

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Факультет естественных наук
Кафедра химии окружающей среды

ИНСТИТУТ ВОДНЫХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ СО РАН

П. А. Попов

**РЫБЫ СУБАРКТИКИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ:
УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ, СТРУКТУРА ИХТИОЦЕНОЗОВ, ЭКОЛОГИЯ**

Учебное пособие

Новосибирск
2013

УДК 597.5+591.639+591.5
ББК у 693.32я73-1 + У685 (253)Я73-1
П 58

Попов П. А. Рыбы Субарктики Западной Сибири: условия обитания, структура ихтиоценозов, экология: Учебное пособие / Новосиб. гос. ун-т. Новосибирск, 2013. 206 с.

ISBN 978-5-4437-0126-4

В учебном пособии приведена информация об условиях обитания, структуре ихтиоценозов и особенностях экологии пресноводных рыб в водоемах субарктической зоны Западной Сибири — реках и озерах Ямало-Гыданской географической области и Обь-Тазовской устьевой области. В заключительной части работы даны сведения о продуктивности ихтиоценозов и состоянии численности промысловых видов рыб этого региона. Показано, что в большинстве водоемов Субарктики Западной Сибири в ихтиоценозах преобладают рыбы арктического пресноводного фаунистического комплекса. Ихтиопродуктивность таких водоемов по сравнению с ихтиоценозами водоемов таежной и лесостепной зон Западной Сибири характеризуется невысокими показателями.

Пособие предназначено для студентов университетов, специализирующихся в области биологии и экологии.

Рецензент

д-р биол. наук, проф., зав. кафедрой общей биологии и экологии ФЕН НГУ
М. Г. Сергеев

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

ISBN 978-5-4437-0126-4

© Новосибирский государственный университет, 2013
© П. А. Попов, 2013

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Водоемы Субарктики Западной Сибири как среда обитания рыб.....	6
1.1. Ямало-Гыданская географическая область	6
1.1.1. Особенности рельефа и климат.....	6
1.1.2. Гидрография и гидрология.....	10
1.1.3. Гидрохимия	16
1.1.4. Гидробиология	17
1.2. Обь-Тазовская устьевая область	27
1.2.1. Гидрология	27
1.2.2. Гидрохимия	31
1.2.3. Гидробиология	38
1.3. Реки Надым, Таз, Пур.....	52
1.3.1. Река Надым	52
1.3.2. Река Таз.....	53
1.3.3. Река Пур	60
Глава 2. Структура ихтиоценозов водоемов Субарктики Западной Сибири... 67	
2.1. Введение в главу	67
2.2. Ихтиоценозы Байдарацкой губы	71
2.3. Ихтиоценозы водоемов полуострова Ямал.....	72
2.4. Ихтиоценозы водоемов Гыданского полуострова	82
2.5. Структура ихтиоценозов Обь-Тазовской устьевой области	85
2.6. Ихтиоценозы реки Надым.....	94
2.7. Ихтиоценозы реки Таз	95
2.8. Ихтиоценозы реки Пур.....	100
Глава 3. Экология промысловых рыб водоемов субарктической зоны Западной Сибири	103
Заключение	180
Список рекомендуемой литературы	197
Приложение.....	201

ВВЕДЕНИЕ

Изучение природных процессов на территории субарктической зоны Западной Сибири привлекает внимание не только геологов или геофизиков, которые исследуют в этом регионе закономерности залегания и количество полезных ископаемых, прежде всего нефти и газа, но и тех исследователей-натуралистов, чьи научные интересы связаны с выявлением особенностей организации и функционирования наземных и водных экосистем в экстремальных для живых организмов условиях Субарктики. Многолетний мировой и отечественный опыт свидетельствует о том, что без наличия достоверной информации о таксономическом (прежде всего видовом) составе растений и животных того или иного географического района, о популяционной структуре видов и, самое главное, о характерных чертах структуры и функционирования экосистем в целом невозможно ни сохранять растительный и животный мир, ни рационально эксплуатировать его в процессе хозяйственной деятельности человека. Такой научный подход включает сбор и анализ натурной информации не только о самих организмах, видах или биоценозах, но и об условиях их обитания. Иначе говоря, речь должна идти о комплексном исследовании природных экосистем. Применительно к водным экосистемам необходимо изучать абиотические условия обитающих в них гидробионтов – гидрологических и гидрохимических.

Водные экосистемы субарктической зоны Западной Сибири изучаются в гидробиологическом и ихтиологическом отношении сравнительно недавно – с середины XX в., но первые сведения о рыбах и беспозвоночных-гидробионтах этого района были получены русскими путешественниками-натуралистами еще в последней четверти XVIII столетия. Так, один из участников экспедиции П. С. Палласа, студент В. Ф. Зуев, в 1771 г. совершил поездку в низовья Оби и на побережье Карского моря, где познакомился с промыслом рыб, в том числе сиговых. Впервые работа В. Ф. Зуева была опубликована лишь в 1947 г. В ней перечисляются рыбы Нижней Оби, приводятся первые сведения о заморных явлениях, описываются способы и орудия лова рыб. Другие имена натуралистов, чьи труды конца XVIII–XIX в. прямо или косвенно служили накоплению информации о рыбах и других гидробионтах бассейна Оби, перечислены в работе Б. Г. Иоганзен [1948].

Следует отметить, что несмотря на заметно меньшее число видов рыб и меньшую рыбопродуктивность по сравнению с водоемами Средней и Нижней Оби ихтиоценозы водоемов субарктической зоны Западной Сибири, прежде всего Обь-Тазовской области, играют важную роль в формировании и поддержании стабильности таксономического и экологического разнообразия ихтиофауны и рыбного хозяйства всего обского бассейна [Богданов и др., 2000; Экология рыб..., 2006]. Такая оценка роли ихтиоценозов водоемов Субарктики Сибири правомерна и в связи с активным, в значительной степени отрицательным, влиянием на рыб и среду их обитания антропогенного фактора [Природа Ямала, 1995; Мониторинг биоты..., 1997; Природная среда Ямала, 2000; Брызгалов, Иванов, 2004; Матковский и др., 2005; Уварова и др., 2010; Гавевский и др., 2011].

Цель настоящей работы – обобщение сведений (в том числе из публикаций автора) по условиям обитания, структуре ихтиоценозов и экологии основных промысловых видов рыб водоемов субарктической зоны Западной Сибири – п-ова Ямал, Гыданского п-ова, Обской и Тазовской губ, а также некоторых впадающих в эти губы рек. Латинские названия рыб и их диагностические признаки (включая кариотип) приводятся в соответствии с Атласом пресноводных рыб России [2003] и с учетом других опубликованных сведений. Длина и масса тела рыб обозначены в тексте как «длина» и «масса», при этом для лососевых и сиговых приводится длина по Смитту (*ac*) в сантиметрах, для карповых и других рыб – абсолютная (*ae*) в сантиметрах; значения массы тела везде даны с учетом массы внутренних органов (*Q*) в граммах. При указании возраста рыб знак «+» обозначает, что рыбе нет полного числа лет, следующего за указанным. Например, выражение «Рыба становится половозрелой в 2+» следует понимать как «Рыба становится половозрелой на третьем году жизни».

ГЛАВА 1. ВОДОЕМЫ СУБАРКТИКИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ РЫБ

В главе содержатся сведения, показывающие, что водоемы субарктической зоны Западной Сибири — реки и озера Ямало-Гыданской области, Обская и Тазовская губы — отличаются высокой степенью своеобразия гидрологических, гидрохимических и гидробиологических характеристик. В соответствии с этими характеристиками сформировались облик ихтиофауны этого региона Субарктики, основу которой составляют рыбы арктического пресноводного комплекса, и адаптации рыб — нагульные, нерестовые и зимовальные миграции, характер их питания, роста и размножения.

1.1. Ямало-Гыданская географическая область

1.1.1. Особенности рельефа и климат

В границах циркумполярно распространённого субарктического пояса Земли выделяют две ландшафтно-географические зоны — тундру и лесотундру (рис. 1). На территории Западной Сибири эти зоны входят в территорию Ямало-Гыданской физико-географической области, основную часть которой составляют п-ова Ямал, Гыданский и Тазовский (см. рис. 1, 2). Из всех субарктических физико-географических областей Сибири Ямало-Гыданская область наиболее далеко простирается к югу, что связано с ослабленным влиянием на эту территорию Атлантики и, напротив, формированием климата в основном под воздействием Северного Ледовитого океана, в частности, проникновением летом холодных масс арктического воздуха в глубь континента. Именно поэтому граница области проходит на 2–3 градуса южнее, чем в сопредельных областях на западе и востоке — в Большеземельской тундре и Таймыро-Североземельской области. Этому способствует также равнинность местности Ямало-Гыданской области, открытой к северу. Равнинностью большей части ландшафта объясняется значительная увлажненность и обводненность этой территории с замедленным стоком и небольшой степенью врезки большинства рек.



Рис. 1. Физико-географическая карта Западной Сибири

Положительный баланс влаги, неглубокое залегание многолетней мерзлоты (мощность рыхлых мерзлых песчано-глинистых отложений составляет от 2–5 до 300–450 м), широкое развитие термокарста в условиях преимущественно горизонтального и субгоризонтального залегания пластов осадочных пород обуславливают высокую степень заболачивания и заозеренности территории. Этим определяются многие черты природы Ямало-Гыданской области, особенно ее литологические, геохимические и гидрологические характеристики.

Формирование рельефа и характер ландшафтов Ямало-Гыданской области тесно связан с процессами оледенения этой территории, подъемом (трансгрессией) и снижением (регрессией) уровня моря. И то и другое неоднократно происходило в течение четвертичного периода истории Земли. В период транс-

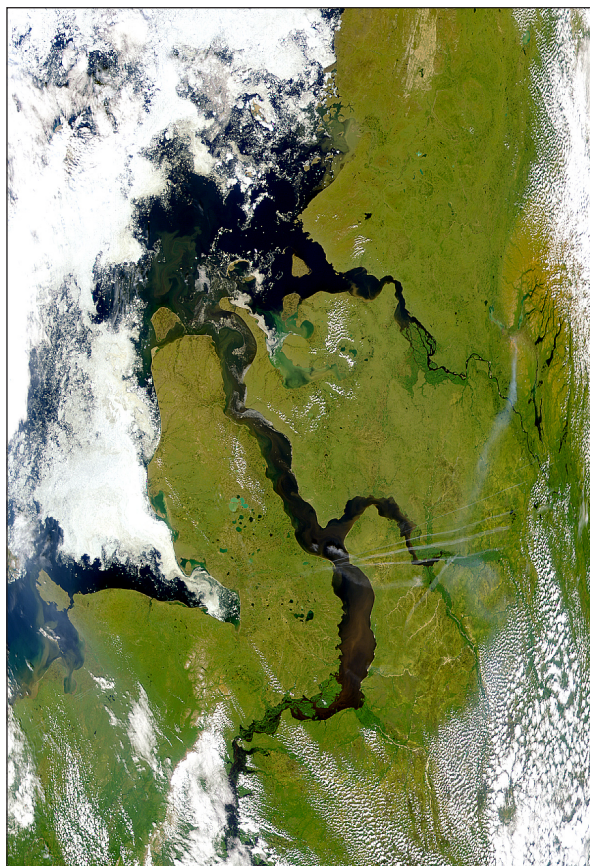


Рис. 2. Космический снимок Ямало-Гыданской географической области, в том числе Обь-Тазовской устьевой области. Снимок NASA. Сайт: www.obskey.ru

грессии морские воды проникали далеко в глубь континента, затоплявая древние речные долины и другие понижения рельефа. В результате этого вторжения сформировались Байдарацкая, Обская, Тазовская, Гыданская губы и Енисейский залив, которые расчленили сушу на гигантские полуострова — Ямал, Гыданский, Тазовский. К ним прилегают группы низменных арктических островов: Вилькицкого, Шокальского, Сибирякова, Белый, Олений и др. Все острова и полуострова сложены морскими песками и глинами и представляют собой возвышенные участки равнины, погруженной под уровень моря и образующей широкую материковую отмель.

Высокоширотное положение Ямало-Гыданской области и чередование полярного дня и полярной ночи

обуславливают неравномерность поступления на эту территорию солнечной радиации. Во время полярной ночи приток солнечной радиации или отсутствует, или очень мал. В этот период происходит непрерывное выхолаживание подстилающей поверхности — в течение нескольких дней на юге области до 74 суток на 73° с. ш. Продолжительность полярного дня колеблется от 23 суток на широте Северного полярного круга до 92 суток на 73° с. ш. В течение года наибольшая продолжительность солнечного сияния приходится на апрель и июль. В июле на широте $66\text{--}69^\circ$ с. ш. эта величина наибольшая — 290–320 часов.

Несмотря на значительную интенсивность прямой солнечной радиации, годовое количество солнечной энергии, поступающей на поверхность Ямало-Гыданской области, в этой форме невелико и составляет около

20 ккал/см² в год. Это объясняется небольшой высотой Солнца над горизонтом в полярный день и продолжительным периодом полярной ночи, а также значительной облачностью нижнего и среднего ярусов. Основная часть солнечной энергии, поступающей на поверхность области, приходится на долю рассеянной радиации, это 60–70 % приходящей радиации. В течение года благодаря рассеянной радиации поверхность территории получает до 44 ккал/см². Годовая сумма прямой и рассеянной солнечной радиации составляет в среднем около 70 ккал/см², уменьшаясь от 75 на юге до 67 ккал/см² на севере области. За вычетом потерь солнечной энергии, связанной с альбедо (достигающей зимой в заснеженной тундре 80 %) и эффективным излучением земной поверхности (около 22–23 ккал/см² в год в северной части территории), годовая величина поглощенной радиации составляет от 30 до 45 ккал/см², снижаясь в этих пределах с юга на север.

В целом, климат Ямало-Гыданской области характеризуется как умеренно-континентальный арктический, основными чертами которого являются прохладное и короткое лето, продолжительная умеренно холодная и ветреная зима, небольшое количество годовых осадков, значительная облачность и частая смена погоды во все сезоны. Летом температура воздуха в среднем не превышает 12–13 °С, с максимумом в отдельные дни до 20–25 °С; в любой летний месяц могут наблюдаться заморозки до –3... –6 °С. Средняя месячная температура воздуха самого теплого месяца на юге области составляет 12–13 °С, на севере области 5–6 °С. При вторжении холодных арктических масс воздуха возможны резкие понижения температуры до –4... –6 °С. В соответствии со средней температурой воздуха распределяются по территории области и суммы положительных температур. Средние суммы температур выше 5 °С изменяются от 100–150 °С на севере до 500 °С на юге. Средние суммы температур выше 10 °С — 600–700 °С — отмечаются лишь в южных районах области.

Суммарное количество осадков на территории Ямало-Гыданской области колеблется от 250 мм на побережье Карского моря до 350–400 мм на юге области. Осадки выпадают в виде дождя и снега, иногда в смешанном виде. На севере области преобладают твердые осадки. В виде дождя здесь выпадает 15–20 %, в смешанном виде — 10–15 % от годовых. На западе области (п-ов Ямал) доля твердых осадков составляет 52 %, жидких — 38, смешанных — 10 %. В южных районах территории области процент твердых осадков сокращается до 30 %, на долю жидких и смешанных осадков приходится 60 и 10 % соответственно.

Снежный покров на территории Ямало-Гыданской области лежит 220–240 дней в году. Наибольшие скопления снега характерны для понижений рельефа (овраги, долины рек и т. п.). В течение зимы, когда дуют частые и сильные ветра, снежный покров по поверхности тундры постоянно и существенно перераспределяется. На севере области установление снежного покрова происходит в начале октября, на юге — в середине октября. Наиболь-

шая за зиму средняя высота снежного покрова в северных районах области составляет около 50 см, на западном побережье Ямала — 28 см, на юге области (пос. Ныда) — 27 см. Сход устойчивого снежного покрова на юге области происходит в середине мая, на западе — в первых числах июня, в центральной части и на востоке — в середине июня.

1.1.2. Гидрография и гидрология

Гидрографическая сеть на территории Ямало-Гыданской области развита хорошо. На Ямале реки относятся к двум водосборным бассейнам. Водораздел проходит с севера на юг примерно посередине п-ова, поэтому речной сток распределяется более или менее равномерно по многочисленным водным артериям. Реки западной половины впадают в Байдарацкую губу или непосредственно в Карское море, реки восточной части п-ова — в Обскую губу (рис. 3). Наиболее крупные реки п-ова — Юрибей (длина 450 км), Мордыяха (300 км), Харасавяха (300 км) и Сеяха (165 км).

На Гыданском п-ове десятки небольших по протяженности рек прорезают низкие участки долин с аккумулятивными морскими, аллювиальными и аллювиально-озерными террасами; многие из этих рек впадают непосредственно в морские заливы. Наибольшими по протяженности, площади водосбора и объему годового стока реками п-ова являются Танама (длина 520 км), впадающая в Енисейский залив в районе Бреховских островов, и Юрибей (400 км), приносящий воды в Гыданский залив (рис. 3).

Реки Ямало-Гыданской географической области являются типично равнинными и обычно текут в широких заболоченных долинах. Ширина долин больших рек колеблется от 200–300 м в истоках до 10 км и более — в низовьях. В долинах этих рек развит комплекс террас, состоящий из двух пойменных и надпойменных. Руслу рек обычно слабо врезаны и имеют из-за преобладания боковой эрозии корытообразную форму (рис. 4). Термоэрозионное воздействие речных вод приводит не только к существенным переформированиям в самом русле, но и к быстрым его миграциям в пределах поймы за счет подмыва и разрушения берегов, что с наибольшей интенсивностью проявляется в период весеннего паводка. Большинство рек Ямало-Гыданской области характеризуется средней степенью меандрирования и невысокими скоростями течения. Но на наиболее приподнятых участках увалов и гряд скорости течения возрастают, особенно в период половодья.

Основным источником питания рек области является снежный покров. Во время весеннего половодья сток почти полностью осуществляется за счет талых снежных вод. На тех реках, где образуются снежные забои и сугробы, талые воды принимают участие и в летнем стоке. На севере Гыданского п-ова в подзоне арктических тундр доля снежного питания в годовом стоке составляет около 80 %. В северной части подзоны кустарниковых тундр и в южной —



Рис. 3. Карта озерно-речной сети севера Западной Сибири

мохово-лишайниковых тундр роль талых вод в годовом стоке уменьшается до 70 %, в предлесотундровой полосе (на р. Щучьей) — до 57 %. Дождевое питание рек значительно уступает снежному, но превышает подземное, причем роль этих источников в годовом стоке понижается с юга на север примерно от 40 до 20 %. В южной части области подземные воды составляют 15 % объема годового стока, на долю дождей приходится 28 %. В северных районах области роль этих источников снижается соответственно до 5 и 15 % годового стока.

Продолжительность периода открытой воды в северных районах области составляет 3,5–4 месяца, в южных — от 6 до 8. Весеннее половодье характеризуется резким и интенсивным подъемом уровня воды, наблюдаются большие разливы рек и затопление поймы. Уровень воды в реках поднимается на



Рис. 4. Река Танама (Гыданский п-ов) в среднем течении

2,5–3 м. Снижению уровня воды препятствует слабая фильтрационная способность мерзлых грунтов. Объем стока в этот гидрологический сезон достигает 70–78% годового.

Летне-осенний период на реках области продолжается после спада весеннего половодья до конца сентября на малых реках и до середины октября — на средних и больших. Водность рек в этот период уменьшается, объем стока составляет 20–30% годового. Пики расходов воды могут наблюдаться при выпадении дождей или активном таянии снега, сохранившегося в оврагах, а также в результате таяния подземных льдов. В целом, поступление воды в реки в осенне-летний период имеет пульсирующий характер.

Наиболее продолжительный и самый маловодный гидрологический сезон на реках рассматриваемой территории — зимняя межень, которая наступает после перехода температуры воздуха через 0°C и длится от 8,5 месяцев в северных районах до 7–8 месяцев — в южных. Уже в конце сентября — начале октября грунтовое питание рек истощается, расходы воды непрерывно уменьшаются. Сток в зимнюю межень на малых реках колеблется в пределах 0,5–2% годового, на больших реках — до 8–10%. Многие небольшие реки значительную часть этого гидрологического сезона вообще лишены стока.

Процессы льдообразования и формирования ледяного покрова развиваются на реках области интенсивно и практически одновременно по всей

длине реки, что обусловлено малыми скоростями течения, небольшими глубинами и незначительными теплозапасами водной массы. Ледяной покров устанавливается, как правило, в течении 2–3 суток — при накоплении суммы температур воздуха порядка минус 10–20 °С. Например, на р. Щучья начало осеннего ледохода приходится на 8 октября, ледостава — на 14 октября. Продолжительность ледового режима на этой реке составляет в среднем 229 дней. На реках с небольшими скоростями течения (менее 0,2 м/с) переохлаждение воды происходит только в самом поверхностном слое, где появляются и смерзаются между собой кристаллы льда («ледяное сало»). В результате такого замерзания формируется ровный кристаллический ледяной покров. На реках, где скорость течения превышает 0,2–0,3 м/с, образование ледяного покрова идет не только на поверхности, но и в глубине потока, с появлением кристаллов внутриводного льда и шуги. На малых реках осеннего ледохода не наблюдается — ледяной покров образуется преимущественно за счет быстрого смыкания заберегов.

Толщина ледяного покрова на реках области в конце зимы зависит от температуры воздуха и притока тепла из водной массы. В мае нарастание толщины льда прекращается даже в суровые зимы. Обычно толщина льда на непромерзающих реках (или участках рек) составляет 90–120 см, однако многие водотоки промерзают полностью. На таких реках или отдельных их участках сток идет по поверхности льда, в результате чего образуются наледи, нередко многослойные.

Сроки очищения рек ото льда колеблются, в зависимости от характера реки и погодных условий в весенний период, со 2–4 июня (ранняя весна) до 7–8 июля (поздняя весна). Ледоход на большинстве рек характеризуется небольшими скоростями движения льда. Средний и густой ледоход бывает обычно лишь на небольших по протяженности (2–5 км) участках при прорывах скоплений льда (заторах). Скорость движения льдин, находящихся на стрежне потока, достигает 2,0 м/с, перемещение основной массы льдин — 0,4–1,4 м/с. На малых реках ледяной покров разрушается на месте, сплывают лишь отдельные льдины. На средних и больших реках образовавшиеся бурные потоки отрывают льдины на промерзших до дна участках, в результате чего образуются заторы льда. После спада уровней воды много заснеженных льдин толщиной 60–120 см остается на песчаных пляжах рек. Таяние этого льда замедляет прогрев воды и, таким образом, тормозит развитие в реках и питаемых их водами озерах гидробионтов, прежде всего фито- и зоопланктона.

Температура воды в реках Ямало-Гыданской области в период открытой воды повторяет ход температуры воздуха. Отклонения наблюдаются только осенью и во время кратковременных похолоданий весной и летом, когда вода оказывается теплее воздуха. Весной в первые дни половодья по мере повышения температуры воздуха происходит прогрев воды в реках. Абсолютный

температурный максимум поверхностного слоя воды в реках Ямала и Гыда на не превышает 20 °С. Например, в р. Нурмаяхе температура воды 14 августа 1975 г. составляла 19 °С, в р. Нярмхойяхе 19 июля этого же года — лишь 11,7 °С. Среднеиюльская температура воды в нижнем течении р. Танамы в 1973 г. равнялась 11 °С, с максимумом 17,6 °С 26 июля. Суточные колебания температуры воды в реках области достигают 4 °С.

На территории Ямало-Гыданской географической области расположено несколько десятков тысяч озер разного генезиса и размеров. На Ямале насчитывается более 50 тысяч озер, но только 92 озера имеют площадь более 5 км². Шесть озер полуострова имеют площадь более 100 км². Это озера Яррото 1-е (247 км²), Нейто 1-е (215 км²), Ямбуто 1-е (169 км²), Яррото 2-е (154 км²), Ямбуто 2-е (119 км²) и Нейто 2-е (116 км²). В центральной части полуострова выделяют большую группу озер Нейто — Ямбуто, южнее ее — группу озер Яррото. Обе группы расположены в районах плоских и пологоувалистых слабозаболоченных равнин субарктической тундры. Черты уровня и ледового режима озер сходны. В отличие от этих озер, для района малых озер в северной части Ямала характерны большая заболоченность и арктический тип тундры.

Гыданский п-ов также изобилует озерами, большинство из которых имеют небольшие размеры, мелководны и нередко промерзают до дна. На возвышенных водораздельных участках расположены наиболее крупные озера, которые являются проточными и соединяются реками с морскими водами. Из них оз. Периптавето (площадь водного зеркала 97,2 км²) соединяется р. Есяяхе с Юрацкой губой, озера Хасейнто (86,4 км²), Хучето (41,4 км²) и Ямбуто (160 км²) — р. Гыдой с Гыданским заливом.

Наиболее крупные озера Ямало-Гыданской области расположены на высоких морских террасах. На этих же высотах находятся и термокарстовые и реликтовые озера эрозионного происхождения, которые особенно широко распространены на более низких геоморфологических уровнях. На лайдах — широких низменных пространствах у устьев северных рек или по побережью моря в тундрах, заливаемых морской или речной водой, развиты лагунные озера, относящиеся к группе реликтовых, на формировании которых сказалось влияние моря. В целом, озерность на высоких морских террасах больше, чем на низких геоморфологических уровнях.

Котловины большинства озер Ямало-Гыданской области сравнительно глубоко врезаны в толщи многолетнемерзлых пород, имеют крутые невысокие берега, разнообразны по размеру, но в основном округлой формы (рис. 5). Глубины колеблются в различных озерах от 4 до 30 м, в некоторых больших озерах — до 50 м. Рельеф дна многих озер отличается большой сложностью, что обусловлено неравномерностью вытаивания инъекционных ледяных образований. До 50–60 % площади дна занимают малопродуктивные в гидробиологическом отношении песчаные и илито-песчаные грунты.



Рис. 5. Озера Гыданской тундры в бассейне р. Танама

Основной источник питания озер, как и рек, — талые воды. В меньшей степени питание осуществляется за счет дождей. Роль грунтовых вод в питании озер незначительна и для большинства из них наблюдается только в теплый период года. Почти во все сточные и бессточные озера приток талых вод происходит с незначительных по площади водосборов, представленных склонами озерных котловин и поверхностью ледяного покрова самих водоемов. Исключением являются проточные озера, в которые талые воды поступают из бассейнов питающих их рек.

Самые высокие уровни воды отмечаются в озерах во время их очищения от ледяного покрова. После этого происходит медленное понижение уровня, лишь иногда прерываемое небольшими (на 1,5–2,0 см) повышениями во время дождей. Амплитуда колебаний уровня воды в течение года в бессточных озерах не превышает 10 см, в сточных озерах она гораздо больше — до 50 см. В случае переполнения озер, расположенных в непосредственной близости от берегов реки, возможны размывы талыми водами участков суши между озером и руслом реки. В этом случае воды озера полностью или почти полностью сбрасываются в реку.

Процесс льдообразования на озерах начинается сразу после установления осенью отрицательных температур воздуха. Раньше других замерзают небольшие и мелководные озера, затем ледяной покров постепенно формируется на больших и глубоких. Озера, расположенные в арктической тундре, замерза-

ют в третьей декаде сентября — начале октября, озера подзоны субарктических (мохово-лишайниковых и кустарничковых) тундр — во второй половине октября. Толщина льда на озерах в конце зимы колеблется от 110 до 210 см. Вскрытие и очищение озер ото льда происходит в направлении с юга на север. Раньше всех от ледяного покрова освобождаются малые озера, затем средние и в последнюю очередь большие. Полное очищение от ледяного покрова небольших (менее 5 км²) озер в южной части Ямала в период 1987–1991 гг. происходило в среднем во второй декаде июня, в центральных районах Ямала — в первой пятидневке июля. Средние по размерам (5–50 км²) озера на юге этого полуострова очищались ото льда в конце третьей декады июня — первой декаде июля, в центральной части — в конце второй декады июля. При поздней весне очищение озер происходит на одну-две недели позже указанных сроков, при ранней весне — на 5–10 дней раньше. В третьей декаде июля ото льда освобождаются самые большие озера, а также озера, расположенные в арктической тундре. Период открытой воды в озерах Ямала и Гыдана длится не более трех месяцев.

Основными чертами термического режима озер Ямало-Гыданской области являются незначительная степень летнего нагревания водной массы, ее быстрое осеннее охлаждение, низкие температуры воды в период ледового режима. Прогревание озер начинается после освобождения ледяного покрова от снега (подледный радиационный нагрев). В южной части Ямала это происходит в третьей декаде мая, на озерах Центрального Ямала и на озерах Гыдана — в конце первой — начале второй декады июня. В годы с поздней весной процесс начинается на одну-две недели позже. Среднегодовая температура воды в озерах составляет 1,5–2 °С, максимальная летом в поверхностном слое — не более 15–20 °С.

1.1.3. Гидрохимия

В гидрохимическом отношении реки и озера Ямало-Гыданской области изучены слабо. По всей видимости, исследование сложного и подвижного характера химического состава природных вод этого региона Западной Сибири, как и Сибири в целом, и влияния этого процесса на гидробионтов — дело будущего.

Главной особенностью речных вод Ямало-Гыданской области в гидрохимическом отношении является их слабая минерализация, наименьшие значения которой отмечаются во время весеннего половодья, когда реки питаются талыми водами. В период летней межени сумма ионов в водах рек составляет 85–90 мг/л и лишь в отдельных пробах этот показатель достигает 150 мг/л. Преобладают ионы $\text{HCO}_3 + \text{CO}_3$ (от 0,50 до 1,60 г/моль), в связи с чем, согласно классификации О. А. Алекина, воды рек и большинства озер относятся к классу гидрокарбонатных натриевой группы. В верховьях некоторых рек и в ряде

озер — воды магниевой группы. Существенные различия в минерализации вод между реками и озерами не выявлены.

Активная реакция воды в реках и озерах Ямала и Гыдана близка к нейтральной ($\text{pH} = 6,5\text{--}7,5$). Кислородный режим в период открытой воды благоприятный — более 80 % насыщения при содержании CO_2 от 17,6 до 30,8 мл/л. В зимний период концентрация растворенного в воде кислорода на отдельных, особенно заболоченных, участках рек сравнительно низкая, однако заморы носят локальный характер и выражены слабо. Содержание в воде фосфора и растворимой формы органических веществ низкое, нитратов — от 0,003 до 1 мг/л. Величины БПК₅ свидетельствуют о наличии в составе органики трудноокисляемых соединений. Содержание общего железа и кремния существенно колеблется по рекам; в водораздельных и пойменных озерах эти элементы полевыми методами химического анализа не обнаружены. В целом, по существующей классификации поверхностные воды Ямало-Гыданской области относятся к ультрапресным и экологически чистым.

1.1.4. Гидробиология

В гидробиологическом отношении реки и озера Ямало-Гыданской области изучены лишь в первом приближении. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о невысоком таксономическом разнообразии и уровне развития (судя по численности и биомассе) водорослей и беспозвоночных животных в водоемах этого региона, что позволяет сделать вывод о соответствующем состоянии в них кормовой базы рыб.

Фитопланктон. М. И. Ярушиной в водоемах (реках и озерах) басс. р. Мордыяха (п-ов Ямал) в июне-сентябре 1989–1990 гг. было собрано и идентифицировано 219 видов, разновидностей и форм водорослей, из которых удельный вес диатомовых, зеленых и синезеленых равнялся в сумме 88 %. М. И. Ярушина указывает, что преобладание в альгоценозах этих групп водорослей является характерной чертой северных водоемов Сибири в целом.

В речных водах басс. р. Мордыяха общее число видов и внутривидовых форм всех групп водорослей составляет 116, в озерах — 180. И в озерных, и в речных водах в конце июня — начале июля по уровню развития преобладают диатомовые, с середины июля до конца августа — синезеленые и диатомовые, с начала сентября — вновь диатомовые. В целом, уровень развития фитопланктона в реках и озерах басс. р. Мордыяха невысокий. Общая биомасса водорослей всех групп в течение летнего сезона колеблется от 76 до 738 мг/м³ в озерах и от 23 до 716 мг/м³ — в реках, не превышая в тех и других 1 г/м³.

Сравнительный анализ альгоценозов озер Ямала и высокогорий Алтая выявил факт большего таксономического разнообразия фитопланктона в озерах Ямала. В озерах Горного Алтая было обнаружено 172 вида и формы, из которых постоянно встречается 45, в озерах Ямала — 324 и 52 соответственно.

В озерах Ямала, как и Горного Алтая, основной комплекс фитопланктона представлен диатомовыми, золотистыми и десмидиевыми водорослями. Представители диатомовых составляют 71 % всего видового состава альгофлоры северных озер.

Судя по немногочисленным данным, к приведенным по Ямалу близки показатели разнообразия и развития водорослей в реках и озерах Гыданского п-ова, а также в водоемах ряда других районов Субарктики — Кольского п-ова, Большеземельской, Таймырской и Чукотской тундр.

Макрофиты. Высшая водная и околоводная растительность водоемов Ямало-Гыданской области остается практически не изученной. По крайней мере, публикаций по этому вопросу нам найти не удалось. Сравнительно хорошо изучен состав высших водных растений в больших озерах Большеземельской тундры — оз. Бол. Падимейто и оз. Лола-Кулига. В общей сложности в этих водоемах обнаружено 12 видов истинных гидрофитов, среди которых преобладающей группой являются сообщества рдестов — гребенчатый, разнолистный, длиннейший, альпийский, Берхтольда. Широко распространены в озерах формации харовых водорослей и зеленых мхов. На глубине 3–6 м произрастают уруть, шелковники, рдест разнолистный. Гидрофиты с плавающими листьями отсутствуют. В больших озерах гидрофиты распространены в основном в пределах литорали и не образуют сплошной полосы. В малых озерах (спутниках названных озер) гидрофиты формируют вдоль берегов сплошные заросли. Вегетация макрофитов начинается с июля. Цветы у большинства видов растений появляются в конце июля — начале августа; у ряда растений цветение происходит под водой. Наиболее продуктивным сообществом среди погруженных макрофитов оказался рдест гребенчатый, фитомасса которого на 1 м² укоса составила 325 г в сыром и 40 г — в сухом виде.

Зоопланктон. Сведения о зоопланктоне рек и озер северной части Ямала отсутствуют. В водоемах Среднего и Южного Ямала ранее было выявлено 127 видов и форм зоопланктеров, из которых коловоротки составляли 38,6 %, клadoцеры — 37,8, копеподы и каланоиды — 23,6 %. В последние 8–10 лет этот список возрос до 161 вида. Несмотря на сравнительно высокое таксономическое разнообразие зоопланктона в целом, в отдельно взятом водоеме полуострова встречается не более 50–55 видов и форм беспозвоночных животных этой группы. Например, в р. Юрибее отмечено обитание 54 видов зоопланктеров разных таксономических групп, в р. Нурмаяхе — 49, в оз. Панэто — 40.

Наибольшее таксономическое разнообразие зоопланктона характерно для пойменных озер и русел рек Ямала, наименьшее (около 20 видов) — для больших материковых озер. В реках преобладает зоопланктон аллохтонного происхождения. Структура зоопланктоноценозов на каждом конкретном участке реки определяется характером ее течения, степенью меандрирования, связью с пойменными водоемами и уровнем развития в них фитопланктона.

Активное развитие зоопланктона в озерах Ямала начинается лишь с конца июня, в реках и мелких придаточных водоемах несколько раньше — в начале июня. Этим объясняется тот факт, что в июле фауна кладоцер в небольших пойменных водоемах по числу форм превосходит более чем в два раза число форм в озерах. В начале августа фауна этих рачков в озерах достигает наибольшего разнообразия, а в небольших водоемах уже становится беднее.

В экологическом отношении среди зоопланктеров в большинстве водоемов Ямала, особенно глубоких озерах, преобладают пелагические формы. В более мелких озерах, наряду с пелагическими, высока доля прибрежных форм и обитателей нектобентоса. Зарослевые и эвритопные формы зоопланктеров представлены малым числом видов, что связано с низкой степенью развития в литоральной зоне макрофитов, изрезанностью береговой линии и существенным ветровым перемешиванием водных масс. Большинство коловраток и рачков планктона эвритермны. Весенний зоопланктон носит копеподный характер, осенний — либо коловраточный, либо копеподный, либо коловраточно-копеподный.

Основная черта сезонной динамики количественного развития зоопланктона в водоемах Ямала — постепенное увеличение его суммарной численности и биомассы в течение примерно полутора-двух месяцев с последующим резким снижением. Однако отношение величин численности и биомассы зоопланктеров во время пика их развития к величине среднесезонной численности и биомассы небольшое и составляет около 2. В летний период биомасса зоопланктона в водоемах Ямала редко превышает 1 г/м^3 . Наибольшая численность и биомасса организмов зоопланктона в июле-августе — в среднем 68 тыс. экз./м^3 и 2800 мг/м^3 — отмечена в пойменных водоемах, в которых происходит максимальный (до 20°C) прогрев воды. Сравнительно высоки эти показатели — 70 тыс. экз./м^3 и 2500 мг/м^3 — в материковых озерах, но низки в реках — 40 тыс. экз./м^3 и 650 мг/м^3 . С рыбохозяйственной точки зрения водоемы Ямала по запасам зоопланктона являются мало- или среднекормными.

Зоопланктон рек Гыданского п-ова в качественном отношении также остается до настоящего времени слабоизученным. В водоемах р. Юрибей выявлено 78 видов и форм зоопланктеров, в том числе коловраток — 41, кладоцер — 13, копепод — 24. В речных водах обнаружено 59 видов и форм, в пойменных озерах — 55. Биомасса зоопланктеров в летний период (июль-август) в среднем течении реки достигает 116 мг/м^3 , повышаясь в низовьях до 358 и снижаясь на устьевом участке до 153 мг/м^3 . В притоках она колеблется от 6 до 52 мг/м^3 , в пойменных озерах достигает 1644 мг/м^3 , в материковых озерах составляет в среднем 170 мг/м^3 .

В р. Танаме в процессе изучения рыб и их кормовой базы в июле-августе 1973–1974 гг. было установлено обитание 7 видов и форм коловраток, 8 — ветвистоусых рачков и 8 — веслоногих. Из коловраток наиболее распространены

Asplanchna priodonta, *Notolca labis*, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, *Keratella jjadrata*, из ветвистоусых — *Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina*, *Holopedium gibberum*, в пойменных озерах преобладают *Sida crfstalina*, *Ejilyphemus pediculus*, *Leptodora Kindti* и *Scapholeberis cronata*. Из веслоногих рачков чаще других встречались *Cyclops scutifer* и *Cyclops strenuus*. В пробах из речных вод был обнаружен и характерный для водоемов Субарктики рачок *Acanthocyclops bicuspidata*.

Численность коловраток на нижнем участке Танама составила в среднем 682 экз./м³, биомасса — 4,52 мг/м³, кладоцер — 35 экз./м³ и 0,65 мг/м³, копепод — 112 экз./м³ и 12,0 мг/м³. Общая численность зоопланктона для этого участка реки равнялась 829 экз./м³, биомасса — 17,28 мг/м³.

Не только в русле Танама, но и в протоках и пойменных озерах по численности преобладали коловратки, однако по биомассе они уступали копеподам в протоках и пойменных озерах. В протоках нижнего течения реки численность коловраток равнялась в среднем 2836 экз./м³, биомасса — 6096 мг/м³, кладоцер — 286 экз./м³ и 1457 мг/м³, копепод — 953 экз./м³ и 2409 мг/м³ соответственно. В пойменных озерах эти показатели составили: коловраток — 26174 экз./м³ и 14278 мг/м³, кладоцер — 233 экз./м³ и 1098 мг/м³, копепод — 6823 экз./м³ и 25735 мг/м³.

Приведенные выше показатели развития зоопланктона в водоемах Танама крайне низки и уступают по численности зоопланктону левобережной дельты Енисея более чем в 100 раз, а по биомассе — более чем в 40 раз. Также для сравнения укажем, что в высокогорных (2–2,5 тыс. м над у. м.) озерах Алтая (плато Укок) Н. И. Ермолаевой в составе зоопланктона было обнаружено 42 вида, в том числе коловраток — 20, кладоцер — 12, копепод — 10 видов. Биомасса зоопланктона в этих водоемах не превышала в начале августа 2000 г. нескольких миллиграммов, и лишь в одном небольшом озере (мелководном и хорошо прогреваемом) составила 160 мг/м³. По степени видового разнообразия, численности и биомассе высокогорные озера Алтая оказались близки к ультраолиготрофным озерам Таймыра.

Более подробно, чем в реках Юрибей и Танама, изучен зоопланктон в озерах Гыданского п-ова. В этих водоемах в составе зоопланктона доминируют, как по численности, так и по биомассе, копеподы. Осенью (в сентябре) они составляют в среднем 61 % суммарной численности и 98 % — суммарной биомассы зоопланктеров. В ноябре эти показатели составляют 46 и 98 % соответственно. Ветвистоусые рачки в озерах полуострова малочисленны. Коловратки играют заметную роль в развитии озерного зоопланктона: в сентябре их численность составляет 36 %, в ноябре — 53 %, но биомасса — 0,2 и 0,4 % соответственно.

В крупных термокарстовых озерах Гыданского п-ова (озера Ямбуто, Хасейнто, Хучето, Периптавето) биомасса летнего зоопланктона колеблется в пределах от 500 до 3300 мг/м³, в озерах реликтово-морского происхождения она редко превышает 1,0 г/м³. В период ледового режима численность зооплан-

ктона в гыданских озерах очень низкая. После вскрытия озер она начинает нарастать, достигая максимальных значений к концу августа. В развитии летнего зоопланктона наблюдается только один пик численности и биомассы, что, как известно, характерно для водоемов высоких широт. Например, в оз. Хасейнто в конце подледного периода (в июне) науплиальные стадии зоопланктеров составляют в среднем 97 %, в сентябре — 200 % от числа особей взрослых стадий. С наступлением ледостава относительная численность науплиев резко падает и в ноябре составляет в среднем 12, в декабре — 1,4 %.

Во второй половине августа 2001 и 2002 г. изучались зооценозы планктона, бентоса и перифитона ранее не исследованных в этом отношении ряда водоемов Ямала (р. Нурмаяха, ее малый приток и безымянное озеро, находящееся на территории промбазы «Нурма»), Гыданского п-ова (некоторые реки и оз. Глубокое) и Тазовского п-ова (реки Монгаюрбэй и Понуты, озеро без названия, старица р. Понуты). На Ямале в русле р. Нурмаяха на четырех створах найдено и определено 49 видов зоопланктеров, в том числе 27 видов коловраток, 11 — копепоид и 11 — кладоцер. Наиболее часто встречались коловратки родов *Keratella*, *Kellicottia*, *Asplanchna*, *Synchaeta*, из веслоногих рачков — *Heteroscope appendiculata*, из ветвистоусых рачков — виды рода *Bosmina*, *Chydorus*. На всех разрезах по численности преобладали коловратки (71–91 %), по биомассе коловратки доминировали на первом и третьем створах (40–53 %), а ветвистоусые рачки — на втором и четвертом (48–83 %).

В обследованных водоемах Гыданского п-ова найдено 55 видов зоопланктеров, в том числе коловраток — 26 видов, кладоцер — 21, копепоид — 8. В пробах зоопланктона из оз. Глубокое найдено 13 видов, в том числе 5 видов ветвистоусых рачков, 5 — коловраток и 3 — веслоногих рачков. Зоопланктон в озере развит хорошо: средняя численность организмов составляла 79 148 экз./м³, биомасса — 3,51 г/м³. Доминировали по численности веслоногие рачки (53 %) и коловратки (42 %), но по биомассе (94,45 %) — кладоцеры.

В пробах зоопланктона из водоемов Тазовского п-ова выявлено 64 вида, в том числе 29 видов коловраток, 22 вида кладоцер и 13 видов копепоид. В р. Понуты найдено 12 видов ветвистоусых рачков, 7 — коловраток и 3 вида веслоногих рачков. На тихих участках реки в зарослях осоки численность зоопланктона достигала 9620 экз./м³, биомасса — 0,350 г/м³. По численности (89 %) и биомассе (92 %) в пробах доминировали кладоцеры. Ветвистоусые рачки преобладали по численности и биомассе и в других обследованных реках Тазовского п-ова — Монгаюрбэй и Понуты.

Следует отметить, что слабое развитие зоопланктона является одной из основных причин почти полного отсутствия в ихтиофауне Ямало-Гыданской области планктофагов, представленных лишь малочисленной пелядью, но и в ее питании значительную роль играет бентос. Тем не менее, не следует забывать, что зоопланктон играет важную роль в питании молоди всех видов рыб этого

региона. Например, в конце августа 1973 г. в содержимом желудков сеголетков чира р. Танама зоопланктон составил 40–90 % от всей массы пищи (босмины и циклопы в равном количестве), в желудках сеголетков сига-пыжьяна — около 100 % (в том числе *Bosmina longirostis* — 5 %, науплии *Bosmina longirostis* — 60, *Daphnia* sp. — 20, *Cyclops* sp. — 5 и *Notolca labis* — 10 %), в желудках сеголетков ерша — около 5 %.

Зообентос. Донная фауна водоемов Ямала представлена 150 видами и формами, из которых по таксономическому разнообразию преобладают личинки хирономид. Большинство представителей зообентоса, обитающих в водоемах Ямала (и Ямало-Гыданской области в целом), широко распространены в реках и озерах Сибири. В ряде озер центральной части Ямала встречаются морские реликты ледникового периода — представители мизид, изопод и амфипод, которые известны, помимо Ямала (и Гыдана), в озерах северо-запада Европы.

Видовой состав, численность и биомасса донных животных в водоемах Ямала возрастает от речных вод к пойменным водоемам и уменьшается в материковых озерах. В речных водах полуострова зообентос в качественном отношении беден и представлен преимущественно моллюсками и личинками хирономид. Животные этих групп доминируют на участках рек с замедленным течением и донными отложениями в виде ила, заиленного песка или глины. На более быстрых участках рек, где преобладают песчаные перемываемые грунты, моллюски в большинстве случаев отсутствуют, а из личинок хирономид встречаются только мелкие формы. На устьевых участках рек, впадающих в море, донная фауна приобретает черты морской — основу ее составляют амфиподы, изоподы, появляются полихеты.

Количественно зообентос в реках Ямала развит слабо: в верхнем и среднем течениях биомасса донных беспозвоночных колеблется от 0,01 до 3,0 г/м², в низовьях она не превышает 3,5 г/м². В придаточной системе рек (протоках, курьях и т. п.) в составе зообентоса преобладают личинки хирономид и моллюски. Численность донных животных составляет в водоемах этого типа в летний период от 180 до 600 экз./м², биомасса — от 1,2 до 4,7 г/м².

В пойменных озерах Ямала отмечено наибольшее разнообразие и обилие зообентоса. Здесь обитают олигохеты, личинки хирономид, моллюски, пиявки, жуки и др. Их суммарная численность колеблется в летние месяцы от 300 до 900 экз./м², биомасса — от 4 до 8,6 г/м². При этом на долю моллюсков приходится до 44 % по численности и до 56 % по биомассе. В не заливаемых речными водами озерах разнообразие и уровень развития зообентоса близки к речному. Численность донных животных колеблется в этих водоемах от 40 до 240 экз./м², биомасса — от 0,2 до 2,0 г/м². Доминирующими группами по биомассе являются олигохеты, личинки хирономид и моллюски. Соотношение групп-доминантов меняется по сезонам года и годам.

Сравнительно слабо развит зообентос и в водоемах Гыданского п-ова. В водоемах басс. р. Юрибей по разнообразию, численности и биомассе преобладают личинки хирономид (26 видов) и моллюски (18 видов). Биомасса зообентоса в реке колеблется от 3,3 г/м² в ее среднем течении до 26,5 — в нижнем; в протоках она составляет от 2 до 10,8, в притоках — от 0,02 до 13,5, в пойменных озерах — от 6,4 до 20,9, в материковых озерах — до 1,5 г/м².

В водоемах басс. р. Танама зообентос также представлен в основном личинками хирономид и моллюсками. Наибольшая встречаемость и биомасса этих животных отмечена для галечных грунтов. На песчаных и илисто-песчаных грунтах, преобладающих на среднем и нижнем участках реки, развитие всех групп зообентоса ограничено в связи с сильным перемыванием и переносом водой субстрата. В июле-августе численность бентосных организмов в верхнем течении реки составляет 120 экз./м², биомасса — 0,12 г/м², в среднем течении — 200 экз./м² и 0,15 г/м² соответственно. Сравнительно высока плотность зообентосных организмов на участках реки ниже впадения в нее притоков, где формируются грунты с повышенной степенью заиления. Например, в устье р. Мал. Пякотаяха численность зообентоса в августе 1976 г. равнялась 3666 экз./м², а биомасса 17,8 г/м². В это же время в материковых озерах численность бентосных организмов составляла 1012 экз./м², биомасса — 3,53 г/м², а в озерах, расположенных на водоразделах, — 293 и 2,13 соответственно.

В составе зообентоса в нижнем течении р. Танама по численности и биомассе ведущее положение занимают амфиподы, личинки хирономид, моллюски и олигохеты. Самая высокая численность бентосных организмов в июле-августе 1976 г. отмечена в протоках — 569,9 экз./м², при этом на долю амфипод приходилось около 35 %, хирономид — 26, моллюсков — 19 и олигохет — 17 % от общей биомассы зообентоса.

За протоками по численности бентосных организмов следуют речные воды нижнего течения Танама — 361,44 экз./м². Доминируют здесь по этому показателю амфиподы, численность которых равна 204 экз./м² (56 %), личинки хирономид (20,4 %) и моллюски (16,7 %). В пойменных озерах численность зообентоса равна 322 экз./м², с преобладанием моллюсков (38 %), олигохет (29 %), личинок хирономид (18 %) и амфипод (11 %).

По биомассе бентосных организмов лидируют пойменные озера Танама — 3,07 г/м², за ними следуют протоки — 2,67 г/м². Наименьшая биомасса зообентоса отмечена для речных вод — 1,39 г/м². В целом, развитие всех групп зообентоса в водоемах нижнего участка Танама (наиболее продуктивного в гидробиологическом отношении) весьма невысокая.

В озерах Гыданского п-ова наибольший удельный вес в составе донных животных принадлежит амфиподам и личинкам хирономид, гораздо меньшую роль в зообентосе играют олигохеты и моллюски. В озерах термокарстового и реликтово-морского генезиса биомасса донных беспозвоночных составляет

в летний период 0,5–1,5 г/м², в пойменных озерах — 3,0–3,5 г/м². Близкие к приведенным значения численности и биомассы бентосных животных отмечены для оз. Таймыр, с которым у наиболее крупных озер Гыданского п-ова имеется большое сходство по ряду абиотических и биотических характеристик, в том числе по характеру распределения грунтов по глубинам, в промерзании значительных зон мелководий, в отсутствие макрофитов.

В дополнение к изложенному приведем результаты сравнительно недавнего изучения зообентоса в водоемах Ямала, Гыдана и Тазовского п-ова. Во второй половине августа 2001 и 2002 г. здесь в общей сложности было найдено 87 видов бентосных беспозвоночных, в том числе представители круглых и кольчатых червей, брюхоногих и двустворчатых моллюсков, ракообразных, водных клещей и личинок насекомых, а также 56 видов хирономид.

На Ямале в русле р. Нурмаяха на четырех створах найдено 26 видов зообентоса. В пробах из верхних участков реки отсутствовали олигохеты, среди хирономид преобладали псаммофильные формы — *Cladotanytarsu sp.*, *Psectrocladius simulans*, обычные для промытых, бедных органикой песков. По численности на этих биотопах преобладали личинки хирономид (91–97%), по биомассе — крупные личинки долгоножек *Artotipula salisetorum* (87% суммарной биомассы). На третьем створе — на суглинках с растительными остатками — по численности доминировали личинки хирономид (55%), в основном хищные формы — *Paracladopelma camptolabis* и *Prodiamesa bathyphila*, только здесь в небольшом количестве были найдены детритофаги — олигохеты. Основу биомассы на этом створе составляли двустворчатые моллюски (65% суммарной биомассы).

Количественные показатели развития зообентоса в р. Нурмаяхе колеблются в широких пределах — численность от 100 до 8600 экз./м², биомасса — от 0,1 до 19,4 г/м². Обильное развитие донных животных отмечено в небольшом притоке реки на заиленных песках. Здесь найдено 24 вида, в том числе круглые и кольчатые черви, ракушковые рачки, двустворчатые и брюхоногие моллюски, личинки водного жука, ручейников и комаров-звонцов. По численности (67%) и биомассе (47%) доминировали личинки хирономид. Субдоминантами были моллюски (15% суммарной численности и 42% — биомассы), из которых преобладали двустворчатые — фильтраторы рода *Euglesa*. Олигохеты встречались в притоке в большем количестве, чем в реке, но значительной роли в формировании биомассы зообентоса не играли. Плотность и биомасса донных организмов этого притока высокая — от 7650 до 11 650 экз./м² и от 27,14 до 38,44 г/м² соответственно.

В небольшой протоке одной из рек Гыданского п-ова в пробах зообентоса найдено 17 видов, в том числе малощетинковые и круглые черви, двустворчатые моллюски, ракушковые рачки, личинки ручейников, стрекоз и хирономид. В зарослях мха и водных растений по численности преобладали хищные хирономиды *Trissopelopia longimana*, а также зарослевые формы — *Trissocladius*

potamophilus и *Endochironomus impar*, которые составляли 86 % общей численности. По биомассе доминировали крупные личинки стрекозы *Somatochlora sahlbergi* и ручейника *Agrypnia obsoleta*. Плотность зообентоса варьировала в пробах от 3500 до 8700 экз./м², биомасса — от 6,5 до 32,22 г/м².

В пробах из оз. Глубокое исследователями найдено 18 видов донных животных. В этом водоеме зообентос хорошо развит на заиленных грунтах; по численности (61 %) и биомассе (72 %) преобладают личинки хирономид, из которых наибольшее значение имеют фильтраторы *Glyptotendipes paripes* и пелофилы *Chironomus nigrifrons*. Биомасса зообентоса на этих биотопах колебалась от 7,6 до 20,0 г/м² и в среднем составляла 13,72 г/м².

В водоемах Тазовского п-ва в составе зообентоса р. Монгаюрбэй отмечено 18 видов. На заиленных песках реки по численности (70 %) и биомассе (47 %) преобладали личинки хирономид, в основном хищные формы — *Procladius ferrugineus* и *Paracladopelma camptolabis*. Меньшее значение в образовании биомассы (34 %) имели двустворчатые моллюски рода *Amesoda*. Суммарная биомасса зообентоса в пробах варьировала от 1,62 до 2,96 г/м² и в среднем равнялась 3,09 г/м².

В пробах зообентоса из другой реки полуострова — Понуты — найдено 18 видов. На заиленных песках с растительными остатками в массе развились личинки хирономид (93 % суммарной численности и 86 % биомассы), что и определило высокие показатели суммарной численности и биомассы зообентоса. Наибольшее значение имели хищники *Procladius ferrugineus*, холодолюбивые *Sergentia coracina*, а также мелкие собиратели детрита — *Tanytarsus holochlorus* и *Polypedilum scalaenum*. Биомасса зообентоса изменяется в широких пределах — от 3,92 до 22,76 г/м².

В зообентосе карстового озера, расположенного в басс. р. Понута (без названия) найдено 13 видов. Здесь наиболее богатыми по численности и биомассе были зооценозы илов — от 20,35 до 38,41, в среднем 26,6 г/м².

Зооперифитон является частью биоценоза гидробионтов — перифитона. В состав зрелого перифитонного сообщества входят бактерии, водоросли и беспозвоночные животные, обитающие на разделе фаз «вода — твердый субстрат». Животных, входящих в состав перифитона, объединяют под названием «зооперифитон». Не являясь, как правило, объектами питания рыб непосредственно, организмы перифитона играют важную роль в формировании и функционировании ценозов фито- и зоопланктона, фито- и зообентоса и, таким образом, кормовой базы рыб в целом.

В водоемах Ямала и Гыдана перифитон изучен к настоящему времени крайне слабо. Всего в составе ценоза обрастаний обследованных водоемов выявлен 81 вид животных, включая губок, гидр, круглых, кольчатых и плоских червей, моллюсков, мшанок, тихоходок, ракообразных, паукообразных, личинок насекомых (в том числе 48 видов хирономид).

На четырех створах р. Нурмаяха (Ямал) в зооперифитоне найдено 26 видов беспозвоночных. В пробах из первых двух створов обнаружено по 15 видов, основу биомассы здесь формируют крупные личинки ручейников *Limnephilus bipunctatus* и *Dicosmoecus palatus* (91–93 %). По численности на самом верхнем, первом, створе доминируют гидры (56 %), на втором — личинки хирономид (39 %). Общая численность животных составляет от 2706 до 7670 экз./м², биомасса — от 1,07 до 32,98 г/м². На третьем створе отмечено снижение как таксономического разнообразия (найденно 11 видов), так и количественных показателей развития перифитона — численность беспозвоночных на 1 м² снизилась более чем в 5 раз (и варьировала в пробах от 924 до 1215 экз./м²), биомасса — более чем в 37 раз (от 0,19 до 0,49 г/м²). На самом нижнем, четвертом, створе выявлены минимальные показатели качественного и количественного развития перифитона: обнаружено 5 видов, из которых по численности и биомассе доминировали личинки хирономид.

Для зооперифитона р. Нурмаяха еще в большей степени, чем для зообентоса, характерно снижение качественных и количественных показателей развития беспозвоночных на нижних створах. В пробах зооперифитона из притока, впадающего в р. Нурмаяхе в ее нижнем течении, найдено всего 9 видов. Здесь обнаружены круглые и кольчатые черви, брюхоногие моллюски *Anisus acronicus*, статобласты мшанок *Plumatella frutucosa*, куколки и личинки ручейника *Limnephilus bipunctatus*, личинки хирономид. В условиях медленного течения в зарослях осоки развивается сообщество, в котором доминируют по численности олигохеты семейства Naididae (49,6 %), по биомассе — брюхоногие моллюски (76,1 %). Плотность беспозвоночных перифитона изменяется от 1716 до 2944 экз./м², биомасса — от 7,36 до 8,33 г/м².

На Гыданском п-ове в небольшой протоке без названия в пробах зооперифитона выявлен 21 вид беспозвоночных, в том числе гидры, плоские, малощетинковые и круглые черви, тихоходки, орибатида, личинки веснянок и хирономид (12 видов). На участке протоки с замедленным течением отмечено высокое видовое богатство зооперифитона, найдены гидры, круглые и кольчатые черви, колонии мшанки *Plumatella frutucosa*, личинки хирономид (10 видов), единично — личинки веснянок и орибатида. Плотность организмов изменяется от 3822 до 10 440 экз./м², биомасса — от 0,72 до 0,97 г/м². Доминируют по численности и биомассе личинки хирономид. На перекате в условиях быстрого течения выявлено два сообщества перифитона. Первое — богатое в качественном отношении, с плотностью организмов 25050 экз./м² и невысокой биомассой (0,80 г/м²), и второе — с низким таксономическим богатством, доминированием по численности (66,7 %) и биомассе (99 %) личинок мошек. При невысокой плотности организмов (3420 экз./м²) здесь отмечена максимальная в протоке биомасса зооперифитона — 6,79 г/м². В пробах зооперифитона из оз. Глубокое обнаружено небольшое число (7) видов с низкой суммарной численностью (3024 экз./м²) и биомассой (0,12–0,50 г/м²).

На Тазовском п-ове в ручье, впадающем в р. Монгаюрбэй, найдено 20 видов животных перифитона, в том числе плоские, круглые и кольчатые черви, тихоходки, статобласты мшанок *Cristatella mucedo*, личинки мокрецов и 14 видов хирономид. По численности и биомассе преобладают личинки хирономид. В зооперифитоне старицы р. Понуты найдены губка *Spongilla lacustris*, мшанка *Plumatella fruticosa*, нематоды, олигохеты, тихоходки, личинки хирономид.

В карстовом безымянном озере Тазовского п-ова на осоке обнаружено 9 видов перифитонных животных. По численности доминируют рачки *Chydorus sphaericus* (61,1%), по биомассе — личинки хирономид (80,8%).

Таким образом, на основе приведенных фактических данных правомерно сделать вывод о том, что ценозы перифитона в условиях изучавшихся водоемов Субарктики сравнительно разнообразны в таксономическом отношении и во многих случаях хорошо развиты количественно. Последнее следует иметь в виду при оценке в этих водных экосистемах кормовых ресурсов рыб, но с учетом доступности организмов обрастаний для представителей ихтиофауны.

В целом, изложенная в разд. 1.1.4 информация позволяет сделать вывод, что подавляющее большинство водоемов Ямало-Гыданской географической области по совокупности биолимнологических характеристик относится к водоемам олиготрофного типа с вытекающими отсюда следствиями их продуктивности.

1.2. Обь-Тазовская устьевая область

1.2.1. Гидрология

При впадении в Обскую губу р. Обь образует мелководную дельту площадью более 4 тыс. км². Здесь Обь разделяется на ряд рукавов, из которых наиболее многоводны Надымская Обь (правый) и Хаманельская Обь (левый). Оба русла связаны многочисленными протоками. Надымская Обь имеет множество песчаных отмелей с глубинами до 2 м, именуемых «салмами». Салмы являются важной составной частью нагульных площадей для большинства сиговых рыб, как молоди, так и половозрелых особей (с отсроченным половым созреванием, пропускающих в текущем году и нерестящихся в текущем году). На салмы скатываются на нагул рыбы и из обсыхающей по мере спада половодья поймы притоков южной и средней частей Обской губы.

Обская губа является продолжением дельты. Она представляет собой вытянутый в меридиональном направлении эстуарий длиной 750, шириной 30–75 км, площадью 55,5 тыс. км², с объемом воды 445 км³. Обская губа, особенно в ее южной части, — сравнительно мелководный водоем с глубинами 3–6 м.

Среднегодовой сток обских вод в Карское море составляет 530,5 км³, с колебаниями по годам от 404 до 662 км³. По сезонам сток распределяется следующим образом: зимой — 8,4%, весной — 14,6, летом — 56, осенью — 21%. Зимнее питание реки осуществляется в основном за счет грунтовых, болотных вод, бедных кислородом.

Тазовская губа соединяется с Обской в центральной части восточного побережья и является, по сути, восточной частью Обской губы, поэтому в некоторых работах обе губы рассматривают как единую водную систему — Обь-Тазовская устьевая область.

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

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

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

возрастает, при стгонных ветрах наблюдается обратная картина — повышается температура и понижается соленость. В южной части Обской губы воды остаются пресными независимо от направления ветра.

В целом, характерным для Обской губы является сравнительно высокая динамичность распространения соленых морских вод. Гидробионты, обитающие в таких условиях, должны обладать широким диапазоном толерантности к этому фактору. В Тазовскую губу морские воды не проникают, а небольшие глубины определяют однородность температуры воды от поверхности до дна.

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

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

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

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

Обская губа имеет, хотя и замедленное, но ясно выраженное течение. При этом в период ветровых стгонов и нагонов скорость течения значительно возрастает. В районе мыса Трёхбугорного наименьшая скорость течения состав-

ляет 0,06 м/с, наибольшая — 0,15 м/с. В южной части губы скорость течения увеличивается до 0,3 м/с. В средней части губы скорости течения достигают 0,3–0,4 м/с. Картина течений значительно меняется под влиянием ветров северных и южных румбов, формируя перестройку поля течений термохалинной структуры всей толщи водных масс. При нагоне возникают обратные течения, а при споне скорости достигают 0,8 м/с. Однако интегральные скорости течения в Обской губе в направлении с юга на север сравнительно низки, зимой они составляют 0,01–0,03 м/с, летом — 0,06–0,08 м/с.

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

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

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

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

нием этой полыньи служит целый ряд разводий, достигающих южной части губы и также оказывающих влияние на гидротермический и газовый режимы водоема, особенно во время приливов.

Наращение льда на акватории Обской губы происходит на протяжении всей зимы, к концу которой (апрель-май) толщина льда достигает наибольших значений — в южной части губы 200–205 см, в средней части — 170–185, в северной части — 140–160 см.

Разрушение ледяного покрова под влиянием солнечной радиации и увеличения объема паводковых вод начинается в южной части Обской губы в мае. Средняя скорость продвижения волны вскрытия ледяного покрова уменьшается по мере продвижения на север от 49,6 км/сут. у мыса Каменного до 43,2 км/сут. у о. Белого. В июне начинается вскрытие акватории губы под действием ветрового волнения. С этого времени разрушение припая происходит как на юге, так и на севере Обь-Тазовской губы. Полное очищение дельты Оби ото льда обычно наблюдается в начале июня, северной части Обской губы — в конце июля — начале августа. Таким образом, приход биологической весны растягивается по акватории губы на месяц и более.

1.2.2. Гидрохимия

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

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

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

Как уже было сказано, в ионном составе пресных вод Обь-Тазовской области преобладают гидрокарбонаты. Их содержание в период открытой воды в Обской губе варьирует от 48 до 92 мг/л, в Тазовской губе — от 24 до 61 мг/л. При этом концентрация ионов кальция изменяется соответственно от 6 до 20 мг/л и от 2 до 13 мг/л, сульфатов — от 3 до 14 мг/л и от 2 до 9 мг/л, хлоридов — от 4 до 14 мг/л и от 3 до 9 мг/л, натрия и калия — от 2 до 17 мг/л и от 1 до 12 мг/л, магния — от 2 до 9 мг/л и от 1 до 5 мг/л.

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

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

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

Взаимодействие пресных и соленых вод разделяет воды Обской губы не только по солевому составу, но и характеру распределения органических веществ. Большая часть содержащейся в речной воде органики осаждается в барьерной зоне так называемого «маргинального фильтра», что стимулирует исключительное развитие здесь бактерий и последующих, связанных с ними звеньев биоценоза. В результате из воды удаляется не только органика, но

и происходит осаждение металлов и взвешенных веществ. Установлено, что процессы седиментации усиливаются при солености в поверхностном горизонте вод в 1,3–4,8 ‰ и придонном слое в 11,4–20 ‰. Поскольку участок смешивания соленой и пресной воды является непостоянным и зависит от характера течений, то эта высокопродуктивная зона может формироваться на сравнительно больших площадях, обеспечивая благоприятные условия для развития тех видов гидробионтов, которые приспособлены к обитанию в лабильной по минерализации и ионному составу среде. Явление «маргинального фильтра», который представляет собой сложную комбинацию различных физических, химических и биологических трансформаций, выявлено и изучалось в эстуариях многих рек, например, Волги и Невы. В частности, интенсивность процессов самоочищения в зоне «маргинального фильтра» может во много раз превышать их интенсивность в других частях эстуария.

Следует отметить, что, помимо положительного влияния, смешение пресных и морских вод может оказывать и существенное отрицательное воздействие на экосистему устьевой области, поскольку указанная зона является аккумулятором многих химических ингредиентов, токсичных для гидробионтов и загрязняющих их среду обитания. Иными словами, в определенных условиях биологически активные зоны эстуариев могут становиться источником вторичного загрязнения акватории водоема. Следует не забывать, что в Обской губе зона смешения пресных и морских вод является местом нагула и зимовки таких ценных промысловых видов рыб, как ряпушка, муксун, омуль, нельма и корюшка.

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

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

Содержание в воде Обской и Тазовской губ органических веществ высокое, снижается с юга на север. В Обской губе наиболее отчетливо этот процесс про-

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

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

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

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

Содержание фосфатов в южной части Обской губы в период открытой воды варьирует в пределах 0,07–0,33 мг/л, в среднем составляя 0,159 мг/л, в средней части губы — 0,07–0,23 мг/л (0,138 мг/л), в северной части губы — 0,05–0,23 мг/л (0,148 мг/л). В Тазовской губе, несмотря на отмеченное выше

более высокое развитие водорослей, концентрация фосфатов выше, чем в Обской. В целом, по губе их значения варьируют от 0,12 до 0,40 мг/л, при средней величине 0,214 мг/л.

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

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

Важнейшим химическим элементом для жизни гидробионтов является кислород. Воды Обской и Тазовской губ даже в период открытой воды имеют сравнительно невысокие концентрации этого элемента, что связано с активным поглощением кислорода донной взвесью (особенно во время волнений), богатой органическими веществами и биогенами. Наиболее активно это происходит во время ветровых волнений, когда донные отложения оказываются в толще воды. Концентрация кислорода в воде Обской губы в летние месяцы при температуре воды 3–15 °С колеблется в пределах 7,2–11,2 мг/л (64–88 % нормального насыщения). При сравнительно малых глубинах эстуариев и значительном перемешивании водных масс содержание кислорода у дна лишь на доли миллиграмма ниже, чем у поверхности. Осеннее похолодание воды приводит к увеличению в ней содержания растворенного кислорода. При температуре воды в поверхностном слое 1–8 °С и у дна 3–8 °С концентрация кислорода возрастает до 10,4–13,5 мг/л (89–96 % насыщения). С наступлением ледостава и прекращением поступления кислорода из атмосферы происходит постепенное снижение концентрации кислорода в воде. В этот период низкое содержание кислорода имеют и воды, приносимые в эстуарии реками. Доминирующая роль речного стока в этом процессе определяет направленность развития заморных явлений в эстуариях с юга на север. Наиболее существенное снижение кислорода в южной части Тазовской губы (до 30–50 % насыщения) происходит уже в конце ноября — начале декабря, в южной части Обской губы — в конце декабря. Более раннее наступление замора в Тазовской губе, чем в Обской, связано с особенностями его развития в басс. р. Пур.

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

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

Таким образом, общая протяженность распространения замора в бассейне Оби — от устья р. Кеть до мыса Парусного в Обской губе — составляет около 2 тыс. км, а площадь заморной зоны, включая заморную зону рек Пур и Таз, — 1,3 млн км². Скорость продвижения замора, его интенсивность и область распространения различаются по годам и зависят от ряда метеорологических и гидрологических факторов. Многолетние наблюдения в районе Нового Порта позволили ранжировать замор по степени его интенсивности на пять уровней — от очень сильного до очень слабого. Периодичность возникновения сильных заморов — один раз в 25–30 лет, слабых заморов — один раз в 10–15 лет. В Тазовской губе выделено три района — участок устойчивых заморных явлений (до створа залив Япто-Сале-Паюта — р. Хальмеряха), участок неустойчивого замора (до створа мыс Поворотный — р. Антипаюта), незаморный участок — далее к Обской губе. В незаморной зоне Обской и Тазовской губ концентрация кислорода составляет 72–94 % нормального насыщения. На этом участке сдерживающую роль в развитии замора вглубь эстуариев играет поступление насыщенной кислородом воды малых рек, что особенно прослеживается по различным заливам и бухтам, куда эти реки впадают и где влияние притока вод Оби, Пура и Таза менее выражено.

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

Установлено, что заморные воды в Обской губе не просто разбавляются весенними водами Оби, а вытесняются достаточно компактной массой, образуя продвигающийся на север гидрофронт. Соединившись в середине июня с заморными водами Тазовской губы, в конце июня масса «заморных» вод продолжает движение к устью Обской губы, постепенно смешиваясь с морскими водами. Схема вытеснения заморных вод из Обской губы приведена на рис. 6.

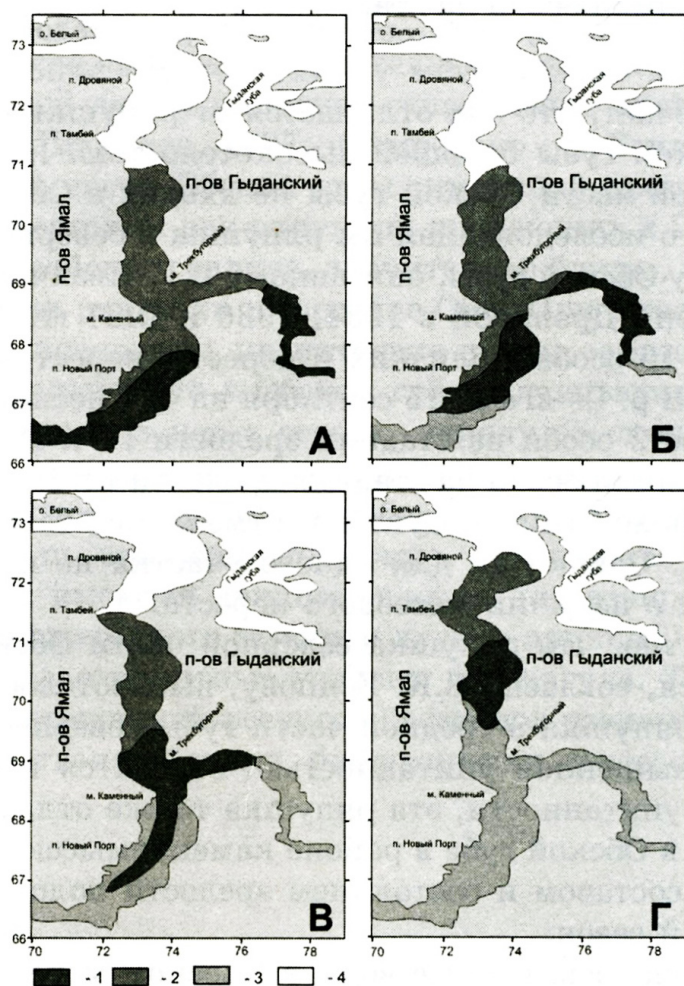


Рис. 6. Схема вытеснения «заморной» воды из Обской губы:

А — апрель-май; Б — конец мая — начало июня; В — середина июня; Г — конец июня; 1 — «заморная» вода; 2 — зимняя речная вода; 3 — весенняя речная вода; 4 — морская вода (эстуарные зимние водные массы) [Кузнецов и др., 2011]

Рассмотренные выше особенности гидрологического и гидрохимического режима Обской и Тазовской губ оказывают существенное влияние на жизнь

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

1.2.3. Гидробиология

Фитопланктон. Видовой состав и отдельные количественные стороны развития фитопланктона Обь-Тазовской устьевой области изучены сравнительно хорошо. В настоящее время число таксонов водорослей видового и внутривидового ранга в Обской губе составляет 458, в Тазовской губе — 222. Меньшее число обнаруженных таксонов в Тазовской губе связано прежде всего с малой изученностью водоема, а также с отсутствием в составе альгоценоза этой губы морских и солоноватоводных форм, встречающихся лишь в северной части Обской губы. Нагонные явления из Обской губы оказывают влияние на видовой состав фитопланктона северной части Тазовской губы.

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

Численность и биомасса водорослей в рассматриваемых эстуариях варьируют в зависимости от сезона и гидрологических условий в достаточно широких пределах. Так, в Обской губе в июле-сентябре численность водорослей составляет 0,4–13,1 млн кл./л, биомасса — 0,1–12,4 мг/л. В южной части губы средняя биомасса водорослей равна 4,8 мг/л, в средней части — 2,7, в северной — 1,6 мг/л. В зоне смешения пресных и соленых вод биомасса фитопланктона резко снижается, несмотря на достаточно высокое содержание здесь биогенов. Максимальные значения развития водорослей в этой зоне отмечаются в районе пос. Сеяха, т. е. несколько южнее места смешивания пресных и со-

ленных вод. Далее на север до мыса Тамбей биомасса снижается до сотых долей миллиграмма, а в районе мыса Дровяного — и до тысячных долей. Связано это явление с увеличением солености вод, при котором пресноводный фитопланктон погибает, а развитие солоноватоводных форм лимитируется низкой температурой воды и высокой численностью солоноватоводного зоопланктона. Отмеченное повышение биомассы фитопланктона в средней части Обской губы носит локальный характер и обусловлено увеличением концентрации биогенов и органических веществ в результате интенсивного перемешивания водных масс под воздействием различных течений. При этом среда обитания остается благоприятной для пресноводного фитопланктона.

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

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

В зимний период развитие фитопланктона в Обь-Тазовской устьевой области, как и в целом в водоемах высоких широт, угнетено. Биомасса клеток водорослей в пробах из Обской и Тазовской губ составляет в это время около 0,02 мг/л. С приходом биологической весны и постепенной активизации фотосинтеза численность водорослей уже в конце мая — начале июня возрастает до 1,52 млн кл./л, а биомасса — до 0,9 мг/л. Полное очищение водоемов ото льда и в связи с этим увеличение потока солнечной радиации, а также высокое содержание в воде в этот период свободных биогенов приводят к резкой вспышке численности фитопланктона. Однако интенсивное развитие водорослей непродолжительно и в значительной мере сдерживается быстро развивающимся зоопланктоном. Только к августу вновь формируются благоприятные условия для развития фитопланктона за счет дополнительного притока в устьевую область органики и биогенов, выносимых из пойменных водоемов при снижении уровня воды. В это же время температура воды достигает

своих наибольших значений. Совокупность указанных условий обуславливает быстрый рост численности фитопланктона, однако эффект цветения воды выражен слабо. В отличие от весеннего, этот пик развития альгофлоры в южных районах устьевой области может продолжаться до конца сентября. Осенний спад численности фитопланктона происходит по мере понижения температуры воды и снижения скорости продукционных процессов в водоеме в целом.

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

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

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

На таксономический состав зоопланктона Обской губы большое влияние оказывает р. Обь, а именно ее гидрологический и гидрохимический режимы, планктонный сток. В свою очередь, формирование нижнеобского зоопланктона происходит как за счет биопродукционных процессов в самой магистрали реки, так и за счет выноса зоопланктона из притоков, соровых и озерных систем. На формирование видового состава зоопланктона Тазовской губы влия-

ют реки Таз и Пур, которые обогащают его, принося более разнообразный, чем в губе, планктон.

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

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

В северной части Обской губы, где складываются благоприятные условия для обитания морских солоноватоводных видов, биомасса зоопланктона достигает очень высоких значений, особенно в районе смешивания пресной и соленой воды. При солености воды на поверхности $1,3\text{--}4,8 \text{ ‰}$ и у дна $11,4\text{--}20,0 \text{ ‰}$ биомасса мезопланктона может превышать 20 г/м^3 . Одна из причин этого явления — гибель большого количества водорослей и беспозвоночных, как пресноводных, так и морских, являющихся стеногалобионтами и поставляющих в процессе отмирания «материал» для обогащения вод биогенами. Выявлено активное накопление в этом районе губы детрита, в образовании которого заметную роль играет погибающий пресноводный фитопланктон. Не случайно ниже этого района и находится участок с максимальными показателями развития зоопланктона.

Снижение средних показателей биомассы зоопланктона с юга на север было прослежено и в Тазовской губе; по участкам их величины составляли 0,88, 0,53 и 0,39 г/м³ соответственно. При этом достаточно высокие биомассы отмечались в мелководных прибрежных зонах (1,7 г/м³). Сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона Обь-Тазовской устьевой области тесно связана с температурным фактором. За короткое северное лето формируется лишь один пик биомассы зоопланктона, приходящийся на вторую половину июля — август, что также отличает эстуарный зоопланктон от речного. В развитии зоопланктона Нижней Оби прослеживается два максимума — весенний и летне-осенний.

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

В зимний период зоопланктон в Обской губе крайне беден и представлен преимущественно ювенильными стадиями копепоид. Так, за период 1972–1977 гг. в зимнем зоопланктоне обнаружено всего 2 вида коловраток, 5 — веслоногих рачков и 4 вида ветвистоусых рачков. Средняя общая биомасса зоопланктонных организмов составляла 0,97 мг/м³, численность — 102 экз./м³.

В ноябре 2008 г. в Обской губе в районе к югу от бухты Каменной было обнаружено 5 видов коловраток, 5 видов веслоногих и 2 вида ветвистоусых ракообразных. Численность организмов зоопланктона была сравнительно высокой и варьировала в пробах от 230 до 1000 экз./м³, при доминировании науплиусов и копепоидит веслоногих. Ветвистоусые составляли от 1 до 9% от общей численности. Биомасса зоопланктона варьировала от 0,0007 до 0,02 г/м³, наибольший удельный вес пришелся на веслоногих, но на ряде станций отбора проб была сравнительно высокой и биомасса ветвистоусых.

В летне-осенний период 2009 г. работы по изучению зоопланктона были проведены в устьевой части Тазовской губы. В общей сложности было выявлено 84 вида зоопланктеров. Летний зоопланктон состоял из 77 видов, осенний — 51 вида. В экологическом отношении состав зоопланктона оказался довольно разнообразным. В зооценозах присутствовали как виды-реофилы, так и виды-лимнофилы. Наибольшее число видов принадлежало к северному холодолюбивому комплексу, но присутствовали и сравнительно теплолюбивые виды, а также виды-эвритермобионты. Наряду с пресноводным зоопланктоном, обнаружены и солоноватоводные формы. В таксономическом отношении наибольшее разнообразие выявлено у коловраток — летом обнаружено 35 видов, осенью — 24. Наиболее часто в пробах встречались представители

родов *Asplanchna*, *Conochilus*, *Keratella*, *Kellicottia*. Кладоцеры были представлены 20 таксонами (летом — 18, осенью — 14), чаще других встречались виды рода *Bosmina*. Веслоногие рачки в летних пробах были представлены 13 видами, в осенних пробах — 25. Наиболее часто встречалась молодежь *Calanoidae* и *Cyclopoidae*.

Численность зоопланктонных организмов в летний период колебалась в пробах от 2 680 до 60 160 экз./м³, биомасса — от 11,71 до 151,16 мг/м³. По численности доминировали коловратки — *Kellicottia longispina longispina*, *Natholca acutibata*, *Conochilus unicornis*, *Keratella cochlearis*, *Trichocerca cylindrica*, биомассе — крупные веслоногие рачки *Heterocope appendiculata*, *Eudiaptomus graciloides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops vicinus* и их молодежь.

В осенний период плотность зоопланктона варьировала от 10 370 до 34 810 экз./м³, биомасса — от 114,72 до 317,8 мг/м³. По численности преобладали науплиальные и копеподитные стадии веслоногих рачков, на некоторых станциях — ветвистоусые рачки за счет видов рода *Bosmina*. Основу биомассы (до 86,7%) составляли ветвистоусые рачки — *Bosmina obtusirostris* и *Bosmina longirostris*.

Зообентос. В составе зообентоса Обь-Тазовской устьевой области насчитывается более 130 видов беспозвоночных животных, относящихся к представителям плоских, круглых и кольчатых червей, кишечнополостных, немертин, моллюсков, щупальцевых, членистоногих и иглокожих. По отношению к солености выделяют 73 пресноводных, 6 солоноватоводных и 49 морских видов. Реликтовая фауна представлена такими высшими раками, как *Pontoporeia affinis*, *Gammaracanthus lacustris*, *Mysis relicta* и *Mesidotea entomon*.

В отличие от планктона, для организмов зообентоса Обь-Тазовской устьевой области, с одной стороны, характерен меньший перенос с речным стоком, но с другой — распространение соленых вод в придонных горизонтах оказывает большее влияние на структуру и функционирование ценозов бентофауны. Последнее обстоятельство лимитирует проникновение пресноводных видов далеко на север и способствует в отдельные сезоны продвижению солоноватоводных видов в южном направлении. В силу этого в Обской губе до разреза мыс Каменный — мыс Парусный по доминирующим группам выделяют пресноводный комплекс донных зооценозов, а выше на север — солоноватоводный и морской зооценозы. Означенная граница непостоянна и меняется в соответствии со сменой течений и уровня солености.

Наибольшая численность солоноватоводных организмов в Обской губе приурочена к участку створа мыс Каменный — Тадебеяха. В летний период южной границей распространения морского зообентоса является район р. Тамбей и мыса Дровяного. В зимнее время она может существенно сдвигаться на юг, доходя в отдельные годы до мыса Трехбугорного. В Тазовской губе из солоноватоводных ракообразных встречаются лишь *Gammarus*

marinus, *Pontoporeia qffinis*, *Mysis oculata* var. *relicta*, которые способны обитать в пресной воде.

Поскольку в Тазовскую губу соленые воды не проникают, состав ее бентофаны полностью пресноводный и в значительной степени схож с таковым Обской губы, особенно ее южной части. Для северной части Тазовской губы характерным является присутствие амфипод, увеличение доли олигохет и снижение численности моллюсков. В средней части этой губы амфиподы встречаются единично, а южнее и вовсе не встречаются.

В составе зообентоса Тазовской губы выявлено около 50 видов, входящих в такие типы животных, как моллюски, щупальцевые, членистоногие, круглые и кольчатые черви. Наиболее разнообразной является группа амфибиотических насекомых. Помимо облигатно пресноводных в составе зообентоса обнаружены и обитатели солоноватых вод. Показатели развития донных зооценозов в Тазовской губе оказались несколько ниже, чем в Обской.

По характеру биотопа для дельты Оби выделено четыре основных ценологических комплекса: 1) биоценоз глубоководного русла с твердыми промытыми грунтами (песок, глина, галька), 2) биоценоз мелкого слабозаиленного песка мелководий салм (глубины 3–5 м), 3) биоценоз илистого грунта и 4) биоценоз водной растительности.

Первый биоценоз наиболее беден как в качественном, так и в количественном отношении; биомасса бентоса достигает всего 3 г/м², основу численности составляют личинки хирономид и мошек. Биоценоз слабозаиленного песка мелководий более богат и разнообразен в видовом отношении. Доминирующими группами здесь являются моллюски и хирономиды; средние значения биомассы и численности составляют 4,2 г/м² и 350 экз./м². Наиболее богаты биоценозы илов, где видовое разнообразие достигает 50 видов, а биомасса — 33 г/м². Население илов состоит преимущественно из хирономид, моллюсков и олигохет. Обычно биомасса животных на илах варьирует от 3,6 до 12,8 г/м², а численность — от 800 до 1860 экз./м². Биоценоз растительности своеобразен, но остается недостаточно изученным.

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

В Тазовской губе прослеживаются аналогичные с пресноводной частью Обской губы изменения в составе донных зооценозов. Здесь в самой южной

ее части также доминируют моллюски, за которыми по численности следуют олигохеты. Наиболее благоприятными для обитания моллюсков являются илистые грунты, расположенные глубже зоны воздействия прибоа. В средней части губы с переходом от илистых грунтов к песчано-илистым начинают преобладать олигохеты. В целом, для южной части Тазовской губы свойственен моллюсково-олигохетный ценоз, а для средней и северной части — олигохетно-моллюсковый.

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

Отмеченная выше закономерность снижения биомассы зоопланктона с юга на север характерна и для пресноводного зообентоса. Так, в створе Надымского бара биомасса бентосных животных составляет $24,95 \text{ г/м}^2$, реки Ныда — $12,73$, бухты Находка — $9,27$, пос. Новый Порт — $5,84$, мыса Каменный — $3,66 \text{ г/м}^2$. Уменьшение значений биомассы связано со снижением в ценозах зообентоса доли моллюсков. С замещением пресноводного зообентоса солоноватоводным, а затем и морским биомасса вновь возрастает. В средней части губы в створе мыса Трехбугорного, где встречается как пресноводная, так и солоноватоводная бентофауна, средняя биомасса увеличивается до $8,35 \text{ г/м}^2$, а численность — до 2883 экз./м^2 . Далее на север численность зообентоса уменьшается в результате снижения доли пресноводных организмов: в районе створа Яптик-Сале — до 1681 экз./м^2 , в створе Тадебеяха — до 1293 экз./м^2 . Но биомасса, наоборот, возрастает до $13,85 \text{ г/м}^2$, что объясняется появлением более крупных по размерам солоноватоводных амфипод и полихет. Еще севернее наблюдается рост численности морского зообентоса, который представлен организмами еще более крупных размеров — двустворчатым моллюском *Portlandia arctica*, морскими видами ракообразных, полихетами, иглокожими и немертинами. Биомасса зообентоса достигает здесь весьма высоких значений — до 188 г/м^2 при плотности организмов от 107 до 1907 экз./м^2 . Средние показатели численности и биомассы бентофауны для этой части губы составляют 550 экз./м^2 и $20,76 \text{ г/м}^2$.

В Тазовской губе также наиболее продуктивной является южная часть, где биомасса в среднем составляет $6,01 \text{ г/м}^2$, достигая на отдельных участках дна $12,6 \text{ г/м}^2$. В средней части губы биомасса снижается до $3,66 \text{ г/м}^2$ и незначительно возрастает в северной — до $4,32 \text{ г/м}^2$. В целом, биомасса зообентоса в Тазовской губе ниже, чем в Обской. Считается, что основная причина этого — более высокая степень выедания донных беспозвоночных рыбами в период их массового нагула в Тазовской губе.

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

Для зимних донных зооценозов прибрежных мелководий средней части Обской губы была установлена бедность разнообразия и невысокие показатели развития. В значительной степени это было связано с неблагоприятным гидрологическим режимом: колебаниями уровня воды в результате приливно-отливных и сгонно-нагонных явлений, перепадами температур воды, ледовыми условиями. На песчаных грунтах восточного побережья Обской губы от уреза воды до глубины 1 м донное население отсутствовало во все сезоны года. С увеличением глубины и заилением грунтов биомасса бентоса возрастала от 0,15 г/м² на глубине 1,5 м до 0,8 г/м² — на глубине 5 м. Доминировали ракообразные: *Pseudalibrotus birulai*, *Pontoporeia affinis*, *Mesidothea entomon*. Максимальная биомасса бентоса равнялась в подледный период 1,03 г/м². Летом на этих же участках она составляла лишь 0,11 г/м².

В 2003, 2004 и 2008 гг. проводились исследования макрозообентоса в период гидрологической зимы на трех участках Обской губы: в створе Новый Порт — Ямбург, в районе мыса Каменного и в устье Тазовской губы. В составе зообентоса обнаружены олигохеты, двустворчатые (5 видов) и брюхоногие моллюски, амфиподы (3 вида), личинки амфибиотических насекомых (15 видов). Все виды являются обычными для этой части эстуария Оби и ранее отмечались в пробах зообентоса, взятых в период открытой воды. Реликтовый вид *Pontoporeia affinis* и морской вид *Pseudalibrotus birulai* отмечены только на разрезе у мыса Каменного.

На самом южном из обследованных участков Обской губы (Новый Порт — Ямбург) численность донных беспозвоночных составляла от 20 до 1060 экз./м², доминировали в пробах чаще всего личинки хирономид, реже — олигохеты. Биомасса животных колебалась в пределах от 0,10 до 13,55 г/м², доминировали моллюски. В районе мыса Каменного количественные показатели развития зообентоса были максимальными — 100–2840 экз./м² и 0,12–41,18 г/м². По численности здесь преобладали олигохеты, по биомассе — моллюски. На некото-

рых станциях как по численности, так и по биомассе доминировали амфиподы (*Pontoporeia affinis*). В устье Тазовской губы плотность организмов зообентоса составляла 400–600 экз./м², биомасса — 1,20–1,92 г/м². Доминирующей группой как по численности, так и по биомассе были малощетинковые черви.

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

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

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

В дополнение к сказанному о зоопланктоне и зообентосе Обской и Тазовской губ следует привести имеющуюся в публикациях информацию о реликтовых ракообразных, являющихся важными кормовыми объектами обитающих здесь рыб. Речь идет о четырех высших ракообразных нектобеноса — *Pontoporeia affinis*, *Gammaracanthus lacustris*, *Mysis relicta* и *Mesidotea entomon* и одном виде низших раков зоопланктона — *Limnocalanus macrurus*. В Обской губе обнаружены все пять видов, в Тазовской губе три вида — *Pontoporeia affinis*, *Gammaracanthus loricatus* var. *lacustris* и *Mysis relicta*.

В эстуарии Оби самым массовым и широко распространенным видом среди реликтов является *P. affinis*. В Обской губе этот бокоплав встречается от бухты Новый Порт до о. Шокальского в Карском море, в Тазовской губе — от устья губы до Антипаюты. Рачок обитает в диапазоне глубин от уреза воды до 17 м. В период открытой воды численность и биомасса *P. affinis* в разные годы колеблются в широких пределах. От Нового Порта к мысу Каменному и мысу Трехбугорному плотность и биомасса этого рачка возрастает. Максимальная численность *P. affinis* была отмечена в 1987 г. на одной из станций разреза мыс Трехбугорный — западный берег и составляла 13 440 экз./м². На этом

же разрезе вдоль западного берега биомасса рачка была наибольшей для всего водоема — 36,5 г/м², что позволило выделить здесь донное сообщество олигохетно-рачкового типа, в состав которого, кроме *P. affinis*, входят еще два вида реликтовых ракообразных — *Mesidotea entomon* и *Mysis relicta*.

Сравнительно высокие показатели развития донного ценоза при доминировании реликтов *P. affinis* и *Mesidotea entomon* отмечены в средней части Обской губы — до 10 200 экз./м² и 31,2 г/м² [Природная среда Ямала, 2000]. Далее на север численность понтопореи снижается до 20–638 экз./м². В районе пос. Тамбей и мыса Дровяного в составе донной фауны появляется морской рачок *P. femorata*.

В Тазовской губе численность и биомасса *P. affinis* ниже, чем в Обской. Максимальная плотность рачка (2620 экз./м²) отмечена здесь в 1986 г. на одной из станций у мыса Чугорь.

В подледный период на прибрежных мелководьях средней зоны Обской губы развивается донный ценоз рачкового типа, характеризующийся невысокими качественными и количественными показателями. В подледный период 2003 г. *P. affinis* был обнаружен лишь в районе мыса Каменного, где плотность рачка составляла от 20–40 (на глубине 8,5 м) до 1360 экз./м² (на глубине 4,5 м), а биомасса — от 0,18 до 10,0 г/м² соответственно. В пробах преобладали яйценозные самки, в выводковых сумках которых насчитывалось от 10 до 16 яиц.

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

В средней части Обской губы обитают особи *P. affinis*, у которых масса тела в зимний период наибольшая в году. В питании муксуна и ряпушки в подледный период в этой части губы рачок играет важнейшую роль. Численность рачков в желудках муксуна достигает 4000 экз., ряпушки — от 25 до 531 экз. В районе створа Яптик-Сале понтопорея является основным пищевым объектом в зимнем питании ряпушки.

Морской рачок *G. loricatus* является высокоарктическим видом и встречается в прибрежной зоне вдоль Шпицбергена, Новой Земли и Сибири. В Обской

губе гаммарус встречается в средней ее части — от Яптик-Сале до Тамбея, на глубине от 4,5 до 13 м. Вид этот редкий и малочисленный, плотность его в пробах составляет 13–40 экз./м², биомасса — от 0,11 до 1,0 г/м².

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

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

Численность бокоплавов в Обской губе за последние 35 лет колеблется в небольших пределах, что может свидетельствовать об отсутствии отрицательного влияния на этих (и, возможно, других) беспозвоночных зоопланктона и зообентоса существующего уровня загрязнения Обской и Тазовской губ.

Зооперифитон. Перифитонные ценозы в полном понимании их организации и тем более функционирования в водоемах Субарктики Западной Сибири остаются неизученными. Имеющиеся в публикациях сведения касаются в основном одного из компонентов перифитона — зооперифитона, результаты изучения которого на устьевом участке Оби и в Обской губе, в районе юго-восточной части п-ова Ямал, содержатся в книге «Природная среда Ямала» [2000. Т. 3, с. 73–88]. Пробы отбирались с затопленной древесины (преимущественно ивы), реже — с камней.

В общей сложности в зооперифитоне исследованных водоемов было найдено 80 видов и таксонов более высокого ранга, относящихся к десяти классам из семи типов беспозвоночных животных. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в речной зоне Оби (43 вида и таксона) и ее притоках (46), несколько меньше — в протоках дельты (37) и реках, впадающих в дельту (36). От 7 до 10 видов обнаружено в ручьях.

Гидры (тип Coelenterata) найдены во всех исследованных водоемах, кроме ручьев. Наиболее высокая встречаемость (в более 50 % проб) этих животных

отмечена для притоков р. Обь и протоков дельты. Максимальная плотность гидр обнаружена в составе перифитона в реках Щучья (5040 экз./м²), Вануйто (1515), в протоках Малая Юмба (1236), Большая Нарчинская Обь (836) и Надымская Обь у пос. Кутопьюган (798 экз./м²). На участке Надымской Оби у пос. Салемал по сравнению с участком Надымской Оби у п. Кутопьюган наблюдалось снижение встречаемости гидр (с 80 до 20 %) и их численности (в 159 раз), что, видимо, связано с загрязнением первого участка реки органическими отходами животноводства.

Нематоды (Nemathelminthes) найдены в составе перифитона во всех типах исследованных водоемов, но их биомасса невысока. Наиболее часто нематоды встречались в пробах в р. Обь и протоках дельты реки.

Кольчатые черви (Annelides) были представлены в перифитоне олигохетами и пиявками. Из малощетинковых червей наиболее часто встречались представители сем. Naididae (в 93–100 % проб). В ряде водоемов они найдены в большом количестве: в р. Кутопьюган — 8062 экз./м², р. Щучья — 4061, в протоке Надымская Обь у п. Салемал — 38 386, у п. Кутопьюган — 83 319 экз./м². Малощетинковые черви сем. Tubificidae встречались редко, в небольшом числе и только в ювинильной стадии. Из пиявок (Hirudinea) в водотоках дельты обнаружено только два вида также с невысокими показателями встречаемости и численности. Низкая встречаемость и плотность характерна и для турбеллярий (Plathelminthes).

Из типа Mollusca в составе перифитонного сообщества было обнаружено 7 видов брюхоногих моллюсков из семейств Lymnaeidae и Planorbidae. В пробах из р. Обь оказалось 5 видов, в протоках — 4, в дельте — 5. Наибольшая встречаемость (42 %) отмечена у *Lymnaea lagotis*.

Из представителей типа мшанки (Bryozoa), изученных в пределах Субарктики весьма слабо, в водоемах низовьев р. Обь найдено 6 видов: *Plumatella fungosa*, *Plurmtella repens*, *Plunufc lacoralloides*, *Plumatella sp.*, *Cristatella mucedo* и *Ludicella articulata*. Для сравнения отметим, что, например, в водоемах нижнего течения Волги за более чем полувековой период исследований было выявлено только 5 видов мшанок. Всего в водоемах бассейна этой реки, включая озера, притоки и водохранилища, выявлено 13 видов. В водоемах Днепра, включая водохранилища, отмечено 9 видов мшанок.

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

Тип членистоногих (Arthropoda) в зооперифитоне исследованных водоемов был представлен организмами из трех классов: ракообразные, пау-

кообразные и насекомые. Из низших раков обнаружены виды из отрядов Cladocera и Ostracoda. Наиболее часто из ветвистоусых рачков встречался вид *Sida crystallina* (47–67%), он найден во всех типах водоемов, кроме ручьев. В р. Кутопьюган плотность этого рачка достигала 22 686 экз./м², в р. Птичьа — 2480, в р. Щучья — 52 754 экз./м². Ветвистоусый рачок *Eurycercus sp.* встречается в небольших количествах (в среднем 332 экз./м²) только в р. Птичьа. Ракушковые рачки (Ostracoda) найдены в пробах из дельты, как в протоках, так и в реках, в которых эти ракообразные имеют невысокие величины встречаемости, плотности и биомассы. Из высших раков в дельте изредка встречаются водяной ослик (*Asellus aquaticus*), в притоках Оби — бокоплав (*Gammarus pulex*).

Водяные клещи (Hydracarina) найдены как в Оби, так и в ее дельте; наиболее часто эти хищные беспозвоночные встречаются в пробах из проток дельты Оби.

Наибольшим числом видов в зооперифитоне изучавшихся водоемов представлен класс насекомых — около 70% от всего таксономического разнообразия. Но личинки веснянок, поденок, жуков, вислоккрылок, мокрецов и мошек в составе зооперифитона сравнительно редки.

Личинки ручейников представлены тремя видами: *Arctopsyche ladogensii*, *Neureclipsis bimaculata* и *Brachycentrus subnubilus*. По сравнению с р. Обь выше г. Салехарда в устье и дельте реки ручейники играют в составе зооперифитона заметно меньшую роль, что, по всей видимости, связано прежде всего со смелой реофильных условий обитания ручейников на реолимнофильные. Наибольшая плотность личинок ручейников отмечена в составе перифитона из притоков низовий Оби.

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

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

Из притоков южной части Обской губы наиболее важным, после р. Обь, с ихтиологической и рыбохозяйственной точек зрения является р. Надым, а южной части Тазовской губы — реки Таз и Пур. В связи с этим приводим сведения по гидрологии, гидрохимии и гидробиологии этих рек, о рыбах которых пойдет речь в гл. 2 и 3.

1.3. Реки Надым, Таз, Пур

1.3.1. Река Надым

Надым — типично равнинная река севера Западной Сибири с малым падением русла (средний уклон 0,21%), развитой поймой, изобилующей озерами и болотами. Она берет начало в озере Нумто и впадает в южную часть Обской губы. Общая протяженность реки — 545 км, площадь водосбора — 64 тыс. км². Бассейн реки расположен в лесотундровой и таежной зонах с широким распространением многолетней мерзлоты. Главные притоки Надыма: Левая Хетта (протяженностью 357 км), Хейги-Яха (243 км) и Правая Хетта (237 км). Надым — средняя по водоносности река, ее среднегодовой расход составляет 448 м³/сек, модуль стока — 5,6 л/с-км².

Снеговое питание реки составляет 45%, грунтовое — 34, дождевое — 21%. Режим уровня воды в устьевой части Надыма меняется под влиянием сгонно-нагонных течений, вызываемых северными ветрами, влияние которых распространяется вверх по Надыму и доходит до пос. Ивлевские Пески. При этом уровень воды поднимается на 1,5–2,0 м. Глубины реки в нижнем течении в летнюю межень равны 3–4 м, в среднем течении на многочисленных перекатах — от 0,2 до 0,5 м. Грунты в русле Надыма преимущественно песчаные, в водоемах поймы, где течение замедлено, — песчаные с разной степенью заиления.

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

В басс. р. Надым находится ряд месторождений углеводородного сырья, расположены многочисленные газопроводы высокого давления. Основными источниками загрязнения поверхностных вод на этапе эксплуатации газопроводов являются сточные воды газокomppressorных станций, хозяйственно-бытовые сточные воды населенных пунктов, поверхностный сток с промышленных и селитебных площадок. Основные загрязняющие вещества сточных вод объектов газодобывающего комплекса — нефтепродукты, диэтиленгликоль, метанол, фенолы, соединения азота, сульфатные ионы, взвешенные вещества. Нарушенные земли в местах прокладки газопроводов становятся источником загрязнения поверхностных вод минеральными, биогенными и органическими веществами в растворенном и взвешенном состоянии.

Комплексная оценка химического состава вод в р. Надым, проведенная в летний и зимний периоды 2001–2002 гг., выявила повышенное содержание в воде реки на участке ниже г. Надым фенолов и нефтепродуктов с превышением ПДК для водоемов рыбохозяйственного назначения (ПДК_{рх}) в 1,8–3,4 раза.

Из тяжелых металлов превышение ПДК_{рх} выявлено для марганца, меди, цинка, алюминия. Количество ртути в период исследований было в пределах нормы. Максимальное количество этого металла отмечалось в водах Надыма ниже впадения р. Хейгияха — 0,33 мкг/л, в устье Надыма — 0,19 мкг/л.

Высшая водная растительность развита в Надыме слабо и представлена в основном белокрыльником и вахтой. Из фитопланктона преобладают сине-зеленые и диатомовые водоросли. В составе зоопланктона преобладают коловратки, ветвистоусые и веслоногие рачки. Зообентос представлен 12 группами животных, из которых наибольший удельный вес по численности и биомассе имеют моллюски, олигохеты и личинки хирономид. Биомасса зоопланктона в русле реки в период летней межени составляет в среднем 237 мг/м³, биомасса бентоса — 4,5 г/м². В протоках средняя биомасса зоопланктона равна 174 мг/м³, бентоса — 3,4 г/м², в проточных озерах — 980 мг/м³ и 6,4 г/м² соответственно. Пойменные озера по продуктивности зоопланктона и зообентоса значительно богаче русловой части Надыма и являются основным местом нагула для большинства видов рыб реки.

1.3.2. Река Таз

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

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

Весна в бассейне Таза поздняя и холодная, обычно устанавливается с середины мая, в низовьях реки — в конце мая. Начало весны характеризуется положительными значениями радиационного баланса и ограничено датами установления суточной температуры 0 °С и 5 °С. Температура воздуха нарастает медленно в связи с воздействием покрытых льдом Тазовской и Обской губ. Снежный покров сходит в конце мая на юге и в начале июня — в нижнем течении реки. В условиях равнинного рельефа и глубокого промерзания по-

чвы образуются обширные затопленные тальми водами территории. На побережье Тазовской губы развитие весенних процессов задерживается до начала — середины июля.

Лето в басс. р. Таз прохладное на севере и умеренно теплое на юге, с полярным днем, коротким безморозным периодом, сильными заморозками и иногда проявлением засушливости. Температура воздуха в июле изменяется от 13,5 °С в устье Таза до 16 °С в районе пос. Толька. Максимальные положительные температуры в устье Таза могут достигать в тени 31–32 °С, в среднем и верхнем течении — 30–37 °С. Среднемесячная величина летних осадков колеблется от 55 до 80 мм.

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

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

Река Таз берет начало в центральной части Верхнетазовской возвышенности Сибирских увалов и впадает в Тазовскую губу. По водоносности р. Таз — третья в Тюменской области (после рек Обь и Иртыш) и вторая в Ямало-Ненецком автономном округе. Долина реки имеет ширину около 15–20 км, в устьевом участке — до 25 км. Пойма двусторонняя: левобережная имеет ширину до 4 км, правобережная — до 16 км. Ширина долин крупных притоков изменяется в пределах от 200–300 м в истоках до 1 км и более — в устьевых участках. Уклоны падения рек незначительны, за исключением участков рек, протекающих в районах гряд и увалов. Средний уклон поверхности водосбора — 0,73 ‰.

Протяженность р. Таз — 1401 км, площадь водосбора — около 150 тыс. км². Ширина русла реки в верховьях — до 80 м, в среднем течении — около 400 м, в нижнем — до 1000 м, глубина — от 0,8–3,0 м в верхнем течении, до 10–15 м в низовьях. Скорости течения — 0,2–0,5 м/с. Питание реки преимущественно снеговое (доля талых снеговых вод составляет примерно 54%). В русле преобладает боковая эрозия, что приводит к постоянному изменению дна и берегов реки. Разрушаемый береговой грунт течением реки разносится на сотни километров, образуя песчаные косы и отмели. Коэффициент меандрирования реки равен 1,62, у многих притоков он возрастает до 2 и более. При впадении в Тазовскую губу

русло реки разделяется на протоки и рукава. Наиболее крупный рукав — протока Ереям (Малый Таз). В устьевом участке р. Таз образует эстуарий с многочисленными островами и мелями. Общая ширина устья — около 5 км.

В р. Таз впадает 356 притоков первого порядка общей протяженностью 10 035 км. Наиболее крупными из них являются реки Худосей (длина 409 км), Толька (391 км), Большая Ширта (301 км) и Часелька (295 км). Многие притоки берут начало в болотах и озерах бассейна.

Территория басс. р. Таз изобилует небольшими и крупными озерами. Общее их число составляет 35 440, суммарная площадь — 5310 км². Из указанного количества озер 4638 являются пойменными. Их общая площадь равна 337 км². Наибольшее число озер расположено в левобережье нижней части бассейна, меньше всего — на водораздельных склонах северного и западного участков. Большинство озер небольшие по площади водного зеркала (менее 100 га), бессточные (таких 80%), мелководные (глубиной до 2–3 м). Но некоторые озера имеют глубины более 20 м.

Для р. Таз, как и для многих других рек Пур-Тазовского бассейна, характерны значительные колебания сезонных и годовых уровней воды, смена циклов многоводных и маловодных лет, ярко выраженное весеннее половодье и продолжительная зимняя межень.

Весеннее половодье начинается в верхнем течении Таза в конце апреля, в нижнем — в конце мая. Освобождение реки ото льда происходит спустя 20 дней после начала половодья. Продолжительность подъема уровня воды составляет порядка 25 дней, его спада — 50–60 дней. Завершается половодье в конце июля — начале августа.

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

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

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

Для рек бассейна Таза характерны сравнительно высокие значения модуля стока — 10,4 л/с/км², что обеспечивается большим количеством атмосферных осадков и низкой дренирующей способностью ложа реки. Максимальный сток (60–70 %) приходится на период весеннего половодья. В этот период затопляются обширные пойменные территории, что создает благоприятные условия для весеннего нереста и нагула рыб.

Гидрохимия. Вода в р. Таз является маломинерализованной, гидрокарбонатного класса, натриевой группы. Общая минерализация изменяется от 39 до 152 мг/дм³. Минерализация воды увеличивается от устья к истокам и от паводка к межени. В отдельных притоках Таза минерализация может достигать 176 мг/дм³. Малая минерализация речных вод обусловлена обилием осадков, низкими температурами воздуха, малым испарением воды, наличием многолетней мерзлоты, ограничивающей поступление в реки более минерализованных грунтовых вод, низким содержанием солей в почвенном покрове.

Химический состав вод р. Таз во все сезоны года характеризуется преобладанием гидрокарбонатных ионов (30–47 % экв.) при содержании SO₄ и Cl от 1 до 12 % экв. Среди катионов во все фазы водного режима преобладают Ca (25–30 % экв.) при содержании Mg от 15 до 23 % экв., ионов Na + K от 2 до 21 % экв. Жесткость воды в р. Таз небольшая и не превышает 0,5–3,0 мг-экв., возрастая от устья к истоку реки и снижаясь во время паводка.

Содержание в воде р. Таз биогенов невысокое. Концентрация аммонийного азота колеблется в течение года от 0,16 до 1,25 мг/л с максимумом в подледный период. Нитритный и нитратный азот, как неустойчивые соединения, регистрируются в воде в очень низких концентрациях — от 0,001 до 0,36 мг/л. Фосфор в форме различных соединений присутствует в воде в значительном количестве — 0,23–0,42 мг/л, однако в осеннюю межень при минимальном поверхностном стоке и еще достаточно высокой численности фитопланктона его концентрация существенно снижается — до 0,01–0,1 мг/л. Содержание железа в р. Таз, как и в большинстве рек бассейна Оби, повышенное и варьирует от 0,6 до 2,0 мг/л. Концентрация кремния в течение года меняется в диапазоне от

2,1 до 21,0 мг/дм³ с минимумом в весенний период и максимумом в осеннюю межень, когда в питании реки возрастает роль грунтовых вод, богатых этим элементом. Перманганатная окисляемость воды варьирует в диапазоне от 8,0 до 19,4 мг О₂/л. Значения окисляемости возрастают от истока к устью реки, отражая увеличение количества растворенных в воде органических веществ.

Наиболее высокие концентрации биогенов и органических веществ присутствуют в пойменных озерах р. Таз. Содержание минерального фосфора в воде озер составляет от 0,01 до 0,20 мг/л, азота аммонийного — от 0,02 до 1,39, железа общего — от 0,31 до 7,03, кремния — от 1,0 до 7,9 мг/л, перманганатная окисляемость варьирует от 11,0 до 15,2 мг О₂/л. Реакция среды слабокислая или близка к нейтральной (рН от 6,7 до 7,3).

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

Концентрация растворенного в воде кислорода в р. Таз в летнее время находится в пределах нормального насыщения, но в период ледового режима существенно снижается. В начале ноября замору подвергаются мелкие водоемы со слабой проточностью: пойменные озера, протоки, старицы. В главном русле р. Таз и основных притоках заморные явления начинают проявляться с середины ноября, распространяясь от среднего к нижнему течению. В реке у пос. Красноселькупск сразу после ледостава (в конце октября) содержание кислорода составляет 80–85 % насыщения, к 10 ноября оно снижается до 55 %, в первых числах декабря наступает полный замор — концентрация кислорода составляет 2,0–3,0 % насыщения. В нижнем течении реки полный замор наступает на две-три недели позже, чем в среднем. Например, у пос. Тазовский благоприятный для рыб кислородный режим (81–93 %) сохраняется до середины ноября, а полный замор регистрируется в конце декабря.

Раннее развитие замора препятствует своевременной покатной миграции некоторой части производителей сиговых рыб после нереста, которые вынуждены оставаться на зимовку в верховьях р. Таз. В течение всей зимы незаморными остаются верховья р. Таз, верхние и средние участки крупных притоков, малые реки. Однако некоторое снижение содержания кислорода в зимнее время отмечается во всех водоемах рассматриваемого бассейна. В целом, заморные явления в басс. р. Таз не носят такого тотального и продолжительного характера, как, например, в басс. р. Пур.

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

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

Гидробиология. Фитопланктон р. Таз изучен к настоящему времени лишь в первом приближении. В пробах воды присутствуют диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли. Наиболее распространенной группой являются диатомовые, особенно виды родов *Melosira*, *Fragillaria*, *Synedra*. В конце 1960-х гг. численность фитопланктона в р. Таз близ пос. Часелька составляла 13 978,4 тыс. кл./л, а биомасса — 8,022 мг/л. По численности и биомассе доминировали синезеленые (70,6 и 60,8% соответственно) и диатомовые (28,7 и 38,6%). Наибольшее развитие фитопланктона отмечено в пойменных озерах, где на протяжении всего летнего сезона или большей его части численность водорослей достигала 111,3 млн/л (в среднем составив 18,1 млн/л), а биомасса — 55,4 мг/л (в среднем — 7,9 мг/л). В августе в пойменных озерах наблюдалось массовое цветение воды в результате активного развития синезеленых или в отдельных озерах зеленых водорослей. При этом максимальные суточные величины фотосинтеза достигали 3,9–5,9 мгО₂/л/сут, а процессы продукции органического вещества в 3–12 раз превышали деструкцию. Бурному развитию фитопланктона в пойменных озерах способствовала сравнительно высокая температура воды и наличие в ней большого количества биогенов.

Зоопланктон водоемов басс. р. Таз изучен сравнительно хорошо. В результате проведения ряда экспедиций (начиная с 1963 г.) в речных и озерных водах бассейна обнаружено 126 видов и форм этой группы беспозвоночных, в том числе коловраток — 60 видов, ветвистоусых рачков — 42, веслоногих рачков — 24 вида. Наибольшее видовое разнообразие характерно для нижнего течения реки — 120 видов (по результатам анализа 70 проб). В менее обследованных (24 пробы) верховьях реки выявлено 33 вида. В пойменных водоемах нижнего участка реки (n = 70) обнаружено 70, верхнего участков реки (n = 16) — 33 вида зоопланктеров. Наиболее массовыми видами из коловраток являются представители родов *Asplanchna*, *Keratella*, *Euchlanis* и *Conochilus*, из ветвистоусых рачков — *Bosmina* и *Daphnia*, из веслоногих рачков — *Mesocyclops* и *Eudiaptomus*.

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

Численность зоопланктона в водоемах р. Таз в период открытой воды варьирует в диапазоне от 0,008 до 5860,680 тыс. экз./м³ с максимум этого показателя в наиболее теплый период лета. Последнее связано не только с прогревом

воды, но и с интенсивно размножающимися в таких условиях водорослями планктона. Во многих озерах биомасса зоопланктона превышает в это время 4 г/м^3 , а в отдельных достигает 9 г/м^3 и более.

Зообентос. В составе зообентоса водоемов басс. р. Таз выявлено более 100 видов. Это круглые и малощетинковые черви, пиявки, моллюски, водяные клещи, клопы, ракообразные, личинки хирономид, веснянок, поденок, ручейников. Наибольшим числом видов (76) представлены в зообентосе хирономиды.

Для зообентоса р. Таз, так же как и для зоопланктона, свойственно увеличение видового разнообразия от верховьев к устью. Эта закономерность прослеживается по всем типам водоемов. Численность организмов зообентоса также возрастает от верховьев к низовьям реки. Тренд увеличения биомассы отмечен на протяжении нижнего участка реки, но максимальные его значения зарегистрированы в среднем течении.

Распределение зообентоса в водоемах р. Таз носит мозаичный характер, определяемый типом донного субстрата и совокупностью рассмотренных выше гидрологических и гидрохимических условий. Наименее продуктивны по зообентосу биотопы песков и галечников, которые повсеместно преобладают в верховьях реки, в верхнем и среднем течении ее притоков. Основу зообентоса этих биотопов составляют личинки хирономид, ручейников, поденок, мокрецов и мошек. Численность донных животных варьирует от 130 до 1935 экз./м^2 , а биомасса — от $0,26$ до $14,92 \text{ г/м}^2$.

Наиболее высокая биомасса донных животных характерна для заиленных грунтов среднего и нижнего течения Таза, в устьевых участках крупных притоков, в пойменных протоках и озерах. Основу донной фауны на этих участках составляют хирономиды и моллюски. На некоторых участках заиленных биотопов биомасса зообентоса достигает $20\text{--}25$ и даже 33 г/м^2 .

Не менее высокие значения биомассы зообентоса отмечены в пойменных озерах р. Таз — до 38 г/м^2 при средней величине 21 г/м^2 . Не случайно излюбленными местами откорма многих рыб являются, наряду с устьевыми участками рек и проток, пойменные озера.

Одной из особенностей структуры зообентоса р. Таз является значительная доля в его составе ручейников и, наоборот, крайне низкая численность олигохет. Эти черты косвенно свидетельствуют о сравнительно небольшом содержании в воде органических веществ и обилии в водной толще древесных субстратов (коряги, стволы упавших деревьев и пр.) — основных местообитаний ручейников. Многие из коряг, извлеченных при неводном лове, бывают целиком покрыты домиками ручейников. Биомасса зооперифитона в реке и протоках достигает большой величины — 67 и 49 г/м^2 соответственно. Такие участки привлекательны для рыб-бентофагов, которых в р. Таз большинство, в период их летнего нагула.

1.3.3. Река Пур

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

Река Пур, так же как и р. Таз, берет начало с северного склона Сибирских Увалов. Длина основного водотока, включающего крупные притоки верховий, составляет более тысячи километров. Ширина реки колеблется от 200 до 850 м, средний уклон составляет 0,013 %. По объему годового стока р. Пур уступает только р. Таз. Модуль стока для р. Пур равен 9,3 л/с-км².

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

Средняя скорость течения рек в бассейне составляет менее одного метра в секунду. В межень скорости течения уменьшаются до 0,3–0,5 м/с на плесах и до 0,6–0,8 м/с на перекатах. Во время половодья скорость течения р. Пур возрастает до 1,2–1,3 м/с. Преобладающие глубины на плесовых участках Пура составляют 4–5 м, максимальные — 12 м, наименьшие (на перекатах) — 1,2 м. Глубины в устье Пура в районе бара могут существенно меняться под воздействием сгонно-нагонных ветров.

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

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

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

Уровненный режим рек в бассейне Пура складывается из периодов высоких уровней весеннего стока, повышенных осенних уровней, низких уровней зимней и летней межени. Наивысший подъем уровня воды обычно наблюдается во время весеннего половодья. В низовьях Пура наибольшим годовым уровнем воды иногда становится уровень весеннего ледохода. Происходит это преимущественно в годы с запоздалой весной в северных районах бассейна. В верховьях максимальный годовой уровень отмечается после окончательного очищения реки ото льда. Низший летний уровень воды наблюдается обычно в августе и предшествует высшему уровню летне-осеннего периода. В годы с растянутым весенним половодьем и обилием жидких осадков уровень летней межени бывает выражен менее отчетливо. Наибольший уровень летне-осеннего периода приурочен к годовому максимуму атмосферных осадков — периоду сочетания осенних обильных дождей с пониженными испарениями с территории водосбора и поверхности водоемов. Высота низшего уровня воды в зимнюю межень зависит в основном от интенсивности подземного стока и может наблюдаться как в первую, так и во вторую половину фазы ледостава. В первом случае это происходит обычно в годы с непродолжительным весенним половодьем, дефицитом осадков и повышенным испарением; во втором — в годы с малоснежной зимой при глубоком промерзании источников болотно-грунтового питания.

Гидрохимия. Как и в большинстве водоемов Обь-Тазовской устьевой области, воды рек бассейна Пура являются слабоминерализованными, гидрокар-

бонатного класса, натриевой группы. Общая сумма ионов в воде р. Пур изменялась в 2000 г. от 81,3 мг/л — в месте слияния рек Айваседо-Пур и Пяку-Пур до 44,4 мг/л — в дельте. В воде р. Пяку-Пур общая сумма ионов варьировала по точкам отбора проб от 50,6 до 95,3 мг/л, в воде р. Айваседо-Пур — от 56,1 до 68,5 мг/л. В зимнюю межень общая минерализация воды в р. Пур возрастает в 2 раза — до 99,5 мг/л.

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

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

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

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

Концентрация общего железа в летний период в воде р. Пур варьировала в пределах 0,75–1,03 мг/л, в воде р. Пяку-Пур — 1,07–1,32 мг/л, в воде р. Айваседо-Пур — 0,42–1,01 мг/л. В подледный период содержание железа в воде р. Пур увеличивалось до 3,05–3,8 мг/л, что связано с переходом реки на грунтовое питание.

Речные воды системы р. Пур содержат сравнительно большое количество биогенных органических веществ и отличаются высокой окисляемостью. В период исследований вода в реке имела средние величины перманганатной

окисляемости в пределах 5–10 мг O_2 /л, величина БПК₅ колебалась в пределах 1,2–2,8 мг/л, максимальные концентрации органических веществ регистрировались ниже впадения рек Бол. Хадырьяха и Евояха, а также в дельте реки.

Так же как и в басс. р. Таз, в басс. р. Пур ярко выражено снижение в зимний период концентрации в воде кислорода и проявление «замора». Для р. Пур характерно исключительно раннее развитие заморных явлений и значительная их продолжительность. Если в р. Таз зимним заморам подвержены водоемы только нижней и средней частей бассейна, то в р. Пур это явление охватывает практически весь бассейн. Незаморными остаются лишь малые реки, верховья притоков Пура и отдельные материковые озера. Наиболее сильные заморы отмечаются в годы с малоснежной суровой зимой и малым количеством осадков в предшествующий летне-осенний период. В руслах основных притоков Пура вода становится заморной в первых числах ноября, в р. Таз — на месяц позже. Концентрация кислорода в воде в это время снижается до 2 мг/л, а к середине ноября — до 1 мг/л (против 10–9 мг/л в августе и сентябре).

Начало весенне-летнего освежения воды происходит поздно: в конце мая — начале июня. Окисляемость воды в мае-июне колеблется от 9,4 до 13,5 %. Наиболее насыщенной кислородом вода становится в период массового развития водной растительности, прежде всего водорослей планктона. Это происходит в июле-августе, когда температура воды в реке достигает максимального значения — 22 °С.

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

Гидробиология. В составе фитопланктона р. Пур выявлено более 170 видов, разновидностей и форм водорослей из 7 отделов. В целом, для бассейна этой реки характерно преобладание диатомовых и зеленых водорослей. В июне 2000 г. в водоемах верхнего участка Пура в составе альгоценозов обнаружен 81 таксон водорослей, из которых наибольшим видовым разнообразием характеризовались диатомовые (48 % от общего числа видов) и зеленые (40 %). Синезеленые, золотистые, желтозеленые, динофитовые и эвгленовые были представлены меньшим числом видов (в общей сложности 12 %).

В начале вегетационного периода численность фитопланктона в водоемах верхнего течения р. Пур находилась в пределах 1,2–3,4, в среднем 2,2 млн кл./л, биомасса — 0,9–2,6, в среднем 1,7 мг/л. По численности клеток доминировали зеленые (57–66 %), по биомассе — диатомовые (77–94 %).

В среднем течении р. Пур на створах ниже и выше г. Уренгой в сентябре 1999 г. в планктоне обнаружено 107 видов, разновидностей и форм водорослей из 5 отделов. По числу видов преобладали зеленые (44 %) и диатомовые (41 %), за которыми следовали синезеленые (8 %), золотистые (5 %) и эвгленовые (2 %).

В конце вегетационного периода численность фитопланктона на этом участке изменялась от 1,7 до 8,3 млн кл./л, в среднем составив 5,0 млн кл./л, биомасса не превышала 1,9 мг/л. По численности доминировали синезеленые (93%), по биомассе — синезеленые (49%) и диатомовые (39%).

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

Зоопланктон. Видовой состав и количественные показатели развития зоопланктона водоемов бассейна р. Пур изучались В. С. Юхневой в 1968–1969 гг. и В. А. Алексюк в июне–августе 1996–2000 гг. В общей сложности выявлено 174 вида, в том числе 73 вида коловраток, 69 кладоцер и 32 вида копепод. В русле р. Пур видовое разнообразие зоопланктона снижается от 55 видов в верховьях до 38 видов в низовьях. В самом Пуре и его крупных притоках по числу видов доминируют коловратки (45–56% от общего числа видов) и ветвистоусые рачки (30–73%). В малых реках преобладающей группой (38–70%) являются ветвистоусые рачки.

Численность организмов зоопланктона в водоемах верхнего участка басс. р. Пур варьировала в пределах 0,6–148,5 тыс. экз./м³, среднего участка — 0,2–621,0, нижнего участка — 0,6–12,0, в дельте — 15,9–322,3 тыс. экз./м³. Максимальные значения биомассы отмечены в пойменных озерах среднего течения (19,03 г/м³) и в сорах дельты (14,37 г/м³). Основу этой весьма высокой для высоких широт биомассы составляли ветвистоусые рачки родов *Bosmina* (до 93% биомассы) и *HeterosCOPE* (до 52%), в меньшей степени — рода *Sida* (до 27%). В пойменных водоемах дельты реки биомасса зоопланктона составляла в среднем 3,700 г/м³.

В целом, в реке Пур имеет место увеличение видового разнообразия зоопланктона в направлении с севера на юг и от малых притоков, находящихся за пределами пойменной системы реки, к притокам первого порядка. Максимальное развитие зоопланктона происходит в пойменных водоемах, особенно в районе дельты реки. Мелководные, хорошо прогреваемые, богатые фитопланктоном и органическими веществами водоемы дельты способствуют быстрому развитию зоопланктона. Характерной особенностью многих бессточных пойменных озер является сравнительно низкое видовое разнообразие зоопланктона при достаточно высоких показателях его продукции. В озерах, имеющих связь с речной системой, разнообразие беспозвоночных планктона увеличивается, но показатели его количественного развития (численность и биомасса) не растут. Последнее, возможно, связано с активным потреблением зоопланктона рыбами, прежде всего их молодь.

Зообентос. В верхнем участке бассейна реки донная фауна изучалась в августе 1996 г. и июне 2000 г., в среднем течении Пура — в августе 1996, 1999 гг., в нижнем течении — в августе 1999 г., в дельте реки — в августе-сентябре 1968–1969 гг. и августе 1990–1991 гг. В общей сложности в составе зообентоса выявлено 110 видов, из которых хирономиды представлены 70 видами, ручейники — 10, поденки — 4, моллюски — 4 видами. По всем типам обследованных водоемов установлено снижение видового разнообразия от верхнего участка бассейна к нижнему. Наибольшее видовое разнообразие зообентоса характерно для малых рек. В большинстве водоемов по видовому составу и численности доминировали личинки хирономид, по биомассе — моллюски и личинки хирономид.

В пределах верхнего участка реки зообентос был представлен 42 видами, включая олигохет, пиявок, амфипод, нематод, моллюсков, клещей, личинок ручейников, мокрецов, мошек, хирономид, вислокрылок, слепней. Численность донных организмов в среднем составляла 1091 экз./м², биомасса — 2,99 г/м². По численности в пробах доминировали хирономиды (до 89 %) и личинки мошек (до 74 %), по биомассе — хирономиды (до 93 %), моллюски (до 88 %) и личинки мошек (до 48 %), иногда — слепни и бокоплавцы.

В среднем течении реки обнаружено 27 видов бентосных беспозвоночных. Их численность в пробах составляла от 50 до 350 экз./м², биомасса — от 0,005 до 0,11 г/м². В нижнем течении Пура численность зообентоса была в два раза, а биомасса — в десятки раз выше.

Наиболее высокие показатели продуктивности зообентосных сообществ оказались в пойменных мелководных водоемах, хорошо прогреваемых, с зарослями водной растительности. В верхнем и среднем участках Пура в таких водоемах встречается более 30 видов донных беспозвоночных, в том числе нематоды, моллюски, олигохеты, клопы, жуки, личинки хирономид, поденок, мокрецов, ручейников, веснянок, мошек. В пойменных водоемах среднего Пура преобладали личинки хирономид: по численности до 85 %, по биомассе — до 80 %. В отдельных пойменных протоках основу численности (74 %) составляли хирономиды, а биомассы (88 %) — двустворчатые моллюски. Численность организмов зообентоса достигала здесь 13 400 экз./м², биомасса — 15,95 г/м². В пойменных водоемах нижнего течения численность бентосных животных равнялась 10 750 экз./м², биомасса — 22,38 г/м². По обоим показателям доминировали личинки хирономид — 93,5 и 81 % соответственно.

В дельте реки в августе-сентябре 1968 г. численность и биомасса зообентоса равнялись 425 экз./м² и 8,64 г/м², при доминировании по обоим показателям моллюсков — до 61 и 88 % соответственно. В августе 1990 г. численность зообентоса в водоемах дельты достигала 2055 экз./м², биомасса — 17,35 г/м². В пробах также доминировали моллюски — 52 и 85 % соответственно.

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

ГЛАВА 2. СТРУКТУРА ИХТИОЦЕНОЗОВ ВОДОЕМОВ СУБАРКТИКИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

2.1. Введение в главу

Под структурой ихтиоценоза того или иного водоема обычно понимается видовой состав живущих в нем рыб с учетом внутривидовых систематических (подвид) и экологических (экологическая форма) единиц, постоянно населяющих и временно заходящих (на нагул, нерест, зимовку) в данный водоем. В понятие структуры ихтиоценоза входит и соотношение в пределах одного вида рыб разных полов и возрастных групп, а также соотношение в ихтиоценозе видов рыб по их абсолютной и относительной численности. Применительно к крупному водоему, например оз. Байкал или Обской губе или таким рекам, как Обь, Енисей, Лена, принято говорить об ихтиоценозе водоема в целом и об ихтиоценозах отдельных его участков, в той или иной степени изолированных друг от друга по условиям обитания рыб (глубинам, температуре, солености и т. п.). Число видов, подвидов и экологических форм и степень их родства определяют степень видового разнообразия ихтиоценоза.

Считается, что ихтиоценоз с большей степенью таксономического и экологического разнообразия более устойчив, чем ихтиоценоз с меньшей степенью разнообразия, к отрицательному воздействию на него внешних факторов — абиотических, биотических, антропогенного. Разумеется, при оценке такой устойчивости условия обитания рыб в сравниваемых водоемах по большинству основных параметров должны быть сходными.

Важной характеристикой ихтиоценоза является степень миграционной активности входящих в него видов рыб, которые совершают в течение жизненного цикла хотя бы небольшие по протяженности миграции, перемещаясь в пределах водоема или нескольких водоемов в процессе нагула, нереста, зимовки. При этом нередко формируются стада и стаи, состоящие из одного или нескольких видов рыб, одно- или разновозрастные и пр., что не может не повлиять на характер и степень как внутри- так и межвидовых отношений в ихтиоценозе. Многолетние исследования, проведенные в этом направлении на волжских водохранилищах, выявили сложный, но, как правило, далеко не хаотичный характер миграций рыб в течение года. Например, лещ в водо-

хранилище образует в период икрометания обособленные территориальные группировки от соседних группировок, но имеющие общие с ними места нагула и зимовки. Каждую группировку составляют как оседлые особи, не уходящие далеко от нерестилищ, так и мигрирующие особи рыб. Миграционная активность леща последней группы четко выражена в период преднерестовой миграции весной или во время предзимовальной миграции осенью. Численное соотношение оседлых и мигрирующих рыб довольно сильно варьирует в разных группировках леща и, видимо, не является постоянной величиной ни для одной из них, находясь в зависимости от урожайности отдельных поколений и условий их воспитания.

Нагульные миграции рыб в водоемах локализованы, доказательством чего являются различия у рыб разных группировок состава пищи. Так, у большинства видов рыб из волжских водохранилищ выявлено три основных типа нагульных группировок: 1) возрастные, объединяющие особей одного или близких возрастов; каждая возрастная группа занимает свою экологическую нишу, отличающуюся по условиям добычи пищи и составу кормовых организмов от ниш, занимаемых группой особей другой возрастной группы; 2) половые, объединяющие разно- или одновозрастных самцов или самок, часть нагульного сезона проводящих изолированно от особей противоположного пола; 3) смешанные группы, состоящие из рыб разного пола и возраста, в течение одного или нескольких нагульных периодов населяющих одну экологическую нишу. Наиболее заметны в волжских водохранилищах возрастные нагульные группировки у молоди рыб. Это сеголетки плотвы, окуня, судака, леща и других рыб, нагуливающие большую часть летнего периода в литорали. Это и 3–5-летние лещи, обитающие в течение ряда лет большую часть года в сублиторали и питающиеся здесь мелкими хирономидами и планктоном.

Характер распределения и суточных миграций рыб в оз. Таймыр изучался в июле–сентябре 1986–1988 гг. М. И. Базаровым (2007). Автором было выявлено, что распределение рыб в озере весьма неравномерное, имеет кольцевидный характер независимо от горизонта нахождения рыб, наиболее устойчивые скопления рыб расположены в местах перепада глубин — на наиболее кормных биотопах дна. На этих и других участках озера в верхних и средних горизонтах воды нагуливаются стаи ряпушки, в придонных горизонтах — крупные половозрелые сиговые (сиг-пыжьян, чир и муксун), промежуточное положение занимают мелкие неполовозрелые особи сиговых. Наибольшая плотность рыб приурочена к илистым грунтам, которые не промерзают зимой и на которых отмечается наибольшая биомасса зообентоса. Регулярные суточные вертикальные миграции сига-пыжьяна, чира и муксуна связаны с чередованием дня и ночи: от 20 до 40 % особей нагульной стаи этих рыб в сумерки мигрируют из придонного слоя в толщу воды на расстояние до 5–6 м, возвращаясь ко дну перед рассветом.

Влияние антропогенного и природных факторов являются причиной перестройки ихтиоценоза в другом водоеме Сибири — оз. Чаны — самом крупном в Обь-Иртышском междуречье. Во-первых, ихтиоценоз этого водоема, насчитывающий в настоящее время 14 видов рыб, формировался на протяжении большей части XX в. при активном участии человека, вселившего (целенаправленно или случайно) в озеро 4 вида (пелядь, лещ, сазан, судак) и экологическую форму (амурский серебряный карась) рыб. Из рыб-аборигенов наиболее приспособленными к условиям обитания в озере являются плотва, язь и окунь, составлявшие наибольшую долю промысловых уловов в течение почти всего указанного отрезка времени. Однако к концу XX в. в условиях низкого уровня воды и связанных с этим изменений минерального и газового режимов самой многочисленной рыбой в озере стал амурский серебряный карась, весьма устойчивый к дефициту кислорода в зимний период и нашедший в озере хорошие условия питания и размножения. Пелядь в озере не размножается и присутствует в ихтиоценозе благодаря нерегулярному вселению молоди. Другие вселенцы, хотя и размножаются, но малочисленны.

Во-вторых, обитание рыб в оз. Чаны осложнено проявлением двух природных факторов — повышенной соленостью воды в Бол. Чанах и дефицитом кислорода в воде в зимний период в Мал. Чанах. Это оказывает существенное влияние на характер миграций рыб озера в течение года, изменяя структуру ихтиоценозов на том или ином его участке. В период ледового режима основная масса всех видов рыб озера сосредоточена на наиболее глубоких, мало или совсем не подверженных заморным явлениям участках Бол. Чанов, но зимовка карасей (вселенца и аборигена — золотого карася) проходит в Мал. Чанах. В пределах акватории Бол. Чанов рыбы в течение зимы постоянно перемещаются из зон с пониженным (4,5–5 мг/л и меньше) содержанием кислорода в зоны с его более высокой концентрацией. Из Мал. Чанов в Бол. Чаны основная масса рыб уходит в конце осени — начале зимы. Но в случае, если дефицит кислорода развивается в протоке Кожурла прежде и в большей степени, чем в Мал. Чанах, рыбы не могут мигрировать в Бол. Чаны, оказываются в «заморной ловушке» и в массе гибнут. Степень заморных явлений в Мал. Чанах уменьшается даже в маловодные годы, если промерзание водоема в течение зимы было сравнительно небольшим. Это свидетельствует о том, что динамику численности рыб в озере необходимо связывать не только с колебаниями по годам уровня и минерализации воды, но также и с температурой воздуха в зимний период, толщиной ледяного и снежного покровов. Также следует отметить, что при увеличении минерализации воды массовая гибель рыб в период ледостава происходит в связи с понижением температуры замерзания воды до $-0,4^{\circ}\text{C}$: в переохлажденной воде рыбы впадают в оцепенение и выбрасываются во время штормов на берег.

Весной (с середины апреля), еще подо льдом, рыбы, преимущественно половозрелые особи, мигрируют из Бол. Чанов в Мал. Чаны и нижние участки рек Чулым и Каргат, к местам размножения. Нерестовая миграция протекает активно и продолжается 30–45 суток. После нереста часть производителей всех видов рыб озера постепенно возвращается в Бол. Чаны, а другая часть остается до конца лета в Мал. Чанах, уходя отсюда (но не полностью) лишь осенью. Молодь рыб урожая данного года (личинки и мальки) вначале нагуливается в Мал. Чанах, затем постепенно (до конца июля) мигрирует в своей основной массе в Бол. Чаны, где продолжает кормиться, а затем и зимует. Часть рыб нерестится не в Мал. Чанах, а в Бол. Чанах на участках, подверженных распределяющему влиянию рек Чулым и Каргат. Прежде всего это относится к окуню и в меньшей степени — к плотве.

Наконец, наглядным примером формирования ихтиоценозов и их трансформации являются ихтиоценозы большинства крупных водохранилищ. Результаты многолетнего изучения ихтиоценозов водохранилищ ГЭС Волжского каскада и водохранилищ на реках Сибири свидетельствуют о том, что ихтиоценоз любого водохранилища, особенно крупного, не является абсолютно стабильным и в той или иной степени изменяется во времени. Это же касается и многих черт экологии рыб ихтиоценоза.

Формирование ихтиоценоза водохранилища зависит от состава ихтиофауны той реки, на которой водохранилище образовано, от условий, сложившихся в новом водоеме, особенностей биологии самих рыб, оказавшихся в водохранилище, от процесса акклиматизации в водохранилище кормовых объектов и рыб, от форм и степени воздействия на водохранилище хозяйственной деятельности человека.

В связи с тем, что водоемы Субарктики Западной Сибири в ихтиологическом отношении изучены к настоящему времени далеко недостаточно, имеющаяся в публикациях информация позволяет с большой долей уверенности говорить в основном о видовом составе ихтиоценоза того или иного водоема, о присутствии или отсутствии в нем внутривидовых и экологических форм рыб, о характере миграций рыб в течении года и некоторых других сторонах экологии, об относительной численности и состоянии промысловых запасов некоторых из них.

В конце первой половины XX в. для Сибири указывался 61 вид и подвид рыб, в том числе один вселенец (уклейка *Alburnus alburnus*) и 17 видов — эндемиков Байкала. В настоящее время в реках, озерах и водохранилищах Сибири описано 96 видов и подвидов рыб, из которых 80 аборигенов и 16 вселенцев; 33 вида являются эндемиками Байкала. Для сравнения укажем, что в бассейнах азиатских рек, расположенных южнее сибирских, обитает существенно большее число видов рыб. Например, в бассейне Амура — 139, в том числе 108 видов-аборигенов, Хуанхэ — 150, Сицзян — 239, Янцзы — 401. Основная причина

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

В реках, озерах и водохранилищах бассейна Оби в настоящее время обитает 52 вида рыб, из которых 15 видов являются вселенцами. В Обской, Тазовской, Гыданской, Байдарацкой и Юрацкой губах и в прилегающих морских водах обитает в общей сложности, по данным разных авторов, до 46 видов пресноводных и морских рыб, относящихся к 19 семействам. Из них 15 видов рыб являются пресноводными-туводными, не совершающими в течение жизни продолжительных миграций. Полупроходные виды представлены в этих эстуариях десятью видами: сибирский осетр, арктический голец, нельма, чир, муксун, пелядь, сиг-пыжьян, ряпушка, омуль и азиатская корюшка. Из рыб-вселенцев (интродуцентов) в южной части Обской губы встречаются в небольшом числе лещ и судак, которые заметную роль в промысле в данном районе не играют. Остальные виды (21) являются представителями морской ихтиофауны. Они везде малочисленны, только навага и полярная камбала в отдельные годы в Байдарацкой губе имеют промысловое значение.

2.2. Ихтиоценозы Байдарацкой губы

Подробно ихтиоценозы и экология рыб Байдарацкой губы в настоящей работе не рассматриваются. Тем не менее, следует отметить, что с приуральского берега в этот эстуарий впадает 11 рек, из которых наиболее протяженными являются реки Кара — 247 км и Байдаратаяха — 123 км; протяженность осталь-

ные девяти рек — от 20 до 50 км. Все реки в верхнем и среднем течении имеют горный характер, в низовьях — равнинный, где сосредоточена основная часть пойменных озер. В предгорной части рек и озер мало, большая часть из них имеет удлинненную форму и глубину более 10 м.

Ихтиофауна пресных и осолоненных водоемов приуральского берега Байдарацкой губы включает 25 видов рыб. Из них к евроазиатским эвригалинным видам относится горбуша, арктический голец, нельма, сибирская ряпушка, чир, муксун, пелядь, омуль, сиг-пыжьян, азиатская и малоротая корюшки, обыкновенный и сибирский подкаменщики, четырехрогий бычок (рогатка), навага и сайка; к евроазиатским стеногалинным — сибирский и европейский харису, щука, озерный и речной голяны, сибирский елец, сибирский голец и ерш; к циркумбореальным эвригалинным — девятииглая колюшка; к циркумбореальным стеногалинным — налим; к циркумбореальным эвригалинным — навага. Эндемики среди перечисленных видов отсутствуют. Проходная форма арктического гольца внесена в Красную книгу Ямало-Ненецкого округа. Состав ихтиофауны рек и озер сходен. В реках чаще встречаются хариусы, сибирский подкаменщик, речной голян. Почти во всех озерах обитают озерный и речной голяны, девятииглая колюшка, в пойменных водоемах — щука, сиг-пыжьян и пелядь. Малоротая корюшка встречается в отдельных озерах поймы рек Кара и Байдаратаяха. В устьевые участки рек из губы заходит только на зимовку омуль. На устьевых участках рек с повышенной соленостью воды круглый год встречаются четырехрогий бычок, навага, полярная камбала. В басс. р. Кара европейский и сибирский хариусы обитают совместно (симпатрично). Наиболее ценные в рыболовном отношении из всех перечисленных видов рыб — арктический голец и сиговые. Сиговые рыбы нагуливаются в озерах поймы, на нерест заходят в русла рек Байдаратаяха, Талотаяха, Кара (чир, сиг-пыжьян, ряпушка). Полупроходные сиговые нагуливаются в основном в Карской губе, а также на устьевых участках рек Кара и Байдаратаяха, осолоненном заливе Торасовэйтто. Арктический голец обитает во всех неперемежающихся и относительно глубоких озерах предгорной части территории. В некоторых озерах обнаружены две симпатричные формы арктического гольца. Проходная форма этого вида во всех реках Байдарацкой тундры встречается крайне редко.

2.3. Ихтиоценозы водоемов полуострова Ямал

В реках и озерах Ямала обитают два вида из класса миноги, семейства миноговые — сибирская и тихоокеанская миноги, и 27 пресноводных костистых видов рыб (табл. приложения). Японская, или тихоокеанская, минога заходит в небольшом числе из морских вод в устьевые участки рек полуострова, а сибирская минога постоянно живет в реках, но также малочисленна.

Видовой состав и общее число костистых видов рыб в реках полуострова различаются в зависимости от таких характеристик реки, как ее протяженность, объем годового стока, уровенный режим, степень развития придаточных водоемов, характер связи с морскими водами и др. В реках северной части полуострова и в относительно коротких реках восточного побережья обитает, как правило, меньшее число видов рыб, чем в реках южной части и в сравнительно крупных реках, впадающих в Байдарацкую губу. Структура населения рыб в реках восточного и южного районов Ямала относительно однородна, поскольку живущие здесь рыбы имеют возможность свободно мигрировать в пресноводную часть Обской губы и там смешиваться. В реках Западного Ямала: Ензоряха, Еркатаяха, Хэяха, Юрибей, Ясавуйяха, Мордыха, Надуйяха, Харасавэйяха, Тиотейяха, Иондаяха, Якадыха, Хабейяха, Тамбей, Венуйсуояха — существуют популяции сиговых рыб, не связанные с популяциями обских стад этих видов. С одной стороны, это способствует сохранению генофонда локальных популяций рыб, но с другой — снижает устойчивость их к неблагоприятным условиям обитания в связи с уменьшением «нормы реакции» адаптивных признаков.

По характеру миграций и другим чертам экологии среди рыб Ямала выделяют: 1) типично морские виды (сайка, навага, четырехрогий бычок, полярная камбала); 2) анадромные виды, заходящие на нерест в низовья рек полуострова из соленых вод Байдарацкой и Обской губ (горбуша, проходная форма арктического гольца, корюшка азиатская); 3) полупроходные виды, нагуливающиеся в солоноватых водах заливов и поднимающиеся на нерест в озерно-речную систему (сибирский осетр, все представители семейства сиговых, кроме тугуна, нельма); 4) типично пресноводные виды (стерлядь, таймень, озерная форма арктического гольца, тугун, сибирский хариус, щука, все представители семейства карповых, голец сибирский, налим, колюшка девятииглая).

В озерно-речной системе Западного Ямала обитает 23 вида рыб. Это арктический голец, горбуша (заходит изредка из Карского моря), арктический омуль, муксун, сиг-пыжьян, чир, пелядь, сибирская ряпушка, тугун, нельма, сибирский хариус, азиатская корюшка, щука, сибирский елец, озерный гольян, речной гольян, сибирский голец, налим, навага, колюшка девятииглая, ерш, четырехрогий бычок, полярная камбала.

С продвижением с юга на север число видов рыб в реках Западного Ямала уменьшается. В бессточных озерах состав ихтиофауны беден, по численности в них преобладает девятииглая колюшка. В крупных озерах Западного Ямала, имеющих связь с речной системой, видовой состав рыб сходен; почти во всех из них встречается ряпушка, чир, пелядь, сиг-пыжьян, арктический голец, щука, налим, хариус. Муксун и ряпушка представлены здесь не только наиболее многочисленной полупроходной формой, но и озерно-речной и озерной экологическими формами, а чир и сиг-пыжьян — только озерно-речной. Се-

верная граница распространения карповых рыб на Западном Ямале проходит по р. Мордыяха.

В последние десятилетия на ихтиоценозы водоемов Западного Ямала существенное влияние оказывает антропогенный фактор. Речь идет об интенсивном, как правило, научно не обоснованном вылове промысловых рыб и отрицательном влиянии на среду их обитания (загрязнение водоемов, уничтожение кормовой базы рыб — зообентоса и его биотопов при движении вездеходной техники по руслам рек). Наиболее значительные изменения в структуре ихтиоценозов (по соотношению в них видов рыб по численности и биомассе) и экологии рыб на Западном Ямале произошли в районах обустройства газово-конденсатных месторождений. Медленное созревание и низкие темпы воспроизводства рыб при увеличении нагрузки промысла стали причиной падения численности в первую очередь арктического гольца, муксуна и чира. Подорваны запасы пеляди и сига-пыжьяна, резко снизилась численность многочисленных ранее сибирской ряпушки и корюшки. У большинства сиговых изменилась возрастная структура популяций при увеличении доли рыб младших возрастов. Так, популяция чира представлена в основном неполовозрелыми особями. До 1990 г. главный район воспроизводства всех сиговых находился в среднем и верхнем течениях р. Мордыяха. В настоящее время основным местом воспроизводства чира и сига стала р. Сеяха (приток Мордыяхи). Наряду с этим возросла в водоемах Ямала численность щуки и карповых рыб. Среди рыб Западного Ямала нет видов, внесенных в связи с малочисленностью в Красную книгу России, но муксун Мордыяхи включен в Красную книгу Ямало-Ненецкого округа. Редким видом в реках Ямала является таймень.

В крупных проточных озерах Ямала состав ихтиофауны в значительной степени схож. Почти во всех из них обитают арктический голец, сибирская ряпушка, пелядь, сиг-пыжьян, чир, сибирский хариус, щука, налим. К наиболее важным водоемам для реализации жизненного цикла рыб на территории полуострова относят дельту и низовья р. Мордыяха, низовья рек Юрибей, Щучья, Лонготъеган и Харбей, оз. Ямбуто, Ярротинскую и Нейтинскую группу озер.

Подробнее рассмотрим структуру ихтиоценоза и характер миграций рыб в трех наиболее крупных и наиболее изученных в ихтиологическом отношении реках Ямала: Мордыяха и Юрибей, впадающих в Байдарацкую губу, и Сеяха, впадающей в Обскую губу.

Река Мордыяха вытекает из оз. Ямбуто. Протяженность реки — 300 км, площадь водосбора — около 8530 км². В реку впадает 43 притока длиной до 100 км. На нижнем 60-километровом участке Мордыяха представляет собой типично равнинную реку с низкими и пологими берегами, плавными поворотами. Ширина реки на этом участке — от 150 до 200–300 м. Средняя глубина по фарватеру — 1,4 м, максимальная — 2,4 м. Колебания уровня воды в течение года дости-

гают одного метра. В устье река образует обширную дельту. Сгонно-нагонные и приливно-отливные явления прослеживаются на расстоянии 50–80 км от устья. Во время весеннего паводка, который наблюдается в районе Среднего Ямала во второй половине июня — начале июля, подъем воды в реке составляет 4,5–5,0 м. Продолжительность половодья обычно не превышает двух недель. В это время река, протоки и пойменные озера представляют собой единую систему. Для вод реки и ряда ее притоков характерно большое количество минеральной взвеси, особенно в половодье (1200–1500 мг/л).

В басс. р. Мордыяха обитает 18 видов рыб, из которых 10 являются промысловыми. Основу ихтиофауны составляют рыбы семейства сиговых и корюшка азиатская. Среди сиговых по численности (по данным учета численности личинок) доминирует ряпушка (79 % по частоте встречаемости в ловушках) и сиг-пыжьян (18,4 %). Ерш в водоемах бассейна встречается редко, хариус и елец — единично.

Видовой состав рыб в Мордыяхе различается по участкам реки и сезонам года. В зоне эстуария происходит нагул преимущественно ряпушки, чира, муксуна и корюшки. Значительно реже встречаются здесь сиг-пыжьян и налим. Зимой заходят сюда и рыбы из губы — полярная камбала, навага и ледовитоморская рогатка. В дельте реки, где в летнее время наблюдается наибольшая в году концентрация рыб, по численности среди половозрелых особей преобладают ряпушка, сиг-пыжьян, в меньшей степени — муксун, среди молодежи — корюшка. Выше этой зоны в реке по численности доминирует ряпушка.

В составе пойменных озер в басс. Мордыяхи по характеру связи с речной системой выделяют бессточные, сточные, пересыхающие, постоянно или временно связанные с рекой озера. Обязательными обитателями в большинстве озер являются лишь девятииглая колюшка и щука. Налим, азиатская корюшка и чир живут только в соединяющихся с рекой озерах. В озерах, в которых размножается корюшка, весьма малочисленна ряпушка, и наоборот. Ихтиоценозы озер, не имеющих связи с рекой или имеющих связь, но кратковременную, представлены обычно колюшкой, немногочисленными щукой и ершом. Сиговые рыбы используют для нагула практически все пойменные озера при условии их достаточного залития в половодье. В наиболее глубоких озерах, которые заливаются речными водами не ежегодно, но пригодны для размножения сиговых, нередко образуются локальные группировки этих рыб, главным образом ряпушки и сига-пыжьяна.

В верховьях Мордыяхи и в пределах верхних участков ее притоков состав и численность ихтиофауны бедны. Здесь встречаются в небольшом числе корюшка, хариус и речной голянь. Размножение сиговых в верхнем течении Мордыяхи и в пойменных озерах данного участка реки не отмечено. Нерестилища этих рыб расположены в русле реки после выхода ее из верховых крупных озер — Ямбуто, Ерото, Мордымалто.

В среднем течении Мордыяхи находятся озера, которые связаны с рекой и в которых сиговые нагуливаются (пелядь, сиг-пыжьян, чир, ряпушка) и размножаются (пелядь, сиг-пыжьян, ряпушка). Например, в р. Сеяха (приток Мордыяхи) нерест сиговых проходит в трех безымянных озерах, расположенных в устье р. Пелхатосе, и в пойме р. Мордыяха — в озерах Нгаракаято, Нямзейто, Правылхасаре, Паравыто и др.

В нижнем течении и дельте Мордыяхи сиговые рыбы для нагула используют лишь некоторые крупные озера, соединяющиеся с рекой. Подавляющее число озер, расположенных в дельте близ морского побережья, осенью быстро стекает, а зимой перемерзает. По этой же причине нет сиговых в оз. Тибейто. Большое значение для нагула рыб имеет оз. Халевто, соединяющееся с Мордыяхой по притоку Юмбадыяха.

Молодь сиговых рыб в первое лето жизни (сеголетки) нагуливается в озерах, протоках и небольших притоках, соединяющихся с реками Мордыяха и Сеяха, а также на мелководных плесах этих рек. В дельте реки личинки сиговых не встречаются, а сеголетки концентрируются здесь к концу вегетационного сезона.

В общем виде схема миграций рыб (не только сиговых) в бассейне Мордыяхи такова. Зимовка рыб происходит на ямах верхнего и среднего течения реки и в крупных верховых озерах. В дельте и районе нижнего течения реки из сиговых зимует практически только омуль и многочисленная навага. Весной, после ледохода и паводка, рыбы выходят из верховых озер (Ямбуто, Яррото, Мордымалто, Нейто) и вместе с особями, зимовавшими на ямах, спускаются вниз по реке, расселяясь по залитой пойме среднего и нижнего течения реки. В период наибольшего подъема воды из Байдарацкой губы в Мордыяху заходит для размножения корюшка. По мере снижения уровня воды нагуливающиеся в пойме рыбы либо остаются в пойменных озерах, либо скатываются в дельту. В июле-августе начинается подъем половозрелых особей рыб к местам размножения. Таким образом, по характеру миграций сиговые рыбы, кроме муксуна, в бассейне Мордыяхи относятся к озерно-речным формам, а муксун — к речной и озерной. Распределение рыб в реке и придаточных водоемах носит в течение года агрегированный характер, с образованием на отдельных участках значительных скоплений. В зависимости от сезона года и экологии рыб меняется видовой, возрастной состав и плотность ихтиоценоза. Перераспределение состава и концентрации рыб происходит в течение короткого времени за счет активных и пассивных (у личинок и части сеголеток) миграций, направленных на поиск оптимальных условий для нагула, нереста и зимовки рыб. Механизмы агрегированности и миграций носят видоспецифический характер. Существенное, нередко определяющее влияние на эти процессы в ихтиоценозах оказывает антропогенный фактор — рыболовство и загрязнение водоемов. Так, в басс. р. Мордыяха в 1989–1990 гг. уловы рыб в интенсивно облавливае-

мых пойменных озерах, расположенных вблизи вахтовых поселков Бованенского газоконденсатного месторождения, в начале вегетационного сезона составляли 10–12 кг на один провяз ставных сетей (ячей 45 мм) в сутки, а к концу этого периода снизились до 2 кг. К 1992 г. промысловые запасы муксуна и чира в Мордыяхе сильно сократились, в связи с чем несколько рыбопромысловых участков было закрыто. Добыча омуля и наваги перспективна только в дельте реки, когда эти рыбы приходят сюда из Байдарацкой губы на зимовку. Однако в целом р. Мордыяха по сравнению с другими реками Ямала является наиболее рыбопродуктивной в связи с хорошо развитой здесь системой глубоких незаморных озер, имеющих связь с рекой, наличием относительно крупной дельты и опресненного залива Карского моря.

Река Юрибей (не путать с одноименной рекой на Гыданском п-ове) вытекает двумя рукавами из озер Яррото-1-е и Яррото-2-е и впадает в Байдарацкую губу. Протяженность реки — 450 км. Берега реки преимущественно песчаные, до 2 м высотой. Скорость течения в низовьях реки в летнюю межень составляет 0,3–0,7 м/сек, зимой — 0,1–0,15 м/сек. Около 8,5 месяцев река находится подо льдом.

В речных и озерных водах Юрибея обитает 19 видов рыб. Сравнительно высокое видовое разнообразие ихтиоценоза реки обусловлено ее многоводностью, большим числом крупных озер, в том числе Ярротинской группы, благоприятными условиями нагула рыб в мелководном Юрибейском заливе Байдарацкой губы. Наибольшее число видов рыб встречается в пределах устьевового участка реки, где хорошо развита придаточная система. Самыми многочисленными видами рыб в бассейне Юрибея являются сиговые — ряпушка, сиг-пыжьян, пелядь, чир, а также щука. В отдельные годы отмечаются подходы омуля и корюшки в низовья реки. В большинстве озер нижнего участка Юрибея из сиговых по численности преобладает чир. В ряде озер среднего течения реки из рыб этого семейства встречается только пелядь. В верхнем течении Юрибея, в озерах Яррото-1-е и Яррото-2-е доминируют (без учета ряпушки) сиг-пыжьян (35 % уловов), пелядь (32 %) и щука (25 %). Оставшаяся доля уловов приходится на муксуна и хариуса. К концу XX в. численность муксуна в озерах снизилась в результате чрезмерного вылова, а арктический голец стал в них редким видом.

Видовой состав рыб на разных участках Юрибея различается, меняясь к тому же по сезонам года. С весны до осени в Юрибейском заливе и низовьях реки нагуливаются ряпушка, сиг-пыжьян, омуль, корюшка, налим, частично чир, пелядь и муксун. Здесь же встречаются полярная камбала, рогатка, колюшка, зимой заходит навага. В пойменных озерах и протоках нагуливаются преимущественно пелядь, муксун, чир, щука и налим. В верховьях реки, кроме того, обычен хариус. В мелководных озерах обитают колюшка и озерный голец.

Осенью сиговые рыбы мигрируют из дельты реки и залива в верховья реки и проточные материковые озера на нерест и зимовку. Нерестилища ряпушки, сига-пыжьяна, чира и муксуна расположены в р. Юрибей на участке от устья р. Хуттаяха до р. Сосентосе и в низовье р. Хуттаяха. В верховьях Юрибея размножаются сиг и муксун. Массовый ход сиговых на нерест наблюдается в сентябре-октябре и заканчивается после ледостава. Нерест в озерах продолжается до середины декабря. Весной молодь рыб новой генерации выносятся паводком в пойменные озера и в низовья реки.

Река Сеяха (Зеленая) берет начало в одном из озер группы Ямбуто, расположенной в центральной части полуострова, и впадает в Обскую губу на широте 71°. На этой же широте с востока на запад протекает река с таким же названием (Сеяха, или Мутная) — правый приток р. Мордыяха. Протяженность р. Сеяха-Зеленая — около 200 км. Характерно для этой реки обилие озер и развитой пойменной системы.

В общей сложности в р. Сеяха-Зеленая обитает 19 видов рыб. Из промысловых рыб по численности доминируют ряпушка, сиг-пыжьян и арктический голец (озерная форма). Муксун малочислен, таймень, тугун и язь встречаются крайне редко единичными экземплярами. В русле р. Сеяха состав ихтиофауны меняется от истоков до устья незначительно. При этом из промысловых рыб по численности везде преобладает сиг-пыжьян. Ерш встречается только в низовьях Сеяхи, хариус — в основном в озерах, имеющих связь с речной системой.

Сиговые рыбы представлены в бассейне Сеяхи полупроходной, озерно-речной, а некоторые виды и озерной формами. В отличие от более северных рек восточного побережья полуострова, в которых преобладают полупроходные формы сиговых, в Сеяхе доминируют озерно-речные формы. Из полупроходных форм в Сеяхе встречаются муксун, ряпушка и сиг-пыжьян. Низовья реки являются северной границей зимнего распространения муксуна в Обской губе. С наступлением лета он покидает места зимовки и уходит на нагул в губу. В предустьевой и устьевой зонах Сеяхи остается в небольшом числе лишь молодь муксуна. Ряпушка и сиг-пыжьян заходят в Сеяху из Обской губы на нагул, нерест и зимовку. Нагуливаются эти рыбы в озерах, зимуют на ямах в русле рек и в глубоких озерах, нерестятся в речных водах (с середины сентября) и озерах (с ноября).

В ряде озер бассейна Сеяхи — Яднето, Северный Тангаптюнто и др. — ряпушка, сиг-пыжьян и пелядь представлены озерной формой. Этой же формой представлен во многих озерах (Полтауто, Ямбуто, Ясавуйто и др.) и арктический голец. Соотношение видов рыб в озерах по их численности в ихтиоценозе заметно различается. Например, в озерах Ямбуто и Нейто доля сига в уловах может достигать 77 и 91 % соответственно. В оз. Ясавуйто по этому показателю доминирует щука (67 %), в озерах Нгэвакясавейто и Пеунто — арктический го-

лец (46 и 54 % соответственно). Во всех крупных озерах бассейна Сеяхи обитают налим и девятииглая колюшка. В тех озерах, где возможны нагул и зимовка рыб, присутствуют сиговые рыбы.

В бассейнах рек северной части Ямала — Якадыяха, Халяяха, Ябтикъяха — отмечено в общей сложности лишь 5 видов рыб, из которых осенью по численности доминируют ряпушка и навага. Зимой в эти реки заходят в небольшом числе из морских вод неполовозрелый омуль и сайка. Для размножения реки этой части полуострова используются только ряпушкой, которая поднимается из Обской губы на нерестилища, расположенные в среднем и верхнем течении рек.

Как уже было сказано, существенное влияние на динамику структуры ихтиоценозов оказывают миграции рыб. В водоемах Ямала наиболее ярко миграции выражены у сиговых. В общем виде схема миграций этих видов рыб такова. Половозрелые особи после нагула в пойменных водоемах выходят в реку и поднимаются вверх по течению до нерестилищ. Неполовозрелые особи после нагула мигрируют к тем участкам рек, на которых проходит их зимовка. К местам нереста производители поднимаются в течение августа-ноября. Первыми идут ряпушка, пелядь, затем сиг-пыжьян, муксун, вслед за ними чир. После нереста производители либо остаются на наиболее глубоких участках в районе нерестилищ, где и зимуют, либо перемещаются в места, где зимой не будет замора (это или проточные глубокие озера, или незаморная часть Обской губы). Весной перезимовавшие рыбы мигрируют к местам нагула на пойменные участки рек, где распределяются по многочисленным озерам, в которых могут обитать несколько лет. Особенно характерно это для восточного побережья Южного Ямала, где состав рыб ежегодно меняется, в связи с чем степень репродуктивной изоляции их по сравнению с рыбами рек Западного Ямала низкая.

Личинки сиговых вылупляются из икринок ранней весной и скатываются по течению в низовья рек, где распределяются по пойменным водоемам, в которых нагуливаются до поздней осени. Массовый скат личинок в низовья рек наблюдается перед ледоходом, обычно с появлением проталин на реке. В Обскую и Байдарацкую губы личинки обычно не скатываются, оставаясь в пойме родных рек. Не используются личинками в качестве мест кормежки и приливно-отливные зоны эстуарных участков рек, что, по всей видимости, связано с колебаниями здесь уровня режима, температуры и солености воды.

В реках Мордыяха и Сеяха-Мутная личинки сиговых непосредственно после вылупления встречаются на всем протяжении рек — от верховьев до начала приливно-отливной зоны, преимущественно в залитых паводковыми водами пойменных озерах. Распределение личинок рыб на местах нагула носит агрегированный характер. Скатываясь вниз по течению, личинки останавливаются в местах с замедленным течением и травянистой растительностью. На таких участках они начинают кормиться.

В период с 1989 по 1995 г. численность личинок ряпушки и чира в басс. р. Мордыяха устойчиво снижалась. Численность личинок сига-пыжьяна за шесть лет несколько снизилась в озерах и повысилась в русле рек. Личинки пеляди и муксуна встречались в пробах крайне редко и единично. Помимо личинок сиговых, в пробах обнаруживались в небольшом числе личинки и мальки налима, личинки ельца, перезимовавшая молодь корюшки и ерша, разновозрастные особи голяна. Лишь молодь корюшки в части проб была относительно многочисленной. Личинки ельца чаще встречались в р. Мордыяха, где в некоторых пробах, взятых в последние дни весны, даже преобладали (до 89 % от общей численности личинок).

В конце вегетационного сезона указанных лет в низовьях рек Мордыяха и Сеяха среди молодежи по численности доминировали ряпушка и корюшка. Молодь остальных промысловых видов рыб встречалась редко. Сеголетки муксуна были отмечены единично только в 1989 г. Плотность сеголеток сиговых рыб в августе не превышала в среднем за 1989–1993 гг. 16 экз./м² (в 1989 г. — 1,8, в 1990 г. — 0,9, в 1993 г. — 0,3 экз./м²).

За период с 1989 по 1993 г. включительно в структуре населения молодежи рыб, обитающих в басс. р. Мордыяха (включая р. Сеяха), произошли существенные изменения. Практически перестал встречаться муксун. Значительно понизилась численность ряпушки, чира и пеляди. В отдельных озерах, где ранее нерестился пыжьян, его личинки не встречались. Основная причина снижения численности личинок сиговых рыб в басс. р. Мордыяха — чрезмерно большой вылов производителей, приведший к понижению популяционной плодовитости.

Характер зимовки рыб в водоемах Ямала зависит, прежде всего, от биологии того или иного вида. У сиговых в первые недели, а у некоторых из них даже месяцы после ледостава продолжается нерест. Наиболее продолжителен он у озерных форм сиговых. Налим в зимний период также ведет активный образ жизни и в декабре-январе нерестится.

В случае снижения зимой в воде рек и озер концентрации кислорода интенсивность питания рыб снижается, некоторые виды, особенно осетр и стерлядь, концентрируются на наиболее глубоких участках (ямах) рек и озер. Так, в реках Мордыяха и Юрибей основные зимовальные ямы находятся в приливно-отливной зоне, которая простирается вверх по реке на 60–80 км. Район зимовки рыб в Обской губе в разные годы в той или иной степени изменяется, что зависит как от объема речного стока, так и от сроков наступления гидрологической весны. В годы с поздним наступлением весны воды с низким содержанием кислорода достигают средней части губы, северная граница распространения замора смещается на север и проходит между пос. Новый Порт и мысом Каменный. В это время соленые воды Карского моря смещаются в южном направлении и занимают северную и среднюю части Обской губы. В итоге площадь незаморной зоны сильно сокращается.

Рыбы избегают заморной зоны и концентрируются на зимовку в средней части Обской губы в районе мыса Яптик-Сале, на участках с содержанием кислорода 5 мг/л и выше. Этот район почти со всех сторон окружен заморными водами. Нередко в прибрежной части губы в районе Нового Порта образуется скопление зимующих рыб на площади 1,5–2,0 тыс. га. В годы интенсивного замора и позднего наступления весны в некоторых мелководных заливах губы отмечается массовая гибель рыб.

По экологии размножения: возрасту полового созревания, периодичности и срокам нереста, характеру нерестового субстрата, плодовитости, длительности инкубации оплодотворенных икринок и др. — ихтиоценозы большинства водоемов субарктической зоны Западной Сибири гетерогенны, т. е. состоят из рыб, размножение которых видоспецифично. В водоемах Ямало-Гыданской области и Обь-Тазовской устьевой области обитают весенне-, осенне- и зимненерестящиеся виды рыб. К первой группе относятся корюшка, хариус, щука, карповые, окуневые и колюшка, ко второй — арктический голец и сиговые, к третьей — налим.

Сиговые рыбы на Ямале размножаются как в реках, так и в озерах. Расположение нерестилищ и характер нереста изучен слабо. В р. Якодыяха из сиговых размножается только ряпушка. Массовый ход ее в реку отмечен во второй половине сентября, незадолго до ледостава. В р. Тамбей в небольшом числе на нерест заходят омуль, чир, сиг и ряпушка. Эти же виды (кроме омуля) размножаются и в реках Сабеттаяха и Венуйеуояха. В р. Тамбей нерестилища находятся на протяжении первых 40 км русла. В русле р. Мордыяха размножаются ряпушка, муксун, сиг, чир. Эти же виды нерестятся в средних и верхних участках р. Мутной — притока р. Сеяха, но в меньшем числе. В р. Юрибей нерестилища ряпушки, чира, сига и муксуна расположены на участке от устья р. Хуттаяха до р. Сосентосе. Чир заходит на нерест в притоки рек Ясавейяху и Хуттаяху. В верховьях Юрибея размножается муксун, в р. Щучьей — ряпушка щучьеребенского стада, чир, сиг, тугун (северная граница размножения в Обском бассейне), в реках Лонготъеган и Харбей — в основном чир, в меньшей степени сиг, пелядь, рупушка, тугун. Нерест перечисленных сиговых происходит на нижних участках рек.

Обычно нерестилища сиговых в реках Ямала расположены на песчаных перекатах, но в реках, берущих начало на Полярном Урале, — на галечных. Икра сносится течением и развивается на плесовых участках русла рек. Первым начинает выметывать икру тугун, затем ряпушка, пелядь, сиг, чир. В интенсивно облавливаемых популяциях сиговых в нерестовых скоплениях преобладают впервые- и повторносозревающие особи (около 10–20%), в популяциях, менее подверженных вылову, доля повторненерестящихся особей достигает 75%.

2.4. Ихтиоценозы водоемов Гыданского полуострова

В реках и озерах Гыданского п-ова обитает в общей сложности два вида круглоротых и 25 видов пресноводных костистых рыб (табл. приложения).

Из круглоротых на устьевых участках рек Гыданского п-ова изредка вылавливается заходящая из морских вод тихоокеанская минога, а в реках обитает в небольшом числе туводная сибирская минога. Из семейства осетровых в реках полуострова отмечен сибирский осетр, неполовозрелые особи которого заходят сюда в небольшом числе на нагул из Обской губы и Енисейского залива. Стерлядь в реках полуострова отсутствует.

Из рыб семейства лососевых в реках и озерах Гыданского п-ова обитает только арктический голец, живущий в сравнительно небольшом числе в указанных в гл. 1 озерах реликтово-морского генезиса. Обыкновенный таймень и ленок в реках полуострова не отмечены.

Наибольшим числом видов в реках и озерах Гыданского п-ова представлено семейство сиговых. Арктический омуль енисейского стада, преимущественно молодь, встречается по всей акватории Гыданского залива и в низовьях рек, впадающих в залив, где активно нагуливается. В Юрибее неполовозрелый омуль встречается только на нижнем участке реки. В Танаму омуль не заходит.

Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) в водоемах Гыданского п-ова, как и в большинстве других водоемов Сибири, отнесен к подвиду сиг-пыжьян *C. lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) и образует озерно-речную и полупроходную экологические формы. Озерно-речной сиг большую часть жизненного цикла проводит в материковых озерах, имеющих связь с речной системой, нагуливается в озерах и частично реках, нерестится и зимует в озерах. Полупроходной сиг зимует в основной своей массе в Гыданском заливе, откуда весной заходит на нагул на мелководные участки рек и лишь в малом числе — в озера.

Муксун представлен на Гыданском п-ове только полупроходной формой. Встречается в южной части Гыданского залива, летом — у о. Олений и в районе Юрацкой губы. В июле заходит в небольшом числе на нагул и для последующего нереста в низовья рек залива и в соединяющиеся с реками озера. В Юрибее нерестилища муксуна расположены на участке реки в 15–30 км от ее устья. В Танаму муксун поднимается, также в небольшом числе, из дельты Енисея и Енисейской губы только на нагул.

Чир на Гыданском п-ове в басс. р. Юрибей распространен повсеместно. В басс. р. Танама этот вид встречается на всем протяжении реки, включая придаточные водоемы.

Пелядь в водоемах Гыданского п-ова образует озерную и озерно-речную формы. Озерная пелядь известна в большинстве незаморных материковых

озер. В Юрибее озерно-речная пелядь сравнительно малочисленна, встречается преимущественно в среднем течении реки, где в период весеннего паводка нагуливается в пойменных озерах и реке, а по мере спада уровня воды концентрируется в основном в озерах. В Танаме озерно-речная пелядь встречается на всем протяжении реки и в ее притоках, но благоприятные условия нагула складываются для пеляди (как и для большинства рыб Танама) только на нижнем отрезке реки — в пойменных озерах и протоках.

Сибирская ряпушка в озерно-речной системе Гыданского п-ова представлена полупроходной и озерной формами. В северной части Гыданского залива ряпушка немногочисленна. Здесь она встречается у мыса Олений и о. Олений, в проливе между о. Шокальского и п-овом Ямал. В р. Юрибей ряпушка заходит на нагул из губы в июле, поднимаясь в конце августа к нерестилищам.

В бассейне Енисея ряпушка является наиболее многочисленным среди сиговых видов рыб и представлена двумя полупроходными формами: мелкой — «туруханской» и крупной — «карской», а также озерной формой. «Карская» ряпушка нагуливается в солоноватых водах Енисейского залива, придерживаясь районов с соленостью в 12 ‰. На нерест заходит в реки восточной части Гыданского п-ова. Озерная форма ряпушки известна во всех крупных материковых озерах Гыданского п-ова.

Тугун в реках Гыданского залива отсутствует. В Танаму тугун заходит в сравнительно небольшом числе на нерест из Енисейского залива. В октябре 1975 г. нами было обнаружено несколько сот самок и самцов тугуна с гонадами в пятой стадии зрелости в желудках щуки и налима, выловленных в среднем течении реки.

Нельма заходит в небольшом числе в реки Гыданского полуострова только на нагул: из Гыданского залива — в Юрибей, из Енисейского залива — в Танаму. Встречается нельма и в некоторых материковых озерах полуострова, в которые она поднимается по рекам на нагул. Например, имеются сведения о вылове в небольшом числе нельмы в оз. Хасейнто.

Сибирский хариус на Гыданском п-ове встречается в пределах средних и верхних участков рек и в глубоких проточных озерах, но везде малочислен. В озерах Ямбуто и Хасейнто нерест хариуса наблюдался в июне.

Азиатская зубатая корюшка заходит в реки Гыданского п-ова, в том числе Юрибей и Танаму, в небольшом числе из Гыданского и Енисейского заливов соответственно только на нагул. Сведения о ее размножении и характере питания в реках полуострова отсутствуют.

Обыкновенная щука в озерно-речной сети Гыданского п-ова встречается повсеместно и сравнительно многочисленна, особенно в материковых озерах.

Из семейства карповых в реках и озерах Гыданского п-ова обитает лишь три вида рыб. Из них озерный голянь встречается в небольшом числе в некоторых материковых озерах полуострова, а речной голянь, также немногочис-

ленный, — в речных водах. Сибирский елец сравнительно многочислен в реках юго-восточной части п-ова (Пелядка, Яра, Танама), но не отмечен в речной системе западного Гыдана. Нет ельца и в озерах этого полуострова. Не встречается и плотва. Из семейства балиторовых в реках п-ова, возможно, обитает сибирский голец-усач, широко распространенный в бассейнах Оби и Енисея (кроме дельты).

Налим, который, как и лососевые и сиговые рыбы, входит в состав арктического пресноводного фаунистического комплекса, поднимается на нагул и нерест в реки полуострова из Гыданского и Енисейского заливов. В зимний период налим составляет, вместе с сиговыми, основу речных ихтиоценозов.

Девятиглая колюшка встречается в озерно-речной системе Гыданского п-ова повсеместно, но везде немногочисленна. В Танама она обитает только в низовьях реки, в период открытой воды нередко обнаруживается на песчаных отмелях, в массе встречается в желудках щуки и налима.

Из семейства окуневых в водоемах полуострова обитает два вида рыб: обыкновенный ерш и речной окунь. Ерш живет в реках и материковых озерах, везде малочислен. Окунь встречается в небольшом числе в низовьях Танама. В Юрибее этот вид не обнаружен.

Из семейства керчаковых в водоемах Сибири наиболее широко распространены сибирский пестроногий подкаменщик и сибирский подкаменщик, а по побережью Северного Ледовитого океана — четырехрогий бычок, или рогатка. Из них в водоемах Гыданского п-ова известны только два последних вида. В списке рыб из рек западной части полуострова сибирский подкаменщик не фигурирует. В Танама несколько экземпляров этого подкаменщика обнаружено нами в желудках щук, пойманных в нижнем течении реки. Четырехрогий бычок заходит в небольшом числе в реки Гыданского п-ова из Гыданского и Енисейского заливов и прибрежных участков Карского моря.

Представляет интерес сравнение состава ихтиофауны водоемов трех расположенных сравнительно близко друг к другу полуостровов — Гыданского, Ямал и Таймыр. Несмотря на сходные в общих чертах условия существования (климат, олиготрофность водоемов и др.), конкретные абиотические и биотические характеристики рек и озер этих районов различаются, что и обуславливает заметные различия в составе их ихтиофауны. В кратком изложении эти различия таковы.

Как уже было сказано, в водоемах п-ова Ямал обитает два вида миног и 27 видов и подвидов рыб. Как и на Гыданском п-ове, здесь отсутствуют стерлядь, ленок, обыкновенный валец *Prosopium cylindraceum* (Pallas et Pennant, 1784), серебряный карась, не отмечена сибирская щиповка *Cobitis melanoleuca* (Nichols, 1925). Таймень в реках Ямала и Гыдана редок, а сибирский хариус малочислен. В отличие от Гыдана, на Ямале отмечены такие представители равнинного бореального комплекса, как лещ, язь и золотой карась, заходящие

в реки Ямала из южной части Обской губы или живущие в озерах этих рек (золотой карась). Плотва в озерно-речной системе Гыданского п-ова встречается редко. Арктический голец и муксун на Ямале представлены полупроходной и туводной формами. На Гыданском п-ове голец живет только в озерах, а муксун заходит в реки из солоноватых вод и в озерах не известен.

В реках и озерах Таймыра в общей сложности обитает 43 вида и подвида рыб. Если полупроходную и озерные формы арктического гольца рассматривать в качестве одного полиморфного вида, как это делают некоторые авторы [Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1], то состав ихтиофауны Таймыра сократится до 38 видов и подвидов. Тем не менее, в водоемах этого полуострова отмечено обитание 11 видов рыб, отсутствующих на Гыданском п-ове, а именно: стерляди, ленка, тайменя, обыкновенного валька, серебряного карася, золотого карася, пескаря, язя, гольяна Чекановского, сибирской щиповки и каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dybowski, 1874). Эти рыбы входят в состав или предгорного фаунистического комплекса (ленок, таймень, валец), или равнинного бореального комплекса (все остальные, кроме широколобки, которая входит в состав байкальского автохтонного комплекса). Присутствие на Таймыре рыб первой группы связано с горным и полугорным характером большинства рек полуострова, второй группы — с их обитанием в более мощной по объему теплового стока озерно-речной системе Таймыра. В басс. оз. Таймыр, расположенного в более суровых климатических условиях на северо-востоке Таймыра, ихтиофауна представлена лишь 13 видами рыб, из которых к арктическому пресноводному комплексу относятся 10, и лишь один вид (речной гольян) — к бореальному равнинному.

2.5. Структура ихтиоценозов Обь-Тазовской устьевой области

В Обской и Тазовской губах обитает два представителя рыбообразных — японская (тихоокеанская) и сибирская миноги, и 35 видов пресноводных костных рыб (табл. приложения). В северной части Обской губы встречаются и типично морские рыбы, а именно: *Clupea pallasii suworowi*, *Mallotus villjusi*, *Dorejgadus saida*, *Eleginus navaga*, *Lumpenus fabricii*, *Lumpenus medius*, *Gimnelis viridis*, *Licodes esmarki*, *Licodes polaris*, *Zoarces viviparus*, *Ammodytes tobianus*, *Iseelus bicornis*, *Iselus spatula*, *Gimnacanthus tricuspis*, *Myoxocephalus scorpius*, *Trigloopsis quadricornis*, *Trigloopsis pingeli*, *Cottunculus sadko*, *Agonus cataphractus*, *Ulcina orlici*, *Eumicrotremus derjugini*, *Cyclopteroopsis jordani*, *Cyclopterus lumpus*, *Liparis liparis*, *Liparis coefoedi*, *Hippoglossoides platessoides limandoides*, *Liopsetta glacialis*, *Platichthys flessus septentrionalis*. Из них типично морские рыбы — сельдь, двурогий ицел, арктический шлемоносец, пинагор, обыкновенный липарис, камбалерш, полярная камбала, сайка и навага — в Обской губе малочисленны и ведут

преимущественно прибрежно-придонный образ жизни. Объектами промысла являются только сравнительно многочисленные сайда и навага. В районе смешения пресных и соленых вод встречается 14 видов, из которых преобладают представители пресноводных рыб, заходящие сюда на нагул и зимовку. Но лишь ряпушка и особенно омуль образуют в районе гидрофронта в отдельные сезоны года промысловые скопления. Типично солоноватоводным видом, совершающим протяженные миграции в соленых и пресных водах, является только омуль.

Состав ихтиофауны Обской и Тазовской губ в значительной мере сходен (табл. приложения). Особенно заметно такое сходство по составу сиговых, но омуль в Тазовской губе не обитает. Лещ в Тазовской губе встречается редко. Не отмечены в этой губе (включая притоки) щиповка и рогатка, которые, скорее всего, здесь есть. Морские рыбы в Тазовской губе отсутствуют.

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

По числу видов рыб в Обь-Тазовской устьевой области, как и в других крупных водоемах Субарктики Сибири, доминируют представители семейства сиговых (8 видов) и семейства карповых (9 видов-аборигенов и лещ). Остальные семейства представлены, как и в большинстве водоемов Сибири, сравнительно небольшим числом видов. По численности в пресных водах в Обской и Тазовской губах, включая их притоки, в целом доминируют сиговые.

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

Большинство видов рыб Обь-Тазовской области по образу жизни являются туводными, жизненный цикл которых проходит в условиях пресных вод. К полупроходным видам, зимующим в условиях незаморной солоноватоводной сре-

ды, а на нагул и нерест мигрирующим в реки, относятся прежде всего сиговые. Однако некоторые локальные популяции сиговых рыб, например из рек Пур и Таз, всю жизнь проводят в пресной воде и в солоноватые воды не выходят. Избегают соленых вод и такие виды, как осетр, стерлядь и азиатская корюшка. Причем для корюшки в других частях ареала эта особенность не характерна — только в бассейне Обской губы жизнь азиатской корюшки в значительной мере связана с пресными водами и в меньшей степени — со слабосолеными.

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

В притоках южной части Обской губы расположены места нереста и фитофильно-литофильных рыб — азиатской корюшки и ерша, которые практически не лимитированы нерестовым субстратом. Их нерест происходит как в самих губах, так и притоках. Корюшка, кроме того, нерестится и в северной части Тазовской губы в реках Адерпоюта, Антипоюта и Чугоряха. Нерестовая миграция этих видов начинается еще подо льдом в апреле-мае, когда сравнительно высокие концентрации их отмечаются у Нового Порты; во второй декаде июня корюшка и ерш уже регистрируются в дельте Оби и устьях нерестовых рек.

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

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

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

Характер распределения рыб в Тазовской губе имеет большое сходство с таковым в Обской губе, но имеются и особенности. Так, в северной части Тазовской губы нагуливается, кроме ряпушки и молоди сиговых, большое число половозрелых, но пропускающих нерест особей муксуна, нельмы и чира. Корюшка не заходит на нерест в реки средней и южной части Тазовской губы, а осетровые не мигрируют на нагул в дельты Пура и Таза. В целом, Тазовская губа в летний период представляет собой обширный нагульный водоем для большинства видов рыб, в том числе зимующих в Обской губе.

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

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

образом ледовитоморская рогатка, а в пелагиали — солоноватоводные веслоногие рачки зоопланктона, у которых в этот период отмечается массовое развитие.

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

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

Зимовальная миграция рыб в Обь-Тазовской устьевой области начинается с ледоставом, обычно в конце октября — начале ноября. Сигналом к началу миграции служит снижение растворенного в воде кислорода. К этому моменту основная масса скатывающихся после нереста сиговых рыб успевает достигнуть зоны эстуариев. Поскольку характер распространения заморных вод в губах различается, то сроки и направления перемещения рыб в них также отличаются. В Тазовской губе зимовальная миграция начинается раньше, чем в Обской, и происходит преимущественно вдоль восточного берега, в то время как в Обской губе — в основном вдоль западного берега. Наиболее массовый ход рыбы в Тазовской губе наблюдается при снижении растворенного кислорода менее 65 % от нормального насыщения.

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

Распределение в незаморной зоне Обской и Тазовской губах скоплений зимующих рыб неравномерное и определяется прежде всего степенью толерантности того или иного вида к солености воды (рис. 7). Из сиговых стара-

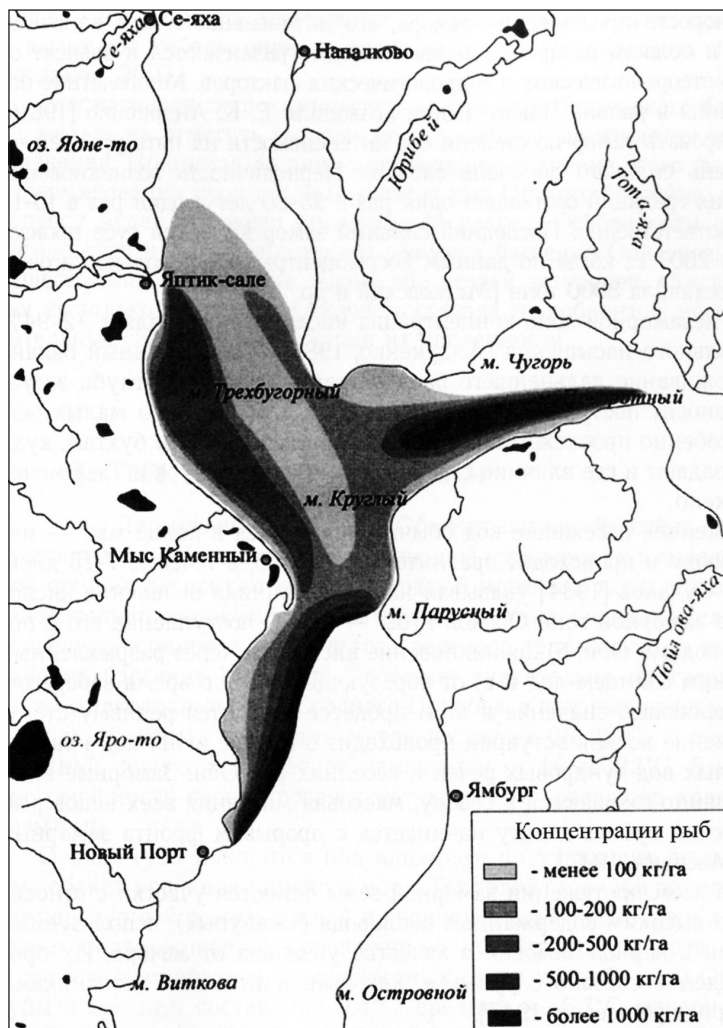


Рис. 7. Схема распределения зимующих рыб в Обской губе перед распадением льда [Матковский, Степанов, 2000]

ются избегать соленых вод чир, пелядь и сиг-пыжьян, численность которых в подледный период закономерно снижается от створа пос. Новый Порт — пос. Ямбург к створу мыс Каменный — мыс Трехбугорный. Зимовка этих рыб происходит в самых южных районах незаморной зоны. Муксун также предпочитает зимовать в пресной воде, но его численность к северу возрастает, достигая максимума к району Яптик-Сале. Еще более устойчивыми к солености из сиговых являются омуль, ряпушка и нельма. Для омуля обитание в солонатоводной среде типично, а присутствие здесь ряпушки и нельмы носит временный характер, связанный прежде всего с более благоприятными усло-

виям их нагула. Большую часть зимы ряпушка и нельма проводят в пресной зоне средней части Обской губы. Корюшка и ерш не заходят в массу далеко на север и в основном зимуют в районе мыса Каменного и мыса Трехбугорного, т. е. нагульные и зимовальные площади этих видов в значительной мере перекрываются. На участке от мыса Каменного до пос. Яптик-Сале в зимних уловах часто присутствует минога.

В течение всего подледного периода сиговые постоянно перемещаются в пределах незаморной зоны в поисках пищи. Эвригалинные виды в это время находятся в более выгодном положении, имея обширный нагульный ареал.

Заморные явления играют важнейшую роль в распределении рыб в Обской губе в зимний период. Как было отмечено в разд. 1.2.2, в связи с разными скоростями течений дефицит кислорода в воде раньше проявляется у восточного побережья губы и только примерно через месяц — у западного берега. В северном направлении заморные воды проникают до мыса Парусного по восточному берегу и обычно не далее мыса Сетного — по западному. На границе южной и средней частей губы по западному побережью влияние замора проявляется крайне редко. В районе мыса Каменного весной 1978 и 1979 гг. содержание кислорода в воде составило 72–86 % насыщения. В пределы средней части губы заморные воды не проникают. В районе пос. Яптик-Сале — основном месте зимовки ряпушки и муксуна — содержание растворенного в воде кислорода в указанный период находилось в пределах 80–94 % насыщения.

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

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

Ход событий во время лова рыб, поднимающихся в период замора с юга на север вдоль западного берега Обской губы, таков. При постепенном снижении содержания кислорода в воде от 50 до 15 % насыщения наблюдалось увеличение уловов, основу которых составляли взрослые особи сиговых, а также налим и ерш. Прилов молоди сиговых был небольшим, рыба в ловушках подвижная, без внешних признаков угнетения от дефицита кислорода. При снижении кислорода до 10 % насыщения в уловах увеличилась доля молоди сиговых, пой-

манная рыба малоподвижная, ее кожные покровы имеют более светлую окраску, чем обычно. Выпущенные обратно в воду особи длительное время плавают вблизи поверхности, значительная часть их погибает. При дальнейшем снижении концентрации кислорода в воде основу уловов составляла молодь сиговых, при этом рыба в ловушках была мертвой, побелевшей, с раскрытым ртом и жабрами, что свидетельствовало о гибели ее от асфиксии.

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

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

Значительно более плотно были населены рыбами в этот период прибрежные мелководные участки губы близ устьев впадающих в нее многочисленных рек с небольшим объемом стока в период летне-осенней межени. На таких участках уловы ряпушки достигали 600 экз. на рыболовное усилие, уловы корюшки — 384 экз. Сиг-пыжьян и чир были весьма многочисленны не только на предустьевых участках, но и на нижних отрезках притоков. Здесь в мелкоячейные сети (22–32 мм) уловы сига-пыжьяна на усилие достигали 528 экз., чира — 799 экз., в более крупноячейные сети (36–65 мм) — 503 и 885 экз. соответственно. В устьях впадающих в губу притоков была многочисленна щука. Максимальные уловы ерша отмечены в пелагиали губы.

На устьевом участке р. Чугорьяха ежегодно наблюдается многовозрастное скопление неполовозрелого омуля. Очень плотные скопления крупного муксуна и неполовозрелого омуля отмечены в начале сентября на нижнем участке р. Тадебейха. Рыбы в этих скоплениях практически не питались. Заходы муксуна, нельмы и других рыб из губы наблюдались и в другие притоки. Перемещения крупных особей муксуна отмечены на мелководье вдоль восточного берега губы южнее мыса Круглого. На глубоководных прибрежных участках местами встречался крупный осетр. В частности, такой участок обнаружен в устьевом створе Тазовской губы. В пресноводной части Обской губы в августе-сентябре была широко распространена минога, как на мелководьях, так и больших глубинах.

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

Таким образом, в период открытой воды значительные скопления рыб формируются в основном в низовьях р. Обь. В северной осолоненной зоне Обской губы происходит нагул солоноватоводных рыб. Распространенное представление о массовом нагуле сиговых рыб в южном и среднем районах губы в летний период не соответствует действительности. Малая численность рыб на большей части пелагиали Обской губы в летний период свидетельствует о том, что рыбопродуктивность данного района в этот период года не может быть высокой. Ресурсы зоопланктона используются летом слабо ввиду малочисленности рыб-планктофагов (но и они питаются в значительной степени зообентосом), а из рыб-бентофагов открытые воды губы в летний период населяет в основном ерш, плотность популяций которого здесь также невелика. Ресурсы зообентоса в значительном масштабе не может использовать и малочисленный здесь в этот период осетр.

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

В весенний период, по мере поступления в Обскую губу заморных вод из р. Обь, многие рыбы концентрируются на наиболее благоприятных для их выживания участках губы, образуя плотные скопления. В основном это касается муксуна, корюшки и ряпушки, но встречаются скопления и других рыб: нельмы, сига-пыжьяна, чира, налима, молоди осетра. Обычно в этот заморный период рыбы спасаются в многочисленных малых притоках губы, содержание растворенного кислорода в которых выше критического. При этом в реки заходят как типично речные виды рыб — сиг-пыжьян и чир, так и омуль, муксун, корюшка, которые в реках образуют плотные скопления и почти не питают-

ся. Весной 2007 г. в Обской губе наблюдалась высокая смертность рыб в связи с тем, что температура воздуха в мае в районе губы была исключительно низкой, а сток из малых притоков отсутствовал или был незначителен. При этом сток заморных вод из Оби резко возрос.

2.6. Ихтиоценозы реки Надым

В бассейне р. Надым обитают сибирская минога и 18 видов рыб (табл. приложения). Минога встречается в небольшом числе в низовьях реки. Осетр изредка вылавливается также в нижнем течении Надыма. Молодь (0+–5+) нельмы заходит в небольшом числе на нагул в низовья Надыма из Обской губы. Ряпушка в этой реке встречается в уловах редко и единичными особями.

Пелядь представлена в водоемах Надыма полупроходной, озерно-речной и озерной формами, которые отличаются друг от друга по морфологии и некоторым чертам экологии. Полупроходная пелядь заходит в Надым из Обской губы в сравнительно большом числе, но только на нагул; ее нерест в Надыме не отмечен. У полупроходной пеляди в составе пищи преобладают кладоцеры, копеподы и личинки хирономид. В питании озерно-речной пеляди доминируют рачки зоопланктона, а организмы зообентоса встречаются реже, чем у полупроходной.

Чир в речных водах Надыма малочислен, но в материковых озерах является одним из наиболее многочисленных видов рыб из семейства сиговых. Муксун заходит в малом числе в устьевую зону Надыма только на нагул. Азиатская корюшка поднимается из Обской губы в Надым в небольшом числе на нерест, после чего скатывается в Обскую губу.

Щука в басс. р. Надым встречается повсеместно. Плотва обитает на всем протяжении Надыма и в озерах бассейна. В уловах встречаются особи плотвы от 1+ до 11+, длиной от 10 до 310 мм и массой от 10 до 711 г. Половозрелой плотва становится в 4+–5+ лет. ИАП (индивидуальная абсолютная плодовитость) колеблется у нее от 18 000 до 44 000 икринок. Пищевой спектр состоит из 11 компонентов, из которых по частоте встречаемости преобладают гидрофиты (53%), моллюски (43%) и водоросли (33%). Наибольшая активность питания плотвы отмечена в июле-сентябре.

Сибирский елец обитает в нижнем и среднем течении Надыма и отсутствует в верховьях реки. Особи в 1+–10+ имеют длину от 98 до 245 мм и массу от 10 до 270 г. Половая зрелость наступает в 3+–4+, ИАП колеблется в пределах от 2173 до 9450 икринок, увеличиваясь по мере роста массы тела рыб. Спектр питания состоит из гидрофитов и беспозвоночных планктона и бентоса.

Язь в уловах из Надыма представлен особями в 1+–13+, длиной 52–470 мм и массой 15–2300 г. Половозрелым становится в 6+–7+. ИАП составляет 69 622–170 750 икринок. В пище преобладают гидрофиты (до 80 % по частоте встречаемости), моллюски (38 %), личинки хирономид (33 %) и водоросли (33 %). Отмечены случаи хищничества язя.

Сибирский пескарь в бассейне Надыма редок. В уловах встречаются особи в 3+–4+, длиной 88–147 мм и массой 15–62 г. Золотой карась обитает в пойменных озерах низовьев Надыма, реже встречается в материковых озерах. Везде малочислен. В уловах представлен особями в 4+–10+, длиной 200–350 мм и массой 270–1200 г. ИАП колеблется от 18 313 до 245 507 икринок. Характер питания не изучен. Серебряный карась встречается обычно вместе с золотым. В уловах преобладают самки (94–96 %), что свидетельствует о благоприятных условиях обитания этой рыбы. Возрастной ряд состоит из особей в 4+–12+, длиной 160–375 мм и массой 140–1650 г. ИАП равняется 39 480–201 830 икринок. В пище обнаружено 10 компонентов, из которых наибольшее значение (судя по частоте встречаемости) в питании этого карася играют кладоцеры (61 %) и гидрофиты (29 %).

Налим поднимается в небольшом числе весной из Обской губы в Надым, где в течение всего периода открытой воды нагуливается на наиболее глубоких участках русла и лишь изредка заходит в мелководные водоемы. Питается сиговыми, корюшкой, ершом, реже другими видами рыб.

Окунь обитает на всем протяжении Надыма и во многих проточных озерах бассейна. В уловах представлен особями в 0+–12+, длиной 65–360 мм и массой 5–760 г.

Ерш является самым многочисленным и основным промысловым видом Надыма. В конце XX в. его уловы в реке составляли 1,5–2,5 тыс. ц в год. В период открытой воды ерш распространен от оз. Нумто до устья реки, встречается в большинстве притоков и пойменных водоемах бассейна, но в материковых слабопроточных озерах, как правило, отсутствует. Наибольшей численности достигает в проточных соровых озерах низовьев реки.

2.7. Ихтиоценозы реки Таз

В бассейне Тазовской губы обитают два вида миног и 32 вида рыб, включая двух, пока еще малочисленных здесь видов-вселенцев — леща и судака. В басс. р. Таз известна сибирская минога и 26 видов костных рыб (табл. приложения), в том числе названные выше вселенцы. Из рыб, указанных для Тазовской губы, в речных и озерных водах р. Таз не отмечены стерлядь, арктический голец, сибирский хариус, зубатая корюшка, обыкновенный карась, сибирская щиповка и ледовитоморская рогатка.

Большинство видов рыб в р. Таз являются туводными, образуют речные, озерные и озерно-речные формы. Ранее считалось, что сиговые рыбы представлены в бассейне реки только полупроходной формой. Однако по мере изучения экологии рыб этого района стало ясно, что, как и в бассейнах большинства других рек Субарктики Сибири, некоторые из сиговых образуют в р. Таз озерную (пелядь) и озерно-речную (сиг, чир) формы. По ряду черт экологии в басс. р. Таз выделяют три экологические группировки сигов. Первую составляют молодь и пропускающие нерест особи, зимующие в Тазовской губе, вторую — половозрелые сиги, имеющие ранний нерест и скатывающиеся после него в Тазовскую губу, третью — особи, остающиеся после нереста зимовать в среднем и верхнем участках реки. Подобная экологическая дифференция не случайна — она позволяет виду достигать максимально возможной в данных условиях численности популяции.

Промысловое значение в басс. р. Таз имеют нельма, муксун, чир, сиг-пыжьян, пелядь, тугун, щука, плотва, елец, язь, золотой и серебряный карась, окунь, ерш и налим. Малочисленными видами являются нельма, муксун, таймень, ряпушка. Крайне редко встречаются осетр и минога. Отсутствуют достоверные сведения об обитании в р. Таз или ее притоках сибирского хариуса. В притоках и олиготрофных озерах в басс. р. Турухан — левого притока Нижнего Енисея, с которым басс. р. Таз граничит на востоке, хариус, хотя и малочислен, но повсеместен. Из непромысловых рыб в р. Таз и ее притоках многочислен сибирский пескарь. Из случайных видов в р. Таз изредка регистрируется горбуша. Судак в басс. р. Таз впервые встретился в уловах в единственном экземпляре (длиной 23 см) в 1978 г. В 1982–1983 гг. единичные особи судака регулярно отмечались в контрольных уловах в среднем течении реки. По всей видимости, низкие температуры воды и заморные явления — основные причины отсутствия судака не только в р. Таз, но и во многих других водоемах Обь-Тазовской устьевой области.

Распределение рыб в р. Таз соответствует их экологии и условиям обитания. Так, осетр, ряпушка и основная часть популяции нельмы встречаются в нижнем течении реки, а таймень и тугун — в ее верховьях. Протяженные миграции в реке свойственны только сиговым рыбам. Для сига, пеляди и чира р. Таз является основным нерестовым притоком в бассейне Тазовской губы.

Видовой состав ихтиоценоза и удельный вес рыб по их численности в р. Таз заметно отличаются от таковых в р. Пур, несмотря на их географическое соседство. Из лососевых в верховьях р. Таз обитает, хотя и в небольшом числе, таймень, из окуневых в этой реке значительно меньше ерша, из карповых доминирует язь, из сиговых обычен тугун, но малочисленна ряпушка. Присутствие в р. Таз тайменя и тугуна объясняется наличием здесь благоприятных условий для их нереста и зимовки, малочисленность ряпушки — заморными явлениями в нижнем течении реки и ее притоков.

Из многочисленных озер, расположенных в басс. р. Таз, рыбами используются только те, в которых они находят благоприятный гидрологический и гидрохимический режим. Все озера в басс. рек Таз и Пур подразделяются на три группы: 1) безрыбные, 2) временно используемые рыбами, 3) постоянно используемые рыбами. Озера первой группы, как правило, бессточные, мелководные, с высокой гумификацией, малокормные, в зимнее время заморные и промерзающие до дна. Озера второй группы имеют постоянную связь с речной системой, но заморны, рыбы заходят в них только для нереста и нагула. Рыбопродуктивность озер второй группы составляет 20–25 кг/га. Озера третьей группы могут быть как сточными, так и бессточными, глубокими (до 25 м) и мелководными (до 2,5 м), но для всех них характерно отсутствие зимних заморов. Глубоководные озера этой группы по составу доминирующих видов рыб подразделяются на пеляжки, окунево-сиговые и плотвично-окуневые. Рыбопродуктивность озер третьей группы варьирует от 25 кг/га (плотвично-окуневые) до 75 кг/га (пеляжки). Рыбопродуктивность мелководных озер составляет 5–7 кг/га. Наибольшее видовое разнообразие и рыбопродуктивность характерны для тех озер, которые имеют постоянную связь с речной системой.

Из абиотических факторов наибольшее влияние на сезонное распределение рыб в р. Таз, как и в Обской и Тазовской губах, оказывает уровень содержания в воде кислорода в период ледового режима, т. е. заморные явления. С конца декабря по апрель включительно нижний и средний участки р. Таз остаются безрыбными. Прорыв заморного фронта и начало весенней миграции рыб в реку из губы приурочено к началу ледохода, но, в отличие от Оби, происходит на 10–14 дней позднее. Лишь в редкие годы подъем рыб в р. Таз начинается подо льдом. Наиболее ранние сроки захода рыбы из Тазовской губы отмечены в первой декаде июня, наиболее поздние — в начале июля. Первыми в р. Таз заходят чир и пелядь, несколько позднее — сиг-пыжьян, муксун, нельма и налим. В общей сложности продолжительность весеннего подъема рыб в реку составляет от 15 до 25 дней. Сиговые рыбы распределяются на нагул преимущественно по главному руслу реки, но также заходят в устьевые участки притоков, в протоки, курьи, пойменные озера. Слабо развитая дельта и, напротив, хорошо развитая система пойменных водоемов позволяют рыбам активно нагуливаться не только в пределах нижнего, но и среднего течения р. Таз. На эти же участки реки спускаются весной на нагул и те сиви, которые зимовали в ее верховьях.

Распределение рыб в р. Таз в летнее время неравномерное. Чир, пелядь, щука, язь, плотва и елец заходят на нагул преимущественно в соры. Муксун, сиг-пыжьян, нельма, окунь и ерш предпочитают нагуливаться в протоках, курьях, устьевых участках рек. В проточных и сточных озерах в это время года можно встретить фактически всех сивов. Нагул рыб в пойменной системе про-

должается, в зависимости от водности года, от 30 до 65, в среднем — 46 дней. С наступлением летней межени рыбы покидают соры и выходят в русла рек и глубоких проток. В начале снижения уровня воды соры начинают покидать наиболее крупные особи язя, чира и щуки. Затем, по мере спада воды, мигрируют в протоки пелядь, мелкий язь, елец, плотва. Последними из соров уходят молодь карповых рыб и щука.

Основной причиной выхода рыб из соров является ухудшение в них газового режима. Происходит это в связи с относительно высоким прогревом мелководных соров, активизацией развития в них растительности и деструкции органики и, как следствие этих процессов, снижением в воде концентрации кислорода.

Вышедшие из соров рыбы продолжают активно питаться в протоках и устьевых участках рек. Начало осенней миграции рыб определяется гидрологическими условиями года. Большинство сиговых рыб направляются к местам нереста, а окунь, елец, плотва постепенно перемещаются в район своей будущей зимовки. Зимовальная миграция в конце лета для большинства видов рыб не имеет ярко выраженного характера и часто растянута во времени вплоть до ледостава.

Большая часть рек, пригодных для нереста сиговых, расположена в верхнем течении р. Таз на расстоянии более 800 км от устья. Однако наиболее важную роль в воспроизводстве сиговых играет р. Худосей, которая впадает в р. Таз на 412 км от устья — в два раза ближе, чем остальные верхние притоки. Река Худосей является самой крупной нерестовой рекой в басс. Таза. Особое значение этот водоток имеет для воспроизводства пеляди. Кроме пеляди, в массу сюда заходят на нерест и сиг-пыжьян, в гораздо меньших количествах — чир и муксун. Нерестилища пеляди в этой реке находятся на расстоянии 200–300 км от устья.

Другими нерестовыми притоками верхнего течения р. Таз, особенно для чира, сига-пыжьяна и тугуна, служат реки Ратта, Каралька, Печалька, Покулька; меньшее значение имеют реки Бол. Ширта, Толька и Ватылька. В первых четырех нерестятся фактически все виды сиговых. Места нереста малочисленной нельмы обнаружены лишь в р. Ратта.

В 2001 г. в р. Ратта изучался нерест чира, пеляди, муксуна, сига-пыжьяна и тугуна. По численности среди нерестовых стад преобладал чир (60%). На долю пеляди, сига и муксуна приходилось 32,5 и 3% соответственно. Первыми в течение первой половины сентября на нерест в реку заходили пелядь и муксун. Ход чира завершился уже подо льдом. Начало нереста у пеляди отмечено второго, у чира — шестого октября. В нерестовых группах чира отмечено 8 возрастных групп (5+–12+), у пеляди — 7 (5+–11+), у сига — 7 (6+–12+), у муксуна — 6 (10+–15+). Во всех группах преобладали рыбы старших возрастов, что имело важное значение для воспроизводства сиговых в бассейне Тазовской губы.

По окончании нереста значительная часть производителей успевает скатиться из притоков р. Таз в Тазовскую губу, другая часть, отрезанная замором, остается зимовать в нерестовых реках. Вместе с рыбами, принимающими участие в нересте, остаются на зимовку и те особи, которые в данном году в размножении не участвовали, но на нерестилища пришли вместе с первыми. Явление это характерно для сиговых рыб, обитающих не только в р. Таз, но и для всего обского бассейна, да и рек Сибири в целом, и носит адаптивный характер — весной и отнерестившимся и пропустившим нерест рыбам проще спуститься к местам нагула в среднее и нижнее течения Таза, чем подниматься из Тазовской губы. Таким образом, не только замор является причиной зимовки сиговых в нерестовых реках, но и необходимость более эффективного использования последующего весенне-летнего нагула, тем более что сиговые рыбы активно питаются в районе размножения и после нереста.

Скат сиговых с мест зимовки происходит с началом весеннего освежения воды. Основная масса рыб спускается в низовья р. Таз. В среднем и верхнем ее течениях численность сиговых весной невелика и по результатам контрольных ловов не превышает 8 % от общего числа пойманных промысловых рыб. В это время здесь по численности доминируют плотва, елец, щука и язь, которые после непродолжительного, но активного питания приступают к размножению в устьевых участках рек и пойменных водоемах. Сроки их нереста определяются, как правило, температурой воды и в теплые весны максимально сжаты. Первыми приступают к вымету половых продуктов щука и язь, затем окунь, плотва, елец. Отнерестившиеся рыбы начинают вновь активно питаться, распродотачиваясь по быстро затопляемой паводковыми водами пойме.

Условия размножения сиговых рыб и налима в реках Ратта и Худосей, а также притоке Худосея — р. Покалькы изучались в 2000–2003 гг. Было установлено, что последние этапы инкубации икры сиговых приурочены к поступлению свежих весенних вод, богатых кислородом. Скат личинок с нерестилищ начинается с подъемом уровня воды и заканчивается спустя несколько дней после ледохода. Большая часть личинок скатывается в течение 3–5 суток, но общая продолжительность этого процесса может достигать 30 суток. Весной 2001 г. покатная миграция ранней молоди в р. Ратта отмечена с 19 по 21 мая. В ловушках присутствовали личинки и икра муксуна, чира, пеляди, тугуна, нельмы и налима. Численность покатной молоди была крайне мала. Количество скатившихся личинок и погибших икринок было примерно равным, что свидетельствовало о неблагоприятных условиях размножения указанных рыб в этом году. Такие условия могли сложиться в случае промерзания участков реки на перекатах и возникновения заморных явлений на нерестилищах. По мнению исследователей, высокий отход икры и молоди в 2001 г. для р. Ратта — явление редкое. Имеено этот приток р. Таз наиболее значим для воспроизводства сиговых, особенно для чира и муксуна.

Скат личинок сиговых рыб в р. Худосей в 2003 г. продолжался с 13 по 29 мая. В ловушках были отмечены личинки пеляди, сига-пыжьяна, чира и налима. Одновременно в больших количествах отмечались погибшие и живые икринки, а также их оболочки. По численности среди личинок преобладала пелядь. Скат ранней молоди чира, сига-пыжьяна и налима был кратковременным. Общая численность покатной молоди сиговых рыб составила 1033 млн экз. Абсолютная численность личинок налима, присутствовавшего в ловушках в 2002 г. единичными экземплярами, в 2003 г. резко возросла. При этом численность производителей налима, пришедших в район нереста осенью 2001 и 2002 гг., была сходной.

Проведенные исследования позволили сделать вывод — в р. Ратта расположены места размножения преимущественно муксуна, чира и нельмы, в меньшей степени — пеляди, сига-пыжьян и тугуна. Остальные притоки верхнего течения р. Таз в рассматриваемом плане изучены плохо. По совокупности абиотических характеристик они менее пригодны для размножения сиговых рыб. В р. Худосей расположены основные в басс. р. Таз нерестилища пеляди и налима.

Таким образом, на примере сиговых очевидно, что распределение рыб в басс. р. Таз в течение года крайне неравномерное и носит ярко выраженный сезонный характер, сформировавшийся за многие годы в результате адаптации рыб к сложным условиям существования. Расхождение основных мест нагула, нереста и зимовки обеспечивает рыбам успешное воспроизводство и поддержание численности в соответствии с кормовыми ресурсами реки. В целом, р. Таз играет исключительно важную роль в жизни сиговых, поскольку здесь располагаются основные места нереста всех сигов бассейна Тазовской губы. В связи с этим большое внимание должно уделяться изучению и рациональному использованию рыб р. Таз.

Сложный характер распределения чира и пеляди в июле-августе 2004 г. выявлен в устьевой зоне другой реки бассейна Тазовской губы — р. Мессояха, расположенной севернее р. Таз. Оказалось, что: 1) в пойменных озерах дельты Мессояхи нагуливаются отнерестившиеся прошедшей осенью особи чира и пеляди, 2) в устье реки заходят летом на нагул идущие осенью вверх по реке на нерест производители, 3) в губе остаются на нагул неполовозрелые и часть пропускающих нерест особей обоих видов рыб.

2.8. Ихтиоценозы реки Пур

Основу ихтиофауны водоемов басс. р. Пур составляют представители двух фаунистических комплексов — арктического пресноводного и бореаль-

ного равнинного. В нижнем течении р. Пур, на участке от Тазовской губы до пос. Самбург, ихтиофауна на 90 % состоит из видов рыб семейства сиговых. В среднем и верхнем течениях реки эти виды редки, и их доля в ихтиоценозе не превышает 15 % от общего числа видов. Основу ихтиофауны на этих участках р. Пур составляют щука, плотва, окунь и ерш. Из сиговых рыб в верхнем течении встречаются преимущественно пелядь и сиг-пыжьян.

Места нереста и нагула сиговых рыб в басс. р. Пур расположены близко друг к другу, в связи с чем длительных миграций они в течение года не совершают. Нерестовыми являются реки нижнего течения — Хадуттэ, Табеяха, в меньшей степени — Еваяха, из которых сиговые скатываются после нереста в Тазовскую губу до начала замора. Нерестовые стада представлены в основном сигом и пелядью. При этом сиг доминирует в р. Табеяха, а пелядь — в других указанных реках. Чир заходит на нерест в р. Хадуттэ, но его численность здесь крайне низка. Как уже было сказано, основные нерестилища чира в бассейне Тазовской губы расположены в верховьях р. Таз. В нижнем течении рек Хадуттэ и Табеяха, на участке протяженностью 30–40 км от устья, нерестится ряпушка. Нерест у сигов в р. Пур происходит в октябре-ноябре. Икра выметывается на песчано-галечниковый субстрат.

Зимовальная миграция у разных видов рыб р. Пур происходит в различные сроки, но в основном приурочена к завершению периода нагула в пойменных водоемах. С падением уровня воды и обсыханием основных мест нагула рыбы перемещаются в более глубокие протоки и русла рек. Зимовальная миграция имеет растянутый характер и по времени совпадает с миграцией сиговых на нерестилища. Поскольку замор в басс. р. Пур носит тотальный характер, а места зимовки крайне ограничены, то основная масса рыб нижнего и отчасти среднего течений реки скатывается в Тазовскую губу. Рыбы, не успевшие скатиться в Тазовскую губу, концентрируются на ограниченных участках притоков верхнего течения Пура, где освежение воды кислородом происходит за счет впадения ручьев и выхода грунтовых вод. Часть рыб заходит из этих притоков в немногочисленные проточные и незаморные озера. В зимний период, с декабря до весеннего (в мае) освежения вод, основное русло р. Пур является фактически безрыбным.

Размножение весеннерестящихся рыб происходит после очищения водоемов р. Пур ото льда и залития водой нерестового субстрата. Перед нерестом рыбы активно питаются. Сам нерест наблюдается обычно в июне, но щука нерестится в мае, сразу с появлением заборов.

Прорыв заморного фронта в Тазовской губе и анадромная миграция рыб в р. Пур обычно происходят во второй половине июня, на 10–14 дней позднее, чем из Обской губы в ее притоки. Период массового захода рыб в дельты рек Обь-Тазовского бассейна называется «вонзем» и переводится как «богатое для рыбного промысла время».

Нагуливаются рыбы в р. Пур преимущественно в пойменных водоемах. При этом основная часть стад сиговых рыб распределяется по высокопродуктивным водоемам дельты и нижнего течения реки. Наиболее интенсивный период питания рыб — июль-август, с максимумом этого процесса в августе. Концентрируются сиговые на нагул и на устьевых участках крупных притоков среднего течения Пура.

Таким образом, в басс. р. Пур, как и в басс. р. Таз, распределение рыб носит отчетливо выраженный сезонный характер, обусловленный соответствующей динамикой условий среды их обитания. Основная масса сиговых рыб нагуливается и нерестится в нижнем течении Пура, а их нерестовые стада немногочисленны в связи с ограниченностью мест воспроизводства. В верхнем и среднем течениях реки на протяжении всего года преобладают карповые и окуневые рыбы. Исключение составляют лишь отдельные крупные материковые озера, которые не подвержены заморным явлениям и в которых в состав ихтиофауны входят рыбы из разных семейств, включая сиговых.

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ ВОДОЕМОВ СУБАРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В настоящей главе приведены сведения по основным чертам экологии промысловых видов рыб субарктической зоны Западной Сибири. С целью сравнительной оценки тех или иных характеристик использовалась аналогичная информация по рыбам из водоемов Субарктики Сибири в целом.

Сибирский осетр имеет удлинённую, веретеновидную форму тела (рис. 8). Окраска спины и боков тела у этой рыбы от светло-серой до темно-коричневой, брюхо серовато-белое, спинных жучек 10–20, боковых — 32–62, брюшных — 7–16. Между рядами жучек расположены мелкие костные пластинки. У молодых особей жучки очень острые. Жаберные тычинки веерообразные, в количестве 20–49. Длина рыла — 37 % от длины головы. Кариотип: $2n = 240$.



Рис. 8. Сибирский осетр

В первой половине XIX в. сибирского осетра относили к атлантическому осетру (*A. sturio* Linnaeus, 1758). В качестве самостоятельного вида сибирский осетр из рек Обь и Лена был описан Дж. Брандтом в 1869 г. Во второй половине XIX — первой половине XX в. было выделено 4 подвида: в Иртыше и Оби — западносибирский осетр (*A. baerii baerii* Brandt, 1869), в Енисее и Хатанге — восточносибирский, или длиннорылый, осетр (*A. baerii stenorrhynchus* A. Nikolsky, 1896), в реках Якутии — якутский, или стерлядевидный, осетр (*A. baerii chatys* Drjagin, 1948), в Байкале — байкальский осетр (*A. baerii baicalensis* A. Nikolsky, 1896). К концу XX в. было выявлено, что морфологические различия между популяциями осетра из бассейна Енисея и Лены не достигают подвидового

уровня по критерию Э. Майра (1971), поэтому якутский осетр должен быть включен в подвид *A. baerii stenorrhynchus*. Также была установлена высокая степень изменчивости ряда важных в таксономическом отношении морфологических признаков сибирского осетра в пределах его ареала. Полученные Г. И. Рубан (1999) результаты анализа фенетического разнообразия популяций сибирского осетра по пластическим и меристическим признакам позволили сделать вывод о том, что сибирский осетр является монотипическим видом, представленным популяциями, населяющими речные системы Оби, Енисея и далее на восток до Колымы включительно. В Енисее встречаются гибриды осетра и стерляди; в низовьях реки среди молоди осетра на долю гибридов приходится, по данным разных авторов, от 1,4 до 10 %.

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

В Обском бассейне осетр распространен от истоков Оби до Обской губы включительно. В Обской губе основные его скопления находятся в южной, опресненной, части и реке в средней — до мыса Каменный. В Тазовскую губу и впадающие в нее реки осетр заходит из Обской губы в небольшом количестве. В низовья рек восточного побережья Ямала осетр поднимается в небольшом числе на нагул, изредка вылавливается в Надыме. В реках Пур и Таз осетр некогда был многочисленным видом рыб, о чем свидетельствуют находки костных частей его скелета при раскопках существовавшего в средние века в среднем течении р. Таз г. Мангазея. В настоящее время осетр обитает в небольшом числе в верхних участках этих рек. В ноябре 1969 г. в низовьях р. Пур выловлен гибрид осетра и стерляди — самка в возрасте 5 лет длиной 37 см и массой 140 г, с гонадами во второй стадии зрелости. В первой половине XX в. осетр встречался в реках Гыданского залива, из которых в конце столетия отмечался в р. Юрибей. В реках восточной части Гыданского п-ова, в том числе в р. Танама, в уловах встречаются неполовозрелые особи осетра, которые заходят сюда в небольшом числе на нагул из Енисейского залива.

До половозрелого состояния осетр нагуливается в южной и средней частях Обской губы. В небольшом количестве молодь осетра заходит на нагул в притоки губы и в связанные с ними озера. В зимнее время рыбы скапливаются в средней части Обской губы и частично на незаморных участках Тазовской губы.

Миграцию с мест зимовки из Обской губы в дельту и далее в Обь осетр начинает в начале июня, после вскрытия ледового покрова и насыщения воды кислородом. При этом в реку, наряду с половозрелыми, поднимаются и неполовозрелые, а также взрослые, но пропускающие в данном году нерест особи

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

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

Добыча осетра в бассейне Оби велась преимущественно в пределах Томской и Тюменской областей, в 1927–1928 г. вылов осетра составлял около 3 тыс. ц ежегодно. В Верхней Оби в эти годы вылавливалось 200–500 ц осетра в год. Максимальные суммарные уловы осетра в целом по бассейну до 1930 г. не превышали 6,5–7,0 тыс. ц. Начиная с 1931 г. район промысла существенно расширился, вплоть до южной части Обской губы, и уловы осетра быстро увеличились: в 1935 г. вылов его по бассейну достиг 14 тыс. ц, из них в Обской губе в этот год было поймано свыше 11 тыс. ц. Массовый вылов молоди и неполовозрелых рыб привел к резкому сокращению воспроизводительных возможностей стада, и уже в 1941 г. вылов осетра в целом по бассейну составил 1,6 тыс. ц. Запрет его добычи в 1938 г. на зимовальных ямах и ограничение лова с 1940 г. в Обской губе несколько восстановили численность стада. Однако интенсивный вылов осетра в военные годы (в 1942–1945 г. вылавливалось 3,5–4,4 тыс. ц ежегодно) вновь привел к снижению вылова рыбы по бассейну — до 1,3 тыс. ц в 1949 г. С 1947 г. был введен запрет лова осетра в Обской губе и на

зимовальных ямах. Благодаря этим и другим мерам численность осетра начала постепенно увеличиваться. В 1951 г. было выловлено 2,5 тыс. ц, в 1956 г. — 6,3, в 1964 г. — 7,5, в 1967 г. — 5,1 тыс. ц. В 1968–1971 гг. уловы резко упали — до 2,2–3,3 тыс. ц в год — из-за чрезмерного вылова осетра в дельте Оби. Массовый вылов молоди осетра стрежевыми неводами практиковался с 1941 по 1969 г. в Средней Оби. Только в 1957 г. в Томской области в течение 100 суток промысла было выловлено 100–120 тыс. экз. осетра размером от 18 до 25 см, что составляло 90 % от общего числа добытых здесь особей. В 1975 г. в бассейне Оби промысловым ловом было добыто 3,0 тыс. ц, в 1978 г. — 2,7, с 1988 по 1992 г. — в среднем ежегодно около 400, в 1997 г. — 110 ц осетра.

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

Стерлядь отличается от других видов рода *Acipenser* большим числом (от 56 до 71) боковых жучек. Спинных жучек — 13–16, брюшных — 10–20. Жаберных тычинок — 18–31. Нижняя губа посередине прервана. Усики, как правило, бахромчатые. В отличие от осетра, у стерляди морда острорылая и иногда немного загнута вверх (рис. 9). Однако, наряду с острорылой, встречаются особи стерляди и с тупым рылом. Окраска спины у стерляди от темно-серой до серовато-коричневой, брюхо белое.



Рис. 9. Стерлядь

Для стерляди в пределах Обского и Енисейского бассейнов выявлена высокая степень изменчивости пластических и меристических признаков, однако выделение подвидов стерляди на основании различий только морфологических признаков, по современным воззрениям в таксономии рыб, не представляется правомерным.

Стерлядь населяет реки бассейнов Черного, Каспийского и Балтийского морей. Есть в басс. р. Северная Двина. В Сибири обитает в бассейнах Оби и Ени-

сея. В Байкале и его притоках, кроме Ангары, а также в реках Восточной Сибири отсутствует.

В Оби выделяют несколько более или менее обособленных стад стерляди: 1) верхнеобское — от нижних участков Бии и Катуня до устья Томи; 2) среднеобское — от устья Томи до устья Иртыша; 3) иртышское — от устья этой реки до плотины Шульбинской ГЭС; 4) верхнеиртышское — от Бухтарминского водохранилища до верховий Черного Иртыша включительно. Кроме основного русла, стерлядь обитает во многих притоках Оби — Чулыме, Кети, Васюгане, Парабеле, Тyme, Вахе и др., и Иртыша — Ишиме, Тоболе, Таре, Тавде, Демьянке. В низовьях Оби и южной части Обской губы стерлядь малочисленна, а в северной части губы — редко встречающийся вид. В реках Ямала стерлядь практически отсутствует. Известны случаи поимки молоди этого вида рыб в устье р. Тамбей. Не отмечена стерлядь в реках Гыданского п-ова и реках, впадающих в Тазовскую губу.

Арктический голец, как и другие виды рода *Salvelinus*, характеризуется очень мелкой чешуей, наличием зубов на небных костях и сошнике. Верхняя челюсть прямая, широкая, немного заходит за задний край глаза. Спинной и анальный плавники расположены ближе к хвосту, чем к голове. Тело прогонистое, вальковатое (рис. 10). В период размножения горло желтое, брюхо и парные плавники красные, их наружные лучи молочно-белые. Особенно ярок брачный наряд у самцов. Вне периода размножения голова сверху и спина темно-серые, бока и брюхо серебристо-белые, пятен на теле нет, или их мало.

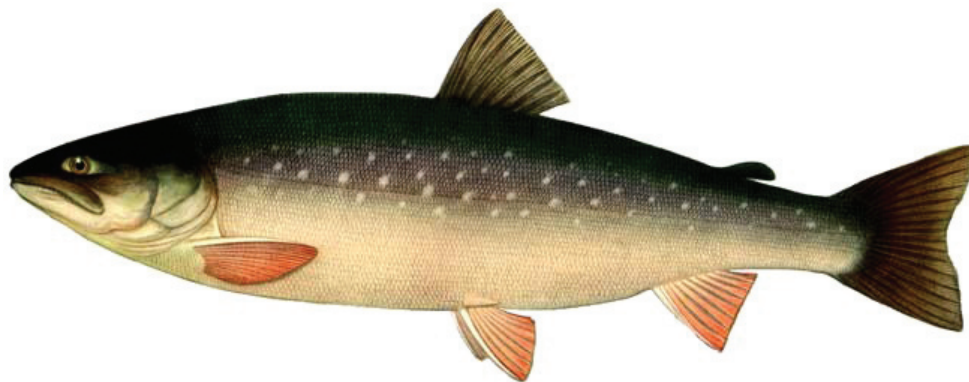


Рис. 10. Арктический голец

Не менее характерна для рыб рода *Salvelinus* высокая степень адаптации к разнообразным условиям обитания, что проявляется в изменчивости их морфологии, в образовании экологически и географически изолированных групп (популяций). По современным воззрениям, арктический голец представляет со-

бой сложно-комплексный вид, включающий как проходного гольца (*Salvelinus alpinus*), так и 9 видов озерно-речных и озерных видов. В Сибири согласно этой схеме обитает проходной голец и 6 видов туводных гольцов.

В бассейне Оби проходной голец изредка встречается в северной части Обской губы и реках Ямала, впадающих в Байдарацкую губу (Еркатаяха, Юрибей, Мордыяха). Озерный голец обитает в олиготрофных глубоких озерах северо-восточной части Ямала. Максимальный отмеченный возраст озерного гольца в этих озерах — 19+, возраст основной доли рыб в уловах — от 9+ до 13+. Отдельные особи достигают длины 80 см и массы тела 5–7 кг. В промысловых уловах размеры рыб редко превышают 50–65 см и 2,0–2,5 кг. Половозрелыми самки становятся в 9+–10+. По опросным сведениям, обитает голец в некоторых материковых озерах Гыданского п-ова.

Проходной голец половозрелым становится частично в 7+–9+, в массе — в 10+–11+ по достижении 55–65 см длины и 2–3 кг массы. Нерест неежегодный, происходит в сентябре-октябре на участках рек с быстрым течением и галечными грунтами. Озерно-речной и озерный гольцы размножаются также неежегодно. Лишь в некоторых водоемах, например в оз. Лама (Таймыр) у глубоководного, а в оз. Форелевое (Якутия) — у мелкого гольца, отмечен ежегодный нерест. В озерах Ямала и озерный, и полупроходной голец нерестятся с сентября по декабрь включительно, икру откладывают в прибрежной зоне на песчаный грунт. Полупроходной голец после нереста остается на зимовку в озерах и лишь весной скатывается вниз по рекам.

Для арктического гольца характерна низкая плодовитость. ИАП туводного гольца в оз. Хадыта (Полярный Урал) у рыб длиной 39–44 см составляет 2,0–4,2, в среднем — 2,8 тыс. икринок, из водоемов Ямала — 0,8–7,5 тыс. икринок.

Питается молодь проходного гольца в море зообентосом и крупными формами нектобентоса, имаго падающих на воду насекомых. Со второго года жизни голец начинает питаться рыбой. Взрослые особи поедают сайку, песчанку, треску, мойву, бычков, сиговых. Характер питания туводного гольца весьма разнообразен и может существенно отличаться как у представителей одной и той же формы из разных водоемов, так и у разных форм из одного и того же водоема. В озерах северного Урала (Хадыта, Большое Щучье) в желудках половозрелого гольца были обнаружены личинки насекомых, моллюски и молодь рыб. В оз. Таймыр озерно-речной голец до 4+ питается в основном беспозвоночными — личинками хирономид, мизидами, бокоплавами, в более старших возрастах наиболее активно потребляет рыб. Озерный голец в этом водоеме использует в пищу главным образом мизид и амфипод, в меньшей степени — рыб. В период нереста производители и озерно-речного, и озерного гольца в озере не питаются.

Промысловый лов гольца в водоемах Сибири ведется повсеместно, но величины уловов сравнительно невелики из-за общей малочисленности этой рыбы.

Арктический омуль представлен в водоемах Сибири только полупроходной формой. Омуля из оз. Байкал в настоящее время принято считать самостоятельным видом *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775).

У арктического омуля рот конечный, ось тела проходит через середину глаза, нижняя челюсть не заходит за верхнюю, обычно челюсти равной длины (рис. 11). Окраска рыбы сверху — от коричневой до зеленой, бока серебристые. Самцов от самок можно отличить только в нерестовый период по сильнее выраженным у первых эпителиальным бугоркам на чешуе.

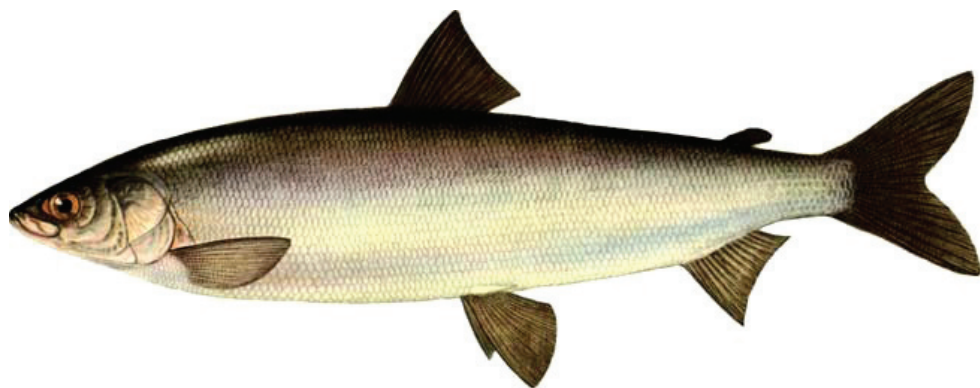


Рис. 11. Арктический омуль

В России арктический омуль населяет реки тундровой зоны от Мезени на западе до Чаунской губы на востоке. В рамках вида выделяют печорское, енисейское, хатангское, ленское, индигирское и колымское стада омуля. Печорское стадо распространяется вдоль берегов Малоземельской и Большеземельской тундр, в Печорском заливе, Хайпудырской губе, вдоль западного и восточного берегов Югорского полуострова, в Байдарацкой губе. Встречается омуль у о. Вайгач, вдоль южного берега о-ва Новая Земля, у островов Белого, Шокальского, Бегичева, Новосибирского архипелага. По американскому побережью омуль известен в реках от мыса Барроу до залива Корнейшен. Нет омуля в Анадыре, Амгуэме и водоемах Чукотки.

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

В отличие от других полупроходных сигаов, омуль не заходит на нагул в приточные пойменные водоемы рек и не встречается в тундровых материковых озерах, но поднимается по Нижней Таймыре в оз. Таймыр. В летний период (июль-август) омуль почти полностью избегает пресной воды. Считается, что это связано не столько с отрицательной реакцией омуля на уменьшение солености, сколько на более высокую температуру воды в реках в летний период.

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

Осенью омуль из прибрежных вод Карского моря под влиянием увеличения солености заходит в тундровые реки, где и зимует. Отмечена зимовка омуля и в солоноватых водах Обской губы. В Надыме и бассейне Тазовской губы омуль не известен.

Ранее считалось, что в Обской губе и Гыданском заливе обитает енисейская популяция этого вида, размножение которой происходит в Енисее. Имеются сведения, что часть половозрелого омуля из обского стада заходит на нерест в некоторые притоки северной части Обской губы. Однако к настоящему времени накопились факты, с большой вероятностью свидетельствующие о том, что омуль обского стада ни в русле Оби, ни в ее притоках (и притоках губы), не размножается. Главная причина этого — отсутствие в Обь-Иртышском бассейне нерестилищ, соответствующих биологии размножения омуля. По мнению А. К. Матковского (2006), основная причина того, что омуль не поднимается на нерест в уральские притоки Оби, кроется не только в предпочтении омулем солоноватых вод, но и в его приверженности к низким температурам воды летом и осенью, и оксифильности. Как известно, заморные явления возникают периодически и в уральских притоках, что приводит к массовой гибели развивающейся икры и производителей сигаовых рыб.

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

нагонных ветров. Известно, что в средней части губы, где осолонения воды при любых ветрах не бывает, омуль в случае нагонных явлений заходит в устья притоков.

В Гыданском заливе омуль, преимущественно молодь, встречается по всей акватории залива и в низовьях рек, впадающих в залив, где активно нагуливается. Нерест омуля в заливе или его притоках не отмечен. В притоки восточной территории Гыданского п-ова, в том числе в р. Танаму, омуль не заходит.

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

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

В Обской губе пищу омуля составляют главным образом мизиды и молодь бычков, а также бокоплав и солоноватоводные копеподы. В ноябре-декабре 2005 г. и июне 2006 г. изучалось питание омуля в устьевом участке р. Монгатылянга, впадающей в Гыданский залив. У рыб в 5+–10+ длиной от 31 до 44 см и массой от 333 до 1029 г. летом отмечено 20% особей с пустыми желудками, степень и индексы наполнения которых были невысокими. Все пищеварительные тракты рыб, выловленных в зимний период, оказались пустыми. Спектр питания омуля в летний период состоял из веслоногих планктона, двусторчатых моллюсков, мизид, бокоплавов (не менее 4 видов), морских тараканов, олигохет, личинок хирономид, имаго насекомых, а также мальков рыб и остатков растительности. Основным кормовым объектом были мизиды — они обнаружены в желудках 63% всех обследованных рыб. Их количество в одном пищеварительном тракте достигало 516 экз., а доля по массе в пищевом коме — 93%. Из амфипод омуль потреблял как пресноводных представителей рода *Gammarus*, так и солоноватоводных ракообразных из сем. *Lysianassidae*. Хорошо сохранившиеся в желудках гаммарусы были довольно крупными, их масса в среднем составляла 70 мг. Но в большом количестве в желудках рыб встречались и мелкие гаммариды. Олигохеты, личинки хирономид, имаго жу-

ков и остатки растительности встречались единично. В желудках 16 % особей омуля обнаружены мальки рыб, предположительно четырехрогого бычка. Зоопланктон играл в питании омуля незначительную роль — его представители отмечены лишь в одном желудке.

Таким образом, основными кормовыми объектами омуля в Гыданском заливе в летний период являются беспозвоночные некто- и зообентоса, значение зоопланктона несущественно.

Во второй половине XX в. Обской губе ежегодно добывалось около тысячи центнеров омуля, но в конце столетия его вылов в силу организационных причин снизился примерно в четыре раза.

Сиг-пыжьян является одним из подвигов обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (Linne, 1758). В процессе изучения обыкновенного сига было описано более 100 внутривидовых форм, в том числе более 30 подвигов. Затем число подвигов было сокращено до 16, а к настоящему времени — до 6. Таким образом, обыкновенный сиг, как и арктический голец, представляет собой сложно-комплексный вид, аналогичный *S. alpinus* complex, и образует большое число экологических форм, нередко обитающих в одном и том же водоеме.

От других подвигов рода *Coregonus* сиг-пыжьян отличается прежде всего малым числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге (в Оби — 19–25, Енисее — 17–24, Оленек — 22,4, Лене — 18,7, Индигирке — 18,8, Колыме — 19,6) и короткой нижней челюстью. Как и у других видов этого рода, рот у сига-пыжьяна нижний (от типично нижнего до конечного). Рыльная площадка хорошо выражена (рис. 12). Окраска обычная для сиговых: тело серебристое, спинка и плавники темные. Брачный наряд в виде эпителиальных бугорков на голове и туловище, у самцов выражен ярче.

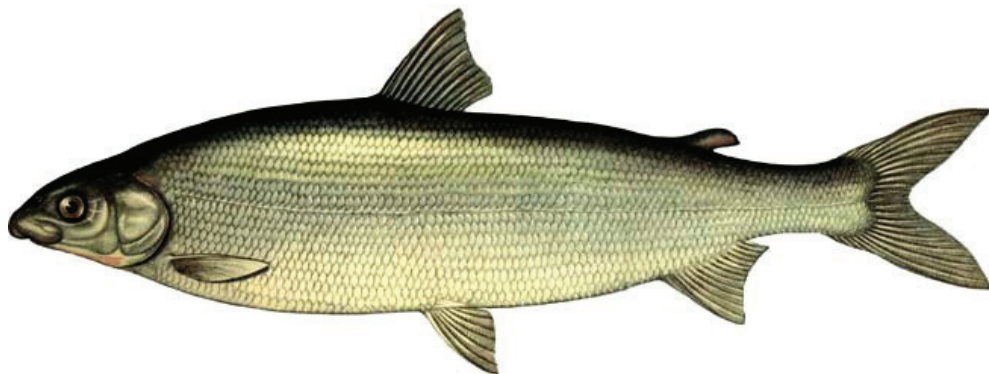


Рис. 12. Сиг-пыжьян

Населяет сиг-пыжьян реки, впадающие в моря Северного Ледовитого океана — Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, озера в бассейнах этих рек

(тундровой и лесотундровой зон), ряд озер и рек Южной Сибири. Северной границей распространения пыжьяна является оз. Таймыр (75° с. ш.). У южной границы своего распространения, проходящей по 50° с. ш., сиг-пыжьян обитает в верховьях Оби и Енисея, в оз. Телецкое, ряде Тувинских озер (Азас, Кадыш и др.), монгольском оз. Хубсугул, в Байкале, Ципо-Ципиканских озерах.

Характерной чертой для сига-пыжьяна, как и для других подвидов обыкновенного сига, является образование многочисленных аллопатрических и симпатрических форм, отличающихся друг от друга пропорциями тела, числом жаберных тычинок, другими морфологическими признаками, а также экологией: сроками нереста, характером питания и др. Не будет преувеличением сказать, что из всех сиговых рыб Сибири сиг-пыжьян является самой экологически пластичной рыбой, хорошо приспосабливающейся к разным условиям обитания. Разумеется, эти свойства сига-пыжьяна не выходят за пределы адаптивных границ вида.

Сиг-пыжьян обычно живет в пресных, олиготрофных водоемах с высокой концентрацией растворенного в воде кислорода и сравнительно низкими температурами воды в летний период. Вселенный в хорошо прогревающиеся в весенне-летний период водоемы мезотрофного типа в равнинной части юга Сибири, сиг-пыжьян растет быстрее, чем в водоемах Субарктики Сибири, но не размножается. В условиях олиготрофных озер гор Алтая и Саян сигинтродуценты успешно размножаются, их рост в таких водоемах в первые годы после вселения убыстряется, но затем замедляется в результате пресса вселенцев на исходно бедную кормовую базу. Лишь в оз. Телецкое аборигенные популяции сига-пыжьяна — телецкий сиг, и особенно сиг Правдина, нагуливающийся летом в относительно теплых водах р. Лебедь, сравнительно многочисленны. Для реализации всех сторон жизнедеятельности рыб, особенно в процессе их адаптации к новым условиям обитания, необходим оптимум проявления и сочетания многих факторов среды.

В бассейне Оби сиг-пыжьян распространен преимущественно в нижнем течении реки и ее левых притоках, стекающих с Уральских гор, в оз. Телецкое и некоторых реках Алтая. В северной части Обского бассейна этот сиг представлен как полупроходной, так и озерно-речной формами. Наиболее многочислен здесь полупроходной сиг, образующий два локальных стада — нижнеобское и тазовское. Первое держится в южной половине Обской губы до р. Сеяха, для летнего нагула поднимается в пойменные водоемы Нижней Оби, а на нерест — в уральские притоки. Часть этой популяции сига-пыжьяна нерестится в Обской губе в районе мыса Каменный. Второе стадо сига-пыжьяна населяет Тазовскую губу и на нерест поднимается в реки Пур и Таз (и некоторые их притоки).

На Ямале озерно-речной сиг-пыжьян спускается летом в небольшом числе на нагул в предустьевые участки рек, впадающих в Байдарацкую и Обскую

губы. Большая часть этого сига нагуливается в пойменных озерах, из которых уходит в реки по мере спада воды. В уловах из рек и озер Южного Ямала (реки Хадыгтаяха, Юрибей, оз. Яррото) основная масса сига представлена особями в 4+ и 5+. В р. Мордыяхе преобладают рыбы в 5+–8+. В озерах, соединяющихся с рекой неежегодно или на непродолжительное время, преобладают старшевозрастные группы сига — от 9+ до 17+. Нередко здесь встречается сиг длиной более 50 см и 2,5–3,0 кг массой, однако обычно в уловах преобладают особи в 6+–9+, длиной 16–35 см и массой 100–400 г. Годовой прирост в среднем по возрастам составляет в большинстве озер до 2–3 см и 165 г, у небольшого процента особей — до 4 см и 530 г.

Половое созревание туводного сига на юге Ямала начинается с 3+–4+, основная масса рыб созревает в 5+. В более северных водоемах полуострова сиг половозрелым становится позднее, при длине тела более 27 см и массе тела не менее 300 г. ИАП самок колеблется от 5,3 до 19,8 тыс. икринок.

В р. Надым сиг-пыжьян заходит из Обской губы до устья р. Хейгаяха, в годы с высоким уровнем воды — и в материковые озера. Ранее сиг-пыжьян обитал в оз. Нумто, но в настоящее время в этом водоеме отсутствует. В уловах из Надыма сиг-пыжьян представлен 11 возрастными группами — от 0+ до 10+, с преобладанием рыб в 3+–5+. Размеры рыб варьируют от 9 до 43 см, масса тела — от 10 до 1050 г. В годы с высоким уровнем воды в нагульных водоемах сиг растет гораздо быстрее, чем в маловодные годы.

Весной сиг одним из первых заходит из Обской губы в Надым на нагул и рассредотачивается по многочисленным сорам низовьев реки. Обычно нагул сига продолжается 20–25 дней, но в годы с высоким уровнем воды в пойменных водоемах сроки нагульного периода увеличиваются. При снижении уровня воды в сорах сиг-пыжьян первым из сиговых выходит из них в более глубокие протоки, где остается до ледостава, после чего скатывается в Обскую губу. Лишь единичные половозрелые особи сига в конце сентября поднимаются в среднее течение Надыма на нерест, после которого также выходят в Обскую губу. Этот факт свидетельствует о том, что Надым используется полупроходным сигом главным образом как нагульный водоем. Основные нерестилища надымского сига находятся в уральских притоках Оби. Производители с половыми продуктами во II–III, частично III стадии зрелости выходят из Надыма уже в конце июня и мигрируют к местам нереста. ИАП у особей сига (длиной тела 28–39 см и массой тела до 950 г), нерест которых отмечен в Надыме, колеблется от 12 до 30 тыс. икринок. В озерах Надыма сиг становится половозрелым впервые в 4+–5+ по достижении 28–29 см длины и 350–400 г, в массе — в 6+ при 32–34 см и 440–600 г.

В Тазовской губе схема распределения сиговых (включая сига-пыжьяна) в летний период такова. Отнерестившиеся осенью производители нагуливаются в пойменных озерах нерестовых рек (Мессояха, Таз, Пур). Производители,

идущие из губы на нерест в текущем году, нагуливаются на устьевых участках этих рек. Неполовозрелые и пропускающие нерест сиговые остаются на нагул в губе. Сиг-пыжьян из уловов в Тазовской губе в 4+ имеет в среднем 207 г массы, в 6+ — 286, в 8+ — 450, в 10+ — 633, в 12+ — 700 г.

В бассейне Гыданского залива сиг представлен немногочисленным стадом полупроходной формы этого вида и озерно-речной формой. Полупроходной сиг зимует в основной своей массе в Гыданском заливе, откуда весной заходит на нагул на мелководные участки рек и лишь в малом числе — в озера. Нерестилища этого сига расположены на нижних участках рек. Нерест происходит с середины октября до конца ноября, после чего сиг скатывается в залив, где совершает в течение зимы значительные нагульные миграции. Сиг из материковых озер Гыданского п-ова нерестится с середины ноября до конца декабря. Перекрывание нерестовых участков и сроков нереста озерного и полупроходного сига, а также заход последнего в озера способствуют смешению стад этих форм. Также следует отметить неежегодность нереста как озерно-речного, так и полупроходного сига. Как правило, для самок обеих форм сига характерна двухлетняя периодичность размножения.

В Юрибее сиг-пыжьян встречается на всем протяжении реки, в ее притоках, пойменных и материковых озерах. В летнее время наиболее многочислен в среднем и нижнем течениях Юрибея, а также в наиболее крупных притоках. В мелководных, быстро мелеющих протоках редок. В промысловых уловах из этой реки сиг представлен особями в возрасте от 2+ до 13+, длиной тела 17–47 см и массой до 885 г. Преобладают в уловах рыбы в 7+–8+. В оз. Серанто был пойман сиг массой 2200 г.

Половозрелым сиг-пыжьян в условиях Юрибея становится в 6+–8+ при длине 37 см и массе 500–800 г. Нерест его в реке наблюдается с середины октября до середины ноября на песчано-галечных и песчаных грунтах на глубине не менее 1,5 м. ИАП колеблется, в зависимости от размеров самок, от 7 до 37 тыс. икринок.

В басс. р. Танама сиг-пыжьян представлен озерно-речной формой. С распадением льда рыбы этого вида выходят на нагул в пойменные водоемы низовьев реки, частично спускаются в левобережную дельту Енисея (Бреховские отмели). Нагул основной массы рыб в низовьях Танама длится до 15–20 июля. По мере спада воды сначала половозрелый, а в конце июля и неполовозрелый сиг покидают места нагула. Половозрелая часть популяции поднимается в среднее и верхнее течения реки, где продолжает кормиться до начала нереста, а неполовозрелые особи сига расходятся по руслу Танама и ее придаточной системе.

В уловах из Танама сиг-пыжьян представлен 14 возрастными группами — от сеголеток до особей в 13+. Половозрелым танамский сиг становится впервые в 4+–5+, в массе в 6+–7+ — через 2 года после увеличения темпа весового и линейного роста и примерно через год после начала превышения темпа

весового роста над линейным. С наступлением массовой половой зрелости темп весового и линейного роста снижается (до 8+). Затем весовой темп роста неуклонно возрастает, а линейный несколько увеличивается лишь в последние годы жизни (от 11+ до 13+) рыб. Созревание половых продуктов у производителей сига р. Танамы активизируется к концу нагульного периода. По нашим данным, коэффициент зрелости гонад у самок сига в период с 25 июля по 5 октября возрастает с 4,2 до 11,5, у самцов — с 3,5 до 8,4 соответственно. Нерестится танамский сиг в ноябре, на галечных участках среднего и верхнего участков реки. В материковых озерах нерест сига продолжается до конца декабря. ИАП колеблется от 5,7 до 22,6 тыс. икринок.

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

Следует отметить, что общим правилом для большинства популяций сига-пыжьяна из водоемов Сибири является то, что самцы становятся половозрелыми на год-два раньше самок, а также тот факт, что, как и у большинства других видов рыб семейства, созревание одного поколения растягивается на 3–4 года, например в Байкале с 5+–6+ до 10+–12+. Сроки нереста сига-пыжьяна могут колебаться в пределах двух недель в зависимости от температуры воды и, главное, от физиологического состояния рыб, определяемого прежде всего интенсивностью их питания в преднерестовый период. При сокращении летнего нагульного периода в связи с низким уровнем и ранним спадом воды созревание половых продуктов у производителей затягивается, нерест наступает позднее, продолжительность нерестового периода увеличивается. При хороших условиях питания половое созревание завершается раньше, нерест происходит в более короткий, сжатый срок. Сроки нереста у сига-пыжьяна, мечущего икру в реках, отличаются от сроков нереста озерных форм. Первые нерестятся в сентябре-октябре, вторые — в ноябре-декабре

Основу питания молоди сига-пыжьяна, как и других видов семейства сиговых, на первом-втором годах жизни составляют организмы зоопланктона, в меньшей степени — зообентоса. В Обской губе в районе впадения в нее р. Нурмаяхи в сентябре 2009 г. молодь сиговых (сиг-пыжьян, пелядь, ряпушка) активно питалась ветвистоусыми и веслоногими рачками планктона и мелкими личинками хириноид; по частоте встречаемости и индексу наполнения преобладали ракообразные, преимущественно босмины.

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

В р. Надым рацион питания сига-пыжьяна состоит из ракушковых рачков, щитней, личинок хирономид, моллюсков, жуков-гребляков. Основными пищевыми конкурентами сига являются чир и ерш. Отмечено несколько случаев хищничества (молодь окуня и ерша). Наиболее активно сиг питается в условиях Надыма в период с июля по сентябрь включительно. Основным конкурентом сига на почве питания является в Надыме ерш. Следует отметить, что ерш, будучи в Надыме многочисленным, является основным конкурентом по питанию не только сига, но и других видов рыб семейства сиговых.

В р. Юрибей (Гыданский п-ов) в период открытой воды главную роль в питании сига играют моллюски (81 % встречаемости), за которыми следуют личинки хирономид (37,5 %), однако у сига, нагуливающегося в придаточных водоемах реки, в питании доминируют личинки хирономид (70 %), за которыми следуют моллюски (47,6 %) и имаго воздушных насекомых (29 %). Осенью в желудках сига из этой реки обнаруживается девятиглая колюшка и икра сиговых. Зимой интенсивность питания заметно снижается, но совсем не прекращается.

В р. Танама основу питания молоди сига (длиной 26–30 мм) составляет, по результатам анализа 37 желудочно-кишечных трактов, зоопланктон. Интенсивность питания очень высокая и равняется в среднем 600 ‰. В состав пищи взрослых особей сига входят олигохеты, моллюски, личинки хирономид, ручейников, веснянок и др. двукрылых, амфиподы, мизиды, икра рыб и остатки гидрофитов. По весу в период открытой воды в питании преобладают личинки хирономид (34 %), моллюски (32 %), личинки ручейников (16 %) и амфиподы (4 %). В период половодья в желудках сига в массе обнаруживаются дождевые черви. Отмечен у танамского сига и факт поедания молоди рыб. Наиболее активно сиг в условиях Танама питается в период половодья, когда индекс наполнения желудочно-кишечного тракта рыб достигает 300 ‰. По мере спада уровня воды, особенно в пойменных озерах нижнего участка реки, интенсивность питания сига, как и у других рыб, снижается: в августе процент рыб с пустыми желудками возрастает с 6 %, в июле — до 16 %, а индекс наполнения — до 150 ‰. Также следует отметить, что индекс пищевого сходства самцов и самого взрослого сига Танама составляет в среднем в период летнего (основного)

нагула 72 %. Если потребление самцами и самками сига моллюсков и личинок хирономид почти одинаково, то амфиподы, мизиды и личинки хирономид потребляются ими в разной степени.

В период ледового режима водоемов сиг-пыжьян, как и другие сиговые, питается, но менее активно, чем в период открытой воды. Например, в Обской губе в декабре и январе в уловах преобладали рыбы с пустым пищеварительным трактом (77 %). У остальных особей пища состояла из гаммарид, личинок хирономид, копепод. На этих же участках губы летом интенсивность питания сига-пыжьяна существенно возрастала, а спектр питания расширялся; индексы наполнения желудков достигали 126 ‰ (в среднем — от 14 до 33 ‰); в состав пищи входили двустворчатые и брюхоногие моллюски, амфиподы, личинки хирономид (80 ‰ по частоте встречаемости в августе и 100 ‰ — в сентябре).

Максимальный вылов сига в басс. р. Обь, по данным Нижнеобьрыбвода, отмечен в 1958 г. — 12,5 тыс. ц. С 1971 по 1980 г. ежегодная добыча этой рыбы (главным образом, в низовьях Оби) колебалась от 0,5 до 7,8, в среднем составляя 6,5 тыс. ц. В настоящее время вылавливается 3,0–4,6 тыс. ц сига в год. В целом, состояние численности сига-пыжьяна в Оби оценивается как удовлетворительное.

Муксун населяет все крупные реки Сибири — от Кары на западе до Колымы на востоке. Является типичным полупроходным видом и образует локальные стада, связанные с главными реками, впадающими в Северный Ледовитый океан, — Обью, Гыдой, Енисеем, Пясиной, Хатангой, Анабаром, Леной, Яной, Индигиркой и Колымой. Северная граница распространения муксуна проходит по линии стыка пресных речных вод с осолоненными прибрежными водами полярных морей. Южная граница, вдоль которой расположены нерестилища обского, енисейского и ленского муксуна, проходит по 58–62° с. ш. В бассейне Карского моря полупроходная форма муксуна образует и жилые формы, обитающие в озерно-речных системах Ямала и Таймыра.

У муксуна число жаберных тычинок колеблется в пределах ареала от 42 до 78, позвонков — 61–65, пилорических придатков — 163–326. Кариотип: $2n = 76-80/78$, $NF = 100$. Рот нижний, рыло тупое и вытянутое. Ширина рыльной площадки в 1,5–2,2 раза больше ее высоты. Череп спереди сужается. Тело за головой круто поднимается вверх (рис. 13). Большая верхняя челюсть заметно выдается над нижней. Длина верхней челюсти в 2,5–3,5 раза больше ее ширины. Окраска чешуи серебристая, у муксуна из Норильских озер она может быть золотисто-желтой. Подвиды не выделены.

Основные места зимовки обского полупроходного муксуна — незаморные зоны Обской губы. В зимующем стаде муксуна в уловах встречаются особи в 3+–12+, 24–49 см длиной и 190–2100 г массой, преобладают особи в 6+–9+.

Нерестовое стадо обского муксуна состоит из особей в 8+–15+, имеющих 41–60 см длины и 970–2300 г массы, преобладают особи в возрасте 10+–13+

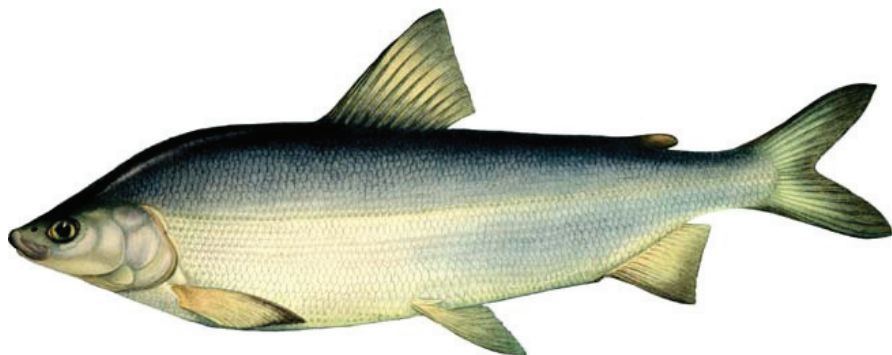


Рис. 13. Муксун

(60–70%). В 1976 г. масса рыб в 9+ равнялась в среднем 957 г, в 1986 г. — 827 г, в 14+ — 1959 и 1470 г соответственно. Снижение массы рыб по возрастным группам составило от 121 до 489 г, что было связано с ухудшением условий обитания муксуна на местах нагула и ростом влияния на ихтиоценоз антропогенного фактора.

Весной муксун распределяется по местам нагула на север до р. Тамбей и на юг до Мужевской поймы Оби. При этом молодь (в основном до 2+) остается в губе, а большая часть стада заходит в дельту Оби. При вонзевом ходе отмечены особи всех возрастов с преобладанием младшевозрастных. В уловах рыб в районе р. Салетаяха муксун был представлен возрастными группами неполовозрелых особей от 6+ до 10+, с колебаниями длины тела от 40 до 56 см и массы тела от 740 до 2264 г.

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

Интересный феномен, связанный с характером полового созревания и размножения муксуна, обнаружен в районе мелководий Надымской Оби: в 1987–1990 гг. здесь в период летнего нагула встречались интерсексуальные особи этой рыбы, составлявшие до 20–30% от числа особей в 6+–9+, или 3–5% от общего числа исследованных рыб. В гонадах интерсексуалов среди ооцитов

располагались многочисленные цисты сперматогониев и сперматоцитов I и II порядков. Провоцирующими агентами такой аномалии могли явиться либо повышенное содержание в организме рыб патогенных организмов (бактерий, гельминтов), либо загрязнение вод пестицидами и металлами. Аналогичная патология генеративных органов отмечена в Надымской Оби и у обской пеляди.

Заходит муксун из Обской губы на нагул в Тазовскую губу и в дельтовые участки рек Пур и Таз, состоящие из многочисленных рукавов, протоков и сорвов. В Тазовской губе он появляется в конце июня — начале июля, после завершения массового (вонзевого) хода пеляди, сига и чира из губы в названные реки. Период нагула муксуна длится в районе Тазовской губы более трех месяцев. Основная масса муксуна, нагуливающаяся в реках Пур и Таз, скатывается в южную часть Тазовской губы до ледостава, откуда вместе с частью стада, кормившегося летом в губе, уходит в среднюю часть Обской губы, избегая тем самым отрицательного влияния зимнего замора. Таким образом, Тазовская губа и низовья рек Пур и Таз являются местами нагула как неполовозрелого, так и пропускающего нерест муксуна в возрасте до 13 лет. Особи, которые будут нереститься в текущем году, начинают встречаться в уловах в небольшом числе только в верхних участках дельты Оби. В среднем и верхнем течении р. Таз имеется локальная, небольшая по численности и не связанная с обским стадом популяция муксуна, весь жизненный цикл которого, включая размножение, проходит в этой реке и ряде ее притоков. Нерест муксуна в условиях р. Таз происходит одновременно с нерестом сига и пеляди — во второй половине октября — первой декаде ноября.

В крупных озерно-речных системах Ямала (бассейны рек Юрибей и Мордыха) муксун образует локальные стада. Нагул озерно-речного муксуна проходит в предустьевых и дельтовых участках, нерест — в верховьях рек. Половое созревание рыб начинается в 8+–9+. В репродуктивной части стада возраст рыб достигает 19+. Подъем производителей к местам нереста в верховьях рек начинается с середины августа. В низовьях рек остаются неполовозрелые особи. Половозрелым муксун в реках Западного Ямала (реки Мордыха, Сеяха и др.) становится в 8+, в нерестовом стаде присутствуют особи от 6+ (неполовозрелые) до 13+ (в основном 10+–12+). Ход производителей вверх по реке начинается в середине августа. Нерест проходит в октябре. ИАП озерно-речного муксуна колеблется в пределах от 31 до 111 тыс. икринок.

В глубоких, проточных и незаморных озерах Ямала, в том числе в озерах Яррото, Нейто, Ямбуто, обитает озерная форма муксуна. В оз. Ямбуто муксун представлен в уловах особями до 20+, около 40% популяции составляют рыбы в 14+–15+. Темп роста этого муксуна по сравнению с озерно-речным замедлен. Рыбы из реки в 12+ имеют среднюю длину 46 см и массу 1465 г, в 14+ — 47,5 см и 1657 г, а у муксуна из оз. Ямбуто эти показатели равняются 38 см, 800 г и 40,5 см и 967 г соответственно. Нерест озерной формы муксуна про-

ходит в ноябре-декабре. ИАП рыб составляет 21,6–54,1, в среднем по всем репродуктивным возрастам — 31,4–113,4 тыс. икринок

В Гыданском заливе муксун обитает в его южной части. Летом встречается у о-ва Олений, в районе Юрацкой губы, в июле заходит в небольшом числе на нагул и, возможно, на нерест в низовья р. Юрибей.

В р. Юрибей (Гыданский п-ов) муксун поднимается еще подо льдом, максимум хода отмечен 15–25 июля. Затем ход постепенно затухает, и в уловах встречаются единичные особи этой рыбы. В сетных уловах муксун в реке встречается в очень малом количестве, но в течение всего года. Половозрелые особи муксуна, пойманные в этой реке, в 9+ имели длину 42–47 см и массу 900–1800 г. ИАП самок в 11+ составляла 60,3 тыс. икринок, в 12+ — 103,0, в 13+ — 176,9 тыс. икринок.

В р. Танаму из Енисейского залива заходит в небольшом числе на нагул только неполовозрелый муксун. Поднимается до верховий реки. Нагуливается в водоемах Танама в течение всего года. В уловах из реки муксун представлен особями от 6+ до 11+ длиной от 36 до 54 см и массой от 570 до 2054 г.

К вышесказанному о муксуне следует добавить, что нерест этого представителя семейства сиговых во всех реках Сибири неежегодный, промежуток между двумя очередными нерестами составляет не менее двух лет. С учетом этого и продолжительности жизни муксун одного поколения нерестится в течение жизни не более 3–4 раз. Детальный анализ состояния репродуктивной системы самок обского муксуна, в том числе в зимний период в условиях Обской губы в 1996–2000 гг., во-первых, подтвердил факт двух- и трехлетней периодичности нереста этой рыбы; во-вторых, выявил, что в течение зимнего периода у впервые созревающих или половозрелых, но пропускающих очередной нерест самок происходит пополнение числа (резервного фонда) половых клеток, а у готовящихся к очередному нересту самок увеличения резервного фонда не происходит, но интенсивно протекает вителлогенез; в-третьих, прогнозирование участия самок в предстоящем нересте целесообразно делать по окончании зимнего периода на основании соотношения половых клеток разных генераций и состояния герминативного эпителия.

В нерестовом стаде обского муксуна выявлены группы самок, которые различаются друг от друга по характеру созревания яйцеклеток и соответственно срокам размножения. У неполовозрелых особей муксуна в период зимовки в Обской губе темп развития гонад и пополнение фонда половых клеток замедлены. При анадромной миграции в устье Оби такие рыбы отчетливо разделяются на самок с отсроченным половым созреванием и особей, созревающих в текущем году. У самок, которые в текущем году будут нереститься, созревание гонад происходит по «нормальному» ритму развития в течение двух-трех лет (рис. 14).

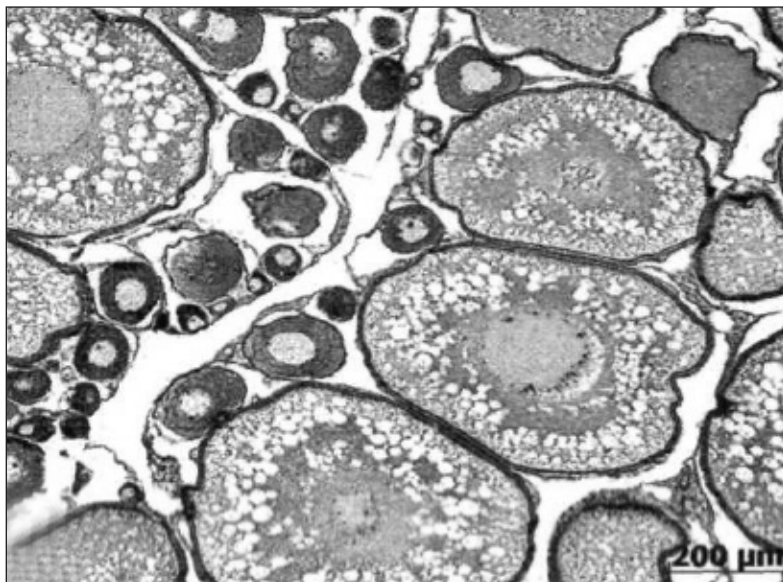


Рис. 14. Состояние яичника у муксуна в летний период (июнь) с «нормальным» ритмом полового созревания [Исаков, 2009]

Гонады не участвующих в текущем году самок отличаются малым числом ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы, значительной долей молодых пре-вителлогенных ооцитов и высокой вариабельностью половых клеток резервного фонда — оогониев и ранних мейоцитов (рис. 15). К предстоящему нерестовому сезону такие особи созреть не успевают — это самки с «замедленным» вителлогенезом.

У половозрелых фертильных самок, пропустивших последний нерестовый сезон, в зимний период в яичниках большинства особей присутствуют не полностью резорбировавшиеся опустевшие фолликулы. В яичниках этой части самок (их доля составляет в сборах автора 15%) отмечалась дегенерация половых клеток, обусловленная неблагоприятным гидрохимическим фоном. Последствием подобных аномалий становится пропуск очередного нереста и/или низкая конечная плодовитость.

Также следует отметить некоторые особенности питания муксуна в реках Сибири. Сочетание большого числа жаберных тычинок и нижнего рта позволяет этому виду рыб питаться как мелкими организмами планктона, так и сравнительно крупными — нектобентоса и бентоса. Основой питания молоди муксуна является зоопланктон, преимущественно ракообразные. Половозрелый и взрослый муксун во время нагула в зимний период в низовьях сибирских рек потребляет в пищу солоноватоводного рачка *Limnocalanus grimaldii*, амфипод, морского таракана, в меньшей степени — зоопланктон.

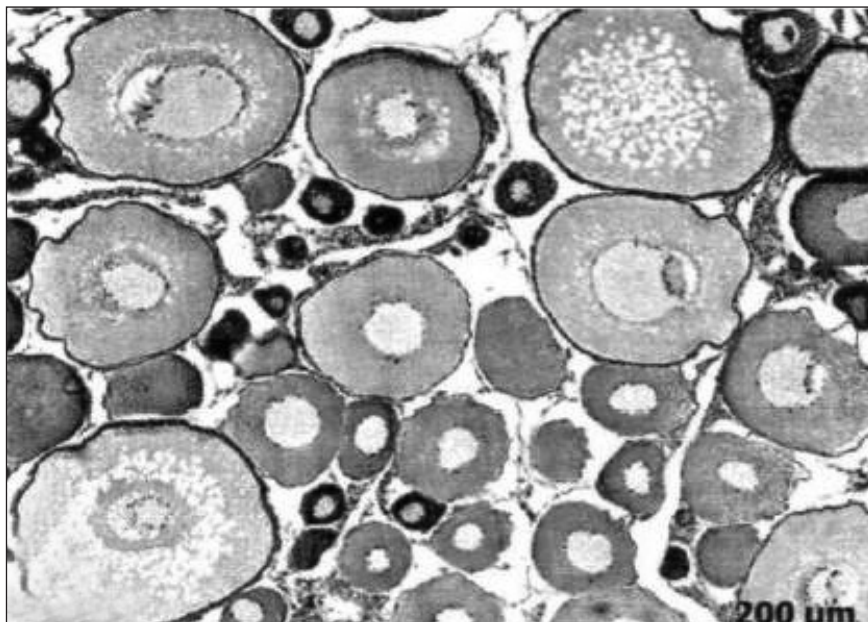


Рис. 15. Состояние яичника у самок муксуна в летний период (июнь) с «замедленным» вителлогенезом [Исаков, 2009]

В Обской губе в заморном районе у мыса Каменный зимой 2008 г. муксун питался слабо — 70 % желудочно-кишечных трактов были пустыми, индекс наполнения составлял 0,6–6,5 %, в содержимом пищевого комка обнаружены бокоплав, мизиды, остракоды, двустворчатые моллюски, личинки хирономид, копеподы. Наиболее часто встречались бокоплав. В средней зоне Обской губы в питании муксуна в подледный период преобладают бокоплав. Так, в декабре-январе 2002–2004 гг. в районе пос. Яптик-Сале спектр питания муксуна (в 10+) включал веслоногих ракообразных, 4 вида высших ракообразных, один вид двустворчатых моллюсков, 5 видов личинок хирономид, а также грунт с остатками растительности. Основным кормовым объектом являлся бокоплав *Pontoporeia affinis*. У 15 % обследованных рыб в пищеварительном тракте обнаружен морской таракан *Mesidothea entomon*, но в небольшом количестве — от 2 до 30 экз. и доле по весу в пищевом комке — в среднем 5 %. Этот представитель реликтовой фауны входит в состав донных глубоководных ценозов и прибрежных донных сообществ средней части Обской губы. Численность *Mesidothea entomon* в районе пос. Яптик-Сале составляла в разные годы в указанный период 13–45 экз./м², биомасса — 0,30–4,96 г/м². Степень наполнения желудочно-кишечных трактов муксуна равнялась 3–4 баллам, у четырех экземпляров желудка были пустыми. Но большинство особей муксуна отличались хорошей упитанностью (до 2,2 по Фультону).

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

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

В водоемах Ямала основу питания взрослых особей озерно-речного муксуна в сентябре-октябре составляет зоопланктон. В низовьях Юрибея в желудочно-кишечных трактах муксуна по частоте встречаемости преобладают моллюски и личинки хирономид, меньшую роль в питании играют моллюски и остатки гидрофитов. В питании муксуна в Танаме основную роль играют амфиподы, моллюски, мизиды, весной — личинки хирономид.

Промысловый лов муксуна в первой половине и до конца 60-х гг. XX в. велся преимущественно во время его нагульных и нерестовых скоплений в Обской губе и Нижней Оби. При этом значительную долю уловов составляли неполовозрелые особи. С 1946 г. был введен «ступенчатый запрет» облова нерестового стада и запрещен лов муксуна на нерестилищах, а также салмочными и распорными неводами на местах его нагула (салмах). В 1961 г. промысловая мера на муксуна была увеличена до 43 см, а размер ячеи в плавных сетях до — 70 мм. Но даже в 1966 г. на долю неполовозрелого муксуна приходилось 60 % от всего улова этого вида. В 1963 г. был запрещен лов муксуна в период его массовой весенней миграции из Обской губы в Обь на нагул и нерест. В 1967 г. был закрыт дрейфтерный лов муксуна на барах Оби и в южной части Обской губы с судов Базы морского промысла. В 1968 г. запрещен подледный сетной лов муксуна в Обской и Тазовской губах. С этого времени добыча муксуна разрешена только при его подъеме на места нереста в Оби ограниченным числом орудий лова (преимущественно плавными сетями) и лимитом количества выловленной рыбы. В последние десятилетия почти 100 % муксуна в Оби изымается промыслом из нерестового стада, в результате чего численность сокращается ежегодно на 35–54 %.

Статистика промысловой добычи муксуна в Оби в пределах Тюменской области (где вылавливается основная масса этой рыбы) такова: в 1932–1940 гг. ежегодно добывалось в среднем 28,3 тыс. ц муксуна, в 1941–1950 гг. — 22,3, в 1950–1960 гг. — 26,5, в 1962–1973 гг. — 10,7, в 1974–1983 гг. — 11,4, в 1984–1993 гг. — 11,1, в 1994 г. — 8,9, в 1995 г. — 6,2, в 1996 г. — 4,6, в 2002 г. — 5,3 тыс. ц. Кроме того, значительное количество муксуна вылавливается рыбаками-любителями во время подъема его к нерестилищам. Не только в басс. р. Обь, но и в большинстве рек Сибири состояние промысловых запасов этой ценной рыбы находится в настоящее время в критическом состоянии, а общая добыча муксуна в водоемах региона не превышает 10 тыс. ц. Главная причина этого — интенсивный вылов муксуна.

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

Жаберные тычинки на первой жаберной дуге у чира короткие, их число 18–28. Позвонков 60–65, пилологических придатков — 118–360. Голова у чира относительно небольшая. Верхнечелюстная кость короткая и широкая (ее ширина обычно более половины длины), длина верхнечелюстной кости менее 22 % длины головы. Тело высокое и уплощенное с боков, рот нижний. Рыло впереди немного с горбом (рис. 16). Окраска тела серебристая, но более темная, чем у других сиговых; на боках тела могут быть серебристо-желтые полосы. Во время нереста голова, тело и плавники покрываются белыми эпителиальными бугорками, которые лучше заметны у самцов.

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



Рис. 16. Чир

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

Чир в пределах Сибири образует три экологические формы: нагуливающуюся и размножающуюся в реке (трофически и генеративно речная), нагуливающуюся в озерах и размножающуюся в реке (трофически озерная и генеративно речная), нагуливающуюся и размножающуюся в озерах (трофически и генеративно озерная).

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

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

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

С наступлением лета чир мигрирует в реки. В Обской губе на лето остается лишь молодь в возрасте 1–2 лет, которая кормится на прибрежных мелководьях, в бухтах и заливах южной части губы. Миграции в речную систему об-

ской чир начинает в начале третьего года жизни. Нагул происходит в протоках и сорах дельты и примыкающего к ней участка низовий Оби. В дельту заходит как половозрелая, так и неполовозрелая часть стада, которая осенью скатывается обратно в Обскую губу. Нерестовая миграция производителей чира начинается с конца августа и продолжается в течение сентября-октября. Нерестилища расположены относительно недалеко — в уральских притоках нижней Оби: Ляпин, Сыня, Войкар, Сось и др. В годы с благоприятными условиями роста численности чира в составе его нерестовых стад преобладают особи в 5+–7+, в периоды спада численности — в 8+–10+. После нереста часть производителей чира остается на зимовку в местах размножения и скатывается в Обь весной или даже осенью следующего года. Следует отметить, что имеются важные, хотя и предварительные, данные о нересте части обской популяции чира в Обской губе в районе мыса Каменный.

Миграции тазовского чира отличаются от миграций обского. После зимовки в Тазовской губе чир идет в реки Таз, Пур, Мессояха, где нагуливается в нижнем течении этих рек. Наиболее типичные места нагула чира — протоки, старицы, курьи и пойменные озера. В маловодные годы часть особей чира постоянно встречается и руслах рек. Так, в маловодные 2003 и 2005 гг. относительно много неполовозрелого и пропускающего нерест чира было отмечено в устьевой части р. Худосей. По окончании летнего нагула неполовозрелые и пропускающие нерест рыбы скатываются к местам зимовки в Тазовскую губу, но часть из них остается зимовать на незаморных участках рек.

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

Чир — одна из долгоживущих пресноводных рыб Сибири, продолжительность его жизни может достигать 18–20 лет. Однако рыбы такого возраста в уловах в настоящее время редки. Возрастная структура чира р. Таз представлена особями в возрасте до 15+, в то время как в Обском бассейне рыбы старше 11+ не были обнаружены. Вероятно, это связано со сравнительно слабой интенсивностью промысла в бассейне р. Таз. Традиционно лов чира в Тазовском бассейне ориентирован на места зимовки и нагула, где большую долю в уловах составляют рыбы в возрасте 2+–5+. К тому же часть рыб старших возрастов остается на зимовку в районе нерестилищ, где интенсивность промысла значительно меньше. Несмотря на то, что в уловах доля рыб старше 11+ незначительна, встречаются они постоянно. Возрастной состав нагульного

чир в р. Таз представлен особями в 3+–11+, молодь в 0+–2+ нагуливается преимущественно в низовьях реки Таз и в Тазовской губе, нерестовое стадо представлено особями в 5+–12+. Самый крупный чир, пойманный в р. Таз, имел длину 69 см и массу 4710 г. Обычно размеры половозрелого чира составляют 32–52 см и 1500–2500 г.

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

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

На Ямале чир представлен только озерно-речной формой, нагуливается в озерах и вытекающих из них реках, а нерестится только в реках. Особи, готовые к размножению в данном году, и часть неполовозрелых особей покидают озера в период спада половодья. В незаморных озерах часть незрелых особей чира остается на нагул и зимовку. В басс. р. Мордыяха весной и летом среди сиговых рыб, обитающих в озерах, чир является одним из многочисленных видов рыб и составляет в уловах до 80 %

Живет чир в озерно-речной системе п-ова Ямал до 15–16 лет. Половозрелым становится в 5+–7+. В низовьях рек полуострова преобладают молодые особи в 4+–6+, в среднем течении рек — в 5+–10+. В р. Хадытаяха, где чир является наиболее многочисленным промысловым видом, он представлен особями до 8+, из которых 58 % приходится на рыб в 4+–5+. В озерах Ямала, в зависимости от характера их связи с рекой, преобладают либо младше-, либо старшевозрастные группы чира. Половозрелым озерно-речной чир становится в водоемах Ямала позже полупроходного. Его темп роста ниже, чем у полупроходного. В 5+–7+ различия по длине тела составляют 5–8 см, по массе тела — около 500 г. В более старших возрастах различия по этим параметрам меньше. К 9+ чир вырастает до 40–55 см и 4 кг. В тех озерах, которые облавливаются редко, единичные особи озерно-речного чира достигают 6 кг массы. В промысловых уловах преобладают особи в 6+–8+.

На Гыданском п-ове чир представлен, как и в большинстве других частей ареала, озерно-речной формой. В озерно-речной системе Юрибея возрастной ряд чира состоит из особей в 0+–18+, длиной 13–72 см и массой 25–5500 г. Самка в 18+ имела длину 72 см и массу 5500 г.

До наступления половозрелости рыбы нагуливаются преимущественно в озерах Гыданского п-ова. Достигнув репродуктивного возраста, выходят на нерест в реки. Зимует чир в незаморных озерах и на наиболее глубоких

участках рек. В басс. р. Юрибей чир распространен повсеместно, сравнительно многочислен в материковых проточных озерах. Основные нерестилища расположены в среднем течении реки на участке от устья р. АмPOSEЯХА до устья р. СикУТАЯХА. Нерестилища, как правило, расположены на перекатах с быстрым течением и торошением осенней шуги, но отмечен нерест чира в низовьях Юрибея на участках с замедленным течением, глубинами до 6 м и песчано-илистым грунтом.

В басс. р. Танама молодь (в возрасте до 6+) и половозрелые особи чира заходят с начала весеннего паводка в пойменные водоемы нижнего течения Танама, где кормятся до середины июля — до начала снижения уровня воды и сокращения нагульных площадей. Затем половозрелый чир поднимается в среднее и верхнее течения реки, в районы нерестилищ, а неполовозрелый чир остается в низовьях Танама, где рассредоточивается по наиболее глубоким участкам. Зимует чир всех возрастов в наиболее глубоких уловах и ямах реки, частично — в глубоких (5–6 м) пойменных озерах. В зимний период активность молоди чира выше, чем взрослых особей, что связано с меньшим накоплением к зиме у первых жировых запасов. Весной чир всех возрастных групп становится активным с середины марта в материковых озерах, а перед распалением льда — в речных водах. Наиболее активен в это время неполовозрелый чир.

Возрастной ряд чира в Танаме состоит из 14 групп — от 0+ до 13+, длиной от 35 до 630 мм и массой от 500 мг до 3500 г. В пределах каждой возрастной группы отмечены большие колебания размеров рыб. Характер линейного и весового роста и их соотношение в течение жизни чира из р. Танама принципиально схож с таковым танамского сига. Судя по структуре чешуи, рост чира из р. Танама в текущем году начинается с первых чисел июля. К середине этого месяца у чира старших возрастов формируются 1–2 склерита, у неполовозрелых особей — 2–4 склерита. Годовое кольцо формируется в конце сентября, т. е. активный линейный рост рыб продолжается в течение года не более трех месяцев.

Формирование яйцеклеток (оогенез) чира из левобережных притоков Нижней Оби (реки Сыня, Щучья, Питляр) и Обской губы (район Нового Порта) изучался И. Ю. Белоусовым (1989). Автором было выявлено, что дифференцировка пола у чира в водоемах севера Западной Сибири происходит в конце первого лета жизни; в это же время у самок начинаются первые стадии формирования икринок. В левобережных притоках Нижней Оби половая зрелость у впервые созревающих самок чира наступает в 5+–7+. Половой цикл у повторно созревающих особей осуществляется в течение двух лет. Период вителлогенеза растягивается на два вегетационных сезона и длится от 14 до 16 месяцев, период созревания половых клеток длится не более одного месяца. Формирование нерестового фонда половых клеток в гонадах у самок осуществляется в два этапа. На первом этапе в нескольких генерациях ооцитов проис-

ходит медленное накопление трофических включений, на втором этапе — интенсивный дифференцированный рост этих генераций и образование единой порции половых клеток, выметываемых самками в ближайший нерест.

Половозрелым чир в условиях Субарктики Западной Сибири становится впервые в 5+–6+, в массе — на год-два позднее. В р. Таз чир созревает в 5+–7+, достигая при этом 35–50 см длины и 500–2500 г массы, в р. Юрибей (Гыданский п-ов) — в 7+–8+ при длине 42–63 см и массе в среднем 2020 г, в р. Танаме — впервые в 5+–6+, в массе — в 7+–8+ при достижении длины 45–48 см и массы 1240–1550 г. Но и в 7+–8+ в Танаме встречаются неполовозрелые самки в ювенильной и первой или второй стадиях зрелости гонад.

Нерест чира в басс. р. Обь происходит в октябре — первой половине ноября, в период замерзания водоемов и в первые недели после ледостава, при температуре воды около 0 °С у поверхности и 1,0–1,5 °С — в придонном слое. Нерест чира в реках западного побережья Ямала начинается в октябре и продолжается до конца ноября. Половые продукты выметываются на течении в период формирования ледяного покрова и подо льдом.

В р. Таз чир нерестится при температуре воды 0,8–0,2 °С. Период развития оплодотворенных икринок длится более 170 суток. Вылупление личинок приурочено к распадению льда, после чего начинается их покатная миграция к местам нагула. Судя по размерно-возрастной структуре нерестового стада, для тазовского чира характерны пропуски нереста и наличие повторно нерестующих особей. Начало нереста чира в р. Танаме совпадает с ледоставом и приходится на конец сентября — начало октября. Массовый нерест протекает с начала по конец октября при температуре воды около 0 °С. Часть особей нерестится в течение ноября.

Нерестилища чира расположены в руслах рек, обычно на участках с песчано-галечными грунтами, глубиной до 10 м и скоростью течения воды 3–4 км/ч. Нерест неежегодный, с пропусками в 2–3 года. Те особи половозрелого чира, которые оказываются в маловодные годы в отшнуровавшихся от рек озерах, могут пропускать нерест и большее число лет. Рыбы, пропускающие в данном году нерест, хорошо отличаются от размножающихся по внешнему виду, степени развития гонад, большому содержанию жира на кишечнике, активному питанию и в период нереста.

ИАП чира в пределах ареала колеблется в зависимости от возраста и массы тела самок от 18 до 134 тыс. икринок. Инкубационный период длится более 170 суток [Богданов, 1997]. Вылупление личинок приурочено к распадению льда, после чего начинается их покатная миграция к местам нагула. ИАП юрибейского чира колеблется в пределах от 39 до 153 тыс. икринок. Наибольшая плодовитость отмечена у особи в 13+, длиной 62 см и массой 4500 г. ИАП чира из водоемов Танамы колеблется по размерно-возрастным группам от 10 до 101 тыс. икринок. Относительный показатель популяцион-

ной плодовитости, вычисленный по формуле А. Н. Гундризера (1968), равен 12,58 икринок.

Развитие оплодотворенной икры чира в уральских притоках Нижней Оби длится до 270 суток. Вылупившиеся личинки имеют длину от 10,5 до 14 мм. На инкубационных заводах развитие икринок чира при общей сумме температуры воды в 145 °С продолжается 150–160 суток. По наблюдениям, в реках Якутии выклюнувшиеся личинки чира сносятся паводковыми водами в низовья, при этом те из них, которые попали в пойменные озера, оказываются в наиболее благоприятных условиях: здесь они превращаются в мальков и переходят на экзогенное питание. В конце нагульного сезона сеголетки чира в таких озерах существенно превосходят по размерам своих сверстников, росших в условиях русла реки или ее дельты.

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

Взрослый чир — типичный бентофаг, основу его рациона составляют личинки хирономид и других насекомых, олигохеты, моллюски, придонные ракообразные. Ярко выраженной избирательности в питании чира не отмечено, он способен быстро переключаться с одного вида корма на другой. Но в течение года качественный состав его пищи изменяется, что связано с соответствующими изменениями степени разнообразия и обилия его кормовой базы, а также с физиологическим состоянием рыб.

Наиболее активно чир питается в низовьях Оби в сентябре-октябре, весной и летом процент особей с пустыми желудками увеличивается. Основные нагульные миграции чира и места его концентрации в Обской губе определяются динамикой гидрологического, гидрохимического режима водоемов и сезонной динамикой численности и биомассы организмов донной фауны в них. Наибольшее наполнение желудочно-кишечных трактов рыб отмечено также в осенний период.

Питается чир и зимой, однако менее активно, чем в другие сезоны года. Это связано не только со значительным снижением температуры воды, но и с ухудшением газового режима водоемов, вплоть до заморных явлений, особенно во второй половине зимы. Так, в уловах чира в январе 2008 г. в Обской губе в районе мыса Каменный 100 % особей оказалось с пустыми желудками.

Для откорма чир выбирает места с илистым или песчано-илистым донным субстратом, где обычно хорошо развиты организмы зообентоса. В период раз-

множения после вымета половых продуктов чир активно поедает икру, как свою, так и других сигающих. В желудке одной особи чира обнаруживается до 1500 икринок.

В пойменных водоемах Нижней Оби спектр питания взрослого чира включает более 40 видов и форм беспозвоночных, среди которых отмечено 25 видов личинок хирономид и 10 видов моллюсков. В июле в желудке одного чира насчитывается до 8 тыс. мелких личинок хирономид или до тысячи, также не большого размера, моллюсков.

В озерно-речной системе р. Хадыта (Южный Ямал), впадающей в Воронковский сор дельты Оби, спектр питания взрослого чира состоит из 11 групп организмов, из которых по удельному весу в пищевом комке доминируют личинки хирономид (в реке — 70 %, в соре — 52 %). Доля моллюсков в речных водах составляет 6 %, в соре — 21 % (при 100 % по частоте встречаемости). Судя по степени наполнения желудочно-кишечных трактов, интенсивность питания чира в весенний период в реке при температуре воды 5–8 °С невысокая — в среднем 0,78 балла, но в условиях сора этот показатель составляет 1,42 балла. Индивидуальные колебания индекса наполнения желудочно-кишечных трактов рыб в реке колеблются от 9,8 до 48,9 %, в соре — от 3,6 до 64,5 %. Низкая интенсивность питания чира весной в реке связана с ее поздним вскрытием (13–15 июня) и в связи с этим — слабым развитием организмов зообентоса. В начале июля при прогреве воды в реке до 10–20 °С степень наполнения желудков рыб увеличилась в среднем до 1,39 балла. При этом доля личинок хирономид сократилась до 30 % по весу, а удельный вес моллюсков возрос в пять раз. Возросла доля и других беспозвоночных, в частности куколок хирономид. В соре в июле увеличилось число особей чира с пустыми желудками, а степень наполнения снизилась до 1,2 балла. Причины этого — существенное обсыхание сора (уровень воды упал на 73 см) и значительный (до 20 °С) прогрев в нем воды.

В осенний период характер питания чира изучался в среднем и верхнем течении р. Хадыта. Из сора и пойменных водоемов, которые к этому времени сильно обмелели, чир в основной своей массе вышел в реку. В сентябре (температура воды 12 °С) степень наполнения желудков рыб из реки сократилась по сравнению с летним периодом на 15 % и составила 1,45 балла. Индекс наполнения желудочно-кишечных трактов у рыб, отловленных до ледостава, колебался от 17 до 288 %. В пищевом комке по весу преобладали моллюски (43 %) и личинки хирономид (35 %). Во время осенних паводков в пище чира встречались дождевые черви (1,8 %). В начале октября, после установления на реке ледяного покрова, средний балл наполнения желудков рыб увеличился до 1,6, а доля особей с пустыми желудками сократилась до 11 %. В пищевом комке перестали встречаться ракообразные, личинки ручейников, пиявки и некоторые другие представители зообентоса, возрос удельный вес личинок хирономид

(70% по весу), уменьшилась роль моллюсков (23%). Индивидуальные колебания индекса наполнения желудков составили 51–235%. В целом, в осенний период характер питания чира по сравнению с весной и летом заметно изменился. Это связано с сезонной перестройкой структуры донных биоценозов и физиологическим состоянием рыб. Следует отметить и тот факт, что чир в любое время года в процессе питания проявляет ту или иную степень избирательности, отдавая предпочтение наиболее многочисленной в данное время и наиболее доступной группе пищевых объектов. Как известно, различия по сезонам года и элективный характер питания в течение всего года характерен и для сиговых, и для всех других рыб бассейна Оби, как, впрочем, и для всех рыб Сибири [Попов, 2007]. В частности, аналогичная приведенной для р. Хадыта динамика питания чира по сезонам года (весной и летом) наблюдалась в реках Таз и Пур.

В питании чира р. Надым по численности преобладают моллюски (51% по частоте встречаемости) и личинки хирономид (45%). В пище молоди часто встречаются кладоцеры. В низовьях Надыма довольно часто (2,2%) вылавливаются гибриды между чиром и сигом-пыжьяном.

Спектр питания взрослого чира в водоемах Юрибея состоит из 11 групп организмов. Основная роль принадлежит личинкам хирономид (82% по частоте встречаемости) и моллюскам (57%). Значительное место в питании рыб занимают листоногие рачки, личинки ручейников и др. насекомых-амфибионтов, гидрофиты.

В р. Танаме сеголетки чира (длиной 35–55 мм) в июле-августе питаются организмами зоопланктона и зообентоса примерно в равном количестве. В состав пищи взрослых особей чира входят организмы зообентоса, икра и молодь рыб, остатки растений. По частоте встречаемости и массе в пищевом комке в июле-августе доминируют личинки хирономид и моллюски. В эти месяцы активность питания рыб так высока, что более половины пищи выходит наружу в полупереваренном виде. В зимний период танамский чир питается, но не очень активно.

Чир — одна из наиболее ценных промысловых рыб на севере Сибири. В бассейне Оби вылов чира, в основном неполовозрелого, в 60-гг. XX в. был перенесен, как и других сиговых, из Обской губы и дельты в низовья Оби, где преимущественно половозрелого чира стали добывать плавными сетями в реке и ставными сетями — в сорах. В результате этих и других мер регулирования запасов чира его уловы стали расти. С 1971 по 1976 г. ежегодно вылавливалось от 5,2 до 9,0 тыс. ц этой рыбы, в период с 1976 по 1980 г. уловы возросли до 12,0 тыс. ц в год. Но в 2001 г. было добыто 7,5, в 2002 г. — 6,1 тыс. ц чира. Восемь поколений чира до 2006 г. имели численность в три и более раз меньше средней многолетней. В целом, по Нижней Оби состояние численности чира может быть оценено как удовлетворительное, чему способствуют многочислен-

ная генерация этого вида 1999 г. рождения и появление в Оби чира тазовского стада.

В бассейне Тазовской губы чир занимает по объему добычи третье место после пеляди и сига-пыжьяна. При этом значительную долю в промысле составляет молодь. Так, зимой 2001–2002 гг. прилов молодежи чира непромысловых размеров составил 98,3 % по весу. В р. Таз промысел чира осуществляется на миграционных путях, в основном в нижнем и среднем течениях реки в период нерестового хода рыбы. Уловы чира в реке колеблются по годам в широких пределах, что связано со сложной возрастной структурой стада и урожайностью отдельных поколений. В период 1998–2004 гг. в р. Таз ежегодно добывалось от 90 до 510 ц чира. Кроме того, в бассейне реки ведется добыча чира местным населением по лицензиям. Прогнозная величина вылова чира в басс. р. Юрибей составляет около 300 ц.

Пелядь обитает в водоемах арктического побережья Евразии — от р. Мезень на западе до р. Колымы на востоке, в Западной Европе и Северной Америке отсутствует. В пределах естественного ареала наиболее многочисленна в басс. р. Обь. В результате проведения акклиматизационных работ пелядь обитает в ряде водоемов европейской части России, стран Западной Европы, Средней Азии и Монголии.

Пелядь имеет конечный рот, но верхняя челюсть несколько выдается над нижней; верхнечелюстная кость заходит за вертикаль переднего края глаза. Сразу же за затылком спина круто поднимается вверх, тело сжато с боков (рис. 17). По сравнению с другими сиговыми чешуя пеляди имеет более темную окраску, на голове и боках разбросаны темные крупные пятнышки, на спинном плавнике много черных точек в несколько рядов. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге у пеляди 46–69, прободенных в боковой линии — 76–102, позвонков — 57–63, пилорических придатков — 70–170. Кариотип: $2n = 70-76/74$, $NF = 96$.

Подвиды у пеляди не выделены, но имеются экологические формы — речная, озерно-речная и типично озерная. В Оби, кроме названных форм, выделяют стада полупроходной пеляди — обское и тазовское.

Пластичность пеляди в морфоэкологическом отношении подтверждается способностью этой рыбы образовывать практически в каждом водоеме локальные популяции с явно выраженными различиями по меристическим и пластическим признакам. В случае изоляции в озерах речная пелядь достаточно быстро приобретает черты типично озерной. Нередко в одном озере встречается пелядь и с нормальным темпом роста, и тугорослая (карликовая). Такие формы известны в озерах Большеземельской тундры и озерах бассейнов сибирских рек. В Средней Оби, в районе нерестилищ сиговых, встречаются стерильные гибриды между пелядью и сигом-пыжьяном, реже — пелядью и муксуном, еще реже — пелядью и нельмой и пелядью и тугуном. Гибриды пе-

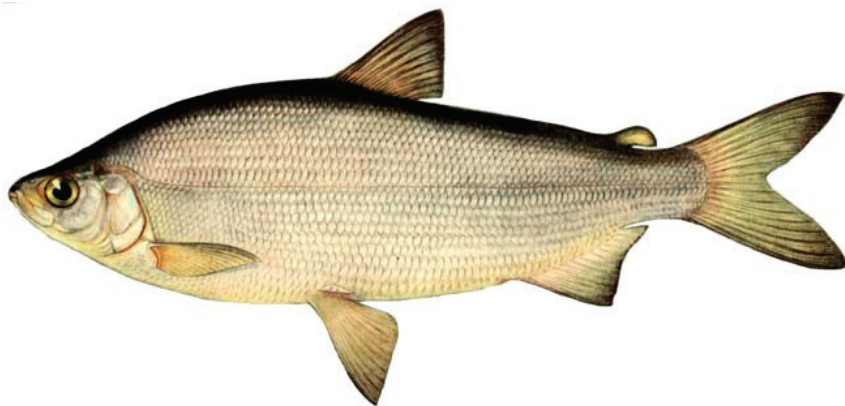


Рис. 17. Пелядь

ляди и чира (пелчир), полученные в искусственных условиях и проявляющие некоторую степень фертильности, в естественных условиях ни в басс. р. Обь, ни в бассейнах других рек Сибири не известны.

Высокая экологическая пластичность пеляди проявляется, в частности, в более раннем половом созревании и более быстром росте особей этого вида в благоприятных условиях водоемов таежной зоны по сравнению с таковыми лесотундры и тундры.

В Сибири пелядь широко распространена в реках и озерах тундровой, лесотундровой и таежной зон. В морские воды обычно не выходит. Полупроходная обская пелядь в недавнем прошлом поднималась вверх по Оби до Камня-на-Оби. Южная граница распространения природных популяций озерно-речной пеляди в бассейне этой реки проходит по 60° с. ш. (до верховьев бассейнов Казыма, Надыма, Пура, Таза), северная — по 70–72° с. ш. Южной границей обитания озерной пеляди в бассейне Оби является р. Тобол, в которую пелядь заходит в небольшом числе на нагул и реже — на нерест. Северной границей является система озер Нейто на Ямале (71° с. ш.). В озерно-речной системе Ямала пелядь представлена главным образом озерной, в меньшей степени — озерно-речной и полупроходной формами. В правобережье Нижней Оби полупроходная, озерно-речная и озерная пелядь обитают в бассейнах рек Надым, Пур, Таз. Есть озерно-речная и озерная пелядь и на Гыданском п-ове.

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

Попытки акклиматизировать обскую пелядь в равнинных солоноватоводных (на отдельных участках до 6–8‰) озерах мезоэвтрофного типа (Долгое,

Горько-Лебедянское, Чаны, Сартлан, Кривое и др.), расположенных на юго-западе Западной Сибири, успехом не увенчались. Выпускаемая в эти водоемы молодь пеляди сравнительно хорошо растет, становится половозрелой, ее гонады внешне развиваются нормально, но вследствие нарушения у большого процента производителей развития гамет (в том числе самцов) только малая часть выметанных яйцеклеток оплодотворяется, а выклюнувшиеся личинки практически полностью погибают. В условиях эксперимента было выявлено, что наиболее жизнеспособными к солености воды до 8‰ являются личинки пеляди в возрасте 5–7 суток, наименее толерантными — в возрасте 1–3 и старше 15 суток.

Миграции полупроходной пеляди в течение года связаны с нагулом, нерестом и зимовкой этой рыбы. Весной, после схода ледового покрова и притока свежей воды, перезимовавшая в средней части Обской губы пелядь выходит в массу в ее южную часть и затем в Нижнюю Обь, где нагуливается в мелководных, хорошо прогреваемых, заиленных водоемах поймы. В этот период стадо пеляди состоит как из неполовозрелых, так и из фертильных, в том числе пропускающих в данном году нерест, особей. Часть молоди пеляди остается на нагул в Обской губе.

В пойменной системе Нижней Оби пелядь нагуливается в зависимости от гидрологического режима в течение 1,5–2,5 месяцев. В этот период температура воды в поверхностном метровом слое колеблется от 17 до 26 °С. При более высоких температурах воды пелядь прекращает кормиться и перемещается на глубокие участки водоемов. В июле-августе на мелководьях южной части Обской губы концентрируется в основном неполовозрелая пелядь (вместе с молодь муксуна и чира).

Осенью неполовозрелая часть стада пеляди скатывается в Обскую и Тазовскую губы на зимовку. Половозрелая пелядь мигрирует на нерест в уральские притоки Оби (Северную Сосьву, Сыню, Войкар, Сось, Щучью), и лишь часть репродуктивного стада поднимается для размножения в Среднюю Обь. Места нереста пеляди и муксуна в Средней Оби в значительной степени совпадают и расположены на отрезке реки между 930–980 км по лоцманской карте. Тазовское стадо обской пеляди нерестится в притоках рек Таз и Пур.

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

Взрослые особи озерной пеляди в летнее время держатся разрозненно на глубоких центральных участках водоема, а осенью концентрируются на нерестилищах вблизи берегов. После нереста пелядь вновь отходит в центральную часть озера на зимовку. Неполовозрелые особи, особенно сеголетки и годовики, чаще всего питаются в прибрежной зоне на участках со слабо развитой водной растительностью. Сильно заросшие макрофитами участки и молодь, и взрослая пелядь избегают. Ранее считалось, что пелядь не совершает миграций из озера в озеро. Однако было выявлено, что на Ямале половозрелая пелядь нередко мигрирует для размножения из крупных озер в меньшие по площади и глубине.

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

В Оби озерная пелядь в 1+ достигает в среднем 21 см длины и 90 г массы, тугорослая — 17 см и 50 г, в 2+ — соответственно 24 и 19 см, 200 и 100 г, в 3+ — полупроходная — 36 см и 600 г, озерная — 28 см и 300 г, озерная тугорослая — 22 см и 100 г, в 5+ — соответственно 40 см и 1000 г, 34 см и 500 г, 34 см длины и 500 г массы.

Высокий темп роста характерен для пеляди, нагуливающейся в условиях хорошо развитой кормовой базы пойменной системе Нижней Оби. Так, у рыб в Ханты-Питлярском соре в 1982–1987 гг. прирост массы тела за период нагула на четвертом году жизни составил 78 г, на пятом — 100, на шестом — 120, на седьмом — 142, на восьмом — 160, на девятом — 180 г.

В озерах Ямала пелядь живет до 10 лет и достигает 50 см длины и 1400 г массы. В возрасте от 1+ до 3+ наибольшие годовые приросты рыб составляют 5 см и 300 г. В разных водоемах этого полуострова размеры пеляди в одних и тех же возрастах заметно отличаются, отражая состояние популяций и кормовой базы. Существенно колеблется рост пеляди в одних и тех же водоемах в разные годы.

В р. Надым озерно-речная пелядь представлена особями от 0+ до 9+, длиной до 45 см и массой до 1300 г. В 1+ размеры рыб равны 17 см и 70 г, в 3+ — 30 см и 350–450 г, в 5+ — 30–39 см и 360–908 г. Темп роста этой формы пеляди в Надыме выше, чем полупроходной и озерной. Например, в оз. Нумто годовые приросты рыб составляют лишь 2,5 см и около 130 г.

В Тазовской губе и р. Таз пелядь в 3+ вырастает в среднем до 200 г, в 4+ — 321, в 6+ — 401, в 7+ — до 439 г. В басс. р. Юрибей (Гыданский п-ов) пелядь в уловах представлена от 2+ до 11+, длиной 21–48 см и массой 98–1 440 г, в р. Танаме — от 4+ до 12+, длиной 310–420 мм и массой 380–1100 г.

Рост пеляди, как и других рыб, прямо или косвенно зависит от условий обитания, прежде всего от степени развития кормовой базы и доступности кормовых организмов. Особенно наглядно это проявляется при выращивании пеляди в мезотрофных высококормных озерах. Например, в озерах Тюменской области сеголетки пеляди к началу зимы достигают 12–17 см длины и 18–75 г массы, двухлетки — соответственно 18–27 и до 288, трехлетки — 24–38 и 200–1100, четырехлетки — 28–40 см длины и 400–1500 г массы. При этом основным кормом пеляди является планктон.

Темп роста и размеры обской пеляди, вселенной в озера Алтае-Саянской горной страны, в первые годы акклиматизации достигали сравнительно высоких значений. Так, в оз. Чагытай рыбы в ноябре в 1+ имели в среднем 725 г массы, в 2+ — 1300, 3+ — 1700, 4+ — 2100, 5+ — 2600 г. Однако через 7–10 лет после начала интродукции рост пеляди и в оз. Чагытай, и в других озерах существенно снизился. В оз. Чагытай с 1967 по 1974 г. масса двухлеток уменьшилась в 8,5 раз, трехлеток — с 1300 г в 1968 г. до 168 г в 1982 г. В оз. Сут-Холь (Саяны) в 1972 г. длина рыб в 2+ равнялась 40 см, в 3+ — 44,5, а в 1985 г. — соответственно 18,7 и 24 см. Аналогичная картина наблюдалась по росту пеляди и в озерах Саян (Чагытай, Чагаколь, Сутхоль) и Алтая (Сарулуколь, Талду-коль).

Говоря о росте пеляди, следует отметить, что возрастная структура ее популяций зависит не только от состояния кормовой базы, но и от степени эксплуатации популяций пеляди промыслом. В случае, если в процессе добычи пеляди селективными орудиями лова (ставными сетями с разным диаметром ячеи) изымаются преимущественно старшевозрастные группы, то доля в популяции этих возрастных групп невелика. Например, это было выявлено в процессе изучения пеляди из озер таежной и тундровой зон Западной Сибири.

Половозрелой пелядь в водоемах Сибири становится раньше других сиговых, имеющих аналогичную продолжительность жизни. Вступление каждого поколения в репродуктивную часть стада растягивается на 3–4 года. Пропуски нереста отмечаются чаще в 5+–6+, т. е. после первого нереста рыб. В благоприятных условиях обитания нерест у пеляди, как правило, ежегодный.

Полупроходная и озерная пелядь в бассейне Оби единично созревает в 2+ и в 6+, в массе — в 3+–5+. Полупроходная пелядь Тазовского стада становится половозрелой на 1–2 года позже обской. В 2001 г. нерестовое стадо пеляди в р. Таз состояло из особей в 5+–11+. Озерно-речная пелядь в р. Надым созревает в 4+, в р. Юрибей — в 5+, в р. Танаме — в 5+ при длине 346 мм.

В озерах тундры Западной Сибири пелядь становится половозрелой, как правило, на несколько лет позже, чем в озерах лесотундры и тайги, и сроки ее созревания растянуты на большее число лет. Массовое созревание пеляди в озерах всех указанных ландшафтно-географических зон происходит при достижении рыбами 19–25 см длины. Самцы созревают на год-два раньше и при меньших размерах, чем самки. Тугорослая (карликовая) озерная пелядь созревает в 2+.

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

В мезотрофных озерах низкогорий Алтае-Саянского нагорья интродуцированная пелядь первого поколения созревала рано — в 1+, в олиготрофных озерах — на год позже, по достижении 850–1000 г массы. Однако по мере сокращения кормовых запасов вследствие их выедания акклиматизантами и замедления темпа роста пелядь стала созревать в озерах обоих типов при меньших размерах (массе 100 г и менее), но в более старшем возрасте.

Нерестится пелядь в реках и озерах Сибири в период с конца сентября по конец января, как правило, при температуре воды 1–2 °С. В верховьях р. Северная Сосьва в период нереста пеляди температура воды в придонном слое составляла 0,2–0,8 °С, содержание кислорода — 4–10 мг/л. Именно температура воды является «стартовым» фактором для начала нереста пеляди. У речных популяций этого вида процесс вымета половых продуктов начинается при температуре воды ниже 5 °С, а «пик» его приходится на период с температурами 1 °С и ниже.

Речная пелядь нерестится в Сибирском регионе раньше озерной и в более сжатые сроки — в конце сентября-октябре, перед ледоставом, в течение 18–30 суток. Озерная пелядь нерестится в ноябре-декабре, иногда по январь включительно, подо льдом. Период икрометания растянут и составляет в целом для нерестового стада пеляди 45–80 суток. Конкретные сроки нереста пеляди варьируют и зависят от условий обитания той или иной популяции. Так, в басс. р. Обь в тундровых озерах Центрального Ямала (Ямбуто, Нейто) пелядь нерестится в сентябре-октябре при температуре воды у поверхности 2,5–0,2 °С, в озерах Гыданского п-ова — во второй половине ноября, подо льдом, при температуре воды 0,8–1 °С. Начало нереста пеляди в одном из притоков р. Таз наблюдалось 2 октября. Озерно-речная пелядь в Танаме начинает нереститься в конце октября-начале ноября, через месяц после ледостава. В материковых озерах этого бассейна пелядь приступает к нересту позднее — в середине ноября. В р. Танаме нерест пеляди проходит на песчаных и песчано-галечных грунтах на глубине 2–4 м, при температуре воды немногим выше 0 °С. Впервые нере-

стящиеся особи приступают к нересту несколько позднее, чем повторно нерестящиеся. Несмотря на то, что общая продолжительность нереста пеляди составляет 3 и более месяца, основная масса (65–75 %) производителей той или иной популяции выметывает икру в течение 12–15 суток. В случае, если нерестовое стадо состоит из генетически разнородных групп, может наблюдаться эффект нескольких максимумов нереста.

В качестве нерестового субстрата речная пелядь использует песчаный, песчано-галечный либо каменистый грунт на глубине 1,2–4 м, озерно-речная и озерная пелядь — в разной степени заиленный песок с остатками растительности. В реках на участках нереста пеляди скорость течения не превышает 2–2,5 км/ч. В реках и озерах мелкая (1,3–1,5 мм в диаметре), желтоватого цвета икра пеляди размещается на грунте весьма неравномерно — от 1 до 200 и более икринок на 1 м² площади дна. Икринки обладают слабой клейкостью, что позволяет им удерживаться на поверхности нерестового субстрата.

Плодовитость пеляди как вида в целом намного больше, чем у других сиговых. В водоемах Сибири ИАП пеляди колеблется в зависимости от размеров и физиологического состояния самок от 3 до 300 тыс. икринок. У полупроходной пеляди из Оби плодовитость составляет 19–63 тыс. икринок, у озерной пеляди — 3–138 тыс. икринок. При этом коэффициент корреляции ИАП с длиной и массой тела самок равен в среднем около 0,8, с возрастом — 0,3–0,4.

У пеляди из озер Ямала ИАП колеблется от 13,8 до 138,4, в среднем по всем репродуктивным возрастам составляя 72,4 тыс. икринок. Озерно-речная пелядь в басс. р. Надым выметывает от 48,6 до 112, в среднем 67,4 тыс. икринок, в басс. р. Юрибей (Гыданский п-ов) — от 30 до 63,5, в среднем 43 тыс. икринок, в р. Танаме — 19,2–62,2, в среднем 46 тыс. икринок. Плодовитость пеляди, вселенной в озера Алтае-Саянской горной страны, в первые годы акклиматизации была высокой. В среднегорном мезотрофном оз. Чагытай у рыб в 2+ при средней массе 540 г ИАП равнялась 36,6 тыс. икринок, в высокогорном олиготрофном оз. Сутхоль у рыб в 3+ при средней массе 1570 г — 107,7 тыс. икринок. Через 8–11 лет после вселения плодовитость пеляди в этих водоемах, как и темп роста, существенно снизились. В оз. Чагытай через 9 лет после интродукции плодовитость рыб в 3+ уменьшилась в 8 раз, в 4+ — в 5, в 5+ — в 3 раза. В высокогорном олиготрофном оз. Сарулуколь (Алтай) через 6 лет после вселения ИАП у местных генераций рыб в возрасте 2+ понизилась более чем в 6 раз — с 53 до 8,8 тыс. икринок.

В период инкубации икра пеляди довольно устойчива к дефициту кислорода, порог содержания которого для этой рыбы находится в пределах 1,35–2,28 мг/л. Нередко отложенные в условиях озер на слабопроточных участках икринки покрываются тонким слоем ила, но, тем не менее, в массе не гибнут. Во многих типично пеляжьих, сравнительно мелководных (2–3 м) озерах в таежной, лесотундровой и тундровой зонах Сибири, промерзающих к концу зимнего перио-

да почти до дна, икра пеляди также развивается нормально. Однако в случае полного промерзания водоема или весенних подвижек ледового покрова под действием ветров происходит полная гибель кладок икры пеляди (и других осенне-зимне-нерестящихся рыб). Например, такое явление отмечено в озерах басс. р. Индигирка.

В условиях натурного эксперимента выявлено, что период развития оплодотворенной икры пеляди длится от 80 до 123 суток, при этом основная масса личинок вылупляется на 110–116-е сутки после оплодотворения, «набрав» 330–348 градусо-дней. Оптимальной для инкубации икры пеляди является температура воды в диапазоне 2–5 °С; температура в 7–8 °С составляет верхний порог нормального развития, температура в 10–11 °С — сублетальна, в 14–20 °С — летальна.

Первый этап личиночного развития пеляди — эндогенного питания — длится 21 сутки при температуре воды 1 °С, 13 суток — 2°, 11 суток — 3°, 8 суток — 4°, 6 суток — 5°, 5 суток — при 6 °С. При температуре 1 °С личинки заканчивают первый этап развития и полностью переходят на экзогенное питание в возрасте 39 суток, при 2° — 31, при 3° — 27, при 4° — 24, при 5° — 17, при 6 °С — в возрасте 15 суток. Личинки пеляди, как и взрослые особи, относятся к наиболее теплолюбивым из сиговых рыб. Верхняя пороговая температура для только что выклюнувшихся эмбрионов пеляди составляет 25°, для личинок на I и II стадиях развития — 26,5°, на последующих — 27,5°, при переходе на стадию малька — 28,2 °С. Влияние температурного фактора на личинок тесно связано с характером их питания — если пищевой рацион состоит из зоопланктона, то повышение температуры воды более 17 °С отрицательно сказывается на жизнедеятельности личинок. Также отмечено, что на первом этапе развития личинки пеляди обнаруживают положительный фототаксис, на втором-третьем этапах — отрицательный.

Сравнительно хорошо изучено питание пеляди. Личинки пеляди в водоемах Оби переходят на экзогенное питание еще до окончательного рассасывания желточного мешка, но только при условии повышения температуры воды как минимум до 6 °С. Основу рациона личинок составляют науплии копепод, молодь кладоцер, коловратки и мелкие (< 2 мм) личинки насекомых; до 5% личинок начинают питаться еще во время ската с мест выклева.

Рацион питания взрослой пеляди в водоемах Сибири, в том числе в тех, в которых эта рыба акклиматизирована, состоит из широкого спектра организмов: зоо- и фитопланктона, зообентоса и нектобентоса, попавших в воду воздушных насекомых, перифитона, гидрофитов, икры рыб. Пелядь в гораздо большей степени, чем другие сиговые, приспособлена к питанию в прибрежной мелководной зоне пойменных водоемов. В северных водоемах эта рыба является главным, а в некоторых случаях единственным потребителем обильного корма на заливных участках поймы. В годовом цикле питания для пеляди

более, чем для других сиговых рыб, важен период летнего нагула, за 2–3 месяца которого она заметно увеличивает свои размеры, массу и упитанность. Питается пелядь и в зимний период, хотя и менее интенсивно, чем в период открытой воды. Не питается или слабо питается в период нереста.

Полупроходная обская пелядь летом питается в сорах поймы нижнего течения Оби и в низовьях впадающих в нее уральских притоков. В это время наибольший удельный вес в пище пеляди принадлежит эстерии — рачку из группы листоногих, обитающему в придонном слое воды и развивающемуся летом в громадном количестве. Второе место в питании пеляди принадлежит ветвистоусым и веслоногим рачкам. В отдельных случаях к этой пище примешиваются организмы бентоса — личинки хирономид, ручейников, моллюски. Во второй половине лета питание рыб сокращается, что связано с выходом пеляди из соров из-за падения уровня воды. Во время подъема к нерестилищам пелядь почти не питается.

Озерная пелядь в большинстве водоемов ареала питается преимущественно организмами зоопланктона и в меньшей степени — водорослями. В оз. Ендырь (бассейн Оби) в пище взрослой пеляди в июле преобладают босмины, в августе — хидорус, в сентябре — босмины и дафнии. Летом молодь питается хидорусом, развивающимся в это время в количестве до 380 тыс. экз./м³. По мере снижения в озере температуры воды и численности зоопланктона активность питания и взрослой пеляди, и ее молоди постепенно угасает, падая в ноябре-январе почти до нуля. Однако в большинстве водоемов, особенно на юге ареала, пелядь сравнительно активно питается и подо льдом. В целом, в озерах басс. р. Обь, как таежных, так и тундровых, в составе пищи пеляди ведущую роль из зоопланктона играют кладоцеры, за которыми следуют копеподы и коловратки. Нередко ветвистоусые рачки преобладают в питании пеляди даже в тех озерах, где в составе зоопланктона доминируют веслоногие рачки. Организмы зообентоса в желудках пеляди из озер обского бассейна встречаются редко и в небольшом количестве. Однако в реках севера Сибири, в том числе в реках субарктической зоны Западной Сибири, взрослая пелядь в значительной степени потребляет и организмы зообентоса. Связано это с весьма низким развитием в северных реках зоопланктона. По этой же причине нередко в желудках пеляди из водоемов Субарктики обнаруживаются небольших размеров рыбы, а также остатки гидрофитов.

В отличие от водоемов естественного ареала, в озерах Алтае-Саянского нагорья пелядь-вселенец питается зоопланктоном лишь в первые годы жизни, переходя затем на питание преимущественно зообентосом. Например, в оз. Чагытай через 8 лет после вселения в него пеляди биомасса зоопланктона снизилась в 6 раз в результате его выедания многочисленными поколениями этой рыбы. В последующие годы, вплоть до настоящего времени, основной прирост пеляди в озере обеспечивается за счет потребления рыбами организ-

мов нектобентоса (гаммарусы) и зообентоса — личинок хирономид и поденок. В большинстве озер Горного Алтая, в которые была вселена пелядь, биомасса зоопланктона через 5–7 лет снизилась в 8–10 раз. Это явилось причиной перехода пеляди на питание в основном бокоплавами и хирономидами. Нередко в этих озерах пелядь активно питается в июле-августе, подобно хариусу, воздушными насекомыми, выпрыгивая из воды.

Пелядь — ценная промысловая рыба, ежегодные уловы которой только в басс. р. Обь составляли до 1954 г. 35,0 тыс. ц, или около 6 % от вылова всех сиговых рыб в водоемах Сибири. С 1976 по 1980 г. вылов пеляди в бассейне этой реки возрос до 50,0 тыс. ц в год. В настоящее время ежегодно вылавливается менее одной трети этой величины: в 2001 г. — 12,2, в 2002 г. — 12,4 тыс. ц. В то же время в последние годы отмечается старение популяций и недоиспользование промысловых запасов обской пеляди, в нерестовых стадах которой преобладают особи в 6+–7+, а продолжительность жизни рыб возрастает до 13+. Общая численность популяции речной пеляди снизилась в басс. р. Обь за последние 15 лет примерно в три-четыре раза. Рост численности речного стада этого вида возможен только в случае появления двух высокоурожайных поколений подряд численностью по 3–5 млн личинок каждая.

В озерах таежной зоны Западной Сибири ежегодная добыча пеляди составляет от 1 до 15 кг/га, в водоемах тундры (Ямала и Гыдана) — 0,076–1,22 кг/га.

Сибирская ряпушка распространена от р. Кара на западе до рек бассейна Берингова моря на востоке. В период открытой воды ряпушка встречается в проливе Югорский Шар, обитает в оз. Песчаное на о-ве Колгуев, в Карской губе. Для этого вида рыб характерны следующие меристические и пластические признаки. Жаберных тычинок — 35–56, прободенных чешуй в боковой линии — 62–111, позвонков — 56–65, пилорических придатков — 57–102. Кариотип: $2n = 80$, $NF = 98–100$. Рот у ряпушки верхний. Нижняя челюсть заметно выступает вперед и вверх. По сравнению с европейской ряпушкой спинной плавник сдвинут вперед. Окраска спинки от коричневой до оливково-зеленой, бока и брюшко серебристые. У мигрирующих форм часто имеются темные точки на затылке, спинном и жировом плавниках. Парные плавники у таких форм часто темнее, чем у немигрирующих. Тело вытянутое, сельдеобразное (рис. 18). Размеры особей мигрирующих форм ряпушки достигают 42 см длины и 800–1000 г массы, жилые формы редко бывают крупнее 23 см. Несмотря на высокую степень морфологической и экологической изменчивости, сибирская ряпушка четко выраженных подвидов не образует. Известны полупроходная (мигрирующая) и туводные формы: речная, озерно-речная и озерная.

В бассейне Оби известно наиболее крупное стадо полупроходной ряпушки, которое, в свою очередь, слагается из трех более или менее автономно существующих популяций: новопортовской, щучьереченской и мессояхинской. Жизненный цикл новопортовской ряпушки проходит в южной и сред-

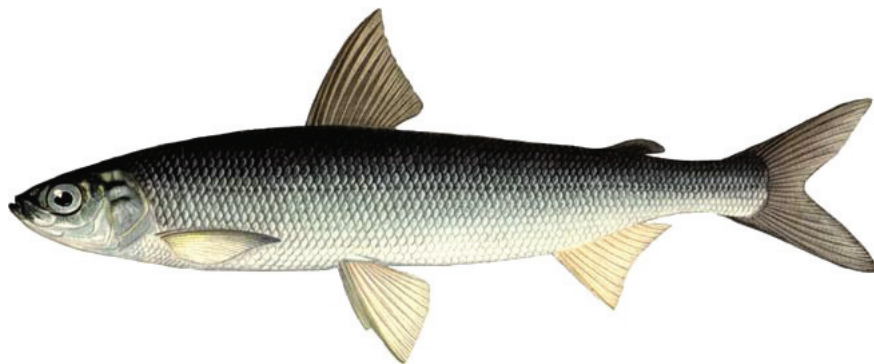


Рис. 18. Сибирская ряпушка

ней частях Обской губы, где она нагуливается и нерестится. Ряпушка щучьереченской популяции кормится в средней и южной частях Обской губы, а на нерест поднимается в уральские притоки Нижней Оби, преимущественно в р. Щучья. Из всех уральских притоков эта река имеет оптимальные гидрологические условия для воспроизводства рассматриваемого вида рыб. Ежегодно в р. Щучью поднимается нерестовое стадо ряпушки численностью 12–34 млн экз.

Отнерестившись в притоках Нижней Оби, ряпушка возвращается в Обскую и Тазовскую губы и вместе с неполовозрелыми особями начинает движение в район зимовки. Во время этой миграции ряпушка активно питается, главным образом копеподами, амфиподами и мизидами.

Летом в средней части Обской губы ряпушка встречается только у берегов, зимой она расходится по всей южной половине этой части губы. Здесь находится главное место ее зимовки. В северной части Обской губы и в проливе Малыгина она встречается только летом и ранней осенью, преимущественно на приустьевых участках тундровых рек. В период зимовки в средней части Обской губы происходит смешение ряпушки локальных популяций. По некоторым сведениям, в северной части Обской губы нагуливается ряпушка новопортовской популяции, но на нерест она мигрирует в Ыданский залив.

Мессояхинская ряпушка в большей степени связана с Тазовской губой, в Обской губе нагуливается лишь часть этой популяции. В Тазовской губе ряпушка является одним из наиболее многочисленных видов рыб из сиговых. В течение всего летнего периода она встречается здесь повсеместно.

В озерно-речных системах Ямала ряпушка представлена полупроходной, озерно-речной и озерной формами. Жизненный цикл озерной ряпушки проходит в озерах. Полупроходная ряпушка нагуливается в озерах и протоках низовьев рек, с понижением уровня воды уходит в реки. В середине августа производители начинают подниматься вверх по течению к местам нереста, неполовозрелые особи концентрируются в дельтах рек.

В р. Надыме ряпушка встречается крайне редко в низовьях реки, а в р. Таз она фактически отсутствует. Как было отмечено в гл. 2, в Гыданском заливе обитает локальное стадо полупроходной ряпушки, заселяющее южную половину залива и заходящее на нерест во впадающие в него реки. Многочисленная полупроходная ряпушка и в Енисейском заливе. На нерест «туруханская» форма этой ряпушки поднимается вверх по Енисею на расстояние 1285 км от устья реки. «Карское» стадо ряпушки заходит для размножения на расстояние в 100–150 км от мест нагула в реки восточного побережья Гыданского п-ова, в основном — в р. Танаму. Заходит она сюда в период с начала августа до начала сентября. Миграция начинается при температуре воды в Енисейском заливе 6,5–7,0 °С. После нереста в Танаме ряпушка скатывается в залив в течение всей зимы, задерживаясь в местах скопления амфипод. Личинки ряпушки выклеваются из икринок весной и сносятся паводком в дельту Енисея. Часть личинок остается в Танаме, где они вырастают до репродуктивного возраста. Остается в этой реке и небольшая часть взрослой ряпушки. Впоследствии и оставшаяся в реке, и вновь пришедшая на нерест из залива ряпушки встречаются на нерестилищах и образуют смешанную популяцию.

Предельный возраст сибирской ряпушки — 11–13 лет. Мигрирующие (полупроходные) формы достигают 42–49 см длины и 800–1300 г массы, туводные формы гораздо мельче — до 25 см и 160 г. В низовьях Оби, в р. Мессо, ряпушка в 3+ имела 21–24 см длины, в 4+ — 23–26, в 5+ — 25–28, в 6+ — 27–30, в 7+ — 30–31 см. В р. Юрибей (Гыданский п-ов) размеры озерно-речной ряпушки в 1+–9+ равнялись 14–35 см длины и 30–550 г массы. В Танаме полупроходная (карская) ряпушка представлена в уловах особями от 0+–9+; в 1+ рыбы имеют в среднем 15,5 см длины и 35 г массы, в 3+ — соответственно 20 и 65, в 6+ — 27 и 151, в 9+ — 35 см длины и 294 г массы. В первые годы жизни темп линейного роста танамской ряпушки превосходит весовой, но на четвертом году жизни темп весового роста обгоняет линейный и всю последующую жизнь значительно превышает его. Темп весового роста увеличивается за три года до наступления половой зрелости рыб.

Темп роста сибирской ряпушки сильно колеблется по годам. Это связано с изменениями уровня и температуры воды, что, в свою очередь, определяет условия питания рыб. В годы, когда уровень рек выше, площадь залитой поймы и сумма температур воды больше, рост ряпушки улучшается. Анализ данных по росту ряпушки из низовьев Лены и побережья моря Лаптевых из уловов 1961–1965 гг. позволил выявить, что в зимний период рост этого вида рыб весьма замедлен, а с ноября по январь включительно он отсутствует вообще. Наиболее активный прирост длины и массы тела у ряпушки этого региона наблюдается лишь один месяц в году — в июле, менее активный — в августе и сентябре, слабый — в октябре. У части рыб прирост отсутствует в начале нерестового хода в конце июля — начале августа.

Сибирская ряпушка относится к раннесозревающим сиговым рыбам. В Оби она становится половозрелой в массе в 3+–4+, в р. Мордыяхе (Западный Ямал) — в 4+–5+, в р. Юрибей (Гыданский п-ов) — в 4+, заходящая из Енисея в Танаму — в 5+–6+.

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

В Оби нерест ряпушки происходит с конца сентября до начала ноября, в р. Юрибей (Гыданский п-ов) — с конца сентября до середины октября, икра откладывается на песчаные грунты на глубине 2–8 м. Ряпушка карского стада нерестится в Танаме обычно в течение второй половины сентября при температуре воды ниже 4 °С. В 1968 г. нерест отмечен в конце сентября — начале октября, в 1975 г. — в первых числах октября, перед ледоставом, при температуре воды 1,5 °С. Икра выметывается на участках реки с песчаными и илисто-песчаными грунтами и глубинами от 1,5 до 6 м.

Благоприятные условия для размножения (в том числе отсутствие заморных явлений) находит ряпушка в левобережных уральских притоках нижней Оби — реках Щучья, Войкар, Сыня, Северная Сосьва. В 2004 г. нерест ряпушки в р. Войкар наблюдался в конце сентября, в 2005 г. — в более поздние сроки из-за высокого уровня воды в соровой системе. В эти годы основу нерестового стада составляли особи в 5+–6+.

Плодовитость сибирской ряпушки колеблется в зависимости от возраста и размеров рыб от 2 до 110 тыс. икринок. В басс. р. Обь у полупроходной ряпушки из Карской губы ИАП составляет 6–24 тыс. икринок, в среднем — 11, из низовьев Оби — 4–20, в среднем — 10 тыс. икринок. В р. Юрибей (Гыданский п-ов) полупроходная ряпушка выметывает в среднем 15,8 тыс. икринок. В Танаме в 1966 г. плодовитость карской ряпушки равнялась 4,5–32,1, в среднем — 16 тыс. икринок, в 1973 г. — 5,5–24,8, в среднем — 12,8, в 1975 г. — 4,1–12,1, в среднем — 10 тыс. икринок.

Икра у сибирской ряпушки мелкая, около миллиметра диаметром, инкубационный период длится 220–240 суток. Выклев личинок совпадает с ледоходом или происходит сразу после него. Например, в Тазовской губе это наблюдает-

ся в конце мая. Длина выклюнувшихся личинок составляет 7–10 мм при массе 2,7–3,4 г. Мальковый этап наступает через 36–40 суток после выклева при длине рыб 21–25 мм. В условиях Танама продолжительность эмбрионального периода у карской формы енисейской ряпушки составляет 273–283 суток, выклев личинок приурочен к распалению ледового покрова. К концу первого лета жизни сеголетки вырастают в среднем до 10,5 мм и 5,4 г.

Питается полупроходная ряпушка на местах нагула на открытых пространствах губ и заливов преимущественно организмами зоопланктона, но заметный удельный вес в рационе рыб составляют и придонные, и донные беспозвоночные животные. Крупные особи ряпушки, помимо беспозвоночных животных, поедают молодь рыб, в частности четырехрогого бычка.

В июне — начале июля 1983 (средневодного) и 1984 (маловодного) гг. в водоемах придельтового и дельтового участков Оби личинки ряпушки на III (экзогенное питание) и IV (формирование плавников) этапах развития питались мелкими планктонными организмами (коловратки, молодь копепод и кладоцер), длина тела которых не превышала 0,6 мм. Главная пища «ранних» личинок ряпушки — науплии и копеподиты циклопид с длиной тела 0,15–0,35 мм. В маловодные годы условия нагула более благоприятные, в результате чего индекс наполнения кишечника выше, а процент особей личинок с пустым кишечником ниже, чем в многоводные годы.

В незаморной зоне Обской губы на местах промысла ряпушка в зимние месяцы активно питается, потребляя преимущественно амфипод *Pontoporeia affinis*, а также реликтовых ракообразных *Limnocalanus macrurus* и *Mysis relicta*. В декабре-январе 2002–2004 гг. на местах зимнего промысла ряпушки в районе пос. Яптик-Сале у рыб не было обнаружено ни одного пустого пищеварительного тракта, а степень их наполнения была высокой — 4–5 баллов. У 4% особей ряпушки (и 14% муксуна) был обнаружен представитель зоопланктона — реликтовый рачок *Limnocalanus macrurus*. Количество рачков в одном желудке рыб достигало 275 экз., но его доля в пищевом комке по массе была крайне мала в связи с небольшими размерами этого представителя нектобентоса, а также в связи с тем, что *Limnocalanus macrurus* в зимний период в средней и северной частях губы малочислен (в среднем 102 экз./м³ и 0,97 мг/м³). Реликтовая мизиды *Mysis relicta* встречалась в питании ряпушки редко, по 1–2 экз. в желудке. Мизиды не образуют в зимний период массовых скоплений в Обской губе, их численность в районе пос. Яптик-Сале составляла 13 экз./м², а биомасса — 0,02–0,04 г/м².

В заморной зоне Обской губы ряпушка в подледный период (декабрь-май) практически не питается: в желудочно-кишечных трактах рыб, пойманных в створе мыс Каменный — мыс Парусный, лишь в одном случае обнаружены ветвистоусые рачки. В сентябре в этом же районе губы ряпушка питается активно (индекс наполнения до 152‰).

В Тазовской губе спектр питания ряпушки включает 22 вида кормовых организмов, в том числе кладоцер, копепод, личинок хирономид, симулиид и др. В начале августа 1987 г. изучался характер питания половозрелой ряпушки в течение суток. Преобладающую часть суточного рациона рыб составляли личинки и куколки хирономид, имаго мошки — 71 % по весу. На долю ракообразных планктона (кладоцеры и копеподы) приходилось 27,4 %. Утром (в 9 час. 30 мин.) индекс наполнения желудков рыб составлял 10 %, в пищевом комке преобладали куколки хирономид (71,5 %), ракообразные (18,5 %), воздушные насекомые (9,5 %). В желудочно-кишечных трактах ряпушки, выловленной в 13 час. 30 мин., состав пищи изменился незначительно, общий индекс наполнения возрос до 18 %. В 17 час. 30 мин. доля ракообразных планктона и куколок хирономид снизилась, а доля воздушных насекомых возросла (до 56 %), индекс наполнения составил 15 %. К 21 час. 30 мин. индекс наполнения незначительно повысился и составил 19 %. Основной пищей ряпушки вновь стали куколки хирономид (68,8 %), возросла роль ракообразных (12,1 %), снизилась — воздушных насекомых (10,6 %). В ночное время наблюдалась наибольшая активность питания ряпушки — индекс наполнения желудков составил 27 %, особи с пустыми желудками отсутствовали. Основу пищевого комка, как и прежде, составляли куколки хирономид (61,6 %), в три раза увеличилось значение ракообразных (35,4 %), до минимума снизилась роль воздушных насекомых (2 %). В 5 час. 30 мин. индекс наполнения желудков рыб был минимальный — 5 %, доля пустых желудков оказалась наибольшей в течение суток (40 %), качественный состав пищи изменился незначительно. Таким образом, состав пищи ряпушки на протяжении суток был сравнительно однородным, основу его составляли куколки хирономид, ракообразные, воздушные насекомые. Интенсивность потребления ряпушкой корма в течение суток почти равномерная, однако можно выделить период с максимальной (1 час. 30 мин.) и минимальной (5 час. 30 мин.) пищевой активностью. Средний индекс наполнения желудков в часы с минимальной активностью питания равнялся 5 %, в часы с наибольшей активностью — 27 %. Суточные изменения в составе пищи и интенсивности питания ряпушки связаны с соответствующей динамикой доступности кормовых объектов и суточным ритмом питания самих рыб.

В р. Юрибей (Гыданский п-ов) мальки ряпушки летом питаются преимущественно босминами и коловратками, взрослые рыбы — копеподами (преобладают), кладоцерами, мизидами, личинками хирономид и моллюсками. Карская ряпушка во время подъема в Танаму питается почти исключительно амфиподами; у отдельных особей обнаружены остатки рыб (ельца и ерша).

По абсолютной численности и удельному весу (47–50 %) в промысловых уловах сибирская ряпушка занимает среди сиговых рыб Сибири первое место. В начале 1960-х гг. ежегодный вылов ее в реках этого региона составлял

40–80 тыс. ц, или 60–80 млн экз. В басс. р. Обь с 1971 по 1974 г. ежегодно вылавливалось в среднем 16,8, с 1976 по 1980 г. — 37,0 тыс. ц ряпушки. Промысел базируется на использовании запасов популяций ряпушки Обской и Тазовской губ, Нижней Оби и ее притоков (в основном р. Щучья). В р. Юрибей (Гыданский п-ов) возможный ежегодный вылов ряпушки в конце XX в. оценивался в 1200 ц. В р. Танама в этот же период ежегодно добывалось от 300 до 700 ц, в среднем 430 ц ряпушки (38,5% годового улова всех видов рыб в бассейне реки). Основной лов ряпушки в Танама велся и ведется в настоящее время во время подъема ее на нерест — в сентябре. В течение этого месяца вылавливается около 90% общегодового улова ряпушки. Добыча ряпушки ведется мелкочаеистыми сетями, в связи с чем наблюдается прилов значительного количества молоди сиговых и нельмы.

В настоящее время промысловые запасы ряпушки в басс. р. Обь находятся в удовлетворительном состоянии, однако уровень вылова ряпушки сравнительно невысокий — в 2002 г. добыто 12,4 тыс. ц.

Нельма — крупная рыба с большим конечно-верхним ртом (рис. 19). Нижняя челюсть выдается вперед и спереди круто загибается вверх, в виде «зуба» входит в выемку верхней челюсти. На челюстях, сошнике и языке имеются мелкие зубы. Носовое отверстие поделено двумя перегородками. Тело прогонистое, сжатое с боков. Чешуя крупная, циклоидная. Окраска тела на спине — от темно-зеленой до светло-коричневой, на брюхе и боках серебристая [Решетников, 1980]. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге 17–27, число прободенных чешуй в боковой линии — 66–71, позвонков — 66–71, пилорических придатков — 88–239. Кариотип: $2n = 74-76$, $NF = 98$.

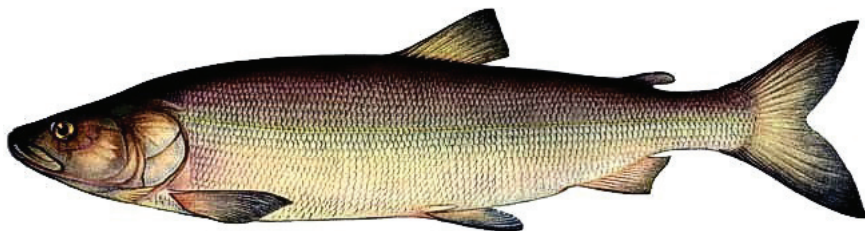


Рис. 19. Нельма

Выделяют два подвида нельмы. В бассейне Каспийского моря она рассматривается как белорыбца *S. leucichthys leucichtys* (Güldenstädt), в реках, впадающих в Северный Ледовитый океан, в том числе реках Америки, — как нельма *S. l. nelma* (Pallas, 1773). Морфологические отличия между этими подвидами незначительные и проявляются лишь по некоторым остеологическим признакам.

Нельма населяет все реки Северного Ледовитого океана. В пределах России — от Белого моря до Анадыря. В водоемах Северной Америки нельма известна из рек Кускоквям, Юкон, Теслин, Ноатак, Колвилл, Маккензи, Андерсон.

Нельма — полупроходная рыба, нагуливающаяся в низовьях сибирских рек. Являясь экологически пластичным видом, при определенных условиях нельма образует в некоторых реках и локальные стада. В период размножения, нагула и во время миграций происходит в разной степени смешивание стад нельмы разных популяций и форм.

В басс. р. Обь нельма обитает на всем протяжении реки — от губы до истоков, а также в Иртыше, включая Черный Иртыш, в Тоболе. Северной границей распространения нельмы в Обской губе является устье р. Тамбей по западному берегу и о. Шокальского — по восточному. Севернее этих пунктов, где воды уже значительно осолонены, нельма отсутствует. В Обской губе встречаются в небольшом числе преимущественно неполовозрелые особи этой рыбы. Известна нельма в реках и проточных озерах восточного Ямала. В первой трети XX в. нельма встречалась практически во всех глубоких проточных озерах этой части полуострова, но в настоящее время ареал нельмы стал уже, а численность — ниже. В водоемах западного Ямала нельма отсутствует.

В Надым на нагул из Обской губы заходит только молодь (0+–5+) нельмы. Широко распространена, но малочисленна нельма в р. Юрибей (Гыданский п-ов), куда с началом половодья она заходит на нагул из Гыданского залива. Также в небольшом числе заходят на нагул неполовозрелые особи нельмы в наиболее крупные реки (преимущественно в Танаму) восточного Гыдана.

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

До сооружения плотины Новосибирской ГЭС основные нерестилища обской нельмы были расположены в верховьях Оби — реках Бия, Катунь и Чарыш, еще раньше, в начале XX в., — в р. **Томь (выше Новокузнецка)** и ее притоках (Кондома, Бачата, Мрассу). С 1936 г. заход нельмы в Томь прекратился из-за интенсивного загрязнения реки сточными водами Кузбасса. Перестала заходить нельма на нерест и в левые притоки Нижней Оби — реки Сев. Сосьва и Тобол (включая его притоки) в связи с их загрязнением и другими негатив-

ными формами антропогенного воздействия. В настоящее время нельма нерестится преимущественно в правых притоках Оби — Чулыме и Кети перед ледоставом (в октябре), при температуре воды 8,5–4,5 °С. Отмечен факт размножения небольшого числа нельмы в низовьях Тобола.

В Оби в уловах встречаются особи нельмы до 20+, длиной до 150 см и массой до 20 кг. В первой половине XX в. в низовьях реки сеголетки нельмы имели 13 см длины и 30 г массы, рыбы в 2+ — 35 см и 120 г, в 4+ — 42 и 820, в 6+ — 56 и 1700, в 8+ — 71 и 3700, в 10+ — 85 и 8400, в 12+ — 92 и 9200, в 15+ — 100 см длины и 12 300 г массы. В уловах последних лет XX в. **максимальный отмеченный** возраст обской нельмы равен 22+. Средний годовой прирост массы тела у рыб в возрасте от 4+ до 6+ составляет 425 г, от 6+ до 12+ — 925 г, от 12+ до 18+ — 635 г. В Надыме в уловах встречается молодь нельмы в 0+–5+, 9–53 см длины и 15–1575 г массы, в Юрибее (Гыданский п-ов) — до 12+ и до 87 см длиной. В уловах из Танамы преобладают особи нельмы в 2+–7+, отдельные экземпляры в 14+ имеют длину 840 мм и массу 14 000 г.

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

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

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

тенсивно нельма питается в Средней и Нижней Оби зимой, весной активность нагула снижается, а летом вновь повышается, особенно у молодежи.

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

В Оби до сих пор обитает самое многочисленное стадо нельмы. В первые десятилетия XX в. в бассейне реки (включая Иртыш) ежегодно добывалось в среднем около 5,0 тыс. ц этой рыбы, максимум вылова наблюдался в 1935 г. — 8,0 тыс. ц. С 1951 по 1960 г. в Обской губе и дельте вылавливалось в среднем 1,6 тыс. ц, в 1976–1985 гг. — 1,1 тыс. ц нельмы в год. В течение последних десятилетий в бассейне Оби ежегодно изымается (промысловым и любительским ловом) 2,0–3,0 тыс. ц нельмы. При этом интенсивность вылова продолжает возрастать, а численность популяций нельмы — сокращаться. В 2001 г. в Оби было добыто (без учета любительского лова) 0,384 тыс. ц, в 2002 г. — 0,962, в 2004 г. — немногим более 1 тыс. ц этой рыбы. В озерно-речной системе Ямала и Гыдана нельма играет в промысловых уловах незначительную роль в связи с ее малочисленностью.

Азиатская зубатая корюшка, или зубатка, является в Сибири единственным представителем рода *Osmerus* из семейства Osmeridae — корюшковые. Другой представитель этого семейства — малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Pallas, 1811) — населяет азиатское побережье Тихого океана и восточную часть Ледовитого. В бассейне Оби и Енисея малоротая корюшка отсутствует.

Ареал азиатской корюшки включает побережье Северного Ледовитого океана от заливов Белого моря на западе до Чукотки на востоке. В Тихом океане зубатка распространена от Берингова пролива вдоль азиатских берегов на юг до п-ова Корея и Японии (о-в Хоккайдо). Есть на Камчатке, Курильских островах, в Амуре. Заходит в реки и лагуны Сахалина на нерест и нагул.

Тело у азиатской зубатой корюшки удлинненное, глаза небольшие, их диаметр составляет 15 % от длины головы. Жировой плавник несколько смещен вперед от хвостового стебля. Нижняя челюсть заметно выдается вперед. Верхнечелюстная кость заходит за вертикаль заднего края глаза (рис. 20). Чешуя крупная, легко спадающая. Жаберных тычинок 25–36, прободенных чешуй в боковой линии — 65–120, из них прободенных — 13–28, позвонков — 63–69, пилорических придатков — 4–7. Кариотип не изучен. Выделено 3 подвида, из которых в водах России, включая Сибирь, обитает только один — *Osmerus mordax dentex* (Steindachner, 1870) — азиатская корюшка, или огуречник («зубатка»).

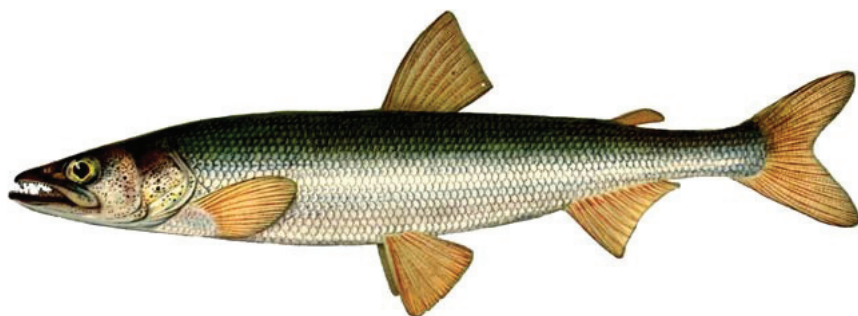


Рис. 20. Азиатская зубатая корюшка

В бассейне Оби азиатская корюшка обитает в Обской и Тазовской губах. На нерест заходит в реки и имеющие с ними связь озера. Изредка встречается в р. Надым. В реки Гыданского п-ова, в том числе Юрибей и Танаму, заходит в небольшом числе из Гыданского и Енисейского заливов соответственно только на нагул (Гыданский п-ов).

Обская популяция азиатской корюшки, живущая в пресной воде и не выходящая в соленые морские воды, является единственной из всех сибирских.

В водоемах Ямала и Обской губе зубатка является одним из многочисленных видов рыб. В Обской губе встречается до мыса Дровяного. Отдельные особи достигают длины 25 см и массы 260 г. Преобладает корюшка размером 18–20 см и массой 45–50 г. Небольшое количество рыб созревает в 3+ при минимальной длине самцов около 17 см и массе 30 г, самок — около 18 см и 36 г. Основная часть стада созревает в 4+–5+. ИАП колеблется от 11 до 53 тыс. икринок. В водоемах Ямала корюшка размножается в низовьях рек и в имеющих с ними связь озерах. В нересте принимают участие рыбы от 5+ до 7+, длиной от 18 до 19,5 см. Темп роста корюшки из водоемов западного побережья Ямала по сравнению с корюшкой из Обской губы замедленный. В уловах из р. Надым присутствует зубатка в 3+–8+, длиной 18–27 см и массой 37–77 г. В Тазовской губе в начале августа 1987 г. в траловых уловах присутствовало восемь возрастных групп корюшки — от 4+ до 11+, основу уловов составляли особи в возрасте 4+–6+, длиной от 13 до 21 см и массой от 19 до 67 г.

Половозрелой зубатка в условиях Обской, Надымской и Тазовской губ становится частично в 3+ по достижении 17 см и 30–36 г, в массе — в 4+–5+. Полициклична, нерестится в мае-июне при температуре воды 4–7 °С. Икринки клейкие, желтого цвета, диаметром сразу после вымета 0,8–1,0 мм. Плодовитость колеблется в зависимости от массы самок от 8,0 до 53,0 тыс. икринок. Оплодотворенные икринки развиваются 8–10 суток, личинки переходят на внешнее питание на шестые сутки после выклева.

По типу нерестового субстрата азиатская корюшка образует две экологические формы: литофильную и фитофильную. Первая размножается в реках на твердом грунте, вторая — в озерах на водной растительности (трава, кустарник). Подвижность субстрата облегчает газообмен развивающихся икринок и способствует смыву с них ила. В Обской губе корюшка представлена только фитофильной группой. Основные нерестилища корюшки расположены в дельте Оби в устьях протоков и вдоль островов, где течение воды ослаблено либо почти отсутствует. Глубина в районе нерестилищ составляет обычно 60–100 см. Массовый нерест происходит при температуре воды 6,6–9,6 °С.

Корюшка литофильной группы для размножения поднимается ранней весной из прибрежных вод Обской и Байдарацкой губ в реки полуострова. Нерестилища расположены как в проточных (или сточных) озерах, так и в реках. В озера корюшка заходит сразу после весеннего паводка, еще до ледохода. В реках ее размножение начинается позднее. В басс. р. Мордыяха все нерестилища корюшки находятся в нижнем и среднем течении.

Питается азиатская корюшка в первые месяцы жизни, скатившись на нагульно-выростные площади в заливы рек, мелкими ракообразными планктона. Но вскоре в ее рационе появляются более крупные рачки нектобентоса — амфиподы и особенно мизиды. Взрослая корюшка питается в значительной степени (до 45 % по частоте встречаемости в содержимом желудочно-кишечного тракта) рачками планктона, но другая половина ее рациона, часто большая, состоит из амфипод, мизид и морских тараканов. Во время нереста сиговых зубатка питается и их икрой. В Надыме в период нереста и ската в Обскую губу зубатка не питается.

Суточный ритм питания корюшки в Тазовской губе изучался 2–4 августа 1987 г. Н. А. Слепокуровой и В. А. Слепокуровым [1989]. Авторами было выявлено, что в это время года спектр питания корюшки состоит из животных 5 групп: Cladocera, Copepoda, Chironomidae, Simuliidae, Pisces. В течение суток основное значение в пище корюшки имели куколки хирономид (65–100 % общей массы пищевого комка). Остальные группы организмов в рационе рыб составляли незначительную часть — в общей сложности 3,5 %. В желудке одной особи обнаружен сеголеток сиговых рыб. Индекс наполнения желудков рыб изменялся в течение суток от 11 до 98,5 %.

Во время первого траления 2 августа (в 9 час. 30 мин.) индекс наполнения желудков корюшки равнялся 18 %; основу рациона составляли куколки хирономид (83,2 % по массе), на долю воздушных насекомых и планктонных ракообразных приходилось 8,1 и 1,8 % соответственно. В улове в 13 час. 30 мин. индекс наполнения желудков корюшки возрос до 49 %, доля куколок хирономид в содержимом желудков снизилась до 65 %, значительную часть пищевого комка составляли остатки сеголеток сиговых (35 %). В улове в 17 час. 30 мин. отмечалась наибольшая накормленность корюшки — индекс наполнения же-

лудков составил 98,5 %, пища состояла из куколок (98,5 %) и личинок хирономид (1,5 %). В период с 21 час. 30 мин. до 5 час. 30 мин. интенсивность питания рыб упала — индекс наполнения желудков составил 11–12 %, в пищевом коме преобладали куколки хирономид (почти 100 % по массе). В 9 час. 30 мин. 3 августа активность питания корюшки вновь возросла (индекс наполнения составил 32 %, основу пищи составляли куколки хирономид). Таким образом, рацион корюшки во время наблюдений в течение суток составляли преимущественно куколки хирономид (92 %), наибольшая активность питания отмечена в 17 час. 30 мин., минимальная — в 5 час. 30 мин, средний индекс наполнения желудков в часы наибольшей накормленности равнялся 99,5 %, в часы наименьшей — 11 %. Суточный рацион корюшки длиной 13–21 см и массой 19–67 г составил 1,8 г, или 5,4 % от массы тела рыб, интенсивность потребления пищи — в среднем 76 мг/час.

В 1936–1939 гг. в реках Сибири вылавливалось от 1,0 до 1,6 тыс. ц азиатской корюшки. В Обской губе большая часть корюшки добывается в начале зимы в предзаморный период ставными неводами и рюжами (конусная ловушка типа «вентерь»), при этом запасы и уловы корюшки как короткоциклового вида значительно колеблются по годам. Но связано это не столько с особенностями биологии корюшки, сколько с динамикой интенсивности ее добычи. Так, в 1960–1966 гг. ежегодно добывалось 1,8–15,4 тыс. ц корюшки, с 1971 по 1980 г. — в среднем 136 ц, в 1981–1985 гг. — не более 590–1130 ц, в последующие годы уловы вновь возросли до 3,8–5,2 тыс. ц. Повсеместно в Сибири распространен любительский лов азиатской корюшки, по объемам превосходящий промысловый.

Щука является одним из наиболее эврибионтных пресноводных видов рыб северного полушария. Она распространена по всей Европе, на большей части Северной Азии и Северной Америки. Отсутствует щука в водоемах Пиренейского п-ова и южных районов Югославии, северных районов Англии и западной Норвегии, на о-ве Новая Земля. В пределах территории Сибири обитает от восточных склонов Урала до тихоокеанского побережья. Широко распространена щука в Анадырско-Пенжинском бассейне, периодически встречается в реках Корякии, северо-востока и северо-запада Камчатки, материкового побережья Охотского моря. Отсутствует обыкновенная щука на Сахалине и в водоемах Курильских о-вов. В басс. р. Амур и на Сахалине семейство щуковых представлено только амурской щукой (*Esox reichertii* Dybowski, 1869), в озерах и реках Монголии обитают оба вида. Подвиды обыкновенной щуки в пределах ареала не выделены.

Обыкновенная щука имеет торпедообразное, несколько сжатое с боков туловище (рис. 21). Голова крупная, с сильно вытянутым и слегка сплюснутым в дорзо-вентральном направлении рылом. Рот большой, занимает половину длины головы. Нижняя челюсть выдается вперед, сочленяясь с черепом на

уровне задней вертикали глаза. Верхняя челюсть заходит за вертикаль переднего края глаза. Жаберные тычинки у щуки короткие и толстые, с расплюсченной вершиной, в числе 13–45, чаще 33–39, число прободенных чешуй в боковой линии 105–153, в том числе прободенных — 40–60, позвонков — 53–63. Кариотип: $2n = 50$, $NF = 50$. Многочисленные, острые, загнутые назад зубы расположены на сошнике, межчелюстных, небных костях, нижней челюсти и языке. Жаберные перепонки не прирастают к межжаберному промежутку и не сращены между собой. Это способствует тому, что щука способна заглатывать крупную добычу. Жирового плавника нет. Грудные и брюшные плавники небольшого размера. Окраска тела весьма изменчива и зависит от условий обитания.



Рис. 21. Обыкновенная щука

На территории Западной Сибири щука распространена повсеместно, является одним из основных промысловых видов рыб, проявляя при этом высокую изменчивость как в морфологическом, так и экологическом отношении. В оз. Телецкое и реках Бия и Катунь щука малочисленна, как и в Обской и Тазовской губах, но в среднем и нижнем течениях Оби, напротив, многочисленна, особенно в пойменных озерах. До середины XX в. щука была многочисленна в ряде озер Обь-Иртышского междуречья, прежде всего в оз. Чаны, но в настоящее время она здесь малочисленна в связи с ухудшением условий ее обитания — существенным снижением уровня воды, повышением ее минерализации, заморными явлениями в зимний период. Начало угнетенного дыхания взрослых особей этого вида рыб наступает при концентрации в воде кислорода 3–2 мг/л, а предел выживаемости равен 0,6–0,3 мг/л.

В Обской губе щука встречается в зоне пресных вод, обитает в притоках южной зоны губы, в том числе в Надыме. На Ямале населяет как реки, так и озера. В реках и озерах полуострова растет хуже, чем в губе. Обычна в низовьях рек и глубоких материковых озерах Гыданского п-ова, т. е. на тех участках, на которых наиболее развита система придаточных водоемов и имеется нерестовый субстрат для щуки — типичного фитофила. В годы высоких паводков заходит

в изолированные от рек озера, где и остается, частично, после спада воды, достигая через несколько лет больших размеров в случае отсутствия зимних заморных явлений.

В реках щука держится в затишной зоне прибрежной полосы основного русла, но чаще — в протоках, старицах, пойменных озерах, как правило, с хорошо развитым сообществом гидрофитов. При высокой численности в придаточной системе и нехватке здесь пищи часть особей выходит в русло реки.

Значительных по протяженности миграций щука в течение жизни не совершает, но в период зимних заморов, которые особенно характерны для Средней и Нижней Оби, уходит из зоны дефицита кислорода в незаморные водоемы (или незаморные участки водоема). Нередко щука переживает период замора в небольших реках, имеющих подземное (ключевое) питание. В уральских притоках Оби — Северной Сосьве, Сыне, Войкаре и др. — щука во избежание гибели от зимнего замора поднимается в верховья этих рек на расстояние 200–500 км от устья.

На Гыданском п-ове в басс. р. Танамы щука наиболее многочисленна в низовьях рек, где нерестится и нагуливается в протоках и пойменных озерах. Осенью прекращает ловиться одновременно с ледоставом, но крупные особи в это время активны и изредка встречаются в уловах. Зимует щука как в русле Танамы и ее наиболее крупных притоков — по уловам и ямам, так и в незаморных озерах.

Известный предельный возраст щуки в водоемах Сибири — 18 лет. В водоемах басс. р. Обь самые крупные экземпляры рыбы имели в этом возрасте длину 1,5 м и массу 15 кг и более. В уловах из р. Танамы щука представлена возрастными группами от 4+ до 14+, длиной от 32 до 98 см и массой от 330 до 6250 г. В уловах нередко экземпляры массой 10–14 кг. В 4+–5+ самцы танамской щуки уступают по длине и массе самкам, но в 6+ и 7+ превосходят их по массе, а в 12+ — и по длине. Меньшие размеры и вес самцов щуки, по сравнению с самками, отмечены и в Надыме. В уловах из этой реки встречаются особи щуки от 0+ до 14+, длиной от 11 до 112 см и массой от 11 до 13 730 г. В речных водах надымская щука растет лучше, чем в материковых озерах.

А. К. Матковским [19976] изучалось влияние температуры и уровня воды на рост щуки в водоемах Средней и Нижней Оби. Низкий темп роста наблюдался в холодный многоводный 1986 г. и жаркий маловодный 1989 г., а в теплые многоводные 1983–1985 гг. темп роста был выше. В целом, щука растет существенно лучше в хорошо прогреваемых и соответственно высококормных водоемах, расположенных, как правило, в лесостепной и таежной зонах Сибири. В олиготрофных водоемах горных районов и Субарктики Сибири щука в течение всей жизни растет медленно.

Половозрелой щука становится в условиях водоемов с хорошо развитой кормовой базы рано — на 2–3-м году жизни, в малокормных водоемах — на

3–5-м году. В Телецком озере массовая половозрелость щуки наступает в 3+–5+, в Средней и Нижней Оби — в 2+–4+, при минимальной длине 35–40 см и массе 500–700 г, в Надыме — в 3+–4+, в Танама — в 6+–7+.

Нерестится щука в водоемах Сибири раньше всех других видов рыб, в большинстве случаев за несколько дней до или сразу за распалением льда. Как и в других частях ареала, сроки нереста щуки в водоемах Сибири определяются, прежде всего, температурой воды и уровнем паводка, к колебаниям которых щука довольно успешно адаптируется.

Нерест у щуки происходит в прибрежной зоне водоемов на наиболее мелководных (нередко 5–10 см) свежезалитых участках, покрытых растительностью, при температуре воды 3–6 °С. В случае, если температура воды на нерестилище существенно повышается, нерест щуки на мелководьях прекращается и она уходит на большие глубины с более низкими температурами воды.

В условиях низовьев Оби щука нерестится обычно во второй половине мая — начале июня при прогреве воды до 4–6 °С. Икра выметывается за один прием, а самцы принимают участие в нересте несколько раз, поскольку сперма в молоках созревает асинхронно.

В реках Гыданского п-ова нерест щуки отмечен нами с 20 июня по 5–8 июля. Примерно в эти же сроки нерестится щука в реках Восточной Сибири — в р. Хатанге во второй половине июня, в Хатангском заливе и губе — в первой декаде июля при температуре воды 5–7 °С.

Основными объектами питания взрослой щуки являются карповые (50 % по частоте встречаемости в желудочно-кишечном тракте), сиговые (32 %) и окуневые (20 %) рыбы. В малокормных озерах в питании взрослой щуки заметную роль играют донные беспозвоночные и молодь рыб, в том числе своего вида.

Плодовитость щуки из водоемов Оби колеблется в зависимости от размеров рыб от 3 до 172 тыс. икринок, у самок массой 9–10 кг она достигает более 300 тыс. икринок. В Надыме ИАП щуки составляет 23–87, в Танама — 21–156 тыс. икринок.

Икринки щуки имеют желтоватый цвет, сходный с цветом отмершей растительности, их диаметр после оплодотворения составляет от 2 до 3,5 мм. Выметанная икра сначала приклеивается к травянистой растительности, реже — на кустарники, затем теряет клейкость и падает на дно, где и продолжает развиваться среди остатков растительности. По наблюдениям в низовьях Оби, на выживаемость отложенной икры щуки сильное влияние оказывает величина весеннего паводка — в годы с высоким и продолжительным паводком, площадь нерестилищ и процент выживания выметанных икринок увеличиваются. В итоге поколение щуки такого года бывает многочисленным. В случае быстрого падения уровня воды в водоеме в тот относительно короткий период, когда икра находится в толще воды на растительности, она может обсохнуть и погибнуть. Повышение уровня воды над отложенной икрой, как правило,

не оказывает на нее отрицательного влияния, но срок инкубации удлиняется. Кратковременное вмерзание икры щуки в лед не всегда приводит к летальному исходу оплодотворенных икринок.

Инкубационный период развития оплодотворенной икры щуки длится в зависимости от условий развития икринок, прежде всего температуры воды, от 7–10 до 18–20 суток. В условиях Нижней Оби преобладающая температура воды в период инкубации икры щуки составляет 8–12 °С, а продолжительность эмбриогенеза — около двух недель. В условиях эксперимента в инкубационных аппаратах Сес-Грина, поставленных в р. Ариштовка (приток оз. Большой Уват — левобережье Средней Оби), искусственно оплодотворенная икра щуки развивалась девять суток при средней температуре воды 12 °С. При выращивании щуки в прудах на территории Алтайского края инкубационный период при температуре воды 11–12 °С длился 20–21 суток.

Икринка щуки во время развития вращается в оболочке, что способствует более успешному газообмену эмбриона. Вылупившаяся предличинка длиной около 8 мм имеет крупный желточный мешок с сильно развитой на его поверхности сетью кровеносных сосудов, играющих роль личиночного органа дыхания. Непосредственно после выклева личинки приклеиваются к растениям и некоторое время висят неподвижно. Через семь суток после выклева содержимое желточного мешка расходуется, и при длине около 1,5 см личинка переходит к активному питанию. Малек щуки в условиях пойменных водоемов Средней Оби к середине лета достигает 10–12 см длины, к осени — 19–21 см длины и 60–100 г массы, к концу первого года жизни — 25 см и 150 г, к концу второго года жизни — 35–40 см длины и 500–600 г массы. В олиготрофных водоемах Сибири и молодь, и взрослая щука растут медленно.

Питается молодь щуки в первые месяцы жизни зоопланктоном, организмами нектобентоса и бентоса, но уже в возрасте 2–3 месяцев в пищу сеголетков значительный удельный вес начинает занимать молодь рыб. В условиях аквариума мальки щуки на 15-й день жизни охотятся за личинками рыб, в том числе своего вида. В пойменных водоемах Оби мальки щуки начинают активно хищничать по достижении 2,5–3,0 см длины. В это время они встречаются повсеместно по заросшему растительностью мелководью, наиболее крупные из них подходят к истокам вытекающих из озер ручьев, где активно питаются молодь рыб: плотвы, ельца, окуня, щуки и др. Такому характеру питания молоди щуки способствует то, что ее личинки выклеваются из икринок на неделю-две раньше, чем карповые и окуневые рыбы, и в дальнейшем развитии всегда превосходят размеры своих жертв. Например, в р. Северная Сосьва (низовья Оби) мальки щуки в середине лета имеют среднюю длину 8,5 см, плотвы — 3,0, окуня — 3,8, ерша — 1,8 см. Молодь окуня и ерша длиной 5–6 см для сеголетков щуки таких размеров недоступна.

В пойменных водоемах Нижней Оби в питании молоди щуки длиной более 5 см отмечено 37 разных организмов. С переходом на хищный образ жизни спектр питания сужается. По мере роста щуки средние размеры ее жертв возрастают. Рацион, в котором вначале преобладают мелкие карповые рыбы, постепенно расширяется за счет более крупной молоди окуневых, налима и щуки.

Скорость переваривания пищи у молоди щуки зависит от физиологического состояния рыб, температуры воды и размеров жертвы. При температуре воды 11–17 °С время переваривания рыб (карповых и окуневых) составляет двое суток, при 18 °С и выше — сутки.

В водоемах Средней Оби пища одномесячных мальков щуки состоит из зоопланктона и диатомовых водорослей (57 % по весу пищевого комка), зообентоса (41 %), на долю мальков рыб разных видов приходится 2 %. Через месяц, по достижении длины 7–9 см, основу питания мальков щуки составляет молодь рыб (44 % по весу), зообентос (37 %) и зоопланктон (18 %). Годовики щуки потребляют почти исключительно молодь рыб (карповых, ерша, окуня, судака, щуки), в меньшей степени — представителей зообентоса. Разнообразен состав пищи сеголетков щуки и в Нижней Оби: наряду с организмами зообентоса (личинки хирономид, ручейников, поденок, мух, жуки и др.), в него входят и мальки ельца, плотвы, щуки, реже — налима и пеляди. В конце июля молодь щуки в низовьях Оби полностью переходит на хищничество.

Взрослая щука питается в Оби в основном карповыми, прежде всего плотвой — одним из наиболее многочисленных видов рыб этой реки, а также ершом, окунем, молодь щуки. В малокормных материковых озерах в басс. р. Надым рацион питания щуки состоит преимущественно из беспозвоночных бентоса и молоди своего вида. Каннибализм у щуки усиливается в летнее время в период снижения уровня воды, когда молодь концентрируется в протоках и у выхода из соров.

В низовьях Оби щука потребляет в значительных количествах сиговых рыб — тугуна, пелядь, сига-пыжьяна. Во время охоты на рыб щука нередко не может поймать жертву, но ранит ее. Особенно часто это наблюдается в мае, когда у щуки происходит смена зубов. Крупные особи щуки охотятся не только на рыб, но могут напасть и на водоплавающих и околоводных птиц, мышевидных, ондатру, водяных крыс, кротов.

В большинстве водоемов бассейна Оби, особенно в ее среднем и нижнем течениях, взрослая щука не вступает в существенную пищевую конкуренцию с другими хищными видами рыб. Наиболее серьезными конкурентами щуки на почве питания являются нельма, налим (особенно в зимний период) и окунь.

Высокопродуктивные пойменные водоемы Оби служат хорошим местом для нагула щуки, и пищевой фактор не является лимитирующим для роста ее численности. Однако в случае высокой концентрации щуки в этих водоемах часть рыб выходит в русло реки, где условия питания существенно хуже.

В водоемах Ямала и Гыданского п-ова пищевой спектр взрослой щуки состоит из всех обитающих здесь рыб и их икры, из беспозвоночных (преимущественно амфипод), мелких млекопитающих. В течение всего года в питании щуки преобладают рыбы, из которых на долю сиговых приходится по весу до 80 %. Наибольшая активность питания этого хищника наблюдается весной, после нереста, и осенью. Но и в эти периоды интенсивность питания танамской щуки невысокая — процент рыб с пустыми желудками составляет от 21 до 50. Нередко в желудках взрослой щуки в качестве дополнительной пищи встречаются беспозвоночные нектобентоса (амфиподы, мизиды) и бентоса (личинки насекомых-амфибионтов, моллюски, смываемые в воду дождевые черви и др.).

Интенсивность питания щуки в первые годы жизни (до 4–5 лет) выше, чем в последующие. Совсем или почти совсем не питается щука во время нереста и зимой в заморных водоемах при снижении в воде концентрации кислорода. Ранее считалось, что снижение активности питания щуки в летний период связано со сменой зубов, однако затем было установлено, что главная причина этого — повышенная температура воды. Высокий процент особей щуки с пустыми желудками может встречаться летом как в водоемах с повышенной температурой воды, так и со сравнительно низкой. Такого рода факты, выявленные, например, для щуки из системы Баунтовских озер, объясняются ритмикой питания щуки, как и многих других хищных рыб. Не прекращает питаться щука в незаморных водоемах Сибири и зимой, хотя интенсивность питания ее в это время заметно ниже, чем в период открытой воды, а рост рыб практически прекращается.

С приведенной информацией по питанию щуки в водоемах севера Западной Сибири перекликаются данные по характеру ее питания в условиях арктического водотока Чукотки — р. Анадырь. По наблюдениям С. И. Грунина [2008], проведенным в период 2003–2008 гг., весной щука (длиной от 22 до 115 см и массой от 100 до 12300 г) питается в среднем течении этой реки не очень активно, о чем свидетельствует большой процент рыб (70 %) с пустыми желудками. В этот же период года частота встречаемости беспозвоночных в пище щуки из пойменных озер этого участка реки составляет 88 % (из которых на долю амфипод приходится 83 %); рыбы в желудках щуки встречались редко. Летом спектр питания щуки в пойменных водоемах расширяется за счет потребления молоди сиговых рыб (29 %) и собственной молоди (14 %). В русловой части реки на участках с быстрым течением, в июле-августе в питании щуки большую долю (29 %) занимают сиги (сиг-пыжьян, нельма, валек), обычны хариус (16 %), налим (16 %), тихоокеанская минога (13 %). В протоках этого участка реки рацион щуки состоит преимущественно из сиговых рыб, встречаемость которых с июля по сентябрь увеличивается с 31 до 71 %. Молодь сигов в пище щуки в большом количестве встречается

в августе. Доля собственной молоди в питании взрослой щуки сокращается с 15 % в июле, 13 — в августе и до 6 % — в сентябре. Молодь кеты в мае встречается в 8 % желудков щуки. Взрослые особи кеты обнаруживаются в желудках крупных щук в сентябре. Доля мелких млекопитающих в летнем рационе щуки незначительна и составляет 1,5 %, но осенью (в сентябре) увеличивается до 6 %. Доля питающихся особей щуки в весенних выборках составляла 30 %, в летних — 15 %. В сентябре, с понижением температуры воды, пищевая активность хищника увеличивается и процент питающихся особей щуки возрастает до 55 %.

Промысловые уловы щуки в верховьях Оби в пределах Алтайского края в середине XX в. достигали 500–700 ц в год. Начиная с 1980 г. уловы существенно снизились, прежде всего, в связи с наступлением неблагоприятного гидрологического периода, а также в связи с чрезмерно интенсивным выловом производителей щуки перед нерестом и во время него. В 1990–1994 гг. в ежегодной статистике вылова фигурировало лишь 28 ц щуки.

В водоемах Гыданского п-ова — реках Танама, Юрибей, озерах Ямбуто, Хасейнто, Хучето и Периптавето — во второй половине XX в. ежегодно добывалось от 40 до 140, в среднем около 100 ц щуки, что составляло около 10 % среднегодового улова всех видов рыб этого района.

В настоящее время в водоемах Тюменской области уловы щуки не превышают 50 тыс. ц, а ее оптимальный вылов оценивается для этого региона Западной Сибири в 20–25 тыс. ц в год. В целом, в бассейне Оби в 1951 г. было добыто 87 тыс. ц щуки, в 1999–2002 г. — от 25,7 до 32,7 тыс. ц в год.

Рыбы семейства карповых в реках и озерах субарктической зоны Сибири весьма малочисленны, в связи с чем в данной главе не рассматриваются.

Налим — единственный представитель семейства налимовых в составе пресноводной ихтиофауны субарктической зоны Западной Сибири. Туловище удлиненное, округлое в передней части и сильно сжатое с боков — в задней (рис. 22). Голова у этой рыбы уплощена, ее длина превышает максимальную высоту тела. Глаза маленькие. Рот большой, полунижний. Верхняя челюсть достигает вертикали заднего края глаза, нижняя челюсть короче верхней. На подбородке один усик (20–30 % длины головы), у переднего края ноздрей — по одному короткому усичку. На челюстях и головке сошника мелкие щетинковидные зубы, но их нет на нёбе. Спинных плавника два, передний — короткий, задний — длинный. Анальный плавник тоже длинный. Грудные плавники округлые. Хвостовой — округлый и не соединяется со спинным и анальным. Брюшные плавники расположены на горле, впереди брюшных. Второй луч брюшного плавника вытянут в длинную нить, на которой имеются осязательные клетки, как и на усике.

Чешуя у налима очень мелкая, покрывает все тело и верх головы. Боковая линия от головы до начала хвостового плавника полная, далее может прерываться

ваться. Жаберных тычинок — 4–14, позвонков — 60–67, пилорических придатков в азиатской части ареала — 42–180. Кариотип: $2n = 48$, $NF = 74$.



Рис. 22. Налим

Налим широко распространен в северных районах Европы, Азии и в Северной Америке. На территории Сибири налим повсеместен. В небольшом числе выходит на нагул из устьевых участков сибирских рек в морские воды с соленостью до 12 ‰. Известен в составе ихтиофауны Новосибирских островов. Широко распространен в реках арктического побережья Восточной Чукотки, но редок на южном побережье Чукотского п-ова. Обычен в реках Анадырско-Пенжинской низменности и Корякского нагорья. На материковом побережье Охотского моря встречается только в р. Парень и оз. Нерка. Есть на Сахалине и Шантарских о-вах. Отсутствует на Курильских о-вах. Повсеместен в басс. р. Амур. Обитает на территории Монголии в басс. р. Селенга, но отсутствует в системе озер Западно-Монгольской провинции.

В басс. р. Обь налим обитает на всем протяжении реки и в большинстве ее притоков. Особенно многочислен в дельте и южной части Обской губы. В средней части Обской губы встречается единично, а в северной, осолоненной, не отмечен. Заходит налим из Обской губы на нагул и нерест в Надым. Известен в реках и глубоких проточных озерах Ямала и Гыданского п-ова, но везде сравнительно малочислен.

Характер миграций молоди налима в пределах Нижней Оби изучался в период с 1961 по 2007 г. включительно А. Р. Копориковым [2008]. Автором было установлено, что личинки и сеголетки налима скатываются с нерестилиц в пойму нижних участков нерестовых рек и в соровую систему дельты Оби в конце апреля — начале мая, пик ската совпадает с ледоходом. Максимальная длительность ската зарегистрирована в 1999 г. — 42 суток. Скат пассивный, но во время движения личинки совершают вертикальные перемещения («свечки»), что позволяет им оставаться в толще воды и не упасть на дно. Протяженность ската — от нескольких десятков километров (р. Войкар) до нескольких сотен километров (р. Сев. Сосьва). Длина рыбок на этом этапе развития составляет 3,6–4,8 мм, масса тела в среднем 380 мг, питание эндогенное.

Скатившись с нерестилищ, молодь налима распределяется по пойме нерестовых притоков и соровой системе Оби и приступает к экзогенному питанию. В процессе дальнейшего нагула может переноситься течениями с места на место, но в конечном счете оказывается в большинстве своем на участках с медленным течением, где выше, чем на русловых участках, температура воды и лучше условия питания. Наиболее предпочитаемые молодью биотопы: 1) мелководья с залитой наземной растительностью и минимальным движением водной массы и 2) непроточные мелководья песчано-галечных пляжей с полным или почти полным отсутствием наземной и водной растительности.

Нагул молоди налима на указанных биотопах характеризуется быстрым ростом рыб и продолжается до начала обсыхания соров в августе. К этому времени молодь достигает в длину нескольких сантиметров и способна активно двигаться против течения, заходя в русловую часть нерестовых притоков.

Движение молоди налима к местам зимовки длится от обсыхания соров до наступления заморных явлений на Оби. При этом основная масса молоди поднимается вверх по нерестовым рекам, и лишь часть ее скатывается в Обскую губу. Однако, по мнению А. Р. Копорикова [2008], факт осенне-зимней миграции молоди в губу не является бесспорным и требует подтверждения в процессе дальнейшего изучения экологии налима Нижней Оби. Тот факт, что Обская губа является основным местом зимовки скатывающейся с нерестилищ молоди налима, не подтвердился.

Скат годовиков налима с мест зимовки в уральских притоках Оби в Обскую губу происходит подо льдом, возможно вместе со взрослыми особями. Основная часть молоди попадает сюда к маю. В южной части губы молодь налима нагуливается в течение нескольких лет, вплоть до наступления половозрелости. В контрольных уловах присутствовали особи налима в 1+–3+, длиной от 9 до 35 см и массой от 4 до 248 г.

Половозрелый налим полупроходной экологической формы зимует в Обской губе. На нерест поднимается в верховья левобережных притоков Нижней Оби — реки Щучья, Сось, Войкар, Сыня, Северная Сосьва, где и остается на зимовку. Обычно подъем налима в нерестовые реки начинается после 15–20 сентября, когда в них уже зашла для размножения большая часть полупроходных сиговых рыб. Налим поднимается медленно, приостанавливаясь на участках концентрации ерша и окуня, служащих в это время его основной пищей. Нерестилищ сиговых он достигает в ноябре. В низовья Оби налим скатывается после нереста весной, незадолго перед вскрытием реки и во время ледохода.

Другая, меньшая по численности, часть полупроходного налима поднимается осенью из Обской губы на нерест в верховья Оби и Иртыш в основном ночами, подолгу задерживаясь на тех или иных участках для нагула. До зарегулирования этих рек плотинами ГЭС нерестилища налима располагались на нижних участ-

ках рек Бия, Катунь, Чарыш, Ануй и в верховьях Иртыша. В настоящее время налим размножается в Оби на участке от плотины Новосибирской ГЭС до устья р. Парабель, в Иртыше — в районе г. Тобольска. Существенное влияние на характер миграций налима в Оби оказывают ежегодные зимние заморы.

Из Байдарацкой губы налим в середине июля заходит в низовья рек западной части Ямала на нагул. В это время в ставную сеть длиной 25 м в сутки ловится до 3,5 экз. этой рыбы. При повышении температуры воды в августе до 10 °С активность налима заметно снижается — улов составляет 0,1 экз./сеть/сутки.

В р. Юрибей (Гыданский п-ов) налим обитает преимущественно в нижнем и среднем течениях, куда в массе заходит из Гыданского залива сразу же по вскрытии реки. Начало миграции, по всей видимости, приходится на более ранние сроки. В начале августа основная часть нагульного стада налима возвращается в залив, но в октябре уловы его в реке начинают вновь увеличиваться. Часть налима остается в Юрибее на зимовку. В уловах из этой реки встречается налим в 3+–24+, длиной от 240 до 1290 мм и массой от 80 до 18 300 г.

В реки восточной части Гыданского п-ова, в том числе в Танаму, полупроходной налим заходит из Енисейского залива в середине июня (еще подо льдом), где активно нагуливается в пойменной системе. С середины июля, по мере спада уровня воды и ее прогрева, налим возвращается в холодные воды залива, и лишь небольшая его часть расходуется по наиболее глубоким участкам рек. В начале августа, с понижением в притоках температуры воды до 12 °С и ниже, налим вновь заходит в них, на этот раз вслед за идущей на нерест ряпушкой. В этих же реках он и нерестится.

У налима туводной экологической формы в Оби, как и в большинстве других сибирских рек, нерестовые миграции составляют 100–200 км. Во время наибольшего прогрева воды этот налим держится в основном на приглубых участках рек и озер. Осенью, с понижением температуры воды до 12–8 °С, выходит из укрытий и активно питается. В конце сентября половозрелый, а частично и неполовозрелый налим, начинает продвижение к местам нереста.

Налим — холодолюбивая рыба, предпочитает холодные и прозрачные водоемы с каменистым, галечно-каменистым и песчаным дном с небольшой степенью заиления. Летом при температуре воды выше 15 °С налим становится вялым и прячется в различного рода убежища (норы, ямы, под коряги, под обрывистые берега и др.). В это время он мало питается, а при температуре воды 24–27 °С может наблюдаться массовая гибель рыб. Например, такое явление имело место летом 1968 г. в Новосибирском водохранилище в связи с повышением в нем температуры воды до 24 °С.

Продолжительность жизни налима в басс. р. Обь составляет 25 лет. Рыбы в 12+ имеют 88 см длины и 6–7 кг массы. Хорошо растет налим в южной части

Обской губы, где он живет до 22+ и к пяти годам достигает 40–45 см длины. В реках Западного Ямала длина тела налима в 6+–10+ составляет 43–80 см, масса тела — 1,2–3,3 кг. В целом, налим из рек этого района Ямала растет медленнее, чем в низовьях Оби, что связано с менее развитой на полуострове его кормовой базой. В р. Юрибей (Гыданский залив) была поймана самка налима в 23+, длиной 130 см и массой 18,3 кг. В р. Танама у налима в 4+–10+ длина тела составляет 35–72 см, масса — 425–2900 г, самый крупный экземпляр имел 16 кг массы.

Молодь налима сравнительно хорошо растет не только в период открытой воды, но и в период ледового режима водоемов. В Оби в конце июля сеголетки налима имеют в среднем 4,3 см длины и 0,8 г массы, а молодь (1+) в мае следующего года — в среднем 16 см длины и 41 г массы. Весьма неравномерен темп роста в течение года и в разные годы жизни и взрослого налима. В условиях Оби налим растет в длину наиболее быстро на первом и втором годах жизни — по 11–12 см в год. Резкое замедление линейного роста происходит на третьем-четвертом годах, в возрасте массового полового созревания рыб. С 5- до 10-летнего возраста годовые приросты длины близки и составляют 5–9 см. Темп весового роста обского налима до 5 лет уступает линейному, а с 6-го года жизни превосходит его. Годовой прирост массы тела в течение двух первых лет жизни рыб составляет 35–106 г, в период с 6 до 12 лет — 300–980 г. В последние годы жизни налима темп линейного и весового роста снижается. Подобное соотношение скорости линейного и весового роста наблюдается у налима и в других реках Сибири. Так, у налима из р. Селенги до 3+ темп годового прироста длины составляет 9–27%, массы — 0,7–3,9%, у рыб старше 3+ — длины 5–10%, массы — 9,0–19,6%.

Половозрелым налим становится в условиях Оби частично в 2+–3+, в массе — в 5+–6+; самки впервые созревают на 1–2 года позже самцов. В низовьях Оби самцы налима вливаются в репродуктивную часть стада при достижении 30–33 см длины и 330–350 г массы, самки — 38–40 см и 450–500 г. В Обской губе массовое созревание самцов происходит в 3+–4+, самок — 4+–5+. В реках Западного Ямала самцы созревают в 5+, самки в 7+, при достижении длины 55 см. В Танама налим половозрелым становится позже — в 6+–7+, при длине 515 мм и 1035 г.

У обского налима при понижении температуры воды осенью (в конце августа — в Нижней и в сентябре — в Средней Оби) до 12–8 °С начинается ускоренное созревание половых продуктов. К концу декабря основная часть самцов готова к нересту. У самок это состояние наступает на 15–30 суток позже. Общая продолжительность преднерестового созревания гонад у самцов обского налима длится 3,5–4, у самок — 4–5 месяцев. Сходный в общих чертах с обским и енисейским характер созревания гонад в течение года отмечен и для налима рек Восточной Сибири.

Массовый нерест налима в большинстве водоемов Сибири происходит в январе, но в целом для региона период размножения этой рыбы растянут с конца ноября до середины марта.

На юге Западной Сибири нерест налима начинается обычно в середине или конце декабря, в среднем течении Оби и в Иртыше — в середине января, в низовьях Оби (включая южную часть Обской губы) — только в начале февраля.

В реках западной части Ямала и реках восточной части Гыданского п-ова первые особи налима с текучими половыми продуктами встречаются с конца ноября, массовый нерест наблюдается с 10 января по 5 февраля.

Для размножения налимом выбирает участки рек или озер с каменистыми, галечными и песчаными грунтами с прозрачной водой, часто в местах выхода подземных ключей или впадения в основное русло реки ручьев. Нерест протекает на глубине до 2 м при температуре воды около 0 °С и концентрации в ней кислорода не менее 6–9 мг/л. Сразу же после нереста производители скатываются с нерестилищ вниз по течению, на чем и основан промысел отнерестившегося налима ставными орудиями лова.

Важно отметить, что во многих водоемах Сибири одна и та же особь половозрелого налима нерестится не каждый год. В водоемах с особенно неблагоприятными условиями жизни (прежде всего в субарктической зоне Сибири) налимом после очередного нереста отдыхает не один год, а несколько лет.

Налим обладает наибольшей плодовитостью среди всех видов рыб Сибири. В Оби рыбы массой 250 г выметывают в среднем 88 тыс. икринок, массой 1 800–2 500 г — 1,3 млн икринок. У особи в 8+, длиной 80 см и массой 5 800 г, в яичнике массой 609 г оказалось 4 млн икринок, у самки в 10+, 83 см и 6 700 г, в яичнике массой 740 г — 5,5 млн икринок. В условиях рек Западного Ямала ИАП налима колеблется от 204 тыс. икринок у самок в 8+, длиной 62 см и массой 1800 г, до 1500 тыс. у рыб в 9+, длиной 72 см и массой 2500 г. В реках Гыданского п-ова плодовитость налима меньше, чем в Оби, и составляет 200–515 тыс. икринок.

Как и у большинства рыб Сибири, абсолютная и относительная (в расчете на единицу массы тела) плодовитость налима возрастает по мере увеличения возраста и размеров, прежде всего массы тела самок. Это выявлено по отношению к налиму из Оби и других рек Сибири. Так, у налима из р. Кичера (левый приток Верхней Лены) коэффициент корреляции числа икринок в яичнике с длиной тела самок равнялся 0,75, с массой тела — 0,77, с возрастом — 0,52.

Диаметр икринок налима равен 0,75–0,92 мм в ястыке и 1,05–1,30 мм — в воде после вымета. В благоприятных условиях плотность залегания икры на местах нереста налима может достигать нескольких сот тысяч икринок на квадратный метр. Долгое время было неясным, развивается икра в толще воды или на субстрате. Наблюдения, проведенные рядом ихтиологов, однозначно свидетельствуют о том, что икра налима неклеякая, развивается на субстрате на участках водоема с небольшим течением, нередко покрывается легким

налетом ила, который смывается с икринок слабым движением воды. В противном случае та или иная часть икринок гибнет в результате дефицита кислорода. Поскольку в икре налима содержится большая жировая капля и плавающих икринок близка к нейтральной (+0,12), даже сравнительно небольшое течение воды (около 4 см/с) способствует подъему икры в толщу воды и смыву с нее налета ила. Поток скоростью 8 см/с сносит икру вниз по течению, резко увеличивая вероятность ее гибели в новых, далеко не всегда благоприятных условиях. Но даже при благоприятных условиях инкубации коэффициент выживаемости икры налима до стадии выклева личинок составляет (в условиях притоков Байкала) лишь 0,15–0,20 %. Большое количество икры налима гибнет в результате ее поедания мирными и хищными (включая налима) рыбами, некоторыми водными беспозвоночными.

Развитие оплодотворенных икринок налима происходит при температуре воды около 0 °С и длится в зависимости от условий инкубации 2–3 месяца. Выклев личинок наблюдается при температуре воды 0,5–4 °С, перед началом и в процессе распаления льда на озерах или ледохода на реках. В момент выклева длина личинок равняется 3–5 мм, масса — менее миллиграмма. Сразу после выклева личинки подвижны, держатся вертикально, совершая постоянные движения вверх и вниз в толще воды в процессе ската по течению. Через 3–4 дня личинки начинают активно плавать в горизонтальной плоскости у поверхности воды, опускаясь на дно при опасности. По наблюдениям, в р. Селенга личинки налима после рассасывания у них желточного мешка собираются стайками и держатся на прогретых участках мелководий среди растительности. Достигнув длины 6,5–8,5 мм, они начинают держаться разрозненно, при опасности убегают в глубь воды, при достижении 1,5–2,0 см молодь уходит в затененные места. Спустя 12–15 дней после выклева (при длине 8–9 мм, а в некоторых случаях и при 6 мм) молодь налима заходит в мелководные прибрежные участки водоема и начинает активно питаться. В случае раннего выклева из икринок скат личинок с нерестилищ происходит подо льдом и во время ледохода. При спаде паводковых вод много мальков налима остается в отшнуровавшихся от реки пойменных водоемах, где впоследствии они погибают или поедаются птицами. Важен выявленный в р. Селенге факт того, что молодь налима в период первой в своей жизни зимовки обладает высокой устойчивостью к дефициту кислорода. Зимой 1969–1970 гг. молодь налима в одной из проток Селенги оставалась живой при снижении в воде концентрации кислорода до весьма критической для большинства сибирских рыб отметки — 0,72 мг/О₂/л. Спасительным оказалось то, что молодь налима сосредоточилась непосредственно под нижней кромкой льда, где кислорода было больше, чем в толще воды. Но, по всей видимости, данный случай является лишь исключением — в большинстве подобных ситуаций молодь налима в массе гибнет, чему способствует не только низкое содержание в воде кислорода, но и неред-

ко отравляющее действие повышенной концентрации сероводорода в результате разложения органических веществ в анаэробных условиях.

Личинки налима начинают поедать мелкие организмы зоопланктона и водоросли перифитона незадолго до окончания питательных веществ желточного мешка. Пищевой спектр сеголетков налима довольно широк и складывается не только из водорослей и зоопланктона, но и организмов зообентоса, прежде всего личинок насекомых (хируномид, веснянок, поденок и др.) и детрита. В оз. Телецкое налим в 1+ при длине 12–15 см питается зообентосом и рыбой, взрослые особи — рыбами, беспозвоночными, попавшими в воду дождевыми червями и даже ящерицами. Состав пищи налима в озере меняется в течение года: в мае в рационе преобладают рыбы, личинки хируномид и поденок, в июне — рыбы, чаще всего телецкий сиг, подкаменщик и молодь щуки.

Пища взрослого налима в низовьях Оби и южной части Обской губы более чем на 80 % состоит из наиболее многочисленных здесь сиговых рыб — ряпушки, пеляди, сига, чира, а также корюшки. В средней части Обской губы доля сиговых в пищевом рационе налима снижается, а доля ерша и корюшки — увеличивается. Повсеместно в бассейне Оби налим поедает икру весенне- и зимне-нерестящихся рыб и их молодь (в некоторых желудках налима обнаружено до 80–120 сеголетков и годовиков карповых, окуневых и сиговых рыб). У крупных особей налима в желудке встречаются лягушки.

В водоемах Ямала основная пища налима — сиг-пыжьян, ряпушка, резе щука и альпийский голец, осенью — девятииглая колюшка. Нередко встречаются в пище налима и беспозвоночные (амфиподы, мизиды, личинки хируномид и др.). Судя по коэффициенту жирности и индексу печени, условия нагула налима в июле-августе лучше на приустьевых участках рек Западного Ямала, чем в озерах, имеющих связь с рекой только во время высоких паводков. Максимальных значений коэффициент жирности у налима, нагуливающегося в речных водах, достигает в октябре-ноябре.

В реках Гыданской тундры в летний период в желудках налима по частоте встречаемости преобладает девятииглая колюшка. В целом же его пищевой спектр в это время года здесь довольно широк и включает, по нашим наблюдениям, в р. Танаме не только колюшку, но и других рыб — сига, чира, ряпушку, ельца, щуку, ерша, налима, а также мышевидных и беспозвоночных (олигохет, амфипод, мизид). В период осеннего подъема в Танаму налим активно питается ряпушкой, в период нереста в реке сиговых — их икрой.

Интенсивность питания налима зависит как от абиотических, так и биотических составляющих конкретных условий обитания этой рыбы. В водоемах бассейна Оби налим питается наиболее активно в осенне-зимний и весенний периоды, менее активно — в летние месяцы, при прогреве воды до 14 °С и выше. Сравнительно активно питается налим во время нерестовой миграции и во время самого нереста.

На всей территории Сибири налим является одним из основных промысловых видов рыб, особенно в зимний период года. В верховьях Оби в пределах Алтайского края ежегодный промысловый вылов налима в 1950–1954 гг. составил в среднем 52 ц, в 1980–1984 гг. — 4 ц. В пределах Томской и Тюменской областей с 1958 по 1966 г. в Оби и ее притоках ежегодно вылавливалось от 17,2 до 30,8 тыс. ц. В Юрибее (Гыданский п-ов) в период с 1964 по 1971 г. ежегодно добывалось в среднем около 300 ц налима.

В Нижней Оби большую долю налима добывали до 1960-х гг. в Обской губе (в основном тралами) и дельте (также активными орудиями лова — духовыми неводами). Интенсивный лов рыбы велся в этот период и на магистрали Нижней Оби высокоуловистыми орудиями лова — фитилями и чердаками. В совокупности это обеспечивало стабильные уловы налима: в период с 1960 по 1966 г. ежегодная добыча составила 14,7 тыс. ц. В настоящее время лов налима в Обской губе разрешен только в предзаморный период ограниченным числом орудий лова, резко снизилась добыча этого хищника и на магистрали Нижней Оби. Однако суммарная добыча налима в басс. р. Обь остается по-прежнему высокой, что отражает хорошее состояние численности этой рыбы. По данным А. Р. Копорикова [2009], уровень воспроизводства обской популяции полупроходного налима изменчив — за последние 10 лет имели место как годы с высокой численностью поколений (2001, 2007, 2008 гг.), так и низкоурожайные годы (2002, 2005 гг.). Одним из основных факторов, неоднозначно влияющих на урожайность поколений налима, является уровень режим в Оби и нерестовых притоках. В целом, по Обскому бассейну промысловые запасы налима находятся в удовлетворительном состоянии. В 2002 г. в басс. р. Обь было выловлено 12,5 тыс. ц налима.

Обыкновенный ерш является одним из трех видов семейства окуневых, живущих в водоемах Сибири. Кроме ерша, в водоемах этого региона обитает еще один вид-абориген — обыкновенный окунь и вид-вселенец — обыкновенный судак.

Тело у ерша короткое, сжатое с боков, его высота составляет 20–30 % длины тела. Рот небольшой, нижний (рис. 23). На челюстях щетинковидные зубы. Голова голая, на ней большие полости сенсорной системы. На заднем крае предкрышки 5–10 шипов, на нижнем — 3, на крышке — один хорошо развитый. Один колючий луч имеется в брюшных плавниках и два — в анальном. Окраска спинки серо-зеленая. На боках, а также на спинном и хвостовом плавниках — бурые меланиновые пятна. Жаберные тычинки на первой жаберной дуге короткие, в числе 6–14, прободенных чешуй в боковой линии — 32–42, позвонков — 32–38. Кариотип: $2n = 48$, $NF = 48$. Для обыкновенного ерша характерна высокая морфологическая изменчивость в пределах ареала, но подвиды не выделялись.

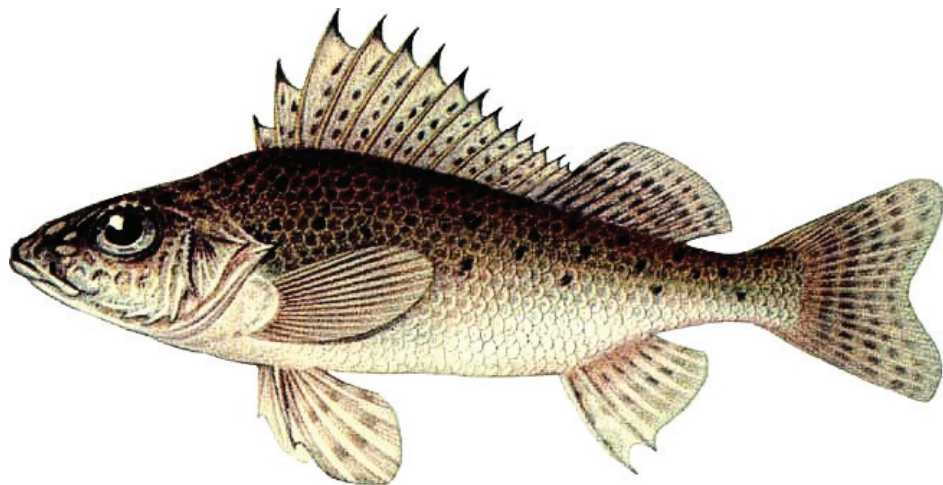


Рис. 23. Обыкновенный ерш

Обыкновенный ерш — широко распространенный в Евразии вид. Нет ерша на Чукотке, по всему тихоокеанскому побережью, в басс. р. Амур.

В Сибири ерш обитает в реках и многих олиго- и мезотрофных озерах, во всех водохранилищах, в дельтах рек и опресненных их водами участках Ледовитого океана. Широко распространен в басс. р. Обь, включая Обскую и Тазовскую губы. В зимнее время скопления ерша отмечаются по восточному побережью Обской губы в районе фактории Сядай-Харвутта, а по западному — в районе мыса Каменный. В эти районы ерш скатывается из нерестовых и нагульных рек, впадающих в южную часть Обской губы. В других местах пресноводной части Обской губы больших скоплений не образует.

В Тазовской губе в зимнее время ерш держится вдоль северного побережья от р. Чугорь-Яха до мыса Трехбугорный. В конце апреля начинает мигрировать по западному побережью в южную часть Обской губы к местам нереста. В мае формируется промысловое скопление этой рыбы в районе мыса Каменного. Здесь в уловах ерш представлен 18 возрастными группами — от 2+ до 10+, основу составляют особи в 10+–15+ (77,3%). В это же время под действием заморных вод ерш от восточного побережья Обской губы перемещается к западному, где образует промысловые концентрации в районе Нового Порта. В уловах в районе Нового Порта представлен 16 возрастными группами — от 1+ до 16+. Основу уловов составляют особи в возрасте 2+–4+ и 11+–16+ (45,6 и 51,9% соответственно).

Нерест ерша происходит в притоках, бухтах и мелководных участках губ. После нереста основная часть производителей остается в реках на нагул. По мере обсыхания пойменно-соровой системы ерш скатывается в губы и распределяется по всей пресноводной акватории. В это время он придерживается

восточного и западного побережий Обской губы и редко встречается в ее открытой части. В Тазовской губе встречается повсеместно вследствие ее мелководности. Распределение нагульных скоплений рыбы неравномерное. В южной части Обской губы в июле 1975–1979 гг. улов ерша за час траления составлял 45 кг, в августе и сентябре — 7 и 2 кг соответственно; в Тазовской губе и у мыса Поворотного в июле — 10 кг, в августе — 32, в сентябре — 169 кг. В сентябре ерш особенно многочислен в местах нереста ряпушки. Зимует в незаморной зоне Обской и Тазовской губ.

Встречается ерш в небольшом числе в реках и гораздо реже в озерах Ямала. В весьма большом количестве концентрируется на нерестилищах сиговых рыб в уральских притоках Оби и бухтах Обской губы.

Схема миграций ерша в Надыме такова. С ноября по март он обитает в Обской губе. Нерестовая миграция в Надым начинается в конце апреля — начале мая. В устье Надыма ерш обычно появляется после распаления льда при температуре воды 4,0–4,5 °С. В 1970 г. заход рыбы в устье Надыма отмечен в середине июня. После нереста остается в водоемах поймы на нагул, который продолжается до ледостава. Во время нагула ерш совершает незначительные перемещения из соров в реку и обратно, что связано с колебанием уровня воды в речной системе. Выход ерша из Надыма в Обскую губу происходит подо льдом в конце октября — начале ноября.

В реках восточного побережья Гыданского п-ова ерш обычен на нижних и средних участках и редко встречается в верховьях рек. В р. Танаме нерест и нагул ерша происходят в пойменных водоемах низовьев реки, осенью он в массе подходит к местам нереста ряпушки в среднем течении Танамы.

И в реках, и в озерах ерш держится, как правило, стаями у дна на участках с песчано-илистым или глинистым, реже — каменисто-галечным дном на глубине 0,2–18 м, избегая не только быстрого течения, но и хорошо прогреваемые участки. Протяженных миграций не совершает, но местные его передвижения в течение года могут быть четко выраженными и сложными, как, например, это имеет место в Обской и Тазовской губах, где ерш, как и многие другие виды рыб, совершает нагульные, нерестовые и зимовальные миграции, в том числе уходя от заморных вод. Ерш выживает при снижении в воде концентрации кислорода до 0,8–0,6 мг/л.

Продолжительность жизни ерша в басс. р. Обь составляет 11–16, редко — 18 лет. При этом рыбы достигают 22–24 см длины и 200 г массы. В верхнем и среднем участках Оби ерш живет меньшее число лет, чем в северных, но растет быстрее и половозрелым становится раньше. Наибольшие размеры тела отмечены у ерша из Средней Оби и Обской губы. В промысловых уловах из Обской губы преобладают особи в 4+–6+, массой тела в среднем 44 г. В Тазовской губе в траловых уловах в августе 1987 г. присутствовали особи ерша в возрасте от 1+ до 23+, длиной от 7,3 до 19,0 см и массой от 5 до 101 г.

В уловах из Надыма встречается ерш в 2+–11+, длиной 8–19 см и массой 8–160 г. Преобладают (87%) рыбы в возрасте 3+–6+, длиной 12–13 см и массой 30–40 г. Половой состав ерша с возрастом значительно меняется: до 3+ самцы численно превосходят самок, затем самок становится больше, и начиная с возраста 8+ самцы в уловах не встречаются. Наиболее интенсивный рост ерша наблюдается в первые годы жизни до наступления половой зрелости. Темп роста самок выше, чем самцов. В Танама ерш растет гораздо хуже: длина рыб в 5+ составляет 8 см, масса — 9 г, в 9+ — 13 см и 40 г.

Половозрелым ерш в водоемах Оби становится в 2+–4+ при достижении 7–11 см длины и 10–30 г массы, в Обской губе — в 3+–4+, в Надыме — в 3+–4+ при достижении 11–12 см длины и 20–36 г массы.

Нерест ерша в условиях водоемов р. Оби двухпорционный. Первую порцию икры рыбы выметывают при температуре воды 4–9 °С, вторую — при 15–20 °С. Икринки первой генерации имеют желтую окраску и диаметр 0,91–1,21, в среднем — 1,03 мм. Икринки второй генерации беловатого оттенка диаметром 0,36–0,47, в среднем — 0,40 мм. После выброса первой порции икры яичники становятся дряблыми, в них присутствуют лопнувшие фолликулы, начинается созревание икринок второй генерации. После выметывания второй порции в яичниках остаются только ооциты генерации следующего года и небольшое число икринок второй генерации.

С продвижением с юга на север сроки нереста ерша в басс. р. Обь сдвигаются на более поздние даты. В Бухтарминском водохранилище ерш приступает к размножению в конце апреля — первых числах мая, в верховьях Оби и ее среднем течении — во второй половине мая, в Нижней Оби — в конце июня. Икра откладывается в зависимости от ситуации на нерестилищах на отмершую, часто покрытую налетом ила растительность, на затопленные кустарники, коряги, пряди мха, на песчаные и каменистые грунты на глубине 0,6–2,5 м.

Из Обской губы ерш заходит на нерест в реки западного и восточного побережий. Икру выметывает на отмершую растительность, но в западной части губы — на песчаный грунт в связи со слабым развитием здесь водной растительности. В восточных притоках губы ерш нерестится в мае — начале июня, в западных — в конце июня — начале июля, поскольку ямальские реки текут с севера и освобождаются ото льда позднее рек восточного побережья, текущих с юга. В басс. р. Надым первую порцию икры ерш откладывает в середине июня, после полного очищения рек ото льда и прогрева воды до 6,0–8,0 °С, вторую порцию — в первой половине июля. Икра выметывается на затопленную растительность, заиленные коряги и т. п. на глубине 1,5–2,0 м.

Плодовитость ерша в басс. р. Обь колеблется от 4 до 52 тыс. икринок. В первой порции отложенной икры содержится от 4 до 43, в среднем — 30 тыс., во второй порции — от 2 до 21, в среднем — 14 тыс. икринок. В Надыме первая

кладка ерша состоит из 4–30, в среднем — 13 тыс., вторая — из 0,4–6,0, в среднем — 2 тыс. икринок.

Информация о сроках инкубации икринок ерша в водоемах Сибири скудна. В Оби этот период при температуре воды 15–16 °С длится 5–6 суток, при 20 °С — около 4,5 суток. Выклюнувшиеся из икринок личинки имеют длину около 4 мм, в возрасте 11 суток при длине 5–6 мм они начинают активно питаться.

Питается ерш в течение первого лета жизни зоопланктоном, мелкими организмами зообентоса и в небольшой степени водорослями. Пища взрослого ерша состоит из организмов зообентоса и нектобентоса, икры и небольшого размера рыб, в меньшей степени — водорослей планктона и перифитона, гидрофитов. Элементы хищничества особенно характерны для ерша северных популяций. В низовьях Оби в период нереста сиговых ерш активно поедает их икру, особенно ряпушки. В Обской губе объектами питания ерша являются амфиподы, мизиды, морские тараканы, моллюски, полихеты, личинки хирономид, ручейников, имаго насекомых, икра рыб, в небольшой степени — ракообразные планктона. В Надыме ерш питается как растительной, так и животной пищей, но в пищевом комке преобладают моллюски, личинки хирономид и ручейников. Меньшую роль в питании ерша играют в условиях Надыма (судя по частоте встречаемости в желудочно-кишечном тракте рыб) личинки семейства Heleidae и водяные жуки. В период нереста значительная часть (до 37 %) производителей не питается. После нереста ерш начинает усиленно питаться. Степень наполнения желудка в конце июля была равна 2–3 баллам, индекс наполнения в среднем равен 46,4 ‰. В большинстве водоемов ерш питается в течение всего года, включая время нереста, наиболее активно — в июле-августе, наименее активно — в ноябре-феврале.

Характер питания ерша в течение суток изучался в Тазовской губе 2–3 августа 1987 г. Было выявлено, что пищевой спектр рыб состоял из личинок и куколок хирономид, моллюсков, ракообразных (клагоцеры и копеподы) планктона. Основную часть (61,2 % по массе пищи в желудках) суточного рациона ерша составляли хирономиды, за которыми следовали моллюски (главным образом, *Pisidium*); клугоцеры и копеподы встречались в желудках рыб редко. В период первого траления (в 9 час. 30 мин. 2 августа) индекс наполнения желудков ерша был минимальным — 2 ‰, пустые желудки отмечены у 35 % особей. Пищу составляли преимущественно хирономиды (куколки — 39,6 %, личинки — 30,7 %) и моллюски (29,7 %). В 13 час. 30 мин. в пище ерша возросла доля личинок хирономид (56,4 %), уменьшилась доля их куколок (29,1 %) и моллюсков (14,5 %). Индекс наполнения желудков повысился до 18 ‰. С 17 час. 30 мин. до 1 час. 30 мин. отмечена наибольшая интенсивность питания ерша — индекс наполнения составил 35–39 ‰. В эти часы ерш потреблял преимущественно моллюсков (47 %) и личинок хироно-

мид (29%), доля куколок хирономид снизилась до 2,5%, число особей рыб с пустыми желудками было минимальным – 10%. В 5 час. 30 мин. интенсивность питания ерша уменьшилась до 10%, в составе пищи увеличилась роль хирономид (личинок — 56,2, куколок — 27,8%) и снизилась доля моллюсков (13,8%). В 9 час. 30 мин. 3 августа активность питания ерша возросла (индекс наполнения равнялся 26%), доля моллюсков составила 69,5%, доля куколок хирономид — 25,4%, личинок хирономид — 4%. Полученные данные однозначно свидетельствуют о неравномерном по интенсивности и избирательном характере питания ерша в течение суток. Величина суточного рациона особей ерша массой 5–100 г и длиной 7,3–19 см, рассчитанного по фактическому весу потребленной пищи, в период наблюдений равнялась 2,31% от массы тела. Суточная потребность в пище составила 1100 мг на 1 экз. рыбы при средней интенсивности потребления 46,25 мг/час.

Специализированный лов ерша в большинстве водоемов не ведется. В статистике вылова он фигурирует как «мелочь II–III группы» или как «мелкий частичек». Промысел ерша в Обской губе и впадающих в нее тундровых реках осуществляется в основном в зимнее и весеннее время. Среднегодовой вылов в период с 1980 по 1990 г. составил 3,4 тыс. ц с колебаниями от 2,0 до 5,6 тыс. ц. Максимальная добыча была отмечена в 1965 г. — 23,4 тыс. ц. По данным траловых съемок, биомасса ерша в Обской и Тазовской губах, рассчитанная методом площадей, в 1970-х гг. составляла около 200 тыс. ц, в том числе 120 — в Обской и 80 тыс. ц — в Тазовской. Слабое освоение запасов ерша негативно влияет на нерестящихся в Обской губе ряпушку и корюшку, а также на темпы роста молоди сиговых.

В Надыме во второй половине XX в. ежегодно добывалось около 1,5 тыс. ц ерша. В целом, в басс. р. Обь с 1953 по 1963 г. ежегодно вылавливалось от 9,8 до 28,7 тыс. ц этого вида рыб. В настоящее время промысловые запасы ерша в бассейне Оби, включая водоемы Обь-Тазовской области, находятся в удовлетворительном состоянии.

Речной окунь широко распространен в водоемах Евразии, но по побережью Тихого океана он известен только в реках Охотского моря, отсутствует на Сахалине и Курильских о-вах. В историческом прошлом обыкновенный окунь обитал в бассейне Амура, но затем по неизвестным причинам исчез. Вселен окунь в водоемы Австралии, Новой Зеландии, Южной Африки и Азорских о-вов.

Тело у речного окуня зеленовато-желтое, на боках 5–9 поперечных черных полос. Два спинных плавника соприкасаются или немного раздвинуты, первый спинной выше второго (рис. 24). Первый спинной плавник серый, с черным пятном на конце, второй спинной — зеленовато-желтый, грудные плавники желтые, иногда красные. Тело покрыто мелкой чешуей ктеноидного типа. На жаберной крышке один прямой шип, предкрышка сзади зазубрена. Межче-

люстные кости выдвигаемые. Тонкие зубы расположены полосами во много рядов на челюстях, сошнике, небных и внешнекрыловидных костях. Жаберные перепонки сращены между собой. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге — 16–29, прободенных чешуй — 53–74, позвонков — 38–44. Кариотип: $2n = 48$, $NF = 48$.



Рис. 24. Речной окунь

Подвиды речного окуня не выделены, но его морфоэкологические формы описаны. Нередко окунь образует несколько экологических форм в одном и том же водоеме. Прибрежный окунь питается преимущественно беспозвоночными, растет медленно и не достигает больших размеров, а живущий на глубоких участках водоема — является в значительной степени хищником и растет заметно быстрее. Однако, как правило, такого рода группировки окуня не изолированы друг от друга в репродуктивном отношении. Окунь — озерно-речная рыба, но встречается и в распресненных прибрежных участках морей, и в озерах с повышенной соленостью (до 7–10 г/л). Лучше всего окунь приспособлен к жизни в прибрежной, заросшей гидрофитами зоне средних по глубине (от 2,5–4,0 м) мезотрофных пресноводных озер. В реках населяет, как правило, их нижние и средние участки. Устойчив к закислению воды (снижению рН до 5). Оксифил — нижний порог выживания окуня, колеблется от 0,5 до 1,0 мг O_2 /л.

В бассейне Оби окунь встречается повсеместно — от верховьев до губы включительно. В таежной зоне Западной Сибири обитает почти во всех незаморозных, часто малокормных озерах, нередко — совместно с малочисленной

в них щукой или является единственным представителем ихтиофауны озера. На Ямале окунь изредка встречается только в пределах южной части полуострова, немногочислен в бассейне Надыма, не обнаружен в р. Юрибей (Гыданский п-ов), малочислен в реках восточной части Гыданского п-ова.

В верховьях Оби (в том числе в оз. Телецкое и оз. Чаны) окунь живет до 11+, в Средней и Нижней Оби — до 16+. В водоемах Средней Оби окунь в 3+ вырастает в среднем до 18 см и 126 г, в 5+ — 30 см и 314 г, в водоемах Нижней Оби в 3+ он имеет 15 см длины и 70 г массы, в 5+ — 23 см и 213 г, в 9+ — 33 см и 239 г, в 12+ — 38 см и 1000 г, в 16+ — 46 см и 1100 г, в реках Ямала в 10+ — 39 см и 835 г.

Половозрелым окунь становится в оз. Телецком в 3+–4+, в степных озерах Алтайского края — в 1+–2+, в пойменных и материковых озерах Верхней Оби — в 2+–3+ при достижении 12–14 см длины и 50–100 г массы, в оз. Чаны — в 2+–3+ при 11–14 см длины и 39–65 г массы, в водоемах Нижней Оби — в 3+–4+.

Нерестится окунь в течение года однократно. Икра откладывается в виде длинных студенистых лент на отмершую травянистую растительность и затопленные или поваленные в воду деревья и кустарники. Такая лента имеет длину 12–70 см, ширину 3–7 см, клейкостью не обладает и держится в толще воды на стеблях растений. В озерах Нижней Оби нередко случаи выметывания окунем икры на песчаные и даже заиленные участки грунта.

В оз. Телецкое нерест окуня происходит в конце мая — начале июня при температуре воды 8–10 °С, на глубине 0,5–1,5 м, на нижнем участке Бии — в первых числах мая, в низовьях Катуня — во второй половине мая, в пойменных водоемах Верхней Оби и в озерах степной зоны Алтайского края — в первой декаде мая при температуре воды 9–11 °С.

В оз. Чаны окунь нерестится в мае в течение 3–5 суток при температуре воды 12–15 °С и минерализации 0,5–0,9 ‰. В отличие от плотвы и язя, чановский окунь более индифферентен в отношении нерестового субстрата, аэрации воды и других условий нереста и инкубации икры. Ранее считалось, что нормальное развитие оплодотворенных икринок окуня возможно на участках озера с соленостью воды до 5–7 ‰. Однако затем было достоверно выявлено, что успешный нерест окуня в оз. Чаны возможен только в воде с минерализацией до 2,0–2,5 ‰, а вылов сеголетков этой рыбы на участках водоема с более высокой минерализацией объясняются миграцией молоди с мест размножения в места нагула. В водоемах Средней Оби окунь размножается в первой половине мая при температуре воды 10–13 °С, Нижней Оби — во второй половине мая при температуре воды 8–12 °С, на Ямале — во второй половине июня.

ИАП окуня в пойменных водоемах верховьев Оби у самок в 3+–5+ и массой 115–250 г составляет 4,5–23,0 тыс. икринок, в оз. Чаны — 10,0–85,0, в водоемах Средней Оби в 4+–11+ — 22–81, Нижней Оби в 4+–6+ — 24–126, в Надыме —

28,3–67,0 тыс. икринок. Диаметр выметанных икринок у окуня — 2,0–2,5 мм. Развитие оплодотворенных икринок в зависимости от температуры воды происходит в течение 10–14 суток. По наблюдениям на нерестилищах в притоках Байкала, уже на вторые сутки после оплодотворения в икринке образуется тело зародыша, на третьи сутки закладываются глазные, слуховые капсулы и миотомы, на четвертые — сердце. В последующие дни формируется система кровообращения. Выклев личинок происходит дружно, после чего в кладке остаются пустые ячейки и икринки с уродливыми эмбрионами, которых бывает до 15 %.

Личинки окуня при вылуплении имеют 4–6 мм длины и почти резорбированный желточный мешок, в связи с чем они сразу начинают активно плавать и питаться. Оказавшись в мелководных, высыхающих или промерзающих озерах, личинки и сеголетки окуня в массе гибнут. Вскоре после вымета икры текущего года у окуня начинается развитие икринок генерации следующего года, что хорошо просматривается на гистологических препаратах яичников.

Основу питания окуня в первые недели после рассасывания желточного мешка составляют водоросли и организмы зоопланктона, в качестве дополнительной пищи — мелкие организмы бентоса и нектобентоса. Молодь рыб в пищевом рационе окуня начинает встречаться по достижении ими в ряде водоемов 30 мм длины. По мере роста окуня роль беспозвоночных в его питании уменьшается, а роль рыбной пищи — увеличивается. Однако, как правило, беспозвоночные присутствуют в пище и взрослого окуня. Например, смешанный тип питания — беспозвоночные и рыба — в течение всей жизни окуня отмечен в оз. Чаны. У окуня из р. Надым в пище обнаружено 15 компонентов, из которых по частоте встречаемости преобладают личинки хирономид (35 %), рыба (28 %) и кладоцеры (21 %). Отмечены случаи каннибализма. Изменения в характере питания окуня по мере его роста выявлены и в других водоемах Оби. В целом, спектр питания взрослого окуня в большинстве водоемов Сибири широк и представлен как беспозвоночными, так и рыбами, в том числе своего вида. В мезотрофных и эвтрофных водоемах с богатым бентосом и нектобентосом окунь использует организмы этих жизненных форм как основной корм и является лишь факультативным хищником. Явление каннибализма характерно для окуня в тех озерах, где он обитает в качестве единственного вида рыб, как, например, в оз. Красиловское (правобережье Верхней Оби), или вместе со щукой, как это имеет место в ряде озер Ханты-Мансийского округа. В то же время в целом ряде озер в бассейне Средней Оби явление каннибализма у окуня в аналогичных ситуациях не наблюдалось.

Зимой окунь активен, но питается менее интенсивно, чем в период открытой воды. Нередко активизация питания окуня весной наблюдается задолго до

распаления льда. В период нереста (выметывания половых продуктов) окунь не питается, но сразу же по окончании его начинает активно кормиться.

В бассейнах всех крупных рек Сибири окунь является одним из основных промысловых видов рыб. В верховьях Оби (в границах Алтайского края) в середине XX в. промысловые уловы окуня достигали 500–1000 ц в год, но к концу века сократились до 150–200 ц. В оз. Чаны наибольшие уловы окуня в XX в. отмечены в 1943–1953 гг. — 8,3–33,0, в среднем — 17,8 тыс. ц в год. Во второй половине столетия ежегодная добыча окуня в этом водоеме колебалась в пределах от 2,4 до 9,2, чаще составляя около 2,0–2,5 тыс. ц. В бассейне Оби в пределах Томской и Тюменской областей в 1958–1966 гг. вылавливалось 8,3–21,3 тыс. ц, в среднем — 13,7, в 1981–1988 гг. — 5,5–9,8, в среднем — 7,7 тыс. ц в год. В удовлетворительном, а в ряде водоемов в хорошем состоянии находятся промысловые запасы окуня в басс. р. Обь и в настоящее время.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В водоемах субарктической зоны Западной Сибири — Ямало-Гыданской географической области и Обь-Тазовской устьевой области — в настоящее время обитают в общей сложности два вида миногообразных (тихоокеанская и сибирская миноги) и 35 видов костных пресноводных рыб. По отношению к пресноводной ихтиофауне всей Сибири (96 видов) это составляет 36,5%, без учета эндемиков Байкала (33 вида) — 55,5%, по отношению к ихтиофауне басс. р. Обь (52 вида) — 67,3%.

Облик ихтиоценозов водоемов отдельно взятых районов субарктической зоны Западной Сибири заметно различается, отражая конкретные особенности условий обитания рыб. В реках и озерах Ямала отмечено в общей сложности 27 видов рыб, Гыданского п-ова — 25, Обской губы — 35, Тазовской губы — 32 (табл. приложения). В отдельно взятых реках и особенно в тех озерах, которые не имеют постоянной связи с реками, состав ихтиоценозов может существенно отличаться от такового для района в целом. Наиболее ярко это выражено на Ямале, где в северных реках обнаружено лишь 5 видов рыб. Структура ихтиоценозов малых рек и небольших многочисленных озер северной части Гыданского п-ова остается практически не изученной. Но априори и в них число видов рыб невелико.

Наибольшее видовое разнообразие ихтиофауны в Обской губе не случайно и связано с гораздо большим, чем в водоемах прилежащих территорий, разнообразием условий обитания рыб, тепляющим влиянием вод Оби, постоянным контактом ихтиоценоза губы с ихтиоценозами впадающих в нее рек, наконец, с проникновением в губу из Оби рыб-вселенцев — леща и судака. Из сравнительно теплолюбивых рыб равнинного бореального фаунистического комплекса в Обской и Тазовской губах присутствуют, хотя и в небольшом числе, уже названный лещ, а также серебряный и золотой карась, сибирский пещарь, язь, голян Чекановского, озерный голян, щиповка. В водоемах Ямала и Гыдана эти виды рыб либо не обитают, либо весьма малочисленны (золотой карась и озерный голян — на Ямале, ерш и окунь — на Ямале и Гыдане). Отсутствует в реках Ямала и Гыдана стерлядь. В процессе дальнейшего изучения ихтиоценозов некоторые из видов рыб (голян Чекановского, щиповка) в во-

доемах Ямала и Гыдана могут быть обнаружены, однако общую картину видового разнообразия ихтиоценозов в Ямало-Гыданской географической области и Обь-Тазовской устьевой области это не изменит.

Облик пресноводной ихтиофауны субарктической зоны Западной Сибири формируют рыбы, относящиеся к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу. Это арктический голец, восемь видов рыб семейства сиговых, из которых в Тазовской губе отсутствует только омуль, зубатая корюшка, налим и девятииглая колюшка. Все эти рыбы, кроме колюшки, являются основными объектами рыболовства.

Рыбы, относящиеся к равнинному бореальному фаунистическому комплексу, хотя и занимают заметный удельный вес (34,3%) в видовой структуре ихтиоценозов субарктической зоны Западной Сибири, но и по общей площади водоемов, в которых они обитают, и по абсолютной численности, и тем более роли в промысле существенно уступают рыбам арктического пресноводного комплекса. Лишь в отдельно взятых водоемах некоторые из них (щука, окунь) играют заметную роль в промысле. Тем не менее, изучение различных сторон биологии рыб этого комплекса весьма актуально в связи с необходимостью выявления механизмов приспособления их к условиям обитания в пределах северной границы ареала.

Редок или малочислен в водоемах рассматриваемого региона сибирский осетр, малочисленна или отсутствует (на Гыданском п-ове) стерлядь, редко и в небольшом числе встречаются в верховьях некоторых рек таймень и сибирский хариус.

Причины, в силу которых сложился качественный (видовой) и количественный состав ихтиоценозов в водоемах севера Западной Сибири, во многом являются общими с таковыми для ихтиоценозов Субарктики в целом. Подробный анализ этих причин можно найти в ряде публикаций по рыбам Субарктики европейской части России и Сибири (см. список рекомендуемой литературы). Здесь отметим главную причину сравнительно низкого видового разнообразия и продуктивности пресноводных ихтиоценозов Субарктики — это сравнительно небольшие величины радиационного баланса в высоких широтах той части солнечной радиации, которая поглощается водоемами [Рянжин, 1990; Ефремова, 2005].

Распределение рыб в озерно-речной системе Ямала и Гыдана в течение года крайне неравномерное и носит ярко выраженный сезонный характер, сформировавшийся за многие годы в результате адаптации рыб к сложным условиям существования. Нагул рыб в большей части рек происходит преимущественно в их низовьях, где в пойменных водоемах наиболее развита кормовая база рыб. Размножение весенне-нерестящихся рыб осуществляется в основном на этих же участках, но осенне-нерестящиеся рыбы (сиговые и налим) поднимаются на нерестилища, расположенные в верховьях рек, где в течение зимы или от-

сутствуют, или проявляются в небольшой степени заморные явления. На зимовку рыбы из заморных рек скатываются в распресненные участки морских заливов либо в Обскую и Тазовскую губы. Часть тех рыб, которые нерестились осенью и зимой в верховьях рек, скатиться вниз до начала замора не успевают и остаются до весеннего освежения вод в районе нерестилищ. Зимуют рыбы также и в глубоких проточных и незаморных озерах.

Не менее сложные миграции совершают в течение года рыбы в Обской и Тазовской губах. Как отмечено в гл. 2, неоднородные условия обитания, особенно по солености вод и в связи с заморными явлениями, оказывают существенное влияние на многие черты экологии рыб этих эстуарных районов. Весной, с началом весеннего освежения заморных вод вскрывающимися реками, начинается массовый ход рыб из губ в реки и их пойменную систему на нагул и нерест. В губах остаются лишь самые младшие возрастные группы всех полупроходных видов рыб, а также все возрастные группы рыб, не совершающие значительных миграций — корюшки, ряпушки, ерша. В период открытой воды Обская и Тазовская губы являются выростными угодьями всех наиболее ценных рыб Обь-Тазовского бассейна.

Репродуктивная часть популяций сиговых рыб нагуливается в основном в дельте Оби, южной части Обской губы и на наиболее кормных биотопах Тазовской губы, на нерест поднимается в притоки: из Обской губы — в основном в уральские притоки Нижней Оби, из Тазовской губы — преимущественно в реки Пур и Таз, на зимовку возвращается в незаморные зоны губ. Но некоторые локальные популяции сиговых, например из рек Пур и Таз, всю жизнь проводят в пресной воде и на зимовку в солоноватые воды не выходят. Ряпушка новопортовской популяции и часть популяции сига-пыжьяна, а возможно и чира, нерестятся в прибрежной зоне Обской губы в районе мыса Каменный. В итоге расхождение основных мест нагула, нереста и зимовки обеспечивает рыбам наиболее успешное воспроизводство и поддержание численности в соответствии с кормовыми ресурсами.

Наибольшее влияние на характер миграций рыб в Обской и Тазовской губах оказывают два вышеназванных фактора среды — соленость вод и концентрация растворенного в воде кислорода в зимний период. Поскольку оба фактора весьма динамичны — и в пространстве, и во времени, рыбам приходится постоянно совершать перемещения с одного участка на другой в поисках оптимальных условий жизни. В случае экстремально высокого проявления дефицита растворенного кислорода происходит массовая гибель рыб («замор»), как, например, это имело место весной 2007 г. Интересно, что отложенная в пределах заморной зоны икра сиговых рыб весной не погибает, по крайней мере, в массе. Причины этого усматривают в наличии в заморной зоне локальных участков с повышенным содержанием кислорода и повышенной устойчивостью эмбрионов к дефициту этого элемента [Кузнецов и др., 2011]. Также

следует отметить, что ежегодные заморные явления оказывают существенное отрицательное влияние на развитие в Обской и Тазовской губах кормовой базы рыб, затрудняют весенне-летний нагул рыб. Значительная часть ресурсов планктона летом в пресноводной части губ рыбами не используется и выносятся в солоноватоводную зону [Там же, 2011].

По экологии размножения — возрасту полового созревания, периодичности и срокам нереста, характеру нерестового субстрата, плодовитости, длительности инкубации оплодотворенных икринок и др. — ихтиоценозы большинства водоемов субарктической зоны Западной Сибири гетерогенны, т. е. состоят из рыб, размножение которых видоспецифично. В водоемах Ямало-Гыданской области и Обь-Тазовской устьевой области обитают весенне-, осенне- и зимне-нерестящиеся виды рыб. К первой группе относятся корюшка, хариус, щука, карповые, окуневые и колюшка, ко второй — арктический голец и сиговые, к третьей — налим и ледовитоморская рогатка.

Для сиговых рыб рассматриваемого региона, как и для рыб этого семейства из водоемов Субарктики в целом, репродуктивный процесс имеет ряд характерных черт: растянутость полового созревания по возрастам, отсроченный характер полового созревания, пропуски (неежегодность) нереста. В Обской губе самки и самцы сиговых рыб в конце зимовки и начале анадромной миграции в р. Обь по состоянию половых желез отчетливо подразделяются на рыб с отсроченным половым созреванием, потенциально готовых к нересту, и рыб, пропускающих очередной нерестовый сезон. Явление пропуска нереста самками сиговых рыб отражает низкий темп восстановительных процессов в период текущей зимы и последующего лета и необходимость развития яйцеклеток очередной генерации в течение дополнительного годового цикла [Исаков, 2009; Исаков, Селюков, 2010].

По характеру питания взрослых особей почти все виды рыб субарктической зоны Западной Сибири являются бентофагами. К хищным рыбам следует отнести только арктического гольца, тайменя, щуку, судака и налима. Однако хорошо известно, что такое деление рыб довольно условно, поскольку в питании хищных рыб нередко заметную роль играют беспозвоночные нектобентоса и бентоса, а в пище мирных рыб встречается молодь рыб, в том числе своего вида.

Молодь всех рыб из водоемов Субарктики Западной Сибири, наряду с организмами зоопланктона, питается в той или иной степени и фитопланктоном. Молодь хищных рыб очень быстро переходит на энергетически более выгодное для них питание сравнительно крупными беспозвоночными бентоса и нектобентоса, а вскоре — и на питание рыбами. В пищевом рационе мирных рыб роль зоопланктона и фитопланктона может быть заметной и во взрослом состоянии, особенно зоопланктона. Рыбы, которые питались бы в течение всей жизни только организмами зоопланктона (планктофаги),

в ихтиофауне субарктической зоны Сибири отсутствуют. Причина этого — слабое развитие в водоемах региона гидробионтов данной экологической группы, особенно поздней осенью и зимой. Основу пищевого рациона большинства видов мирных рыб составляют организмы зообентоса.

Считалось, что сиговые, будучи холодолюбивыми рыбами, зимой в условиях сибирских рек и озер питаются и растут. На самом деле факт питания сиговых и многих других рыб Сибири в период ледового режима водоемов следует считать бесспорным. Что касается более или менее активного роста сиговых зимой, то накопленные к настоящему времени сведения вынуждают сомневаться в этом. Например, проведенный Е. Н. Кузнецовой [2003] анализ данных линейных и весовых размеров ряпушки из уловов 1961–1965 гг. в низовьях Лены и на побережье моря Лаптевых позволил ей сделать вывод о том, что в первой и последней трети зимы рост этого вида рыб весьма замедлен, а с ноября по январь включительно он отсутствует совсем. Наиболее активный прирост длины и массы тела у ряпушки этого региона наблюдается лишь один месяц в году — в июле, менее активный — в августе и сентябре, слабый — в октябре. А. А. Нейман [1959] на основании результатов анализа чешуи сига-пыжьяна из дельты Енисея пришла к выводу, что, несмотря на хорошо развитую кормовую базу для бентофагов, рост сига в условиях низких температур этого участка реки даже в период открытой воды замедлен: линейный прирост у большинства особей рыб начинается в конце июня — начале июля и заканчивается в конце сентября.

Обобщив результаты, полученные по росту ряпушки и других сиговых (муксун и омуль) из низовьев р. Лены, Е. Н. Кузнецова сделала вывод, что в условиях высоких широт основной нагул и рост солоноватых и пресноводных сигов происходит только в период открытой воды; в остальное время года наблюдается преимущественно поддерживающий метаболизм и развитие половой системы (у неполовозрелых особей) и половых продуктов. В этих условиях малый прирост или полное его отсутствие наблюдается у значительной части производителей в год их нереста и летние месяцы. По мнению Е. Н. Кузнецовой [2003], рост сиговых рыб происходит только в период открытой воды, что определяется влиянием температурных условий на их жизнедеятельность: это не медленно растущие рыбы, как принято считать, а растущие очень ограниченное время. Ранее аналогичный вывод по отношению к сиговым Кольского п-ова был сделан Ю. С. Решетниковым [1980].

Характер зависимости скорости метаболизма и метаболических адаптаций от температуры среды обитания морских рыб (в том числе зубатки) разных широт обсуждается в работе Л. И. Карамушко с соавторами [2004]. На основании собственных экспериментальных исследований и анализа литературных данных, авторами сделан вывод о том, что «адаптация к жизни в низкотемпературных условиях заключается не в повышении интенсивности энергетического

обмена, а в суммарном снижении потребления годовой энергии... Темп роста у полярных организмов на 30–40%, а репродуктивный вклад (оцениваемый по массе и калорийности гонад) на 25–30% ниже, чем у бореальных видов».

Для ихтиоценозов водоемов субарктической зоны Западной Сибири характерна невысокая по сравнению с водоемами южнее расположенных ландшафтно-географических зон Сибири (лесостепной, таежной и даже лесотундровой) продуктивность. Основная причина этого названа выше — сравнительно небольшое количество поступающей в водоемы солнечной энергии. Достаточно напомнить, что если в экваториальном поясе годовой радиационный баланс суши составляет максимальные для земного шара значения — $3,0\text{--}3,5 \cdot 10^3$ Дж/см², то в пределах умеренного пояса эта величина не превышает $1,6 \cdot 10^3$ Дж/см², на южной границе субарктического пояса в январе-марте и октябре-декабре радиационный баланс отрицательный, а в остальные месяцы составляет в сумме около $1,3 \cdot 10^3$ Дж/см² [Современные глобальные изменения..., 2006].

Годовые суммы положительных температур воздуха для разных ландшафтно-географических зон на водосборных бассейнах крупных озерных систем бывшей территории СССР приведены в работе «География озер Таймыра» [1985]. Для озер полярного типа (оз. Таймыр и др.) эта величина составляет от 0 до 600 °С, больших озер умеренной зоны (оз. Байкал) — от 1000 до 1800 °С, большинства озер умеренной зоны — от 2000 до 3000 °С, для озер аридных и семиаридных зон (Балхаш, Арал, Каспий) — от 3000 до 5000 °С. В этой же публикации имеется информация о годовой сумме температур воды в оз. Таймыр — типичном водоеме северного сектора Субарктики Сибири. Для 1978 г. величина этой характеристики озера составила 626 градусо/дней, в том числе в период весеннего нагревания 194 и летнего нагревания 270. Для 1979 г. эти величины равнялись 605, 95 и 402 соответственно, для 1980 г. — 377, 99 и 239 градусо/дней соответственно.

Сведения по биологической продуктивности водных экосистем разных широтных зон на территории Западной Сибири скудны, что не позволяет провести соответствующий сравнительный анализ ни по одному из трофических уровней. Для территории Европы (включая европейскую часть России) такая, хотя и не очень обильная, информация в течение многих десятилетий XX в. собрана и подобный анализ проведен. Результаты этого анализа отражены, в частности, в работе С.П. Китаева [1984]. Автором показано, что первичная продукция (ППр) фитопланктона в озерах разных природных зон Европы в направлении с юга на север закономерно уменьшается. В озерах, входящих в диапазон («коридор») ППр от $< 0,094$ до $> 6,0$ г С/м³·сут, в зоне смешанных лесов эта величина составляет в среднем по измерениям в 109 озерах $1,19$ г С/м³·сут, в зоне тайги ($n = 124$) — $0,34$, в зоне северной тайги ($n = 21$) — $0,25$, в зоне тундры ($n = 14$) — $0,19$ г С/м³·сут. Эта же закономерность проявляется при сравнении озер с ППр от $< 0,12$ до $> 3,75$, а именно:

в зоне смешанного леса ($n = 78$) ППр составляет в среднем $1,11 \text{ г С/м}^3\cdot\text{сут}$, в зоне тайги ($n = 121$) — $0,58$, в зоне лесотундры ($n = 34$) — $0,28 \text{ г С/м}^3\cdot\text{сут}$. Для группы озер с ППр от $< 12,5$ до $> 400 \text{ г С/м}^3\cdot\text{сут}$ в озерах смешанных лесов ($n = 134$) ППр в среднем равняется $149 \text{ г С/м}^3\cdot\text{сут}$, озер тайги ($n = 121$) — 54 , озер лесотундры ($n = 34$) — $23 \text{ г С/м}^3\cdot\text{сут}$.

Закономерное снижение показателей развития с юга на север наблюдается, по данным С. П. Китаева, и на гетеротрофных уровнях озерных экосистем Европы. Так, в озерах, входящих в группу развития зоопланктона от $< 0,5$ до $> 8 \text{ г/м}^3$, в степной зоне ($n = 45$) биомасса беспозвоночных в среднем составляет $12,6 \text{ г/м}^3$, в лесостепи ($n = 72$) — $11,9$, в зоне смешанных лесов ($n = 565$) — $2,76$, в зоне тайги ($n = 942$) — $1,44$, в тундре ($n = 68$) — $1,27 \text{ г/м}^3$.

Биомасса зообентоса в озерах Европы, объединенных в группу от $< 1,25$ до $> 20 \text{ г/м}^2$, в зоне смешанных лесов ($n = 582$) равняется $8,93 \text{ г/м}^2$, в зоне тайги ($n = 990$) — $3,90$, в зоне тундры ($n = 70$) — $4,64 \text{ г/м}^2$. Суммарная биомасса зоопланктона и зообентоса в озерах группы от $< 2,5$ до $> 40 \text{ г/м}^2$ в зоне смешанного леса составила в среднем (по $n = 441$) $22,84 \text{ г/м}^2$, в зоне тайги ($n = 886$) — $9,55$, в зоне тундры ($n = 56$) — $7,86 \text{ г/м}^2$.

Сопоставление ихтиомассы 631 озера Европы, Азии и Северной Америки, входящих в диапазон продуктивности от $< 12,5$ до $> 400 \text{ кг/га}$, также выявило зависимость этой величины от широтного расположения водоема [Китаев, 2007]. В Европе в озерах степной зоны ($n = 52$) ихтиомасса составила в среднем 294 кг/га , в зоне широколиственных лесов ($n = 36$) — 347 , в зоне смешанных лесов ($n = 151$) — 124 , в зоне тайги ($n = 141$) — 43 кг/га . В озерах Северной Америки в степной зоне ($n = 29$) ихтиомасса равна в среднем 350 кг/га , в зоне широколиственных лесов ($n = 14$) — 186 , в зоне смешанных лесов ($n = 38$) — 120 , в зоне тундры ($n = 17$) — 41 кг/га .

О зависимости ихтиомассы и рыбопродукции от суммы температур воздуха в районе расположения озер в разных ландшафтно-географических зонах Европы и Северной Америки свидетельствуют данные табл. 1.

Следует отметить тот важный факт, что в сравнении с водными экосистемами Ямала и Гыдана продуктивность экосистем Обь-Тазовской устьевой системы, особенно Обской губы, существенно выше, что объясняется привнесом в них тепла с водами притоков, прежде всего р. Оби (тепловой сток которой составляет 1360 кал/см^2 в год), и прогревом воды на мелководных участках эстуариев, занимающих значительную часть их акватории. Тем не менее, судя по величине валовой первичной продукции, преобладает доля оценок олиготрофности Обь-Тазовской области [Гаевский и др., 2011]. Обращает на себя внимание и тот факт, что в районе северного участка южной части Обской губы и южного участка средней части губы кормовая база рыб (прежде всего зообентос) слабо используется преобладающими здесь по численности сиговыми рыбами [Кузнецов и др., 2011, с. 80].

Таблица 1

Ихтиомасса, рыбопродуктивность и сумма температур воздуха в разных ландшафтно-географических зонах Европы и Северной Америки [Китаев, 2007]

Природная зона	Ихтиомасса, кг/га	Рыбопродукция, кг/га	Сумма tt воздуха >10 °С в год, град
Европа			
Тундра	17	4	718
Тайга	38	12	1385
Смешанный лес	104	52	2471
Степь	294	265	570
Субтропики (лес)	187	224	4268
Северная Америка			
Тайга	41	12	1552
Смешанный лес	120	60	3131
Степь	350	315	3640
Субтропики (лес)	209	251	5581
Тропики (лес)	129	232	8250

Промысел рыб в водоемах субарктической зоны Западной Сибири ведется в течение многих десятилетий. На Ямале наиболее продуктивными в рыбохозяйственном отношении являются те реки, в бассейнах которых имеются крупные озера, где многие промысловые виды рыб находят благоприятные условия зимовки. К таким рекам относятся прежде всего Юрибей, Мордыяха, Хэяха, Сеяха. Сами реки, как названные, так и многие другие, в условиях суровой зимы перемерзают [Богданов и др., 2000].

В большинстве водоемов Ямала интенсивный и плохо регулируемый лов подорвал промысловые запасы основных объектов добычи — сиговых рыб. Так, в 1977 г. в нижнем течении р. Мордыяхи за сутки одной сетью добывали 34 кг рыбы, из которых на долю муксуна приходилось около 32 %. В 1995 г. на этом же участке реки улов на сеть в сутки составлял лишь 0,9 кг, а доля муксуна снизилась до 3 % [Там же].

В басс. р. Юрибей (на Ямале) промысловый лов рыб ведется преимущественно на озерах Яррото-1-е и Яррото 2-е, а также на устьевом участке реки.

Промысел базируется на сиговых, в том числе на омуле. Максимальных величин уловы достигают в период осенней миграции рыб в реку, составляя от 20 до 40 кг в сутки на одну сеть длиной 75 м. Летом улов в такую сеть обычно не превышает 5–10 кг. Осенью основная доля в уловах представлена неполотовыми особями сиговых. Чрезмерный пресс вылова испытывает в указанных озерах и арктический голец.

В басс. р. Сеяха в первой половине XX в. улов в устье реки за одно притонение 270-метровым неводом составлял в среднем 10,5 кг, на участке в 60 км — 40 кг [Богданов и др., 2000]. В 1970-е гг. в водоемах реки ежегодно добывалось около тысячи центнеров рыбы. В 1977 г. уловы рыбы в озерах этого бассейна колебались от 2,8 кг [оз. Ямбуто] до 29,5 кг (оз. Союдахато), в среднем по озерам — 8,4 кг в сеть за сутки. В оз. Нейто 2-е в отдельные годы за одно притонение 200-метровым неводом добывали до 400 кг щуки [Природа Ямала, 1995; Богданов и др., 2000]. В настоящее время промысел рыбы в басс. р. Сеяха осуществляется в основном на озерах Нейтинской группы. Статистика промысла не ведется.

В реках северного побережья Ямала численность рыб невелика. В самой рыбной из них — Яхадьяхе, в августе-сентябре 1952 г. в устье реки за одно притонение вылавливали около 8 кг ряпушки [Богданов и др., 2000]. Тем не менее, реки этого района полуострова, особенно р. Яхадьяха, в рыбохозяйственном отношении важны, поскольку являются центрами воспроизводства ряпушки на северной границе ее ареала.

Во всех крупных озерах Ямала промысел рыбы носит нерегулярный характер, статистика вылова рыб отсутствует. Чаще всего в озерах ловят сига-пыжьяна, реже — пелядь и чира. Удельный вес гольца в уловах к настоящему времени существенно снизился [Природа Ямала, 1995, с. 402]. Имеются сведения, что в конце 1970-х гг. уловы рыб в Нейтинской группе озер (басс. р. Сеяха) достигали тысячи центнеров в год [Там же].

В настоящее время постоянная добыча рыб на Ямале ведется преимущественно в устьях крупных рек — Юрибей, Мордыяха, Тамбей, Сеяха, Ядыяха. Рыба транспортируется в поселки для обеспечения продуктами питания работников газовых и нефтяных месторождений. В реках Мордыяха и Юрибей лов ориентирован на крупных сигов, что экономически выгоднее. В результате этого численность муксуна и чира в реках существенно снизилась, тогда как запасы ряпушки и корюшки недоиспользуются. В зимнее время в устьях крупных рек полуострова ведется лов наваги. Ежегодные уловы этой рыбы в устье р. Мордыяха составляют в среднем за ряд лет 950 ц. В виде прилова к наваге добывается омуль, молодь сиговых, ледовитоморская рогатка [Там же]. Возможные [прогнозные] уловы рыб в ряде рек п-ова Ямал приведены в табл. 2.

Таблица 2

Возможный вылов рыб в бассейнах рек Ямала [Богданов и др., 2000]

Река	Вылов, ц
Хадытаяха	350–450
Ядаяха	300–400
Ензоряха	10–20
Еркатаяха	200–300
Хэяха	900–1100
Юрибей + Ясавейяха	1800–2600
Мордыяха	600–900
Салетаяха	50–80
Пастаяха	100–120
Сетная	100–120

В последние два десятилетия (1990–2010 гг.) в реках западного Ямала в результате интенсивного и плохо регулируемого рыболовства, а также в результате нарушений условий обитания рыб в процессе разведки и добычи газа и нефти произошли изменения в структуре популяций промысловых рыб, снизилась их численность. Прежде всего это коснулось арктического гольца, сига-гольца и налима. Наиболее значительные изменения отмечены в среднем течении р. Мордыяха, нижнем течении ее притока — р. Сеяхи, среднем течении р. Надуйяхи [Богданов, Мельниченко, 2009]. Так, в басс. р. Надуйяха в период с начала 1990-х гг. до 2006 г. в популяциях ряпушки и чира увеличилась доля младших возрастов, численность популяций сига-пыжьяна и налима сократилась. В басс. р. Мордыяхи ряд озер и проток оказались засыпанными или отрезанными от реки, что привело к сокращению площади нагульных водоемов. В нижнем течении р. Мордыяхи исчезли чир и арктический голец, очень редко стали встречаться муксун, сиг-пыжьян и пелядь. В меньшей степени пострадали виды, заходящие в водоемы этой реки из Карского моря — омуль, навага, ледовитоморская рогатка [Там же].

Будучи тесно связанными с популяциями рыб из Обской губы, рыбы рек восточной части Ямала более устойчивы к воздействию промысла [Богданов и др., 2000]. В целом, по степени воздействия на пресноводных рыб Ямала среди антропогенных факторов наиболее существенным является рыболовство. В настоящее время промысел на большинстве внутренних водоемов полуострова необходимо ограничивать — от полного временного запрета до ограничения сроков, орудий и мест лова. Наиболее строгие охранные меры необходимо принять для восстановления численности популяций муксуна, чира и арктического гольца рек и озер Западного Ямала.

Рыбопродуктивность водоемов Гыданского п-ова, как и водоемов Ямала, низка в силу слаборазвитой в них кормовой базы рыб. В Гыданской губе ежегодный вылов рыбы за первые 10 лет XXI в. составил в среднем 1340 ц. В уловах преобладали ряпушка (830 ц, или 62,5%), омуль (200 ц, 15,3%), налим (180 ц, 13,4%) и сиг-пыжьян (56 ц, 4,2%). В басс. р. Юрибей в период с 1964 по 1971 г. ежегодно добывалось 1262 ц рыбы, из которых на долю сиговых приходилось от 60 до 70%, на долю налима — 25–30%. Сходные с приведенными показатели промыслового лова рыб характерны и для водоемов басс. р. Танама. В период с 1964 по 1974 г. здесь ежегодно добывалось в среднем 1264 ц рыбы, из которых сиговые составляли 75–80%, щука — 6–8, налим — 8–10%. В указанных в гл. 2 крупных озерах Гыданского п-ова в 1962–1967 гг. ежегодный вылов рыб составлял в среднем 467 ц, в том числе сига-пыжьяна — 247 ц, чира — 31, пеляди — 29, ряпушки — 18, арктического гольца — 2, нельмы — 0,8, муксуна — 0,9, хариуса — 9,4, налима — 95, щуки — 39 ц. Исходя из этой величины вылова и площади озер, рыбопродуктивность их равняется 1,85 кг/га, что согласуется с результатами вычисления этого показателя с учетом данных по кормовой базе рыб.

Основными районами добычи пресноводных рыб среди эстуариев Карского моря являются Обская и Тазовская губы. Другие эстуарии — Байдарацкая, Юрацкая и Гыданская губы — характеризуются низкой рыбопродуктивностью, поскольку подвержены влиянию соленых вод Карского моря, а сток в них речных вод сравнительно мал [Крохалевский и др., 2011].

До 1990 г. включительно добыча рыбы в губах (как и в целом в басс. р. Обь) осуществлялась без учета рентабельности. Промысел всегда был убыточным. По этой причине уловы в эстуариях были высокими, и в период 1974–1988 гг. достигали 49 000 ц в год. Более трети этой величины добывалось в Обской губе, в которой основным объектом промысла была ряпушка — вылов ее достигал 12 тыс. ц в год. Интенсивно осуществлялся в губе в этот период мелиоративный промысел корюшки, ерша и налима.

В период с 1974 по 2010 г. уловы рыб в эстуариях Карского моря значительно варьировали (рис. 25).

Официальная статистика добычи рыбы в Байдарацкой губе скудна и ограничивается данными за 1978 и 1979 гг., в течение которых было поймано в среднем за год 390 ц, из них 86,8% по весу составляла навага [Крохалевский и др., 2011].

Промысловый лов в Обской и Тазовской губах ведется преимущественно в зимний период на участках наибольшей концентрации рыб. Широкое распространение заморных явлений вынуждает рыб концентрироваться на небольших незаморных участках, где одновременно встречаются почти все возрастные группы таких видов рыб, как осетр, нельма, муксун, чир, сиг, пелядь, ряпушка. Итак, прилов молоди рыб в губах, по крайней мере в зимний пери-

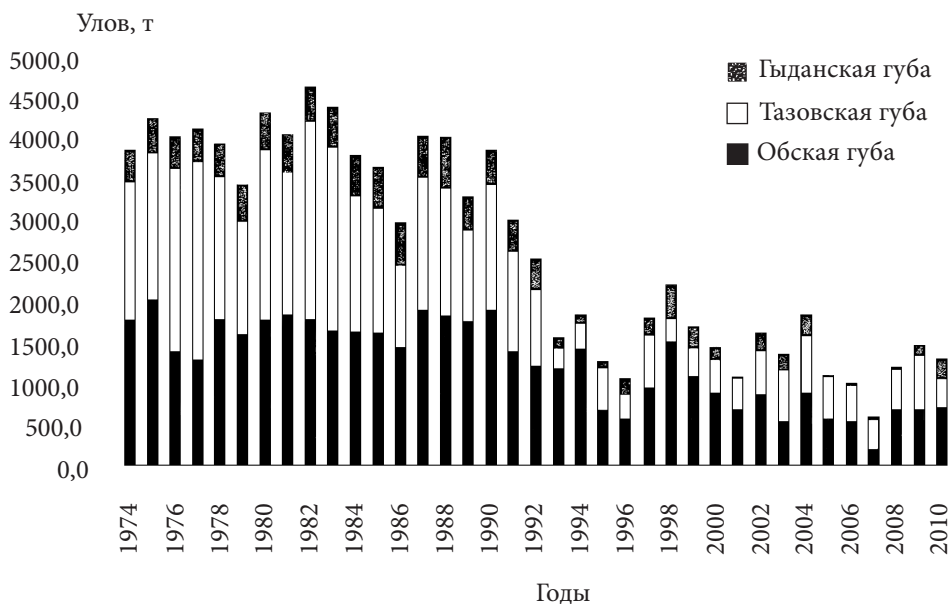


Рис. 25. Динамика суммарных уловов рыб в эстуариях Карского моря [Крохалевский и др., 2011]

од, неизбежен и может регулироваться в основном размером ячеи в орудиях лова.

Весенний (май-июнь) промысел корюшки, ерша и налима в Обской губе осуществляется в районе пос. Новый Порт и основан на предзаморной миграции рыб (всех видов) из южных участков Обской губы. Вылов рыб ведется ставными неводами и рюжами (стационарные орудия лова типа «вентерь»). С 1980-х гг. в этом районе губы вылов сиговых (без ряпушки) не превышает 20 % от общего улова в весовом исчислении, а прилов молоди сиговых — около 10 % от общего вылова рыб этого семейства в штучном исчислении. На ерша, налима и корюшку обычно приходится не менее 70 % вылова, за исключением 2004 и 2005 гг., когда 40–50 % вылова пришлось на ряпушку. В период с 2004 по 2010 г. ежегодный вылов ряпушки колебался в пределах 120–1200 ц, других сиговых — 43–200, корюшки — 6–1120, ерша — 90–760, налима — 810–1800 ц. Суммарный вылов рыбы в этом районе в 2004–2010 гг. составлял от 1367 (2010 г.) до 3760 ц (2009 г.). Низкий улов в 2010 г. был связан со слабовыраженными в районе пос. Новый Порт заморными явлениями, что способствовало формированию высоких концентраций рыб [Крохалевский и др., 2011].

Снижение интенсивности промысла и уловов рыбы в Обской губе (см. рис. 25) связано прежде всего с тем, что зимний и мелиоративный промыслы в губе экономически не выгодны. В период с 1992 по 2009 г. более по-

ловины ежегодных уловов составляла ряпушка — в среднем 4410 ц, или 62,7 % (рис. 26). На втором месте по объему добычи был налим — 1300 ц, или 18,3 %, на третьем месте ерш — 510 ц, или 7,3 %. Положительным моментом современной организации промысла в Обской губе является небольшой вылов сиговых — пеляди, муксуна и чира, недостатком — слабое использование запасов многочисленного здесь стада корюшки. Неиспользуются промыслом запасы ряпушки в средней части Обской губы, в районе пос. Яптик-Сале, где добыча этой рыбы ведется преимущественно зимой ставными сетями. В период с 2003 по 2010 г. здесь ежегодно добывалось от 1810 до 4010 ц, а запасы ряпушки позволяют увеличить ее вылов в 2–3 раза.

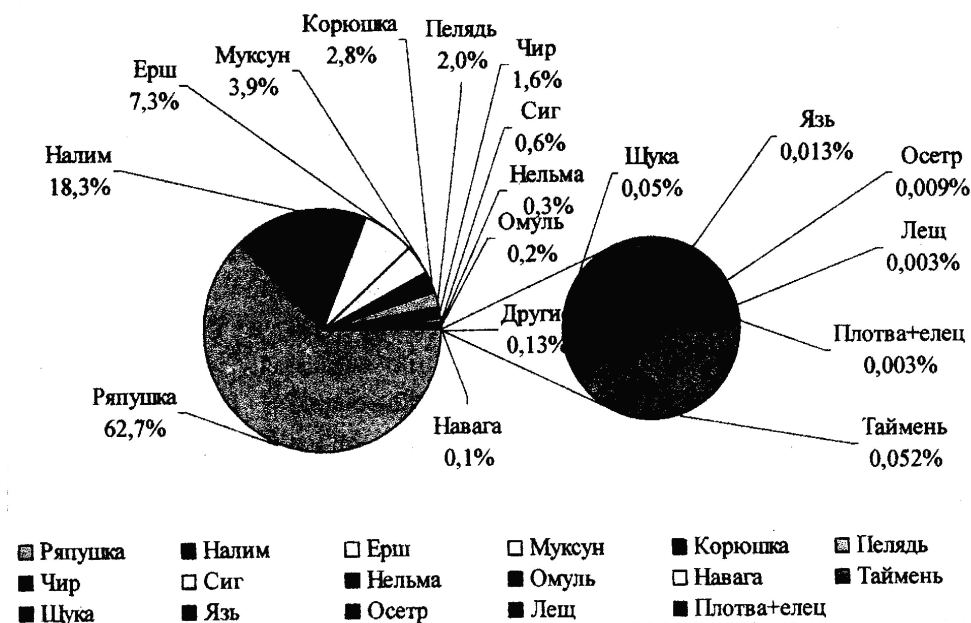


Рис. 26. Соотношение видов рыб (в %) в промысловых уловах в Обской губе в среднем за период 1992–2009 гг. [Крохалевский и др., 2011]

В настоящее время наиболее острой в Обской губе является проблема охраны рыбных запасов муксуна и борьба с браконьерским промыслом. Предлагавшийся полный запрет зимнего лова ряпушки не решает проблемы, поскольку прилов муксуна в ряпушковые сети невелик (зимой 2006–2007 гг. составил 150 ц), а для браконьерства эта мера не является особой помехой. Радикальный путь решения проблемы — запрет (и контроль) незаконного вывоза муксуна в Салехард, Уренгой и др. населенные пункты.

Промысел рыбы в Тазовской губе традиционно осуществляется в бухтах Халмеряха, Белые Яры и Двух чумов. Официальный лов ведется только в зимний период. Длительность и интенсивность лова зависит от сроков наступления ледостава, водности года, направления ветров, характера заморных явлений, организации промысла. Основными объектами промысла являются сиговые. Ежегодный вылов их в основных районах лова — Тазовской губе и р. Таз — в 1977–1991 гг. составлял в среднем около 10 тыс. ц. К концу XX столетия добыча рыбы в губе снизилась почти вдвое в силу нерентабельности. В период с 1992 по 2009 г. ежегодно в среднем за период пеляди добывалось 1910 ц, или 35,3 %, чира — 1740 ц, или 32,3 %, сига-пыжьяна — 1400 ц, или 26 % (рис. 27). В настоящее время запасы этих рыб в губе находятся в удовлетворительном состоянии. Однако в связи с начавшейся в 2004 г. прокладкой через залив газопровода ушла из Тазовской губы в Обскую значительная часть популяции чира и, возможно, других сиговых [Князев, 1999; Богданов, 2008; Крохалевский и др., 2011].

Из числа нелимитируемых видов рыб в Тазовской губе и ее притоках недоиспользуются промысловые запасы язя (его вылов составляет 1200 ц в год), щуки (ежегодные уловы которой можно довести с нынешних 400–500 ц до 1500–2000 ц), налима (добыча которого не превышает 300 ц в год) и особенно ерша (вылов которого в 1960-е гг. достигал 3000 ц, а величина ОДУ составляет 6000 ц). Недостаточно используются промыслом в бассейне Тазовской губы и запасы корюшки.

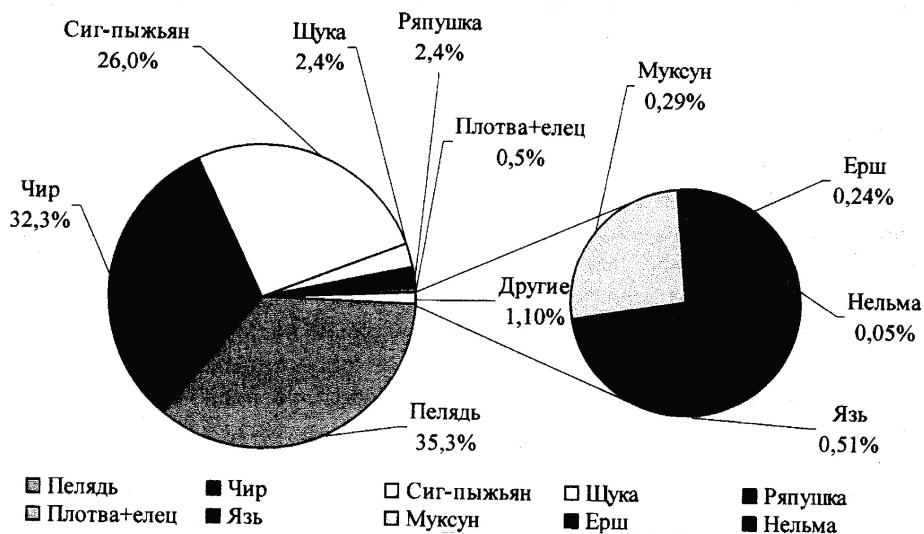


Рис. 27. Соотношение видов рыб (в %) в промысловых уловах в Тазовской губе в среднем за период 1992–2009 гг.

[Крохалевский и др., 2011]

Следует отметить, что проблема регулирования рыболовства в эстуариях Карского моря осложняется тем, что согласно положению Водного кодекса РФ, на которое ссылается Прокуратура РФ, эстуарии Карского моря в пределах Ямало-Ненецкого национального округа были отнесены Росрыболовством к морским водоемам. В то же время большинство обитающих здесь видов рыб являются представителями пресноводного арктического комплекса (сиговые, налим). По мнению специалистов [Крохалевский и др., 2011], в такой ситуации необходимо искать компромиссный вариант организации и регулирования промысла в эстуариях Карского моря. Также необходимо усилить интенсивность вылова ряпушки, ерша, налима и корюшки в Обской губе.

В последние годы вылов рыб по Ямальскому району Тюменской области (на территории которого расположены все водоемы субарктической зоны Западной Сибири, включая верховья рек Надым, Пур и Таз) составляет в среднем около 13 000 ц, в том числе сиговых 8400 ц, или 64 %. Однако наблюдается стабильно направленная тенденция снижения уловов. Прежде всего это касается промысловых запасов муксуна, чира, нельмы, осетра, в меньшей степени — ряпушки, пеляди, налима, ерша. По сравнению с 1980-ми гг. численность многих популяций рыб в водоемах района сократилась в 2–3 раза. Причин этого несколько: маловодье 2004–2006 и 2008 гг., мощный замор в Обской губе в 2007 г., интенсивный вылов сигов на всем протяжении их нерестовой миграции. Особенно значительно снизился ежегодный вылов муксуна (с 2000–3000 до 800–400 ц) и ряпушки (с 5000–6400 до 1800 ц). Ежегодная добыча азиатской корюшки в начале 1990-х гг. колебалась от 1000 до 15 500 ц, а в последние пять лет не превышает 500 ц. Парадокс состоит в том, что во многих водоемах района, особенно труднодоступных, запасы некоторых видов рыб недоиспользуются. Так, по ершу официальное освоение квот составляет 80 %, по налиму — 63 %. Даже по таким ценным видам рыб, как нельма и муксун, освоение обоснованно допустимых уловов (ОДУ) в некоторых водоемах не превышает 45 %. В целом, современное состояние запасов большинства видов рыб на территории Ямальского района оценивается как удовлетворительное. Потенциальная величина ОДУ составляет 36 800 ц, в том числе нельмы — 420, муксуна — 680, пеляди — 1900, ряпушки — 8300, чира — 1300, сига — 900, омуля — 1300, корюшки — 3100, налима — 7100, щуки — 1400, язя — 900, ерша — 5800, леща — 90, плотвы — 250, окуня — 330, наваги — 3000 ц. Достижение этих величин уловов возможно при условии освоения новых рыбохозяйственных угодий в бассейнах Обской и Байдаракской губ, а также крупных озерно-речных систем Ямала [Вылежанский и др., 2009].

Итак, Обь-Тазовская устьевая область играет исключительно важную роль в формировании запасов сиговых и осетровых видов рыб Обского бассейна, являясь районом их нагула и зимовки, а для ряда видов — и размножения. Несколько меньшую, но, тем не менее, значительную роль в рыбном промысле на

севере Западной Сибири играют и водоемы Ямала и Гыдана. Рыбные ресурсы составляют основу питания коренного населения этих территорий и являются ценным дополнительным пищевым продуктом рабочих поселков газовиков и нефтяников.

До настоящего времени снижение промысловых запасов (и уловов) рыб в водоемах субарктической зоны Западной Сибири происходит преимущественно в результате интенсивного и недостаточно эффективно регулируемого процесса их добычи. В ближайшей перспективе более сильным негативным фактором в этом отношении может стать загрязнение водоемов, а также другие формы воздействия на водные экосистемы в процессе разведки и добычи нефти и газа, как на суше, так и на море. Об этом, в частности, свидетельствуют результаты мониторинговых исследований экологического состояния Обской и Тазовской губ и ряда их притоков. Например, сравнительный анализ гидрохимического состояния рек Надым, Пур, Таз и Полуи за два периода — с 1956 по 1973 г., в качестве фоновое, когда антропогенное воздействие на реки было минимальным и ограничивалось в основном добычей рыбы, и с 1974 по 1992 г., когда началось нефтегазовое освоение территории, — выявил хроническое загрязнение указанных рек нефтеуглеводородами и фенолами с 10–14-кратным превышением ПДК_{рх} [Четверова, Потапова, 2008]. Отрицательное влияние буровых работ на экосистемы Обской губы при поиске нефти и газа выявлено в августе и сентябре 2000 г. А. К. Матковским с соавторами [2005]. Воздействие процесса бурения скважин отмечено не только на физико-химический состав воды, но и на гидробионты. Влияние буровых работ на фито- и зоопланктон отмечен на расстоянии 250–500 м от буровой вышки. Гибель зоопланктона подтверждалась не только снижением биомассы, но и сокращением его видового разнообразия: у буровой платформы обнаружено 29 видов зоопланктона, в 50 м от буровой — 33 вида, в 100 и 250 м — 39–40 видов, на расстоянии 500 м — 61 вид. На расстоянии в 500 м от буровой вышки число видов коловраток сократилось в 3,8 раза, ветвистоусых рачков — в 1,5 раза, веслоногих рачков — 1,9 раза. Донные зооценозы также испытывали отрицательное влияние процесса бурения. В радиусе до 250 м от буровой вышки качественные и количественные показатели сообщества зообентоса снижались. По мере удаления от нее в составе зообентоса вновь появились исчезнувшие виды и формы личинок хирономид, ручейников и олигохет. Рыбы вблизи буровой вышки проявляли беспокойство и стремились выйти из неблагоприятной зоны. Вылов рыб на стандартизованное рыболовное усилие (на сеть за единицу времени) возрастал по мере удаления от установки. У буровой вышки отмечено минимальное число видов рыб (наиболее многочисленны ерш и корюшка). Индекс отклонения от фонового состояния ихтиоценоза по мере удаления от буровой платформы снижался: в 50 м он равнялся 85 %, в 100 м — 79, в 250 м — 74,

в 500 м — 63, в 1000 м — 47, в 5000 м — 8 %. Наиболее восприимчивыми к бурению оказались сиговые виды рыб, которые единично встречались лишь на удалении 5000 м от буровой вышки.

Справедливости ради следует отметить, что большая часть акватории Обской и Тазовской губ до настоящего времени является слабозагрязненной или незагрязненной. Об этом, в частности, свидетельствуют результаты гидрохимических исследований, проведенных сотрудниками государственного научно-производственного центра рыбного хозяйства (г. Тюмень) летом 2009 г. Содержание фенолов, нефтепродуктов, СПАВ, тяжелых металлов и некоторых других ингредиентов в воде южной части Обской губы в районе мыса Круглого и мыса Парусного в большинстве проб не превышало ПДК_{рх}. Однако, по мнению некоторых ученых [Уварова и др., 2010], полученные результаты не исключают необходимости постоянного комплексного экологического мониторинга водоемов Обь-Тазовской области и водоемов Субарктики Западной Сибири в целом.

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем, СПб.: Наука, 2000. 146 с.
2. Атлас пресноводных рыб России. М., 2003. Т. 1. 378 с.; Т. 2. 252 с.
3. Белоусов И. Ю. Оогенез чира бассейна р. Оби // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1989. С. 112–124.
4. Богданов В. Д. Экология молоди и воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 1997. 38 с.
5. Богданов В. Д. Современное состояние воспроизводства сиговых рыб Нижней Оби // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2008. № 9. С. 33–37.
6. Богданов В. Д., Богданова Е. Н., Госькова О. А., Мельниченко И. П. Ретроспектива ихтиологических и гидробиологических исследований на Ямале. Екатеринбург: Наука, 2000. 88 с.
7. Богданов В. Д., Мельниченко И. П. Оценка изменений рыбного населения Западного Ямала // X Съезд Гидробиологического общества при РАН: Тез. докл. Владивосток, 2009. С. 44–45.
8. Брызгалов В. А., Иванов В. В. Роль антропогенного фактора в формировании современного гидролого-экологического состояния рек Севера и Арктики России // Экологическая химия. 2004. № 13. С. 79–92.
9. Вылежинский А. В., Степанов С. И., Янкова Н. В., Матковский А. К. Состояние запасов рыб Ямальского района и рациональное их использование // Первая конференция молодых ученых НАСЭЕ. Вопросы аквакультуры: Тез. докл. Тюмень, 2009. С. 9–10.
10. Гаевский Н. А., Семенова Л. А., Матковский А. К. Трофический статус вод экосистемы Обско-Тазовской устьевой области по показателям фитопланктона // Вестник экологии. 2011. № 30. С. 170–178.
11. География озер Таймыра. Л.: Наука, 1985. 224 с.
12. Грунин С. И. Линейный и весовой рост обыкновенной щуки водоемов Северо-Востока России // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Владивосток, 2008. Вып. 2. С. 382–386.
13. Ефремова Т. В. Географические закономерности термического режима разнотипных озер Северо-Запада России: Автореф. дисс... канд. геол. наук. СПб.: Ин-т озероведения РАН, 2005. 24 с.
14. Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, 2004. 296 с.

15. Иоганзен Б. Г. Рыбы бассейна реки Обь. Томск, 1948. 62 с.
16. Исаков П. В. Сиговые рыбы в Обской губе: половые циклы, состояние жизненно-важных органов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 2009. 21 с.
17. Исаков П. В., Селюков А. Г. Сиговые рыбы в экосистеме Обской губы. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2010. 184 с.
18. Карамушко Л. И., Шатуновский М. И., Христиансен Й. Ш. Скорость метаболизма и метаболические адаптации у рыб разных широт // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. Вып 5. С. 692–699.
19. Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.
20. Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Наука, 2007. 395 с.
21. Князев И. В. Рост и естественная смертность сиговых рыб Тазовского бассейна // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 47–52.
22. Копориков А. Р. Полупроходной налим бассейна р. Обь: миграции и места нагула молоди до момента полового созревания // Рыбоводство и рыбное хоз-во. 2008. № 6. С. 43–46.
23. Копориков А. Р. Воспроизводство полупроходного налима р. Оби: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2009. 22 с.
24. Крохалевский В. Р., Степанов С. И., Вылежинский А. В., Тунге В. Е. Проблемы использования водных биологических ресурсов эстуариев Карского моря // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования. Томск: ТГУ, 2011.
25. Кузикова В. Б. Донные зооценозы Обской губы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. С. 66–73.
26. Кузнецов В. В., Кузнецова Е. Н., Ключарева Н. Г., Гангнус И. А., Белорусцева С. А., Широков Д. А. Экология размножения сиговых рыб Coregonidae в Обской губе Карского моря. М.: Изд-во ВНИРО, 2011. 136 с.
27. Кузнецова Е. Н. Рост рыб и стратегии их жизненных циклов: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 2003. 32 с.
28. Матковский А. К. Основные закономерности динамики численности муксуна Согепт тикзип реки Обь // Вопр. рыболовства. 2006. Т. 7. № 3 (27). С. 505–521.
29. Матковский А. К. Изменение приоритетных факторов, воздействующих на рыбные запасы Средней Оби // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. Астрахань. 1997а. С. 122.
30. Матковский А. К. Экологические основы формирования запасов щуки реки Обь и методика прогнозирования ее уловов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 1997б. 23 с.

31. Матковский А. К., Заворуев В. В, Макаренкова И. Ю. и др. Результаты экологического мониторинга за разведочным бурением в Обской губе // Проблемы гидробиологии Сибири. Томск: ТГУ, 2005. С. 164–176.
32. Матковский А. К., Степанов С. И. Ихтиофауна, миграции и особенности сезонного распределения рыб в Обской губе // Биологические ресурсы прибрежья российской Арктики. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. С. 74–86.
33. Мельниченко И. П. Рыбные ресурсы полярной части Урала и Западного Ямала: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2008. 22 с.
34. Михайлова Л. В. Современный гидрохимический режим и влияние загрязнения на водную экосистему и рыбное хозяйство Обского бассейна (обзор) // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27, № 5. С. 80–90.
35. Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа. Екатеринбург: УРЦ «Аэрокосмология», 1997. 192 с.
36. Нейман А. А. Рост и созревание сига в дельте Енисея // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959. С. 73–78.
37. Озера холодных регионов: Сб. докл. междунар. конф. Якутск: ЯкГУ, 2000. Ч. 5. 199 с.
38. Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (На примере Большеземельской тундры). СПб.: Наука, 1994. 260 с.
39. Польшский В. Н. Биолого-промысловая характеристика ихтиофауны и рыбопродуктивность озер Гыданского полуострова // Проблемы рыбного хозяйства Сибири. Тюмень, 1971. С. 205–241.
40. Попов П. А. Рыбы Сибири. Новосибирск: НГУ, 2007. 525 с.
41. Попов П. А. Видовой состав и характер распространения рыб на территории Сибири // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49. № 4. С. 451–463.
42. Попов П. А. Характеристика ихтиофауны водоемов Гыданского полуострова // Вестник ТГУ. 2011. № 3 (15). С. 127–138.
43. Природа Ямала / Под ред. Л. Н. Добринского. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1995. 436 с.
44. Природная среда Ямала. Биоценозы Ямала в условиях промышленного освоения. Тюмень, 2000. Т. 3. 136 с.
45. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980. 301 с.
46. Рянжин С. В. Температура поверхности пресноводных озер Северного Полушария в зависимости от географической широты и высоты озера над уровнем моря // Докл. АН СССР. 1990. Т. 312, № 1. С. 209–214.
47. Слепокурова Н. А., Слепокуров В. А. О питании ряпушки, корюшки, ерша в Тазовской губе // Изучение реки и ее притоков в связи с хозяйственным освоением Западной Сибири (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ). Л., 1989. С. 91–98.
48. Современные глобальные изменения природной среды: В 2 т. М.: Научный мир, 2006. Т. 1. 696 с.

49. Уварова В. И. Изменение гидрохимического режима и качества воды в Обском бассейне под влиянием хозяйственной деятельности // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1995. Вып. 327. С. 3–20.

50. Уварова В. И., Коваленко А. И., Князева Н. С., Захарова Е. В. Оценка фонового состояния воды южной части Обской губы // Матер. 2-й Междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск, 2010. С. 201–204.

51. Четверова А. В., Потапова Т. М. Гидролого-гидрохимические особенности рек арктической зоны Западной Сибири // Водная среда и природно-территориальные комплексы: исследование, использование, охрана: Матер. III Регион. конф. молодых ученых. Петрозаводск, 2008. С. 51–56.

52. Шарапова Т. А. Зооперифитон водоемов Западной Сибири (состав и структура сообществ): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 1998. 19 с.

53. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. 596 с.

54. Ярушина М. И. Фитопланктон водоемов бассейна Мордыяхи // Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1995. С. 37–40.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Состав пресноводной ихтиофауны в водоемах субарктической зоны Западной Сибири

Виды рыб	ФК	П-ов Ямал	Гыданский п-ов	Обская губа*	Тазовская губа*
Класс CEPHALASPIDOMORPHI — МИНОГИ					
Отряд PETROMYZONTIFORMES — МИНОГООБРАЗНЫЕ					
Семейство Petromyzontidae — Миноговые					
<i>Lethenteron camtschaticum</i> (Tilesius, 1811),	ДВ	Р	Р	Р	Р
1. <i>Lethenteron japonicum</i> (Martens, 1868) — японская (тихоокеанская) минога	ДВ	Р	Р	Р	Р
2. <i>L. kessleri</i> (Anikin, 1905) — сибирская минога	ДВ	Р	Р	Р	Р
Класс OSTEICHTHYES — КОСТНЫЕ РЫБЫ					
Отряд ACIPENSERIFORMES — ОСЕТРООБРАЗНЫЕ					
Семейство Acipenseridae — Осетровые					
1. <i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869 — сибирский осетр	ДВ	Р	Р	Мл	Мл
2. <i>A. ruthenus</i> Linnaeus, 1758 — стерлядь	ДВ	–	–	Мл	Р
Отряд SALMONIFORMES — ЛОСОСЕОБРАЗНЫЕ					
Семейство Salmonidae — Лососевые					
3. <i>Salvelinus alpinus</i> (Linnaeus, 1758) — арктический голец	АП	Мл	Мл	Р	Р
4. <i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773) — обыкновенный тай- мень	БП	Р	Р	Р	Р
Семейство Coregonidae — Сиговые					
5. <i>Coregonus autumnalis</i> (Pallas, 1776) — арктический омуль	АП	Мл	Мл	Р	–
6. <i>C. lavaretus pidschian</i> (Gmelin, 1788) — сиг-пыжьян	АП	Мн	Мн	Мн	Мн
7. <i>C. muksun</i> (Pallas, 1814) — муksун	АП	Мл	Мл	Мл	Мл

8. <i>C. nasus</i> (Pallas, 1776) — чир	АП	Мн	Мн	Мн	Мн
9. <i>C. peled</i> (Gmelin, 1789) — пелядь	АП	Мн	Мн	Мн	Мн
10. <i>C. sardinella</i> Valenciennes, 1848 — сибирская ряпушка	АП	Мн	Мн	Мн	Мн
11. <i>C. tугун</i> (Pallas, 1814) — тугун	АП	Р	Р	Мл	Мл
12. <i>Stenodus leucichthys</i> (Gueldenstaedt, 1772) — нельма	АП	Р	Р	Мл	Мл
Семейство Thymallidae — Хариусовые					
13. <i>Thymallus arcticus</i> (Pallas, 1776) — сибирский хариус	БП	Мл	Мл	Мл	Мл
Семейство Osmeridae — Корюшковые					
14. <i>Osmerus mordax</i> (Mitchill, 1815) — азиатская зубатая корюшка	АП	Мл	Р	Мн	Мн
Семейство Esocidae — Щуковые					
15. <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758 — обыкновенная щука	БР	Мн	Мн	Мн	Мн
Отряд CYPRINIFORMES — КАРПООБРАЗНЫЕ					
Семейство Cyprinidae — Карповые					
16. <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) — лещ**	ПП	–	–	Р	Р
17. <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758) — серебряный карась	БР	–	–	Мл	Мл
18. <i>C. carassius</i> (Linnaeus, 1758) — золотой, или обыкновенный карась	БР	Р	–	Р	Мл
19. <i>Gobio synocephalus</i> Dybowski, 1869 — сибирский (амурский) пескарь	БР	–	–	Р	Р
20. <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) — язь	БР	–	–	Мл	Мл
21. <i>L. leuciscus baicalensis</i> (Dybowski, 1874) — сибирский елец	БР	Мл	Мл	Мл	Мл

22. <i>Phoxinus czekanowskii</i> Dybowski, 1869 — голянь Чекановского	БР	-	-	Р	Р
23. <i>P. (Eupallasella) percunurus</i> (Pallas, 1814) — озерный голянь	БР	Мл	-	Р	Мл
24. <i>P. phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) — речной голянь	БП	Мл	Мл	Р	Р
25. <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) — плотва	БР	Мл	Р	Мл	Мл
Семейство Valitoridae — Балиторовые					
26. <i>Barbatula toni</i> (Dybowski, 1869) — сибирский голец-усач	БП	+	+	+	+
Семейство Cobitidae — Вьюновые					
27. <i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925 — сибирская щиповка	БР	-	-	+	-
Отряд GADIFORMES — ТРЕСКООБРАЗНЫЕ					
Семейство Lotidae — Налимовые					
28. <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) — налим	АП	Мн	Мн	Мн	Мн
Отряд GASTEROSTEIFORMES — КОЛЮШКООБРАЗНЫЕ					
Семейство Gasterosteidae — Колюшковые					
29. <i>P. pungitius</i> (Linnaeus, 1758) — девятииглая колюшка	АП	+	+	+	+
Отряд PERCIFORMES — ОКУНЕОБРАЗНЫЕ					
Семейство Percidae — Окуневые					
30. <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758) — обыкновенный ерш	БР	Мл	Мл	Мн	Мн
31. <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 — речной окунь	БР	Мл	Мл	Мн	Мн
32. <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758) — обыкновенный судак**	ДВ	-	-	Р	Р

Отряд SCORPAENIFORMES — СКОРПЕНООБРАЗНЫЕ					
Семейство Cottidae — Керчаковые					
33. <i>Cottus altaicus</i> Kaschenko, 1899 — сибирский пестроногий подкаменщик	БП	+	+	+	+
34. <i>C. sibiricus</i> Warpachowski, 1889 — сибирский подкаменщик	БП	+	+	+	+
35. <i>Triglopsis quadricornis</i> (Linnaeus, 1758) — четырехрогий бычок, или рогатка	АМ	+	+	Р	–
Всего видов и подвидов рыб 35		27	25	35	32
Из них вселенцев 2		–	–	2	2

Примечание: * — включая притоки, ** — вселенцы. Фаунистические комплексы (ФК): ДВ — древний верхнетретичный, БП — бореальный предгорный, АП — арктический пресноводный, БР — бореальный равнинный, ПП — понтический пресноводный, АМ — арктический морской.

Научное издание

Попов Петр Алексеевич

**РЫБЫ СУБАРКТИКИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ:
УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ, СТРУКТУРА ИХТИОЦЕНОЗОВ, ЭКОЛОГИЯ**

Учебное пособие

Редактор *Е. П. Войтенко*
Верстка *А. С. Терёшкиной*

Подписано в печать 07.03.2013 г.
Формат 70 × 100 1/16. Уч.-изд. л. 12,8. Усл. печ. л. 16,5.

Тираж 100 экз. Заказ №
Редакционно-издательский центр НГУ.
630090, Новосибирск-90, ул. Пирогова, 2.