

М.Д. Туманов, Д.С. Воробьев,
В.Г. Мартынов

СИГОВЫЕ РЫБЫ
НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УСЫ
В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО
ЗАГРЯЗНЕНИЯ



Туманов М.Д., Воробьев Д.С., Мартынов В.Г.

Т 83 Сиговые рыбы нижнего течения реки Усы в условиях техногенного загрязнения. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2013. – 204 с.

ISBN 978-5-7511-1786-3

В монографии приводятся данные по морфологии и экологии европейской (*Coregonus albula*) и сибирской (*C. sardinella*) ряпушек, сига (*C. lavaretus*), чира (*C. nasus*), пеляди (*C. peled*), омуля (*C. autumnalis*), нельмы (*Stenodus leucichthys nelma*), воспроизводящихся в нижнем течении р. Усы, крупного притока р. Печора. Рассматривается видовой статус полупроходной и жилой ряпушек. Обсуждаются внутривидовая дифференциация и значение в ихтиоценозах нижнего течения р. Усы и ее правобережного притока р. Колвы полупроходных и жилых форм сиговых рыб.

На основе анализа комплекса биоиндикационных показателей по макрозообентосу, морфологии модельных видов рыб и структуре ихтиоценозов оценивается состояние экосистем водных объектов в зоне крупнейшего аварийного разлива нефти в бассейне нижнего течения р. Усы. Обобщаются оригинальный опыт очистки слабопроточных водосемов от нефтяного загрязнения и результаты лабораторных экспериментов по использованию олигохет в биологической очистке донных отложений от нефтепродуктов.

Для ихтиологов, гидробиологов, специалистов-экологов, изучающих влияние нефтяного загрязнения на водные экосистемы.

УДК 502.747:597553.2

ББК 28.082

Монография издана при поддержке Национального исследовательского Томского государственного университета и ОАО «Томский научно-исследовательский и проектный институт нефти и газа».

Tumanov M.D., Vorobiev D.S., Martynov V.G.The *Coregonus* species of the river Usa downstream in anthropogenic polluted environment. – Tomsk: TSU publishing house, 2013. – 204 p.

Information about morphology and ecology of *Coregonus albula*, *C. sardinella*, *C. lavaretus*, *C. nasus*, *C. peled*, *C. autumnalis* and *Stenodus leucichthys nelma* from downstream of the Usa (tributary of the river Pechora, Russia) is reviewed in the current monograph. Species status of semi-anadromous and non-migratory vendace is considered. Intraspecific differentiation of semi-anadromous and non-migratory forms of the *Coregonus* species and their role in ichthyocenosis of the Usa downstream with its right-bank tributary the Kolva river are discussed.

Ecological state of water ecosystems in the region of the largest emergency oil spill in the Usa downstream basin was evaluated on the base of complex of bioindicative indexes for macrozoobenthos, reference fish morphology and ichthyocenosis structure. Original experience of oil polluted faintly running water objects cleaning and laboratory scale experimental results on Oligochaeta application for biological cleaning of bottom sediments from oil are summarized.

The monograph may be interesting for specialists in the fields of ichthyology, fish industry and environment protection.

ВВЕДЕНИЕ

Река Уса, самый крупный приток р. Печоры, играет важную роль в воспроизводстве ценных промысловых видов рыб. В середине прошлого столетия в бассейне р. Усы в рамках промышленного рыболовства вылавливалось до 80 т рыбы, причем более 60 % приходилось на сиговых рыб и хариуса (Соловкина, 1962, 1975). Кроме того, располагая 26–37 % нерестово-выростных угодий печорского лосося (Мартынов, 1983; Антонова, 1987), уральские притоки р. Усы обеспечивали около 100 т его среднегодовых уловов в нижнем течении р. Печоры.

Широкий спектр экологических условий в пределах бассейна р. Усы способствовал формированию высокого внутривидового разнообразия сиговых рыб, которые представлены различными экологическими формами (Кучина, 1962; Соловкина, 1962, 1975; Сидоров, 1974; Протопопов, 1983а и др.). На нижнее течение р. Усы приходится зона перекрывания их популяционных ареалов. Здесь расположены нерестилища производителей и места нагула молоди как полупроходных, так и жилых популяций сиговых рыб. Вопросы их дифференциации и роли в ихтиоценозах нижнего течения р. Усы, идентификация видового статуса жилой усинской ряпушки до настоящего времени сохраняют актуальность как в теоретическом, так и прикладном аспектах.

Через бассейн р. Усы шло проникновение в водоемы Северо-Восточной Европы сибирских видов рыб, таких как сибирская ряпушка, пелядь, чир, нельма, омуль и ряд других. В связи с этим изучение сиговых рыб р. Усы представляет интерес в зоогеографическом отношении.

Добыча угля, нефти, разработка россыпных месторождений полезных ископаемых в бассейне р. Усы привели не только к усилению вылова рыб, но и к загрязнению среды их обитания. В последнее время водоемы нижнего течения р. Усы испытывают сильное нега-

тивное воздействие в связи с разработкой нефтегазовых месторождений, эксплуатация которых сопровождается аварийными разливами нефти. В условиях антропогенного загрязнения особую актуальность приобретают оценка его воздействия на водные экосистемы уникального лососевого района, каким является нижняя часть усинского бассейна, а также разработка технологий очистки водоемов от нефтяного загрязнения.

Неоценимая помощь авторам в понимании проблем истории развития ледниковых покровов в позднем плейстоцене оказана заведующим лабораторией палеонтологии Института геологии Коми НЦ УрО РАН Д.В. Пономаревым. Ценные замечания высказаны при обсуждении работы Г.П. Сидоровым, В.И. Романовым, Л.В. Лукьянцевой, А.А. Махровым, В.Н. Леманом. Материал по шукке из р. Печоры любезно предоставлен Э.И. Бознаком. Содействие в сборе первичных материалов оказано В.Ш. Камаловым и А. Хейликом. Всем, кто в той или иной мере способствовал подготовке данной работы, авторы выражают искреннюю благодарность.

Глава 1

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БАССЕЙНА РЕКИ УСЫ И РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БАССЕЙНА Р. УСЫ

Река Уса образуется при слиянии рр. Большая и Малая Уса, берущих начало на западном склоне Полярного Урала, течет с северо-востока на юго-запад и впадает в р. Печору на 754 км от ее устья. Длина реки 565 км, площадь водосбора – 93600 км². В бассейне р. Усы расположены 35603 озера общей площадью 1877 км², составляющей 2 % от площади водосбора (Ресурсы поверхностных вод..., 1965).

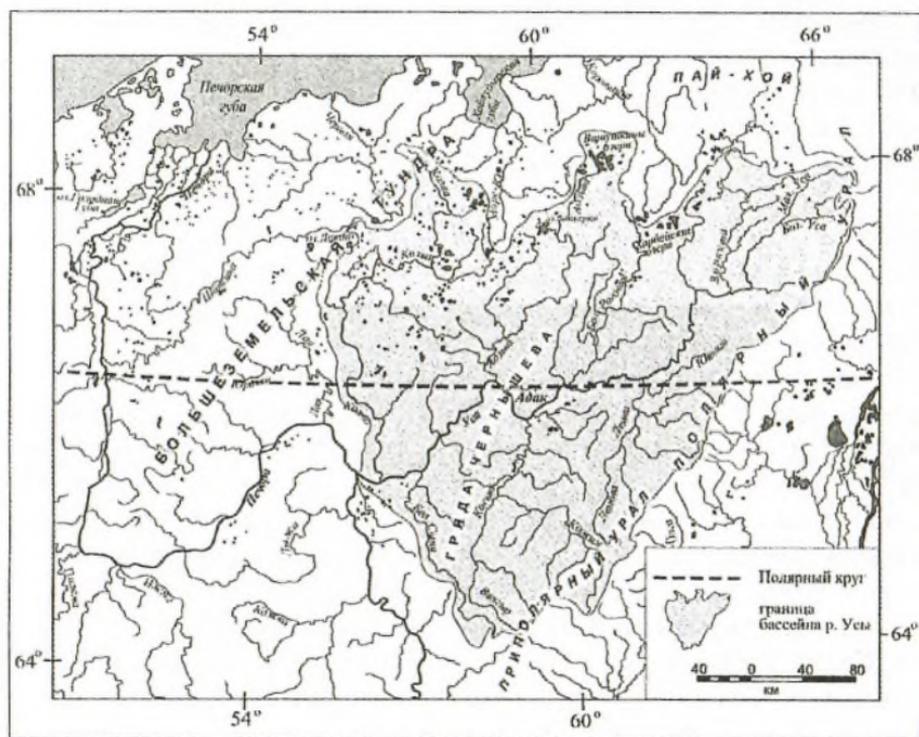


Рис. 1. Схема бассейна р. Усы

Бассейн р. Усы имеет форму несколько вытянутого равнобедренного треугольника, ориентированного вершиной на северо-восток и упирающегося основанием на юго-западе в протяженную излучину р. Печоры (рис. 1). На северо-востоке граница бассейна проходит в пределах Полярного и Приполярного Урала по водоразделу между рр. Печорой и Обью, совпадающему здесь с границей между Европой и Азией, а на северо-западе – по водоразделу невысоких возвышенностей Большеземельской тундры.

Рельеф бассейна р. Усы разнороден по своему характеру (Варсановьева, 1953). Его меньшая по площади левобережная часть представлена средне- и высокогорными образованиями Полярного и Приполярного Урала с вершинами 1200–1800 м и более над уровнем моря, относительно узкой увалистой полосой западного склона Урала с высотными отметками 250–300 м и Печорской (Усинской) равниной. Правобережная часть бассейна приурочена к Печорской равнине, имеющей здесь большей частью низинный, местами плоскоувалистый характер с высотными отметками 50–100 м над уровнем моря. В нижнюю часть бассейна р. Усы в северо-восточном направлении глубоко внедряется гряда Чернышева, представляющая собой низковывсотный отрог Приполярного Урала.

По периметру бассейна р. Усы имеются сквозные долины, через которые в недавнем историческом прошлом могли существовать контакты с соседними речными бассейнами (Зверева, 1962; Кудерский, 1987б). Как отмечает О.С. Зверева (1962, с. 4), «...в крайней северо-восточной части бассейна имеется болотистая низина, соединяющая верховья р. Кары (бассейн Карского моря) с истоком ручья, впадающего в М. Усу. Хорошо выраженной сквозной долиной соединены верховья р. Ельца, притока Верхней Усы, с р. Собью (бассейн р. Оби). Ряд сквозных долин соединяет систему притоков р. Оби с притоками р. Лемвы, впадающей в Усу. От верховьев р. Б. Аранца тянется сквозная долина к р. Б. Сыне. Здесь издавна существует «волоок» – сухопутный проход из бассейна Средней Печоры в бассейн р. Усы». По данным того же автора, левобережные притоки р. Усы – рр. Колва, Косью, Сыня – близко сходятся с истоками ряда правобережных притоков р. Печоры первого и второго порядков. Смежные бассейны рек, скорее всего, сообщались через водораздельные озера. В качестве наглядного примера тому может служить группа водораздельных озер на северо-востоке Большеземельской тундры, из которой в южном направлении вытекают притоки р. Усы рр. Б. Ро-

говая и Сейда, а в северном – р. Кортаиха, впадающая в Байдарацкую губу Печорского моря.

Горная полоса сложена древними изверженными породами, дислоцированными кембрийскими и нижнесилурийскими кристаллическими сланцами. Для увалистой полосы характерны выходы палеозойских пород от силура до верхней перми. Палеозойский фундамент равнинной части бассейна покрыт осадками мезозойских морей, флювогляциальных и древнеозерных отложений (Чернов, 1947; Атлас Коми АССР, 1964).

Коренные породы горной полосы слабо прикрыты четвертичными отложениями: участки ледниковой аккумуляции выражены в межгорных понижениях, в горах же, как правило, представлены разрозненными валунами (Варсановьева, 1953). Малой мощностью характеризуются четвертичные отложения увалистой полосы западного склона Полярного и Приполярного Урала. Наиболее распространен и выражен четвертичный покров равнинной части бассейна. Однако и здесь в долинах рек, особенно левобережных притоков, довольно часто встречаются выходы коренных пород (Чернов, 1947; Варсановьева, 1953; Андреичева, 2002). В бассейне р. Усы отмечены отложения оледенений: «миндельского», максимального «рисского» и постмаксимального «вюрмского (валдайского)», а также межледниковых эпох. Отложения миндельрисской морской трансгрессии известны для бассейна нижнего правобережного притока р. Усы р. Большой Сыни. Отложения же морских трансгрессий ресс-вюрмской межледниковой и последледниковой эпох, имевших место для нижней Печоры, в бассейне р. Усы не отмечены (Чернов, 1947).

Наибольшее распространение в бассейне р. Усы имеет морена максимального «рисского» оледенения, полностью покрывавшего бассейн р. Усы, а также флювиогляциальные и озерные отложения ресс-вюрмского межстадиала, известные во многих местах на р. Усе и ее притоках. Конец межстадиала хорошо маркируется фрагментами скелетов мамонта (Чернов, 1947).

Современная ихтиофауна бассейна р. Усы формировалась по мере дегляциации постмаксимального «валдайского» оледенения. Среди исследователей нет единого мнения о возрасте и границах его максимального распространения (рис. 2). Согласно точке зрения одних авторов, последнее максимальное продвижение ледников произошло в раннесредневалдайское время примерно до 67° с.ш.

(Mangerud et al., 1999; Svendsen et al., 1999, 2004). Центры оледенения, захватывавшего крайний северо-восток Европы, располагались на мелких шельфах Карского и Баренцева морей, а на Урале присутствовали лишь в виде небольших ледников и не смыкались со Скандинавским ледниковым покровом.

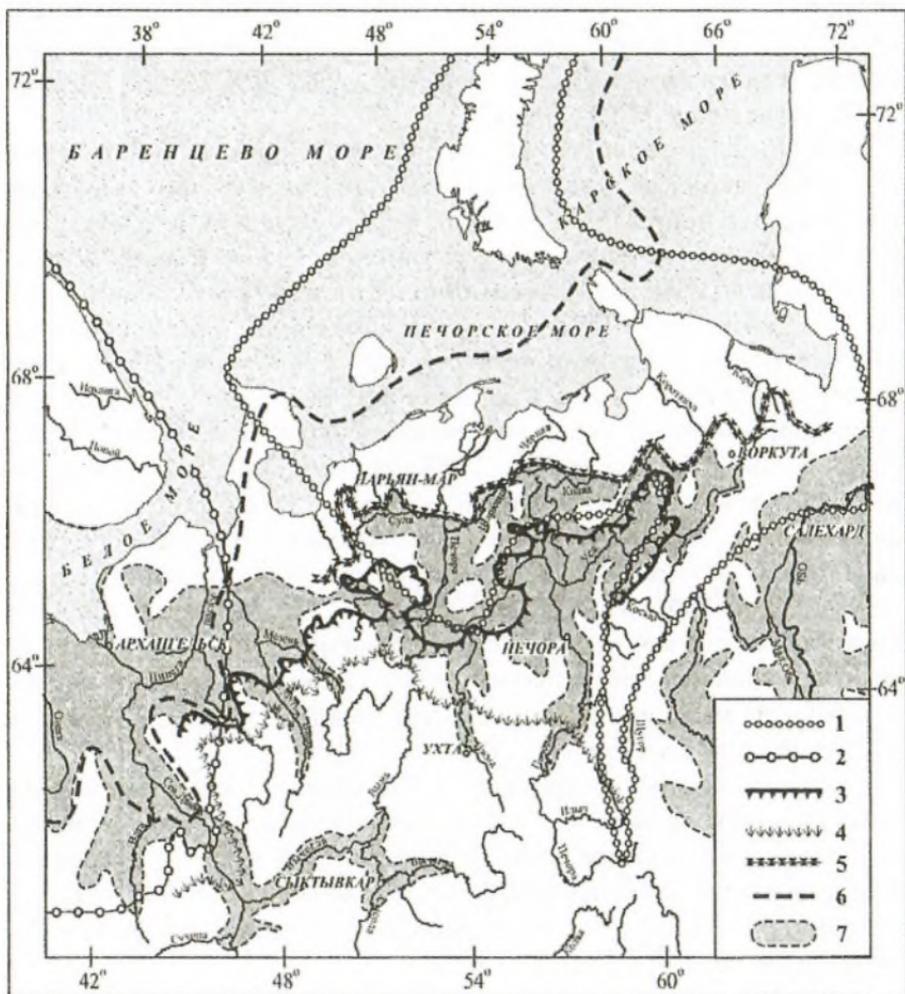


Рис. 2. Реконструкции ледниковых покровов и приледниковых озер в позднем плейстоцене по данным различных авторов:

- 1 – ранний валдай (Величко и др., 2000); 2 – поздний валдай (Величко и др., 2000);
 3 – поздний валдай (Лавров, 1977а–в); 4 – поздний валдай (Арсланов и др., 1987);
 5 – средний-ранний валдай (Mangerud et al., 1999); 6 – поздний валдай (Mangerud et al., 1999; Svendsen et al., 1999, 2004); 7 – приледниковые озера (Mangerud et al., 2001а, б)

На существование ранневалдайского шельфового ледника, который не соединялся со Скандинавским ледниковым покровом, указывают А.А. Величко с соавт. (2000). Конфигурация этого ледника предполагает разгрузку водотоков бассейна р. Печоры в бассейн Белого моря.

Другими же авторами возраст последнего максимального оледенения в регионе датируется поздним валдаем (Лавров, 1977а–в; Арсланов и др., 1980, 1987). При этом сливались потоки льда с Кольского полуострова и прилегающих частей Баренцева моря (Кольско-Мезенский ледниковый поток), Баренцева моря и района нижнего течения р. Печоры (Баренцевоморско-Печорский ледниковый поток), юго-восточной части Баренцевоморского шельфа, островов Новой Земли и северной части Урала (Новоземельско-Колвинский ледниковый поток).

Подпрудное приледниковое озеро (оз. Коми) реконструируется на Европейском северо-востоке в раннесредневалдайское время, когда сток северных рек был перекрыт ледником с центром на шельфе Карского и Баренцева морей (Mangerud et al., 2001a, б, 2004; Maslennikova, Mangerud, 2001; Astakhov, 2004, 2006). При этом разгрузка этого бассейна происходила через Белое море в бассейн Балтийского моря. В дальнейшем, около 20 тыс. лет назад, во время последнего ледникового максимума Скандинавский ледниковый щит перекрыл сток Северной Двины и разгрузка данного приледникового озера происходила в бассейны Балтийского моря – Волги. На крайне вероятную связь бассейнов Печоры и Оби в среднем валдае во время деградации ледника с центром на шельфе указывают Мангеруд с соавт. (Mangerud et al., 2004).

Бассейн р. Усы располагается в пределах трех ландшафтных зон: крайнесеверной таежной, лесотундровой и тундровой, представленных в пределах бассейна примерно равными долями. Более 40 % бассейна, практически вся его тундровая часть, лежит за Полярным кругом в зоне распространения вечной мерзлоты (Лашенкова, 1964). Географическое положение бассейна в высоких широтах и удаленность от Атлантического океана определяют суровость климата, возрастающую по мере продвижения на северо-восток. Продолжительность периода со среднесуточной температурой воздуха выше 0 °С снижается от 150 дней в нижней по течению равнинной части бассейна до 120 дней и менее в его северо-восточной части в пределах Приполярного и Полярного Урала. Соответственно продолжитель-

ность безморозного периода изменяется от 80 до 60 дней, а суммы температур воздуха за период с устойчивой температурой выше 10 °С – от 1000 до 200 и менее (Овчинникова, 1964а, б). Годовые суммы осадков возрастают от 250 мм в крайней нижней части бассейна р. Усы до 550 мм и более в крайней восточной части на Приполярном Урале. В результате накопление воды в снежном запасе крайних восточных районов левобережной части бассейна доходит до 220 мм в год, что примерно вдвое превышает соответствующие показатели для правобережья (Вяткина, 1964).

Ледостав обычно наступает в конце октября – начале ноября, причем на реках юго-западной части бассейна на 10–15 дней позже. Ледоход приходится на июнь, но в юго-западной части бассейна начинается на 10–15 дней раньше, чем в северо-восточной (Филенко, 1964). Таким образом, средняя продолжительность периода открытой воды на реках в разных частях бассейна изменяется в пределах от 4 до 3 мес.

Верхние течения р. Усы и ее левобережных притоков расположены в пределах Горноуральского гидрологического округа, большая же часть бассейна – в пределах Нижнепечорского гидрологического округа, характеризующегося более низким значением подземного питания рек: 5–10 и 15–20% соответственно. Преобладание во всех реках снегового питания (55–80%) обуславливает приуроченность максимума годового стока к июню. Для рек бассейна характерен осенний паводок (сентябрь–октябрь), обусловленный дождями, обеспечивающими 15–25% их питания (Братцев, 1955; Братцев, Вяткина, 1955, 1964).

Воды всех рек бассейна относятся к гидрокарбонатно-кальциевому типу с минерализацией в верхних течениях левобережных притоков р. Усы до 100 мг/л и ниже и минерализацией 100–150 мг/л на остальной части бассейна. Исключение составляют районы Воркутинского и Интинского угольных бассейнов, где минерализация рр. Воркуты и Инты достигает 200–250 мг/л. Слабоминерализованные воды бассейна р. Усы имеют близкую к нейтральной реакцию среды (рН 6,8–8,2) и высокое (105% и выше от нормы) содержание кислорода (Власова, 1962).

Гидрография. Е.Ф. Станкевич (1956) указывает, что на Европейском северо-востоке гидрографическая сеть была выработана к концу ресс-вюрмского межледниковья, и после отступления постмаксимального оледенения реки заняли старые долины.

Реки Малая и Большая Уса, образующие при слиянии р. Усу, имеют горный характер. На протяжении примерно 100 км р. Уса сохраняет горные черты, а затем обретает равнинный облик. При под-

ходе к гряде Чернышева р. Уса меняет направление под углом в 90° с северо-восточного на северо-западное, пересекает гряду в крест простирания пород, а по выходе за ее пределы вновь течет в северо-восточном направлении.

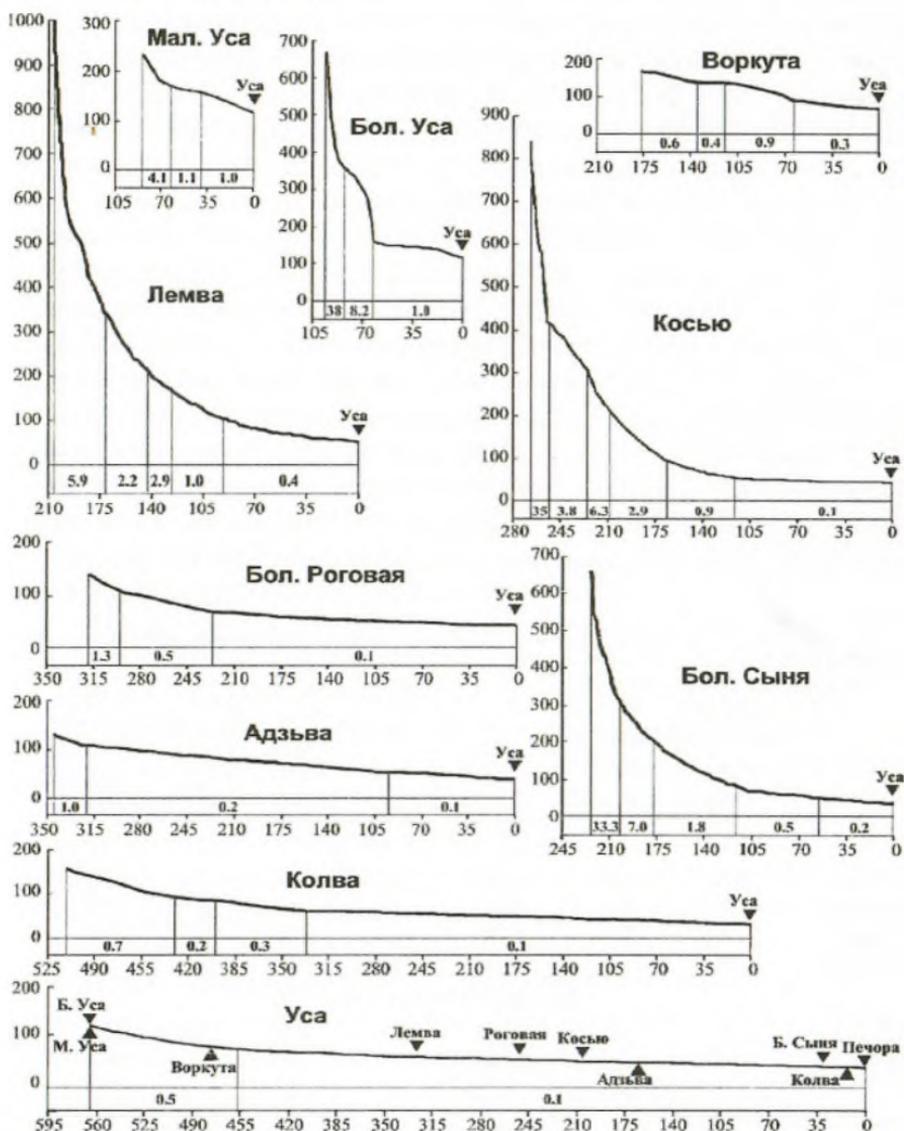


Рис. 3. Продольные профили главных рек бассейна р. Усы.

По оси ординат – высота над уровнем моря, м; по оси абсцисс – расстояние от устья, км; над осью абсцисс – средний уклон, ‰. На продольном профиле р. Усы обозначены места владения левых ▼ и правых ▲ притоков

В связи с особенностями геоморфологии право- и левобережные притоки р. Усы существенно отличаются по своим характеристикам, в первую очередь удельными уклонами русел (рис. 3) и степенью озерности водосборов (табл. 1). Продольные профили левобережных усинских притоков имеют выраженный вогнутый характер. Удельные уклоны русел рек в горной полосе Урала достигают 20–30%. Их верхние и частично средние течения имеют типично горный или полугорный характер. В пределах Уральских гор течение рек стремительное (до 2,8 м/с), русло каменистое с множеством мелких порогов, чередующихся с короткими и относительно глубокими плесами. В области полосы увалов плесовые участки начинают преобладать по длине над порожистыми, и в нижнем течении в пределах Печорской равнины левобережные притоки приобретают равнинный характер. Однако даже в равнинных условиях эти реки значительно отличаются от правых притоков более развитыми долинами, поймами и речными террасами, а также относительно устойчивым гидрологическим режимом (Зверева, 1962). Большинство озер в бассейнах горных рек Приполярного и Полярного Урала небольших размеров. Озерность водосборов левобережных притоков р. Усы не превышает 1,0 %.

Таблица 1

Гидрологические характеристики основных притоков р. Усы

Река	Средний уклон, м/км (%)	Длина, км	Площадь водосбора, км ²	Протоки длиной менее 10 км		Озера на водосборе		
				кол-во	общая длина, км	кол-во	общая площадь	
							км ²	%
Левобережные притоки								
Б. Уса	5,78	98	2030	29	76	589	18,4	0,9
Лемва*	4,59	180	9650	80	235	2080	50,6	0,5
Косью	2,99	259	14800	124	356	2027	77,6	0,5
Б. Сыня	2,79	206	4040	104	280	184	5,83	0,1
Правобережные притоки								
М. Уса	1,37	83	1420	39	136	465	21,9	1,5
Воркута	0,55	182	4550	92	273	2001	69,6	1,5
Б. Роговая	0,23	311	7200	81	215	4032	197	2,7
Адзьва	0,26	334	10600	281	690	5332	353	3,3
Колва	0,25	564	18100	311	762	12397	821	4,5

Примечание. Таблица составлена по: Ресурсы поверхностных вод..., 1965. Средние уклоны определены по картам масштабом 1:100 000. * – с Большой Лемвой.

Большинство правобережных притоков р. Усы берут начало из тундровых озер. Их продольные профили носят уплощенный характер, и удельные уклоны даже в верховьях не превышают 1,4 ‰.

Озерность водосборов в несколько раз превышает таковую левобережных притоков и в бассейне р. Колвы достигает 4,5 %. Наряду с многочисленными мелкими озерами в бассейнах всех правобережных усинских притоков имеются крупные тундровые озерные водоемы (Голдина, 1972), имеющие важное рыбохозяйственное значение (Сидоров, 1974).

В бассейне р. Б. Роговой располагается система Подимейских озер, в бассейне р. Сейды – Харбейских озер, р. Адзьва берет начало из крупной системы Вашуткиных озер, верхнее и среднее течение нижнего правобережного притока р. Колвы приурочено к целой озерной стране в пределах восточной части Большеземельской тундры. В руслах правобережных притоков преобладают плесовые участки со спокойным течением, песчаными, часто заиленными грунтами. На участках с повышенными скоростями течения – песчаные грунты с примесью гравия и мелкой гальки. Широко развита сеть водотоков второго и более высокого порядка, представленных обычно системой мелких и средних озер, соединенных между собой узкими протоками и сообщающихся с рекой.

Общая минерализация вод р. Усы в основном носит бикарбонатно-кальциевый характер и существенно меняется в разных районах бассейна. Повышение минерализации за счёт грунтовых вод проявляется в местах выхода коренных пород, где реки пересекают полосу увалов западного склона Приполярного Урала и гряды Чернышева (Власова, 1962, 1988). Повышению минерализации способствуют также выходы подмерзлотных вод. Большинство крупных правых притоков р. Усы (рр. Воркута, Бол. Роговая, Адзьва, Макариха) целиком или частично расположены за Полярным кругом в зоне распространения вечной мерзлоты и отличаются повышенной минерализацией. Подмерзлотные и межмерзлотные воды, питающие их, вызывают сезонные колебания минерализации воды. Например, в р. Воркуте – от 1,56 мг-экв/л летом до 24,4 мг-экв/л зимой. В минерализации вод рр. Б. Роговая и Адзьва большую роль играют грунтовые воды коренных пород гряды Чернышёва. Наиболее минерализованы воды р. Макариха – 4,08 мг-экв/л (Толмачёв, 1946 – здесь и далее цит. по: Зверева, 1962). По сравнению со всеми правыми притоками воды р. Колвы имеют низкую минерализацию – 1,68 мг-экв/л. В.А. Толмачёв

(1946) объясняет этот факт тем, что бассейн р. Колвы отличается высокой степенью заболоченности и равнинным характером поверхности, позволяющим реке дренировать лишь верхние горизонты грунтовых вод, залегающих в четвертичных отложениях. С этим же связана более высокая окисляемость воды р. Колвы – 10,9–17,66 мг O_2 /л.

Высокое содержание растворённого в воде кислорода летом (105% и выше от нормы) и отсутствие его зимнего дефицита указывают на хорошую аэрацию усинских вод (Власова, 1962, 1988). Содержание в воде углекислоты (2–10 мг CO_2 /л) незначительно, а иногда и полностью отсутствует. Уровень pH воды в р. Усе в целом носит слабощелочной или же нейтральный характер.

Содержание растворённого железа в р. Усе незначительно – от 0,3 до 0,65 мг/л в зависимости от сезона, по данным Т.А. Власовой (1962), от 0,06 до 0,49 мг/л в летнее время. В нижнем течении реки наблюдается повышение содержания железа – до 1,05–1,30 мг/л, что объясняется поступлением здесь значительного количества болотных вод.

Болотные воды Усинской древнеозёрной низины и низкоминерализованные воды р. Колвы понижают уровень минерализации в р. Усе до 1,64 мг-экв/л в её нижнем течении. Повышение уровня минерализации воды в р. Усе наблюдается ниже впадения рр. Б. Роговая (2,88 мг-экв/л) и Адзьва (2,20 мг-экв/л). Низкая биопродуктивность отдельных участков рр. Усы и Колвы, а также тундровых надпойменных озёр в их долинах обусловлена отсутствием достаточного минерального питания (Попова, 1959а, б; Зверева, 1962). Дополнительное минеральное питание ниже впадения р. Адзвы способствует развитию в этом месте разнообразного в видовом отношении и богатого по количеству фитопланктона, зоопланктона, бентоса (Зверева, 1962): достаточная минерализация воды в районе с. Абезь, по-видимому, не влияет на биопродуктивность. Зоопланктон и фитопланктон в этом районе бассейна р. Усы развиты слабо, что может быть связано с какими-то другими причинами. Мозаичность биологической продуктивности рек и озёр бассейна р. Усы определяется разнообразием химизма его поверхностных вод, который сформировался под воздействием физико-географических условий и особенностей гидрогеологии района, во многом зависящих от четвертичной истории формирования его поверхности.

1.2. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ РЫБ В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ Р. УСЫ

В последнее время бассейн нижнего течения р. Усы подвергается антропогенному загрязнению. В данном разделе дается характеристика нативных гидрологических условий, воздействие же антропогенных факторов на среду обитания рыб данного района рассматривается в 6-й главе.

В соответствии с ботанико-географическим районированием (Юдин, 1954) район наших исследований в нижнем течении р. Усы относится к подзоне предтундровых редколесий Кольско-Печорской подпровинции Североευропейской таежной провинции Евразийской таежной области.

Около 20% равнинно-низинного рельефа района занимают болота, преимущественно верховые. На тундровые группировки, представленные ерниковыми и реже мохово-лишайниковыми, на песчаных почвах лишайниковыми тундрами, приходится до 5% площади. Разреженные еловые, березовые, елово-березовые и лиственничные леса занимают более 70% площади, наиболее часто встречаясь вблизи речных долин и на склонах холмов.

В пределах распространения нерестилищ полупроходных сиговых рыб в русле нижнего течения р. Усы можно выделить плесы, перекаты, а также связанные с руслом придаточные водоемы. Ширина русла р. Усы от впадения р. Пашпияню до устья увеличивается от 700 до 1100 м. При этом ширина плесовых элементов русла, обычно приуроченных к излучинам реки, в среднем превышает таковую перекатов примерно на 200–500 м. На перекатах преобладают глубины 0,5–1,5 м, на плесовых участках – 2–6 м. Максимальные глубины, составляющие в меженный период 9 м, отмечены для плесов на 8–9 км (район о-ва Дибож) и 20–22 км выше устья (район пос. Парма).

В среднем скорость течения на плесовых участках примерно в два раза ниже, чем на перекатах. На перекатах поверхностная скорость течения обычно составляет 0,3–0,4 м/с. Грунты на перекатах верхней части рассматриваемого участка нижнего течения р. Усы гравийно-галечниковые с небольшой примесью песка, стабильные. По мере приближения к устью доля песчаной фракции в грунте перекатов возрастает, и после впадения р. Колвы песчаные грунты становятся доминирующими. Грунты плесовых участков сложены более мелкими фракциями: в верхней части рассматриваемого участка в их составе преобладают мелкий гравий и песок. По мере прибли-

жения к устью доля песка возрастает, и на протяжении нескольких десятков километров от устья грунт на плесах становится песчаным (прил., рис. 1).

Придаточные водоемы русловой части р. Усы в ее нижнем течении представлены преимущественно заостровными курьями, характеризующимися различной степенью проточности: от полностью замкнутых до слабопроточных. Однако на период весеннего половодья курьи становятся проточными. Грунт русловых придаточных водоемов большей частью песчаный, покрытый илом. В межень в курьях развивается водная растительность, представленная в основном рдестами, кувшинкой и хвощом.

Река Колва течёт среди ледниковых и флювиогляциальных отложений (Ламакин, 1948) и имеет типичный облик правобережных притоков р. Усы. Вытекая из системы озёр, расположенных на южных склонах Большеземельской гряды севернее 68° с.ш., р. Колва впадает в р. Усу на 20-м км от её устья. Поверхность бассейна р. Колвы характеризуется значительной заболоченностью, северная часть его расположена в зоне вечной мерзлоты.

Хотя река имеет равнинный характер, но примерно в 7 км от устья имеется перепад со стабильным галечниково-гравийным грунтом. Наличие местного базиса эрозии говорит о том, что горизонтальный профиль дна р. Колвы не выработан окончательно, что характерно для молодых рек (Попова, 1959а). Средние меженные скорости течения от 0,3 м/с на плесах до до 0,7 м/с на перекатах. Средняя ширина русла реки на участке, где проводились наши исследования (от устья до 14 км), изменялся от 110 до 300 м в меженный период. Левый коренной берег высокий (6–12 м), покрытый смешанным лесом с песчано-галечным склоном, тогда как противоположный берег обычно пологий, песчаный. Дно реки преимущественно песчаное с примесью гравия и гальки, местами заиленное (прил., рис. 2). На перекатах преобладает галька, встречаются крупные камни. Глубина реки на перекатах небольшая (0,3–1,5 м), на плёсах значительная (до 4 м). Придаточные русловые водоемы в нижнем течении р. Колвы практически отсутствуют, исключение составляют небольшие приустьевые курьи притоков.

Притоки р. Колвы в пределах района исследований в основном представлены небольшими ручьями протяженностью до 50 км. Из них средним по протяженности является руч. Воргаёль, который впадает в р. Колву с левой стороны на расстоянии 150 км от устья. Правый ру-

кав ручья имеет протяженность 8,5 км и соединяет р. Колву с системой озер Щучьих (прил., рис. 3). Наши исследования проводились на четырех озерах, расположенных в зоне нефтяного загрязнения (рис. 4). После аварий 1994–1998 гг. вследствие строительства гидрозатвора на руч. Воргаэль в 2 км выше его устья рыбное население озер оказалось в изоляции от магистрального русла р. Колвы.

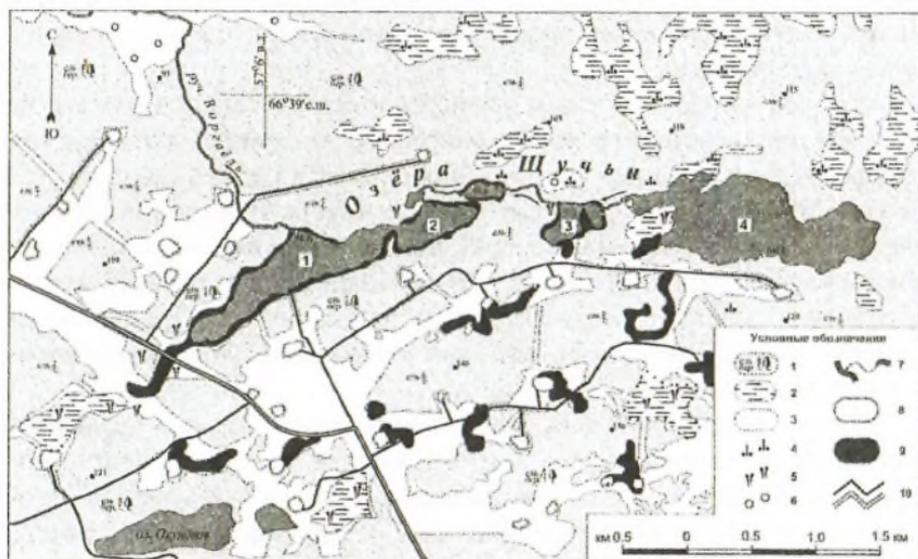


Рис. 4. Схема озер Щучьих (1–4) и их водосбора:

- 1 – лесной массив; 2 – болото; 3 – нарушенные территории; 4 – моховая растительность;
 5 – травянистая растительность; 6 – редколесье; 7 – водные объекты;
 8 – технологические площадки; 9 – нефтеразливы;
 10 – автодороги с различным покрытием

Озера Щучьи представляют собой систему термокарстовых слабопроточных озер со стоком в западном направлении, связанных между собой протоками, ширина которых изменяется в пределах от 1 до 5 м. Площади озер I–IV в летнюю межень равны соответственно 0,54; 0,16; 0,08; 0,90 км². Общий уклон водного зеркала озер составляет 0,4 ‰, протяженность – около 5 км.

Дно озер большей частью песчано-илистое с небольшой примесью глины и покрыто мощным слоем детрита. В районе истока руч. Воргаэль толщина илистых отложений уменьшается и песчано-илистый грунт сменяется песчаным.

Озера мелководные, в центральной части озер преобладают глубины 1,5–2 м, наибольшие глубины достигают 5–7 м. На территории

водосбора озер преобладают еловые и березово-еловые леса и редколесья. Незалесенные территории представлены в основном хвоцево-осоково-моховыми болотами и в меньшей степени верховыми болотами с травяно-кустарничково-лишайниково-моховыми сообществами. С южной и юго-восточной стороны большая часть прилегающей к озерам территории механически нарушена и загрязнена нефтью в результате технологических процессов разработки и эксплуатации объектов нефтяных месторождений, а также аварийных нефтеразливов.

Гидрологический режим бассейна нижнего течения р. Усы определяется доминированием снегового и дождевого питания. Вскрытие рек ото льда обычно происходит во второй декаде мая, а ледостав наступает в первой декаде ноября. Пик весеннего половодья приходится на первую половину июля. В июне–июле происходит спад весенних вод. Меженный период обычно длится с середины июля до конца августа. В августе и сентябре обильные осадки обычно вызывают осенний паводок, и объём стока вновь увеличивается.

Зимой наблюдается самый низкий объём стока. Характеры уровневых режимов рр. Усы и Колвы в основном совпадают (рис. 5). Межгодовые различия в пиках весенних уровней воды достигают 4 м, а осенних паводков – 1,7 м, что приводит к межгодовой изменчивости гидрологических условий на нерестилищах в первом случае весенне-, а во втором – осенненерестующих рыб. Уровни летней межени также подвержены межгодовой изменчивости и положительно связаны с количеством осадков, выпадающих в летний период. Высокие уровни относительно короткого весеннего половодья и низкая летняя межень наблюдаются в жаркие сухие годы. В годы с прохладным дождливым летом весеннее половодье растягивается во времени и устанавливается высокая летняя межень. Уровни осенних паводков зависят от интенсивности дождей перед ледоставом (Атлас Республики Коми..., 1997).

Прогрев воды в нижнем течении рр. Усы и Колвы до 5 °С в среднем наступает в первой декаде июня, а охлаждение – в последней декаде сентября. Максимальный прогрев воды наблюдаются в июле–августе (рис. 6). Среднесуточные показатели температуры воды в годы с жарким сухим летом могут достигать 23 °С (Гидрологическая изученность..., 1969).

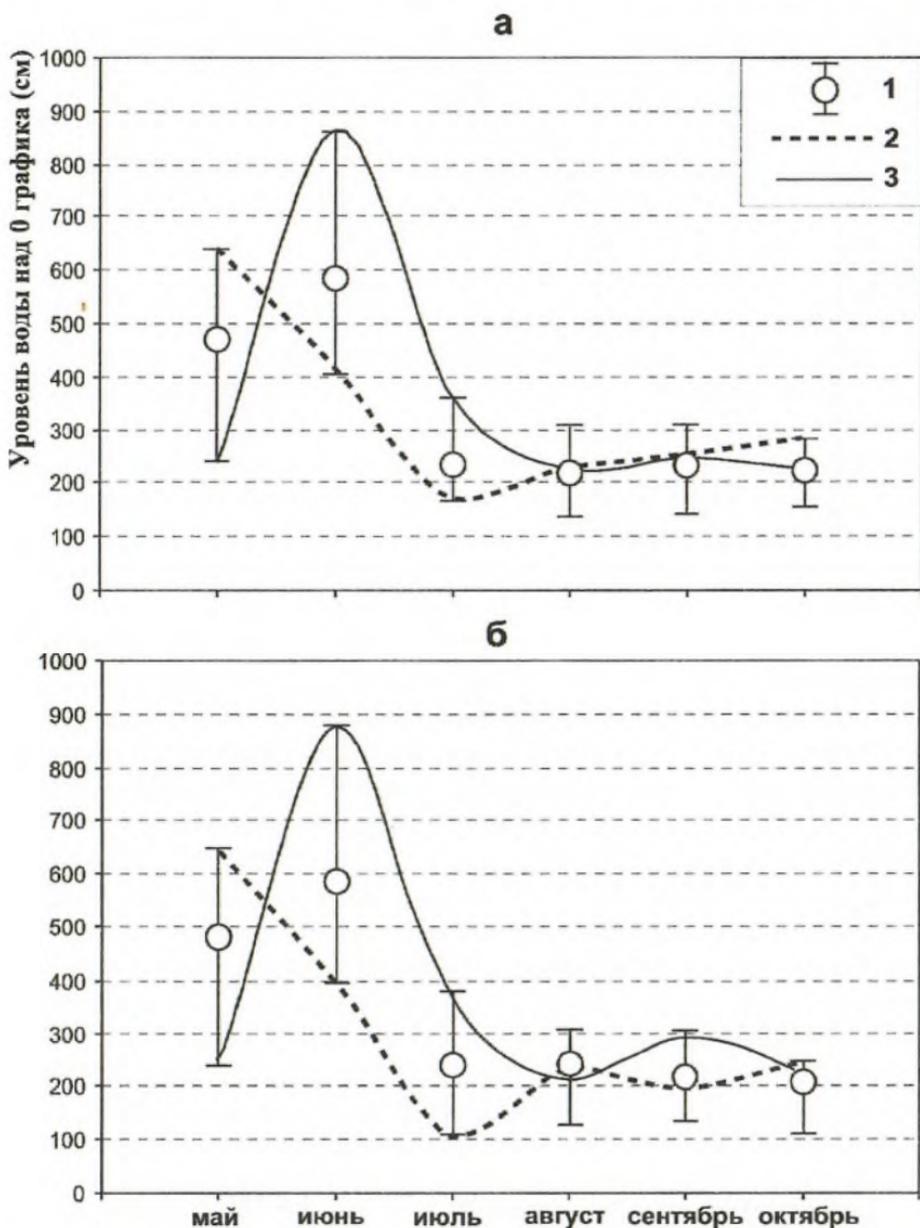


Рис. 5. Среднемесячные уровни воды в нижнем течении р. Колвы (а – с. Колва) и р. Усы (б – г. Усинск) в период открытого русла (по данным ГМС):

1 – средние многолетние значения и межгодовые колебания уровня воды в период с 1998 по 2002 г.; 2 – в маловодный 2000 г.; 3 – в многоводный 1999 г.

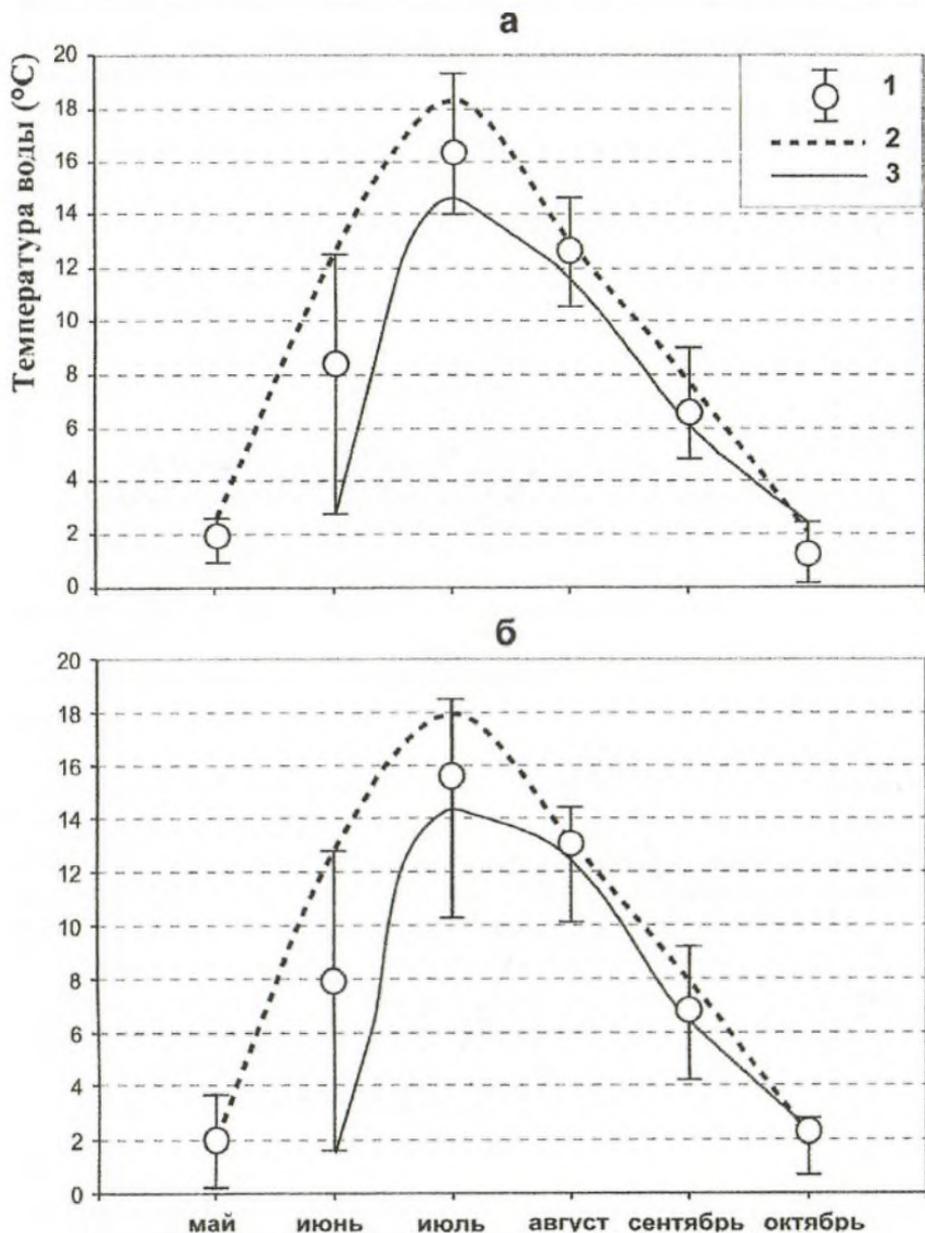


Рис. 6. Среднемесячные температуры воды в нижнем течении р. Колвы (а – с. Колва) и р. Усы (б – г. Усинск) в период открытого русла (по данным ГМС): 1 – средние многолетние значения и межгодовые колебания температуры воды в период с 1998 по 2002 г.; 2 – в теплый по температурным условиям 2000 г.; 3 – в холодный 1999 г.

Глава 2

ИЗУЧЕННОСТЬ РЫБ БАСЕЙНА РЕКИ УСЫ

Первые сведения о рыбах бассейна р. Усы датируются второй половиной XIX в. Данные о характере промысла нельмы, чира, пеляди и сига приводятся в дневнике В.И. Литвина (1853), совершившего поездку на р. Печору в 1840–1843 гг. (цит. по: Сидоров, 1974). Материалы, отражающие историю рыбного промысла на р. Усе, содержатся в дневнике путешествия В.Н. Латкина на Печору в 1851 г. (цит. по: Соловкина, 1962). В 1907 и 1908 гг. некоторые водоемы Усинского бассейна обследовал А.В. Журавский (1909), который отмечал чрезвычайно высокую рыбопродуктивность р. М. Сыня и привел описание ряда озер северной части бассейна.

Рыбохозяйственные исследования в регионе были продолжены в советский период российской истории. В работах ряда авторов, исследовавших состояние рыболовства в Печорском крае, указывалось, что его слабое развитие связано с удаленностью главных промысловых водоемов, в частности крупных озер в бассейнах правобережных притоков р. Усы, от населенных пунктов и слабым развитием транспортной инфраструктуры (Скворцов, Васильев, 1929; Есипов, 1938 и др.). В этих работах основное внимание уделялось рассмотрению перспектив промыслового использования рыбных ресурсов, их же биологическая составляющая была незначительна. В 1942 г. сотрудники Коми филиала АН СССР Н.А. Остроумов и Е.С. Кучина провели кратковременное рекогносцировочное обследование нижнего течения р. Усы до с. Абезь. Относительно небольшие материалы по биологической характеристике рыб, полученные в этой экспедиции, были опубликованы позднее (Зверева и др., 1953).

Таким образом, вплоть до второй половины прошлого века данные о рыбах бассейна р. Усы были представлены крайне бедно. С 1953 по 1956 г. Коми филиалом АН СССР организуются комплексные исследования р. Усы и ее притоков с привлечением ихтиологов, гидробиологов и гидрохимиков. Предпосылкой к проведению этих работ послужило хозяйственное освоение региона, востребовав-

шее изучение рыбных ресурсов р. Усы в интересах народного хозяйства. Результаты четырехлетних исследований явились основой целого ряда публикаций, существенно расширивших наши представления не только о видовом составе, экологии и хозяйственном использовании усинских рыб, но и об особенностях их кормовой базы и абиотических условиях обитания. Гидрохимическими (Власова, 1962), гидробиологическими (Попова, 1959а, б, 1962) и ихтиологическими (Соловкина, 1956, 1959, 1960, 1962; Кучина, 1956, 1962, 1971; Кучина, Соловкина, 1959) исследованиями была выявлена мозаичность биологической продуктивности среднего и нижнего течения р. Усы и ряда ее притоков, обусловленная локальными особенностями гидрохимического состава вод и условиями формирования речной сети в четвертичный период (Зверева и др., 1962). Было показано, что наибольшей рыбопродуктивностью отличается участок р. Усы от впадения р. Адзвы до впадения р. Сыни, где в основном концентрировался промышленный лов рыб (Соловкина, 1962). Наименьшей биологической продуктивностью отличаются низовья р. Усы и ее нижний правый приток р. Колва (Попова, 1959а; Зверева и др., 1962). Л.Н. Соловкиной (1962) были получены данные, подтверждавшие предположение Н.А. Остроумова (1953) о наличии в р. Усе местной ряпушки. Этим же автором приводятся интересные материалы по характеру нерестилиц, срокам, температурным порогам нереста и плодовитости пеляди, ряпушки, сига и омуля (Соловкина, 1959).

Практическим результатом исследований явилась оценка промысловых возможностей среднего и нижнего течения р. Усы. В частности, отмечалось недоиспользование запасов полупроходной ряпушки и пеляди и, наоборот, подчеркивалось напряженное состояние запасов сига, связанное с хищническим ловом мелкочейными неводами его молоди, сдаваемой на заготовительные пункты под видом «ряпушки». Следует подчеркнуть, что в начале второй половины прошлого столетия исследователи нижнего и среднего течения р. Усы не рассматривали техногенное загрязнение поверхностных вод ввиду его практически полного отсутствия в районе исследований на тот период. Частные публикации были обобщены авторами в коллективной монографии под редакцией О.С. Зверевой «Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы» (1962). Материалы проведенных исследований сохранили свое значение до настоящего времени как пример комплексного проведения гидробиологических исследований и как свое-

образный репер, характеризующий состояние водных экосистем р. Усы до начала интенсивного антропогенного воздействия на них.

Начиная с 1960 и по 1968 г., коллектив гидробиологов Коми филиала АН СССР проводит исследования на крупных озерных системах Большеземельской тундры, расположенных в верховьях правобережных притоков р. Усы. Результаты ихтиологических исследований озерных водоемов, имеющих большое рыбопромысловое значение, опубликованы в ряде статей (Сидоров, 1965, 1974, 1976; Соловкина, Сидоров, 1965; Соловкина, 1966; Кучина, Соловкина, 1970). Е.С. Кучиной и Л.Н. Соловкиной (1970) показано, что по ряду морфологических и биологических показателей озерная ряпушка Большеземельской тундры ближе к европейскому виду. Г.П. Сидоровым (1965, 1974), обследовавшим 27 озер Вашуткинской, Подимейской и Харбейской групп, приводятся данные по морфологии и биологическим особенностям озерных популяций рыб и рассматриваются вопросы их рациональной эксплуатации. За последующий период относительно небольшие материалы по морфологии усинского сига можно найти в статье Н.К. Протопопова (1983б).

В период с 1981 по 1987 г. на притоке р. Усы третьего порядка р. Кожим проводятся исследования по оценке влияния разработки россыпных месторождений золота на гидробионтов горной лососевой реки (Сидоров и др., 1989, 1990; Шубина, Лоскутова, 1994). В результате этих исследований было показано катастрофическое влияние повышенного содержания взвесей на водных беспозвоночных и рыб в масштабе целой реки, получены новые материалы по генетической структуре европейского, сибирского хариусов и их гибридов в зоне перекрытия ареалов (Шубин, Захаров, 1984).

Уральские притоки р. Усы и озера, преимущественно горные, обследовались В.И. Пономаревым с соавт. (Пономарев, Юркин, 1996; Пономарев, 2008). В результате этих работ дополнены и для ряда водоемов левобережной части бассейна р. Усы детализированы данные о видовом составе рыб, а также получены материалы по биологической структуре ряда популяций арктического гольца горных озер западного склона Приполярного Урала.

Таким образом, к концу прошлого века были накоплены достаточно обширные материалы по распространению, морфологии, популяционной биологии рыб бассейна р. Усы, их хозяйственному значению и состоянию запасов. Для нижнего течения р. Усы данные вопросы с той или иной степенью полноты были рассмотрены еще в конце 60-х годов прошлого века. Однако следует отметить, что сравнительный анализ

морфологических показателей рыб проводился исследователями того времени без использования современных методов статистического анализа и зачастую основывался на малочисленных выборках. В результате целый ряд вопросов, связанных с популяционной организацией сиговых рыб, обитающих на разных стадиях жизненного цикла в нижнем течении р. Усы, оставался открытым. В первую очередь это относится к оценке степени обособленности туводных форм сиговых рыб от полупроходных. Открытым оставался вопрос видовой принадлежности полупроходной и жилой усинских ряпушек.

Между окончанием работ наших коллег и началом проведения наших исследований в нижнем течении р. Усы лежит временной отрезок в 50 лет. За этот период произошли существенные изменения в условиях обитания рыб и состоянии их популяций. Первые работы, отмечавшие загрязнение вод в бассейне р. Усы промышленными и бытовыми стоками, относятся к Интинскому (Зверева, 1957) и Воркутинскому (Хохлова, 1986, 1994а, б) промышленным угледобывающим центрам, начавшим формироваться в верхней северо-восточной части бассейна р. Усы в 30-е годы прошлого столетия. В 70-е годы в нижней юго-западной части бассейна реки начинается промышленное освоение Усинского нефтяного месторождения, а в 80-е, как отмечено нами выше, – разработка россыпных месторождений золота дражным методом на р. Кожим.

Исследования гидробионтов и среды их обитания в нижнем течении р. Усы интенсифицируются со второй половины 90-х годов прошлого века в связи с изучением последствий крупнейшего аварийного разлива нефти на Усинском нефтяном месторождении осенью 1994 г. В работах принимает участие целый ряд исследователей из различных организаций. В их публикациях оцениваются характер и уровень загрязнения водоемов нижнего течения р. Усы (Баренбойм и др., 2000; Лукин и др., 2000; Оберман и др., 2004; Муляк, Иванов, 2004; Поздеев, 2006 и др.), а также его влияние на сообщества беспозвоночных зоопланктона, бентоса (Шубин и др., 2000; Фефилова и др., 2002; Лоскутова, Фефилова, 2004; Лоскутова, 2008 и др.) и рыб (Туманов, Шубин, 1999; Лукин и др., 2000; Захаров и др., 2002; Туманов, 2002а, 2010; Туманов, Мартынов, 2010; Лушников и др., 2004; Новоселов, 2006; Новоселов и др., 2006; Воробьев и др., 2008 и др.). Данные, содержащиеся в этих публикациях, представляют несомненный интерес для обобщения в рамках проводившегося нами мониторинга за состоянием ихтиоценозов нижнего течения р. Усы в зоне влияния аварийного разлива нефти.

Глава 3

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалы собирались в нижнем течении р. Усы и ее правобережного притока р. Колвы в 1996–2005 и 2008 гг., а также на р. Печоре в 1991 г. в 3 км выше д. Андег и в 2000 г. в районе с. Усть-Цильмы (рис. 7). В бассейне нижнего течения р. Усы рыбы отлавливались тягловыми неводами длиной от 50 м на р. Колве до 150 м на р. Усе с ячеей в приводе 4 и 18 мм соответственно. На р. Печоре отлов полупроходной ряпушки проводился в августе–сентябре плавными сетями длиной до 150 м и ячеей 18–20 мм, а полупроходного сига-пыжьяна в р-не д. Андег – ставным неводом длиной 170 м с ячеей в ловушке 30 мм. На озерах Щучьих (нижнее течение р. Колвы) рыбы отлавливались ставными жаберными сетями ячеей от 16 до 40 мм. Сопоставление многолетних материалов приводится только по уловам из однотипных орудий лова.

Для оценки относительной численности рыб использованы данные по неводным учетным работам (прил., рис. 4). В полевых условиях определяли общую массу рыбы (P_1), массу без внутренних органов (P_2), а у нерестовых мигрантов и массу гонад (P_3). Масса рыб определялась с точностью до 1 г на электронных весах марки Phillips HR-2385, масса гонад и молодь рыб взвешивались с точностью до 0,1 г на электронных весах Ohaus LS-200. Длину рыб измеряли от вершины рыла до развилки хвостового стебля (AC) и до окончания чешуйного покрова (AD) с точностью до 1 мм, определяли пол и стадию зрелости (Правдин, 1966). Морфометрические измерения пластических показателей рыб проводили на свежем материале с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Просчет меристических показателей ряпушки и молоди других видов рыб, а также определение возраста рыб по чешуе проводились под биноклем МБС-10. Темп роста рассчитывался по формуле Э. Леа (Чугунова, 1959).

Биометрические измерения рыб произведены по схеме, представленной в руководстве И.Ф. Правдина (1966). Всего методом морфологического анализа исследовано 962, методом биологического анализа – 2472 экз. рыб (табл. 2), изучена билатеральная асиммет-

рия парных признаков у 274 экз. рыб. Для оценки видового состава ихтиоценозов сделано 628 притонений. Из контрольных неводных уловов обследовано с последующим выпуском в водоем 40238 экз. рыб. Собраны 23 пробы зообентоса.

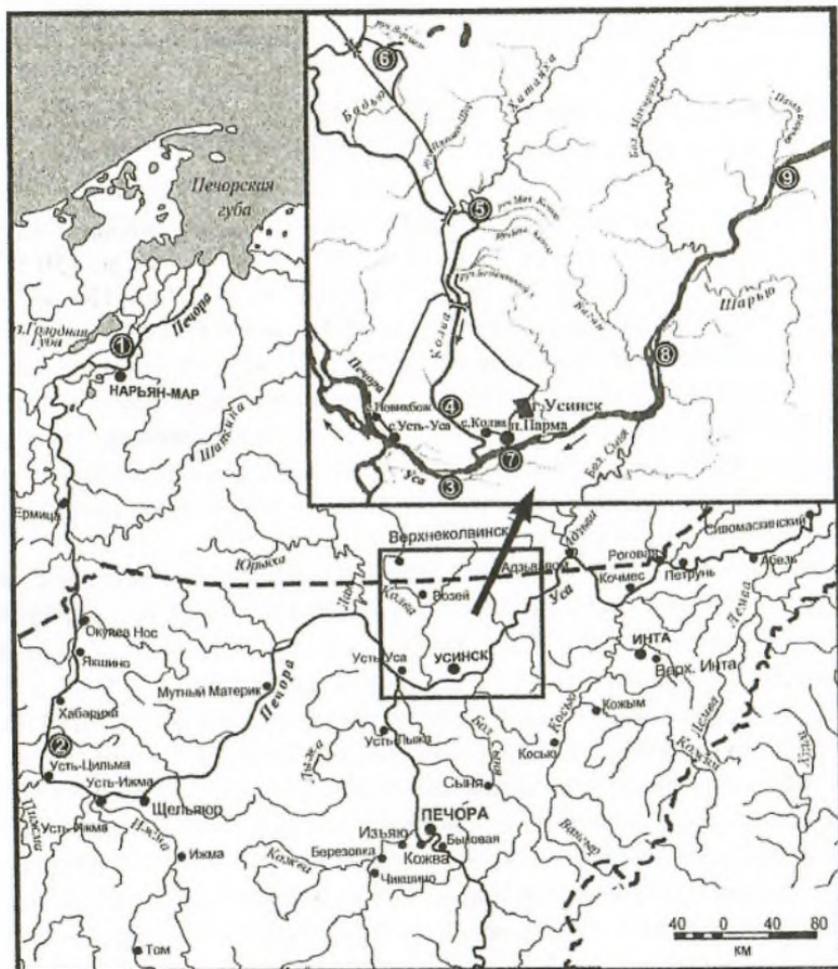


Рис. 7. Схема расположения пунктов сбора ихтиологического материала: 1 – р. Печора в районе дельты (пос. Андег, 1992 г.); 2 – р. Печора в районе с. Усть-Цильмы (2000 г.); 3 – р. Уса на 16-м км выше устья в районе о. Дибож (1995–2005 гг.); 4 – р. Колва на 14-м км выше устья (1996–2005, 2008 гг.); 5 – р. Колва в 75 км выше устья в районе впадения р. Хатаяха и руч. Мал. Кенью (1996–2005, 2008 гг.); 6 – озера Щучьи (2001, 2005, 2008 гг.); 7 – р. Уса на 27-м км выше устья в районе пос. Парма (1997–2005 гг.); 8 – р. Уса на 50-м км выше устья в районе устья р. Баган (1997–2005 гг.); 9 – р. Уса в 100 км выше устья в районе впадения рр. Пашинягью и Заостренная (1997–2005 гг.)

Таблица 2

Объём ихтиологического материала (1992–2008 гг.)

№ п/п	Пункт отбора проб	Вид рыб	Биоанализ	Морфометрия
1	Р. Печора, р-н пос. Андег	Сиг	60	58
2	Р. Печора, р-н с. Усть-Цильма	Ряпушка	41	41
3	Р. Уса, р-н о-ва Дибож	Рряпушка	254	120
		Сиг	171	71
		Чир	12	12
		Нельма	6	20
		Омуль	27	12
		Пелядь	31	26
4, 5	Р. Колва, 14 (№4) и 75 (№5) км выше устья	Ряпушка	412	106
		Сиг	298	110
		Чир	8	0
		Нельма	32	25
6	Озера Щучьи	Окунь	52	52
		Щука	77	18
7	Р. Уса, р-н поселка Парма	Ряпушка	326	102
		Сиг	132	43
		Чир	5	5
		Нельма	27	9
		Омуль	12	10
8	Р. Уса, р-н устья р. Баган	Сиг	245	31
		Нельма	15	2
		Чир	10	10
9	Р. Уса, р-н впадения рр. Заостренная и Пашпияню	Сиг	136	29
		Омуль	42	12
		Пелядь	41	38
	Всего		2472	962

Примечание. Схема расположения пунктов отбора проб приведена на рис. 7.

Расчет удельных уклонов русел рек проведен по топографическим картам масштабом 1:100 000.

В таблицах приняты следующие условные обозначения пластических и меристических индексов рыб: AC – длина тела по Смиуту, AD – длина до конца чешуйного покрова, H – наибольшая высота тела, h – наименьшая высота тела, aD – антедорсальное расстояние, pD – постдорсальное расстояние, aV – антевентральное расстояние, aA – антеанальное расстояние, pA – постанальное расстояние, PV – пектовентральное расстояние, VA – вентроанальное расстояние, ID – длина основания спинного плавника (D), hD – высота D , IA – длина основания анального плавника (A), hA – высота A , IP – длина грудного плавника (P), IV – длина брюшного плавника (V), C – длина головы, aO – длина рыла, O – горизонтальный диаметр глаза, pO – заглазничное расстояние, f – ширина лба, HC – высота головы у затылка, lm – ширина верхней челюсти, hm – высота верхней челюсти, lmd – длина нижней челюсти.

Меристические признаки: $sp. br$ – число тычинок на первой жаберной дуге, ll – число прободённых чешуй в боковой линии, Vt – число позвонков без уростиля, ID – число неветвистых лучей в D , IID – число ветвистых лучей в D , IA – число неветвистых лучей в A , IIA – число ветвистых лучей в A .

В связи с тем, что половой диморфизм по меристическим признакам у сиговых рыб не выражен (Правдин, 1950; Носков, 1956; Шапошникова, 1974, 1976; Решетников, 1980 и др.), а по пластическим признакам половые различия в незначительной степени проявляются у рыб лишь в преднерестовый период (Бурмакин, 1953; Венглинский 1966; Кириллов, 1972; Новоселов, Решетников, 1988 и др.), данные по самцам и самкам в таблицах объединены.

Стадии зрелости рыб определялись визуально по К.А. Киселевичу и Г.В. Никольскому (цит. по: Правдин, 1966). К стадии I (juv) отнесены рыбы, пол которых ввиду слабого развития гонад невооруженным глазом неопределим; II – рыбы с несколько продвинутыми в развитии гонадами, пол которых визуально определим; III – рыбы, гонады которых сформированы, но не достигли максимальных размеров и находятся в стадии покоя; IV – рыбы, половые продукты которых достигли максимального развития; V – текущие особи в период нереста; VI – рыбы, выметавшие половые продукты. Зрелость рыб, гонады которых находились на промежуточных стадиях развития, обозначалась двумя римскими цифрами. При этом на первое ме-

сто ставилась стадия, к которой гонады были более близки. На рисунках и в таблицах обозначения промежуточных стадий опущены.

В неводных уловах сеголетки ряпушки идентифицировались по верхнему, пеляди – конечному, сига и чира – нижнему ртам. Сеголетки чира отличались от сеголеток сига более мелкой чешуей, более высоким телом и укороченным хвостовым стеблем. Сеголетки нельмы выделялись щукообразной формой тела и развитым челюстным аппаратом.

Сравнение средних значений двух независимых выборок по одному признаку проводилось по *t*-критерию Стьюдента (Урбах, 1964).

В последнее время для таксономических исследований все чаще применяются методы многофакторной статистики (Мина, 1978, 1986; Черешнев, 1978; Решетников, 1980; Лягина, 1984; Карпенко, 1995 и др.). Для выявления степени обособленности популяционных группировок рыб использованы меристические показатели как наиболее значимые (Мина, 1986). Среди них такие признаки, как число жаберных тычинок, число прободенных чешуй в боковой линии и число позвонков, считаются наиболее надежными (Flowler, 1970; Решетников, 1980; Lindsey, 1981; Ihssen et al., 1981a, b и др.).

Анализ различий совокупности выборок по сумме меристических признаков производился методом расчета показателя дивергенции (Кульбак, 1967; Андреев, Решетников, 1977, 1978а, б). Между отдельными выборками (1, 2) рассчитывалось значение дивергенции *d* для одного признака:

$$d_{1,2}^2 = \frac{(\sigma_1^2 - \sigma_2^2) + (\sigma_1^2 + \sigma_2^2)(M_1 - M_2)}{2\sigma_1^2\sigma_2^2},$$

где σ^2 – дисперсия; *M* – среднее арифметическое выборок.

Подсчет значения дивергенции для совокупности признаков производился простым сложением значений дивергенций по каждому признаку.

На основании расчета значений дивергенции для совокупности выборок строилась матрица дивергенции с последующим построением дендрограммы дивергенции с помощью пакета программ STATISTICA for Windows 6.0, методом полной связи (complete linkage).

Из известных способов оценки экологических параметров среды обитания широкое распространение получили методики оценки стабильности развития организмов с помощью анализа данных по величине флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков (Захаров, 1987). В качестве меры нарушения стабильности развития величина флуктуирующей асимметрии в большинстве работ рассчитывается с помощью интегральных показателей (Palmer, Strobeck, 1986; Zakharov, Graham, 1992; Захаров, 1993; Кряжева и др., 1996; Borisov et al., 1997 и др.). Предполагается, что воздействие токсичных веществ на стабильность развития организма происходит уже на ранних стадиях онтогенеза, что влечет за собой увеличение уровня флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков. Оцениваемые при этом отклонения, видимо, не имеют большого значения для жизнеспособности организма, что определяет высокую чувствительность этого подхода. Преимуществом метода также является его меньшая видоспецифичность, так как показано, что диапазон изменений показателей стабильности развития оказывается сходным для разных видов животных (Захаров, 1987; Zackarov, Graham, 1992).

Интегральным показателем величины флуктуирующей асимметрии в нашей работе послужила средняя величина частоты асимметричного проявления на признак – $M_{\text{чАП}}$:

$$M_{\text{чАП}} = \frac{\sum \text{АП}}{N} / n_{\text{пр}},$$

где $\sum \text{АП}$ – сумма асимметричных проявлений; N – объем выборки; $n_{\text{пр}}$ – количество анализируемых признаков. Степень отклонения $M_{\text{чАП}}$ от нормы оценивалась по пятибалльной шкале, разработанной для рыб (Захаров и др., 2000, 2001; Захаров, Чубинишвили, 2001). Диапазон значений до 0,30 соответствует первому баллу (условная норма), от 0,30 до 0,34 – второму баллу, от 0,35 до 0,39 – третьему баллу, от 0,40 до 0,44 – четвертому баллу, от 0,45 и выше – пятому баллу (критическое состояние).

В качестве биоиндикатора рекомендуется выбирать наиболее массовый, доступный, широко распространенный и экологически пластичный вид рыб (Valentine et al., 1973; Попов, 2002). В настоящей работе выбраны ряпушка и речной окунь – виды, наиболее широко распространенные в районе исследований.

Межгодовая динамика уровня асимметрии билатеральных признаков рыб изучалась путем подбора в пробы особей разных генера-

ций, что позволяет определить уровень экологического благополучия не только в период отбора пробы, но и в предыдущие годы. Например, если в выборке присутствуют особи в возрасте от 1+ до 10+, то при достаточном количестве экземпляров рыб каждого возраста становится возможным определить динамику изменения показателя за десятилетний период.

Для всех проб проведен анализ билатеральной асимметрии числа жаберных тычинок, мягких лучей в грудных и брюшных плавниках, числа чешуй в боковой линии.

Отбор проб для сравнительного анализа степени проявления асимметрии билатеральных признаков рыб производился на участке с высоким уровнем нефтяного загрязнения, расположенном на р. Колве в 14 км выше устья (пункт 4 на рис. 7), и на условно чистом контрольном участке, расположенном на р. Усе в 25 км выше устья (район пос. Парма, пункт 7 на рис. 7) и не подвергавшемся нефтяному загрязнению в результате аварии.

Пробы макрозообентоса отбирали гидробиологическим скребком с мельничным газом №24. Камеральную обработку гидробиологических проб проводили в соответствии с общепринятыми методиками (Методика изучения..., 1975) с использованием определителей пресноводных беспозвоночных (Хейсин, 1962; Определитель пресноводных..., 1977).

В пробах зообентоса определяли численность и биомассу основных групп беспозвоночных. Для расчета биоиндикационных индексов гидробионтов определяли до семейств.

Для оценки качества донных отложений были использованы следующие показатели:

- численность и биомасса животных (в пересчете на 1 м²);
- индекс удельного биотического разнообразия по формуле Шеннона (Рябов и др., 1980);
- индекс Вирджинского университета (Семенченко, 2004), расчет которого не требует определения гидробионтов до вида.

Градации биотических индексов, соответствующие классам качества донных отложений, представлены в табл. 3. Трофность донных ценозов по показателям биомассы определяли по шкале, предложенной С.П. Китаевым (1984) (табл. 4).

Экспериментальные исследования роли олигохет в деструкции нефти в донных отложениях выполнены на *Limnodrilus hoffmeisteri*

Claraprede. Методики постановки ряда аквариумных опытов изложены в публикациях (Воробьев и др., 2008; Воробьев, 2011б).

Таблица 3

Классификация качества водных объектов по биоиндикационным показателям

	Классы качества					
	I	II	III	IV	V	VI
Биотический индекс	Ультраолигосапробная (очень чистая)	Олигосапробная (чистая)	Бета-мезосапробная (умеренно загрязненная)	Альфа-мезосапробная (загрязненная)	Полисапробная (грязная)	Полисапробная (очень грязная)
Индекс Шеннона	Более 5,0	3,1–5,0	2,1–3,0	1,1–2,0	0,5–1,0	Менее 0,5
Индекс Вирджинского университета	Более 22		17–22	11–16	Менее 11	

Таблица 4

Стандартные классы трофности водоемов по показателям биомассы зообентоса («шкала трофности»), по: Китаев, 1984

Класс трофности		Биомасса зообентоса, г/м ²
Очень низкий*	α-олиготрофный	< 1,25
Низкий*	β-олиготрофный	1,25–2,5
Умеренный	α-мезотрофный	2,5–5,0
Средний	β-мезотрофный	5,0–10,0
Повышенный	α-евтрофный	10,0–20,0
Высокий	β-евтрофный	20,0–40,0
Очень высокий	Гипертрофный	> 40,0

Примечание. * – характерен для водных объектов, расположенных в регионах Севера и Крайнего Севера.

При изучении роли *L. hoffmeisteri* в биологической трансформации нефтепродуктов в донных отложениях в качестве субстрата использовался ил из условно чистого озера. Для «стерилизации» (гибели беспозвоночных животных, коконов олигохет и др.) ил в

герметичных емкостях выдерживали в термостате при температуре 70–72 °С в течение 5 ч. Ил загрязняли нефтью и 2 раза в сутки в течение 30 дней перемешивали 5–7 мин для оптимального прохождения процессов сорбции нефти. Через месяц загрязненный ил помещали в 5-литровые аквариумы слоем 5 см. После загрузки ила в аквариумы медленно заливалась отстоянная водопроводная вода в объеме 4 л. После заливки водой в каждую емкость помещали по 50 взрослых особей лимнодрилусов. Во время эксперимента (10 сут) аэрация воды в емкостях с червями и доливка воды не проводились. Температура воды во время эксперимента составляла 21–22 °С. Эксперимент был поставлен с загрязненным нефтью илом в двух исходных концентрациях по 5 аквариумов. Пробы ила отбирались ежедневно в течение 10 дней. Ил, не прошедший через кишечник червей, отбирался стратометром из всей толщи (5 см) в 5 точках в каждом аквариуме. Фекалии (ил, прошедший через кишечник червей) отбирали стеклянной пипеткой возле норок лимнодрилусов. До проведения анализа отобранные пробы хранились в морозильной камере.

В эксперименте по влиянию численности червей на процессы очистки донных отложений от нефти был подготовлен загрязненный ил с различным содержанием нефти: 2,35; 5,45 и 11,19 г/кг. Загрязненный ил помещался в емкости объемом 200 мл по 35 г в каждую (всего 24 емкости). Посадку взрослых лимнодрилусов в опытные емкости производили после заполнения их водой из расчета 2500, 5000 и 10000 экз./м². В контрольные емкости червей не помещали. Чтобы исключить процессы фотоокисления нефти емкости были помещены в светонепроницаемые ящики. Эксперимент проводился при двух температурных режимах: 21–22 и 5 °С. Аэрация воды в емкостях и кормление червей не проводились на протяжении всего эксперимента. Ежедневно во все емкости доливалась до первоначального уровня отстоянная водопроводная вода. Длительность эксперимента составила 6 мес со дня посадки червей.

Содержание углеводов в пробах определяли на анализаторе жидкости «Флюорат-02» по методике выполнения измерений массовой концентрации нефтепродуктов в пробах природной, питьевой и сточной воды флуориметрическим методом (ПНД Ф 14.1:2:4.128–98). Определение содержания нефтепродуктов в донных отложениях определяли согласно РД 52.18.647–2003 «Определение массовой доли нефтепродуктов в почвах. Методика выполнения измерений гравиметрическим методом».

Для математико-статистического анализа экспериментальных данных использовался алгоритм критерия Вилкоксона (чаще его называют U-критерием Манна–Уитни). Данный ранговый критерий дает надежную информацию при сравнении небольших выборок (Лакин, 1990). При математическом анализе материалов приводятся следующие обозначения статистических показателей:

M – средняя;

m – ошибка средней;

lim – пределы колебаний значений признака;

t_{st} – t -критерий Стьюдента;

p – уровень значимости различий средних;

d – дивергенция.

Глава 4

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИГОВЫХ РЫБ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УСЫ

4.1. ВИДОВОЙ СОСТАВ ИХТИОФАУНЫ БАССЕЙНА Р. УСЫ И ЕГО ОСОБЕННОСТИ В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ

Для бассейна р. Усы отмечен 31 вид рыбообразных и рыб (табл. 5), современный систематический статус которых приводится в соответствии со справочным пособием В.И. Романова (2010). Ихтиофауна бассейна р. Усы представлена видами четырех фаунистических комплексов (Никольский и др., 1947; Никольский, 1980). К бореальному равнинному фаунистическому комплексу относятся 12 видов (щука, окунь, ерш, плотва, язь, лещ, озерный голянь, обыкновенный и серебряный караси, европейская корюшка, стерлядь, и сибирский осетр), бореальному предгорному – 6 видов (атлантический лосось, европейский и сибирский хариусы, голец усатый, голянь обыкновенный, подкаменщик), понтокаспийскому – один вид (девятиглая колошка), арктическому пресноводному – 12 видов (сибирская и европейская ряпушки, сиг, омуль, чир, пелядь, нельма, арктический голец, таймень, сибирская и тихоокеанская миноги и налим).

Таблица 5

Видовой состав рыб бассейна р. Усы

№ п/п	Семейство, вид	Распространение
Многовые – Petromyzontidae		
1	Тихоокеанская минога*** – <i>Lethenteron cantschaticum</i> (Tilesius)	Река Уса и ее левобережные притоки
2	Сибирская минога*** – <i>Lethenteron kessleri</i> (Anikin)	Левобережные притоки р. Усы
Осетровые – Acipenseridae		
3	Сибирский осетр* – <i>Acipenser baerii</i> Brandt	Нижнее течение р. Усы
4	Стерлядь* – <i>Acipenser ruthenus</i> L.	Нижнее течение р. Усы
Карповые – Ciprinidae		
5	Язь*** – <i>Leuciscus idus</i> (L.)	Река Уса, правобережные и низовья левобережных притоков
6	Плотва*** – <i>Rutilus rutilus</i> (L.)	То же
7	Лещ* – <i>Abramis brama</i> (L.)	Русло нижнего течения р. Усы
8	Озерный голянь *** – <i>Phoxinus perenurus</i> (Pallas)	Обнаружен нами в бассейне р. Колвы

№ п/п	Семейство, вид	Распространение
9	Обыкновенный голяян*** – <i>Phoxinus phoxinus</i> (L.)	Повсеместно
10	Обыкновенный карась*** – <i>Carassius carassius</i> (L.)	Озера
11	Серебряный карась*** – <i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch)	Оз. Гычаты
Балиторевые – Balitoridae		
12	Усатый голец*** – <i>Barbatula barbatula</i> (L.)	Повсеместно
Корюшковые – Osmeridae		
13	Европейская корюшка* – <i>Osmerus eperlanus</i> (L.)	Нижнее течение р. Усы
Сиговые – Coregonidae		
14	Сиг*** – <i>Coregonus lavaretus</i> (L.)	Повсеместно за исключением верховий горных уральских рек
15	Европейская ряпушка*** – <i>Coregonus albula</i> (L.)	Река Уса с правобережными притоками
16	Сибирская ряпушка** – <i>C. sardinella</i> Valenciennes	Нижнее течение р. Усы
17	Чир*** – <i>C. nasus</i> (Pallas)	Река Уса с правобережными притоками и р. Косью
18	Омуль** – <i>C. autumnalis</i> (Pallas)	Нижнее течение р. Усы
19	Пелядь*** – <i>C. peled</i> (Gmelin)	Река Уса и правобережные притоки
20	Нельма*** – <i>Stenodus leucichthys nelma</i> (Pall.)	То же
Хариусовые – Thymallidae		
21	Европейский хариус*** – <i>Thymallus thymallus</i> (L.)	Повсеместно
22	Сибирский хариус – <i>Thymallus arcticus</i> (Pall.)	Верхнее течение рр. Сыни и Косью
Лососевые – Salmonidae		
23	Атлантический лосось*** – <i>Salmo salar</i> L.	Левобережные притоки р. Усы
24	Арктический голец*** – <i>Salvelinus alpinus</i> (L.)	Верхнее течение рр. Косью и Сыни
25	Обыкновенный таймень*** – <i>Hucho taimen</i> (Pall.)	То же. В последние годы не встречен
Щуковые – Esocidae		
26	Щука*** – <i>Esox lucius</i> L.	Повсеместно, исключая верховья горных уральских рек
Налимовые – Lotidae		
27	Налим*** – <i>Lota lota</i> (L.)	То же
Колошковые – Gasterosteidae		
28	Десятиглазая колошка*** – <i>Pungitius pungitius</i> (L.)	Обнаружена нами в нижнем течении р. Усы
Керчаковые – Cottidae		
29	Обыкновенный подкаменщик*** – <i>Cottus gobio</i> L.	Повсеместно на участках рек с каменистым грунтом

№ п/п	Семейство, вид	Распространение
30	Окуневые – Percidae Окунь*** – <i>Perca fluviatilis</i> (L.)	Повсеместно, за исключением верховий уральских притоков р. Усы
31	Ерш*** – <i>Gimnocephalus cernuus</i> (L.)	То же

Примечание. Таблица составлена по: Кучина, 1962; Соловкина, 1956, 1962; Пономарев, Юркин, 1996; Захаров и др., 2007; наши данные. *** – обитают постоянно; ** – воспроизводятся; * – встречаются в нижнем течении р. Усы.

В нижнем течении р. Усы встречается 28 видов рыб, из которых 18 обитают здесь постоянно (включая жилую форму ряпушки), два заходят на нерест (омуль, полупроходная ряпушка) и восемь видов пребывают во время транзитной миграции к нерестилищам (атлантический лосось, тихоокеанская минога) или же заходят из р. Печоры эпизодически (см. табл. 5). К последним относятся осетр, стерлядь, корюшка, наличие которых в составе ихтиофауны р. Усы отмечалось еще в середине прошлого века (Соловкина, 1962). По опросным данным, осетровые изредка вылавливаются в р. Усе в настоящее время. Для нижнего течения р. Печоры в 2004 г. впервые описан экземпляр сибирского осетра (Захаров и др., 2007). По-видимому, особи именно этого вида заходят и в р. Усу. Стерлядь появилась в бассейне р. Печоры в результате акклиматизационных работ (Соловкина, 1962). Сибирский хариус встречается в горной части бассейнов рр. Косью и Сыни (Соловкина, 1962), где образует симпатрические с европейским хариусом популяции. В зоне перекрытия ареалов европейского и сибирского хариусов описаны особи гибридного происхождения (Шубин, Захаров, 1984).

Десятиглая колюшка, ранее не отмечавшаяся для бассейна р. Усы, встречена нами в уловах мальковым неводом с ячеей в приводе 4 мм в нижнем течении р. Колвы, а также в желудках щуки из озера Щучьих. Скорее всего, использование ранними исследователями крупнейшей орудий лова не позволило им выявить в составе усинской ихтиофауны этот вид, имеющий мелкие размеры.

Тихоокеанская минога включена нами в состав усинской ихтиофауны на основании вылова неводом в р. Колве крупной пескоройки, длина которой составила около 25 см и была сопоставима с размерами взрослых особей сибирской миноги. Следует отметить, что тихоокеанская минога довольно широко распространена в печор-

ском бассейне, поднимаясь на нерест в верховья р. Печоры (Мартынов, 2005), и ее заход в р. Усу представляется весьма вероятным.

Такие виды, как лещ, корюшка, сибирский осетр и стерлядь, в бассейне р. Усы не образуют устойчивые популяции, они отмечены единично и только для нижнего течения реки. До второй половины прошлого столетия для нижнего течения р. Усы известны случаи поимки взрослых особей тайменя, которые, по-видимому, заходили сюда из р. Сыни, где существовала популяция этого вида (Соловкина, 1956, 1962; Кучина, 1962). В настоящее время таймень в бассейне р. Усы не встречается, что связано с утратой его популяции в р. Сыне в результате перелова. Аналогичная ситуация наблюдается в бассейне р. Илыча, где промысловая популяция тайменя исчезла к 80-м годам прошлого столетия также в результате чрезмерной рыболовной нагрузки (Мартынов, 2005).

В нижнем течении р. Усы обитает семь видов сиговых рыб, морфология, биологические параметры и экологические особенности которых рассматриваются ниже.

4.2. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ СИГОВЫХ РЫБ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. УСЫ

Ряпушки. При достаточно высокой доле туводной ряпушки в летних уловах (Туманов, 1997, 1998) до сих пор остается не выясненным вопрос о степени ее обособленности от полупроходной ряпушки бассейна р. Печоры.

Туводная ряпушка отлавливалась в летне-осенний период в р. Усе в районе, прилегающем к устью р. Колвы, и в самой р. Колве в 14 км от устья. Для морфологического анализа отбирались неполовозрелые рыбы на I, II, II–III стадиях зрелости гонад. Половозрелые особи ряпушки, пойманные в р. Усе осенью, не учитывались, чтобы избежать включения в выборку особей полупроходной формы.

В р. Усе полупроходная ряпушка отлавливались в октябре, когда нерестовая миграция туводной ряпушки завершалась (Туманов, 2002в). В р. Печоре (район с. Усть-Цильмы) отбор рыб на морфологический анализ производился из промысловых уловов зельди в период ее анадромной миграции, что исключало присутствие в выборке туводной ряпушки. Также учитывалось наличие пищи в желудках отбираемых экземпляров, отсутствие которой характерно для анадромных мигрантов полупроходной ряпушки.

Сопоставление туводных и полупроходных ряпушек приводится по меристическим признакам, так как в выборках присутствовали особи из разных возрастных групп, что заведомо определило бы существенность различий по пластическим признакам благодаря аллометрии в росте рыб (Мина, 1973; Мина, Клевезаль, 1976; Решетников, 1980).

Между туводными ряпушками рр. Усы и Колвы достоверные отличия выявлены только по количеству мягких лучей в брюшном плавнике, а между полупроходными ряпушками рр. Усы и Печоры – только по количеству лучей в грудном плавнике (прил., табл. 1) (табл. 6).

Таблица 6

Различия между ряпушками бассейна р. Печоры по меристическим признакам

Признак	t_{st}					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
<i>ID</i>	-0,64	-1,78	0,44	-0,98	0,91	1,75
<i>IID</i>	-0,10	0,87	-0,39	0,83	-0,26	-1,08
<i>IA</i>	0,89	1,12	-0,32	0,02	-1,01	-1,16
<i>IIA</i>	0,24	2,25 *	2,12 *	1,57	1,65	0,44
<i>P</i>	-1,79	-0,96	-3,29 ***	0,84	-1,90	-2,56 *
<i>V</i>	4,30 ***	1,00	0,72	-3,73 ***	-2,46 *	0,07
<i>Sp. br.</i>	-0,94	-4,97 ***	-4,39 ***	-4,10 ***	-3,81 ***	-1,31
<i>II</i>	0,95	-2,88 **	-1,66	-3,73 ***	-2,20 *	-0,12
<i>Vt</i>	-0,20	-1,47	-1,75	-1,23	-1,59	-0,81

Примечание. Туводная ряпушка рр. Колвы (1) и Усы (2); полупроходная ряпушка рр. Усы (3) и Печоры (4). Различия достоверны при уровнях значимости: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$. Объем, половой состав и размах возрастного ряда выборок см. табл. 1 приложения.

Полупроходные ряпушки достоверно отличались от туводных большим числом жаберных тычинок, чешуй в боковой линии, лучей в анальном, брюшном и грудном плавниках.

На гистограмме (рис. 8) видно, что наибольшие различия между полупроходными и туводными ряпушками наблюдаются по характеру распределения рыб по числу жаберных тычинок. Наибольший размах значений числа тычинок наблюдается в выборке туводной ряпушки р. Колвы (36–47). У полупроходной ряпушки по сравнению с туводной формой распределение частот этого признака смещено в большую сторону (более 60 % в пределах 41–44 тычинок и более 70 % в пределах 40–43 тычинок соответственно).

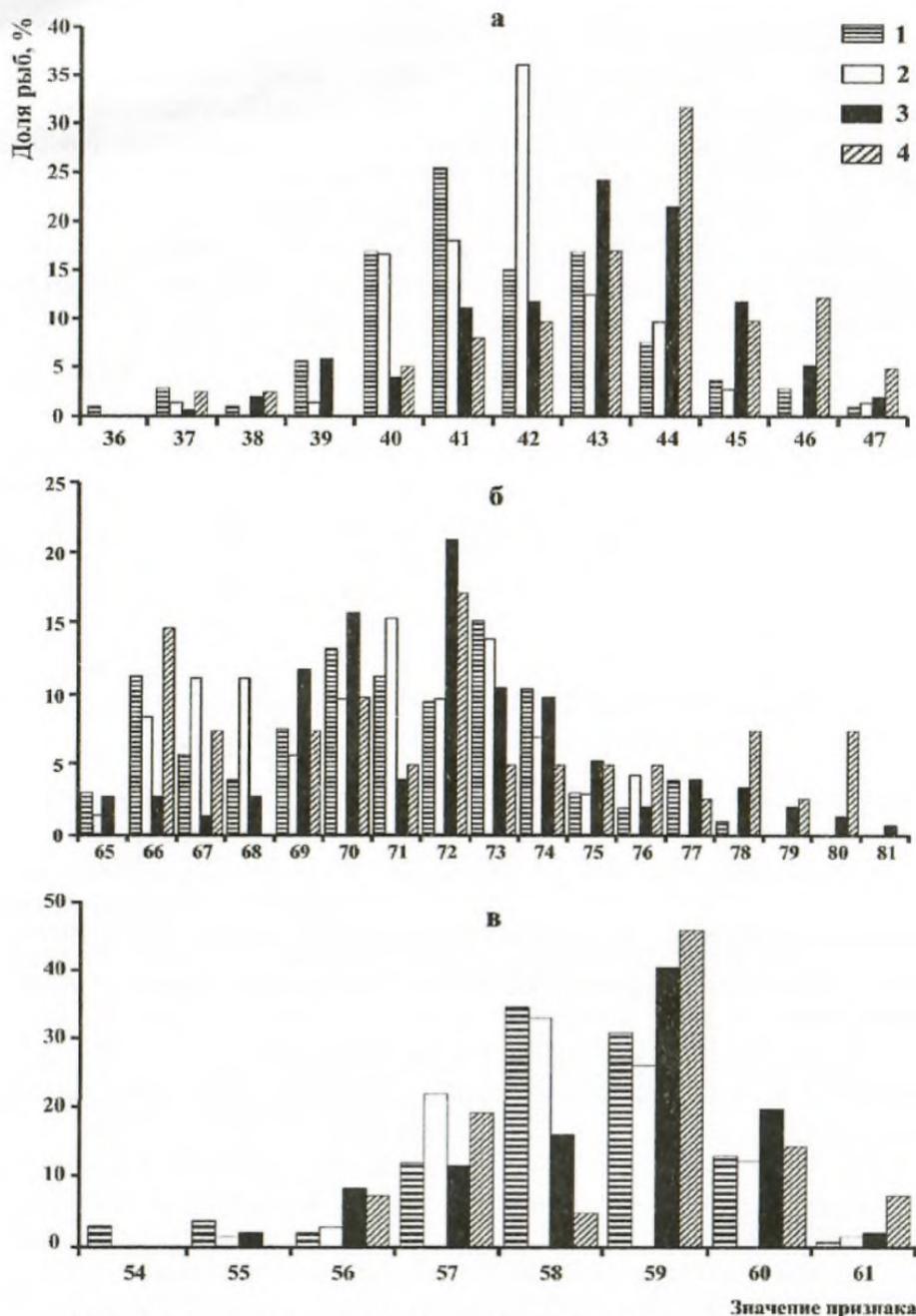


Рис. 8. Гистограммы распределения ряпушки разных экологических групп по числу жаберных тычинок (а), чешуй в боковой линии (б) и позвонков (в).

Туводная ряпушка рр. Колвы (1) и Усы (2); полупроходная ряпушка рр. Усы (3) и Печоры (4)

Минимальные значения числа чешуй в боковой линии для всех выборок примерно одинаковы (65–66). Наибольшие значения признака обнаружены у полупроходных рыб (77–81), и их доли в выборках составили 11 % для рыб из р. Усы и 17 % – для рыб из р. Печоры.

По числу позвонков значимых различий между выборками не выявлено. Однако у туводной ряпушки по сравнению с полупроходными рыбами наблюдается смещение наибольшего числа значений (57–60) в меньшую сторону (более 70 %). В выборках полупроходной ряпушки примерно такую же долю составляют рыбы с большим числом позвонков – 58–60. Наименьшее значение признака отмечено для выборки из р. Колвы – 54 (3 %).

Таблица 7

Матрица дивергенции меристических признаков туводной и полупроходной ряпушки бассейна р. Печоры

Сравниваемые выборки	Туводная		Полупроходная	
	Колва	Уса	Уса	Печора
	1	2	3	4
1	—	0,81	0,97	2,06
2	—	—	1,68	3,16
3	—	—	—	1,02

Примечание. Выборки (1–4) пронумерованы согласно табл. 6.

Более наглядное представление о характере различий между сравниваемыми группами ряпушки дает расчет матрицы дивергенции между ними по совокупности меристических признаков (табл. 7) и построенная на ее основе дендрограмма сходства (рис. 9). Анализ дендрограммы позволяет сделать вывод об относительно низком уровне дивергенции сравниваемых выборок ($d^2=3,2$), которые разделились на две группы: в одной – туводная ряпушка из рр. Колвы и Усы, в другой – полупроходная ряпушка из рр. Печоры и Усы. Выборки туводной ряпушки различаются между собой в меньшей степени по сравнению с полупроходными ряпушками.

Достоверные различия ($p<0,001$) между полупроходной и туводной ряпушками бассейна р. Печоры по числу жаберных тычинок, являющихся наследственно обусловленным признаком (Lindsey, 1981, 1988), а также однонаправленные различия в характере рас-

пределения рыб по ряду меристических показателей свидетельствуют об определенных генетических различиях между этими двумя экологическими формами.

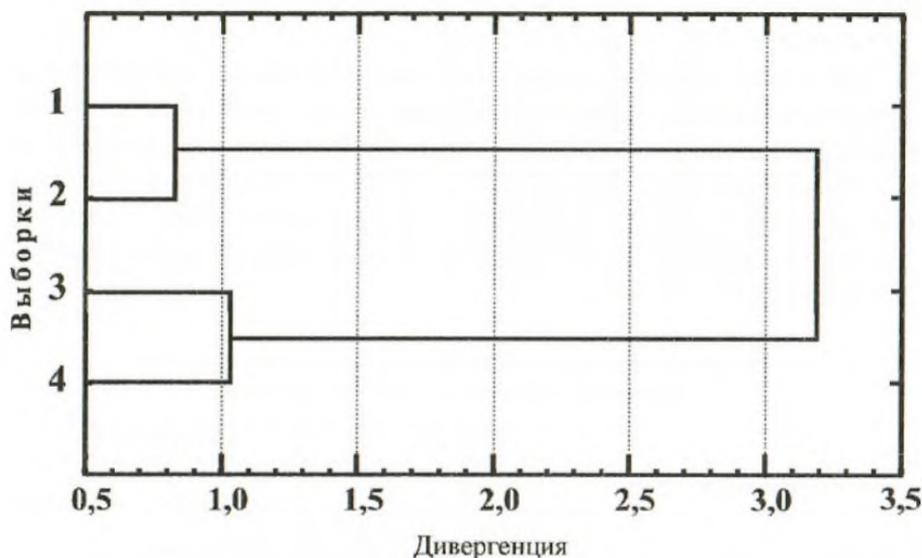


Рис. 9. Дендрограмма сходства туводной и полупроходной ряпушки бассейна р. Печоры по меристическим показателям. Туводная ряпушка рр. Колвы (1) и Усы (2); полупроходная ряпушка рр. Усы (3) и Печоры (4)

Результаты сравнения по пластическим признакам (см. прил., табл. 1 и табл. 8) показывают, что у туводных рыб из р. Колвы по сравнению с таковыми из р. Усы больше ширина лба, высота тела и антедорсальное расстояние; короче хвостовой стебель и грудной плавник; больше длина основания спинного плавника и меньше его высота; меньше антевентральное расстояние. У полупроходных рыб из р. Усы по сравнению с рыбами из р. Печоры больше высота головы, меньше ширина лба и короче хвостовой стебель.

Таблица 8

Различия ряпушек из бассейна р. Печоры по пластическим признакам

Признак	t_{st}					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
<i>aO</i>	-1,70	4,39***	3,52***	6,44***	5,41***	-0,66
<i>O</i>	-1,78	8,56***	5,86***	11,11***	7,41***	-0,46

Признак	t_{st}					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
<i>pO</i>	-0,95	5,21***	2,85**	5,67***	3,48***	-1,47
<i>hC</i>	-1,56	7,37***	8,14***	10,26***	9,60***	3,41***
<i>m</i>	1,27	5,34**	2,92**	3,84***	1,66	-1,81**
<i>lm</i>	-1,59	1,31	2,65*	2,22*	3,17**	1,74
<i>f</i>	3,52***	3,34***	0,27	-0,94	-3,18**	-2,93**
<i>ld</i>	-1,96	9,57***	7,60***	10,41***	8,65***	1,02
<i>C</i>	3,16**	23,14***	14,94***	14,01***	10,93***	1,50
<i>H</i>	1,36	7,88***	3,61***	4,46***	2,14*	-1,31
<i>h</i>	-0,80	1,91	0,24	2,34*	0,83	-1,07
<i>Ad</i>	2,03*	8,60***	6,26***	5,36***	3,72***	-1,26*
<i>pD</i>	1,09	-12,46***	-7,40***	-14,28***	-8,27**	0,89***
<i>aV</i>	-2,67*	-1,23	-1,90	1,52	0,09	-1,04
<i>pV</i>	0,21	-3,44***	-3,24**	-4,08***	-3,62***	-0,66*
<i>VA</i>	0,91	-11,78***	-8,62***	-13,27***	-9,61***	0,61
<i>aA</i>	-0,72	-1,95	-2,46*	-0,89	-1,73	-1,20
<i>pA</i>	-4,07***	-5,25***	-5,55***	-0,48	-2,27*	-2,14*
<i>hD</i>	-4,48***	9,95***	7,90***	11,57***	9,85***	0,55
<i>lD</i>	6,42***	4,02***	3,92***	-2,95**	-0,74	1,37
<i>hA</i>	-1,30	8,14***	4,29***	8,32***	4,87***	-1,55
<i>lA</i>	1,18	1,99*	0,58	0,71	-0,38	-0,96
<i>lP</i>	4,54***	1,05	-0,92	-4,22***	-4,66***	-1,76
<i>lV</i>	1,13	1,55	1,77	0,00	0,89	1,01

Примечание. Туводная ряпушка рр. Колвы (1) и Усы (2); полупроходная ряпушка рр. Усы (3) и Печоры (4). Различия достоверны при уровнях значимости: * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

Большую часть выявленных различий между туводными и полупроходными рыбами вполне можно отнести к тем, которые связаны с проявлением аллометрического характера линейного роста тела у рыб. Так, у меньших по длине туводных рыб больше диаметр глаза, длина головы, верхняя и нижняя челюсти, сдвинуты вперед спинной и анальный плавники, короче расстояния между грудным, брюшным и анальным плавниками (Туманов, 1999б). Однако име-

ются различия, которые не могут быть связаны с аллометрией роста, и они, видимо, обусловлены специфическими морфологическими особенностями рассматриваемых группировок. Так, у туводных рыб больше ширина лба, длиннее рыло, больше высота тела и головы. Однозначно интерпретировать результаты сравнительного анализа туводных рыб с полупроходными по пластическим признакам сложно, так как в наших выборках их линейные размеры различаются. Вместе с тем достоверные различия по ряду меристических признаков делают правомочным рассмотрение вопроса о принадлежности рассматриваемых экологических форм усинских ряпушек к европейскому и сибирскому видам.

Европейская ряпушка (*Coregonus albula* (Linnaeus, 1758)) распространена в Европе в водоёмах северной части Польши, ФРГ, Дании, Норвегии, Швеции, Ирландии и Великобритании, населяет озёра Верхней Волги. На востоке её ареал охватывает водоёмы Северо-Запада России – бассейны Балтийского, Северного, а также Баренцева и Белого морей (Берг, 1948; Покровский, 1953, 1967; Maitland, 1977; Потапова, 1978; Решетников, 1980; Аннотированный каталог..., 1998 и др.). Бассейн р. Печоры считается крайним восточным рубежом ареала европейской ряпушки (Решетников, 1980).

Сибирская ряпушка (*C. sardinella* Valenciennes, 1848) распространена от крайней северо-западной части Канады и Аляски на востоке (Scott et Crossman, 1973) до бассейна р. Печоры на западе (Решетников, 1980).

Л.С. Берг (1923) на основании предложенных им пластических признаков и их соотношения описал печорскую полупроходную ряпушку как подвид обской ряпушки – *Coregonus sardinella maris-albi* Berg. Г.Х. Шапошникова (1968) указала на недостаточность использования показателей, предложенных Л.С. Бергом (1948) для разделения европейского и сибирского видов ряпушек, и согласилась с мнением В.В. Покровского (1967) о формировании беломорской ряпушки не только под влиянием физико-географических особенностей в области её распространения, но и в результате гибридизации между европейским и сибирским видами, признавая различия между ними лишь на уровне подвидов.

Известно, что пластические признаки мало подходят в качестве морфологического критерия для разделения видов семейства Coregonidae в целом (Березовский, 1924; Покровский, 1953; 1967; Дрягин и др., 1969; Nikolsky, Reshetnikov 1970; Соловкина, 1974б; Решетни-

ков, 1980 и др.). А.И. Березовский (1924) указывал, что признаки, применявшиеся при диагностике различных видов ряпушек, сильно варьируют в разных возрастных группах, а также изменяются в зависимости от различных экологических факторов. Он считал, что наиболее приемлемыми для этой цели являются такие признаки, как отношение антедорсального расстояния и длины плавников к длине тела, а также количество жаберных тычинок.

П.А. Дрягин с соавт. (1969) на основании морфологических исследований, а также анализа и обобщения литературных данных объединили все многочисленные формы ряпушки в один вид – *C. albula* L. Ю.С. Решетников (1980) высказал иное мнение, считая различия по морфологическим признакам достаточными для разделения европейского и сибирского видов. Данные по исследованию энзимов крови сибирской и европейской ряпушек подтверждают это мнение (Бодали и др., 1994).

Однако позднее Е.А. Боровикова и А.А. Махров (Боровикова и др., 2006а, б; Боровикова, 2009; Боровикова, Махров, 2009а, б), обобщив данные о кариологическом и молекулярно-генетическом разнообразии сигов Европы, показали, что на территории России и Германии встречаются популяции ряпушки с признаками, промежуточными между европейским и сибирским видами. Авторы также указывают на отсутствие «хиатуса» между двумя видами как по морфологическим, так и по генетическим маркерам, на основании чего полагают, что заслуживает внимания гипотеза о принадлежности этих форм к одному виду. Наблюдаемая на Европейском Севере России дифференциация популяций ряпушки, по их мнению, связана с особенностями расселения вида с востока на запад во время последнего оледенения.

С другой стороны, в ряде публикаций приводятся данные, свидетельствующие о проникновении европейской ряпушки на восток. Авторы полагают, что граница ее распространения в Палеарктике проходит не по бассейну р. Печоры, а несколько восточнее, по п-ву Ямал (Боровикова и др., 2006б). При этом В.И. Романов (2000) на основании анализа данных по морфологии указывает на распространение форм европейской малопозвонковой ряпушки далее, на азиатскую часть, включая нижнюю часть бассейна Енисея, некоторые озера Норило-Пясинской системы бассейна р. Хатанги и оз. Таймырское.

Вопрос о систематической принадлежности печорской ряпушки остается дискуссионным. Ранние исследователи полагали, что в бассейне р. Печоры присутствует особая форма ряпушки, занимающая промежуточное положение между сибирским и европейским видами (Покровский, 1967; Шапошникова, 1968, 1976; Дрягин и др., 1969). В этих работах ряпушка р. Печоры отнесена к описанному Л.С. Бергом (1948) беломорскому подвиду сибирской ряпушки (*C. sardinella maris-albi* Berg). Л.Н. Соловкина (1974б) провела морфологический анализ полупроходной ряпушки рр. Печоры и Усы на основании критериев, предложенных Л.С. Бергом (1948), и показала, что 60 % исследованных экземпляров имеют признаки европейского, а 40 % – сибирского видов.

По современным представлениям (Решетников, 1980; Новоселов, 1991; Атлас пресноводных ..., 2002), ряпушка р. Печоры не обособленный подвид, а некоторая совокупность гибридных форм. Они имеют мозаичный характер распространения в пределах наложения ареалов и могут образовать экологически изолированные группировки (субпопуляции) – «зельдь», «саурей» и жилые озерные формы. При этом выделенный ранее беломорский подвид сибирской ряпушки (*C. sardinella maris-albi* Berg) отнесен ими к европейскому виду – *C. albula*. Д.С. Сендек (1998), проанализировав генетические данные по полиморфизму белков ряпушки из дельтовой части р. Печоры, подтвердил на генетическом уровне предположение о ее гибридной природе. Автор показал ее полифилитическое происхождение и выделил две группы: одна, обитающая в русловых участках реки, имеет большее родство с *C. sardinella*, а другая, обитающая в стоячих водах, – *C. albula*.

Вышеизложенное показывает, что для выяснения таксономического статуса полупроходной и туводной речной ряпушек р. Усы необходимо провести дополнительные исследования. Для определения видового статуса усинской ряпушки нами приняты наиболее современные диагностические критерии (Атлас пресноводных..., 2002). В вышеназванной публикации отсутствуют почти все пластические показатели, применявшиеся ранее при классификации ряпушек Л.С. Бергом (1948). Оставлен лишь один, считающийся наиболее видоспецифичным: отношение антедорсального расстояния к длине тела. В общей сложности для морфологического анализа были использованы девять меристических и один пластический показатель (табл. 9).

Диагностические признаки сибирской и европейской ряпушек
(по: Решетников, 1980)

Признак	<i>C. sardinella</i>	<i>C. albulu</i>
<i>ID</i>	3–5	3–4
<i>IID</i>	8–12	7–11
<i>IA</i>	3–5	3–4
<i>IIA</i>	10–15	9–14
<i>P</i>	12–16	11–16
<i>V</i>	9–13	8–11
<i>Sp. br.</i>	35–56	35–58 (40–44)*
<i>II</i>	62–102	67–98
<i>VI</i>	57–64 (больше 60)	54–59 (55–56)
<i>Ad в % к AC</i>	Часто менее 42	

Примечание. В скобках указаны наиболее часто встречающиеся средние значения.

Для усинской ряпушки не было найдено значений признаков, выходящих за пределы, установленные ранее для ряпушки р. Печоры (Соловкина, 1962, 1974б; Остроумов, 1953; Кучина, Соловкина, 1959). На основании анализа размаха колебаний восьми меристических показателей туводная и полупроходная ряпушки бассейна рр. Усы и Колвы занимают промежуточное положение между сибирским и европейским видами (см. табл. 9 и прил., табл. 1).

Наименьшие значения числа позвонков (54–56) находятся в области, относящейся к европейскому, а максимальные (60–61) – сибирскому виду (см. рис. 8). Средние значения данного показателя у всех группировок ближе к сибирскому виду (58).

По отношению антедорсального расстояния к длине тела *AC* (42) туводная ряпушка относится к европейскому виду, а полупроходная ряпушка заняла промежуточное положение между европейским и сибирским видами (40–41; рис. 10) (см. прил., табл. 1). Указанная для европейской ряпушки такая характеристика, как легко опадающая чешуя (Решетников, 1980; Атлас пресноводных..., 2002), отмечена для всех исследованных нами экземпляров и туводной и полупроходной ряпушки.

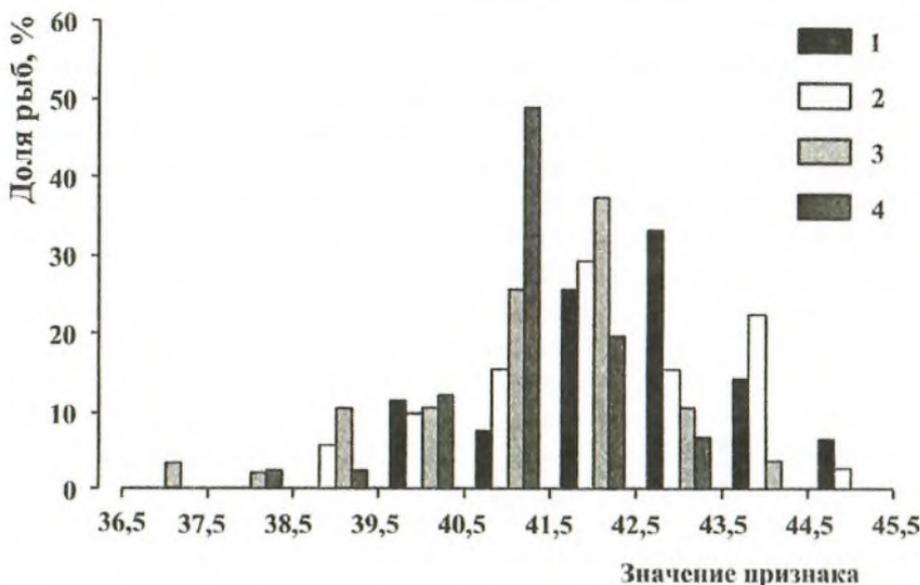


Рис. 10. Распределение ряпушки бассейна р. Печоры по частоте встречаемости величины антедорсального расстояния (Ad), в %, к длине тела (AC).

Туводная ряпушка рр. Колвы (1) и Усы (2); полупроходная ряпушка рр. Усы (3) и Печоры (4)

Таким образом, полученные морфологические данные свидетельствуют, что туводная (речная) ряпушка из приустьевой части рр. Колвы и Усы приближается к европейскому виду *C. albula*. Полупроходная ряпушка р. Усы по ряду морфологических показателей тяготеет к сибирскому виду, а полупроходная ряпушка из р. Печоры имеет большее сходство с сибирским видом *C. sardinella*.

Наблюдаемая сложная картина сосуществования в бассейне р. Усы различных по своим морфологическим характеристикам группировок ряпушки связана с историей формирования фауны рыб в данном регионе в четвертичный период (Соловкина 1969, 19746). На раннем этапе дегляциации постмаксимального оледенения в бассейне р. Печоры существовало крупное приледниковое озеро, которое могло иметь связь с бассейном р. Оби в приустьевом участке, где в этот период также размещался крупный приледниковый водоем (Пирожников 1973, 1988; Гросвальд, 1983). Благодаря этой связи сибирские виды (таймень, сибирский хариус, сибирская ряпушка и др.) могли проникнуть в Печорскую приледниковую водную систему. Осуществлялась ли эта связь непосредственным соединением

двух систем приледниковых водоемов со стоком в западном или восточном направлении или же тесным контактом сближенных верховьев рек печорского и обского бассейнов остается неясным (Берг, 1948; Никольский и др., 1947; Кудерский, 1987б). Можно предполагать, что во время максимального продвижения последнего ледника к югу вероятность контактов между верховьями рек смежных бассейнов была значительно облегчена. В таком случае можно объяснить существование в озерах Большеземельской тундры различных форм ряпушки, в разной степени сходных с европейским и сибирским видами (Кучина, Соловкина, 1970). Согласно Л.А. Кудерскому (1987б), процесс отступления последнего ледника проходил в два этапа. Вначале воды р. Печоры сбрасывались в северо-западном направлении в Чешскую губу Баренцева моря вместе с водами р. Мезени (Квасов, 1975). На втором этапе произошло полное обособление стока р. Печоры и окончательное формирование ее бассейна. Однако, судя по последним геологическим данным, в низовьях р. Печоры достаточно продолжительное время существовал сильно опресненный приледниковый подпрудный водоем (см. рис. 2), через который мог существовать контакт с бассейном р. Оби. Через него из сибирских водоемов могли повторно расселиться не только сильные пелагические сиговые рыбы, такие как омуль или нельма (Пирожников, 1988), но и полупроходная сибирская ряпушка. Данное обстоятельство вызвало дополнительную волну гибридизации европейской ряпушки, уже обитавшей в русловой части водотоков бассейна р. Печоры, с полупроходной сибирской ряпушкой (Туманов, 2005, 2007, 2010).

Взгляды многих исследователей сходятся в том, что морфологических критериев для разграничения видов недостаточно (Медников, Ахундов, 1975; Медников, и др., 1977, 2001; Решетников, 1980, 1981; Каукоранте, Медников, 1988 и др.). Для оценки систематического положения ряпушки р. Печоры необходимо проведение дополнительного генетического анализа на уровне ДНК выборок из различных экологических группировок ряпушки, представленных в печорском бассейне, и сопоставление их с выборками европейской и сибирской ряпушек (Боровикова, 2009; Боровикова, Махров, 2009б).

Наше мнение о принадлежности ряпушки р. Печоры скорее к европейскому, чем сибирскому виду, высказанное ранее (Туманов, 1998, 2002в), требует некоторых уточнений. В свете представления о существовании двух видов ряпушки, сибирского и европейского,

и полученных нами на основе морфологического подхода данных о степени дифференциации ряпушки р. Печоры можно говорить о присутствии в бассейне реки обоих видов. Туводную ряпушку бассейна р. Усы можно отнести к европейскому виду *C. albula*, а полупроходную ряпушку рр. Печоры и Усы – к сибирскому виду *C. sardinella*. При этом следует иметь в виду, что геном популяций каждого вида в зоне перекрывания ареалов имеет, в той или иной степени, гибридное происхождение.

Сиг-пыжьян является подвидом полиморфного вида *Coregonus lavaretus* и относится к группе малотычиновых сигов. Обитает на обширной территории от Кольского полуострова до крайнего северо-востока Сибири и далее на восток от Берингова и Чукотского морей до моря Бофорта. Границы его ареала располагаются между 50° и 76° с.ш. (Новиков, 1951; McPhail, Lindsey; 1970; Шапошникова, 1974; Решетников, 1980 и др.). В бассейнах рек Северной Двины и Мезени его ареал частично перекрывается с ареалом балтийско-морского сига *Coregonus lavaretus lavaretus* L. (Новоселов, 1991). Вид отличается большим разнообразием экологических форм и поэтому населяет водоемы различного типа: озера, реки, эстуарии и т.д.

Известно, что сиг-пыжьян, как большинство сиговых, является чрезвычайно лабильным видом, и в каждом более или менее крупном водоеме образует морфологически различающиеся формы. Географическая изменчивость морфологических признаков рыб объясняется различием водоемов по солености, кормности, площади бассейна, скорости течения и т.д. (Меньшиков, 1951; Правдин, 1954; Lindsey et al., 1970; Шапошникова, 1977; Lindsey, Arnason, 1981; Дрягин и др., 1979; Решетников, 1979, 1980; Скрябин, 1979; Китаев, 1983 и др.).

Приводимые в литературе сведения о внутривидовой структуре сига-пыжьяна р. Печоры довольно противоречивы. Многие исследователи указывали на наличие в бассейне р. Печоры большого количества элементарных популяций или местных локальных стад сига-пыжьяна (Остроумов, 1953; Кучина, 1956; Соловкина, 1956, 1962, 1967, 1975; Соловкина, Сидоров, 1971; и др.).

Хотя сиг по всему бассейну р. Печоры образует локальные стада, исследователи (Остроумов, 1953а) не нашли морфологических отличий между ними. Однако при сравнительном анализе не вычислялись значения среднего квадратичного отклонения и дисперсии, что не позволяет судить о степени достоверности различий между вы-

борками. Материал для морфологического анализа различными исследователями собирался в разные годы и на разных участках реки. На результаты морфологического анализа могли повлиять ошибки, связанные с тем, что выборки отбирались чаще всего в период нерестовой миграции и могли состоять в основном из полупроходных рыб (Протопопов, 1983б; Туманов, 1999а).

Изучение морфологических особенностей сига из разных районов р. Печоры на основании биометрического анализа впервые было проведено А.К. Козьминым (1971), а позднее Н.К. Протопоповым (1983б). Анализируя фенотипическую изменчивость сига-пыжьяна, А.К. Козмин отбирал пробы половозрелых рыб только в низовьях реки и в ее самом нижнем нерестовом притоке р. Суле. Автор показал, что наиболее существенны различия между сигами из рр. Печоры и Сулы. При сравнении им были получены достоверные отличия по длине хвостового стебля, вентроанальному расстоянию, наибольшей высоте спинного и анального плавников. Автор отметил, что у сигов из р. Сулы меньше число жаберных тычинок и несколько больше число чешуй в боковой линии. В различных географических группировках печорского сига автором выделены «более или менее обособленные» озерные (высокотелье) и речные (прогонистые) формы.

Н.К. Протопопов (1983б), основываясь на анализе пластических признаков, показал, что в р. Печоре вследствие разнообразия экологических условий на различных участках существуют четыре экологические группы сига-пыжьяна: сульская (р. Сула), пижемская (р. Пижма), ижемская (р. Ижма), и усинская (р. Уса). Однако, по мнению автора, несмотря на то, что, судя по результатам анализа, в бассейне реки формируются различные морфоэкологические группы, сиг р. Печоры представлен единой популяцией.

Таким образом, на основании литературных данных нельзя сделать однозначного вывода о степени обособленности сига из рр. Усы и Печоры. Для решения этой задачи нами проведен морфологический анализ туводного сига рр. Усы и Колвы и полупроходного сига из приустьевых участков р. Печоры. Морфологический анализ неполовозрелых и половозрелых особей из р. Усы произведен отдельно ввиду того, что неполовозрелых особей с уверенностью можно отнести к туводным, а половозрелые, пойманные в осенний период, с некоторой долей вероятности могут оказаться полупроходными. Неполовозрелые экземпляры в возрасте 2+ и 3+ имели I и II стадии зрелости гонад и были отловлены в летний и осенний периоды

в районе, прилегающем к устью р. Колвы (о-в Дибож и пос. Парма). Половозрелые особи в возрасте 5+ – 8+ пойманы в р. Усе в районе устья рр. Баган, Пашпияню и Заостренная в осенний период и имели гонады на III–IV, IV и V стадиях зрелости. В р. Колве отлов производился в те же сроки, что и в р. Усе, на 14–20 км от ее устья. Все экземпляры, отловленные на этом участке, были неполовозрелыми (I и II стадии зрелости, в возрасте 2+, 3+).

Меристические признаки полупроходного сига из дельты р. Печоры (п. Андег), исследовались у рыб в возрасте 2+ – 9+. Для анализа пластических признаков в выборку отобраны особи в возрасте 5+ – 8+, которые имели III, III–IV и IV стадии зрелости гонад и были сравнимы по длине тела с половозрелыми рыбами из р. Усы. Объем и половой состав выборки представлены в табл. 2 приложения.

Известно, что сиг может образовывать морфологически и генетически различающиеся формы в пределах одной и той же речной системы при условии совпадения или перекрывания районов распространения (Сидоров, Шубин, 1983; Шубин и др., 1997). Для бассейна р. Усы показано, что сиг формирует локальные группировки, представленные всеми возрастными группами в левобережных притоках, например в р. Косью (Кучина, 1962). По данным Л.Н. Соловкиной (1959), в р. Колве сиг промыслился осенью в период спуска в р. Усу. Отсутствие промысла сига в р. Колве в весенне-летние месяцы связывалось с низкой биологической продуктивностью реки, основное русло которой, по мнению автора, не имеет благоприятных условий для нагула и нереста сиговых рыб. Нами в русле р. Колвы повсеместно была обнаружена молодь сига-пыжьяна. В выборках присутствовали неполовозрелые особи возрастных групп 1+ – 4+, среди которых в 1996 г. доминировали особи в возрасте 2+ (58 %; средняя длина 167,7 мм). В 1997 и 1998 гг. преобладали особи в возрасте 1+ (34 %; средняя длина 127,7 мм). На основании полученных данных можно предположить о наличии в р. Колве местной формы сига (Туманов, 1997). В контексте этих данных представляет интерес рассмотреть морфологические особенности сига, обитающего в нижнем течении рр. Колвы и Усы.

Достоверных различий по меристическим признакам (см. прил., табл. 2) между туводными сигами рр. Усы и Колвы (выборки 1 и 3), за исключением числа лучей в брюшном плавнике, не выявлено (табл. 10). С другой стороны, между туводными сигами рр. Усы и Колвы и полупроходным сигом р. Печоры имеются достоверные

различия по количеству мягких лучей в спинном, грудном, брюшном и анальном плавниках, а также числу позвонков. Хотя значимых отличий по среднему числу жаберных тычинок нами не выявлено, у полупроходных рыб отмечено наибольшее значение числа жаберных тычинок (26), их доля составила 3 % (рис. 11, а).

Таблица 10

Различия между сигами из бассейна р. Печоры по меристическим признакам

Признак	t_{st}					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
<i>ID</i>	-0,43	-0,89	1,02	-0,54	1,51	1,84
<i>IID</i>	0,45	1,91	4,00***	1,47	3,57***	2,07*
<i>IA</i>	1,01	1,28	1,85	0,49	1,11	0,57
<i>IIA</i>	-0,48	1,56	-0,38	1,94	0,10	-1,84
<i>P</i>	-0,61	-0,82	-4,32***	-0,31	-3,78***	-2,76**
<i>V</i>	-1,97*	-1,47	0,36*	0,22	1,91	1,55
<i>Sp, br.</i>	-2,29	-1,03	-2,67	0,79	-1,22	-1,64
<i>II</i>	0,65	0,39	-0,89	-0,28	-1,55	-1,30
<i>Vt</i>	-0,08	1,63	-2,91**	1,79	-2,93	-4,38***

Примечание. Туводный сиг рр. Колвы (1) и Усы (2) в возрасте 2+; 3+; половозрелый сиг р. Усы в возрасте 5+ – 8+ (3) и полупроходной р. Печоры (4) в возрасте 2+ – 9+. Различия достоверны при уровнях значимости: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

Таблица 11

Матрица дивергенции меристических признаков сига бассейна р. Печоры

Сравнимые выборки	Туводный			Полупроходной
	неполовозрелый		половозрелый	Печора
	Уса	Колва	Уса	
	1	2	3	4
1	–	0,92	1,78	3,33
2	–	–	0,68	3,32
3	–	–	–	3,45

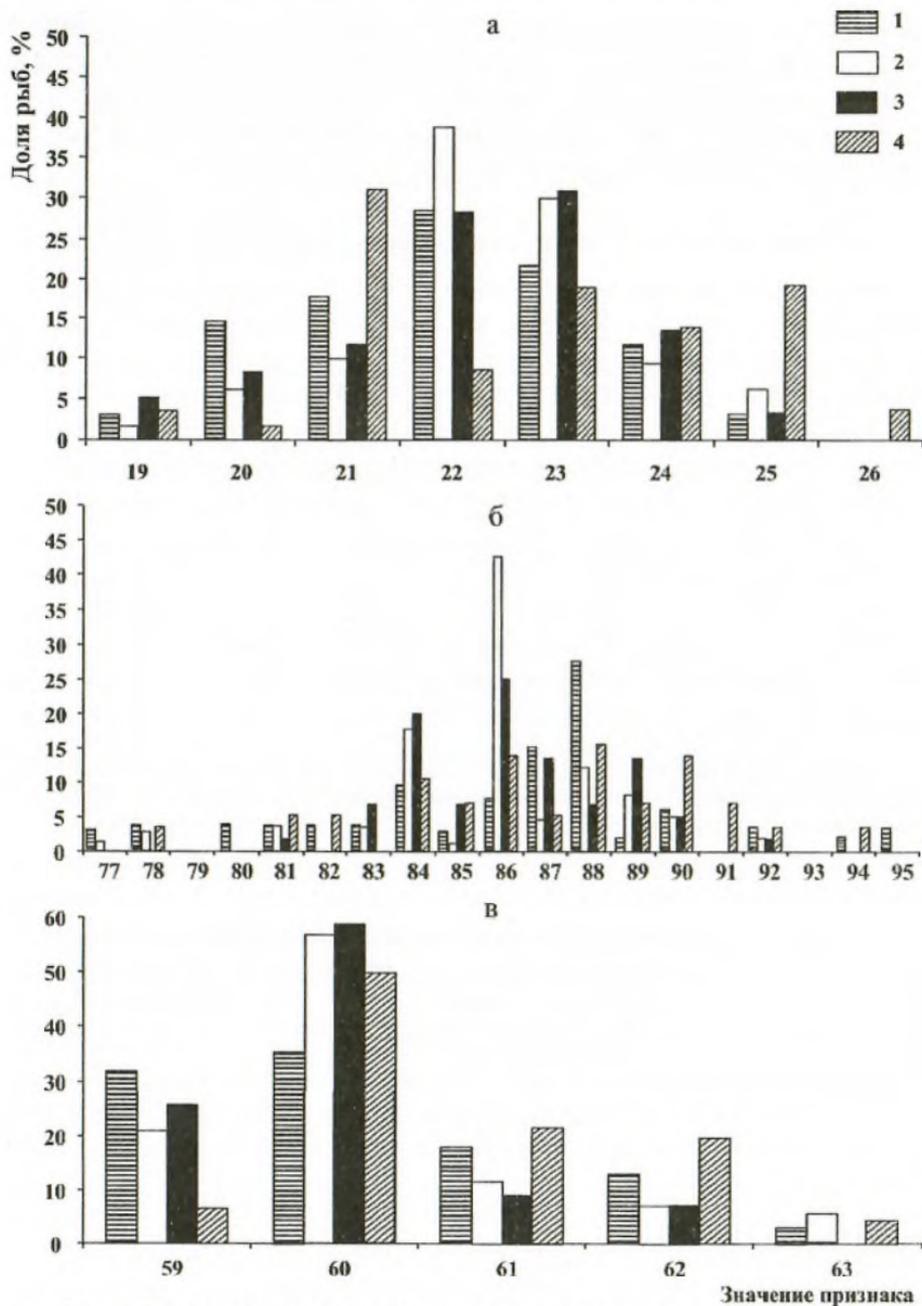


Рис. 11. Гистограммы распределения сига разных экологических групп по числу жаберных тычинок (а), чешуй в боковой линии (б) и позвонков (в).

Неполовозрелый сиг рр. Колвы (1) и Усы (2), половозрелый сиг р. Усы (3) и полупроходной р. Печоры (4)

Распределение сигов по частоте встречаемости числа чешуй в боковой линии сходно во всех выборках: основную долю (более 90 %) составляют сиги с числом чешуй от 81 до 92 (рис. 11, б). Доля рыб с числом чешуй от 77 до 80 и от 94 до 95 не превышает 5 %.

У полупроходных сигов р. Печоры прослеживается смещение наиболее часто встречаемого числа позвонков (60–62) в большую сторону (89 %) при общем разбросе значений от 59 до 63 (рис. 11, в). Для остальных выборок наиболее часто встречаемое число позвонков 59–61 (более 80 %).

Сравнение всех выборок по совокупности девяти меристических признаков с помощью расчета матрицы дивергенции показало относительно низкий уровень дивергенции между ними (табл. 11). Выборки туводного сига рр. Усы и Колвы имеют существенно более близкие характеристики меристических признаков по сравнению с полупроходным сигом из дельты р. Печоры, что хорошо видно на дендрограмме сходства (рис. 12). Выборки половозрелых и неполовозрелых сигов из р. Усы обладают наиболее близкими характеристиками, что позволяет отнести их к одной генетической группировке. На основании полученных данных можно утверждать о высокой степени обособленности сига, обитающего в русловой части в нижнем течении рр. Усы и Колвы.

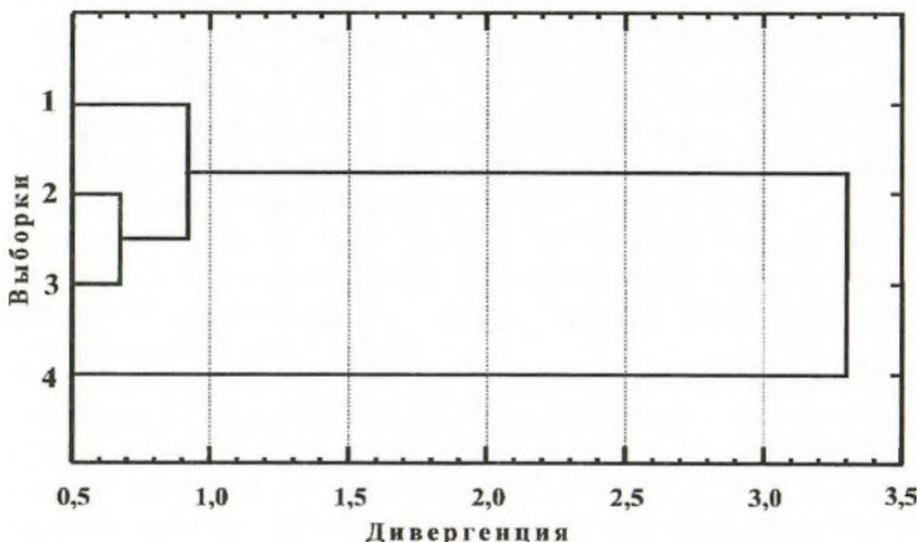


Рис. 12. Дендрограмма сходства туводного и полупроходного сигов бассейна р. Печоры по меристическим признакам. Неполовозрелый сиг рр. Колвы (1) и Усы (2), половозрелый сиг р. Усы (3) и полупроходной р. Печоры (4)

Результаты сравнения по 23 пластическим признакам (см. прил., табл. 2) показывают, что неполовозрелые сига из рр. Усы и Колвы различаются только по трем из них (табл. 12). У сига из р. Колвы больше высота тела, постдорсальное и вентроанальное расстояния.

Таблица 12

Различия сига из бассейна р. Печоры по пластическим признакам

Признак	t_{H}					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
<i>aO</i>	-1,33	-12,72***	-5,02***	-11,46***	-4,07***	5,48***
<i>O</i>	-1,90	30,49***	21,21***	31,17***	22,12***	-1,90
<i>pO</i>	-1,33	-3,24**	-2,73**	-1,75	-1,23	0,58
<i>hC</i>	-0,71	-13,00***	-15,73***	-12,75***	-15,56***	-2,34*
<i>m</i>	-1,85	2,36*	-0,75	4,10***	0,78	-2,83**
<i>lm</i>	-0,82	2,56*	0,74	3,37**	1,49	-1,63
<i>f</i>	1,65	-2,87**	-6,37***	-4,33***	-7,64***	-3,58***
<i>ld</i>	0,88	5,43***	9,93***	4,54***	8,77***	3,29***
<i>ha</i>	-4,11**	-10,09***	-13,18***	-6,13***	-8,29***	-1,19
<i>la</i>	0,08	13,79***	10,54***	12,75***	9,81***	-2,42*
<i>C</i>	0,85	7,65***	11,41***	7,03***	10,92***	3,41***
<i>H</i>	3,30***	-11,65***	-13,93***	-14,21***	-16,12***	-3,37***
<i>h</i>	1,55	-3,54***	-2,53*	-5,02***	-3,72***	0,44
<i>Ad</i>	-0,11	-5,04***	-1,36	-4,61***	-1,18	3,06*
<i>pD</i>	2,10*	6,55***	0,68	4,59***	-0,94	-4,49***
<i>aV</i>	-0,40	-0,63	-4,57***	-0,26***	-4,12***	-3,53***
<i>pV</i>	1,18	-1,03	-3,51***	-1,86	-4,16***	-2,00*
<i>VA</i>	2,11*	-1,42	-0,11	-2,84**	-1,43	1,01
<i>aA</i>	-1,23	-5,84***	-4,93***	-4,90***	-3,82***	1,53
<i>pA</i>	0,26	0,70	-1,17	0,47	-1,37	-1,63
<i>hD</i>	-0,08	5,68***	3,42***	5,54***	3,32***	-2,48*
<i>lD</i>	-0,22	1,13	2,38*	1,34	2,60**	1,17
<i>hA</i>	-0,14	3,80***	3,87***	3,83***	3,89***	-0,56
<i>lA</i>	-1,28	-0,18	2,68**	0,93	3,97***	2,57*
<i>lP</i>	-0,64	-8,39***	-10,21***	-7,25***	-9,23***	-3,36***
<i>lV</i>	1,26	-1,56	-5,37***	-2,45*	-5,94***	-3,31***

Примечание. Обозначения выборок (1-4) те же, что и в табл. 10. Различия достоверны при уровнях значимости: * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

Практически все обнаруженные различия между меньшими по длине неполовозрелыми и гораздо более крупными половозрелыми сига́ми, по нашему мнению, связаны с возрастной изменчивостью пластических признаков и являются проявлением аллометрического характера линейного роста тела рыб. У неполовозрелых рыб короче рыло, больше диаметр глаза, меньше высота головы и больше ее длина, меньше высота рыльной площадки при большей ее ширине, меньше ширина лба, длиннее верхняя и нижняя челюсти, сдвинуты вперед спинной и анальный плавники.

Анализ различий пластических признаков сравнимых по линейным размерам половозрелых особей из р. Усы с полупроходными сига́ми показало, что для первых характерны более низкая удлиненная форма тела, удлиненная низкая голова с длинным рылом и удлиненной нижней челюстью, меньшая ширина лба и рыльной площадки. Спинной плавник у них ниже и вместе с анальным плавником смещен назад, грудной и брюшной плавники укорочены, при меньшем расстоянии между ними. Таким образом, сиг из р. Усы, по сравнению с сигом из дельты р. Печоры, в большей мере обладает чертами, присущими для рыб, обитающих в русловой части рек (Канеп, 1976).

Отобранные нами сига́и из низовьев р. Печоры имеют морфологические характеристики, присущие рыбам, обитающим в медленнотекущих водотоках. Можно предположить, что таковые мало приспособлены совершать длительные нерестовые миграции (более 700 км) вверх по р. Печоре до нерестилищ, расположенных в р. Усе, что согласуется с данными Н.К. Протопопова (1983б). По его мнению, более 90 % сига, нагуливающегося в дельте р. Печоры, нерестится в более близких к ее устью, чем р. Уса, притоках: рр. Суле, Пижме и Ижме.

Следует подчеркнуть, что результаты морфологического анализа подтверждают сделанный ранее (Туманов, 2002б, 2004а) и обсуждаемый в гл. 5 вывод об отсутствии в настоящее время полупроходного печорского сига в р. Усе.

Систематический статус сига-пыжьяна р. Печоры неоднократно обсуждался исследователями. Л.С. Берг (1948) отнес сига р. Печоры к сибирскому подвиду – *Coregonus lavaretus pidshian* (Gmelin), не выделяя его в особую группу. Позднее, на основании ряда морфологических отличий сига-пыжьяна р. Печоры от сигов из рек Северной Двины и Кары, печорский сиг был выделен в особую нацию – *Coregonus lavaretus pidshian natio petshorae* Ostroumov (Остроумов, 1953). В некоторых последующих работах сига-пыжьяна р. Печоры

также обозначали в соответствии с мнением Н.А. Остороумова «*latio petshorae*» (Соловкина, 1962). В других работах употреблялось название печорского сига по систематике Л.С. Берга (1948) (Кучина, 1962; Соловкина, Сидоров, 1971). В работах, касающихся изучения ихтиофауны озер Большеземельской тундры, указывается сиг-пыжьян (Соловкина, 1966; Сидоров, 1974, 1983)

Г.Х. Шапошникова (1974), сравнив морфологические признаки сига-пыжьяна водоемов бывшего СССР, отметила, что соответствующие показатели рыб из р. Печоры не выходят за пределы колебаний признаков, характерных для популяций вида из других рек, и сочла выделение сига-пыжьяна р. Печоры в особую нацию малообоснованным. Характерной чертой сига-пыжьяна, по ее мнению, являются малое число тычинок (15–32), сравнительно короткая нижняя челюсть и относительно высокий хвостовой стебель. На основании морфологического и остеологического анализов она сделала вывод, что эти признаки характерны в целом для полупроходных форм.

В последующих работах, касающихся вопросов систематики сига-пыжьяна р. Печоры, таковой не выделялся в особую таксономическую группу и относился авторами к подвиду *Coregonus lavaretus pidshian* (Решетников, 1980; Протопопов, 1983б; Аннотированный каталог..., 1998; Атлас пресноводных рыб..., 2002).

Нами проведен морфологический анализ 342 особей сига, отловленных в рр. Усе, Колве и Печоре. Исследовались в основном меристические признаки, поэтому в выборках присутствовали особи, представленные всеми возрастными группами и отловленные в разные периоды года. Один диагностический признак, являющийся пластическим (lm в % к h), был использован нами ввиду того, что его таксономическое значение не изменяется в зависимости от возраста рыб (Шапошникова, 1974).

Анализ десяти диагностических признаков показал, что размах колебаний девяти из них укладывается в пределы, указанные для подвида *Coregonus lavaretus pidshian* (табл. 13).

По пластическому показателю – отношению длины нижней челюсти к наименьшей высоте тела – сиг бассейна р. Печоры имеет характерную для подвида укороченную нижнюю челюсть, в среднем одинаковую для всех выборок ($120,0 \pm 2,0$ при колебании значений признака от 110 до 157).

Чир встречается почти во всех реках бассейна Северного Ледовитого океана. Его ареал ограничен 46° в.д. на западе (р. Волонга

в Чешской губе), и 102° з.д. на востоке (зал. Куин-Мод) (Решетников, 1980).

Таблица 13

Диагностические признаки сиговых рыб р. Усы в сопоставлении с видовыми показателями

Признак	Сиг бассейна р. Печоры, n=342	Омуль р. Усы, n=34	Чир р. Усы, n=27	Пелядь р. Усы, n=64	Нельма р. Усы, n=56
<i>ID</i>	<u>3-5</u> 3-5	<u>3-4</u> 3-4	<u>3-4</u> 3-5	<u>3-4</u> 3-5	<u>3-4</u> 3-5
<i>IID</i>	<u>10-13</u> 9-13	<u>10-12</u> 8-13	<u>9-11</u> 9-12	<u>9-11</u> 8-12	<u>10-12</u> 10-13
<i>IA</i>	<u>3-4</u> 3-4	<u>3-4</u> 3-4	<u>3-4</u> 3-5	<u>3-4</u> 3-5	<u>3-4</u> 3-5
<i>IIA</i>	<u>11-14</u> 9-14	<u>10-11</u> 10-14	<u>10-13</u> 9-13	<u>12-15</u> 12-16	<u>12-15</u> 11-16
<i>P</i>	<u>14-15</u> 14-15	<u>15-16</u> 15-17	<u>14-16</u> 14-16	<u>14-16</u> 14-16	<u>14-16</u> 12-17
<i>V</i>	<u>10-11</u> 10-11	<u>11-12</u> 11-12	<u>10-12</u> 10-12	<u>11-12</u> 10-14	<u>10-11</u> 9-11
<i>Sp. br.</i>	<u>19-26</u> 15-30	<u>38-48</u> 35-54	<u>19-24</u> 18-28	<u>52-64</u> 46-69	<u>19-24</u> 17-27
<i>II</i>	<u>77-95</u> 69-109	<u>87-93</u> 80-111	<u>92-104</u> 76-107	<u>81-94</u> 76-102	<u>98-112</u> 96-121
<i>Vt</i>	<u>59-63</u> 58-65	<u>61-64</u> 60-66	<u>60-64</u> 60-65	<u>57-63</u> 57-63	<u>67-70</u> -

Примечание. Над чертой – наши данные по рыбам р. Усы, под чертой – пределы изменений значения признака для вида (по: Решетников, 1980; Берг, 1948; Шапошникова, 1974; Атлас пресноводных..., 2002). Прочерк обозначает отсутствие данных.

Для оценки степени обособленности чира из рр. Усы и Печоры мы провели сравнительный анализ наших материалов с литературными данными по морфологии чира р. Печоры (Остроумов, 1953). В распоряжении авторов имелся материал по 84 чирам, из них 48 самцов и 36 самок. Линейные размеры исследованных ими рыб оказались сопоставимыми с линейными размерами наших половозрелых особей, показатели которых мы использовали для сравнения по пластическим признакам. Для проведения морфологического анализа по пластическим показателям нами были включены половозрелые особи (8 экз), имеющие III и III–IV стадии зрелости гонад, а при анализе меристических признаков – также неполовозрелые рыбы в возрасте 2+–5+ (27 экз.).

В результате анализа по двум меристическим признакам достоверные отличия усинского чира от печорского не обнаружены (табл. 14). Размах колебаний значений признаков для выборки из

р. Печоры был выше, что вполне может быть обусловлено ее существенно большим объемом.

Таблица 14

Пластические и меристические признаки чира рр. Усы и Печоры

Признак	Уса		Печора, n=85 (Зверева и др., 1953)		$t_{ст}$
	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	
Пластические признаки					
<i>АС, мм</i>	550,38±30,36	364–670	595,8±4,5	457–772	
В % к длине головы					
<i>aO</i>	22,25±0,45	20,2–24,7	–	–	–
<i>O</i>	16,88±0,23	16,4–18,3	–	–	–
<i>pO</i>	61,38±0,32	60,2–63,7	–	–	–
<i>hC</i>	84,63±0,78	82,3–87,1	–	–	–
<i>m</i>	10,25±0,25	9,4–11,3	–	–	–
<i>lm</i>	18,38±0,18	18,2–19,7	19,8±0,1	17–22	–6,83 ***
<i>f</i>	31±0,5	29,3–33,4	–	–	–
<i>ld</i>	31,25±0,31	30,2–32,7	32,5±0,22	29–38	–3,26 **
<i>ha</i>	13,38±0,32	12,2–14,4	–	–	–
<i>la</i>	8,75±0,25	8,3–10,7	–	–	–
В % к длине тела АС					
<i>C</i>	16,88±0,13	16,6–17,2	15,8±0,60	15–17	1,75
<i>H</i>	23,38±0,46	22,3–25,6	25,9±0,20	22–32	–5,03 ***
<i>h</i>	8,38±0,18	8,3–9,0	8,3±0,05	7–10	0,40
<i>Ad</i>	42,5±0,27	41,5–43,1	42,1±0,13	39–45	1,35
<i>pD</i>	41,88±0,23	41,3–43,7	–	–	–
<i>aV</i>	45,38±0,46	44,2–47,1	–	–	–
<i>pV</i>	29,38±0,5	28,3–31,5	29,8±0,15	27–33	–0,82
<i>VA</i>	27,88±0,3	27,7–29,0	27,8±0,13	25–31	0,23
<i>aA</i>	72,25±0,31	71,2–73,7	–	–	–
<i>pA</i>	13±0,27	12,3–14,2	12,7±0,09	11–14	1,06
<i>hD</i>	14,25±0,31	13,5–16,3	14,9±0,12	12–17	–1,94
<i>ID</i>	11,25±0,37	10,3–12,1	11,4±0,07	10–13	–0,40
<i>hA</i>	11,13±0,3	10,2–13,2	11,1±0,08	9–14	0,08
<i>IA</i>	11,25±0,25	10,3–12,4	11,1±0,08	10–13	0,57
<i>IP</i>	16,38±0,26	15,2–17,2	16,3±0,08	15–18	0,27
<i>IV</i>	14±0,27	13,6–15,4	14,5±0,10	13–17	–1,75

Признак	Усы		Печора, n=85 (Зверева и др., 1953)		t_{α}
	M±m	lim	M±m	lim	
Меристические признаки					
<i>ID</i>	3,79±0,15	3–4	–	–	–
<i>IID</i>	10,14±0,21	9–11	–	–	–
<i>IA</i>	3,5±0,18	3–4	–	–	–
<i>IIA</i>	12,11±0,28	10–13	–	–	–
<i>Pn</i>	14,89±0,28	14–16	–	–	–
<i>Vn</i>	10,46±0,23	10–12	–	–	–
<i>Sp. br.</i>	22,11±0,43	19–24	22,2±0,1	19–25	-0,21
<i>II</i>	96,86±1,24	92–104	97,2±0,34	90–107	-0,27
<i>VI</i>	62,32±0,39	60–64	–	–	–

Примечание. Пластические признаки сига из р. Усы исследованы у 8 рыб в возрасте 5+ – 11+, меристические – у 27 рыб в возрасте 1+ – 11+. Различия достоверны при уровнях значимости: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$. Прочерк обозначает отсутствие данных.

Морфологический анализ по 17 пластическим признакам показал, что чир из р. Печоры обладает большей высотой тела, более длинными верхней и нижней челюстями. Линейные размеры рыб в выборке из р. Печоры несколько больше, чем в нашей. В соответствии с закономерностями аллометрии значения длин верхней и нижней челюстей этих рыб должны отличаться от наших в меньшую сторону, а в данном случае наблюдается обратная картина. По литературным данным (Мина и др., 2005) и личным наблюдениям известно, что при измерении данных параметров часто могут наблюдаться существенные расхождения, зависящие от оператора, проводящего сбор первичного материала, поэтому наблюдаемый факт нуждается в дополнительной проверке. Относительно выявленных различий по высоте тела можно допустить, что рыбы из р. Печоры отловлены осенью во время нерестового хода и высота их тела, особенно половозрелых самок, должна закономерно отличаться в большую сторону по сравнению с рыбами из наших летних уловов.

Таким образом, в результате проведенного морфологического анализа можно сделать предварительный вывод об экологической и генетической однородности чира из рр. Печоры и Усы. Однако ввиду малого объема нашей выборки оценка реального уровня их дивергенции требует дополнительных исследований.

По мнению Н.А. Остроумова (1953), морфологическая однородность чира бассейна р. Печоры вызвана тем, что, обитая в разных по геоморфологическим характеристикам водоемах, этот вид выбирает сходные по условиям станции. Автором не были обнаружены различия в признаках между чиром р. Печоры и чирами из других водоемов.

Ф.Н. Кириллов (1972) придерживается иного мнения. Проведя морфологический анализ чира рек Сибири, он определил, что высокая способность чира к адаптации позволила ему занять обширный ареал циркумполярной области, и в процессе приспособления к тем или иным условиям водоемов происходила значительная морфологическая перестройка вида. В водоемах с более суровыми гидрологическими условиями значения таких показателей, как число позвонков и число чешуй в боковой линии, понижаются, тогда как по числу жаберных тычинок наблюдается противоположная картина. В более южных участках ареала число чешуй в боковой линии чира составляет 94, а на севере (р. Енисей) – в среднем 98. Из всех пластических признаков автор выделил наиболее устойчивые для вида: индексы наименьшей высоты тела, расстояния между непарными плавниками и ширины верхнечелюстной кости.

Ареал чира Ф.Н. Кириллов разделил на две провинции, где, по его мнению, обитают локальные морфологические формы: западная форма (бассейн Баренцева моря), к которой относится чир бассейна р. Печоры и озер бассейна р. Кары, и восточная форма (бассейн Карского моря, моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря). Западная форма, характеризующаяся более мелкой чешуей, высоким телом и удлинённым спинным плавником, выделена в подвид *Coregonus nasus probatowi* Kirilov. Восточная форма, отличающаяся от западной более крупной чешуей, прогонистым телом, более высокими непарными плавниками, принимается за типичного чира – *Coregonus nasus nasus* Pallas.

Ю.С. Решетников (1980), проанализировав различия меристических признаков, определил, что самые западные популяции чира (р-н р. Печоры и п-ова Ямал) хотя и имеют более мелкую чешую и «чуть больше» жаберных тычинок, однако эти же признаки можно обнаружить у чиров из водоемов Северной Америки. На этом основании было сделано заключение, что нет веских причин для выделения внутривидовых форм и подвидов в пределах вида *C. nasus*.

И.А. Черешнев (1991) обнаружил в пределах ареала чира существенные межпопуляционные различия и показал, что по трем мери-

стическим показателям – числу чешуй, жаберных тычинок и позвонков – прослеживается выраженная географическая изменчивость. Значения этих трех признаков заметно больше у чиров популяций арктической группы (бассейн Восточно-Сибирского и Чукотского морей). По определению автора, все обсуждаемые популяции хорошо разделяются на две группировки, одна из которых приурочена к рекам арктического побережья и условно названа им «арктическая», другая – к рекам берингоморского и охотоморского побережья – «бореальная». Автор также отметил высокую временную стабильность указанных им признаков.

Анализ девяти диагностических признаков чира, выловленного нами в р. Усе, свидетельствует, что их колебания не выходят за пределы, указанные для вида *C. nasus* (см. табл. 13).

Пелядь распространена на обширной территории от р. Мезени на западе до р. Колымы на востоке и является эндемичным для России видом. Южная граница распространения сибирской пеляди проходит по 60° с. ш., северная – по 70–73° с. ш. (Берг, 1948; Решетников, 1980; Решетников и др., 1989а). Ареал пеляди в последнее время значительно расширился в результате акклиматизационных работ (Новоселов, Решетников, 1988). В р. Печоре пелядь широко распространена от устья до впадения р. Усы (Остроумов, 1953; Кучина, 1953). При вселении различных экологических форм пеляди в водоемы с условиями среды обитания, отличающимися от прежних, было показано, что экологические формы пеляди р. Печоры могут переходить одна в другую (Решетников и др., 1989б). Пелядь считается монотипическим видом, однако это не снимает проблемы идентификации отдельных популяций, что важно для проведения рыбохозяйственных мероприятий.

Для выяснения степени обособленности предположительно полупроходной и туводной пеляди в бассейне р. Усы нами в одну группу отбирались экземпляры половозрелых рыб, а в другую – неполовозрелые особи на II–III стадиях зрелости. Половозрелые экземпляры на IV–V стадиях зрелости в возрасте 3+ и 4+ отловлены в районе устья рр. Заостренная и Пашпияню в октябре 1999 и 2000 гг. на нерестилищах полупроходных видов сиговых рыб. Неполовозрелые особи отбирались в местах нагула туводной пеляди в районе о-ва Дибож и пос. Парма. Места отбора проб половозрелой и неполовозрелой пеляди находились друг от друга на расстоянии 100–120 км.

Пластические признаки пеляди нижнего течения р. Усы

Признак	Неполовозрелая, возраст 2+ - 3+, n=26, n (♀) = 8, n (♂) = 12		Половозрелая, возраст 3+ - 4+, n=38, n (♀) = 22, n (♂) = 16		<i>t_{ст}</i>
	M±m	lim	M±m	lim	
АС, мм	258,29±6,17	180-331	291,74±6,69	220-375	
В % к длине головы					
<i>aO</i>	24,04±0,32	20,2-27,7	23,76±0,25	20,7-26,8	0,68
<i>O</i>	22,65±0,24	20,4-25,3	21,53±0,31	19,3-26,7	2,87 **
<i>pO</i>	52,27±0,34	50,2-56,7	51,66±0,21	49,4-55,8	1,52
<i>hC</i>	77,04±0,48	71,3-81,4	78,21±0,32	73,2-82,5	-2,03 *
<i>m</i>	9,65±0,12	9,4-11,3	9,34±0,15	8,7-11,1	1,59
<i>lm</i>	27,35±0,3	25,2-31,7	28,03±0,27	24,2-31,8	-1,70
<i>f</i>	29,19±0,44	24,3-33,4	30,03±0,27	26,7-33,2	-1,63
<i>ld</i>	41,27±0,53	35,2-45,7	42,24±0,35	37,4-47,8	-1,52
В % к длине тела АС					
<i>C</i>	20,31±0,23	18,6-22,2	19,13±0,27	16,3-22,6	3,31 ***
<i>H</i>	24,23±0,32	22,3-30,6	27,05±0,39	22,6-31,7	-5,59 ***
<i>h</i>	7,85±0,13	7,3-9,5	8,08±0,13	7,3-9,5	-1,27
<i>Ad</i>	43,5±0,32	40,5-47,6	44,05±0,25	41,9-48,6	-1,37
<i>pD</i>	41,42±0,28	39,3-43,7	42,03±0,32	39,7-47,1	-1,40
<i>aV</i>	44,73±0,26	42,2-47,6	45,37±0,24	42,4-48,5	-1,81
<i>pV</i>	26,08±0,31	24,3-30,5	27,13±0,23	24,7-30,7	-2,73 **
<i>VA</i>	25,5±0,23	23,7-28,6	26,11±0,2	23,6-29,1	-2,00 *
<i>aA</i>	67,54±0,46	64,2-72,7	68,82±0,34	65,3-72,6	-2,23 *
<i>pA</i>	13,12±0,19	11,3-15,2	13,14±0,15	11,2-15,2	-0,10
<i>hD</i>	16,92±0,28	14,5-19,3	16,13±0,18	13,6-18,3	2,41 *
<i>lD</i>	11,5±0,18	10,3-13,1	11,24±0,16	9,3-13,1	1,11
<i>hA</i>	12,19±0,24	10,2-14,2	11,21±0,15	9,6-13,6	3,51 ***
<i>lA</i>	14,46±0,22	12,3-16,4	14,21±0,19	12,3-16,2	0,85
<i>lP</i>	14,65±0,23	13,2-17,2	14,05±0,17	12,2-16,7	2,06 *
<i>lV</i>	16,42±0,27	14,6-19,4	15,87±0,17	14,3-18,7	1,75

Примечание. Различия достоверны при уровнях значимости: * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

Сравнение половозрелой и неполовозрелой пеляди р. Усы по пластическим признакам (табл. 15) показало, что у неполовозрелых

рыб меньше высота головы и больше ее длина, больше диаметр глаза, меньше расстояния между грудным, брюшным и анальным плавниками, выше спинной и анальный плавники, длиннее грудной плавник. Вышеперечисленные различия связаны с размерными отличиями рыб в сравниваемых группировках и обусловлены аллометрией их роста.

По меристическим признакам (прил., табл. 3) достоверные отличия между неполовозрелой и половозрелой пелядью р. Усы выявлены по количеству жаберных тычинок (табл. 16). Среднее значение признака было меньшим у неполовозрелых особей, что обусловлено присутствием в их составе небольшого количества рыб (15 %) с наименьшим значением числа тычинок – 52 и 53. Данный факт нуждается в проверке ввиду возможного недоучета нами некоторого количества зачаточных тычинок у младшевозрастных особей (в нашем случае 2+), что вероятно при морфологических исследованиях многотычинковых видов сиговых рыб (Решетников, 1980). По остальным меристическим признакам достоверных отличий как средних значений, так и характера распределения частот их встречаемости не выявлено, что указывает на однородность сравниваемых группировок. Таким образом, по данным морфологического анализа пластических и меристических признаков нет оснований для выделения особых экологических группировок внутри популяции пеляди нижнего течения р. Усы.

Таблица 16

Различия пеляди из бассейна р. Печоры по меристическим признакам

Признак	t_{12}		
	1-2	1-3	2-3
<i>ID</i>	-0,24	5,08 ***	6,27 ***
<i>IID</i>	-1,58	-13,81 ***	-12,45 ***
<i>IA</i>	0,82	3,83 ***	3,44 ***
<i>IIA</i>	-1,22	-9,10 ***	-7,65 ***
<i>P</i>	0,36	0,15	-0,34
<i>V</i>	0,27	11,49 ***	13,55 ***
<i>Sp. br.</i>	-2,14 *	1,78	5,70 ***
<i>II</i>	0,59	-0,51	-1,33
<i>Vt</i>	-1,09	—	—

Примечание. Туводная неполовозрелая (1) и половозрелая (2) пелядь р. Усы. 3 – пелядь из низовьев р. Печоры (Новоселов, Решетников, 1988). Различия достоверны при уровнях значимости: * – $p < 0,05$; *** – $p < 0,001$. Прочерк обозначает отсутствие данных.

Попытки выяснить, насколько усинская пелядь отличается от печорской, предпринимались ранее рядом авторов (Соловкина, 1962; Кучина, 1962), которые пришли к выводу, что усинская и печорская пелядь морфологически однородна. К сожалению, ими не был проведен статистический анализ материалов.

Используя более поздние литературные данные по морфологии печорской пеляди (Новоселов, Решетников, 1988), мы провели сравнительный анализ между пелядью р. Усы и дельты р. Печоры (см. прил., табл. 3). Из восьми меристических признаков достоверные отличия выявлены по шести (см. табл. 16). Печорская пелядь отличается от усинской бóльшим количеством жестких лучей в анальном и спинном плавниках, меньшим количеством мягких лучей в спинном и брюшном плавниках, а также меньшим числом жаберных тычинок. Наиболее существенные отличия выявлены по количеству мягких лучей в анальном и брюшном плавниках. Причем для пеляди из р. Печоры обнаружено наибольшее значение количества мягких лучей в анальном плавнике, равное 16. Такое значение признака не было отмечено также и в других известных нам работах (Остроумов, 1953; Соловкина, 1962), где приводятся морфологические характеристики для выборок как из р. Усы, так и районов, расположенных по р. Печоре в 400–500 км выше ее устья (Усть-Цилемский и Усть-Усинский). Данный факт также свидетельствует о различиях между пелядью нижнего течения р. Печоры и пелядью, обитающей на участках, расположенных выше по ее течению.

Для сравнения рассматриваемых группировок по комплексу меристических признаков рассчитана матрица дивергенции (табл. 17). Уровень дивергенции между усинской и печорской пелядью оказался достаточно высоким (d^2 более 21). Столь существенные различия определили два признака – количество мягких лучей в анальном и брюшном плавниках. Различия по другим признакам внесли меньший и сравнительно одинаковый вклад при суммировании значения d^2 .

Таблица 17

Матрица дивергенции меристических признаков пеляди бассейна р. Печоры

Сравниваемые выборки	Уса		Печора
	неполовозрелая	половозрелая	
	1	2	3
1	–	2,02	21,99
2	–	–	21,24

Примечание. Выборки и их нумерация согласно табл. 14.

Дендрограмма сходства (рис. 13) наглядно демонстрирует близость группировок пеляди из р. Усы и их значительные отличия от пеляди из района дельты р. Печоры. Высокий уровень дивергенции позволяет выделить пелядь нижнего течения р. Усы и района дельты р. Печоры в отдельные популяции.

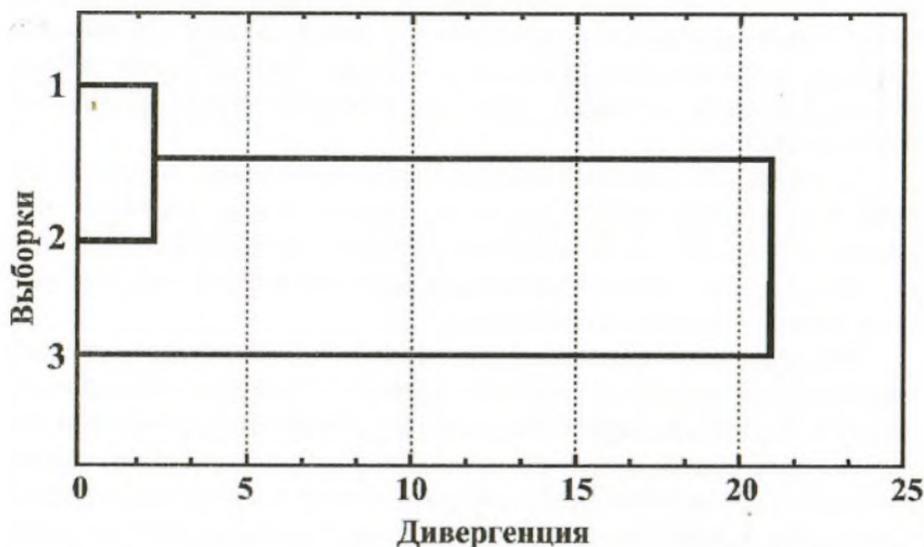


Рис. 13. Дендрограмма сходства пеляди рр. Усы и Печоры по меристическим показателям: Неполовозрелая (1) и половозрелая (2) нижнего течения р. Усы и низовьев р. Печоры (3)

В каждом крупном бассейне рек наблюдается сложная популяционная структура пеляди с широким разнообразием форм (озерная, озерно-речная, речная, эстуарная (Дрягин, 1933; Букирев, 1938; Есипов, 1938; Берг, 1948; Остроумов, 1951; Венглинский, 1966; Крохалевский, 1978; Решетников и др, 1989а и др.). Однако внутривидовые формы не выявляются. Явной географической изменчивости морфологических признаков, которой раньше придавали большое значение (Букирев, 1938; Меньшиков, 1951; Кириллов, 1972; Скрыбин, 1979; и др.), в более поздних работах не отмечено (Решетников, 1980, 1989а; Новоселов, 1984).

Н.А. Остроумов (1951), проводивший морфологический анализ печорской пеляди, выделил ее в особую нацию – *S. peled natio petshorae Ostromov*, основываясь преимущественно на результатах анализа пластических признаков. Он также отметил, что классификация печорской пеляди по биологическим признакам (озерная,

озерно-речная) неудовлетворительна и предложил выделять морфы по особенностям темпа роста: «быстрорастущая», «медленнорастущая». Л.Н. Соловкина (1962) при описании пеляди р. Усы приняла классификацию, предложенную Н.А. Остроумовым, тогда как Е.С. Кучина (1962) пользовалась дефиницией Л.С. Берга (1948) – *C. peled*. В более поздней работе, касающейся вопросов географической изменчивости морфологических признаков печорской пеляди (Новоселов, 1984), установлено, что рыбы из р. Печоры и из водосемов Архангельской области не имеют существенных различий по меристическим признакам.

Анализ девяти диагностических признаков пеляди, выловленной нами в р. Усе (см. табл. 13 и прил., табл. 3), свидетельствует, что размах колебаний их значений не выходит за пределы, указанные для вида *C. peled*, что укладывается в представление о морфологической монотипичности данного вида.

Нельма, самый крупный представитель семейства сиговых рыб, широко распространена в реках побережья Северного Ледовитого океана и Берингова моря. В Евразии встречается от рек бассейна Белого моря на западе до р. Колымы на востоке (редко в реках Чукотского п-ова), в бассейне Берингова моря только в реках Анадырского лимана. На Аляске ареал нельмы шире, чем на северо-востоке Азии. Он охватывает район от р. Кускоквим на юге до р. Колвилл на севере и к востоку по арктическому побережью до р. Андерсон (Берг, 1948; Scott, Grossman, 1973; Решетников, 1980; Атлас пресноводных рыб..., 2002).

В наших уловах повсеместно преобладали двух- и трехлетки нельмы. Поэтому для проведения морфологического анализа использованы именно эти наиболее репрезентативно представленные группы рыб.

Морфологический анализ пластических признаков показал, что у усинских рыб больше высота тела, пектоцентральное и антеанальное расстояния. В выборке из р. Усы присутствовали особи с несколько большей длиной тела *AC* (табл. 18). Соответственно для них значения вышеуказанных признаков должны закономерно отличаться в большую сторону, что и показал проведенный нами морфологический анализ. По меристическим признакам достоверные отличия не выявлены. На наш взгляд, различия по пластическим признакам недостаточны для выделения нельмы рр. Усы и Колвы в самостоятельные группировки, что согласуется с результатами проведенного ра-

нее морфологического анализа выборок нельмы, в которые были включены только особи в возрасте 1+ (Туманов, 2003).

Таблица 18

Пластические и меристические признаки туводной нельмы рр. Усы и Колвы
(возраст 1+ и 2+)

Признак	Колва, n=25		Уса, n=31		$t_{\text{м}}$
	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	
1	2	3	4	5	6
Пластические признаки					
АС, мм	232±2,68	195–260	250,77±1,8	230–275	
В % к длине головы					
<i>aO</i>	21,36±0,24	19,2–24,5	21,52±0,19	19,2–23,7	–0,50
<i>O</i>	15,44±0,24	13,1–18,6	15,97±0,2	14,4–18,3	–1,70
<i>pO</i>	62,12±0,43	58,7–65,7	61,16±0,34	56,2–65,7	1,75
<i>hC</i>	55,32±0,3	51–57,4	54,58±0,42	51,3–58,1	1,44
<i>m</i>	9,28±0,19	8,4–12,7	9,48±0,23	8,4–12,3	–0,69
<i>lm</i>	33,32±0,3	30,8–36,4	33,16±0,27	30,2–37,7	0,39
<i>f</i>	18,48±0,28	15,6–21,4	18,13±0,26	15,3–20,4	0,92
<i>ld</i>	50,8±0,56	46,1–55,7	49,71±0,29	47,2–54,7	1,72
В % к длине тела АС					
<i>C</i>	23,88±0,2	22,7–26,5	23,52±0,27	21,6–26,2	1,07
<i>H</i>	17,2±0,2	15,4–20,3	18,03±0,2	16,3–20,6	–2,95 **
<i>h</i>	7,2±0,12	6,8–8,4	7±0,15	6,3–8	1,07
<i>Ad</i>	45±0,25	42,2–47,5	44,58±0,29	42,5–47,1	1,09
<i>pD</i>	38,04±0,38	35,2–42,6	38,77±0,25	36,3–42,7	–1,61
<i>aV</i>	47,24±0,33	44,5–51,9	47,97±0,32	44,2–52,1	–1,58
<i>pV</i>	26,32±0,29	23,3–29,4	27,16±0,22	24,3–29,5	–2,31 *
<i>VA</i>	21,92±0,27	20,2–24,6	22,26±0,29	19,7–25	–0,85
<i>aA</i>	68,32±0,54	63–73,1	69,84±0,43	64,2–74,7	–2,21 *
<i>pA</i>	12,08±0,24	10,2–14,7	11,74±0,15	10,3–13,2	1,20
<i>hD</i>	17,16±0,15	16,6–18,7	16,87±0,14	15,5–18,3	1,39
<i>ID</i>	11,48±0,19	10,1–13,6	11,35±0,18	10,3–13,1	0,47
<i>hA</i>	12,2±0,22	10,6–14,1	11,81±0,13	10,2–13,2	1,55

1	2	3	4	5	6
<i>IA</i>	12,88±0,18	11,3–15,4	12,77±0,14	11,3–14,4	0,46
<i>IP</i>	14,04±0,23	12,2–16,7	14,16±0,2	12,2–16,2	-0,40
<i>IV</i>	13,28±0,2	11,3–15,9	13,23±0,16	11,6–14,4	0,21
Меристические признаки					
<i>ID</i>	3,68±0,1	3–4	3,74±0,08	3–4	-0,50
<i>IDD</i>	11,12±0,12	10–12	11,06±0,09	10–12	0,37
<i>IA</i>	3,72±0,09	3–4	3,87±0,06	3–4	-1,37
<i>IIA</i>	14,2±0,12	13–15	14,23±0,15	12–15	-0,14
<i>P</i>	15±0,1	14–16	14,84±0,09	14–16	1,18
<i>V</i>	10,2±0,08	10–11	10,23±0,08	10–11	-0,23
<i>Sp. br.</i>	21,4±0,18	20–24	21,42±0,21	19–24	-0,07
<i>II</i>	104,88±0,53	100–110	105,23±0,55	100–112	-0,45
<i>Vt</i>	67,84±0,17	67–69	68,16±0,15	67–70	-1,43

Примечание. Различия достоверны при уровнях значимости: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$.

Сравнение морфологических признаков печорской нельмы с нельмой из других водоемов показало, что таковая отличается бóльшим числом чешуй в боковой линии, бóльшим расстоянием между грудными и брюшными плавниками и между грудными и анальным плавником (Зверева, и др., 1953). На основе выявленных отличий авторы выделили печорскую нельму в особую таксономическую группу – *Stenodus leucichthys nelma natio petchorae* Ostroumov.

Ф.Н. Кириллов (1972), проведя сравнение нельмы из различных водоемов бывшего СССР, согласился с мнением Н.А. Остроумова (1953) и выделил три географические форы (племя): западносибирскую – *Stenodus leucichthys nelma natio petchorae* Ostroumov, обитающую в реках бассейна Баренцева моря (Печора, Кортаиха); сибирскую, заселяющую реки бассейна Карского моря, и восточносибирскую, обитающую в бассейнах моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря – *Stenodus leucichthys nelma natio lensis* Kirilov.

В результате ревизии номенклатуры сиговых рыб, проведенной Ю.С. Решетниковым (1980), была принята систематическая схема, предложенная Л.С. Бергом (1948). Принимая во внимание трудности, связанные с систематической идентификацией множества выделенных к тому времени внутривидовых форм на уровне *subspecies*, *forma*, *natio* и т.д., он не придал особого номенклатурного статуса группировкам, выделенным Ф.Н. Кирилловым и Н.А. Остроумовым. Для вида *Stenodus leucichthys* было выделено только два подвида: *Stenodus leucichthys leucichthys* (Guldenstadt) белорыбица и *Stenodus leucichthys nelma* Pallas. Отмечено незначительное различие этих подвидов по остеологическим признакам (Берг, 1948; Шапошникова, 1967).

Анализ меристических показателей нельмы из рр. Усы и Колвы (см. табл. 18 и 13) свидетельствует, что усинская нельма обладает морфологическими особенностями, характерными для подвида *Stenodus leucichthys nelma*.

Омуль на территории России населяет арктические реки от Мезени на западе до Чаунской губы на востоке (Решетников, 1979; Решетников, 1980). Истинно проходной вид. Встречается в реке только в период нереста и в возрасте сеголетки (Остроумов, 1953; Кучина, 1953). В море омуль может обитать на участках с большой соленостью до 20–22 ‰ (Москаленко, 1971). Использует для нагула не только заливы и губы, но и всю прибрежную зону полярных морей (Новоселов, Чуксина, 1999).

Известно, что в бассейне р. Печоры омуль представлен единой популяцией, нерест большей части которой проходит на ограниченном участке русла р. Усы (Зверева и др., 1953; Соловкина, 1962; Решетников, 1980; Лукин и др., 2000). Принимая во внимание вышеизложенное, все рыбы, отловленные нами в разных участках р. Усы, объединены в одну выборку, в которую вошли 34 экз. половозрелого омуля на IV и V стадиях зрелости, включая 10 самок в возрасте 6+ и 7+ лет и 24 самца в возрасте 4+ – 7+ лет. Большая часть рыб (22 экз.) отловлена на пути нерестовой анадромной миграции в районе пос. Парма и о-ва Дибож в 1998–2002 гг., остальные – в 1997–2000 гг. непосредственно на нерестилищах в районе устья р. Пашпияню.

Результаты анализа 23 пластических признаков омуля приведены в табл. 19. В распределении рыб по числу жаберных тычинок прослеживается смещение наиболее часто встречаемых значений (74 %) в меньшую сторону (40–44 тычинки) при общем разбросе значений от 38 до 48 тычинок (рис. 14, а). Частоты

встречаемости значений числа чешуй в боковой линии заметно смещены в сторону больших значений – значительную долю (44 %) составляют рыбы с числом чешуй 92 и 93 (рис. 14, б). Частоты встречаемости значений числа позвонков в области среднего и минимального значений распределены равномерно (рис. 14, в), при этом наименьшей (12 %) была частота встречаемости максимального значения признака (64). Таким образом, частоты встречаемости значений ни одного из проанализированных меристических признаков не распределились в соответствии с закономерностями нормального распределения, что, скорее всего, обусловлено недостаточным объемом выборки.

Таблица 19

Пластические и меристические признаки омуля р. Усы (возраст 4+–7+, n=34)

Признак	M±m	lim	Признак	M±m	lim
Пластические признаки			<i>aA</i>	72,2±0,20	70,2–74,7
<i>AC</i> , мм	337,2±2,83	315–370	<i>pA</i>	14,1±0,12	13,3–15,2
В % к длине головы			<i>hD</i>	11,9±0,18	10,2–13,3
<i>aO</i>	20,9±0,18	19,2–23,3	<i>lD</i>	11,3±0,17	10,3–13,1
<i>O</i>	18,1±0,16	16,2–20,4	<i>hA</i>	8,8±0,20	7,2–10,3
<i>pO</i>	56,4±0,26	54,7–59,7	<i>lA</i>	9,8±0,31	8,3–14,4
<i>hC</i>	67,6±0,21	66,9–70,1	<i>lP</i>	13,7±0,08	13,2–14,2
<i>M</i>	9,1±0,17	7,2–11,3	<i>lV</i>	13,3±0,12	12,6–15,4
<i>Lm</i>	28,1±0,13	26,4–29,7	Меристические признаки		
<i>F</i>	29,7±0,14	28,3–31,4	<i>lD</i>	3,8±0,07	3–4
<i>Ld</i>	42,2±0,15	41,2–44,4	<i>lID</i>	10,7±0,14	10–12
В % к длине тела AC			<i>lA</i>	3,4±0,09	3–4
<i>C</i>	17,1±0,11	16,4–18,0	<i>lIA</i>	10,3±0,08	10–11
<i>H</i>	22,2±0,21	20,3–24,6	<i>P</i>	15,2±0,07	15–16
<i>H</i>	6,8±0,07	6,3–7,5	<i>V</i>	11,2±0,06	11–12
<i>Ad</i>	43,0±0,19	41,5–45,7	<i>Sp. br.</i>	42,0±0,44	38–48
<i>pD</i>	41,5±0,22	39,3–43,5	<i>ll</i>	90,9±0,38	87–94
<i>aV</i>	47,6±0,28	45,2–50,1	<i>Vt</i>	62,3±0,18	61–64
<i>pV</i>	31,1±0,37	28,3–34,5			
<i>VA</i>	24,9±0,24	23,7–28,0			

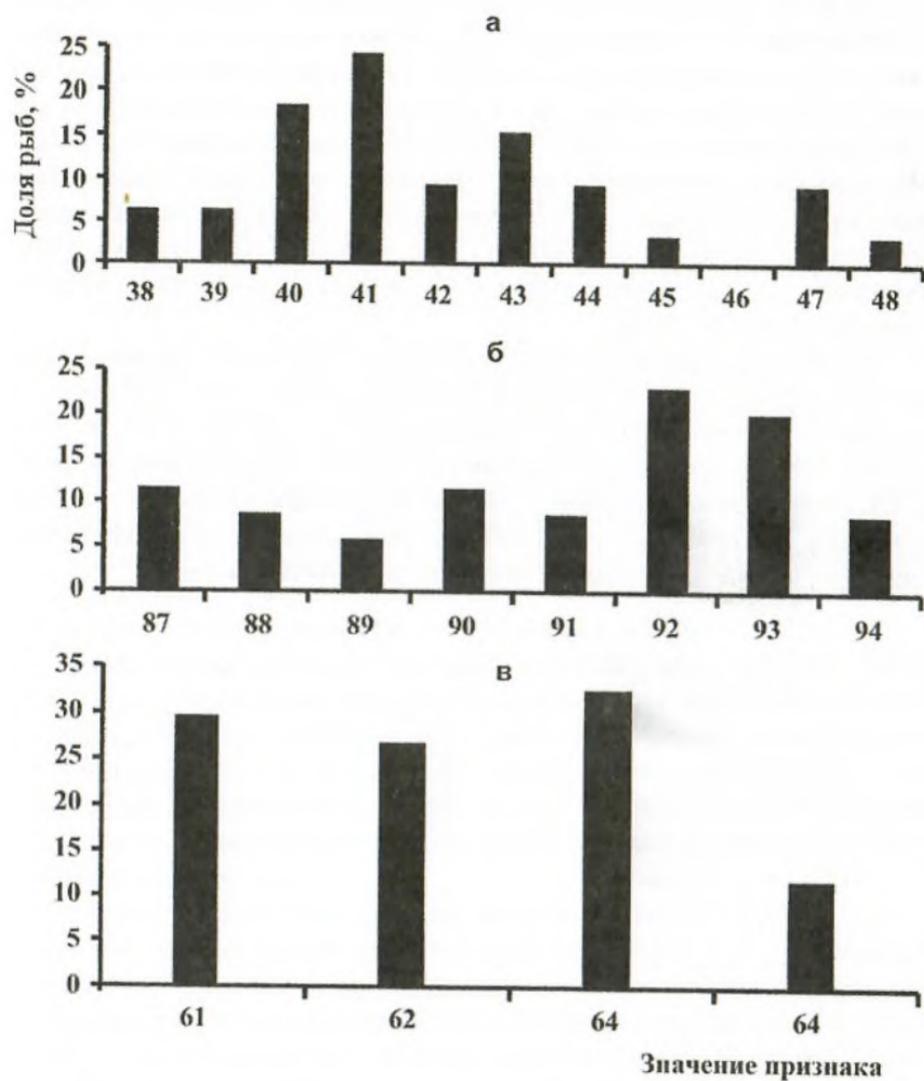


Рис. 14. Гистограммы распределения омуля по числу жаберных тычинок (а), чешуй в боковой линии (б) и позвонков (в)

Печорский омуль, в отличие от сибирских форм, отличается меньшим числом чешуй в боковой линии, небольшим числом жаберных тычинок, увеличенной по отношению к длине тела головой, рылом и диаметром глаза (Остроумов, 1953). Автором было предложено выделить омуля Баренцева моря в подвид *Coregonus autumnnalis lepechini* Wagrach, омуля Карского моря – в подвид *Coregonus autumnnalis pravdini* natio nova и омуля ленского – в подвид *Coregonus autumnnalis maris laptevi* natio nova. Печорский омуль был назван им *Coregonus autumnnalis natio lepechini* Ostroumov. Позднее в пределах ареала, занимаемого омулем, стали различать только стада, приуроченные к бассейнам крупных рек: печорское, енисейское, хатангское, ленское, индигирское и колымское (Решетников, 1980).

В пределах вида выделено два подвида – *Coregonus autumnnalis autumnnalis* (Pallas) ледовитоморский или арктический омуль и *Coregonus autumnnalis migratoris* (Georgi) – байкальский омуль (Берг, 1948; Решетников, 1980). В результате морфологического анализа 9 диагностических меристических признаков омуля, заходящего на нерест в р. Усу (см. табл. 13), показано, что колебания их значений не выходят за пределы, указанные для подвида *Coregonus autumnnalis autumnnalis*.

Глава 5

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИГОВЫХ РЫБ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УСЫ

5.1. РЯПУШКИ

Размерно-весовой состав. Поскольку контрольные обловы в рр. Усе и Колве проводились неводами разной длины и ячеи в приводе, сопоставление размерно-веса и возрастного состава уловов представляется корректным в выборках из однотипных орудий лова. Полупроходная ряпушка р. Усы отличается от туводной усинской ряпушки более крупными размерами (прил., табл. 4). Ее средняя длина за все годы исследований превышала соответствующие показатели туводной ряпушки р. Усы на 3–4 см (прил., табл. 5, 6). Достоверно более высокие показатели длины и массы полупроходных рыб в пределах одновозрастных группировок свидетельствуют, что размерно-весовые различия между рассматриваемыми формами ряпушек р. Усы определяются не только различиями в возрастном составе уловов, но и в темпе роста рыб.

При сопоставлении размерно-весовых характеристик туводной и полупроходной ряпушек в пределах одновозрастных групп (прил., табл. 4–8) видно, что туводная ряпушка р. Колвы характеризуется наименьшими, а полупроходная ряпушка р. Усы – наибольшими показателями длины и массы тела. Туводная ряпушка р. Усы по размерно-весовым характеристикам занимает промежуточное положение.

Туводная ряпушка р. Усы из летних уловов крупнее, чем из осенних, за счет преобладания старшевозрастных рыб. В одновозрастных же группах рыбы, выловленные осенью, крупнее летних, что обусловлено их дополнительными летними приростами (см. прил., табл. 5, 6). Аналогичная картина прослеживается на примере туводной ряпушки р. Колвы (см. прил., табл. 7, 8). Сезонные различия размерно-весовых показателей туводных ряпушек, обусловленные снижением доли старшевозрастных рыб осенью, связаны с миграцией последних с мест летнего нагула к нерестилищам.

Таким образом, размерно-весовые показатели рыб закономерно понижаются в ряду: полупроходная ряпушка р. Усы – туводная ряпушка р. Усы – туводная ряпушка р. Колвы.

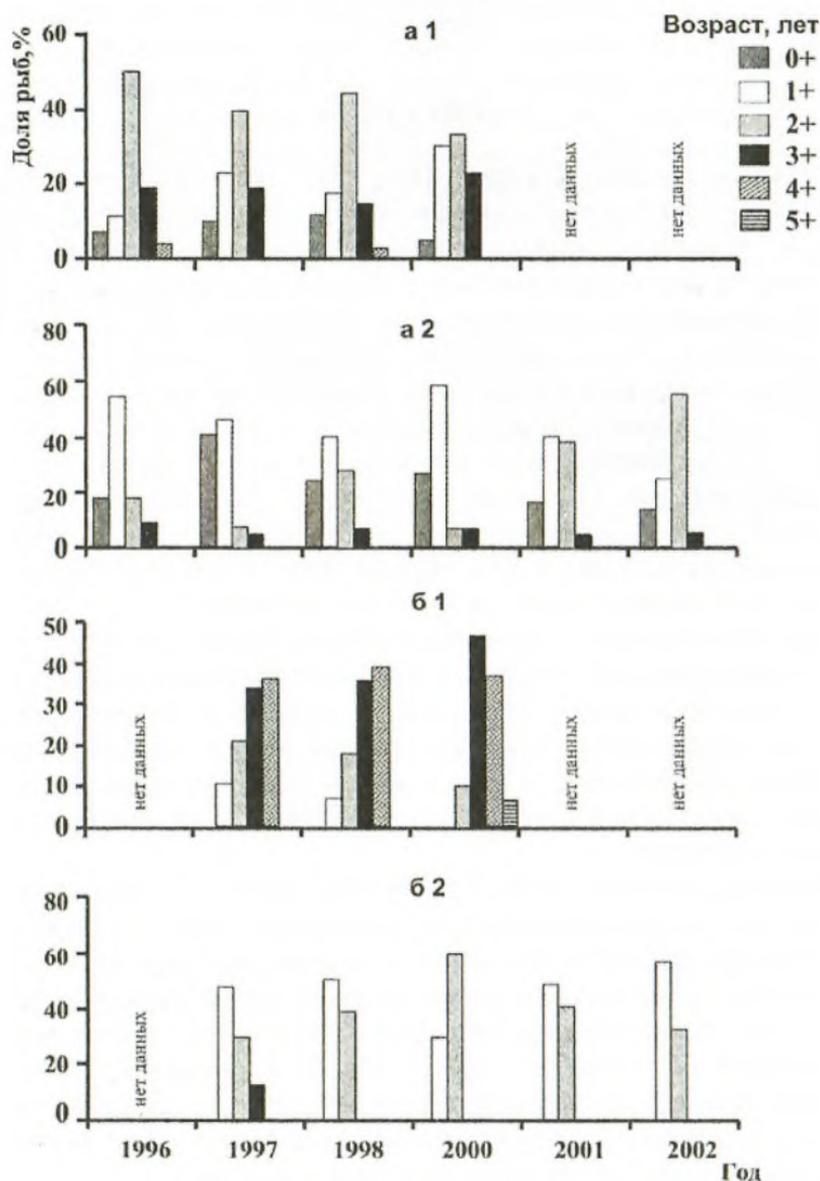


Рис. 15. Возрастной состав туводной ряпушки рр. Колвы (а) и Усы (б) в летних (1) и осенних (2) неводных уловах

Возрастной состав. В летних уловах туводной ряпушки из р. Усы присутствовали рыбы в возрасте от 1+ до 5+ лет (рис. 15). Отсутствие в них сеголеток связано с применением невода с достаточно крупной ячейей (18 мм) в приводе. Основу уловов (75%) составляли четырех- и пятилетние особи. Средний возраст рыб по годам изменялся от 2,95 до 3,41 года и за все годы исследований составил 3,12 года. Ряпушка на тех же тонях осенью была представлена меньшим числом возрастных групп: от 1+ до 3+ при доминировании в большинстве случаев двухлеток. В связи с отсутствием старшевозрастных особей средний возраст рыб в осенних уловах снижался в два раза: до 1,52 года при межгодовых колебаниях от 1,36 до 1,60 года.

В летних уловах мальковым неводом в р. Колве присутствовали особи от сеголеток (0+) до пятилеток (4+), при этом трехлетние рыбы (2+) доминировали во все годы исследований (см. прил., табл. 5 и рис. 15). Средний возраст рыб составил 1,87 года при изменениях в разные годы от 1,79 до 1,96 года. Осенью средний возраст рыб в уловах, так же как и на усинских тонях, снижался, составив в среднем за все годы исследований 1,25 года при межгодовых колебаниях от 0,97 до 1,60 года. Доминирующее положение в осенних уловах (45%) стали занимать двухлетки, почти в три раза возросла доля сеголеток.

Возрастной состав уловов полупроходной ряпушки в разные годы был более стабильным по сравнению с таковым в уловах туводной ряпушки р. Усы (рис. 16). В них всегда присутствовали особи от трех- до пятилетнего возраста, шестилетние особи были отмечены единично в 2000 и 2001 гг.

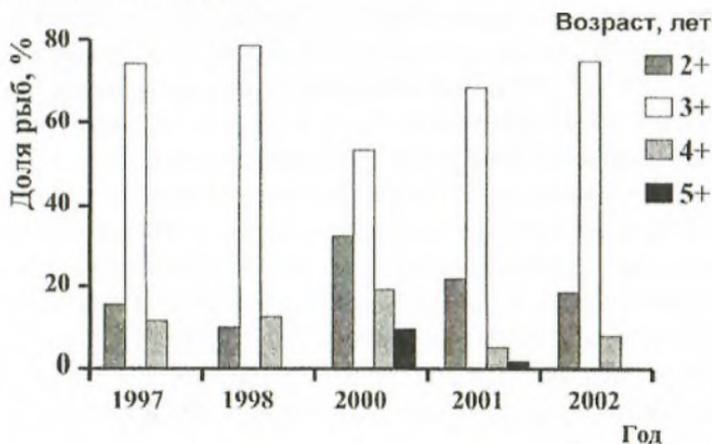


Рис. 16. Возрастной состав полупроходной ряпушки р. Усы

Наиболее многочисленную группу в уловах во все годы составляли четырехлетние (3+) рыбы, доля которых была наибольшей в 1998 г. (64%). Средний возраст рыб за все годы исследований составил 3,19 года при межгодовых изменениях от 2,86 до 3,60 года. По показателю среднего возраста полупроходная ряпушка оказалась близкой к туводной усинской ряпушке из летних уловов. Однако среди полупроходной ряпушки отсутствовали двухлетки, и весь улов состоял из половозрелых рыб.

Половой состав. В летних уловах туводной ряпушки в р. Усе постоянно присутствовали готовые к предстоящему осеннему нересту половозрелые особи на III и III–IV стадиях зрелости. Их доля изменялась в пределах от 60 до 65% и в среднем за все годы исследований составила 58 % (см. прил., табл. 5). Половой состав характеризовался примерно равным соотношением самцов и самок в 1997 (46%) и 1998 (48%) гг. и некоторым преобладанием самок в 2000 г. (67%; здесь и далее по тексту указывается доля самок).

В летних уловах на р. Колве потенциально готовыми к нересту осенью текущего года (III, III–IV стадии зрелости гонад) были от 15 % (1998 г.) до 37% (1997 г.) особей. Среди них доля самцов по сравнению с самками была выше в 1997 (28%) и 1998 гг. (33%). В 1996 и 2000 гг. соотношение полов было примерно равным (см. прил., табл. 7). Более высокая доля неполовозрелых рыб по сравнению с р. Усой может быть связана с применением мелкоячеяного невода.

В осенних уловах на р. Усе в период нерестового хода полупроходной ряпушки в качестве туводной формы учитывались только не готовые к предстоящему осеннему нересту особи, гонады которых находились на II и II–III стадиях развития. Среди них доля самок была самой высокой в 1997 г. – 73%. В последующие годы доля самок постепенно снижалась и в 2002 г. составила 18 %, что может свидетельствовать об ухудшении состояния популяции туводной ряпушки.

В осенних уловах на р. Колве присутствовали только неполовозрелые особи на I (ювенильные сеголетки) и II стадиях зрелости гонад. Среди рыб, находящихся на II стадии зрелости гонад, доля самок обычно была ниже доли самцов (20–40%), и только в 2002 г. соотношение полов было примерно равным (58%, см. прил., табл. 8). Присутствие неполовозрелых рыб в выборках туводных ряпушек свидетельствует о приуроченности мест их нагула к нижним течениям рр. Усы и Колвы.

Среди полупроходной ряпушки, заходящей на нерест в р. Усу, доля самок в 1995 и 1997 гг. изменялась от 58 до 72 %. В 1998 г. доля самок понизилась до 43 %, а с 2000 по 2001 г. постепенно повышалась от 57 до 61% и в 2002 г. вновь была на высоком уровне – 68 % (см. прил., табл. 4).

Анализ возрастной изменчивости полового состава ряпушек разных экологических форм по объединенным за все годы материалам свидетельствует о созревании самцов в более раннем возрасте. Среди полупроходной ряпушки р. Усы доля самок повышалась в возрастных группах 2+ – 5+ от 42 до 100% (n=261, см. прил., табл. 4).

Таблица 20

Возрастной состав самцов и самок полупроходной ряпушки р. Усы

Возраст	Доля, %		Количество, экз.	
	самки	самцы	самки	самцы
2+	9,4	24,2	16	22
3+	47,7	64,8	81	59
4+	37,6	11,0	64	10
5+	5,3	0,0	9	0
Всего	100,0	100,0	170	91

Самцы и самки полупроходной ряпушки начинали созревать на третьем году жизни (табл. 20). Однако в возрасте 2+ созревала лишь десятая часть самок, в то время как на третьем году жизни половозрелыми становилось около четверти самцов. Подавляющее большинство самцов (89 %) созревало в возрасте 2+ и 3+ лет, а самок (85,3 %) – 3+ и 4+ лет. Самцы старше 4+ лет в уловах отсутствовали. Средний возраст самцов в объединенной за все годы выборке составил 2,9 года, а самок – 3,4 года. Повышение доли самок среди старшевозрастных рыб характерно и для туводной ряпушки (см. прил., табл. 5–8).

Рост. Самцы полупроходной и туводной ряпушек р. Усы отличаются от самок более низким темпом роста

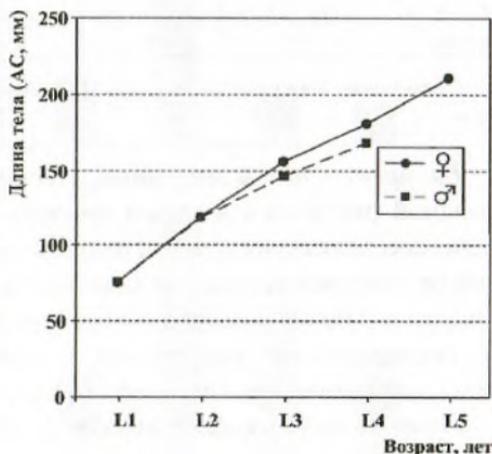


Рис. 17. Расчетный рост самок и самцов полупроходной ряпушки р. Усы

(рис. 17). Отставание самцов в росте начинается на втором году жизни и увеличивается с возрастом рыб. Замедление роста самцов, по-видимому, связано с их созреванием в более раннем возрасте. Аналогичные различия в росте самцов и самок полупроходной усинской ряпушки отмечались ранее Л.Н. Соловкиной (1962).

Линейный рост туводных ряпушек был близок, хотя расчисленные длины усинской ряпушки несколько превышали соответствующие показатели колвинской ряпушки во всех возрастных классах. По сравнению с туводными ряпушками расчисленный средний темп роста у особей из выборок полупроходной ряпушки был значительно выше (табл. 21). Анализ результатов обратного расчисления роста, так же как и проведенный выше анализ прямых измерений рыб, свидетельствует о том, что полупроходная ряпушка р. Усы имеет наиболее высокий темп роста, а колвинская туводная – наименьший. Более низкий темп роста ряпушки в р. Колве, возможно, связан с ухудшением условий ее обитания после аварии на нефтепроводе в 1994 г. (Туманов, 2002в).

Таблица 21

Линейный рост ряпушки разных экологических форм в нижнем течении р. Усы

Район, форма	Расчисленная длина АС, мм					
	L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L _{пик}
Уса, полупроходная	<u>77,4±1,50</u> 153	<u>126,2±1,60</u> 153	<u>158,7±1,65</u> 110	<u>187,3±3,44</u> 34	<u>211±8,90</u> 6	233
Уса, туводная	<u>72,8±1,62</u> 73	<u>118±1,74</u> 67	<u>150±2,28</u> 53	<u>175±3,02</u> 13	<u>207±7,03</u> 2	217
Колва, туводная	<u>70,3±2,20</u> 227	<u>115,6±1,96</u> 115	<u>140,7±2,43</u> 41	<u>166,4±6,02</u> 2	Нет данных	172

Примечание. Над чертой – средняя и ошибка средней, под чертой – количество промеров.

Распределение и миграции. Летом плотностные характеристики туводной ряпушки в нижнем течении р. Колвы существенно превышали соответствующие показатели для нижнего течения р. Усы. Данное обстоятельство связано не только с различиями в орудиях лова, но и с более высокой концентрацией в р. Колве молоди ряпушки, сукцессионное увеличение численности которой наблюдалось после аварийного разлива нефти (см. гл. 6).

Плотностные характеристики и возрастной состав туводной ряпушки на плесовых участках нижнего течения р. Усы были подвержены выраженной сезонной изменчивости. В конце июля – начале августа плотность туводной ряпушки находилась на низком уровне

и в разные годы исследований изменялась в достаточно узких пределах: от 0,5 до 1,3 экз. на ед. усилия. Как показано выше, основу уловов составляли половозрелые рыбы, среди которых доминировали четырех- и пятилетки (см. рис. 15). Особи младшевозрастных групп в этот период, по всей видимости, рассредоточены по нагульным площадям, расположенным на более мелких участках реки – курьях и мелких перекатах. Более крупные, готовые к нересту особи со зрелыми половыми продуктами, концентрируются перед началом нерестовой миграции недалеко от берега в более глубоких местах, где и попадают в контрольные орудия лова.

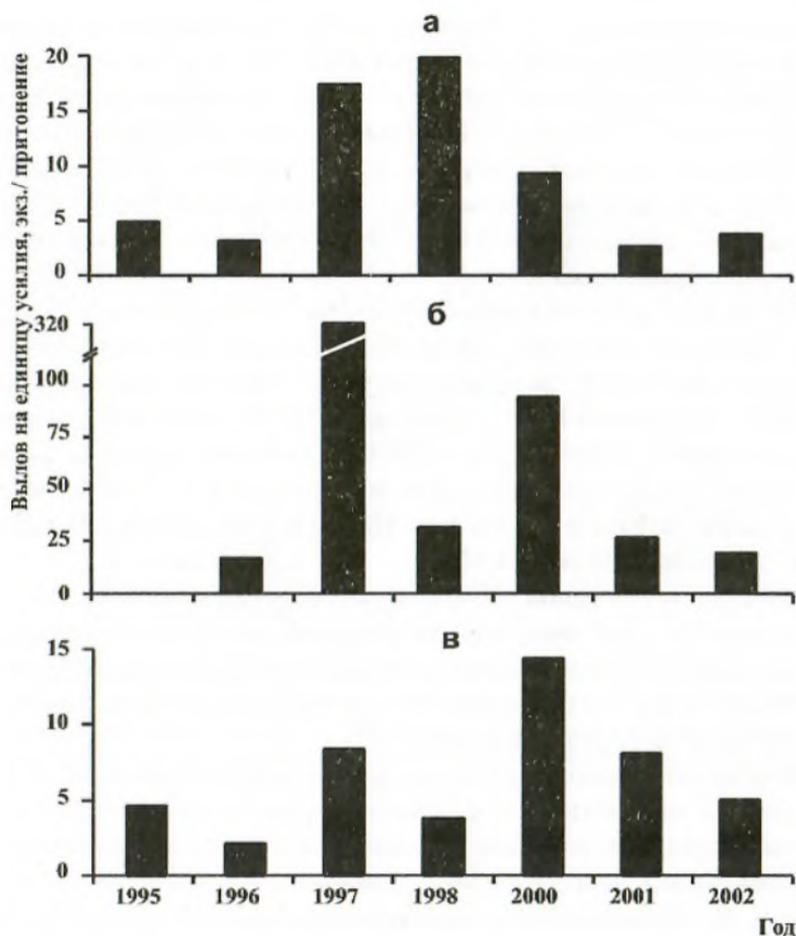


Рис. 18. Динамика относительной численности туводной ряпушки в рр. Колве (а), Уссе (б) и полупроходной ряпушки в р. Уссе (в) осенью (конец сентября – начало октября)

Осенью, еще до подходов полупроходной ряпушки из р. Печоры, плотность туводной ряпушки возрасла до 317,0 и 91,4 экз. на ед. усилия в 1997 и 2000 гг. за счет массового появления в уловах неполовозрелых рыб в возрасте 1+ и 2+ лет. За весь период исследований плотность туводной ряпушки на контрольных тонах р. Усы осенью была самой низкой в 1996 и 2002 гг. (рис. 18).

Сезонная динамика плотностных характеристик и возрастной структуры ряпушки в нижнем течении р. Усы связаны с особенностями миграций рыб. Начиная с конца августа – начала сентября туводные особи со зрелыми половыми продуктами, по всей видимости, уходят на нерест вверх по р. Усе и перестают встречаться в ее нижнем течении (см. рис. 7, пункты 3 и 7). Возможно, что некоторая часть рыб, мигрирующих на нерест по р. Усе в августе до подхода полупроходной ряпушки, приходит сюда из прилегающих к устью Усы нагульных участков р. Печоры. По мере миграции половозрелой туводной ряпушки к нерестилищам ее место занимает молодежь, мигрирующая на плесы на зимовку. Концентрация молодежи туводной ряпушки на плесовых участках нижнего течения р. Усы наблюдается вплоть до образования шуги.

По нашим данным можно судить, что сроки начала нерестового хода туводной ряпушки примерно совпадают со сроками начала массового хода полупроходной ряпушки в районе устья р. Печоры, который, по данным В.П. Корниловой (1970), наступает в конце августа – начале сентября. Так в 2000 г. туводные особи со зрелыми половыми продуктами перестали встречаться в уловах в приустьевом участке р. Усы в районе пос. Парма и о-ва Дибож как раз в эти сроки (Туманов, 2002б, 2004б).

По нашим (Туманов, 2002б) и литературным (Соловкина, 1962) данным, пик хода полупроходной ряпушки в нижнем течении р. Усы обычно приходится на первую декаду октября. Затем наступает постепенный спад его интенсивности, и миграция заканчивается к середине октября перед ледоставом.

В осенний период плотность полупроходной ряпушки в р. Усе находилась по сравнению с туводной ряпушкой на более низком уровне, в среднем составляя от 2 до 5 экз./усилие и существенно повышаясь лишь в 2000 г. (14 экз./усилие).

В р. Колве межгодовая динамика численности туводной ряпушки в летних уловах приводится в следующей главе при рассмотрении изменений в структуре ихтиоценозов в пределах загрязненного уча-

стка. В осенних уловах в 1996 г. численность ряпушки в р. Колве находилась на низком уровне – 3 экз./усилие, примерно на том же уровне, что и в 1995 г. (4,7 экз./усилие). В 1997 по 1998 г. происходит трехкратное возрастание ее плотности до 16,7 в 1997 г. и до 18,9 экз./усилие в 1998 г. В 2000 г. плотность ряпушки снизилась до 8,9 экз./усилие, а в 2001 г. упала до прежнего низкого уровня 1995, 1996 гг. (2,5 экз./усилие), оставаясь в 2002 г. примерно на таком же уровне (3,6 экз./усилие). В целом межгодовая динамика вылова туводной ряпушки на единицу усилия в осенний период соответствует таковой в летний период и отражает падение численности вида на загрязненном участке реки в послеаварийный период (см. гл. 6).

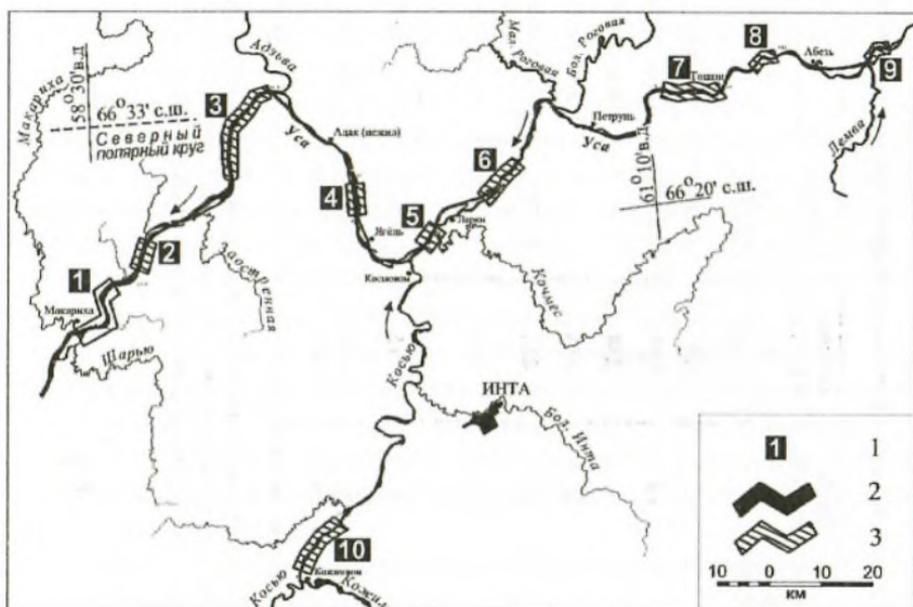


Рис. 19. Карта-схема расположения основных нерестилищ сиговых рыб в нижнем течении р. Усы:

1 – номера нерестовых участков соответствуют нумерации в табл. 22; 2 – участок, обозначенный Л.Н. Соловкиной (1959); 3 – участки, обозначенные в соответствии с устным сообщением А. Хейлика

Нерестилища и нерест. Нерестилища, на которых формируются осенние промысловые скопления сиговых рыб, располагаются в русле р. Усы от впадения р. Макарихи (95 км от устья) и несколько выше впадения р. Лемвы (331 км от устья; рис. 19, табл. 22). Основные нерестилища ряпушки расположены выше местечка Адак (Со-

Характеристика основных нерестилищ сиговых рыб в нижнем течении р. Усы

№, река	Название нерестового участка	Удаленность от устья, км	Протяженность, км	Средняя ширина, м	Глубина, м	Характер грунта	
						по левому берегу	по правому берегу
1, Уса	Макариха	95	12	775	2,0–2,5	<i>п, гр, г.</i>	
2, Уса	Пашпийн	112	6	690	2,0–2,5	<i>к.п.</i> с примесью <i>м.г.</i>	<i>к.г.</i> , камни
3, Уса	Меркуши	141	19	600	2,0–2,5	<i>к.п.</i> с примесью <i>м.г.</i>	<i>к.г.</i> , камни
4, Уса	Адак	183	7	834	–	<i>к.п.</i> с примесью <i>м.г.</i>	галька, камни
5, Уса	Кочмес	212	2	586	–	<i>к.п.</i> с примесью <i>м.г.</i>	<i>к.п.</i> с примесью <i>м.г.</i>
6, Уса	Ларики	226	9	652	0,6–0,8	<i>к.п.</i> с незначительной примесью <i>м.г.</i>	<i>к.п.</i> с незначительной примесью <i>м.г.</i>
7, Уса	Тошпи	280	9	545	3,5–4,0	<i>м.г.</i> с примесью песка	<i>м.г.</i> с примесью <i>п.</i>
8, Уса	Выше Тошпи	300	6	416	–	<i>м.г.</i> с примесью песка	<i>м.г.</i> с примесью <i>п.</i>
9, Уса	Епа	326	5	397	1,6–1,8	<i>м.п.</i> с примесью <i>с.г.</i>	<i>м.п.</i> с примесью <i>с.г.</i>
10, Косью	Березняки	84	14	406	1,6–1,8	–	–

Примечание. Характеристика нерестового участка «Макариха» приводится по Л.Н. Соловкиной (1959), остальных – по устному описанию промыслового рыбака А. Хейлика. *М.п.* – мелкий песок, *п.* – песок, *к.п.* – крупный песок, *гр.* – гравий; *м.г.* – мелкая галька, *г.* – галька, *к.г.* – крупная галька. Нумерация нерестовых участков соответствует рис. 19. Прочерк обозначает отсутствие данных.

ловкина, 1962; см. рис. 19, участок № 4). Однако, по устному сообщению А. Хейлика, при высоких осенних паводках ряпушка поднимается на нерест на вышерасположенные более мелководные участки (№ 5, 6). Рыбаками отмечены случаи подъема ряпушки до пос. Сейда (438 км от устья р. Усы). Меньшая ее часть нерестится на нижерасположенных участках: Макариха, Меркуши и Пашпьян. Нерест ряпушки в нижнем течении р. Колвы не отмечен ни нашими, ни более ранними исследованиями (Кучина, 1956; Кучина, Соловкина, 1959). Нерестилища ряпушки в нижнем течении р. Колвы не известны и местному населению. Однако не исключено, что туводная колвинская ряпушка может нереститься выше по течению реки. Наличие летом в нижнем течении р. Колвы половозрелых рыб и отсутствие осенью (см. выше) может быть связано с их анадромной миграцией к нерестилищам.

Ряпушка откладывает икру на крупнопесчаных и песчано-галечниковых грунтах. По признаку предпочтения ряпушкой нерестового грунта А.Ф. Устюгов (1972) описывает в бассейне Енисея литопсаммофильную (доля песка в грунте около 45%) и псаммофильную формы. Для нижнего течения р. Усы в районе Макарихи Л.Н. Соловкина (1959) отмечает в нерестовый период приуроченность ряпушки к участкам нерестилищ с песчаным грунтом. По устному сообщению А. Хейлика, в р. Усе ряпушка предпочитает нереститься на участках, где проявляются микроформы донного рельефа, которые можно описать как «волны песчаной ряби». Видимо, данный тип микрорельефа способствует удержанию икринок от вымывания за счет возникновения турбулентных завихрений у оснований песчаных барханчиков.

Нерест усинской туводной (*C. albula*) и полупроходной (*C. sardinella*) ряпушек, по всей видимости, происходит на разных нерестилищах. Скорее всего, туводная ряпушка в большей степени использует нерестовые участки, удаленные от устья реки, в частности, в районе станции Сейда. Поскольку физико-географические особенности бассейна р. Усы обуславливают выхолаживание вод от верховьев к низовьям реки (см. гл. 1), то температурный порог нереста ряпушки на верхних нерестилищах должен наступать раньше. Данное обстоятельство может служить причиной временных различий в нересте туводной и полупроходной ряпушек.

Полупроходная ряпушка-зельдь только для достижения устья р. Усы должна преодолеть более чем 700-километровый отрезок р. Пе-

чоры, что связано с существенными энергетическими затратами рыб. Поэтому использование полупроходной ряпушкой нижних нерестилиц в р. Усе представляется целесообразным с биоэнергетических позиций.

На самом нижнем нерестовом участке Макариха ряпушка-зельдь в 1955 г. нерестилась при температуре воды от 3,3 до 0,1, в среднем 2,0 °С (Соловкина, 1959), что совпадает с температурными условиями нереста ряпушки в сибирских реках (Устюгов, 1972).

5.2. СИГ-ПЫЖЬЯН

Для р. Печоры показано, что полупроходная форма сига имеет наибольшее рыбохозяйственное значение в ее нижнем течении ниже впадения р. Усы (Корнилова, 1970; Соловкина, 1975). Туводный же сиг по всему бассейну р. Печоры образует локальные группировки (Кучина, Соловкина, 1970; Соловкина, 1975), которые не различаются между собой по биологическим показателям и морфологическим признакам (Зверева и др., 1953; Кучина, 1956; Соловкина, 1962, 1975; Соловкина, Сидоров, 1971; Протопопов, 1983а, б). Наиболее высоки уловы туводного сига в среднем течении р. Печоры на участке Савиноборских излучин (Соловкина, Сидоров, 1971).

В р. Усе и по р. Печоре выше устья р. Усы, по данным Л.Н. Соловкиной (1975), местная жилая форма сига в 70-х годах прошлого столетия составляла 60, а полупроходная – соответственно 40% промысловых уловов. В нижнепечорском районе преобладали полупроходные рыбы (80 %). Свои выводы автор основывал на допущении, что весной в этих районах ловится местная форма сига-пыжьяна, а в осенне-зимний период – только рыбы, мигрировавшие с приустьевого участка и дельты р. Печоры.

В основу такого предположения легло то, что по всему среднему и нижнему течению реки и в основных нерестовых притоках в весенне-летний период в уловах встречались особи широкого возрастного спектра, в том числе и неполовозрелые, а осенью – преимущественно половозрелые. Утверждалось, что полупроходной сиг в массовом количестве заходит в р. Усу и заполняет нерестилища от с. Макарихи до с. Адак (Соловкина, 1959, 1960, 1962). При этом выводы основывались на анализе промысловых уловов непосредственно на нерестилищах, где невозможно визуально отличить местного сига от полупроходного. Вместе с тем результаты мечения сига-пыжьяна, проведенные в 1966 г. в р. Печоре ниже впадения р. Усы,

подтвердили использование полупроходным печорским сигом нерестилиц в р. Усе (Осипова, 1977, цит. по: Протопопов, 1983б). Однако исследования нерестовой миграции полупроходного печорского сига в самой р. Усе не проводились. По данным А.К. Козьмина (1994), проводившего мечение полупроходного сига-пыжьяна в нижнем течении р. Печоры в 1968 и 1969 гг., повторный вылов меченых рыб был зарегистрирован в р. Печоре до дер. Щелья-Юр, расположенной в 480 км от устья. Возврата меток из р. Усы, впадающей в р. Печору на 754-м км от устья, не было. По мнению цитированного выше автора, основанного на данных о средней скорости миграции сига в русле р. Печоры (10 км/сут), сроках пика его миграции в низовьях реки (урочище Ольховый Куст) и начала нереста, основные нерестилища полупроходного сига в р. Печоре находятся на удалении до 450–500 км от устья. Таким образом, в р. Усе воспроизводилась специфическая популяция полупроходного сига-пыжьяна, адаптированная к высоким энергетическим затратам на преодоление более чем 850-километровом отрезке миграционного пути от устья р. Печоры до нижних нерестилиц в р. Усе в районе Макарихи и выше до Адака.

Наши данные о биологических особенностях сига в нижнем течении р. Усы, приводимые ниже, позволяют оценить его современный экологический статус.

Размерно-весовой состав. Средние показатели длины и массы сига, выловленного в р. Усе летом и осенью, оказались близкими (табл. 23, 24). Однако в одновозрастных группах длина рыб из осенних уловов превышала длину рыб из летних уловов за счет дополнительного прироста. Аналогичная картина наблюдалась и в р. Колве (табл. 25, 26).

Сопоставление размерно-весовых показателей одновозрастных рыб из рр. Усы и Колвы в летних (см. табл. 23, 25) и осенних (см. табл. 24, 26) уловах во всех случаях свидетельствует о более высоких размерно-весовых показателях сига р. Усы. Размерно-весовые показатели одновозрастных сигов, выловленных осенью в низовьях р. Печоры (табл. 27), значительно превышали ($p < 0,05$) соответствующие показатели сигов из осенних уловов в р. Усе.

Различия в длине и массе между одновозрастными самцами и самками сига оказались недостоверными ($p > 0,05$) во всех исследованных нами выборках.

Таблица 23

Масса и длина сига в летних неводных уловах в нижнем течении р. Усы

Воз- раст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim
1+	juv	28	29,6±2,1	13–56	142,1±2,6	113–170
2+	juv	12	85,1±9,2	40–121	178,9±8,5	123–218
	♀♀	20	83,9±5,5	40–135	186,7±5,6	138–218
	♂♂	22	89,0±5,3	56–131	180,6±2,4	159–201
	Оба пола	54	86,2±3,5	40–135	182,5±2,9	123–218
3+	juv	17	123,0±4,2	106–156	215,4±2,8	200–239
	♀♀	28	154,1±5,0	98–228	235,6±1,7	217–252
	♂♂	42	134,5±4,6	74–228	227,1±2,2	195–258
	Оба пола	87	138,6±3,1	74–228	227,6±1,5	195–258
4+	♀♀	35	221,0±11,1	147–371	258,4±3,0	233–298
	♂♂	30	226,0±13,7	124–357	258,9±3,8	222–299
	Оба пола	65	223,3±8,6	124–371	258,6±2,3	222–299
5+	♀♀	9	328,4±28,5	173–403	298,6±5,7	269–320
	♂♂	11	304,5±26,9	170–424	281,5±3,8	260–295
	Оба пола	20	315,3±18,8	170–424	289,2±3,7	260–320
6+	♀♀	5	372,1±43,7	299–472	313,1±11,1	287–344
	♂♂	6	307,6±8,1	286–331	303,6±5,0	292–317
	Оба пола	11	336,9±20,9	286–472	307,9±5,3	287–344
7+	♀♀	5	608,3±5,3	597–617	345,3±11,2	320–364
	♂♂	3	475,3±58,0	427–570	342,7±8,6	332–356
	Оба пола	8	558,4±31,0	427–617	344,3±6,9	320–364
Всего	juv	57	69,1±6,0	13–156	171,7±4,8	113–239
	♀♀	102	211,6±13,0	40–617	248,6±4,5	138–364
	♂♂	114	184,3±9,5	56–570	238,8±3,9	159–356
	Оба пола	273	170,5±7,1	13–617	228,5±3,1	113–364

Примечание. Масса рыб измерена с точностью до 1 г, длина – до 1 мм.

Таблица 24

Масса и длина сига в осенних неводных уловах в нижнем течении р. Усы

Воз- раст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim
1	2	3	4	5	6	7
0+	juv	8	5,2±0,3	4–7	83,3±1,8	78–91
1+	juv	39	33,4±3,4	12–48	145,7±2,0	116–165
	♀♀	2	–	39; 46	–	140; 146
	♂♂	4	38,3±11,9	9–54	131,8±16,5	92–153
	Оба пола	45	34,2±3,1	9–54	144,3±2,1	92–165
2+	juv	15	79,5±9,3	30–129	172,7±7,6	118–211
	♀♀	46	71,7±3,4	37–129	189,0±2,7	150–222
	♂♂	20	66,4±5,4	42–113	187,1±5,3	161–231
	Оба пола	81	71,8±2,9	30–129	185,5±2,5	118–231
3+	juv	6	136,5±11,3	108–162	230,0±2,7	220–238
	♀♀	42	151,2±7,3	67–320	243,5±3,9	190–300

Продолжение табл. 24

1	2	3	4	5	6	7
4+	♂♂	26	125,9±7,0	76–207	225,5±3,8	196–263
	Оба пола	74	141,1±5,0	67–320	236,1±2,8	190–300
5+	♀♀	59	260,7±8,5	142–391	286,5±2,9	240–319
	♂♂	36	242,1±15,0	103–371	274,7±4,8	216–319
6+	Оба пола	95	253,7±7,7	103–391	282,0±2,6	216–319
	♀♀	29	354,1±16,4	181–478	312,9±3,7	280–350
7+	♂♂	19	315,8±19,8	194–535	304,1±4,7	279–352
	Оба пола	48	338,9±12,7	181–535	309,4±2,9	279–352
8+	♀♀	34	354,9±13,7	244–474	324,0±2,9	293–360
	♂♂	13	390,2±27,7	277–488	335,5±7,6	298–366
Всего	Оба пола	47	364,7±12,4	244–488	327,2±3,0	293–366
	♀♀	8	498,8±8,3	452–524	371,5±5,0	356–389
	♂♂	4	381,5±2,6	378–388	328,0±1,6	324–330
	Оба пола	12	459,7±18,2	378–524	357,0±7,2	324–389
	♀♀	1	–	521	–	389
	juv	68	49,4±5,2	4–162	151,7±4,7	78–238
	♀♀	221	235,1±9,0	37–524	269,5±3,9	140–389
	♂♂	122	213,7±11,9	9–535	258,0±5,3	92–366
	Оба пола	411	198,0±6,9	4–535	246,6±3,4	78–389

Примечание. Масса рыб измерена с точностью до 1 г, длина – до 1 мм.

Таблица 25

Масса и длина сига в летних неводных уловах в нижнем течении р. Колвы

Возраст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim
0+	juv	20	4,7±0,5	2–9	82,7±1,7	77–105
1+	juv	24	17,0±1,3	7–28	117,2±3,6	80–144
	♀♀	1	–	12	–	96
2+	♂♂	10	10,7±1,5	5–18	103,5±4,1	85–120
	Оба пола	35	15,1±1,1	5–28	112,7±2,9	80–144
3+	juv	7	32,6±5,2	20–51	147,6±7,4	126–172
	♀♀	2	–	21; 21	–	152; 153
4+	♂♂	7	59,7±7,7	42–80	179,6±4,8	167–193
	Оба пола	16	43,0±5,5	20–80	162,2±5,4	126–193
5+	♀♀	3	93,3±1,1	92–95	197,7±1,1	196–199
	♂♂	13	111,1±6,7	76–138	212,4±5,0	179–229
6+	Оба пола	16	107,8±5,7	76–138	209,6±4,3	179–229
	♀♀	1	–	162	–	242
Всего	juv	51	14,3±1,6	2–51	107,8±3,8	77–172
	♀♀	7	70,8±22,5	12–162	176,6±19,2	96–242
	♂♂	30	65,6±8,9	5–138	168,4±9,4	85–229
	Оба пола	88	36,3±4,4	2–162	133,9±5,2	77–242

Примечание. Масса рыб измерена с точностью до 1 г, длина – до 1 мм.

Таблица 26

Масса и длина сига в осенних неводных уловах в нижнем течении р. Колвы

Воз- раст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim
0+	juv	41	6,7±0,5	3-15	88,3±1,7	75-113
1+	juv	52	23,6±1,4	7-49	126,8±2,5	86-167
	♀♀	4	24,5±7,0	7-34	115,3±11,2	89-133
	♂♂	13	20,9±2,9	6-32	108,3±4,0	87-129
	Оба пола	69	23,1±1,2	6-49	122,7±2,3	86-167
2+	juv	9	45,5±5,8	30-82	161,3±5,2	145-183
	♀♀	26	71,7±4,0	41-111	183,2±2,8	154-207
	♂♂	17	55,5±3,9	42-84	170,6±3,1	156-190
	Оба пола	52	61,9±2,9	30-111	175,3±2,2	145-207
3+	♀♀	9	91,4±3,3	76-104	203,2±2,3	192-212
	♂♂	20	97,1±5,2	69-132	209,9±3,3	188-235
	Оба пола	29	95,3±3,7	69-132	207,8±2,4	188-235
4+	♀♀	9	171,1±9,1	142-224	247,6±4,2	234-265
	♂♂	4	161,0±31,0	88-207	242,8±16,0	203-263
	Оба пола	13	168,0±10,0	88-224	246,1±4,9	203-265
5+	♀♀	2	—	194; 193	—	292; 293
	♂♂	3	242,7±46,1	205-318	299,0±4,9	295-307
	Оба пола	5	223,0±26,6	194-318	296,4±2,9	293-307
6+	♂♂	1	—	514	—	340
Всего	juv	102	18,7±1,4	3-82	114,4±2,8	75-183
	♀♀	50	94,3±7,1	7-224	197,3±5,8	89-293
	♂♂	58	87,0±10,9	6-514	184,7±7,4	87-340
	Оба пола	210	55,6±4,3	3-514	153,6±3,9	75-340

Примечание. Масса рыб измерена с точностью до 1 г, длина — до 1 мм.

Таблица 27

Масса и длина сига в нижнем течении р. Печоры (р-н д. Андег)

Воз- раст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim
1	2	3	4	5	6	7
2+	♂♂	1	—	178	—	245
3+	♀♀	5	213,8±22,2	169-271	248,8±6,4	231-264
	♂♂	2	—	172; 325	—	246; 309
	Оба пола	7	223,7±24,3	169-325	257,0±10,3	231-309
4+	♀♀	3	286,7±50,7	206-343	291,3±17,3	264-311
	♂♂	2	—	205; 258	—	264; 283
	Оба пола	5	264,6±31,0	205-343	284,2±10,5	264-311
5+	♀♀	2	—	450; 467	—	331; 344
	♂♂	3	446,0±20,4	420-477	340,3±7,3	329-349
	Оба пола	5	451,0±11,2	420-477	339,2±4,4	329-349
6+	♀♀	2	—	583; 709	—	363; 371

Продолжение табл. 27

1	2	3	4	5	6	7
7+	♂♂	9	538,9±51,7	401-829	353,6±8,2	327-393
	Оба пола	11	558,4±44,5	401-829	356,0±6,8	327-393
	♀♀	6	676,8±113,6	319-1031	366,5±17,2	308-409
	♂♂	11	626,9±41,6	386-880	374,4±5,9	350-416
	Оба пола	17	644,5±44,4	319-1031	371,6±6,6	308-416
8+	♀♀	4	733,5±89,9	594-944	382,3±12,4	365-412
	♂♂	6	720,2±41,8	644-879	392,8±6,3	379-411
	Оба пола	10	725,5±38,0	594-944	388,6±5,7	365-412
9+	♀♀	1	—	842	—	460
	♂♂	3	890,0±58,0	803-966	406,7±7,4	395-415
	Оба пола	4	878,0±41,1	803-966	420,0±16,2	395-460
Всего	♀♀	23	520,7±56,2	169-1031	335,4±13,3	231-460
	♂♂	37	573,3±34,5	172-966	358,0±7,3	245-416
	Оба пола	60	553,1±29,9	169-1031	349,3±6,8	231-460

Примечание. Масса рыб измерена с точностью до 1 г, длина – до 1 мм.
Орудие лова: ставной невод длиной 170 м с ячеей в ловушке 36 мм.

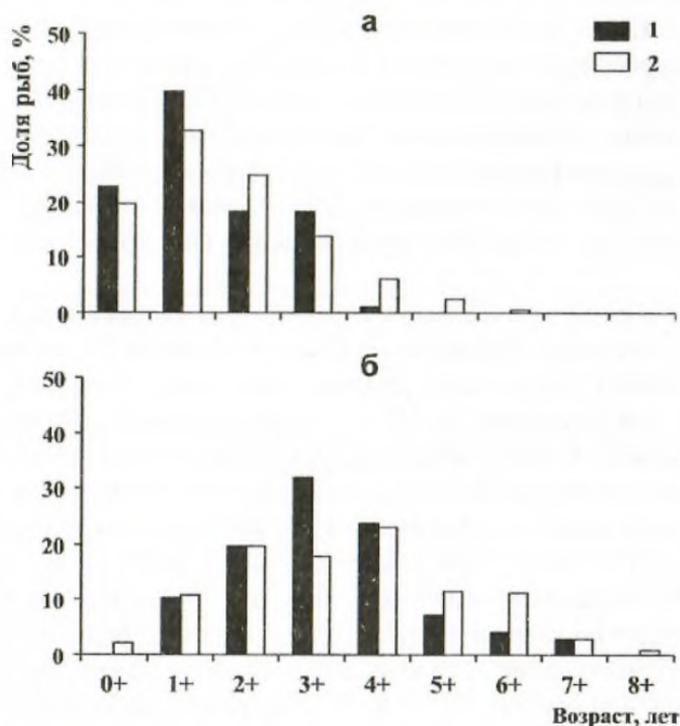


Рис. 20. Возрастной состав неводных уловов сига в рр. Колве (а) и Уссе (б)
1 – лето; 2 – осень

Средний возраст колвинских сигов как летом, так и осенью оказался в два раза ниже, чем усинских, что связано не только с применением невода с более мелкой ячеей в приводе, но и с нагулом в нижнем течении р. Колвы преимущественно молоди рыб.

Половой состав и созревание. Пол сеголеток сига, а также части рыб в возрасте от 1+ до 3+ был визуально неопределим и в вышеприведенных таблицах обозначен как «*juv*». У самок пол становится различимым простым глазом несколько раньше, чем у самцов. Поэтому не исключено, что в возрастных группах, где присутствуют ювенильные особи, доля самок может быть несколько завышенной. Таким образом, объективное представление о соотношении самцов и самок можно получить для рыб старше четырех лет.

Летом на р. Усе старшевозрастные сиги имели примерно равное соотношение полов с небольшим преобладанием самок (51,9 %; $n=104$). В осенних уловах доля самок среди данного контингента рыб возрастала до 64,5 % ($n=203$). Как показано выше, осенью в нижнем течении р. Усы увеличивается количество старшевозрастных сигов. Сдвиг в соотношении полов в осенний период свидетельствует о преобладании среди них самок. Скорее всего, сезонные различия в соотношении полов у сига нижнего течения р. Усы связаны с различиями преднерестового поведения рыб разного пола. По-видимому, самки раньше самцов вступают в нерестовую миграцию. Поэтому осенью в исследовательских уловах, которые в основном приходились на преднерестовый период, сильно возростала доля самок.

Самки и самцы усинского сига начинают созревать при близких размерах. Впервые созревающий самец в возрасте 5+, выловленный 21 июля 1998 г. в р-не о-ва Дибож, имел длину по Смиуту 272 мм, массу 232 г и находился на III–IV стадии зрелости. Впервые созревающая самка в возрасте 6+, выловленная в этом же районе 30 июля 2000 г., имела длину 301 мм, массу 311 г и также находилась на III–IV стадии зрелости. Возрастной ряд впервые созревающих сигов изменялся от 5+ до 8+. Так, в возрастной группе 5+, представленной в наших материалах 81 особью, доля неполовозрелых рыб составила 26 %. Интересно отметить, что поздней осенью среди старшевозрастных рыб, явно ранее принимавших участие в размножении, встречаются особи возрастом от 7+ до 9+, имеющие слабо развитые половые продукты и пропускающие текущий нерест.

Взрослые рыбы, пропускающие нерест, встречены нами среди сигов в низовьях р. Печоры. Их возраст изменялся от 7+ до 9+ лет. Пропуск нереста сигами, обитающими в суровых климатических условиях, явление довольно распространенное (Решетников, 1980). Замедление темпа роста рыб в год созревания и ускорение в год пропуска нереста отражается на строении их чешуи, что позволяет в ретроспективе выделить контингент остатка и определить для каждой особи количество проведенных нерестов (Протопопов, 1977, 1978).

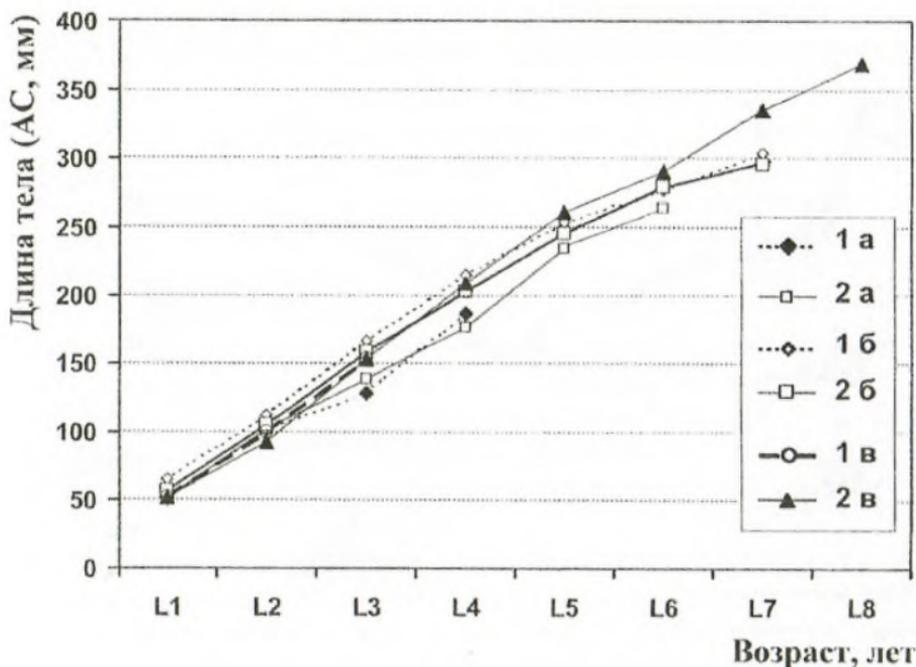


Рис. 21. Расчетный темп линейного роста сига нижнего течения р. Усы из летних (1) и осенних (2) уловов, 2000 г.

Участки отлова: а – Дибож; б – Баган; в – Пашпьяню

Рост. Между сравниваемыми выборками сига, выловленного на различных участках нижнего течения р. Усы, установлены незначительные отличия расчетного темпа роста (рис. 21). На первом году жизни рыбы из всех выборок растут примерно одинаково. Начиная с третьего года, сиг из района острова Дибож незначительно отстает по темпу роста от рыб из района устья рр. Баган и Пашпьяню. Наиболее высокий темп роста на 6-м и 7-м годах жизни был у рыб из района устья р. Пашпьяню.

Отсутствие различий в темпе роста сигов на первом году жизни свидетельствует о сходных условиях обитания сеголеток, по-видимому, в р. Усе. Относительно небольшие отличия в дальнейшем росте сигов, выловленных на различных участках нижнего течения р. Усы, скорее всего, связаны с различиями в условиях их нагула в последующие годы жизни в придаточных водоемах главной реки.

Сходство размеров между одновозрастными самками и самцами (см. табл. 23–25, 27) свидетельствует об отсутствии половых различий в росте печорского сига, что расходится с данными О.С. Зверевой с соавт. (1953) и подтверждает данные Л.Н. Соловкиной (1962).

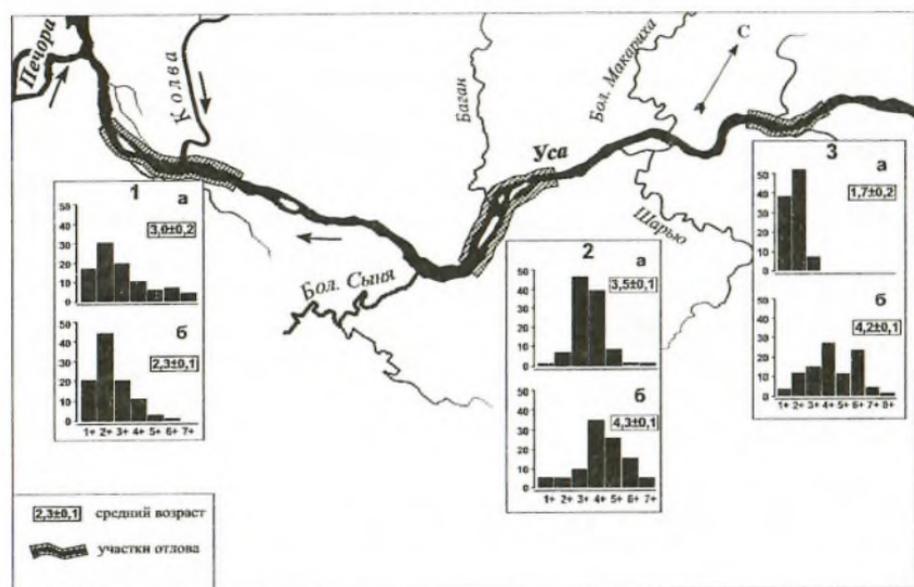


Рис. 22. Сезонные особенности возрастного состава сигов на участках нижнего течения р. Усы:

1 – Дибож, 2 – Баган, 3 – Пашляню; а – лето, б – осень.

На графиках по оси абсцисс – возрастные группы, по оси ординат – доля в %

Распределение и миграции. Наши многолетние работы на р. Усе (1996–2002 гг.) от низовьев до ближайших нерестилиц в районе впадения р. Макарихи позволяют рассмотреть сезонные особенности возрастной структуры сига на различных участках нижнего течения реки (рис. 22). В летний период на приустьевом участке р. Усы (о-в Дибож) преобладали молодые рыбы в возрасте от 1+ до 3+ лет, доля которых достигала 69,0 %. Средний возраст рыб составлял

3,0 года. На участке Баган, расположенном в 70 км выше по течению, средний возраст рыб увеличивался до 3,5 года за счет повышения до 85,0 % доли четырех- и пятилеток. В районе же нерестилищ (Пашпияню) в течение целого ряда лет нам не удалось выловить летом сигов старше 3+ лет. Средний возраст рыб в малочисленной выборке из этого участка составил 1,7 года. Таким образом, в летний период на всех участках нижнего течения р. Усы, включая нерестилища, преобладала молодь рыб. Обращает на себя внимание, что доля старшевозрастных особей снижалась от нижнего участка к верхнему.

Осенью в период нерестовой миграции печорского полупроходного сига следовало ожидать повышения в уловах на приустьевом участке р. Усы численности старшевозрастных рыб. Однако, наоборот, средний возраст рыб понизился до 2,3 года за счет повышения доли младшевозрастных рыб (1+ – 3+) до 85,0 %. На вышерасположенных же участках доля младшевозрастных рыб снизилась до 20–30 % и существенно возросла доля старшевозрастных рыб, что привело к увеличению среднего возраста до 4,3 и 4,2 года соответственно. Таким образом, в осенний период, охватывающий преднерестовое и нерестовое время, средний возраст сигов на приустьевом участке р. Усы (Дибож) уменьшался на 0,7 года, на среднем участке (Баган) увеличивался на 0,8 года, а на верхнем участке (Пашпияню) возрастал на 2,5 года. В отличие от летнего периода доля старшевозрастных рыб повышалась от нижнего участка к верхнему.

Выявленные особенности сезонной динамики возрастной структуры исследовательских уловов сига в нижнем течении р. Усы свидетельствуют об отсутствии сколько-нибудь заметной осенней миграции сига из р. Печоры в р. Усу. Данный вывод подтверждается результатами анализа сезонных особенностей распределения сигов с различной степенью развития половых продуктов (рис. 23). Если в низовьях летом 12,0 % рыб имели гонады на III–IV и IV–III стадиях зрелости и были готовы принять участие в нересте, то осенью здесь в течение всего периода нерестовой миграции не было встречено ни одного экземпляра сига со зрелыми половыми продуктами. Гонады всех особей находились на стадиях развития I, II–III, что свидетельствует об их неготовности принять участие в нересте. Встреченные на нижнем участке осенью старшевозрастные половозрелые особи сига имели гонады на III стадии развития и, по всей видимости, пропускали нерест текущего года. Такая картина наблюда-

лась в течение всего периода мониторинговых исследований на пути анадромного нерестового хода сиговых рыб на р. Усе.

Рыбы со зрелыми половыми продуктами на IV стадии развития осенью встречались только на вышерасположенных участках р. Усы, где в летний период рыб с продвинутыми в развитии половыми продуктами было мало (Баган) или они отсутствовали (Пашпияню). Отсутствие половозрелого сига в преднерестовый и нерестовый периоды на приустьевом участке р. Усы и его наличие на расположенных выше участках свидетельствует, что в настоящее время в р. Усе нерестится преимущественно местный сиг.

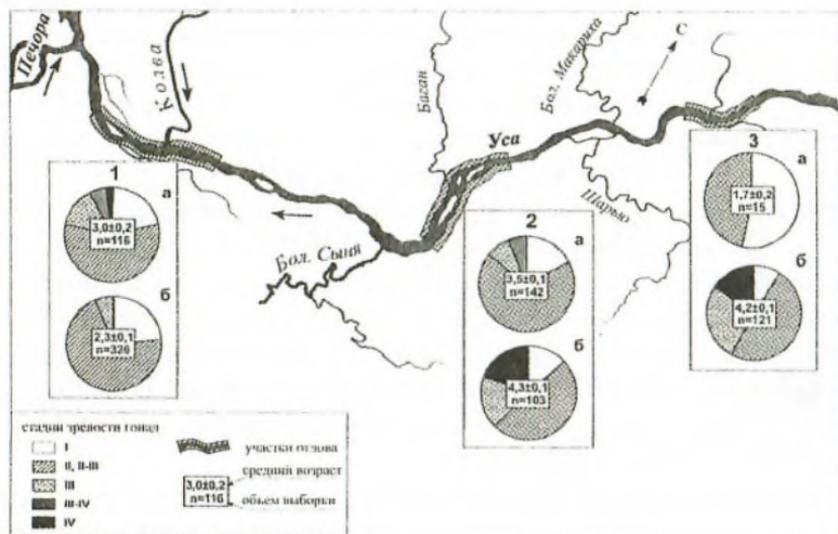


Рис. 23. Сезонные особенности распределения сегов с различной степенью развития половых продуктов на участках нижнего течения р. Усы.

Обозначения участков те же, что на рис. 22.

На круговых диаграммах показаны доли рыб в %

В течение летнего периода основная часть популяции туводного речного сига р. Усы концентрируется для нагула в районе устья и нижнего течения. В осенний период сига, не принимающие участия в нересте, сосредоточены в районе устья и представлены особями, среди которых доминируют рыбы в возрасте 2–3 лет на I, II и II–III стадиях зрелости. Сиги, готовые к нересту и имеющие IV, IV–V и V стадии зрелости гонад, сосредоточены значительно выше по течению на традиционных нерестилищах (Туманов, 2002б, 2004а).

Таким образом, приведенные выше данные подтверждают сделанный ранее вывод (Туманов, 1999а) о высокой степени обособленности сига рр. Усы и Печоры. Самостоятельность усинской популяции сигов, скорее всего, обусловлена благоприятными гидрологическими и гидробиологическими условиями существования в течение всего жизненного цикла (Зверева, 1962).

Тенденция к снижению численности полупроходного печорского сига наблюдалась еще во второй половине прошлого века, о чем свидетельствуют данные промысловой статистики его вылова на рыбоучетном заграждении в низовьях р. Печоры в районе урочища Ольховый Куст (рис. 24). Данная тенденция сохранялась и после снятия рыбоучетного заграждения (Новоселов и др., 2006). Численность полупроходного печорского сига в р. Усе в последнее время снизилась настолько, что он не может быть обнаружен обычными методами отлова (тягловый невод и плавная сеть). Скорее всего, популяция полупроходного печорского сига, нерестившегося в р. Усе, к настоящему времени утрачена.

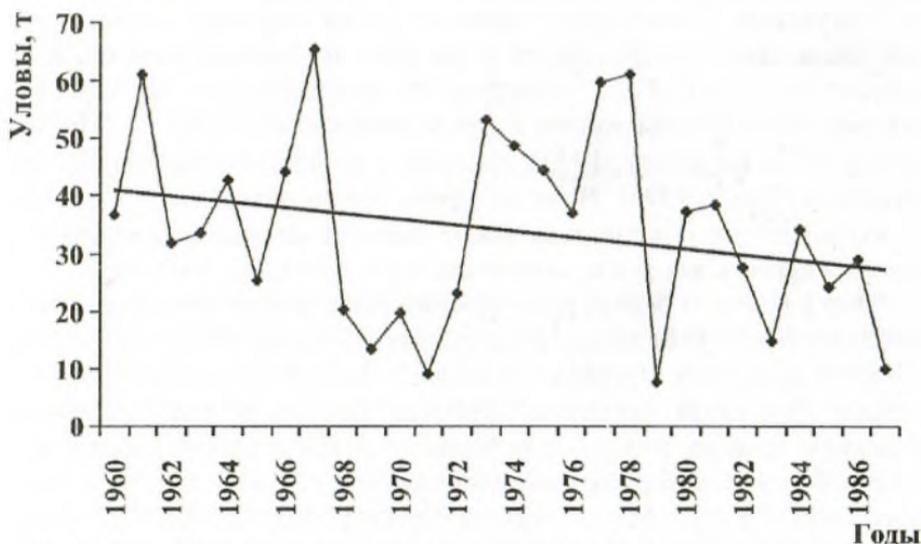


Рис. 24. Уловы полупроходного сига-пыжьяна на рыбоучетном заграждении в низовьях р. Печоры по данным промысловой статистики. Прямой линией показан тренд снижения уловов

Нерестилища и нерест. В р. Усе сиг нерестится на всех нерестовых участках, показанных на рис. 19. По устному сообщению А. Хейлика, основные нерестилища усинского сига располагаются на участках Меркуши, Кочмес и Ларики (№ 3, 5, 6; см. табл. 22). По

экспертной оценке промыслового рыбака, на этих трех участках воспроизводится примерно 70 % усинского сига (15, 15 и 40 % соответственно).

Сиг может откладывать икру на песчаном, гравийном и галечниковом грунтах, не отдавая предпочтения какому-либо из них (Зверева и др., 1953; Соловкина, 1959). Нерест сига в 1955 г. в районе Макарихи начался 10 октября и проходил вслед за началом нереста пеляди и ряпушки (зельди) при температуре воды не выше 1 °С (Соловкина, 1959).

5.3. ЧИР

Чир – озерно-речная рыба, чаще обитает в реках, используя для нагула пойменные озера. Нерест чира происходит в октябре – ноябре, часто подо льдом. В течение всей жизни чир туводной формы придерживается района нерестовых участков, а также сохраняет низкую нерестовую миграционную активность до и после нереста; его нагульные перемещения также не носят выраженный характер миграции. Для полупроходных форм чира, по данным авторов, изучавших чира рек Сибири, известно, что протяженность его нерестовых миграций в большинстве случаев не превышает 200 км (Москаленко, 1958; Кириллов, 1972), достигая в редких случаях до 400 км (Амстиславский, 1976). В то же время всеми авторами признается способность чира оставаться после нереста на участках верхнего течения нерестовых рек и не скатываться в дельту на зимовку.

Чир в р. Усе – редкая промысловая рыба, встречающаяся повсеместно в очень небольших количествах (Кучина, 1962; Соловкина, 1962). Чир изредка встречается на всех тонях до дер. Адак включительно. При этом несколько бóльшая плотность чира отмечена в нижнем течении р. Усы. В р. Колве чир, как и другие виды сиговых рыб, ловится преимущественно осенью в период миграции данного вида в р. Усе. Места нереста чира в р. Усе остались не выявленными. При проведении осенних исследований в 1955 г. на нерестилищах сиговых рыб в районе Макарихи чир в промысловых уловах отсутствовал (Соловкина, 1959).

В наших уловах присутствовали рыбы в возрасте от 0+ до 11+ лет (табл. 28). Все половозрелые чирьи были отловлены в районе устья р. Баган. Их возраст изменялся от 7+ до 11+. На других участках р. Усы встречались только неполовозрелые экземпляры чира

в возрасте 0+ и 1+. В нижнем течении р. Колвы в неводных уловах присутствовала молодь чира в возрасте от 0+ до 2+.

Таблица 28

Масса и длина чира нижнего течения рр. Усы и Колвы

Возраст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim
Уса						
1+	juv	3	34,3 ± 2,2	31–37	160,0 ± 2,8	156–164
	♀♀	2	—	54, 64	—	170, 182
	♂♂	2	—	47, 49	—	171, 172
2+	Оба пола	7	45,3 ± 4,8	31–64	167,9 ± 3,5	156–182
	♀♀	3	153,3 ± 22	124–186	209,7 ± 12,4	192–227
	♂♂	7	184,9 ± 5,2	157–192	217,7 ± 3,8	204–231
3+	Оба пола	10	175,4 ± 7,9	124–192	215,3 ± 4	192–231
	juv	1	—	179	—	232
4+	♀♀	1	—	563	—	347
5+	♂♂	1	—	556	—	364
7+	♂♂	1	—	2015	—	510
8+	♀♀	1	—	2030	—	524
	♂♂	1	—	3528	—	626
9+	♀♀	2	—	2356; 2720	—	540; 569
11+	♂♂	1	—	3300	—	670
Колва						
0+	juv	6	9,0 ± 0,6	7–11	89,7 ± 1,7	86–96
1+	♂♂	1	—	20	—	126
2+	♀♀	1	—	186	—	230

Примечание. Прочерк обозначает отсутствие данных.

Ввиду малочисленности наших материалов сопоставить биологические показатели чира из рр. Усы и Колвы не представляется возможным. Е.С. Кучиной (1962) по результатам анализа темпа роста и строения чешуи отмечено, что чирьи, пойманные в р. Колве, крупнее одновозрастных особей из р. Усы. Соотношение линейного и весового роста чиров нижнего течения р. Усы хорошо описывается степенным уравнением (рис. 25).

По словам рыбаков, крупные половозрелые экземпляры чира регулярно присутствуют в летних и осенних уловах в районе устья р. Баган. Все половозрелые готовые к нересту рыбы из нашей выборки были отловлены летом именно в этом районе. Учитывая, что в течение всей жизни чир придерживается нерестовых участков, а также сохраняет низкую миграционную активность до и после нереста (Кириллов, 1972), можно предположить, что в р. Усе в районе устья р. Баган находятся его нерестилища.

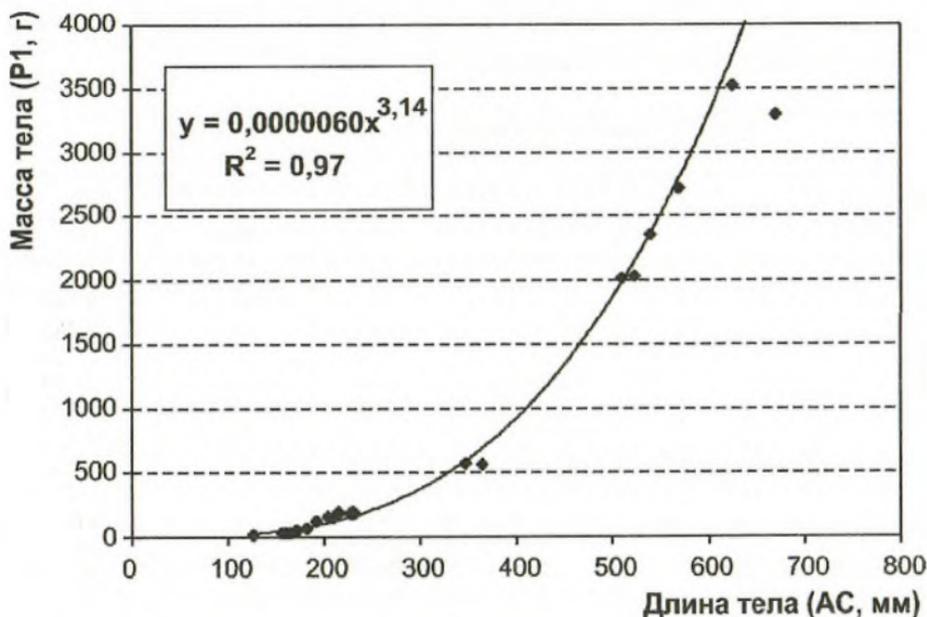


Рис. 25. Соотношение линейного и весового роста чира нижнего течения р. Усы

По устному сообщению А. Хелика, в нерестовый период осенью чир со зрелыми половыми продуктами встречаются на нерестовых участках № 3, 4, 7 и 9 (см. рис. 19 и табл. 22). Больше всего чира в промысловые орудия лова попадает на нерестовом участке Тошпи (№ 7), где, по-видимому, расположены его основные нерестилища. Чир в небольших количествах также встречается в нижнем течении уральского притока р. Усы р. Косью. Не исключено, что нерестилища чира имеются и в этой реке.

5.4. ПЕЛЯДЬ

Как показано нами в гл. 4, пелядь, обитающая в нижнем течении р. Усы, может рассматриваться как самостоятельная популяция. Ее численность существенно выше, чем чира.

В наших уловах присутствовали рыбы в возрасте от 2+ до 4+ лет. Средняя масса рыб в исследовательской выборке составила 257 г при средней длине по Смиуту 27,3 см (табл. 29). Самцы и самки усинской пеляди начинают созревать в четырехлетнем возрасте (3+). Длина самки на IV–III стадии зрелости, выловленной в районе Бага-

на 11 июля 1998 г., составила 24,8 см при массе 200 г, а длина самца на III–IV стадии зрелости, выловленного в том же районе 13 июля 1998 г., – 23,8 см при массе 174 г.

Таблица 29

Масса и длина пеляди нижнего течения р. Усы

Возраст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim
2+	♀♀	11	157,5 ± 12,2	105–246	238,0 ± 5,7	200–272
	♂♂	14	190,2 ± 18,0	65–267	245,7 ± 10,0	180–285
	Оба пола	25	175,8 ± 11,5	65–267	242,3 ± 6,0	180–285
3+	♀♀	18	274,4 ± 24,5	167–520	277,9 ± 7,0	247–331
	♂♂	22	263,1 ± 20,8	141–629	283,5 ± 6,3	220–346
	Оба пола	40	268,2 ± 15,5	141–629	281,0 ± 4,6	220–346
4+	♀♀	4	437,0 ± 67,7	314–546	325,5 ± 10,8	298–340
	♂♂	3	542,0 ± 20,9	518–575	348,0 ± 24,5	309–375
	Оба пола	7	482,0 ± 41,5	314–575	335,1 ± 11,0	298–375
Всего	♀♀	33	255,1 ± 21,5	105–546	270,4 ± 6,5	200–340
	♂♂	39	258,4 ± 19,6	65–629	274,9 ± 6,8	180–375
	Оба пола	72	256,9 ± 14,3	65–629	272,8 ± 4,7	180–375

Нами не отмечен нерестовый ход в р. Усу пеляди из р. Печоры. В уловах осенью в приустьевой части р. Усы на пути нерестового хода полупроходных видов сиговых рыб в период с 1996 по 2002 г. присутствовала только молодь пеляди. За весь период исследований на приустьевом участке р. Усы осенью в 2000 и 2002 гг. было выловлено только два экземпляра половозрелых самок на IV стадии зрелости, которые могли скатиться в магистральное русло реки из впадающего в районе проведения неводных работ руч. Воргаэль. Этот ручей является протокой, которая соединяет р. Усу с оз. Пеляжье. В нем, по словам местных жителей, в течение всего лета ловится пелядь, половозрелые экземпляры которой отлавливаются осенью в устье ручья при скате в р. Усу. Таким образом, есть все основания утверждать, что в низовьях р. Усы и, возможно, на прилегающем к ее устью участке р. Печоры нагуливается молодь усинской пеляди, нерестилища которой располагаются выше по течению реки.

Судя по присутствию в промысловых уловах рыб с готовыми к вымету половыми продуктами, пелядь нерестится на нерестилищах, указанных на рис. 19 под № 1, 3, 4, 7–9. По устному сообщению А. Хейлика, больше всего осенью готовой к нересту пеляди ловится в районе Меркушей (участок № 3) и Тошпи (участок № 7). По

экспертным оценкам, выловленная здесь пелядь составляет более половины осенних уловов этого вида в русле р. Усы.

Усинская пелядь начинает нереститься раньше других сиговых рыб (Соловкина, 1959). В 1955 г. ее нерест в районе Макарихи начался в последних числах сентября и проходил при изменениях температуры воды от 3,1 до 0,1 °С. Через неделю после начала нереста 83 % самок в уловах были с выметанной икрой. Пелядь предпочитает для откладки икры песчано-галечниковые грунты.

5.5. ОМУЛЬ

Омуль, не принимающий участия в нересте, в течение круглого года нагуливается на приморских участках (Кириллов, 1972; Пирожников, 1988; Новоселов, Чуксина, 1999). В начале августа половозрелые особи начинают мигрировать из морских районов нагула на нерест в реки. В р. Усу из р. Печоры омуль заходит осенью незадолго до нереста. Наиболее раннее появление анадромных мигрантов в низовьях реки наблюдалось 26 сентября 1996 г. Обычно пик нерестового хода омуля в р. Усу приходится на конец сентября – начало октября.

В наших уловах присутствовали рыбы в возрасте от 4+ до 7+ лет. Их средняя масса за все годы исследований составила 367 г при средней длине по Смиту 51,1 см (табл. 30). Достоверных размерно-весовых различий между самцами и самками не выявлено.

Таблица 30

Масса и длина омуля нижнего течения р. Усы

Возраст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim
4+	♂♂	4	337,5±7,8	315–350	407±15,3	347–443
5+	♀♀	1		350		536
	♂♂	19	343,7±3,3	320–365	433,2±30,2	334–526
6+	♀♀	20	344,0±3,1	320–365	438,4±32,8	334–536
	♀♀	8	370,8±1,7	365–378	555,9±39,9	482–643
	♂♂	35	367,8±2,4	335–392	501,1±36,1	388–601
7+	♀♀	43	368,4±2,0	335–392	511,3±41,8	388–643
	♀♀	5	378,6±1,1	375–381	668,6±42,4	621–714
	♂♂	9	404,7±17,1	352–496	630,6±34,3	465–880
Всего	♀♂	14	395,4±11,3	352–496	644,2±34,4	465–880
	♀♀	14	372,1±2,2	350–381	594,7±49,1	482–714
	♂♂	67	364,1±3,6	315–496	493,6±49,9	334–880
	♀♀	81	365,5±3,0	315–496	511,1±56,8	334–880

Примечание. Уловы за 1997–2002 гг.

В р. Усе доля самцов в объединенной за все годы выборке омуля составила 82,7 % и оказалась близкой к данным А.А. Лукина с соавт. (Лукин и др., 2000), в соответствии с которыми в районе нерестилищ на р. Усе в 1994–1996 гг. доля самцов составляла 80 %. В морских районах нагула печорского омуля среди половозрелых рыб соотношение полов было близким 1:1 (Новоселов, Чуксина, 1999), а среди анадромных мигрантов в низовьях р. Печоры в 1943–1945 гг. преобладали самцы, доля которых среди исследовательской выборки составляла 70 % (Зверева и др., 1953). Почти пятикратное преобладание самцов среди анадромных мигрантов омуля, заходящего в настоящее время в р. Усу, скорее всего, является признаком депрессивного состояния воспроизводящейся здесь популяции.

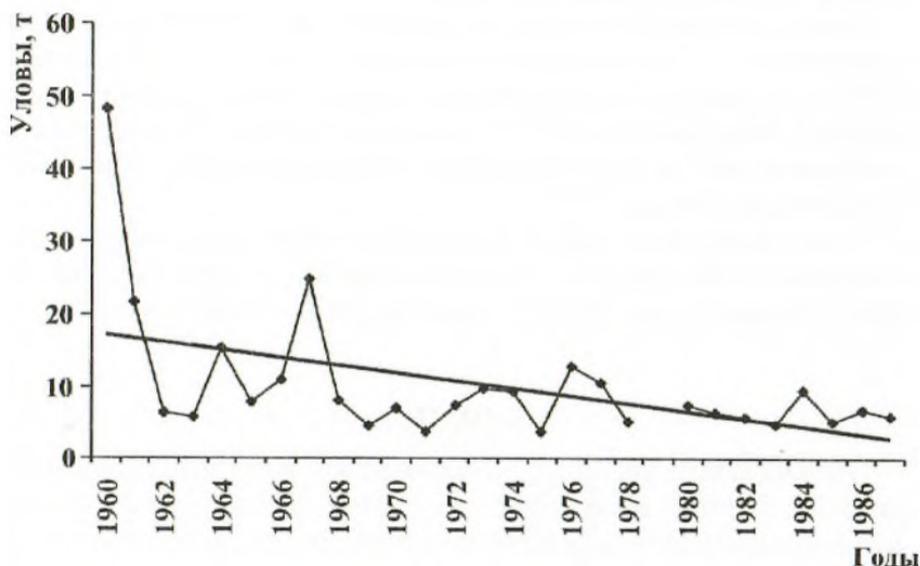


Рис. 26. Уловы омуля на рыбоучетном заграждении в низовьях р. Печоры по данным промысловой статистики. Прямой линией обозначен тренд снижения уловов

Снижение численности печорского омуля произошло еще во второй половине прошлого века (рис. 26). Если в начале эксплуатации рыбоучетного заграждения в низовьях р. Печоры в период с 1960 по 1969 г. среднегодовые уловы омуля составляли 15,4 т, то к концу функционирования заграждения они снизились практически в пять раз, составив с 1980 по 1987 г. в среднем 5,2 т в год. В 90-е годы прошлого и в начале нынешнего века в р. Печоре происходило даль-

нейшее снижение численности этого ценного промыслового вида (Новоселов и др., 2006). По-видимому, снижение численности омуля сопровождалось негативными изменениями биологической структуры популяции, включая изменение соотношения полов в сторону преобладания самцов, что мы и наблюдаем на примере омуля, идущего на нерест в р. Усу.

Основные нерестилища омуля расположены в среднем течении р. Усы от устья р. Макарихи до верхней границы участка долины древнего стока, расположенной в районе гряды Чернышева. Выше гряды Чернышева попадают лишь единичные экземпляры рыб (Соловкина, 1962). Незначительная часть омуля (около 10%), возможно, нерестится на нижерасположенных от устья р. Усы участках русла р. Печоры (Зверева и др., 1953).

Омуль откладывает икру на стрежневых участках русла с галечниковым и каменисто-галечниковым грунтом (Соловкина, 1959). По данным цитированного выше автора, нерест омуля в районе Меркушей в 1953 г. начался 10 октября одновременно с нерестом сига, длился примерно 10 дней и проходил при температуре воды не выше 1 °С.

После нереста во второй половине октября омуль скатывается в низовья р. Печоры, не оставаясь в районах нерестилищ на зимовку (Зверева и др., 1953; Соловкина, 1962; Лукин и др., 2000).

5.6. НЕЛЬМА

Нельма может вести как полупроходной образ жизни, так и образовывать речные и озерные формы (Вовк, 1948а, б). Степень оседлости нельмы р. Печоры в течение жизненного цикла выяснена не до конца. Ввиду малочисленности этого вида данные о нем зачастую отрывочны и противоречивы.

О.С. Зверева с соавт. (1953) отмечали, что в р. Печоре существуют полупроходная и туводная формы нельмы. Различия в темпах роста печорской нельмы из района дельты и Усть-Цилемского района отнесены за счет различий в условиях обитания, в которые попадают мальки после выклева. По мнению авторов, при пассивной весенней покатной миграции мальки нельмы распределяются на разных участки реки (курьи, заливы, протоки), что обуславливает специфику условий обитания и определяет различия в их росте. Л.Н. Соловкина (1962) также указывает на

наличие в р. Печоре мигрирующей и туводной нельмы, считая, что в р. Усе существует только туводная форма вида.

По данным Е.С. Кучиной (1962), в притоке р. Усы р. Косью существовала полупроходная форма нельмы, но в результате браконьерского лова была практически полностью истреблена. В настоящее время в русле р. Усы единичные экземпляры нельмы ловятся на всех тонах от устья до впадения р. Косью и составляют ничтожную величину по отношению к общей рыбодобыче.

Таблица 31

Масса и длина нельмы нижнего течения рр. Усы и Колвы

Возраст	Пол	n	Масса, г		Длина АС, мм	
			M±m	lim	M±m	lim
Уса						
0+	juv	17	11,6 ± 0,4	9–16	107,9 ± 1,2	102–121
1+	juv	1	–	180	–	220
	♀♀	1	–	94	–	222
2+	juv	2	–	170; 178	–	270; 270
	♀♀	4	209,5 ± 42,7	100–261	290,0 ± 24,6	228–325
	♂♂	6	226,5 ± 53,3	76–371	279,0 ± 20,6	212–335
3+	Оба пола	12	212,1 ± 27,5	76–371	281,2 ± 11,7	212–335
	♀♀	8	413,1 ± 32,4	338–538	360,4 ± 8,3	325–385
	♂♂	1	–	440	–	372
4+	Оба пола	9	416,1 ± 28,5	338–538	361,7 ± 7,4	325–385
	♀♀	3	832,0 ± 305,7	481–1315	439,0 ± 40,3	389–501
	♂♂	2	–	1015; 1263	–	470; 510
5+	Оба пола	5	954,8 ± 179,9	481–1315	459,4 ± 25,5	389–510
	♀♀	1	–	1570	–	555
	♂♂	1	–	1472	–	550
8+	♀♀	1	–	4100	–	760
Колва						
0+	juv	5	8,8 ± 0,4	8–10	99,8 ± 1,1	97–102
1+	juv	5	88,2 ± 12	56–120	214,2 ± 5,4	195–222
2+	juv	6	96,3 ± 3	86–104	227,3 ± 1,4	224–232
	♀♀	3	117,7 ± 2,3	114–120	238,7 ± 0,8	238–240
	♂♂	8	125,1 ± 13,1	77–192	244,5 ± 7,9	205–276
3+	Оба пола	17	113,6 ± 6,7	77–192	237,4 ± 4,0	205–276
	♀♀	3	369,0 ± 116,4	224–548	337,3 ± 39,0	285–395
	♂♂	2	–	191; 204	–	274; 289
	Оба пола	5	300,4 ± 74,8	191–548	315,0 ± 24,9	274–395

В наших уловах нельма представлена рыбами в возрасте от 0+ до 8+ лет (табл. 31). В нижнем течении рр. Усы и Колвы в основном держится молодь нельмы, взрослые рыбы встречаются редко. Небольшой объем материала, имеющийся в нашем распоряжении, не позволяет в полной мере сопоставить размеры рыб в этих реках. Однако более высокие, по сравнению с молодь из р. Колвы,

размерно-весовые показатели усинской молоди в возрастных группах 0+ – 3+ свидетельствуют о более низком темпе роста нельмы в р. Колве. Данное обстоятельство, скорее всего, связано с менее благоприятными условиями обитания рыб в р. Колве.

Наличие в наших материалах младше- и старшевозрастных рыб позволяет рассмотреть соотношение их линейного и весового роста, хорошо описываемое степенным уравнением (рис. 27), которое можно использовать для реконструкции массы рыб по их размерам.

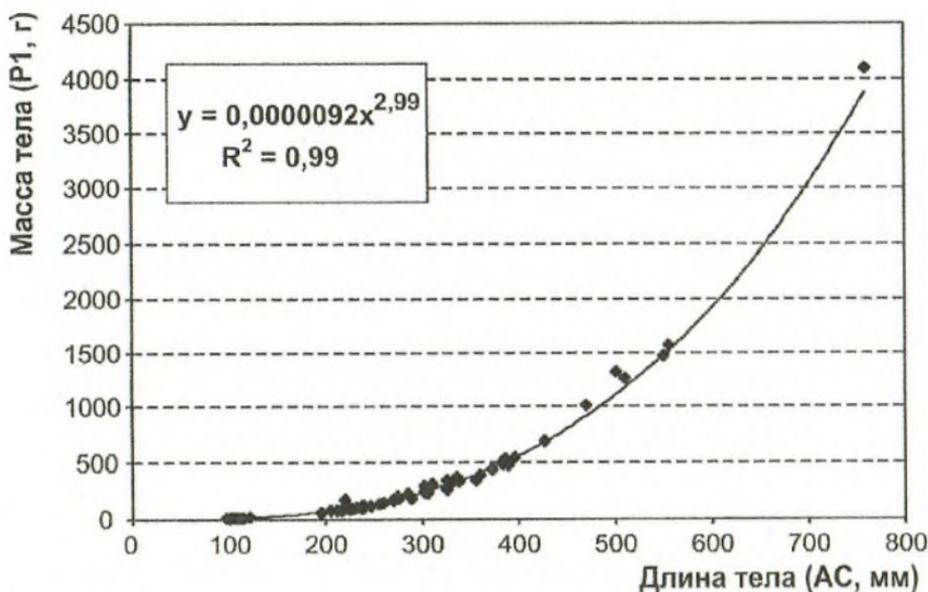


Рис. 27. Соотношение линейного и весового роста нельмы нижнего течения р. Усы

Численность печорской нельмы неуклонно снижается с середины прошлого века. Особенно наглядно критическое падение численности ее полупроходной формы демонстрирует статистика уловов на рыбоучетном заграждении в низовьях р. Печоры (рис. 28). Если в 60-е годы прошлого столетия среднегодовые уловы полупроходной нельмы на заграждении составляли 3,48 т, то в 80-е годы они снизились почти в 12 раз, составив 0,3 т. Начиная с 90-х годов прошлого века численность нельмы катастрофически снижается в реках Республики Коми. С 1995 г. печорская

нельма включена в Красную книгу Архангельской области (Красная книга Архангельской..., 1995), с 1998 г. – в Красную книгу Республики Коми (Красная книга Республики..., 1998), а с 2001 г. – в Красную книгу Российской Федерации (Красная книга Российской..., 2001).

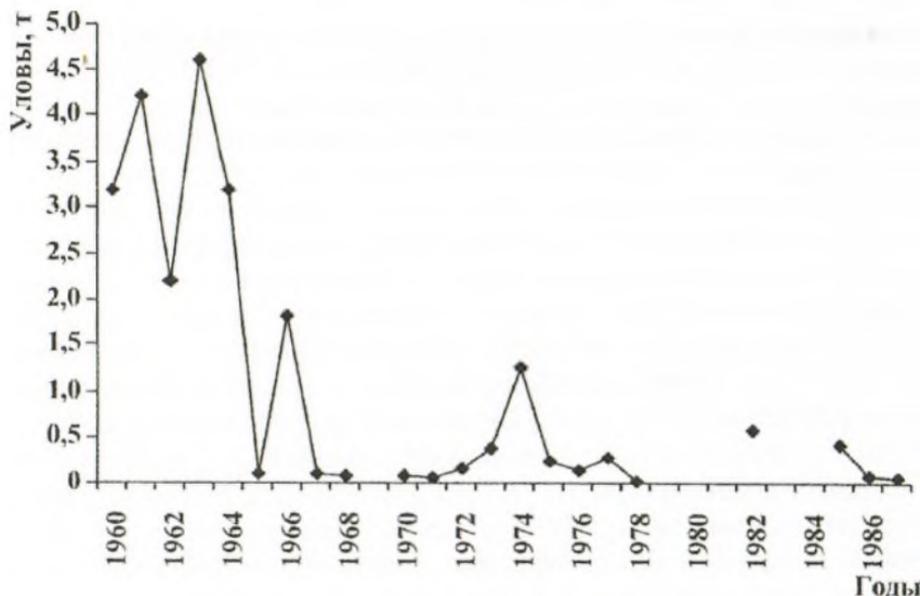


Рис. 28. Уловы нельмы в низовьях р. Печоры на рыбоучетном заграждении по данным промысловой статистики.

Разрывы кривой графика связаны с отсутствием данных

По экспертной оценке промыслового рыбака А. Хейлика, примерно половина производителей нельмы откладывает икру на нерестилищах, расположенных в русле р. Усы (см. рис. 19 и табл. 22, участки № 3, 4, 7, 9), а остальные рыбы поднимаются на нерест в р. Косью в район Березняков (участок № 10).

В р. Усе в районах о-ва Дибож и пос. Парма нами были отмечены единичные экземпляры гибридов сига и омуля. Гибриды сиговых рыб для р. Усы и для бассейна р. Печоры в целом явление достаточно распространенное (Остроумов, 1951, 1953; Кучина, 1953; Соловкина, 1960; 1962; Сидоров, 1974; Козьмин, 1994;

Лукин и др., 2000 и др.). В последние годы отмечается существенное увеличение их числа, что связывается с влиянием антропогенных факторов (Лукин и др., 2000).

Предпочтение тем или иным видом нерестовых участков с определенными характеристиками субстрата не является абсолютным, а сиг может откладывать икру на грунтах всех типов, используемых другими видами сиговых рыб (Соловкина, 1959). Наличие гибридов между сиговыми рыбами, прежде всего между сигом и омулем, сигом и пелядью, является результатом перекрывания сроков и мест их нереста и, по-видимому, во многом обусловливается эврибионтностью сига в отношении нерестового субстрата.

Глава 6

ТЕХНОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ПОВЕРХНОСТНЫЕ ВОДЫ В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ УСЫ

6.1. ЗАГРЯЗНЕНИЕ БАССЕЙНА НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. УСЫ

На территории Тимано-Печорской провинции, в состав которой входит бассейн р. Усы, разрабатываются запасы угля, нефти, газа, бокситов, золота, торфа, извести, камня и др. При вводе в эксплуатацию новых и расширения разработки эксплуатирующихся месторождений полезных ископаемых можно ожидать значительного прироста их добычи. Специалисты считают, что Тимано-Печорская провинция еще достаточно долго будет вносить серьезный вклад в российскую и мировую энергетику (Юшкин, 2004).

Река Колва в нижнем течении пересекает крупные нефтяные месторождения (Харьягинское, Верхневозейское, Возейское, Усинское и др.), отличающиеся длительным (20–40 лет) периодом эксплуатации. На месторождениях осуществляется хозяйственная деятельность по добыче нефти и газа, предварительной подготовке нефти, утилизации подтоварной воды, сжиганию попутного газа, транспортировке по внутрипромысловым нефте-, водо- и газопроводам соответствующей продукции. Подготовленная в промысловых условиях нефть транспортируется по сети межпромысловых трубопроводов на расстояние до 150 км.

Около 70% запасов усинской нефти относится к разряду трудноизвлекаемых. При этом крупные месторождения, обеспечивающие основную долю объемов добычи нефти, характеризуются высокой степенью выработанности. Поддержание и рост объемов добычи высоковязкой тяжелой нефти связаны с применением технологий, повышающих нефтеотдачу пластов. Для этого на месторождениях в продуктивные пласты через нагнетательные скважины числом более 100 закачиваются вода и перегретый пар в объеме около 5 млн т воды в год (Оберман и др., 2004). Источником технологической воды служат природные поверхностные и подземные воды, а также очищенные от нефтепродуктов сточные воды. В результате формируются так назы-

ваемые пластовые воды с высоким содержанием солей (см. ниже). Пластовые воды приводят к солевому загрязнению почвы и повышению уровня минерализации естественных водоемов. В водах устьевой части р. Усы среднее содержание хлорид-ионов, постепенно увеличиваясь с 1960-х годов, с середины 1980-х годов превышает соответствующий показатель для р. Печоры, что связывается с загрязнением природных вод пластовыми водами (Губинова, 2004).

Загрязнение почв и грунтов на нефтяных месторождениях носит площадной характер. Практически во всех пробах, для которых при рекогносцировочном обследовании и визуальном осмотре не были установлены признаки загрязнения, были выявлены высокие показатели содержания нефтепродуктов, бенз(а)пирена (БП) и полиароматических углеводородов (ПАУ). Снижение содержания в почве нефтепродуктов в большей степени происходит за счет их вымывания тальными и дождевыми водами в грунтовые водоносные горизонты и водные объекты. Данный процесс растянут во времени на срок, превышающий 10 лет (Рымарь, 2006). В условиях Севера при пониженной способности почв к самоочищению и наличии множества фиксирующих загрязнение барьеров (торфяного, глеевого, мерзлотного и др.) загрязняющие вещества могут сохраняться во вмещающих средах и вовлекаться в биогеохимический круговорот веществ десятилетиями (Юдахин и др., 2002).

Освоение и эксплуатация нефтяных месторождений в регионе сопровождалась аварийными выбросами нефти (рис. 29). Самая крупная авария за всю историю эксплуатации нефтепроводов в Тимано-Печорской провинции произошла на участке межпромыслового нефтепровода «Возей – Головные сооружения» осенью 1994 г. Масштабы аварии были настолько велики, что она была «...занесена в раздел «Экологические катастрофы» Книги рекордов Гиннеса как самое значительное загрязнение земли» (Муляк, Иванов, 2004, с. 25). По данным владельцев нефтепровода, в окружающую среду попало около 14 тыс. т нефти (с учетом обводненности – 30 тыс. т нефтесодержащей жидкости), а по оценкам экспертов – более 100 тыс. т. Впоследствии в ходе локализации и ликвидации аварийного разлива нефти было дополнительно загрязнено и нарушено 270 га земель.

Основная часть нефтеуглеводородного (НУВ) сырья попала в водоемы бассейна р. Колвы и в весенний период после распаления льда была вынесена паводковыми водами в р. Печору. Долговременное воздействие аварии на р. Колву было обусловлено загрязнением

грунтов тяжелыми фракциями нефти (Лукин и др., 2000) и повторными более мелкими разливами.

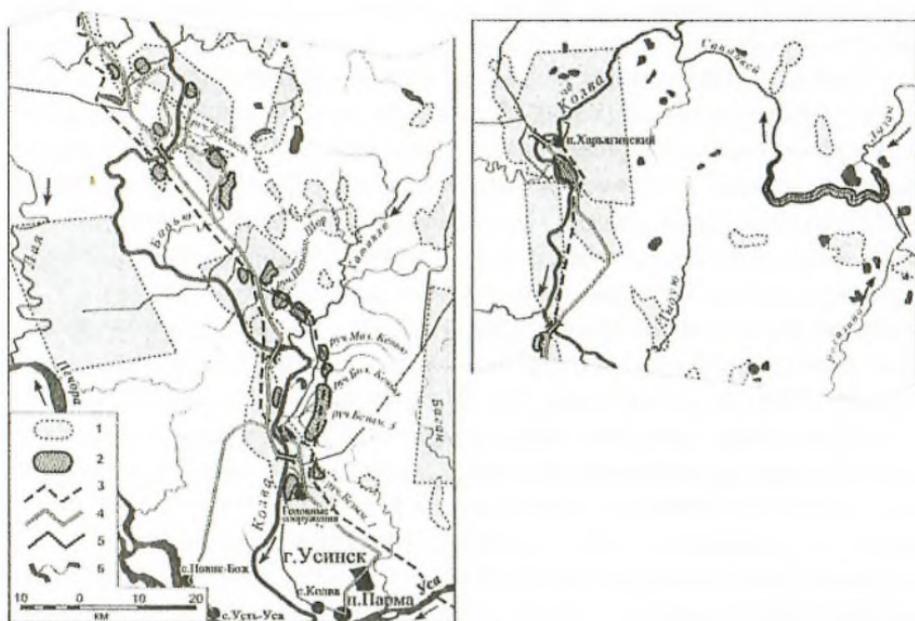


Рис. 29. Карта-схема расположения разливов нефти на водосборе нижнего течения р. Колвы (по: Государственный доклад..., 1996, 1997, 1998, 2001, 2003, 2006; Состояние экологической..., 1997; Разлившаяся..., 2003; Елфимов, Ерцев, 2004; Ерцев и др., 2006; Елфимов, Хорошкеев, 2006; Лушиников и др., 2006 и др.):

1 – нефтяные месторождения; 2 – нефтеразливы; 3 – магистральные нефтепроводы; автомобильные дороги с твердым (4) и грунтовым (5) покрытием; 6 – реки и озера

Нефть и нефтесодержащая жидкость вызвали сильное загрязнение озер и малых притоков р. Колвы, по которым нефть и сопутствующие поллютанты проникли в реки высшей категории рыбохозяйственного значения – р. Колву, а затем в рр. Усу и Печору. Толщина слоя нефти на берегах ручьев до очистки достигала 30–40 см, а на поверхности воды на отдельных участках ручьев Безымянных – свыше 1 м (Баренбойм и др., 2000).

В 1997 г. в подземных водах, залегающих на глубине 5–10 м (аллювиальный водоносный горизонт), содержание нефтепродуктов изменялось от 0,06 до 8,57 мг/л, хлоридов – от 3,76 до 1229,8 мг/л. Максимальная концентрация хлоридов (1229,8 мг/л) была зафиксирована в пробе из Усинского месторождения. Отмечаются высокие

концентрации железа, их значения составляют 1,3–197,4 мг/л. На глубине 35–80 м (Чирвинский водоносный горизонт) содержание нефтепродуктов изменялось от 0,04 до 0,55 мг/л, хлоридов – от 0,78 до 24,3 мг/л, железа – от 0,066 до 7,62 мг/л (Состояние экологической..., 1997).

Таким образом, загрязнение водоемов нижнего течения р. Усы носит комплексный характер. К основным источникам загрязнения на территории месторождений можно отнести эксплуатационные, поглотительные и нагнетательные скважины, факелы сжигания попутных газов (прил., рис. 5, 6), промысловые и магистральный трубопроводы, сточные промысловые и хозяйственные воды, разнообразную строительную деятельность (прил., рис. 7, 8), промышленные и бытовые отходы (прил., рис. 9), разливы нефти (см. прил., рис. 5; рис. 10–12), сильноминерализованные пластовые воды (см. прил., рис. 12; рис. 13), буровые и шламовые растворы.

Основными загрязняющими веществами являются нефтепродукты, тяжёлые металлы, фенолы, сероводород, сульфаты, хлориды, продукты сжигания нефти и газа (сажа, диоксиды серы, окись азота и углерода), ПАУ, хлорорганические соединения (ХОС), межпластовые минерализованные воды, буровые растворы (Государственный доклад..., 1996–1998, 2001, 2004, 2006; Состояние экологической..., 1997).

С 1995 г. проводятся работы по очистке водосбора р. Колвы от нефти. С береговых склонов нефть смывалась водоструйными установками с последующей пассивной транспортировкой по течению к местам сбора. На отдельных участках ручьев практиковалась уборка нефти и сильно загрязненных грунтов вручную. На ручьях и малых реках было построено 102 гидротехнических сооружений различного типа (прил., рис. 14, 15), предназначенных для накопления и сбора подвижной нефти (Баренбойм и др., 2000; Губинова, 2004).

В ходе строительства и эксплуатации гидрозатворов в водоемы попадало большое количество взвесей. Так, в ручье Безымянный-3 выше и ниже гидрозатвора содержание взвешенных веществ составило около 13000 мг/л, что превысило ПДК для рыбохозяйственных водоемов в 16000 раз (Баренбойм и др., 2000).

В течение ряда лет после аварийного разлива нефти был построен новый нефтепровод и на значительных площадях выполнены рекультивационные работы (Муляк, Иванов, 2004; Попов и др., 2004).

Ряд авторов отмечает улучшение качества воды нижнего течения р. Колвы и ее притоков (Ерцев, Уляшев, 2006; Ерцев, Фиошина, 2006). Исследователи связывают положительные изменения с организацией трехуровневой защиты водных объектов на территории нефтяных месторождений, ключевым звеном в которой являются гидротехнические сооружения – гидрозатворы. По их данным, в нижнем бьефе сооружений содержание нефтепродуктов в воде уменьшается от 2 до 16 раз и практически полностью задерживается донная нефть.

Однако сравнение опубликованных данных по содержанию нефтепродуктов в поверхностных водах бассейна нижнего течения р. Усы демонстрирует обратную картину (рис. 30). За период с 1997 по 2006 г. содержание нефтепродуктов в поверхностных водах на контрольных участках р. Колвы и ее притоков либо осталось неизменным, либо увеличилось в 1,2–4,7 раза. Таким образом, судя по литературным данным, снижения уровня загрязнения поверхностных вод нефтеуглеводородами за 10-летний период не произошло.

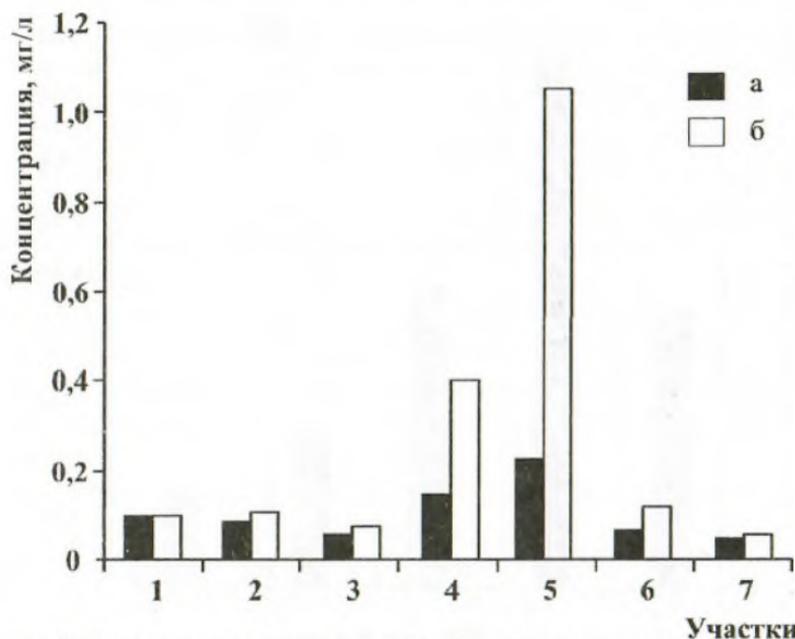


Рис. 30. Содержание нефтепродуктов в рр. Усе и Колве с притоками в 1997 (а) и 2006 (б) гг. (по: Состояние экологической..., 1997; Ерцев, Фиошина, 2006): 1 – руч. Воргаель; 2 – р. Бадью; 3 – руч. Безымянный-3; 4 – руч. Безымянный-2; 5 – руч. Безымянный-1; 6 – р. Колва (с. Колва); 7 – р. Уса (с. Усть-Уса)

По данным Л.И. Глушковой и А.И. Рымарь (2006), на всех участках, расположенных как в пределах, так и на прилегающих к нефтяным месторождениям территориях, водные объекты существенно загрязнены по целому ряду показателей (рис. 31). При этом выявлено, что наиболее значимое воздействие на водные объекты оказывают территории с разливами пластовых вод, характеризующихся высоким содержанием хлоридов и сульфатов. Анализ донных отложений показал наличие загрязнителей как в зоне непосредственного влияния источников загрязнения, так и за их пределами. Перераспределение нефтеуглеводородов в донных отложениях со временем приводит к тому, что они концентрируются на существенном удалении от источника загрязнения. Показательно, что авторам не удалось найти фоновые участки водотоков, свободные от нефтепродуктов, ПАУ и БП.

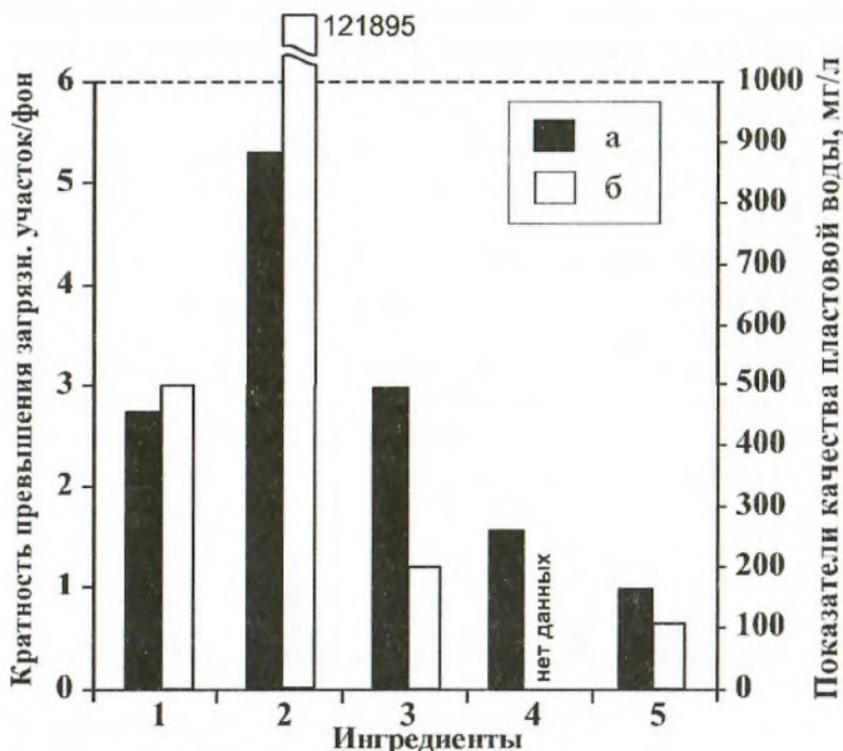


Рис. 31. Превышение содержания поллютантов в водоемах на загрязненных участках по сравнению с фоновыми концентрациями (а) и показатели качества пластовых вод (б) (по: Глушкова, Рымарь, 2006):

1 – сульфаты; 2 – хлориды; 3 – сухой остаток; 4 – нефтепродукты; 5 – окисляемость

Как видно из результатов санитарно-эпидемиологической оценки, в последнее время одним из основных загрязнителей водотоков являются пластовые воды, распространению которых гидрозатворы и боновые заграждения не могут служить сколь-нибудь значительным препятствием. Кроме того, в поверхностные воды попадают поллютанты из загрязненных грунтовых вод, содержание которых велико на всей территории месторождений (Оберман и др., 2004; Никаноров, Брызгалю, 2006).

Анализ цитированных выше литературных источников свидетельствует о сильном загрязнении поверхностных вод нижнего течения р. Усы. Оценка его воздействия на ихтиоценозы уникального рыбохозяйственного водоема, каким является р. Уса, представляет важное народохозяйственное и природоохранное значение.

6.2. ОПЫТ ОЧИСТКИ ВОДЫ И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ОТ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Нефть представляет собой смесь различных соединений, включая наиболее токсичные полиароматические углеводороды, являющихся одними из наиболее опасных поллютантов (Миронов, 1972; Мазманиди, 1973; Нельсон-Смит, 1977; Rice, 1977; Михайлова, 1991; Патин, 2001; Carls, 2002). Многие компоненты нефти обладают наркотическими и паралитическими свойствами (Борисов и др., 2001). Токсичность нефти в водной среде проявляется при содержании более 1 мг/м³. Опасность отравления возрастает с увеличением ее концентрации (Гриценко и др., 1997).

Попадая в водоемы, нефть только первое время пребывает на их поверхности, а затем под влиянием различных факторов опускается на дно, накапливаясь в донных отложениях, и при определенных условиях вновь всплывает на поверхность, создавая вторичное загрязнение.

Ликвидация разливов нефти на поверхность водного объекта сводится к ее сбору боновыми заграждениями, устройствами различной модификации (нефтесборщиками) и сорбентами. Одним из актуальных вопросов практической экологии является очистка от нефтепродуктов донных отложений. В большинстве известных технологий донные осадки транспортируются насосными установками к очистным сооружениям, которые достаточно сложны, дорогостоящи и низко мобильны. Специалистами Научно-технического объе-

динения «ПРИБОРСЕРВИС» (г. Томск) разработана технология очистки донных отложений от нефти без их транспортировки на берег и без использования химических реагентов, что значительно упрощает технологическую цепь очистки и делает ее реально применимой на практике (Лушников и др., 2004–2006; Лушников, Воробьев, 2006; Воробьев, 2011а). Используемые технические устройства позволяют осуществлять очистку донных осадков от нефти и нефтепродуктов на глубинах до 70 м.

Важной составляющей технологией очистки водных объектов от нефтепродуктов является использование организмов-деструкторов нефтеуглеводородов. В серии экспериментальных работ, опубликованных (Воробьев и др., 2008в, г – 2010; Воробьев, 2011б) и впервые представленных в разд. 6.2.2., обосновывается перспективность использования олигохет для биологической очистки донных отложений от нефти в условиях Севера.

6.2.1. Комплексная очистка оз. Щучье-3 от нефти

Технология комплексной очистки воды и донных отложений от нефти и нефтепродуктов была апробирована в 2004 и 2005 гг. на полигоне сильно загрязненного оз. Щучье-3, входящего в слабопроточную систему озер Щучьих (см. рис. 4). Следует отметить, что в публикации С.В. Лушникова с соавт. (2005) данное озеро обозначено как Щучье-1. Площадь экспериментального участка составляла 4,1 га и достигала 65 % от всей площади озера. Максимально зафиксированная глубина озера составляла 7 м, средние глубины – 3,8–4,8 м. Объем нефти, впитавшейся в донные отложения, составлял 36,1 т, а масса нефти на поверхности воды озера – 3,3 т (Отчет..., 2004).

До начала очистных работ слой нефти на поверхности дна озера достигал 2 см и более. Концентрация нефти в донных отложениях превышала 50 г/кг и на мелководных участках достигала 125 г/кг и более (Лушников и др., 2005; Воробьев, 2006). Содержание в воде растворенных нефтепродуктов составляло 0,38–0,65 мг/дм³ и превышало ПДК для рыбохозяйственных водоемов в 7–13 раз.

Комплексная очистка оз. Щучье-3 включала сбор легких фракций нефти с поверхности воды и водных макрофитов, очистку воды от растворенных нефтепродуктов, очистку донных отложений от тяжелых фракций нефти.

Сбор легких фракций нефти проводился в местах их концентрации, приуроченных, как правило, к небольшим бухтам прибрежной полосы, заросшим высшей водной растительностью. С поверхности воды нефтяные пятна удалялись механическим способом с использованием боновых заграждений для локализации и транспортировки пятна и откачкой с помощью нефтесборщика или вакуумной машины. Замазученные вегетативные части водных растений срезались усовершенствованными штыковыми лопатами и также удалялись из водоема. За летний период работ 2004 г. с поверхности воды было собрано более 30 м³ нефти.

На рис. 16 приложения показан участок береговой полосы оз. Щучье-3 до проведения очистных работ и восстановившийся фитоценоз после удаления нефти и замазученных надводных частей растений. Высокая эффективность технической очистки загрязненных нефтью водоемов показана нами на примере рекультивации сильно загрязненных нефтью карьеров в Ханты-Мансийском автономном округе (Воробьев и др., 2008).

Очистка воды от растворенных нефтепродуктов включала следующие технологические звенья: расстановку «активных» бонов, внесение удобрений, аэрацию воды и установку очистных сооружений.

«Активные» боны представляли собой маты из синтетической ткани, заполненные сухим разнотравьем (злаки; 55–96%), алюмосиликатами (2–25%) и минеральными удобрениями (2–20%).

Эффективность работы данных элементов была проверена в июне 2004 г. в период высоких концентраций растворенных нефтепродуктов во втекающем в озеро сильно загрязненном ручье (Лушников и др., 2005). Расстановка «активных» бонов в устьевом участке ручья позволила избежать повышения уровня растворенных нефтепродуктов в воде озера, где концентрация поллютантов по сравнению с ручьем была в 17 раз меньше. Активные боны также устанавливались на втором этапе очистных работ в 2005 г. Продолжительность эффективной работы «активных» бонов в условиях Заполярья составила 1–2 мес.

Удобрение водоема элементами минерального питания стимулирует образование первичной продукции. Расчеты для определения количества удобрений, вносимых в водоем, подробно описаны в отчете (Отчет..., 2004). Комплексные азотно-фосфорно-калийные удобрения были равномерно распределены на экспериментальном участке озера в июле 2004 г. в количестве 400 кг из расчета 100 кг/га.

Кроме того, 100 кг удобрений использовано для наполнения загрузки в «активные» бонны.

Аэрация воды на территории экспериментального участка проводилась двумя аэраторами АЭ-1, установленными стационарно и способными насыщать кислородом до 1 га водной поверхности каждый. Перемещение аэраторов не проводилось. Работа аэраторов приводила к турбулентному перемешиванию водных масс на глубинах до 1,5 м, что препятствовало формированию температурной стратификации и способствовало равномерному прогреву и насыщению кислородом всей толщи воды. Внесенные в озеро в 2004 г. минеральные удобрения и насыщение воды кислородом, сопряженное с ее турбулентным перемешиванием и прогревом придонных слоев, повысили активность аборигенных организмов-деструкторов углеводородов нефти.

Очистные сооружения на оз. Щучье-3, функционировавшие в 2005 г. (прил., рис. 17), были представлены четырьмя блоками (рис. 32) и предназначались для очистки воды от взвешенных частиц и снижения концентрации растворенных нефтепродуктов.

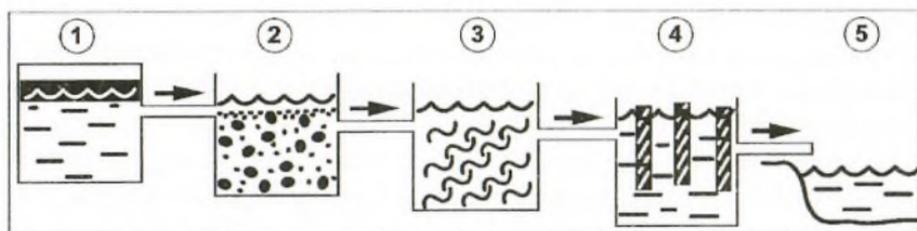


Рис. 32. Схема очистных сооружений на оз. Щучье-3:

1 – приемная емкость с гидрозатвором; 2 – минеральный фильтр; 3 – синтетический фильтр; 4 – сливной канал с активными боннами; 5 – сброс воды в озеро. Нумерация блоков та же, что и на рис. 17 приложения

На очистные сооружения частично была направлена вода из впадающего в озеро нефтезагрязненного безымянного водотока. В приемной емкости происходило отделение нефтепродуктов по принципу гидрозатвора. Емкость также использовалась для визуального контроля поступающей воды. За приемной емкостью располагались фильтры (биофильтры) с минеральной и синтетической загрузками. После прохождения фильтров вода поступала в сливной канал с активными боннами аналогичного состава, что и на установленных на поверхности озера и в устьевом участке ручья. Степень очистки за-

висела от объемов подачи воды на очистные сооружения. При их максимальной производительности содержание растворенных нефтепродуктов снижалось почти в 2 раза.

Очистка донных отложений от тяжелых фракций нефти летом 2004 г. проводилась по двум технологическим схемам. Первая, условно названная нами способом высоких придонных температур (Лушников и др., 2004), была реализована благодаря жаркому северному лету, когда температуры в придонных слоях воды озера достигали 20,8 °С. Внесение минеральных удобрений и аэрация воды при перемешивании термических слоев озера создавали благоприятные условия для развития донных микроорганизмов. Газообразные продукты их метаболизма способствовали подъему донных отложений нефти на поверхность, с которой они удалялись механическим способом. На экспериментальном участке на глубинах до 2,0 м наблюдался активный самопроизвольный подъем нефтяных агрегатов, как правило, овальной и шаровидной формы. Максимальные размеры агрегата овальной формы были визуальным образом оценены в 40–45 см в длину и 15–18 см в поперечнике.

Главным фактором, обеспечившим лифтинг донных отложений нефти, явился благоприятный температурный режим вод озера в 2004 г. Использование приведенной выше технологической схемы возможно только при высоких придонных температурах воды. Видимо, она малоприменима для районов Заполярья, где прогрев поверхностных вод до высоких температур в летний период кратковременен и является скорее исключением, чем правилом.

Вторая технологическая схема очистки донных отложений, названная нами способом флотации (Лушников и др., 2004), основана на способности молекулярного прилипания нефти и нефтепродуктов к поверхности раздела двух фаз – воздуха и жидкости. Данная технологическая схема может применяться и при низких температурах придонных слоев воды.

Схема технологического процесса (рис. 33) в качестве основного блока включает флотатор, который представляет собой пневмомеханическую установку, имеющую вид камеры, из верхней части которой флотируемый материал откачивается насосом. С помощью механизированных лебедок флотатор перемещался по экспериментальному участку.

Флотируемый материал насосом подавался на классификатор, установленный на берегу, где происходило его разделение на твердую (минеральную) и жидкую (вода, нефтепродукты) фракции.

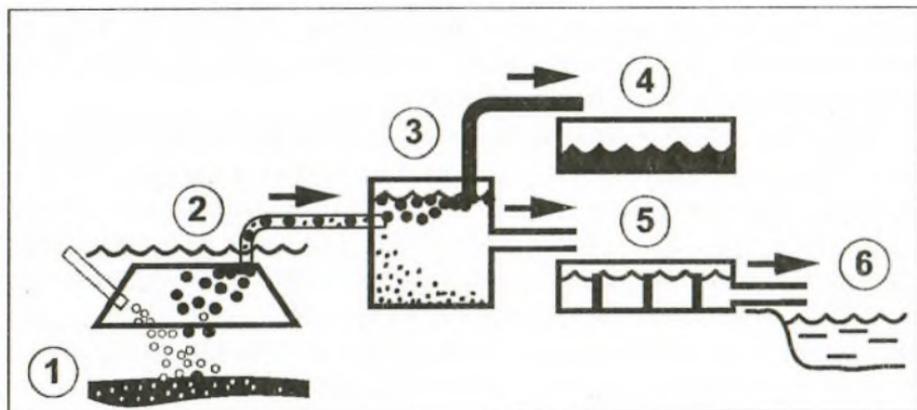


Рис. 33. Технологическая схема очистки донных отложений в оз. Щучье-3 способом флотации:

- 1 – пневмомеханическое воздействие на донные отложения; 2 – флотатор;
3 – классификатор; 4 – сбор нефти мини вакуумной установкой МВУ-1;
5 – очистные сооружения (см. рис. 32); 6 – оз. Щучье-3

В 2005 г., после подготовки к работе очистных сооружений, вода и нефтепродукты из классификатора поступали в приемную емкость очистных сооружений, где нефтепродукты с поверхности воды собирались с помощью мини-вакуумной установки МВУ-1, а растворенные в воде проходили частичную деструкцию на установленных фильтрах и в активных бонах сливного канала. По окончании очистки содержание углеводородов нефти в донных отложениях оз. Щучье-3 снизилось более чем в 20 раз (Лушников и др., 2004; Lushnikov et al., 2005, 2006; Воробьев, 2006).

Улучшение условий обитания гидробионтов в оз. Щучье-3 в результате комплексной очистки подтверждается не только объемами собранной нефти и гидрохимическими показателями, но и гидробиологическими исследованиями (Лушников и др., 2005; Лушников и Воробьев, 2006; Воробьев и др., 2008). Проведенные в 2003 г. сотрудниками кафедры ихтиологии и гидробиологии Томского государственного университета рекогносцировочные исследования озера выявили полное отсутствие донных беспозвоночных животных на сильно загрязненных нефтью участках оз. Щучье-3. После проведения комплекса очистных работ на прибрежных участках шириной до двух метров, где содержание нефти в составе донных отложений было снижено до 2 г/кг (более чем в 60 раз), были обнаружены представители малощетинковых червей (олигохеты),

хириномиды, двустворчатые моллюски. Следует отметить, что основу бентоса по численности (90–100 %) и биомассе (80–100 %) составляли олигохеты. Данный факт подтверждает исследования других гидробиологов: олигохеты – одна из наиболее выносливых к нефтяному загрязнению групп беспозвоночных, которые также активно участвуют в преобразовании токсичных нефтепродуктов в донных осадках.

Ихтиоиндикационный анализ экологического состояния оз. Щучье-3 выполнен на окуне, доминировавшем в сетных уловах. Исследования основных биологических показателей окуня до начала (2003 г.) и после завершения (2006 г.) экспериментальных очистных работ выявили их положительную динамику. Сравнительный анализ расчисленных (рис. 34) и наблюдаемых (рис. 35) линейно-весовых показателей окуня, выполненный с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни, показал достоверное повышение темпа роста рыб в процессе очистки воды от нефтяного загрязнения. Вместе с тем сопоставление линейного роста окуня из оз. Щучье-3 с 76 озерами Европы, Средней Азии, Сибири и Северной Америки свидетельствует о минимальном темпе его роста в условиях сильного нефтяного загрязнения водоема (Воробьев и др., 2008б; см. гл. 7).

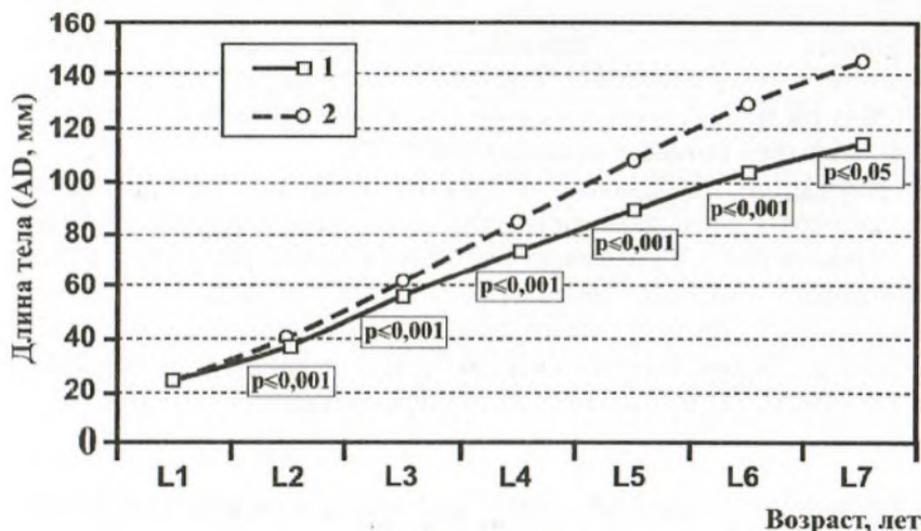


Рис. 34. Расчисленный темп линейного роста окуня в оз. Щучье-3 в условиях нефтяного загрязнения (2003 г.) и после проведения очистных работ (2006 г.; по: Воробьев и др., 2008б).

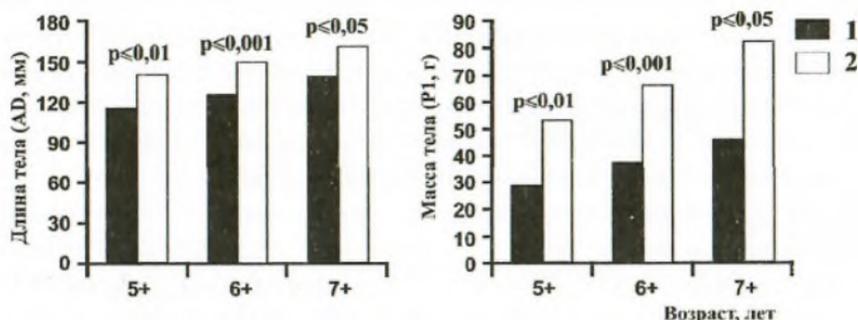


Рис. 35. Наблюдаемые длина и масса окуня оз. Щучье-3 в условиях нефтяного загрязнения (1 – 2005 г.) и после проведения очистных работ (2 – 2006 г.; по: Воробьев и др., 2008б с изменениями)

На наш взгляд, основным фактором увеличения линейно-весовых показателей окуня явилось повышение численности и биомассы кормовых организмов в результате снижения содержания нефти в составе донных отложений и воде, а также дозированное внесение минеральных удобрений в водоем. Следует отметить, что очистные работы на оз. Щучье-3, расположенном в верхней части слабопроточной озерной системы, способствовали снижению уровня нефтяного загрязнения в нижерасположенных озерах. О снижении тератогенного воздействия нефтяного загрязнения на рыб озер Щучьих свидетельствует снижение среди щуки доли рыб с аномальным развитием ротового аппарата (см. гл. 7).

Двухлетние мероприятия по очистке оз. Щучье-3 от нефти практически сразу после окончания работ дали положительные результаты, проявившиеся в появлении организмов зообентоса на ранее безжизненных участках дна озера. Среди пионеров заселения загрязненных нефтью участков преобладали олигохеты. Роль беспозвоночных данной систематической группы в деструкции нефтяных загрязнителей исследована нами в экспериментальных условиях.

6.2.2. Использование тубифицид для очистки донных отложений от нефти

Тубифициды – семейство малощетинковых червей – одна из самых широко распространенных групп макрозообентоса. Черви средних размеров (26–65 мм); есть и крупные (до 100–150 мм). Форма

тела нитевидная. Окраска варьирует до пурпурно-красного, иногда с бурым, коричневатым или лиловым оттенками. Сегментация тела выражена хорошо, для некоторых тубифицид характерна вторичная кольчатость. Тубифициды – типичные обитатели донных отложений водоемов; живут как на илистых, так и песчаных и каменистых грунтах с небольшим количеством ила. Ползают по дну, некоторые способны плавать. Нередко образуют массовые скопления в виде красноватых «подушек» на дне, состоящих из тысяч особей. Передний конец тела погружен в грунт, задний находится над поверхностью грунта и совершает колебательные (дыхательные) движения. Некоторые виды строят трубки из частиц ила, мелкого детрита или из своего кожного секрета, в которых укрываются. Отдельные виды выдерживают очень сильное загрязнение.

Черви активно участвуют в процессах трансформации вещества и энергии; они имеют большое значение в процессах биологического самоочищения загрязненных водоемов. Тубифициды – важный кормовой ресурс для многих бентосоядных рыб и хищных беспозвоночных животных.

Для изучения поведения червей в нефтезагрязненных илах и оценки их роли в деструкции загрязнителя был поставлен ряд экспериментов, в результате которых разработана и защищена патентом технология биологической очистки донных отложений от нефти с использованием представителя семейства Tubificidae *L. hoffmeisteri* (Воробьев и др., 2007). Данный вид широко распространен в северных водоемах, включая бассейн р. Усы. По материалам обследования кафедры ихтиологии и гидробиологии Томского государственного университета, доля *L. hoffmeisteri* в бентосе оз. Щучье-1 в разные годы (2005 и 2008 гг.) составила 91 и 93 % по численности.

Нижний порог чувствительности червей к загрязнению иловых отложений свежей нефтью был определен в условиях лабораторного эксперимента, который проводился в течение семи суток при температуре воды 21–22 °С без ее аэрации и кормления червей (Воробьев, 2011б). При концентрации нефти 2 г/кг черви свободно передвигались и питались как в чистой зоне аквариума, так и в загрязненной, равномерно распределяясь по всему аквариуму. Достоверно выявлено, что лимнодрилусы начинали предпочитать незагрязненные участки ила при концентрациях свежей нефти 3, 5, 7, 10, 15, 25, 50 и 100 г/кг. Однако даже высокая концентрация нефти в отложениях (более 35 г/кг) не являлась критической для *L. hoffmeisteri*: черви

активно передвигались из чистых участков ила в загрязненные (Воробьев и др., 2008в). Следует подчеркнуть, что в нашем случае ил, загрязненный свежей нефтью, обладал более высокой токсичностью, чем, например, ил с аналогичным загрязнением через 10 сут.

Информация о выживаемости червей-тубифицид в загрязненных нефтью донных отложениях в научной литературе достаточно скудна (Воробьев, 2006). По данным Л.И. Цветковой (1972), при концентрации нефтепродуктов в донных отложениях свыше 6 г/кг развитие тубифицид замедляется. По нашим данным, выживаемость представителя тубифицид *L. hoffmeisteri* несколько повышалась по сравнению с контролем при увеличении концентраций нефти от нуля до 4 г/кг, а затем снижалась при концентрациях нефти 6–7 г/кг до уровня контроля (рис. 36). Дальнейшее повышение содержания нефти в донных отложениях (более 12 г/кг) не вызывало достоверных изменений выживаемости червей как в условиях дефицита растворенного кислорода (0,8–1,0 мг/л), так и при его высокой концентрации (7,0–9,0 мг/л). Значительно большее влияние на выживаемость червей оказывало содержание кислорода в воде. В условиях его дефицита (0,8–1,0 мг/л) максимальная выживаемость червей была на уровне 76 %, а при содержании 7,0–9,0 мг/л она достигала 95 % (см. рис. 36). В результате экспериментов не было зарегистрировано летальной концентрации нефти, при которой погибали бы все черви.

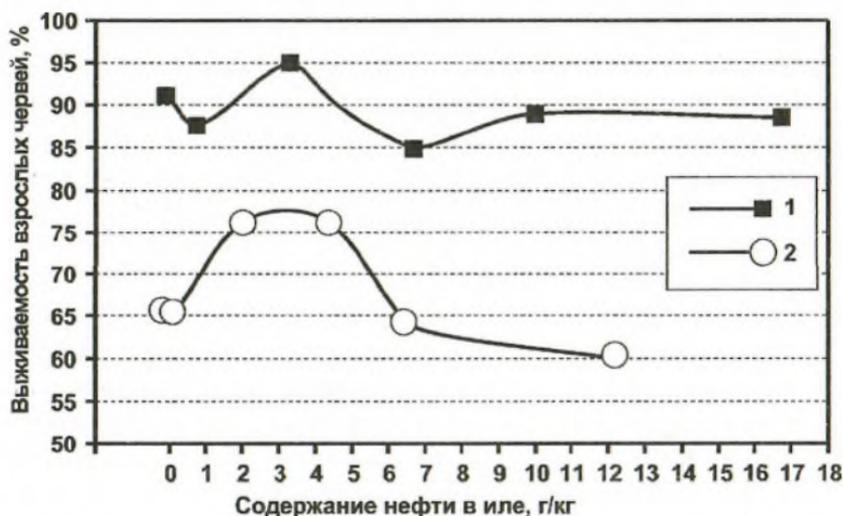


Рис. 36. Выживаемость взрослых *L. hoffmeisteri* в нефтезагрязненных илах при различном содержании растворенного в воде кислорода:

1 — при 7,0–9,0 мг/л; 2 — при 0,8–1,0 мг/л

Аналогичные изменения выявлены в плодовитости червей, которую мы представили как сумму вышедших из коконов молодых червей и количества эмбрионов в коконах, отнесенную к численности взрослых лимнодрилусов (Воробьев и др., 2008). Наибольшие показатели плодовитости червей в условиях дефицита кислорода наблюдались при содержании нефти в донных отложениях 2–7 г/кг (содержание растворенного кислорода в воде 0,8–1,0 мг/л; показатели плодовитости фиксировались через 60 сут после посадки взрослых особей).

Таким образом, выживаемость и плодовитость *L. hoffmeisteri* оказались максимальными в условиях умеренного нефтяного загрязнения. Миграция взрослых червей из чистых участков ила в загрязненные характеризует рассматриваемый вид как α -мезосапроба, что позволяет считать его перспективным для использования при биологической очистке донных отложений от нефти.

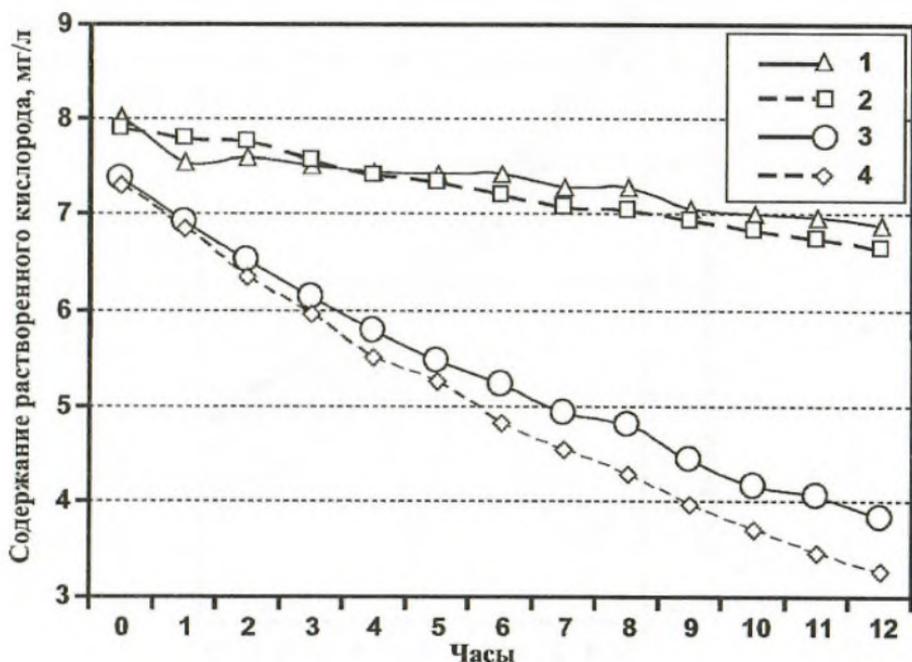


Рис. 37. Содержание растворенного кислорода в экспериментальных аквариумах (по: Воробьев и др., 2009):

1 — чистый ил без червей; 2 — загрязненный ил без червей; 3 — чистый ил с червями; 4 — загрязненный ил с червями

Методические аспекты исследования роли *L. hoffmeisteri* в потреблении кислорода в донных отложениях, загрязненных нефтью, подробно изложены в публикации (Воробьев и др., 2009). В течение 12-часового периода после прекращения аэрации содержание кислорода падало во всех аквариумах (рис. 37). Однако потребление кислорода в аквариумах с червями было значительно выше и достоверно отличалось ($p < 0,01$) от такового в аквариумах без червей. Потребление кислорода червями также возрастало по мере повышения концентрации нефти в донных отложениях, о чем свидетельствует достоверное, по сравнению с контролем, снижение содержания растворенного кислорода в аквариумах с загрязненными отложениями (рис. 38; $p < 0,01$).

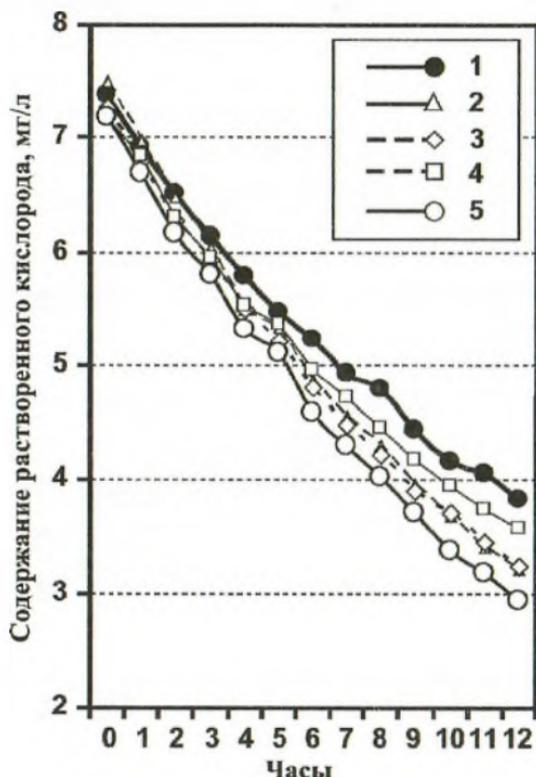


Рис. 38. Содержание растворенного кислорода в аквариумах с червями при различных концентрациях нефти в донных отложениях (по: Воробьев и др., 2009): 1 – контроль; 2 – 3,34 г/кг; 3 – 6,69 г/кг; 4 – 10,03 г/кг; 5 – 16,72 г/кг

При снижении концентрации растворенного в воде кислорода в диапазоне от 8,5 да 5,0 мг/л не наблюдались какие-либо изменения в поведении червей. При концентрации растворенного кислорода ниже 5 мг/л отмечено более активное движение задними концами тела (дыхательные движения); увеличивалась часть тела, участвующая в этих движениях, скорость питания замедлялась. Данные признаки более ярко проявлялись по мере снижения содержания кислорода в воде.

Снижение общего содержания кислорода в аквариумах сопровождалось снижением интенсивности его потребления червями более чем в два раза (рис. 39). С помощью рангового коэффициента Спирмена была выявлена достоверная положительная корреляционная связь между содержанием растворенного кислорода в воде аквариумов и его потреблением червями за час ($r=0,90$; $p < 0,01$ %). Аналогичная закономерность изменения интенсивности потребления кислорода беспозвоночными отмечена и другими авторами (Alsterberg, 1922; Побегайло, 1955; Цветкова, 1972). Содержание кислорода в воде является важным фактором, влияющим на обменные процессы в организме червей.

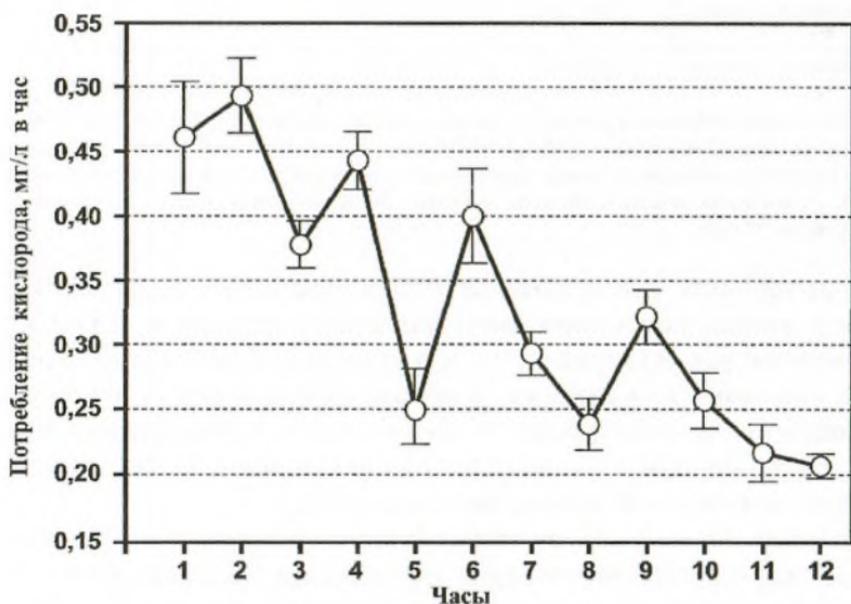


Рис. 39. Динамика средних показателей интенсивности потребления кислорода в аквариумах с червями за время проведения 12-часовых измерений (по: Воробьев и др., 2009)

Искусственная аэрация в условиях модельного эксперимента продемонстрировала положительное влияние повышенных концентраций кислорода на скорость деструкции нефти в илах, заселенных *L. hoffmeisteri* (табл. 32). Наименьшее снижение нефти по окончании эксперимента наблюдалось в аквариумах, где черви не культивировались и не проводилась аэрация. Следует отметить низкую очищающую способность в аквариумах без червей, где аэрация проводилась и где снижение содержания нефти в иле достоверно не отличалось от контроля.

Таблица 32

Интенсивность деструкции нефти в донных отложениях экспериментальных аквариумов в зависимости от содержания кислорода и присутствия *L. hoffmeisteri*

Варианты эксперимента	Содержание O ₂ в воде, мг/дм ²	Содержание нефти, г/кг сухого ила в конце эксперимента	Снижение содержания нефти в иле в конце эксперимента, % от исходного	Число повторностей, n
Без червей и без аэрации (контроль)	4,75±0,01	14,20±0,20	2,6	2
Без червей с аэрацией	7,31±0,05	13,95±0,65	4,3	2
С червями, без аэрации	3,06±0,02	12,90±0,30	11,5	2
С червями и аэрацией	7,08±0,03	10,05±0,05	69,0	2

Примечание. Исходное содержание нефти в иле аквариумов 14,58 г/кг сухого веса. Продолжительность эксперимента 90 дней, аэрация проводилась круглосуточно, концентрация кислорода измерена в конце эксперимента, температура воды изменялась от 21 до 23 °С. Кормление червей проводили в начале эксперимента и далее – раз в месяц (по: Воробьев, 2011б).

В аквариумах, где культивировались лимнодрилусы, снижение нефти в донных отложениях было выражено отчетливо и оказалось достоверным как без аэрации, так и в условиях повышенного содержания кислорода при аэрации. Наиболее оптимальные условия для прохождения очистных процессов были созданы в аквариумах с червями, где проводилась круглосуточная аэрация воды. К концу эксперимента снижение нефти в них составило 69%.

Наличие в воде достаточного количества кислорода и биотурбация, наряду с оптимальными температурными условиями, являются основными факторами, ускоряющими очистные процессы от нефти, проходящие в донных отложениях. Достаточно сложно разделить вклад в эти процессы углеводородоксилирующих микроорганизмов

и собственно червей. В целом, оценивая роль жизнедеятельности червей-лимнодрилусов в очистных процессах, проходящих в илистых нефтезагрязненных отложениях, можно констатировать, что при содержании растворенного кислорода на уровне 7 мг/л черви в 7 раз увеличивают скорость снижения нефти в загрязненных отложениях.

Важным аспектом познания процессов деструкции нефти является изучение трансформации червями загрязненного нефтью ила. В эксперименте, выполненном нами в течение 10 сут с использованием стерилизованного ила, показано, что ил, прошедший через кишечник червей, имел в среднем на 22,4–25,0 % более низкое содержание нефти по сравнению с исходным (рис. 40). Хотя различия средних показателей нефти оказались недостоверными ($p > 0,05$ при $n=5$), высоковероятно, что снижение концентрации нефти в фекалиях связано с ферментативными и бактериальными процессами, проходящими в кишечниках червей. Аналогичное предположение сделано другими авторами (Георга-Копулос и Алемов, 1990) при исследовании питания нереисов (полихеты) донными осадками, загрязненными нефтяными смолами.

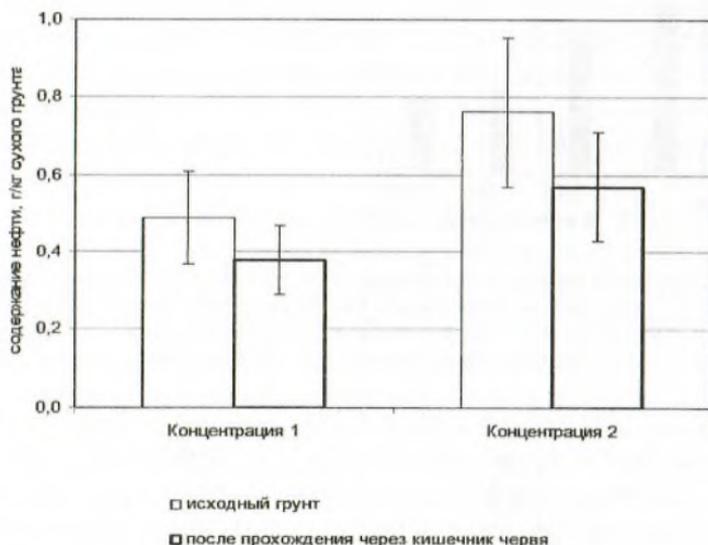


Рис. 40. Концентрация нефти в иле до (1) и после (2) прохождения через кишечник *L. hoffmeisteri*:

A – концентрация нефти в исходном грунте – 0,49±0,12г/кг, после прохождения через кишечник червей – 0,38±0,09 г/кг; *б* – концентрация нефти в исходном грунте – 0,76±0,19 г/кг; после прохождения через кишечник червей – 0,57±0,14 г/кг

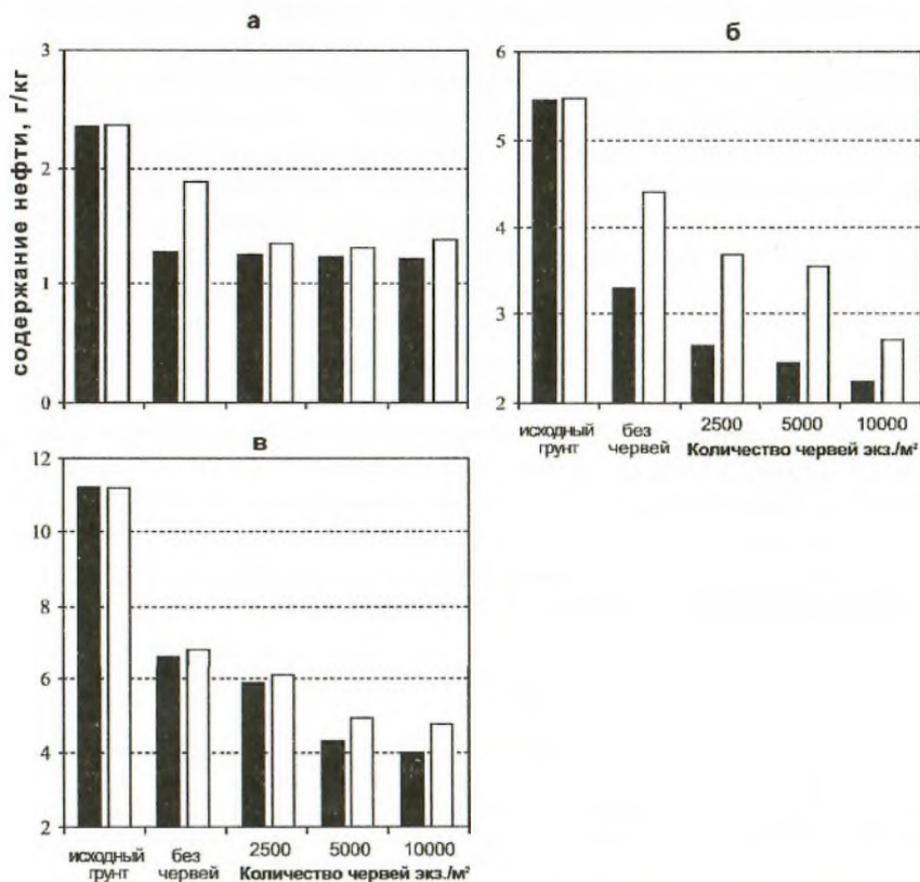


Рис. 41. Содержание нефти (г/кг воздушно-сухого ила) в экспериментальных емкостях через 6 мес после начала эксперимента. Концентрации нефти в исходном грунте: 2,35 г/кг (а), 5,45 г/кг (б), 11,19 г/кг (в). Вариант эксперимента при температуре 21–22 °С обозначен черным, а при 5 °С – белым цветом

Скорость деструкции нефти в донных отложениях возрастает при повышении численности червей. По сравнению с исходным грунтом содержание нефти через 6 мес снижалось во всех экспериментальных емкостях, изолированных от проникновения света (рис. 41). В отсутствие червей показатели нефти падали в $1,73 \pm 0,03$ раза при температуре 21–22 °С и в $1,37 \pm 0,12$ раза при температуре 5 °С. Присутствие червей во всех вариантах опыта ускоряло деструкцию нефти. Максимальное снижение ее содержания наблюдалось в варианте опыта с наибольшей концентрацией в илах (11,19 г/кг). При температуре воды 21–22 °С и плотности червей 5000 экз./м² концен-

трация нефти снизилась в 2,6 раза, а при плотности червей 10000 экз./м² – в 2,8 раза. В условиях низких температур (5 °С) аналогичные показатели были несколько ниже и составили 2,3 раза при плотности червей 5000 экз./м² и 2,4 раза при плотности червей 10000 экз./м². Различия между всеми сравниваемыми выборками оказались достоверными ($p < 0,05$).

Положительное влияние плотности посадки червей на очистку илов от нефти во многом связано с усилением биотурбации донных отложений червями при увеличении их численности. Проникая в погребенные слои донных отложений и пропуская через кишечник грунт из более глубоких слоев, черви рыхлят его, перемещая на поверхность и делая доступным для УОБ и биохимического окисления. В целом бентосные организмы, прокачивая придонную воду через норы, повышают пористость и потребление кислорода донными отложениями (Мартынова, 1985). Однако олигохеты являются одной из немногих групп зообентоса, способных осуществлять биотурбацию донных отложений в условиях достаточно сильного нефтяного загрязнения. Именно биотурбация обуславливает трансформацию различных соединений и их активное перемешивание.

Судя по отношению «контроль / опыт», в варианте с температурой воды 5 °С процессы очищения проходили на 4–10 % активнее, чем при температуре 21–22 °С, что, на наш взгляд, связано с большей инвазией кислорода из атмосферы при низких температурах воды. Равновесная концентрация кислорода в воде при температуре 5,0 °С составляет 12,79 мг/л, а при 21,5 °С – 8,75 мг/л (Муравьев, 2004). Содержание кислорода в экспериментальных емкостях было ниже расчетного ввиду его потребления биоценозом аквариумов (микроорганизмы и черви). Реально содержание кислорода в емкостях с температурой воды 21–22 °С не превышало 3 мг/л, что затормаживало процессы микробной деструкции нефти и снижало пищевую активность червей. При низких же температурах воды содержание кислорода не лимитировало протекание биологических процессов, которые по своей интенсивности оказались сопоставимыми с таковыми при высоких температурах, но пониженном содержании кислорода.

Температура и содержание кислорода являются одними из основных абиотических факторов, влияющих на активность углерододокисляющих бактерий (Перетрухина и др., 2006; Израэль и Цыбань, 1989). Судя по результатам наших исследований, кислород оказывает профилирующее влияние на процессы биологической де-

струкции нефти в донных отложениях. Его недостаток даже при высоких температурах воды существенно снижает скорость разложения нефти. С практической точки зрения представляется важным определение оптимального сочетания температуры и растворенного кислорода, при котором достигается максимальный эффект биологической очистки с использованием тех или иных групп организмов.

Относительно высокие темпы очистных процессов, проходящих в илах при низких температурах воды, расширяют перспективы использования технологии очистки донных отложений от нефти с использованием червей-тубифицид в зимний период. Для эффективной реализации очистных мероприятий зимой требуется поддержание растворенного в воде кислорода на уровне 5–6 мг/л.

Олигохеты, являясь широко распространенной эврибионтной группой водных организмов, активно участвуют в процессах трансформации вещества и энергии и играют большую роль в процессах биологического самоочищения загрязненных водоемов. При использовании червей семейства Tubificidae в очистке донных отложений от нефти нет необходимости в регулировании температурного режима, так как тубифициды являются обычными обитателями водоемов, в том числе в регионах с умеренным и бореальным климатом. Для создания благоприятных условий жизнедеятельности червей необходимо поддерживать содержание растворенного кислорода в придонных слоях воды не менее 5 мг/л. Черви семейства Tubificidae могут успешно применяться на этапе биологической очистки донных отложений, загрязненных нефтью.

Глава 7

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УСЫ

До начала освоения полезных ископаемых региона, примерно до 30-х годов прошлого века, рыболовство было практически единственным антропогенным фактором, влиявшим на усинскую ихтиофауну. С началом разработки на водосборе верхнего и среднего течения р. Усы Воркутинского и Интинского угольных бассейнов, а затем добычи золота и нефти в нижней части речного бассейна происходит все возрастающее загрязнение поверхностных вод промышленными и бытовыми стоками. В течение последних полутора десятков лет трансформирующее влияние на водные экосистемы нижнего течения р. Усы оказывает нефтяное загрязнение.

7.1. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНДИКАЦИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ РЫБ В Р. КОЛВЕ И НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ Р. УСЫ

Система контроля над состоянием окружающей среды основана на определении концентрации различных веществ и сопоставлении их с установленными предельно допустимыми концентрациями (ПДК). Рядом исследователей такой подход к контролю окружающей среды считается недостаточным (Фальковская и др., 1982; Балущкина, 2001 и др.). В частности, существующее ПДК на НП (0,05 мг/л), скорее всего, чрезмерно мягко, несмотря на кажущуюся устойчивость взрослых рыб к воздействию таких концентраций (Лужкин и др., 2000). В действительности специфика и степень действия загрязнителей, в частности нефтепродуктов, определяются как спецификой и количеством присутствующих в них ингредиентов, так и гидрологическими, гидрохимическими и биологическими особенностями водоемов (Лукьяненко, 1967).

Концентрацию отдельно взятых загрязняющих веществ можно определить физическими и химическими методами, выявить резуль-

тат интегрального воздействия токсикантов на состояние гидробионтов, гидробиоценозы и водные экосистемы в целом возможно прежде всего методами биоиндикации и биотестирования (Андрушайтис и др., 1981; Козырева и др., 1990; Руководство по гидробиологическому..., 1992; Баканов, 2000; Попов, 2002 и др.). Таким образом, система биологической индикации становится инструментом, использование которого позволяет дать объективную оценку влияния загрязнения на водные экосистемы.

7.1.1. Гидробиологическая характеристика водоемов

Для оценки современного состояния водных сообществ важно иметь представление о качественных и количественных показателях планктона и бентоса до начала антропогенного загрязнения поверхностных вод. Как отмечает Э.И. Попова (1959а, б, 1962), р. Колва чрезвычайно бедна планктоном. В летнюю межень 1955 г. в русле реки у с. Костюк, расположенного выше впадения р. Хатаяхи, планктонные организмы не были обнаружены вовсе. Численность зоопланктона в русловой части реки от впадения р. Хатаяхи до устья изменялась от 0 до 900 экз./м³ и в среднем на 14 обследованных участках русла составила 175±70 экз./м³ (Попова, 1962, из табл. 4). Высокая численность планктона (14000 экз./м³) отмечена лишь в курье у с. Колвы. Исключительно высокая численность зоопланктона, достигавшая 444 тыс. организмов на 1 м³ в центральной части и почти до 2 млн экз. на 1 м³ у берегов, была отмечена в 1955 г. в оз. Клещевом, которое расположено на левобережной надпойменной террасе ниже р. Хатаяхи и соединяется с р. Колвой протокой.

Количественные показатели зообентоса варьировали на различных участках русла реки и в придаточных водоемах (табл. 33). Минимальными количественными показателями характеризуются сообщества беспозвоночных на стрежневых участках русла р. Колвы. В прибрежье численность и биомасса зообентоса возрастают более чем в два раза. В курьях и озерах, где развиты заросли макрофитов, количественные показатели зообентоса могут увеличиваться на порядок.

Слабое развитие планктона и зообентоса в русловой части р. Колвы в первую очередь связано с низкой минерализацией воды, повсеместным распространением подвижных песчаных и песчано-гравийных грунтов и чрезвычайной бедностью высшей водной растительности.

Таблица 33

Численность и биомасса зообентоса р. Колвы в 1955 г.
(по: Попова, 1962, из табл. 5-8)

Участок русла, придаточный водоем	Кол-во проб	Численность, экз./м ²		Биомасса, г/м ²	
		M±m	lim	M±m	lim
Р. Колва, стрежень	8	3156±1125	519-8137	0,98±0,44	0,07-3,8
Р. Колва, у берега	9	7341±2770	1277-25798	2,31±0,99	0,14-9,01
Р. Колва, все участки русла	17	5372±1601	519-25798	1,69±0,57	0,07-9,01
Курья выше с. Колвы	1	50318	—	5,8	—
Оз. Клещевое	1	16064	—	28,36	—

Примечание. Обследован отрезок р. Колвы от устья до с. Коспок.

Зоопланктон был представлен 28 видами и формами ракообразных (Cladocera, Copepoda) и коловраток (Rotatoria), доля которых по численности составляла 81,3; 8,3 и 10,4 % соответственно.

Таблица 34

Значение различных групп беспозвоночных в зообентосе р. Колвы в 1955 г.
(в % по численности; по: Попова, 1962)

Систематические группы	Русло р. Колвы		Курья выше с. Колвы	Оз. Клещевое
	стрежень	прибрежье		
Nematoda	23,80	9,27	2,27	0,72
Oligochaeta	9,33	3,65	13,73	4,22
Mollusca	1,44	2,26	0,25	8,16
Cladocera	0,24	6,90	49,37	16,77
Copepoda	0,12	2,27	1,51	6,28
Ostracoda	12,55	4,63	9,82	5,02
Hydracarina	0,24	0,43	0,38	0,09
Plecoptera	0,12	0,51	—	—
Ephemeroptera	0,24	5,74	—	—
Coleoptera	0,12	0,02	0,13	—
Trichoptera	0,12	0,55	—	—
Chironomidae	47,73	56,03	20,27	55,60
Diptera n/det	3,95	7,74	2,27	2,87
Hirudinea	—	—	—	0,27

Примечание. Включены пробы, взятые скребком, драгой, шупом и дночерпателем. Прочерк обозначает отсутствие данных.

В донных сообществах на всех станциях по численности доминировали личинки хирономид и бентические ракообразные (табл. 34). На стрежневых участках русла почти четверть численности донного

населения составляли нематоды, доля которых последовательно снижалась на станциях стрежень – побережье – курья – озеро от 23,8 до 0,72 %. Наоборот, доля хирономид, ракообразных и моллюсков возрастала на участках русла с замедленным течением и в придаточных водоемах.

НУВ и сопутствующие загрязнители оказывают влияние на состав, количество и распределение гидробионтов. Изменения в структуре сообществ донных и планктонных организмов можно рассматривать как один из интегральных показателей состояния водной среды.

Влияние нефтяного загрязнения на зоопланктон магистрального русла р. Колвы на первых порах оказалось стимулирующим. За период с 1995 по 1998 г. в зоопланктоне р. Колвы было выявлено 58 видов и форм коловраток, 22 вида ветвистоусых (*Cladocera*) и 22 вида веслоногих (*Copepoda*) раков, что в совокупности в 3,5 раза превышает соответствующие показатели для 1955 г. в основном за счет коловраток (Лоскутова, Фефилова, 2004). Видовое разнообразие зоопланктона в 1995 г. (32 вида) было сопоставимо с таковым в 1955 г. (28 видов и форм). К 1998 г. число зарегистрированных видов в зоопланктоне р. Колвы возросло до 48 (данные сняты из рис. 2 по: Лоскутова, Фефилова, 2004). Увеличение числа видов происходило на фоне высокой межгодовой изменчивости видового состава сообществ. С одной стороны, в зоопланктоне ежегодно регистрировалось примерно 20 новых видов, не выявленных в предшествующие годы. С другой стороны, ежегодно из состава зоопланктона выпадало от 50 до 80 % видов, впервые зарегистрированных в предшествовавший год исследований. Анализ опубликованных материалов свидетельствует о протекании в сообществе зоопланктона р. Колвы выраженного сукцессионного процесса, начавшегося после аварии на нефтепроводе «Возей – Головные сооружения» в 1994 г.

Количественные показатели зоопланктона в 1995 г., также как и число видов, были сопоставимы с 1955 г. Однако с 1996 по 1998, а возможно, и последующие годы, происходит сукцессионная вспышка численности зоопланктона. Его количественные показатели составили «...в 1996 г. в среднем 820 экз./м³ и 3,00 мг/м³, в 1997 г. – 3575 экз./м³ и 78,42 мг/м³, в 1988 г. – 7180 экз./м³ и 37,47 мг/м³» (Лоскутова, Фефилова, 2004, с. 151). Как видим, количественные показатели зоопланктона в русле р. Колвы увеличились по сравнению с 1955 г. в десятки раз.

Зарегулирование стока загрязненных притоков р. Колвы при строительстве гидрозатворов создало дополнительные условия для развития зоопланктона в целом ряде ручьев, где в период с 1994 по 1998 г. возрастают видовое разнообразие, численность и биомасса планктонных беспозвоночных. Однако при повышении концентрации взвешенных веществ в результате строительных мероприятий наблюдалось угнетение зоопланктона, особенно ветвистоусых раков-фильтраторов. Так, в руч. Воргаэль и Безымянный-3, особенно на участках ниже гидрозатворов, наблюдалось снижение видового разнообразия и количественного развития кладоцер и дафний (Шубин и др., 2000; Фефилова и др., 2002).

Количественные показатели зообентоса в русле р. Колвы выше влияния аварийного разлива нефти составили в 1995 г. 1000–1100 экз./м² и 0,2–0,5 г/м² (Лоскутова, Фефилова, 2004), что в 4–5 раз ниже соответствующих показателей в 1955 г. Низкие показатели зообентоса на территории Усинского нефтяного месторождения объясняются хроническим загрязнением поверхностных вод. В отличие от зоопланктона, по данным тех же авторов, количественные показатели зообентоса в р. Колве (число систематических групп, численность и биомасса), снижались после аварии на второй (1996) и третий (1997) годы и возросли до уровня 1995 г. лишь в 1998 г. Наибольшее снижение количественных показателей зообентоса наблюдалось в р. Колве ниже впадения загрязненных ручьев и в р. Усе ниже впадения р. Колвы.

Мониторинг бентосных сообществ руч. Воргаэль, Пальник-Шор и Безымянный-3 выявил воздействие на них хронического нефтяного загрязнения (Лоскутова, 2008). В донных биоценозах ручьев доминируют хирономиды и олигохеты. Крайне слабо представлены личинки поденок, веснянок, ручейников, чувствительных к загрязнению. Произошло снижение кормовой базы рыб.

Результаты гидробиологических исследований в бассейне р. Колвы в значительной степени совпадают с результатами исследований для бассейна р. Васюган, левого притока р. Оби, которые также показали разнонаправленные воздействия нефтяного загрязнения на водогики (Рузанова, 1995; Рузанова, Воробьев, 1999). С одной стороны, отмечено нетоксическое воздействие органики нефти и биогенов, вызывающее увеличение количественных показателей бентоса. При таком воздействии формируются не свойственные рекам данной зоны донные сообщества с высокими продуктивными

свойствами, обусловленными поступлением в реки биогенных веществ антропогенного происхождения, источником которых являются легкие фракции нефтепродуктов, включающиеся в трофические цепи. С другой стороны, токсичные компоненты нефти, угнетающе действуют на сообщества донных организмов, тем самым снижая продуктивность и разнообразие населения донных ценозов. В результате из их состава выпадают типичные представители речных ценозов, более требовательные к чистоте воды (поденки, ручейники, веснянки и др.). При этом для некоторых водотоков проявляется общая тенденция к усилению токсического влияния нефтяного загрязнения от верхних участков к устью. Авторы считают, что данный эффект обусловлен тем, что в период высоких весенних паводков происходит вынос из верхних участков рек донных отложений, загрязненных тяжелыми фракциями НУВ, и основная их часть выносится из более загрязненных малых водотоков к устью реки (Попков и др., 1999).

Исследование макрозообентоса в ряде водоемов нижнего и среднего течения р. Колвы, проведенное нами в период летней межени 2008 г. (рис. 42), позволяет дать биоиндикационную оценку состояния поверхностных вод в районе разработки нефтяных месторождений (табл. 35 и прил., табл. 9).

Река Колва. Донные отложения ниже четвертого моста на месте отбора пробы № 1 (см. рис. 32) были представлены крупным песком с примесью мелкой гальки. В понижениях на поверхности грунта присутствовал тонкий налет ила. По численности преобладали личинки хирономид, мошек и нематоды, реже встречались веснянки. Существенных различий по численности и биомассе различных групп организмов между исследованными участками не выявлено. В районе третьего моста (участок № 2) донные грунты были представлены незаиленными или слабозаиленными песками с небольшой примесью мелких камней. Наибольшую численность в пробах имели личинки хирономид. Численность личинок мошек и нематод по сравнению с пробами из участков у четвертого моста была существенно ниже.

Во всех пробах, взятых в р. Колве, по биомассе доминировали двустворчатые моллюски – 70–80%. Общая биомасса бентоса была выше в районе третьего моста в основном за счет двустворчатых моллюсков. По классу трофности донные ценозы на всех участках р. Колвы следует отнести к очень низкопродуктивным (α -олиготрофный тип). На основании комплекса биоиндикационных показателей

Биоиндикационные показатели водных объектов по зообентосу в зоне Возейского и Верхневозейского нефтяных месторождений, 2008 г.

№ п/п	Водный объект, участок отбора пробы	Индексы		Классы	
		Шеннона	Вирджинского университета	качества	трофности
1	Р. Колва, 1,5 км ниже моста №4	2,7	12	III-IV	Очень низкий
2	Р. Колва, 2 км ниже моста №3	2,2	12	III-IV	Очень низкий
3	Р. Хатаяха, 1 км от устья	1,5	10	IV	Очень низкий
4	Руч. Пальник-Шор, 0,2 км от устья	0,5	2	V-VI	Очень низкий
5	Руч. Пальник-Шор, 0,5 км от истока	–	–	–	Очень низкий
6	Руч. Туруньель, 0,2 км от устья	1,1	15	IV	Очень низкий
7	Руч. Бадью, 0,1 км ниже моста	0,7	2	V-VI	Очень низкий
8	Оз. Окуновое, 20 м от берега	1,8	10	IV	Умеренный
9	Оз. Щучье-1, 20 м от берега	1,4	11	IV	Низкий
10	Оз. Щучье-2, 20 м от берега	1,6	9	IV-V	Низкий
11	Оз. Щучье-3, 20 м от берега	0,5	5	V-VI	Умеренный
12	Оз. Щучье-4, 20 м от берега	2,2	10	III-IV	Низкий
13	Руч. Воргаель, 1 км выше устья	1,6	15	IV	Умеренный
14	Оз. Евсяты, 20 м от берега	2,6	13	III-IV	Очень низкий
15	Руч. Евсятывис, 1 км от истока	3,2	16	II-III	Очень низкий
16	Руч. Евсятывис, 6 км от устья	1,3	5	IV-VI	Очень низкий
17	Руч. Безымянный-6, 0,3 км от устья	–	–	VI	Очень низкий
18	Руч. Шомесьель, 0,2 км от устья	1,6	11	IV	Очень низкий
19	Руч. Парашашор, 0,4 км от устья	1,3	10	IV	Очень низкий

Примечание. Классы качества соответствуют уровням загрязненности: II – чистый; III – умеренно загрязненный; IV – загрязненный; V – грязный; VI – очень грязный. Прочерк обозначает отсутствие данных.

Река Хатаяха. Грунты на участке № 3, расположенном в километре от устья, представлены заиленными песками с отложениями крупного детрита на участках с замедленным течением; на поверхности грунта местами встречается бурый налет водорослей. Водная растительность развита слабо. В глубоких местах большое количество заиленных растительных остатков и коряг. Биомассу бентоса определили хирономиды (50%), личинки двукрылых насекомых (30%) и двустворчатые моллюски (20%). По численности доминировали хирономиды (57%) и ракообразные *Cladocera* и *Copepoda* (30%). По показателю общей биомассы бентоса исследованный участок реки относится к очень низкопродуктивному (α -олиготрофный тип). Донные отложения реки следует отнести к IV классу – загрязненные.

Руч. Пальник-Шор. Донные грунты на участке № 5 в верховьях ручья были представлены сильнозаиленным песком, покрытым 30-сантиметровым слоем мелкого детрита. Русло в верховьях сильно загромождено обломками веток и перегнивающей листвой ив. На этом участке обнаружены только личинки хирономид. Поскольку абиотические условия в верховьях ручья существенно отличаются от таковых на участках, расположенных в среднем и нижнем течении, сравнительный анализ и биоиндикационная оценка состояния сообществ гидробионтов по данной пробе не проводились. По шкале трофности участок следует отнести к очень низкопродуктивным (α -олиго-трофный тип).

В приустьевом участке ручья (участок № 4) донные отложения были представлены заиленным песком, при взмучивании которого на поверхность всплывала радужная пленка нефтепродуктов. На участке наблюдалось низкое разнообразие систематических групп макрозообентоса – в пробе обнаружены только хирономиды и олигохеты. По численности и биомассе доминировали олигохеты (77%). Донные отложения ручья в приустьевом участке на основании биоиндикационных показателей сильно загрязнены (V–VI классы – промежуточные между грязными и очень грязными). По шкале трофности сообщества донных беспозвоночных относятся к очень низкопродуктивным (α -олиготрофный тип).

Руч. Туруньель. Донные отложения на участке №6 были в большей степени представлены заиленным песком и мелкой галькой. В пробе отмечено относительно высокое разнообразие групп бентосных организмов. По численности (62%) и биомассе (70%) преобладали личинки хирономид. Единично (1–2% от общей чис-

ленности) встречены личинки веснянок, поденок и ручейников. Отмечено незначительное по биомассе (< 1%) присутствие нематод и ракообразных (*Cladocera* и *Copepoda*). Биоиндикационная оценка состояния сообществ гидробионтов показала, что донные отложения ручья загрязнены в меньшей степени (IV класс – загрязненные), чем в руч. Пальник-Шор. По показателю трофности донные сообщества ручья относятся к очень низкопродуктивным (α -олиготрофный тип).

Река Бадью. Участок отбора пробы № 7 расположен в 200 м ниже моста и перехода межпромыслового нефтепровода. На выше-расположенном участке в районе моста грунт водотока полностью антропогенный – составлен из камней, щебня и крупных валунов. Сразу за ним на достаточно продолжительное расстояние тянется глубокий участок русла с сильнозаиленным песчаным дном, в значительной степени покрытым крупным детритом, отмершими листьями и ветками. При взмучивании грунта на поверхности воды появлялась радужная нефтяная пленка. В пробе отмечены низкие показатели общей биомассы ($0,013 \text{ г/м}^2$) и численности ($41,67 \text{ экз./м}^2$). Обнаружены только две группы организмов – олигохеты (80% от общей численности) и хирономиды (20%). Возможно, низкие гидробиологические показатели могут быть обусловлены особенностями биотопа (сильнозаиленный песок), однако высокая доля олигохет в пробе указывает на значительный уровень загрязнения донных отложений на исследованном участке. Состояние отложений оценено V–VI классами качества (грязные – очень грязные).

Руч. Воргаёль. На участке №13 донные отложения неоднородны, имеются частично заросшие мхом каменистые перекаты, песчаные мелкие плесы. Проба отобрана в 2 м ниже каменистого переката на песчано-галечном грунте. Здесь наблюдалось относительно высокое разнообразие экологических групп макрозообентоса, среди которых по численности доминировали хирономиды (50%). Наиболее малочисленно (< 5% для каждой группы) представлены олигохеты, личинки хелеид, ручейников и веснянок. Следует отметить высокую численность (16%) и биомассу (68%) личинок двукрылых насекомых (мошек, *Tipulidae* и *Tabanidae*). Оценка состояния водотока на основании биоиндикационных показателей показала, что донные отложения ручья относятся к загрязненным (IV класс качества). По классу трофности водоток следует отнести к умеренно продуктивному (α -мезотрофный).

Руч. Евсятывис. Русло в верховьях ручья (участок № 15) песчаное, частично заиленное, заросшее мхом и водяной осокой, много крупных коряг. Численность организмов на этом участке была достаточно высока (900 экз./м²), наибольшую численность имели веслоногие ракообразные (72%) и хирономиды (16%). При низкой численности (менее 5%) по биомассе доминировали брюхоногие моллюски (59%) и личинки ручейников (28%).

На участке №16 в нижнем течении ручья дно водотока каменистое, с глубокими заиленными ямами, много отмерших растительных остатков. Отмели и прибрежная растительность покрыты пятнами нефти. При взмучивании грунта на поверхности воды наблюдалась радужная нефтяная пленка. По сравнению с верховьями численность и биомасса организмов на этом участке была значительно ниже. В пробе отсутствовали моллюски и личинки ручейников, веснянок, поденок, численность же хелеид и олигохет была выше.

Донные ценозы ручья по шкале трофности в целом следует отнести к очень низкопродуктивным (α -олиготрофный тип). На основании биоиндикационных показателей верховья ручья относятся к относительно чистым водоемам (II–III классы качества; чистые – умеренно загрязненные), а нижнее течение – к загрязненным (IV–V классы; загрязненные – грязные). Таким образом, по результатам сравнительного анализа гидробиологических проб, а также визуального обследования берегов и русла ручья видно, что в зоне влияния промышленных объектов Возейского месторождения на водоток оказывается существенное отрицательное воздействие.

Руч. Безымянный-6. Верховья водотока расположены в районе площадки ДНС-8 (Верхневозейское месторождение). Начиная от края площадки ДНС-8 в направлении стока ручья, почва сильно нарушена после уборки крупного нефтеразлива площадью около 30 га. По краям участка прорыты глубокие траншеи, с помощью которых осуществляется дренаж дождевых и грунтовых вод из загрязненного участка. По траншеям вода, на поверхности которой видна радужная пленка, стекает в ручей. Донные отложения в месте отбора пробы (участок № 17 в 0,3 км от устья) представлены песком и глиной. На поверхности воды наблюдалась нефтяная радужная пленка. В пробе бентосных организмов не обнаружено. Состояние отложений оценено VI классом качества (очень грязные).

Руч. Шомесьель. Русло водотока выложено глиной и каменисто-галечным грунтом. Разнообразие бентосных групп на участке № 18 невысокое. Встречено 6 групп макрозообентоса: личинки мошек, хирономид, ручейников, хелеид, веснянок и нематоды. Большую часть бентоса как по численности, так и по биомассе составляли личинки хирономид – 68 и 64% соответственно. Трофность донных ценозов характеризуется как очень низкая, α -олиготрофного типа. Биоиндикационные показатели характеризуют данный водоем как загрязненный (IV класс качества).

Руч. Парашашор. Проба № 19 отобрана в 400 м выше участка разрушенного мостового перехода. Донные отложения песчано-галечные, встречаются крупные камни. В ямах и понижениях дна много фрагментов растительных остатков. Встречено 7 групп макрозообентоса. Как по численности (90%), так и по биомассе (95%) явным доминантом в сообществе были личинки хирономид. Трофность донных ценозов ручья характеризуется как очень низкая, α -олиготрофного типа. Состояние отложений оценено IV классом качества (загрязненные).

В озерах на каждом участке в 20 м от противоположных берегов водоема брались две пробы бентоса, которые при камеральной обработке материала объединялись.

Группа озер Щучьих представляет собой систему четырех термокарстовых слабопроточных озер, из которой вытекает руч. Воргаёль (см. рис. 4). В результате аварийных разливов нефти вода и донные отложения озер в различной степени загрязнены нефтепродуктами. Донные отложения озер 1, 2 и 4 (участки № 9, 10, и 12 соответственно) были представлены в большей степени илами и заиленным детритом с участками обильного развития мха. На оз. Щучьем-3 (участок № 11) были встречены сильнозаиленные, насыщенные нефтью песчаные отложения, на поверхности воды наблюдалась радужная пленка нефти.

Численность и биомасса донных организмов на оз. Щучье-1 и Щучье-2 достигала 500 экз./м² и 1,7 г/м² соответственно. По численности доминировали брюхоногие моллюски (50%) и остракоды (35%). Основу биомассы составляли брюхоногие моллюски (48%) и личинки стрекоз рода *Platycnemis* (31%).

На оз. Щучье-3 пробы макрозообентоса отличались меньшей численностью организмов, составившей 225 экз./м². По сравнению с другими участками биомасса зообентоса была почти в два раза выше –

2,9 г/м², что связано с присутствием относительно более крупных брюхоногих моллюсков с низкой численностью (16,67 экз./м² при 2,63 г/м²). По численности доминировали олигохеты (93 %).

Разнообразие бентосных групп в оз. Щучье-4 было самым высоким. Встречены следующие группы макрозообентоса: олигохеты, личинки хирономид, брюхоногие моллюски, пиявки, личинки стрекоз (*Platycne-mis*), остракоды, единично нематоды. Наибольшей была численность хирономид (29%) и моллюсков (32%). По биомассе доминировали пиявки (71%).

Трофность донных ценозов наиболее высока в оз. Щучьем-3 и характеризуется как умеренная, α -мезотрофного типа. В остальных озерах трофность низкая – β -олиготрофного типа.

Биоиндикационные показатели характеризуют оз. Щучье-3 как очень грязное (V–VI классы качества), озера Щучье-1 и Щучье-2 – как загрязненные (IV и IV–V классы качества), оз. Щучье-4 – как умеренно загрязненное (III–IV классы качества).

Оз. Окунёвое. Для озера (участок № 8) характерны детритные отложения с различной степенью заиления. Обнаружены следующие группы макрозообентоса: брюхоногие моллюски, пиявки, олигохеты, личинки хирономид, ветвистоусые раки. По численности в сообществе доминировали моллюски (92%), по биомассе – пиявки (85%). По количественным показателям бентоса данное озеро можно оценить как умеренно продуктивное (α -мезотрофный тип). По комплексу биоиндикационных показателей озеро оценено IV классом чистоты отложений – загрязненное.

Оз. Евсяты. На участке отбора проб (участок № 14) грунт глинистый сильнозаиленный с небольшим количеством детрита. Выявлено 6 групп макрозообентоса: брюхоногие и двустворчатые моллюски, пиявки, олигохеты, личинки хирономид, ветвистоусые раки. По численности в сравнительно равной степени доминировали брюхоногие моллюски (32%) и олигохеты (38%). Наибольшую численность (62%) и биомассу (0,67 г/м²) имели пиявки. Трофность донных ценозов озера характеризуется как очень низкая, α -олиготрофного типа. По биоиндикационным показателям данный водоем относится к умеренно загрязненному (III класс качества). Среди всех отобранных проб на этом участке отмечены наибольшее количество и биомасса усоногих раков. Донные биоценозы водоёма по шкале трофности следует отнести к средне-

продуктивным (β -мезотрофный тип). На основании биоиндикационных показателей водоем загрязнен (III–IV классы качества).

Таким образом, по комплексу биоиндикационных показателей большинство обследованных водотоков (рр. Колва и Хатаяха, ручьи Евсятывис, Туруньель, Воргаэль и Шомесьель) являются умеренно загрязненными и загрязненными. К грязным и очень грязным относятся ручьи Бадью, Безымянный-6 и Пальник-Шор.

Из озерных водоемов к умеренно загрязненным относятся озера Евсаты и Щучье-4, к загрязненным – озера Окунёвое, Щучье-1 и Щучье-2, к очень грязным – оз. Щучье-3.

Следует отметить, что в ручьях, приуроченных к аварийной зоне, зарегистрированы единичные особи ракообразных с аномальным морфологическим строением (Шубин и др., 2000). Высокая мутагенность, тератогенность и генотоксичность нефтезагрязненных почв Усинского нефтяного месторождения для растений показана в эксперименте на примере традесканции (Анискина и др., 2004). Нами отмечены морфологические отклонения у рыб, обитающих в водоемах, расположенных в зоне нефтяного загрязнения.

7.1.2. Морфологические изменения у рыб

Попадая в водоем, НУВ влияют на все этапы жизненного цикла рыб: от оплодотворенной икры до половозрелых форм. Помимо непосредственного токсического действия на рыб, они загрязняют донные участки и нерестилища, затрудняют, а подчас делают невозможными миграции рыб, вызывают массовые заболевания, ослабляя общую устойчивость организма, снижают товарные качества рыбы. Кроме того, различные химические загрязнители, включая компоненты буровых растворов, поверхностно-активные вещества, детергенты и дисперсанты, влияют на выработку сигнальных веществ, синтезируемых в организме и выделяемых с целью передачи информации другим организмам того же вида, неблагоприятно влияют на хемосенсорное поведение многих организмов, включая бактерий, беспозвоночных и позвоночных. У рыб и ракообразных могут нарушаться половое поведение, ориентировочные и пищевые реакции (Petroleum..., 1975; Лукьяненко, 1987).

Сопоставляя степень токсичности различных классов химических соединений, некоторые авторы выражают ее «индексом токсичности», используя фенол в качестве химического эталона ток-

сичности (Камшилов, Флеров, 1979). Считается, что уровень токсикорезистентности у систематически близких видов рыб сходен. Принимая во внимание уровень чувствительности к фенолу, изученные систематические группы рыб можно условно разбить на два класса: высокочувствительные (лососевидные (радужная форель), плотва и ерш) и низкочувствительные виды (лещ, налим, синец и карась). Щука и окунь по своей чувствительности занимают промежуточное положение (Лукияненко, 1987). Наибольшее воздействие углеводороды (особенно ПАУ) оказывают на рыб-бентофагов и хищников (Решетников и др., 1982). При различной у разных видов рыб степени фенотипической адаптации в природной среде имеет место фазовый характер ее проявления, когда период относительно высокой устойчивости к токсикантам сменяется ее резким снижением и гибелью рыб (Лукияненко, 1983).

Таблица 36

Величина средней частоты асимметричного проявления на признак ($M_{\text{ЧАП}}$) у ранушки бассейна р. Усы

№ пробы	Год взятия пробы	Место взятия пробы	Экологическая форма	Кол. экз.	Возраст	Генерация	$M_{\text{ЧАП}}$
1	1997	р. Уса, пос. Парма	Туводная	22	2+	1994	0,39±0,06
2	1997	р. Уса, пос. Парма	Туводная	19	1+	1995	0,35±0,04
3	2000	р. Уса, пос. Парма	туводная	21	2+	1997	0,25±0,04
4	2000	р. Уса, пос. Парма	Туводная	19	1+	1998	0,29±0,04
5	1998	р. Уса, о-в. Дебож	Полупроходная	28	3+	1994	0,53±0,06
6	1999	р. Уса, о-в. Дебож	Полупроходная	17	3+	1995	0,51±0,05
7	2000	р. Уса, пос. Парма	Полупроходная	25	3+	1996	0,37±0,04
8	1997	р. Колва, 14-й км	Туводная	19	2+	1994	0,50±0,06
9	1998	р. Колва, 14-й км	Туводная	25	2+	1995	0,60±0,04
10	1999	р. Колва, 14-й км	Туводная	16	2+	1996	0,50±0,06
11	2000	р. Колва, 14-й км	Туводная	21	2+	1997	0,44±0,06
12	2000	р. Колва, 14-й км	Туводная	25	1+	1998	0,36±0,04

Первой реакцией организма на любое стрессирующее воздействие является изменение гомеостаза, проявляющееся уже на ранних стадиях онтогенеза (Захаров, 1993). Контроль над гомеостазом развития организма может осуществляться на различных уровнях, из которых морфологический является наиболее доступным и широко применяемым. Относительная простота выявления морфологических отклонений по величине средней частоты асимметричного проявления на признак ($M_{\text{ЧАП}}$) обуславливает пригодность морфологического подхода для сканирования экологической ситуации для многих видов на больших пространствах.

Для оценки экологического состояния рр. Колвы и Усы в качестве вида-индикатора нами выбрана ряпушка. Были отобраны особи, принадлежащие к разным экологическим формам – туводной и полупроходной (табл. 36). Анализ межгодовой динамики показателя $M_{\text{ЧАП}}$ проведен отдельно для особей из генераций, выклев которых происходил в годы, отличающиеся по уровню нефтяного загрязнения (Туманов, Шубин, 1999; Туманов, 2002а). Сопоставлялись пробы, отобранные на загрязненном приустьевом участке р. Колвы на протяжении 14 км от устья и условно чистом участке р. Усы, расположенном в 15 км выше устья р. Колвы в районе пос. Парма (см. рис. 7, пункты № 3 и 7 соответственно).

Величина показателя $M_{\text{ЧАП}}$ была самой высокой у особей туводной формы ряпушки р. Колвы генерации 1995 г. Выклев этих рыб пришёлся на сроки максимального загрязнения, связанного с аварийным разливом нефти. Согласно балльной оценке отклонения от нормы (пять баллов) уровень экологического благополучия в этот год был наиболее низок и приближался к критическому (рис. 43). В генерации ряпушки 1994 г. величина показателя $M_{\text{ЧАП}}$ была ниже, вероятно, в связи с тем, что выклев этих особей произошёл до аварии. В 1997 г. (см. табл. 36, проба 11) величина показателя $M_{\text{ЧАП}}$ снизилась до уровня четырех баллов. В 1998 г. (см. табл. 36, проба 12) уровень экологического благополучия р. Колвы, оцениваемый по степени проявления асимметрии билатеральных признаков туводной ряпушки, соответствовал трем баллам.

Таким образом, полученные данные показывают значительное отклонение уровня флуктуирующей асимметрии от «естественной нормы» у ряпушки в бассейне р. Колвы. При этом величина показателя $M_{\text{ЧАП}}$ наиболее высока в генерациях, выклев которых произошел в период максимального нефтяного загрязнения (1995 и 1996 гг.). Следует

отметить, что уровень асимметрии билатеральных признаков ряпушки р. Колвы оказался сопоставимым с соответствующими показателями у рыб, отловленных в регионах с высоким уровнем радиационного и химического загрязнения. Так, в районе Чернобыльской аварии у рыб р. Импульс уровень асимметрии билатеральных признаков достигал 0,45, а р. Чапаевка – 0,5 (Захаров, 1993). Данное сопоставление подтверждает, что в первые два года после аварии экологическая ситуация в р. Колве приближалась к критической.

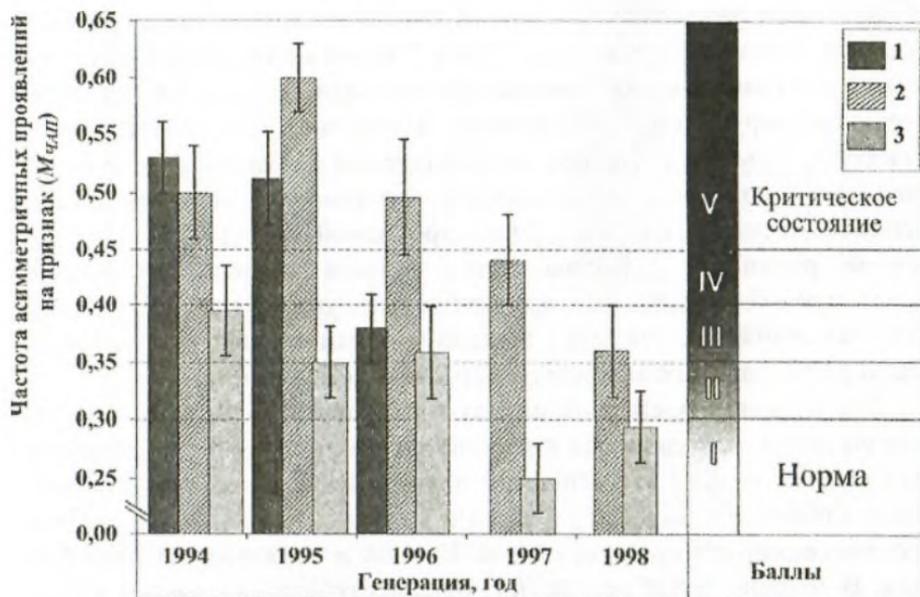


Рис. 43. Изменение показателя стабильности развития различных генераций ряпушки нижнего течения р. Усы в послеварийный период:

1 – полупроходная форма (р. Уса, о-в Дибож); 2 – туводная форма, загрязненный участок (р. Колва, 14-й км от устья); 3 – туводная форма, фоновый участок (р. Уса, пос. Парма)

У туводной ряпушки на условно «чистом» участке р. Усы в районе пос. Парма средняя частота асимметричного проявления на признак оказалась в целом более низкой. Здесь также наблюдалось снижение уровня асимметрии билатеральных признаков в генерациях ряпушки по мере удаления от момента аварии. У рыб генераций 1996 и 1997 гг. по сравнению с генерациями 1994 и 1995 гг., уровень показателя $M_{\text{ЧДП}}$ снизился с трех до одного балла (норма).

У особой полупроходной формы ряпушки, мигрирующих на нерест через загрязненный участок р. Усы так же, как и у туводной ряпушки р. Колвы, величина показателя $M_{\text{ЧАП}}$ достигала критического уровня у особой генерации 1994 г. Нерестилища полупроходной формы ряпушки расположены на участках р. Усы, не подвергавшихся загрязнению при аварии на нефтепроводе осенью 1994 г. Можно предположить, что отклонения уровня асимметрии билатеральных признаков у особой полупроходной формы ряпушки от нормы могли быть вызваны источниками загрязнения, расположенными выше по р. Усе (города Инта и Воркута; Хохлова, 1986, 1994б), либо ухудшением условий среды на путях миграций и в дельте р. Печоры (Лукин и др., 2000). Скорее всего, мигрировавшие весной вниз по течению личинки полупроходной ряпушки подвергались стрессующему воздействию поллютантов на загрязненном участке р. Усы и в р. Печоре ниже впадения р. Колвы. В пользу такого предположения свидетельствует синхронность межгодовой изменчивости показателя $M_{\text{ЧАП}}$ у полупроходной ряпушки р. Усы с туводной ряпушкой р. Колвы. Более низкая степень проявления асимметрии билатеральных признаков у полупроходной ряпушки р. Усы, по-видимому, связана с меньшим влиянием на нее поллютантов (в результате разбавления), поступавших из р. Колвы.

Для оценки воздействия нефтяного загрязнения на малопроточные водоемы, находящиеся в районе аварии, в качестве модельного был выбран сильно загрязненный водоём – система озер Щучьих. После строительства в 2000 г. на руч. Воргаэль гидрозатвора рыбное население озер потеряло связь с р. Колвой и оказалось изолированным. В течение более десяти лет, предшествовавших нашим исследованиям, в водоем поступали нефть и сопутствующие нефтесодержащей жидкости металлы, такие как медь, свинец, железо и др. Летом 2003 г. средняя концентрация растворенных НУВ в озерах Щучьих составила $0,4 \text{ мг/дм}^3$ (Лушников и др., 2004).

По нашим данным, в озере обитают щука, плотва, окунь, голянь и девятииглая колюшка. Последняя была встречена в питании щуки. На мелких прибрежных участках в уловах доминируют окунь и плотва (67 %). Щука преобладает в районе истока руч. Воргаэль.

По данным В.И. Лукьяненко (1967), токсикорезистентность щуки и окуня по фенольному индексу находится примерно на одном уровне. Ввиду малой численности щуки в уловах в качестве вида-индикатора нами использован окунь. В июле 2003 г. сетями было

отловлено 52 экз. окуня возрастом от 2+ до 7+ лет. Наиболее многочисленную группу в уловах составляли рыбы в возрасте 6+ лет. Соотношение полов в выборке было примерно равным (48% самок).

Средняя частота асимметричного проявления на признак (рис. 44) была наиболее высокой у окуней возраста 2+ генерации 2000 г., составив $0,38 \pm 0,06$. У особей возраста 3+ генерации 1999 г. величина показателя была ниже – $0,28 \pm 0,06$ ($p < 0,05$).

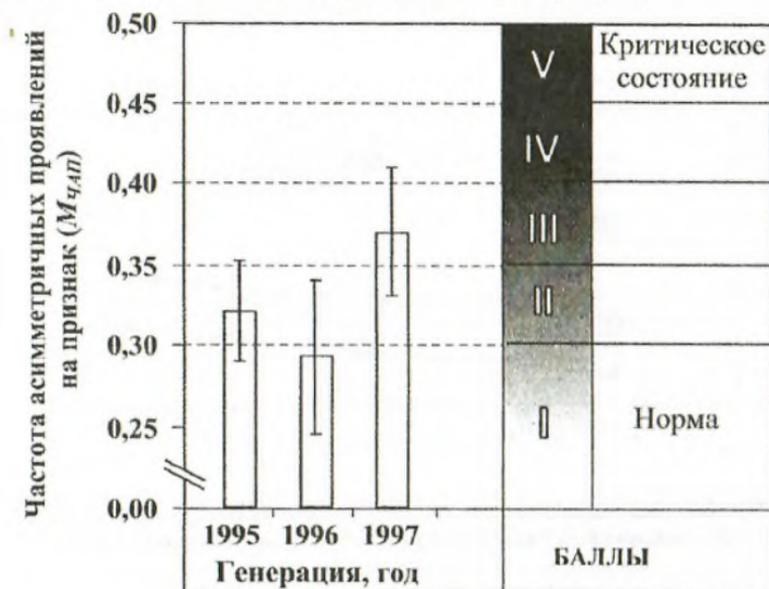


Рис. 44. Изменение показателя стабильности развития различных генераций окуня в озерах Щучьих в послеварийный период

Уровень ЧАП окуня оказался значительно ниже, чем у ряпушки р. Колвы. При этом различия данного показателя между поколениями окуня были небольшими. Учитывая, что загрязнение озер Щучьих оставалось высоким в течение продолжительного времени (Лушников и др., 2004), можно предположить, что вследствие адаптивных процессов, проявляющихся у рыб в малопроточных изолированных водоемах, в озерах Щучьих сформировалась устойчивая к воздействию загрязняющих агентов экологическая форма окуня, соответствующая по своим характеристикам «индустриальной расе». Проведенный нами сравнительный анализ линейного роста окуня из 76 озер Европы, Средней Азии, Сибири и Северной Америки (Воробьев

и др., 2008) показал, что в условиях сильного нефтяного загрязнения темп роста окуня оз. Щучье-1 был наименьшим (рис. 45).

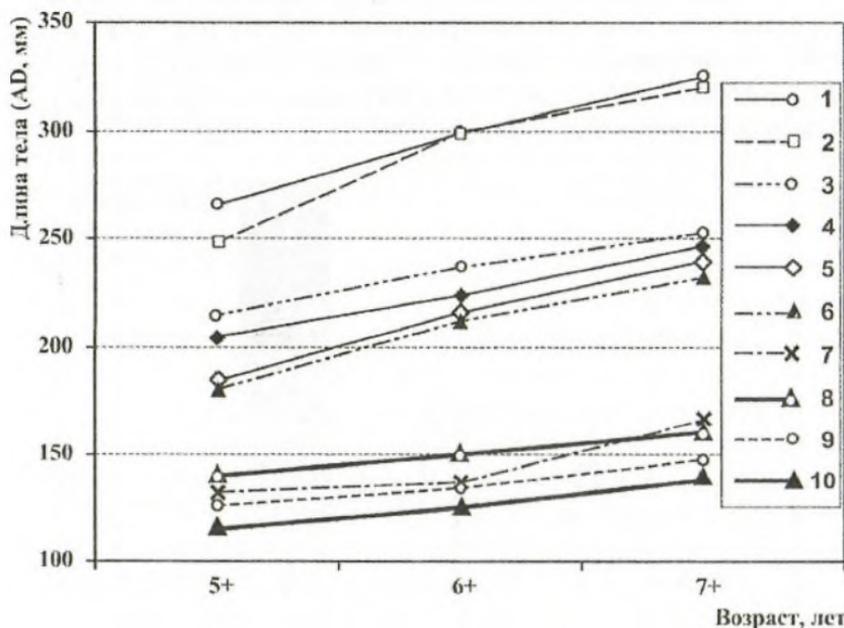
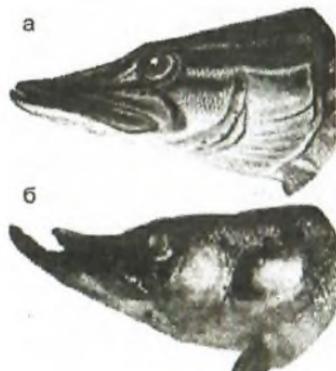


Рис. 45. Промысловая длина окуня различных водоемов, характеризующегося быстрым (1, 2), средним (3–6) и замедленным (7–10) ростом (по: Воробьев и др., 2008 с сокращ.):

1 – Лох-Глори (Ирландия); 2 – Гурон (Северная Америка); 3 – Барнагроу (Ирландия); 4 – Баунт (Сибирь); 5 – Выртыярв (Эстония); 6 – Дору Холь (Сибирь); 7 – Байкал, Загли-Нор (Сибирь); 8 – оз. Щучье-1, 2006 г.; 9 – Марк Бранденбург (Германия); 10 – озера Щучьи, 2003 г.



Если у окуня озер Щучьих видимых морфологических изменений отмечено не было, то залповое нефтяное загрязнение привело к заметным отклонениям внешнего облика от нормы у щуки (рис. 46).

Рис. 46. Морфологические изменения костей черепа щуки озер Щучьих (по: Захаров и др., 2002): а – условная норма вида; б – голова щуки из озер Щучьих с укороченной верхней и удлиненной нижней челюстями

Характерным признаком отклонения являлось загнутое кверху укороченное рыло с верхней укороченной челюстью и загнутая кверху удлиненная и сильно выступающая вперед нижняя челюсть. Условно данное уродство можно назвать синдромом «клововидного рыла». Сравнительный анализ краниологических признаков щук из озер Щучьих и р. Печоры показал, что у первых достоверно меньше длина верхней челюсти, длина рыла и ширина лба, а нижняя челюсть, наоборот, вытянута (табл. 37). Видимых изменений формы тела рыб не выявлено.

Таблица 37

Краниологические признаки щуки в загрязненном и условно чистом районах

Признак	Озера Щучьи, n=18		Р. Печора, n=29		t_{cr}
	M±m	lim	M±m	lim	
<i>AD</i> в % к <i>C</i>	315,4±11,60	102–817	250,8±1,8	230–275	
<i>aO</i>	41,4±0,35	39,3–44,3	49,3±0,87	44,1–66,1	8,4
<i>O</i>	14,1±0,32	10,9–16,2	12,8±0,30	10,5–17,5	2,9
<i>pO</i>	45,5±0,35	43,2–48,8	42,4±1,07	30,2–56,1	2,7
<i>hC</i>	41,8±0,64	37,4–45,5	41,2±0,94	33,7–58,1	0,5
<i>lm</i>	36,3±0,84	32,4–44,4	47,2±0,83	40–56,3	9,3
<i>f</i>	21,4±0,38	19,3–23,5	25,4±0,53	18,6–31,1	6,7
<i>ld</i>	65,6±0,54	62,5–69,0	58,4±1,56	47,8–89,5	4,3

Окраска сохранялась близкой к обычной, чешуйный покров оставался без нарушений, хотя у всех щук хвостовые, а в ряде случаев грудные и брюшные плавники, оказались частично разрушенными. Подобное явление отмечено у сиговых рыб в водоемах Кольского п-ова, где обнаружены стронциевые геохимические провинции и отмечается высокий уровень ^{87}Sr в воде озер до 40 мкг/л (Кашулин и др., 1999). Известно, что данный элемент накапливается у рыб в значительной степени в костной ткани, в результате чего происходит нарушение процессов формирования костей, в том числе черепа. Это заболевание связано с замещением кальция другими элементами, такими, например, как ^{87}Sr (Моисеенко, 1999).

Частота встречаемости и характер морфологических отклонений в строении костей черепа щуки в озерах Щучьих не оставались постоянными в течение наших исследований. По нашим и литературным данным (Захаров и др., 2002; Лушников и др., 2004; Воробьев и др., 2008б), в период с 2001 по 2005 г. у всех добытых щук были отмечены вышеописанные отклонения в строении костей черепа (рис. 47). В отличие от 2001 г. в 2005 г. наблюдалось выравнивание по длине нижней челюсти и рыла при сохранении загнутой челюстного аппарата кверху.



Рис. 47. Форма черепа щуки озер Щучьих в разные годы исследований. 2001 и 2005 гг. – морфологические изменения обнаружены у всех экземпляров; 2008 г. – у большинства экземпляров форма строения костей черепа не выходит за пределы нормы для вида

В 2008 г. среди 31 экз. обследованных щук нами был обнаружен лишь один экземпляр с «клювовидным рылом». У остальных особей строение черепа соответствовало норме. Челюстной отдел головы был в меру вытянутым, не был загнут кверху, и его контуры выглядели естественным продолжением контуров черепа. Наличие на руч. Воргаэль изолирующего гидрозатвора позволяет исключить предположение о заходе в систему озер Щучьих рыб с нормальным фенотипом из р. Колвы.

Таблица 38

Длина и масса щуки озер Щучьих

Год	n	Масса, г		Длина АД, мм	
		$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim
2001	9	323,9±38,7	148–554	329,4±17,4	270–395
2003	17	291,4±50,3	102–817	315,4±12	234–440
2005	20	284±23,3	187–421	318,5±5,6	258–380
2008	31	289,5±44,1	169–495	331,8±6,5	264–384

Размеры обследованных щук были близкими во все годы исследований (табл. 38). Отклонения краниологических параметров от нормы и их возвращение к норме наблюдались у рыб массой порядка 300 г и длиной 320 мм. Положительная корреляция между степенью проявления морфологических отклонений от нормы у щуки озер Щучьих и уровнем загрязненности водоема нефтепродуктами указывает на то, что отмеченные отклонения у рыб возникли в связи с аварийным загрязнением озер нефтесодержащей жидкостью. Снижение частоты встречаемости морфологических отклонений в строении черепа щуки до 3% к 2008 г. может быть связано как со снижением концентрации поллютантов вследствие мероприятий по очистке озер Щучьих от НУВ (см. выше) и процессами самоочищения водоемов, так и в какой-то мере следствием компенсаторного эффекта, проявившегося у рыб со временем.

7.1.3. Динамика видового состава ихтиоценозов в районе нефтяного загрязнения

Одним из наиболее распространенных методов оценки состояния водоемов является популяционно-видовой метод ихтиоиндикации (Попов, 2002). Имеются многочисленные публикации, в которых подробно рассматриваются вопросы оценки состояния водоемов по видовому составу и структуре популяций живущих в них рыб (Манн, 1980; Кудерский, 1987а; Решетников и др., 1982; Munkittrick, Dixon, 1989; Кашулин и др., 1999 и др.). Также известна сравнительно высокая степень адаптации рыб к изменению условий их жизни (Строганов, 1962; Решетников и др., 1982; Лукьяненко, 1983). Вместе с тем резкое повышение или хронически высокое содержание в водоеме поллютантов приводит к изменению как качественных, так и количественных характеристик состава рыбного населения.

В первые годы после аварии 1994 г. видовой состав рыб р. Колвы не изменился по сравнению с фоновыми показателями, полученными до начала нефтепромышленного освоения региона (Кучина, Соловкина, 1959; Кучина, 1962). В дальнейшем по мере временного удаления от момента аварии состав рыбного населения магистрального русла реки претерпел серьезные изменения (табл. 39). Общее число видов в исследовательских уловах сократилось с 16 в 1995 г. до 9 в 2008 г.

Изменения видового состава рыб в уловах на участке р. Колвы в зоне нефтяного загрязнения

Вид рыб	Кучина, 1962	Наши данные, 1995	Наши данные, 2005	Наши данные, 2008
<i>Сем. Карповые</i>				
Язь	+	+	+	+
Плотва	+	+	+	+
Речной голяк	+	+	+	+
<i>Сем. Балиторы</i>				
Усатый голец	+	+	-	-
<i>Сем. Сиговые</i>				
Сиг	+	+	+	+
Европейская ряпушка	+	+	+	-
Нельма	+	+	-	-
Чир	+	+	-	-
Пелядь	+	+	-	-
<i>Сем. Хариусовые</i>				
Европейский хариус	+	+	+	+
<i>Сем. Щуковые</i>				
Щука	+	+	+	+
<i>Сем. Налимовые</i>				
Налим	+	+	-	-
<i>Сем. Колюшковые</i>				
Колюшка девятиглая	-	+	-	-
<i>Сем. Керчаковые</i>				
Обыкновенный подкаменщик	+	+	+	+
<i>Сем. Окуневые</i>				
Окунь	+	+	+	+
Ерш	+	+	+	+
Количество зарегистрированных видов	15	16	10	9

Примечание. Видовой состав уловов может быть дополнен тихоокеанской миногой *Lethenteron japonicum* Martens, один экземпляр которой отловлен нами в 1995 г.

В осенний период сиговые рыбы мигрируют из р. Колвы на зимовку в р. Усу (Кучина, Соловкина, 1959; Кучина, 1962), что затруд-

няет оценку изменений видового состава туводных рыб. Наиболее показательны изменения состава и структуры рыбного населения по данным наших летних уловов.

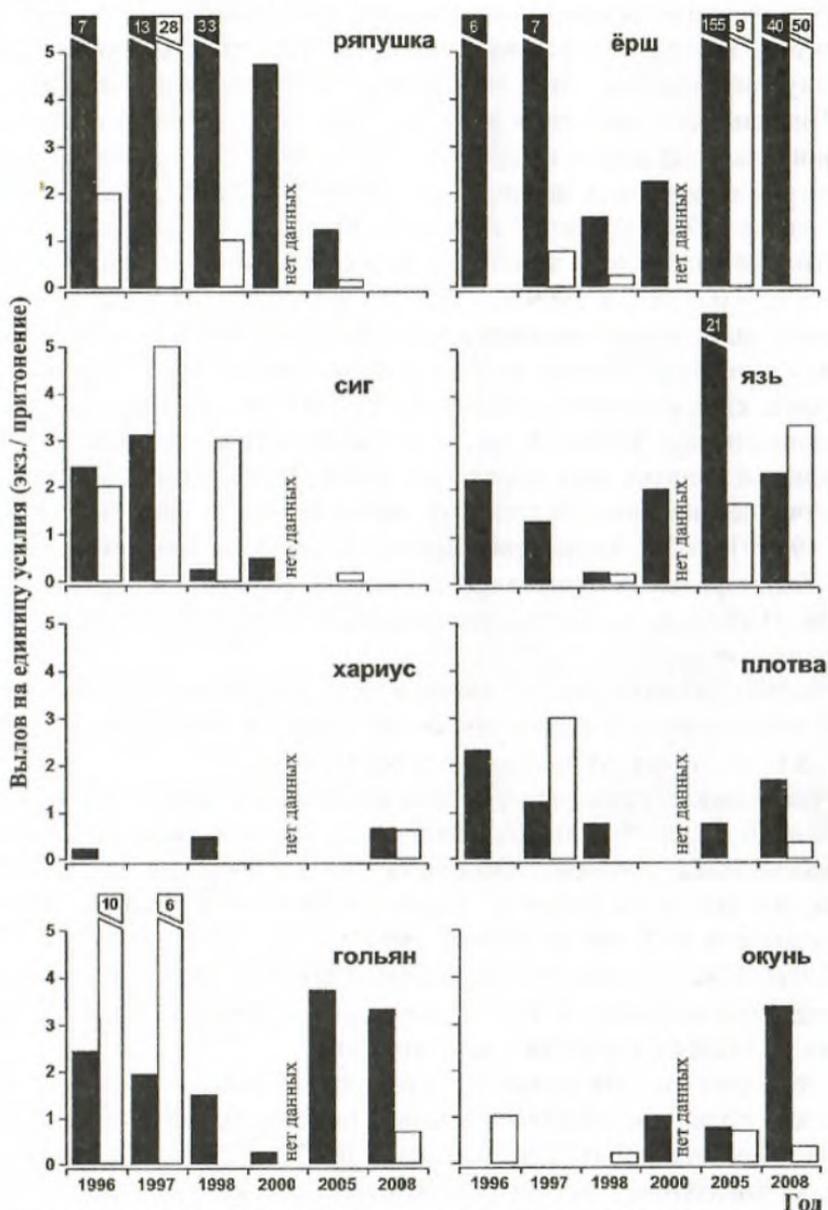


Рис. 48. Динамика относительной численности рыб летом (июль–август) на участках нижнего течения р. Колвы в районе нефтяного загрязнения.

Темные столбцы – в 14 км от устья, светлые – район устья р. Хатаяха

Изменения численности рыб в русле р. Колвы после аварийного разлива нефти имеют выраженные видовые особенности. Анализ летних неводных уловов позволяет констатировать существенные структурные изменения ихтиоценозов в послеварийный период. По характеру изменений вылова на единицу усилия, отражающего динамику численности, можно выделить три группы рыб (рис. 48).

Численность лососевых рыб (ряпушка, сиг, нельма) после аварийного разлива нефти возросла в 1997–1998 гг. в несколько раз, а затем резко снизилась до нулевых значений к 2008 г. Нельма в летних уловах 1996 г. в нижнем течении р. Колвы отсутствовала, в 1997 г. на этих же участках на замет невода в среднем приходился 0,1 экз., в 1998 г. – 0,8 экз., в 1999 г. – 0,3 экз. молоди этого вида. В последующие годы молодь нельмы в исследовательских летних неводных уловах в нижнем течении р. Колвы не встречена. Рост численности ряпушки, сига и нельмы происходил на фоне сукцессионной вспышки зоопланктона (Шубин и др., 2003), являющегося основой питания ряпушки и молоди двух последних видов. Интересно отметить, что увеличение численности ряпушки наблюдалось за счет рыб генераций 1995–1996 гг., характеризовавшихся высоким уровнем асимметрии билатеральных признаков (Туманов, Шубин, 1999; Туманов, 2002а; Шубин и др., 2004), отражающим состояние популяции как критическое.

Численность гольяна и плотвы в послеварийный период снизилась многократно, в ряде случаев до нуля, но несколько возросла к 2008 г., не достигнув первоначального уровня.

Численность ерша, язя и окуня, снизившись после аварии в несколько раз, к 2005–2008 гг. увеличилась и существенно превысила первоначальный уровень. Особенно сильно возросла численность ерша; его вылов на единицу усилия увеличился в нижнем течении р. Колвы с 6 и 7 экз. в 1996 и 1997 гг. до 155 и 40 экз. в 2005 и 2008 гг. Ерш в большом количестве, в среднем до 50 экз. на замет невода, стал встречаться в р. Колве выше по течению в районе впадения р. Хатаяхи, где он был малочислен.

Обращает на себя внимание, что послеварийное снижение численности ерша, язя, гольяна и плотвы, питающихся в основном донными беспозвоночными, происходило на фоне снижения количественных показателей зообентоса. Возрастанию же численности этих видов предшествовало повышение количественных показателей зообентоса в р. Колве до предаварийного уровня (см. выше).

Видоспецифичные изменения численности рыб привели к структурной перестройке ихтиоценозов в зоне нефтяного загрязнения на обоих контрольных участках (рис. 49). В 1996 г. доля сиговых рыб в уловах на нижнем контрольном участке составляла 41 %, ерша – 27 %, гольяна – 11 %, плотвы и язя – по 10 %. На верхнем участке доля ряпушки и сига достигала 28 %, гольяна – 66 %; ерш, плотва и язь встречены не были. В 1997 и 1998 гг. на обоих участках наблюдалось повышение доли сиговых рыб до 60–87 %. Причиной тому послужило кратковременное повышение численности сиговых рыб, прежде всего ряпушки, и начавшееся снижение численности ряда видов карповых и окуневых рыб. Но уже в 2000 г. на примере нижнего участка просматривается значительный рост доли окуневых и карповых рыб, связанный, прежде всего, со снижением численности ряпушки и сига.

В 2005 и 2008 гг. в ихтиоценозах как верхнего, так и нижнего участков начинает доминировать сильно возросший по численности ерш, доля которого увеличивается до 71–91 %. Заметное место в структуре уловов занимает язь.

В первые годы после крупнейшего разлива нефти поступление с водосбора в р. Колву

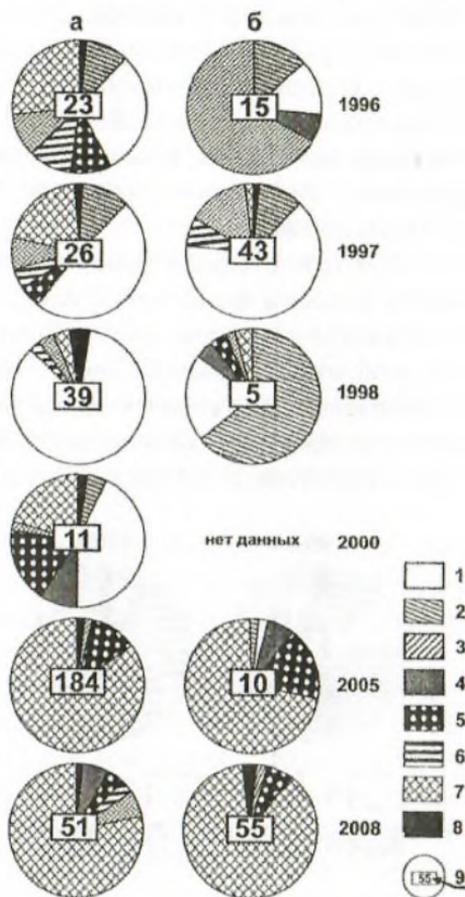


Рис. 49. Доля видов (%) в лентных (июль-август) неводных уловах разных лет на участках нижнего течения р. Колвы в послеварийный период:

- 1 – ряпушка; 2 – сиг; 3 – гольяк; 4 – окунь; 5 – язь; 6 – плотва; 7 – ёрш; 8 – остальные виды; 9 – численность рыб в неводных уловах (экз. на притонение); а – район впадения р. Хатаяхи; б – в 14 км от устья

минеральных и органических веществ привело к эвтрофикации участков нижнего и среднего течения реки. В результате произошло кратковременное увеличение биомассы зоопланктона, что способствовало возрастанию плотности вида-планктофага ряпушки и молоди сиговых рыб. С другой стороны, поступление тяжелых фракций нефти в донные отложения вызвало снижение количественных и качественных показателей зообентоса и снижение численности рыб-бентофагов. Прямое влияние загрязнения на рыб проявилось в морфологических отклонениях от нормы, показанных нами на ряпушке, окуне и щуке.

В результате негативное влияние загрязнителей на рыб и трофность водоема в конечном итоге привело к глубоким изменениям в структуре ихтиоценозов в р. Колве. Изменения в составе зоопланктона, зообентоса и рыбного населения р. Колвы, последовавшие за крупным аварийным разливом нефти в дополнение к уже имевшему место хроническому загрязнению, носят выраженный сукцессионный характер антропогенного происхождения (Туманов, Мартынов, 2010).

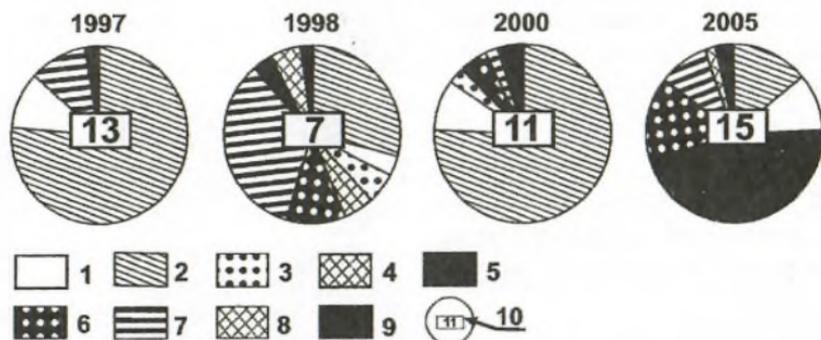


Рис. 50. Доля (%) видов в летних (июль–август) неводных уловах разных лет в низовьях р. Усы (о-в Дибож) в послеварийный период:

1 – ряпушка; 2 – сиг; 3 – пелядь; 4 – налим; 5 – окунь; 6 – язь; 7 – плотва; 8 – ёрш; 9 – остальные виды; 10 – численность рыб в неводных уловах (экз. на притонение)

Изменения в структуре ихтиоценозов низовьев р. Усы ниже впадения р. Колвы, наблюдаемые в период с 1997 по 2005 г., носили менее выраженный характер (рис. 50), что, скорее всего, обусловлено эффектом разбавления поллютантов, выносимых из р. Колвы. Тем не менее и на этом участке р. Усы к 2005 г. произошло возрастание доли окуневых и карповых рыб, прежде всего окуня, относительная численность которого возросла с 0,2 до 7,0 экз. на притонение невода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В бассейне нижнего течения р. Усы встречается 28 видов рыб и рыбообразных, заходят на нерест полупроходные виды омуль и сибирская ряпушка (зельдь). Наиболее ценными в рыбохозяйственном отношении являются сиговые рыбы, представленные семью видами: сигом, сибирской ряпушкой (полупроходной зельдью), европейской ряпушкой (туводной формой), омулем, пелядью, чиром и нельмой.

В р. Усе сиг-пыжьян и ряпушка имеют наибольшую численность. Чир и нельма являются редкими видами. Омуль представлен проходной формой, ряпушка – сибирским (полупроходной зельдью) и европейским (туводной формой) видами, сиг-пыжьян, пелядь, чир и нельма – туводными формами.

В р. Колве обитают европейская ряпушка, сиг-пыжьян, чир, нельма и пелядь, которые представлены только туводными формами. Из них наибольшую численность, как и в р. Усе, имеют сиг-пыжьян и ряпушка. Сиговые рыбы используют русло нижнего течения р. Колвы не только как путь миграции до нерестилищ (Соловкина, 1959), но и держатся здесь в течение круглого года.

Анализ морфологических признаков полупроходной и туводной ряпушек нижнего течения р. Усы свидетельствует в пользу представления об их гибридном происхождении. По ряду диагностических признаков полупроходная усинская ряпушка (зельдь) приближается к сибирскому, а туводная находится ближе к европейскому виду. В рамках современных представлений о существовании двух видов ряпушек, европейского и сибирского, целесообразно относить полупроходную ряпушку-зельдь рр. Усы и Печоры к сибирскому виду *C. sardinella*, а туводную ряпушку р. Усы – к европейскому виду *C. albula*.

Гибридизация двух видов ряпушек, по-видимому, происходила при их встречном заселении водоемов, формировавшихся в процессе таяния последнего ледникового покрова. Взаимопроникновению двух видов ряпушек на начальном этапе дегляциации могли способствовать контакты верховий притоков рр. Печоры и Оби, а позднее – общающиеся системы приледниковых озер.

Сибирская полупроходная ряпушка, основные районы нагула которой приурочены к дельте р. Печоры, заходит в р. Усу примерно через две недели после того, как местная европейская ряпушка мигрирует к местам нереста. Репродуктивная изоляция между популяциями ряпушек двух видов, скорее всего, поддерживается благодаря их нересту на разном удалении от устья р. Усы. Полупроходная ряпушка отличается от туводной более высоким темпом роста.

Сиг, исследованный на различных участках нижнего течения р. Усы, характеризуется однородностью морфологических и биологических показателей. Существенные морфологические отличия от полупроходного сига, выловленного в дельте р. Печоры, позволяют выделить сига нижнего течения р. Усы в отдельную популяцию. В течение многолетних наблюдений не удалось выявить заход в р. Усу из р. Печоры полупроходного сига, который, по данным Л.Н. Соловкиной (1962, 1975), в середине прошлого века составлял значительную долю в уловах на нерестилищах нижнего течения р. Усы. Анализ уловов полупроходного сига на рыбоучетном заграждении в низовьях р. Печоры свидетельствует о существовании в период с 1960 по 1987 г. устойчивого тренда снижения его численности. Скорее всего, к концу прошлого века популяция полупроходного сига, которая воспроизводилась в нижнем течении р. Усы, была утрачена в результате перелома и антропогенного ухудшения среды обитания.

Размах колебаний диагностических признаков омуля, заходящего на нерест в р. Усу, находится в пределах характеристик для подвида *Coregonus autumnalis autumnalis*. Анализ уловов омуля на рыбоучетном заграждении в низовьях р. Печоры свидетельствует о депрессии его численности еще к концу 80-х годов прошлого века. Современная численность омуля, заходящего на нерест в р. Усу, находится на низком уровне. Преобладание в исследовательских уловах омуля самцов также говорит о депрессивном состоянии популяции.

Чир, нельма и пелядь в нижнем течении р. Усы представлены жилыми формами. Значительные морфологические отличия пеляди р. Усы от пеляди из района дельты р. Печоры позволяют выделить их в отдельные популяции. Слабое перекрывание крайних значений меристических признаков, вплоть до возникновения хиатуса, позволяет говорить об обособленности популяций чира р. Печоры и чира нижнего течения р. Усы.

В результате разработки Усинского нефтяного месторождения нижнее течение р. Усы до впадения р. Колвы и водоемы бассейна р. Колвы подвергаются хроническому и импактному (в результате

аварийных разливов нефти) техногенному загрязнению. Наиболее крупный разлив нефти произошел на нефтепроводе «Возей – Головные сооружения» осенью 1994 г. На поверхность левобережной части водосбора р. Колвы одновременно поступило более 100 тыс. т НУВ. Помимо НУВ, поверхностные воды бассейна р. Колвы загрязняются пластовыми водами, содержащими большое количество солей, и взвешенными частицами, поступающими в водоемы в процессе ликвидации последствий аварий. Поступление в водоемы поллютантов вызвало изменения в структуре сообществ водных животных.

Для магистрального русла р. Колвы влияние нефтяного загрязнения на зоопланктон оказалось стимулирующим (Фефилова и др., 2002), что свидетельствует об антропогенной эвтрофикации водоема. В сообществах донных беспозвоночных также произошли негативные изменения, обусловленные различной степенью загрязнения водоемов. Биоиндикационные показатели, полученные нами на основе анализа структуры макрозообентоса, характеризуют большинство водоемов в зоне нефтяного загрязнения как загрязненные и грязные.

Морфологические отклонения от нормы у рыб в зоне нефтяного загрязнения проявились в изменениях уровня флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков (числа жаберных тычинок, мягких лучей в парных плавниках, чешуй в боковой линии) и появлении уродств.

Величина показателя уровня билатеральной асимметрии была самой высокой у особой туводной ряпушки р. Колвы генерации 1995 г., выклев которых пришёлся на время максимального нефтяного загрязнения. Согласно балльной оценке отклонения от нормы (Захаров, 1987) уровень экологического благополучия в магистральном русле нижнего течения р. Колвы в первые годы после аварии был наиболее низок (5 баллов). На условно чистом» участке р. Усы выше впадения р. Колвы средняя частота асимметричного проявления на признак оказалась в целом более низкой. Наблюдалось снижение уровня асимметрии в генерациях ряпушки по мере временного удаления от момента аварии. У генераций 1996 и 1997 гг., по сравнению с генерациями 1994 и 1995 гг., уровень показателя снизился с трех до одного балла (норма).

Оценка влияния нефтяного загрязнения на рыб малопроточных водоемов, выполненная в сильно загрязненных нефтью озерах

Щучьих, выявила более низкий уровень билатеральной асимметрии окуня по сравнению с ряпушкой в магистральном русле р. Колвы. Проведенный сравнительный анализ линейного роста окуня из оз. Щучье с ростом окуня других водоемов показал, что в условиях сильного нефтяного загрязнения темп роста окуня был наименьшим. Можно предположить, что в озерах Щучьих в условиях длительного загрязнения формируется устойчивая к воздействию загрязняющих агентов экологическая форма окуня, соответствующая по своим характеристикам понятию «индустриальной расы».

В период с 2001 по 2005 г. в оз. Щучьем-3 были отмечены отсутствие беспозвоночных в донных отложениях и стопроцентная встречаемость морфологических отклонений в строении костей черепа у щуки. У всех рыб верхняя челюсть была укорочена и отогнута вверх, нижняя либо также была изогнута и укорочена, либо выше нормы выступала за край верхней. По нашим данным, в 2008 г. встречаемость щук с вышеописанными уродствами снизилась до 3%, а в донных отложениях появились олигохеты и моллюски.

Улучшение качества среды обитания рыб связывается с проведенными на оз. Щучьем-3 очистными работами, которые носили комплексный характер и включали механический сбор нефти с поверхности воды, очистку воды от растворенных, а донных отложений от тяжелых фракций нефти. Выявлена высокая эффективность сбора тяжелых фракций нефти с поверхности дна методом флотации.

Лабораторными исследованиями на представителе олигохет из семейства тубифицид *L. hoffmeisteri* показана перспективность использования малощетинковых червей в биологической очистке донных отложений северных водоемов от нефтяного загрязнения.

Нефтяное загрязнение привело к нежелательным изменениям в структуре ихтиоценозов в бассейне нижнего течения р. Усы. В первый год после аварии 1994 г. видовой состав рыб р. Колвы не изменился по сравнению с фоновыми данными, полученными до начала нефтепромышленного освоения региона. На долю сиговых рыб на разных участках русла приходилось от 60 до 90 % от общей численности рыб при доминировании сига и ряпушки. В дальнейшем состав рыбного населения магистрального русла реки в зоне нефтяного загрязнения претерпел серьезные изменения. На протяжении всего периода наблюдений происходило замещение сиговых рыб карповыми и окуневыми. В настоящее время на загрязненном участке р. Колвы основу ихтиоценоза составляют ерш и язь, доля которых

в исследовательских уловах возросла до 80 %. По сравнению с 1995 г. число видов в исследовательских уловах к 2008 г. сократилось с 16 до 9. В последний год наблюдений в неводных уловах на участке р. Колвы, подвергшемся аварийному нефтяному загрязнению, отсутствовали ряпушка, нельма, чир, пелядь, налим, девятииглая колюшка и голец усатый. Динамика структуры рыбного населения на загрязненном участке р. Колвы, свидетельствующая о смене видов-доминантов в сторону представительства видов равнинного бореального ихтиологического комплекса, отражает негативные изменения экологической обстановки в районе добычи и транспортировки нефтеуглеводородов.

Расширение масштабов разработки нефтяных месторождений в бассейне р. Усы (Юшкин, 2004) при существующем технологическом уровне нефтедобычи приведет к дальнейшему ухудшению экологической обстановки в водоемах Усинского бассейна и необратимому снижению численности ценных промысловых видов рыб.

ЛИТЕРАТУРА

Амтиславский А.З. Морфология и экология чира рек Таз и Пур // Тр. Ин-та экологии раст. и животн. Урал. науч. центра АН СССР. 1976. Вып. 99. С. 60–72.

Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сегов методами многомерного морфологического анализа // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 5. С. 862–878.

Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Анализ состава пресноводной ихтиофауны северо-восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. 1978а. Т. 57, вып. 2. С. 165–175.

Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Использование ЭВМ для распознавания симпатрических форм сига р. Анадырь // Систематика и экология пресноводных организмов северо-востока Азии. Владивосток, 1978б. С. 123–135 (Тр. Биол.-почв. ин-та. Нов. сер. Т. 49(152)).

Андреева Л.И. Плейстоцен европейского Северо-Востока. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 322 с.

Андрушайтис Г.П., Цимдинь П.А., Пареле Э.А., Даки Л.В. Экологическая индикация качества вод малых рек // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 59–65.

Аниськина М.В., Зайнуллин В.Г., Рымарь А.И. Оценка генотоксичности почв Усинского нефтяного месторождения при помощи растительных тест-систем // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. докл. III науч.-практ. конф. г. Ухта, 6–9 сентября 2004 г. Сыктывкар, 2004. С. 160–163.

Антонова В.П. Фонд нерестово-выростных угодий семги в бассейне реки Печоры // Вопр. лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987. С. 52–61.

Арсланов Х.А., Лавров А.С., Лядов В.В. и др. Радиоуглеродная геохронология и палеогеография средневалдайского интервала и последнего ледникового покрова на северо-востоке Русской равнины // Геохронология четвертичного периода. М.: Наука, 1980. С. 183–191.

Арсланов Х.А., Лавров А.С., Поталенко Л.М. и др. Новые данные по геохронологии и палеогеографии позднего плейстоцена и раннего голоцена на севере Печорской низменности // Новые данные по геохронологии четвертичного периода. М., 1987. С. 101–111.

Атлас Коми АССР. М.: Изд-во ГУГК Госгеолкома СССР, 1964. 112 с.

Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: Дрофа, 1997. 115 с.

Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с.

Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор) // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 68–82.

Балушикина Е.В. Критерии и методы оценки уровня антропогенной нагрузки и качества воды // Малые реки: современное экологическое состояние, актуальные проблемы: тез. докл. междунар. науч. конф. Тольятти, 2001. С. 19–20.

Баренбойм Г.М., Ерцев Г.Н., Таскаев А.И. и др. Мониторинг окружающей среды в зоне аварии // Опыт ликвидации аварийных разливов нефти в Усинском районе Республики Коми. Сыктывкар, 2000. С. 83–146.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод России. М.: Госиздат, 1923. 2-е изд. 535 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 466 с.

Березовский А.И. О сиговых (g. *Coregonus*) реки Енисей // Тр. Сиб. ихтиол. лаб. Красноярск, 1924. Т. 2, вып. 1. С. 81–97.

Бодали Р.А., Вуоринен Д.А., Решетников К.С., Рист Д.Д. Генетические связи пяти видов сиговых рыб Сибири // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, № 2. С. 195.

Борисов В.М., Осетрова Н.В., Попомаренко В.П. и др. Влияние разработки морских месторождений нефти и газа на биоресурсы Баренцева моря: метод. рекомендации по оценке ущерба рыбному хозяйству. М.: Экономика и информатика, 2001. 272 с.

Боровикова Е.А. Филогеография ряпушек *Coregonus albula* (L.) и *C. sardinella valenciennes* Европейского Севера России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 24 с.

Боровикова Е.А., Балдина С.Н., Гордон Н.Ю. и др. Генетическое разнообразие, особенности морфологии и происхождение ряпушки (*Coregonus*) оз. Водлозера // Водлозерские чтения: матер. науч.-практ. конф., посвящ. 15-летию нац. парка «Водлозерский», г. Петрозаводск, 27–28 апреля 2006 г. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 2006а. С. 69–74.

Боровикова Е.А., Гордон Н.Ю., Политов Д.В. К вопросу о таксономических взаимоотношениях европейской и сибирской ряпушек (*Coregonidae*, *Salmoniformes*, *Teleostei*) по данным ПЦР-ПЦРФ-анализа мтДНК // Вестн. ТГУ. 2006б. С. 8–11.

Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, *Coregonidae*, *Osteichthyes*) Европы. Генетический подход // Успехи современной биологии. 2009а. Т. 129, № 1. С. 58–66.

Боровикова Е.А., Махров А.А. Обнаружение гаплотипа митохондриальной ДНК, характерного для сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848, в популяции европейской ряпушки *C. albula* (Linnaeus, 1758) Водлозера (бассейн Балтийского моря) // Изв. РАН. Сер. биол. 2009б. № 1. С. 95–99.

Братцев Л.А. Гидрогеологическая характеристика территории Коми АССР // Производительные силы Коми АССР. М.: Изд. АН СССР, 1955. Т. 2, ч. 2. С. 129–135.

Братцев Л.А., Вяткина А.М. Режим уровней и расходов // Производительные силы Коми АССР. М.: Изд. АН СССР, 1955. Т. 2, ч. 2. С. 63–101.

Братцев Л.А., Вяткина А.М. Схема гидрологического районирования // Атлас Коми АССР. М.: Изд-во ГУГК Госгеолкома СССР, 1964. С. 38.

Букирев А.М. К географической изменчивости пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) // Изв. Перм. биол. ин-та. 1938. Т. 11, №7/8. С. 221–255.

Бурмакиш Е.В. Биология и рыбохозяйственное значение пеляди // Тр. Барабинского отд. ВНИОРХ. 1953. Т. 4, вып. 1. С. 21–23.

Варсанюфьева В.А. Геоморфология // Производительные силы Коми АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 1. С. 257–322.

Величко А.А., Кононов Ю.М., Фаустова М.А. Геохронология, распространение и объем оледенения Земли в последний ледниковый максимум в свете новых данных // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2000. Т. 8, № 1. С. 3–16.

Венглинский Д.Л. Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов // Биология промысловых рыб Нижней Оби. Свердловск, 1966. С. 17–36 (Тр. Ин-та биол. Урал. фил. СО АН СССР. Вып. 49).

Власова Т.А. Химизм поверхностных вод бассейна р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. Л., 1962. С. 16–37.

Власова Т.А. Гидрохимия главных рек Коми АССР. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО АН СССР, 1988. 152 с.

Вовк Ф.И. Нельма р. Оби // Тр. Сиб. отд-ния ВНИОРХ. 1948а. Т. 7, вып. 2. С. 1–80.

- Вовк Ф.И. Нельма р. Енисей // Тр. Сиб. отд-ния ВНИОРХ. 1948б. Т. 7, вып. 2. С. 81–109.
- Воробьев Д.С. Влияние нефти и нефтепродуктов на макрозообентос // Изв. Том. политех. ун-та. Томск: Изд-во ТПУ, 2006. Т. 309, № 3. С. 42–45.
- Воробьев Д.С. Интенсификация процессов деструкции нефти в илах аэрацией // Вест. Том. гос. ун-та. 2011а. № 10. С. 152–154.
- Воробьев Д.С. К вопросу о перемещении тубифицид в нефтезагрязненных илах // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 2011б. № 11. С. 47–51.
- Воробьев Д.С., Залозный Н.А., Лушиков С.В., Франк Ю.А. Пат. 2357929 РФ, МПК С 02 F 3/32, С 12 N 1/26. Способ биологической очистки донных отложений от нефти и нефтепродуктов / заявитель и патентообладатель ООО «НПО «Приборсервис». № 2007124025/13; заявл. 26.06.2007; опубл. 10.06.2009.
- Воробьев Д.С., Лушиков С.В., Фадеев В.И. и др. Опыт комплексной очистки обводненных карьеров от нефти // Экология и пром. России. 2008а. № 4. С. 26–28.
- Воробьев Д.С., Туманов М.Д., Носков Ю.А., Лушиков С.В. Ихтионидикационная оценка эффективности мероприятий по очистке донных отложений и воды оз. Щучье от нефти (Усинский район, Республика Коми) // Проблемы региональной экологии. 2008б. № 1. С. 125–130.
- Воробьев Д.С., Франк Ю.А., Залозный Н.А. и др. К вопросу о роли тубифицид в потреблении кислорода в донных отложениях, загрязненных нефтью // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 1 (4). С. 702–706.
- Воробьев Д.С., Франк Ю.А., Залозный Н.А. и др. Перемещение *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaeta, Tubificidae) в нефтезагрязненных илах // Вест. Том. гос. ун-та. Биология. 2008в. № 1 (2). С. 82–89.
- Воробьев Д.С., Франк Ю.А., Залозный Н.А. и др. К вопросу устойчивости *Limnodrilus hoffmeisteri* к нефтяному загрязнению // Вест. Том. гос. ун-та. Биология. 2008. № 2(3). С. 83–88.
- Воробьев Д.С., Франк Ю.А., Лушиков С.В. и др. Использование *Limnodrilus hoffmeisteri* в очистке донных отложений от нефти и нефтепродуктов // Сиб. экол. журн. 2010. № 1. С. 21–27.
- Вяткина А.М. Осадки // Атлас Коми АССР. М.: Изд-во ГУГК Госгеолкома СССР, 1964. С. 29.
- Гидрологическая изученность. Ресурсы поверхностных вод СССР. Северный край. Л.: Гидрометеонздат, 1969. Т. 3. 612 с.
- Глушкова Л.И., Рымарь А.И. Эколого-гигиеническая оценка водных объектов, расположенных в зоне нефтедобычи // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. IV науч.-практ. конф., г. Усинск. Сыктывкар, 2006. С. 64–70.
- Голдина Л.П. География озер Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1972. 103 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 1995 году. Сыктывкар, 1996. 200 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 1996 году. Сыктывкар, 1997. 148 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 1997 году. Сыктывкар, 1998. 154 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 2000 году. Сыктывкар, 2001. 195 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 2003 году. Сыктывкар, 2004. 200 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 2005 году. Сыктывкар, 2006. 140 с.

Гриценко А.И., Аكوпова Г.С., Максимов В.М. Экология. Нефть и газ / Рос. АН, Институт проблем нефти и газа; Рос. акц. о-во «Газпром», Всерос. науч.-иссл. ин-т природ. газов и газовых технологий. М.: Наука, 1997. 598 с.

Гросвальд М.Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 216 с.

Губинова М.В. Проблемы восстановления поверхностных водных объектов как среды обитания гидробионтов Усинского района // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. докл. III науч.-практ. конф., г. Ухта, 6–9 сентября 2004 г. Сыктывкар, 2004. С. 135–139.

Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии // Тр. Совета по изучению производительных сил Якутской АССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. Вып. 5. С. 3–94.

Дрягин П.А., Пирожников П.Л., Покровский В.В. Вопросы филогении сиговых (Coregonidae) // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1969. С. 90–92.

Дрягин П.А., Пирожников П.Л., Покровский В.В. Полиморфизм сиговых рыб (Coregonidae) и его биологическое и рыбохозяйственное значение // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 9, вып. 1. С. 634–638.

Елфимов Е.А., Ерцев П.Г. Применение ГИС-технологий при создании и ведении реестра загрязненных нефтью и нефтепродуктами территорий // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. докл. III науч.-практ. конф., г. Ухта, 6–9 сентября 2004 г. Сыктывкар, 2004. С. 173–177.

Елфимов Е.А., Хорошкеев Н.И. Составление и ведение реестра нефтезагрязненных земель Республики Коми // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. IV науч.-практ. конф., г. Усинск, 11–15 сентября 2006. Сыктывкар, 2006. С. 80–83.

Ерцев А.Г., Уляшев А.И. Гидрозатворы-нефтеловушки на малых водотоках в Усинском районе Республики Коми // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. IV науч.-практ. конф., г. Усинск. Сыктывкар, 2006. С. 91–95.

Ерцев А.Г., Фиошина О.В. Ведение Государственного мониторинга поверхностных водных объектов на территории Республики Коми // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. IV науч.-практ. конф., г. Усинск. Сыктывкар, 2006. С. 96–100.

Ерцев Г.Н., Загвоздкин В.К., Попов А.Н. Влияние аварийной нефти на окружающую среду Республики Коми // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. IV науч.-практ. конф., г. Усинск, 11–15 сентября 2006 г. Сыктывкар, 2006. С. 84–90.

Есинов В.К. О пеляди (*Coregonus peled* Gmclin) из озер Большеземельской тундры // Зоол. журн. 1938. Т. 17, вып. 2. С. 303–314.

Журавский А.В. Результаты исследований «Приполярного» Запечорья в 1907 и 1908 годах // Ежегодник Зоол. музея АН. СПб., 1909. Т. 45, вып. 1. С. 202–218.

Захаров А.Б., Пархачев А.Н., Туманов М.Д., Камалов В.Ш. Влияние гидрозатворов на рыбное население малых водотоков в условиях техногенного загрязнения бассейна реки Ковля // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2002. С. 126–136 (Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 170).

Захаров А.Б., Туманов М.Д., Шалаев С.Н. Сибирский осётр *Acipenser baerii* в реке Печора // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47, № 2. С. 196–201.

Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-фенетический подход). М.: Наука, 1987. 215 с.

Захаров В.М. Описание методологии биотест / Захаров В.М., Кларк Д.М., (ред.). Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М., 1993. 79 с.

Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г. и др. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 320 с.

Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкаль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32, № 6. С. 404–422.

Захаров В.М., Чубинишвили А.Т. Мониторинг здоровья среды на охраняемых природных территориях. М.: Центр экологической политики России, 2001. 78 с.

Зверева О.С. Гидрохимические и гидробиологические исследования р. Б. Инта в связи с влиянием промышленных и коммунальных сточных вод г. Инты // Рук. фонд Коми НЦ УрО РАН. 1957. С. 186–217. Ф. 1. Оп. 5. Ед. хр. 157.

Зверева О.С. Бассейн р. Усы (физико-географический очерк) // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 4–15.

Зверева О.С., Кучина Е.С., Соловкина Л.Н. Особенности гидробиологии бассейна р. Усы и его рыбохозяйственное значение // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 269–275.

Зверева О.С., Кучина Е.С., Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения р. Печоры. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 229 с.

Израэль Ю.А., Цыбань А.В. Антропогенная экология океана. Л.: Гидрометеоздат, 1989. 528 с.

Камишилов М.М., Флеров Б.А. Экспериментальное исследование фенольного отравления гидробионтов и деструкции фенола в модельных биоценозах // Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов. Л.: Наука, 1979. С. 168–176.

Канел С.В. Анализ пластических, меристических и интрьерных признаков сиговых рыб (сем. Coregonidae) // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 4. С. 610–623.

Карпенко А.И. Исследование популяционной структуры горбуши *Onchorhynchus gorbuscha* Южного Сахалина // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, № 3. С. 322–327.

Каукоранте М., Медников Б.М. Генетическая дивергенция сига Фенноскандии // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 31–48.

Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.А. Рыбы пресных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты: КНЦ РАН, 1999. 142 с.

Квасов Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1975. 279 с.

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

Китаев С.П. К систематике *Coregonus lavaretus complex* Евразии // Лососёвые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карел. филиал АН СССР, Институт биологии, 1983. С. 18–42.

Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер равнинных природных зон. М.: Наука, 1984. 205 с.

Козырева Г.Ф., Малиновский В.А., Риги М.А. и др. Гидробионты как индикаторы загрязнения водоемов тяжелыми металлами // Микроэлементы в биологии и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Самарканд, 1990. С. 43–44.

Козьмин А.К. О фенотипической изменчивости печорского сига-пыжьяна // Тр. ВНИРО. 1971. Т. 86. С. 118–130.

Козьмин А.К. Морфоэкологическая характеристика печорского сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) (Coregonidae) и вопросы рационального использования его запасов: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1994. 195 с.

Корнилова В.П. Ихтиофауна низовьев Печоры и Печорского залива Баренцева моря // Матер. рыбохоз. исслед. Сев. бас. 1970. Вып. 13. С. 5–44.

Красная книга Архангельской области. Архангельск: Правда Севера, 1995. 330 с.

Красная книга Республики Коми. Москва; Сыктывкар: ДИК, 1998. 528 с.

Красная книга Российской Федерации: (Животные). М.: АСТ, Астрель, 2001. 860 с.

- Крохалевский В.Р.* Морфологические особенности и пространственная структура популяции пеляди реки Оби // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 133. С. 56–65.
- Кряжева Н.Г., Чистякова Е. К., Захаров В.М.* Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.
- Кудерский Л.А.* Рыбы как биологические индикаторы состояния водной среды // Методы ихтиотоксикологических исследований. Л., 1987а. С. 71–73.
- Кудерский Л.А.* Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987б. Вып. 258. С. 102–121.
- Кульбак С.* Теория информации и статистика. М.: Наука, 1967. 408 с.
- Кучина Е.С.* Молодь промысловых рыб // Зверева О.С., Кучина Е.С., Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения р. Печоры. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 118–130.
- Кучина Е.С.* Особенности ихтиофауны р. Печоры в пределах Усть-Усинского района // Тр. Коми фил. АН СССР. 1956. № 9. С. 142–155.
- Кучина Е.С.* Ихтиофауна притоков р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 176–211.
- Кучина Е.С.* Биологическая характеристика промысловых рыб приусинского участка Печоры // Тр. Коми фил. АН СССР. 1971. № 22. С. 139–156.
- Кучина Е.С., Соловкина Л.Н.* Особенности биологии и промысла рыб реки Колвы. Сыктывкар, 1959. С. 85–100. (Тр. Коми фил. АН СССР. №8).
- Кучина Е.С., Соловкина Л.Н.* Рыбушка озер Большеземельской тундры // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 276–281.
- Лавров А.С.* Кольско-Мезенский ледниковый поток // Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы. М., 1977а. С. 83–89.
- Лавров А.С.* Баренцевоморско-Печорский ледниковый поток // Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы. М., 1977б. С. 89–95.
- Лавров А.С.* Новоземельско-Кольвинский ледниковый поток // Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы. М., 1977в. С. 95–100.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 293 с.
- Ламакин В.В.* Древнее оледенение на северо-востоке Русской равнины // Бюл. Комиссии по изучению четвертич. периода. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948.
- Лященко А.Н.* Карта растительности. Северная часть // Атлас Коми АССР. М.: Изд-во ГУГК Госгеолкома СССР, 1964. С. 50–51.
- Лоскутова О.А.* Состояние зообентоса малых водотоков бассейна р. Колва при нефтяном загрязнении // Вестн. Ин-та биологии КНЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2008. № 4. С. 13–16.
- Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б.* Зоопланктон и бентос рек Печорского бассейна в условиях аварийного загрязнения нефтепродуктами // Водное хоз-во России. 2004. Т. 6, № 2. С. 146–162.
- Лукин А.А., Даувальтер В.А., Новоселов А.П.* Экосистема Печоры в современных условиях. Апатиты: Изд-во Кольского науч. центра РАН, 2000. 192 с.
- Лушиников С.В., Воробьев Д.С.* Очистка донных отложений от нефти: результаты экспериментальных работ // Экология и пром-сть России. 2006. № 10. С. 11–13.
- Лушиников С.В., Воробьев Д.С., Фадеев В.Н.* Экспериментальные работы по очистке донных отложений и воды озера Щучье от нефтепродуктов, загрязненных в результате аварийных разливов нефти (Усинский район, Республика Коми) // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. III науч.-практ. конф., г. Ухта, 6–9 сентября 2004 г. Сыктывкар, 2004. С. 139–142.
- Лушиников С.В., Воробьев Д.С., Фадеев В.Н.* Очистка донных отложений: первый шаг сделан // Экология и пром-сть России. 2005. № 9. С. 30–31.
- Лушиников С.В., Воробьев Д.С., Фадеев В.Н. и др.* К вопросу о восстановлении водных объектов, загрязненных нефтью // Экологические работы на месторождениях нефти Тима-

- но-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. IV науч.-практ. конф., г. Усинск, 11–15 сентября 2006. Сыктывкар, 2006. С. 154–157.
- Лукияненко В.И. Токсикология рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1967. 216 с.
- Лукияненко В.И. Общая ихтиотоксикология. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1983. 320 с.
- Лукияненко В.И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии. М.: Агропромиздат, 1987. 239 с.
- Лягина Т.Н. О внутривидовой изменчивости плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, № 5. С. 718–732.
- Мазманиди Н.Д. Исследование действия растворенных нефтепродуктов на некоторых гидробионтах Черного моря // Рыбное хоз-во. 1973. № 2. С. 7–10.
- Мартынов В.Г. Семга уральских притоков Печоры (экология, морфология, воспроизводство). Л.: Наука, 1983. 127 с.
- Мартынов В.Г. Изученность рыб и задачи ихтиологических исследований в Печоро-Ильчском заповеднике // Тр. Печоро-Ильч. заповед. Сыктывкар, 2005. Вып. 14. С. 262–267.
- Мартынова М.В. Роль некоторых бентосных организмов в удалении соединений азота и фосфора из донных отложений // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21, № 6. С. 44–48.
- Медников Б.М., Ахундов А.Г. Систематика рода благородных лососей *Salmo* (Pisces, Salmonidae) в свете данных по молекулярной гибридизации ДНК // Докл. АН СССР. 1975. Т. 222, № 3. С. 744–746.
- Медников Б.М., Решетников Ю.С., Шубина Е.Л. Изучение родственных связей сиговых рыб (Coregonidae) методом молекулярной гибридизации ДНК // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 3. С. 333–341.
- Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н. Молекулярные механизмы генетической изоляции // Природа. 2001. № 5. С. 40–47.
- Меньшиков М.И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости рыб // Тр. Карел. отд-ния ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 292–306.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мина М.В. Рост рыб (методы исследования в природных популяциях) // Рост животных. Зоология позвоночных: итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1973. Т. 4. С. 68–115.
- Мина М.В. О популяционной структуре вида у рыб // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39, № 3. С. 453–460.
- Мина М.В. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М., 1986. 207 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных (анализ на уровне организма). М.: Наука, 1976. 292 с.
- Мина М.В., Лёвин Б.А., Мироновский А.Н. О возможности использования в морфометрических исследованиях рыб оценок признаков, полученных разными операторами // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45, № 3. С. 331–341.
- Миронов О.Г. Биологические ресурсы моря и нефтяное загрязнение. М.: Пищ. пром-сть, 1972. 105 с.
- Михайлова Л.В. Действие водорастворимой фракции Усть-Балыкской нефти на ранний онтогенез стерляди *Acipenser ruthenus* // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27, № 3. С. 77–86.
- Моисеев Т.И. Оценка экологической опасности в условиях загрязнения вод металлами // Водн. ресурсы. 1999. Т. 26, № 2. С. 186–197.
- Москаленко Б.К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Тюмень: Тюм. кн. изд-во, 1958. 250 с.
- Москаленко Б.К. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищ. пром-сть, 1971. 181 с.
- Муляк В.В., Иванов В.Г. Комплексные решения проблем ликвидации зоны экологического бедствия в Усинском районе Республики Коми // Экологические работы на место-

рождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. докл. III науч.-практ. конф., г. Ухта, 6–9 сентября 2004 г. Сыктывкар, 2004. С. 24–29.

Муравьев А.Г. Руководство по определению показателей качества воды полевыми методами. СПб.: Кримас+, 2004. 248 с.

Нельсон-Смит А. Нефть и экология моря. М.: Прогресс, 1977. 302 с.

Никаноров А.М., Брызгалов В.А. Пресноводные экосистемы в импактных районах России. Ростов н/Д: НОК, 2006. 275 с.

Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 182 с.

Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.И., Пикулева В.А. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: Изд-во МОИП, 1947. Вып. 6 (21). 224 с.

Новиков П.И. О нахождении сигов балтийскоморского происхождения в западной части бассейна Белого моря // Изв. Карело-Финского фил. АН СССР. Петрозаводск, 1951. № 1. С. 89–91.

Новоселов А.П. Морфоэкологическая изменчивость печорской пеляди при акклиматизации ее в водоемах Северо-Запада СССР: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.

Новоселов А.П. Распространение сиговых рыб в озерах Архангельской области // Биологические проблемы Севера // Современные проблемы сиговых рыб. Владивосток: ИБПС ДВО АН СССР, 1991. Ч. 1. С. 23–37.

Новоселов А.П. Результаты воздействия нефтяного загрязнения на печорских сиговых рыб // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. IV науч.-практ. конф., г. Ухта, 11–15 сентября 2006 г. Сыктывкар, 2006. С. 183–188.

Новоселов А.П., Решетников Ю.С. Пелядь в новых местах обитания // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 78–114.

Новоселов А.П., Студенов И.И., Зеленков В.М. Пути управления рыбными ресурсами печорского бассейна // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. IV науч.-практ. конф., г. Усинск. Сыктывкар, 2006. С. 189–194.

Новоселов А.П., Чуксина Н.А. Распределение на местах нагула и особенности биологии омуля *Coregonus autumnalis* юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, № 6. С. 767–776.

Носков А.С. Рыпушка Рыбинского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Моск. ун-т, 1956. 21 с.

Оберман Н.Г., Шеслер И.Г., Рубцов А.И. Экогеология Республики Коми и восточной части Ненецкого автономного округа. Сыктывкар: Пролог Плюс, 2004. 256 с.

Овчинникова А.И. Давление воздуха и ветер // Атлас Коми АССР. М.: Изд-во ГУГК Госгеолкома СССР, 1964а. С. 24–25.

Овчинникова А.И. Продолжительность периодов со среднесуточной температурой воздуха // Атлас Коми АССР. М.: Изд-во ГУГК Госгеолкома СССР, 1964б. С. 21.

Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л.: Гидрометеондат, 1977. 510 с.

Остроумов Н.А. Материалы по рыбам Печоры // Тр. Карел. отд-ния ВНИОРХ. Петрозаводск: ВНИОРХ, 1951. Т. 3. С. 307–321.

Остроумов Н.А. Рыбы // Зверева О.С., Кучина Е.С., Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения р. Печоры. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 61–117.

Отчет по проекту «Экспериментальные работы по очистке донных отложений и воды озера Щучье от нефти, загрязненных в результате аварийных разливов (Усинский район, Республика Коми)» / ООО «Научно-техническое объединение «Приборсервис». Томск, 2004. 73 с.

Патин С.А. Нефть и экология континентального шельфа. М.: ВНИРО, 2001. 247 с.

Пертрукхина И.В., Ильинский В.В., Литвинова М.Ю. Определение скоростей биодеградации нефтяных углеводородов в воде литорали Кольского залива // Вестн. МГТУ. 2006. Т. 9, № 5. С. 828–832.

Пирожников П.Л. О формообразовании у сиговых (*Coregonidae*, Pisces) в связи с особенностями их расселения // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. Т. 3. С. 132–142.

Пирожников П.Л. Особенности расселения сиговых в реках Сибири и их происхождение // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 28–30.

Побегайло П.И. Роль донных организмов в процессе самоочищения водоемов, загрязненных сточными водами: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1955. 20 с.

Подеев И.А. Влияние добычи, транспортировки и переработки углеводородного сырья на природную среду Тимано-Печорской провинции // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. IV науч.-практ. конф., г. Усинск. Сыктывкар, 2006. С. 18–34.

Покровский В.В. Ряпушка озер Карело-Финской ССР // Петрозаводск: Изд-во Карело-Финской ССР, 1953. 124 с.

Покровский В.В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 100–114.

Пономарев В.И. Рыбы предгорных озер водосбора реки Пага (бассейн реки Лемва, Полярный Урал) // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2008. № 87. С. 96–100.

Пономарев В.И., Юркин О.М. Новые данные по ихтиофауне бассейна реки Уса // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1996. С. 78–85. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 148).

Потков В.К., Воробьев Д.С., Лукьянцева Л.В., Рузанова А.И. Особенности оценки экологического состояния рек в нефтепромысловых районах // Экологические, гуманитарные и спортивные аспекты подводной деятельности: матер. междунар. науч.-практ. конф. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1999. С. 106–109.

Попов А.К., Ерцев Г.Н., Конкин П.И., Маркарова М.Ю. Экологическая эффективность восстановительных работ на землях, загрязненных нефтепродуктами, в Усинском районе Республики Коми // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. III науч.-практ. конф., г. Ухта. Сыктывкар, 2004. С. 30–42.

Попов П.А. Оценка экологического состояния гидробионтов методами ихтиоиндикации. Новосибирск: Изд-во НГУ, 2002. 269 с.

Попова Э.И. Материалы к гидробиологии р. Колвы // Тр. Коми фил. АН СССР. 1959а. № 8. С. 69–83.

Попова Э.И. Сравнительная гидробиологическая характеристика рр. Колвы и Косью (бассейн р. Печоры) по исследованиям 1955–1956 гг. // Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутренних вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959б. С. 182–188.

Попова Э.И. Результаты гидробиологических исследований в системе притоков р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 136–175.

Потанова О.И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* (L.). Л.: Наука, 1978. 132 с.

Правдин И.Ф. Морфобиологическая классификация сигов (*Coregonus s. str.*) водоемов Белого моря (в пределах Карело-Финской ССР) // Изв. Карело-Финского фил. АН СССР. 1950. № 1. С. 98–133.

Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карельской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.

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

Протопопов Н.К. Естественное воспроизводство запасов печорского полупроходного сига-пыжьяна // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних вод Европейского Севера: Тез. докл. Сыктывкар, 1977. С. 108–109.

Протопопов Н.К. Прогнозирование вылова полупроходного сига-пыжьяна р. Печоры // Рыбн. хоз-во. 1978. № 1. С. 18–21.

Протопопов Н.К. Влияние промысла на биологическую структуру популяции полупроходного сига-пыжьяна реки Печоры // Лососевидные рыбы. Л.: Наука, 1983а. С. 340–343.

Протопопов Н.К. Морфологическая характеристика и структура популяции сига-пыжьяна реки Печоры // Биология и промысел рыб в разнотипных водоемах Северо-Запада. Л., 1983б. С. 103–127.

Разлившаяся в Ненецком автономном округе нефть попала в реку Колву // Усинская новь. 2003. 17 июля. С. 2.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Северный край. Л.: Гидрометеиздат, 1965. Т. 3. 612 с.

Решетников Ю.С. Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 5–12.

Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

Решетников Ю.С. Новый этап в морфологических исследованиях сиговых рыб // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1981. С. 7–10.

Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Решетников Ю.С., Вышегородцев А.А., Венглинский Ю.П. и др. Распространение пеляди. Естественный ареал // Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788): Систематика, морфология, экология, продуктивность / Ред. Ю.С. Решетников, И.С. Мухачев, Н.Л. Болотова и др. М.: Наука, 1989а. С. 9–22.

Решетников Ю.С., Козмин А.К., Новоселов А.П., Павлов А.Ф. Систематика и морфология пеляди. Морфологические признаки // Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788): Систематика, морфология, экология, продуктивность / Ред.: Ю.С. Решетников, И.С. Мухачев, Н.Л. Болотова и др. М.: Наука, 1989б. С. 51–73.

Романов В.И. Морфоэкологическая характеристика ряпушки из оз. Томмот (бассейн р. Хатанги) и некоторые дискуссионные вопросы систематики евразийских ряпушек // Сиб. экол. журн. 2000. № 3. С. 293–303.

Романов В.И. Рыбы России в системе мировой ихтиофауны: справ. пособие. Томск: Дельтаплан, 2010. 276 с.

Рузанова А.И. Сравнительная оценка методов биоиндикации загрязнения водоемов по донным сообществам // Чтения памяти Ю.А. Львова. Томск, 1995. С. 225–228.

Рузанова А.И., Воробьев Д.С. Трансформация донных сообществ в условиях нефтяного загрязнения // Экология пойм сибирских рек и Арктики / под ред. В.В. Зуева. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1999. С. 71–78.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.

Рымарь А.И. Эколого-гигиеническая оценка состояния почв в районах нефтедобычи // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. IV науч.-практ. конф., г. Усинск. Сыктывкар, 2006. С. 225–230.

Рябов Ф.П., Дыга А.К., Кириленко А.С. и др. Оценка качества воды индексом удельного биотического разнообразия // Самоочищение и биоиндикация загрязненных вод. М.: Наука, 1980. С. 227–231.

Семенченко В.П. Принципы и системы биоиндикации текучих вод. Минск: Орех, 2004. 125 с.

- Сендек Д.С. О видовой принадлежности ряпушки, обитающей в реке Печоре // Тр. ГосНИРОХ. 1998. Вып. 323. С. 191–199.
- Сидоров Г.П. О нересте сига в тундровых Вашуткинских озерах (бассейн р. Печора) // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 3. С. 442–447.
- Сидоров Г.П. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1974. 163 с.
- Сидоров Г.П. Биологическая характеристика и продукция рыб оз. Харбей // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1976. С. 73–94.
- Сидоров Г.П., Братцев А.А., Захаров А.Б. и др. Влияние горных разработок на лососевые реки Урала. Сыктывкар, 1989. 15 с. (Сер. препринтов «Науч. рекомендации народн. хоз-ву». Вып. 81).
- Сидоров Г.П., Братцев А.А., Захаров А.Б. Влияние техногенной эрозии долины на рыб р. Кожим // Биология атлантического лосося на Европейском Севере СССР. Сыктывкар, 1990. С. 134–144. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 114).
- Сидоров Г.П., Шубин Ю.П. Морфогенетическая характеристика сига, мигрирующего на нерест в р. Вымь (бас. Сев. Двинны) // Биология и биотехнология разведения сигов. СПб., 1983. С. 135–137.
- Скворцов И., Васильев Л. Рыбный промысел на Средней Печоре // Коми край. Усть-Сысольск, 1929. № 9 (67). С. 20–29.
- Скрябин А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 229 с.
- Соловкина Л.Н. Материалы по ихтиофауне р. Усы // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1956. № 4. С. 132–141.
- Соловкина Л.Н. Некоторые данные о сигах р. Усы в период нереста // Вопр. ихтиологии. 1959. Вып. 13. С. 59–70.
- Соловкина Л.Н. Особенности ихтиофауны р. Усы в связи с его четвертичной историей // Тр. Коми фил. АН СССР. 1960. № 9. С. 118–137.
- Соловкина Л.Н. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 88–135.
- Соловкина Л.Н. Рост и питание рыб Вашуткиных озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, 1966. С. 137–163.
- Соловкина Л.Н. Промысловые рыбы и рыбопродуктивность рек Печоры и Вычегды // О влиянии переброски стока северных рек в бассейн Каспия на народное хозяйство Коми АССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1967. С. 104–125.
- Соловкина Л.Н. Обоснование ихтиогеографических границ и районов Европейского Северо-Востока СССР // Изв. Коми филиала Географ. общ-ва СССР. 1969. Т. 2, № 2. С. 79–84.
- Соловкина Л.Н. О нижних единицах зоогеографического районирования // Изв. ВГО. 1974а. Т. 106, вып. 2. С. 159–164.
- Соловкина Л.Н. Ряпушка *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна Печоры // Вопр. ихтиологии. 1974б. Т. 14, вып. 5. С. 769–781.
- Соловкина Л.Н. Рыбы и рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми книжн. изд-во, 1975. 168 с.
- Соловкина Л.Н., Сидоров Г.П. К биологии промысловых рыб и рыбохозяйственному освоению тундровых Вашуткиных озер // Изв. Коми фил. ВГО. 1965. Вып. 10. С. 131–136.
- Соловкина Л.Н., Сидоров Г.П. Биологическая характеристика промысловых рыб Средней Печоры // Тр. Коми фил. АН СССР. 1971. № 22. С. 118–137.
- Состояние экологической обстановки в районах деятельности предприятий ОАО НК «Коми ТЭК» (1996 г.) // Информационный сб. Вып. V / Управление «Экология» ОАО НК «Коми ТЭК». Ухта, 1997. С. 171.
- Станкевич Е.Ф. Об истории развития гидрографической сети северо-востока европейской части СССР // Докл. АН СССР. 1956. Т. 109, № 1.
- Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. М.: Изд. МГУ, 1962. Т. 1. 444 с.

Туманов М.Д. О наличии жилых форм сиговых рыб в р. Колве // Тез. докл. III молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 1997. С. 98.

Туманов М.Д. Видовой статус ряпушки бассейна р. Уса по данным морфологического анализа // Тез. докл. V молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 1998. С. 193–194.

Туманов М.Д. Меристические признаки полупроходного и речного сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin)) бассейна р. Печора // Тез. докл. VI молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 1999а. С. 103.

Туманов М.Д. Морфологические отличия полупроходной и речной форм ряпушки *Coregonus albula* (L.) бассейна р. Печора // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: матер. II Междунар. конф. Петрозаводск, 1999б. С. 304–305.

Туманов М.Д. Анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков ряпушки бассейна р. Уса // Актуальные проблемы биологии и экологии: матер. VI молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2002а. С. 92–95.

Туманов М.Д. Возрастной и половой состав исследовательских уловов сига *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) в периоды летнего нагула и нереста в нижнем течении р. Уса // Разнообразие и управление ресурсами животного мира в условиях хозяйственного освоения Европейского Севера: матер. междунар. конф. Сыктывкар, 2002б. С. 48.

Туманов М.Д. Особенности морфологии, темпа роста и возрастной структуры полупроходной и речной форм ряпушки *Coregonus albula* (L.) бассейна р. Печора // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2002в. С. 137–144. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 170).

Туманов М.Д. Изменчивость морфологических признаков туводной нельмы *Stenodus leucichthys nelma* pp. Уса и Колва // Актуальные проблемы биологии и экологии: тез. докл. VII молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2003. С. 107–108.

Туманов М.Д. Размерно-возрастной состав и распределение сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gm.) в нижнем течении р. Уса в периоды летнего нагула и нереста // Миграции животных на Европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 2004а. С. 167–172. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН, № 175).

Туманов М.Д. Некоторые данные о летней нагульной и нерестовой миграции туводной ряпушки в нижнем течении р. Уса // Актуальные проблемы биологии и экологии: матер. IX молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2004б. С. 297–299.

Туманов М.Д. Формирование гибридных форм европейской и сибирской ряпушки в водоемах бассейна р. Печоры в связи с позднечетвертичной историей региона // Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента: Информац. матер. 14-й науч. конф. Сыктывкар, 2005. С. 138–141.

Туманов М.Д. Позднечетвертичная история формирования туводной формы печорской ряпушки // Биологические аспекты рационального использования и охрана водоемов Сибири: матер. Всерос. конф. Томск, 2007. С. 271–273.

Туманов М.Д. Морфоэкологическая характеристика рыб нижнего течения р. Усы в условиях техногенного загрязнения (на примере сиговых, Coregonidae): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2010. 23 с.

Туманов М.Д., Мартынов В.Г. Изменения на уровне популяции и сообщества у рыб р. Колва в условиях нефтяного загрязнения // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки: тез. докл. междунар. науч. конф., г. Мурманск, 10–12 марта 2010 г. Апатиты, 2010. С. 211–213.

Туманов М.Д., Шубин Ю.П. Оценка экологической ситуации в бассейне р. Усы (приток Печоры I порядка) после аварии нефтепровода по данным анализа флуктуирующей асимметрии // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: матер. II Междунар. конф. Петрозаводск, 1999. С. 64–65.

Урбах В.Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.

Устогов А.Ф. Эколого-морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Valenciennis) бассейна реки Енисей // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 5(76). С. 813–826.

Фальковская Л.Н., Каминский В.С., Пааль Л.П. и др. Основы прогнозирования качества поверхностных вод. М.: Наука, 1982. 184 с.

Фефилова Е.Б., Лоскутова О.А., Соколова О.А. Влияние гидротехнических сооружений на развитие водных беспозвоночных в малых водотоках бассейна реки Колвы // Экология северных территорий России. Проблемы, прогноз ситуации, пути развития, решения: матер. междунар. конф. Архангельск, 2002. Т. 1. С. 851–856.

Филенко Р.А. Средний годовой сток и водоносность рек // Атлас Коми АССР. М.: Изд-во ГУГК Госгеолкома СССР, 1964. С. 33–36.

Хейсин Е.М. Краткий определитель пресноводной фауны. М.: Учпедгиз, 1962. 148 с.

Хохлова Л.Г. Сток химических веществ р. Печоры. Сыктывкар, 1986. 24 с. (Сер. Науч. докл. Коми науч. центр. Урал. отд-ние РАН).

Хохлова Л.Г. Оценка состояния поверхностных вод бассейна р. Печоры // Вода: экология и технология: матер. I Междунар. конгресса, г. Москва, 6–9 сентября 1994 г. М., 1994а. Т. 1. С. 312–319.

Хохлова Л.Г. Оценка качества воды водоемов Воркутинского промышленного комплекса. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 1994б. Вып. 34. 24 с.

Цветкова Л.И. О роли тубицид в кислородном балансе водоемов // Водные малоцикловые черви (систематика, экология, исследования фауны СССР): тр. ВГБО. М.: Наука, 1972. Т. 17. С. 118–125.

Черешнев И.А. Систематическое положение гольцов рода *Salvenius* беринговоморского побережья Чукотского полуострова // Биология моря. 1978. № 1. С. 36–46.

Черешнев И.А. Популяционная структура чира и обыкновенного валька Северо-Востока Азии // Современные проблемы сиговых рыб. Ч. 1. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 38–49.

Чернов Г.А. Новые данные по четвертичной истории Большеземельской тундры // Бюл. КЧ АН СССР. М., 1947. № 9. С. 70–76.

Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 162 с.

Шапошникова Г.Х. Сравнительная характеристика нельмы и белорыбицы // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7, вып. 2. С. 225–239.

Шапошникова Г.Х. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1968. Т. 46. С. 207–256.

Шапошникова Г.Х. Сиг-пьяжья *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* // Зоогеография и систематика рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 54–67

Шапошникова Г.Х. История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 78–86.

Шубин Ю.П., Челпанова Т.И., Ефимцева Э.А., Шубин П.Н. Генетическая дифференциация жилой и полупроходной форм сига-пьяжья *Coregonus lavaretus pidschian* // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 5. С. 634–638.

Шубин П.Н., Захаров А.Б. Гибридизация европейского *Thymallus thymallus* (L.) и сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas) хариусов (Thymallidae) в зоне вторичного контакта видов // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 3. С. 502–504.

Шубин Ю.П., Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б. Экологическая эффективность реабилитационных мероприятий по очистке ручьев от нефти // Тез. докл. междунар. науч.-технич. конф. «Экологические проблемы промышленных регионов». Екатеринбург, 2000. С. 139–140.

Шубин Ю.П., Туманов М.Д., Захаров А.Б. Динамика численности разных видов рыб на загрязненном нефтью приустьевом участке реки Колва // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар, 2003. С. 98.

Шубин Ю.П., Таскаев А.И., Туманов М.Д., Захаров А.Б. Рыбные ресурсы и их искусственное воспроизводство в зоне дислокации объектов нефтяной и газовой промышленности // Матер. докл. III науч.-практ. конф. «Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы». Сыктывкар, 2004. С. 127–132.

Шубина В.Н., Лоскутова О.А. Влияние горных разработок на бентос // Влияние разработки россыпных месторождений Приполярного Урала на природную среду. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1994. С. 112–120.

Юдахин Ф.Н., Губайдуллин М.Г., Коробов В.Б. Экологические проблемы освоения нефтяных месторождений севера Тимано-Печорской провинции. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 314 с.

Юдин Ю.П. Геоботаническое районирование // Производительные силы Коми АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 3, ч. 1. С. 323–360.

Юшкин Н.П. Состояние и перспективы нефтегазопосности Тимано-Печорской провинции в связи с решением глобальных сырьевых и геологических проблем // Экологические работы на месторождениях нефти Тимано-Печорской провинции. Состояние и перспективы: матер. докл. III науч.-практ. конф., г. Ухта, 6–9 сентября 2004 г. Сыктывкар, 2004. С. 69–74.

Alsterberg G. Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden. Lund-Leipzig, 1922. Avd. 2, Bd 18, № 1. 175 S.

Astakhov V. Middle Pleistocene glaciations of the Russian North // Quaternary Sci. Rev. 2004. Vol. 23 (11–13). P. 1285–1311.

Astakhov V.I. Evidence of Late Pleistocene ice-dammed lakes in West Siberia // Boreas. 2006. Vol. 35. P. 607–621.

Borisov V.I., Baranov A.S., Valetsky A.V. et al. Developmental stability of the mink *Mustela vison* under the impact of PCB // Ibid. 1997. Suppl. 4. P. 17–26.

Flower J.A. Control of vertebral number in teleosts is an embryological problem // Q. Rev. Biol. 1970. № 45. P. 148–167.

Ihssen P.E., Booke H.E., Casselman J.M. et al. Stock identification: materials and methods // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981a. Vol. 38, № 12. P. 1838–1855.

Ihssen P.E., Evans D.O., Christie W.J. et al. Life history, morphology, and electrophoretic characteristics of five allopatric stocks of lake whitefish (*Coregonus chupeaformis*) in the Great Lakes region // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981b. Vol. 38, № 12. P. 1790–1807.

Carls M.G., Marty G.D., Hose J.E. Synthesis of the toxicological impacts of the Exxon Valdez oil spill on Pacific herring (*Clupea pallasii*) in Prince William Sound, Alaska, U.S.A. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. Vol. 59. P. 153–172.

Lindsey C.C. Stocks are chameleons: plasticity in gill rakers of coregonid fishes // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol. 38, № 12. P. 1497–1506.

Lindsey C.C. The relevance of systematic and nomenclature of coregonid management // Finnish Fish. Res. 1988. № 9. P. 1–10.

Lindsey C.C., Arnason A.N. A model for responses of vertebral numbers in fish to environmental influences during development // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol. 38, № 12. P. 334–347.

Lushnikov S.V., Vorobyov D.S., Fadeev V.N. Remediation of Lake severely by oil spills: pilot project in Komi Republic (Russia) // Abstract book SETAC Europe 15th Annual Meeting, 22–26 May 2005, Lille, France. SETAC Pres, 2005. P. 334.

Lushnikov S.V., Frank Y.A., Vorobyov D.S. Oil decontamination of bottom sediments experimental work results // Earth Sci. Res. J. 2006. Vol. 10, № 1. P. 35–40.

Maitland P.S. Freshwater fishes of Britain and Europe. London, 1977. P. 32–44.

Mangerud J., Svendsen J.I., Astakhov V.I. Age and extent of the Barents and Kara Sea ice sheets in Northern Russia // *Boreas*. 1999. Vol. 28 (1). P. 46–80.

Mangerud J., Astakhov V.I., Murra, A. & Svendsen J.-I. The chronology of a large ice-dammed lake and the Barents Kara Ice Sheet advances, Northern Russia // *Global and Planetary Change*. 2001a. № 31. P. 319–334.

Mangerud J., Astakhov V., Jakobsson M. & Svendsen J.I. Huge Ice-Age lakes in Russia // *J. of Quaternary Science*. 2001b. № 16. P. 773–777.

Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H. et al. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // *Quaternary Sci. Rev.* 2004. Vol. 23 (11–13). P. 1313–1332.

Mann H. Der Fisch als Indikator für die Wasserqualität // *Zbl. Bakteriol.* 1980. Vol. 172, № 1–3. P. 114–121.

Maslennikova O., Mangerud J. Where was the outlet of the ice-dammed Lake Komi, northern European Russia // *Global and Planetary Change*. 2001. № 31. P. 335–343.

Munkittrick K., Dixon D. A holistic approach to ecosystem health assessment using fish population characteristics // *Hydrobiology*. 1989. Vol. 188/189. P. 123–135.

McPhail J.D., Lindsey C.C. Freshwater fishes of northwestern Canada and Alaska // *Bull. Fish. Res. Board Canada*. 1970. № 173. P. 1–381.

Nikolsky G.V., Reshetnikov Yu.S. Systematics of Coregonid fishes in the USSR: intraspecific variability and difficulties in taxonomy // *Biology of Coregonid fishes*. Winnipeg: Univ. Manitoba Press. 1970. P. 251–266.

Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1986. Vol. 17. P. 391–421.

Petroleum in the Marine Environment // National Academy of Science. Washington, 1975. P. 175–210.

Rice S.D., Short J.W., Karinen J.F. Comparative oil toxicity and comparative animal sensitivity // *Fate and Effects of Petroleum Hydrocarbons in Marine Ecosystems and Organisms*. N.Y.: Pergamon Press, 1977. P. 78–94.

Scott W.B., Grossman E.G. Freshwater fishes of Canada // *Fish. Res. Board Canada*. Ottawa. Bull. 184. 1973. 996 p.

Svendsen J.I., Astakhov V.I., Bolshiyakov D.Yu. et al. Maximum extent of the Eurasian ice sheets in the Barents and Kara Sea region during the Weichselian // *Boreas*. 1999. № 28. P. 234–242.

Svendsen J.I., Alexanderson H., Astakhov V.I. et al. Late Quaternary ice sheet history of Northern Eurasia // *Quaternary Sci. Rev.* 2004. Vol. 23 (11–13). P. 1229–1271.

Valentine D.W., Soule M.E., Samollow P. Asymmetry in fishes: a possible statistical indicator of environmental stress // *Fishery Bulletin*. 1973. № 71. P. 921–926.

Zackarov V.M., Graham J.H. (eds). Developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fennica*. 1992. Vol. 191. 200 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Пластические и меристические показатели ряпушки

Признак	Колва туводная, n=106, возраст 1+ - 3+, n(♀)=51; n(♂)=55		Уса				Печора Полупроходная n=41, возраст 2+ - 5+, n(♀)=19; n(♂)=22	
			Туводная, n=69, возраст 1+ - 3+, n(♀)=38; n(♂)=31		Полупроходная, n=153, возраст 2+ - 5+, n(♀)=78; n(♂)=75			
	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim
АС, мм	136,77±1,31	104-185	154,63±0,62	142-157	172,74±1,19	153-220	170,07±2,05	156-225
В % к длине головы								
<i>aO</i>	24,64±0,14	22,2-27,1	24,97±0,14	23,2-27,7	23,95±0,08	22,7-26,8	24,03±0,11	23,3-25,7
<i>O</i>	27,18±0,1	25,1-29,2	27,42±0,09	26,4-29,3	25,97±0,1	24,3-29,7	26,06±0,16	24,4-29,3
<i>pO</i>	50,33±0,21	46,7-56,3	50,64±0,25	47,2-54,7	48,88±0,18	42,4-53,8	49,36±0,27	47,2-53,3
	63,41±0,15	61,6-67,4	63,69±0,11	62,3-66,4	61,87±0,14	59,2-66,5	60,79±0,28	58,2-65,4
<i>m</i>	11,26±0,11	9,3-13,7	11,07±0,11	9,4-12,3	10,59±0,06	9,7-12,1	10,82±0,11	10,7-12,5
<i>lm</i>	31,25±0,15	28,3-35,4	31,97±0,43	26,2-38,7	30,89±0,22	26,2-37,8	30,05±0,42	26,2-36,2
<i>f</i>	26,06±0,22	23,6-30,6	25,01±0,20	23,3-28,4	25,24±0,12	21,7-29,2	25,97±0,22	23,7-29,7
<i>ld</i>	41,71±0,18	38,1-46,1	42,26±0,22	39,2-45,7	39,57±0,13	36,4-43,8	39,26±0,27	37,4-43,2
В % к длине тела АС								
<i>C</i>	22,02±0,09	20,7-24,5	21,53±0,13	20,6-24,2	19,54±0,06	18,3-21,6	19,28±0,16	18,6-21,5
<i>H</i>	19,09±0,12	17,4-21,3	18,78±0,20	15,3-21,6	17,71±0,13	15,6-22,7	18,08±0,25	16,9-23,6
<i>h</i>	7,00±0,06	6,8-9,4	7,08±0,09	6,3-8,5	6,85±0,05	6,3-8,5	6,97±0,10	6,5-8,5

<i>Ad</i>	42,63±0,14	40,2-45,5	42,17±0,18	39,5-45,6	40,97±0,13	37,9-43,6	41,24±0,17	38,9-43,7
<i>pD</i>	42,14±0,13	40,2-44,6	41,96±0,11	39,3-43,7	44,42±0,13	39,7-47,1	44,18±0,24	42,6-47,5
<i>aV</i>	44,30±0,14	42,8-47,7	44,88±0,16	42,2-47,6	44,55±0,14	41,4-48,5	44,85±0,25	42,3-47,3
<i>pV</i>	25,87±0,18	24,3-29,4	25,82±0,14	24,3-28,5	26,67±0,15	23,7-31,7	26,87±0,25	24,4-30,5
<i>VА</i>	22,75±0,19	20,8-26,6	22,51±0,18	20,7-25,6	25,55±0,14	21,6-28,1	25,38±0,24	22,9-28,3
<i>aA</i>	67,78±0,16	65,9-71,1	67,97±0,22	65,2-72,7	68,21±0,16	65,3-72,6	68,62±0,30	65,2-73,7
<i>pA</i>	12,71±0,1	11,1-15,7	13,26±0,10	12,3-15,2	13,32±0,07	12,2-15,2	13,65±0,14	12,5-15,5
<i>hD</i>	17,16±0,07	16,6-18,4	17,79±0,12	16,5-19,3	15,82±0,12	13,6-19,3	15,71±0,17	14,5-18,7
<i>ID</i>	11,32±0,08	10,3-13,6	10,51±0,10	9,3-12,1	10,88±0,08	9,3-13,1	10,65±0,15	9,5-13,5
<i>hA</i>	11,91±0,08	10,6-13,1	12,08±0,11	10,2-14,2	10,77±0,11	8,6-13,6	11,09±0,17	9,6-13,3
<i>IA</i>	12,62±0,09	11,3-14,4	12,47±0,09	12,3-14,4	12,39±0,07	10,3-14,2	12,53±0,12	11,3-14,3
	15,98±0,09	15,2-18,7	15,17±0,16	13,2-17,2	15,87±0,06	14,2-18,7	16,13±0,14	15,4-18,7
<i>IV</i>	16,16±0,09	15,3-18,7	16±0,11	14,6-17,4	16,00±0,06	14,3-18,7	15,82±0,17	14,2-18,2
Меристические показатели								
<i>ID</i>	3,58±0,05	3-4	3,63±0,06	3-4	3,7±0,05	3-5	3,54±0,08	3-4
<i>IID</i>	9,29±0,07	8-11	9,31±0,09	8-11	9,22±0,06	8-10	9,34±0,10	8-10
<i>IA</i>	3,76±0,04	3-4	3,69±0,05	3-4	3,69±0,04	3-4	3,78±0,07	3-4
<i>IIA</i>	11,82±0,09	10-13	11,78±0,13	10-14	11,55±0,07	10-13	11,49±0,12	10-13
<i>Pn</i>	14,06±0,07	12-15	14,24±0,07	13-15	14,15±0,07	12-16	14,49±0,11	12-16
<i>Vn</i>	10,32±0,05	9-11	10,00±0,06	9-11	10,26±0,04	9-11	10,25±0,08	9-11
<i>Sp. br</i>	41,59±0,19	36-47	41,85±0,18	37-47	42,86±0,16	37-47	43,37±0,35	37-47
<i>ll.n</i>	70,85±0,31	65-78	70,42±0,34	65-76	72,01±0,26	65-81	72,10±0,69	66-80
<i>Vt</i>	58,2±0,13	54-61	58,24±0,13	55-61	58,44±0,1	55-61	58,63±0,21	56-61

Пластические и меристические признаки сига бассейна р. Печоры

Признак	Колва Туводный, n=110, возраст 2+ - 3+, n(♀)=45; n(♂)=65		Уса				Печора Полупроходной *, n=48, возраст 4+ - 8+, n(♀)=17; n(♂)=31	
	M±m	lim	Неповозрелый, n=114, возраст 2+ - 3+, n(♀)=51; n(♂)=63		Половозрелый, n=60, возраст 5+ - 8+, n(♀)=28; n(♂)=32		M±m	lim
			M±m	lim	M±m	lim		
АС, мм	211,9±2,1	168-250	218,42±1,4	180-253	336,23±1,92	287-389	359,08±5,24	264-416
В % к длине головы								
<i>aO</i>	24,4±0,13	22,2-27,1	24,67±0,15	21,2-28,7	28,1±0,26	24,7-31,8	25,98±0,29	23,3-30,7
<i>O</i>	26,31±0,11	23,1-29,2	26,61±0,12	22,4-30,3	21,2±0,13	20,3-24,7	21,64±0,19	20,4-25,3
<i>pO</i>	51,42±0,30	46,7-58,3	52,01±0,33	45,2-58,7	52,77±0,29	48,4-58,8	52,53±0,28	47,2-57,3
<i>hC</i>	63,38±0,34	56,6-72,4	63,7±0,31	58,3-72,4	71,00±0,48	63,2-79,5	72,59±0,48	67,2-80,4
<i>m</i>	10,20±0,11	7,3-12,7	10,45±0,08	8,4-12,3	9,78±0,14	8,7-12,1	10,33±0,13	8,7-12,5
<i>lm</i>	25,40±0,18	22,3-30,4	25,61±0,18	20,2-30,7	24,72±0,19	20,2-28,8	25,19±0,22	22,2-28,2
<i>f</i>	27,67±0,19	24,6-31,6	27,23±0,19	22,3-31,4	28,53±0,23	26,7-33,2	29,84±0,28	26,7-34,7
<i>ld</i>	38,00±0,22	32,1-42,1	37,72±0,23	32,2-43,7	36,05±0,28	32,4-40,8	34,84±0,23	32,4-39,2
<i>ha</i>	10,54±0,12	8,3-13,5	10,67±0,14	8,2-15,4	12,62±0,18	10,4-16,5	12,90±0,15	11,2-16,2
<i>la</i>	13,53±0,15	11,7-16,6	13,51±0,18	10,3-16,7	10,5±0,16	8,2-12,1	11,07±0,18	8,3-13,5

В % к длине тела АС

<i>C</i>	19,87±0,15	17,7-22,5	19,69±0,14	17,6-22,2	18,22±0,15	15,3-20,6	17,52±0,14	15,6-19,5
<i>H</i>	20,42±0,11	18,4-22,3	19,91±0,10	18,3-22,6	23,05±0,20	20,6-26,7	24,09±0,24	21,9-28,6
<i>h</i>	7,07±0,06	6,8-8,4	6,95±0,05	6,3-8,5	7,42±0,08	6,3-8,5	7,36±0,10	6,5-9,5
<i>Ad</i>	41,77±0,14	39,2-46,5	41,8±0,17	38,5-47,6	43,02±0,20	40,9-46,6	42,12±0,21	38,9-45,7
<i>pD</i>	42,65±0,17	39,2-48,6	42,17±0,16	39,3-47,7	41,08±0,17	38,7-43,1	42,45±0,25	38,6-45,5
<i>aV</i>	45,73±0,19	42,8-50,7	45,84±0,20	42,2-50,6	45,92±0,23	42,4-49,5	47,07±0,23	43,3-50,3
<i>pV</i>	27,85±0,14	25,3-31,4	27,59±0,18	24,3-31,5	28,13±0,23	25,7-31,7	28,78±0,22	25,4-32,5
<i>VA</i>	25,8±0,11	24,8-28,6	25,48±0,10	24,7-28,6	26,13±0,21	24,6-29,1	25,83±0,22	23,9-29,3
<i>aA</i>	69,74±0,18	66,9-75,1	70,07±0,20	66,2-75,7	72,07±0,35	69,3-78,6	71,38±0,28	68,2-76,7

Меристические признаки

<i>ID</i>	4,13±0,05	3-5	4,16±0,05	3-5	4,2±0,05	3-5	4,05±0,05	3-5
<i>IID</i>	11,54±0,09	10-13	11,48±0,09	10-13	11,3±0,09	10-13	11,03±0,09	10-13
<i>IA</i>	3,92±0,03	3-4	3,88±0,03	3-4	3,85±0,03	3-4	3,81±0,05	3-4
<i>IIA</i>	12,65±0,08	11-14	12,70±0,08	11-14	12,43±0,08	11-14	12,69±0,09	11-14
<i>Pn</i>	14,69±0,04	14-15	14,73±0,04	14-15	14,75±0,04	14-15	14,93±0,03	14-15
<i>Vn</i>	10,80±0,04	10-11	10,89±0,03	10-11	10,88±0,04	10-11	10,78±0,06	10-11
<i>Sp. br.</i>	22,00±0,13	19-25	22,40±0,12	19-25	22,23±0,13	19-25	22,72±0,24	19-26
<i>ll</i>	86,40±0,37	77-95	86,11±0,23	77-92	86,22±0,37	81-92	86,93±0,47	78-94
<i>Vt</i>	60,17±0,10	59-63	60,18±0,09	59-63	59,94±0,10	59-62	60,65±0,13	59-63

Примечание. * - для меристических признаков: n = 58; возраст 2+ - 9+.

Таблица 3

Меристические признаки пеляди бассейна р. Печоры

Признаки	Уса				Печора, n=100 (Новоселов, Решетников, 1988)	
	Неполовозрелая, n=26, возраст 2+ - 3+, n (♀)=8, n (♂)=16		Половозрелая, n=38, возраст 3+ - 4+, n (♀)=22, n (♂)=16			
	M± m	lim	M± m	lim	M± m	lim
<i>ID</i>	3,85±0,07	3-4	3,87±0,06	3-4	3,4±0,05	3-4
<i>IID</i>	9,35±0,10	9-10	9,55±0,09	9-11	10,9±0,06	10-12
<i>IA</i>	3,50±0,10	3-4	3,39±0,08	3-4	3,10±0,03	3-4
<i>IIA</i>	12,96±0,16	12-15	13,24±0,16	12-15	14,5±0,05	13-16
<i>P</i>	14,92±0,13	14-16	14,86±0,10	14-16	14,9±0,05	14-16
<i>V</i>	11,16±0,07	11-12	11,14±0,06	11-12	10,2±0,04	10-12
<i>Sp. br.</i>	58,23±0,62	52-63	59,68±0,26	54-64	56,9±0,41	49-63
<i>II</i>	87,04±0,60	82-94	86,58±0,49	81-94	87,4±0,38	77-94
<i>Vt</i>	58,90±0,28	57-62	59,33±0,28	57-63	-	-

Примечание. Прочерк обозначает отсутствие данных.

Таблица 4

**Биологические показатели полупроходной ряпушки р. Усы
по данным осенних контрольных уловов**

Воз- раст	n, %	Самок, %	Длина АС, мм		Масса, г	
			M±m	lim	M±m	lim
1995 г.						
2+	5 (17)	40	174,0±8,2	150-192	45,4±5,8	32-59
3+	8 (28)	75	194,9±4,6	179-215	64,9±5,7	46-96
4+	12 (41)	75	206,8±3,8	172-221	77,9±4,4	41-103
5+	4 (14)	100	223,0±9,5	208-249	104,5±17,1	74-153
Всего	29 (100)	72	200,1±3,8	150-249	72,4±4,6	32-153
1997 г.						
2+	6 (15)	25	159,8±0,8	159-162	33,8±1,8	32-39
3+	29 (73)	63	170,4±1,2	159-176	39,5±1,1	30-49
4+	5 (12)	67	192,7±7,3	178-200	62,7±9,8	44-77
Всего	40 (100)	58	171,6±2,1	159-200	41,5±2,0	32-77
1998 г.						
2+	4 (10)	0	164,5±2,9	159-170	39,0±1,3	36-42
3+	31 (77)	41	180,0±1,3	164-190	52,6±1,8	33-74
4+	5 (13)	100	206,4±4,4	195-220	79,4±7,1	60-103
Всего	40 (100)	43	181,8±2,0	159-220	54,6±2,3	36-103
2000 г.						
2+	8 (19)	50	166,0±6,1	155-177	45,1±6,3	34-56
3+	22 (52)	55	183,3±4,0	163-200	61,7±4,6	42-82
4+	8 (19)	50	200,3±3,2	194-208	78,1±7,5	65-92
5+	4 (10)	100	229,5±9,5	220-239	147,8±2,8	145-151
Всего	42 (100)	57	187,6±4,6	155-239	69,9±6,7	34-151
2001 г.						
2+	6 (10)	50	169,0±2,4	160-178	42,4±3,0	31-55
3+	13 (21)	58	182,4±2,6	165-205	51,3±3,2	31-97
4+	42 (68)	100	211,3±1,9	209-215	82,7±6,0	71-91
5+	1 (1)	100		239		125
Всего	62 (100)	61	201,6±2,9	160-239	72,9±3,4	31-125
2002 г.						
2+	9 (19)	57	160,9±2,0	152-165	33,3±1,5	28-40
3+	37 (76)	68	177,3±1,2	170-190	45,4±1,3	35-62
4+	2 (5)	100	209,7±0,3	209-210	82,0±5,6	71-89
Всего	48 (100)	68	175,6±2,1	152-210	44,7±2,2	28-89
Все годы						
2+	38(15)	42	165,2±1,1	150-192	39,5±1,1	31-40
3+	140(54)	58	178,9±1,0	159-215	50,0±1,2	30-97
4+	74(28)	87	207,8±2,1	172-220	79,8±2,7	41-103
5+	9(3)	100	227,7±6,4	208-249	126,0±13	74-153
Всего	261(100)	66	186,8±1,3	150-249	59,6±1,5	31-153

Примечание. Орудие лова – тягловый невод длиной 150 м с ячеей в приводе 18 мм.

Таблица 5

Биологические показатели туводной ряпушки р. Усы из летних контрольных уловов

Возраст	n, %	Половозрелые, %	Самок, %	Длина АС, мм		Масса, г	
				M±m	lim	M±m	lim
1997 г.							
1+	4 (10)	0	25	94,0±3,0	89–101	17,3±1,7	14–21
2+	8 (21)	13	50	113,3±2,2	107–123	19,5±0,2	19–20
3+	13 (33)	69	31	150,2±3,7	125–172	37,7±3,6	21–53
4+	14 (36)	100	64	175,9±3,0	161–191	56,1±3,8	43–77
Всего	39(100)	62	46	146,1±4,9	89–191	38,5±3,0	14–77
1998 г.							
1+	2 (7)	0	50	108,0±10,0	98; 118	18,0±3,0	15; 21
2+	6 (18)	40	40	118,0±4,7	105–133	19,4±0,2	22–32
3+	11 (36)	50	40	148,0±4,2	126–164	36,0±4,5	21–53
4+	12 (39)	100	55	173,6±3,2	159–191	55,2±4,6	42–78
Всего	31 (100)	65	48	149,5±4,5	105–191	39,1±3,4	22–78
2000 г.							
2+	3 (10)	33	67	112,7±1,9	109–115	19,7±0,3	19–20
3+	14 (46)	29	57	157,9±2,9	137–170	40,9±2,6	31–59
4+	11 (37)	100	73	179,4±3,2	162–200	59,5±4,2	43–83
5+	2 (7)	100	100	212,5±7,5	205; 220	100,0±15,0	85; 115
Всего	30 (100)	60	67	164,9±4,6	109–220	49,5±4,0	19–115
Все годы							
1+	6 (6)	0	33	98,7±4,8	89–118	17,5±1,4	14–21
2+	17 (17)	24	47	114,9±1,9	105–133	19,5±0,1	19–32
3+	38 (38)	40	42	152,5±2,1	125–172	38,4±2,0	21–59
4+	37 (37)	100	65	176,2±1,8	159–200	56,8±2,4	22–83
5+	2 (2)	100	100	212,5±7,5	205; 220	100,0±15,0	85; 115
Всего	100 (100)	58	52	152,8±2,9	89–220	42,0±2,1	14–115

Примечание. Орудие лова – тягловый невод длиной 150 м с ячеей в приводе 18 мм.

Таблица 6

**Биологические показатели туводной ряпушки р. Усы
по данным осенних контрольных уловов**

Возраст	n, %	Половозрелые, %	Самок, %	Длина АС, мм		Масса, г	
				M±m	lim	M± m	lim
1997 г.							
1+	18 (52)	0	63	127,0±2,0	119–136	22,0±1,0	17–29
2+	12 (34)	0	80	154,8±2,5	148–161	34,7±2,0	29–40
3+	5 (14)	0	100	169,0±1,0	168–170	45,0±4,0	41–49
Всего	35 (100)	0	73	142,5±4,7	119–170	29,6±2,5	17–49
1998 г.							
1+	34 (57)	0	47	141,0±2,0	126–156	25,0±1,0	20–36
2+	26 (43)	0	85	154,4±1,5	146–162	33,3±1,4	27–41
Всего	60 (100)	0	63	146,8±1,7	126–162	28,6±1,1	20–41
2000 г.							
1+	19 (33)	0	50	126,0±3,0	115–149	28,0±1,0	25–32
2+	39 (67)	0	60	144,8±1,4	135–165	35,6±1,1	30–47
Всего	58 (100)	0	57	138,6±2,1	115–165	33,1±1,0	25–47
2001 г.							
1+	24 (55)	0	58	129,0±2,0	116–142	31,0±1,0	25–39
2+	20 (45)	0	50	153,3±3,2	142–172	37,2±2,4	29–48
Всего	44 (100)	0	55	140,0±3,3	116–172	33,8±1,4	25–48
2002 г.							
1+	14 (64)	0	29	129,0±5,0	120–155	28,0±1,0	24–31
2+	8 (36)	0	0	145,0±9,1	125–165	33,5±0,3	33–34
Всего	22 (100)	0	18	134,8±4,8	120–165	30,0±1,1	24–34
Все годы							
1+	109 (50)	0	50	131,9±1,0	115–156	26,7±1,2	17–39
2+	105 (48)	0	62	150,0±1,4	125–172	35,1±1,3	27–48
3+	5 (2)	0	100	169,0±1,0	168–170	45,0±4,0	41–49
Всего	219 (100)	0	57	141,4±1,3	115–172	31,1±1,2	17–49

Примечание. Орудие лова – тягловый невод длиной 150 м с ячеей в приводе 18 мм.

Таблица 7

**Биологические показатели туводной ряпушки р. Колвы
по данным летних контрольных уловов**

Возраст	n, %	Половозрелые, %	Самок, %	Длина АС, мм		Масса, г	
				M±m	lim	M±m	lim
1996 г.							
0+	2 (8)	0	—	69,5	69; 70	2,5	2; 3
1+	3 (14)	0	50	112,0±2,0	110–114	10,7±0,9	9–12
2+	14 (56)	8	46	132,1±2,4	120–144	23,0±2,0	15–33
3+	5 (22)	60	40	166,6±3,0	159–176	46,0±3,2	38–54
Всего	24 (100)	22	43	131,6±5,8	69–176	24,5±3,3	2–54
1997 г.							
0+	5 (11)	0	—	70,0±2,8	59–74	4,1±0,3	1–3
1+	11 (25)	0	45	105,5±1,6	100–115	16,5±0,8	9–14
2+	19 (44)	50	22	138,9±2,8	117–155	21,1±1,1	17–42
3+	9 (20)	78	33	166,8±3,3	157–185	47,2±2,8	44–63
Всего	44 (100)	37	28	128,4±4,7	59–185	23,4±1,6	1–63
1998 г.							
0+	4 (13)	0	—	52,0±1,9	47–56	3,8±0,3	4–5
1+	6 (19)	0	33	100,7±3,1	89–112	17,6±1,3	6–15
2+	15 (49)	0	21	128,3±1,8	118–146	23,5±1,3	15–32
3+	7 (16)	60	100	145,6±3,1	137–156	24,3±8,6	25–34
4+	1 (3)	100	0	—	180	—	48
Всего	33 (100)	15	33	119,3±5,6	47–156	21,0±1,3	4–48
2000 г.							
0+	2 (6)	0	—	71,5	71; 72	5,5	5; 6
1+	12 (33)	0	50	121,3±0,8	118–125	12,1±0,6	15–18
2+	13 (36)	54	46	143,2±2,8	126–158	21,3±0,8	22–38
3+	9 (25)	78	89	170,3±2,8	153–179	23,8±1,0	33–59
Всего	36 (100)	41	56	138,7±4,3	71–179	18,0±0,8	5–59
Все годы							
0+	13 (9)	0	—	64,6±4,2	47–74	4,0±0,7	1–6
1+	32 (24)	0	44	111,1±1,8	89–125	14,5±0,7	6–18
2+	61 (44)	30	33	135,7±1,5	117–158	22,2±1,2	15–42
3+	30 (22)	70	67	162,9±2,3	137–185	34,6±2,0	33–63
4+	1 (1)	100	0	—	180	—	48
Всего	137 (100)	29	39	129,5±2,6	47–185	21,6±1,4	1–63

Примечание. Орудие лова – тягловый невод длиной 50 м с ячеей в приводе 4 мм.

Таблица 8

**Биологические показатели туводной рынужки р. Колвы
по данным осенних контрольных уловов**

Воз- раст	n, %	Поло- возре- лые, %	Са- мок, %	Длина АС, мм		Масса, г	
				M±m	lim	M±m	lim
1996 г.							
0+	8 (18)	0	—	74,8±3,6	56–90	3,4±0,5	1–6
1+	24 (55)	0	25	114,8±1,9	96–131	19,0±0,9	11–26
2+	8 (18)	0	63	134,8±2,8	124–147	23,2±1,9	15–32
3+	4 (9)	0	100	157,3±4,4	146–167	24,3±8,6	33–48
Всего	44 (100)	0	34	115,0±3,8	56–167	17,4±1,3	1–48
1997 г.							
0+	17 (41)	0	—	79,9±2,1	59–92	4,1±0,3	1–6
1+	19 (47)	0	37	125,8±1,9	110–137	16,5±0,8	11–24
2+	3 (7)	0	33	151,3±2,6	147–156	21,1±1,1	20–23
3+	2 (5)	0	0	163,5	157; 170	47,0	44; 50
Всего	41 (100)	0	20	110,5±4,5	59–170	13,1±1,6	1–50
1998 г.							
0+	14 (25)	0	—	77,6±2,1	59–89	3,8±0,3	1–6
1+	23 (40)	0	39	115,8±3,3	89–137	17,6±1,3	5–25
2+	16 (28)	0	44	133,9±2,2	122–147	23,5±1,3	17–31
3+	4 (7)	0	100	157,3±4,4	146–167	24,3±8,6	28–37
Всего	57 (100)	0	35	114,4±3,5	59–167	16,3±1,3	1–37
2000 г.							
0+	15 (27)	0	—	79,3±3,2	59–97	5,1±0,6	1–8
1+	32 (59)	0	44	119,5±0,8	102–119	12,1±0,6	6–16
2+	4 (7)	0	50	136,0±0,9	134–138	21,3±0,8	20–23
3+	4 (7)	0	75	153,5±1,8	149–157	23,8±1,0	21–26
Всего	55 (100)	0	35	112,2±3,0	59–157	11,7±0,8	1±26
2001 г.							
0+	7 (17)	0	—	71,0±2,5	58–79	3,0±0,3	1–4
1+	17 (40)	0	47	115,5±2,1	101–126	16,4±1,0	8–21
2+	16 (38)	0	44	131,9±2,2	120–145	23,5±1,3	18–35
3+	2 (5)	0	100	150,0±5,0	145–155	24,3±8,6	26; 31
Всего	42 (100)	0	40	116,0±3,6	58–155	17,2±1,3	1–33
2002 г.							
0+	5 (14)	0	—	73,0±4,9	61–86	2,9±0,7	1–5
1+	9 (25)	0	56	118,4±3,4	98–130	18,4±2,3	7–25
2+	20 (55)	0	70	133,3±1,8	122–147	23,4±1,0	19–30
3+	2 (6)	0	100	154,5	153; 156	15,5	30; 35
Всего	36 (100)	0	58	122,4±3,9	61–156	18,9±1,4	1–35
Все годы							
0+	66 (24)	0	—	77,3±1,2	56–97	4,0±0,2	1–8
1+	124 (45)	0	40	118,2±1,0	89–137	16,2±0,4	6–33
2+	67 (25)	0	56	134,3±1,1	120–147	23,2±0,5	16–33
3+	18 (6)	0	83	156,0±1,8	145–170	25,7±2,0	16–50
Всего	275	0	36	114,8±1,5	56–170	15,6±0,6	1–50

Примечание. Орудие лова – тягловый невод длиной 50 м с ячеей в приводе 4 мм.

Показатели зообентоса водных объектов в зоне Возейского и Верхневозейского нефтяных месторождений

№ пробы	Группы зообентоса										Всего
	Chironomidae	Oligochaeta	Mollusca	Hirudinea	Heleidae	Trichoptera	Plecoptera	Ephemeroptera	Diptera n.det	Другие	
1	<u>142</u> 0,02	<u>8</u> <0,01	<u>50</u> 0,58	–	<u>17</u> 0,01	–	<u>42</u> 0,07	<u>8</u> <0,01	<u>133</u> 0,06	<u>125</u> <0,01	<u>525</u> 0,07
2	<u>200</u> 0,03	<u>42</u> 0,08	<u>42</u> 0,21	–	<u>192</u> 0,12	–	<u>42</u> 0,08	<u>8</u> <0,01	–	<u>17</u> <0,01	<u>543</u> 0,54
3	<u>467</u> 0,25	<u>8</u> 0,08	<u>17</u> 0,21	–	<u>67</u> <0,01	–	<u>8</u> <0,01	–	<u>8</u> 0,15	<u>250</u> <0,01	<u>825</u> 0,72
4	<u>25</u> <0,01	<u>83</u> 0,08	–	–	–	–	–	–	–	–	<u>83</u> 0,08
5	<u>25</u> <0,01	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<u>25</u> <0,01
6	<u>692</u> 0,40	<u>25</u> <0,01	–	–	<u>150</u> 0,12	<u>25</u> <0,01	<u>25</u> <0,01	<u>25</u> <0,01	<u>92</u> 0,06	<u>25</u> <0,01	<u>1059</u> 0,63
7	<u>25</u> <0,01	<u>33</u> 0,01	–	–	–	–	–	–	–	–	<u>58</u> 0,01
8	<u>42</u> 0,02	<u>17</u> 0,17	<u>150</u> 0,10	<u>58</u> 2,83	–	–	–	–	–	<u>25</u> 0,19	<u>292</u> 3,31
9	<u>25</u> 0,04	<u>25</u> <0,01	<u>192</u> 0,86	<u>17</u> 0,75	–	–	–	–	–	<u>192</u> 0,25	<u>451</u> 1,91
10	<u>42</u> 0,05	<u>58</u> <0,01	<u>242</u> 1,67	–	–	–	–	–	–	<u>158</u> 0,04	<u>500</u> 1,77
11	–	<u>208</u> 0,28	<u>17</u> 2,63	–	–	–	–	–	–	–	<u>225</u> 2,91

12	<u>92</u> 0,03	<u>33</u> 0,26	<u>83</u> 0,06	<u>25</u> 1,17	–	–	–	–	–	<u>50</u> 0,11	<u>283</u> 1,63
13	<u>608</u> 0,36	<u>17</u> 0,06	–	–	<u>42</u> 0,03	<u>42</u> 0,57	<u>50</u> 0,01	<u>17</u> <0,01	<u>167</u> 2,31	<u>83</u> 0,03	<u>1026</u> 3,38
14	<u>50</u> 0,05	<u>100</u> 0,17	<u>17</u> 0,16	<u>33</u> 0,67	<u>17</u> 0,01	–	–	–	–	<u>42</u> 0,01	<u>259</u> 1,07
15	<u>142</u> 0,07	–	<u>17</u> 0,67	<u>17</u> 0,08	<u>17</u> 0,02	<u>25</u> 0,32	<u>33</u> 0,03	<u>8</u> <0,01	–	<u>642</u> 0,03	<u>901</u> 1,16
16	<u>200</u> 0,03	<u>17</u> 0,06	–	–	<u>42</u> 0,03	–	–	–	–	<u>25</u> <0,01	<u>284</u> 0,13
17	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
18	<u>267</u> 0,17	–	–	–	<u>17</u> 0,03	<u>8</u> 0,04	<u>33</u> <0,01	–	<u>42</u> 0,02	<u>25</u> <0,01	<u>392</u> 0,28
19	<u>783</u> 0,56	<u>8</u> <0,01	–	–	<u>17</u> <0,01	<u>8</u> <0,01	<u>17</u> <0,01	–	–	<u>33</u> 0,03	<u>866</u> 0,64

Примечание. Нумерация проб соответствует нумерации в табл. 43 и на рис. 32. Над чертой – численность (экз./м²), под чертой – биомасса (г/м²). Среди группы «Другие» встречены Nematoda, Cladocera, единично – Corixidae sp. Прочерки обозначают отсутствие групп беспозвоночных в пробах.



Рис. 1. Река Уса (левый берег) в районе о-ва Дибож, 1997 г. Фото М.Д. Туманова



Рис. 2. Река Колва (правый берег) в районе устья р. Хатаяха, 2005 г. Фото М.Д. Туманова



Рис. 3. Озеро Щучье-1, 2005 г. Фото М.Д. Туманова



Рис. 4. Река Уса (левый берег) в районе устья р. Баган, 2005 г.
Неводной облов тони. Фото М.Д. Туманова



Рис. 5. Возейское месторождение, 2008 г. Обвалованный участок, залитый нефтью. На среднем плане высотная факельная горелка. Фото М.Д. Туманова



Рис. 6. Усинское месторождение, 2008 г. Наземная факельная горелка. Фото М.Д. Туманова



Рис. 7. Возейское месторождение, 2008 г. Зброшенная нефтеулавливающая дамба на р. Бадью. Фото М.Д. Туманова



Рис. 8. Усинское месторождение, 2008 г. Зброшенная нефтеулавливающая дамба на руч. Безымянный-1. Фото М.Д. Туманова



Рис. 9. Возейское месторождение, 2008 г. Фото М.Д. Туманова.
Сильно замазученный участок – обочина дороги – используется в качестве свалки
промышленного мусора и бытовых отходов



Рис. 10. Участок разлива нефти на Верхневозейском месторождении, 2008 г.
Фото М.Д. Туманова.

Плодородный слой почвы снят (а), нефть с поверхности самотеком собирается в отводные канавы (б), по которым стекает вниз по рельефу. Ниже по рельефу в 800 м в залесенной низине сделана обваловка, где скапливается вымываемый из канав замазученный грунт (в), при этом часть его и обводненная нефть стекают дальше в направлении русла руч. Безымянный-6.



Рис. 11. Участок разлива нефти на Возейском месторождении, 2008 г.
Фото М.Д. Туманова



Рис. 12. Участки разлива пластовых вод и нефтесодержащей жидкости на Верхневозейском месторождении. Фото М.Д. Туманова.

а – оз. Щучье-3 до проведения нефтеочистных работ; *б* – на береговом склоне озера прорыта нефтесборная канава, в которой сделан гидрозатвор, 2003 г.; *в* – р. Сандивей в 5 км выше устья загрязнена нефтью, разлившейся из нефтепровода в районе пересечения притока р. Лызаю (80 км выше от устья р. Сандивей), 2004 г.



Рис.13. Участок разлива
пластовых вод на Усинском
месторождении, 2008 г.
Фото М.Д. Туманова.
а – отложения солей,
оставшиеся после высыхания
жидкости



Рис. 14. Гидрозатвор на руч. Безымянный-3, 2008 г. Фото М.Д. Туманова.
Введен в эксплуатацию в 2000 г.



Рис. 15. Боновое заграждение,
установленное на приустьевом участке
руч. Воргаёль, 2003 г.
Фото М.Д. Туманова



Рис. 16. Участок береговой полосы оз. Щучье-3 до и после технической чистки от нефти.
 Фото Д.С. Воробьева из: Лушников и др., 2006



Рис. 17. Внешний вид установки комплексной нефтеочистки на оз. Щучье-3, 2005 г.
 Фото М.Д. Туманова.

1 – приемная емкость с гидрозатвором; 2 – минеральный фильтр; 3 – синтетический фильтр; 4 – сливной канал с активными бонами;

5 – сброс воды в озеро. Нумерация блоков та же, что и на рис. 32

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
<i>Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БАССЕЙНА РЕКИ УСЫ И РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ</i>	5
1.1. Общая характеристика бассейна р. Усы.....	5
1.2. Условия обитания рыб в нижнем течении р. Усы.....	15
<i>Глава 2. ИЗУЧЕННОСТЬ РЫБ БАССЕЙНА РЕКИ УСЫ</i>	21
<i>Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ</i>	25
<i>Глава 4. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИГОВЫХ РЫБ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УСЫ</i>	35
4.1. Видовой состав ихтиофауны бассейна р. Усы и его особенности в нижнем течении реки.....	35
4.2. Особенности морфологии сиговых рыб нижнего течения р. Усы.....	38
<i>Глава 5. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИГОВЫХ РЫБ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УСЫ</i>	75
5.1. Ряпушки.....	75
5.2. Сиг-пыжьян.....	86
5.3. Чир.....	98
5.4. Пелядь.....	100
5.5. Омуль.....	102
5.6. Нельма.....	104
<i>Глава 6. ТЕХНОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ПОВЕРХНОСТНЫЕ ВОДЫ В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ УСЫ</i>	109
6.1. Загрязнение бассейна нижнего течения р. Усы.....	109
6.2. Опыт очистки воды и донных отложений от нефтяного загрязнения.....	115
6.2.1. Комплексная очистка озера Шучье-3 от нефти.....	116
6.2.2. Использование тубифицид для очистки донных отложений от нефти.....	122
<i>Глава 7. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УСЫ</i>	133
7.1. Биологическая индикация среды обитания рыб в р. Колве и нижнем течении р. Усы.....	133
7.1.1. Гидробиологическая характеристика водоемов.....	134
7.1.2. Морфологические изменения у рыб.....	146
7.1.3. Динамика видового состава ихтиоценозов в районе нефтяного загрязнения.....	155
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	161
ЛИТЕРАТУРА.....	166
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	181

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

Максим Дмитриевич ТУМАНОВ
Данил Сергеевич ВОРОБЬЕВ
Владимир Григорьевич МАРТЫНОВ

СИГОВЫЕ РЫБЫ
НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УСЫ
В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Редактор В.Г. Лихачева

Компьютерная верстка Т.В. Дьяковой

Подписано в печать 17.04.2013.

Формат 60x84^{1/16}. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная.

Печ. л. 12,5; усл. печ. л. 11,5; уч.-изд. л. 11,3. Тираж 500. Заказ 73.

ООО «Издательство ТГУ», 634029, г. Томск, ул. Никитина, 4
ООО «Интегральный переплет», 634040, г. Томск, ул. Высоцкого, 28, стр. 1



ТУМАНОВ МАКСИМ ДМИТРИЕВИЧ

Родился в 1971 г. в г. Сыктывкаре. Выпускник Сыктывкарской средней школы № 7. Окончил химико-биологический факультет Сыктывкарского государственного университета. Специализируется в области ихтиологии и экологии водных экосистем. Автор более 20 научных работ, в т. ч. монографии. Кандидат биологических наук. В настоящее время работает инженером-экологом НПК «ИМК».



ВОРОБЬЕВ ДАНИЛ СЕРГЕЕВИЧ

Родился в 1975 г. в г. Чирчик Ташкентской обл. Выпускник Минской средней школы № 173. Окончил Томский государственный университет. Специализируется в области гидробиологии и экологии водных экосистем. Автор более 60 научных работ, в т. ч. монографии, а также 7 патентов РФ. Кандидат биологических наук. В настоящее время работает начальником отдела комплексных экологических проектов ОАО «ТомскНИПИнефть» и доцентом кафедры ихтиологии и гидробиологии Томского государственного университета.



МАРТЫНОВ ВЛАДИМИР ГРИГОРЬЕВИЧ

Родился в 1948 г. в селе Лозым Сыктывдинского района Республики Коми (РК). Выпускник Вильгортской средней школы Сыктывдинского района РК. Окончил биологический факультет Горьковского (ныне Нижегородский) государственного университета. Специализируется в области ихтиологии и экологии водных экосистем. Автор около 100 научных работ, в т. ч. трех монографий, а также 2 патентов РФ. Лауреат Государственной премии Правительства РК в области научных исследований. Доктор биологических наук. Ветеран труда, ветеран Коми научного центра Уральского отделения РАН.

М.Д. ТУМАНОВ, Д.С. ВОРОБЬЁВ, В.Г. МАРТЫНОВ

СИГОВЫЕ РЫБЫ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ УСЫ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

