприндо – 59–79, в среднем – 69, в оз. Леприндокан – 45–149 (Богданов, 2000), в бассейне Лены – от 194 до 474 икринок (Кириллов, 1972).

Икра у пестроногого подкаменщика светло-желтая, клейкая, диаметр икринок – около 2,0–2,3 мм. Икра откладывается на нижнюю плоскую поверхность камня в так называемое гнездо, которое представляет собой пространство между неплотно лежащими, преимущественно неокатанными камнями либо между крупным плоским камнем и подстилающим его субстратом (мелкой галькой, гравием или песком). Самец привлекает к гнезду нескольких самок и охраняет отложенные ими икринки. Личинки ведут донный образ жизни и прячутся под камнями. В отличие от взрослых особей, они предпочитают участки рек с более быстрым течением (Богданов, 2000).

Питание. Основу питания молоди пестроногого подкаменщика составляют организмы зоопланктона и мелкие формы зообентоса. Взрослые особи питаются зообентосом, икрой и молодьёй рыб, в том числе своего вида. Встречаются в пище этого подкаменщика и придонные ракообразные, личинки жуков-плавунцов, попадающие в воду дождевые черви (Кириллов, 1972; Карасев, 1987; Черешнев, 1996а; Богданов, 2000).

Промыслового значения пестроногий подкаменщик не имеет. Является объектом питания хищных рыб.

17.3. Сибирский подкаменщик – *Cottus sibiricus* Kessler, 1899

Характерные признаки. D₁ VII-IX, D₂ – 16–19, P – 15–16, V I – 4, A – 12–14 (16). Жаберных тычинок – 6. В канале боковой линии – 40 пор, на подбородке – одна пора. Формы тела близки к таковым пестроногого подкаменщика. Голова хорошо вооружена: на предкрышке – 3 шипа. Рот большой. Многочисленные зубы только на челюстях. Глаза маленькие, межглазничный промежуток широкий. Обычно кожа на голове, спине и боках выше боковой линии густо покрыта костными шипиками. Грудные плавники короткие, оканчиваются на вертикали первых лучей D₂. Брюшные плавники длинные и, как правило, доходят до анального отверстия. Спинные плавники соединяются друг с другом; второй спинной плавник длиннее анального (рис. 60). Лучи в плавниках (кроме хвостового) неветвистые и толстые. Подвиды не описаны (Кириллов, 1972; Гундризер, Иоганзен и др., 1981; Атлас пресноводных..., 2003).

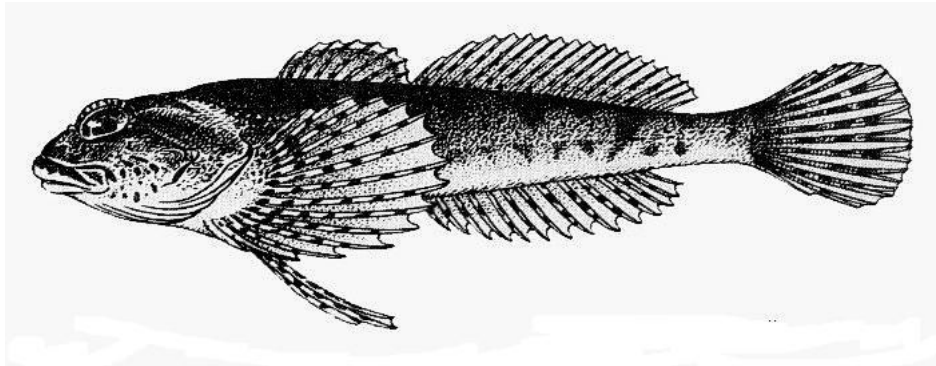


Рис. 60. Сибирский подкаменщик

Распространение и миграции. В реках, озерах и водохранилищах Сибири сибирский подкаменщик обитает от Оби до Яны включительно. Восточнее Яны, в бассейне Амура, на Сахалине и Курильских о-вах не обнаружен (Кириллов, 1972; Черешнев, 1992, 1996*a*, *б*; Черешнев, Шестаков и др., 2001; Шедько, 2002; Сафронов, Никифоров, 2003).

В бассейне Оби сибирский подкаменщик известен от истоков до Обской губы включительно. В Горном Алтае живет в оз. Телецкое, реках Бия, Катунь и их притоках. Есть в реках Ямала. Нет этого подкаменщика в бессточных озерах Обь-Иртышского междуречья (Гундризер, 1963; Гундризер, Иоганзен и др., 1981, 1984; Веснина, Журавлев и др., 1999; Богданов, Богданова, 2000; Гундризер, Залозный и др., 2000; Бабуева, 2001*a*; Богданов, 2001; Журавлев, 2003). Не указан он в списке видов рыб Надыма, но, возможно, обитает и в этой реке (Коломин, 1974*a*).

В бассейне Енисея сибирский подкаменщик распространен от верховьев до Енисейского залива, обитает во всех притоках среднего и нижнего течения Енисея и во всех енисейских водохранилищах. Есть в озерно-речной системе плато Путорана, в бассейне Пясины, в оз. Таймыр. Известен в Хатанге и Котуе (Михин, 1955; Подлесный, 1958; Ольшанская, 1965; Лукьянчиков, 1967; Мамонтов, 1977; Попов, 1978*a*, 1986, 1990*a*; Попов, 1980*a*, 1983; Сиделев, 1981; Романов, Тюльпанов, 1985; Скрябин, Воробьева, 1987; Романов, 1988*a*, 2004*a*, 2005; Савваитова, Пичугин и др., 1994; Куклин, 1996; Разнообразие рыб..., 1999; Чупров, Вышегородцев и др., 2001). Отсутствует этот подкаменщик в большинстве олиготрофных озер Тувы (Гундризер, 1975).

В Байкале сибирский подкаменщик не живет, но в его притоках встречается (Карасев, 1987; Биоразнообразие байкальской..., 1999; Богданов, 2000), сравнительно многочислен в крупных притоках верховьев Ангары, стекающих с гор Восточного Саяна – реках Иркут, Китой, Белая и др. (Богданов, 1996). В бассейне Лены повсеместен, достигая верховьев рек и ручьев, но везде малочислен (Калашников, 1978; Карасев, 1987).

Для сибирского подкаменщика, как и для других подкаменщиков, характерны небольшие по протяженности миграции: весной – нерестовые, осенью – зимовальные (Богданов, 2000; Атлас пресноводных..., 2003). В Ангаре сибирский подкаменщик в зимнее время концентрируется на наиболее глубоких, непромерзающих участках рек и проточных озерах. В конце апреля, после вскрытия рек, поднимается с мест зимовки в верховья указанных выше притоков Ангары и притоки второго порядка. После нереста часть производителей остается в местах размножения, другая часть скатывается в июне в крупные притоки (Богданов, 1996).

Возраст и размеры. В оз. Телецкое предельный возраст сибирского подкаменщика – 10 лет (Гундризер, Иоганзен и др., 1981), в бассейне Ангары – 9, Лены – 11 (Кириллов, 1972; Богданов, 2000). В оз. Телецкое особи в 3+ имеют 5 см длины и 2,5 г массы, в 6+ – 9 см и 16 г, в 9+ – 12 см и 43 г., в р. Бия в 3+ – 4 см и 10 г, в 6+ – 9 см длины и 19 г массы (Журавлев, 1996, 2003). В низовьях Катуня вылавливали сибирского подкаменщика длиной до 12–14 см и массой от 20 до 35 г (Кучин, 2001). В Турухане подкаменщики длиной 12 см имели 25 г массы (Головко, 1971а, б). В верховьях Ангары, включая притоки, сибирский подкаменщик живет 6–7, редко – 9 лет и достигает 14 см длины и 43 г массы; в притоке Ангары – р. Олха особи в 1+ имеют 6 см длины и 2,4 г массы, в 3+ – соответственно 9 и 7,6, в 5+ – 11 и 16,6, в 7+ – 13 и 32,8, в р. Иркут в 3+ – 8,6 и 7,1, в 5+ – 11 и 18,6, в 7+ – 13 см длины и 43,8 г массы; близкие к приведенным размеры имеет подкаменщик из р. Белая (Богданов, 1996). В бассейне Лены сибирский подкаменщик вырастает до 16 см длиной и 62 г массой (Богданов, 2000).

Экология. Обитает сибирский подкаменщик в реках горного и полугорного характера, в олиготрофных озерах. Ведет придонный и донный образ жизни, предпочитая участки с галечным и каменисто-галечным субстратом. На биотопах с песчаным и илистым дном не селится. О миграциях сказано выше. Половозрелым становится в Ангаре в 3+–4+, в бассейне Лены – в 4+–5+. Характер нереста схож с таковым пестроногого подкаменщика. Плодовитость в Верхней Ангаре и ее притоках колеблется в пределах 126–160 икринок, в бассейне Лены в 4+–6+ составляет 209–614, в среднем – 355 икринок. Нерестится в Ангаре в первой декаде мая, преимущественно в притоках, на каменистых грунтах. Икра откладывается в гнездо, которое представляет собой пространство под крупным камнем с плоским основанием и которое располагается на глубине от 30 см и более. Кладка икры охраняется самцом. Оплодотворенная икра развивается около 13 суток (Богданов, 1996, 2000). В оз. Томмот (бассейн Хатанги) сибирский подкаменщик размножается в середине июля, диаметр выметанных икринок – 3–4 мм (Романов, 2000б).

Питается сибирский подкаменщик беспозвоночными бентоса (личинки насекомых, моллюски, олигохеты, пиявки и др.) и рачками нектобентоса, при этом наблюдается высокая степень избирательности. Так, в верховьях Ангары основными объектами питания этого подкаменщика являются личинки ручейников родов *Stenopsyche* и *Hydropsyche* и веснянок *Perlidae* и *Perlodidae*, второстепенными – личинки поденок и хирономид. Массовое хищничество наблюдается только в местах совместного обитания подкаменщика с каменной широколобкой и носит сезонный характер. Каннибализм в этом районе обитания подкаменщика редок (0,9 % встречаемости) (Богданов, 1996). Хищничество отмечено и у сибирского подкаменщика из водоемов бассейна Лены (от 5,3 до 38 % встречаемости) (Богданов, 2000). В оз. Телецкое в содержимом желудочно-кишечных трактов этого подкаменщика обнаружена икра рыб (Гундризер, Иоганзен и др., 1981). Сам сибирский подкаменщик – объект питания хищных рыб Сибири.

Сибирский подкаменщик вылавливается в небольшой степени рыбаками-любителями и объектом промыслового лова не является. Его численность в большинстве водоемов Сибири находится в соответствии с природными условиями обитания.

17.4. Песчаная широколобка – *Leocottus kesslerii* (Dybowski, 1874)

Характерные признаки. D₁ VII–IX, D₂ – (17) 18–20 (21), P – 17–19, V – 14, A – 20–22. Жаберных тычинок – 4–6. В боковой линии – 36–42 мелких пор. Позвонков – 38–39. От всех других донных подкаменщиков Палеарктики отличается длинным анальным плавником, от байкальских подкаменщиков – наличием полной боковой линии. Тело песчаной широколобки равномерно удлинненное, хвостовой стебель короткий (рис. 61). Кожа покрыта очень мелкими, редко сидящими шипиками. Окраска тела оливково-серая, с темными пятнами на боках. Длина головы почти равна ее ширине. Верхняя челюсть немного выдается вперед, угол рта достигает вертикали переднего края глаза. Межглазничное расстояние узкое. Плавники, кроме брюшных и анального, имеют поперечные полосы. У половозрелых самцов первый спинной плавник со светлой каймой. Грудные плавники заканчиваются на вертикали первого луча второго спинного плавника. Брюшные плавники длинные и достигают анального отверстия. В нерестовый период самцы имеют более крупные размеры, массивные кости, высокие спинные и анальный плавники (Берг, 1949б; Талиев, 1955; Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип: 2n = 48, NF = 58 (Сиделева, Природина и др., 1995). Выделяют два подвида: *L. kesslerii arachlensis* (Tarchova, 1962) – арахлейская песчаная широколобка, обитает в оз. Арахлей, и *L. kesslerii gussinensis* (Tarchova, 1962) – гусиноозерская песчаная широколобка из р. Селенга и оз. Гусиное (южное Забайкалье) (Тархова, 1962; Карасев, 1987).

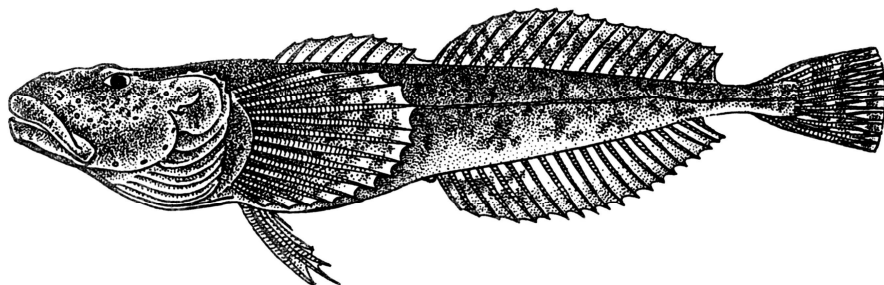


Рис. 61. Песчаная широколобка

Распространение. Обитает в литоральной зоне по всему побережью Байкала до глубины 50–70 м, изредка – до 170 м, обычна в хорошо прогреваемых заливах-сорах, заходит в крупные притоки озера, известна в озерах Забайкалья – Кулинда, Гусиное, Арахлей, Цайдамские. В Ангаре песчаная широколобка селится как в самой реке, так и в ее притоках и в водохранилищах, предпочитая участки с илистыми и каменисто-песчаными грунтами (Богданов, 1996; Атлас пресноводных..., 2003). В пределах Восточной Сибири отсутствует (Кириллов, 1972; Скрябин, 1977; Сиделева, 1982).

Экология. В Байкале песчаная широколобка живет до 7 лет, достигая 14 см длины и 20–25 г массы, в Ангаре вылавливались особи до 5+, длиной до 13 см и массой до 42,5 г (Богданов, 1996; Атлас пресноводных..., 2003).

В Байкале песчаная широколобка половозрелой становится в 2+–3+ при достижении 54 мм длины. Перед нерестом совершает медленные миграции вдоль берегов над глубинами 3–5 м. Нерестится с конца мая до середины июля на каменистых биотопах на глубине от 10 см до 6 м при температуре воды 4–5 °С. Выметывает от 1,4 до 10 тыс. икринок, диаметр которых составляет 0,9–1,1 мм. Икринки склеиваются между собой и вся кладка в виде лепешки неправильной формы приклеивается к нижней стороне камней на глубине 1–5 м. Икра имеет светло-желтый цвет, в ней очень много жира. После нереста самки уходят на большие глубины, а самцы остаются и охраняют кладки. Изредка встречаются кладки, в которых отложена икра и песчаной и каменной широколобок или песчаной и желтокрылой широколобок. В этих случаях кладку охраняет наиболее крупный самец песчаной широколобки. Развитие икринок песчаной широколобки продолжается 30–50 суток. Выклюнувшиеся личинки длиной 5,2–5,4 мм ведут пелагический образ жизни. По достижении длины 19–22 мм мальки покидают пелагиаль и опускаются в придонные слои воды. Взрослые особи являются типичными обитателями донных биоценозов (Черняев, 1977; Сиделева, Нагорный, 1985; Сорокин, Сорокина, 1991).

Питается песчаная широколобка амфиподами, личинками хирономид и ручейников, в меньшей степени – олигохетами, моллюсками, остракодами,

рыбами (чаще своего вида) и их икрой, гидрофитами. На Селенгинском мелководье молодь песчаной широколобки потребляет в основном планктон, взрослые особи – амфипод, изредка в желудках рыб встречаются жуки, личинки хирономид, олигохеты и полихеты. Роль жуков и хирономид в питании широколобки по мере ее роста увеличивается. Рыбы в питании этого бычка играют небольшую роль. Зимой пищу широколобки на 90–100 % составляют амфиподы (Базикалова, Вилисова, 1959; Устюжанина-Гурова, 1971б).

17.5. Каменная широколобка – *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874)

Характерные признаки. D_1 VII–IX, D_2 – 15–19, P – 16–17, V I – 4, A – 12–14. Боковая линия обычно оканчивается в области второй половины D_2 и имеет 11–17 мелких пор. Жаберные тычинки бугорковидные, с шипиками на конце, в числе – 6–7. Позвонков – 33–35 (Галиев, 1955; Атлас пресноводных..., 2003). Кариотип: $2n = 48$, $NF = 62$ (Сиделева, Природина и др., 1995). Тело голое, мелкие шипики имеются лишь под грудными плавниками. Межаберный промежуток широкий. Голова составляет четверть длины тела, ее ширина примерно равна ее длине. Глаза выпуклые и приподняты над лбом (рис. 62). Высота хвостового стебля составляет половину его длины. Окраска тела оливково-зеленая, по бокам с темно-зелеными и темно-бурыми пятнами неправильной формы. Плавники без поперечных полос, у половозрелых самцов на первом спинном плавнике имеется черное пятно. Спинные плавники сближены и соединены между собой низкой кожистой складкой.

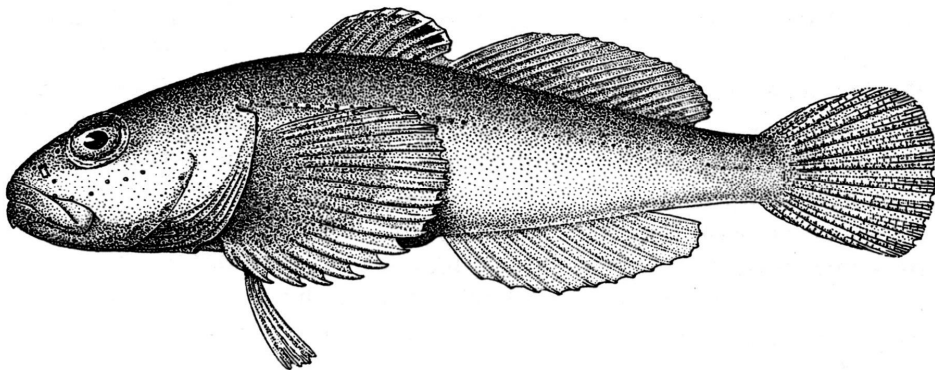


Рис. 62. Каменная широколобка

Брюшные плавники светлые и не доходят до анального отверстия, их длина примерно равна длине хвостового стебля (Галиев, 1955; Атлас пресноводных..., 2003). Каменная широколобка из оз. Верхняя Агата (плато Путорана)

выделена в ранг подвида *P. knerii putorania* (Korjakov et Sidelev, 1976) (Коряков, Сиделев, 1976).

Распространение. Обитает в Байкале на глубине до 50–70 м, одиночные особи встречаются до глубины 150 м. Заходит во все притоки озера, известна в озерах Грамнинские, Кулинда и Верхнее. Обычна, но немногочисленна в Ангаре и ангарских водохранилищах. Встречается в русле Енисея, включая его верхний участок. Широко распространена в водоемах Тувы. Есть в озерах плато Путорана. В оз. Хантайское населяет участки литорали вблизи притоков. В бассейне Лены и далее на восток отсутствует (Талиев, 1955; Хохлова, 1967; Кириллов, 1972; Коряков, Сиделев, 1976; Романов, 1988a, 2004a; Гундризер, 1975; Богданов, 1996; Скрябин, 1997; Атлас пресноводных..., 2003).

Возраст и размеры. Продолжительность жизни каменной широколобки – обычно 5–6, реже – 8 лет, предельная длина – 14,5 см, масса – 47 г. Самцы крупнее самок. В Байкале масса рыб не превышает 15–20 г, в озерах плато Путорана – 3 г. В притоках Байкала растет медленно, достигая в 1+ – 5 см, в 2+ – 6 см, в 3+ – 7 см. В водоемах бассейна Ангары встречаются особи до 5–6, реже – 8 лет, вырастая до 12 см длины и 46 г массы. В верховьях Ангары размеры каменной широколобки равны: в 1+ – 3,8 см длины и 0,8 г массы, в 3+ – соответственно 8,2 и 7,8, в 5+ – 10 и 16,9, в 7+ – 12 и 31,5; в р. Белая в 1+ – 6 и 2,2, в 3+ – 8 см длины и 7,3 г массы (Талиев, 1955; Коряков, Сиделев, 1976; Богданов, 1996).

Экология. В Байкале с конца лета и до весны каменная широколобка держится на глубине более 10 м, с начала ледохода и до середины лета – на мелководье, откуда заходит в устьевые участки притоков. Половозрелой становится в 3+. Нерест проходит с конца мая до середины июля на глубине от 10 см до 5 м при температуре воды 6–10 °С. Плодовитость у рыб из северной зоны озера – 188–624, в среднем – 558 икринок, из южной зоны – 105–173, в среднем – 139 икринок. Средний диаметр выметанных икринок – от 2 до 2,6 мм. Они содержат каратиноидные дыхательные пигменты, в связи с чем цвет икринок варьирует у разных особей от красно-оранжевого до красно-фиолетового. Икра откладывается на нижнюю сторону крупных камней, на квадратный метр которых может находиться до 60 кладок икры и более. После нереста самки покидают гнездо, а самцы охраняют икру и аэрируют ее движениями грудных плавников. После вылупления личинок они также уходят. Без надзора самца кладка икры погибает от заиления или ее съедают хищные беспозвоночные или рыбы. Развитие оплодотворенных икринок при температуре 5–8 °С длится 28–32 суток. Личинки выклеваются с большим запасом желтка (более трети массы тела) и с хорошо сформированными лучами в непарных плавниках. Они ведут ночной образ жизни в прибрежной зоне Байкала, на глубине до 5–6 м и уже через 6–7 суток после вылупления переходят на внешнее питание. К концу

первого года жизни их длина достигает 5 см (Талиев, 1955; Сиделева, Нагорный, 1985; Сорокин, Сорокина, 1991; Богданов, 2000).

В водоемах Тувы и в Ангаре каменная широколобка становится половозрелой также в 3+. Нерестится в озерах Тувы во второй половине мая – начале июня в прибрежной зоне на каменистом грунте, самки в 3+ откладывают от 300 до 430 икринок (Гундризер, 1975). В Ангаре и ее притоках каменная широколобка созревает в 1+–2+, нерестится на каменистых участках дна в мае–июне, в гнезде – до пяти кладок, общая численность икринок в которых колеблется от 112 до 1 125 шт., инкубационный период – 28–32 суток (Талиев, 1955; Богданов, 1996). В оз. Агата плодовитость этой рыбы – от 100 до 750 икринок, личинки выклеваются во второй декаде августа и имеют длину 7,0–7,3 мм (Коряков, Сиделев, 1976; Богданов, 2000).

Молодь каменной широколобки ведет придонный образ жизни и питается циклопами и рачками нектобентоса. В Байкале основу питания взрослых особей составляют амфиподы (до 37–100 % массы пищевого комка), в меньшей степени – личинки хирономид (Устюжанина-Гурова, 1971а; Богданов, 2000). Во время нереста эта широколобка активно поедает собственную икру. Но в целом, хищничество развито у нее в меньшей степени, чем у подкаменщиков. В Ангаре характер питания каменной широколобки схож с таковым песчаной широколобки, обитающей в этой реке. Однако если у песчаной широколобки рыбы составляют до 66 % пищевого комка, то у каменной широколобки – не более 5,3 %. Конкуренция на почве питания снижается между этими видами широколобок в Ангаре и в силу того, что обитают они на разных типах грунтов, участки которых, как правило, разобщены. Также за счет биотопической изоляции снижается в этой реке пищевая конкуренция между каменной широколобкой и сибирским подкаменщиком (Богданов, 1996).

Каменная широколобка играет важную роль в питании таких рыб, как таймень, ленок, черный байкальский хариус, налим (Богданов, 2000; Атлас пресноводных..., 2003).

17.6. Четырехрогий бычок, или рогатка – *Trigloopsis quadricornis* (Linnaeus, 1758)

Характерные признаки. D₁ VI–X, D₂ – (12) 13–17, P – 14–18, V I – 3, A – (12) 13–17. Жаберных тычинок – 6–10. Боковая линия неполная, в ней – от 28 до 48 пор. Позвонков – 37–43. Тело голое, невысокое, впереди немного уплощенное. Голова небольшая, хорошо вооруженная, ее длина составляет около 30 % длины тела. На предкрышке имеются 4 хорошо развитых шипа. Межаберные перепонки в виде свободной складки поперек межаберного промежутка. Окраска тела темно-серая, иногда с неясно выраженными пятнами на спине и светлая на брюшке. На плавниках черные поперечные полосы или

пятна (рис. 63). Второй спинной плавник сильно удлиннен и заканчивается на одной вертикали с анальным плавником (Берг, 1949б; Кириллов, 1972; Нелов, 1979; Разнообразие рыб..., 1999; Атлас пресноводных..., 2003).

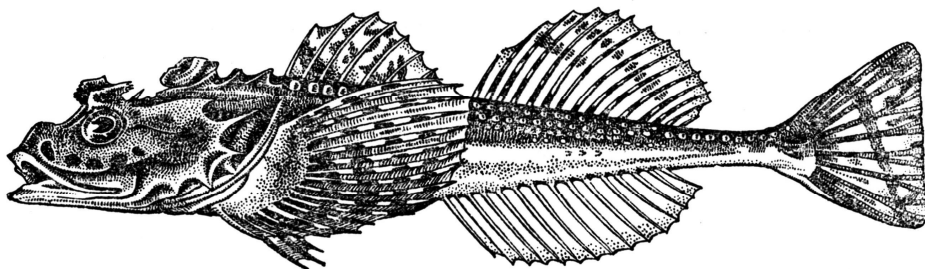


Рис. 63. Четырехрогий бычок, или рогатка

Распространение. Арктический циркумполярный вид. В пределах России рогатка обитает в устьях рек, впадающих в Северный Ледовитый океан. Обычна в Балтийском и Белом морях, известна в озерах Карелии, в Ладожском и Онежском озерах, встречается в реках Невы и Нарвы (Атлас пресноводных..., 2003).

В Сибири четырехрогий бычок известен в дельтах всех крупных рек, впадающих в Северный Ледовитый океан и подверженных воздействию морских вод. Обитает на устьевых участках рек островов этого океана: Вайгач, Шокальского, Северная Земля, Новосибирские острова (Михин, 1940, 1941; Кириллов, 1955; Бурмакин, 1957; Михалев, 1962, 1964; Кириллов, 1972; Криницын, 1989). Южнее Берингова пролива известен только до Анадырского лимана (Черешнев, 1992, 1996б).

Живет рогатка в Обской губе и в некоторых впадающих в губу реках Ямала (Богданов, Богданова, 2000; Богданов, 2001). Не обнаружен четырехрогий бычок в озерах на юге плато Путорана (Сиделев, 1981), но известен севернее – в оз. Большое Хантайское (Рогожин, 1967; Романов, 1988а, 2004а), в Норильских озерах (Лабаз, Лама, Кета, Глубокое, Мелкое и др.), в Пясине (Михалев, 1964; Ольшанская, 1965; Савваитова, Пичугин и др., 1994) и оз. Таймыр (Михин, 1955; Разнообразие рыб..., 1999). В бассейне Хатанги обитает только в заливе, губе и частично в дельте (Лукиянченко, 1967).

Возраст и размеры. Продолжительность жизни – 10 и более лет (Берг, 1949б; Атлас пресноводных..., 2003; Разнообразие рыб..., 1999). В морских водах достигает 40 см длины и 500 г массы. В пресных водах рогатка растет медленнее и в 4+–5+ имеет 20–22 см длины, в 6+–7+ – 24–27 см длины и 150–200 г массы. В Енисейском заливе рогатка вырастает до 25 см длины и 320 г массы (Подлесный, 1958; Криницын, 1989). В Хатангском за-

ливе, губе и дельте Хатанги этот бычок в 4+ имеет 23 см длины и 95 г массы, в 7+ – 26 см и 140 г, в 10+ – 30 см длины и 190 г массы. В уловах из р. Оленек особи рогатки длиной 25 см имели массу 325 г (Кириллов, 1972).

Экология. В Енисейском заливе летом рогатка нагуливается в опресненной прибрежной зоне, в устьях впадающих в залив рек, зимой уходит на глубокие участки залива с соленостью воды до 27 ‰ (Вышегородцев, 2000). В прибрежной зоне морей, омывающих Якутию, встречается до изобаты в 10 м (Кириллов, 1972).

В пределах ареала половая зрелость у самцов рогатки наступает в 1+–2+, у самок – в 2+–3+ (Атлас пресноводных..., 2003). В Хатангском заливе, губе и дельте Хатанги рогатка созревает в 3+–4+. Нерест ее здесь происходит подо льдом со второй половины декабря до середины февраля при температуре воды – 1–1,2 °С на глубине 1–1,5 м. Икра откладывается на камни среди бурых водорослей и имеет темно-оливковый цвет. Плодовитость рыб в 6+ – в среднем 2,8, в 8+ – 4,1 тыс. икринок диаметром около 2 мм. Вылупление личинок происходит в мае, к августу они достигают 20–22 мм длины (Лукуянчиков, 1967). В Якутии четырехрогий бычок половозрелым становится в 2+– 4+. В бухте Тикси нерестится в декабре–январе. Икра откладывается на глубине около 3 м на каменисто-галечный грунт. Плодовитость колеблется от 3,4 до 47 тыс. икринок, диаметр которых на V стадии зрелости гонад – около 3 мм (Кириллов, 1972).

Молодь рогатки питается зоопланктоном и зообентосом. Пища взрослых особей в Хатангском заливе до 90 % состоит из морского таракана (*Mesidothea entomon*), бокоплавов и моллюсков, а также из молоди сиговых и собственного вида. В низовьях р. Оленек бычок питается морским тараканом, мизидами, бокоплавами, рыбами и в небольшой степени гидрофитами. В период нереста рогатка питается (Лукуянчиков, 1967).

Кроме номинативного вида в водоемах Таймырского полуострова – в бассейнах рек Хантайка и Пясины, а также в р. Боганида (бассейн Хатанги) ряд авторов (Михалев, 1962, 1964; Савваитова, Пичугин и др., 1994; Разнообразие рыб..., 1999), выделяют подвид ледовитоморской рогатки Кравчука [*Trigloporus quadricornis krawtchuki* (Michalev, 1962)], которая отличается от ледовитоморской формы по ряду меристических и пластических признаков, является сугубо пресноводной, в оз. Кета в 3+–10+ достигает 6,5–22 см длины и 1,5–57 г массы. По мнению Ю. В. Михалева (1964), в этом водоеме рогатка является живородящей – в половых путях самки развивается до 10 икринок, выклев личинок из которых происходит, вероятно, в июне, после распаления льда. У самцов рогатки Кравчука у анального отверстия имеется небольшой вырост, который, возможно, является копулятивным органом (Разнообразие рыб..., 1999). Основу питания пресноводной рогатки составляют ракообразные нектобентоса: *Mysis relicta* и *Pallasea quadrispinosa*, а также личинки тен-

17.6. Четырехрогий бычок, или рогатка – *Trigloopsis quadricornis* 417

дипедид; в желудке одной особи обнаружена рогатка в возрасте 4 лет длиной 6,5 см (Михалев, 1964); во время нереста в озере ряпушки рогатка поедает ее икру (Ольшанская, 1962).

Самостоятельного промыслового значения рогатка ни в морских, ни в пресных водах Сибири не имеет и фигурирует при промысле других рыб в качестве прилова. В Якутии используется на корм собакам (Новиков, 1966).

ГЛАВА 18

КЛАССИФИКАЦИЯ РЫБ СИБИРИ ПО НЕКОТОРЫМ ПАРАМЕТРАМ ИХ ЭКОЛОГИИ

В этой главе сделана попытка классифицировать рыб Сибири по характеру их распространения в пределах сибирской части ареала и по ряду параметров их экологии. При этом, как и при всякой классификации на основе обобщения, неизбежна некоторая схематичность изложения, что, прежде всего, связано с большим разнообразием (вариабельностью) показателей экологии рыб, живущих в многочисленных и разнотипных по совокупности абиотических и биотических условий водоемах этого региона.

18.1. Видовое разнообразие

В настоящее время в водоемах Сибири обитает 2 вида миног – тихоокеанская и сибирская и 91 вид пресноводных костных рыб, включая фигурирующих в качестве подвидов сига-лудогу, рипуса и сибирского ельца (см. табл. в приложении). Для сравнения укажем, что в пределах России обитает 293 вида пресноводных рыб (Атлас пресноводных..., 2003), в бассейне Волги – 77, Дуная – 85, Амура – 101, Хуанхэ – 150, Сицзян – 239, Янцзы – 401 вид (Никольский, 1956; Чен Юфен, Чен Ию и др., 2002).

Основная причина относительно небольшого видового разнообразия ихтиофауны Сибири известна – холодный климат этой географической страны, который определяется прежде всего ограниченным притоком солнечной энергии и охлаждающим воздействием Северного Ледовитого океана (Атлас теплового..., 1961; Галахов, 1964; Якутия, 1965; Калесник, 1970). Для подавляющего большинства рек и озер Сибири характерен длительный (от 6 до 9 месяцев в году) период ледового режима и низкие годовые суммы температур воды. Многолетнемерзлые грунты пойм многих рек Сибири препятствуют быстрому прогреву воды в период половодья (Западная Сибирь, 1963; Пармузин, 1964; Якутия, 1965; Восточная Сибирь, 1969). Эти и другие факторы обуславливают сравнительно невысокое видовое разнообразие, численность и биомассу водных растений и беспозвоночных животных, что прямо или косвенно лимитирует число видов, численность и биомассу рыб.

Факторами, ограничивающими видовое разнообразие ихтиофауны Сибири также являются: 1) сравнительно невысокая степень разнообразия мест обитания (биотопов) рыб; 2) наличие заморных явлений (дефицита O_2) во второй по-

ловине зимнего периода во многих реках и озерах, особенно в бассейне Оби; 3) существенное или полное промерзание многочисленных, небольших по площади и объему воды озер, расположенных в высокогорьях на юге и в лесотундре и тундре – на севере Сибири (Берг, 1953; Григорьев, 1946; Стрелков, 1965; Алтае-Саянская горная..., 1969; Горный Алтай, 1971; Крючков, 1976; Андриенко, 1981а; Танасийчук, 1989; Решетников, 2000; Ядренкина, 2003б; Экология рыб..., 2006). Сказанному не противоречит высокое видовое разнообразие (56 видов) рыб Байкала, для которого характерна биотопическая расчлененность по вертикали и горизонтали, широкий диапазон температур воды (от постоянно низких на больших глубинах до 20 °С и более в прибрежной зоне), высокая теплоемкость, прозрачность и насыщенность воды кислородом, большое число (более 300) притоков, с водами которых в озеро поступает не только тепло, но и значительное количество биогенов. С высоким разнообразием «экологических ниш» и их уникальностью на больших глубинах в значительной степени связан и эффект эндемичности, и не только рыб, но и многих других гидробионтов Байкала (Кожов, 1958, 1962; Кожов, Мишарин, 1958; Коряков, 1972; Биоразнообразие байкальской..., 1999).

Из 91 вида рыб, населяющих водоемы Сибири, 76 являются аборигенами и 15 (16,5 % от 91 вида) – акклиматизантами, интродуцированными в водоемы региона человеком (ручьевая и радужная форели, сиг-лудога, рипус, лещ, белый амур, сазан, большеротый буффало, амурский сом, судак, а также амурская форма серебряного карася) или попавшими в них в той или иной степени случайно (уклейка, верховка, амурский чебачок, малая южная колюшка, головешка-ротан). Больше всего рыб-акклиматизантов среди семейства карповых – 6 видов и амурская форма серебряного карася, затем следуют лососевые (форели) и сиговые (сиг-лудога и рипус). По одному виду-акклиматизанту представлены семейства чукучановых, сомовых, колюшковых, окуневых и головешковых.

18.2. Характер распространения

Из рыб-акклиматизантов к сравнительно широко расселившимся и относительно многочисленным в водоемах Сибири можно отнести только 2 вида – леща и судака, являющихся промысловыми рыбами в бассейне Оби и частично (лещ) – в бассейне Енисея. К промысловым рыбам следует отнести также сазана (в водоемах на юге Западной Сибири и в бассейне Байкала), амурского сома (в бассейне Ангары и на Селенгинском мелководье) и амурского серебряного карася (озера степной и лесостепной зон Западной и Средней Сибири). Ареалы остальных рыб-акклиматизантов носят еще более локальный характер; к многочисленным из них в пределах этих ареалов можно отнести верховку и ротана. Попытки экологически необоснованной интродукции в водоемы Сибири

целого ряда других видов рыб успехом не увенчались. Например, в 1958 г. в Новосибирское водохранилище в качестве эксперимента было выпущено 3 тыс. экз. черного амура, 76,8 тыс. экз. обыкновенного толстолобика и тысяча экземпляров китайского пестрого толстолобика. Ни один из этих видов рыб в водохранилище не прижился (Иоганзен, Петкевич, 1968).

Из 76 видов рыб-аборигенов к наиболее широко распространенным в водоемах Сибири следует отнести 29 видов. Это сибирский осетр, ленок, арктический голец, омуль, обыкновенный сиг, муксун, чир, пелядь, сибирская ряпушка, тугун, нельма, сибирский хариус, азиатская корюшка, щука, серебряный карась, елец, голян Чекановского, озерный и обыкновенный голяны, плотва, сибирский голец-усач, сибирская щиповка, ерш, окунь, налим, девятиглая колюшка, пестроногий и сибирский подкаменщики, четырехрогий бычок. Ареал стерляди ограничен бассейнами Оби и Енисея, сиг Правдина – эндемик оз. Телецкое, обыкновенный валец отсутствует на территории Западной Сибири, малоротая корюшка обитает только в пределах Якутии, пескарь, напротив, отсутствует в Восточной Сибири, а также и в ряде районов Средней и Западной Сибири, пескарь Солдатова обнаружен только в бассейне Средней Лены, голян Лаговского – только в Забайкалье, линь встречается преимущественно в пределах Западной Сибири, чукучан – в Колыме и Индигирке, песчаная и каменная широколобки известны, помимо Байкала, только в небольшом числе рек и озер в бассейне Енисея, желтокрылая широколобка – в истоках Ангары.

В итоге рыбы отряда лососеобразных представлены в пределах Сибири 22 видами, что составляет почти четверть (24 %) от всего списка ихтиофауны этой географической страны. Правда, если учесть, что номинальными видами рыб в Сибири являются сиг-лудога, европейская ряпушка (рипус) и монгольский хариус, то доля лососеобразных в означенном списке снизится до 21 %. На долю представителей отряда карпообразных (23 вида и амурский карась) приходится 26,4 %, окунеобразных (4 вида) – 4,4 %, скорпенообразных (36 видов) – 40 %, из которых эндемики Байкала (31 вид) составляют более трети (34 %) от всего списка рыб Сибири.

Видовой состав ихтиоценозов в водоемах разных регионов и даже в пределах одного и того же региона Сибири заметно (а нередко и существенно) различается. Для каждой ландшафтно-географической зоны Сибири характерен свой состав рыб, определяемый спецификой абиотических условий и историей формирования ихтиофауны в пределах каждой зоны. По сути дела, речь идет о фаунистических комплексах рыб, причины и особенности формирования которых, а также особенности экологии входящих в них видов рыб изложены в работах Г. В. Никольского (1947, 1953а, 1956, 1967, 1980), Б. Г. Иоганзена (1946б, 1947, 1948, 1972), П. Л. Пирожникова (1959, 1973, 1975, 1988),

В. Н. Яковлева (1964), Ф. Н. Кириллова (1972), Е. К. Сычевской (1983), В. Г. Терещенко и О. В. Трифионовой с соавт. (2004) и ряда других авторов.

В реках и озерах гор юга Сибири [Алтайская, Кузнецко-Салаирская, Саянская, Тувинская, Прибайкальская и Забайкальская области (Михайлов, 1961)] преобладают рыбы бореального предгорного комплекса: ленок, таймень, сибирский хариус, монгольский хариус (локально), голяян (локально), сибирский голец-усач, пестроногий подкаменщик, сибирский подкаменщик. Арктический пресноводный комплекс представлен в горных районах юга Сибири локально обитающими сига́ми (обыкновенный сиг и сиг Правдина), акклиматизированной в небольшом числе озер пелядь, и налимом, живущим только в глубоких озерах и крупных водотоках. К этому же фаунистическому комплексу следует отнести и ручьевую и радужную форелей, которых разводят в предгорьях Алтая и Саян и которые в небольшом числе проникли в естественные водоемы. Валек (бореальный предгорный комплекс) встречается в бассейне р. Туба в верховьях Енисея, в водотоках горного типа в правобережье Енисея (севернее Ангары) и восточнее. Тремя видами (щука, елец, окунь) представлен в горах бореальный равнинный комплекс и лишь одним видом (алтайский осман) – нагорноазиатский комплекс. В ряде горных озер Забайкалья обитает арктический голец (арктический пресноводный комплекс). В горных водоемах плато Путорана из 23 отмеченных здесь видов рыб 9 приходится на представителей арктического пресноводного комплекса (Сиделев, 1981; Разнообразие рыб..., 1999; Романов, 2004а).

Облик ихтиофауны водоемов степной, лесостепной, таежной и южной части лесотундровой ландшафтно-географических зон Сибири формируют рыбы, относимые к бореальному равнинному комплексу. В общей сложности это щука, караси, пескари, язь, елец, голяны (Чекановского, Лаговского, озерный), плотва, щиповка, ерш, окунь, чукучан. Уклейка (бореальный предгорный комплекс) является случайным вселенцем и встречается локально лишь в бассейне Средней Оби.

В зоне тундры фоновыми являются рыбы арктического пресноводного комплекса – арктический голец, сиговые, малоротая и азиатская корюшки, налим, а также оба вида миног (древний верхнетретичный комплекс). По побережью Северного Ледовитого океана обитает представитель арктического морского комплекса – рогатка и арктического пресноводного – девятиглая колюшка, ареал которой в последние 20–25 лет существенно расширился в южном направлении в бассейне Оби.

В Байкале большая часть видов рыб (33 вида) относится к байкальскому автохтонному комплексу с небольшим числом представителей бореального предгорного (ленок, таймень, сибирский хариус, голяян, голец-усач и подкаменщички), бореального равнинного (щука, караси, елец, плотва, щиповка,

окунь и др.), арктического пресноводного (арктический голец, омуль, сиг, налим) и древнего верхнетретичного (сибирский осетр) комплексов.

Из представителей древнего верхнетретичного фаунистического комплекса (миноги, осетр и стерлядь) наиболее широко распространены в сибирских реках сибирская минога и осетр. Тихоокеанская минога изредка встречается только в низовьях Оби и Енисея. Стерлядь отсутствует в бассейне Байкала и реках Восточной Сибири. Представители пресноводного амфибореального комплекса – сазан и судак, являясь сравнительно теплолюбивыми рыбами-акклиматизантами, более или менее многочисленны лишь в водоемах южных регионов Сибири.

Из рыб понтокаспийского пресноводного комплекса сравнительно широко расселился в Оби и Енисее лещ, а верховка, и особенно малая южная колюшка, встречаются лишь в сравнительно хорошо прогреваемых водоемах степной и лесостепной зон на юге Западной и Средней (только верховка) Сибири. Линь, также относимый к этому фаунистическому комплексу (Экология рыб..., 2006), обитает преимущественно в лесо-степной и таежной зонах Западной и Средней Сибири, редок в Байкале и отсутствует в Восточной Сибири.

Из представителей китайского равнинного комплекса (белый амур, амурский чебачок, амурский сом и ротан) только головешка-ротан сравнительно многочислен в бассейне Байкала и в некоторых хорошо прогреваемых в летний период водоемах бассейне Верхней Оби. Наконец, следует отметить, что только четыре вида рыб (радужная форель, обыкновенный валец, чукучан и большеротый буффало) являются представителями автохтонной ихтиофауны Северной Америки, проникшими или вселенными (буффало, форель) в водоемы Сибири (Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Решетников, 1979а; Романов, 1984; Савваитова, Груздева и др., 1996; Атлас пресноводных..., 2003).

Существенно влияет на состав ихтиофауны ландшафтно-географических зон их мозаичность (Жинкин, 1935; Иоганзен, 1939; Михайлов, 1961, 1976). Так, в пределах Алтайской горной страны в самом большом и глубоком оз. Телецкое, расположенном в таежном поясе на высоте 434 м над уровнем моря, обитает 13 видов рыб (Гундризер, Иоганзен и др., 1981), а в озерно-речной системе плоскогорья Укок (1 800–2 450 м над уровнем моря) обнаружено лишь три вида – сибирский хариус, осман и редко встречающийся на прогреваемых участках голянь (Попов, Ермолаева и др., 2003). В высокогорных олиготрофных и ультраолиготрофных озерах северной части Байкальской рифтовой зоны обитает в общей сложности 18 видов рыб. При этом состав ихтиоценоза каждого конкретного озера зависит от его генезиса, размеров, высоты над уровнем моря, особенностей всего комплекса абиотических и биотических факторов и колеблется от одного (арктический голец в ряде небольших каровых озер) до 12–15 (в относительно крупных и в трофическом отношении развитых озерах Орон, Большое Леприндо, Фролиха) видов рыб. В последнем случае озера населяют представители бореального равнинного, бореального

предгорного и арктического пресноводного фаунистических комплексов. Но основу численности и биомассы в большинстве озер этого района Забайкалья формируют рыбы арктического пресноводного комплекса, из которых прежде всего следует отметить арктического гольца – наиболее приспособленного к обитанию в данных условиях вида (Рожкова, Кравцова и др., 2000).

В. Н. Яковлев (1964), анализируя историю формирования фаунистических комплексов Евразии на основе палеонтологического материала, пришел к выводу, что выделенные Г. В. Никольским древний верхнетретичный, бореальный равнинный и понтокаспийский пресноводный комплексы формировались в неогене в условиях умеренного и достаточно влажного климата Палеарктики как единый комплекс, за которым правомерно оставить название бореальный равнинный. По мнению В. Н. Яковлева (1964), ихтиофауна Сибири, без учета современных вселенцев, автохтонна и ее состав не менялся в продолжении всего четвертичного периода. Многие экологические ниши в зоне распространения рыб бореального комплекса оставались свободными, что обусловило сравнительно быструю натурализацию в них таких акклиматизантов, как лещ, сазан, сом и некоторые другие.

По всей видимости, не требует доказательств тот факт, что состав ихтиоценоза конкретного водоема зависит не только от того, в какой ландшафтно-географической зоне он находится, но и от особенностей комплекса условий абиотического и биотического характера, в которых формируется и существует та или иная гидрэкосистема. На территории Обь-Иртышского междуречья (лесостепь) нередко в нескольких сотнях метров друг от друга располагаются высокоминерализованные безрыбные озера, озера, в которых обитает лишь золотой карась, и озера, ихтиофауна которых представлена сравнительно большим числом видов (13 видов и амурский карась в оз. Чаны) (Бабуева, 2001а; Попов, Воскобойников и др., 2005). Зональные и биотопические особенности распределения рыб в долине Оби обстоятельно изложены Б. Г. Иоганзенем (1972).

В пределах Колымо-Индибирской низменности по преобладающим по численности видам выделяют гольцовые, сиговые, чировые, пеляжьи, шуковые, гольяновые, колюшковые озера (Кириллов, 1972). Примером сравнительно быстрой адаптивной перестройки структуры ихтиофаун и морфоэкологии входящих в них видов рыб является формирование ихтиоценозов в образованных на реках Сибири водохранилищах ГЭС (Петкевич, 1961; Феоктистов, 1976; Благовидова, Сецко и др., 1977; Мамонтов, 1977; Романов, 1985, 2005; Скрябин, Воробьева и др., 1987; Вышегородцев, Чупров и др., 1988; Кириллов, 1989; Куклин, 1996, 1999; Скрябин, 1996; Феоктистов, Трифонова и др., 1996; Попов, Визер и др., 2000; Бабуева, 2001б; Терещенко, Трифонова и др., 2004).

18.3. Размеры, рост и продолжительность жизни

Как и для пресноводных рыб в целом (Берг, 1948, 1949а, б; Никольский, 1974, 1980; Решетников, Слугин и др., 1976; Решетников, 1979а, б, в, 1980, 1988; Аннотированный каталог..., 1998; Дгебуадзе, 2001; Атлас пресноводных..., 2003; и др.), практически для всех видов рыб Сибири характерна высокая степень индивидуальной и популяционной изменчивости морфофизиологии и экологии: форм и окраски тела, линейного и весового роста, сроков полового созревания, плодовитости, характера питания, поведения и др., что обуславливается разнокачественностью генотипа и характером его взаимодействия с неоднородной в пределах ареала средой обитания рыб. Адаптивный характер этого феномена общеизвестен (Решетников, 1963, 1967, 1980, 1984; Куликова, 1972; Никольский, 1974а, б, 1975, 1980; Гундризер, 1978а, б; Иоганзен, Кафанова, 1984; Савваитова, 1989; Скрыбин, 1996; Дгебуадзе, 2001). У одних видов или популяций внутри вида «норма реакции» генотипа шире, чем у других, что находит отражение и в соответствующем проявлении фенотипа (Алтухов, 1974; Глотов, Тараканов, 1985; Кирпичников, 1987; Жимулев, 2003). Наибольшая степень морфофизиологической и экологической изменчивости характерна для рыб семейства лососевых (арктический голец), сиговых (особенно обыкновенного сига и пеляди) и сибирского хариуса, что подтверждается выделением в рамках этих видов большого числа внутривидовых категорий и экологических форм (Решетников, 1963, 1980, 1988, 1995; Кириллов, 1972; Тугарина, 1974, 1981; Гундризер, 1975; Решетников, Мухачев и др., 1989; Савваитова, 1989; Максимов, Савваитова и др., 1995; Савваитова, Груздева и др., 1996; Атлас пресноводных..., 2003).

Большинство видов рыб Сибири имеет небольшие размеры. У 45 из них максимальная длина тела обычно не превышает 15 см, а масса тела – 100 г. Это сиг Правдина, тугун, малоротая корюшка, уклейка, пескари, верховка, гольяны, амурский чебачок, сибирский голец-усач, сибирская щиповка, колюшки, подкаменщики, песчаная и каменная широколобки, рогатка, голомянки и глубоководные широколобки Байкала (22 вида). У 35 видов рыб максимальная длина тела превышает 15 см, но редко бывает более 100 см (чаще – не более 50 см), а масса тела превышает 100 г, но, как правило, не достигает 10 кг (чаще – не более 5 кг). К рыбам этой группы следует отнести стерлядь, ленка, форелей, арктического гольца, омуля, обыкновенного сига, муксуна, чира, пелядь, сибирскую ряпушку, рипуса, валька, хариусов, зубатку, леща, карасей, язя, ельца, османа, плотву, линя, чукучана, ерша, окуня, головешку-ротана, большеголовых широколобок (4 вида) и желтокрылок (3 вида). Наконец, у 10 видов рыб максимальная длина тела превышает, как правило, 100 см, а масса тела – 10 кг. Из рыб-аборигенов к этой группе принадлежит сибирский осетр, таймень, нельма, щука и налим, из рыб-акклиматизантов – белый амур, сазан, большеротый буффало, амурский сом и судак. Царь-рыбой в Сибири по праву называют сибирского осетра, отдель-

ные особи которого достигают 200 см длины и 50–100 кг массы (Петкевич, Башмаков и др., 1950; Подлесный, 1955; Егоров, 1958; Рубан, 1999). Некоторые виды рыб представлены в ряде водоемов Сибири тугорослыми формами, размеры которых могут не достигать указанных величин. Прежде всего, это относится к сибирской ряпушке, сибирскому хариусу, щуке, карасям и окуню.

Как и у большинства пресноводных рыб умеренных и высоких широт (Решетников, 1966, 1980; Кошелев, 1971; Никольский, 1974*a, б*), в первые годы жизни у рыб Сибири преобладает темп линейного роста, после наступления половозрелости – весового роста. Так, у обского муксуна средний годовой прирост массы тела у неполовозрелых особей составляет около 200 г, а у половозрелых в интервале от 7 до 14 лет – около 300 г. Для енисейского муксуна средний годовой прирост массы тела в возрасте от 5 до 10 лет равен 113 г, от 11 до 16 лет – 220 г (Москаленко, 1971). В водоемах высоких широт и высокогорий Сибири половозрелыми рыбы становятся не в год начала превышения темпа весового роста над линейным, а, как правило, через 1–2 года, в течение которых у них происходит окончательное формирование системы размножения и половых продуктов (Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Попов, 1975*a, 1976a*, 1984; Решетников, 1980; Кошелев, 1984).

Наиболее интенсивный рост рыб в водоемах Сибири наблюдается в теплое время года, т. е. в период наиболее активного питания этих гидробионтов. Прежде всего, это касается сравнительно теплолюбивых рыб. Так, по данным Е. Н. Ядренкиной (1997), молодь язя и плотвы в притоках оз. Чаны в период открытой воды отстает в росте от молоди этих рыб из озера, температурные и кормовые условия питания (прежде всего зоопланктоном) в котором лучше, чем в условиях рек.

Ранее считали (Пирожников, 1948, 1950, 1953, 1955*a, б*, 1976), что сиговые, будучи холодолюбивыми рыбами, зимой в условиях сибирских рек и озер питаются и растут. На самом деле, факт питания сиговых и многих других рыб Сибири в период ледового режима водоемов следует считать бесспорным (Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Решетников, 1980; Кириллов, 1983, 2002*a*; Попов, 1978*a, б*, 1984; и др.). Что касается более или менее активного роста сиговых зимой, то накопленные к настоящему времени сведения вынуждают сомневаться в этом. Например, проведенный Е. Н. Кузнецовой (1993*б*) анализ данных линейных и весовых размеров ряпушки из уловов 1961–1965 гг. в низовьях Лены и побережья моря Лаптевых позволил ей сделать вывод, что в первой и последней трети зимы рост этого вида рыб весьма замедлен, а с ноября по январь включительно он отсутствует совсем. Наиболее активный прирост длины и массы тела у ряпушки этого региона наблюдается лишь один месяц в году – в июле, менее активный – в августе и сентябре, слабый – в октябре. А. А. Нейман (1959) на основании результатов

анализа чешуи сига-пыжьяна из дельты Енисея пришла к выводу, что, несмотря на хорошо развитую кормовую базу для бентофагов, рост сига в условиях низких температур этого участка реки даже в период открытой воды замедлен: линейный прирост у большинства особей рыб начинается в конце июня – начале июля и заканчивается в конце сентября.

Обобщив результаты, полученные по росту ряпушки и других сиговых (муксун и омуль) из низовьев Лены (Кузнецов, Махди, 1991; Кузнецова, 1993а, б), В. В. Кузнецов (1994) сделал вывод, что в условиях высоких широт основной нагул и рост и солоноватых и пресноводных сигов происходит только в период открытой воды; в остальное время года наблюдается преимущественно поддерживающий метаболизм и развитие половой системы (у неполовозрелых особей) и половых продуктов. В этих условиях малый прирост или полное его отсутствие наблюдается у значительной части производителей в год их нереста и в летние месяцы. В работе В. В. Кузнецова и К. Махди (1991) читаем: «Очевидно, что остановка роста у сигов в арктических водоемах в зимний период прежде всего определяется непосредственным воздействием температуры на процессы жизнедеятельности рыб». Эту же точку зрения высказывает относительно роста солоноватоводных сигов Е. Н. Кузнецова (2003): «Рост происходит только в период открытой воды, что определяется влиянием температурных условий на жизнедеятельность рыб. Это не медленно растущие рыбы, как принято считать, а растущие очень ограниченное время». Ранее аналогичный вывод по отношению к сиговым Кольского п-ова был сделан Ю. С. Решетниковым (1966, 1980).

Характер зависимости скорости метаболизма и метаболических адаптаций от температуры среды обитания морских рыб (в том числе зубатки) разных широт обсуждается в работах Л. И. Карамушко с соавт. (1993, 2004). На основании собственных экспериментальных исследований и анализа литературных данных, авторами сделан вывод о том, что: «Адаптация к жизни в низкотемпературных условиях заключается не в повышении интенсивности энергетического обмена, а в суммарном снижении потребления годовой энергии... Темп роста у полярных организмов на 30–40 %, а репродуктивный вклад (оцениваемый по массе и калорийности гонад) на 25–30 % ниже, чем у бореальных видов».

С. П. Кухарчук (1991), анализируя данные по росту омуля, пеляди, сибирского ельца и амурского язя (*L. waleckii*) в оз. Арахлей и Степном водохранилище (Забайкалье), выдвинул рабочую гипотезу о том, что потенциальная «удельная скорость роста» массы не снижается с возрастом рыб до их полового созревания, но продолжительность периодов интенсивного роста сокращается с возрастом в связи с увеличением энергозатрат на репродуктивный и пластический обмен. Иными словами, с возрастом темп роста массы тела рыб замедляется в силу необходимости компенсации возрастающих затрат на со-

зревание и функционирование половой системы и на пластический обмен все больших размеров рыб. Ю. Ю. Дгебуадзе (1979) на примере леща было показано, что линейный рост неполовозрелых особей в течение летнего периода относительно равномерный, у половозрелых имеется один выраженный пик увеличения интенсивности роста.

Известно, что темп роста и конечные размеры рыб (как и характеристики этапов их развития в онтогенезе) не только зависят от условий их обитания, но и являются видоспецифичными (Строганов, 1962; Цепкин, Соколов, 1971; Никольский, 1974, 1980; Кошелев, 1978*a*; Кирпичников, 1987; Дгебуадзе, 2001). В полной мере это относится и к рыбам Сибири. Например, по данным Б. Г. Москаленко (1971), среди сиговых наиболее быстро растут чир и пелядь. Темп роста муксуна и пеляди примерно одинаков. Сиг растет медленнее всех этих рыб. В условиях низовьев Оби в 5+ чир достигает 1 300 г массы, пелядь – 850, муксун – 550, омуль – 500, сиг – 470, ряпушка – 150 г массы. Безусловно, эти показатели могут изменяться по годам, но характер их соподчинения по видам рыб достаточно стабилен. Также следует отметить закономерность замечания Ю. Ю. Дгебуадзе (2001) о том, что, говоря о генотипической составляющей роста, следует иметь в виду комплекс наследственных свойств, определяющих в процессе взаимодействия с условиями среды не только скорость роста, конечные размеры рыб и пр., но и такие параметры, как особенности пищевого поведения, возраст наступления половой зрелости, толерантность к паразитарным и инфекционным заболеваниям, загрязнению среды и др., что **в итоге** также определяет динамику и результаты роста рыб.

Весьма существенное влияние на темп роста рыб оказывают такие факторы, как температура воды и концентрация в ней кислорода, обеспеченность пищей, включая ее доступность и степень физиологической усвояемости, и др. (Руководство по изучению питания..., 1961; Строганов, 1962; Попова, 1971, 1979; Никольский, 1974*b*; Кляшторин, 1982; Попов, 1984; Решетников, 1984; Дгебуадзе, 2001). Например, в многоводные годы с большим удельным весом прогретых участков поймы и хорошо развитой на них кормовой базой обская пелядь растет в 2 раза быстрее, чем в маловодные. Рыбы, нагуливающиеся в дельтах сибирских рек, предустьевых зонах, в губах и заливах морей, растут быстрее в годы, когда летние температуры воды выше средних многолетних. Рост муксуна, омуля и ряпушки в дельте Лены различается даже в пределах одного района обитания и зависит от состава корма на различных участках (Москаленко, 1971).

Те виды сибирских рыб, которые имеют небольшие размеры тела, живут обычно сравнительно недолго – 5–6 лет, половозрелыми становятся рано – в 1+–2+, в плохих условиях обитания – в 2+–3+ – размножаются, как правило, ежегодно. Рыбы средних размеров живут обычно в 2–3 раза дольше рыб предыдущей группы – до 15–20, а некоторые из них (стерлядь, арктический го-

лец, муксун, сазан, налим) – до 25–30 и даже 35 лет (осман), половозрелыми становятся на 1–3 года позже, а в неблагоприятных условиях обитания еще позднее – в 12+ (арктический голец), 14+ (муксун), нерестятся в течение жизни большее число раз, чем рыбы с коротким жизненным циклом.

У самых крупных рыб Сибири продолжительность жизни разная: у осетра – до 60 лет, у тайменя, сазана и налима – до 30, у нельмы и буффало – до 20, у щуки и амурского сома – до 18, у судака – до 14 лет. Половозрелыми самцы осетра становятся в 12–16 лет, самки – в 18–24 года. Таймень впервые нерестится в возрасте 5–6 лет, нельма – в 6–7, в плохих условиях обитания – в 8–14 лет. Другие виды рыб этой группы, имеющие в среднем меньшие размеры тела, чем осетр, таймень и нельма, становятся половозрелыми сравнительно рано: в благоприятных условиях жизни – в 2–3 года, в неблагоприятных – в 5–8 лет. В водоемах высоких широт и высокогорий многие виды сибирских рыб живут дольше и половозрелыми становятся позже, чем в водоемах низких широт и равнин (Решетников, 1966, 1979*в*, 1980, 1984; Гундризер, 1975; Попов, 1975*а*, *б*, *в*, 1976*а*, 1978*а*, 1984, 1989*а*; Венглинский, 1977, 1998*б*, *в*). Потенциальная возможность ускоренного созревания рыб проявляется при их разведении в прудах или теплых водах ГРЭС, ТЭЦ и т. п. (Кошелев, 1971, 1984; Нестеренко, Кассихина и др., 1972; Нестеренко, Парамонов и др., 1976; Сигиневич, Романов, 1984; Решетников, 1980; Решетников, Мухачев и др., 1989). Поздносозревающий в реках Сибири осетр при подборе благоприятных условий содержания становится половозрелым в 7–8 лет, т. е. в 1,5–2 раза быстрее обычного (Акимова, 1985; Остапенко, 1998; Рубан, 1999).

18.4. Миграции

По типу миграций и тесно связанных с миграциями характеру размножения, питания, осморегуляции среди рыб Сибири выделяют две основные группы – полупроходные и туводные. В соответствии с классификацией, предложенной Е. В. Бурмакиным и П. В. Тюриным (1959), это солоноватоводные проходные и пресноводные непроходные группы. К первой из них относятся рыбы, нагуливающиеся как в пределах пресных вод дельтовых участков сибирских рек, так и в прилежащих к этим участкам морских водах разной степени солености, а для размножения (а частично и питания) поднимающиеся в реки и соединяющиеся с реками озера. Это сибирский осетр, арктический голец, омуль, обыкновенный сиг, муксун, чир, пелядь, сибирская ряпушка, нельма, азиатская корюшка и налим. Из них ряпушка встречается в морских водах с соленостью до 26 ‰, омуль – до 20–22, чир – до 15, нельма – до 9, муксун – до 6–8 ‰. П. Л. Пирожников (1959) относит полупроходных рыб (на примере рыб низовьев р. Лена) к речным эвригалинным.

Указанные виды рыб этой группы представлены в водоемах Сибири не только полупроходными, но и туводными формами, жизненный цикл которых проходит в пресных водах при наличии небольших по протяженности миграций. Как отметил Б. Г. Иоганзен (1947), свойства туводности и проходности у рыб обратимы и связаны со сменой их стратегии выживания. Это особенно характерно для сиговых (Решетников, 1980). В частности, наличие обширной опресненной акватории в Обской и Тазовской губах определило формирование полупроходных стад тех видов сиговых (пелядь, чир), которые в других бассейнах существуют только как озерные или озерно-речные (Экология рыб..., 2006). Напротив, такой типичный полупроходной вид, как муксун, встречается в озерах Ямала, Гыданской и Таймырской тундр в качестве жилой озерной или озерно-речной форм. Подробно характер миграций сиговых Сибири рассмотрен в монографии Б. К. Москаленко (1971) и работах других авторов (Подлесный, 1958, 1968; Дормидонтов, 1961; Пирожников, 1967; Дормидонтов, Иванова и др., 1976; Андриенко, 1996; Венглинский, 1998*в*; Экология рыб..., 2006).

Остальные виды рыб, обитающие в пресных водах Сибири, являются туводными, но и они совершают в течение года миграции различной протяженности (от сотен метров до сотен километров), адаптивное предназначение которых – обеспечение наиболее благоприятных условий для зимовки, нагула и размножения той или иной популяции рыб (Иоганзен, 1946*а, б*, 1947, 1948; Пирожников, 1949, 1967, 1988; Никольский, 1974*а, б*, 1980; Решетников, 1980; Воскобойников, Феоктистов и др., 1996). Среди этой группы рыб выделяют речные формы, жизненный цикл которых проходит в речных водах, озерно-речные – нагуливающиеся в озерах, а на нерест заходящие в реки и наоборот, и озерные, жизнь которых проходит в пределах одного озера. Большинство видов рыб Сибири представлено в пределах ареала как речными популяциями, так и озерно-речными, а некоторые из них, как, например, пелядь и ряпушка – и озерными. Только золотого карася можно с большой долей уверенности отнести к сугубо озерной рыбе. Серебряный карась нередко обитает и в речных водах. Это же относится к озерному гольяну. Обязатно озерными является большинство видов рыб Байкала, прежде всего из отряда скорпенообразных. Согласно классификации П. Л. Пирожникова (1959), все туводные рыбы Сибири являются речными стеногалинными, а ледовитоморская рогатка относится к мезогалинным (эстуарным) рыбам. Проходные рыбы, которые большую часть жизни проводят в морских водах и только для размножения входят в реки, в сибирской ихтиофауне отсутствуют. О кете и горбуше было сказано в гл. 4 (разд. 4.1).

Помимо горизонтальных миграций, для популяций некоторых видов рыб, живущих в глубоких озерах Сибири, характерны и вертикальные миграции. В первую очередь это относится опять же ко многим видам рыб Байкала, но,

кроме того, и к рыбам озер плато Путорана (Большое Хантайское, Аян, Виви и др.) и оз. Телецкое.

К типичным реофилам, проводящим большую часть жизненного цикла в сравнительно быстро движущихся речных водах и имеющим соответствующие адаптивные формы тела и поведение (Никольский, 1974а), из рыб Сибири следует отнести 18 видов: осетр; стерлядь; ленок; таймень; ручьевая форель; радужная форель; арктический голец; омуль; муксун; валец; сибирский хариус; монгольский хариус; корюшка азиатская; белый амур; пескарь; елец; голянь Чекановского; обыкновенный голянь. К типичным лимнофилам, предпочитающим малоподвижные воды, из рыб Сибири правомерно отнести 8 видов: золотой карась; серебряный карась; сазан; верховка; озерный голянь; линь; большеротый буффало; головешка-ротан. Большинство скорпенообразных рыб ведет придонный образ жизни в оз. Байкал, а те из них, которые живут в быстротекущих водах рек (подкаменщики, рогатка) большую часть времени проводят среди камней, где скорость течения существенно ниже, чем в толще водного потока (Талиев, 1955; Михалев, 1962, 1964; Богданов, 1996, 2000). Часть видов скорпенообразных ведет или пелагический (голомянки), или придонно-пелагический (желтокрылки, песчаная и каменная широколобки) образ жизни (Коряков, 1972; Стариков, 1977; Черняев, 1977). Безусловно, приведенная классификация рыб не является абсолютной и представители типичного вида-реофила могут иногда обитать (постоянно или временно) в условиях сравнительно малоподвижных вод озер (арктический голец, хариус, голянь), а вида-лимнофила – на участках рек с относительно быстрым течением (серебряный карась, сазан).

18.5. Размножение

Почти все виды рыб Сибири являются полициклическими, т. е. нерестятся с возраста наступления половозрелости и до конца жизни (Монастырский, 1953; Никольский, 1974а, 1980). К моноциклическим рыбам, производители которых гибнут вскоре после первого нереста, из сибирских рыб относятся только два вида – большая и малая голомянки. К ним следует присовокупить оба вида миног. Неежегодность размножения отмечена у 14 видов рыб: осетр; стерлядь; таймень; арктический голец; омуль; обыкновенный сиг; муксун; чир; пелядь; сибирская ряпушка; валец; нельма; язь; налим. Особенно характерны пропуски нереста для сиговых в водоемах Субарктики Сибири (Кириллов, 1972; Решетников, 1980; Кошелев, 1984; Попов, 1984; и др). Например, в оз. Таймыр двух- и, возможно, трехлетняя периодичность нереста выявлена у сига, чира и озерно-речного муксуна. Среди молодых самок наблюдается значительный процент особей, у которых происходит тотальная

резорбция икры. В итоге только $\frac{1}{3}$ самок репродуктивной части популяций этих рыб ежегодно участвует в размножении (Володин, 1993).

В благоприятных условиях обитания число лет, в которые производители этих видов не участвуют в размножении, может существенно сокращаться. Например, процесс вителлогенеза у осетра в теплых водах Конаковской ГРЭС длится 1–2 года, а в условиях Лены – не менее 5 лет (Акимова, 1985).

Характерным для многих рыб Сибири, прежде всего средне- и длиннополовых, является растянутость полового созревания одного поколения на несколько лет. Следует отметить и тот факт, что практически все виды рыб Сибири размножаются половым путем, что, как известно (Алтухов, 1974; Кирпичников, 1987; Жимулев, 2003), повышает степень гетерозиготности потомства организмов и способствует увеличению как индивидуальной, так и популяционной жизнеспособности. Не является исключением из этого правила и серебряный карась, гиногенез у которого является, по всей видимости, факультативным и имеет место в популяциях, находящихся в благоприятных условиях обитания (Никольский, 1956; Сорокин, Сорокина, 1991; Гончаренко, 2001; Мухачев, Янкова и др., 2003; Скакун, Горюнова, 2004). Высокая пластичность физиологии и экологии размножения сиговых Сибири показана Б. К. Москаленко (1971), Ф. Н. Кирилловым (1972), Ю. С. Решетниковым (1980), В. Д. Богдановым (1997), А. Г. Селюковым (2002*a, б*), М. Н. Вторушиным (2003) и рядом других исследователей.

Шестнадцать видов рыб, обитающих в водоемах Сибири, относятся к порционнерестующим: уклейка; серебряный карась; золотой карась; сазан; пескарь; пескарь Солдатова; верховка; осман; гольян Лаговского; озерный гольян; обыкновенный гольян; линь; малая южная колюшка; девятиглая колюшка; ерш; ротан. Однако при неблагоприятных условиях жизни число откладываемых самками этих видов рыб порций икры может сокращаться вплоть до единственной за сезон размножения. Например, нерест сазана в озерах Алтайского края и леща в водоемах бассейна Оби и Енисея, в отличие от леща и сазана из ряда водоемов бассейна Азовского и Черного морей, одновременный (Журавлев, 2003). Ротан в мелководных заливах Байкала откладывает две порции икры (Демин, 1997*a*; Скрыбин, 1997), а в условиях Томи (Средняя Обь) – только одну (Петлина, Рябова, 2004).

Нерест (вымет и оплодотворение икры) у 51 вида и одного подвида (баунтовский многотычинковый сиг) рыб Сибири происходит с ранней весны до конца июля – начала августа. К таким весеннелетненерестующим видам рыб относятся осетр, стерлядь, радужная форель, ленок, таймень, баунтовский многотычинковый сиг (в конце марта – начале апреля), оба вида хариусов, корюшки, щука, все виды карпообразных, амурский сом, оба вида колюшек, все представители окунеобразных, подкаменщики, песчаная и каменная широколобки, большеголовые широколобки (из них большеголовая широколоб-

ка нерестится в феврале – марте), желтокрылки (в феврале – апреле), большая голомянка (оплодотворение икры – в марте–апреле, живорождение – в сентябре–октябре) и 18 видов глубоководных широколобок.

Вскоре после освобождения рек от ледового покрова, часто еще во время ледохода, приступает к размножению щука. Поскольку на юге Сибири реки вскрываются в конце апреля, а в зоне тундры только в конце мая – июне, то и общий период нереста щуки (как вида) в пределах Сибири соответственно растянут. С конца апреля до середины мая нерестится в водоемах Якутии малоротая корюшка. Вслед за щукой нерестятся такие виды рыб, как елец, язь, плотва, ерш, окунь, судак и др.

Преимущественно в июне – июле выметывают икру представители карпообразных: уклейка, караси, пескари, верховка, осман, гольяны, амурский чебачок, линь, чукучан, голец-усач, сибирская щиповка, а также колюшки и ротан. Тот факт, что указанные виды рыб нерестятся летом, не всегда означает соответствующие (высокие) температуры воды, хотя, как правило, они все-таки заметно выше, чем в апреле – мае. Многое зависит от широтного и высотного (в горах) расположения водоема, источника его питания, скорости течения реки или степени проточности озера. В целом, летненерестящихся рыб Сибири по срокам размножения и соответствующим температурам воды правомерно отнести к теплолюбивым. Но и у тех рыб, которые нерестятся с конца апреля до конца мая, температура воды к концу срока размножения соответственно возрастает, приближаясь к летним.

В водоемах тундры и лесотундры Сибири рыбы этих двух групп нерестятся в более поздние сроки, чем в водоемах южнее расположенных ландшафтно-географических зон, что связано с необходимостью прогрева воды в северных водоемах до соответствующей температуры. То же самое наблюдается в горах при сравнении сроков нереста рыб одного вида из водоемов, расположенных в высокогорьях и низкогорьях. Зависимость сроков начала нереста от температурного диапазона жизни рыб в водоемах разных широт европейской части России показана Б. В. Кошелевым (1971, 1978б, 1984) и другими авторами (Особенности репродуктивных..., 1985).

Следует отметить, что указанные выше сроки нереста относятся к тому или иному виду рыб в пределах сибирского ареала. Конкретная популяция вида нерестится в пределах этих сроков в течение нескольких дней или максимум нескольких недель, что связано с одновременным переходом половой системы самок из IV в V стадию зрелости (Кошелев, 1978б, 1984). Отдельно взятая самка с единовременным нерестом выметывает икру в течение нескольких минут или часов, с порционным нерестом – в несколько таких приемов, между которыми проходит несколько дней или недель. В отличие от самок, самцы единовременно и порционнонерестящихся видов рыб становятся

половозрелыми, как правило, на год-два раньше самок и участвуют в нересте большее время, чем самки, оплодотворяя икру нескольких самок.

Осенью, с сентября по ноябрь включительно, иногда до середины декабря, в условиях Сибири размножается 15 видов рыб: ручьевая форель; арктический голец; омуль; обыкновенный сиг; сиг Правдина; муксун; чир; пелядь; сибирская ряпушка; рипус; тугун; обыкновенный валец; нельма; малая голомянка (оплодотворение икры – в сентябре – октябре, живорождение – в феврале – апреле), большая широколобка. Нерест у этих рыб начинается обычно до ледостава – с конца второй – начала третьей декады сентября, и заканчивается в первой декаде ноября, уже подо льдом. У некоторых популяций сиговых (особенно у озерных популяций пеляди, сига, чира и ряпушки) он целиком проходит подо льдом при низких температурах воды. В уральских притоках Нижней Оби у самок пеляди гонады имеют V стадию зрелости (текучая икра) при температуре воды от 8 до 0,2 °С, у сига – от 7 до 0,2, тугуна – от 11,2 до 4, чира – от 0,4 до 0,2, нельмы – от 8 °С и ниже. По мере снижения температуры воды первым начинает нереститься тугун, затем нельма, пелядь, сиг и чир (Богданов, 1997). Как было показано Б. К. Москаленко (1971), сроки нереста озерных форм сиговых подвержены в пределах сибирского ареала значительным колебаниям. Так, озерная пелядь в Обском бассейне нерестится в ноябре–декабре, спустя много времени после замерзания озер, а пелядь в озерах бассейна Вилюя размножается как до ледостава – в сентябре – октябре, так и после него. Мелкая форма ряпушки в Норильских озерах нерестится в начале сентября (до начала осеннего выравнивания температуры воды), а крупная – в ноябре – декабре.

Только 5 видов рыб Сибири нерестится в зимний период. Это налим (январь – февраль); четырехрогий бычок (вторая половина декабря – середина февраля) и 3 глубоководных широколобки Байкала: белая широколобка (январь – февраль); широколобка Гото (февраль – март); красная широколобка (январь – середина марта). Температура воды во время нереста этих рыб не превышает 4 °С.

У рыб, размножающихся в весенне-летний период, процесс созревания половых продуктов генерации следующего года начинается вскоре после вымета половых продуктов, наиболее активно происходит в летние и осенние месяцы, но не прекращается полностью и зимой. У рыб с осенне-зимним нерестом активный вителлогенез наблюдается в конце лета – осенью, у зимне-нерестящихся рыб – в конце осени – начале зимы. В течение нескольких месяцев (включая летние) после нереста у рыб двух последних групп, помимо линейного и весового роста, осуществляются процессы восстановления затрат энергии и медленное созревание половых продуктов новой генерации (Кошелев, 1971, 1978б, 1984; Шульман, 1972; Черняев, 1973а, 1977, 1982; Со-

рокин, 1976; Кафанова, Петлина, 1979; Кафанова, Петлина и др., 1980; Акимова, 1985; Рубан, 1999; Структура биоты..., 2006).

В качестве нерестового субстрата рыбы Сибири используют растительность или откладывают икру непосредственно на донный грунт: песчаный, песчано-галечный или каменистый, который может быть в разной степени заиленным. К рыбам первой группы – фитофилам, из сибирских рыб относят 19 видов: щука; лещ; уклейка; серебряный карась; золотой карась; сазан; верховка; язь; озерный голянь; плотва; линь; большеротый буффало; голец-усач; амурский сом; малая колюшка; девятииглая колюшка; окунь; судак; ротан. Большинство из них выметывает икру как на свежезалитую, так и на прошлогоднюю растительность. Но сазан нерестится только среди свежезалитой растительности. Колюшки строят среди растений гнезда. Нередко при отсутствии или недостаточности растительного субстрата некоторые фитофилы откладывают икру на иной донный субстрат. Например, судак в Новосибирском водохранилище выметывает икру на разные субстраты – от заиленных песков до остатков затопленных кустарников (Феоктистов, Трифонова и др., 1996).

Преимущественно на каменистый грунт откладывает икру 21 вид сибирских рыб-литофилов: ленок; таймень; омуль; сиг; муксун; сибирский хариус; монгольский хариус; малоротая корюшка; азиатская зубатая корюшка; пестроногий подкаменщик; сибирский подкаменщик; рогатка; каменная широколобка; песчаная широколобка; все четыре вида большеголовых широколобок; все три вида желтокрылок. К псаммолитофилам, откладывающим икру на песчано-галечный (или галечно-песчаный) грунт, из рыб Сибири относят 23: осетр; стерлядь; радужная форель; ручьевая форель, арктический голец; сиг Правдина; чир; пелядь; сибирская ряпушка; рипус; валек; нельма; пескарь; пескарь Солдатова; елец; осман; голянь Чекановского; голянь Лаговского; обыкновенный (речной) голянь; чукучан; щиповка, налим; ерш. Некоторые из них, например елец, осман и ерш, могут выметывать икру и на растительность. Амурский чебачок откладывает икринки на камни, ветки, пустые раковины моллюсков (Мухачева, 1950; Фролова, 2002).

Все глубоководные широколобки Байкала являются или литофилами, или псаммолитофилами. Только три вида рыб, живущих в водоемах Сибири, являются пелагофилами: белый амур выметывает в толщу воды икринки, а голомянки Байкала, для которых присуще внутреннее оплодотворение и развитие икринок в теле матери, – личинок (Коряков, 1964, 1972; Стариков, 1977).

Количество откладываемых (выметываемых) самкой икринок в течение одного сезона размножения колеблется у рыб Сибири от нескольких десятков и сотен (глубоководные широколобки Байкала) до нескольких миллионов (сазан, белый амур, судак, налим). У крупных рыб-фитофилов ИАП составляет сотни тысяч икринок (до 150–160 тыс. – у окуня и плотвы, до 200 – у амурского сома, до 300 – у щуки, золотого карася, язя, линя, до 400 – у серебряного карася,

до 750–800 – у леща и большеротого буффало, до 1 200 – у судака, до 1 800 тыс. – у сазана). У мелких рыб-фитофилов ИАП не превышает нескольких тысяч икринок, лишь у гольца-усача она может достигать 30 тыс., а у озерного гольяна – 85 тыс. Максимальное число икринок откладываемых за сезон размножения самкой уклейки не превышает 10 тыс., ротана – 5, верховки – 2, девятииглой колюшки – тысячи, малой южной колюшки – 0,5 тыс.

У обитающих в водоемах Сибири рыб-псаммолиитофилов и литофилов обнаруживается эта же закономерность – чем меньше предельные размеры (длина и масса) тела того или иного вида, тем меньше у него максимальная величина индивидуальной абсолютной плодовитости. Самка налима выметывает за сезон размножения до 3,0–5,5 млн икринок, осетра – до 1 млн, нельмы – до 600 тыс., пеляди (озерная форма) и сига – до 200–210, муксуна и чира – до 160–170, омуля, чукучана и зубатки – до 60, ельца и ерша – до 30–50, валька, сибирского и монгольского хариусов – до 20–22, пескаря Солдатова – до 14, тугуна – до 10–11, гольянов – до 3–8, щиповки – до 3,5, амурского чебачка – до 3,0 тыс. Однако было бы неверным считать эту закономерность абсолютной, поскольку имеется целый ряд исключений. Так, у тайменя максимальная ИАП составляет 35 тыс., у ленка – 16, арктического гольца – 9 тыс. икринок. В то же время у стерляди, максимальные размеры которой существенно уступают таковым тайменя, ИАП достигает 100 тыс. и более. Как показано отечественными ихтиологами (Крыжановский, 1949; Никольский, 1956, 1974а, б; Иоганзен, Кафанова и др., 1984; Кошелев, 1984; Шатуновский, 2006), плодовитость рыб является адаптивным свойством, обеспечивающим выживание вида в тех условиях, в которых он возник и существует. У рыб, имеющих крупные размеры тела, выживанию вида способствует (наряду с другими адаптациями) высокая индивидуальная плодовитость при значительной гибели развивающегося потомства, у рыб с небольшими размерами тела и низкой плодовитостью имеются адаптации, снижающие гибель икринок и молоди. Так, почти все рыбы из отряда скорпенообразные, особенно эндемики Байкала, откладывают икру в специально построенное самцом гнездо (или несколько гнезд), который затем охраняет и икринки (одновременно аэрируя их), а у ряда видов – и личинок. То же самое делают колюшки и головешка-ротан.

У сибирских рыб, нерестящихся весной и в начале лета в плохо прогретых водоемах (щука, елец, язь, плотва и некоторые другие), развитие оплодотворенных икринок обычно составляет 10–15 суток. У рыб, размножающихся летом при более высоких температурах воды, инкубационный период в 2–3 раза короче и обычно длится от 4 до 7 суток. В последнюю группу входят осетр, стерлядь, лещ и многие другие виды. Таймень, ленок и оба вида хариусов размножаются в реках горного и полугорного характера с относи-

тельно низкими температурами воды, в связи с чем период эмбрионального развития у них длительный: у сибирского хариуса при температуре воды 4–5 °С – в течение 40–45 суток, при 8–9 °С – 20–25, у тайменя – 15–49, у ленка – 28–38 суток. Инкубация икринок радужной форели при температуре 3 °С продолжается в течение 85 суток, при 10 °С – 34, при 12 °С – 26 суток (Ростовцев, 1983). В течение 11–25 суток развиваются икринки у обитателей северных водоемов – корюшек. У живущих в холодных водах Байкала каменной и песчаной широколобок этот процесс длится 28–32 и 30–50 суток соответственно. По этой же причине в течение 58–85 суток развивается икра у размножающегося в конце марта – начале апреля баунтовского сига (Черняев, Пичугин, 1999).

У всех рыб Сибири, нерестящихся осенью, оплодотворенные и развивающиеся икринки находятся в интервале температур от близкой к 0 до 4 °С в течение нескольких месяцев, вплоть до конца зимы – начала весны. В отличие от весенненерестящихся рыб, у рыб этой экологической группы заметное повышение температуры воды в период инкубации, как правило, приводит к гибели развивающейся икры (Мешков, Лебедева, 1977; Черняев, 1982).

У арктического гольца инкубационный период составляет 120–150 суток, у муксуна – 132–182, у пеляди (в условиях эксперимента) – 80–123, у сига, чира, тугуна и нельмы – 180–210 суток. В уральских притоках Нижней Оби выклев большинства зародышей тугуна начинается после 200 суток инкубации, пеляди – 195, сига и чира – 185–190 суток (Богданов, 1997). У размножающихся зимой налима и ледовитоморской рогатки инкубационный период длится 60–90 суток. В течение месяца развиваются икринки в теле самок большой голомянки и 3 месяцев – малой голомянки. Не изученными в рассматриваемом аспекте остаются глубоководные бычки Байкала, но и у них, вероятнее всего, инкубационный период длительный. Также следует отметить сравнительно недавно выявленный, весьма важный факт того, что в Субарктике Сибири и почти повсеместно в Якутии происходит массовое вымерзание икры лососеобразных рыб на нерестилищах в озерах в результате падения в них уровня воды в течение зимы (Венглинский, 1998б). Ранее К. И. Мишарин (1953) отмечал, что до 60 % нерестилищ байкальского омуля в зимний период промерзают. Правда, эти данные входят в противоречие с информацией о том, что икра сиговых способна развиваться при температуре около 0 °С будучи замороженной в лед. Последнее наблюдалось как в природных условиях (Богданов, 1983), так и в эксперименте (Черняев, 1971, 1977, 1982). Ж. А. Черняев (1982) считает, что диапазон оптимальной температуры развития икры (от момента оплодотворения до выклева личинок) байкальского омуля и большинства других сиговых рыб Сибири лежит в пределах от 0,5 до 1,5 °С. В опытах, поставленных этим автором (Черняев, 1982), в случае быстрого за-

мораживания (в течение часа до -2 и -4 °С в микрохолодильнике) выживаемость оплодотворенных икринок омуля составила 100 % (но при охлаждении до -6 °С вся икра погибла); при медленном замораживании (в течение 1,5 ч) при -2 °С погибло 84,8 % икринок, при -4 °С – 100 %. Этот автор предполагает, что, будучи замороженными в лед в естественных условиях, икринки впадают в диапаузу и могут существовать в таком состоянии при очень низком уровне дыхательной активности.

Условия проведения и результаты экспериментов Ж. А. Черняева наводят на такую мысль: поскольку в естественных условиях охлаждение воды и замерзание водоемов происходит довольно медленно, то, возможно, этим и объясняется массовая гибель икры сиговых при промерзании озер Субарктики? В работе Д. Л. Венглинского (1998в) не указана температура среды, в которой находятся замороженные в лед икринки – в условиях отсутствия подстилающей лед воды она может быть существенно более низкой, чем в опытах Ж. А. Черняева. Видимо, последующие исследования внесут ясность в этот весьма актуальный вопрос.

Эффективность икромета, развития икры на нерестилищах и воспроизводства рыб в целом зависит не только от температуры воды, но и от многих других факторов, из которых в публикациях по рыбам Сибири особое внимание уделяется уровенному режиму водоемов (Москаленко, 1956; Замятин, 1977; Соловов, 1986б; Трифонова, 1986; Купчинская, Купчинский и др., 1994а, б; Купчинская, Купчинский, 1996, 1997; Попков, Попкова, 1995; Калягин, 1997; Селезнева, Визер и др., 2004; Терещенко, Терещенко, 2004; Попов, Воскобойников и др., 2005; Экология рыб..., 2006; и др.). В годы с высоким уровнем или последующие за ними годы (в зависимости от экологии рыб) численность популяций рыб, как правило, возрастает. Например, положительная корреляция между высотой уровня и продолжительностью половодья, с одной стороны, и уловами рыб через три года – с другой, выявлена В. П. Солововым (1986б) в Верхней Оби. В условиях Средней Оби в многоводные 1973 и 1975 гг. (продолжительность залития поймы – 98 и 85 дней соответственно) эффективность нереста и нагула плотвы, язя и окуня была гораздо выше, чем в маловодные 1974 и 1976 гг. (продолжительность залития поймы – 47 и 42 дня соответственно). При этом отмечается интегральный характер зависимости эффективности размножения рыб от условий их обитания (Трифонова, 1986). Существенное влияние колебаний уровенного режима на численность рыб в течение года и по годам выявлено М. В. Селезневой и О. В. Трифоновой (2005) в Новосибирском водохранилище. В. Д. Богдановым и Л. И. Агафоновым (2001) показано, что в многоводные годы с длительным периодом затопления низкой поймы Оби возникают предпосылки для появления в последующие годы многочисленных поколений пеляди и чира; влияние водности на динамику численности сига-пыжьяна

выражено в гораздо меньшей степени. Если рост генераций пеляди и чира, вступающих в воспроизводство, происходит в условиях маловодных лет, то темп роста и полового созревания, упитанность и плодовитость рыб низкие. Наиболее благоприятные условия для роста и развития этих видов сиговых складываются при высокой водности в течение двух лет подряд. Ранее влияние многолетних колебаний уровня воды в Оби на рост, плодовитость и размножение ряда видов рыб этой реки исследовалось Б. К. Москаленко (1956), предложившего следующую схему эффективности воспроизводства и продуктивности популяций: высота уровня воды на речной магистрали—продолжительность стояния уровня в заливных пойменных водоемах—продолжительность летнего нагула рыб—темп роста рыб—размеры рыб ко времени полового созревания—величина плодовитости рыб. Б. В. Кошелев (1984) ввел в эту схему еще один пункт – интенсивность нереста рыб, которая, по его мнению, тесно связана с продолжительностью затопления нерестилищ. Л. Ф. Калягиным (1997) выявлена прямая зависимость выживаемости омуля от личинки до годовика от уровня воды в Байкале в апреле–июле; при этом отмечается опосредованное влияние уровня режима на рыб через температурный и кормовой факторы.

Однако высокий уровень воды не всегда обуславливает улучшение условий питания, роста и созревания рыб, многое зависит от конкретной ситуации. Например, при высоком летнем уровне воды в низовьях Лены рост муксуна, особенно в популяциях с преимущественно бентосным питанием рыб, замедлялся в результате снижения доступности кормовых организмов (Кузнецов, Махди и др., 1991; Кузнецов, 1994). Для ранних стадий личинок сиговых в сорах поймы Нижней Оби наиболее благоприятные условия нагула складываются не в многоводные или чрезмерно маловодные годы, а в годы со средним или несколько ниже уровнем (Богданов, 1997). В водохранилищах быстрый подъем уровня в период весеннего паводка часто не совпадает с адекватным, оптимальным для нереста прогревом воды на нерестилищах, что в итоге приводит к снижению численности размножающихся в это время года рыб (Селезнева, Визер и др., 2004). Сложная зависимость характера размножения рыб от уровня режима выявлена и в водоемах европейской части России (Тюрин, 1961; Кошелев, 1971, 1980; Ильина, Гордеев, 1972, 1980). Как было показано Б. В. Кошелевым (1971, 1984), для успешного воспроизводства рыб необходимо оптимальное сочетание комплекса факторов: динамики уровня режима, температуры воды и содержания в ней кислорода, наличия соответствующего нерестового субстрата, условий питания молоди после вылупления и др.

18.6. Питание

По характеру питания к хищным рыбам Сибири относятся таймень, ленок, арктический голец, нельма, щука, налим, амурский сом и судак; в качестве основной пищи они поедают других рыб. Мирные рыбы Сибири питаются беспозвоночными гидробионтами и частично водными растениями и детритом. Только белый амур является во взрослом состоянии фитофагом и питается (в водоемах Амура) водными растениями. Заметим, кстати, что в составе ихтиофауны Амура к растительноядным относится около 15 % видов рыб (Никольский, 1956, 1967).

Молодь всех рыб Сибири, наряду с организмами зоопланктона, питается в той или иной степени и фитопланктоном. Молодь хищных рыб очень быстро переходит на энергетически более выгодное для них питание сравнительно крупными беспозвоночными бентоса и нектобентоса, а вскоре – и на питание рыбами. В пищевом рационе мирных рыб роль зоопланктона и фитопланктона может быть заметной и во взрослом состоянии, особенно зоопланктона. Рыбы, которые питались бы в течение всей жизни только организмами планктона (планктофаги) в сибирской ихтиофауне отсутствуют. Причины этого – слабое развитие в водоемах Сибири гидробионтов данной экологической группы, особенно поздней осенью и зимой. Показателен в этом отношении опыт выращивания растительноядных рыб (белого амура, белого и пестрого толстолобиков, гибридов белого и пестрого толстолобиков) в озерах Тюменской области: кроме фитопланктона и гидрофитов (преимущественно рдестов), существенную роль в питании молоди (от 0+ до 4+) играли организмы зоопланктона и зообентоса (Ниязов, Самусина, 1997). В прудах Алтайского края значительную долю в питании белого амура и гибрида белого и пестрого толстолобиков занимает детрит (Филлипов, Филлипова, 1997).

Основу пищевого рациона большинства видов мирных рыб составляют организмы зообентоса. В небольшой, а нередко и в заметной степени беспозвоночными этой группы питаются во взрослом состоянии и хищные рыбы. Многие мирные рыбы поедают и молодь и взрослых рыб, в том числе своего вида. Это относится даже к таким сугубо мирным рыбам, как сиговые, плотва, лещ, язь, голяны. Явление каннибализма часто встречается у щуки, зубатки, судака, окуня, песчаной широколобки, в небольшой степени – у голомянок (Волерман, 1981). У щуки каннибализм в одних водоемах Сибири наблюдается редко, в других – сравнительно часто, что зависит от условий питания хищника. И то и другое отмечено в одном и том же регионе, например в водоемах бассейна Оби, системе Баунтовских озер, Ивано-Арахлейских и Еравнинских озерах, озерах Сордоннохского плато (Ефимова, 1949; Кузьмич, 1971; Кириллов, 1972; Демин, 1973; Скрыбин, 1977).

Таким образом, практически все виды рыб Сибири потребляют в пищу широкий набор кормов и являются по существу эврифагами. Связано это с отно-

нительно невысоким разнообразием и, главное, развитием (численностью и биомассой) в водоемах Сибири беспозвоночных гидробионтов – кормовой базы рыб. Например, в Байкале взрослая плотва питается преимущественно организмами зообентоса и нектобентоса (ракообразные), но присутствует в пище и растительность – нитчатые и харовые водоросли, а также молодь рыб. Елец в случае конкуренции на почве питания с другими рыбами, активными потребителями зоопланктона и зообентоса, поедает не только беспозвоночных, но в значительной мере фитопланктон, нитчатые водоросли, гидрофиты и детрит. Голомянки во взрослом состоянии питаются как беспозвоночными макропланктона, так и молодью рыб. Осетр, будучи типичным бентофагом, в условиях Колымы в отдельные годы почти полностью переходит на питание придонным планктоном (Новиков, 1966). Как было показано Ю. С. Решетниковым (1963, 1966, 1980), характер питания (эврифагия) является одной из главных причин многообразия форм сигов в водоемах Субарктики.

Также следует отметить, что как и для рыб в целом (Карзинкин, 1952; Шорыгин, 1952; Ивлев, 1955; Фортунатова, Попова, 1973; Никольский, 1974а; Спановская, Григораш, 1976; и др.), для сибирских рыб характерна избирательность питания, проявляющаяся по-разному у рыб одного вида в разных водоемах и у разных видов рыб в одном и том же водоеме. Информация, подтверждающая это, в публикация по рыбам Сибири многочисленна.

Как отмечено выше, все сибирские рыбы, включая осетровых (Хохлова, 1955; Егоров, 1961; Рубан, 1999), питаются практически круглый год. При этом интенсивность питания теплолюбивых рыб в зимний период существенно ниже, чем в период открытой воды, а холодолюбивые рыбы активно питаются и зимой. У лососевых (арктический голец) и сиговых интенсивность переваривания пищи сравнительно высока во время их зимнего нагула в солоноватых и соленых водах при температуре –2–4 °С. По мнению Б. К. Москаленко (1971), косвенным показателем этого является тот факт, что у анабарского муксуна отложение жира происходит в основном в зимние месяцы. Усиленное питание муксуна в феврале в осолоненной воде Анабарского залива связано с миграцией в реку из моря рачка лимнокалянуса. Угасание интенсивности питания в первой половине зимы и резкое усиление этого процесса в феврале–марте наблюдалось также у анабарской ряпушки. Однако в ряде работ (Кузнецов, Махди, 1987, 1991; Кузнецова, 1993а, б, 2003; Кузнецов, 1994) приводятся факты низкой интенсивности питания муксуна, омуля и ряпушки в низовьях Лены в зимний период. Такого рода противоречия могут свидетельствовать как о многообразии форм проявления экологии питания сиговых при низких температурах воды, так и о необходимости продолжения исследований в этом направлении.

Также следует отметить, что, как правило, имеет место неравномерность интенсивности питания рыб в течение суток. В отношении пеляди это пока-

зано А. В. Сычевой (1955). По наблюдениям А. К. Матковского (1997), молодь щуки в пойменно-соровой системе Средней Оби при температуре воды 19–23 °С наиболее интенсивно питается в утренние (с 4 до 10) и вечерние (с 17 до 23) часы.

Разумеется, такой характер питания присущ не только рыбам из водоемов Сибири, но и рыбам умеренных и высоких широт в целом (Никольский, 1974, 1980). В. И. Пономаревым (1993) в процессе изучения активности пищеварительных ферментов рыб [семги, хариуса, голяна, налима и подкаменщика (*Cottus gobio*) в условиях Северного Урала – в р. Щугор (бассейн р. Печора)], выявлено, что благодаря реализации эффекта температурной компенсации пищеварительной функции рыбы обладают способностью к достаточно эффективному гидролизу пищи и в зимнее время при низких (близких к 0 °С) температурах воды. О. А. Поповой (1979) показано, что активный откорм и интенсивное переваривание пищи у судака и окуня в дельтовых водоемах Каспийского, Аральского и Азово-Черноморского бассейнов начинается при температуре воды 8–10 °С и продолжается в течение 6–7 месяцев, в водоемах средней полосы России этот период сокращается до 5,5, в водоемах Карелии – до 4,5 месяцев. В Рыбинском водохранилище, Псковско-Чудском озере и на северной границе ареала судак и окунь продолжают питаться и зимой, но их рост (линейный и весовой) в это время или крайне замедлен или отсутствует совсем (Лапицкий, 1970; Попова, 1979). В водоемах на юге Средней Азии активность питания (и рост) судака и окуня снижается в летние месяцы при прогреве воды до 25 °С и выше (Попова, 1971). Аналогичные результаты получены Ю. Ю. Дгебуадзе (1979) при изучении широтной зависимости (в европейской части России) интенсивности питания и роста леща: на юге ареала рост рыб прекращался в более поздние сроки, чем на севере. Суточный ритм питания уклейки из Москвы-реки и плотвы из Учинского водохранилища изучался В. Д. Спановской и В. А. Григораш (1961).

18.7. Температурный фактор

Существенное влияние температуры, как прямое, так и опосредованное, на рост, развитие, активность питания и свойства пищеварительных ферментов, иммунную систему, размножение и другие стороны жизнедеятельности рыб показано в большом числе работ (Пегель, 1946, 1950, 1959, 1973; Строганов, 1956, 1962; Гинзбург, Детлаф, 1969; Пегель, Антипин, 1973, 1975; Фортунатова, Попова, 1973; Столбов, Аликин, 1977; Кошелев, 1978*a, б*, 1984; Сорвачев, 1982; Кузьмина, 1985, 1991; Попов, Попова, 1988, 1991, 1997; Макеева, 1992; Уголев, Кузьмина, 1993; Константинов, Зданович, 1996; Попова,

Черепанов и др., 1997; Голованов, Гречанов и др., 2000; Попова, Попов, 2000; Дгебуадзе, 2001; Лугаськова, 2003; Коростелев, Неваленный, 2005; и др.).

Практически все рыбы Сибири живут в течение года в широком диапазоне температур воды. От 6 месяцев – в водоемах на юге Сибири и до 8–9 месяцев – в озерах и реках арктического побережья рыбы проводят подо льдом при температуре воды немногим более 0 °С. Лишь в наиболее глубоких озерах она достигает в придонных слоях воды 4 °С. При этом во всех случаях температура тела рыб бывает, по всей видимости, несколько выше температуры окружающей ее воды. Л. П. Халяпиной (1976) было установлено, что температура тела у исследованных ею рыб (лосось, форель, карп и плотва) заметно выше температуры окружающей водной среды: у производителей невского лосося в разные месяцы года – на 0,8–1,1 °С, у двухлеток – на 1,0–1,4, у сеголетков – на 0,9–2,0, у двухлеток форели – на 0,5–1,0 °С. Механизм терморегуляции переставал функционировать при наркотизации рыб и в состоянии шока.

В летний период водоемы на юге Сибири прогреваются в поверхностном слое до 20–25, иногда – до 30 °С, на севере Сибири – до 12–15, на мелководных участках озер – до 18–20 °С. В левобережье Нижнего Енисея в таежном притоке Турухане сумма температур воды в безледоставный период (134 суток) составляет 1 296 градусо-дней, в Большой Хете, расположенной в пределах лесотундры, – около 1 000, в Танаме – протекающей в зоне тундры Гыданского п-ова, – около 800 градусо-дней (Галахов, 1964; Пармузин, 1964). Как правило, не повышается температура воды выше 15 °С, чаще достигая лишь 10–12 °С, летом в большинстве рек и озер в горах на юге Сибири (Михайлов, 1961; Алтай-Саянская горная..., 1969).

Явное большинство (59) видов рыб сибирской ихтиофауны следует отнести к холодолюбивым, предпочитающим в летний период прохладные воды. Это ленок, таймень, форели, арктический голец, все сиговые, хариусы, корюшки, чукучан, голец-усач, налим, подкаменщики, песчаная и каменная широколобки, рогатка, все эндемики Байкала. Сравнительно теплолюбивых видов рыб на территории Сибири – лишь 12. Это уклейка, серебряный карась (в том числе амурская форма), белый амур, сазан, верховка, озерный гольян, линь, большеротый буффало, щиповка, амурский сом, малая южная колюшка, головешкаротан. Остальные 19 видов рыб обитают в широком интервале температур воды, однако для каждого из них присущ свой оптимальный диапазон этого фактора, как, впрочем, и для двух первых групп. Видоспецифичность и возрастные особенности термопреферендума выявлены Н. И. Козловой (1992, 1994) у сиговых рыб из оз. Байкал, В. К. Головановым (1997) – у рыб из семейства лососевых (радужная форель, лосось и др.), сиговых (байкальский омуль, пелядь, обыкновенный сиг и др.), карповых (лещ, плотва, карась, карп).

Правомерность такого распределения рыб по температурному градиенту подтверждается, в частности, тем, что попытки акклиматизации до стадии натурализации (что подразумевает успешную репродукцию в ряду поколений) холодолюбивых сиговых в равнинных водоемах на юге Сибири успехом не увенчались, поскольку в условиях сравнительно высоких температур воды у этих рыб не происходит нормальное развитие половой системы и половых продуктов. Эти же виды рыб, вселенные в олиготрофные высокогорные озера на юге Сибири, в которых летние температуры воды не превышают 10–12 °С, активно питаются и размножаются. Сравнительно широко расселилась в холодных водах верхнего и среднего течения Енисея (включая притоки Амыл, Оя, Кебеж, Кан) радужная форель. В ангаро-енисейских водохранилищах успешно прижился байкальский омуль, в Усть-Илимском и Красноярском – пелядь (Куклин, 1999). В то же время, такие представители карпообразных как елец и плотва, хотя и живут в водоемах Субарктики Сибири, растут в них медленно и не достигают здесь такой численности, как в водоемах более южных зон Сибири (Кириллов, 1972; Попов, 1975*б*, 1978*а*). Существенная зависимость характера питания ельца и плотвы от температуры воды была выявлена И. М. Романовой (1972) при изучении этих рыб в р. Чулым в водоемоохладителе Назаровской ГРЭС (т. е. вне зоны действия термальных вод) и в реке ниже ГРЭС (в зоне действия термальных вод). Золотой карась встречается в небольшом числе севернее Полярного круга лишь на востоке ареала, а линь, также один из наиболее теплолюбивых видов рыб Сибири, выше 62° северной широты не отмечен. Обитающий в водоемах арктического побережья и некоторых высокогорных озерах обыкновенный гольян существует в них в небольшом числе благодаря тому, что нагуливается и размножается на мелководных и хорошо (до 20 °С) прогреваемых участках, часто среди зарослей макрофитов. Известно (Кошелев, 1984), что нередко условия, благоприятные для нагула и роста рыб, оказываются неблагоприятными для нормального развития и функционирования у них системы размножения.

18.8. Фактор дыхания

Влияние температурного фактора на рыб тесно связано с газовым составом воды, прежде всего с концентрацией в ней растворенного кислорода. Известно (Строганов, 1962; Никольский, 1974*а*; Кляшторин, 1982), что рыбам-оксифилам для нормальной жизнедеятельности требуется не менее 7–10 мг O₂ / л, рыбам-оксибионтам – не менее 3–4 мг O₂ / л. Рыбы, устойчивые к дефициту кислорода, способны к выживанию (и дальнейшей нормальной жизни) при снижении его концентрации до 1–0,5 мг / л. Наиболее требовательны все рыбы к содержанию в воде кислорода в те периоды, когда они

ведут активный образ жизни – интенсивно питаются, размножаются, мигрируют (Карзинкин, 1952; Строганов, 1962; Кляшторин, 1982). Существенное влияние на характер миграций, размножения и питания рыб, особенно сиговых, оказывают заморные явления в Оби (Москаленко, 1971; Андриенко, 1981а; Парфенова, Толпыго и др., 1986; Танасийчук, 1989).

Из сибирских рыб к оксифилам можно отнести 26 видов: осетр; стерлядь; все лососеобразные (кроме щуки); уклея; пескарь; елец; обыкновенный голяк. К рыбам-оксибионтам – 58 видов: щука; все карпообразные (кроме оксифилов и устойчивых к дефициту кислорода); амурский сом; налим; девятиглая колюшка; ерш; окунь; судак; все скорпенообразные. Устойчивыми к дефициту кислорода среди сибирских рыб являются 7 видов: золотой карась; серебряный карась; линь; верховка; озерный голяк; головешка-ротан; малая южная колюшка. Ясно, что данную классификацию следует рассматривать в качестве ориентировочной, поскольку в ней не учтены возрастные, физиологические и экологические особенности дыхания рыб. Л. Б. Кляшторин (1982) на основании анализа информации по потребности кислорода многими видами рыб, в том числе пресноводными, делает вывод о том, что устойчивость рыб к дефициту этого химического элемента возрастает в ряду: лососевые < осетровые < окунеобразные < карпообразные.

ГЛАВА 19

О ВЫЛОВЕ РЫБ В ВОДОЕМАХ СИБИРИ

Несмотря на то что видовое разнообразие ихтиофауны Сибири сравнительно невелико, 41 вид рыб этого региона Северной Азии являются объектами добычи человеком. Из них 30 видов рыб – преимущественно объекты промыслового лова: осетр; стерлядь; арктический голец; омуль; обыкновенный сиг; муксун; чир; пелядь; сибирская ряпушка; тугун; нельма; зубатка; щука; лещ; серебряный карась; золотой карась; белый амур; сазан; язь; елец; осман; плотва; линь; чукучан; амурский сом; налим; ерш; окунь; судак; ротан. Семь видов рыб (ленок; таймень; сиг Правдина; валец; сибирский хариус; монгольский хариус; озерный голянь) вылавливаются, главным образом, рыбаками-любителями. Форели, большеротый буффало и сазан (в форме карпа) – основные объекты прудового рыбоводства на юге Сибири, а пелядь, европейская ряпушка (рипус) и сазан – озерного рыбоводства.

В кратком изложении картина добычи рыб в водоемах Сибири силами государственных (а в последние 10–15 лет и других форм собственности) рыбопромысловых организаций такова.

19.1. Бассейн Оби

В 1958–1966 гг. в водоемах этого бассейна (без водоемов на территории республики Казахстан) суммарный вылов рыб составлял от 404 до 479 тыс. ц в год (Лузанская, 1970), в 1986–1990 гг. – 304, в 1991 г. – 232, в 1994 г. – 158, в 1996 г. – 107, в 1998 г. – 137 тыс. ц. В течение всех лет наиболее интенсивный промысел рыбы осуществлялся на магистрали Оби и Иртыша и базировался, в основном, на добыче осетровых, нельмы, муксуна и чира; запасы ряпушки и пеляди, как и менее ценных видов рыб (язь, плотва, елец, щука, налим и ерш) недоиспользовались. Многие притоки Нижней Оби к концу столетия перестали эксплуатироваться промыслом из-за экономической неэффективности или в силу интенсивного загрязнения в процессе добычи нефти и газа (Матковский, 1997; Крохалевский, 1999, 2001).

В 2001 г. в Обь-Иртышском бассейне было выловлено 143, в 2002 г. – 148 тыс. ц рыбы всех видов. Промысловый и любительский лов осетра запрещен с 1998 г., стерляди – с 2002 г. (в 2001 г. было добыто 100 ц этой рыбы). Растут уловы щуки и налима – в 1999–2002 гг. их ежегодный вылов равнялся 25,7–32,7 и 12,5 тыс. ц соответственно (Трифонов, 1995; Мамонтов,

Литвиненко и др., 2003). В бассейне р. Северная Сосьва остается стабильно высокой численность карповых (Слепокуров, 2001).

Особую ценность в рыбохозяйственном отношении в Обском бассейне имеют Обская и Тазовская губы, в которых происходит зимовка, нагул, а отчасти и нерест осетра, нельмы, сиговых, сравнительно многочисленны здесь щука, язь, плотва, налим, повсеместны корюшка и ерш (Стариков, Андриенко и др., 1983; Князев, 2004).

Вылов сиговых рыб в низовьях Оби в начале XX в. не превышал 40–50 тыс. ц в год (Москаленко, 1958). В период Второй мировой войны он достиг 170 тыс. ц в год. К концу 1960-х гг. численность сиговых значительно уменьшилась в результате перелова. Последовал запрет тралового лова рыб в Обской губе. В 1970–1990 гг. ежегодный вылов сиговых составил в среднем 250–300 тыс. ц, однако к концу столетия уловы вновь снизились до 80–130 тыс. ц в год (Шумилов, Замятин, 1983; Богданов, 2001). В настоящее время запасы сиговых в Оби находятся в удовлетворительном состоянии, однако это касается не всех видов рыб семейства. Муксун в 1980-е гг. в низовьях Оби вылавливался в среднем в количестве 12,7 тыс. ц в год, а в 2002 г. было поймано лишь 5,4 тыс. ц этой рыбы (Богданов, 1994; Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В озерах Алтайского края в 1946–1950 гг. ежегодно добывалось в среднем 15 тыс. ц рыбы, в 1991 и 1995 гг. – по 9,5 тыс. ц. В целом, в речных и озерных водах края в 1946 г. было добыто 20,8, в 1990 г. – 19,2 тыс. ц рыбы. При этом вылов щуки сократился почти в 7 раз (с 542 до 84 ц), плотвы – более чем в 2 раза (с 7,9 до 3,4 тыс. ц), мелочи, не распределенной по видам, – почти в 3 раза (с 1,4 до 0,5 тыс. ц). В результате интенсификации облова озер почти в 2 раза вырос вылов карасей (с 7,2 до 12,2 тыс. ц). Добыча леща и язя составила в 1990 г. 1,5 и 1,2 тыс. ц соответственно (Соловов, 1990).

Полупроходные сиговые вылавливались в верховьях Оби в 1937–1940 гг. в количестве 70 ц в год, с 1966 по 1990 г. – 400–600 ц; увеличение вылова объясняется активизацией однолетнего выращивания в озерах пеляди. В 1996–1997 гг. на этом участке Оби сиговых добывалось в среднем 40 ц в год (Соловов, 1990; Веснина, Журавлев и др., 1999).

В самом большом по площади водного зеркала (в настоящее время 172 тыс. га) в Западной Сибири и самом рыбопродуктивном оз. Чаны вылов рыб за последние 50 лет сократился в 5–8 раз (в 1952 г. – 96,1 тыс. ц, в 2001 г. – 11,0, в 2002 г. – 20,0 тыс. ц). Основные причины этого – неуклонное снижение уровня и в связи с этим повышение минерализации вод озера, чрезмерный вылов рыб, вытеснение рыб-аборигенов амурским серебряным карасем (Воскобойников, 2002; Воскобойников, Селезнева, 2002). В целом по Новосибирской области ежегодный вылов рыб в 1987–1991 гг. равнялся в среднем 56 тыс. ц, в 1994–1998 гг. он снизился до 28–36, в среднем – 32 тыс. ц,

т. е. более чем в 1,5 раза. В оба периода почти 100 % уловов составлял крупный и мелкий частик (щука, плотва, карась, лещ, окунь); доля сиговых от суммарного вылова в 1997 г. составила 1,8, в 1998 г. – 2,4 %; осетровые в статистике вылова отсутствовали из-за чрезмерно малой величины их добычи (Воскобойников, Трифонова и др., 1999; Попов, Воскобойников и др., 2005). Заметный вклад в получение товарной рыбопродукции в области вносили работы по разведению сиговых (главным образом, пеляди) и сазана в оз. Сартлан. В период наиболее интенсивного проведения этих работ (1981–1991 гг.) рыбопродуктивность озера составляла 36–46 кг / га. Однако в последние годы (2001–2005) в связи со снижением в озере уровня воды, повышением ее минерализации и по ряду других причин рыбопродуктивность этого водоема снизилась до 19–27 кг / га. Пелядь в озере не размножается, а сазан делает это не каждый год. Напротив, вылов вселенного в озеро в 1986 г. амурского серебряного карася увеличился в период с 1996 по 2000 г. в 15 раз – с 200 до 3 000 ц (Егоров, Прусевич, 1997; Прусевич, Егоров и др., 1997; Прусевич, 2006).

В Новосибирском водохранилище (площадь водного зеркала при НПУ – 1 070 км², максимальная глубина – 23 м, средняя – 8 м) в первые 10 лет его существования (1958–1967 гг.) ежегодный вылов рыб составлял в среднем 2,2 тыс. ц, во вторые 10 лет (1968–1977 гг.) – 4,1, в третьи 10 лет (1978–1987 гг.) – 7,0, с 1988 по 1996 г. – 10,0 тыс. ц. С 1975 по 1996 г. включительно основу промысла составляли лещ (84,5 %) и судак (11,2 %), затем следуют плотва (2,5 %), язь (1,0 %) и налим (0,7 %). Доля окуня в уловах не превышала 0,4 %. Указанное распределение видов по удельному весу в уловах близко к удельному весу этих рыб по их абсолютной численности в водохранилище. В конце столетия в результате интенсивной рыбодобычи в предшествующие годы вылов рыб в этом водоеме резко сократился и в 2000 г. равнялся 5,7 тыс. ц, в 2001 г. – 9,1, в 2002 г. – 7,6, в 2003 г. – 7,3, в 2004 г. – 6,3, в 2005 г. – 5,8 тыс. ц; основу уловов составлял лещ (в 2001–2005 гг. – от 87,8 до 92,6 %); вылов наиболее ценного в промысловом отношении судака колебался от 272 до 430 ц в год (3,2–6,9 % от суммарного вылова рыб) (Сецко, 1976б; Благовидова, Сецко и др., 1977; Трифонова, 1995; Попов, Визер и др., 1995; Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В Оби на участке непосредственно ниже плотины Новосибирской ГЭС в первые годы после зарегулирования реки уловы рыб (на шести неводных тонях) колебались от 1,5 до 3,8 тыс. ц и были представлены на 84 % видами-аборигенами (плотва, язь, щука, окунь); стерлядь, сиговые и нельма составляли около 2 % годового улова. К концу XX в. из уловов на этом участке полностью исчезли плотва и щука, сиговые и нельма стали попадаться единично (во время контрольных ловов плавными сетями), доля язя и окуня составляла от 2 до 11 % суммарного годового вылова рыб; доминировали в уло-

вах рыбы-акклиматизанты – судак (1,6–4,3 %) и особенно лещ (86–90 %) (Еньшина, 1997). Близкая к этой картина вылова рыб на этом участке реки сохраняется и до настоящего времени.

В водоемах бассейна Оби в пределах Томской области промысловый вылов осетра в 1953–1965 гг. равнялся в среднем 1,8 тыс. ц в год, в последнее десятилетие XX в. – не более 29 ц. Несмотря на то что в 1998 г. осетр был внесен в Красную Книгу РФ, его добыча в качестве прилова при стрелевом лове продолжается. Уловы нельмы в 1941–1951 гг. составляли в среднем 609 ц в год, с 1992 по 1999 г. – 61 ц. Муксун в 1941–1951 гг. добывался в количестве от 1,0 до 2,5, в среднем – 1,8 тыс. ц в год, в последние годы столетия он снизился до 7–10 ц. Из сиговых рыб лишь уловы пеляди остаются сравнительно высокими: в 1995 г. выловлено 492 ц, в 1995 г. – 3,7 тыс. ц. Снижение интенсивности промысла на многих пойменных водоемах области привело к существенному сокращению добычи щуки, карповых и окуневых: в 1980-е гг. среднегодовые уловы этих рыб составляли 24,0 тыс. ц, в 1990-е гг. – 14,2 тыс. ц. Добыча всех указанных видов рыб в пределах области снизилась в этот период с 28,6 до 17,7 тыс. ц (Еньшина, Трифонова и др., 2005).

19.2. Бассейн Енисея

Как известно (Грезе, 1953, 1957б, 1963; Пармузин, 1964; Приймаченко, Шевелева и др., 1993; Сороковинова, Башенхаева, 2000; Заделенов, Еникеева и др., 2006), биологическая продуктивность водоемов Енисейского бассейна существенно ниже, чем Обь-Иртышского, что обусловлено слабым развитием на Енисее поймы, высокими скоростями течения рек, низким содержанием в воде биогенов и ее невысокими температурами и др. В итоге это определяет низкую рыбопродуктивность водоемов бассейна (Подлесный, 1958, 1963; Таназийчук, 1989; Куклин, 1997, 1999а, б).

В 1914 г. товарные уловы рыб в бассейне Енисея составили около 30 тыс. ц, с 1931 по 1935 г. – в среднем ежегодно 30, с 1936 по 1940 г. – 28,5, с 1942 по 1945 г. – 58,2 (в 1943 г. было добыто максимальное количество рыбы за весь исторический период рыболовства на Енисее – 82,1 тыс. ц), с 1946 по 1950 – 42,1, с 1951 по 1955 г. – 41,5 тыс. ц. Потенциально возможная добыча рыбы в бассейне реки в середине 1950-х гг. оценивалась в количестве 40–45 тыс. ц в год (Подлесный, 1958, 1963). С 1951 по 1991 г. промышленный вылов рыб в бассейне Енисея колебался в пределах от 30,0 до 46,0 тыс. ц без значительных перепадов величины уловов по годам.

Вылов наиболее ценных в товарном отношении видов рыб в бассейне Енисея – осетровых и лососевых – в течение рассмотренного периода лет неуклонно сокращался. Так, ежегодная добыча осетра и стерляди в

1934–1937 гг. составила в среднем около 3 тыс., в 1944 г. – 3,2, в 1947 г. – 1,8, в 1955 г. (после запрета вылова осетра, с 1947 по 1953 г.) – 3,9, в среднем за 1946–1955 г. – 1,5 тыс. ц (Подлесный, 1958, 1963). С 1981 по 1988 г. величина вылова осетровых колебалась от 99 до 460, в среднем составив 282 ц в год, или 0,62 % от среднегодового (45,7 тыс. ц) вылова в этот период всех промысловых видов рыб. Лососевые в эти годы добывались в среднем в количестве 1,2 тыс. ц (2,6 % от 45,7 тыс. ц), сиговые – 15,4 (33,6 %), налим – 6,7 (14,6 %), крупный частик (щука, язь, сазан, лещ, осман) – 7,9 (17,2 %), мелкий частик (караси, окунь, плотва, елец, ерш) – 13,7 тыс. ц (30 %) (Михалев, 1989; Танасийчук, 1989).

Сравнительно стабильной в последней четверти XX в. была добыча в низовьях Енисея омуля: в 1976–1980 гг. ежегодно вылавливалось в среднем 1,3 тыс. ц, в 1981–1990 – 1,4, в 1996–2000 – 1,2 тыс. ц этой рыбы (Андриенко, Богданов, 2001). Доля азиатской корюшки снизилась к концу века в 2–3 раза, доля налима, напротив, увеличилась примерно в 2 раза в результате интенсификации его вылова на труднодоступных водоемах. Уловы крупного частика (щука и язь) в период с 1951 по 1986 г. постепенно возрастали и в конце периода составляли около 5,0 тыс. ц в год. Это же имело место в отношении мелкого частика (плотва, елец, караси, окунь, ерш), вылов которого в конце указанного периода достиг 10,0–10,8 тыс. ц (Андриенко, Богданов и др., 1989; Михалев, 1989).

Существенный спад уловов рыбы в бассейне Енисея отмечается с начала 1990-х гг. В 1992 г. рыбопромысловой статистикой (без учета вылова в бассейнах других рек края, динамика добычи рыб в которых была примерно такой же, как и в бассейне Енисея) зафиксирован вылов рыб в количестве 19,7 тыс. ц, в 1993 г. – 19,0, в 1994 – 16,6, в 1995 г. – 15,2, в 1996 г. – 13,8, в 1997 г. – 11,3, в 1998 г. – 11,9 тыс. ц. Как и в предыдущие десятилетия, доля в уловах осетровых и лососевых снижалась в большей степени, чем менее ценных видов рыб. В 1992 г. было добыто сиговых 10,7 тыс. ц, в 1993 г. – 10,1, в 1994–1998 гг. – от 7,1 до 8,7 тыс. ц в год (Михалев, Андриенко и др., 1999; Михеев, Михалев и др., 2001). В 2001 г. в бассейне реки было выловлено всего рыбы 19,0 тыс. ц, в 2002 г. – 14, в 2000–2002 гг. – в среднем 16 тыс. ц в год. Доля сиговых составляла в эти годы около 50 % от суммарного вылова рыб (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

В одном из наиболее рыбопродуктивных районов Красноярского края – Туруханском – среднегодовой вылов рыб в 1961–1965 гг. составил 6,2 тыс. ц, в том числе осетровых – 0,08, лососевых – 0,04, сиговых – 1,1, щуки – 1,2, карповых – 2,4, налима – 0,8, окуня – 0,5 тыс. ц. В 1995–1997 гг. ежегодный улов равнялся в среднем 2,1 тыс. ц, в том числе осетровых – 0,05, сиговых – 0,32, щуки – 0,32, карповых – 0,50, налима – 0,75, окуня – 0,13 тыс. ц (Андриенко, Богданов и др., 1999).

В бассейне Ангары в пределах Красноярского края (владения Енисейского рыбозавода) в первую половину XX в. ежегодно добывалось 3,0–4,0 тыс. ц рыбы. При этом до 70–75 % уловов составляли частичковые: елец, плотва, окунь. На долю стерляди и осетра приходилось 8–10 %, лососеобразных (таймень, ленок, сиг, нельма, хариус) – 8–9 %, налима – 6–8 %. С 1981 по 1991 г. среднегодовой вылов рыб в низовьях Ангары составил 840 ц с преобладанием плотвы и ельца (более 50%) и налима (32%); осетровые и лососеобразные в статистике уловов не фигурируют (Биоразнообразии байкальской..., 1999).

С образованием на Ангаре Иркутского (1956), Братского (1961) и Усть-Илимского (1974) водохранилищ основу ихтиофауны в бассейне реки стали составлять не осетровые и лососевые, а щука, плотва и окунь. В значительной степени это касается и других водохранилищ Красноярского края, в том числе северных – Хантайского и Курейского (Куклин, 1996б, 1997, 1999а, б). В Братском водохранилище вылов рыб в 1981–1985 гг. равнялся 6,6–12,1, в среднем – 8,8 тыс. ц; в Усть-Илимском – 2,2–4,6, в среднем – 3,7; в Хантайском – 4,0–4,8, в среднем – 4,3 тыс. ц в год. В этот же период лет в наиболее крупных озерах Красноярского края: Хантайском – 1,2–1,4, в среднем – 1,5 тыс. ц, Таймыр – 1,0–1,7, в среднем – 1,8 тыс. ц (Сулимов, Шимановская, 1989).

В Красноярском водохранилище, наполнение которого до НПУ завершилось в 1967 г. (при этом площадь водного зеркала достигла 2 100 км², максимальная глубина – 105 м, средняя – 37 м), в настоящее время встречается 21 вид рыб и сибирская минога. Основу промысла (80 %) составляют лещ, плотва и окунь, за которыми по величине вылова следуют щука и серебряный карась, в том числе амурская форма; осетровые, таймень, хариус, сиг и елец встречаются в небольшом числе на предустьевых участках немногочисленных притоков водохранилища (Чупров, Вышегородцев и др., 2001). В 1981–1985 гг. ежегодные промысловые уловы рыб в водохранилище составили 3,8–4,9, в среднем – 4,3 тыс. ц (Сулимов, Шимановская и др., 1989). К 1988 г. вылов рыбы в водохранилище вырос до 5 тыс. ц, но в последующие годы он неуклонно снижался и в 1994 г. составил 1,0 тыс. ц. К 1998 г. вылов увеличился до 4,7 тыс. ц за счет возросшей добычи леща и мелкого частичка – преимущественно окуня (Михалев, Андриенко и др., 1999).

19.3. Байкал

В водоемах бассейна Байкала (в пределах Иркутской, Читинской областей и Республики Бурятия) с 1938 по 1955 г. вылов рыб составлял 75–144, в среднем – 96,7 тыс. ц в год (Мишарин, 1950; Кожов, Спелит, 1958). С 1981 по 1988 г. промыслом ежегодно изымалось от 36,2 до 56,8, в среднем – 46,1 тыс. ц рыбы (Шимановская, Танасийчук, 1989). В 1991–1996 гг. добыча

рыб в указанных границах составила в среднем 74 тыс. ц, только в Байкале в 1986–1996 гг. – около 40 тыс. ц (Болотова, Калягин и др., 1998).

Численность байкальского осетра снизилась до критически минимального уровня и его вылов в озере полностью запрещен. С 1960 г. полностью запрещен в Байкале промысловый лов сига, но в качестве прилова его добыча продолжается и до настоящего времени. В Баунтовских озерах сиг добывается в количестве нескольких тонн в год. Среднегодовой улов омуля, главного промыслового вида рыб в Байкале (до 41 % величины суммарного вылова всех промысловых рыб в озере), в 1961–1965 гг. составлял 35 тыс. ц, в 1969–1975 гг. – 5–6, в 1976–1981 гг. – около 10 тыс. ц. К концу XX в. уловы омуля выросли почти до 25 тыс. ц (в 1996 г. – 28 тыс. ц) благодаря положительным результатам рыборазводных работ на озере (Болотова, Калягин и др., 2004) и активному контролю за выловом этой рыбы органами рыбоохраны. В 2003 г. при общем вылове в озере 32,3 тыс. ц рыбы доля омуля составила 22,4 тыс. ц (69 % общего вылова). Из других промысловых видов рыб за последние 20 лет в пределах Республики Бурятия снизились уловы окуня (с 5 до 3 тыс. ц в год), язя (до 300 ц), щуки (с 1,1 тыс. ц до 300–900 ц в год), налима (с 1,4 тыс. ц до 350 ц в год). Лишь уловы плотвы, многочисленного вида рыб в мелководных зонах Байкала и озерно-речных системах вокруг озера, остаются сравнительно высокими – до 20 тыс. ц в год (Калашников, 2004).

19.4. Якутия

В водоемах Восточной Сибири в пределах Якутии в 1940 г. всеми рыбопромысловыми организациями было добыто около 180 тыс. ц рыбы (Егоров, 1963; Венглинский, 1998; Кириллов, 2002а, б; Слепцов, 2002). Из них около 120 тыс. ц (67,7 %) приходилось на частиковых рыб (щука, карповые, окуневые, налим), около 40 тыс. ц (22,2 %) – на сиговых (муксун, чир, сиг, пелядь, ряпушка), оставшиеся 20 тыс. ц (11,1 %) – на арктического гольца и осетра. Во второй половине XX в. среднегодовой вылов рыб в водоемах республики составил около 80 тыс. ц, из которых в реках вылавливалось от 50 до 80 %. С 1982 по 1986 г. было добыто в среднем за год 84 тыс. ц, в том числе сиговых – 49 (57,9 %), частиковых – 34 (41%), лососевых – 0,93 (1,1%), осетра – 0,17 (0,2%) тыс. ц. К 1993 г. уловы снизились до 42 тыс. ц в связи падением добычи всех указанных групп: сиговых – до 30 тыс. ц, частиковых – до 12, лососевых – до 0,38, осетра – до 0,04 тыс. ц. В 1995 г. суммарная добыча рыб возросла до 59 тыс. ц за счет роста вылова всех указанных групп, но особенно сиговых (до 35 тыс. ц) и частиковых (до 23 тыс. ц). Прогнозная оценка на 2001–2005 гг. предусматривала увеличение среднегодового суммарного вылова до 87 тыс. ц за счет интенсификации вылова всех групп рыб, прежде всего – частиковых. Фактически

было добыто: в 2001 г. – 43,1 тыс. ц, в 2002 г. – 46,6, в 2003 г. – 37,4, в 2004 г. – 37,9, в 2005 г. – 38,0 тыс. ц. Ежегодный вылов нельмы в эти годы составлял 397–500 ц, лососевых (таймень, ленок, голец, хариус) – 143–347 ц, сиговых – 19,5–33,2 тыс. ц, частиковых (щука, окунь, елец, плотва, язь, карась, гольян, чукучан, налим) – 7,7–12,6 тыс. ц.

Динамика вылова осетра в водоемах республики Якутия такова: в 1940–1947 гг. ежегодно добывалось в среднем 880 ц, в 1950–1957 гг. – 370, в 1960–1967 гг. – 460, в 1980–1987 гг. – 80, в 1991–2000 гг. – 145 ц, в 2001–2005 гг. – 230 ц. Сиговые все годы подвергаются наиболее интенсивному облову на путях миграции и в местах нагула в дельтах рек и участках приморья. В 2000 г. вылов этих рыб в низовьях Лены составил 71,5 % от общего вылова в бассейне, в Яне – 68,1 %, в Индигирке – 73,4 %, в Колыме – 32 %. В последние 10 лет в республике активизировались работы по зарыблению многочисленных озер местными видами рыб, прежде всего обыкновенным карасем (Кириллов, 2002а, б; Кириллов, Соломонов и др., 2001; Слепцов, 2002; Тяптиргянов, Иванова, 2003; Кириллов, Савинов и др., 2004).

* * *

Итак, в общей сложности в водоемах Сибири в начале 1970-х гг. ежегодно добывалось 480–525 тыс. ц, или около половины всего годового улова рыб в пресных водах России (без прудовых хозяйств). В речных водах Сибири вылавливалось 280–300 тыс. ц, в озерах – 180–205, в водохранилищах – 16–18 тыс. ц рыбы в год. Уловы осетровых и лососевых в конце 1950-х – начале 1960-х гг. равнялись соответственно 10–12 и 150–160 тыс. ц в год, в начале 1970-х гг. они снизились до 3,5–4,0 и 120–140 тыс. ц соответственно (Петкевич, Полымский и др., 1973).

В начале XXI в. ежегодный промысловый вылов рыб в водоемах Сибири по нашим подсчетам составил 280–300 тыс. ц, т. е. за 40 лет уловы сократились почти наполовину (на 42–43 %). По данным Ю. П. Мамонтова и А. И. Литвиненко с соавт. (2003), в 2002 г. в пресноводных водоемах России было выловлено 1 163,5 тыс. ц рыбы. На долю Уральского и Сибирского федеральных округов из этой величины вылова пришлось 28 %, или 325,8 тыс. ц рыбы. В речных водах России в 2002 г. было добыто 654 тыс. ц рыбы, из которых в Обь-Иртышском бассейне выловлено 148 тыс. ц, в бассейне Енисея – 14, Хатанги – 7, Лены – 21 тыс. ц рыбы (Мамонтов, Литвиненко и др., 2003).

Поскольку реальный вылов рыб в водоемах Сибири складывается не только из учитываемых статистикой величин, но и из так называемой неучтенной добычи (организациями и особенно рыбаками-любителями), делать выводы о характере динамики суммарных уловов рыб по годам или периодам лет следует осторожно. Дело в том, что удельный вес неучтенной добычи рыб на протяжении последних десятилетий существенно менялся в сторону его уве-

личения. Специальные исследования по этому вопросу практически отсутствуют. Устный опрос работников рыбоохраны и рыбаков-профессионалов, проводимый нами спорадически в последние годы (в пределах Западной Сибири, на Енисее, Байкале), позволяет говорить, что если в третьей четверти XX в. неучтенный вылов рыб составлял 100–150 % от учтенного, то в последней четверти прошедшего столетия и особенно в текущие годы XXI в., эта величина выросла до 300 %, а может и более. Например, по данным анкетного опроса рыбаков-любителей, проведенного Верхнеобьрыбводом в 1973 г. в пределах Новосибирской, Томской, Кемеровской областей и Алтайского края, ежегодная величина любительского вылова рыб составила 125 тыс. ц, рыбопромысловыми организациями было выловлено 95,5 тыс. ц (Никитин, Медведев, 1975).

Основных причин снижения добычи (и абсолютной численности) многих видов рыб в водоемах Сибири две. Во-первых, это интенсивный вылов рыб рыбопромысловыми организациями и частными лицами без строгого соблюдения научных рекомендаций по видовой и размерно-возрастной структуре уловов, срокам и квотам добычи. Прежде всего, это относится к ценным в товарном отношении представителям осетрообразных и лососеобразных. Во-вторых, это загрязнение и другие формы негативного влияния на водоемы Сибири и их население многообразной деятельности человека. Речь идет о загрязнении рек и озер весьма большим перечнем химических веществ сельскохозяйственными и промышленными предприятиями, в процессе разведки и добычи природных ресурсов, термофикации водоемов ТЭЦ и ГРЭС, зарегулировании рек плотинами, целенаправленной (но экологически не продуманной) и случайной интродукции рыб и других гидробионтов. Публикации об этом по всем регионам Сибири многочисленны (Константиныди, 1972; Пушкина, 1975; Попов, 1989б, 2005б; Куклин, 1996б, 1999а, б; Остроумов, Кожова, 1996; Шатуновский, Акимова и др., 1996; Андриенко, Крохалевский и др., 1997; Филатов, 1997, 2001, 2003; Чеботарева, Савоскул и др., 1997; Состояние водных..., 1998; Пак, Цой и др., 2000; Порядин, 2000; Матковский, 2003; Пак, 2004; Журавлев, Ломакин, 2005; Иванов, 2005; Ходулов, 2006; Экология рыб..., 2006; и др.) и требуют аналитического обобщения.

Кардинальные меры снижения негативного воздействия на рыб (и водные экосистемы Сибири в целом) антропогенного фактора общеизвестны: 1) внедрение новейших, экологически чистых технологий промышленного и сельскохозяйственного производства; 2) строгое соблюдение научных рекомендаций по эксплуатации рыбных запасов и эффективная борьба с браконьерством; 3) развитие на юге Сибири озерного и прудового рыбоводства; 4) воспитание всех слоев и возрастных групп населения в духе бережного отношения к Природе, неотъемлемым элементом которой является человек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акимова Н. В. Гаметогенез, функционирование половых желез сибирского осетра *Acipenser baeri* (Brandt) реки Лена и их связь с обменом веществ // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М., 1978. С. 43–55.

Акимова Н. В. Созревание и половые циклы у осетровых (на примере сибирского осетра реки Лена) // Исследования размножения и развития рыб: Метод. пособие. М., 1981. С. 48–57.

Акимова Н. В. Гаметогенез и половая цикличность сибирского осетра в естественных и экспериментальных условиях // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М., 1985. С. 111–112.

Акимова Н. В., Рубан Г. И. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых при антропогенном воздействии // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36, вып. 1. С. 65–80.

Акимова Н. В., Рубан Г. И. Состояние репродуктивной системы сибирского осетра Нижней Оби // Осетровые на рубеже XXI века. Тез. докл. Междунар. конф. Астрахань, 2000. С. 118–119.

Алексеев С. С. Возраст и рост симпатрических и аллопатрических группировок арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex Забайкалья // Тр. кафедры зоологии позвоночных Ирк. ун-та. Иркутск, 2001. Т. 1. С. 66–90.

Алексеев С. С., Дудник Ю. И. Ленок *Brachymystax lenok* из рек острова Сахалин и его фенетические отношения с ленками из водоемов материковой части Дальнего Востока // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 2. С. 228–230.

Алексеев С. С., Кириллов А. Ф. К вопросу о морфологии и распространении двух форм ленков рода *Brachymystax* в бассейне Лены // Там же. 1985. Т. 25, вып. 4. С. 597–602.

Алексеев С. С., Кириллов А. Ф. К вопросу о реликтовом ареале арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex в Восточной Сибири: новые находки в бассейнах Индигирки и Яны // Прикладная экология Севера: опыт проведения исследований, современное состояние и перспективы. Якутск, 2003. С. 72–78.

Алексеев С. С., Пичугин М. Ю. Новые данные о распространении и биологии гольца *Salvelinus alpinus* в Забайкалье // Первый конгр. ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997а. С. 33.

Алексеев С. С., Пичугин М. Ю. Глубоководный карликовый голец – третья форма *Salvelinus alpinus* из забайкальского озера Даватчан // Вопр. ихтиологии. 1997б. С. 33.

Алексеев С. С., Пичугин М. Ю. Новая форма гольца *Salvelinus alpinus* из озера Даватчан в Забайкалье и ее морфологические отличия от симпатрических форм // Там же. 1998. Т. 38, вып. 3. С. 328–337.

Алексеев С. С., Макарова О. Л., Смирнова Э. М. Озерный арктический гольц *Salvelinus alpinus* complex с острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Там же. 2003. Т. 43, № 6. С. 842–846.

Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., Крысанов Ю. Е. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* Забайкалья, внесенных в Красную книгу РСФСР: симпатрические формы из озер Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Там же. 1997. Т. 37, вып. 5. С. 588–602.

Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., Самусенок В. П. Разнообразие арктических гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе *Salvelinus alpinus* и проблема происхождения симпатрических форм // Там же. 2000. Т. 40, вып. 3. С. 293–311.

Алексеев С. С., Булдыгеров В. В., Пичугин М. Ю., Самусенок В. П. Распространение арктического гольца *Salvelinus alpinus* в Забайкалье // Там же. 1999. Т. 39, вып. 1. С. 48–56.

Алексеев С. С., Матвеев А. Н., Пичугин М. Ю. и др. Биология гольцов *Salvelinus alpinus* complex из озер водораздела рек Каунда и Чара (Северное Забайкалье) и изменения в структуре их популяций в связи с антропогенным влиянием // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд-ние биол., 2000. Т. 105, вып. 4. С. 22–41.

Алтае-Саянская горная область // История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М., 1969. С. 54–120.

Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М., 1974. 247 с.

Амстиславский А. З. К биологии размножения азиатской корюшки в южной части Обской губы // Тр. Салехард. стационара УФАН СССР. Тюмень, 1959. Вып. 1. С. 58–73.

Амстиславский А. З. Об экологии и промысле азиатской корюшки в Обской губе // Тр. Салехард. стационара УФАН СССР. Тюмень, 1963. Вып. 3. С. 12–17.

Амстиславский А. З. Материалы по морфологии и экологии азиатской корюшки из Обской губы // Тр. Ин-та биологии Урал. филиала АН СССР, 1966. Вып. 49. С. 3–16.

Амстиславский А. З. Осетровые рыбы рек Таз и Пур и меры по восстановлению их численности // Рациональное использование и охрана живой природы Сибири. Томск, 1971. С. 127–128.

Амстиславский А. З. Возрастная структура и особенности полового цикла стерляди реки Ляпин // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 214.

Амстиславский А. З. Морфо-экологические особенности гольца озера Хадыта // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974а. Вып. 2. С. 84–86.

Амстиславский А. З. Морфо-экологические особенности сибирской ряпушки Обского бассейна // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974б. С. 174–178.

Андрюенко А. И. Некоторые аспекты биологии и промысла сига-пыжьяна низовьев реки Енисей // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. Ч. 1. С. 158–160.

Андрюенко А. И. Экологические и продукционные характеристики сиговых низовьев Енисея // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 80–81.

Андрюенко А. И., Богданова Г. И. Динамика биологических показателей и урожайности омуля реки Енисей // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 82–83

Андрюенко А. И., Куклин А. А. О питании молоди сиговых в низовьях реки Енисей // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. Ч. 1. С. 135.

Андрюенко А. И., Куклин А. А. Структура нерестовых стад и плодовитость сиговых Енисея // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 93–99.

Андрюенко А. И., Пушкина Р. Г., Халатян О. В. Состояние и перспективы освоения рыбных ресурсов Восточной Сибири // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 27–29.

Андрюенко А. И., Богданов Н. А., Богданова Г. И. и др. Рыбохозяйственная характеристика основных естественных водоемов Красноярского края // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 3–19.

Андрюенко А. И., Богданов Н. А., Богданова Г. И. и др. Рыбохозяйственная характеристика водоемов Туруханского района // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 13–26.

Андрюенко Е. К. Условия обитания ряпушки в Обской губе // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 136. С. 91–109.

Андрюенко Е. К. Влияние заморных явлений на рыб в Обской губе // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Рыбы и нерпа. Иркутск, 1981а. С. 3–5.

Андрюенко Е. К. Биологическая характеристика, промысел и состояние запасов новопортовского стада ряпушки в Обской губе // II Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981б. С. 111–113.

Андриенко Е. К. Сезонное распределение ряпушки в Обской губе // III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 182–185.

Андриенко Е. К. Особенности сезонного распределения и степени локальности различных популяций ряпушки в бассейне Обской и Тазовской губ // Сб. тр. НИОРХ. Л., 1987. Вып. 271. С. 87–94.

Андриенко Е. К. Современное состояние запасов и промысла ряпушки в бассейне Обской и Тазовской губ // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 39–41.

Андриенко Е. К., Крохалевский В. Р., Слепокуров В. А., Уварова В. И. Результаты экологического мониторинга водоемов Средней Оби // Тез. докл. Первого конгр. ихтиологов России. Астрахань. 1997. С. 102–103.

Андряшнев А. П. Рыбы северных морей. М.; Л., 1954. 566 с.

Андряшева М. А. Актуальные проблемы разведения и селекции сиговых рыб // Биология сиговых рыб. М., 1988. С. 192–204.

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М., 1998. 220 с.

Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск, 2004. Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. С. 1 023–1 050.

Анпилова В. И. Передифференцировка пола у баунтовских сигов под влиянием экологических условий // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 1 (34). С. 207–210.

Анпилова В. И. О систематическом положении баунтовского сига // Изв. ВНИОРХ. 1967а. Т. 63. С. 129–140.

Анпилова В. И. Биология и разведение баунтовского сига // Известия ГосНИОРХ. 1967б. Т. 63. С. 75–123.

Анчутин В. М. Адаптивное значение некоторых признаков у западно-сибирских карасей // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 216–217.

Анчутин В. М. Эколого-морфологическая характеристика карасей озера Титово (Северная Кулунда) // Охрана и преобразование природы лесостепи Западной Сибири. Новосибирск. 1976а. С. 180–184.

Анчутин В. М. О нахождении судака в бассейне Тазовской губы // Вопр. ихтиологии. 1976б. Т. 16, вып. 3 (98). С. 556–557.

Анчутин В. М. Репродукция карасей в лесостепных озерах Западной Сибири // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. Новосибирск, 1982. С. 162–173.

Анчутин В. М., Волгин М. В. К экологии нереста карасей лесостепных озер Западной Сибири // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, 1973. С. 65–66.

Аракчаа Л. К., Шацких Н. Д. Рыбы Тувы: Определитель-справ. Кызыл, 2003. 110 с.

Асхаев М. Г. Байкальский налим и его промысел. Иркутск, 1944. 84 с.

Асхаев М. Г. Новые породы рыб в водоемах бассейна Байкала // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958а. С. 420–428.

Асхаев М. Г. Окунь // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958б. С. 381–388.

Асхаев М. Г., Ельцова В. Н. К акклиматизации сазана в некоторых водоемах Забайкалья // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 217–219.

Атлас пресноводных рыб России. М., 2003. Т. 1. 378 с.; Т. 2. 252 с.

Атлас теплового баланса. Л., 1963. 312 с.

Афанасьев В. Г. О воспроизводстве байкальского осетра // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1977. С. 247–248.

Афанасьев Г. А. Некоторые сведения о миграциях байкальского осетра // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 145–146.

Афанасьев Г. А., Афанасьева В. Г. Состояние запасов и воспроизводство байкальского осетра // Рыбоводство и рыболовство. 1996. № 2. С. 6–7.

Афанасьева В. Г., Афанасьев С. Г. Воспроизводство байкальского осетра // Большереченскому рыбоводному заводу – 70 лет. Улан-Удэ, 2003. С. 10–11.

Афанасьева Л. Ч., Савостьянова Г. Г. Согом-Ендырские озера // Рыбохозяйственные исследования озер Тюменской области. Тюмень, 1960. С. 118–160.

Бабуева Р. В. Размножение леща в Новосибирском водохранилище // Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Западной Сибири. Новосибирск, 1969. С. 11–15

Бабуева Р. В. Биологические особенности леща Новосибирского водохранилища // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 218–219.

Бабуева Р. В. Популяционная структура карасей Карасукской и Бурлинской озерных систем // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. Новосибирск, 1982. С. 207–213.

Бабуева Р. В. Особенности интенсификации рыбного хозяйства на малых озерах Кулунды (Препр). Новосибирск, 1989. 61 с.

Бабуева Р. В. Состав ихтиофауны бессточных озерных систем Кулундинской равнины и перспективы их рыбохозяйственного освоения // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск, 1991а. С. 60–64.

Бабуева Р. В. Влияние акклиматизации верховки на ихтиофауну малых озер Кулунды // Антропогенные изменения экосистем малых озер. СПб., 1991б. Кн. 2. С. 347–350.

Бабуева Р. В. Ихтиофауна Новосибирской области // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири. Кемерово, 1997а. С. 21–23.

Бабуева Р. В. Современная ихтиофауна Верхней Оби // Первый конгресс ихтиологов России. Тез. докл. М., 1997б. С. 140.

Бабуева Р. В. Озерный гольян Западной Сибири // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 22–23.

Бабуева Р. В. Результаты акклиматизации леща в Западной Сибири // Проблемы стабилизации и развития сельскохозяйственного производства Сибири, Монголии и Казахстана в XXI веке. Новосибирск, 1999. Ч. 2. С. 13–15.

Бабуева Р. В. Ихтиофауна водоемов Обь-Иртышского междуречья // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001а. С. 83–84.

Бабуева Р. В. Рыбы Новосибирской области. Новосибирск, 2001б. 41 с.

Бабуева Р. В. Современное состояние ихтиофауны Новосибирского водохранилища // Проблемы устойчивого развития Обь-Иртышского бассейна. Новосибирск, 2005. С. 126–128.

Бабуева Р. В., Изотова Г. П., Кривошеков Г. М. Верховка в бассейне реки Карасук // Опыт комплексного изучения и использования карасукских озер. Новосибирск, 1982. С. 204–207.

Базикалова А. Я., Вилисова И. К. Питание бентосоядных рыб Малого моря // Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР. 1959. Т. 17. С. 382–497.

Базов А. В., Базова Н. В. Распределение и выживаемость икры байкальского омуля на естественных нерестилищах реки Селенга по результатам многолетних исследований // IX съезд гидробиол. об-ва РАН: Тез. докл. Тольятти, 2006. Т. 1. С. 28.

Бауер О. Н., Мусселиус В. А., Николаева В. М., Стрелков Ю. А. Ихтиопатология. М., 1977. 431 с.

Башаров Н. С., Башарова Н. И. Морфо-экологическая характеристика омуля в Братском водохранилище // Экологические исследования озера Байкал и Прибайкалья. Иркутск, 1984. С. 85–94.

Башмаков В. Н. К биологии муксуна реки Обь // Тр. Бараб. отд-ния ВНИОРХ. 1949. Т. 3. С. 91–108.

Бельченко Л. А., Кель О. В. Особенности адаптации к гипоксии у золотого и серебряного карасей // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 6. С. 981–988.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1948. Т. 1. 468 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1949а. Т. 2. С. 469–929.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1949б. Т. 3. С. 930–1381.

Берг Л. С. О периодичности размножения и распространении рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953. С. 290–294.

Берг Л. С. Замечания о происхождении фауны и флоры Байкала // Избр. тр. М., 1962. Т. 5. С. 92–100.

Бердичевский Л. С., Малютин В. С., Смольянов И. И. и др. Итоги рыбо-водно-акклиматизационных работ с сибирским осетром // Биологические основы осетроводства. М., 1983. С. 259–269.

Березина Н. А., Стрельникова А. П. Взаимосвязь между пищевым спектром молоди окуня и структурой макрозообентоса в экспериментальных мезокосмах // Изв. АН. Серия: биология. 2001. № 3. С. 372–379.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. СПб., 2004. С. 172–175.

Биоразнообразие байкальской Сибири. Новосибирск, 1999. 349 с.

Биргер Т. И., Маляревская А. Я., Арсан О. М. К этиологии гаффской (юксовско-сартланской) болезни // Гидробиол. журн. 1983. Т. 9, № 2. С. 63–74.

Битехтина В. А. Акклиматизация леща в Омской области // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М., 1968. С. 222–227.

Благовидова Л. А., Сецко Р. И., Феоктистов М. И., Померанцева Д. П. Новосибирское водохранилище и его рыбохозяйственное значение // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 142–160.

Бобков А. И., Павлицкая В. П. Экология личинок омуля в условиях прибрежно-сосновой системы Байкала // Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира. Улан-Удэ, 2002. С. 101–103.

Бобков А. И., Павлицкая В. П. Экология молоди посольской популяции придонно-глубоководного омуля // Большереченскому рыболовному заводу – 70 лет. Улан-Удэ, 2003. С. 11–23.

Бобков А. И., Соколов А. В. О миграциях рыб в системе озера Котокель – озера Байкал в современный период // Сохранение биологического разнообразия в Байкальском регионе: проблемы, подходы, практика. Улан-Удэ, 1996. Т. 1. С. 145–147.

Боброва Н. Н. Сибирская ряпушка // Изв. ВНИИОРХ. 1958. Т. 154: Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование. С. 179–189.

Богданов Б. Э. Экология бычков-подкаменщиков верхнего течения Ангары и ее притоков // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 126–134.

Богданов Б. Э. Экология реофильных видов подкаменщиков в водоемах Байкальской рифтовой зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2000. 18 с.

Богданов В. Д. Видовые особенности личинок некоторых сиговых рыб на этапе вылупления // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 3. С. 449–459.

Богданов В. Д. Экология личинок и мальков сиговых рыб Нижней Оби // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1984. Ч. 2. С. 145–146.

Богданов В. Д. Современное состояние популяций сиговых рыб реки Обь // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 11–13.

Богданов В. Д. Экология молоди и воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1997. 38 с.

Богданов В. Д. Ихтиофауна Байдарацкой губы // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001а. С. 21–22.

Богданов В. Д. Состояние промысла и численности сиговых рыб Оби // Рыбные ресурсы Камско-Уральского региона и их рациональное использование. Пермь, 2001б. С. 25–28.

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

Богданов В. Д., Кижеватов Я. И. Динамика ихтиофауны реки Сось // Научный вестник. Салехард, 2000. Вып. 4: Материалы к познанию фауны и флоры Ямало-Ненецкого Автономного округа. С. 3–15.

Богданов В. Д., Мельниченко И. П. Динамика возрастной структуры популяций сиговых рыб Нижней Оби // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 1. С. 86–87.

Богданов В. Д., Следь Т. В. Экология тугуна бассейна Оби // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 49–51.

Богданов В. Д., Богданова Е. Н., Мельниченко И. П. Гидробионты // Мониторинг биоты п-ова Ямал в связи с развитием добычи и транспортировки газа. Екатеринбург, 1997. С. 100–152.

Богданов В. Д., Богданова Е. Н., Госькова О. А., Мельниченко И. П. Ретроспектива ихтиологических и гидробиологических исследований на Ямале. Екатеринбург, 2000. 88 с.

Богданов Н. А., Богданова Г. И. К биологии сиговых озера Таймыр // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 82.

Богданов Н. А., Богданова Г. И. Структура нрестовых стад ряпушки реки Хатанги // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 26–29.

Богданов Н. А., Богданова Г. И., Долгих П. М. Факторы многолетней динамики численности ряпушки реки Хатанга // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 1. С. 87.

Богданова Е. Н. К вопросу о переходе личинок пеляди на внешнее питание в естественных условиях // V Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. М., 1991. С. 76–77.

Богданова Е. Н. Питание сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* на ранних этапах онтогенеза (Щучьереченское стадо) // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 82–83.

Богданова Л. С. Экологическая пластичность личинок и молоди осетровых // Осетовые и проблемы осетрового хозяйства. М., 1972. С. 244–249.

Богуцкая Н. Г., Насека А. М. Круглоротые и рыбы бассейна озера Ханка (система реки Амур): аннотированный список видов с комментариями по их таксономии и зоогеографии района. СПб., 1996. 89 с.

Бодали Р. А., Вуоринен Д. А., Решетников Ю. С., Рист Д. Д. Генетические связи пяти видов сиговых рыб Сибири // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, вып. 2. С. 195–203.

Бознак Э. И. Головешка-ротан *Perccottus glenii* (Eleotrididae) из бассейна реки Вычегда // Там же. 2004. Т. 44, вып. 5. С. 712–713.

Болонев Е. М., Пронин Н. М., Дугаров Ж. Н. Ротан – амурский «завоеватель» в Байкальском регионе. Улан-Удэ, 2002. 48 с.

Болонев Е. М., Пронин Н. М., Дугаров Ж. Н., Сокольников Ю. А. Современный ареал ротана в байкальском регионе // Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира. Улан-Удэ, 2002. С. 70–71.

Болотова Т. Т., Калягин Л. Ф., Палубис С. Э., Соколов А. В. О концепции развития рыбного хозяйства в Восточной Сибири // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 126–128.

Болотова Т. Т., Калягин Л. Ф., Олифер С. А. и др. Состояние и перспективы развития аквакультуры в Восточной Сибири // Рыб. хозяйство. 2004. № 6. С. 43–46.

Болтачев А. Р., Данилюк О. Н., Пахоруков Н. П., Бондарев В. А. Распространение и некоторые особенности морфологии и биологии амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в водоемах Крыма // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 1. С. 62–67.

Борисов П. Г. Обь-Иртышский водоем // Рыб. хозяйство. 1923. Кн. 14. С. 166–249.

Борисов П. Г. Новый вид гольца *Salvelinus jacuticus* n. sp. // Материалы к ихтиофауне бассейна реки Лена. М.; Л., 1932. С. 1–42.

Борисов П. Г., Овсянников Н. С. Определитель промысловых рыб СССР. М., 1964. 318 с.

Бочкарев Н. А. Экология и систематика сигов Телецкого озера // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 83–84.

Бочкарев Н. А. О структуре популяций сигов Телецкого озера // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 30–32.

Бочкарев Н. А. Экология, систематика, популяционная и внутривидовая структура сига рода *Coregonus* Телецкого озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2000а. 21 с.

Бочкарев Н. А. Популяционная структура сига Телецкого озера // Сиб. экол. журн. 2000б. № 3. С. 305–313.

Бочкарев Н. А., Гафина Т. Э. Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина Телецкого озера // Сиб. экол. журн. 1993. № 2. С. 64–69.

Бочкарев Н. А., Гафина Т. Э. Морфо-биологическая характеристика популяции телецкого сига реки Чулышман // Там же. 1996. № 2. С. 175–178.

Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И. Морфологическая и экологическая дифференциация сига горных озер верховьев рек Обь и Большой Енисей // Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 111.

Бочкарев Н. А., Кривопалов А. В. Биологическая характеристика некоторых популяций сига Правдина Телецкого озера // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 148–150.

Бруснынина И. Н. Биология и промысел ряпушки в Обской и Тазовской губах // Тр. Салехард. стационара УФАН СССР. Свердловск, 1963. Вып. 3. С. 18–30.

Бруснынина И. Н. Питание муксуна и ерша из Обской губы // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР, 1966. Вып. 49. С. 55–64.

Бруснынина И. Н. К изучению пищевых отношений рыб Обской губы // Биология и продуктивность водных организмов: Тр. Ин-та экологии растений и животных АН СССР. 1970. Вып. 72. С. 8–13.

Бруснынина И. Н., Андриенко Е. К., Степанов С. И. Современное состояние запасов ряпушки Обь-Тазовского бассейна // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень, 2001. Вып. 2. С. 15–22.

Бурков А. И., Соловкина Л. Н. Результаты мечения омуля *Coregonus autumnalis* и его основные промыслово-биологические показатели в северо-европейском зоогеографическом округе // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 2. С. 369–372.

Бурлаева В. Б., Бескровных Н. К. Результаты акклиматизации пеляди в озере Чагытай Тувинской АССР // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 127–128.

Бурмакин Е. В. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin) бассейна Гыданского залива // Тр. НИИ поляр. земледелия и животноводства. Серия: Животноводство и промысл. хозяйство. Л., 1941. Вып. 15. С. 89–117.

Бурмакин Е. В. Биология и хозяйственное значение пеляди // Тр. Барабинского отделения ВНИОРХ, 1953. Т. 6, вып. 1. С. 25–90.

Бурмакин Е. В. Рыбы островов Советской Арктики // Тр. Арктического НИИ. Л., 1957. Т. 205. С. 127–149.

Бурмакин Е. В. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1963. Т. 53. С. 3–317.

- Бурмакин Е. В., Тюрин П. В.* О биологической классификации рыб // *Вопр. ихтиологии.* 1959. Вып. 13. С. 19–25.
- Бурмакин Е. В., Шимановская Л. И.* Результаты акклиматизации рыб в пресноводных водоемах СССР // *Изв. ГосНИОРХ.* 1975. Т. 103. С. 116–119.
- Буцкая Н. А.* Некоторые особенности функции семенников у рыб с различным типом нереста // *Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб.* Л., 1976а. С. 108–122.
- Буцкая Н. А.* О массовой интерсексуальности у ерша *Acerina cernua* (L.) восточной части Финского залива // *Вопр. ихтиологии.* 1976б. Т. 16, вып. 5. С. 812–821.
- Варнаховский Н.* Рыболовство в бассейне реки Обь: В 2 ч.: Репр. изд. 1898 (ч. 1) и 1902 (ч. 2). Тюмень, 2003. 256 с.
- Васильев В. П.* Эволюционная кариология рыб. М., 1985. 300 с.
- Васильев В. П., Соколов Л. И.* Метод изучения кариотипов хрящевых гааноидов (Chondrostei) // *Цитология.* 1980. Т. 22, № 9. С. 1 106–1 109.
- Васильева А. Б.* Питание некоторых рыб-эврифагов озера Большого Советского (бассейн реки Турухан) // *Проблемы экологии и биоразнообразия прибрежно-водных экосистем.* Ярославль; Борок, 1999. С. 34–35.
- Васильева Е. Д.* Переописание, морфо-экологическая характеристика и распространение *Cobitis granoei* (Teleostea, Cobitidae) // *Зоол. журн.* 1988. Т. 67, № 7. С. 1025–1036.
- Величко А. М.* Опыт получения икры сибирского чукучана на Северо-Западе СССР // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ.* 1986. Вып. 247. С. 14–17.
- Венглинский Д. Л.* К экологии размножения пеляди некоторых озер бассейна реки Вилюй // *Учен. зап. Томского ун-та.* 1960. № 36. С. 17–36.
- Венглинский Д. Л.* Питание пеляди и некоторых других рыб озер бассейна Вилюя // *Тр. Ин-та биологии Якут. филиала СО АН СССР.* 1962. Вып. 8. С. 101–135.
- Венглинский Д. Л.* Особенности биологии пеляди из озер Вилюйской низменности // *Вопр. ихтиологии.* 1963. Т. 3, вып. 3. С. 477–489.
- Венглинский Д. Л.* Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов // *Биология промысловых рыб Нижней Оби.* Свердловск, 1966. С. 17–36.
- Венглинский Д. Л.* Промысловые рыбы водоемов полуострова Ямал // *Сб. работ кафедры ихтиологии и рыбоводства и научно-исследовательской лаборатории рыбного хозяйства.* М., 1971. С. 61–67.
- Венглинский Д. Л.* Приспособления сиговых рыб к условиям существования в заморных водоемах Приобского Севера // *Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока.* Владивосток, 1974. С. 159–163.

Венглинский Д. Л. Экологические черты адаптации сиговых к условиям существования в водоемах Субарктики // Эколого-физиологические адаптации животных и человека к условиям Севера. Якутск, 1977. С. 96–121.

Венглинский Д. Л. Специфика формирования популяций рыб в водоемах с резко меняющимся водным уровнем // Биология гидробионтов в водоемах Якутии с различным гидрологическим режимом. Якутск, 1981. С. 37–52.

Венглинский Д. Л. Дельта реки Лена и ее рыбы // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998а. С. 38–39.

Венглинский Д. Л. Особенности экологии, биологии и промысла рыб Северной Якутии // Сиб. экол. журн. 1998б. № 3–4. С. 331–335.

Венглинский Д. Л. Особенности состава и размножения тайменя в бассейне реки Лена // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998в. С. 157–158.

Венглинский Д. Л., Яковлева А. С. Морфологическая характеристика хариуса водоемов Ямала и Полярного Урала // Тр. Ин-та ЭРиЖ УНЦ. 1976. Вып. 99. С. 41–50.

Венглинский Д. Л., Лабутина Т. М., Огай Р. И. и др. Особенности экологии гидробионтов Нижней Лены. Якутск, 1987. 184 с.

Вершинин В. К. Морфо-экологическая характеристика пеляди, вселенной в озера Горного Алтая // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1984. С. 23–30.

Вершинин В. К., Гундризер А. Н., Зимин А. Г. Биология муксуна и пеляди, интродуцированных в озера Горного Алтая // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979. С. 121–123.

Вершинин В. К., Зимин А. Г., Коновалова О. С. Особенности биологии пеляди, вселенной в озера Горного Алтая // Исследование планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск, 1981. С. 66–71.

Вершинин В. К., Осипова Н. Н., Коновалова О. С. Рост и питание пеляди в зависимости от состояния кормовой базы озер Горного Алтая // Основные направления развития товарного рыбоводства Сибири. Тюмень, 1980. С. 96–98.

Вершинин Н. В., Сычева А. В., Сырыгина Ф. Ф. К фауне беспозвоночных озера Хантайского // Тр. Краснояр. отд-ния СибНИИРХ. 1967. Т. 9. С. 214–230.

Веснина Л. В., Журавлев В. Б., Новоселов В. А. и др. Водоемы Алтайского края: биологическая продуктивность и перспективы использования. Новосибирск, 1999. 279 с.

Ветлугина Т. А. О биологии линея дельты Волги // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32, вып. 1. С. 88–93.

Визер А. М. Роль ракообразных-акклиматизантов в питании промысловых рыб Новосибирского водохранилища // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 230–231.

Визер А. М. Питание леща Новосибирского водохранилища в зависимости от многолетней динамики донных сообществ // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Борок, 2003. С. 12–14.

Визер А. М. Акклиматизация байкальских гаммарид и дальневосточных мизид в Новосибирском водохранилище: Автореф дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2006. 21 с.

Визер А. М., Померанцева Д. П., Селезнева М. В. Исследование ихтиофауны к оценке концентрации тяжелых металлов в рыбе Новосибирского водохранилища // Отчет СибРыбНИИпроекта по хоз. договору с ИВЭП СО РАН. Новосибирск, 1990. 31 с.

Визер Л. С., Наумкина Д. И., Поротникова Л. Л., Щенев В. А. Значение акклиматизации серебряного карася амурской морфы для ихтиофауны и кормовой базы озер Новосибирской области (Западная Сибирь) // IX съезд гидробиол. об-ва РАН: Тез. докл. Тольятти, 2006. Т. 1. С. 81.

Викторовский Р. М., Макоедов А. Н., Шевчишин А. А. Хромосомные наборы ленка и сибирского тайменя и дивергенция родов лососевых рыб // Цитология. 1985. Т. 27, № 6. С. 706–709.

Владимиров В. И., Сухойван П. Г., Бугай К. С. Размножение рыб в условиях зарегулированного стока реки (на примере Днепра). Киев, 1963. 394 с.

Власов С. О., Журавлев В. Б. Популяционная структура сига-пыжьяна Теллецкого озера // Изв. Алт. ун-та. 2002. № 3. С. 88–89

Вовк Ф. И. Нельма реки Обь // Тр. Сиб. отд-ния ВНИОРХ. Красноярск, 1948. Т. 7, вып. 2. С. 3–79.

Вовк Ф. И. Омуть Енисейского залива // Тр. Бараб. отд-ния ВНИОРХ. Новосибирск, 1949а. Т. 111. С. 43–90.

Вовк Ф. И. Нельма реки Енисей // Там же. Новосибирск, 1949б. Т. 111. С. 83–109.

Вознюк В. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Вилюйского водохранилища // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. С. 123–127.

Волгин М. В. Наблюдения за производителями муксуна и сырка на Средней и Верхней Оби // Тр. Томского ун-та. 1953а. Т. 125. С. 69–76.

Волгин М. В. Наблюдения за размножением язя в озере Котокель // Вопросы географии Сибири. Томск, 1953б. Т. 3. С. 247–248.

Волгин М. В. Налим реки Енисей // Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование (Изв. ВНИОРХ. Т. 44). М., 1958. С. 203–206.

Волгин М. В. Выращивание товарной пеляди в озере Титово Новосибирской области // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 6. С. 109–110.

Волгин М. В., Анчутин В. М., Черепанов П. А. Динамика структуры нерестовой популяции карасей лесостепных озер Западной Сибири // Изв. СО АН СССР. Серия: Биол. науки. 1975. Вып. 3, № 15. С. 69–75.

Волгин М. В., Лобовиков Л. Н. Чир реки Енисей // Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование (Изв. ВНИОРХ. Т. 44). М., 1958. С. 190–196.

Волерман И. Б. Хищничество и каннибализм у голомянок // Эколого-физиологические исследования рыб Байкала. Иркутск, 1981. С. 88–98.

Володин В. М. Влияние температуры и рН на эмбриональное развитие налима // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1960а. № 7. С. 26–30.

Володин В. М. Эмбриональное развитие налима // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1960б. Вып. 3 (6). С. 34–40.

Володин В. М. Нерестилища налима в Рыбинском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ярославль, 1967. 22 с.

Володин В. М. К вопросу о половом цикле сиговых рыб озера Таймыр // Ин-т биологии внутр. вод РАН / Деп. ВИНТИ 18.11.93, № 2858-В93. Борок, 1993. 21 с.

Володин В. М., Иванова М. Н. Образ жизни, рост и питание молоди налима в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. Л., 1968. Вып. 17 (20). С. 230–241.

Воробьев В. А. Омуль реки Лена и его охрана // Охрана природы Якутии: Материалы V Республ. Совещ. по охране природы Якутии. Иркутск, 1971. С. 156–160.

Воронов М. Г. Закономерности распределения икры омуля на нерестилищах реки Селенги и эффективность его воспроизводства // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994а. С. 38–40.

Воронов М. Г. Условия естественного воспроизводства байкальского омуля в реке Селенга // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994б. С. 41–43.

Воронов М. Г. Особенности воспроизводства байкальского омуля и проблемы сохранения его природного разнообразия // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 159–160.

Воскобойников В. А. Воспроизводство окуня в озере Чаны // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск, 1991. С. 123–127.

Воскобойников В. А. Опыт подращивания молоди сиговых в отчлененных заливах озера Чаны // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 237–238.

Воскобойников В. А. Современное состояние ихтиофауны озера Чаны // Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах. М., 2002. С. 92.

Воскобойников В. А. Динамика численности и промысловое освоение окуня озера Чаны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2003. 23 с.

Воскобойников В. А., Селезнева М. В. Влияние степени минерализации воды на оплодотворение, инкубацию икры и выживаемость окуня озера Чаны //

Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 283–290.

Воскобойников В. А., Селезнева М. В. Изменения в экосистеме озера Чаны как результат вселения амурского карася // Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира. Улан-Удэ, 2002. С. 97–98.

Воскобойников В. А., Трифонова О. В., Ростовцев А. А. Современное состояние рыбных ресурсов Новосибирской области // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 80–107.

Воскобойников В. А., Феоктистов М. И., Щенев В. А. Сезонные миграции промысловых рыб в озере Чаны в связи с изменением экологических условий // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 11.

Воскобойников В. А., Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г. и др. Общий очерк ихтиофауны озера Чаны // Экология озера Чаны. Новосибирск, 1986. С. 158–197.

Восточная Сибирь // Советский Союз: Географическое описание: В 22 т. М., 1969. Т. 1. 493 с.

Вотинов Н. П. Осетровые рыбы Обского бассейна. Тюмень, 1958. 43 с.

Вотинов Н. П. Условия воспроизводства осетра и лососевых рыб в водохранилищах Верхнего Иртыша // Теоретические основы рыбоводства. М., 1965. С. 109–112.

Вотинов Н. П. Динамика численности осетра Обь-Иртышского бассейна в условиях гидростроительства и загрязнения водоемов // Вопросы зоологии. Материалы к III совещ. зоологов Сибири. Томск, 1966. С. 96–98.

Вотинов Н. П., Касьянов В. П. Экология и эффективность размножения сибирского осетра в Оби в условиях гидростроительства // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып 1. С. 25–35.

Вотинов Н. П., Касьянов В. П., Огурцова Н. Н. К вопросу о воспроизводстве сибирского осетра в бассейне реки Обь в условиях зарегулированного стока // Тез. отчет. сессии Центр. НИИ осетр. рыб. хозяйства. Астрахань, 1972. С. 33–34.

Вотинов Н. П., Злоказов В. Н., Касьянов В. П., Сецко Р. И. Состояние запасов осетра в реках Сибири и мероприятия по их увеличению. Свердловск, 1975. 93 с.

Вронский Б. Б. Материалы по биологии сомов реки Амур // Вопр. ихтиологии. 1960. Вып. 14. С. 34–58.

Вторушин М. Н. Экологическая пластичность морфо- и гаметогенеза рыб под влиянием антропогенных факторов различной природы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2003. 25 с.

Вышегородцев А. А. Материалы к биологии некоторых видов рыб реки Юрибей // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 227.

Вышегородцев А. А. К изучению рыб и промысла реки Юрибей // Вопросы ботаники, зоологии и почвоведения. Томск, 1973а. С. 79–81.

Вышегородцев А. А. Сиговые бассейна реки Юрибей (Гыданский полуостров): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1973б. 21 с.

Вышегородцев А. А. Сиговые рыбы реки Юрибей // Биология и биофизика. Томск, 1974а. С. 16–21.

Вышегородцев А. А. К биологии омуля реки Юрибей (Гыданский залив) // Сб. работ молодых ученых. Томск, 1974б. С. 82–87.

Вышегородцев А. А. Биология чира бассейна реки Юрибей // Тр. НИИ биологии и биофизики при ТГУ. 1974в. Т. 4. С. 113–118.

Вышегородцев А. А. Морфологическая характеристика сибирской ряпушки реки Юрибей (бассейн Гыданского залива) // Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15, вып. 1. С. 32–42.

Вышегородцев А. А. Биология пеляди реки Юрибей: (бассейн Гыданского залива) // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. М., 1977. С. 32–33.

Вышегородцев А. А. К биологии сига-пыжьяна реки Юрибей (бассейн Гыданского залива) // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. Ч. 2. С. 213–215.

Вышегородцев А. А. Рыбы Енисея: Справ. Новосибирск, 2000. 237 с.

Вышегородцев А. А. Некоторые особенности формирования ихтиофауны Красноярского водохранилища // Вестн. Краснояр. гос. ун-та. Естественные науки. 2003. № 5. С. 78–84.

Вышегородцев А. А., Даперко Э. Н., Чупров С. М. Эколого-морфологическая характеристика хариуса реки Подкаменная Тунгуска / Деп. ВИНТИ, № 3519-В89. Красноярск, 1989. 12 с.

Вышегородцев А. А., Мартынюк Е. Г., Зуев И. В. Систематика и экология некоторых редких и малочисленных видов рыб бассейна Енисея // Вестн. Краснояр. гос. ун-та. Естественные науки. 2003. № 5. С. 85–92.

Вышегородцев А. А., Чупров С. М., Заделенов В. А. К биологии пеляди озера Мундуйского (Красноярский край) / Деп. ВИНТИ, № 3520-В89. Красноярск, 1989. 10 с.

Вышегородцев А. А., Чупров С. М., Разуваева И. В. Сравнительная морфо-экологическая характеристика окуня Красноярского и Саянского водохранилищ / Деп. ВИНТИ, № 815-В88. Красноярск, 1988. 17 с.

Вышегородцев А. А., Космаков И. В., Ануфриева Т. Н., Кузнецова О. А. Красноярское водохранилище. Новосибирск, 2005. 212 с.

Гаврилова О. В., Сецко Р. И. К вопросу искусственного разведения озерной пеляди // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск, 1975. С. 12–14.

Гаврилова О. В., Сецко Р. И. Развитие икры озерной пеляди при оплодотворении в воде различной солености // Лососевидные рыбы: морфология, систематика и экология: Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. 1976. С. 16.

Галактионова Е. Л. Реакция спермиев пеляди на растворы солей различной концентрации и воду озер разной степени минерализации // Экологическая физиология рыб: Тез. докл. Всесоюз. конф. по экол. физиологии рыб. М., 1973. С. 89–90.

Галахов Н. Н. Климат // Средняя Сибирь. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М., 1964. С. 83–118.

Гинзбург А. С., Детлаф Т. А. Развитие осетровых рыб: созревание яиц, оплодотворение и эмбриогенез. М., 1969. 133 с.

Гирсон А. В., Зайцева Н. Д. Физиолого-биохимические изменения в организме европейской речной миноги в период нерестовой миграции // Экологическая физиология рыб: Тез. докл. Всесоюз. конф. по экол. физиологии рыб. М., 1973. С. 131–132.

Глазков В. В. Состояние рыбных запасов реки Сым (левобережный приток Енисея) и меры их рационального использования // Материалы регион. науч.-практ. конф. «Молодые ученые и специалисты – народному хозяйству». Томск, 1977. С. 4–6.

Глазков В. В. Состояние рыбных запасов и меры их рационального использования в левобережных таежных притоках Енисея // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск, 1981. С. 131–134.

Глотов И. В., Тараканов В. В. Норма реакции генотипа и взаимодействие генотип – среда в природной популяции // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 6. С. 760–770.

Глубоковский М. К., Черешнев И. А. Спорные Вопросы филогении гольцов рода *Salvelinus* Голарктики. 1: Изучение проходных гольцов бассейна Восточно-Сибирского моря // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 5. С. 771–786.

Глушков А. В. 100 рек Якутии. Якутск, 1996. 368 с.

Голованов В. К. Динамика температурных оптимумов и границ жизнедеятельности в онтогенезе лососевых, сиговых и карповых рыб // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 133–134.

Голованов В. К., Гречанов И. Г., Маврин А. С., Обухова В. М. Термопреферендум сибирского осетра // Осетровые на рубеже XXI века: Тез. докл. Междунар. конф. Астрахань, 2000. С. 136–138.

Головинская К. А., Ромашев Д. Д., Черфас Н. Б. Однополые и двуполые формы серебряного карася // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 4. С. 615–629.

Головко В. И. Особенности биологии рыб и вопросы рационального рыболовства в бассейне реки Турухан // Рациональное использование и охрана живой природы Сибири. Томск, 1971а. С. 132–133.

Головко В. И. Рыбы реки Турухан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1971б. 21 с.

Головко В. И. Рыбы и перспективы освоения пойменных водоемов бассейна реки Турухан // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 230–231.

Головко В. И. Рыбы реки Турухан // Проблемы экологии. Томск, 1973а. Т. 3. С. 219–228.

Головко В. И. Биолого-рыбохозяйственное исследование бассейна реки Большой Хеты // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, 1973б. С. 24–25.

Головко В. И. Биология язя бассейна реки Турухан // Вопросы ботаники, зоологии и почвоведения. Томск, 1973в. С. 88–93.

Головко В. И., Попов П. А. Состояние рыбных запасов озера Маковского и меры их рационального использования // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, 1973. С. 26–27.

Головков Г. А. Первый опыт разведения чира // Рыбоводство и рыболовство. 1962. № 5. С. 34–36.

Головков Г. А., Коровина В. М., Лебедева Л. И. и др. Чир и перспектива его использования в рыбоводстве // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 63. С. 41–55.

Голубцов А. С. Эколого-генетический анализ популяций ротана *Percottus glenii* в естественном и приобретенном ареалах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 24 с.

Гольд З. Г. Питание окуня в Западной Сибири // Докл. зоол. совещ., посвящ. 100-летию со дня рожд. Рузского. Томск, 1964. С. 47–49.

Гольд З. Г. Биология окуня Западной Сибири // Учен. зап. Томского ун-та. 1967. Вып. 53. С. 95–120.

Гончаренко Н. И. Особенности половой структуры популяции карася серебряного в низовье Дуная // Вестн. Зоологии. 2001. Т. 35, № 2. С. 89–92.

Горный Алтай. Томск, 1971. 249 с.

Горюнова А. И. Применение цитометрического анализа крови при изучении внутривидовой дифференциации у серебряного карася // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 912–917.

Госькова О. А., Гаврилов А. Л., Копориков А. Р. О воспроизводстве сибирской ряпушки в Обском бассейне на южной границе ареала // IX съезд гидробиол. об-ва РАН: Тез. докл. Тольятти, 2006. Т. 1. С. 117.

Грезе В. Н. Биологическая продуктивность реки Енисей и ее рыбохозяйственное значение // Тр. Томского ун-та. Серия: Биология. 1953. Т. 125. С. 55–62.

Грезе В. Н. Основные черты гидробиологии озера Таймыр // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1957а. Т. 8. С. 183–218.

Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование // Изв. ВНИОРХ. 1957б. Т. 41. 244 с.

Грезе В. Н. Продукционно-биологический очерк реки Енисея // Тр. Бараб. отд-ния ВНИОРХ. Новосибирск, 1963. Т. 6, вып. 1. С. 103–135.

Григорьев А. А. Субарктика. М.; Л., 1946. 171 с.

Грунин С. И. Линейный и весовой рост обыкновенной щуки из водоемов Северо-Востока России // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток, 2003. С. 382–386.

Гулидов М. В., Попова К. С. Влияние повышенных концентраций кислорода на выживание и ход вылупления зародышей леща // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 1. С. 188–191.

Гулимов А. В., Заделенов В. А. Антропогенное воздействие на популяцию енисейской стерляди // Первый конгр. ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997. С. 148.

Гундризер А. Н. Помесь язя с сибирской плотвой из озера Чаны // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1955а. Т. 18. С. 25–26.

Гундризер А. Н. Биология развития и размножения язя на средней Оби // Тр. Томского ун-та. 1955б. Т. 131. С. 163–174.

Гундризер А. Н. Половой деморфизм и размерно-возрастная изменчивость язя Западной Сибири // Тр. Томского ун-та. 1956. Т. 142. С. 151–162.

Гундризер А. Н. Биология и промысел язя Западной Сибири // Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование (Изв. ВНИОРХ. Т. 44). М., 1958. С. 49–60.

Гундризер А. Н. К биологии сига Правдина из Телецкого озера и реки Бия // Изв. СО АН СССР. 1962а. № 3. С. 111–119.

Гундризер А. Н. Новые формы рыб из водоемов Убсанурской котловины // Учен. зап. Томского ун-та. Томск, 1962б. № 44. С. 57–68.

Гундризер А. Н. Рыбы пойменных водоемов реки Обь // Природа поймы реки Обь и ее хозяйственное освоение: Тр. Томского гос. ун-та. Томск, 1963. Т. 152. С. 126–147.

Гундризер А. Н. О нахождении монгольского хариуса в водоемах СССР // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6, вып. 4 (41). С. 638–647.

Гундризер А. Н. О новом подвиде сибирского хариуса из бассейна Большого Енисея // Учен. зап. Томского ун-та. 1967а. Вып. 53. С. 79–94.

Гундризер А. Н. Размножение и развитие сибирского хариуса // Проблемы экологии. Томск, 1967б. Т. 1. С. 145–161.

Гундризер А. Н. Исследования водоемов, распространения и биологии рыб Горного Алтая и Тувы // Итоги исследований по биологии за 50 лет: 1917–1967: Тр. Межвуз. науч. конф. Томск, 1968. С. 224–247.

Гундризер А. Н. К систематике тугунов Сибири // Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Западной Сибири. Новосибирск, 1969. С. 16–29.

Гундризер А. Н. Первые итоги и перспективы акклиматизации рыб в водоемах Тувы // Вопросы охраны природы Западной Сибири. Томск, 1970. Вып. 4. С. 57–62.

Гундризер А. Н. Озерный экотип сибирской щуки // Проблемы экологии. Томск, 1971. С. 170–178.

Гундризер А. Н. Натурализация пеляди в озере Чагытай (Тувинская АССР) // Тр. НИИ биол. и биофиз. при ТГУ, 1972. Т. 2. С. 78–90.

Гундризер А. Н. К биологии восточносибирского ленка водоемов Тувы // Тр. НИИ биологии и биофизики при ТГУ. 1974. Т. 4. С. 119–126.

Гундризер А. Н. Рыбы Тувинской АССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 1975. 35 с.

Гундризер А. Н. К изучению алтайских османов // Проблемы экологии. Томск, 1976. Т. 4. С. 157–166.

Гундризер А. Н. Особенности биологии рыб Тувы // Вопросы биологии. Томск, 1978а. С. 45–52.

Гундризер А. Н. К систематике и экологии сигов Тувинской АССР // Там же. Томск: ТГУ, 1978б. С. 20–42.

Гундризер А. Н. Состояние промысловых запасов стерляди в бассейне Средней Оби // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 83–85.

Гундризер А. Н., Адам А. М. Назревшие вопросы рационализации промысла осетровых и некоторых видов сиговых рыб бассейна Оби // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 15–17.

Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г. Обзор советских ихтиологических и гидробиологических исследований в Алтайском крае // Изв. Алт. отделения геогр. об-ва СССР. 1969. Вып. 10. С. 37–46.

Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г. Основные результаты работ по акклиматизации рыб в водоемах Сибири // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. СПб., 1995. С. 90–96.

Гундризер А. Н., Попков В. К. К экологии монгольского хариуса – *Thymallus brevirostris* Kessler // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 222–223.

Гундризер А. Н., Попков В. К. Особенности экологии монгольского хариуса в озерах Тувинской АССР // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 1. С. 69–76.

Гундризер А. Н., Попков В. К. Особенности экологии пеляди на разных этапах акклиматизации в озерах Алтае-Саянского нагорья // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск, 1991. С. 40–46.

Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г., Кривошеков Г. М. Рыбы Западной Сибири. Томск, 1984. 120 с.

Гундризер А. Н., Юракова Т. В., Петлина А. П. Промысловое и экологическое состояние муксуна Средней Оби // Природокомплекс Томской области. Томск, 1990. С. 114–117.

Гундризер А. Н., Зимин А. Г., Попков В. К., Рузанова А. И. Натурализация муксуна в высокогорном озере республики Алтай // Биология, биотехника разведения и промышленное выращивание сиговых рыб. Тюмень, 2001. С. 43–46.

Гундризер А. Н., Иванова М. А., Попков В. К., Попкова Л. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб в озере Чагытай (Тувинская АССР) // Вопросы биологии. Томск, 1980. С. 32–36.

Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г., Кафанова В. В., Кривошеков Г. М. Рыбы Телецкого озера. Новосибирск, 1981. 160 с.

Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г., Кафанова В. П., Петлина А. П. Ихтиология и гидробиология в Западной Сибири. Томск, 1982. 318 с.

Гундризер А. Н., Кафанова В. В., Кривошеков Г. М., Монич И. К. К изучению биологии размножения карповых рыб Западной Сибири // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959. С. 41–48.

Гундризер А. Н., Егоров А. Г., Афанасьева В. Г. и др. Перспективы воспроизводства осетровых Сибири // Биологические основы осетроводства. М., 1983. С. 241–258.

Гундризер А. Н., Залозный Н. А., Голубых О. С. и др. Состояние изученности гидробионтов русла средней Оби // Сиб. экол. журн. 2000. № 3. С. 315–322.

Гундризер А. Н., Коломин Ю. М., Коновалюк Е. Ф. и др. Рыбы пойменных озер Средней Оби // Новые данные о природе Сибири. Томск, 1979. С. 3–17.

Гурулев С. А. Звери и рыбы Сибири: происхождение названий. Иркутск, 1992. 139 с.

Гусев А. Г. Влияние сточных вод предприятий Кузбасса на гидрохимический режим и рыбное хозяйство Томи // Отчет ВНИОРХ. Л., 1948. 280 с.

Дальний Восток. М., 1961. 494 с.

Данильченко П. Г. Надотряд Teleostei. Костистые рыбы // Основы палеонтологии. М., 1964. С. 396–484.

Данько Е. К. Опыт выращивания буффалло как нового объекта в рыбоводстве Казахстана // Рыбохозяйственные исследования в Республике Казахстан: история и современное состояние. Алматы, 2005. С. 296–304.

Дгебуадзе Ю. Ю. Рост леща в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979. С. 74–91.

Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М., 2001. 276 с.

Дгебуадзе Ю. Ю., Ермохин В. Я. Данные по морфологии и экологии рода *Oreoleuciscus* из озера Джулукуль (Алтайский гос. заповедник) // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР. М., 1989. С. 77–78.

Дгебуадзе Ю. Ю., Рябов И. Н. К биологии алтайских османов // География и динамика растительного и животного мира МНР. М., 1978. С. 174–182.

Дегтярь А. А. Территориальные различия размерно-весовых и морфометрических показателей верхнеобской популяции стерляди // IX съезд гидробиол. об-ва РАН: Тез. докл. Тольятти, 2006. Т. 1. С. 131.

Демин А. И. Акклиматизация восточного леща в Еравнинских озерах (Бурятская АССР) // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 234–235.

Демин А. И. Рыбы и биологические основы интенсификации рыбного хозяйства Еравнинских озер (Бурятская АССР): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1973. 20 с.

Демин А. И. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gm.) левобережных притоков Братского водохранилища // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994а. С. 46–48.

Демин А. И. Биология сибирского хариуса верхнего течения реки Нижней Тунгуски // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. СПб., 1994б. С. 49–51.

Демин А. И. Биология промысловых рыб дельты реки Селенги // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 113–121.

Демин А. И. К проблеме сохранения биоразнообразия в озере Байкал // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997а.

Демин А. И. Верховка в бассейне реки Ангары // Вопр. ихтиологии. 1997б. Т. 37, № 4. С. 556–557.

Демин А. И. Пришельцы. Интродукция новых видов флоры и фауны в бассейн Байкала: последствия и уроки // Волна. 2001. № 3. С. 10–24.

Демин А. И. Интродукция животных в водоемы бассейна озера Байкал в связи с проблемой его биологического загрязнения // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск, 2003. С. 577–579.

Демин А. И. Морфо-экологический анализ омуля северо-западной части озера Байкал // Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 247–248.

Дзюба Е. В., Мельник Н. Г. Спектры питания и пищевые взаимоотношения байкальского омуля и белого байкальского хариуса на Селенгинском мелководье озера Байкал // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 33–34.

Долгих П. М., Клеуш В. О., Скопцова Г. Н., Щур Л. А. Состояние гидробиоценозов заполярных водоемов в зоне разработки газоконденсатного месторож-

дения // Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири: Материалы I Межрегион. науч.-практ. конф. по сохранению биол. разнообразия Приенисейской Сибири. Красноярск, 2000. Ч. 1. С. 81–83.

Долгих П. М., Скопцов В. Г. Роль рыб-акклиматизантов в структуре ихтиоценоза Красноярского водохранилища // Чужеродные виды в Голарктике. Борок, 2005. С. 142–143.

Долженко М. П. Акклиматизация сазана в водоемах Новосибирской области // Тр. Томского ун-та. 1952. Т. 119: Вопросы рыбного хозяйства Западной Сибири. С. 163–166.

Долженко М. П. К биологии акклиматизированного сазана в озерах Западной Сибири // Зоол. журн. 1953. Т. 32, вып. 6. С. 1 217–1 221.

Доманевский Л. Н. Промыслово-биологическая характеристика щуки Цимлянского водохранилища // Изв. ВНИОРХ. 1958. Т. 45.

Дормидонтов А. С. Особенности распределения ленских сиговых на местах их нагула // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 3. С. 453–461.

Дормидонтов А. С. Биология и промысловые возможности пеляди низовьев Лены и других районов севера Якутии // Тр. Якут. отд-ния СибНИИРХ. 1969а. Вып. 3. С. 86–123.

Дормидонтов А. С. Лососевые рыбы в будущих водохранилищах Якутии // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969б. С. 208–212.

Дормидонтов А. С. Муксун Лены – комплекс родственных рас // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. Вып. 2. С. 51–55.

Дормидонтов А. С., Иванова В. Е. Закономерности распределения и гаметогенез нельмы в реках Якутии // Лососевидные рыбы: морфология, систематика и экология: Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1976. С. 31–32.

Дормидонтов А. С., Софронов М. П. Биология осетра нижней Лены, его промысел и охрана // Природные ресурсы Якутии, их использование и охрана. Якутск, 1976. С. 23–28.

Дормидонтов А. С., Иванова В. Е., Колесов Н. С. Закономерности миграций нельмы реки Лена // Экология и систематика лососевидных рыб. Л., 1976. С. 31–34.

Дорофеева Е. А. Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевых рыб // Основы классификации и филогении лососевых рыб. Л., 1977. С. 86–95.

Дрягин П. А. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИОРХ. 1948. Т. 25, вып. 2. С. 9–105.

Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб // Изв. ВНИОРХ. 1949. Т. 28. С. 3–113.

Дубинин Н. А., Прусевич Н. А. Однолетнее выращивание пеляди в малых озерах Новосибирской области // Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 251.

Дулькейт Г. Д. О сиговых рыбах Верхней и Средней Оби // Тр. Биол. ин-та ТГУ. 1939. Т. 6. С. 40–46.

Дулькейт Г. Д. Ихтиофауна озера Телецкого и реки Бии // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1949. Вып. 8. С. 9–12.

Дулькейт Г. Д. Опыт зарыбления озера Бланду-коль в северо-восточном Алтае // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1963. Т. 13. С. 267–273.

Дулькейт Г. Д., Башмаков В. Н., Башмакова А. Я. Барабинские озера и их рыбное хозяйство // Тр. Зап-Сиб. отд-ния ВНИОРХ. Томск, 1935. Т. 2. С. 18–148.

Думанов М. П. Эмбриональное развитие неоплодотворенной икры байкальского омуля // Большереченскому рыбноводному заводу – 70 лет. Улан-Удэ, 2003. С. 61–65.

Дятлов М. А. Линь озер Карелии // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 4. С. 677–680.

Евланов И. А., Козловский С. В., Антонов П. И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти, 1998. 222 с.

Евтюхова Б. К. Возрастной состав, темп роста и хозяйственное значение окуня прибрежно-соровой системы Байкала // Исследования по ихтиофауне Байкала: Тр. Лимнол. ин-та СО РАН. М.; Л., 1964. Т. 2, ч. 3. С. 76–107.

Егоров А. Г. Байкальский осетр // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958. С. 101–129.

Егоров А. Г. Байкальский осетр – *Acipenser baeri stenorrhynchus natio baicalensis* Nikolski (Систематика, биология, промысел, сырьевая база и воспроизводство запасов). Улан-Удэ, 1961. 121 с.

Егоров А. Г. Состояние и перспективы развития рационального рыбного хозяйства на внутренних водоемах Восточной Сибири // Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М., 1963. С. 193–200.

Егоров А. Г. Рыбы водоемов юга Восточной Сибири. Иркутск, 1985. 361 с.

Егоров А. Г. Клименченко М. Д. Очерк истории рыболовства на Байкале и прилежащих водоемах // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Ирк. ун-те. 1971. Т. 24. С. 193–233.

Егоров Е. В., Прусевич Л. С. Биологические основы получения стабильных уловов пеляди в Сартланском озерном хозяйстве // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 253–254.

Еловенко В. Н. Морфо-экологическая характеристика ротана *Percottus glenii* в границах естественного ареала и за его пределами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.

Емельянова Н. Г., Тугарина П. Я. Состояние и численность нерестовых стад некоторых лососевидных рыб Иркутского водохранилища // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 129–131.

Еньшина С. А. Характеристика нерестовой популяции полупроходной нельмы реки Обь // Сб. материалов совещания по лососевым рыбам. Л., 1976. С. 36.

Еньшина С. А. Динамика численности и перспективы промысла сибирской стерляди Средней Оби // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л., 1986. С. 4–13.

Еньшина С. А. Перспективы промысла рыбы в приплотинной зоне реки Обь // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 92–94.

Еньшина С. А. Современное состояние запасов среднеобского стада стерляди // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 233–234.

Еньшина С. А. К вопросу естественного воспроизводства сиговых в Верхней Оби // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 36–41.

Еньшина С. А. Современное состояние запасов осетровых рыб Обь-Иртышского бассейна // Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах. М., 2002. С. 108.

Еньшина С. А., Клюня С. А. К вопросу естественного воспроизводства муксуна // Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 128.

Еньшина С. А., Трифонова О. В. К биологии стерляди Новосибирского водохранилища // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 169–170.

Еньшина С. А., Клюня С. А., Шишковская А. В. Стерлядь Новосибирского водохранилища // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 89–90.

Еньшина С. А., Трифонова О. В., Ростовцев А. А. О состоянии запасов промысловых рыб Томской области // Проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2005. С. 97–103.

Ерещенко В. И. Влияние гидростроительства на воспроизводство осетра в Верхнем Иртыше // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969. С. 180–186.

Ефимова А. И. Щука Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИИОРХ. 1949. Т. 28. С. 114–174.

Жданов В. Д., Собанский Г. Г. О редких и новых видах рыб в Телецком озере // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск, 1975. С. 19–21.

Жимулев И. Ф. Общая и молекулярная генетика. Новосибирск, 2003. 479 с.

Жинкин Л. Н. О рыбах озер Катунских альп // Исследования озер СССР. 1935. Вып. 8. С. 293–297.

Журавлев В. Б. Характеристика промыслового стада и динамика уловов карасей пойменных озер верховьев Оби // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л., 1986. С. 22–29.

Журавлев В. Б. Биологические особенности карасей и перспективы их промысла в разнотипных озерах Алтайского края. М., 1989. 25 с.

Журавлев В. Б. Анализ видового состава ихтиофауны Алтайского края // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 19–20.

Журавлев В. Б. Рыбы бассейна Верхней Оби. Барнаул, 2003. 291 с.

Журавлев В. Б. К вопросу о таксономическом статусе сигов Телецкого озера // Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 133–134.

Журавлев В. Б., Ломакин С. Л. Аномальное появление второго спинного плавника у леща верхнего течения Оби // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45, № 6. С. 856–858.

Журавлев В. Б., Соловов В. П. Биология и промысловое значение язя верховьев Оби // Там же. 1984. Т. 24, вып. 2. С. 232–237.

Журавлев В. Б., Ломодуров Е. И., Лукьянов Д. П. Вселение ротанга-головешки в пойменные водоемы бассейна Верхней Оби // IX съезд гидробиол. об-ва РАН: Тез. докл. Тольятти, 2006. Т. 1. С. 163.

Журавлев О. И. Биотехника искусственного воспроизводства белого байкальского хариуса // Большереченскому рыбноводному заводу – 70 лет. Улан-Удэ, 2003. С. 65–66.

Завьялова Т. Я. Перспективы акклиматизации пеляди в южных районах Красноярского края // Охрана природы Красноярского края. Красноярск, 1969. С. 152–156.

Завьялова Т. Я. Пелядь и ее разведение в водоемах Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1984. 17 с.

Заделенов В. А. Оценка изменения условий обитания и воспроизводства осетровых в бассейне Енисея // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 194–195.

Заделенов В. А. Характеристика структуры нерестового стада и условий воспроизводства енисейской нельмы // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 41–46.

Заделенов В. А. Современное состояние популяций осетровых рыб и их кормовой базы в бассейне Енисея // Сиб. экол. журн. 2000. № 3. С. 287–291.

Заделенов В. А. Соотношение полов в нерестовом и нагульном стаде енисейской стерляди и ее созревание // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 90–91.

Заделенов В. А., Трофимова М. А. Особенности питания осетровых Енисея // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 136–137.

Заделенов В. А., Трофимова М. А., Гулимов А. В. Морфо-экологическая характеристика и разведение хариуса реки Чопа (бассейн Подкаменной Тунгуски) // Проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2005. С. 113–117.

Заделенов В. А., Еникеева И. Г., Шадрин Е. Н., Щур Л. А. Оценка водных биологических ресурсов бассейна реки Подкаменной Тунгуски // Сиб. экол. журн. 2006. Т. 13, № 4. С. 495–502.

Задорин А. А., Зуев И. В., Вышегородцев А. А. Верховка – вид-вселенец в водоемах Красноярского края // Биология внутр. вод. 2004. № 1. С. 75–79.

Замятин В. А. Влияние гидрологического режима на рыбные запасы реки Обь // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна: Тр. Обь-Тазовского отделения СибрыбНИИпроекта. 1977. Т. 4. С. 76–84.

Западная Сибирь. М., 1963. 488 с.

Захарова Н. И. Гаметогенез и половые циклы байкальского омуля // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 49–55.

Захваткин А. А. О вертикальном распределении и суточных миграциях зоопланктона в Байкале // Докл. АН СССР, 1930. № 6. С. 133–138.

Зиновьев Е. А. Подкаменщик Средней Камы // Изв. Естеств.-науч. ин-та при Перм. ун-те. 1963. Т. 14, вып. 6. С. 93–104.

Зиновьев Е. А. О специфике викарирующих видов хариуса в зоне перекрытия ареалов // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Рыбы и нерпа. Иркутск, 1981. С. 25–27.

Зиновьев Е. А., Луцик А. И. Морфометрическая характеристика хариуса реки Яна / Деп. ВИНТИ, № 6156–В86. Пермь, 1986. 17 с.

Зиновьев Е. А., Северин С. О. Изменчивость счетных признаков и кариотип восточносибирского хариуса // X Всесоюз. симп.: «Биологические проблемы Севера». Магадан, 1983. Ч. 2. С. 178.

Злоказов В. Н., Сецко Р. И., Феоктистов М. И. Особенности промысла и рыбоводства на больших озерах Новосибирской области // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Т. 271. С. 54–62.

Злоказов В. Н., Сецко Р. И., Феоктистов М. И. Рыбоводство на больших озерах Западной Сибири и пути его интенсификации // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1991. С. 17–21.

Зосько А. Я., Русанов В. В. Валек реки Чара // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 66–68.

Зуев И. В. Гольяны рода *Phoxinus* Курейской, Хантайской и Норило-Пясинской озерно-речных систем // Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 258–259.

Зуев И. В. Верховка – вид-вселенец в водоемы Красноярского края // IX съезд гидробиол. об-ва РАН: Тез. докл. Тольятти, 2006. Т. 1. С. 181.

Зуев И. В. Гольяны рода *Phoxinus* бассейнов рек Енисея и Пясины // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2007, 22 с.

Зуев И. В., Вышегородцев А. А., Дитерле А. В. Морфо-экологическая характеристика гольяна Чекановского *Phoxinus czekanowskii* Dубowski водоемов бассейна рек Енисей и Пясины (Восточная Сибирь) // Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 183.

Зуйкова Е. И., Бочкарев Н. А. Влияние сига Правдина на структуру зоопланктонного сообщества Телецкого озера // Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира. Улан-Удэ, 2002. С. 128–130.

Зюганов В. В. О проникновении Аральской колюшки в бассейн Оби // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 4. С. 671–672.

Зюганов В. В. Фауна СССР. Л., 1991. Т. 5, вып. 1: Рыбы. Семейство колюшковых мировой фауны. 261 с.

Иванов Е. В. Проблемы изучения и охраны рыб Якутии // Наука и техника в Якутии. 2005. № 1. С. 42–45.

Иванова В. Е. Особенности гаметогенеза ряпушки в условиях севера Якутии // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. С. 49–51.

Иванова З. А. Рыбы степной зоны Алтайского края. Барнаул, 1962. 150 с.

Иванова З. А. Карп Западной Сибири. М., 1981. 112 с.

Иванова М. Н. Морфологические и биологические особенности пресноводных корюшек // Экология и систематика лососевидных рыб. Л., 1976. С. 39–42.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955. 251 с.

Игнатьев В. А. Биология чира реки Надым // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972а. С. 242–243.

Игнатьев В. А. Морфология и экология чира Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1972б. 20 с.

Игнатьев В. А. К вопросу внутривидовой дифференциации чира Сибири // Лососевидные рыбы: морфология, систематика и экология: Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1976. С. 42–43.

Игнатьев В. А., Коломин Ю. М. Морфология гибрида чира с сигомпыжьяном в низовьях реки Надым // Вопросы биологии. Томск, 1978. С. 60–63.

Игнатьев В. А., Черкашина Н. С. Питание и пищевые взаимоотношения чира реки Надым // Вопросы ботаники, зоологии и почвоведения. Томск, 1974. С. 94–99.

Ильина Л. К., Гордеев Н. А. Уровенный режим и воспроизводство рыбных запасов водохранилищ // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 3. С. 411–421.

Ильина Л. К., Гордеев Н. А. Значение уровенного режима для рыбного хозяйства водохранилищ // Вод. ресурсы. 1980. № 2. С. 123–136.

Иоганзен Б. Г. Морфо-биологические особенности круглоротых Сибири // Зоол. журн. 1935а. Т. 14, № 2. С. 353–370.

Иоганзен Б. Г. Морфо-биологические особенности круглоротых Сибири // Там же. 1935б. Т. 14, № 3. С. 501–520.

Иоганзен Б. Г. Из поездки к истоку Чулышмана // Тр. Биол. ин-та при ТГУ. 1939. Т. 6. С. 218–220.

Иоганзен Б. Г. Новые данные об алтайских османах // Там же. 1940. Т. 7. С. 132–177.

Иоганзен Б. Г. Новые формы рыб из Западной Сибири (телецкий хариус и телецкий елец) // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1945. Вып. 6. С. 1–16.

Иоганзен Б. Г. Стерлядь бассейна реки Обь // Тр. Томского ун-та. 1946а. Т. 97. С. 151–182.

Иоганзен Б. Г. Этюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. I: Зоогеография Сибири и место в ней бассейна реки Обь // Учен. зап. Томского ун-та. 1946б. № 1. С. 23–34.

Иоганзен Б. Г. Этюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. II: Эколого-географический очерк рыб бассейна реки Обь // Там же. 1947. № 3. С. 43–60.

Иоганзен Б. Г. Рыбы бассейна реки Обь. Томск, 1948. 62 с.

Иоганзен Б. Г. Рыбы горной Шории // Вопросы географии Сибири. Томск, 1953. Т. 3. С. 229–246.

Иоганзен Б. Г. Зональное и биотопическое распределение рыб в долине Оби // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, 1972. С. 270–291.

Иоганзен Б. Г., Моисеев В. П. Каракольский сиг из Восточного Алтая // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1955. Вып. 18. С. 15–24.

Иоганзен Б. Г., Петкевич А. Н. Акклиматизация рыб в Западной Сибири // Тр. Бараб. отд-ния ВНИОРХ. 1951. Т. 5. С. 3–204.

Иоганзен Б. Г., Петкевич А. Н. Итоги и перспективы акклиматизации рыб в водоемах Западной Сибири // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М., 1968. С. 208–216.

Иоганзен Б. Г., Кафанова В. В., Петлина А. П. Плодовитость рыб как популяционное приспособление // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М., 1984. С. 235–245.

Иоганзен Б. Г., Петкевич А. Н., Вотинов Н. П. и др. Акклиматизация и разведение ценных рыб в естественных водоемах и водохранилищах Сибири и Урала. Свердловск, 1972, 286 с.

Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. 185 с.

Казанцев В. В. Экология сибирской плотвы озера Манатка (бассейн Средней Оби) на различных периодах развития // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск, 1981. С. 88–96.

Казначеев В. Н. Рыбы Каспийского моря. М., 1981. 167 с.

Калашиников Ю. Е. Итоги и перспективы исследования ихтиофауны реки Витим // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Ирк. ун-те. Иркутск, 1971. Т. 24. С. 156–159.

- Калашиников Ю. Е.* Рыбы бассейна реки Витим. Новосибирск, 1978. 190 с.
- Калашиников Ю. Е.* Сохранение водных биоресурсов озера Байкал // Рыб. хозяйство. 2004. № 1. С. 92–95.
- Калесник С. В.* Общие географические закономерности Земли. М., 1970. 283 с.
- Калягин Л. Ф.* Влияние изменения сезонной динамики уровня режима Байкала на выживаемость личинок байкальского омуля // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 155–156.
- Калягина Н. Ф., Петерфельд В. А.* Состояние запасов плотвы в Чивыркуйском заливе озера Байкал // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 58–59.
- Калягина Н. Ф., Петерфельд В. А.* Биология щуки и ее промысел в Чивыркуйском заливе озера Байкал // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 177–179.
- Карабанов Е. Б., Мамонтов А. М., Саранчев С. И., Фиалков В. А.* Опыт применения гидроакустических меток для изучения поведения байкальских сига // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. 3: Мониторинг сообществ водных животных. С. 78.
- Карамушко Л. И., Шатуновский М. И.* Количественные закономерности влияния температуры на скорость энергетического обмена у трески, зубатки и морской камбалы // Вопр. ихтиологии. 1993. Вып. 33, № 1. С. 111–120.
- Карамушко Л. И., Шатуновский М. И., Христиансен Й. Ш.* Скорость метаболизма и метаболические адаптации у рыб разных широт // Там же. 2004. Т. 44, вып 5. С. 692–699.
- Карантонис Ф. Э., Кириллов Ф. Н., Мухомедяров Ф. Б.* Рыбы среднего течения реки Лена // Тр. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. 1956. Вып. 2. С. 3–144.
- Карасев Г. Л.* К биологии размножения рыб Ивано-Арахлейских озер // Вопросы географии и биологии. Чита, 1966. С. 73–77.
- Карасев Г. Л.* Рыбы Забайкалья. Новосибирск, 1987. 267 с.
- Карасев Г. Л., Шкатулова А. П.* Особенности питания, роста и размножения пеляди, акклиматизируемой в Забайкалье // Лососевидные рыбы: морфология, систематика и экология: Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1976. С. 44–45.
- Карасев С. Г.* Экология и морфологические особенности рыб бассейна Нижнего Тобола // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сургут, 2003. 19 с.
- Кардашевская П. А.* Исследователи Байкала. Иркутск, 2001. 56 с.
- Карзинкин Г. С.* Основы биологической продуктивности водоемов. М., 1952. 341 с.
- Карманова О. Г.* Массовые виды рыб Хантайского водохранилища (морфология, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2004. 21 с.

Карманова О. Г., Романов В. И., Родионов А. Н. К экологии налима Хантайского водохранилища // Современные достижения в исследованиях окружающей среды и экологии. Томск, 2004. С. 171–175.

Карманова О. Г., Романов В. И., Шаропина И. Б. Экология сибирской плотвы в процессе формирования Хантайского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. докл. Ярославль, 2002. С. 127–128.

Картушин А. И. Биология сибирской плотвы, ельца, язя и карася в системе озера Байкал // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958. С. 334–380.

Картушин А. И. Частиковые рыбы озерно-соровой системы Байкала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1966. 24 с.

Касьянов В. П. Особенности биологии ерша в Обской губе // Сб. работ кафедры ихтиологии и рыбоводства и научно-исследовательской лаборатории рыбного хозяйства. М., 1971. С. 67–69.

Кафанова В. В. Биология и промысел ельца в водоемах Томской области // Тр. Томского ун-та. 1951. Т. 115. С. 51–58.

Кафанова В. В. К изучению биологии размножения ельца на Средней Оби // Там же. 1953. Т. 125. С. 75–88.

Кафанова В. В. Биология размножения сибирского ельца // Вопр. ихтиологии. 1954. Вып. 2. С. 32–40.

Кафанова В. В. К исследованию биологии османов Восточного Алтая // Изв. СО РАН. Серия: Биол.-мед. науки. Новосибирск, 1963. Т. 12, вып. 3. С. 111–116.

Кафанова В. В. К изучению биологии тайменя Телецкого озера // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Балхаш, 1967а. С. 163–164.

Кафанова В. В. К экологии Алтайских османов // Проблемы экологии. Томск, 1967б. Т. 1. С. 163–174.

Кафанова В. В. Краснохвостый хариус из озера Нижнее Кулагаш-Бажи (Алтай) // Тр. НИИ биологии и биофизики при Томском ун-те. 1970. Т. 1. С. 80–89.

Кафанова В. В., Мониц И. К. Линь на Алтае // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1953. Вып. 17. С. 21–30.

Кафанова В. В., Петлина А. П. Годовой половой цикл сибирского ельца // Новые данные о природе Сибири. Томск, 1980. С. 18–24.

Кафанова В. В., Ширинский А. А. К биологии гольца Черского *Salvelinus czerskii* озер бассейна реки Алазея // Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология). Л., 1976. С. 45–46.

Кафанова В. В., Петлина А. П., Усынин В. Ф. Размножение и половой цикл сибирской плотвы в бассейне реки Чулым // Вопросы зоологии Сибири. Томск, 1979. С. 59–69.

Кириллов А. Ф. Рыбы реки Анабар // Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток, 1975. С. 376–394.

Кириллов А. Ф. Стратегия экологической адаптации сига в экстремальных условиях. Новосибирск, 1983. 106 с.

Кириллов А. Ф. Промысловые рыбы Вилюйского водохранилища. Якутск, 1989. 105 с.

Кириллов А. Ф. Проходные лососевые рыбы Якутии // Первый конгр. ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997. С. 214.

Кириллов А. Ф. Аборигенная ихтиофауна озер дельты Лены // Докл. Междунар. конф. «Озера холодных регионов». Якутск. 2000. Ч. 5: Вопросы ресурсосведения, ресурсопользования, экологии и охраны. С. 53–65.

Кириллов А. Ф. Промысловые рыбы Якутии. М., 2002а. 193 с.

Кириллов А. Ф. Рыбоводство в Якутии: состояние и перспективы // Наука и образование. 2002б. № 1. С. 16–19.

Кириллов А. Ф. Список рыб реки Чона (бассейн реки Вилюй) // Прикладная экология Севера: опыт проведения исследований, современное состояние и перспективы. Якутск, 2003. С. 79–86.

Кириллов А. Ф., Тяттиргянов М. М. Сиги Вилюйского водохранилища // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975. С. 82–84.

Кириллов А. Ф., Губанов Д. Н., Сеницын В. В. Новые сведения о заходе кеты в реку Лена // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 88.

Кириллов А. Ф., Ледяев О. М., Романов В. И., Суханова Г. И. О феномене щуки в ихтиофауне северных водохранилищ Сибири // Экология и практика. Томск, 1989. С. 73–75.

Кириллов А. Ф., Саввинов А. И., Соломонов Н. М., Ходулов В. В. Современное состояние рыб Анабарского алмазоносного района // Экологическая безопасность при разработке россыпных месторождений алмазов. Якутск, 2004. С. 160–167.

Кириллов А. Ф., Соломонов Н. М., Федорова Е. А., Ходулов В. В. Формы антропогенного влияния на гидробионтов бассейна реки Лена // Экологическая безопасность реки Лена. Якутск, 2001. С. 93–95.

Кириллов С. Д. Результаты ихтиологических исследований на Телецком озере // Зоологические проблемы Алтайского края. Барнаул, 1990. С. 18–20.

Кириллов Ф. Н. Рыбы реки Индигирка // Изв. ГосНИОРХ. 1955а. Т. 35. С. 141–167.

Кириллов Ф. Н. Водоемы Якутии и их рыбы. Якутск, 1955б. 47 с.

Кириллов Ф. Н. Ихтиофауна бассейна реки Вилюй // Тр. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. Фауна рыб и позвоночных. М., 1962. Вып. 8. С. 5–71.

Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. М., 1972. 359 с.

- Кириллов Ф. Н.* Рыбохозяйственное освоение Вилюйского водохранилища // Изв. ВНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 24–36.
- Кириллов Ф. Н., Кириллов А. Ф., Лабутина Т. М. и др.* Биология Вилюйского водохранилища. Новосибирск, 1979. 270 с.
- Кирпичников В. С.* Генетика и селекция рыб. М., 1987. 518 с.
- Кифа М. И.* Материалы по экологии нереста ленка и тайменя в бассейне Амура // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. М., 1974. Вып. 5. С. 105–108.
- Кифа М. И.* Материалы по плодовитости двух форм ленка из бассейна Амура // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Владивосток, 1975. С. 38–41.
- Кифа М. И.* Морфология двух форм ленка из бассейна Амура и их систематическое положение // Зоогеография и систематика рыб. Л., 1976. С. 142–156.
- Клюканов В. А.* Происхождение, расселение и эволюция корюшковых (Osmeridae) // Основы классификации и филогении лососевидных рыб: Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1977. С. 13–27.
- Кляшторин Л. Б.* Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М., 1982. 168 с.
- Книжин И. Б.* Биологическая разнокачественность популяций тугуна бассейна реки Киренга (верхнее течение реки Лена) // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994а. С. 70–73.
- Книжин И. Б.* Экология популяций валька на южной границе его ареала // Биология и биотехника разведения сиговых рыб: Материалы V Всерос. совещ. СПб., 1994б. С. 73–75.
- Книжин И. Б.* Биология сига-пыжьяна бассейна верхнего течения реки Лена // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 77–85.
- Книжин И. Б.* Питание тайменя в водоемах верхнего течения реки Лена // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997. С. 117.
- Книжин И. Б., Матвеев А. Н.* Состояние популяции лососевидных рыб водоемов юга Восточной Сибири // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 89.
- Книжин И. Б., Кириллов А. Ф., Вайс С. Дж.* К вопросу о разнообразии хариусов в бассейне реки Лена // Фауна Казахстана и сопредельных стран на рубеже веков: морфология, систематика, экология. Алматы, 2004. С. 144–145.
- Книжин И. Б., Матвеев А. Н., Самусенко В. П.* Ихтиофауна и рыбохозяйственное значение водоемов верховьев Лены (бассейн реки Киренга) // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 71–74.
- Книжин И. Б., Вайс С. Дж., Антонов А. Л., Фруфе Э.* Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, вып. 1. С. 59–76.

Книжин И. Б., Самарина С. С., Васильева Е. А., Богданов Б. Э. К морфологии и биологии сибирского хариуса верховьев реки Ока (Восточный Саян) // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001а. С. 44–45.

Книжин И. Б., Самарина С. С., Васильева Е. А., Богданов Б. Э. Особенности питания хариусов некоторых водоемов юга Восточной Сибири // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001б. С. 45–47.

Книжин И. Б., Вайс С. Дж., Богданов Б. Э. и др. О нахождении новой формы хариуса *Thymallus arcticus* в бассейне озера Байкал // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 1. С. 38–47.

Князев И. В. Особенности нагула пеляди в пойме Нижней Оби // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 75–77.

Князев И. В. О продукции муксуна в пойме Нижней Оби // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 89–90.

Князев И. В. Рост и естественная смертность сиговых рыб Тазовского бассейна // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 47–52.

Князев И. В. Определение оптимальной интенсивности промысла сиговых рыб Тазовского бассейна // Вопросы рыболовства. 2004. Т. 5, № 5. С. 119–131.

Кожевников Г. П. Биология и промысел омуля в северных реках Сибири. Новосибирск, 1948. 40 с.

Кожов М. М. Природа Байкала как среда жизни для рыб // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958. С. 43–90.

Кожов М. М. Биология озера Байкал. М., 1962. 315 с.

Кожов М. М. О суточных ритмах и поведении пелагических животных озера Байкал // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Серия: Биол. науки. 1963. Вып. 3, № 12. С. 105–110.

Кожов М. М., Мишарин К. И. Систематический состав ихтиофауны озера Байкал и его бассейна // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958. С. 91–100.

Кожов М. М., Спелит К. К. Динамика добычи рыбы в Байкале и его бассейне // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958а. С. 504–525.

Кожов М. М., Спелит К. К. Северобайкальский промысловый район // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958б. С. 638–681.

Кожова О. М., Павлов Б. К. К. И. Мишарин и организация экологического мониторинга на Байкале // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце 20 столетия. Иркутск, 1996. С. 16–18.

Козлова Н. И. Температурный фактор в экологии молоди сиговых рыб // Экологические исследования Байкала и байкальского региона. Иркутск, 1992. Ч. 1. С. 201–205.

Козлова Н. И. Термопреферендум молоди сиговых рыб озера Байкал // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 77–79.

Козлова Н. И. Экология байкальского омуля в раннем постэмбриогенезе // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1997. 18 с.

Козлова Н. И. Экологические особенности постэмбриогенеза байкальского сига // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 50–51.

Козлова Н. И., Топорков И. Г. Верхние температурные пределы байкальского омуля в раннем постэмбриогенезе // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 62–65.

Козлова Н. И., Топорков И. Г., Завьялова Т. Я., Долгоаршинных Э. М. Биологическое обоснование к интенсивному воспроизводству байкальского омуля // Тез докл. V Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 34–35.

Колесов М. Ю., Трифонова О. В. К оценке площадей нерестилищ частиковых рыб реки Томь на участке от Новокузнецка до Кемерово в связи с зарегулированием стока реки // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 93–94.

Коломин Ю. М. Рыбы бассейна реки Надым // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1974а. 18 с.

Коломин Ю. М. Сиговые рыбы озер бассейна реки Надым // Тр. НИИ биологии и биофизики при Томском ун-те. 1974б. Т. 4. С. 133–139.

Коломин Ю. М. Экология сига-пыжьяна из реки Надым // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974в. Вып. 2. С. 86–92.

Коломин Ю. М. Биология полупроходной пеляди из реки Надым // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1976. № 6. С. 69–73.

Коломин Ю. М. Ерш реки Надым // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 8. С. 395–399.

Коломин Ю. М. О нахождении двух видов карповых рыб: уклеи и верховки в водоемах Северо-Казахстанской области // Рыбохозяйственные исследования в Республике Казахстан: история и современное состояние. Алматы, 2005. С. 203–206.

Коломин Ю. М., Игнатъев В. А. К вопросу об охране некоторых лососевых в бассейне реки Надым // Рациональное использование и охрана живой природы Сибири. Томск, 1971. С. 130–132.

Коломин Ю. М., Черкашин В. И., Черкашина Н. С. Гидробиология и рыбы бассейна реки Надым // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 246–248.

Колосов М. Ю., Скалон Н. В. Ихтиофауна Беловского и Яшкинского районов Кемеровской области // Тр. Кузб. комплексной экспедиции. Кемерово, 2004. Т. 1. С. 290–297.

Колядин С. А. О состоянии запасов рыб в озерах Большой Тиберкуль, Верхний Тагосук и Нижний Тагосук // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975. С. 63–64.

Колядин С. А., Величко Г. М. Экологическая характеристика серебряного карася озер юга Красноярского края // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 79–87.

Кондратьев А. К. Особенности гаметогенеза, полового цикла и оценка репродуктивной способности пеляди, выращиваемой в больших озерах с соленой водой // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск, 1991. С. 115–123.

Кондратьев А. К., Крайнов В. М., Рудов В. А. Предварительные гистологические данные о созревании пеляди в озерах Сартлан и Чаны с повышенной минерализацией воды // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 83–85.

Конева Л. А. Размножение нельмы в приплотинном участке нижнего бьефа Новосибирской ГЭС // Вопросы зоологии. Томск, 1966. С. 109–110.

Конева Л. А. К биологии нельмы в верхнем бьефе Новосибирской ГЭС // Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Западной Сибири. Новосибирск, 1969. С. 30–38.

Конева Л. А. К изучению сезонного распространения нельмы в Верхней Оби выше плотины Новосибирской ГЭС // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972а. С. 248–249.

Конева Л. А. Нельма верхнего бьефа плотины Новосибирской ГЭС: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1972б. 17 с.

Конева Л. А. К вопросу биологической неоднородности обской нельмы // Лососевидные рыбы: морфология, систематика и экология: Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1976. С. 51–52.

Конева Л. А., Нестеренко Н. А. К вопросу искусственного разведения нельмы // Лососевидные рыбы: морфология, систематика и экология. Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1976. С. 53.

Коновалова О. С., Попков В. К., Верецинский Е. Г. Питание и пищевые взаимоотношения плотвы и окуня в озерах бассейна Большого Енисея (Бий-Хема) / Деп. ВИНТИ, № 351-81. Томск, 1983. 17 с.

Коновалова О. С., Попов В. А. Питание рыб реки Нижней Тунгуски / Деп. ВИНТИ, № 306-84. Томск, 1983. 19 с.

Коноплев Е. И. Динамика численности основных промысловых рыб озера Чаны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1969. 23 с.

Константиниди К. И. О влиянии режима работы Новосибирской ГЭС на воспроизводство рыбных запасов Средней Оби // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 249–250.

Константинов А. С., Зданович В. В. Влияние колебаний температуры на процессы рыбопродукции // Вод. ресурсы. 1996. Т. 23, № 6. С. 760–766.

Коростелев С. Г., Неваленный А. Н. Влияние температуры на пищеварительно-транспортную функцию кишечника карповых рыб // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45, № 2. С. 225–235.

Коряков Е. А. К вопросу о распределении некоторых обитателей пелагиали Байкала в северной части **Малого моря** // Тр. Байкал. лимнол. станции. 1959. Т. 17. С. 313–341.

Коряков Е. А. Биология, ресурсы и хозяйственное значение голомянок // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. 1964. Т. 2 (22), ч. 3. С. 3–75.

Коряков Е. А. Пелагические бычковые Байкала. М., 1972. 155 с.

Коряков Е. А., Сиделев Г. Н. Бычки-подкаменщики из озера Агата (плато Путорана) // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 3. С. 553–555.

Котляревская Н. В. Процесс вылупления у щуки *Esox lucius* L. // Там же. 1969. Т. 9, вып. 54. С. 116–128.

Кочетков П. А. Изменчивость абсолютной плодовитости сига-пыжьяна Нижней Оби // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л., 1986. С. 64–78.

Кошелев Б. В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. М., 1971. С. 186–218.

Кошелев Б. В. Исследование эколого-морфологических особенностей развития рыб в связи с изменением среды // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М., 1978а. С. 3–9.

Кошелев Б. В. Эколого-морфологические исследования гаметогенеза, половой цикличности и размножения рыб // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М., 1978б. С. 10–42.

Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. М., 1984. 309 с.

Кошелев Б. В., Рябов И. Н., Зимин В. Л. Ихтиологические исследования Копорской губы Финского залива в 1979–1980 гг. // Экологические аспекты исследований водоемов-охладителей АЭС: Материалы совещ. М., 1986. С. 43–45.

Кошелев Б. В., Рубан Г. И., Соколов Л. И. и др. Экологическая характеристика сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt бассейна средней и верхней Лены // Морфология, экология и поведение осетровых. М., 1989. С. 16–33.

Кравчук В. А. Корюшка азиатская (зубатка, огуречник) // Изв. ВНИИОРХ (Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование). 1958. Т. 154. С. 197–202.

Кравчук В. А., Сесягин С. М. Опыт искусственного разведения чира // Рыб. хозяйство. 1956. № 9. С. 14–17.

Крайнов В. М. К экологии нереста язя в озере Чаны // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. Ч. 1. С. 96.

Красикова В. А. Озерная пелядь – *Coregonus peled* (Gmelin) – из озера Маковского // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 3. С. 462–467.

Красикова В. А. Тугун из норильских озер // Там же. 1967. Т. 7, вып. 4. С. 601–608.

Красикова В. А. Материалы по биологии сига валька *Coregonus cylindraceus* (Pallas et Pennant) из Норильской системы // Там же. 1968. Т. 8, вып. 20. С. 377–380.

Красикова В. А., Сесягин С. М. Биология и промысел чира *Coregonus nasus* (Pallas) реки Пясины // Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. Красноярск, 1967. С. 231–245.

Красная книга редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений Бурятской АССР. Улан-Удэ, 1988. 416 с.

Красная книга Российской Федерации. М., 2001. 860 с.

Краткая географическая энциклопедия. М., 1962. Т. 3. 580 с.

Кривощев Г. М. Карась как объект рыболовства и рыбоводства // Вопросы рыбного хозяйства Западной Сибири: Тр. Томского ун-та. 1952. Т. 119. С. 112–117.

Кривощев Г. М. Алтайские османы // Материалы науч. конф. «Природа и природные ресурсы Алтайского края». Бийск, 1959а. С. 105–106.

Кривощев Г. М. Материалы по биологии и промыслу алтайских османов // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959б. С. 173–178.

Кривощев Г. М. Верховка в Западной Сибири // Водоёмы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, 1973. С. 86–87.

Криницын В. С. Особенности биологии и распределения промысловых рыб Енисейского залива // Тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 130–141.

Крохалевский В. Р. Половые циклы, созревание и периодичность нереста обской пеляди // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск, 1983. С. 93–110.

Крохалевский В. Р. Рыбные ресурсы Обь-Иртышского бассейна // Рыбоводство и рыболовство. 1999. № 1. С. 10–11.

Крохалевский В. Р. Особенности использования рыбных запасов Обь-Иртышского бассейна в современных условиях // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 1. С. 110–111.

Крупицкий Ю. Г. Состояние запасов полупроходных рыб в реке Пясины и их рыбохозяйственное использование // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975. С. 52–55.

Крупицкий Ю. Г., Мартынюк Е. Г. Формирование ихтиофауны Хантайского водохранилища // Рыб. хозяйство. 1977. № 6. С. 9–11.

Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1949. Вып. 1. С. 5–332.

Крыжановский С. Г., Смирнов А. И., Соин С. Г. Материалы по развитию рыб реки Амур // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции. 1945–1949 гг. М., 1951. Т. 2. С. 5–222.

Крючков В. В. Чуткая Субарктика. М., 1976. 136 с.

Кубышкин В. И., Юхнева В. С. Фауна озера Яррото 2-е п-ова Ямал // Биологические основы рыбохоз. использования озерных систем Сибири и Урала. Тюмень, 1971. С. 155–169.

Кугаевская Л. В. Опыт искусственного разведения щуки // Биологические основы рыбохоз. использования озерных систем Сибири и Урала. Тюмень, 1971. С. 191–195.

Кугаевская Л. В., Сергиенко Л. Л. Сравнительная морфологическая характеристика постэмбрионального развития рыб рода *Coregonus* Обского бассейна // Биология сиговых рыб. М., 1988. С. 160–178.

Кудерский Л. А. Акклиматизация рыб в водоемах России: состояние и пути развития // Вопросы рыболовства. 2001. Т. 2, № 1 (5). С. 6–85.

Кудерский Л. А., Строганова Н. З., Задоев И. Н. Акклиматизация гидробионтов в водоемах России // Рыб. хозяйство. 2004. № 1. С. 70–75.

Кудлина Е. А. Материалы по экологии пеляди в озерах Омской области // Вопросы зоологии. Томск, 1966. С. 74–79.

Кузнецов В. В. Рост морфологических форм ленского муксуна и влияние на него абиотических факторов // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, вып. 2. С. 243–251.

Кузнецов В. В., Махди К. Дж. Об использовании особенностей строения чешуи в качестве биологических меток у *Coregonidae* // Науч. докл. высш. шк. биол. науки. 1987. № 5. С. 51–55.

Кузнецов В. В., Махди К. Дж. О сезонности роста, образования колец на чешуе и питания ленского муксуна // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 4. С. 622–630.

Кузнецова Е. Н. О сезонности роста ленского омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas) // Биол. науки. 1993а. Вып. 3. С. 83–90.

Кузнецова Е. Н. О сезонности роста солоноватоводных сиговых на примере ряпушки реки Лена // Вопр. ихтиологии. 1993б. Т. 33, вып. 2. С. 198–203.

Кузнецова Е. Н. Рост рыб и стратегии их жизненных циклов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 49 с.

Кузьмин А. Н. Гаметогенез и сравнительный анализ развития воспроизводительной системы у пеляди, выращиваемой в разных климатических зонах // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 63. С. 9–40.

Кузьмина В. В. Температурные адаптации ферментов, осуществляющих мембранное пищеварение у пресноводных костистых рыб // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 6. С. 824–837.

Кузьмина В. В. Холодовые адаптации пищеварительной системы // Биохимические аспекты холодových адаптаций. Харьков, 1991. С. 118–125.

Кузьмич В. Н. Питание промысловых рыб Ивано-Арахлейских озер (Забайкалье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1971. 28 с.

Куклин А. А. Особенности распределения популяции муксуна в низовьях Енисея // Экология и систематика лососевидных рыб. Л., 1976. С. 64–69.

Куклин А. А. Биоэкологическая характеристика муксуна реки Енисей и перспективы его рыбохозяйственного использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 23 с.

Куклин А. А. Характер воспроизводства и перспективы рыбоводного использования енисейской нельмы // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск. 1996а. С. 60–61.

Куклин А. А. Изменение структуры ихтиоценозов реки Курейка в результате гидростроительства // Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири. Тюмень, 1996б. С. 82–84.

Куклин А. А. Антропогенные изменения структуры ихтиоценозов в бассейне реки Енисей // Первый конгр. ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997. С. 94.

Куклин А. А. Ихтиофауна водоемов бассейна Енисея: изменения в связи с антропогенным воздействием // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999а. С. 52–62.

Куклин А. А. Ихтиофауна водоемов бассейна Енисея: изменения в связи с антропогенным воздействием // Вопр. ихтиологии. 1999б. Т. 39, вып. 4. С. 478–485.

Куклин А. А., Лопатин В. В. Структура нерестовой части популяции енисейской нельмы // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1983. Ч. 2. С. 187–188.

Куликова А. А. Приспособительные особенности рыб на примере сибирской плотвы // Вопросы биологии: Тр. НИИ биологии и биофизики при ТГУ. Томск, 1975. Т. 5. С. 65–70.

Куликова Е. Б. Сиги Ямала // Тр. ин-та океанологии АН СССР. 1960. Т. 31. С. 111–143.

Купчинская Е. С. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Иркутского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1972. 27 с.

Купчинская Е. С. Питание рыб в водохранилищах Ангары // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. Ч. 2. С. 256–260.

Купчинская Е. С. Состояние ихтиофауны Усть-Илимского водохранилища // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Рыбы и нерпа. Иркутск, 1981. С. 40–42.

Купчинская Е. С., Купчинский Б. С. Эколого-физиологические особенности сибирского хариуса в условиях Усть-Илимского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 1. С. 53–61.

Купчинская Е. С., Купчинский А. Б. Влияние антропогенных факторов на состояние ихтиофауны водохранилищ Ангары // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 24–25.

Купчинская Е. С., Купчинский Б. С. Становление и состояние ихтиофауны Иркутского водохранилища // Первый конгр. ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997. С. 163.

Купчинская Е. С., Купчинский Б. С., Ананьина Л. Е. Питание и рост пеляди в Братском водохранилище // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994а. С. 91–92.

Купчинская Е. С., Купчинский Б. С., Ананьина Л. Е., Купчинский А. Б. Влияние уровня режима на рыбное население Братского водохранилища // Оценка состояния водных и наземных экологических систем. Новосибирск, 1994б. С. 70–74.

Купчинский Б. С. Восточный лещ в водохранилищах реки Ангары // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. Ч. 2. С. 236–239.

Купчинский Б. С. Лещ водоемов Байкало-Ангарского бассейна. Иркутск, 1987. 143 с.

Купчинский Б. С., Купчинская Е. С. Акклиматизация рыб в водохранилищах Ангары // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. СПб., 1995. С. 13–119.

Купчинский А. Б., Купчинская Е. С. Состав ихтиофауны и морфоэкологические особенности ельца Иркутского водохранилища // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 95–97.

Купчинский Б. С., Купчинская Е. С., Тютрина Л. И. Биологические особенности пеляди в Братском водохранилище // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996б. С. 91.

Купчинский Б. С., Купчинская Е. С., Тютрина Л. И., Рыжова Л. Н. Некоторые эколого-физиологические показатели байкальского омуля в Братском водохранилище // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996а. С. 19–28.

Кухарчук С. П. Экология байкальского омуля посольской популяции в мезотрофном водоеме // Лимнология горных водоемов. Ереван, 1984. С. 123–124.

Кухарчук С. П. О потенциальной скорости роста массы рыб в естественных условиях // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 4. С. 615–621.

- Кучин Д. П. Флора и фауна Алтая. Горно-Алтайск, 2001. 263 с.
- Лавров А. И. Некоторые биологические показатели стада омуля реки Лена // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975. С. 86–89.
- Лапицкий И. И. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. Волгогр. отделения ГосНИОРХ. 1970. Т. 4. 280 с.
- Лаптев И. П. Многолетние колебания в составе и численности ихтиофауны озера Чаны // Учен. зап. Томского ун-та. 1946. № 4. С. 38–53.
- Ларионов Ю. П. Рыбы озер Тит-Ары и их использование // Тр. Якут. отделения СибНИИРХ. 1969. Вып. 3. С. 164–172.
- Лебедев В. Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна европейской части СССР. М., 1960. 402 с.
- Лебедев В. Д., Спановская В. Д., Савваитова К. А. и др. Рыбы СССР. М., 1969. 447 с.
- Лебедева О. А. Температурные адаптации эмбрионов сиговых // Природа и хозяйственное использование озер Псковской и прилегающих областей. Псков, 1971. С. 122–126.
- Лебедева О. А. Эколого-морфологические особенности развития сиговых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 28 с.
- Лебедева О. А. Температурные адаптации сиговых в период эмбрионального развития / Биологические и промысловые ресурсы Псковско-Чудского озера. Л., 1983. С. 56–78.
- Лебедева О. А. Развитие икры и личинок пеляди // Тр. ГосНИОРХ. 1985. Т. 236. С. 74–85.
- Леванидов В. Я. К вопросу о питании ленка в предгорных притоках Амура // Зоол. журн. 1951. Т. 30, вып. 1. С. 291–293.
- Ледяев О. М. К биологии основных промысловых рыб Хантайского водохранилища // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск, 1980. С. 98–107.
- Ледяев О. М. Биология щуки хантайского водохранилища // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск, 1992. С. 94–102.
- Лепешкин Д. А. Основные промысловые рыбы реки Оленек и их охрана // Природа Якутии и ее охрана. Якутск, 1966. С. 236–240.
- Литвинов А. Г. Морфо-биологическая характеристика ротана-головешки из водоемов бассейна озера Байкал и реки Амур // Биологические ресурсы и проблемы экологии Сибири. Улан-Удэ, 1990. С. 129–130.
- Лобовикова А. А. Озерный голец (палья) *Salvelinus Drjagini* из озера Маковского (Игарский район Красноярского края) // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1959а. Т. 9. С. 315–319.

Лобовикова А. А. О нахождении телецкого сига в озере Черном бассейна Среднего Енисея // *Вопр. ихтиологии.* 1959б. Вып. 13. С. 55–58.

Лобовикова А. А. Акклиматизация леща в Красноярском крае // *Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР.* М., 1968. С. 219–222.

Лобовикова А. А. К биолого-промысловой характеристике нельмы реки Енисей // *Зоологические проблемы Сибири.* Новосибирск, 1972. С. 257–258.

Лобовикова А. А. К экологии нереста восточно-сибирского сига и карской ряпушки // *Вопросы рыбного хозяйства Сибири.* Красноярск, 1975. С. 61–66.

Логашев М. В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование // *Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промыс. хозяйства.* Норильск, 1941. Вып. 11. С. 7–72.

Лугаськов А. В., Степанов Л. Н. Питание и нагульные миграции чира *Coregonus nasus* в Субарктической части бассейна Оби // *Вопр. ихтиологии.* 1988. Т. 28, вып. 2. С. 273–281.

Лугаськов А. В., Лугаськова Н. В. Состояние популяции тугуна реки Лозьва после прекращения многолетнего молевого сплава // *Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири.* Томск, 1996. С. 27–28.

Лугаськова Н. В. Эколого-физиологические особенности крови сиговых рыб в период нагула в субарктической зоне бассейна реки Обь // *Вопр. ихтиологии.* 2003. Т. 43, № 6. С. 835–841.

Лузанская Д. И. Промышленное рыболовство в озерах, реках и водохранилищах СССР в 1959–1966 гг. // *Изв. ГосНИОРХ.* 1970. Т. 70. С. 3–115.

Лукин А. А. Случайное вселение карпа *Suiprinus carpio* в субарктический водоем // *Вопр. ихтиологии.* 1999. Т. 39, вып. 3. С. 431–432.

Лукьянчиков Ф. В. Материалы по биологии и промыслу сиговых рыб бассейна реки Хатанга // *Науч. докл. высш. шк.* 1963. Вып. 2. С. 34–37.

Лукьянчиков Ф. В. Рыбы системы реки Хатанга // *Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири.* Красноярск, 1967. С. 11–93.

Лукьянчиков Ф. В. Итоги и перспективы исследования рыб и их кормовых ресурсов бассейна реки Хатанги // *Изв. Биол.-геогр. НИИ при Ирк. ун-те.* Иркутск, 1971. Т. 24. С. 127–134.

Луцик Н. К. Продолжительность этапов развития личинок ряпушки реки Яна в естественных условиях // *Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы.* Красноярск, 1975. С. 103–104.

Луцик А. И., Луцик Н. К. Заметки по экологии некоторых промысловых рыб низовьев реки Лены // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ.* 1982. Вып. 180. С. 168–177.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. 454 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.

Майстренко С. Г., Майстренко М. А. Многолетняя динамика основных биологических показателей морфоэкологических групп байкальского омуля // Сиб. экол. журн. 1998, № 5. С. 417–422.

Майстренко С. Г., Майстренко М. А. Биологическая характеристика, структурные особенности и экология посольского стада омуля // Большереченскому рыбноводному заводу – 70 лет. Улан-Удэ, 2003. С. 66–77.

Макеева А. П. Эмбриология рыб. М., 1992. 216 с.

Максименков В. В., Торанов А. М. Питание малоротой и зубастой корюшек в эстуарии реки Большой (Западная Камчатка) // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 94–96.

Максимов В. А., Савваитова К. А., Пичугин М. Ю. Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* из водоемов Норило-Пясинской водной системы // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, вып. 3. С. 445–454.

Малинин Л. К., Поддубный А. Г., Пермитин И. Е. и др. Структура популяций, питание и пространственное распределение рыб в озере Таймыр. Деп. ВИНТИ, № 1147-И88. М., 1988. 55 с.

Мальшев В. И. Биология и промысел сосьвинского тугуна // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 71–78.

Мальшев Ю. Ф. Сезонный и суточный ритм активности озерного гольяна в водоемах Западной Сибири // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск, 1975. С. 38–39.

Мальшев Ю. Ф. К экологии гольяна водоемов лесостепной зоны Западной Сибири // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. Новосибирск, 1982. С. 173–203.

Мальков В. А. К биологии сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Val. Озеро Маковское (бассейн реки Турухан) // Вопросы биологии. Томск, 1977. С. 48–51.

Мальков В. А. К биологии язя бассейна реки Вах // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск, 1981. С. 76–81.

Мамонтов А. М. Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск, 1977. 246 с.

Мамонтов А. М. О режиме инкубации икры байкальского омуля на рыбноводных заводах озера Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. 1: Продуктивность водных экосистем. С. 215–216.

Мамонтов А. М. Размножение, гибридизация и искусственное разведение байкальских сигов // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996а. С. 41–48.

Мамонтов А. М. О возможном озерном нересте байкальского черного хариуса // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996б. С. 92.

Мамонтов А. М. Об эффективности разведения сигов на Байкале // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 240–241.

Мамонтов А. М. Рыбохозяйственное значение и особенности формирования ихтиофауны Байкало-Ангарских водохранилищ // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск, 2005. С. 141–144.

Мамонтов Ю. П., Яхненко В. М. Морфо-генетическая характеристика гибридов озерно-речного сига и омуля озера Байкал // Современное состояние исследований лососевидных рыб: Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевид. рыбам. Тольятти, 1988. С. 192–193.

Мамонтов Ю. П., Литвиненко А. И., Скляров В. Я. Рыбное хозяйство внутренних водоемов России (Белая книга). Тюмень, 2003. 66 с.

Манадеева Р. Ш. К морфологии и биологии сибирской плотвы в водоемах Томской области // Тр. Томского ун-та. 1953. Т. 125. С. 107–126.

Мантейфель Б. П., Гирса И. И., Лещева Т. С., Павлов Д. С. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношение с кормовыми организмами. М., 1965. С. 3–81.

Матвеев А. Н., Книжин И. Б. Проблемы систематики хариусовых рыб бассейна озера Байкал // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 93–94.

Матвеев А. Н., Самусенок В. П. Экология размножения ленка в водоемах юга Восточной Сибири // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 105–112.

Матвеев А. Н., Пронин Н. М., Самусенок В. П. Экология тайменя водоемов бассейна озера Байкал // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 86–104.

Матвеев А. Н., Сафронов Г. П., Самусенок В. П. Экологические аспекты питания черного байкальского хариуса // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 94–95.

Матковский А. К. Экологические основы формирования запасов щуки реки Обь и методика прогнозирования ее уловов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 23 с.

Медведева А. Н. Питание золотого карася в поймах водоемов Нижнего Иртыша // Инновационные технологии в экологическом образовании, пути, формы и методы их реализации. Тобольск, 2003. С. 148–149.

Мельниченко И. П. К экологии сига-пыжьяна бассейна реки Северная Сосьва // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 97–98.

Мельниченко И. П., Богданов В. Д. Современное состояние нерестового стада тугуна реки Северная Сосьва // IX съезд гидробиол. об-ва РАН: Тез. докл. Тольятти, 2006. Т. 2. С. 29.

Мельянцева В. Г. Налим и его промысел. Петрозаводск, 1946. 129 с.

Меньшиков М. И. К биологии сибирского осетра и стерляди реки Иртыш // Учен. зап. Перм. ун-та. 1936. Т. 2, вып. 1. С. 41–64.

Меньшиков М. И. К систематике сибирской стерляди // Изв. Перм. биол. НИИ. 1937. Т. 11, вып. 3–4. С. 55–77.

Мешков М. М., Лебедева О. А. Видовая специфика темпа индивидуального развития лососевидных рыб // Эволюция темпов индивидуального развития животных. М., 1977. С. 200–217.

Мина М. В. Данные по экологии и систематике озерных гольцов рода *Salvelinus alpinus* дельты реки Лена // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2, вып. 3. С. 230–241.

Мина М. В. Морфо-экологическая характеристика ленка реки Кальджир // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л., 1977. С. 28–30.

Мина М. В. Микроэволюция рыб. М., 1986. 207 с.

Мина М. В., Алексеев С. С. К познанию фенетической структуры рода *Brachymystax*: о формах ленков в бассейне Оби // Зоол. журн. 1985, № 4. С. 549–561.

Мина М. В., Васильева Е. Д. Обнаружение симпатрических форм ленка в бассейне Лены // Бюл. МОИП. Отд-ние биол. наук. 1979. Т. 84, вып. 5. С. 24–34.

Митрофанов В. П. К систематике ленка из озера Марка-Куль // Сб. работ каф. ихтиологии и гидробиологии института зоологии АН КазССР. 1959а. Вып. 2. С. 267–275.

Митрофанов В. П. О размножении маркакульского ленка // Там же. 1959б. Вып. 2. С. 276–285.

Митрофанов В. П. Рыбы озера Марка-Куль. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1961. 18 с.

Михайлов Н. И. Горы Южной Сибири. М., 1961. 237 с.

Михайлов Н. И. Природа Сибири. Географические проблемы. М., 1976. 157 с.

Михалев Ю. В. Особенности экологии реликтовой ледовитоморской рогатки из пресноводного озера Кета (бассейн реки Пясины) // Вопросы экологии. 1962. Т. 5. С. 137–138.

Михалев Ю. В. Бычок вида *Muoxocephalus quadricornis* (L.) из озера Кета (бассейн реки Пясины) // Тр. Краснояр. отд-ния ГосНИОРХ. 1964. Т. 8. С. 171–183.

Михалев Ю. В. Озеро Хантайское как рыбохозяйственное угодие // Тез. докл. Второго совещ. молодых науч. работников ГосНИИОРХ. Л., 1966. С. 32–34.

Михалев Ю. В. К биологии и регулированию промысла проходного осетра Енисея // Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. Красноярск, 1967. С. 313–361.

Михалев Ю. В. Водный и рыбохозяйственный фонд Красноярского края и Тувинской АССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 100–111.

Михалев Ю. В., Михалева Т. В. О биологических показателях состояния популяций осетра и стерляди Енисея // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 63–72.

Михалев Ю. В., Михалева Т. В. О режиме питания осетра Енисея на нагульных площадях в зимний период // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001а. Т. 1. С. 126.

Михалев Ю. В., Михалева Т. В. О питании стерляди Енисея собственной икрой // Там же. Калининград, 2001б. Т. 1. С. 125.

Михалев Ю. В., Андриенко А. И., Богданов Н. А. и др. Состояние запасов и промысла рыб в бассейне Енисея // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 73–80.

Михеев А. В., Михалев Ю. В., Лопатин В. Н. и др. Сравнительный анализ динамики вылова рыб бассейнов рек: Енисея, Пясины, Хатанги // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 3. С. 62–63.

Михин В. С. Ледовитоморская рогатка из Обкой губы // Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промысл. хозяйства. Серия: Промысловое хозяйство. 1940. Вып. 10. С. 55.

Михин В. С. Рыбы и рыбный промысел реки Хатанга и Хатангского залива // Тр. НИИ земледелия, животноводства и промысл. хозяйства. Серия: Промысловое хозяйство. Л.; М., 1941. С. 37–41.

Михин В. С. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы // Изв. ВНИИОРХ. 1955. Т. 35. С. 5–43.

Мишарин К. И. К биологии нереста омуля в реках средней и южной части Байкала // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Вост.-Сиб. ун-те. 1937. Т. 7, вып. 3–4. С. 235–288.

Мишарин К. И. Рыбы и рыбный промысел в Иркутской области. Иркутск, 1950. 50 с.

Мишарин К. И. Биология байкальского омуля // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958. С. 130–287.

Мишарин К. И. Итоги и очередные задачи воспроизводства сиговых в бассейне Байкала // Материалы Бурят. регион. совещ. конф. по развитию производит. сил Восточной Сибири. Улан-Удэ, 1959. С. 379–387.

Мишарин К. И., Шутило Н. В. Таймень, его морфология, биология и промысел // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Ирк. ун-те. 1971. Т. 24. С. 58–105.

Могилев Л. П. О суточных вертикальных миграциях зоопланктона. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1955. 24 с.

Моисеев Р. Ю. К изучению ихтиофауны реки Басандайка // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 181–182.

Мокшин В. Г., Олифер С. А. Размерно-возрастная характеристика и плодовитость леща, акклиматизируемого в Братском водохранилище // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 180. С. 131–138.

Монастырский Г. Н. О типах нерестовых популяций у рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953. С. 295–305.

Монич И. К. Линь как объект разведения в колхозных прудах // Вопросы рыбного хозяйства Западной Сибири: Тр. Томского ун-та. 1952. Т. 119. С. 145–149.

Монич И. К. Размножение и развитие линя в Западной Сибири // Тр. Томского ун-та. 1953. Т. 125. С. 91–106.

Морузи И. В., Фефелкин С. И., Пищенко Е. В., Прусевич Н. А. О возможности воспроизводства и выращивания товарной щуки в прудах Алтайского края // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 168–169.

Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Обского бассейна. Тюмень, 1955. 252 с.

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

Москаленко Б. К. Материалы по биологии сиговых рыб Обской губы и Гыданского залива // Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование (Изв. ВНИОРХ. Т. 44). М., 1958а. С. 74–96.

Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна // Тр. Обь-Тазовского отд-ния ВНИОРХ. Тюмень, 1958б. Новая серия. Т. 1. 251 с.

Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Сибири. М., 1971. 182 с.

Мостовская В. А. Особенности полового созревания у гибридов пелядь × чир // Биол. науки. 1990. № 8. С. 123–131.

Мужиков А. В. Динамика фертильности зрелых половых продуктов байкальского омуля и обской пеляди // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 93.

Мужиков А. В. Жизнестойкость личинок селенгинской и посольской популяции байкальского омуля // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 230–231.

Мухачев И. С. Увеличение биоразнообразия фауны рыб Обского бассейна // Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах. М., 2002. С. 149.

Мухачев И. С., Кубышкин В. И. Роль экологических факторов при искусственном расширении ареала пеляди и чира // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 129–133.

Мухачев И. С., Янкова Н. В., Алешина О. А. Серебряный карась как индикатор состояния экосистемы заморного озера при антропогенном воздействии

вии // Проблемы природопользования в районах со сложной экологической ситуацией. Тюмень, 2003. С. 113–115.

Мухачева В. А. К биологии амурского чебачка (*Pseudorasbora parva* Schlegel) // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции. 1945–1949 гг. М., 1950. Т. 1. С. 365–374.

Назаркин М. В. Пресноводные рыбы из позднечетвертичных отложений побережья Восточно-Сибирского моря // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7, вып. 4. С. 609–617.

Неелов А. В. Сейсмодатированная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Muoxocephalinae, Artediellinae). Л., 1979. 208 с.

Неелов А. В. Природа Ленинградской области: Рыбы. Л., 1987. 157 с.

Нейман А. А. Рост и созревание сига в дельте Енисея // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959. С. 73–78.

Неронов Ю. В. Уникальные рыбы Бурятии: проблемы сохранения // Сохранение биологического разнообразия в Байкальском регионе: проблемы, подходы, практика. Улан-Удэ, 1996. Т. 1. С. 189–191.

Неронов Ю. В., Пронин Н. М., Соколов А. В. Рыбы и рыбное хозяйство Бурятии. Улан-Удэ, 2002. 33 с.

Несов Л. А., Казнышкин М. Н. Новые осетры мела и палеогена СССР // Современные проблемы палеоихтиологии. М., 1983. С. 68–76.

Нестеренко Н. А. Влияние некоторых факторов среды на рост пеляди в озерах юга Западной Сибири // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск, 1975. С. 43–44.

Нестеренко Н. А. Выживаемость личинок обской пеляди в воде различной минерализации // Вопр. ихтиологии. 1976а. Т. 16, вып. 3 (98). С. 526–531.

Нестеренко Н. А. К биологии пеляди из озер Новосибирской области // Лососевидные рыбы: морфология, систематика и экология: Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1976б. С. 82–83.

Нестеренко Н. А. Биологические основы выращивания пеляди в водоемах Новосибирской области // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск, 1983. С. 86–89.

Нестеренко Н. А., Кассихина Н. М. Итоги и перспективы выращивания сиговых рыб в озере Сартлан // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 260–261.

Нестеренко Н. А., Парамонов О. П., Сецко Р. И. Эффективность выращивания сиговых в крупных озерах Новосибирской области // Материалы Всерос. совещ. по проблеме: «Развитие интенсивных озерных хозяйств на базе выращивания сиговых». Л., 1976. С. 56–60.

Никитин В. М., Медведев А. В. О влиянии любительского рыболовства на состояние рыбных запасов Обского бассейна // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск, 1975. С. 45–46.

Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 3. С. 221–231.

Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953а. С. 65–76.

Никольский Г. В. Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны // Там же. М., 1953б. С. 77–90.

Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура. М., 1956. 551 с.

Никольский Г. В. О зональности продукционного процесса и биотических отношений в водоемах // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 4. С. 463–471.

Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., 1971. 471 с.

Никольский Г. В. Экология рыб. М., 1974а. 445 с.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., 1974б. 447 с.

Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М., 1980. 182 с.

Никонов Г. И. Язь Нижней Оби и Иртыша и пути увеличения его воспроизводства. Тюмень, 1957. 32 с.

Никонов Г. И. Тугун бассейна Оби // Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование (Изв. ВНИОРХ. Т. 44). М., 1958. С. 66–73.

Никонов Г. И. Пелядь озера Ендырь как объект акклиматизации // Искусственное разведение осетровых и сиговых рыб в Обь-Иртышском бассейне. Тюмень, 1963. С. 180–194.

Никонов Г. И. Щука Обь-Иртышского бассейна. Тюмень, 1965. 29 с.

Никонов Г. И. Биология муксуна бассейна Тазовской губы // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна. Свердловск, 1977а. С. 9–18.

Никонов Г. И. Биология плотвы в водоемах Тюменской области и ее промысловое значение // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна. Свердловск, 1977б. С. 19–31.

Ниязов Н. С., Самусина В. В. Результаты выращивания растительноядных рыб в озерах Тюменской области // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 245–246.

Новиков А. С. Рыбы реки Колыма. М., 1966. 134 с.

Новиков А. С., Стрелецкая Э. А. Рыбное хозяйство на озерах Колымо-Индигирской низменности // Охрана природы Якутии: Материалы V Республ. совещ. по охране природы Якутии. Иркутск, 1971. С. 152–155.

Новиков А. С., Кириллов А. Ф., Заматицкова О. Д. Рыбы озер средней части Колымо-Индигирской низменности // Рыбохозяйственное освоение озер бассейна средней Колымы. Якутск, 1972. С. 5–38.

Новоселов А. П., Решетников Ю. С. Пелядь в новых местах обитания // Биология сиговых рыб. М., 1988. С. 78–113.

Новоселов В. А. Интродукция леща в равнинные водоемы Алтайского края // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979. С. 161–164.

Новоселов В. А. Итоги интродукции леща и судака в верховья реки Обь // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л., 1986. С. 53–63.

Новоселова З. И. Плотва некоторых водоемов Алтайского края // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979. С. 166–168.

Новоселова З. И. Пелядь в озерах равнинной части Алтайского края // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск, 1981. С. 72–75.

Нооритс Т. К. Особенности репродуктивных циклов леща в различных водоемах (на примере озер Ясхан и Выртсьярв) // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М., 1985. С. 78–87.

Овенс Р., Пронин Н. М. Щука озера Байкал: возраст и рост, зависимость длины и веса // Экологически эквивалентные виды гидробионтов в Великих Озерах мира. Улан-Удэ, 1997. С. 88–90.

Олифер С. А. Современное состояние рыбных запасов в реке Ангара и перспективы их развития в будущем Усть-Илимском водохранилище // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 261–262.

Олифер С. А. Воспроизводство и охрана рыбных запасов реки Ангара и Усть-Илимского водохранилища // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975. С. 57–58.

Ольшанская О. Л. О случаях неежегодного нереста енисейской стерляди // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959. С. 64–67.

Ольшанская О. Л. Два экотипа ряпушки Норильских озер (бассейн реки Пясины) и их значение в промысле // Вопросы экологии. 1962. Т. 5. С. 153–154.

Ольшанская О. Л. Наблюдения по биологии рыб в пойме нижнего Енисея // Рыбное хозяйство Восточной Сибири: Тр. Сиб. отд-ния ГосНИОРХ. Красноярск, 1964а. Т. 8. С. 111–140.

Ольшанская О. Л. Ряпушка бассейна реки Пясины // Там же. Красноярск, 1964б. Т. 8. С. 157–160.

Ольшанская О. Л. Обзор ихтиофауны реки Пясины // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 2 (35). С. 263–277.

Ольшанская О. Л., Вершинин Н. В., Толмачев В. А. и др. Рыбохозяйственное использование Красноярского водохранилища // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири. Л., 1977. С. 97–138.

Осинов А. Г. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus*–*Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного

анализа аллозимных данных разных авторов // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41, вып. 2. С. 167–183.

Осинов А. Г. Арктический голец *Salvelinus alpinus* Забайкалья и Таймыра // Там же. 2002. Т. 42, вып. 2. С. 149–160.

Осинов А. Г., Алексеев С. С., Кириллов А. Ф. Арктический голец *Salvelinus alpinus* из озера Улахан-Силян-Кюель (бассейне реки Яна): биология, морфология, генетика, филогения // Там же. 2003. Т. 43, вып. 1. С. 58–72.

Основы палеонтологии: бесчелостные, рыбы. М., 1964. Т. 11. 467 с.

Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт: Сб. работ. М., 1985. 316 с.

Остапенко В. А. Выращивание молоди сибирского осетра на рыбоводном комплексе Новосибирской ТЭЦ-2 для воспроизводства рыбных запасов реки Обь // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 236–238.

Остроумов В. А., Кожова О. М. Влияние антропогенных факторов на рыбное население Байкала // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 32–33.

Острошабов А. А. Распространение *Percottus glenii* в Кемеровской области и перспективы проникновения его в Алтайский край // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: Материалы Междунар. науч. шк.-конф. студентов и молодых ученых. Абакан, 2004. Т. 1. С. 98–99.

Очерки истории рыбохозяйственных исследований Сибири (1908–1968). Новосибирск, 1999. 354 с.

Павлов А. Ф. Нагульные и нерестовые миграции пеляди в бассейне реки Северная Сосьва // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 133. С. 68–76.

Павлов А. Ф. О редких гибридах сиговых рыб Обского бассейна // Современное состояние и перспективы использования новых видов рыб в рыбоводстве. Л., 1979. С. 53–54.

Павлов А. Ф. Внутривидовая дифференциация и пути использования запасов некоторых сиговых рыб Обского бассейна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981а. 20 с.

Павлов А. Ф. Гибриды тугуна с пелядью и сигом // Изв. ГосНИОРХ. 1981б. Вып. 171. С. 37–50.

Павлов Д. А., Пичугин М. Ю., Савваитова К. А. К проблеме формирования жизненной стратегии у арктических гольцов рода *Salvelinus* // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, вып. 6. С. 753–762.

Павлов Д. С., Лупандин А. И., Костин В. В. Покатная миграция рыб из Усть-Хантайского водохранилища // Там же. 1994. Т. 34, № 3. С. 359–365.

Павлов Д. С., Лупандин А. И., Костин В. В. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М., 2000. 255 с.

Павлов С. Д. Разнообразие гольцов (*Salvelinus alpinus*) из водоемов Таймыра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Павлов С. Д. Симпатрические формы гольцов (род *Salvelinus*) из озера Аян (Таймырский полуостров) // *Вопр. ихтиологии*. 1997. Т. 37, вып. 4. С. 465–474.

Пак И. В. Цитогенетический подход оценки стабильности развития природных популяций сиговых рыб // *Онтогенез*. 2004. Т. 35, № 1. С. 37–40.

Пак И. В., Цой Р. М., Сергиенко Л. Л., Жигилева О. Н. Генетическая изменчивость сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна // *Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения*. Тюмень, 2000. Вып. 1. С. 56–60.

Панкин В. В. Изучение численности нерестовых стад сиговых, заходящих на нерест в Томскую область // *Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования*. Томск, 1998. С. 184–186.

Панкратов С. Ф. Акклиматизация омуля в Усть-Илимском водохранилище: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 222–223.

Парамонова-Кассихина Н. М. Питание рыб Новосибирского водохранилища // *Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища*. Новосибирск, 1976. С. 141–152.

Пармузин Ю. П. Средняя Сибирь: Очерк природы. М., 1964. 310 с.

Парфенова Н. А., Толыго В. М., Толыго Н. Я. Некоторые особенности распределения молоди осетровых рыб на излучине реки Обь в период предзаморного ската // *Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна*. Л., 1986. С. 91–95.

Пегель В. А. К вопросу о физиологии питания рыб // *Тр. Томского ун-та*. 1946. Т. 97. С. 213–216.

Пегель В. А. Физиология пищеварения рыб // *Тр. Томского ун-та*. 1950. Т. 108. 199 с.

Пегель В. А. О приспособительном механизме реакции рыбы на температурный фактор // *Биологические основы рыбного хозяйства*. Томск, 1959. С. 135–142.

Пегель В. А. Эколого-физиологические особенности пищеварения у рыб // *Экологическая физиология рыб*. М., 1973. С. 17–20.

Пегель В. А., Антипин А. С. Влияние некоторых эндогенных и экзогенных факторов на амилолитическую активность пристеночного и полостного пищеварения рыб // *Экологическая физиология рыб: Тез. докл. Всесоюз. конф. по экол. физиологии рыб*. М., 1973. С. 171–173.

Пегель В. А., Антипин А. С. Изменение амилолитической активности пищеварительного тракта у некоторых пресноводных рыб в зависимости от сезона, температуры и питания // *Вопросы биологии: Тр. НИИ биологии и биофизики при ТГУ*. Томск, 1975. С. 79–84.

Первозванский В. Я. Сибирский чукучан – новый компонент в ихтиофауне Ладожского озера // *Вопр. ихтиологии.* 1999. Т. 39, вып. 4. С. 567–568.

Перескоков А. В. Состояние ихтиофауны озера Большое Миассово // *Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. Новосибирск, 2004.* С. 166–167.

Петкевич А. Н. Биология и воспроизводство осетра в Средней и Верхней Оби в связи с гидростроительством // *Тр. Томского ун-та.* 1952. Т. 119. С. 39–64.

Петкевич А. Н. К морфологии сибирского осетра // *Тр. Бараб. отд-ния ВНИОРХ.* 1953. Т. 6, вып. 2. С. 3–16.

Петкевич А. Н. К морфологии сибирского осетра // *Там же.* 1958. Т. 6, вып. 2. С. 3–16.

Петкевич А. Н. Формирование ихтиофауны в Новосибирском водохранилище в первые два года его существования // *Материалы по изучению природы Новосибирского водохранилища.* Новосибирск, 1961. С. 81–89.

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

Петкевич А. Н., Никонов Г. И. Караси Сибири. Состояние запасов и рациональное их использование. Свердловск, 1974. 56 с.

Петкевич А. Н., Баймаков В. Н., Баймакова А. Я. Осетр Средней и Верхней Оби // *Тр. Бараб. отд-ния ВНИОРХ.* 1950. Т. 4. С. 3–54.

Петкевич А. Н., Полымский В. Н., Тюльпанов М. А. и др. Состояние запасов и воспроизводство промысловых рыб в водоемах Урала и Сибири // *Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования.* Томск, 1973. С. 9–11.

Петлина А. П. Биология ерша Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1967а. 21 с.

Петлина (Писанко) А. П. Питание ерша в некоторых водоемах Западной Сибири // *Проблемы экологии.* Томск, 1967б. Т. 1. С. 175–183.

Петлина А. П. К морфологии ерша Западной Сибири // *Тр. НИИ биологии и биофизики при Томском ун-те.* 1970. Т. 1. С. 90–109.

Петлина А. П., Романов В. И. Изучение молоди пресноводных рыб Сибири: Учеб. пособие. Томск, 2004. 203 с.

Петлина А. П., Рябова Т. С. К экологии ротана водоемов окрестностей Томска // *Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. Новосибирск, 2004.* С. 303–304.

Петрова Н. А. Питание нельмы в Нижней и Средней Оби // *Методы оценки запасов и прогнозирования уловов рыбы в водоемах Западной Сибири: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1988.* Вып. 284. С. 64–73.

Пинский Ф. Я. Питание колюшки (*Pungitius pungitius* L.) и ее пищевые взаимоотношения с молодькой лосося (*Salmo salar* L.) в прудах рыбного завода «Томе» ЛатССР // *Изв. ГосНИОРХ.* 1967. Т. 63. С. 202–205.

Пирожников П. Л. Зоопланктон реки Енисей и Енисейской губы и его роль в питании рыб. Л., 1937. 62 с.

Пирожников П. Л. Некоторые итоги ихтиологических исследований в Якутии // Сб. статей по рыбному хозяйству Сибири. Новосибирск, 1948. С. 5–18.

Пирожников П. Л. Полупроходные рыбы и речной сток // Изв. ТИНРО. 1949. Т. 29. С. 79–98.

Пирожников П. Л. О питании сиговых в приустьевых районах // Зоол. журн. 1950. Т. 29, вып. 2. С. 140–147.

Пирожников П. Л. Некоторые данные по биологии муксуна // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1953. Т. 5. С. 339–348.

Пирожников П. Л. Материалы по биологии промысловых рыб Лены // Изв. ВНИОРХ. 1955а. Т. 25. С. 61–127.

Пирожников П. Л. Питание и пищевые отношения рыб в эстуарных районах моря Лаптевых // Вопр. ихтиологии. 1955б. Вып. 3. С. 140–185.

Пирожников П. Л. Фаунистические комплексы и экологическая классификация рыб низовья реки Лена // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959. С. 91–100.

Пирожников П. Л. О распределении и численности сиговых в реках и эстуарных районах Сибири // Изв. ВНИОРХ (Вопросы ихтиологии и гидробиологии внутр. водоемов). Л., 1967. Т. 62. С. 6–15.

Пирожников П. Л. О формообразовании у сиговых (*Coregonidae*, *Pisces*) в связи с особенностями их расселения // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973. Т. 3. С. 132–142.

Пирожников П. Л. О морфобиологической и экологической дифференциации сиговых // Лососевидные рыбы: морфология, систематика и экология: Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1976. С. 85–86.

Пирожников П. Л. Особенности расселения сиговых в реках Сибири и их происхождение // Биология сиговых рыб. М., 1988. С. 28–30.

Пирожников П. Л., Дрягин П. А., Покровский В. В. О таксономическом ранге филогении сиговых // Биологическое обоснование воспроизводства сиговых и их значение в повышении рыбопродуктивности водоемов. Л., 1975. С. 5–16.

Писанко А. П. К экологии ерша Обь-Иртышского бассейна // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Балхаш, 1966а. С. 223–225.

Писанко А. П. О размножении ерша в Западной Сибири // Вопросы экологии. Томск, 1966б. С. 125–126.

Писанко А. П. Рост ерша в водоемах Западной Сибири // Учен. зап. Томского ун-та. Томск, 1967. Вып. 53. С. 121–132.

Пичугин М. Ю., Савваитова К. А., Максимов С. В., Груздева М. А. К анализу современного фенетического разнообразия сига-пыжьяна *Core-*

gonus lavaretus pidschian (Gmelin) из озера Лама (Норило-Пясинские озера) // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, вып. 5. С. 597–608.

Подлесный А. В. Осетр реки Енисей // Там же. 1955. Вып. 4. С. 21–40.

Подлесный А. В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование (Изв. ВНИОРХ. Т. 44). М., 1958. С. 97–178.

Подлесный А. В. Численность осетровых, лососевых и сиговых рыб Енисея и способы ее увеличения // Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М., 1963. С. 155–176.

Подлесный А. В. Принципиальное отличие проходных костистых рыб от непроходных // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8, вып. 2. С. 211–215.

Подлесный А. В., Лобовикова А. А. Рыбы Таймырского озера // Вопросы географии Сибири. Томск, 1951. Сб. 2. С. 269–292.

Подлесный А. В., Сесягин С. М. Енисейская ряпушка *Coregonus sardinella* Val. // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6, вып. 1. С. 114–1122.

Подлесный А. В., Сесягин С. М. Енисейская пелядь *Coregonus peled* (Gmel.): (Промыслово-биологическая характеристика) // Там же. 1968. Т. 8, вып. 6. С. 1094–1096.

Полторыхина А. Н. К изучению сибирской миноги // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 212–213.

Полторыхина А. Н. Особенности биотопического распределения сибирской миноги в водоемах Верхнего Иртыша // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, 1973. С. 106–107.

Полторыхина А. Н. Морфологические особенности и изменчивость сибирской миноги водоемов Верхнего Иртыша // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 2 (85). С. 218–230.

Полторыхина А. Н. К вопросу о систематическом положении, распространении и происхождении сибирской речной миноги // Изв. СО АН СССР. Серия: Биол. науки. 1979. Вып. 1–3. С. 69–72.

Полторыхина А. Н. Экология сибирской миноги Верхнего Иртыша // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск, 1983. С. 169–171.

Полукеев А. А. Биология карася серебряного в водоемах Ханты-Мансийского округа // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна. Свердловск, 1977. С. 69–75.

Польмский В. Н. Биолого-промысловая характеристика ихтиофауны и рыбопродуктивности озер Гыданского полуострова // Проблемы рыбного хозяйства Сибири. Тюмень, 1971а. С. 205–241.

Польмский В. Н. К вопросу экологии и продуктивности озерных популяций пеляди в Западной Сибири // Биологические основы рыбохозяйственного использования озерных систем Сибири и Урала. Тюмень, 1971б. С. 69–89.

Полымский В. Н., Крохалевский В. Р. Состояние запасов и перспективы использования рыбных ресурсов водоемов Западной Сибири // Ресурсы животного мира Сибири. Новосибирск, 1990. С. 3–8.

Поляков О. А. Биологическая характеристика байкальского омуля в Братском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 2. С. 416–423.

Поляков А. Д., Бузмаков Г. Т. Пелядь в озере Большой Берчикуль // Фундаментальные исследования. 2005. № 2. С. 83–84.

Пономарев В. И. Межсезонные изменения уровня активности пищеварительных ферментов у рыб северных широт // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, вып. 3. С. 401–406.

Пономаренко В. П. Из истории промысла лососевых рыб на Новой Земле и в Карском море // Рыб. хозяйство. 1994. № 2. С. 43–45.

Попков В. К. Особенности полового созревания пеляди, интродуцированной в озерах Алтайско-Саянского нагорья // Вопросы зоологии Сибири. Томск, 1979. С. 70–73.

Попков В. К. Биологическая характеристика местных поколений пеляди, интродуцированной в озере Чагытай (Тувинская АССР) // Новые данные о природе Сибири. Томск, 1980а. С. 13–17.

Попков В. К. К экологии пеляди, интродуцированной в озере Чагытай (Тувинская АССР) // Вопросы биологии. Томск, 1980б. С. 23–27.

Попков В. К. Изменение экологических показателей пеляди в процессе акклиматизации в горных озерах // Биология сиговых рыб. М., 1988. С. 145–152.

Попков В. К. Результаты и последствия акклиматизации рыб в водоемах Алтайско-Саянского нагорья // Проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2005а. С. 196–201.

Попков В. К. Результаты и экологические последствия акклиматизации рыб в водоемах Алтая и Тувы // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов. Кызыл, 2005б. С. 240–243.

Попков В. К., Попкова Л. А., Карманова О. Г., Пузикова Л. Н. Экологическое состояние высокогорного озера Хиндиктик-Холь (Тува) // Там же. Кызыл, 2005. С. 248–251.

Попов В. А. Состав ихтиофауны реки Нижняя Тунгуска на участке будущего водохранилища // Материалы Регион. науч.-практич. конф. «Молодые ученые и специалисты в развитии производительных сил Томской области». Томск, 1980а. С. 44–45.

Попов В. А. Прогноз формирования биологического режима Курейского водохранилища по аналогии с Хантайским водохранилищем // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск, 1980б. С. 112–119.

Попов В. А. Биологический режим реки Курейка до зарегулирования ее стока // Новые данные о природе Сибири. Томск, 1980в. С. 25–27.

Попов В. А. К изучению биологии рыб реки Нижняя Тунгуска // Вопросы географии Сибири. Томск, 1983. Вып. 14. С. 89–97.

Попов В. А. Биология сига-валька в бассейне Енисея // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 127–128.

Попов В. А., Попов П. А. Морфо-экологическая характеристика сибирского ельца правобережных притоков Нижнего Енисея // Изв. СО АН СССР. Серия: Биол. науки. 1990. Вып. 3. С. 89–94.

Попов П. А. Темп роста и время наступления половой зрелости у промысловых сиговых рыб реки Танама (Гыданский полуостров) // II Всесоюз. конф. молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. М., 1975а. С. 76–78.

Попов П. А. Сиговые реки Танама и рациональное использование их запасов // Пути повышения продуктивности животных и растений. Рига, 1975б. С. 16–17.

Попов П. А. Морфо-экологическая характеристика сибирского ельца бассейна реки Танама // Вопр. ихтиологии. 1975в. Т. 15, вып. 6 (95). С. 1 011–1 016.

Попов П. А. О росте и времени наступления половой зрелости у чира и сига-пыжьяна реки Танама // Там же. 1976а. Т. 16, вып. 3 (98). С. 461–466.

Попов П. А. Питание и пищевые взаимоотношения чира и сига-пыжьяна реки Танама // Материалы XV науч. конф. по вопросам рыбного хозяйства Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1976б. С. 340–342.

Попов П. А. Морфо-экологическая и промысловая характеристика рыб бассейна Танама как типичной реки Субарктики Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978а. 16 с.

Попов П. А. Морфологическая характеристика чира реки Танама // Вопросы биологии. Томск, 1978б. С. 53–59.

Попов П. А. Результаты рыбохозяйственного изучения борových озер в правобережье верховьев Оби // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979. С. 170–173.

Попов П. А. Адаптации рыб к условиям обитания в субарктических водоемах Западной Сибири // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин, 1984. 141–145.

Попов П. А. Анализ ихтиофауны левобережных притоков Нижнего Енисея // Изв. СО АН СССР. Серия: Биол. науки. 1986. № 1. С. 62–66.

Попов П. А. Морфо-экологическая характеристика щуки реки Танама (Гыданский полуостров) // Фауна, экология и зоогеография позвоночных и членистоногих. Новосибирск, 1989а. С. 125–134.

Попов П. А. Влияние антропогенного фактора на водные экосистемы правобережных притоков Нижнего Енисея // Экология и практика. Томск, 1989б. С. 102–104.

Попов П. А. Рыбы и рыбные ресурсы правобережных притоков Нижнего Енисея // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990а. С. 66–69.

Попов П. А. Экология и состояние запасов сибирского хариуса в водоемах нижнего течения Подкаменной Тунгуски // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990б. С. 74–77.

Попов П. А. Морфо-экологическая характеристика сибирского хариуса Горного Алтая // Сиб. экол. журн. 1997. № 2. С. 179–184.

Попов П. А. Гидробиоценозы Горного Алтая // Горы и человек: антропогенная трансформация горных геосистем. Барнаул, 2000. С. 91–93.

Попов П. А. Рыбы Сибири: круглоротые – корюшковые: Учеб. пособие. Новосибирск: НГУ, 2001. 173 с.

Попов П. А. Рыбы Горного Алтая – состояние численности, стратегия охраны // Изучение и охрана природы Алтае-Саянской горной страны. Барнаул, 2002а. С. 115–116.

Попов П. А. Оценка экологического состояния водоемов методами ихтиоиндикации. Новосибирск, 2002б. 267 с.

Попов П. А. Рыбы Сибири: шуковые – керчаковые: Учеб. пособие. Новосибирск: НГУ, 2005а. Ч. 2. 193 с.

Попов П. А. К прогнозной оценке влияния Алтайской ГЭС на рыб реки Катунь // Материалы Всерос. науч.-практ. конф. «Научные основы экологического мониторинга водохранилищ». Хабаровск, 2005б. Вып. 2. С. 150–153.

Попов П. А., Попов Вл. А. Биоценотическая характеристика Мультиинских озер (Горный Алтай) // Сиб. экол. журн. 1997. № 2. С. 185–190.

Попов П. А., Попова Н. А. Естественные агглютинины у рыб Хантайской гидросистемы // Природа Хантайской гидросистемы. Томск, 1988. С. 31–42.

Попов П. А., Попова Н. А. Уровень естественных антител некоторых видов рыб Сибири в зависимости от температуры воды / Деп. ВИНТИ, № 975-В91. Новосибирск, 1991. 11 с.

Попов П. А., Попова Н. А. К характеристике компонента рыб // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 2. С. 282–283.

Попов П. А., Трифонова О. В. Влияние загрязнения реки Томь на состояние ее ихтиофауны // Обской вестн. 2002. № 1–2. С. 23–33.

Попов П. А., Визер А. М., Упадъшев Е. Э. Рыбы Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2000. № 2. С. 177–186.

Попов П. А., Воскобойников В. А., Щенев В. А. Рыбы озера Чаны // Там же. 2005. № 2. С. 279–293

Попов П. А., Гундризер В. А., Залозный Н. А. Гидробионты реки Танама и их роль в питании рыб // Вопросы биологии. Томск, 1977. С. 14–19.

Попов П. А., Попов В. А., Попов Вл. А. Морфо-экологическая характеристика сибирского хариуса правобережных притоков Нижнего Енисея / Деп. ВИНТИ 8.06.90, № 3271-В90. Новосибирск, 1990. 28 с.

Попов П. А., Попов В. А., Попов Вл. А. О рыбах реки Чара // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 188–189.

Попов П. А., Ермолаева Н. И., Киприянова Л. М., Митрофанова Е. Ю. Состояние гидробиоценозов высокогорий Алтая // Сиб. экол. журн. 2003. № 2. С. 181–192.

Попов П. А., Визер А. М., Упадышев Е. Э. и др. О содержании тяжелых металлов в мышечной ткани промысловых видов рыб Новосибирского водохранилища и реки Обь на приплотинном участке Новосибирской ГЭС // Там же. 1995. № 6. С. 522–525.

Попова Н. А., Попов П. А. К характеристике иммунного статуса рыб Новосибирского водохранилища // Там же. 2000. № 2. С. 187–194.

Попова Н. А., Черепанов А. В., Попов П. А. и др. Характеристика гематологических показателей и иммунного статуса окуня и щуки Телецкого озера // Там же. 1997. № 2. С. 191–197.

Попова О. А. Экология щуки и окуня в дельте Волги // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М., 1965. С. 91–172.

Попова О. А. Биологические показатели щуки и окуня в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью // Закономерности роста и созревания рыб. М., 1971. С. 102–152.

Попова О. А. Питание и пищевые взаимоотношения судака, окуня и ерша в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979. С. 93–112.

Попова О. А. Питание хищных рыб Сязозера после вселения корюшки // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., 1982. С. 106–160.

Попова О. А., Андреев В. Л., Макарова Н. П., Решетников Ю. С. Изменчивость морфологических показателей речного окуня в пределах ареала // Биология речного окуня. М., 1993. С. 4–55.

Порядин А. Ф. Состояние бассейнов великих рек России // Экология и жизнь. 2000. № 2 (14). С. 50–53.

Потапова О. И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л., 1978. 132 с.

Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л., 1954. 324 с.

Прибыльский Ю. П., Федорченко В. И. Рыбное хозяйство Сибири в годы Великой Отечественной войны. Красноярск, 1988. 160 с.

Привольнев Т. И. К вопросу о происхождении лососевых и сиговых рыб в свете физиологических данных // Вопросы ихтиологии и гидробиологии внутренних водоемов (Изв. ГосНИОРХ. Т. 62). Л., 1967. С. 31–38.

Примаиченко А. Д., Шевелева Н. Г., Покатилова Т. Н. и др. Продукционно-гидробиологические исследования Енисея. Новосибирск, 1993. 197 с.

Пробатов А. Н. О миграциях и размножении омуля в бассейне Карского моря // Учен. зап. Томского ун-та. 1950. Т. 15. С. 141–154.

Промоторова Е. Ю. Особенности миграции восточного леща в зависимости от возраста и условий обитания в разных экотопах бассейна Нижнего Иртыша // Инновационные технологии в экологическом образовании, пути, формы и методы их реализации. Тобольск, 2003. С. 143–144.

Пронин Н. М. О биологии даватчана и восточно-сибирского сига Куандо-Черского водораздела // Учен. зап. Ирк. пед. ин-та. 1967. Вып. 24, ч. 1. С. 59–68.

Пронин Н. М., Болонев Е. М. Расселение ротана в водоемах и водотоках Байкальского региона и анализ факторов, ограничивающих его численность в озере Байкал // Чужеродные виды в Голарктике. Борок, 2005. С. 165–166.

Пронин Н. М., Болонев Е. М., Дугаров Ж. Н. Распространение амурского вселенца ротана-головешки в водоемах северной Евразии и ситуация с экспансией его в экосистему озера Байкал // Использование и охрана природных ресурсов в России. 2005. № 2. С. 80–84.

Пронин Н. М., Селгби Д. Х., Литвинов А. Г., Пронина С. В. Сравнительная экология и паразитофауна экзотических вселенцев в Великие озера мира: ротана-головешки в озеро Байкал и ерша в озеро Верхнее // Сиб. экол. журн. 1998. № 5. С. 397–406.

Пронин Н. М., Матвеев А. Н., Самусенок В. П. и др. Состояние популяций тайменя в Байкальском регионе и возможности реабилитации исчезающего вида // Сохранение биологического разнообразия в Байкальском регионе: проблемы, подходы, практика. Улан-Удэ, 1996. Т. 1. С. 205–207.

Просекина А. А. Экология и паразитофауна линя // Вместе сохраним Байкал: Материалы I Регион. молодеж. семинара «Байкал и мы: от понимания к сотрудничеству». Чита, 2002. С. 97–98.

Прусевич Л. С. Питание и пищевые взаимоотношения рыб озера Сартлан // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 64–66.

Прусевич Л. С. Влияние интродукции рыб на экосистему озера Сартлан // IX съезд гидробиол. об-ва РАН. Тольятти, 2006. С. 104.

Прусевич Л. С., Егоров Е. В., Злоказов В. Н., Рудов В. А. Использование особенностей экологии озера Сартлан для создания высокопродуктивного озерного хозяйства // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 64–66.

Прусевич Н. А. Рыбы бассейна реки Кета: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1971. 16 с.

Прусевич Н. А., Дубинин Н. А. Проблема поддержания запасов осетра и нельмы в бассейне Оби // Проблемы стабилизации и развития сельскохозяйственного производства Сибири, Монголии и Казахстана в XXI веке. Новосибирск, 1999. Ч. 2. С. 99–100.

Пушкина Р. Г. Пути рационального использования и охрана рыбных ресурсов Братского водохранилища // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975. С. 59–61.

Раб П. Кариотип европейского налима *Lota lota* (L.) (Gadidae) // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 1. С. 161–164.

Разнообразие рыб Таймыра / Под ред. Д. С. Павлова, К. А. Савваитовой. М., 1999. 207 с.

Решетников Ю. С. Изменчивость и многообразие форм сигов в связи с особенностями их обитания в водоемах Севера // Докл. АН СССР. 1963. Т. 152, № 6. С. 1 465–1 466.

Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М., 1966. С. 93–155.

Решетников Ю. С. О периодичности размножения у сигов // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7, вып. 6. С. 1 019–1 031.

Решетников Ю. С. О связи сиговых рыб Сибири и Северной Америки // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979а. С. 48–73.

Решетников Ю. С. Омуль реки Пенжина // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток, 1979б. С. 99–105.

Решетников Ю. С. Сиговые рыбы в северных экосистемах // Вопр. ихтиологии. 1979в. Т. 19, вып. 3. С. 419–433.

Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980. 301 с.

Решетников Ю. С. Адаптивные особенности водных организмов высоких широт на примере рыб // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин, 1984. С. 160–165.

Решетников Ю. С. Современный статус сиговых рыб и перспективы использования их запасов // Биология сиговых рыб. М., 1988. С. 5–17.

Решетников Ю. С. Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, вып. 2. С. 156–174.

Решетников Ю. С. Состояние биоразнообразия и функционирование водных экосистем // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М., 2000. С. 264–270.

Решетников Ю. С., Шакирова Ф. М. Зоогеографический анализ ихтиофауны Средней Азии по спискам пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, вып. 1. С. 37–45.

Решетников Ю. С., Богуцкая Н. Г., Васильева Е. Д. и др. Список рыбообразных и рыб пресных вод России // Там же. 1997. Т. 37, вып. 6. С. 723–771.

Решетников Ю. С., Мухачев И. С., Болотова Н. Л. и др. Пелядь *Coregonus peled*. М., 1989. 302 с.

Решетников Ю. С., Слугин И. В., Штундюк Ю. В. и др. Систематика и экология лососевидных рыб рек Амгуэма, Анадырь и Пенжина // Экология и систематика лососевидных рыб. Л., 1976. С. 82–87.

Ризванова Р. Г. Омуль реки Индигирка как объект рыбоводства // Современное состояние и перспективы использования новых видов рыб в рыбоводстве. Л., 1979. С. 45–47.

Рогожин В. В. Реликтовая фауна Норильских озер и ее палеогеографическое значение // Природная обстановка и фауны прошлого. Киев, 1967. С. 77–83.

Рогозин А. А. Динамика берегов Селенгинского побережья // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С. 43–54.

Рожкова Н. А., Кравцова Л. С., Бондаренко Н. А., Шевелева Н. Г. и др. Биоразнообразие высокогорных озер северного Забайкалья // Материалы Междунар. конф. «Озера холодных регионов». Якутск, 2000. Ч. 2. С. 152–163.

Романов В. И. Ихтиофауна Хантайской гидросистемы и условия ее формирования // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск, 1980а. С. 76–97.

Романов В. И. Сиговые рыбы Хантайского озера и перспективы их рыбохозяйственного использования // Материалы Регион. науч.-практ. конф. «Молодые ученые и специалисты в развитии производительных сил Томской области». Томск, 1980б. С. 45–46.

Романов В. И. К биологии сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период формирования его ихтиофауны // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск, 1981. С. 58–65.

Романов В. И. Экологическая структура гольцов (род *Salvelinus*) Хантайского озера // Вопросы географии Сибири. Томск, 1983а. Вып. 14. С. 73–88.

Романов В. И. Экология естественных гибридов сиговых рыб в условиях формирующейся ихтиофауны Хантайского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск, 1983б. С. 108–112.

Романов В. И. К вопросу об экологической структуре валька в пределах азиатской части ареала // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1984. Ч. 2. С. 205–206.

Романов В. И. Морфо-экологические особенности сиговых рыб Хантайских озер и Хантайского водохранилища в процессе его формирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1985. 18 с.

Романов В. И. Ихтиофауна Хантайской гидросистемы // Природа Хантайской гидросистемы. Томск, 1988а. С. 199–236.

Романов В. И. Уровни морфо-экологической дивергенции лососевидных рыб некоторых крупных озер Таймырского полуострова // Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевид. рыбам. Тольятти, 1988б. С. 265–266.

Романов В. И. К вопросу о популяционной структуре гольцов (род *Salvelinus*) озер Кета // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 97.

Романов В. И. К биологии ряпушек бассейна реки Хатанга // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 145–147.

Романов В. И. К вопросу о популяционной структуре муксуна (*Coregonus muksun*) водоемов Таймыра // Вестн. ТГПУ. Серия: Естеств. и точ. науки. 1999. Вып. 7 (16). С. 38–43.

Романов В. И. Ихтиофауна озер Лукунского участка таймырского государственного заповедника // Озера холодных регионов. Якутск, 2000а. Ч. 5. С. 148–160.

Романов В. И. Морфо-экологическая характеристика ряпушки из озера Томмот (бассейн реки Хатанга) и некоторые дискуссионные вопросы систематики евразийских ряпушек // Сиб. экол. журн. 2000б. № 3. С. 293–303.

Романов В. И. К вопросу о популяционной структуре и статусе западносибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas) // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 1. С. 133.

Романов В. И. К проблеме видового разнообразия гольцов (род *Salvelinus*) водоемов Таймырского полуострова // Эволюц. биология: Материалы II Международ. конф. «Проблема вида и видообразование». Томск, 2002а. Т. 2. С. 384.

Романов В. И. О разнообразии форм симпатричных гольцов и хариусов (*Salmonidae*) озера Хантайское // Там же. Томск, 2002б. Т. 2. С. 385–386.

Романов В. И. Морфо-генетические особенности некоторых подвидов сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas) в зонах их симпатрии // Там же. Томск, 2002в. Т. 2. С. 268–288.

Романов В. И. Ихтиофауна плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М., 2004а. С. 29–89.

Романов В. И. Некоторые особенности изменчивости морфологических признаков у западносибирского хариуса *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas) // Вестн. Томского ун-та: Материалы Междунар., Всерос. и Регион. науч. конф., симп., шк., проводимых в ТГУ. Томск, 2004б. № 10. С. 107–111.

Романов В. И. О статусе западносибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas) // Сиб. зоол. конф. Новосибирск, 2004в. С. 178.

Романов В. И. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем Южного Таймыра: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2005. 42 с.

Романов В. И., Карманова О. Г. Экология массовых видов сиговых рыб в условиях разнотипных водоемов бассейна реки Хантайка // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 160–162.

Романов В. И., Карманова О. Г. Изменение основных биологических показателей рыб Хантайского водохранилища в процессе его формирования // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 3. С. 73–74.

Романов В. И., Карманова О. Г. Особенности формирования ихтиофауны заполярного Хантайского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2004. № 4. С. 513–520.

Романов В. И., Карманова О. Г. Экология сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период стабилизации его уровня // Проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2005. С. 212–222.

Романов В. И., Рябова Т. С. К биологии некоторых сиговых рыб Пясинского залива // Вестн. Томского ун-та: Материалы науч. конф., симп., шк., проводимых в ТГУ. Приложение. 2003. № 8. С. 184–189.

Романов В. И., Карманова О. Г., Латышкова Н. Э. Экология сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период его стабилизации // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 98–100.

Романов В. И., Карманова О. Г., Вежнин Д. В. и др. Динамика численности и изменение некоторых биологических показателей основных промысловых рыб Хантайского водохранилища (1977–1999 гг.) // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы. Томск, 2000. Т. 1. С. 16–171.

Романов Н. С., Ковалев М. Ю. Морфологическая изменчивость серебряного карася из некоторых водоемов Дальнего Востока // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток, 2003. Вып. 2. С. 407–416.

Романов Н. С., Ковалев М. Ю. Флуктуирующая асимметрия серебряного карася из некоторых водоемов Дальнего Востока // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, вып. 1. С. 109–117.

Романов Н. С., Тюльпанов М. А. Ихтиофауна озер полуострова Таймыр // География озер Таймыра. Л., 1985. С. 139–181.

Романова И. М. Влияние термальных вод Назаровской ГРЭС на питание плотвы и ельца реки Чулым // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 272–273.

Романова И. М., Романов Н. С. Питание сигов системы озера Таймыр // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975. С. 75–77.

Романова И. М., Романов Н. С. Питание озерного сига бассейна озера Таймыр // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 6. С. 978–982.

Ростовцев А. А. Автоматический электроподогрев воды при инкубации радужной форели // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск, 1983. С. 136–138.

Рубан Г. И. Сибирский осетр. Структура вида и экология. М., 1999. 235 с.

Рубан Г. И., Акимова Н. В. Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baeri* реки Индигирки // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 4. С. 596–605.

Рубан Г. И., Акимова Н. В. Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baeri* реки Колыма // Там же. 1993. Т. 33, вып. 1. С. 84–92.

Русский М. Д. Рыбы реки Томь // Изв. Ин-та исследований Сибири. Томск, 1920. С. 29–40.

Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М., 1961. 262 с.

Рутилевский Г. Л. Животный мир // Советская Арктика (моря и острова Северного Ледовитого океана). М., 1970. С. 274–314.

Рыбное хозяйство Восточной Сибири. Красноярск, 1964. 307 с.

Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958. 745 с.

Рыбы Казахстана. Миноговые, осетровые, сельдевые, лососевые, щуковые. Алма-Ата, 1986. Т. 1. 273 с.

Рыбы Казахстана. Карповые. Алма-Ата, 1987. Т. 2. 200 с.

Рыбы Казахстана. Вьюновые, сомовые, атериновые, тресковые, колюшковые, игловые, окуневые, бычковые, керчаковые. Алма-Ата, 1989. Т. 4. 212 с.

Рыбы Монгольской Народной Республики. М., 1983. 276 с.

Рыбы Подмосковья. М., 1988. 141 с.

Рыжова Л. Н., Тютрина Л. И., Тугарина П. Я. Характеристика репродуктивного цикла сиговых рыб озера Байкал // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 121–123.

Савваитова К. А. О симпатрических морфо-экологических группировках у гольцов рода *Salvelinus* (*Salmoniformes*, *Salmonidae*) // Зоол. журн. 1976. Т. 55, № 11. С. 1 677–1 688.

Савваитова К. А. Применение концепции биологического вида к оценке систематического положения гольцов рода *Salvelinus*, *Salmonidae* // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 6. С. 883–893.

Савваитова К. А. К проблеме симпатрического формо- и видообразования у рыб // Биол. науки. 1985. № 11. С. 18–31.

Савваитова К. А. Арктические гольцы. М., 1989. 223 с.

Савваитова К. А. К проблеме симпатрических форм у гольцов рода *Salvelinus* (*Salmonidae*) из водоемов Восточной Сибири // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток, 1991. С. 5–20.

Савваитова К. А., Максимов В. А. Формообразование у гольцов рода *Salvelinus* из озер дельты Лены // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 12. С. 1 820–1 831.

Савваитова, К. А. Максимов В. А. О симпатрических формах гольцов рода *Salvelinus* (*Salmonidae*) из Пегтымельских озер Чукотки // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток, 1991. С. 37–56.

Савваитова К. А., Смольянов И. И. Голец Хантайского озера // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7, вып. 2 (43). С. 394–397.

Савваитова К. А., Максимов В. А., Кобылянский С. Г. Ихтиофауна озер Каундо-Чарского водораздела (Северное Забайкалье) // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М., 1981а. С. 103–118.

Савваитова К. А., Максимов В. А., Мережин В. К. Гольцы рода *Salvelinus* Каундо-Чарских горных озер Забайкалья // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М., 1981б. С. 119–166.

Савваитова К. А., Максимов В. А., Медведев Е. Д. Даватчан *Salvelinus alpinus erythrinus* (Georgi) // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 2. С. 203–219.

Савваитова К. А., Максимов В. А., Нестеров В. Д. К систематике и экологии гольцов рода *Salvelinus* водоемов полуострова Таймыр // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 2 (21). С. 195–210.

Савваитова К. А., Груздева М. А., Максимов С. В. и др. К вопросу о популяционной структуре валька *Prosopium cylindraceum* в водоемах Таймыра // Там же. 1996. Т. 36, № 2. С. 195–205.

Савваитова К. А., Пичугин М. Ю., Максимов В. А. и др. Изменение состава ихтиофауны водоемов Норило-Пясинской водной системы в условиях интенсивного антропогенного воздействия // Там же. 1994. Т. 34, № 4. С. 566–569.

Салазкин А. А. О питании нельмы и сиговых рыб в полях Нижней Оби и Иртыша // Изв. ГосНИОРХ. 1969. Т. 65. С. 121–140.

Сальдау М. П. Питание рыб Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИИОРХ. Л., 1949. Т. 28. С. 175–225.

Самусенок В. П. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* высокогорных водоемов Северного Забайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2000. 19 с.

Сатюков С. Н. Акклиматизация сазана в водоемах Алтайского края // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979. С. 174–178.

Сатюков С. Н. К биологии сазана Бурлинских озер // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск, 1981. С. 82–96.

Сатюков С. Н. Биологические особенности акклиматизации сазана в водоемах Алтайского края // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 171–172.

Сатюков С. Н. Биологические особенности акклиматизации сазана в водоемах Алтайского края // Проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2005. С. 228–235.

Сафронов С. Н., Никифоров С. Н. Список рыбообразных и рыб пресных и солоноватых вод Сахалина // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43, вып. 1. С. 42–53.

Световидов А. Н. Европейско-азиатские хариусы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 3. С. 186–301.

Световидов А. Н. Фауна СССР. Рыбы: Трескообразные. М.; Л., 1948. Т. 9, вып. 4. 221 с.

Световидов А. Н. Ревизия рода алтайских османов // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 2. С. 245–261.

Селезнева М. В., Трифонова О. В. Влияние режима эксплуатации Новосибирского водохранилища на состояние рыбных запасов // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск, 2005. С. 147–150.

Селезнева М. В., Визер А. М., Мазченко Э. Ю., Трифонова О. В. Уровненный режим как экологическое ограничение рыбопродукционного процесса в Новосибирском водохранилище // Сиб. зоол. конф. Новосибирск, 2004. С. 186.

Селюков А. Г. Репродуктивная система сиговых рыб как индикатор состояния экосистемы Оби. 2. Половые циклы муксуна // Вопр. ихтиологии. 2002а. Т. 42, вып. 2. С. 225–235.

Селюков А. Г. Репродуктивная система сиговых рыб как индикатор состояния экосистемы Оби. 1: Половые циклы пеляди // Там же. Вопр. ихтиологии. 2002б. Т. 42, вып. 1. С. 85–92.

Селюков А. Г., Мостовой О. В. Особенности овариальных циклов обского муксуна – показатель состояния нерестового стада // Тез. V Всерос. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 127–130.

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

Сецко Р. И. Осетр Верхней Оби в условиях зарегулированного стока реки // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969. С. 176–180.

Сецко Р. И. Осетровые рыбы и нельма Новосибирского водохранилища // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976а. С. 126–133.

Сецко Р. И. Рыбное хозяйство Новосибирского водохранилища и перспективы его развития // Там же. Новосибирск, 1976б. С. 153–165.

Сецко Р. И., Ростовцев А. А. Основные итоги деятельности Новосибирского отделения СибрыбНИИпроект за 50 лет (1947–1997 гг.) // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 3–41.

Сецко Р. И., Долженко М. П., Коровин В. А., Феоктистов М. И. Биология и промысел леща в Новосибирском водохранилище // Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Западной Сибири. Новосибирск, 1969. С. 4–10.

Сигиневич Г. П., Романов Н. С. Опыт выращивания лососевых рыб в соленых озерах на юге Красноярского края // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М., 1984. С. 54–61.

Сиделев Г. Н. Дифференциация гольца-палии в озере Аян // II Всесоюз. конф. молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. М., 1975. С. 76–78.

Сиделев Г. Н. Морфолого-экологическая характеристика популяций гольца-палии озер плато Путорана // Лососевидные рыбы: морфология, систематика и экология: Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1976. С. 102.

Сиделев Г. Н. Ихтиофауна крупных озер // Озера Северо-Запада Сибирской платформы. Новосибирск, 1981. С. 151–171.

Сиделева В. Г. Сейсмодатированная система и экология байкальских подкаменщиковых рыб (Cottoidei). Новосибирск, 1982. 152 с.

Сиделева В. Г., Нагорный В. К. Особенности размножения и плодовитость байкальских подкаменщиковых рыб // Зоол. журн. 1985. Т. 64, № 3. С. 384–392.

Сиделева В. Г., Природина В. П., Ханаева И. В. Хромосомные наборы донных байкальских коттоидных рыб с замечаниями о кариологической продвинутости в связи с батиметрическим распределением // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, вып. 6. С. 796–803.

Сидоров Г. П. Особенности роста и созревания рыб в условиях Заполярья // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. Вып. 2. С. 22–24.

Силин Б. В. Уточнение видового статуса караса водоемов Якутии // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 2. С. 186–192.

Сипко Л. Л., Малышев Ю. Ф. Питание гольяна озерного в водоемах Западной Сибири // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск, 1975. С. 53–55.

Скакун В. А., Горюнова А. И. О происхождении серебряного караса в водоемах Южного Казахстана // Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 189.

Скопец М. Б. О биологии бассейна Верхней Колымы // Пояс редколесий верховой Колымы (район строительства Колымской ГЭС). Владивосток, 1985. С. 129–138.

Скопец М. Б. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. II: Аляскинский хариус *Thymallus arcticus signifer* // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 1. С. 46–57.

Скопец М. Б. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. III: Восточносибирский хариус *Thymallus arcticus pallasi* // Там же. 1993. Т. 33, вып. 4. С. 469–474.

Скопец М. Б., Прокопьев Н. М. Биологические особенности подвидов сибирского хариуса на Северо-Востоке Азии. I: Камчатский хариус *Thymallus arcticus mertensi* // Там же. 1990. Т. 30, вып. 4. С. 564–576.

Скрябин А. Г. Биология байкальских сигов. М., 1969. 110 с.

Скрябин А. Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. Новосибирск, 1977. 231 с.

Скрябин А. Г. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск, 1979. 229 с.

Скрябин А. Г. Тугун реки Енисей // X Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». Магадан, 1983. Ч. 2. С. 217–218.

Скрябин А. Г. Елец Ангары и Усть-Илимского водохранилища // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Рыбы и нерпа. Иркутск, 1985. Вып. 4. С. 127–128.

Скрябин А. Г. Морфологические и экологические особенности популяций рыб в водоемах Восточной Сибири // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 66–76.

Скрябин А. Г. Экология и морфология рыб Восточной Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Иркутск, 1997. 39 с.

Скрябин А. Г., Воробьева С. С., Бакина М. П. и др. Биология Усть-Илимского водохранилища. Новосибирск, 1987. 260 с.

Слепокуров В. А., Андриенко Е. К. К распределению и численности ерша в Обской и Тазовской губах // Ресурсы животного мира Сибири: рыбы. Новосибирск, 1990. С. 51–53.

Слепокуров М. В. О запасах карповых и других видов рыб бассейна реки Северная Сосьва // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень, 2001. Вып. 2. С. 23–26.

Слепцов Я. Г. Промысловое рыболовство Якутии. Новосибирск, 2002. 112 с.

Слынько Ю. В., Кияшко В. И., Яковлев В. Н. Список видов рыбообразных и рыб бассейна реки Волга // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль, 2000. С. 252–308.

Смирнов В. В., Смирнова-Залуми Н. С. Изменчивость термического режима вод озера, распределение и рост омуля в Байкале // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 138–140.

Смирнов В. В., Шумилов И. П. Омули Байкала. Новосибирск, 1974. 160 с.

Смирнова-Залуми Н. С. Причины изменения возрастного состава нерестового стада посольского омуля // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969. С. 225–230.

Смольянов И. И. Развитие ленка *Brachymystax lenok* // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 1. С. 136–148.

Собанский Г. Г. Первые итоги выпуска форели в озере Ежелюколь на Алтае // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979. С. 179–180.

Соин С. Г. О размножении и развитии черного байкальского хариуса // Зоол. журн. 1963. Т. 42, № 12. С. 1 817–1 839.

Соин С. Г. Морфологическая характеристика молоди рыб бассейна Амурского моря // Тр. зоол. музея МГУ. 1978. Т. 16. С. 192–244.

Соколов Л. И. О росте сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt реки Лена // Вестн. МГУ. 1965а. Сер. 6, вып. 1. С. 3–12.

Соколов Л. И. Созревание и плодовитость сибирского осетра реки Лена // Вопр. ихтиологии. 1965б. Т. 5, вып. 1. С. 70–81.

Соколов Л. И. Сибирский осетр реки Лена: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1966а. 21 с.

Соколов Л. И. Питание сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt реки Лена // Вопр. ихтиологии. 1966б. Т. 6, вып. 3. С. 550–560.

Соколов Л. И. Сибирский осетр Лены, новые данные по его экологии и перспективы хозяйственного использования // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, 1973. С. 111–112.

Соколов Л. И. Экология ленского осетра и перспективы его хозяйственного использования // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М., 1981. С. 211–237.

Соколов Л. И. О зимовке ротана *Percottus glenii* Dyb. в амурских водоемах // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41, вып. 4. С. 572–573.

Соколов Л. И., Малютин В. С. Особенности структуры популяции и характеристики производителей сибирского осетра реки Лена в районе нерестилищ // Там же. 1977. Т. 17, вып. 2. С. 237–246.

Соколов Л. И., Новиков А. С. Материалы по биологии сибирского осетра (*Acipenser baeri* Brandt) водоемов Якутии // Науч. докл. высш. шк. Серия: Биол. науки. 1965. № 4. С. 36–38.

Соколов Л. И., Рубан Г. И. Разнокачественность самок сибирского осетра (*Acipenser baeri* Brandt) водоемов Якутии // Бюл. моск. об-ва испытат. природы. Отд-ние биол. 1979. Т. 84, вып. 6. С. 67–73.

Соколов Л. И., Кошелев Б. В., Халатян О. В. и др. Эколого-морфологическая характеристика сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt реки Алдан // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 5. С. 741–749.

Соловов В. П. Биология леща верховьев Оби // Там же. 1970. Т. 10, вып. 5 (64). С. 790–795.

Соловов В. П. О судаке верховье Оби // Там же. 1971. Т. 11, вып. 1 (66). С. 145–147.

Соловов В. П. Принципы выделения биологических сезонов года в водоемах умеренной зоны // Тез. докл. V съезда ВГБО. Тольятти, 1986а. С. 152–154.

Соловов В. П. Рыбохозяйственное значение и пути увеличения уловов рыбы в верховьях Оби // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л., 1986б. С. 45–52.

Соловов В. П. Биологические ресурсы водоемов Алтайского края и перспективы их хозяйственного использования // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 18–21.

Соловов В. П. Лососевые и сиговые рыбы в естественном ареале верховьев Оби // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы V Всерос. совещ. СПб., 1994. С. 183–184.

Соловов В. П. Современное состояние популяции сибирского осетра верхнего течения Оби // *Вопр. ихтиологии*. 1997а. Т. 37, вып. 1. С. 47–53.

Соловов В. П. Стерлядь *Acipenser ruthenus* как перспективный объект лещинзонного лова в верховьях Оби // *Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование*. Новосибирск, 1997б. С. 142–144.

Соловов В. П., Новоселов В. А. Современное состояние осетровых рыб верховьев Оби и меры по сохранению их численности // *Осетровые на рубеже XXI века: Тез. докл. Междунар. конф. Астрахань, 2000*. С. 96–98.

Сорвачев К. Ф. Основы биохимии питания рыб. М., 1982. 246 с.

Сорокин В. Н. Биология молоди налима *Lota lota* (L.) // *Вопр. ихтиологии*. 1966. Т. 6, вып. 3. С. 586–591.

Сорокин В. Н. О размножении налима в системе озера Байкал // *Тр. Краснояр. отд-ния СибНИИРХ*. 1967. Т. 9. С. 325–342.

Сорокин В. Н. Материалы по биологии окуня, ельца и язя в северобайкальских озерах // *Вопр. ихтиологии*. 1968. Т. 8, вып. 6 (53). С. 1105–1110.

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

Сорокин В. Н., Сорокина А. А. Биология молоди промысловых рыб Байкала. Новосибирск, 1988. 212 с.

Сорокин В. Н., Сорокина А. А. Экология воспроизводства рыб Байкала. Иркутск, 1991. 172 с.

Сорокин В. Н., Сорокина А. А., Завьялова Т. Я., Долгоаршинных З. М. Биологическая характеристика омуля в Малом море озера Байкал // *Эколого-физиологические исследования рыб Байкала*. Иркутск, 1981. С. 170–185.

Сорокина А. А. Характер питания молоди байкальского омуля как приспособление к условиям среды // *Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология)*. Л., 1976. С. 110–111.

Сорокикова Л. М., Башенхаева Н. В. Евтрофирование и качество воды Енисея // *Вод. ресурсы*. 2000. Т. 27, № 4. С. 498–503.

Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. 396 с.

Соусь С. М. Эпизотическое состояние рыбохозяйственных водоемов Новосибирской области и рекомендации по мерам их профилактики (Препр.). Новосибирск, 1988. 63 с.

Соусь С. М., Малышев Ю. Ф. Влияние поведения озерного гольяна на зараженность его паразитами // *Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири*. Новосибирск, 1983. С. 63–65.

Спановская В. Д., Григораиш В. А. Суточный ритм питания некоторых карповых рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1961. Т. 1, вып. 2. С. 297–306.

Стариков Г. В. Голомянки Байкала. Новосибирск, 1977. 94 с.

Стариков Г. В., Замятин В. А. О возможном влиянии акклиматизации судака на ихтиофауну Нижней Оби // *Круговорот вещества и энергии в водоемах.* Иркутск, 1981. Вып. 3: Рыбы и нерпа. С. 143–145.

Стариков Г. В., Андриенко Е. К., Слепокуров В. А. Рыбохозяйственное значение эстуариев Обского бассейна и состояние промысла // *Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири.* Новосибирск, 1983. С. 157–160.

Стариков Г. В., Шумилов В. Ф., Резанова З. А. Структура стада и питание омуля в Гыданском заливе Карского моря // *Круговорот веществ и энергии в водоемах: Материалы к VI Всесоюз. лимнол. совещ.* Иркутск, 1985. С. 140–141.

Стариков П. С. Амурский сазан в бассейне озера Байкал // *Изв. Биол.-геогр. НИИ при Ирк. гос. ун-те.* Иркутск, 1971. Т. 24. С. 174–180.

Стерлягова М. А. Биология и промысел баунтовских сигов // *Вопр. ихтиологии.* 1964. Т. 4, вып. 2. С. 249–254.

Столбов А. Я., Аликин Ю. С. О температурной зависимости активного обмена у байкальского хариуса при плавании с различной скоростью // *Там же.* 1977. Т. 17, вып. 1. С. 192–193.

Стрелков С. А. Север Сибири. М., 1965. 334 с.

Строганов Н. С. Физиологическая приспособляемость рыб к пониженной температуре. М., 1956. 148 с.

Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М., 1962. 444 с.

Структура биоты водных экосистем. Новосибирск, 2006. 256 с.

Судаков В. М. Биологическая характеристика пеляди и чира, выращиваемых в озерах Ханты-Мансийского округа // *Вопросы развития рыбного хозяйства Сибири.* Тюмень, 1972. С. 84–86.

Судаков В. М. Рыбы озер Ханты-Мансийского округа и их биология // *Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна.* Свердловск, 1977. С. 43–68.

Сулимов А. С., Шимановская Л. Н. Рыбное хозяйство в озерах, реках и водохранилищах СССР в 11-й пятилетке // *Рыбное хозяйство внутренних водоемов и рациональное использование запасов рыб.* Л., 1989. С. 3–24.

Суханова Г. И. Взаимодействие щуки с некоторыми элементами экосистемы водоемов бассейна реки Лена // *Проблемы экологии.* Томск, 1983. Т. 5. С. 160–164.

Сытина Л. А. Экология молоди ленка // *Вопр. ихтиологии.* 1965. Т. 5, вып. 1. С. 58–69.

Сычева А. В. О суточном ходе питания пеляди // *Там же.* 1955. Вып. 4. С. 173–177.

Сычевская Е. К. История формирования ихтиофауны Монголии и проблема фаунистических комплексов // *Рыбы МНР.* М., 1983. С. 225–249.

Талиев Д. Н. Бычки-подкаменщики Байкала. М.; Л., 1955. 602 с.

Танасийчук В. С. Об адаптивных возможностях судака // *Вопр. ихтиологии.* 1974. Т. 14, вып. 5. С. 806–813.

Танасийчук Л. Н. Рыбохозяйственное использование основных речных бассейнов Сибири: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 290. С. 50–61.

Танасийчук Л. Н., Зыкова Г. Ф. Плодовитость сибирского ельца // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л., 1986. С. 79–84.

Тархова Ю. Н. Материалы по внутривидовой изменчивости песчаной широколобки // Крат. сообщ. Бурят. комплекс. ин-та. 1962. Вып. 3. С. 101–115.

Татарникова Э. А. Рыбы Васюгана // Учен. зап. Томского пед. ин-та, 1969. № 27. С. 90–99.

Терентьева Н. Н., Мухачев И. С. Эколого-рыбохозяйственное значение новых видов бассейна Оби // IX съезд гидробиол. об-ва РАН: Тез. докл. Тольятти, 2006. Т. 2. С. 188.

Терехин А. А. Современное состояние разведения сиговых рыб на рыбодных заводах Байкальского рыбодного комбината // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 146–147

Терешенков И. И. Смена зубов у щуки *Esox lucius* L. // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 5. С. 880–885.

Терещенко В. Г., Терещенко Л. И. Влияние изменения уровня воды крупного мелководного озера Убинское на структуру его рыбного населения // Биология внутр. вод. 2004. № 1. С. 80–87.

Терещенко В. Г., Трифонова О. В., Терещенко Л. И. Формирование структуры рыбного населения водохранилища при интродукции новых видов рыб с первых лет его существования // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, № 5. С. 619–631.

Титова К. Н. Состав пищи и рост молоди сиговых рыб в прибрежной зоне моря Лаптевых // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969. С. 111–115.

Толмачев В. А. Состояние и перспективы акклиматизационных работ на Красноярском водохранилище // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 142–147.

Толмачев В. А., Ольшанская О. Л. Результаты вселения Байкальского омуля и пеляди в Красноярское водохранилище // Современное состояние и перспективы использования новых видов рыб в рыбодстве. Л., 1979. С. 44–45.

Топорков И. Г. Биология молоди байкальского омуля // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва СССР. 1963. Т. 13. С. 255–266.

Топорков И. Г. Биология молоди байкальского омуля (посольской расы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1964. 21 с.

Топорков И. Г. Выращивание байкальского омуля до шестилетнего возраста в искусственных условиях // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Ирк. ун-те. 1967. Т. 20. С. 150–161.

Топорков И. Г. Состояние запасов омуля в Байкале и меры по их увеличению // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 31–33.

Топорков И. Г. Влияние уровня Байкала на экологию омуля и рыб прибрежно-соровой зоны // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 56–61.

Топорков И. Г., Козлова Н. И. Факторы, определяющие численность и биологические показатели байкальского омуля // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 149–151.

Топорков И. Г., Тугарина П. Я. К питанию молоди омуля в возрасте до двух лет // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва СССР. 1963. Т. 13. С. 217–224.

Топорков И. Г., Черкашина И. И. К питанию молоди омуля в заливах-сорах озера Байкал // Круговорот вещества и энергии в водоемах (рыбы и рыбные ресурсы). Лиственничное-на-Байкале, 1977. С. 266–269.

Торопов А. В. Рыбы-акклиматизанты реки Бия и их влияние на местную ихтиофауну // Региональные проблемы экологии и природопользования. Томск, 2000. С. 35–36.

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

Трифонова О. В. Влияние водности Средней Оби на воспроизводительную способность некоторых рыб // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л., 1986. С. 34–44.

Трифонова О. В. Современная рыбопромысловая обстановка в водоемах Томской области // Рыбоводство и рыболовство. 1995. № 3–4. С. 28–31.

Трифонова О. В. Динамика численности и состояние запасов осетровых рыб Новосибирского водохранилища // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 246–247.

Трифонова О. В., Новоселов В. А. Экология и запасы стерляди Новосибирского водохранилища и Верхней Оби // I конгр. ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997. С. 135.

Тугарина П. Я. К питанию черного хариуса из южных притоков Байкала // Изв. ВСОГО СССР. 1962. Т. 60. С. 101–110.

Тугарина П. Я. О питании белого байкальского хариуса *Tymallus arcticus baicalensis brevipinnus* Sv. // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4 (33). С. 695–707.

Тугарина П. Я. Питание и рост молоди черного хариуса и ленка в южных притоках Байкала // Там же. 1967. Т. 7, вып. 4 (45). С. 670–682.

Тугарина П. Я. Пищевые взаимоотношения промысловых рыб водоемов Байкало-Ангарского бассейна // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969. С. 57–63.

Тугарина П. Я. К исследованию хариусовых рыб Восточной Сибири // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Ирк. гос. ун-те. 1971. Т. 24. С. 148–155.

Тугарина П. Я. Эколого-физиологические адаптации хариусовых рыб Палеарктики // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. Вып. 2. С. 9–14.

Тугарина П. Я. Хариусы Байкала. Новосибирск, 1981а. 281 с.

Тугарина П. Я. К систематике озерного гольяна озера Байкал // Эколого-фаунистические исследования Сибири. Томск, 1981б. С. 104–111.

Тугарина П. Я. Родоначальник школы ихтиологов Иркутского государственного ун-та (биографический очерк К. И. Мишарине) // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце 20 столетия. Иркутск, 1996а. С. 3–15.

Тугарина П. Я. К разнообразию ихтиофауны озера Байкал и водоемов его бассейна // Сохранение биологического разнообразия в Байкальском регионе: проблемы, подходы, практика. Улан-Удэ, 1996б. Т. 2. С. 30–32.

Тугарина П. Я. Условия, определяющие эколого-морфологическую дифференциацию косогольского хариуса // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 77–78.

Тугарина П. Я., Дашидоржи А. Монгольский хариус *Thymallus brevirostris* Kessler бассейна реки Дзабхан // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 5. С. 843–856.

Тугарина П. Я., Козлова Н. И. Ранний постэмбриогенез байкальского омуля в озерах Байкал и Хубсугул // Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира. Улан-Удэ, 2002. С. 118–122.

Тугарина П. Я., Козлова Н. И. Экологические особенности раннего онтогенеза байкальского омуля в озерах Азии (Байкал и Хубсугул) // Большереченскому рыбноводному заводу – 70 лет. Улан-Удэ, 2003. С. 102–105.

Тугарина П. Я., Купчинская Е. С. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Байкало-Ангарского бассейна. Новосибирск, 1977. 103 с.

Тугарина П. Я., Постников В. М. Питание и пищевые взаимосвязи рыб водоемов Илирнейско-Ануйской системы // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 261–282.

Тугарина П. Я., Пронин Н. М. Ленки и хариус Куандо-Чарского водораздела // Вопросы географии и биологии. Чита, 1966. С. 103–119.

Тугарина П. Я., Храмова В. С. Рыбохозяйственная перспектива использования омуля в Братском водохранилище // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 29–33.

Тугарина П. Я., Лукьянчиков Ф. В., Вещева Л. Е. Сиг-пыжьян в условиях Ангарских водохранилищ // Биологические исследования водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1977. С. 143–146.

Тугарина П. Я., Тютрина Л. И., Рыжова Л. Н. К экологии ленки водоемов Центральной Азии // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 99.

Тэн В. А. Материалы по питанию ленка озера Марка-Куль // Сб. работ каф. ихтиологии и гидробиологии Ин-та зоологии АН КазССР. 1959. Вып. 2. С. 256–261.

Тюльпанов М. А. Налим Обь-Иртышского бассейна // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1966. 21 с.

Тюльпанов М. А. К истории проникновения налима в пресные воды // Проблемы экологии. Томск, 1967а. Т. 1. С. 185–196.

Тюльпанов М. А. Биология налима бассейна реки Обь // Учен. зап. Томского ун-та. Томск, 1967б. Вып. 53. С. 133–152.

Тюрин П. В. Влияние уровня режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т. 50. С. 395–410.

Тютрина Л. И., Купчинский Б. С., Купчинская Е. С. Об адаптации пеляди к новым условиям обитания // Проблемы экологии: Материалы V Междунар. конф. Новосибирск, 1995. Т. 2. С. 239–240.

Тяпциргянов М. М. Рыбы северо-востока Яно-Индигирской низменности. М., 1980. 111 с.

Тяпциргянов М. М. Рыбы северо-востока Яно-Индигирской низменности // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.

Тяпциргянов М. М. О внутривидовой структуре сига-пыжьяна водоемов Якутии // Биология сиговых рыб. М., 1988. С. 57–63.

Тяпциргянов М. М. Анализ современного состояния промысла сибирской ряпушки в низовьях Лены // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 69–71.

Тяпциргянов М. М., Иванова В. Е. Основные направления в области научных исследований в области рыбоводства в водоемах РС (Я) // Прикл. экология Севера. 2003. С. 67–72.

Убаськин А. В. Питание щуки в бассейне Нижней Оби // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. Ч. 2. С. 325–327.

Уголев А. М., Кузьмина В. В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб., 1993. 238 с.

Устинов С. К. Заповедник на Байкале. Иркутск, 1979. 100 с.

Устюгов А. Ф. Горбуша в Красноярском крае // Рыб. хозяйство. 1967. № 7. С. 34.

Устюгов А. Ф. Эколого-морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 5. С. 211–218.

Устюгов А. Ф. Экологические формы ряпушки реки Енисей // Проблемы экологии. Томск, 1973. Т. 3. С. 63–78.

Устюгов А. Ф. О происхождении двух экологических форм сибирской ряпушки бассейна реки Енисей // *Вопр. ихтиологии.* 1976. Т. 16, вып. 5. С. 773–783.

Устюжанина-Гурова Л. А. Питание и пищевые взаимоотношения бентоядных рыб // *Лимнология придельтовых пространств Байкала.* Л., 1971а. С. 132–157.

Устюжанина-Гурова Л. А. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб // Там же. Л., 1971б. С. 267–278.

Усынин В. Ф. Биология и промысел стерляди реки Чулым // *Природные ресурсы Сибири.* Томск, 1977. С. 83–88.

Усынин В. Ф. Биология стерляди реки Чулым // *Вопр. ихтиологии.* 1978. Т. 18, вып. 4. С. 623–635.

Усынин В. Ф. Биология язя бассейна среднего и нижнего течения реки Чулым // *Вопросы зоологии Сибири.* Томск, 1979. С. 52–58.

Усынин В. Ф. Плодовитость и особенности размножения рыб бассейна реки Чулым // *Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири.* Томск, 1981. С. 109–119.

Феоктистов М. И. К экологии судака Новосибирского водохранилища // *Вопросы экологии.* Томск, 1966. С. 132–133.

Феоктистов М. И. Акклиматизация судака в Новосибирском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1970. 21 с.

Феоктистов М. И. Плотва Новосибирского водохранилища // *Зоологические проблемы Сибири.* Новосибирск, 1972а. С. 291–292.

Феоктистов М. И. Размерно-возрастная изменчивость судака Новосибирского водохранилища // Там же. Новосибирск, 1972б. С. 121–125.

Феоктистов М. И. Распределение и численность основных промысловых рыб // *Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища.* Новосибирск, 1976. С. 113–120.

Феоктистов М. И., Трифонова О. В., Селезнева М. В. Экология воспроизводства леща и судака Новосибирского водохранилища // *Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири.* Томск, 1996. С. 41–42.

Филалков В. А. Колебания уровня и гидробиологический режим мелководных районов // *Лимнология прибрежно-соровой зоны Байкала.* Новосибирск, 1977. С. 66–82.

Филатов А. Ю. Ихтиофауна водоемов в районах интенсивной нефтедобычи Ханты-Мансийского округа // *Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование.* Новосибирск, 1997. С. 88–89.

Филатов А. Ю. Изменения состава ихтиоценоза Средней Оби // *Современные проблемы гидробиологии Сибири.* Томск, 2001. С. 104–105.

Филатов А. Ю. Снижение уловов и качественные изменения состава ихтиофауны Средней Оби как следствие интенсивной добычи нефти // Проблемы природопользования в районах со сложной экологической ситуацией. Тюмень, 2003. С. 148–149.

Филлипов К. К., Филлипова А. В. Возможности использования растительных рыб в прудах Алтайского края // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 271–272.

Фортулатова К. Р., Попова О. А. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М., 1973. 298 с.

Фролов С. В. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Владивосток, 2000. 229 с.

Фролов С. В., Скурихина Л. А. Анализ кариотипов и ядерной ДНК двух видов вальков (род *Prosomium*) // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 155–156.

Фролова Л. А. Ареал амурского чебачка *Pseudorasbora parva* и факторы, способствующие его расширению // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия. Борок, 2002. С. 227–235.

Халатян О. В. Особенности репродуктивных циклов рыб в условиях Севера (на примере реки Яна) // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М., 1985. С. 123–134.

Халатян О. В., Ленина Р. П., Кириллова Г. Г. и др. Распределение и питание молоди сиговых дельты Лены в летний период // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. Вып. 2. С. 37–40.

Халяпина Л. М. Новые данные о температуре тела лососевых и некоторых других рыб // Лососевидные рыбы: морфология, систематика и экология: Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1976. С. 116–117.

Ходулов В. В. Оценка влияния загрязнения рек Западной Якутии алмазодобывающей промышленностью и урбанизированными территориями на экологию рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 2006. 20 с.

Хохлова Л. В. Стерлядь реки Енисей // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 4. С. 41–56.

Хохлова Л. В. Рыбы реки Селенга // Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири. Красноярск, 1967. С. 291–324.

Цепкин Е. А. Влияние изменений климата в голоцене на фауну рыб континентальных водоемов СССР // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1967. № 8. С. 29–32.

Цепкин Е. А., Соколов Л. И. О максимальных размерах и возрасте некоторых осетровых рыб // Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11, вып. 3. С. 541–542.

Чабан А. П., Богданов Г. А. О нахождении подкаменщика в бассейне Иртыша // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 7. С. 1102.

Чаликов Б. Г. К биологии муксуна бассейна реки Обь в связи с вопросом его охраны // *Материалы по изучению Сибири*. Томск, 1931. Т. 3. С. 316–333.

Чеботарева Ю. В., Савоскул С. П., Савваитова К. А. Аномалии в строении воспроизводительной системы самок рыб норило-пясинских водоемов Таймыра // *Вопр. ихтиологии*. 1997. Т. 37, вып. 2. С. 217–223.

Чен Юфен, Чен Ию, Хе Декю. Биоразнообразие рыбного населения реки Янцзы // *Там же*. 2002. Т. 42, вып. 2. С. 161–171.

Черешнев И. А. О находке сига-пыжьяна на Чукотском полуострове // *Там же*. 1976. Т. 16, вып. 5. С. 939–940.

Черешнев И. А. Систематическое положение проходного гольца *Salvelinus* (Nilson) Richardson реки Амгуэмы (Чукотка) // *Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Восточной Азии*. Владивосток, 1978. С. 76–89.

Черешнев И. А. Популяционная структура чира и обыкновенного валька Северо-Востока Азии // *Современные проблемы сиговых рыб*. Владивосток, 1991. Ч. 1. С. 38–39.

Черешнев И. А. Пресноводные рыбы Северо-Востока Азии: Фауна, систематика, история расселения: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 1992. 75 с.

Черешнев И. А. Таксономическая структура сибирского хариуса северо-востока Азии // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб*. СПб., 1994. С. 217–221.

Черешнев И. А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток, 1996а. 195 с.

Черешнев И. А. Круглоротые и рыбы // *Позвоночные животные Северо-Востока России*. Владивосток, 1996б. С. 21–61.

Черешнев И. А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток, 1998. 130 с.

Черешнев И. А., Скопец М. Б. Новый для фауны России вид сига – карликовый валец *Prosopium coulteri* из бассейна реки Амгуэма (Чукотский полуостров) // *Вопр. ихтиологии*. 1992. Т. 32, вып. 1. С. 21–28.

Черешнев И. А., Шестаков А. В., Скопец М. Б. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. Владивосток, 2001а. 197 с.

Черешнев И. А., Шестаков А. В., Скопец М. Б. и др. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток, 2001б. 331 с.

Черешнев И. А., Шестаков А. В., Юсупов Р. Р. и др. Биология нельмы бассейна реки Анадырь (Северо-Восток России) // *Вопр. ихтиологии*. 2000. Т. 40, № 4. С. 537–550.

Черняев Ж. А. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М., 1968. 91 с.

Черняев Ж. А. О возможности развития икры байкальских сиговых рыб в переохлажденном состоянии пагона // *Биологические проблемы Севера*. Магадан, 1971. Вып. 42. С. 67–73.

Черняев Ж. А. Размножение и развитие байкальского озерного сига в связи с вопросами его искусственного разведения // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 139, вып. 2. С. 259–274.

Черняев Ж. А. Морфо-экологические особенности размножения и развития песчаной широколобки озера Байкал // Там же. 1977. Т. 29, вып. 3. С. 501–503.

Черняев Ж. А. Воспроизводство байкальского омуля. М., 1982. 127 с.

Черняев Ж. А., Пичугин М. Ю. Особенности раннего онтогенеза весеннерестующего баунтовского сига // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, № 1. С. 78–88.

Чертыковцев П. И. К воспроизводству сиговых рыб реки Таз // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия. Борок, 2002. С. 157.

Черфас Н. Б. Анализ мейоза у однополых и двуполых форм серебряного караса // Тр. ВНИИПРХ. 1966. Т. 14. С. 63–82.

Черфас Н. Б. Основные итоги цитогенетического анализа однополых и двуполой формы серебряного караса // Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., 1969. С. 85–98.

Чупретов В. М., Замятин В. А. К оценке запасов муксуна в Оби // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 36–38.

Чупретов В. М., Резанова З. А. Возрастные изменения в питании и распределении осетра в эстуариях Обского бассейна // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1981. Вып. 3: Рыбы и нерпа. С. 87–88.

Чупретов В. М., Слепокуров В. А. О летнем распределении сибирского осетра в Обской и Тазовской губах // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979. С. 270–271.

Чупров С. М., Давыдов В. В. К изучению редких и малочисленных видов рыб водоемов Красноярского края // Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Азии. Новосибирск, 2000. Т. 5, ч. 1–2. С. 167–69.

Чупров С. М., Вышегородцев А. А., Герман Ю. К. и др. Ихтиофауна Красноярского водохранилища и ее формирование (1980–2000 годы) // Тез. докл. VIII съезда гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 1. С. 149–150.

Чупрова И. И., Топорков И. Г. Питание и пищевые отношения молоди по-сольского омуля с сорowymi рыбами // Эколого-физиологические исследования рыб Байкала. Иркутск, 1981. С. 69–84.

Шапошникова Г. Х. Питание омуля из Обской губы // Тр. НИИ поляр. земледелия, животноводства и промысл. хозяйства. Л.; М., 1940. Вып. 10. С. 71–85.

Шапошникова Г. Х. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 749–768.

Шапошникова Г. Х. История расселения сигов рода *Coregonus* (L.) // Зоогеография и систематика рыб. Л., 1976. С. 54–68.

Шапошникова Г. Х. История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л., 1977. С. 78–86.

Шаропина И. Б., Бирюков И. Г. Структура и рост леща приплотинной зоны Новосибирского гидроузла реки Обь // Сиб. зоол. конф.: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 345–346.

Шатуновский М. И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости плодовитости у рыб // Изв. РАН. Серия: Биол. 2006. № 2. С. 244–247.

Шатуновский М. И., Акимова Н. В., Рубан Г. И. Реакция воспроизводительной системы рыб на антропогенные воздействия // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36, вып. 7. С. 229–238.

Шедько С. В. Обзор пресноводной ихтиофауны // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток, 2002. С. 118–135.

Шестаков А. В. Биология молоди сиговых рыб бассейна реки Анадырь. Владивосток, 1998. 111 с.

Шестаков А. В. Современное состояние популяции валька бассейна реки Анадырь // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток, 2003. С. 377–381.

Шиленкова А. К. Материалы по биологии щуки Иргиз-Тургайских озер // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии. Алма-Ата, 1956. Вып. 1. С. 215–231.

Шимановская Л. Н., Танасийчук Л. Н. Состояние рыбных запасов больших озер и озерных систем РСФСР // Рыбное хозяйство внутренних водоемов и рациональное использование запасов рыб. Л., 1989. С. 25–49.

Шимараев М. Н., Куимова Л. Н. Температурный режим и тепловой баланс прибрежно-соровой зоны // Лимнология прибрежно-соровой зоны Байкала. Новосибирск, 1977. С. 82–107.

Широбоков И. И. Оптимизация заводского выращивания личинок байкальского озерного сига и омуля // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 375–377.

Широбоков И. И. Влияние абиотических и биотических факторов на сроки перехода личинок озерного сига к активному питанию // Морфология и экология рыб. Новосибирск, 1987. С. 64–67.

Шихиабенов М. М. Годичный цикл яичников и семенников линя *Tinca tinca* в водоемах Дагестана // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 4. С. 763–767.

Шкорбатов Г. Л. Некоторые эколого-физиологические признаки сигов, акклиматизируемых в водоемах востока Украины // Зоол. журн. 1954. Т. 33, вып. 6. С. 1 325–1 335.

Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., 1952. 268 с.

Штейнберг Е. А. Питание молоди сибирской плотвы и леща в Красноярском водохранилище // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск, 1983. С. 112–114.

Штейнберг Е. А. Особенности питания молоди сибирской плотвы в верховенейских водохранилищах / Деп. ВИНТИ, № 6976–В88. Красноярск, 1987. 14 с.

Штуднюк Ю. В. Материалы по биологии валька реки Анадырь // Экология и систематика лососевидных рыб. Л., 1976. С. 103–104.

Штуднюк Ю. В., Жарников С. И. Нельма реки Анадырь в период истощения ее ресурсов // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 163–164.

Шубина Е. А., Пономарева Е. В., Гриценко О. Ф. Популяционно-генетическая структура гольцов северных Курильских островов и положение мальмы в системе рода *Salvelinus* (Salmonidae: Teleostei) // Журн. общ. биологии. 2006. Т. 67, № 4. С. 280–297.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., 1972. 368 с.

Шумилов И. П., Замятин В. А. Состояние запасов сиговых и их использование в речной системе Обского бассейна // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск, 1983. С. 148–150.

Экология и хозяйственное значение рыб МНР. М., 1985. 276 с.

Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М., 2006. 596 с.

Эрдэнэбат Манчин. Чужеродные виды рыб в водоемах Монголии // Чужеродные виды в Голарктике. Борок, 2005. С. 191–192.

Юракова Т. В. Половые циклы и нерест золотого и серебряного карасей в водоемах Томского Приобья // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск, 1981. С. 106–108.

Юракова Т. В., Петлина А. П. Особенности ихтиоценозов притоков нижней Томи // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 95–96.

Юракова Т. В., Петлина А. П. Структура ихтиоценозов притоков Нижней Томи // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 105–106.

Юракова Т. В., Попкова А. М., Хлопова Е. Н. Современное состояние запасов рыб нижнего течения Томи // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск, 1983. С. 164–166.

Юрлова Н. И., Водяницкая С. Н., Ядренкина Е. Н. Обнаружение описторхоза у рыб в бассейне озера Чаны // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 110.

Юхнева В. С. Эмбриональное развитие муксуна // Тр. Обь-Тазовского отделения ГосНИОРХ. 1963. Т. 3. С. 138–147.

Ядренкина Е. Н. Видовая структура ихтиофауны речной и озерной систем бассейна озера Чаны на современном этапе // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 42–43.

Ядренкина Е. Н. Разнокачественность раннего онтогенеза карповых в бассейне озера Чаны // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 161–163.

Ядренкина Е. Н. О причинах пространственно-временной дифференциации нерестового стада язя в речной системе бассейна озера Чаны (Западная Сибирь) // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40, вып. 4. С. 486–491.

Ядренкина Е. Н. Гибридизация между представителями коренной фауны бассейна озера Чаны – сибирской плотвой и язем // Там же. 2003а. Т. 43, вып. 1. С. 110–117.

Ядренкина Е. Н. Проблемы функционирования биоты в заморных водоемах Западной Сибири на примере сообщества рыб // Проблемы природопользования в районах со сложной экологической ситуацией. Тюмень, 2003б. С. 66–67.

Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 1. С. 10–22.

Яковлев В. Н., Слынько Ю. В., Гречанов И. Г., Крысанов Е. Ю. Проблема отдаленной гибридизации у рыб // Там же. 2000. Т. 40, вып. 3. С. 312–326.

Якутия. М., 1965. 387 с.

Янкова Н. В., Маурина Т. Н. Анализ генетической структуры популяции серебряного карася заморного озера Западной Сибири и сравнение морфологии его ди- и триплоидной формы // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия. Борок, 2002. С. 158–159.

Янкова Н. В., Кадыров А. М., Котовицков Е. Н. Современное состояние биологии и промысла нижнеобской популяции сига-пыжьяна // Проблемы природопользования в районах со сложной экологической ситуацией. Тюмень, 2003. С. 93–94.

Яхненко В. М. Особенности состава крови уродливых форм эмбрионов гибридов омуль × сиг озера Байкал // IV Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. Мурманск, 1988. Ч. 2. С. 146–147.

Яхненко В. М., Мамонтов А. М. Сравнительный изоферментный анализ байкальских и баунтовских сегов // Сиб. экол. журн. 1998, № 5. С. 441–443.

Яхненко В. М., Яхненко М. С. Роль гибридизации в формировании сиговых рыб // IV Верещаг. байкал. конф.: Тез. докл. и стэнд. сообщ. Иркутск, 2005. С. 230–231.

Pelz J. R. Der Jiebel: *Carassius auratus gibelio* oder *Carassius auratus auratus* // Natur und mus. 1987. Vol. 117, № 14. P. 118–129.

Raicu P, Faisescu E. *Carassius carassius* (L.) and *Carassius auratus gibelio* (Bloch.) – the representatives of two-and four complex family // Cytology. 1981. Vol. 46, № 1. P. 233–240.

Общий состав ихтиофауны Сибири

Виды и подвиды рыб

Класс CEPHALASPIDOMORPHI – МИНОГИ

Отряд PETROMYZONTIFORMES – МИНОГООБРАЗНЫЕ

Семейство Petromyzontidae – Миноговые

Род *Lethenteron* – тихоокеанские миноги

1. *Lethenteron japonicum* (Martens, 1868) – японская (тихоокеанская) минога
2. *Lethenteron kessleri* (Anikin, 1905) – сибирская минога

Класс OSTEICHTHYES – КОСТНЫЕ РЫБЫ

Отряд ACIPENSERIFORMES – ОСЕТРООБРАЗНЫЕ

Семейство Acipenseridae – Осетровые

Род *Acipenser* – осетры

1. *Acipenser baeri* Brandt, 1869 – сибирский осетр
2. *Acipenser ruthenus* Linne, 1758 – стерлядь

Отряд SALMONIFORMES – ЛОСОСЕОБРАЗНЫЕ

Семейство Salmonidae – Лососевые

Род *Brachymystax* – ленки

3. *Brachymystax lenok* (Pallas, 1773) – ленок

Род *Hucho* – таймени

4. *Hucho taimen* (Pallas, 1773) – обыкновенный таймень

Род *Salmo* – лососи

5. *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) – ручьевая форель*
6. *Salmo gairdneri* (Richardson, 1856) – радужная форель*

Род *Salvelinus* – гольцы

7. *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) – арктический голец

Семейство Coregonidae – Сиговые

Род *Coregonus* – сиви

8. *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776) – омуль
9. *Coregonus lavaretus* (Linne, 1758) – обыкновенный сиг
10. *Coregonus pravdinellus* (Dulkeit, 1949) – сиг Правдина
11. *Coregonus lavaretus ludoga* Poljakow, 1874 – сиг-лудога*
12. *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) – муксун
13. *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) – чир
14. *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) – пелядь
15. *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 – сибирская ряпушка
16. *Coregonus albula morpha vimba* (Linne, 1758) – рипус*
17. *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) – тугун

Род *Prosopium* – вальки

18. *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant, 1784) – обыкновенный валец

Род *Stenodus* – белорыбицы, нельмы

19. *Stenodus leucichthys* (Güldenstädt, 1772) – нельма

Семейство Thymallidae – Хариусовые

Род *Thymallus* – хариусы

20. *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) – сибирский хариус

21. *Thymallus brevirostris* Kessler, 1879 – монгольский хариус

Семейство Osmeridae – Корюшковые

Род *Hypomesus* – малоротые корюшки

22. *Hypomesus olidus* (Pallas, 1811) – малоротая корюшка

Род *Osmerus* – корюшки

23. *Osmerus mordax* (Mitchill, 1815) – азиатская зубатая корюшка

Семейство Esocidae – Щуковые

Род *Esox* – щуки

24. *Esox lucius* Linnaeus, 1758 – обыкновенная щука

Отряд CYPRINIFORMES – КАРПООБРАЗНЫЕ

Семейство Cyprinidae – Карповые

Род *Abramis* – лещи

25. *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) – лещ*

Род *Alburnus* – уклейки

26. *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) – уклейка**

Род *Carassius* – караси

27. *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) – серебряный карась (в том числе амурская форма*)

28. *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) – золотой, или обыкновенный, карась

Род *Stenopharyngodon* – белые амурь

29. *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) – белый амур*

Род *Cyprinus* – карпы

30. *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 – сазан, или обыкновенный карп*

Род *Gobio* – пескари

31. *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) – пескарь

32. *Gobio soldatovi* Berg, 1914 – пескарь Солдатова

Род *Leucaspis* – верховки

33. *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843) – верховка**

Род *Leuciscus* – ельцы

34. *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) – язь

35. *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dybowski, 1874) – сибирский елец

Род *Oreoleuciscus* – алтайские османы

36. *Oreoleuciscus potanini* (Kessler, 1879) – алтайский осман Потанина

Род *Phoxinus* – голяны

37. *Phoxinus czekanowskii* Dybowski, 1869 – голян Чекановского

38. *Phoxinus lagowskii* Dybowski, 1869 – голян Лаговского (амурский голян)

39. *Phoxinus perenurus* (Pallas, 1814) – озерный голян

40. *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный (речной) голян

Род *Pseudorasbora* – псевдоразборы

41. *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) – амурский чебачок**

Род *Rutilus* – плотвы

42. *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) – плотва

Род *Tinca* – лини

43. *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) – линь

Семейство Catostomidae – Чукучановые

Род *Catostomus* – чукучаны

44. *Catostomus catostomus* (Forster, 1773) – обыкновенный чукучан

Род *Ictiobus* – буффало

45. *Ictiobus cyprinellus* (Valenciennes, 1844) – большеротый буффало*

Семейство Balitoridae – Балиториевые

Род *Barbatula* – усатые гольцы, барбатули

46. *Barbatula toni* (Dybowski, 1869) – сибирский голец-усач

Семейство Cobitidae – Вьюновые

Род *Cobitis* – щиповки

47. *Cobitis melanoleuca* Nichols, 1925 – сибирская щиповка

Отряд SILURIFORMES – СОМООБРАЗНЫЕ

Семейство Siluridae – Сомовые

Род *Parasilurus* – дальневосточные сомы

48. *Parasilurus asotus* (Linnaeus, 1758) – амурский сом*

Отряд GADIFORMES – ТРЕСКООБРАЗНЫЕ

Семейство Lotidae – Налимовые

Род *Lota* – налимы

49. *Lota lota* (Linnaeus, 1758) – налим

Отряд GASTEROSTEIFORMES – КОЛЮШКООБРАЗНЫЕ

Семейство Gasterosteidae – Колюшковые

Род *Pungitius* – многоиглые колюшки

50. *Pungitius platygaster* (Kessler, 1859) – малая южная колюшка**

51. *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) – девятииглая колюшка

Отряд PERCIFORMES – ОКУНЕОБРАЗНЫЕ

Семейство Percidae – Окуневые

Род *Gymnocephalus* – ерши

52. *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ерш

Род *Perca* – пресноводные окуни

53. *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 – речной окунь

Род *Stizostedion* – судаки

54. *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный судак*

Семейство Eleotrididae – Головешковые

Род *Perccottus* – головешковые

55. *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 – головешка-ротан**

Отряд SCORPAENIFORMES – СКОРПЕНООБРАЗНЫЕ**Семейство Cottidae – Керчаковые**

Род *Cottus* – подкаменщики

56. *Cottus poecilopus* Heckel, 1836 – пестроногий подкаменщик

57. *Cottus sibiricus* Kessler, 1899 – сибирский подкаменщик

Род *Leocottus* – песчаные широколобки

58. *Leocottus kesslerii* (Dybowski, 1874) – песчаная широколобка

Род *Paracottus* – каменные широколобки

59. *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874) – каменная широколобка

Род *Triglopsis* – рогатки

60. *Triglopsis quadricornis* (Linnaeus, 1758) – четырехрогий бычок, или рогатка

Эндемики Байкала:**Семейство Cottidae – Керчаковые**

Род *Batrachacottus* – большеголовые широколобки

61. *Batrachacottus baicalensis* (Dybowski, 1874) – большеголовая широколобка

62. *Batrachacottus multiradiatus* Berg, 1907 – пестрокрылая широколобка

63. *Batrachacottus nicolskii*, (Berg, 1900) – жирная широколобка

64. *Batrachacottus talievi* Sideleva, 1999 – широколобка Талиева

Род *Cottocomephorus* – желтокрылки

65. *Cottocomephorus alexandrae* Taliev, 1935 – северобайкальская желтокрылка

66. *Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski, 1874) – желтокрылая широколобка

67. *Cottocomephorus inermis* (Jakowlew, 1890) – длиннокрылая широколобка

Семейство Comephoridae – Голомянковые

Род *Comephorus* – голомянки

68. *Comephorus baicalensis* (Pallas, 1776) – большая голомянка

69. *Comephorus dybowski* Korotneff, 1905 – малая голомянка

Семейство Abyssocottidae – Глубоководные широколобки

Род *Abyssocottus* – глубинные широколобки

70. *Abyssocottus elochini* Taliev, 1955 – елохинская широколобка

71. *Abyssocottus gibossus* Berg, 1906 – белая широколобка

72. *Abyssocottus korotneffi* Berg, 1906 – малоглазая широколобка

Род *Asprocottus* – шершавые широколобки

73. *Asprocottus abyssalis* Taliev et Korjakov, 1947 – глубоководная широколобка

74. *Asprocottus herzensteini* Berg, 1906 – шершавая широколобка Герценштейна

75. *Asprocottus korjakovi* Sideleva, 2001 – широколобка Корякова

76. *Asprocottus parmiferus* Taliev, 1955 – панцирная широколобка

77. *Asprocottus platycephalus* Taliev, 1948 – плоскоголовая широколобка

78. *Asprocottus pulcher* (Taliev, 1948) – осторылая широколобка

Род *Cottinella* – короткоголовые широколобки

79. *Cottinella boulengeri* (Berg, 1906) – короткоголовая широколобка Буленже

Род *Cyphocottus* – горбатые широколобки

80. *Cyphocottus eurytomus* (Taliev, 1955) – ширококрылая широколобка

81. *Cyphocottus megalops* (Gratzianow, 1902) – горбатая широколобка

Род *Limnocottus* – озерные широколобки

82. *Limnocottus bergianus* Taliev, 1935 – плоская широколобка

83. *Limnocottus godlewskii* (Dybowski, 1874) – крапчатая широколобка

84. *Limnocottus griseus* Taliev, 1948 – темная широколобка
85. *Limnocottus pallidus* Taliev, 1948 – узкая широколобка
Род *Neocottus* – рыхлые широколобки
86. *Neocottus thermalis* Sideleva, 2002 – тепловодная широколобка
87. *Neocottus werestschagini* (Taliev, 1935) – рыхлая широколобка
Род *Procottus* – красные широколобки
88. *Procottus gotoi* Sideleva, 2001 – широколобка Гото
89. *Procottus gurwici* Taliev, 1946 – карликовая широколобка
90. *Procottus jeittelesii* (Dybowski, 1874) – красная широколобка
91. *Procottus major* Taliev, 1944 – большая широколобка

Примечание. * – акклиматизанты; ** – случайные акклиматизанты.

Научное издание

Попов Петр Алексеевич

**РЫБЫ СИБИРИ:
распространение, экология, вылов**

Монография

Ответственный редактор В. А. Казанцев

Редактор С. Д. Андреева

Корректор Е. П. Войтенко

Оригинал-макет Ю. В. Бaeвой

Подписано в печать 10.07.2007 г.

Формат 70×100/16. Офсетная печать. Гарнитура Times New Roman.

Усл.-печ. л. Уч.-изд. л. Тираж 300 экз.

Заказ №

Редакционно-издательский центр НГУ
630090, Новосибирск-90, ул. Пирогова, 2