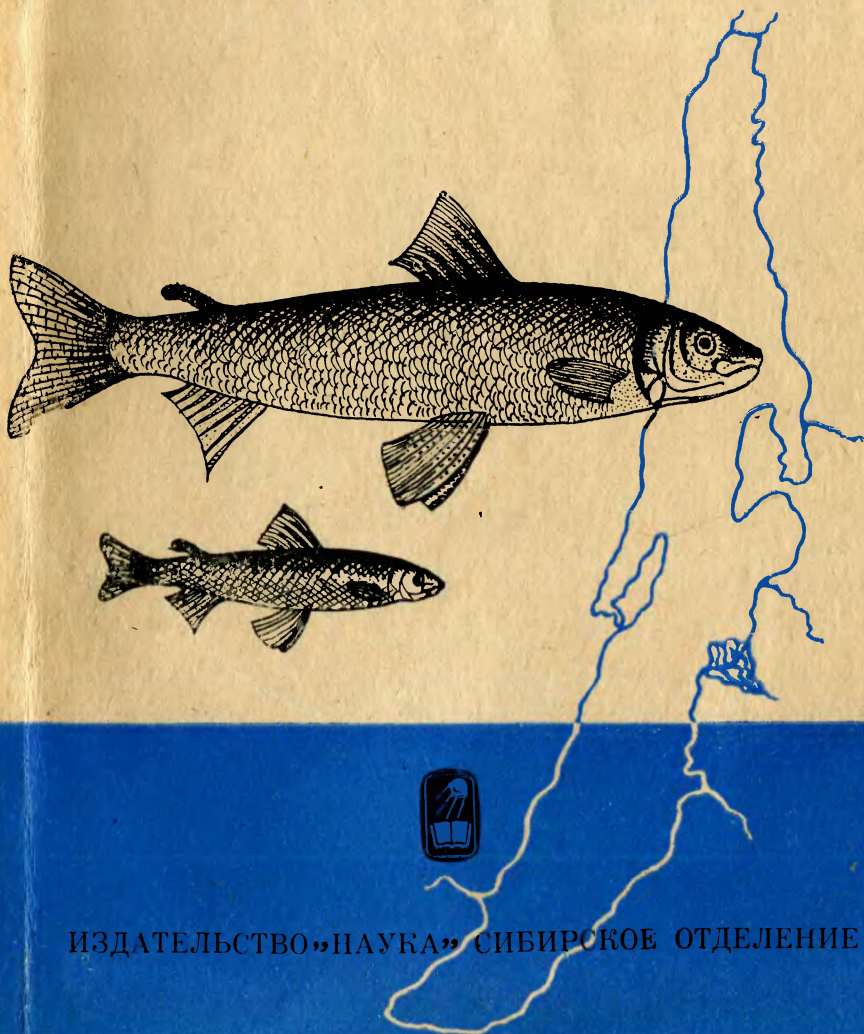


В. В. СМЕРНОВ, И. П. ШУМИЛОВ

ОМУЛИ БАЙКАЛА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛИМНОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

В. В. Смирнов, И. П. Шумилов

ОМУЛИ БАЙКАЛА

Ответственные редакторы
член-корр. АН СССР Г. И. ГАЛАЗИЙ
и д-р биол. наук Б. К. МОСКАЛЕНКО



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК 1974

Работа посвящена исследованию внутривидовой структуры, динамики численности, продукционных возможностей байкальского омуля, а также изучению естественного воспроизводства одного из его крупных стад — северобайкальского.

На основе морфологического и сравнительно-онтогенетического методов с привлечением большого фактического материала сделан вывод о том, что отдельные локальные стада омуля, воспроизводящиеся в разных притоках Байкала, правильнее называть не экологическими расами, а популяциями. Выделены три эколого-морфологические группы популяций омуля.

В работе подробно освещается воспроизводительная структура северобайкальского омуля, биология икры и молоди, состояние запасов. Даны практические рекомендации по сохранению и рациональному использованию запасов байкальского омуля.

C²¹⁰⁰⁹⁻¹⁵⁶⁴₀₄₂₍₀₁₎₋₇₄ 946-73

ВВЕДЕНИЕ

Сиговые рыбы составляют наиболее ценную часть сырьевого рыбного фонда Сибири. Решение проблемы сохранения и увеличения их запасов занимает ведущее место в ихтиологических исследованиях, проводимых на сибирских реках и озерах. Особенно актуальной эта тема стала в последние годы в связи с заметным сокращением сырьевых ресурсов в результате нерациональной системы промысла и отрицательного влияния на рыбные запасы промышленного освоения бассейнов сибирских рек.

С ростом технической оснащенности рыбного промысла и неуклонным увеличением планов по вылову наблюдалось постоянное снижение запасов рыб. Вылов превышал воспроизводительную способность популяций. В итоге во многих водоемах численность ряда промысловых рыб сократилась до минимума, а некоторые из них целиком потеряли свое хозяйственное значение.

В прежние времена Байкал славился обилием в нем таких ценных видов рыб, как омуль, сиг, хариус и осетр. На протяжении всего периода существования байкальского рыбного промысла омуль составлял основу уловов, в отдельные годы его добывалось 80—90 тыс. ц. Однако в настоящее время численность омуля значительно сократилась, естественно сократилась и его среднегодовая добыча по годам:

	Тыс. ц
1941—1945	66,8
1946—1950	48,0
1951—1955	63,0
1956—1960	43,0
1961—1965	33,4
1966—1968	12,9

В связи с катастрофическим снижением запасов многих ценных видов рыб и вставшими перед рыбным хозяйством проблемами рационального использования сырьевых ресурсов внутренних водоемов в научных исследованиях важное место занимают вопросы разработки методов определения численности и продукционных возможностей популяции рыб. Данной работой, посвященной изучению внутривидовой структуры, воспроизводительной способности, динамики численности и про-

дукции байкальского омуля, авторы пытаются внести свой вклад в решение проблемы оптимального использования популяций рыб.

Глава первая написана В. В. Смирновым, вторая — И. П. Шумиловым. Работа выполнена в лаборатории ихтиологии Лимнологического института СО АН СССР.

Большую помощь в сборе и обработке материалов оказали работники флота института, инженер А. Ф. Михалкин, лаборанты В. П. Кожевников, С. А. Шалашов, Г. Ф. Апанович, Е. Н. Олещук, студенты Калининградского и Астраханского рыбвтузов и Томского госуниверситета, которым авторы приносят искреннюю благодарность. Считаю приятным долгом выразить благодарность за ценные советы и консультации профессору Иркутского госуниверситета К. И. Мишарину. Большую помощь в подготовке книги оказал также ныне покойный доктор биологических наук Б. К. Москаленко.

Глава I

МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, ЗАПАСЫ И ПРОДУЦИРОВАНИЕ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА И СОДЕРЖАНИЕ ПРОВЕДЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

При экологических исследованиях большое внимание уделяется выяснению вопросов, связанных с внутривидовой неоднородностью тех или иных организмов. В настоящее время можно считать доказанным, что любой вид состоит из ряда внутривидовых групп или популяций, отличающихся между собой по ряду биологических показателей: скорости роста и созревания, возрастной структуре, численности, и, в итоге, по скорости воспроизводства и величине продукции.

Для байкальского омуля нет общепризнанной точки зрения относительно его внутривидовой структуры. Вслед за Ф. Б. Мухомедияровым (1942) одни считают, что омуль в Байкале состоит из нескольких рас, между которыми существуют биологические и морфологические различия (Мипарин, 1953, 1958; Краснощеков, 1962, 1966, 1967; Егоров, 1969). Другие, изучая биологию омуля в перестовый период, говорят просто о его локальных стадах (Смирнова-Залуни, 1966, 1969; Шумилов, 1969, 1971). Есть мнение и о том, что байкальский омуль представлен единым подвидом (Москаленко, 1966). Последнее в какой-то мере согласуется с точкой зрения о популяционной структуре видов (Четвериков, 1926; Тимофеев-Ресовский, 1958, 1965; Майр, 1968).

На характер роста и продукцию популяций рыб большое влияние оказывает окружающая их среда. Это химический и температурный режим воды, обеспеченность рыб кормами, конкуренция с другими видами. Поскольку в водоеме всегда существует разнообразие экологических условий, то при лимитирующем влиянии пищевого фактора и мест размножения возникают внутривидовые группировки рыб.

Выделение внутривидовых группировок байкальского омуля на первом этапе исследований (Мухомедияров, 1942; Мипарин, 1953) основывалось на особенностях морфологии и привязанности их в период размножения к тем или иным притокам Байкала. Но морфологические различия формируются под влиянием экологических факторов, а не в результате одной лишь пространственной изоляции.

В настоящее время вопрос о возможности экологического или симпатрического видообразования не вызывает сомнений (Шмальгаузен, 1939, 1940, 1946, 1968, 1969; Медников, 1963; Парамонов, 1967; Завадский, 1967а; Яблоков, 1968б; Майр, 1968; и др.). Яркий пример этого — видообразовательный процесс у многих байкальских организмов (Световидов, 1931; Кожов, 1936б, 1960, 1962; Талиев, 1940, 1941, 1948; Верещагин, 1940; Базикалова, 1945; Берг, 1949; Скрябин, 1968). Большие масштабы этого процесса объясняются особенностями формирования Байкала как глубоководного озера. М. М. Кожов (1962), касаясь причин видообразования в Байкале, писал, что «...благодаря повышению глубины постепенно менялся физический облик озера, превращавшегося в громадный глубокий водоем. Изменялись температурный и химический режимы, сезонная ритмика, состав и качество грунтов, освещенность и т. д. Все это само по себе служило для обитателей озера, усваивающих эти новые условия, фактором физиологически изолирующим их от обитателей обычных озер или рек окружающей Байкал области... В связи с углублением котловины и появлением новых биотопов в самом озере появлялись условия для расщепления литоральных видов на глубинные популяции, превращающиеся впоследствии в разновидности и виды без каких-либо изолирующих географических преград».

В связи с этим, больше внимания стало уделяться изучению экологии омуля (Кожов, 1936а; Кожов, Мишарин, 1943; Кожов, 1954; Кожов, Плохих, Поповская, 1958). Такого рода исследования вскрыли особенности распределения и миграций некоторых выделенных ранее рас и позволили К. И. Мишарину (1958) высказать предположение о большей привязанности селенгинского омуля в период нагула к открытым районам Байкала, а посольского — к природным слоям литорали и сублиторали.

Вопрос о внутривидовых группах и локальности мест их обитания важен не только с точки зрения систематики. Его решение позволяет определить место видов или разновидностей рыб в общей схеме трансформации органического вещества в водоеме, а через систему пищевых связей с кормовыми объектами и конкурентами в питании судить об их продукционных возможностях. Поэтому наряду с уточнением вопросов морфологической неоднородности байкальского омуля совершенно необходимо определение места отдельных его внутривидовых группировок в экосистеме Байкала.

Таким образом, вопросы внутривидовой дифференциации байкальского омуля остаются открытыми, и в то же время совершенно очевидно необходимость их решения в плане изучения продуктивности вида.

Уровень продукции большинства живых организмов (ее абсолютные величины) в значительной мере зависит от их чи-

слепности. В связи с этим появляется необходимость рассмотрения вопросов воспроизводства байкальского омуля. На формирование численности отдельных поколений омуля большое влияние оказывают гидрологические условия рек, в которых происходит нерест производителей, инкубация отложенной икры, выклев личинок и скат их в Байкал. Появление урожайных поколений обычно связывается с водностью рек в период нереста омуля, когда большее число производителей может достичь нерестилищ (Мишарин, 1958), или с водностью самого Байкала (Краснощеков, 1966; Тюрин, 1969). Есть и другие работы, согласно которым количество скатывающихся весной личинок больше зависит не от величины родительского стада и водности реки в период нереста омуля, а от амплитуды изменчивости уровня в реке в период инкубации икры. Большой выход личинок наблюдался в годы со сравнительно устойчивым зимним уровнем реки (Хохлова, 1965). В связи с расхождением мнений о причинах колебания урожайности байкальского омуля и необходимостью определения абсолютной численности поколений, формирующих ихтиомассу и продукцию в соответствующем году, данный вопрос нуждался в дополнительном уточнении.

С колебанием численности отдельных поколений тесно связаны такие показатели рыб, как накормленность, весовой и линейный рост, упитанность и жирность. При расчетах ихтиомассы и продукции популяций основным из них является рост. С одной стороны, этот показатель непосредственно входит в расчет продукции, а с другой — скорость роста тесно связана со скоростью созревания и элиминацией. Возможность расчета общей смертности организмов с использованием кривой скорости роста была показана В. В. Черепановым (1967).

Для определения продукции популяций рыб, в той или иной степени затронутых промыслом, большое значение имеет величина промысловой смертности, которая может быть расчислена общепризнанным биостатистическим методом А. Н. Державина (1922). При этом появляется возможность расчленения общей смертности, рассчитываемой с использованием кривой скорости роста, на естественную и промысловую.

Названный метод определения естественной, промысловой и общей смертности позволяет рассчитывать ихтиомассу и продукцию популяций рыб, более обоснованно устанавливать тот или иной режим рыболовства и предельно допустимые нормы вылова.

Принимая во внимание все изложенное, мы считаем, что вопрос о численности и продукции байкальского омуля начинается с анализа его внутривидовой дифференциации, где основное внимание должно быть уделено не столько морфологическим различиям, сколько экологическим особенностям

выделяемых групп рыб. В связи с этим данная работа имеет два основных раздела. В разделе о внутривидовой дифференциации байкальского омуля дается морфологическая характеристика омуля в нерестовых притоках и в районах нагула, особенности распределения, миграций и питания выделенных групп и функциональное значение особенностей их внешнего строения. В разделе о запасах и продукции омуля в Байкале затронуты вопросы воспроизводства, роста, элиминации, формирования ихтиомассы и продукции и рационального использования запасов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ПОЛЕВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Полевые работы по теме начаты в 1965 г. (экспедицией руководил А. Г. Скрябин), но в указанный год были выполнены по сокращенной программе главным образом в районе Северного Байкала. Основные работы охватывают 1966—1969 гг., когда комплексные ихтиологические и гидробиологические исследования проводились с борта экспедиционных судов «Г. Ю. Верещагин» и «В. А. Обручев» на 12 поперечных разрезах: Маритуй — Солзан, Лиственичное — Танхой, Голоустное — Посольск, Красный Яр — Харауз, Ушун — Сухая, Ухан — Гремячий, Арул — Хобой — Усть-Баргузин, Рытый — Б. Чивыркуй, Заворотная — Сосновка, Мужинай — Кабанья, Байкальское — Томпа, Нижнеангарск — Немиянка (рис. 1).

Материал собирался контрольными порядками сетей с шагом ячеи 16, 20, 24, 28, 32, 36, 38, 40, 45 и 50 мм, батипелагическим тралом Айзекс-Кидда раскрытием 5 м² и донным 24-метровым тралом. Бралась пробы планктона сетью Джеди и скоростной сетью Яшнова, температура воды измерялась поверхностным термометром и термобатиграфом. Тотальный лов скоростной сетью Яшнова проводился на глубинах более 100 м. Порядки сетей выставлялись на названных разрезах как в прибрежной зоне, так и в открытой части озера над большими глубинами (дрифтерные). Тридцатиминутные ловы донным тралом проведены в 1966—1967 гг. на глубинах 20—300 м на Селенгинском мелководье, Малом Море и Баргузинском заливе, а пятнадцатиминутные ловы разноглубинным тралом Айзекс-Кидда в открытой зоне Байкала на горизонтах 50, 100, 150, 250, 300 и 350 м. При небольших уловах весь пойманный омуль подвергался полному биологическому анализу. Из относительно больших уловов бралась средняя проба на биологический анализ, а по остальной рыбе проводился массовый промер. При биологическом анализе каждая особь взвешивалась, измерялась ее промысловая длина, определялся пол, стадия зрелости гонад по Лапицкому, вес гонад, жирность по четырех-

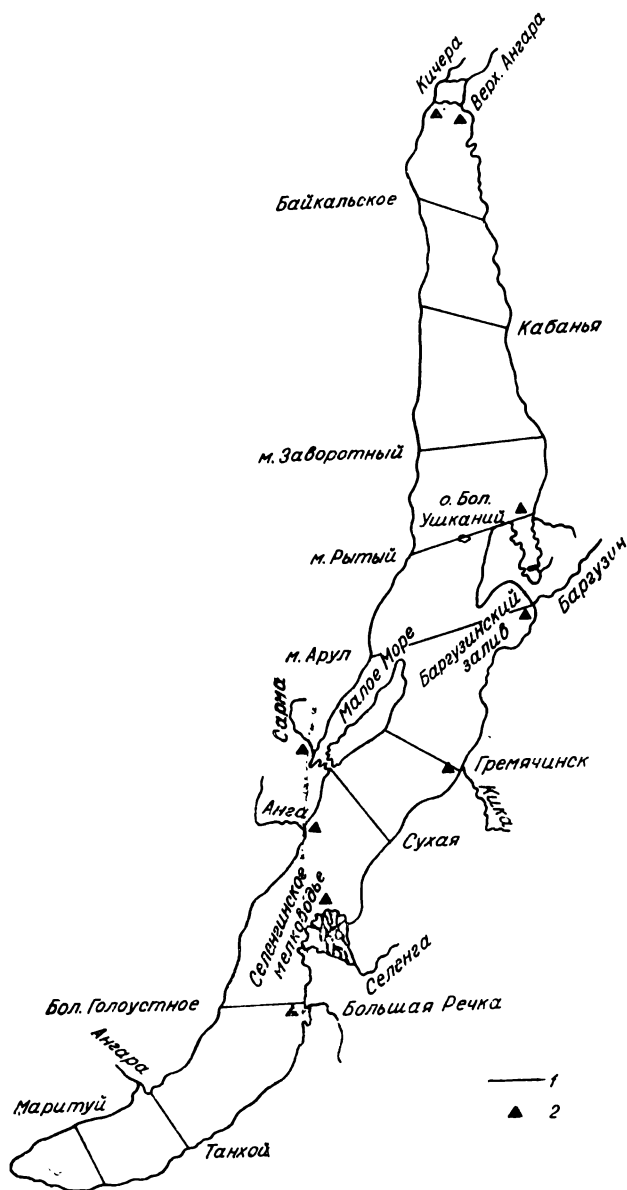


Рис. 1. Карта-схема оз. Байкал.

1 — поперечные разрезы через озеро; 2 — притоки озера с существующими нерестилищами омуля.

выделяемых групп рыб. В связи с этим данная работа имеет два основных раздела. В разделе о внутривидовой дифференциации байкальского омуля дается морфологическая характеристика омуля в нерестовых притоках и в районах нагула, особенности распределения, миграций и питания выделенных групп и функциональное значение особенностей их внешнего строения. В разделе о запасах и продукции омуля в Байкале затронуты вопросы воспроизводства, роста, элиминации, формирования ихтиомассы и продукции и рационального использования запасов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ПОЛЕВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Полевые работы по теме начаты в 1965 г. (экспедицией руководил А. Г. Скрябин), но в указанный год были выполнены по сокращенной программе главным образом в районе Северного Байкала. Основные работы охватывают 1966—1969 гг., когда комплексные ихтиологические и гидробиологические исследования проводились с борта экспедиционных судов «Г. Ю. Верещагин» и «В. А. Обручев» на 12 поперечных разрезах: Маритуй — Солзан, Лиственичное — Танхой, Голоустное — Посольск, Красный Яр — Харауз, Ушун — Сухая, Ухан — Гремячий, Арул — Хобой — Усть-Баргузин, Рытый — Б. Чивыркуй, Заворотная — Сосновка, Мужинай — Кабанья, Байкальское — Томпа, Нижнеангарск — Немнянка (рис. 1).

Материал собирался контрольными порядками сетей с шагом ячеи 16, 20, 24, 28, 32, 36, 38, 40, 45 и 50 мм, батипелагическим тралом Айзекс-Кидда раскрытием 5 м² и донным 24-метровым тралом. Бралась пробы планктона сетью Джели и скоростной сетью Яшнова, температура воды измерялась поверхностным термометром и термобатиграфом. Тотальный лов скоростной сетью Яшнова проводился на глубинах более 100 м. Порядки сетей выставлялись на названных разрезах как в прибрежной зоне, так и в открытой части озера над большими глубинами (дрифтерные). Тридцатиминутные ловы донным тралом проведены в 1966—1967 гг. на глубинах 20—300 м на Селенгинском мелководье, Малом Море и Баргузинском заливе, а пятнадцатиминутные ловы разноглубинным тралом Айзекс-Кидда в открытой зоне Байкала на горизонтах 50, 100, 150, 250, 300 и 350 м. При небольших уловах весь пойманный омуль подвергался полному биологическому анализу. Из относительно больших уловов бралась средняя проба на биологический анализ, а по остальной рыбе проводился массовый промер. При биологическом анализе каждая особь взвешивалась, измерялась ее промысловая длина, определялся пол, стадия зрелости гонад по Лапицкому, вес гонад, жирность по четырех-

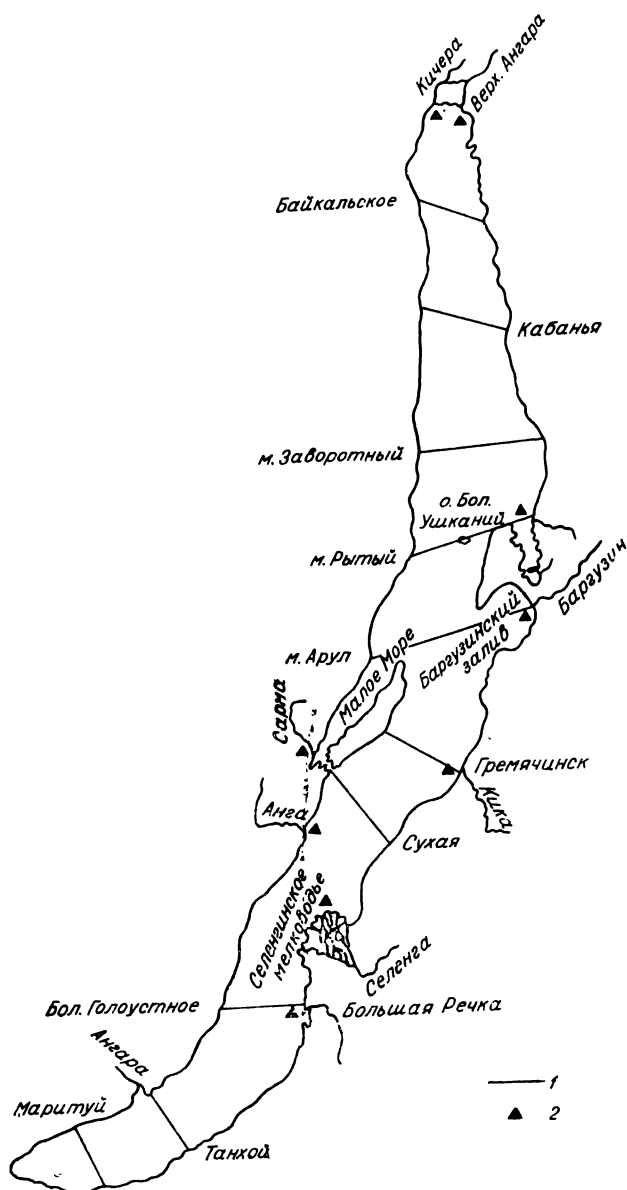


Рис. 1. Карта-схема оз. Байкал.

1 — поперечные разрезы через озеро; 2 — притоки озера с существующими перестилками омуля.

балльной шкале Иорта, качественный и количественный состав кормовых организмов в желудочно-кишечном тракте. Просчитывалось количество жаберных тычинок на первой левой жаберной дужке, а в некоторых случаях измерялась длина головы, жаберной дуги, высота хвостового стебля и диаметр глаза. Сбор и обработка проб зоопланктона производились Э. Л. Афанасьевой, а анализ содержимого желудочно-кишечного тракта омулей — Л. А. Устюжаниной-Гуровой. Возраст омуля определялся по чешуйному материалу с использованием методики Н. И. Чугуновой (1952), усовершенствованной для байкальского омуля Ю. Н. Редкозубовым (1968). Для выяснения границ суточных вертикальных миграций и ритмики питания различных групп омуля проведен ряд суточных станций в 1967 г. на Селенгинском мелководье и в 1969 г. там же, а так же на Малом Море и в районе Северного Байкала. В 1967 г. контрольные порядки сетей ставились в донном варианте на глубинах 65, 100 и 200 м и в дрейфтерном над этими же глубинами; просмотр сетей осуществлялся два раза в сутки — утром и вечером. В 1969 г. интервалы между просмотрами сетей были сокращены до 6—8 ч, а сами работы проводились на глубинах 90—100 м.

В зимний период 1967 г. с целью выяснения закономерностей распределения омуля и его биологического состояния была организована экспедиция по льду Байкала на автомашинах. Исследованиями охвачен район бухты Песчаной, Селенгинского мелководья, Малого Моря, Ушканьих островов, Баргузинского и Чивыркуйского заливов, Сосновки и Томпы. Порядки сетей ставились как в донном варианте на глубинах 100, 200 и 300 м, так и в толще воды. Одновременно собран материал по температурному режиму и состоянию кормовой базы.

В 1968 г. для определения популяционного состава омуля в основных промысловых районах проведены стационарные наблюдения в Малом Море, Баргузинском заливе и на Селенгинском мелководье. На биологический анализ брались средние пробы из уловов ставными и закидными неводами.

Всего за 1965—1969 гг. проанализировано около 25 тыс. экз. омуля. Из них 1 тыс. экз., пойманных в районах нагула и в нерестовых реках, подвергалась более полному морфологическому анализу. Измерения проводились по предложенной И. Ф. Правдиным (1936, 1966) схеме промеров сиговых. Были взяты следующие признаки: из меристических — число тычинок на первой жаберной дуге, из пластических — длина головы, наибольшая и наименьшая высота тела, длина брюшного края хвостового стебля, антедорсальное, антевентральное, антеанальное и постдорсальное расстояния в процентах к длине тела (по Смитту), а также ширина лба, горизонтальный диаметр глаза, длина жаберной дуги в процентах к длине головы и расстояние между тычинками.

ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Полиморфизм — характерная черта не только ряпушки и сига, как это отмечают П. А. Дрягин, П. Л. Пирожников и В. В. Покровский (1969), но вообще всех сиговых и байкальского омуля в частности. С давних пор байкальские рыбаки различали несколько пород омуля, которых они называли «селенгой», «чивыркуем», и «ангарским». Исследования А. И. Березовского (1927), Д. Н. Талиева (1941) и Ф. Б. Мухомедиярова (1942) подтвердили неоднородность байкальского омуля. Ими были выделены три эколого-морфологические расы: селенгинская, чивыркуйская и северобайкальская, т. е. соответственно рыбацким названиям. Позднее К. И. Мишарин (1953), сравнивая омулей, нерестящихся во впадающих в Посольский сор речках, с селенгинскими, выделил четвертую расу омуля — посольскую. Далее были описаны (Елизова и др., 1957; Нейман, 1955; Толстихина, 1969) небольшие локальные стада рек Кика, Сарма, Кучелга, имеющие признаки как чивыркуйской, так и посольской рас. Придерживаясь формального статистического метода в морфологических исследованиях, каждому из этих локальных стад можно дать расовое название.

Наименование расы во всех случаях производно от названия главной нерестовой реки или системы рек, в которых воспроизводится та или иная из описанных групп рыб. Но, согласно работам А. А. Нейман (1955) и О. А. Толстихиной (1969), в притоках Малого моря — Сарме и Кучелге — нерестуют не только местные, но и чивыркуйские, посольские и северобайкальские омули. Смешанный состав из чивыркуйских и посольских омулей наблюдался Г. С. Елизовой, К. И. Мишариным и Ф. Б. Лукьянчиковым (1957) в нерестовых косяках в р. Кика. Эти авторы, как и С. И. Краснощеков (1962), отмечали присутствие большого количества посольских омулей в р. Селенге. Последние данные А. И. Картушина, проводившего наблюдения за нерестовым стадом омуля в р. Баргузин, также свидетельствуют о наличии в нем большого количества северобайкальских, чивыркуйских и селенгинских омулей, т. е. приведенные факты говорят о несовершенстве методики деления байкальского омуля на указанные выше расы. Кроме того, оно проведено без учета возрастной и фенотипической изменчивости. Анализ материалов, собранных в 1962 и 1965 гг. в реках Верхняя Ангара, Большая Речка и Большой Чивыркуй, показал, что фенотипическая изменчивость играет большую роль в морфологии байкальского омуля. Так, если в 1962 г. различия между особями из разных рек по ряду признаков были статистически достоверными, то в 1965 г. их не наблюдалось и наоборот (табл. 1). В данном случае размерный и весовой состав анализируемых рыб заметно отличался, особенно

Сравнительная морфологическая характеристики

Признак	Единица измерения	Верхняя Ангара	
		М ₃	т ₃
1962 г.			
Вес	г	395	5,33
Длина (по Смитту)	мм	322	1,28
» промысловая	»	306	1,16
Количество жаберных тычинок	шт.	42,81	0,17
» чешуй в боковой линии	»	94,66	0,33
Длина головы	% к длине тела (по Смитту)	20,76	0,06
Высота тела (наибольшая)	То же	19,77	0,12
» хвостового стебля	»	6,17	0,03
Диаметр глаза (горизонтальный)	% к длине головы	24,38	0,12
Ширина лба	То же	25,75	0,13
Количество рыб	шт.	124	
1965 г.			
Вес	г	363	7,05
Длина (по Смитту)	мм	307	1,65
» промысловая	»	292	1,57
Количество жаберных тычинок	шт.	42,31	0,19
» чешуй в боковой линии	»	94,63	0,38
Длина головы	% к длине тела (по Смитту)	21,17	0,06
Высота тела (наибольшая)	То же	21,26	0,13
» хвостового стебля	»	6,42	0,03
Диаметр глаза (горизонтальный)	% к длине головы	18,09	0,12
Ширина лба	То же	27,05	0,13
Количество рыб	шт.	100	

Примечание. В 1962 г. материал собран и промерен И. П. Шумиловым,

в реках Верхняя Ангара и Большая Речка. Кроме того, на результаты проведенных сравнений мог повлиять индивидуальный подход к промерам рыбы разными лицами. С учетом этого был проведен сравнительный морфологический анализ между одновозрастными 6—7-годовалыми рыбами из отдельных нерестовых притоков по материалам одного года (1966).

Омуль из нерестовых притоков

Нерестовое стадо омуля в р. Селенге (табл. 2) одно из многочисленных и морфологически резко отличается от других. Для селенгинского омуля характерно веретеновидное тело с низким и длинным хвостовым стеблем, небольшие по отношению к длине тела размеры головы, плавников и глаз как в абсолютном значении признака, так и по отношению к длине

ка омуля из нерестовых рек, 1962 и 1965 гг.

Большой Чивыркуй		Большая Речка		M _{diff}		
M _s	m _s	M _s	m _s	3 и 6	6 и 5	5 и 3
638	18,8	809	15,1	7,29	9,28	25,70
367	3,17	388	1,80	14,15	5,53	30,40
350	3,39	371	1,70	12,90	5,62	31,70
39,97	0,38	41,42	0,22	6,82	3,41	4,96
91,48	0,54	91,10	0,46	5,03	0,54	6,25
21,61	0,11	21,63	0,06	6,75	0,17	8,70
21,15	0,15	21,55	0,18	7,18	1,74	8,32
6,65	0,04	6,47	0,09	8,75	1,80	3,16
24,84	0,22	24,79	0,15	1,84	0,19	2,16
25,92	0,23	24,57	0 12	0,64	5,00	6,00
53		82				
667	29,7	697	27,6	9,98	0,74	11,77
370	4,92	376	4,82	12,05	0,90	13,45
351	5,10	359	4,36	11,16	1,20	14,50
40,14	0,39	42,14	0,27	5,02	4,22	0,84
93,15	0,66	92,40	0,54	2,18	0,97	3,38
21,44	0,09	22,14	0,12	6,75	4,73	7,24
21,03	0,17	21,76	0,20	1,09	2,79	2,10
6,62	0,03	6,81	0,04	4,45	3,80	7,10
18,54	0,05	17,92	0,17	3,46	3,52	0,81
26,25	0,16	26,10	0,20	3,70	0,58	3,98
64		50				

Ю. Е. Калашниковым, в 1965 г. — А. Г. Скрыбиным и С. А. Шалашовым.

головы. Он имеет хорошо развитый цедильный аппарат с 48—49 относительно длинными и мягкими жаберными тычинками на первой жаберной дужке. Небольшие размеры жаберной дуги и большое число жаберных тычинок обуславливают значительную частоту последних. С. И. Краснощеков (1962) среди селенгинского¹ омуля выделил две «субпопуляции»: сентябрьскую и октябрьскую, имеющие как морфологические, так и биологические различия. Он отметил, что омули сентябрьской «субпопуляции», поднимающиеся высоко (400 км и более), во время нерестовой миграции в низовьях р. Селенги имеют III стадию половой зрелости, более прогонистое тело с низкой головой и относительно короткую верхнюю челюсть. Кроме того, нами обнаружено, наличие в нерестовых косяках омуля в р. Се-

¹ Названия «селенгинский», «баргузинский», «чивыркуйский» и т. д. в данном случае указывают место, где взята проба.

Морфологическая характеристика

Признак	Единица измерения	Возраст (+)			
		5+(3)	6+(18)		
		M	M	m	σ
Вес	г	355	456	14,8	62,8
Длина (по Смитту)	мм	329	349	3,95	16,7
« промысловая	»	315	339	2,85	12,1
Диаметр глаза (горизонтальный)	»	15,9	16,89	0,26	1,09
Количество тычинок	шт.	49,7	47,17	0,57	2,41
Расстояние между тычинками	мм	0,76	0,88	0,02	0,10
Длина головы	% к длине тела (по Смитту)	22,9	19,75	0,14	0,60
Аптедорсальное расстояние	То же	45,0	45,27	0,21	0,91
Постдорсальное	»	36,8	35,27	0,25	0,96
Антевентральное	»	48,1	48,83	0,29	1,21
Антеанальное	»	72,5	72,34	0,27	1,13
Высота тела (наибольшая)	»	19,4	19,58	0,30	1,29
» хвостового стебля	»	6,1	5,88	0,05	0,21
Длина брюшного края хвостового стебля	»	8,9	8,83	0,09	0,37
Ширина лба	% к длине головы	23,6	23,48	0,26	1,12
Диаметр глаза (горизонтальный)	То же	24,1	24,57	0,29	0,89
Длина жаберной дуги	»	57,4	55,84	0,77	3,28

Морфологическая характеристика омуля рек В. Ангары

Признак	Единица измерения	Возраст (+)			
		4+ (11)			
		M	m	σ	C
Вес	г	199	4,12	13,7	6,88
Длина (по Смитту)	мм	270	2,88	9,50	3,54
« промысловая	»	259	2,66	8,80	3,42
Диаметр глаза (горизонтальн.)	»	15,88	0,10	0,32	2,03
Количество тычинок	шт.	41,64	0,69	2,31	5,55
Расстояние между тычинками	мм	0,74	0,01	0,05	6,76
Длина головы	% к длине тела (по Смитту)	20,84	0,18	0,60	2,89
Аптедорсальное расстояние	То же	45,38	0,20	0,67	1,48
Постдорсальное расстояние	»	35,30	0,23	0,75	2,13
Антевентральное	»	48,55	0,19	0,62	1,27
Антеанальное	»	72,28	0,17	0,57	0,72
Высота тела (наибольшая)	»	19,50	0,23	0,76	3,90
» хвостового стебля	»	6,20	0,10	0,30	4,83
Длина брюшного края хвостового стебля	»	8,95	0,18	0,60	6,70
Ширина лба	% к длине головы	22,47	0,30	0,94	4,17
Диаметр глаза (горизонтальн.)	То же	27,57	0,23	0,78	2,82
Длина жаберной дуги	»	54,77	0,45	1,49	2,71

Таблица 2

омуля р. Селенги, 14/IX 1966 г.

и количество рыб										
7+ (42)					8+ (27)				9+ (10)	
С	М	т	σ	С	М	т	σ	С	М	
13,8	499	9,40	61,0	12,2	582	13,0	67,5	12,0	686	
4,80	356	2,08	13,5	3,80	371	3,29	17,1	4,62	392	
3,57	344	2,04	13,2	3,85	353	2,38	12,4	3,50	377	
6,45	17,34	0,15	0,96	5,55	17,72	0,14	0,72	4,06	18,25	
5,12	48,76	0,38	2,45	5,02	49,18	0,46	2,39	4,87	50,90	
11,4	0,81	0,02	0,11	13,8	0,84	0,01	0,06	7,15	0,86	
3,04	19,95	0,09	0,61	3,06	19,73	0,10	0,53	2,74	19,71	
2,01	45,39	0,12	0,75	1,65	45,47	0,20	1,02	2,25	46,24	
2,71	35,45	0,16	1,04	2,93	35,49	0,27	1,39	3,90	35,23	
2,49	48,90	0,17	1,13	2,31	48,66	0,13	0,67	1,38	51,29	
1,56	72,28	0,19	1,23	1,70	72,22	0,21	1,07	1,48	72,78	
6,60	20,09	0,15	1,00	4,98	20,36	0,20	1,03	5,07	21,02	
3,60	6,07	0,05	0,30	5,00	5,95	0,04	0,18	3,12	5,94	
4,18	8,73	0,06	0,42	4,83	8,51	0,09	0,46	5,46	8,12	
4,76	24,06	0,23	1,47	6,13	24,01	0,19	0,98	4,07	24,45	
3,62	24,23	0,16	1,06	4,38	24,22	0,21	1,07	4,43	24,17	
5,87	54,74	0,37	2,78	5,08	56,09	0,56	2,90	5,17	53,83	

Таблица 3

и Кичеры (Дагарское устье, 24/IX 1966 г.)

и количество рыб											
5+ (46)				6+ (24)				7+ (16)			
М	т	σ	С	М	т	σ	С	М	т	σ	С
281	4,72	32,0	11,4	357	6,04	29,6	8,30	441	17,8	71,5	16,2
288	2,39	16,1	5,62	316	1,44	7,07	2,24	344	6,25	25,0	7,25
278	1,77	12,0	4,32	304	1,71	8,40	2,76	330	2,90	11,7	3,90
16,23	0,14	0,96	5,90	17,27	0,18	0,91	5,27	18,53	0,23	0,94	5,08
42,74	0,34	2,26	5,28	42,58	0,46	2,23	5,24	44,25	0,43	1,71	3,88
0,78	0,08	0,12	15,4	0,86	0,01	0,04	5,06	0,90	0,02	0,09	10,0
20,63	0,08	0,56	2,77	20,85	0,15	0,74	3,55	20,73	0,18	0,70	3,38
45,64	0,16	1,06	2,28	45,69	0,15	0,76	1,66	46,12	0,27	1,09	2,36
35,19	0,19	1,29	3,66	35,10	0,20	0,99	2,82	35,29	0,24	0,98	2,78
48,75	0,17	1,18	2,42	48,65	0,25	1,22	2,51	48,91	0,24	1,06	2,16
72,83	0,15	1,05	1,44	72,79	0,24	1,16	1,59	73,37	0,16	0,65	0,87
20,06	0,16	1,10	5,50	20,58	0,25	1,24	6,02	20,69	0,24	0,95	4,58
6,10	0,04	0,28	4,60	6,16	0,06	0,28	4,53	6,02	0,05	0,20	3,32
8,22	0,08	0,54	6,63	8,46	0,11	0,55	6,50	8,04	0,14	0,66	8,20
22,87	0,15	1,02	4,44	22,85	0,25	1,21	5,30	23,00	0,24	0,97	4,20
26,90	0,19	1,30	4,83	26,21	0,26	1,26	4,80	25,75	0,25	1,02	3,96
55,69	0,35	2,36	4,23	56,33	0,28	1,73	2,44	55,37	0,53	2,28	4,10

**Сравнительная морфологическая характеристика омуля рек Селенги (1),
Чивыркуя**

Признак	Единица измерения						
		1 и 2	1 и 3	3 и 2	1 и 5	5 и 2	5 и 3
Вес	г	+3,72	+2,92	-3,20	+3,49	—	-0,36
Длина (по Смитту)	мм	+4,58	+1,81	-3,67	+5,10	—	-1,11
» промысловая	»	+6,20	+3,22	-2,03	+5,30	—	-1,39
Диаметр глаза (горизонтальный)	»	-2,04	-4,17	-0,55	-6,20	+3,85	+1,57
Количество тычинок	шт.	+2,44	+8,34	-2,76	+10,75	-4,71	-5,20
Расстояние между тычинками	мм	+4,17	-3,22	+3,59	-10,87	+12,73	+7,28
Длина головы	% к длине тела (по Смитту)	-4,32	-3,90	+0,66	-8,08	+5,25	+4,93
Антедорсальное расстояние	То же	-1,68	-2,50	-0,24	-3,23	-0,50	+1,46
Постдорсальное »	»	-0,41	+0,56	-0,99	+3,67	-2,86	-2,40
Антевентральное »	»	+0,86	-0,03	+0,47	+0,28	+1,07	-0,09
Антеанальное »	»	+0,42	-4,40	+1,02	+0,35	-1,49	-5,33
Высота тела (наибольшая)	»	-4,24	-2,11	-1,99	-3,37	-0,58	+0,97
» хвостового стебля	»	-4,36	+0,71	-0,77	-6,43	+4,58	+7,57
Длина брюшного края хвостового стебля	»	+5,23	+4,45	+1,28	+6,46	-2,24	-1,55
Ширина лба	% к длине головы	+1,42	+3,21	0,00	+5,63	-1,30	-2,17
Диаметр глаза (горизонтальный)	То же	-2,86	-5,25	+0,77	-5,13	-0,57	-0,36
Длина жаберной дуги	»	+0,36	-0,93	+1,47	-4,96	+3,36	+3,30
Количество рыб	шт.	18 13	42 16	24 13	42 25	25 13	25 16
Возраст »		6+ 6+	7+ 7+	6+ 6+	7+ 7+	7+ 6+	7+ 7+

ленге особей, морфологически очень похожих на омуля из Большой речки, которых С. И. Краснощеков (1962) отнес к посольским. Процент их в нерестовом стаде очень небольшой и обнаруживается лишь при резком падении численности производителей.

Омули, размножающиеся в меньших по протяженности реках (Верхняя Ангара и Кичера), имеют по сравнению с селенгинским более короткое тело с таким же низким, но коротким хвостовым стеблем, небольшую в абсолютных значениях, и несколько более длинную в процентах к длине тела голову, больший диаметр глаза и небольшие плавники. Жаберный педильный аппарат их представлен меньшим числом (43—44) относительно коротких и жестких, но почти так же часто сидящих жаберных тычинок, что достигается за счет небольших размеров жаберной дуги (табл. 3). Статистически достоверные различия между северобайкальским и селенгинским омулем наблюдается в 9 из 17 анализируемых признаков (табл. 4).

Баргузина (2), Верхней Ангары (3), Кики (4), Большой (5) и Большого (6), 1966 г.

M_{diff}								
6 и 1	6 и 2	6 и 3	6 и 4	6 и 5	5 и 4	4 и 1	4 и 2	4 и 3
-0,06	—	+1,61	+0,06	+1,89	-3,02	-0,25	—	+2,52
-0,60	—	+1,18	-0,75	+3,09	-2,12	-1,51	—	+0,53
-1,03	—	+1,40	-0,90	+2,34	-2,13	-3,22	—	+0,75
+12,20	+8,45	+7,38	+6,44	+6,08	+0,26	+6,25	+3,60	+1,35
-13,86	-6,50	-7,27	-2,92	-2,36	-0,72	-10,75	-3,78	-4,07
+10,55	+11,40	+8,06	+4,05	+4,19	+1,25	+5,84	+6,67	+3,34
+5,11	+2,38	+2,26	+0,80	-1,44	+2,58	+4,88	+1,70	+1,57
+2,41	+1,12	+0,05	-0,03	+1,51	-1,65	+2,48	+1,22	+0,08
-5,56	-4,76	-4,38	-1,24	-2,62	+1,20	-4,22	-3,54	-3,15
-1,10	+0,81	-0,11	+0,62	0,00	+0,77	-0,85	+0,07	-2,83
+1,42	+0,82	-1,97	+2,03	+1,73	+0,62	-0,90	-1,54	-0,57
+2,41	-0,93	+0,59	-0,06	-0,02	+0,20	+1,59	-0,74	+0,39
+4,17	+2,78	+4,58	-0,39	-0,03	-0,20	+3,85	+2,71	+4,18
-4,90	-0,05	+0,96	0,00	+2,81	-1,74	-2,22	-0,04	+0,59
-2,38	+0,82	+0,61	-0,57	+2,48	+2,71	-1,08	+1,32	+1,16
+8,68	+3,64	+4,54	+5,47	+4,93	+0,73	+4,30	-1,46	-0,05
+7,87	+6,20	+5,98	+4,00	+3,00	+2,44	+0,55	-0,12	-0,07
9 42	9 13	9 16	9 10	9 25	25 10	10 42	10 13	10 16
7+ 7+	7+ 6+	7+ 7+	7+ 7+	7+ 7+	7+ 7+	7+ 7+	7+ 6+	7+ 7+

К сожалению, ввиду малого количества материала мы не смогли проанализировать омулей отдельно из рек Верхняя Ангара, и Кичера. По-видимому, различия между ними должны быть, так как нерестовая миграция омуля в Верхней Ангаре составляет 250 км и всего 70—80 км в Кичере (Мишарин, 1958), сроки захода в них омуля также различны. Согласно работам П. В. Тюрина и П. Н. Сосиновича (1937) и К. И. Мишарина (1958), омуль в Кичеру заходит на несколько дней позже, чем в Верхнюю Ангару. В 1965 г., как показали наши наблюдения, эта разница составила около 2 недель.

В последние годы возросла численность омуля, заходящего на нерест в р. Баргузин. По данным К. И. Мишарина (1958), нерестовое стадо омуля в ней неоднородно и в основном состоит из рыб, похожих на северобайкальских с небольшой примесью чивыркуйских. Наши исследования подтвердили предположение К. И. Мишарина о преобладании в нерестовом стаде мелкого омуля, аналогичного северобайкальскому. Баргу-

Морфологическая характеристика омуля

Признак	Единица измерения	Возраст (+)		
		5+ (15)		
		М	m	σ
Вес	г	320	13,1	51,0
Длина (по Смитту)	мм	305	3,86	15,0
» промысловая	»	293	2,52	9,80
Диаметр глаза (горизонтальный)	»	17,19	0,32	1,26
Количество тычинок	шт.	44,40	0,81	3,24
Расстояние между тычинками	мм	0,82	0,02	0,09
Длина головы	% к длине тела (по Смитту)	21,22	0,25	0,96
Антедорсальное расстояние	То же	46,10	0,34	1,32
Постдорсальное »	»	35,25	0,33	1,27
Антевентральное »	»	49,95	0,30	1,17
Антеанальное »	»	72,65	0,31	1,22
Высота тела (наибольшая)	»	20,26	0,33	1,26
» хвостового стебля	»	6,16	0,06	0,25
Длина брюшного края хвостового стебля	»	8,36	0,11	0,40
Ширина лба	% к длине головы	23,18	0,44	1,70
Диаметр глаза (горизонтальный)	То же	26,76	0,36	1,40
Длина жаберной дуги	»	55,53	0,83	3,24

зинский омуль отличается от северобайкальского лишь размерно-весовыми характеристиками и более часто посаженными жаберными тычинками (см. табл. 4, 5). С селенгинским он имеет ряд (8 из 17) статистически достоверных различий, но уже по комплексу других, нежели северобайкальский, признаков. Последнее связано с большей высокотелостью, меньшими размерами глаз и большим количеством жаберных тычинок баргузинского омуля по сравнению с северобайкальским (см. табл. 4).

Более однородно посольское стадо омуля, искусственно воспроизводимое на Большереченском рыбоводном заводе. Посольский омуль имеет вальковатую форму тела с относительно длинной головой, высоким и коротким хвостовым стеблем, большие, чем у трех предыдущих, размеры плавников. Жаберный аппарат его имеет меньшее число грубых и редких жаберных тычинок на длинной жаберной дуге (табл. 6). Статистически достоверные различия посольского омуля с селенгинским наблюдаются по 15, с северобайкальским и баргузинским по 6 из 17 анализируемых признаков (см. табл. 4).

Омуль из рек Чивыркуйского залива, как и посольский, имеет вальковатое, но более прогонистое тело. Характерные черты чивыркуйского омуля — наименьшее количество жаберных тычинок, что при длинной жаберной дуге приводит к увеличению расстояния между жаберными тычинками, и

р. Баргузин, 19/IX 1966 г.

офр/М

и количество рыб						
		6+			7+ (3)	
		(13)			8+ (2)	
С	М	т	М	σ	М	М
15,9	390	8,45	30,4	7,80	489	562,98
4,92	327	2,70	9,73	2,98	350	366,17
3,33	312	3,30	11,8	3,78	336	359
7,34	17,48	0,29	1,22	6,98	17,8	20,8
7,29	44,93	0,72	2,58	5,76	45,3	43,5
11,6	0,78	0,02	0,09	11,5	0,90	1,10
4,52	20,70	0,17	0,63	3,03	20,6	22,3
2,88	45,75	0,20	0,71	1,55	45,8	46,9
3,62	35,40	0,23	0,82	2,31	36,1	33,3
2,39	48,46	0,32	1,17	2,44	48,2	48,4
1,68	72,48	0,19	0,70	0,96	72,7	73,3
6,23	21,32	0,28	1,00	4,70	22,1	21,8
4,00	16,22	0,06	0,23	3,75	6,26	6,75
4,93	18,21	0,16	0,67	6,90	18,2	17,45
7,34	22,85	0,36	1,30	5,68	23,3	22,6
5,22	25,87	0,36	1,29	4,98	24,7	25,5
5,83	55,20	0,49	1,76	3,17	56,0	58,4

большие размеры глаз (табл. 7). Чивыркуйский омуль отличается от селенгинского по 9, северобайкальского по 7, баргузинского по 6, от посольского по 5 анализируемым признакам (см. табл. 4, 7).

Омуль, размножающийся в р. Кика, отличается от селенгинского по 8, от северобайкальского и баргузинского по 4 анализируемым признакам. Отсутствие каких-либо различий его с посольским (см. табл. 4, 8) позволяет присоединиться к мнению К. И. Мипарина, Ф. В. Лукьянчикова и Г. С. Елизовой (1957) о большом морфологическом родстве кикинских омулей с посольскими.

Морфологический анализ показал, что, несмотря на большое сходство между некоторыми стадами (баргузинское и северобайкальское, посольское и кикинское), каждое стадо морфологически своеобразно и по определенному комплексу признаков, включающих и биологические (весовые и линейные характеристики), отличаются от всех остальных, т. е. можно считать, что различные стада омуля, воспроизводящиеся в разных притоках Байкала, являются эколого-морфологическими расами. Если же пользоваться современной терминологией (Парамонов, 1967; Завадский, 1967, 1970; Шварц, 1967; Майр, 1968; Яблоков, 1968), эти локальные стада можно назвать популяциями; все они отвечают определению популяции как «группы особей, объединенных панмиксией, единой территорией и изо-

Морфологическая характеристика омуля

Признак	Единица измерения	Возраст (+)					
		7+ (25)				8+	
		M	m	σ	С	M	m
Вес	г	431	17,1	85,5	19,9	578	18,0
Длина (по Смитту)	мм	336	3,25	16,2	4,84	359	6,05
» промысловая	»	324	3,18	15,9	4,90	345	2,84
Диаметр глаза (горизонтальный)	»	19,03	0,22	1,12	5,90	20,01	0,17
Количество тычинок	шт.	40,74	0,52	2,60	6,40	41,56	0,41
Расстояние между тычинками	мм	1,06	0,01	0,08	8,00	1,10	0,02
Длина головы	% к длине тела (по Смитту)	21,96	0,17	0,86	3,92	21,70	0,11
Антедорсальное расстояние	То же	45,61	0,20	1,01	2,22	45,86	0,18
Постдорсальное	»	34,57	0,18	0,91	2,64	34,15	0,18
Антевентральное	»	48,88	0,23	1,15	2,35	48,72	0,21
Антеанальное	»	72,19	0,18	0,89	1,22	72,59	0,16
Высота тела (наибольшая)	»	21,01	0,23	1,16	5,52	22,18	0,22
» хвостового стебля	»	6,61	0,06	0,28	4,24	6,70	0,05
Длина брюшного края	»	7,73	0,14	0,68	8,78	7,20	0,11
» хвостового стебля	»	22,31	0,21	1,05	4,71	23,04	0,18
Ширина лба	% к длине головы	25,63	0,22	1,11	4,33	25,46	0,29
Диаметр глаза (горизонтальный)	То же	57,94	0,53	2,66	4,60	58,12	0,46
Длина жаберной дуги							

лированной в той или иной степени от аналогичных групп внутри вида» (Яблоков, 1968).

Попытки использовать морфологический метод для объединения анализируемых популяций в какие-либо группы или экотипы, как это сделал применительно к альпийским сизам Штейнман (1950), не привели к желаемым результатам. По количеству жаберных тычинок эти популяции образуют непрерывный ряд, начиная с малотычинковой чивыркуйской и кончая многотычинковой селенгинской (рис. 2,а). Названные популяции, крайние по данному признаку, формально можно отнести к разным подвидам, но большой ряд промежуточных между ними популяций не позволяет решить вопрос таким образом. По расстоянию между тычинками возможно объединение селенгинской популяции с баргузинской, а северобайкальской — с кикинской и посольской (см. рис. 2,б), но по длине жаберной дуги наблюдается совершенно иная картина — непрерывно возрастающий ряд, начиная с селенгинской и кончая чивыркуйской популяцией (см. рис. 2,в). При этом увеличение

р. Большой, 12/IX 1966 г.

и количество рыб

(37)		9+ (20)				10+ (9)			
σ	С	М	т	σ	С	М	т	σ	С
108	18,7	740	26,0	116	15,7	855	44,8	134	15,7
18,3	5,10	387	3,09	13,8	3,56	402	4,46	13,4	3,33
16,9	4,90	371	3,13	13,9	3,76	387	4,40	13,2	3,40
1,00	5,00	21,27	0,21	0,94	4,42	21,20	0,33	0,94	4,67
2,47	5,94	42,05	0,36	1,60	3,82	41,00	0,75	2,37	5,76
0,13	11,8	1,16	0,01	0,06	5,70	1,24	0,04	0,12	9,70
0,65	3,00	21,77	0,20	0,86	4,10	21,47	0,18	0,53	2,47
1,03	2,25	45,95	0,22	0,97	2,11	46,02	0,29	0,88	1,91
1,06	3,11	33,85	0,25	1,13	3,34	33,69	0,28	0,83	2,47
1,26	2,59	48,60	0,17	0,76	1,56	49,42	0,41	1,25	2,53
0,94	2,82	72,40	0,19	0,86	1,18	72,91	0,40	1,20	1,65
1,31	5,90	22,63	0,32	1,42	6,27	23,31	0,57	1,15	4,93
0,27	4,20	6,66	0,07	0,31	4,69	6,59	0,08	0,24	3,63
0,66	9,20	7,60	0,14	0,63	8,30	7,75	0,21	0,65	8,40
1,08	4,70	23,75	0,27	1,22	5,15	23,77	0,14	0,44	1,85
1,19	4,67	25,02	0,21	0,96	3,70	24,45	0,32	0,97	3,97
2,76	4,74	57,98	0,76	3,40	5,86	58,78	0,80	2,40	4,08

количества жаберных тычинок сопровождается уменьшением длины жаберной дуги и наоборот, т. е. в данном случае изменение этих признаков приводит к образованию большого ряда различных по частоте тычинок популяций.

На первый взгляд возможна прямая связь между длиной жаберной дуги и размерами головы. Согласно этому, самым длинноголовым должен был бы быть омуль чивыркуйской популяции, имеющий наиболее длинную жаберную дугу. Однако такая закономерность наблюдается лишь для селенгинской, баргузинской, северобайкальской и кикинской популяций. Среди двух оставшихся наиболее длинную голову имеют особи не чивыркуйской, как предполагалось, а посольской популяции. По длине головы популяции группируются уже совершенно иным образом, нежели по расстоянию между тычинками: баргузинская с северобайкальской, а посольская — с кикинской и чивыркуйской. Селенгинская популяция по этому признаку занимает совершенно обособленное положение (см. рис. 2, г).

Морфологическая характеристика омуля рек Б. Чивыркуй и Безымянки, 24/X 1966 г.

Т а б л и ц а 7

Признак	Единица измерения	Возраст (+) и количество рыб										Т
		7+					(12)					
		M	m	σ	C	M	m	σ	C	M	m	
(5)												
Вес	г	497	30,7	92,0	18,5	637	22,9	79,3	12,4	748	27,8	14,4
Длина (по Смитту)	мм	353	4,38	13,2	3,73	380	3,55	12,2	3,23	397	4,34	4,25
» промысловая		338	5,20	15,6	4,63	367	2,92	10,1	2,75	385	4,00	4,03
Диаметр глаза (горизонтальный)		21,20	0,28	0,83	3,94	22,04	0,36	1,26	5,73	22,70	0,33	5,68
Количество тычинок	шт.	38,83	0,61	1,83	4,72	39,17	0,66	2,77	5,77	36,56	0,47	4,96
Расстояние между тычинками	мм	1,19	0,03	0,10	8,40	1,26	0,02	0,06	4,75	1,40	0,01	3,58
Длина головы	% к длине тела (по Смитту)	21,50	0,29	0,81	3,77	21,58	0,23	0,81	3,77	21,44	0,16	2,92
Антердorsальное расстояние	То же	46,14	0,29	0,87	1,88	46,75	0,33	1,16	2,47	46,66	0,31	2,55
Постдорсальное »		33,75	0,26	0,78	2,31	33,29	0,27	0,92	2,76	34,56	2,98	3,34
Антевентральное »		48,86	0,37	1,10	2,25	49,37	0,37	1,28	2,59	49,35	0,34	2,69
Антеанальное »		72,75	0,27	0,82	1,13	73,04	0,42	1,44	1,97	73,28	0,34	1,85
Высота тела (наибольшая)		20,92	0,32	0,97	4,64	20,91	0,34	1,11	5,30	21,75	0,37	1,44
» хвостового стебля		6,57	0,11	0,33	5,05	6,73	0,09	0,32	4,73	6,60	0,07	2,40
Длина брюшного края хвостового стебля		8,20	0,09	0,28	3,40	7,47	0,19	0,67	9,00	7,68	0,16	8,10
Ширина лба	% к длине головы	23,25	0,33	1,00	4,32	23,88	0,25	0,87	3,64	23,70	0,31	5,09
Диаметр глаза (горизонтальный)	То же	27,75	0,37	0,98	3,56	26,87	0,40	1,39	5,15	26,35	0,20	2,95
Длина жаберной дуги	»	60,39	0,62	1,86	3,04	59,50	0,78	2,70	4,53	59,53	0,70	4,55

Морфологическая характеристика омуля р. Кики, 18/IX 1966 г.

Признак	Единица измерения	Возраст(+) и количество рыб			
		7+ (10)			
		М	т	σ	С
Вес	г	495	12,6	40,0	8,10
Длина (по Смитту)	мм	348	4,65	14,7	4,23
» промысловая	»	333	2,76	8,73	2,62
Диаметр глаза (горизонтальный)	»	18,95	0,21	0,68	3,58
Количество тычинок	шт.	41,30	0,58	1,85	4,47
Расстояние между тычинками	мм	1,02	0,03	0,10	9,80
Длина головы	% к длине тела (по Смитту)	21,20	0,24	0,75	3,54
Антедорсальное расстояние	То же	46,15	0,26	0,83	1,80
Постдорсальное »	»	34,20	0,25	0,79	2,32
Антевентральное »	»	48,50	0,44	1,40	2,89
Антеанальное »	»	72,00	0,25	0,78	1,09
Высота тела (наибольшая)	»	20,90	0,49	1,53	7,34
» хвостового стебля	»	6,64	0,14	0,44	6,62
Длина брюшного края хвостового стебля	»	8,20	0,23	0,72	8,73
Ширина лба	% к длине головы	23,55	0,41	1,29	5,48
Диаметр глаза (горизонтальный)	То же	25,40	0,22	0,69	2,72
Длина жаберной дуги	»	55,30	0,93	2,92	5,30

Таким образом, сравнительный морфологический анализ не дал положительных результатов при попытке объединить отдельные популяции в какие-либо группы. Кроме того, при проведении исследований непосредственно в Байкале, в местах нагула омуля встал вопрос, к какой популяции отнести тот или иной экземпляр омуля. Это трудно разрешимо, особенно при концентрации в районе работ косяков, принадлежащих к разным популяциям. Появилась необходимость проведения морфологических исследований омуля непосредственно в Байкале.

Омуль в районах нагула

Материалом для проведения настоящего исследования послужили сборы 1966—1967 гг., которые проводились в определенно экологически различных участках озера: в прибрежной зоне (из ставных неводов в северной оконечности Байкала), в поверхностных слоях пелагиали (из дрейтерных сетей над глубинами 100—200 м на Селенгинском мелководье) и в придонных слоях воды на глубинах 150—200 м (из уловов донным тралом на Селенгинском мелководье, в Баргузинском заливе и Малом Море).

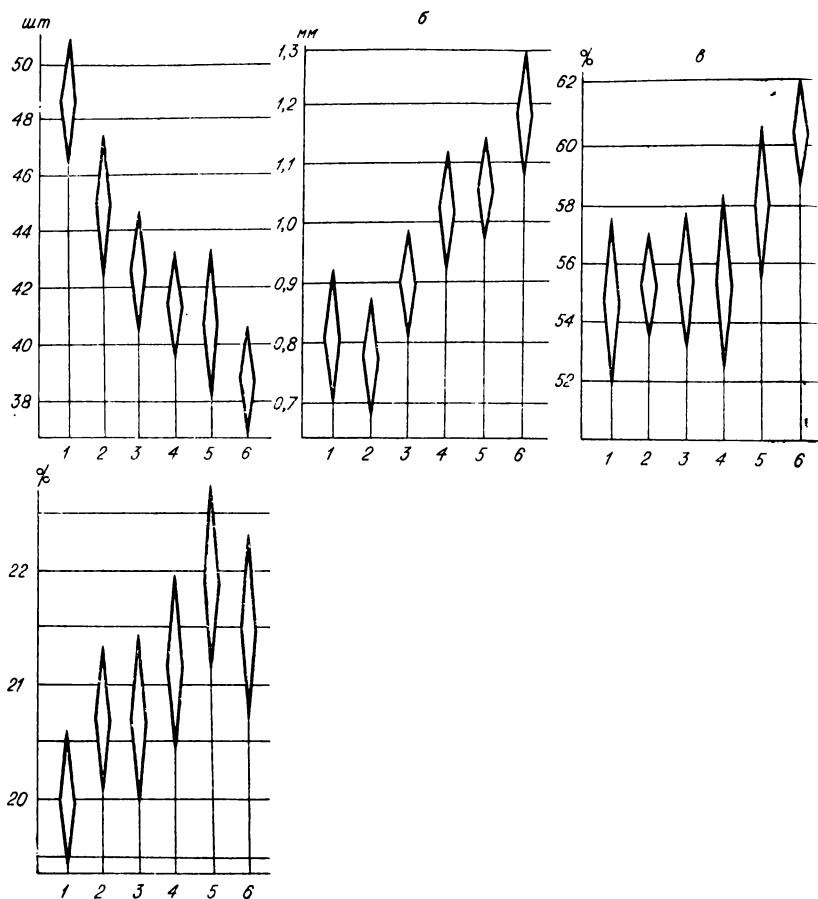


Рис. 2. Изменчивость байкальского омуля из притоков.

а — по количеству жаберных тычинок; **б** — по расстоянию между жаберными тычинками; **в** — по длине жаберной дуги; **г** — по длине головы.

Омули, уловленные донным тралом, характеризовались большими размерами глаз, уплощенным относительно высоким телом и сравнительно большими размерами головы. По этим признакам их можно было отнести и к чивыркуйскому, и к посольскому, и к кикинскому омулю. Статистически достоверных различий между ними не обнаружено (табл. 9).

Разновозрастная молодь, пойманная в поверхностных слоях воды на Селенгинском мелководье, по стройной веретеновидной форме тела могла быть отнесена к селенгинскому омулю. Проба из бухты Загли Малого моря морфологически также похожа на селенгинского омуля. Сравнительный морфологический анализ показал, что достоверные различия между омулем из бухты Загли и нерестовым из р. Селенги наблюдаются лишь в размерно-весовых характеристиках, высоте тела и величине глаз (табл. 10), т. е. прослеживается некоторая низкотелость и большая веретеновидность омуля из бухты Загли. Это позволяет, конечно, с большой осторожностью, говорить о принадлежности его к сентябрьской «субпопуляции», описанной С. И. Краснощековым (1962).

Разновозрастная молодь, пойманная вблизи нерестовых рек (Верхняя Ангара и Кичера), без всяких сомнений могла быть отнесена к северобайкальскому омулю.

Но достоверность визуальных сравнений нуждается в обосновании. Если пользоваться методами вариационной статистики и сравнение нагульной молоди с нерестовой рыбой проводить по критерию достоверности различий $M_{diff} \geq 3$, то ввиду существования возрастной изменчивости различия обнаруживаются даже между особями, принадлежащими к одной популяции. В то же время сама возрастная изменчивость может служить методом сравнения внутривидовых групп омуля, поскольку характер изменения признака с возрастом отражает историю формирования популяции, а поэтому специфичен для каждой из них.

Сравнение кривых возрастных изменений морфологических признаков показало, что по ним популяции различаются гораздо четче, чем по величине этих признаков в одновозрастных группах.

Кривые возрастных изменений морфологических признаков, построенные по материалам из летних уловов в Байкале, нашли продолжение в соответствующих кривых, отражающих возрастные изменения этих признаков у нерестовой рыбы. Это позволило отнести омуля, уловленного на Северном Байкале, к северобайкальскому стаду, а омулей из дрейфтерных сетей на Селенгинском мелководье — к селенгинскому. Кривые, характеризующие возрастную изменчивость омуля из траловых уловов, совпали с группой кривых, характеризующих нерестовую рыбу из р. Кика и речек, впадающих в Чивыркуйский залив и Посольский сор (рис. 4). Точное отнесение нагульных

**Сравнительная морфологическая характеристика омуля из траловых уловов
1966 г.**

Признак	Единица измерения	Возраст (+)	
		6+ (18)	
		<i>M</i> ₇	<i>m</i> ₇
Вес	г	214	4,12
Длина (по Смитту)	мм	267	5,30
» промысловая	»	255	5,00
Диаметр глаза (горизонтальный)	»	15,50	0,22
Количество жаберных тычинок	шт.	40,55	0,70
Расстояние между тычинками	мм	0,87	0,02
Длина головы	% к длине тела (по Смитту)	23,08	0,19
Антедорсальное расстояние	То же	46,89	0,26
Постдорсальное »	»	33,22	0,31
Антевентральное »	»	49,50	0,35
Антеанальное »	»	72,66	0,26
Высота тела (наибольшая)	»	20,72	0,34
» хвостового стебля	»	6,77	0,07
Длина брюшного края хвостового стебля	»	8,12	0,15
Диаметр глаза (горизонтальный)	% к длине головы	25,00	0,28
Ширина лба	То же	23,03	0,33
Длина жаберной дуги	»	58,39	0,75

косяков, уловленных донным тралом в разных районах, к тому или иному нерестовому стаду оказалось невозможным, так как между нагульной и нерестовой рыбой существуют довольно большие различия по размерно-весовым характеристикам (сказывается размерная изменчивость), да и сами популяции малых рек, даже при существовании достоверных различий между ними по морфологическим признакам, имеют много общего. Как было сказано ранее, все они характеризуются сравнительно высоким уплотненным телом, большими размерами головы и глаз, а также относительно длинной жаберной дугой, меньшим, чем у других популяций, количеством коротких, более жестких и редких жаберных тычинок. По характеру возрастных изменений морфологических признаков омуля оказалось возможным выделение трех групп: первую представляют селенгинские омули, вторую — северобайкальские и баргузинские и третья — омули малых рек (см. рис. 4).

Тенденция к группированию кривых, построенных на основе промеров рыбы, пойманной донным тралом на больших глубинах в относительно далеко удаленных друг от друга районах (Малое Море, Селенгинское мелководье и Баргузинский залив), очевидно, может свидетельствовать о сходстве условий обитания омуля, размножающегося в малых притоках. Кроме того, эти популяции имеют много общего как по возраст-

Т а б л и ц а 9

на Селенгинском мелководье (7), в Малом Море (8) и Баргузинском заливе (9),

и количество рыб				M_{diff}		
5+ (18)		6+ (21)		7 и 9	7 и 8	9 и 8
M_a	m_a	M_a	m_a			
224	7,38	249	13,9	—	0,16	—
272	3,80	272	4,80	—	0,62	—
260	4,80	261	4,70	—	0,89	—
15,36	0,17	15,82	0,21	0,78	1,07	1,70
41,28	0,63	40,17	0,37	0,77	0,48	1,52
0,93	0,03	0,89	0,02	1,67	0,71	1,11
22,58	0,23	22,71	0,33	1,68	0,95	0,32
46,64	0,23	46,73	0,16	0,72	0,53	0,32
33,47	0,22	33,15	0,34	0,66	0,01	0,79
49,22	0,31	48,73	0,27	0,61	1,79	1,19
71,94	0,24	72,71	0,19	2,04	0,18	2,52
20,72	0,26	20,29	0,16	0,00	1,14	1,40
6,71	0,06	6,67	0,06	0,63	1,00	0,47
7,77	0,20	7,63	0,12	1,41	2,88	0,60
25,00	0,25	25,70	0,33	0,00	1,51	1,70
23,67	0,17	23,88	0,41	1,73	2,00	0,47
60,83	0,90	59,10	0,82	2,08	0,63	1,42

ному составу в перестовых косяках (табл. 11), так и по условиям нереста и протяженности нерестовых миграций в реках, т. е. экологически мало отличаются друг от друга. Поэтому отдельные локальные стада, воспроизводящиеся в разных притоках Байкала, но имеющие между собой статистически достоверные различия по морфологическим признакам, правильнее называть не экологическими расами, а просто популяциями. По характеру возрастных изменений морфологических признаков они образуют три большие группы: 1) омули, воспроизводящиеся в самом крупном из притоков — р. Селенге;

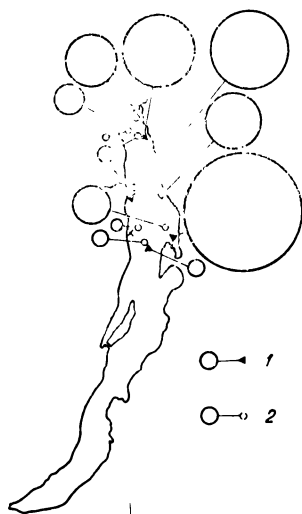


Рис. 3. Распределение байкальского омуля в августе 1965 г. В прибрежных уловах предполагается северобайкальский омуль.

1 — улов в донных сетях; 2 — улов в дрифтерных сетях.

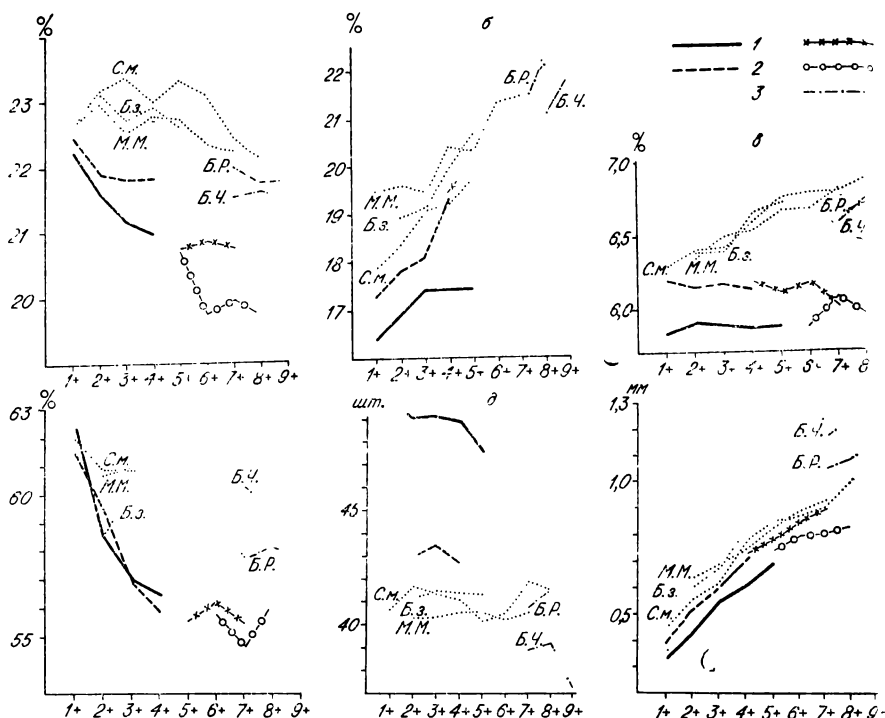


Рис. 4. Возрастные изменения некоторых морфологических признаков байкальского омуля.

а — относительные размеры головы; **б** — высота тела; **в** — высота хвостового стебля; **г** — длина жаберной дуги; **д** — количество жаберных тычинок; **е** — расстояние между жаберными тычинками;

1 — молодь селенгинского омуля; **2** — молодь северобайкальского; **3** — молодь придонно-глубоководного; **4** — нерестовый омуль из Верхней Ангары; **5** — то же, из Селенги; **6** — то же, придонно-глубоководный; **С. м.** — Селенгинское мелководье; **Б. з.** — Баргузинский залив; **М. м.** — Малое Море; **Б. р.** — Большая Речка; **Б. ч.** — Большой Чивыркуй.

Сравнительный морфологический анализ омуля р. Селенги (14/IX 1966 г.)
и бухты Загли (Малое Море, 25/VIII 1966 г.)

Признак	Единица измерения	Возраст (+) и количество рыб				M _{diff}
		7+ (42)		7+ (42)		
		M ₁	m ₁	M ₁₀	m ₁₀	
Вес	г	499	9,40	433	10,0	+4,82
Длина (по Смитту)	мм	356	2,08	351	2,38	+1,58
» промысловая	»	344	2,04	334	2,53	+1,308
Диаметр глаза (горизонтальный)	»	17,34	0,15	16,33	0,09	+1,593
Количество тычинок	шт.	48,76	0,38	48,62	0,34	+0,27
Расстояние между тычинками	мм	0,81	0,02	0,81	0,01	0,00
Длина головы	% к длине тела (по Смитту)	19,95	0,09	19,98	0,12	—0 20
Антедорсальное расстояние	То же	45,39	0,12	45,41	0,13	—0,11
Постдорсальное »	»	35,45	0,16	34,92	0,19	+2,12
Антевентральное »	»	48,90	0,17	49,26	0,15	—1,59
Антеанальное »	»	72,28	0,19	72,60	0,16	—1,28
Высота тела (наибольшая)	»	20,09	0,15	18,55	0,11	+8,00
» хвостового стебля	»	6,07	0,05	6,04	0,04	+0,50
Длина брюшного края хвостового стебля	»	8,73	0,06	8,47	0,11	+2,08
Ширина лба	% к длине головы	24,06	0,23	23,96	0,19	+0,34
Диаметр глаза (горизонтальный)	То же	24,23	0,16	23,26	0,13	+4,64
Длина жаберной дуги	»	54,74	0,37	56,28	0,61	—2,16

2) омули средних по протяженности притоков — Верхней Ангарты, Кичеры и Баргузина; 3) омули малых притоков Байкала. Этим мы и руководствовались при изучении распределения и миграций омуля в Байкале.

Сезонное распределение и миграции

Первые работы по изучению распределения омуля в Байкале — вполне логичное продолжение морфологических исследований (Мухомедияров, 1942; Мишарин, 1953), подтвердивших бытующее среди байкальских рыбаков мнение о неоднородности омуля. Большая заслуга в их проведении и решении вопроса о распределении и миграциях отдельных популяций омуля принадлежит К. И. Мишарину.

Результаты массового мечения омулей, проведенного в 1938—1954 гг. сотрудниками Биолого-географического научно-исследовательского института, Иркутского университета и Бурятской мелиоративной станции, а также исследований расового состава промысловых уловов в разных районах Бай-

Возрастной состав нерестовых стад байкальского омуля, %

Год	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12	13+	Количество рыб
<i>Баргузин*</i>											
1966	—	42,9	37,1	14,3	5,7						35
1967	29,0	49,0	13,0	7,0	1,0						100
Среднее	21,5	47,5	19,2	8,9	2,2						135
<i>Верхняя Ангара с Кичерой*</i>											
1962	3,1	24,1	59,0	13,8							124
1965	8,0	45,0	35,0	12,0							100
1966	11,0	46,0	24,0	16,0	2,0	1,0					100
1967	0,6	43,6	44,3	9,7	1,2	0,6					165
Среднее	5,0	39,5	41,9	12,4	0,8	0,4					489
<i>Селенга*</i>											
1966	—	3,0	18,0	42,0	27,0	10,0					100
1967	—	0,7	29,5	47,5	20,9	1,4					139
Среднее	—	1,7	24,6	44,3	23,4	5,0					239
<i>Большая**</i>											
1962	—	—	—	1,2	11,0	30,5	51,2	4,9	1,2		82
1965	—	2,0	6,0	12,0	14,0	22,0	26,0	16,0	2,0		50
1966	—	—	3,0	25,0	37,0	20,0	9,0	1,0	5,0		100
Среднее	—	0,4	2,6	13,8	22,9	24,1	27,6	5,6	3,0		232
<i>Большой Чивыркуй***</i>											
1962	—	1,8	3,5	5,3	29,8	29,8	21,0	3,5	3,5	1,8	57
1965	3,1	6,2	13,8	9,2	10,8	13,8	26,1	10,8	6,2	—	65
1966	—	4,2	6,1	18,8	25,0	31,3	8,3	2,1	2,1	2,1	48
Среднее	1,2	4,1	8,2	10,6	21,2	24,1	19,4	5,8	4,2	1,2	170
<i>Кика****</i>											
1953	—	3,7	11,1	25,8	28,4	17,4	10,2	1,6	1,8	—	433

* Данные автора.

** За 1962 г. — данные Лимнологического института; 1965 и 1966 гг. — данные автора.

*** За 1962 г. — данные Лимнологического института; 1965, 1966 гг. — данные автора.

**** Данные Елизовой и др., 1957 г.

кала позволили К. И. Мишарину (1958) очертить ареалы отдельных популяций. Было установлено, что ареал северо-байкальского омуля не ограничивается Северным Байкалом, Чивыркуйским и Баргузинским заливами, как это предполагал Ф. Б. Мухомедияров (1942): омули этой популяции были найдены в Малом Море, на Селенгинском мелководье и в Южном Байкале. Селенгинский омуль по протяженности своих миграций не уступает северобайкальскому, встречаясь от Юж-

ного Байкала до Чивыркуйского залива. В противоположность двум названным, омули чивыркуйской и посольской популяций дальних миграций не совершают. Результаты мечения, проведенного в 1953 г. К. И. Мишариным в р. Большой, показали, что посольские омули после переста остаются на Селенгинском мелководье. Как упоминалось, К. И. Мишарин высказал предположения о том, что селенгинский омуль в некоторые годы может встречаться и на Северном Байкале, а также о большей привязанности его в период нагула к открытым районам Байкала.

Изучалось и сезонное распределение байкальского омуля. Результаты работ, проведенных на Селенгинском мелководье и в Малом Море, а также анализ литературных данных послужили основой для построения схемы сезонного распределения омуля (Кожов, 1962). Согласно данной схеме миграций, зимой омуль находится в придонном слое воды на глубинах 100—300 м, в июне выходит в прибрежные участки, а с дальнейшим прогревом прибрежных вод распространяется по всей акватории Байкала. Но полностью данной схеме отвечает лишь сезонное распределение селенгинского омуля, который в районах работ М. М. Кожова составлял основу нагульных косяков.

Наши исследования, проведенные в начале лета 1966—1968 гг. на Селенгинском мелководье, показали, что весь июнь селенгинские омули¹ нагуливаются на глубинах 50—200 м (рис. 5, а, 6, а, 7, а). В 1967 г. в это время контрольные уловы были представлены особями начиная с возраста 1+ и кончая 8-годовиками. Наибольший процент составляли 3+ (36,4%) и 4-годовики (43,2%). Гонады всех пойманных рыб были во II стадии зрелости (98,9%), а сами рыбы в большинстве имели 1-ю степень ожирения внутренностей (68,9%). Начиная со середины июня селенгинские омули появились в прибрежных водах в Малом Море и в районах Ушканьих островов. В Малом Море они представлены особями возрастом от 4+ до 8+ с преобладанием 5-, 6- и 7-годовиков, имеющими гонады во II (21,6%), II—III (13,7%) и III (69,7%) стадиях развития и высокую степень ожирения внутренностей (особи со 2-й и 3-й степенью составляли 87,9—88,6% от числа проанализированных рыб). В районе Ушканьих островов это были рыбы в возрасте 3—7+, большинство которых оказалось неполовозрелыми (99% со II стадией половой зрелости) со слабой степенью ожирения внутренностей (0-я — 44,0% и 1-я — 46,6%), т. е. в июне 1967 г. неполово-

¹ Для удобства изложения, омуля, размножающегося в р. Селенге, в данной главе называем селенгинским; омуля популяций средних притоков, впадающих в Северный Байкал (Верхняя Ангара с Кичерой) и Баргузинский залив (Баргузин), ввиду малочисленности последней называем северобайкальским.

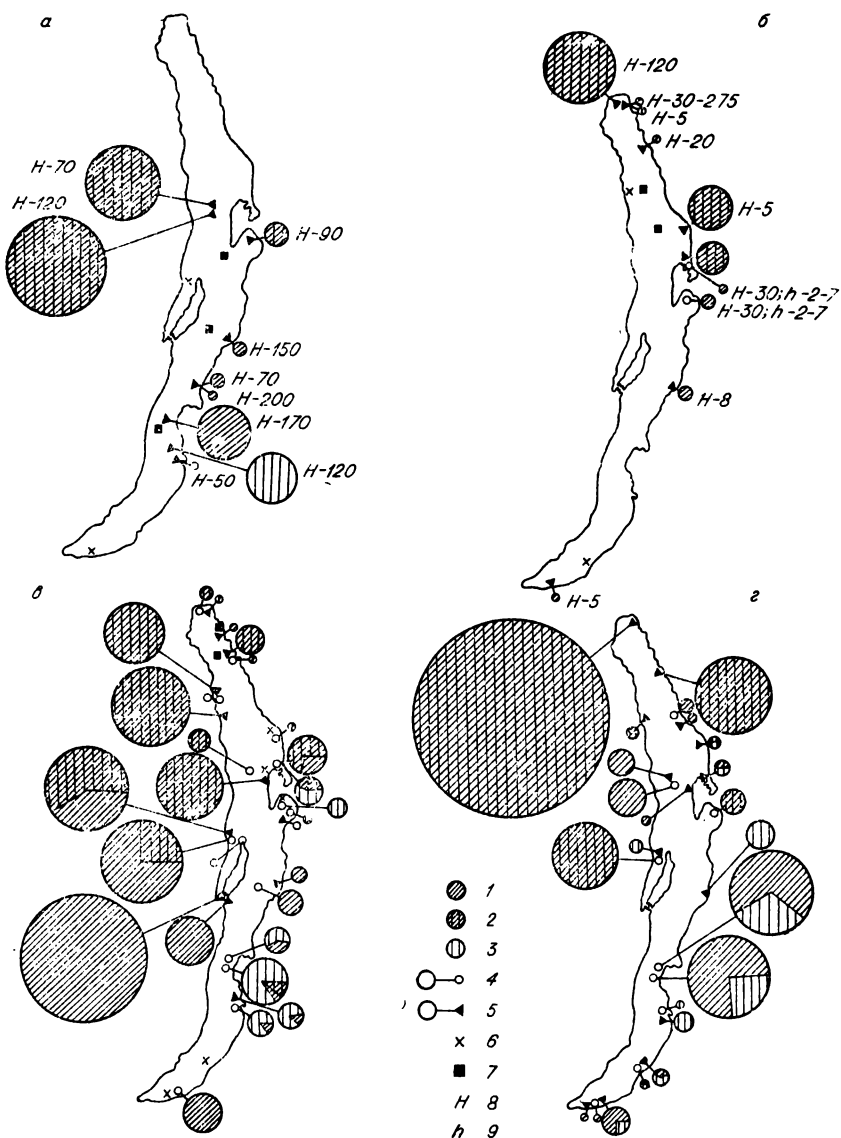


Рис. 5. Распределение байкальского омуля в 1966 г.

1 — селевтинский; 2 — северобайкальский и баргузинский; 3 — омуль малых рек; 4 — улов в донных сетях; 5 — улов в дрейферных сетях; 6 — донные сети, улова нет; 7 — дрейферные сети, улова нет; 8 — глубина места; 9 — глубина постановки дрейферных сетей.

а — июнь; б — июль; в — август; г — сентябрь. Усл. обозн. см. рис. 3.

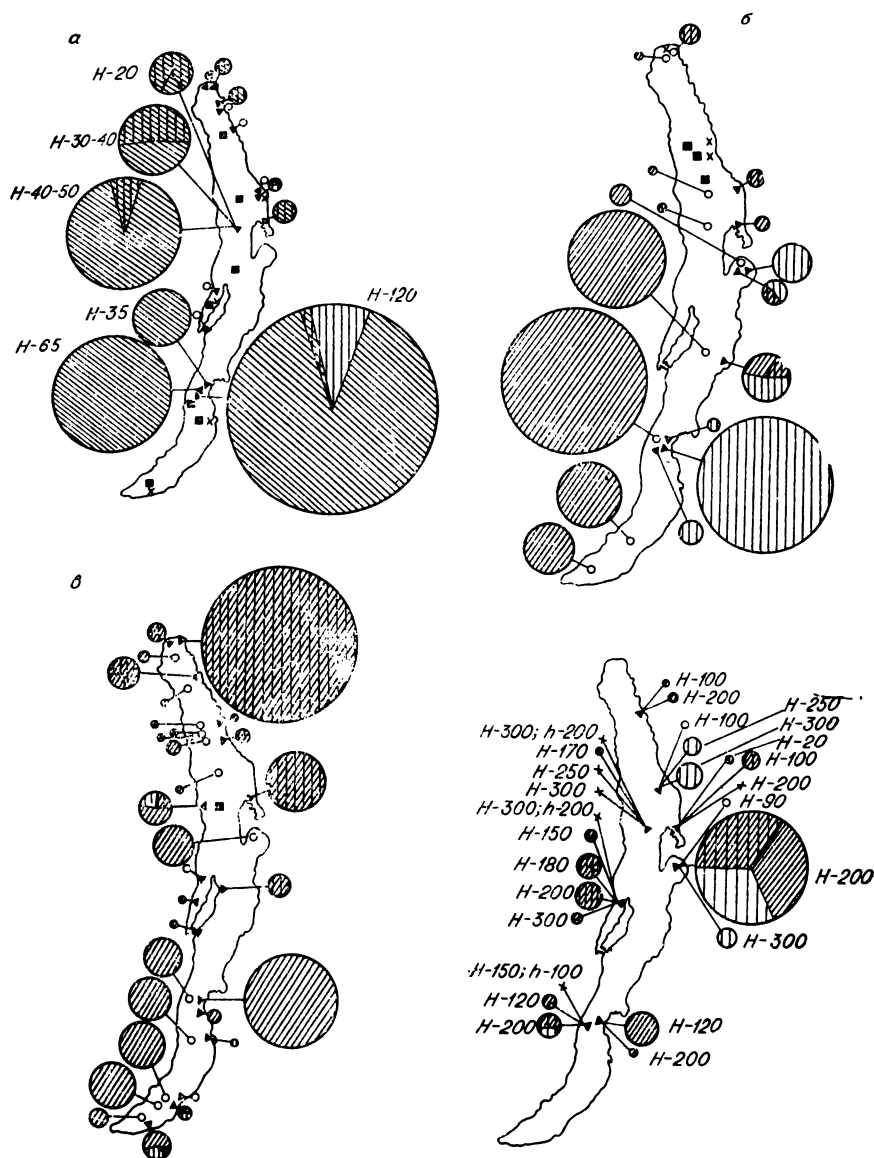


Рис. 6. Распределение байкальского омуля в 1967 г.
 а — июнь; б — июль; в — сентябрь; г — февраль — март. Усл. обозн. см. рис. 5.

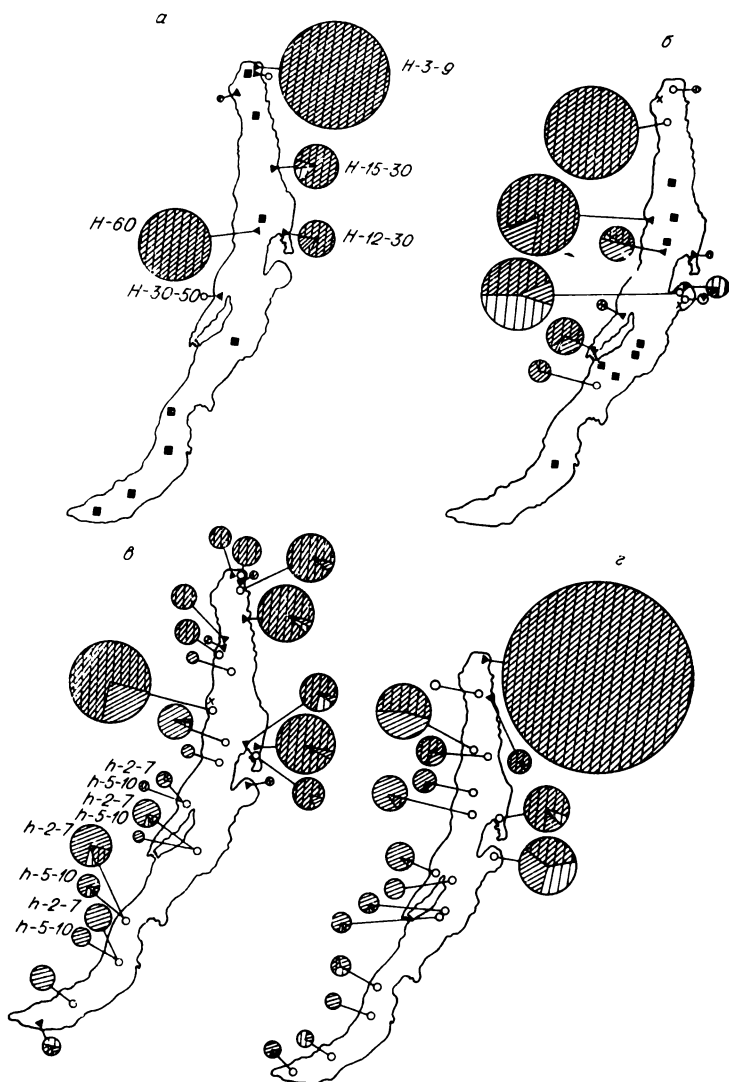


Рис. 7. Распределение байкальского омуля в 1968 г.
а — июнь; б — июль; в — август; г — сентябрь. Условные обозн. см. рис. 5.

зрелая молодь сосредоточилась на Селенгинском мелководье и в районе Ушканьих островов, а готовящаяся к нересту рыба находилась в Малом Море, где вылавливалась ставными неводами.

В начале июля селенгинские омули выходят в прибрежные участки по всему Байкалу и поднимаются к поверхности на мелководьях (см. рис. 5, б; 6, б; 7, б). С дальнейшим прогревом прибрежных вод до 13—17°, т. е. температур выше оптимальных для развития эхируры, и потеплением к концу июля поверхностных вод открытого Байкала до 6—10° селенгинский омуль покидает побережья. Характер его распределения в июле в разные годы неодинаков. В 1967 г. селенгинский омуль нагуливался в водах открытого Байкала начиная с первой декады июля. Наибольшие его концентрации обнаружены в водах средней котловины и на Селенгинском мелководье, несколько меньше в Южном Байкале и незначительные на Северном Байкале (см. рис. 6, б). В контрольных уловах на Южном Байкале это были 4- и 5-годовалые особи, имеющие в основном 0 (16,9%), 1 (55,3%) и 2 (25,9%) степень ожирения внутренностей и II стадию половой зрелости (95,4%). Готовящиеся к нересту рыбы составляли всего 4,6%. На Селенгинском мелководье в июле возрастной состав селенгинского омуля по сравнению с июньским практически не изменился, но появились особи со стадиями зрелости II—III (2,5%) и III (1,7%). Заметно изменился состав селенгинского омуля в районе Ушканьих островов, молодые неполовозрелые рыбы уступили место косякам, представленным 5-, 6-, 7-годовалыми особями. Значительную часть (48,4%) среди них составляли готовящиеся к нересту рыбы с III стадией половой зрелости, имеющие 2-ю (32,9%) и 3-ю (10,8%) степень ожирения внутренностей, т. е. в июле 1967 г. селенгинский преднерестовый омуль продвинулся в более северные районы.

В июле 1966 и 1968 гг. селенгинского омуля в пелагиали практически не было (см. рис. 5, б, 7, б). В августе 1966 г. он также придерживался прибрежных вод. Значительные концентрации селенгинского омуля обнаружены в это время в Малом Море (см. рис. 5, в). В августе 1968 г. селенгинский омуль в небольших количествах встречался по всей акватории Байкала до Ушканьих островов и Чивыркуйского залива включительно (см. рис. 7, в). В контрольных уловах в Южном Байкале селенгинский омуль был представлен 4—7-годовалыми особями (5+ — 22,7%, 6+ — 36,4%), в среднем со 2-й степенью жирности, 50% которых готовились к нересту. На Селенгинском мелководье процент преднерестовой рыбы был меньше (18,3% особей имели III и III—IV стадии половой зрелости). В средний Байкал в августе мигрировали более молодые малопитанные рыбы в основном со II стадией половой зрелости (89,2%). То же наблюдалось и в районе Ушканьих островов.

В Северном Байкале процент преднерестовых особей больше (33,4%), но рыба была средней упитанности. Итак, в 1968 г. основная часть преднерестовых особей селенгинского омуля мигрировала для нагула в Южный Байкал, а меньшая часть — в Северный. Неполовозрелая молодь в это время держалась в среднем Байкале и на Селенгинском мелководье.

В сентябре основная масса половозрелого селенгинского омуля концентрируется в придельтовых водах р. Селенги. В 1966 г. вместе с созревающей рыбой из Малого Моря мигрировали косяки неполовозрелого нагульного омуля. Исчезли они и из мелководных районов восточного побережья (см. рис. 5, г). Хотя в сентябре 1966 г. контрольные сети в открытой зоне озера не ставились, но можно было предполагать, что селенгинский омуль покинул побережья и распространился в пелагиали. В сентябре 1967 г. уловы в контрольных сетях, выставленных в придельтовых водах р. Селенги (см. рис. 6, е), были представлены в основном созревающей рыбой (91,9%) возрастом 6+ (27,5%), 7+ (49,7%) и 8+ (20,8%). Нерестовый омуль был хорошо упитан (2-я и 3-я степень ожирения внутренностей имело 71,8% особей). В 1968 г., напротив, нерестовый омуль был мало упитан, 80% особей имели нулевую степень ожирения внутренностей. В период преднерестовой миграции половозрелого омуля к Селенгинскому мелководью в 1967 г. неполовозрелая молодь селенгинского омуля в наибольшем количестве встречалась в открытых водах Южного Байкала (см. рис. 6, е), а в 1968 г., как и в августе, была рассредоточена по всему озеру с несколько большими концентрациями севернее Ушканьих островов (см. рис. 7, г).

Приведенные материалы показывают, что в 1966 г. селенгинский омуль вышел в открытый Байкал лишь в сентябре, в 1968 г. — в августе, в 1967 г. — в июне. Как время выхода в пелагиаль, так и величины уловов в открытых водах Байкала находятся в прямой зависимости от прогрева его вод. Чем выше температура поверхностных вод открытого Байкала, тем больше селенгинского омуля нагуливается в них (см. рис. 5—7, табл. 12).

Конечно, омуля привлекает не только теплая вода, повышение температуры всегда влечет за собой увеличение биомассы зоопланктона. Работы Э. Л. Афанасьевой (1969) показали, что в более теплые годы, как правило, наблюдается большее количество максимумов в развитии эпишуры в течение вегетационного периода и общее повышение биомассы зоопланктона. Эти же материалы обнаруживают прямую зависимость между температурой (в пределах до оптимальной) и развитием эпишуры. Как наши материалы, так и анализ многолетних данных по промысловым уловам в основных рыбопромысловых районах, Малом Море и Селенгинском мелководье, где нагу-

Средняя температура поверхности воды в прибрежной (1) и открытой (2) зонах Байкала в 1965—1968 гг., по котловинам

Котловины	VI		VII		VIII		IX		X	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1965 г.										
Южная	—	—	14,7	—	—	—	—	—	—	—
Средняя	—	—	15,2	12,5	15,8	15,2	—	—	—	—
Северная	—	—	11,9	12,1	16,0	14,5	—	—	—	—
1966 г.										
Южная	4,6	2,4	9,5	5,8	11,6	12,5	11,1	9,2	6,1	—
Средняя	1,1	1,8	6,4	4,0	10,7	7,1	9,2	9,2	—	—
Северная	—	1,3	3,2	3,7	10,1	4,5	9,4	9,5	—	—
1967 г.										
Южная	3,2	3,1	12,4	12,4	11,6	11,2	10,2	9,1	7,2	6,8
Средняя	5,7	3,2	13,0	10,8	—	—	9,0	9,1	5,9	6,2
Северная	3,9	3,0	14,2	8,9	—	—	9,1	8,2	6,5	6,2
1968 г.										
Южная	—	6,0	—	8,8	14,4	12,0	—	6,6	—	7,4
Средняя	—	—	8,3	6,6	17,8	12,0	9,7	7,4	—	—
Северная	2,8	3,0	8,8	5,8	9,1	14,5	9,1	11,4	—	—

ливается 60—70 % селенгинского омуля (табл. 13), показывают, что в годы с пониженными температурами воздуха и воды, а также с низкой продукцией зоопланктона основной район нагула селенгинского омуля — мелководное Малое Море (см. рис. 5, в). В благоприятные по температурному режиму и кормности годы селенгинский омуль в основной массе вылавливается в водах, примыкающих к Селенгинскому мелководью (рис. 8).

С осенним похолоданием вод открытого Байкала селенгинский омуль концентрируется у восточного берега в районе Селенгинского мелководья, в Баргузинском заливе и на Южном Байкале, где остается зимовать на глубинах около 100 м (см. рис. 6, г). В феврале 1967 г. контрольные уловы на Селенгинском мелководье были представлены особями возрастом от 3+ до 8+ с гонадами, находящимися во II и II—III стадиях зрелости, и характеризовались небольшой степенью ожирения внутренностей. Отверстовавшие особи с гонадами в VI—II стадии составляли всего 1,0 %. Интересно, что в зимний период 1967 г. селенгинского омуля в Малом Море не было. Это, по-видимому, закономерно, так как подобное явление было отмечено и К. И. Мишариным (1958).

Таким образом, анализ материалов по распределению и миграциям омуля, собранных в 1966—1968 гг. во всех районах

Т а б л и ц а 13

Расовый состав омуля в промысловых уловах в среднем по Байкалу, лето, 1968 г.

Район	Пелагический (селенгинский)		Прибрежный (северобай- кальский)		Придоно- глубоковод- ный (омуль малых рек)		Итого	
	ц	%	ц	%	ц	%	ц	%
Селенгинское мелководье	986,8	71,3	296,6	19,5	126,6	9,2	1383,0	100
Северный Бай- кал	—	—	1398,0	100,0	—	—	1398,0	100
Малое Море	625,9	53,4	546,0	46,6	—	—	1171,9	100
Баргузинский залив	228,7	32,9	137,3	19,8	329,0	47,3	695,0	100
Итого по Байкалу.	1841,0	39,6	2350,9	50,6	455,6	9,8	4647,5	100

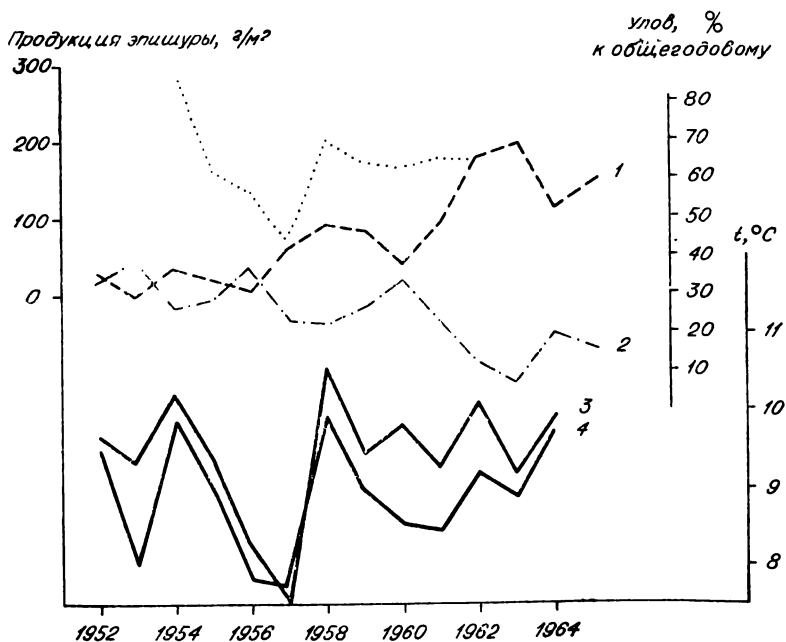


Рис. 8. Распределение омуля в Малом Море и на Селенгинском мелководье (по данным промысловых уловов) в зависимости от температурного режима и состояния кормовой базы.

1 — Селенгинское мелководье; 2 — Малое Море; 3 — Южный Байкал; 4 — Песчанка.

Байкала, подтвердил высказанное К. И. Мишариным (1958) предположение о большей привязанности селенгинского омуля в период нагула к открытым районам озера. Кроме того, нами установлено, что в благоприятные по температурному режиму вод и кормности годы селенгинский омуль мигрирует далеко на север, встречаясь даже в северной оконечности Байкала. Такие длинные миграции совершают лишь старшевозрастные половозрелые рыбы, основная же часть стада (1-, 2-, 3-годовалые) нагуливается в открытых водах, примыкающих к Селенгинскому мелководью.

Особенности распределения северобайкальского омуля иные. В весенний и раннелетний период северобайкальский омуль также обитает на глубинах 50—200 м (см. рис. 5, а, 6, а, 7, а) в районе Тья—Нижеангарск, в Малом Море, Чивыркуйском и Баргузинском заливах и незначительно — в водах Южного Байкала. С прогревом прибрежных вод до 6—9° северобайкальский омуль образует так называемые привалы к берегу. Как считали М. М. Кожов (1954, 1962) и К. И. Мишарин (1958), основной причиной выхода омуля из глубин в прибрежные участки служит увеличение концентрации корма у берегов. В июне и первой половине июля концентрации зоопланктона в весовом отношении у берегов и в заливах в четыре раза выше, чем в открытой части Байкала (Кожов, 1954). В то же время исследования, проведенные в районе Селенгинского мелководья в летний период 1959—1963 гг. Г. Ф. Мазеповой и Э. Л. Афанасьевой (1971), отрицают высокие биомассы зоопланктона в прибрежной 3-километровой зоне значительного влияния речных вод. Наибольшие биомассы зоопланктона (0,1—0,3 г/м²) отмечены ими при температуре воды от 6 до 10—12° (оптимальная) в 18—27 км от устья Селенги. Такое распределение зоопланктона вполне согласуется с летним распределением селенгинского омуля в указанном районе. Остается невыясненным вопрос о причинах привала к берегу косяков северобайкальского омуля, ярко выраженного в водах северной оконечности Байкала. С подходом омуля к берегу резко возрастают и его уловы (табл. 14). Исследования, проведенные нами в придельтовых водах Кичеры в июне 1969 г., показали, что северобайкальский омуль в указанный период круглые сутки держится в прибрежной зоне, наибольшие его концентрации отмечены у выхода в Байкал речных вод. В речную воду омуля влекла не только температура: анализ содержимого желудочно-кишечного тракта пойманных омулей свидетельствовал об активном их питании (молодь амфиод, табл. 15). Единичные экземпляры омуля, пойманные на глубине, имели пустые желудки. Наиболее ярко раннелетняя миграция северобайкальского омуля к берегу была выражена в 1970 г., когда он встречался в устье Кичеры и ловился местными жителями на удочку.

Динамика вылова омуля по Северобайкальскому району, ц

Декада	1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.	Декада	1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.
А п р е л ь					II	109	138	73	1
I	27	17	15	44	III	249	191	403	161
М а й					С е н т я б р ь				
I	5	—	—	—	I	389	291	629	95
II	1	—	—	—	II	—	3	478	38
III	—	—	5	—	III	—	5	109	—
И ю н ь					О к т я б р ь				
I	—	—	10	69	I	2	—	5	31
II	78	144	76	317	II	5	174	—	133
III	305	367	129	444	III	89	59	40	132
И ю л ь					Н о я б р ь				
I	452	298	72	381	I	2	—	—	—
II	703	605	54	122	II	10	—	—	—
III	270	723	89	47	III	2	—	—	—
А в г у с т					И т о г о	2875	3376	2305	2032
I	176	361	118	17					

В июне 1967 г. основная масса северобайкальского омуля была сосредоточена в Северном Байкале и районе Ушканьих островов (см. рис. 6, а). Близ Ушканьих островов держался неполовозрелый (стадии II—65,9%, II—III—19,7%) омуль возрастом от 2+ до 8+ средней упитанности (0-я степень—30%, 1-я—32,5%, 2-я—30%) с небольшой примесью преднерестового (14,4%). Возрастной состав северобайкальского омуля на Северном Байкале несколько старше (от 2+ до 9+), рыба была примерно той же упитанности, но процент созревающих несколько больше (17,1%). В 1968 г. в июне северобайкальский омуль в указанных районах характеризовался такими же биологическими показателями, как и в 1967 г., за исключением значительно меньшего процента созревающих рыб (7,6% в Северном Байкале).

В июле северобайкальский омуль мигрирует на юг и распространяется вдоль побережий вплоть до Селенгинского мелководья и Южного Байкала (см. рис. 5, 6, 6, 6, 7, 6). В этот период на глубинах свыше 20 м северобайкальский омуль попадает в контрольные сети в незначительном количестве и не питается. В течение прибрежной миграции на юг северобайкальский омуль питается кормом, встречающимся по пути. В относительно холодные годы он кормится как зоопланктоном, который находит в узкой прибрежной полосе, так и мигрирую-

Накормленность омуля в течение суток, Северный Байкал, 1969 г., % по 6-балльной шкале

Время (с-до), ч	Наполнение															Коли- чество рыб
	пищевод			желудка					кишечника							
	0	1		0	1	2	3	4	5	0	1	2	3	4	5	
Июнь																
Донные сети, глубина 85 м																
22-4	100,0	—	—	85,9	10,2	3,2	0,7	—	—	26,5	48,8	18,4	6,3	0,3	—	283
4-10	100,0	—	—	78,6	20,8	0,6	—	—	—	25,3	54,4	19,0	1,3	—	—	158
10-16	100,0	—	—	93,7	5,0	1,3	—	—	—	30,0	57,4	8,7	3,9	—	—	80
16-22	100,0	—	—	76,7	13,3	6,7	—	—	3,3	3,0	40,0	23,3	6,7	—	—	30
То же, 5 м																
22-4	100,0	—	—	64,8	13,4	12,3	3,9	3,4	2,2	30,7	50,3	12,3	5,6	1,1	—	179
10-16	100,0	—	—	80,0	13,3	6,7	—	—	—	—	46,7	46,7	6,6	—	—	15
16-22	100,0	—	—	60,0	20,0	20,0	—	—	—	—	80,0	—	20,0	—	—	5
Дрифтерные сети, глубина 85 м																
22-4	100,0	—	—	92,0	4,0	4,0	—	—	—	30,0	50,0	6,0	14,0	—	—	50
Июль																
Донные сети, глубина 80 м																
21-6	96,5	3,5	—	71,4	14,3	7,1	3,6	—	3,6	28,5	25,0	10,7	14,3	14,3	7,2	28
6-14	100,0	—	—	93,0	—	—	—	7,0	—	6,7	60,0	26,6	6,7	—	—	15
14-21	100,0	—	—	100,0	—	—	—	—	—	—	100,0	—	—	—	—	1
Дрифтерные сети, глубина 10 м																
21-6	100,0	—	—	29,1	24,7	14,0	16,1	12,9	3,2	—	10,7	13,9	30,2	45,2	—	93
6-14	100,0	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	100	—	1
14-21	100,0	—	—	—	25,0	58,4	8,3	—	8,3	—	—	41,6	33,3	25,1	—	12
То же, 80 м																
21-6	99,7	0,3	—	5,8	26,8	14,8	31,8	15,8	5,0	2,2	3,9	9,7	44,5	37,8	1,9	359
6-14	100,0	—	—	8,1	29,8	16,2	20,6	20,6	2,7	2,7	—	27,1	59,4	10,8	—	37

щим в темное время суток в поверхностные слои воды макро-рехтопусом, а также прибрежными амфиподами, ручейками и другими организмами литорали. Казалось бы, что в относительно теплые годы, когда необходимые концентрации зоопланктона наблюдаются в поверхностных слоях по всей акватории Байкала, в пелагаль должен выходить и северобайкальский омуль. Но этого не происходит, основные концентрации северобайкальского омуля по-прежнему наблюдаются в прибрежных водах (см. рис. 3, 5, в, 7, в, 2). В такие годы северобайкальский омуль в основном питается зоопланктоном, который, по-видимому, в достаточных количествах находит и в прибрежных водах и в поверхностном слое прогретой воды, примыкающем к мелководным участкам. Характерная особенность северобайкальского омуля — это различная продолжительность пребывания его в северной оконечности Байкала. Миграция омуля на юг задерживается тем дольше, чем позднее расходитесь лед, что наблюдается в случае преобладания весной южных ветров.

В июле 1967 г. основная масса северобайкальского омуля находилась в Баргузинском заливе и Северном Байкале (см. рис. 6, б). Основными возрастными группами в Баргузинском заливе были 4+ (26,8%), 5+ (31,7%) и 6+ (24,4%). Уловы представлены как неполовозрелыми особями (II стадия — 58,6%, II — III — 26,9%), так и созревающей рыбой (III стадия 14,5%) с хорошей упитанностью (2-ю степень ожирения имело 43,9% и 3-ю степень 31,7% всех проанализированных особей). В Северном Байкале в этот период возрастной состав изменился в пользу старших возрастных групп, что объясняется миграцией на север созревающих рыб; процент особей с III стадией половой зрелости возрос по сравнению с июньским с 17,1 до 32,9%. В июле 1968 г. основная масса преднерестового северобайкальского омуля также сконцентрировалась в Северном Байкале (III и III—IV стадию зрелости имело 56,7% всех уловленных рыб).

В августе тенденция в миграции созревающих северобайкальских омулей в северную оконечность Байкала сохраняется (см. рис. 5, в, 7, в). В сентябре созревающий омуль, совершив июльско-августовскую преднерестовую миграцию из южных и средних районов Байкала на север, концентрируется в предустьевых пространствах Верхней Ангарты и Кичеры (см. рис. 5, г, 6, в, 7, г). Особи с III и III—IV стадией зрелости в контрольных уловах в сентябре 1967 г. составили 46,5 и 22,7% в 1968 г. Во всех районах Южного и Среднего Байкала северобайкальский омуль был представлен неполовозрелой молодью и отнерестовавшими в предыдущем году особями. Исключение составляло Малое Море, где созревающий северобайкальский омуль оставался еще в большом количестве (особи с III стадией составляли 49,9%). В сентябре не участвующие

в пересте рыбы мигрируют на юг, а в октябре они сосредотачиваются в Чивыркуйском заливе и Малом Море (см. рис. 5, г, б, в, 7, з).

Отнерестившийся северобайкальский омуль в массе остается в водах северной оконечности Байкала, но все же часть мигрирует в поябре — феврале на юг. Результаты биологического анализа северобайкальского омуля в феврале — марте 1967 г. показали, что в Чивыркуйском заливе было 1,7 покато-ников (в уловах на бармашевую уду они составляли 27,8%), в Малом Море — 7,5 и в районе бухты Песчаной — 1,5%. Зимует северобайкальский омуль на глубинах 50—200 м (см. рис. 6, з).

Итак, основная черта северобайкальского омуля — прибрежный образ жизни. Даже в относительно теплые годы, когда селенгинский омуль уходит в открытый Байкал, косяки северобайкальского омуля во время своих миграций откармливаются в пределах узкой береговой отмели, характерной для всего Северного Байкала. Пути миграций северобайкальского омуля выражены более четко, чем селенгинского. Это миграции южного направления, обнаруженные у молоди и отнерестившихся особей, и миграции созревающей рыбы на север к нерестовым рекам. Такой характер перемещений связан с тем, что основные районы нагула северобайкальского омуля — Малое Море, Баргузинский залив и Селенгинское мелководье — отделены от мест воспроизводства холод-

Т а б л и ц а 16

Уловы омуля донным тралом на Селенгинском мелководье, в Малом Море и Баргузинском заливе (выборочные по месяцам, 1966 г.) *

Дата	Время запуска трала, ч — мин	Глубина, м	Улов, кг	Дата	Время запуска трала, ч — мин	Глубина, м	Улов, кг
<i>Селенгинское мелководье</i>				21/X	9—15	230	10
28/VI	12—00	50—140	140	Среднее	9—15— 17—45	80—250	29
28/VI	14—30	135—140	50	<i>Баргузинский залив</i>			
28/VI	17—00	80—90	5	14/VII	10—00	140—200	50
19/VIII	9—30	60—65	200	14/VII	13—00	180	200
7/VIII	10—30	120	25	20/VIII	15—00	150—130	80
16/IX	17—30	200—130	20	22/X	13—00	100—120	200
Среднее	9—30— 17—30	50—200	73	22/X	15—15	180	100
<i>Малое море</i>				Среднее	10—00— 15—45	100—200	126
3/VII	11—00	250	50	<i>Среднее по районам</i>			
15/VII	17—45	200—220	30	28/VI	9—15—	50—250	76
23/VIII	11—40	220—250	7	22/X	17—45		76
20/X	12—00	80—100	50				

* Продолжительность траления 0,5

новодной и менее продуктивной северной котловиной, которая отличается от двух других наиболее поздним вскрытием, запаздывающим в летнем прогреве вод и ранним ледоставом.

Как указывалось, омули малых рек по морфологическим признакам образуют группу довольно одинаковых популяций. Результаты контрольных сетевых ловов в пелагиали и прибрежной зоне показали, что эти популяции в весенне-летних привалах к берегу не участвуют. В 1966 и 1967 гг. на протяжении всего летнего периода они улавливались донным трапом на глубинах свыше 50 м на Селенгинском мелководье, в Малом Море и Баргузинском заливе (табл. 16). Уловы были представлены разновозрастными особями, имеющими по сравнению с селенгинскими и северобайкальскими меньшую жирность, длину и вес в одновозрастных группах. В прибрежной зоне придонно-глубоководный омуль появляется лишь во второй половине лета, во время нерестовой миграции. Такие привалы наблюдаются в Баргузинском заливе в районе «Глиники», в Чивыркуйском заливе, районе Сосновки, у Таланков и на Селенгинском мелководье в районе Посольска, т. е. в непосредственной близости от нерестовых притоков (см. рис. 5, в, г). После нереста придонно-глубоководный омуль дальних миграций не совершает. Результаты контрольных ловов в зимний период также свидетельствуют о более глубоководном распределении омуля малых рек (см. рис. 6, г).

Вертикальные суточные миграции

Результаты наблюдений за сезонным распределением омуля в Байкале позволяют говорить о том, что отдельные его морфологические группы занимают определенные экологические ниши. Но окончательный вывод об особенностях использования кормовой базы можно было сделать лишь после изучения вертикальных суточных миграций, выяснения суточной ритмики питания и качественного состава кормовых организмов для каждой популяции в отдельности.

Вертикальные суточные миграции известны для подавляющего большинства организмов, населяющих пелагическую область океанов, морей и крупных пресноводных водоемов. Все они связаны с необходимостью подъема в темное время суток в верхний продуцирующий слой пелагиали, который для Байкала, по данным М. М. Кожова (1947), составляет 20—30 м. В этом слое создается основная доля продукции фитопланктона (Поповская, 1969), основного корма массовому рачку эпишуре, циклопу, клadoцерам (Кожов, 1956; Кожов, 1958, 1962; Афанасьева, 1969), а в отдельные сезоны года и макрогектопусу (Вилисова, 1951). Однако основу питания макрогектопуса со-

ставляют эпишура, циклопы, дафнии и коловратки, особенно в период их летнего максимума численности (Вилисова, 1951). С верхним продуцирующим слоем пелагиали через цепь питания связаны и рыбы планктофаги: пелагические бычки, голомянки, их молодь и омуль (Кожов, 1958, 1962, 1963; Кожов, Шнягина, 1969; Коряков, 1969; Смирнов, Устюжанина-Гурова, 1969; и др.).

Планктофаги (сельдь) способны в короткий срок выседать значительное количество кормового зоопланктона (Мантейфель, 1939, 1941). Поэтому, как считает Б. П. Мантейфель (1960), можно полагать, что «основные адаптации планктических видов должны быть направлены прежде всего на максимальное сохранение их численности, а именно на защиту от истребления планктофагами». В настоящее время установлено, что планктофаги, обнаруживая свою пищу зрением, охотятся за ней прицельно (Шименец, 1905; Бауер, 1921; Харди, 1924 — цит. по А. В. Окулу, 1941; Окул, 1941; Андрияшев, 1945, 1955; Мантейфель, 1960; Кожов, 1963; и др.), а не в процессе механического процеживания воды через жабры (Зернов, 1934; Люис, 1929 — цит. по А. В. Окулу, 1941).

Таким образом, с одной стороны, большинству рыб для нормального питания необходим свет, с другой стороны, планктонные животные, стремясь сохранить свою численность, в процессе эволюции приобрели отрицательный фототаксис. Следовательно, время активного питания омуля должно быть ограничено двумя факторами — наличием корма и освещенностью. В Байкале массовые виды зоопланктона появляются в верхнем продуцирующем слое с наступлением сумерек (Захваткин, 1932; Могилев, 1955; Кожов, 1958, 1962, 1963; Коряков, 1959; Вилисова, 1962), а с восходом солнца мигрируют в нижние слои воды. Вслед за кормовыми организмами, как правило, совершаются и суточные вертикальные миграции рыб, в частности голомянки (Коряков, 1964). Что же касается омуля, то для него описаны сезонные вертикальные миграции (Мишарин, 1958; Кожов, 1958, 1962), а существование суточных только предполагается. Отмечено лишь усиление пищевой и двигательной активности в вечерние и утренние часы (Кожов, 1963; Волкова, 1967, 1970; Кожов, Шнягина, 1969).

Изучение вертикальных суточных миграций омуля проводилось нами для каждой популяции в отдельности.

У северобайкальского омуля в июне в районе р. Кичера вертикальных суточных миграций отмечено не было. Основная масса омуля круглые сутки держалась у берега, в зоне влияния речных вод, где кормилась молодь гаммарид, составляющих в желудках рыб до 98,0 % по частоте встречаемости (табл. 17). Характерно, что уловы в донных сетях у берега и на глубине 100 м, а также в дрейтерном порядке над глубиной 100 м были четко дифференцированы по накормленности рыб и их жирности.

Качественный состав питания омуля, 1969 г., % встречаемости

Район, число	Вид сетей	Глубина, м	Эпишура	Макро- ренте- тонус	Донные гамма- риды	Личинки, молодь рыбков	Насе- комые	Количес- тво рыб
<i>Северобайкальский</i>								
Северный Байкал, 25—28/VI	Донные	5	2,0	—	98,0	—	—	45
То же	»	85	15,6	3,8	65,3	15,3	—	26
25—28/VII	Дрифтерные	85	—	—	33,4	66,6	—	3
То же	»	10	96,0	—	—	2,7	1,3	75
Малое Море, 30/VII—2/VIII	Донные	80	50,0	30,0	20,0	—	—	10
То же	Дрифтерные	80	96,4	—	—	—	3,6	311
Малое Море, 30/VII—2/VIII	Донные	5	96,5	—	3,5	—	—	30
То же	»	75	89,9	9,0	1,1	—	—	89
<i>Селенгинск</i>								
Малое Море, 30/VII—2/VIII	Донные	5	60,0	40,0	—	—	—	5
То же	»	75	93,5	6,5	—	—	—	92
Селенгинское мелководье, 18—22/VII	Дрифтерные	75	100	—	—	—	—	61
Селенгинское мелководье, 18—22/VII	Донные	100	16,5	83,5	—	—	—	6
То же	Дрифтерные	100	94,0	6,0	—	—	—	96
<i>Малых притоков</i>								
Селенгинское мелководье, 18—22/VII	Донные	100	3,2	90,6	—	—	6,2	96
То же	Дрифтерные	100	—	—	—	—	100,0	3

В прибрежных уловах — относительно худая и наиболее накормленная рыба (особи с нулевой степенью ожирения в внутренних частях составляли 23,2 %, табл. 18) возрастом 1+—7+ (табл. 19), в донных глубоководных — более жирная и менее накормленная (нулевую степень ожирения имело 7,0 % особей возрастом от 1+ до 8+, см. табл. 18). Наименьшая же накормленность и наибольшая жирность омуля отмечены в уловах дрифтерными сетями (см. табл. 15, 18), а сами рыбы были несколько старше, чем в остальных порядках сетей.

В июле суточные станции были организованы несколько южнее (бухта Онокочанская), вне зоны непосредственного влияния речных вод. Но, как и в июне, вертикальных суточных миграций северобайкальского омуля не обнаружено. Большинство рыб в течение круглых суток по-прежнему держалось в прибрежной зоне и поверхностных слоях, примыкающих к мелководью. Омуль высокой накормленности, пищевой комок на 96—97 % состоял из эпишуры (см. табл. 15, 17). Более жирная рыба так же, как и в предыдущем месяце, держалась далеко от берега (см. табл. 18), но по возрасту не отличалась от прибрежной (см. табл. 19). На глубине омуля было мало и питался он

**Жирность омуля по районам и глубинам, 1969 г.,
% по 4-балльной шкале Порты (0—3)**

Район, дата	Вид сетей	Глубина метра, м	0	1		3	Количество рыб
<i>Северобайкальский</i>							
Северный Байкал, 25—28/VI	Донные	5	23,2	19,6	30,8	26,4	199
	»	85	7,0	23,2	39,9	29,9	551
	Дрифтерные	85	2,0	24,0	36,0	38,0	50
	»	10	32,0	36,1	22	9,7	103
Северный Байкал, 25—28/VII	Донные	80	15,9	36,4	31,8	15,9	44
	Дрифтерные	80	8,3	40,3	43,5	7,9	397
Малое Море, 30/VII—2/VIII	Донные	5	—	5,3	26,3	68,4	38
	»	75	0,8	9,3	36,5	53,4	118
	Дрифтерные	75	—	7,1	28,6	64,3	28
<i>Селенгинский</i>							
Малое Море, 30/VII—2/VIII	Донные	5	—	—	10,0	90,0	10
	»	75	—	4,9	32,0	63,1	103
	Дрифтерные	75	3,3	16,5	26,4	53,8	91
Селенгинское мелководье, 18—22/VII	Донные	100	13,6	27,3	36,3	22,8	22
	Дрифтерные	100	1,7	38,3	33,9	26,1	180
<i>Малых притоков</i>							
Селенгинское мелководье, 18—22/VII	Донные	100	2,9	39,8	40,8	16,5	206
	Дрифтерные	100	3,7	25,9	44,5	25,9	27

плохо (рыбы с пустыми желудками составляли 71—100 %, табл. 15), в составе пищевого комка встречался макрогектопус (30,0 %, см. табл. 17). Жирность рыб примерно такая же, как у рыб в дрифтерных сетях (см. табл. 18).

В Малом Море в июле — августе северобайкальский омуль в дневное время улавливался лишь в донных сетях на глубине 75 м. В темное время суток он встречался у поверхности и у берега, но в большем количестве попадал в донные сети, выставленные на глубине, т. е. основная масса северобайкальского омуля в Малом Море (в противоположность его поведению на Северном Байкале) почти круглые сутки держалась в придонных слоях. Рыбы, пойманные на глубине, в придонном слое, на поверхности и у берега, также отличались между собой по ряду биологических показателей. На глубине держались наименее упитанные (см. табл. 18) и наиболее молодые особи (возрастные группы 3+ и 4+ составляли 75,3 % улова, см. табл. 19). У поверхности и у берега жирность омуля была примерно одинаковой (см. табл. 18), но в прибрежные сети попадала более крупная рыба возрастом 5+ (50,0 %), 6+ (36,8 %) и 7+ (10,5 %) (см. табл. 19), судя по состоянию гонад, очевидно, мигрирую-

Возрастной состав омуля по районам и глубинам, 1969 г., %

Район, дата	Вид сетей	Глу- бина места, м	Группы										Количество рыб
			1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	
Северобайкальский													
Северный Бай- кал, 25—28/VI	Донные	5	15,1	30,6	2,5	6,5	32,1	12,6	0,6	—	—	—	199
	»	85	16,8	13,2	31,4	9,8	16,3	10,3	1,8	0,4	—	—	552
Северный Бай- кал, 25—28/VII	Дрифтерные	85	—	2,0	24,0	24,0	40,0	10,0	—	—	—	—	50
	»	10	—	9,6	15,4	6,7	16,3	38,5	10,6	1,0	1,9	—	104
Донные	Донные	80	—	1,3	11,4	6,8	22,8	27,2	27,2	1,3	—	—	44
	Дрифтерные	80	17,6	8,3	5,8	10,8	26,2	22,8	8,1	2,4	—	—	397
Донные	Донные	5	—	—	—	2,7	50,0	36,8	10,5	—	—	—	38
	»	75	—	4,5	44,0	31,3	11,0	7,6	0,8	—	—	—	118
Дрифтерные	Дрифтерные	75	5,0	5,0	5,0	25,0	55,0	5,0	—	—	—	—	20
Селенгинский													
Малое Море, 30/VII—2/VIII	Донные	5	—	—	10,0	—	—	40,0	20,0	20,0	10,0	—	10
	»	75	—	—	—	3,9	36,9	49,5	7,8	1,9	—	—	103
Селенгинское мелководье, 18—22/VII	Дрифтерные	75	—	—	1,1	9,9	44,0	35,2	8,7	1,1	—	—	91
	Донные	100	—	13,6	9,1	4,5	—	9,1	9,1	31,9	18,2	4,5	22
Дрифтерные	Дрифтерные	100	—	11,6	12,2	4,4	14,4	17,1	9,4	16,6	13,3	1,0	181
Малых рек													
Селенгинское мелководье, 18—22/VII	Донные	100	—	13,1	14,1	8,7	8,7	9,7	17,5	20,4	5,3	2,5	206
	Дрифтерные	100	—	—	—	4,2	4,2	12,5	20,8	25,0	29,1	—	23

Накормленность омуля в течение суток, Селенгинское мелководье, июль 1969 г., % по 6-балльной шкале (0—5) *

накоряченность омуля в течение суток

Время (с-до), ч	Наполнение															Коды част- во рыб		
	пищевода					желудка					кишечника							
	0	1	2	3		0	1	2	3	4	5	0	1	2	3		4	5
Селенгинский																		
<i>Донные сети</i>																		
22-6	100	—	—	—	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—	1
16-22	90,0	—	—	—	—	45,0	30,0	10,0	—	—	—	—	—	—	30,0	50,0	10,0	20
<i>Дрифтерные сети</i>																		
22-6	89,0	7,5	2,9	0,6	—	60,8	7,5	8,1	9,3	12,1	2,2	9,8	26,0	16,8	35,8	11,6	173	
7-11	33,3	—	66,7	—	—	—	33,3	—	—	66,7	—	—	—	66,7	33,3	—	3	
10-21	66,6	41,7	11,7	—	—	—	33,3	16,7	16,7	—	33,3	—	—	16,7	16,7	16,7	6	
Малых притоков																		
<i>Донные сети</i>																		
22-4	100	—	—	—	—	22,7	22,7	27,3	2,3	10,4	13,6	4,5	9,1	27,3	52,3	6,8	44	
22-7	100	—	—	—	—	46,2	28,8	15,4	5,8	3,8	—	—	19,2	23,1	48,1	9,6	52	
6-11	100	—	—	—	—	63,7	29,5	4,5	2,3	—	—	4,5	40,9	24,9	22,7	6,8	44	
16-22	100	—	—	—	—	41,5	29,2	12,3	4,6	7,8	4,6	1,5	27,7	32,3	30,8	7,7	65	
<i>Дрифтерные сети</i>																		
22-7	100	—	—	—	—	84,0	12,0	—	—	4,0	—	16,0	48,0	20,0	8,0	—	25	
7-11	100	—	—	—	—	50,0	50,0	—	—	—	—	—	50,0	50,0	—	—	2	

* Глубина места 100 м.

щая на север, к местам нереста. Рыбы, пойманные на глубине, характеризовались более широким спектром питания; в их желудках кроме эпишуры встречались природные гаммариды и макрогектопус (см. табл. 17). Таким образом, вертикальные суточные миграции северобайкальского омуля в Малом Море не выражены.

В период проведения суточных станций в Малом Море много было и селенгинского омуля, который в наибольшем количестве ловился в темное время суток (табл. 21). Дневные уловы во всех случаях представлены небольшим числом рыб. Для окончательного ответа на вопрос о суточных вертикальных миграциях омуля в Малом Море необходимы более детальные съемки с использованием пелагического трала. Нужно добавить, что на характер распределения омуля в Малом Море большое влияние оказывает ветровая деятельность. Картина летних миграций омуля в Малом Море, описанная М. М. Кожовым (1936а), полностью подтвердилась нашими наблюдениями. При сильных северо-западных ветрах омуль концентрируется у ольхонского берега, при северо-восточных — у материкового западного. Эти миграции связаны с ветровым переносом теплой воды и находящихся в ней концентраций зоопланктона. В период наших наблюдений продолжительный ветер северо-восточного направления вызвал снижение температуры воды у ольхонского берега в районе работ до 4—5°, и омуль вслед за теплой водой мигрировал к материковому берегу.

Для селенгинского омуля суточные станции, проведенные на Селенгинском мелководье, более результативны. Наибольшие его уловы были в дрейферных сетях в ночное время. Единичность экземпляров, пойманных в светлое время суток в поверхностном слое и в ночные часы у дна, говорят об отсутствии ярко выраженных суточных миграций селенгинского омуля, хотя и возможно некоторое опускание его на небольшую глубину в пределах верхнего продуцирующего слоя. Данное предположение согласуется с относительно высокими показателями накормленности рыб, уловленных дрейферными поверхностными сетями в дневное время (см. табл. 20). Основу питания селенгинского омуля в верхнем слое составляли эпишура (94,0 %), а в придонном слое макрогектопус (83,5 %, см. табл. 17). Последнее также говорит в пользу отсутствия выраженных вертикальных суточных миграций селенгинского омуля на Селенгинском мелководье.

Распределение омуля малых рек на Селенгинском мелководье противоположно распределению селенгинского омуля. По данным контрольных уловов 1966—1967 гг. и результатам суточных станций, он круглые сутки держится в придонных слоях воды на глубинах 50—300 м (см. табл. 20) и вертикальных суточных миграций не совершает. Единичные экземпляры, уловленные в верхнем слое воды, были представлены 7—9-годова-

Накормленность омуля в течение суток, Малое море, июль—август 1969 г., % по 6-балльной шкале (0—5)

Время (с — до), ч	Наполнение															Коли- чество л/мб			
	пищевода					желудка					кншечника								
	0	1	2	3		0	1	2	3	4	5	0	1	2	3		4	5	
Северобайкальский																			
Донные сети, глубина 5 м																			
21—6	100	—	—	—	—	10,5	15,8	18,4	23,7	31,6	—	—	—	2,6	5,3	55,3	34,2	2,6	38
То же, 75 м																			
21—6	100	—	—	—	—	21,6	58,9	43,4	1,0	4,1	1,0	1,0	2,1	10,3	45,3	39,2	2,1	97	
6—14	100	—	—	—	—	23,7	42,9	19,1	14,3	—	—	—	4,7	42,9	19,1	33,3	—	21	
Дрифтерные сети, глубина 10 м																			
21—6	100	—	—	—	—	37,5	—	25,0	12,5	25,0	—	—	12,5	—	25,0	12,5	37,5	12,5	8
То же, 75 м																			
21—6	100	—	—	—	—	70,0	20,0	10,0	—	—	—	—	5,0	20,0	45,0	25,0	5,0	—	20
Селенгинский																			
Донные сети, глубина 75																			
21—6	100	—	—	—	—	5,4	17,2	30,1	29,0	17,2	1,1	—	—	18,3	32,3	46,2	3,2	93	
6—14	100	—	—	—	—	10,0	60,0	10,0	20,0	—	—	10,0	10,0	10,0	10,0	10,0	50,0	10	
Дрифтерные сети, глубина 10																			
21—6	100	—	—	—	—	66,6	—	—	—	16,7	16,7	—	16,7	—	25,0	16,7	66,6	—	6
6—14	100	—	—	—	—	25,0	50,0	—	—	25,0	—	—	—	25,0	50,0	25,0	—	—	4
То же, 75 м																			
21—6	78,0	42,0	8,0	2,0	31,8	19,0	16,5	15,4	12,1	4,4	13,2	8,8	17,6	33,0	25,2	2,2	91		

лыми (см. табл. 19) созревающими рыбами, мигрирующими к берегу. Анализ содержимого желудочно-кишечного тракта пойманных омулей показал, что на 90,6 % (см. табл. 17) они питаются макрогектопусом, освоившим пелагиаль озера до глубин более 500 м (Кожов, 1962; Вилисова, 1962). В ночное время макрогектопус поднимается в верхний 50-метровый слой, а днем опускается в толщу вод в открытой зоне Байкала. С помощью скоростной сети Яшнова в придонных слоях на глубинах 100—300 м в дневное время обнаруживаются значительные концентрации этого рачка, а уловы его на таких участках нередко превышают тотальные с глубин более 1000 м. Накормленность омуля малых рек находится в полной связи с миграциями этого рачка, повышаясь с утренних часов к ночным (см. табл. 20).

Таким образом, анализ материалов по горизонтальному и вертикальному распределению различных популяций байкальского омуля, собранных в разных участках Байкала в летне-осенний период 1966—1969 гг., позволяет утверждать, что для всех них вертикальные суточные миграции не характерны. Но наблюдается достаточно четкая разграниченность популяций по экологическим нишам, что позволяет среди байкальского омуля выделить три экологические группы:

1. Пелагическую (селенгинская популяция).
2. Прибрежную (северобайкальская и баргузинская популяции).
3. Придонно-глубоководную (популяции малых притоков Байкала).

Функциональное значение морфологической разнокачественности омуля

Выше были показаны положительные и отрицательные стороны метода изучения изменчивости рыб, когда внутривидовые группы устанавливаются по критерию достоверности различий $M_{diff} \geq 3$. Самое большее, на что можно рассчитывать, пользуясь этим методом, это выделение внутри вида мельчайших групп — популяций. Именно с помощью сравнительно-морфологического метода среди сигов было описано бесконечное множество внутривидовых таксономических групп (Тинеманн, 1922, 1928; Кельц, 1930, 1931; Правдин, 1954; Штейнманн, 1950; Скрябин, 1968; и др.). И. Ф. Правдин только для водоемов Карелии описал 43 разновидности европейского сига (*Coregonus lavaretus*), а Штейнманн дал перечень и характеристику 37 племен и разновидностей того же европейского сига в альпийских озерах.

Характерная для большинства сигов изменчивость и неоднородность объясняется высокой степенью их адаптации к сузовым условиям существования в водоемах Палеарктики. Ю. С. Решетников (1964) приходит к выводу, что «причина боль-

шой изменчивости сигов заключается в особенностях кормовой базы северных водоемов, в ее бедности и лабильности». Обилие форм у сигов рассматривается им как одно из приспособлений, направленное на наиболее полное использование кормовой базы. Оно объясняется и тем, что сиговые рыбы, в частности и байкальский омуль, — одна из самых молодых групп рыб, ведущих начало с плейстоценового оледенения (Свердсон, 1961), и находятся на первых ступенях видообразовательного процесса, т. е. наблюдаемое среди сиговых рыб множество разновидностей есть одно из выражений эволюционного процесса, действующего на внутривидовом уровне. Возможность рассмотрения этих простейших эволюционных явлений в экологических исследованиях представилась с возникновением теории микроэволюционного процесса (Четвериков, 1926; Тимофеев-Ресовский, 1958, 1965; Яблоков, 1968б).

Один из методов изучения микроэволюционного процесса — сравнительно-онтогенетический, применявшийся в свое время еще Ч. Дарвином (1939) и Э. Геккелем (1909), рассматривающий организм в его индивидуальном развитии. В ихтиологии этим методом пользуются довольно редко, и, хотя возрастным изменениям рыб посвящено много работ (Меньшиков, 1951; Алеев, 1956; Гундризер, 1959; Зырянова, 1959; Савванитова, 1962; Зиновьев, 1963; и др.), в сравнительном плане для характеристики близкородственных видов и внутривидовых группировок рыб сравнительно-онтогенетический метод почти не использовался. Он нашел применение лишь в сравнительных эмбриологических исследованиях (Крыжановский, 1948, 1949; Крыжановский, Дислер, Смирнова, 1953; и др.).

Как было показано выше, по характеру возрастных изменений морфологических признаков среди различных популяций байкальского омуля возможно выделение трех групп. Однако возрастная изменчивость дает нам представление не только о направлениях дивергенции омуля в Байкале. Она раскрывает причины этой дивергенции, говорит о функциональном значении изменения того или иного признака.

Как отмечает Ю. Г. Алеев (1963), наиболее изменчивыми оказываются признаки, связанные с движением и питанием, реже с размножением. Байкальский омуль не исключение из этого правила; значительные изменения в онтогенезе претерпевают такие признаки, как форма тела, размеры головы и плавников, высота и длина хвостового стебля и цедильный жаберный аппарат.

С возрастом наблюдается относительное уменьшение длины головы у омуля селенгинской и северобайкальской популяций, что характерно для большинства рыб (Меньшиков, 1951). Так, у селенгинского омуля она изменяется от 22,2 (годовики) до 19,7% (9-годовалые рыбы), т. е. к возрасту 9+ наблюдается относительное уменьшение длины головы на 2,5%. У северобай-

кальских оно происходит с меньшей интенсивностью — от 22,4 (годовики) до 20,7 % (7-годовалые рыбы) из нерестовых косяков. В целом омули северобайкальской популяции имеют относительно более длинную голову, чем омули селенгинской популяции (см. рис. 4, а). Баргузинские омули характеризуются приблизительно такими же изменениями длины головы с возрастом, что и северобайкальские — до 20,6 % (по 7-годовалым рыбам из р. Баргузин).

Омули малых рек имеют совершенно иную тенденцию в изменении относительных размеров головы. До возраста 5+ наблюдается пропорциональность роста головы росту тела у омулей из Баргузинского залива и Малого моря (22,6 % у годовиков и 22,6—22,7 % у 5-годовиков). У омулей же, пойманных в придонных слоях на Селенгинском мелководье, длина головы к возрасту 5+ увеличивается до 23,3 %. В дальнейшем длина головы омулей малых рек несколько уменьшается и к возрасту 9+ выравнивается у всех популяций (21,4 % у чивыркуйской и 21,6 % у посольской, см. рис. 4, а).

Характер изменения длины головы с возрастом объясняется, по-видимому, различной скоростью роста омулей разных популяций. Быстро растут селенгинские и северобайкальские, а наиболее тугорослы омули малых рек Южного Байкала.

Для всех популяций байкальского омуля характерно относительное увеличение высоты тела (см. рис. 4, б). У селенгинской популяции в возрасте 1+ она составляет 16,4 % по отношению к длине тела, изменяясь до 17,4 % у 5-годовалых. У неполовозрелых 9-годовалых особей она уже равна 19,8 %, а у созревших особей из нерестовых косяков—21,0 %. Резкое увеличение высоты тела нерестовой рыбы связано с увеличением объема гонад в полости тела. Наиболее высокотелые — омули малых рек. Данный признак у них изменяется с 17,9 % у годовалых особей с Селенгинского мелководья до 20,4; 20,7 и 19,8 % у 5-годовалых рыб соответственно из уловов донным тралом в Малом море, Баргузинском заливе и на Селенгинском мелководье. К возрасту 9+ высота тела становится наибольшей у омулей посольской популяции (22,6 %). 7-годовалые омули северобайкальской и баргузинской популяций по данному признаку занимают промежуточное положение между селенгинскими (22,1 %) и придонно-глубоководными (20,7 %).

Ю. Г. Алеев (1956) считает большую высоту тела характерным признаком придонных рыб. В связи с особенностями питания у дна эти рыбы вынуждены часто совершать движения в вертикальной плоскости. Для рыб с пормальной формой тела характерны движения в горизонтальной плоскости. Поэтому при быстрых поворотах ко дну многие рыбы ложатся на бок и осуществляют такие повороты путем латерального изгибания туловища. Указанными закономерностями объясняется большая высота тела и утолщение туловища у омулей малых рек.

Сравнительная характеристика величины плавников у разных групп омуля
(по Ф. Б. Мухомедярову, 1942)

В к длине тела	Северобай- кальский		Чивыркуй- ский		Селенгин- ский		M_{diff}		
	M_4	m_3	M_4	m_4	M_1	m_1	3 и 6	3 и 1	6 и 1
Длина Р	14,78	0,05	15,93	0,07	14,58	0,07	12,77	2,22	13,50
Высота Д	12,22	0,05	13,42	0,07	12,18	0,10	13,33	0,36	10,33
Высота А	7,99	0,04	9,21	0,05	7,89	0,08	20,33	1,11	14,66
Длина У	13,33	0,05	14,42	0,06	13,39	0,06	13,62	0,75	12,88

Основной корм придонно-глубоководного омуля — пелагический рачок макрогектопус. В ночное время рачок поднимается в верхней 50-метровый слой, а днем опускается в толщу вод открытой зоны Байкала и в придонные слои на глубинах до 300 м. Как было отмечено, в придонных слоях на глубинах 100—300 м на Селенгинском мелководье, в Малом Море и в Баргузинском заливе обнаруживаются значительные концентрации этого рачка, и уловы его на таких участках нередко превышают тотальные на глубинах более 1000 м. Концентрации макрогектопуса в придонных слоях в северной части Малого Моря отмечены Е. А. Коряковым (1959) и в зимнее время. Ограниченный ареал омуля популяций малых рек и питание его крупным и подвижным макрогектопусом, концентрирующимся в светлое время суток в придонном слое, заставляют рыб делать частые и резкие движения. Этому способствует и наибольшая величина плавников (табл. 22). Увеличение их относительных размеров с возрастом связано прежде всего с необходимостью большей поддерживающей силы при относительно меньшей подвижности в условиях обитания у дна, а также для совершения более целенаправленных движений и частых торможений при питании крупными организмами. Большие размеры плавников и их веретенообразная форма характерны для рыб, долго остающихся без движения в толще воды, и для тех, которые во время движения часто останавливаются на короткое время (Алеев, 1963).

Селенгинские омули, имеющие форму тела, приближающуюся к веретеновидной, — типично пелагические рыбы. Основной их корм в летний период нагула — мелкие планктонные организмы, поднимающиеся в верхний 10-метровый слой в сумеречное и ночное время. Обитая в летний период в поверхностных слоях открытого Байкала, селенгинские омули не встречают на своем пути каких-либо препятствий, и поэтому приспособления, связанные с торможением и сохранением равновесия, развиты у них слабее, чем у придонно-глубоководных омулей малых рек. Необходимость в течение короткого периода прогрева поверхностных вод озера совершать довольно значительные по протя-

женности пагульные, а затем нерестовые и зимовальные миграции объясняет их веретеновидную форму тела и сравнительно небольшие размеры плавников (см. табл. 22).

Наблюдения за молодью омуля селенгинской и посольской популяций в экспериментальных условиях также показали глубокие различия в особенностях поведения и питания между популяциями. Молодь содержалась в круглом бассейне, разделенном пополам перегородкой из капронового газа, условия содержания одинаковые. Первое, на что было обращено внимание, — это большая подвижность селенгинского омуля, стайку которого постоянно можно видеть у поверхности воды. Молодь посольской популяции была менее подвижна и в дневное время концентрировалась у дна в темной стороне бассейна. Двигательная активность селенгинских омулей особенно усиливалась при даче корма, который они поедали одинаково хорошо как в дневные, так и в вечерние часы. При этом рыбки стремительно проносились через облачко опускающегося ко дну корма (дафнии, олигохеты) и схватывали его большей частью у поверхности воды. Молодь посольского омуля лучше брала корм в дневное время и у дна. Опустившийся ко дну корм (олигохеты) быстрее поедался молодью посольского омуля, а дольше остающийся у поверхности (дафнии) — молодью селенгинского. Интересно отметить случай, когда к уже подросшим годовичкам были пущены только что выклюнувшиеся личинки омуля. Последние держались у поверхности воды и в течение суток были уничтожены молодью селенгинского омуля. В половине бассейна с годовичками посольского омуля можно было наблюдать плавающих личинок в течение нескольких суток.

У байкальского омуля, как у большинства других рыб (Меньшиков, 1951; Алеев, 1963; Зиновьев, 1963), в течение жизни уменьшаются относительные размеры глаз¹. Уменьшение происходит при неуклонно увеличивающейся высоте тела, что характерно для всех популяций. Большеголовые омулей малых рек объясняется функциональным приспособлением к глубоководному образу жизни (до 27,8% и по 7-годовальным особям чивыркуйской популяции). У селенгинских омулей, нагуливающих в поверхностных слоях воды, глаза меньше (23,3—24,0% у 7-годовалых рыб). Восьмилетние омули северобайкальской и баргузинской популяций по размерам глаз (соответственно 25,5 и 24,7%) занимают промежуточное положение между селенгинским и популяциями омуля малых рек (см. табл. 3—8).

Ширина лба зависит от размеров глаз. Как подвид байкальский омуль при больших, чем у северного полярного омуля, размерах глаз имеет относительно меньшую ширину лба (Берг, 1948—1949). Обратная зависимость между размерами глаз и ши-

¹ По данным 1966 г., диаметр глаза занижен, измерялось расстояние между внутренними краями жировых век.

риной лба свойственна и всем популяциям байкальского омуля, у которых с возрастом ширина лба несколько увеличивается (от 3- до 7-годовалых): у селенгинской с 21,9 до 24,0 %, у северобайкальской и баргузинской с 20,9 до 23,0—23,3 %, у омулей малых рек с 22,5—23,1 % до 23,2—23,5 % (табл. 23).

Относительная высота хвостового стебля селенгинских и северобайкальских омулей с возрастом практически не изменяется, составляя 5,8 % у годовиков и 5,9 % у 9-годовалых особей селенгинского и 6,2 % у годовалых и 6,0 % у 8-леток северобайкальского омуля. Высота хвостового стебля увеличивается у омуля малых рек с 6,3 % по годовикам с Селенгинского мелководья до 6,6 % по 7-годовалым из рек Большая, Кика, Большой Чивыркуй и Безымяпка (см. рис. 4. в). Высокий хвостовой стебель необходим для совершения резких коротких бросков при схватывании более крупного корма. А. Е. Зиновьев (1963), отмечая увеличение высоты хвостового стебля с возрастом у хариусов, объясняет его особенностями питания, при котором хариусу необходимы короткие, но быстрые броски к поверхности воды. Для северобайкальских, а особенно селенгинских омулей характерно питание более мелким кормом. Так как в поисках кормовых скоплений зоопланктона эти омули вынуждены быть все время в движении, изменений высоты хвостового стебля у них не наблюдается.

У всех популяций байкальского омуля не происходит каких-либо заметных возрастных изменений относительной длины брюшного края хвостового стебля. Наибольшей длиной хвостового стебля характеризуются селенгинские (8,1 % у годовиков и 9-годовалых рыб), северобайкальские (7,4 % у годовиков, 8,9 % у 4-годовалых, 8,0 % у 7-годовалых рыб) и баргузинские омули (8,4 и 8,7 % у 5- и 7-годовалых). В противоположность им, все омули популяций малых рек имеют длину брюшного края хвостового стебля менее 8,0 % (см. табл. 23).

Ю. Г. Алеев (1963) также отмечал, что «Очень большая частота поперечных движений хвостового отдела тела и резкая перемена направления этих движений требуют значительного уменьшения гибкости хвостовой части тела рыбы с целью сохранения правильного ритма работы движителя...» У придонно-глубоководных омулей она достигается за счет уменьшения длины хвостового стебля, сопровождающегося увеличением его высоты.

С возрастом у байкальского омуля изменяются антевентральное и антеанальное расстояния. Первый признак скачкообразно увеличивается у селенгинского с 48,4 (1+) до 49,5—51,3 % (9+) и у северобайкальского с 48,0 (1+) до 48,9 % (7+). Антевентральное расстояние несколько уменьшается у омулей баргузинской популяции — с 50,0 (5+) до 48,2 % (7+) и остается почти без изменений у омулей малых рек (см. табл. 23).

Практически у всех популяций не изменяется антедорсальное расстояние, а у омуля малых рек, селенгинского и баргу-

Возрастные изменения

Признак	Единица измерения				
		1+		2+	
		М	м	М	м

Пелаги-

Ширина лба	% к длине головы	23,60	—	21,95	0,17
Антедорсальное расстояние	% к длине тела (по Смитту)	45,80	—	44,61	0,15
Постдорсальное »	То же	33,60	—	34,66	0,25
Антевентральное »	»	48,40	—	48,70	0,14
Антеанальное »	»	71,50	—	72,21	0,17
Длина брюшного края хвостового стебля	»	8,10	—	8,36	0,12
Количество рыб	шт.	5		25	

Придонно-

Ширина лба	% к длине головы	—	—	22,48	0,31
Антедорсальное расстояние	% к длине тела (по Смитту)	—	—	46,59	0,28
Постдорсальное »	То же	—	—	34,37	0,35
Антевентральное »	»	—	—	49,05	0,23
Антеанальное »	»	—	—	72,04	0,39
Длина брюшного края хвостового стебля	»	—	—	7,62	0,26
Количество рыб	шт.	—	—	22	

Прибреж-

Ширина лба	% к длине головы	21,29	0,24	20,94	0,29
Антедорсальное расстояние	% к длине тела (по Смитту)	45,72	0,21	45,75	0,25
Постдорсальное »	То же	34,24	0,21	34,47	0,30
Антевентральное »	»	48,06	0,24	48,68	0,23
Антеанальное »	»	71,66	0,26	71,04	0,25
Длина брюшного края хвостового стебля	»	7,39	0,15	7,75	0,13
Количество рыб	шт.	25		25	

зинского — и антеанальное. Последний признак имеет тенденцию к увеличению у омуля северобайкальской популяции с 71, 7 (1+) до 73,4 % (7+) (см. табл. 23).

Характерно увеличение постдорсального расстояния у селенгинских с 33,6 (1+) до 35,2—36,3 % (9+), баргузинских с 35,2 (5+) до 36,1 % (7+) и у северобайкальских с 34,2 (1+) до 35,3 % (7+) омулей, совершающих продолжительные мигра-

морфологических признаков омуля

В о з р а с т											
3+		4+		5+		6+		7+		8+	
М	т	М	т	М	т	М	т	М	т	М	т
ч е с к и й											
21,99	0,19	22,33	0,21	23,60	—	23,48	0,26	24,06	0,23	24,01	0,19
45,37	0,19	45,97	0,16	45,40	—	45,27	0,21	45,39	0,12	45,47	0,20
34,61	0,21	34,29	0,24	34,90	—	35,27	0,23	35,45	0,16	35,49	0,27
48,73	0,17	49,28	0,19	49,40	—	48,83	0,29	48,90	0,17	48,66	0,13
71,77	0,19	72,15	0,16	72,00	—	72,34	0,27	72,28	0,19	72,22	0,21
8,25	0,09	8,56	0,13	8,28	—	8,83	0,09	8,73	0,06	8,51	0,09
25		25		8		18		42		27	
г л у б о к о в о д н ы й											
23,08	0,23	22,48	0,28	22,12	0,29	—	—	22,31	0,21	23,04	0,18
47,03	0,27	46,75	0,28	47,12	0,29	—	—	45,61	0,20	45,86	0,18
33,65	0,35	33,25	0,30	33,70	0,21	—	—	34,57	0,18	34,15	0,18
50,82	0,39	47,94	0,25	49,88	0,28	—	—	48,88	0,23	48,72	0,21
72,65	0,33	72,03	0,30	72,97	0,32	—	—	72,19	0,18	72,59	0,16
8,03	0,14	7,91	0,16	7,85	0,14	—	—	7,73	0,14	7,20	0,11
33		17		21				25		37	
н ы й											
21,16	0,21	21,28	0,24	22,87	0,15	22,85	0,25	23,00	0,24	—	—
45,28	0,30	46,07	0,42	45,64	0,16	45,69	0,15	46,12	0,27	—	—
35,13	0,26	34,86	0,27	35,19	0,19	35,10	0,20	35,29	0,24	—	—
48,31	0,26	48,53	0,24	48,75	0,17	48,64	0,25	48,91	0,24	—	—
71,25	0,27	71,89	0,27	72,83	0,15	72,79	0,24	73,37	0,16	—	—
7,72	0,16	7,42	0,09	8,22	0,08	8,46	0,11	8,04	0,14	—	—
16		9		46		24		16			

ции. У омулей малых рек, имеющих ограниченный ареал и питающихся более крупными организмами, этот признак скачкообразно уменьшается с 34,4 (1+) до 33,7% (9+) (см. табл. 23). О функциональном значении изменения данного признака с возрастом у рыб говорится в работах В. В. Васнецова (1941), К. А. Саввантовой (1962) и А. Е. Зиновьева (1963).

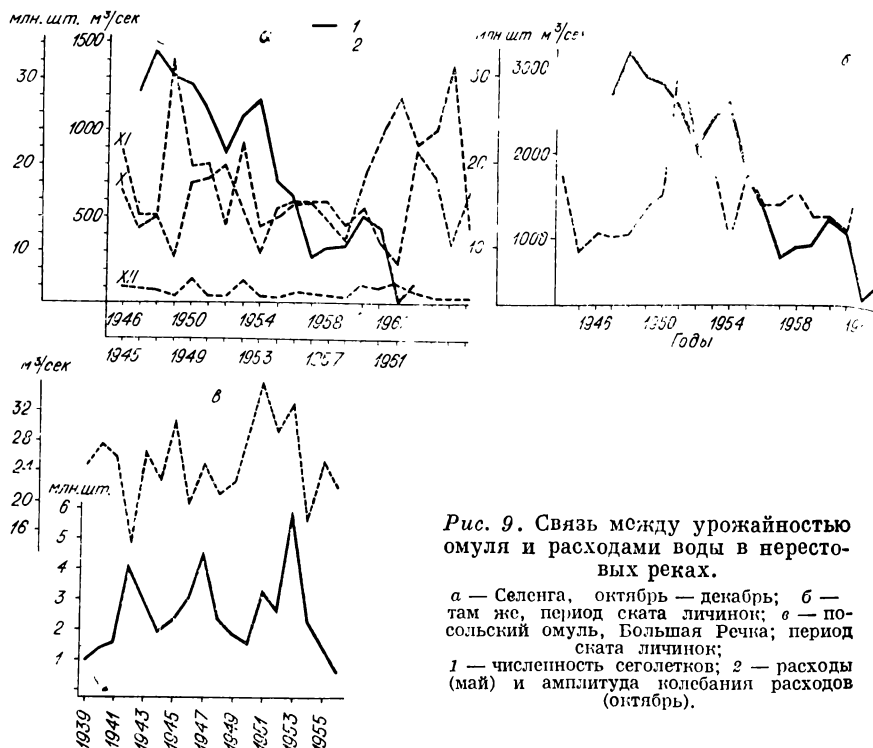


Рис. 9. Связь между урожайностью омуля и расходами воды в нерестовых реках.

а — Селенга, октябрь — декабрь; *б* — там же, период ската личинок; *в* — по-сольский омуль, Большая Речка; период ската личинок;
1 — численность сеголетков; 2 — расходы (май) и амплитуда колебания расходов (октябрь).

Значительно изменяется с возрастом омуля длина жаберной дуги (см. рис. 4, *г*). У селенгинских и северобайкальских омулей она уменьшается с одинаковой интенсивностью: с 62,5 (1+) до 53,8% (9+) и с 61,5 (1+) до 55,4% (8+). Изменчивость данного признака у омуля баргузинской популяции лежит примерно в таких же пределах — до 55—56% у 5—6-годовалых рыб (см. табл. 5). У омулей малых рек в первые годы жизни, напротив, жаберная дуга увеличивается, составляя у 4-годовалых особей 60—62,5%, а затем уменьшается, стабилизируясь в пределах 58—59% у 8—9-годовалых рыб. Характерно, что, несмотря на большие размеры головы, длина жаберной дуги у придонно-глубоководных омулей относительно больше.

По М. И. Меньшикову (1951), количество жаберных тычинок — признак наиболее подверженной возрастной изменчивости. У мирных рыб (чир, муксун, сельди) этот признак увеличивается или не изменяется, у хищных (нельма, окунь) — с возрастом уменьшается. У байкальского омуля возрастных изменений в количестве жаберных тычинок не наблюдается, но сами популяции по этому признаку сильно различаются. Как уже было изложено при морфологическом анализе нерестовой рыбы, наименьшее количество жаберных тычинок у омулей малых рек,

особенно из рек, впадающих в Чивыркуйский залив, а наибольшее — у селенгинских. Северобайкальские по этому признаку стоят ближе к омулям малых рек, а баргузинские — к селенгинским (см. рис. 4, *д*).

Во всех группах с возрастом увеличивается расстояние между тычинками: у селенгинских с 0,33 до 0,81 мм, у северобайкальских с 0,39 до 0,90 мм и омулей малых рек с 0,46 до 1,02—1,19 мм соответственно от годовиков до 7-годовалых рыб. Повидимому, это объясняется питанием омулей старшего возраста более крупной пищей. Наиболее редкими и жесткими жаберными тычинками характеризуются омули малых рек, а наиболее частыми и мягкими — селенгинские (см. рис. 4, *е*).

Явные различия в характере изменчивости признаков, относящихся к жаберному аппарату, можно объяснить только особенностями питания отдельных групп омулей. Селенгинский омуль, у которого хорошо развит цедильный аппарат, наиболее приспособлен к питанию мелкими пелагическими организмами (в годовом рационе эпишура и циклопы составляют 41 %, молодь макрогектопуса — 23 % и личинки и молодь голомянко-бычковых — 27 %). Грубые и редкие жаберные тычинки омулей малых рек характеризуют их как потребителей более крупного корма (макрогектопус — 52 %, молодь рыб — 25 % и придонные гаммариды — 12 %). Промежуточным положением между селенгинским и омулями малых рек по количеству и частоте жаберных тычинок можно объяснить смешанный характер питания омулей северобайкальской и баргузинской популяций (зоопланктон — 23 %, макрогектопус — 34 и молодь голомянко-бычковых рыб — 26 %).

Обобщая вышесказанное, можно сделать вывод о том, что омуль в Байкале за продолжительный период эволюции претерпел существенные изменения. С увеличением глубин озера, с появлением пелагического и батинального комплексов, а также постепенным обособлением собственно байкальской литоральной фауны через систему пищевых связей создались предпосылки для дивергентной эволюции байкальского омуля. Появились мигрантные популяции, одни из которых в поисках корма освоили кормовую базу пелагиали открытого Байкала, а другие — прибрежную отмель в пределах свала глубин, и придонно-глубоководные популяции с небольшими ареалами вблизи мест воспроизводства. Но изменение биологических, а затем и морфологических признаков омуля шло не только по линии наиболее полного использования кормовой базы озера. Одновременно с пищевым действовал и такой мощный фактор, как разнообразие условий размножения.

В комплексе названные факторы привели к образованию большого числа локальных популяций, которые по морфо-экологическим признакам и направлению их изменений объединяются в три большие группы:

1) пелагический, или многотычинковый омуль. Представлен единственной наиболее многочисленной популяцией, воспроизводящейся в самом мощном из притоков Байкала — р. Селенге (1591 км);

2) прибрежный, или среднетычинковый омуль, состоящий из довольно многочисленной северобайкальской популяции с местами размножения в реках северной оконечности Байкала — Верхней Ангаре (640 км) и Кичере (150 км) — и баргузинской, воспроизводящейся в р. Баргузин (400 км);

3) придонно-глубоководный, или малотычинковый омуль, отдельные популяции которого нерестятся в речках, впадающих в Посольский сор, Чивыркуйский залив и Малое Море, а также в Кике, Анге и других небольших притоках Байкала.

ЗАПАСЫ И ПРОДУЦИРОВАНИЕ ОМУЛЯ

Рациональное использование рыбных запасов предполагает знание продукционных возможностей популяций рыб, которые определяются закономерностями их воспроизводства, роста и убыли.

Воспроизводство. Урожайность молоди большинства промысловых рыб обычно связывается с величиной родительского стада, гидрологическими условиями в перипод нереста, развития икры и выклева личинок, а также с обеспечением кормом при переходе личинок на активное питание.

Работы по выяснению численной связи родители — потомство вылились в конечном итоге в теорию воспроизводства (Beverton, Holt, 1957; Ricker, 1958; Семко, 1967; Лапин, 1969; Засосов, 1969; и др.). Эти ученые приходят к заключению, что увеличение численности потомства с ростом родительского стада происходит до какого-то оптимального уровня. Далее, как правило, наблюдается обратная зависимость. Применительно к дальневосточным лососям, последнее связывается с переполнением нерестилищ производителями, в результате чего наблюдается повторное перекапывание ранее заложенных нерестовых бугров. Данные биостатистического расчета численности селенгинской популяции байкальского омуля за 1950—1967 гг. показывают, что с увеличением в озере численности возрастных групп, составляющих нерестовое стадо данного года, обычно наблюдается увеличение численности поколения следующего года. При этом можно говорить лишь о тенденции такого изменения, так как ввиду значительного влияния условий внешней среды на выживаемость икры и молоди, одно и то же по мощности нерестовое стадо может обеспечить различный уровень воспроизводства. Более выраженная связь между численностью родительского стада и его потомством у дальневосточных лососей обеспечивается относительно стабильными условиями инкубации икры в нерестовых буграх

под слоем гальки. Об этом свидетельствует и их меньшая индивидуальная плодовитость. В отличие от данной группы рыб условия воспроизводства байкальского омуля совершенно иные, икра во время нереста рассеивается на нерестовый субстрат (обычно галечниково-валунный), приклепывается к нему и в таком состоянии развивается всю зиму. Поэтому в течение продолжительного периода инкубации икра подвержена значительному влиянию как биотических, так и абиотических факторов.

Наиболее богаты молодью рыб многоводные годы (Державин, 1922; Танасийчук, 1957; Москаленко, 1958; Никольский, 1965; Тюрин, 1967, 1969; Бирман, 1969; и др.). Причиной этого считают повышенный биогенный сток и связанное с повышением уровня увеличение нерестовых площадей. Урожайность байкальского омуля также связывается с уровнем режимом Байкала, зависимым от количества осадков в его бассейне (Кожов, 1958; Мипшарин, 1958; Краснощекоев, 1966, 1968; Тюрин, 1969). С. И. Краснощекоевым (1966) было установлено, что динамика вылова омуля имеет пятилетнюю периодичность, а наибольший вылов, как правило, наблюдается через пять лет после пиков уровня воды в Байкале. К. И. Мипшарин главной причиной появления урожайных поколений омуля в озере считал увеличение нерестовых площадей в многоводные годы.

Причины колебания урожайности байкальского омуля анализировались и Л. В. Хохловой (1965), показавшей, что численность скатывающихся личинок селенгинской популяции омуля определяется не водностью Селенги в период инкубации икры, а зависит от колебания уровня воды на нерестилищах. При более постоянном уровне режиме реки в зимний период 1960/61 г. наблюдался больший скат личинок по сравнению с двумя предшествующими годами. Но анализ такого небольшого количества наблюдений, причем в период с января по июнь, когда икра уже менее чувствительна к механическим воздействиям, не позволяет придавать найденной связи абсолютного значения. В связи с этим проанализированы ежемесячные материалы по гидрологическому режиму р. Селенги (данные гидрометслужбы) и урожайности омуля селенгинской популяции за период с 1955 по 1965 г. Наименьшая связь между амплитудой колебания расходов воды в реке и урожайностью молоди наблюдается в октябре, декабре, а также в последующий зимний период, когда колебания уровня и расходов воды в реке становятся незначительными.

Ноябрьские данные более показательны. И это не случайно, так как наиболее чувствительные к механическим воздействиям стадии эмбрионального развития икры омуля приходится именно на этот месяц. При этом связь между урожайностью и амплитудой колебания расходов оказалась отрицательной (см. рис. 9, а), т. е. большей амплитуде колебания расходов со-

путствует меньшая выживаемость икры на нерестилищах. По-видимому, неустойчивый гидрологический режим реки в этот период приводит как к промерзанию нерестилищ, что менее вероятно, так и к переформированию дна реки на нерестовых площадках. При этом перемещается нерестовый субстрат с прикрепленными к нему икринками. И чем более мелкой галькой он представлен, тем больший отход икры должен наблюдаться, так как крупная галька, а в особенности валунный материал меньше подвержены переформированию под воздействием меняющейся гидрологии реки. Из этого следует важный вывод о том, что большая выживаемость икры должна быть на крупнобулыжниковых грунтах, формирующих основные нерестилища в самых верхних участках реки. При обследовании нерестилищ омуля в р. Кичере в 1965 г. наиболее плотные концентрации нерестующего омуля обнаружены нами на площадках дна, выложенного крупнобулыжниковым грунтом (2—4 шт/10 м²), меньше производителей было на галечниковом грунте (около 1 шт/10 м²) и совсем не обнаружены на подвижном песчаном.

Вторым критическим периодом, оказывающим влияние на формирование численности отдельных поколений, является момент ската выклюнувшихся из икры личинок. Сравнительный анализ ежемесячных данных по расходам воды в р. Селенге в весенний период и урожайности молоди омуля селенгинской популяции показал, что последняя определяется уровнем режима реки в период ската личинок, который, по данным Л. В. Хохловой и С. И. Краснощекова, приходится на первую половину мая. Связь между расходами воды в этот месяц и урожайностью молоди оказалась также отрицательной—при больших расходах воды наблюдалась меньшая численность поколения данного года и наоборот (см. рис. 9, б). Причина этого кроется в том, что при меньших расходах воды, т. е. при меньших уровнях воды в реке в период ската, большая часть личинок достигает мелководной зоны Байкала. С повышением уровня реки личинки попадают в образовавшиеся при этом многочисленные мелководные разливы, а при отшнуровании и высыхании последних погибают. Доказательством выдвинутого положения может быть и динамика урожайности омуля посольской популяции. Урожайность посольского омуля, искусственно воспроизводимого на Большереченском рыбзаводе (условия инкубации икры постоянны), зависит лишь от условий ската личинок. Большая их выживаемость наблюдается при низких уровнях воды в реке в период ската (см. рис. 9, в). На выживаемость икры и личинок омуля в р. Селенге оказывает влияние как амплитуда изменчивости уровня режима в начальный период инкубации икры, так и сам уровень воды в реке при скате личинок. Анализ урожайности поколений селенгинского и посольского омуля и температурного режима питающих Посольский сор и Селенгинское мелководье рек показал, что ни-

какой связи между этими показателями нет, температура воды при переходе личинок на активное питание на протяжении всего исследуемого периода (1946—1964 гг.) не претерпевала каких-либо значительных изменений.

Таким образом, условия воспроизводства играют определяющую роль в формировании численности отдельных поколений. На этом начальном этапе в значительной мере определяется продуктивность популяций байкальского омуля.

Скорость роста — второй показатель, характеризующий продукционные свойства популяций. Изучая рост рыб, ихтиологи пользуются термином «темп роста», который обычно понимался как весовой или линейный рост. Быстрорастущими считались те рыбы, которые имели большие размеры в одновозрастных группах. С этих позиций быстрорастущей популяцией, естественно, является северобайкальская (табл. 24). Позже начали применять термин «абсолютный годовой прирост», который уже более точно характеризует скорость роста рыбы. Как показал Л. С. Бердичевский (1961), прирост длины с возрастом падает, а прирост веса увеличивается. Сомнение в правильности такого вывода высказал Г. В. Никольский (1965); линейные приросты могут оставаться относительно постоянными или даже увеличиваться с возрастом (Алиев, 1953). Как отметил И. И. Шмальгаузен (1935), величина «абсолютной скорости роста» не дает характеристики процесса как такового, а только количественно выражает его результат за определенный отрезок времени. Необходим такой показатель, который бы позволил судить об интенсивности роста независимо от того, что мы

Т а б л и ц а 24

Весовой и линейный рост омуля различных групп на Селенгинском мелководье и Северном Байкале, июнь 1969 г.

1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	К-во
1 2*	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	рыб

Прибрежный

Северный Байкал

19 | 122 | 53 | 171 | 84 | 202 | 196 | 250 | 234 | 273 | 296 | 294 | 365 | 312 | 449 | 339 | 667 | 358 | — | — | 546

Пелагический

Селенгинское мелководье

— | — | 45 | 167 | 69 | 191 | 145 | 238 | 218 | 271 | 261 | 285 | 369 | 314 | 388 | 315 | 451 | 321 | 473 | 322 | 186

Придонно-глубоководный

Селенгинское мелководье

— | — | 30 | 145 | 61 | 176 | 130 | 227 | 168 | 241 | 262 | 276 | 344 | 297 | 394 | 316 | 464 | 324 | 566 | 346 | 230

*1—средний вес, г; 2— средняя длина (промысловая), мм.

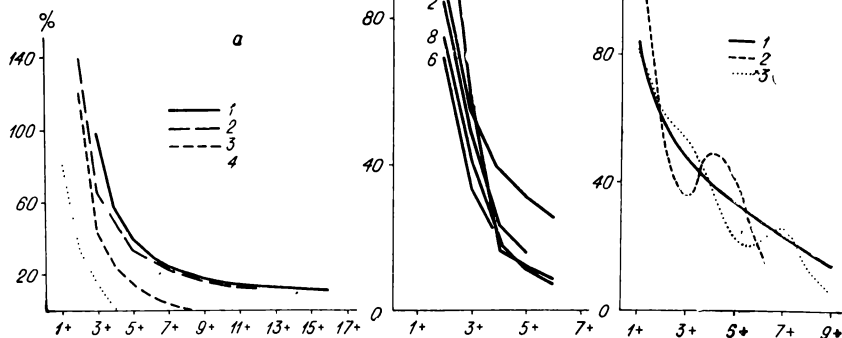
взяли за основу: вес, длину или объем. Понятие скорости роста предполагает выражение процесса в относительных величинах. Поэтому еще в начале XX столетия для характеристики интенсивности роста Майнот (Minot, 1907) и К. К. Терещенко (1913) предложили пользоваться процентным приростом, характеризующим отношение годового прироста к размеру рыбы, достигнутому в анализируемом году. Изучая таким образом рост воблы и леща Северного Каспия, К. К. Терещенко показал, что интенсивность как линейного, так и весового их роста изображается убывающей кривой.

Анализ процессов роста и продуцирования содержится в трудах И. И. Шмальгаузена (1928, 1935), который, определяя скорость роста как приращение единицы объема в единицу времени $C_v = \frac{dv}{dt} \cdot \frac{1}{v}$, нашел, что скорость роста животных подчиняется закону, в котором произведение скорости роста на протекшее время — величина постоянная $C_v \cdot t = k$. Им установлена специфичность скорости роста для отдельных отрезков (этапов) индивидуального развития организмов. Дальнейшую разработку закономерности роста получили в работах В. В. Васнецова (1953). Для сравнения роста рыб он ввел новый показатель — «характеристику роста», представляющую собой произведение скорости роста годового года (по Шмальгаузену) на длину рыбы, достигнутую в прежний год. Так же, как И. И. Шмальгаузен для константы роста, В. В. Васнецов показал взаимосвязь «характеристики роста» с этапами жизни рыб. Развивающаяся рыба в течение одного или нескольких этапов имеет относительно постоянную «характеристику роста». В. Л. Брюзгин (1969) критически отнесся к показателям интенсивности роста, введенным И. И. Шмальгаузенем и В. В. Васнецовым, считая, что они не отражают ни внутренних, ни внешних закономерностей роста. Для выяснения скачкообразных изменений в росте рыб он вновь предложил пользоваться величинами абсолютного и относительного приростов, которые, как он считает, не менее точно отражают интенсивность роста. Но в своей ранней работе В. Л. Брюзгин (1960) отмечал, что кривые относительного, или процентного, прироста и «удельной скорости роста» для одной и той же пробы рыб одинаковы по форме, так что для сравнения интенсивности роста рыб различной длины и возраста можно пользоваться и величиной относительного прироста и величиной «удельной скорости роста». Об идентичности показателей интенсивности роста, выражаемых «относительной скоростью роста» и «удельной скоростью роста», можно судить и по данным Н. П. Бирюкова и М. Я. Широковой (1969), проанализировавших рост трески Балтийского моря.

Внутреннюю закономерность роста наиболее точно отражает закон И. И. Шмальгаузена. Именно у рыб, обитающих в относительно постоянных условиях, кривая интенсивности роста

Рис. 10. Относительная скорость роста рыб.

а — сиговые Сибири: 1 — муксун, 2 — омуль, 3 — пелядь, 4 — тугун; *б* — лещ из разных водоемов (Д. С. Алиев, 1953); *в* — байкальский омуль: 1 — посольский, 2 — селенгинский, 3 — северобайкальский.



приближается к экспоненте. Как считает И. И. Шмальгаузен (1935), такой рост характерен для лососевых и сельдевых рыб. Но он обнаруживается и у целого ряда других (сиговых и карповых, рис. 10, *а*, *б*), в том числе и у байкальского омуля. Если у байкальского омуля интенсивность роста выражать в среднем по возрастным группам, то кривые относительной скорости роста наиболее приближаются к экспоненте у посольской популяции (см. рис. 10, *в*), обитающей в наиболее постоянных температурных и кормовых условиях. К тому, что рост рыб определяется внутренними причинами, пришли Л. А. Корнеева и Л. Н. Титарева (1969), которые показали, что, несмотря на одинаковые условия содержания и кормления, одноразмерная молодь карпа к концу опыта дифференцировалась настолько, что вес самых крупных сеголетков более чем в 30 раз превышал вес самых мелких. Исследуя рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности, к аналогичным выводам пришла и К. А. Земская (1958).

Анализируя литературные данные, материалы по скорости роста байкальского омуля, мы присоединяемся к мнению И. И. Шмальгаузена (1935) о том, что рост рыб подчиняется закону органического роста, при котором весовой рост выражается параболой, а интенсивность роста — убывающей кривой, близкой по форме к экспоненте.

Скорость роста и элиминация. Скорость роста, являясь одним из показателей, характеризующих интенсивность обменных процессов, тесно связана со скоростью созревания и продолжительностью жизни организма. Увеличение скорости роста влечет за собой раннее созревание и сокращение жизненного цикла популяций, т. е. большую скорость элиминации.

О тесной связи между скоростью роста и элиминацией говорят многочисленные данные о влиянии вылова (промысловой смертности) на темп роста особей в популяциях (Чугунов, 1927; Рессел, 1947; Никольский, Беляниппа, 1959; Позомаренко, 1967; Raitt, 1939; Rollefson, 1954). Во всех случаях увеличение интенсивности вылова приводило к снижению численности популяции и уменьшению темпа роста рыб. То же наблюдается и в популяциях байкальского омуля, находящихся под влиянием промысла различной интенсивности. Выше мы показали, что в стабильных условиях относительная скорость роста рыб изображается кривой, близкой к экспоненте. Но если на популяцию действует какой-нибудь постоянный фактор, в частности промысел, то наблюдаются изменения в характере указанной кривой. При этом в наиболее опромышляемых возрастных группах происходит увеличение относительной скорости роста. У северобайкальской популяции это группы 3+, 4+ и 5+, у селенгинской 4+, 5+ и 6+. Посольская популяция, обитающая на глубинах более 50 м, не испытывает какого-либо сильного влияния со стороны промысла в озере и поэтому характеризуется почти идеальной убывающей кривой относительной скорости роста (см. рис. 10, в). Хорошая связь между скоростью роста и смертностью прослеживается и в популяциях других рыб, которые вообще не испытывают на себе влияния человека. Так, при сравнении общей смертности и навесок покатной молоди красной из озер Дальнего (Камчатка) и Калтес (Канада) оказалось, что большей убыли молоди в оз. Дальнем соответствуют и большие навески покатишков. Напротив, в оз. Калтес молодь при малых размерах сохраняет высокую выживаемость (Крогиус, 1969).

На основании экспериментальных данных Ферстер (Foerster, 1938) показал, что аналогично относительной скорости роста, гибель сеголетков красной в оз. Калтес выражается кривой, близкой к экспоненте. Но впервые мысль об экспоненциальном характере естественной смертности с возрастом высказал Ф. И. Баранов (1961). Наиболее подробно идея Ф. И. Баранова была рассмотрена С. А. Северцовым (1941), который на основании обширных исследований по динамике численности животных пришел к окончательному выводу об экспоненциальном характере естественной смертности в пределах взрослой части популяции, т. е. данная закономерность распространяется как на молодь (Foerster, 1938), так и на взрослую часть популяции (Северцов, 1941). По экспоненциальным кривым была, например, рассчитана смертность молоди красной в оз. Дальнем (Крогиус, 1969). Таким образом, одинаковый характер изменения с возрастом как относительной скорости роста, так и элиминации позволяет говорить о тесной связи между этими двумя показателями и дает возможность присоединиться к выводу В. В. Черепанова (1967) о том, что эта зависимость прямо пропорциональна.

Динамика численности и ихтиомассы. Для расчета динамики численности селенгинской и посольской популяций омуля и была использована зависимость между относительной скоростью роста и общей смертностью. Метод П. В. Тюрипа (1963), основанный на зависимости коэффициента смертности от предельного возраста рыбы, нами не применялся, так как он не учитывает каких-либо изменений характера смертности с возрастом. В естественных популяциях, не подвергающихся сильному воздействию внешних факторов (выедание хищниками, вылов человеком и т. д.), кривая общей смертности, являясь в то же время кривой естественной смертности, близка по форме и направлению к экспоненте (Foerster, 1938; Alm, 1952; Крогиус, 1969). В этом отношении посольская популяция наиболее близка к названным. Селенгинская в противоположность посольской легко доступна промыслу. В 1960—1967 гг. она интенсивно вылавливалась в возрастных группах 5+, 6+, 7+. При этом кривая общей смертности, она же кривая относительной скорости роста, в младших возрастах выражается экспонентой; в возрастных группах, наиболее подверженных влиянию промысла, она изменяет направление, обнаруживая повышенную смертность, а затем вновь приобретает экспоненциальный характер (см. рис. 10, в).

Но следует учесть, что в данном случае мы имеем лишь характер изменения общей смертности с возрастом. Действительные цифры, выражающие убыль популяции в каждой возрастной группе, остаются неизвестными. С целью характеристики кривой общей смертности в конкретных цифровых значениях было использовано допущение о практическом отсутствии естественной смертности в наиболее промышленных возрастных группах. Это допущение позволило считать общую смертность в них равной промысловой и рассчитать ее для младших возрастных групп по кривой относительной скорости роста особей в популяциях (табл. 25). Несомненно, естественная смертность при этом в какой-то мере нами занижена, поскольку она есть и в возрастных группах, подвергающихся промыслу, особенно среди отнерестившейся рыбы.

В основу расчета промысловой смертности популяций омуля положен биостатистический метод, впервые примененный для оценки промыслового запаса севрюги А. Н. Державиным (1922) и с биологической точки зрения являющийся наиболее удобным, так как основан на анализе возрастной структуры промысловых уловов. Уже в своей основе он предполагает изучение численности и запасов рыб в динамике их поколений. А это много значит по сравнению с математическими моделями определения запасов рыб, применявшимися Ф. И. Барановым (1961), Бивертоном и Холтом (Beverton, Holt, 1957) и многими другими исследователями, которые базировались на совершенно неверном положении о количественном постоянстве пополнения в разные

Расчет коэффициента естественной смертности

Возрастная группа, лет	1950—1954 гг.						Оста-ток, тыс. шт.	1955—		
	Смертность							Смерт		
	тыс. шт.			%				тыс. шт.		
	про-мыс-ловая	естест-венная	о бщая	промы-словая	естест-венная	общая		про-мыс-ловая	естест-венная	общая
0—1	—	43373	43373	—	63,5	63,5	25500	—	37538	37538
1—2	99	10301	10400	0,4	41,1	41,5	15100	84	6117	6200
2—3	1068	4204	5272	7,1	27,8	34,9	10828	1066	2778	3844
3—4	3160	—	3160	30,7	—	30,7	7668	2570	—	2570
4—5	2420	—	2420	31,6	—	31,6	5248	2090	—	2090
5—6	2210	—	2210	42,2	—	42,2	3038	2265	—	2265
6—7	1890	—	1890	62,2	—	62,2	1148	1590	—	1590
70—8	816	—	816	71,2	—	71,2	332	638	—	638
8—9	304	—	304	94,5	—	94,5	18	184	—	184
9—10	18	—	18	100	—	100	—	14	—	14
1—11	—	—	—	—	—	—	—	5	—	5

годы. Всем известно, что мощность поколений — величина чрезвычайно изменчивая. Об этом можно судить как по кривым урожайности поколений популяций байкальского омуля (см. рис. 10, а — в), так и по данным Ю. Ю. Марти (Никольский, 1965), свидетельствующим о том, что наиболее многочисленные поколения атлантического-скандинавских сельдей в десятки раз превышают малочисленные. Последнее обстоятельство в течение многих лет приводит к формированию промыслового стада одним или двумя мощными поколениями. Именно поэтому нами за основу и был взят биостатистический метод, позволяющий судить об изменениях численности отдельных поколений под влиянием промысла.

Вычисления проводились отдельно по каждому поколению. Естественная смертность определялась как разность между общей, рассчитываемой по кривой относительной скорости роста, и промысловой смертностью, вычисляемой биостатистическим методом. Ихтиомасса отдельных возрастных групп находилась как произведение численности на средний вес особей в них. Аналогично рассчитывалась ихтиомасса естественной и промысловой смертности. Прирост ихтиомассы в возрастных группах определялся умножением численности выживших особей на их средний прирост к следующему году. Для определения ихтиомассы популяции, в целом на тот или иной год, суммировалась ихтиомасса всех возрастных групп, формирующих популяцию в соответствующем году. Так же находилась годовой прирост ихтиомассы и годовые значения естественной смертности. Про-

омуля селенгинской популяции (в среднем по пятилетиям)

1959 гг.			Оста- ток, тыс. шт.	1960—1964 гг.						Оста- ток, тыс. шт.
ность				Смертность						
%				тыс. шт.			%			
про- мысло- вая	естест- венная	общая		промы- словая	естест- венная	общая	про- мыс- ловая	естес- твен- ная	общая	
—	66,0	66,0	19400	—	23600	23600	—	59,2	59,2	16320
0,4	31,6	32,0	13200	13	5 277	5290	0,1	32,3	32,4	11030
8,1	21,1	29,2	9356	116	2 344	2460	1,0	21,3	22,3	8570
27,4	—	27,4	6786	418	1 092	1510	4,9	12,7	17,6	7060
30,8	—	30,8	4696	1564	422	1986	22,2	5,9	28,1	5070
48,3	—	48,3	2431	2740	—	2740	54,0	—	54,0	2334
65,5	—	65,5	841	1515	—	1515	65,0	—	65,0	819
75,8	—	75,8	203	695	—	695	85,0	—	85,0	124
90,7	—	90,7	19	95	—	95	76,6	—	76,6	29
69,0	—	69,0	5	17	—	17	58,0	—	58,0	12
100	—	100	—	12	—	12	100	—	100	—

дукция понималась как сумма прироста ихтиомассы и ихтиомассы естественной смертности. Проведенные расчеты укладываются в рамки эмпирической формулы Э. С. Рессела (1947):

$$S_2 = S_1 - (C + M) + (A + g), \quad (1)$$

где S_2 — ихтиомасса популяции после промысла; S_1 — ихтиомасса популяции в год, предшествующий промыслу; C и M — ихтиомассы соответственно промысловой и естественной смертности популяции; A — ихтиомасса пополнения; g — прирост ихтиомассы популяции.

В процессе определения параметров, характеризующих запасы и продукционные возможности анализируемых популяций байкальского омуля, были использованы материалы официальной статистики Байкалрыбвода и Восточно-Сибирского территориального управления рыбной промышленности по вылову омуля в основных рыбопромысловых районах, а также данные К. И. Мишарина (1958), С. И. Краснощекова (1967) и наши по возрастному составу селенгинского омуля из уловов в Малом Море, на Селенгинском мелководье и в Баргузинском заливе. При этом доля уловов, приходящаяся на селенгинского омуля, принималась в Малом Море равной 60%, на Селенгинском мелководье — 80 и Баргузинском заливе — 30%. По посольскому омулю расчет произведен с использованием данных К. И. Мишарина (1969) и Н. С. Смирновой-Залуми

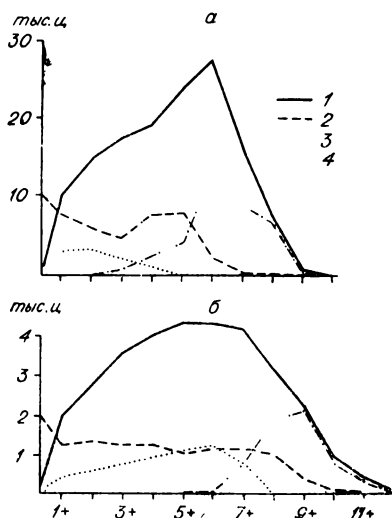


Рис. 11. Динамика ихтиомассы, прироста, вылова и естественной смертности в поколениях омуля.

а — селенгинский; б — посольский, 1 — ихтиомасса; 2 — прирост; 3 — вылов; 4 — естественная смертность.

(1966, 1969) по структуре нерестового стада этой популяции в речках Посольского сора.

Описанный метод расчета дал нам возможность установить картину изменения ихтиомассы селенгинской и посольской популяций байкальского омуля, выявить ежегодную продукцию, полезные приросты и определить интенсивность промысла.

При современном состоянии промысла в поколениях селенгинского омуля ихтиомасса увеличивается до возраста 6+ и резко падает к возрасту 10+ (рис. 11). В отдельные годы под влиянием промысла происходит смещение возраста максимальной ихтиомассы на возрастные группы 5+ (поколение 1949 г.) и даже 4+ (поколение 1950 г.). В 1954 г., когда резко возросла интенсивность промысла (см. табл. 25), 5- и 6-годовалые

рыбы составляли основу уловов (около 45%).

У посольского омуля максимальная ихтиомасса наблюдается в возрастных группах: 4+, 5+, 6+, 7+. Как нарастающее, так и снижение ее с возрастом идет постепенно (см. рис. 32).

Самый большой прирост ихтиомассы селенгинский и посольский омули дают в первый год жизни. У селенгинского омуля он снижается к возрасту 3+ и вновь увеличивается у 5—6-леток. Далее наблюдается постепенное его уменьшение. У посольского омуля различия в приростах ихтиомассы между возрастными группами слабее, значительное падение прироста наблюдается лишь с возраста 8+ (см. рис. 32).

У популяции селенгинского омуля наблюдается постепенное снижение коэффициента П/Б в период с 1950 по 1967 г. (табл. 26), которое может быть обусловлено чрезмерным ее разрежением в результате перелова. Наряду со снижением коэффициента П/Б отмечаются его колебания, связанные с изменением структуры популяции. До 1960 г. у посольского омуля также наблюдалось уменьшение коэффициента П/Б, но в противоположность селенгинскому, в 1961 и 1962 гг. значения его резко возросли (табл. 27). Характерно, что увеличение коэффициента П/Б всегда связано с пополнением популяции урожайным поколением, что у посольского омуля происходило в 1953, 1959 и 1960 гг.

Динамика запасов полагического (селенгинская популяция) омуля,
1950—1967 гг.

Год	Ихтио-масса	Продукция	Естественная смертность	Прирост	Вылов	Интенсивность промысла, %		П/В
	тыс. ц					к приросту	к запасу	
1950	112,3	45,8	8,0	37,8	26,5	70,2	23,6	0,41
1951	123,6	44,6	9,0	35,6	39,6	111,2	32,0	0,36
1952	119,6	42,7	10,5	32,2	33,3	103,5	27,8	0,36
1953	118,5	40,3	7,5	32,8	34,9	106,5	29,4	0,34
1954	116,4	36,7	6,5	30,2	45,8	151,7	39,3	0,31
1955	100,8	37,7	5,2	32,5	34,7	106,7	34,4	0,38
1956	98,6	35,7	6,3	29,4	31,3	106,4	31,7	0,36
1957	96,7	32,9	7,4	25,5	28,5	111,7	29,5	0,34
1958	93,7	28,5	7,4	21,1	30,9	146,3	33,0	0,30
1959	83,9	29,7	6,0	23,7	18,9	79,8	22,5	0,35
1960	88,7	28,9	4,7	24,2	24,8	102,6	28,0	0,33
1961	88,1	27,1	4,1	23,0	25,9	112,6	29,4	0,31
1962	85,2	21,1	4,1	17,0	37,5	221,0	44,0	0,25
1963	64,7	17,5	4,5	13,0	22,9	176,2	35,4	0,27
1964	54,8	15,9	3,6	12,3	17,8	144,6	32,5	0,29
1965	49,3	16,1	3,0	13,1	13,7	104,5	28,8	0,33
1966	48,7	15,8	2,4	13,4	14,9	111,2	30,6	0,32
1967	47,2	10,6	2,1	8,5	7,0	82,3	14,8	0,22
Среднее	88,4	29,3	5,7	23,6	27,2	119,4	30,3	0,32

Наибольшая величина ихтиомассы селенгинского омуля отмечалась в 1951 г. (123,6 тыс. ц). Затем началось неуклонное ее снижение, в 1962 г. она составила 85, 2 тыс. ц, а в 1967 г. лишь 47,2 тыс. ц. За 1962—1967 гг. ихтиомасса селенгинского омуля уменьшилась почти на такую же величину, что и за 1951—1962 гг. Основная причина резкого падения запасов селенгинского омуля кроется в нерациональном ведении промысла. При правильном ведении рыбного хозяйства промысловый вылов должен соответствовать уровню воспроизводства или быть меньше последнего (расширенное воспроизводство). На Байкале наблюдается обратная картина — изъятие постоянно превышает уровень воспроизводства, т. е. вылов почти ежегодно превышал прирост ихтиомассы селенгинского омуля (см. табл. 26). Этому способствовало техническое перевооружение промысла в 50-е годы, в том числе внедрение в промысел ставных неводов. Если в 1949—1953 гг. на Байкале применялось не более трех десятков ставных неводов и запасы омуля находились в удовлетворительном состоянии, то уже в 1959 г. их количество достигло 150—160, а ихтиомасса селенгинского омуля в результате перелова сократилась в полтора раза.

Динамика запасов омуля посольской популяции, 1950—1962 гг.

Год	Ихтио-масса	Продукция	Естественная смертность	Прирост	Вылов	Интенсивность промысла, %		П/Б
						к приросту	к запасу	
	тыс. ц							
1950	13,30	4,89	3,46	1,43	1,00	69,7	7,5	0,37
1951	13,73	4,96	2,56	2,40	3,03	126,5	22,1	0,36
1952	13,10	4,28	2,86	1,42	2,64	185,8	20,2	0,33
1953	11,88	6,05	3,07	2,98	0,88	29,7	7,4	0,51
1954	13,98	5,54	2,31	3,23	3,04	94,0	21,7	0,40
1955	14,17	4,73	2,42	2,31	3,15	136,3	22,3	0,33
1956	13,33	4,28	2,70	1,58	1,59	100,7	11,9	0,32
1957	13,32	4,10	2,76	1,34	1,43	106,5	10,8	0,31
1958	13,23	3,55	2,72	0,84	2,13	254,9	16,1	0,27
1959	11,93	3,46	2,86	0,60	1,85	310,0	15,5	0,29
1960	10,68	3,28	2,17	1,11	2,72	244,3	25,5	0,31
1961	9,07	4,96	1,51	3,45	2,63	76,3	29,0	0,55
1962	9,89	4,87	1,28	3,59	4,21	117,4	42,6	0,49
Среднее	12,43	4,53	2,51	2,02	2,33	115,3	18,74	0,36

Наиболее широко ставные невода применялись в Малом Море и на Селенгинском мелководье — основных районах нагула селенгинского омуля. В летний период 1956 и 1958 гг. уловы ставными неводами на Селенгинском мелководье состояли в основном из неполовозрелых рыб возрастом 2+, 3+, 4+, прилов мелкого омуля промысловой длиной менее 23 см достигал 49% (23 см соответствуют 29 см новой промысловой меры от конца рыла до начала средних лучей хвостового плавника). Количество неполовозрелого омуля из числа добытого ставными неводами и сданного на засольный пункт составило 55,4% в 1956 г. и 55,9% в 1958 г. (Красикова, Устюжанина, 1959). Однако если учесть, что основу уловов на Селенгинском мелководье составляет селенгинский омуль, то при промысловой мере на него в 33 см прилов немерного омуля был значительно больший — 80—90%.

Наши исследования, проведенные в 1966—1968 гг., показали то же самое — на Селенгинском мелководье в основном нагуливается именно неполовозрелая молодежь селенгинского омуля. В контрольных уловах были омули в возрасте от 1+ до 9+, наибольший процент приходился на 3—7-леток. Особей, готовящихся к нересту и имеющих гонады в III стадии зрелости, было около 2%.

В Малом Море селенгинский омуль представлен более старшими возрастными группами. Данные биологического анализа селенгинских омулей из ставных неводов (июнь 1967 г.) пока-

зали, что в уловах преобладали 5—8-годовалые рыбы. Большая часть улова состояла из неполовозрелых особей (68,9%) со II и II—III стадией половой зрелости. Массовые промеры омулей из ставных неводов на протяжении всего июня 1967 г. дали размерный ряд, характерный для селенгинского омуля.

Следует отметить, что к 1962 г. запасы неполовозрелой части стада селенгинского омуля были значительно подорваны, и промысел в летний период уже не мог дать установленного лимита. Поэтому с 1962 г. началось систематическое нарушение сроков осеннего запрета: ежегодно Восточно-Сибирское территориальное управление рыбной промышленности получало разрешение на лов в период преднерестовых скоплений омуля в придельтовых водах р. Селенги. Первые косяки нерестового омуля появляются на Селенгинском мелководье в первых числах августа, а к концу августа их концентрация в прибрежных участках, примыкающих к дельте Селенги, увеличивается. При интенсивном лове неполовозрелой молодежи ставными неводами в летний период пагула требовалось максимально сохранять нерестовое стадо и пропускать на нерестилища всю созревающую рыбу. Но промысел пошел по иному пути и начал подрубать сук, на котором держался — воспроизводящая часть стада изымалась до первых чисел сентября. Максимум уловов омуля на Селенгинском мелководье приходился на вторую половину лета.

В результате систематического нарушения правил рыболовства уже к 1962 г. вылов превысил прирост ихтиомассы более чем в 2 раза, подобная картина наблюдалась и в последующие годы. В 1963 г. вылов селенгинского омуля превысил прирост его ихтиомассы на 76,2%, в 1964 г. — на 44,6, в 1965 г. — на 4,5%, в 1966 г. — на 11,2% и оказался меньше годового прироста в 1967 г., когда ловить стало нечего (см. табл. 26).

Таким образом, к 1967 г. были значительно подорваны запасы как молодежи, так и воспроизводящей части стада селенгинского омуля. Хорошо оснащенный промысел летом 1967 г. не смог дать установленного лимита. И вновь план был выполнен за счет нарушений правил рыболовства — лова северобайкальского омуля в приустьевой зоне нерестовых рек.

В популяции посольского омуля в 1950—1958 гг. больших изменений ихтиомассы не наблюдалось (см. табл. 27). С 1958 по 1963 г. она уменьшилась с 13,2 до 9,1 тыс. ц. Эта популяция в меньшей степени подвержена перелову, и изменения ее ихтиомассы чаще всего обусловлены колебанием урожайности отдельных поколений. Так, например, уменьшение ихтиомассы в 1961—1963 гг. связано с малочисленностью поколений 1955—1957 гг. рождения, а ее увеличение к 1967 г. вызвано урожайными поколениями 1959—1961 гг.

Неотъемлемое свойство любой популяции — стремление к равновесию между продукцией и общей элиминацией. В девственных популяциях вся продукция в конечном итоге потреб-

ляется хищниками или отмирает. В условиях отсутствия промысла ни о каком полезном для человека приросте не могло быть и речи. Полезный прирост появляется лишь при воздействии на популяцию промысла, когда за счет высвобождения корма для оставшихся особей, часть продукции может использоваться человеком. Стало быть, получение максимальной полезной продукции возможно при увеличении интенсивности рыболовства (Кевдин, 1961). Данной точки зрения придерживался и Ф. И. Баранов (1961), который, сравнивая величины промысловой и естественной смертности, считал, что с увеличением интенсивности лова естественная смертность уменьшается. Но, развивая свою мысль, Ф. И. Баранов полагал, что «...если естественная смертность рыб достигает 25%, то при непрерывном увеличении интенсивности лова общий вес улова будет оставаться на одном и том же уровне». На практике же, неограниченный лов всегда приводил к падению численности многих ценных пород рыб до уровня, когда промысел оказывался экономически неэффективным. Иногда этот процесс заходил слишком далеко, за пределы регуляторных механизмов популяций, что приводило к полному выпадению их из промысла. Для Байкала в таком положении оказались сиг и осетр.

В каких же пределах возможно использование популяций без подрыва их запасов? Ответ на этот вопрос искали многие исследователи. В сводках П. В. Тюрина (1963, 1967) в качестве объективного критерия интенсивности вылова промысловых рыб приводится коэффициент естественной смертности. Оптимальный коэффициент вылова не должен превышать коэффициент естественной смертности, т. е. $K_v \leq K_{e.c.}$

Однако остается непонятным, что принимать за коэффициент естественной смертности: тот, что характеризует девственную популяцию и согласно ему устанавливать коэффициент вылова; или коэффициент вылова принимать равным коэффициенту естественной смертности облавливаемой популяции. Очевидно, автор имеет в виду последнее, так как считает, что общая смертность должна равняться удвоенной естественной. Но при оценке коэффициента вылова П. В. Тюрин не учитывает большой вариабельности соотношения между коэффициентами вылова и естественной смертности. С уменьшением одного из них другой соответственно увеличивается, сохраняя общую смертность на прежнем уровне. Видимо, возможно некоторое увеличение уловов за счет интенсификации промысла и сокращение уровня естественной смертности.

Для определения оптимального коэффициента вылова байкальского омуля нами проанализировано два режима его эксплуатации. Первый — неограниченный лов селенгинского омуля в районах нагула и в придельтовых водах р. Селенги в преднерестовый период, и второй — поголовный отлов воспроизво-

дящей части посольского омуля в нерестовый период. Если принять во внимание указанную выше относительную стабильность запасов посольского омуля, то на первый взгляд второй режим рыболовства более рационален. При этом поголовный отлов производителем компенсируется большими масштабами искусственного разведения. Однако если величине вылова отнести к ихтиомассе популяции (18,7%, см. табл. 27), то напрашивается вывод о недоиспользовании продукции посольского омуля. Значительная часть ее (55,5%) теряется в результате естественной смертности. По отношению к ихтиомассе естественная смертность посольского омуля составляет 20,2%, т. е. при интенсивности промысла 18,7% удовлетворяется условие П. В. Тюрпина о том, что $K_{e.c} \geq K_v$. Стало быть, это положение неприемлемо к рациональному использованию рыбных ресурсов и есть лишь условие предотвращения переловов. Для эффективного же использования продукции оно явно недостаточно. Поэтому нельзя не согласиться с В. А. Кевдиным (1915) и Н. Л. Чугуновым (1928), которые необходимым условием наиболее полного использования рыбных ресурсов считали рациональное увеличение интенсивности лова, не нарушающего в водоеме равновесия между промысловым выловом и естественной восстанавливаемостью запасов рыб.

Селенгинский омуль — пример популяции с высокой интенсивностью использования. Ежегодный его вылов составлял в среднем 30,3% от ихтиомассы (см. табл. 26). Результатом оказался малый процент естественной смертности (6,5% к ихтиомассе). Но такой режим эксплуатации (вылов превышал прирост ихтиомассы на 19,4%) привел к резкой депрессии численности селенгинского омуля, которая ускорила одновременным ухудшением условий воспроизводства. Таким образом, вылов селенгинского омуля, определяемый в 30,3% от ихтиомассы, характеризовал промысел недопустимо высокой интенсивности, подрывающий запасы. Чтобы избежать этого, интенсивность лова можно увеличивать лишь до тех пор, пока вылов не начнет сказываться на величине продукции популяции. Необходимо учитывать уровень компенсирующих свойств популяции, т. е. численность популяции необходимо поддерживать в таких пределах, которые обеспечивают эффективное использование кормовой базы и наивысший уровень продукции.

Касаясь величины вылова, В. А. Кевдин (1915) отмечал, что уловы можно увеличивать настолько, чтобы не нарушить равновесия между выловом и полезным приростом. По отношению к селенгинскому омулю, при условии равенства вылова полезному приросту ихтиомассы, интенсивность промысла выразится в 20—25%. Данный коэффициент вылова в условиях существовавшего режима рыболовства и запасах являлся бы оптимальным для селенгинского омуля. Режим эксплуатации посольского омуля предполагает оптимальный вылов в пределах 10—

Выход омуля селенгинской популяции в воспроизводство, 1969—1973 гг.

Год рождения поколения	Остаток на 1969 г.		Выход на нерест по годам				
	Возраст	тыс. штук	1969	1970	1971	1972	1973
1958	11+	8,9	8,9	—	—	—	—
1959	10+	71,1	71,1	—	—	—	—
1960	9+	675,8	480,0	84,5	54,0	24,2	—
1961	8+	1736,0	1220,0	370,0	65,5	42,0	19,0
1962	7+	1125,5	607,0	377,0	116,0	20,3	13,0
1963	6+	2528,7	1540,0	1050,0	657,0	200,0	35,5
1964	5+	694,0	—	130,0	252,0	157,7	47,7
1965	4+	830,0	—	—	122,0	238,0	148,0
1966	3+	408,0	—	—	—	40,6	79,0
Мощность нерестового стада	тыс. шт.		2927,0	2011,0	1266,5	722,1	342,2
	тыс. ц		11,7	8,0	5,1	2,9	1,4

И р и м е ч а н и я: 1. Указанные цифры по мощности нерестового стада действительны в условиях полного запрета на лов омуля с 1969 г.

2. Учитывая естественную смертность в возрастных группах 4+ (88,0 тыс. шт. поколения 1965 г.), 3+ и 4+ (260 тыс. шт. поколения 1967 г.), расчет проведен исходя из численности пятигодовиков (поколение 1965 г. — 606 тыс. шт., 1966 г. — 570 тыс. шт., 1967 г. — 190 тыс. шт.).

15% от ихтиомассы популяции, т. е. наименьший коэффициент естественной смертности возможен при использовании всей популяции, и чем в более старших возрастных группах происходит вылов, тем этот коэффициент больше.

С помощью биостатистического метода можно рассчитать не только численность, ихтиомассу, продукцию и рациональный предел использования популяций, но и прогнозировать величину возможного вылова на несколько лет вперед. В частности, нами определены остаток поколений селенгинского омуля 1958—1966 гг. рождения на первый запретный год (1969). Используя средние цифры выхода поколений на нерест в р. Селенгу (6+ — 21,4%; 7+ — 41,7; 8+ — 26; 9+ — 7,9; 10+ — 1,4; 11+ — 0,9; 12+ — 0,4%), мы рассчитали выход этого остатка в воспроизводство (табл. 28). Суммируя полученные данные по горизонтали, получаем возможную мощность нерестового стада омуля в р. Селенге в период 1969—1973 гг. Из таблицы видно, что, несмотря на полный запрет лова, число заходящих на нерест производителей будет непрерывно сокращаться, достигнув минимума в 1973 г. Последнее связано с неурожайностью поколений 1964—1965 гг., которые сформируют нерестовое стадо 1972—1973 гг.

1. Для байкальского омуля характерны значительная изменчивость и неоднородность, выражающаяся в существовании большого количества локальных стад — популяций, приуроченных в период размножения к определенным нерестовым притокам.

2. Характер кривых возрастных изменений морфологических признаков и их различная направленность дали возможность выделить среди популяций байкальского омуля три эколого-морфологические группы: 1) пелагическую, или многотычинковую; 2) прибрежную, или среднетычинковую; 3) придонно-глубоководную, или малотычинковую.

Пелагический омуль, воспроизводящийся в самом крупном из притоков Байкала — р. Селенге, нагуливается в поверхностных водах открытого Байкала. Основные объекты его питания — зоопланктон (41 % в годовом рационе), мезозоопланктон (макрогектопус — 23%) и молодь бычковых рыб (27%), мигрирующие в ночное время в поверхностные слои воды.

Центр воспроизводства прибрежных популяций — меньшие по протяженности реки: Верхняя Ангара, Кичера, Баргузин. В период нагульных миграций (южного направления) и миграций созревающей рыбы на север к нерестовым рекам они откармливаются в пределах узкой береговой отмели, характерной для всего Северного Байкала. Прибрежные омули в равной степени используют как зоопланктон (23%), так и более крупные организмы (макрогектопус — 34%, молодь бычковых рыб — 26%).

Придонно-глубоководная группа омулей включает в себя многочисленные популяции, перестянувшиеся в малых притоках Байкала. Их ареал ограничен участками, прилегающими к нерестовым рекам. Питаются макрогектопусом (52%), молодь бычковых рыб (25%), донными организмами (12%) и зоопланктоном (эпишура — 10%), концентрирующимися в светлое время суток в придонных слоях воды.

3. Указанные группы байкальского омуля различаются между собой и по другим биологическим показателям, характеризующим продукционные возможности, таким как скорость роста, темп полового созревания и различная продолжительность жизненного цикла. Наиболее быстро растут и рано созревают прибрежные омули, нагуливающиеся в более теплых водах. Поздно созревают придонно-глубоководные омули, обитающие до наступления половой зрелости в более холодных глубоких слоях воды. Пелагические селенгинские омули занимают между ними промежуточное положение.

4. На формирование продуктивности отдельных популяций омуля большое влияние оказывают условия воспроизводства. 5-, 6-, 7-летняя периодичность появления урожайных поколе-

ний связана с гидрологическими условиями рек в период инкубации икры и ската личинок. Большая выживаемость икры наблюдается в годы с устойчивыми ноябрьскими уровнями (когда развивающаяся икра находится на стадиях, наиболее чувствительных к внешним воздействиям) и наименьшими майскими (когда подавляющее большинство выклюнувшихся личинок достигают мелководной зоны Байкала).

5. Использование прямо пропорциональной зависимости между относительной скоростью роста и общей убылью особей в популяциях позволило дополнительно к промысловому запасу, определенному по методу А. Н. Державина, рассчитать уровень естественной смертности, т. е. в первом приближении определить абсолютную численность, ихтиомассу и продукцию популяций.

6. Применение указанного метода расчета дало возможность проанализировать динамику численности, ихтиомассы и продукции селенгинской и посольской популяций за 1950—1967 гг. Наблюдаемое к 1967 г. падение численности омуля селенгинской популяции в первую очередь связано с высокой интенсивностью лова. Этому способствовало техническое перевооружение промысла в 50-е годы, в том числе внедрение ставных неводов и капроновых сетей. В результате к 1962 г. численность неполовозрелой рыбы была доведена до минимума, а промысел в летний перпод стал экономически неэффективным. С этого года началось систематическое нарушение сроков осеннего запрета, что привело к уничтожению нерестового стада и полной депрессии численности селенгинского омуля.

7. В популяции посольского омуля за 1950—1958 гг. больших изменений ихтиомассы не наблюдалось. В 1958—1963 гг. она уменьшилась с 13,2 до 9,1 тыс. ц. Это стадо в меньшей степени подвержено перелову, и изменения его ихтиомассы чаще всего обусловлены колебанием урожайности отдельных поколений. В годы выхода на нерест многочисленных поколений происходит значительное падение ихтиомассы популяции.

8. Рациональное использование ихтиомассы популяций может быть достигнуто при соблюдении следующих условий:

1) максимальное приближение состава уловов к возрастной структуре ихтиомассы;

2) установление нормы вылова в пределах годового прироста ихтиомассы (20—25 % у селенгинской популяции).

Режим эксплуатации при вылове в реках предполагает оптимальный вылов в пределах 10—15 % ихтиомассы (посольская популяция).

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ И РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЗАПАСОВ СЕВЕРОБАЙКАЛЬСКОГО СТАДА ОМУЛЯ

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материалов проводился в 1962—1969 гг. в районах Северного Байкала и Малого моря, а также на нерестилищах омуля, по Верхней Ангаре и Кичере. Возраст рыб определялся при помощи микропроектора конструкции Ю. Н. Редкозубова (1964). Длина омуля приведена промысловая (у мальков — по Смитту) в сантиметрах, вес — в граммах. Для пересчета промысловой длины в длину по Смитту рассчитан коэффициент, равный 0,958 ($n=1775$).

Определение половой зрелости проводилось по шестибалльной шкале, принятой для лососевых (Правдин, 1966). Для подсчета плодовитости у самок IV стадии зрелости отбирались пятиграммовые навески икры в средней части ястыка и фиксировались 2%-ным раствором формалина. Численность нерестовых популяций рассчитывалась по результатам контрольных ловов плавными сетями с ячейей 36—38—40—45 мм в период нерестового хода по реке и по данным отлова ходового или покатного омуля закидными неводами и скипастями, а также по результатам мечения отнерестившегося омуля. Чаще всего с целью контроля применялись два из указанных способов учета. Методика проведения наблюдений за скатом личинок и определение выживаемости икры на нерестилищах освещены в соответствующих разделах.

В 1963—1966 гг. было проведено мечение (путем прикрепления метки впереди спинного плавника) 6134 омулей на Северном Байкале, в Малом море, р. Верхней Ангаре. В 1963 г. применялись алюминиевые метки в виде кольца, в остальных случаях — пластмассовые, в виде пластинок, укрепленных на капроновой нитке №200/9 и 34/9. Положительные результаты были получены только за 1963 г., тогда как опыты, проводившиеся в другие годы, практически не дали ожидаемых результатов.

За период исследований собраны материалы: по возрастному составу, линейной и весовой характеристике нерестовой популяции — 5692 экз.; по возрастному составу, линейной и весовой характеристике омуля в промысловых уловах — 5784 экз.;

по биологической характеристике личинок омуля — 2325 экз.; по биологической характеристике молоди 1—3-месячного возраста — 550 экз.; по питанию мальков — 150 экз.; на определение плодовитости — 944 экз.; сделаны массовые промеры омуля — 28 573 экз.; взяты пробы грунта скребком на нерестилищах — 97, а также пробы на содержание в воде кислорода и углекислого газа в зимнее время в районе нерестилищ — 20.

Материалы обработаны по общепринятой методике (Правдин, 1966; Плохинский, 1970).

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИИ

Распространение и миграции. Северобайкальское стадо занимает в озере наиболее широкий ареал. Анализ возврата омулей, помеченных в различных районах Байкала, и исследование расового состава в промысловых уловах показали (Мишарин, 1958), что северобайкальский омуль в чистой популяции отлавливается на Северном Байкале, преобладает в Чивыркуйском и Баргузинском заливах и примерно в равном количестве с селенгинским омулем встречается в Малом Море. Южная граница распространения северобайкальского омуля — Селенгинское мелководье.

Общая схема миграций северобайкальского омуля имеет следующий вид. Подростая после ската из реки до трехмесячного возраста молодь в конце августа мигрирует с Ангара-Кичерского мелководья в южном направлении вдоль западного побережья озера. С наступлением осенней гомотермии (в октябре—ноябре) молодь омуля, как и старшие возрастные группы, опускаются до глубины 150—300 м, где вода имеет постоянную температуру. Места зимовки приурочены к придонным слоям заливов (Кожов, 1962). Первый год жизни молодь северобайкальского омуля проводит на Северном Байкале. На втором году она совершает значительные передвижения по Байкалу. По мере выравнивания температуры воды в губах и открытой части озера, а также развития планктона, молодь в летнее время уходит от берегов и широко распространяется по северной части озера, придерживаясь верхних слоев воды. Эта миграция заканчивается в Чивыркуйском и Баргузинском заливах, Малом Море и в районах, прилегающих с севера к Селенгинскому мелководью, которые и служат местами нагула молоди до наступления половой зрелости (Мишарин, 1958). Частично молодь остается в губах Северного Байкала.

В дальнейшем до начала нерестовой миграции омуль 2-, 5-летнего возраста совершает миграции в пределах указанных нагульных ареалов. С наступлением половой зрелости (в июле—августе) начинается нерестовая миграция из районов нагула к местам икрометания — рекам Верхняя Ангара и Кичера.

В конце октября — начале ноября омуль скатывается после нереста в Байкал. По итогам мечения установлено (Мишарин, 1958; Мишарин, Тюменцев, 1965), что часть отнерестившегося омуля остается на зимовку в районах Северного Байкала, а основная часть популяции мигрирует на нагул в Малое Море, Чивыркуйский и Баргузинский заливы и Селенгинское мелководье. Результаты мечения, проведенного нами в 1963 г., подтверждают выводы предыдущих исследователей и вместе с тем позволяют более детально осветить миграции покатного омуля по сезонам года и районам озера. Из помеченных 2250 рыб вторично поймано за период 1963—1966 гг. 233 (10,3%); в 1963 г. — 10 шт.; 1964 г. — 178 шт.; 1965 г. — 42 шт.; 1966 г. — 3 шт. В 1963 г. меченые омули были пойманы в октябре и ноябре в нескольких километрах от устья Кичеры по западному побережью. Из трех меченых омулей, пойманных в 1966 г., два выловлены в марте в Малом Море и один — в июле на Северном Байкале. Существенный интерес представляют материалы по возрасту меток в 1964—1965 гг. (табл. 29).

Приведенные данные позволяют наметить следующую схему миграций отнерестившегося омуля. Скотившийся из нерестовых рек омуль следует вдоль западного побережья и в январе появляется в Малом Море. Если считать, что продолжительность этой миграции не превышает двух месяцев, а пройденное расстояние 300 км, то скорость движения отнерестившихся рыб составит не менее 5—6 км в сутки. В марте большая часть омулей выходит из Малого Моря, причем эта миграция осуществляется по двум направлениям — через Ольхонские Ворота на Селенгинское мелководье и через «большие ворота» в Баргузин-

Т а б л и ц а 29

Вылов меченых омулей, шт.

Месяц	Северный Байкал		Малое Море		Чивыркуйский залив		Баргузинский залив		Селенгинское мелководье		Всего
	1964г.	1965г.	1964г.	1965г.	1964г.	1965г.	1964г.	1965г.	1964г.	1965г.	
Январь	—	—	22	4	—	—	—	—	—	—	26
Февраль	1	—	18	1	—	—	—	—	—	—	20
Март	1	1	1	—	3	—	—	—	1	—	7
Апрель	—	4	2	—	4	—	1	—	—	—	11
Май	—	2	3	—	2	—	—	—	—	—	7
Июнь	79	8	5	2	—	—	5	—	—	—	99
Июль	7	10	7	—	4	—	2	—	—	—	30
Август	1	4	—	—	—	—	1	—	1	—	7
Сентябрь	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	5
Октябрь	2	—	4	—	1	—	—	—	—	—	7
Ноябрь	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Декабрь	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Всего . . | 92 | 33 | 63 | 7 | 14 | — | 7 | 2 | 2 | — | 220

ский и Чивыркуйский заливы. Часть популяции остается для пагула в указанных районах, а другая часть продолжает миграцию вдоль восточного побережья и в июне вновь появляется на северобайкальском мелководье. В конце августа омуль вновь мигрирует вдоль западного побережья до Малого Моря, завершая, таким образом, начатый прошлой осенью цикл. Следовательно, эти миграции имеют циклический характер, в результате которых происходит рассредоточение омуля по богатым кормом мелководным участкам, губам и заливам Байкала.

В связи с тем, что пастбищные участки расположены в различных районах озера, северобайкальское стадо омуля меньше других подвержено влиянию неблагоприятных экологических и других природных факторов в период пагула. В этом заключается одно из преимуществ северобайкальского стада перед другими, позволяющее ему поддерживать естественное воспроизводство на относительно стабильном уровне.

Представляет интерес и тот факт, что при наложении схемы миграционных путей омуля на карту преобладающих течений в отмеченных районах (Кротова, Маньковский, 1969), они полностью совпадают. Это дает основание считать, что направление миграций омуля тесно связано с характером существующих течений. Данный вывод подтверждается и следующим обстоятельством, а именно: следует принять во внимание, что скорость переноса водных масс озера, достигающая 2,6 км в сутки (Верболов, 1970), несомненно, оказывает влияние на направление миграций истощенного после нереста омуля.

Нагульные миграции имеют закономерный характер и обусловлены пищевым фактором, а также термическим и гидрологическим режимом и ветровой деятельностью (Кожов, 1934, 1947, 1954, 1956; Кожов, Плохих, Поповская, 1958; Мишарин, 1937, 1958; Краснощеков, 1955, 1968; и др.).

Питание. В этой работе мы не останавливаемся подробно на характеристике питания омуля в период его нагульных миграций, поскольку этот вопрос является предметом специальных исследований. Отметим только, что спектр питания омуля очень широк и включает более 30—45 видов беспозвоночных и рыб. Однако основной компонент пищи — веслоногие ракообразные — эпишура и циклоп, пелагический вид гаммаруса — макрогектопус и молодь голомянко-бычковых рыб (Потакуев, 1954; Мишарин, 1958; Кожов, 1962; Эггерт, 1969). По данным названных авторов, значение основных пищевых объектов в рационе омуля изменяется в зависимости от состояния кормовой базы, сезона года и возраста. В летне-осенний период в пищевом комке омуля преобладают эпишура и макрогектопус, в осенне-зимний — молодь рыб, макрогектопус и донные амфиподы. С возрастом удельный вес крупных концентрированных видов кормов увеличивается. В рационе омуля младших возрастных групп наибольшее значение имеет зоопланктон, у рыб средних

возрастов — макрогектопус, а у старших — молодь рыб. В отличие от других стад омуля, приспособленных к питанию мелкими планктонными организмами (селенгинское) или крупными пелагическими и бентосными видами кормов (чивыркуйское, посольское), питание северобайкальского омуля носит смешанный характер (Смирнов, 1969; Смирнов, Устюжанина-Гурова, 1969). С учетом обширного ареала, занимаемого стадом, отмеченное обстоятельство играет существенную роль в обеспечении пищей популяции в условиях изменчивой кормовой базы и оказывает положительное влияние на рост, созревание и воспроизводство запасов.

Линейный и весовой рост. Исследования темпа роста методами обратного расчисления показали, что байкальскому омулю свойствен рост на протяжении всего жизненного цикла (Березовский, 1927; Мишарин, 1958; Редкозубов, 1966). При этом выяснилось, что рост у различных стад неодинаков и подвержен значительным колебаниям. В первые два-три года более высоким темпом линейного роста обладает северобайкальский омуль. С наступлением половой зрелости рост его замедляется и уступает росту омулей других стад (Мишарин, 1958). Этим автором установлено также, что различия в темпе роста самцов и самок незначительны. О линейном и весовом росте северобайкальского омуля можно судить по данным табл. 30.

Л. С. Бердичевский (1961, 1969), проанализировав методы расчета годовых приростов рыб, показал, что их линейные и весовые приросты за каждый год следует рассчитывать, исходя из длины и веса особей предельного возраста, поскольку длина и вес последних выражают сумму годовых приростов за весь их жизненный цикл. Применение этого метода привело Л. С. Бердичевского к выводу, что весовой рост рыб с возрастом не уменьшается, как это считалось ранее, а увеличивается до определенного предела, после которого начинает снижаться. Линейный

Т а б л и ц а 30

Линейный и весовой рост Северобайкальского омуля,
Северный Байкал, июль—август 1963 г.

Воз- раст	Длина, см		Вес, г		Про-
	средняя	колебания	средний	колебания	
1+	16,2	14,7—18,2	61	50—86	84
2+	19,3	17,4—23,3	93	65—168	8
3+	24,2	20,0—29,0	189	93—310	27
4+	27,3	21,0—31,3	259	120—400	130
5+	28,8	24,0—35,0	306	177—475	678
6+	30,8	28,0—38,3	330	156—576	807
7+	31,8	28,1—40,0	398	240—655	562
8+	33,1	29,4—40,4	502	280—690	130
9+	36,2	30,8—42,0	590	310—900	17
10+	38,0	—	750	—	1

Среднегодовой прирост омуля

Зрелость	Длина		Вес		Проба
	см	%	г	%	
Неполовозрелый (1+—4+).	3,7	9,7	66	8,8	239
Половозрелый (5+—10+)	1,9	5,0	82	10,9	2205

рост подчиняется общей закономерности — интенсивность его с возрастом убывает. Правильность этих выводов подтвердил Б. К. Москаленко (1971), показав, что наибольшего весового прироста сиговые достигают после наступления половой зрелости. Аналогичная картина выявляется при анализе роста северобайкальского омуля. Приняв за основу данные табл. 29, получим темп роста омуля до массового созревания и после него (табл. 31).

Отсюда следует, что северобайкальский омуль до начала массового созревания (возраст от 1+ до 4+) в среднем за год увеличивается в длину на 3,7 см и на 66 г в весе. После наступления половой зрелости (возраст от 5+ до 10+) среднегодовой прирост в длину снижается до 1,9 см, в то время как прирост в весе увеличивается до 82 г в год. В этом возрасте сиговые достигают высшей товарной и пищевой ценности за счет увеличения жирности и калорийности.

Характер весового роста омуля показывает, что промысловое использование его запасов должно базироваться на старшевозрастных половозрелых группах, что будет способствовать получению максимальной продукции от промыслового стада. Сохранение неполовозрелой молодежи от вылова пополнит воспроизводящую часть стада.

СТРУКТУРА НЕРЕСТОВОГО СТАДА

Половое созревание. Линейные размеры и вес омуля показывают, что рост особей в пределах одного поколения идет неравномерно. Колебания длины и веса рыб настолько значительны, что заходят за пределы размеров соседних возрастных групп. Неравномерность роста — одна из причин растянутости полового созревания поколения. Анализ половой зрелости разновозрастных групп омулей показал, что в возрасте 2+ гонады рыб находятся в ювенальной стадии (табл. 32). На четвертом году жизни (3+) половые железы значительной части рыб (38%) переходят во II стадию развития. В возрасте 4+ почти все рыбы, за исключением небольшого числа (1,8%), имеют II стадию развития гонад. У 6-годовалых (5+) не обнаружено особей с гонадами в ювенальной стадии развития.

Возрастная зависимость половозрелости омуля, Северный Байкал, август—сентябрь 1963 г., %

Возраст	Проба	Стадия				
		I	II	II—III	III	IV
1+	70	100,0	—	—	—	—
2+	17	100,0	—	—	—	—
3+	95	62,0	38,0	—	—	—
4+	220	1,8	82,2	10,9	2,3	2,8
5+	479	—	40,3	20,2	14,8	24,7
6+	462	—	21,9	21,2	20,1	36,8
7+	277	—	14,1	8,7	27,0	50,2
8+	72	—	4,2	9,7	20,8	65,3
9+	15	—	26,7	20,0	13,2	40,1
10+	1	—	—	—	—	100

Как следует из данных табл. 32, переход из стадии покоя (II) во II—III стадию, свидетельствующий о начале преднерестового созревания северобайкальского омуля, происходит в возрасте 4+. Среди половозрелых особей этого возраста преобладают самцы (72%). Средние размеры созревающих рыб составляют 27,7 см при весе 263 г. — у самцов и 28,0 см и 284 г — у самок. Отдельные особи этой возрастной группы начинают созревать при достижении ими длины 26 и даже 25 см и веса соответственно 230—209 г. С началом вегетационного периода вес яичников самок увеличивается с 1,7 до 4,3 г, а по отношению к весу тела с 0,6 до 1,4% (табл. 33).

Длительность II стадии у созревающих в данном году самок составляет 1,5—2 месяца (июнь — июль), после чего гонады вступают в III стадию развития. Вес их достигает в среднем 13,6 г, коэффициент зрелости — 3,8%, что характеризует начало интенсивного роста овоцитов. Продолжительность III стадии 1—1,5 месяца (вторая половина июля — вторая поло-

Т а б л и ц а 33

Вес (г) гонад и коэффициент (%) половой зрелости самок омуля, Северный Байкал, август—сентябрь 1963 г.

Стадия	г	%	Характеристика материала			
			возраст	вес, г	длина, см	проба
I	0,3 (0,1—1,5)	0,2 (0,1—0,5)	1+—4+	88—303	147—285	150
II	1,7 (0,2—5,0)	0,6 (0,2—1,0)	4+—9+	103—688	200—380	608
II—III	4,3 (1,6—17,7)	1,4 (0,8—2,7)	4+—9+	195—710	261—407	271
III	13,6 (5,8—27,6)	3,8 (2,4—6,2)	4+—9+	210—650	265—380	262
III—IV	31,1 (13,0—85,0)	7,6 (4,5—11,6)	4+—9+	215—900	271—420	218
IV	65,6 (37,3—160,4)	16,0 (10,3—23,6)	4+—9+	240—946	270—419	266

вина августа). В конце августа — начале сентября вес яичника половозрелых самок увеличивается до 65 г, а коэффициент зрелости — до 16%, что свидетельствует о вступлении гонад в преднерестовую IV стадию развития. Продолжительность ее связана с температурой воды в период нерестового хода по реке. Охлаждение воды до 2—3° и ниже приводит к завершению развития икры (V стадия) и нересту омуля, который происходит во второй и третьей декадах октября. После нереста яичник переходит в VI—II стадию развития. Анализ половых желез отнерестившихся омулей, пойманных в декабре, показал, что продолжительность VI—II стадии не превышает 1—1,5 месяца, после чего гонады переходят во II стадию развития. Вес яичников и коэффициент зрелости отнерестившихся самок, перешедших во II стадию развития, выше, чем у неполовозрелых особей той же стадии развития, и составляет в среднем соответственно 3,06 (0,7—8,0) и 1,05 (0,4—2,5)%. Аналогичный цикл развития гонад свойствен и половозрелым самцам омуля.

Данные табл. 32 свидетельствуют о наличии в старших возрастных группах рыб, имеющих II и III стадии развития гонад. Размер и вес таких особей значительно больше, чем впервые созревающих рыб. Следовательно, эта часть популяции представлена половозрелыми, но пропускающими в данном году нерест, т. е. происходит нарушение годового цикла развития половых желез, что приводит к неежегодному нересту. Это явление отмечено не только у байкальского омуля (Мишарин, 1942а, 1942б, 1953, 1958), но и у большинства сиговых рыб (Вовк, 1948; Москаленко, 1955, 1958; Решетников, 1966, 1967; Скрябин, 1969; Kennedy, 1953, Cuerrier, Schultz, 1957; Gerlach, 1950).

Во время нерестовой миграции и нереста омуль расходует запасы накопленных жировых ресурсов и скатывается в истощенном состоянии. По данным Е. А. Корякова (1959) и др., процент содержания жира у преднерестового северобайкальского омуля составляет 6—9, а у отнерестившегося — только 3—4. В условиях Восточной Сибири период интенсивного откорма рыб короткий: 3—3,5 месяца. За это время отнерестившийся омуль восстанавливает израсходованные ресурсы и накапливает жир, который у сиговых сосредоточивается в основном в мышцах и кишечнике (Решетников, 1969). Гонады этих рыб на протяжении вегетационного периода остаются во II стадии зрелости, и только перед зимовкой или к весне следующего года (в зависимости от определенного уровня накопленных жировых запасов) наступает II—III стадия их развития. С этого времени энергетические запасы расходуются на рост и созревание половых желез, и в следующий нерестовый сезон рыбы идут на нерест.

Следовательно, после нереста процесс развития гонад от II к II—III стадии длится 9—15 месяцев, что свидетельствует

о двухлетнем цикле созревания половых продуктов омуля.

Пропуск нерестового сезона подтверждается также и результатами мечения 2250 омулей, отнерестившихся в 1963 г. в Верхней Ангаре. При вторичной поимке этих рыб в преднерестовый сезон 1964 г. не обнаружено особей с созревшими половыми продуктами. Средний вес яичников самок в июне составлял 2,1 г (1,6—3,1) при коэффициенте зрелости около 1 %, что соответствует II стадии развития гонад. Исключение — меченый самец, пойманный в сентябре 1964 г. в 12 км от устья Кичеры. По утверждению бывшего районного инспектора И. Л. Волгжанина, семенники этой рыбы находились в IV стадии развития. Насколько точно определена стадия зрелости омуля — нам судить трудно, поскольку мы не располагали для анализа самой рыбой, однако, учитывая опытность автора сообщения, данный факт следует принять во внимание. В октябре 1965 г. было поймано 4 меченых омуля, из них у самца и самки, пойманных в Верхней Ангаре, были готовые к вымету половые продукты, а у двух других рыб (также самца и самки), пойманных в предустьевом районе, была посленерестовая (VI—II) стадия.

Интересно отметить следующий факт: 22 июля 1966 г. вблизи устья р. Кичеры поймана меченая самка омуля высокой упитанности, вес яичника которой был равен 22,9 г, а коэффициент зрелости — 5,3 %. Это говорит о том, что гонады самки находились в III—IV стадии развития, и о ее готовности к нересту в этом году. Следовательно, данная самка пропустила два нерестовых сезона. Таким образом, результаты мечения отнерестившегося омуля свидетельствуют о двухлетней периодичности полового созревания у большей части популяции и, вероятно, о трехлетней — у незначительного числа рыб.

Вместе с тем некоторые факты позволяют сделать предположение о возможности ежегодного нереста небольшой части стада в возрасте 5+ и 6+. По величине коэффициента зрелос-

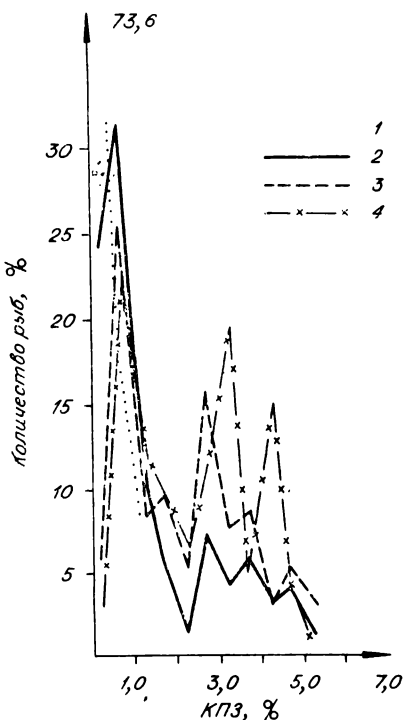


Рис. 12. Коэффициенты зрелости самок омуля в июле (северный Байкал, 1963).

1 — 4+; 2 — 5+; 3 — 6+; 4 — 7+.

ти омулей, отловленных в июле 1963 г. на Северном Байкале, нетрудно отличить рыб неполовозрелых от нерестующих в данном году или половозрелых, но пропускающих нерест в этом году. Анализ частоты встречаемости разновозрастных самок омуля с неодинаковым коэффициентом зрелости позволил выявить следующую картину (рис. 12). Многочисленную группу рыб в возрасте 4+ представляют неполовозрелые особи (73,6%), коэффициент зрелости которых равен 0,5—0,7. Самки этой возрастной группы с коэффициентами 1,0—2,0 представляли рыб, которые пошли на нерест в 1964 г. Несложно объяснить и картину распределения коэффициентов зрелости у рыб в возрасте 7+. Первый пик характеризует рыб со II стадией развития гонад и коэффициентами 0,7—1,2. Половое созревание их завершилось осенью следующего года. Самки с коэффициентами 1,2—2,2 представляли рыб, отнерестившихся в 1962 г., и они не участвовали в нересте этого года. Второй пик относится к рыбам с коэффициентом зрелости, равным в среднем 3,3, они вышли на нерест в 1963 г. Крайний правый пик характеризует самок с коэффициентами 3,8—5,3, которые нерестовали в 1961 г. и должны были повторно нереститься в 1963 г.

Более сложный характер имеет распределение коэффициентов зрелости у омулей в возрасте 5+ и 6+. Первый пик, как и у рыбы в возрасте 4+ и 7+, характеризует неполовозрелых особей с коэффициентами зрелости меньше 1. Самки, имевшие показатель зрелости 1,2—2,2, вышли на нерест в 1964 г. Два следующих пика, относящиеся к рыбам с коэффициентами 2,2—4,2, свидетельствуют о созревании самок и об их участии в нересте в 1963 г. Что касается крайнего пика, то он характеризует самок с коэффициентами 4,3—5,3, которые, вероятно, нерестились в 1962 г. и повторно в 1963 г., т. е. пропуска нерестового сезона у них, по-видимому, не было.

Основанием для данного предположения послужил анализ состояния упитанности рыб. Известно, что между степенью жиропакости и созреванием сигов существует четкая связь. Так, в пределах одной возрастной группы половое созревание наступает раньше у особей, имеющих более высокую упитанность и больший жировой запас (Решетников, 1969; Шульман и др., 1970). Энергетические затраты, связанные с нерестовым ходом и нерестом, очевидно, одинаковы у омулей с разной степенью упитанности. Вследствие этого после нереста небольшая часть популяции имеет некоторый жировой запас по сравнению с основной массой отнерестившихся рыб. Поэтому при благоприятных условиях нагула на следующий после нереста год эта часть стада в сравнительно короткое время полностью восстанавливает израсходованные ресурсы. При достижении определенного уровня жировых запасов дальнейшее поступление энергии идет на качественный и количественный рост половых желез. Продолжительность прохождения II стадии развития

Коэффициент упитанности по Фультону для нерестовых самок
северобайкальского омуля

	1962 г.	1963 г.	1964 г.	1965	1966 г.	1967 г.	1968 г.
Среднее	1,43	1,28	1,29	1,24	1,26	1,25	1,24
Проба .	50	50	50	50	50	50	50

гонад у таких рыб значительно сокращается, и переход от II посленерестовой стадии к II—III происходит за 4—5 мес, после чего половой цикл протекает по схеме, свойственной созревающим в этом году рыбам, и осенью завершается нерестом.

Для подтверждения предположения о ежегодном нересте у небольшой части стада приведем материалы по упитанности нерестовых самок омулей (табл. 34), выраженной коэффициентом по Фультону (Fulton, 1902).

Наибольшей упитанностью отличались самки в нерестовой популяции 1962 г. В остальные годы коэффициент Фультона колебался в незначительных пределах, близких к среднему показателю (1,27). Следовательно, согласно изложенным выше соображениям, реальную возможность для нереста на следующий год имели особи из нерестовой популяции 1962 г. Это подтверждается анализом отнерестившихся в 1962 г. омулей, пойманных в период весеннего привала в апреле 1963 г. в Тыйской губе Северного Байкала. Из 23 самок 6- (5+) и 7-летнего (6+) возраста, содержащихся в пробе ($n=70$), у троих была II—III стадия развития половых желез и коэффициент зрелости 1,7. Упитанность этих самок (по Фультону) равнялась 1,11. У остальных 20 самок была II стадия развития гонад и коэффициент зрелости в среднем составлял 0,8. Упитанность их была значительно ниже — 0,92.

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что основная часть рыб использует предстоящий период нагула прежде всего для восстановления энергетических ресурсов и накопления жировых запасов, что позволит им завершить половой цикл не ранее следующего года. У отмеченных трех самок нарушение полового цикла, вероятно, не произошло, и они могли нерестоваться повторно в 1963 г. Необходимым фактором для созревания половых продуктов этих рыб, безусловно, должны были быть благоприятные кормовые и, очевидно, гидрометеорологические условия нагула в вегетационный период 1963 г. Установлено, что интенсивность жиронакопления и уровень жировых запасов у рыб характеризуют условия откорма и обеспеченность рыб пищей (Карзинкин, 1952; Ивлев, 1955; Боруцкий, 1961;

Возрастная и линейно-весовая характеристика нерестовых популяций

Воз- раст	1962 г.				1963 г.				1964 г.				1965 г.			
		дли- на, см	вс, г	проба	%	дли- на, см	вс, г	проба	%	дли- на, см	вс, г	проба	%	дли- на, см	вс, г	проба
4+	3,2	28,7	309	17	0,9	28,8	283	5	3,0	28,3	290	19	5,0	27,9	279	53
5+	21,4	29,6	336	112	42,9	29,1	310	239	49,4	29,5	314	308	46,5	29,1	314	491
6+	51,9	30,7	375	272	33,8	30,7	352	188	32,7	30,7	354	204	37,2	30,2	345	392
7+	20,8	32,1	438	109	17,8	31,6	399	99	10,6	32,2	408	66	8,8	31,9	409	93
8+	1,7	34,3	540	9	4,1	33,2	474	23	3,4	33,5	500	21	1,6	34,6	570	17
9+	0,6	38,7	933	3	0,5	34,6	552	3	0,5	36,0	571	3	0,2	37,5	725	2
10+	0,2	40,0	1030	1	—	—	—	—	0,2	40,0	946	1	0,5	38,2	800	5
11+	0,2	39,0	860	1	—	—	—	—	0,2	43,0	1146	1	0,2	42,0	1072	2
12+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13+	100	3	390	524	100	30,3	346	557	100	30,4	345	623	100	30,0	340	1035

Шульман, 1963). В нашем случае, для оценки условий нагула омуля в тот или иной год может служить количество жира на кишечнике преднерестовых рыб, определяемое по шкале Иорта (табл. 36).

Из данных табл. 36 следует, что большая часть рыб из нерестовых косяков характеризуется либо отсутствием, либо содержанием незначительного количества жира на кишечнике (баллы 0 и 1). Из этой таблицы видно, что условия нагула половозрелых рыб в 1963 г. в сравнении с другими были наиболее благоприятными, о чем свидетельствует наличие в нерестовом стаде около 30% рыб, имеющих высокую степень жирности (баллы 3 и 2).

Таким образом, можно полагать, что высокая упитанность производителей омуля в 1962 г. и благоприятные условия нагула в следующем году обусловили для части рыб возможность повторного нереста в 1963 г. Удельный вес этих особей в нерестовой популяции 1963 г. составил: у 6-летних (5+) — 7,3%, у 7-летних (6+) — 10,4%.

По всей вероятности, однолетняя и трехлетняя периодичность нереста — явление незакономерное, носящее лишь адаптивный характер, и зависит оно от изменений условий существования, а возможно, и численности стада. На это указывает тот факт, что в нерестовой популяции 1964 г. не было омулей, помеченных после нереста 1963 г. Это можно объяснить неудовлетворительными условиями нагула в 1964 г., следствием чего явились низкий уровень жирности рыб и пропуск ими нерестового сезона.

Характеристика нерестовой популяции. Северобайкальское стадо по сравнению с другими стадами байкальского омуля характеризуется наиболее ранним половым созреванием. Так, массовое наступление половой зрелости у селенгинского

северобайкальского стада омуля, реки Верхняя Ангара, Кичера

1966 г.				1967 г.				1968 г.				В среднем за 1962—1968 г.			
	дли- на, см	вес, г	про- ба		дли- на, см	вес, г	про- ба	%	дли- на, см	вес, г	про- ба		дли- на, см	вес, г	про- ба
10,4	27,5	260	92	8,5	27,6	255	88	4,8	27,8	261	49	5,7	27,8	265	323
48,1	29,2	295	427	59,2	28,9	294	613	49,5	29,2	297	500	47,2	29,2	304	2690
33,9	30,4	334	301	25,5	30,2	333	265	34,8	30,5	338	351	34,7	30,4	346	1973
6,0	31,6	389	53	4,6	32,0	401	47	8,6	32,1	408	87	9,7	31,9	410	554
1,1	34,3	481	10	1,6	35,4	547	16	1,6	34,6	557	16	2,0	34,2	522	112
0,2	37,5	673	2	0,4	38,7	795	4	0,6	35,7	588	6	0,4	36,8	681	23
0,1	35,0	589	1	—	—	—	—	—	—	—	—	0,15	38,2	826	8
0,1	40,0	878	1	—	—	—	—	—	—	—	—	0,09	41,2	1006	5
—	—	—	—	0,2	43,5	1345	2	—	—	—	—	0,03	43,5	1345	2
0,1	43,0	1155	1	—	—	—	—	0,1	41,0	1000	1	0,03	42,0	1028	2
100	29,7	315	888	100	29,4	313	1035	100	30,0	326	1010	100	30,0	334	5692

омуля отмечено на седьмом-восьмом году жизни, у посольского и чивыркуйского — на девятом-одиннадцатом (Мишарин, 1958). Впервые созревающие особи северобайкальского омуля встречаются на пятом году жизни, массовая половозрелость наступает на шестом и седьмом году, при достижении рыбами 29—32 см длины.

Возрастная и линейно-весовая структура нерестовых популяций представлена в табл. 35.

Как следует из данных этой таблицы, нерестовая популяция северобайкальского омуля состоит, как правило, из 6 возрастных групп (от 4+ до 9+). В отдельные годы число их достигало 7—9 за счет появления в нерестовом стаде особей 11-, 13-летнего возраста.

Главную роль в воспроизводстве запасов стада играют производители двух возрастных групп — 5+ и 6+, удельный вес которых в нерестовом стаде составляет по численности 70—85%.

Многовозрастная структура нерестового стада омуля складывается за счет растянутости полового созревания рыб одного поколения, вызванной неравномерностью их роста. (Васнецов, 1934, 1953; Дрягин, 1934; Монастырский, 1940; и др.).

Созревание рыб в пределах вида наступает при достижении ими опреде-

Т а б л и ц а 36

Степень жирности производителей омуля, %

Год	Балл				Проба
	0	1	2	3	
1962	64,2	28,7	5,8	1,3	221
1963	39,4	32,0	18,3	10,3	213
1964	63,1	31,4	5,0	0,5	616
1965	56,5	27,5	13,1	2,9	483
1966	73,9	11,3	8,4	6,4	888
1967	59,2	26,5	10,5	3,8	1035
1968	54,3	31,5	11,1	3,1	1010

Размерно-возрастной состав самок и самцов омуля в нерестовых

Возраст	Распределение по										
	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
<i>Сам</i>											
4+	1,7	5,2	25,8	36,2	24,2	6,9	—	—	—	—	—
5+	—	0,5	5,5	18,7	33,9	29,2	8,9	3,1	0,2	—	—
6+	—	0,2	0,2	4,4	12,1	27,3	29,4	19,8	5,9	0,7	—
7+	—	—	—	0,6	1,8	11,6	19,5	29,2	18,9	10,4	3,1
8+	—	—	—	—	—	—	—	5,9	26,5	14,7	29,5
9+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	37,5
10+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	33,3
11+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Проба	1	7	46	143	252	295	200	147	65	25	19
%	0,1	0,6	3,8	11,7	20,6	25,0	16,3	12,0	5,3	2,0	1,5
<i>Сам</i>											
4+	1,3	9,4	28,2	40,3	17,5	3,4	—	—	—	—	—
5+	—	0,8	6,7	19,7	37,0	27,6	6,9	0,9	0,4	—	—
6+	—	—	0,3	3,4	15,2	31,2	31,0	15,5	2,8	0,6	—
7+	—	—	—	—	5,3	21,9	26,9	22,4	15,5	3,2	2,7
8+	—	—	—	—	2,6	5,1	10,3	12,8	15,4	28,1	20,5
9+	—	—	—	—	—	—	—	14,3	—	—	14,3
10+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100
11+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Проба	2	23	116	297	544	565	346	167	59	21	15
%	0,1	1,1	5,4	13,7	25,1	26,1	15,9	7,7	2,7	1,0	0,7

ленных размеров. Возраст, при котором рыбы достигают этих размеров, находится в зависимости от скорости их роста, регулируемой, в свою очередь, пищевым фактором. Данная закономерность проявляется у многих видов рыб (Лапин, Юровицкий, 1959; Alm, 1959), в том числе и у разных биологических популяций сига (Решетников, 1966).

Анализ размерно-возрастного состава нерестового омуля показывает, что размеры этих рыб значительно различаются в пределах одной возрастной группы (табл. 37). Модальная группа рыб, объединяющая впервые созревающих особей в возрасте 4+, имеет размеры 27—28 см. В нерестовых популяциях северобайкальского омуля такие размеры отмечены у самцов в возрасте от 4+ до 6+, у самок — в возрасте от 4+ до 7+. Следовательно, можно считать, что в среднем половое созревание рыб в пределах одного поколения растягивается у самцов на 3, а у самок — на 4 года.

популяциях, 1962—1968 гг., р. Верхняя Ангара

размерным классам,

36	37	38	39	40	41	42	43	Удельный вес возраст- ной груп- пы, %	Средняя длина, см	Средний вес, г	Проба
—	—	—	—	—	—	—	—	4,7	28,0	284	58
—	—	—	—	—	—	—	—	44,8	29,3	315	549
—	—	—	—	—	—	—	—	33,2	30,7	372	407
3,7	—	1,2	—	—	—	—	—	13,4	32,2	448	164
17,6	2,9	—	2,9	—	—	—	—	2,8	34,5	549	34
—	12,5	12,5	12,5	—	—	12,5	12,5	0,6	38,0	802	8
—	33,4	—	—	33,3	—	—	—	0,2	37,3	722	3
—	—	—	33,4	33,3	—	—	33,3	0,2	40,6	961	3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	100	0,1	43,0	1155	1
12	3	3	3	2	—	1	3	—	—	—	1227
0,8	0,2	0,2	0,2	0,2	—	0,1	0,3	100	—	—	—

цы

—	—	—	—	—	—	—	—	6,9	27,7	263	149
—	—	—	—	—	—	—	—	50,0	29,1	297	1081
—	—	—	—	—	—	—	—	32,3	30,5	339	702
2,1	—	—	—	—	—	—	—	8,6	31,5	395	187
—	2,6	—	2,6	—	—	—	—	1,8	33,4	415	39
14,3	28,5	14,3	—	14,3	—	—	—	0,3	36,4	546	7
—	—	—	—	—	—	—	—	0,05	35,0	589	1
—	—	—	—	100	—	—	—	0,05	40,0	875	1
5	3	1	1	2	—	—	—	—	—	—	2167
0,2	0,1	0,05	0,05	0,1	—	—	—	100	—	—	—

Разница в сроках созревания самок и самцов омуля объясняется более ранним наступлением половой зрелости у последних. Вследствие этого генеративная способность самцов менее продолжительна во времени, и они раньше выбывают из нерестового стада, чем самки. Об этом свидетельствует размерная структура (рис. 13) и половое соотношение в возрастных группах нерестового стада (табл. 38).

Очевидно, что самцы северобайкальского омуля принимают участие в воспроизводстве до 11-летнего возраста, а самки — до 13-, 14-летнего. Жизненный цикл самцов, по всей вероятности, не превышает 12 лет, а самок — 14—15 лет. С учетом двухлетней периодичности нереста у большей части рыб можно полагать, что в течение жизни омули северобайкальского стада выходят на нерест не более 3 раз.

Различие во времени полового созревания самок и самцов отражается и на соотношении их в нерестовом стаде. Как показывают данные табл. 39, среди младших возрастов самок и сам-

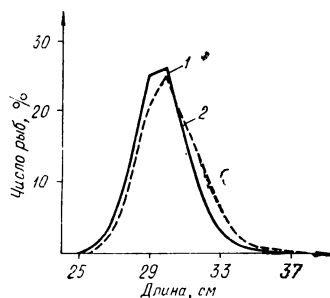


Рис. 13. Размерный состав производителей северобайкальского омуля (1962—1968 гг., Верхняя Ангара).

1 — самцы; 2 — самки

цов оно составляет 1:3 (возрастная группа 4+) и 1:2 (возрастные группы 5+ и 6+). У 8-леток это соотношение близко 1:1, а начиная с 10-летнего возраста в нерестовой популяции преобладают самки. В целом же для нерестового стада свойственно большее в два раза количество самцов, чем самок, это является, вероятно, оптимальным соотношением полов для обеспечения высокого процента оплодотворения икры.

Пополнение и остаток. Анализ размерного состава нерестового стада омуля показывает, что в средних

и особенно в старших возрастных группах встречаются рыбы, размеры которых значительно превышают размеры впервые созревающих омулей (см. табл. 37). Часть таких рыб (помимо особей с запаздывающим созреванием), несомненно, можно отнести к нерестующим не в первый раз, т. е. представляющих, по классификации Г. М. Монастырского (1949), остаток нерестовой популяции.

Установить повторность нереста средствами обычного биологического анализа вряд ли возможно. Приближенное решение этой задачи может быть достигнуто, на наш взгляд, с помощью анализа среднего линейного прироста между возрастными классами нерестового стада. Понятно, что размеры повторно нерестующих рыб оказывают влияние на среднюю длину производителей данной возрастной группы в сторону ее увеличения. Это влияние будет тем значительней, чем больше среди одновозрастных рыб повторно нерестующих особей.

Как показывают данные табл. 37, разница в средней длине рыб между возрастными классами от 4+ до 7+ относительно

Т а б л и ц а 38

Половое соотношение в нерестовых популяциях омуля, 1962—1968 гг., %

Возраст	Самки		Самцы		Проба
	среднее	колебания	среднее	колебания	
4+	26,0	0,0—49,0	74,0	51,0—100,0	323
5+	33,0	12,5—43,0	67,0	57,0—87,5	2690
6+	38,5	22,4—56,5	61,5	43,5—77,6	1975
7+	48,2	40,7—71,7	51,8	28,3—59,3	552
8+	57,5	33,3—75,0	42,5	25,0—66,7	112
9+	62,5	0,0—100,0	37,5	0,0—100,0	24
10+	75,0	50,0—100,0	25,0	0,0—50,0	8
11+	100,0	—	—	—	5
12+	100,0	—	—	—	2
13+	100,0	—	—	—	1
4+—13+	36,7	—	63,3	—	5692

Соотношение пополнения (1) и остатка (2) по возрастным группам в нерестовых популяциях северобайкальского омуля, реки Верхняя Ангара и Кичера, 1962—1968 гг., %

Возраст	1		2		Проба
	среднее	колебания	среднее	колебания	
4+	100,0	—	—	—	323
5+	98,1	94,5—99,2	1,9	0,8—5,5	2690
6+	81,3	73,0—86,7	18,7	13,3—27,0	1973
7+	39,3	29,8—54,6	60,7	45,4—70,2	554
8+	5,4	0,0—17,5	94,6	82,5—100,0	112
9+	—	—	100,0	—	23
10+	—	—	100,0	—	8
11+	—	—	100,0	—	5
12+	—	—	100,0	—	2
13+	—	—	100,0	—	2

стабильна и составляет в среднем 1,3 см у самцов и 1,4 см — у самок. Очевидно, что средняя длина 5- и 6-летних (от 4+ до 5+) рыб отражает темп годового линейного прироста впервые созревающих особей. Величина этого прироста у 7-летних рыб (6+) находится в тех же пределах, что объясняется существенным преобладанием в этой возрастной группе впервые созревающих омулей. Однако разница в величине линейного прироста рыб между следующими возрастными группами (7+ и 8+) гораздо больше, чем в предыдущих, и составляет 1,9 см у самцов и 2,3 см — у самок. Очевидно, что увеличение средней длины у рыб указанного возраста обусловлено наличием значительного числа особей, крупные размеры которых позволяют охарактеризовать их как нерестующих не в первый раз, т. е. существенное влияние размеров таких рыб на среднюю длину возрастной группы начинает проявляться у омуля с 8-летнего возраста (7+). Поскольку средняя длина самцов и самок этой возрастной группы колеблется около 32 см, то можно считать, что указанная цифра — ориентировочная граница между рыбами первого и повторного нереста. Левая часть размерного ряда, включая рыб длиной 31 см, будет представлять пополнение в нерестовом стаде, а правая часть, начиная с рыб длиной 32 см, — остаток. Имея размерно-возрастную структуру нерестовых популяций, получим соотношение пополнения и остатка по каждой возрастной группе (см. табл. 39).

Как следует из данных табл. 39, небольшое количество рыб (1,9%) 6-летнего возраста повторно участвовало в нересте, что согласуется с нашим предположением о возможности ежегодного нереста у части популяции. Рыбы 8-летнего возраста представлены в основном повторно нерестующими (60,7%), хотя удельный вес впервые созревающих особей остается все-таки

Соотношение пополнения (1) и остатка (2) в нерестовых популяциях омуля, %

Структура нерестового стада	1962 г.	1963 г.	1964 г.	1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.	Среднее
1	69,1	80,8	79,1	85,8	88,3	91,5	85,8	84,5
2	30,9	19,2	20,8	14,2	11,7	9,5	14,2	15,5
Проба	524	557	623	1055	888	1035	1010	5692

высоким (39,3%). Начиная с возраста 9+ нерестовое стадо полностью состоит из повторно или неоднократно нерестующих омулей. Изменение величины пополнения и остатка в целом для нерестовых популяций за разные годы представлено в табл. 40.

Данные табл. 40 показывают, что основную часть нерестового стада северобайкальского омуля составляют рыбы, нерестующие в первый раз. По численности они в 2—10 раз превышают рыб, созревающих второй или третий раз. В среднем для нерестовой популяции омуля соотношение пополнения и остатка, вероятно, близко 5:1. Изменение этого соотношения в ту или иную сторону связано с численностью нерестового стада. В годы с малочисленным пополнением воспроизводящей части популяции (1962—1964 гг.) удельный вес повторно нерестующих рыб значительно возрастает, рыбы старших возрастных групп в это время оказывают весьма положительное влияние на уровень естественного воспроизводства запасов стада в последующие годы. Это влияние проявляется с увеличением фонда икры за счет большей индивидуальной плодовитости старшевозрастных рыб, яйца которых, кроме того, обладают большим, чем у впервые созревающих рыб, запасом желтка и более высокой способ-

Абсолютная плодовитость самок северобайкальского

Возраст	1962 г.			1963 г.			1964 г.			1965 г.		
	средняя	колебания	проба	средняя	колебания	проба	средняя	колебания	проба	средняя	колебания	проба
4+	—	—	—	—	—	—	7,8	6,3—9,8	4	—	—	—
5+	9,3	8,7—9,8	3	8,9	5,1—13,6	14	8,1	5,1—12,6	80	6,8	5,9—12,2	4
6+	10,8	6,2—15,0	25	8,4	5,5—13,8	20	9,9	5,1—19,4	56	8,2	6,1—10,0	27
7+	13,9	10,4—25,7	9	10,4	4,2—21,9	24	11,4	6,8—17,0	19	9,7	6,1—12,9	18
8+	—	—	—	15,5	12,8—21,8	4	14,2	11,0—16,4	5	—	—	—
9+	—	—	—	14,5	—	1	—	—	—	—	—	—
10+	—	—	—	—	—	—	12,3	—	1	—	—	—
11+	—	—	—	—	—	—	40,3	—	1	—	—	—
12+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4+—13+	11,4	6,2—25,7	37	10,0	4,2—21,9	63	9,5	5,1—40,3	166	8,0	5,9—12,9	49

ностью к выживанию в неблагоприятных условиях инкубации (Коровина, 1961; Чепракова, 1965). Иначе говоря, значение повторно нерестующих омулей сводится к поддержанию стабильного уровня воспроизводства, особенно в годы с малочисленным пополнением. При разработке основ рационального использования запасов стада необходимо учитывать данное свойство популяции и содействовать охране от вылова отнерестившихся рыб.

Плодовитость. Один из важных признаков, характеризующих воспроизводительную способность популяции,— плодовитость. Абсолютная плодовитость самок северобайкальского омуля, ее изменения в пределах возрастных групп и колебания по годам показаны в табл. 41.

Изменение плодовитости омуля подчиняется общей закономерности, а именно: увеличение ее связано с ростом и возрастом рыб. Наименьшую индивидуальную плодовитость имеют самки 5-летнего возраста— порядка 7 тыс. икринок. Плодовитость преобладающих в нерестовом стаде самок 6- и 7-летнего возраста в среднем по годам составляет соответственно 8,4 и 10 тыс. икринок. При этом плодовитость последней возрастной группы (6+) отражает среднюю популяционную плодовитость стада. Самки самых старших возрастов (от 11+ до 13+) обладают наивысшей плодовитостью—более 30 тыс. икринок. Максимальное количество икры (40,3 тыс. шт.) отмечено у самки 12-летнего возраста.

Плодовитость рыб приспосабливается к изменениям условий существования и прежде всего к состоянию кормовой базы (Никольский, 1950, 1953; Иогансен, 1950, 1955; Лапин, Юровицкий, 1959; Анохина, 1962). Как показал К. И. Мишарин (1937, 1953) на примере посольского стада омуля, плодовитость зависит в значительной степени от упитанности рыб и, следо-

Таблица 41

омуля по возрастным группам, тыс. икринок

1966 г.			1967 г.			1968 г.			В среднем за 1962—1968 гг.		
сред- няя	колеба- ния	проба	сред- няя	колеба- ния	проба	сред- няя	колеба- ния	проба	сред- няя	колеба- ния	проба
7,2	4,4—9,8	7	7,1	5,5—8,8	14	6,9	5,2—8,7	19	7,1	4,4—9,8	44
9,0	3,6—15,3	87	8,3	4,9—14,1	109	8,2	5,3—14,1	74	8,4	3,6—15,3	371
10,1	4,1—16,1	84	9,6	5,3—19,7	59	10,7	6,1—17,5	68	10,0	4,1—19,7	339
12,7	6,6—22,6	21	11,7	4,1—17,2	19	12,8	8,5—21,5	30	11,9	4,1—25,7	140
14,4	20,0—10,0	5	17,5	11,7—21,5	9	15,6	9,5—20,2	12	15,7	10,0—21,8	35
20,5	13,3—27,7	2	30,8	20,7—40,8	2	15,6	13,2—20,4	5	19,5	13,2—40,8	10
—	—	—	—	—	—	—	—	—	12,3	—	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	40,3	—	1
—	—	—	30,6	—	1	—	—	—	30,6	—	1
39,5	—	1	—	—	—	26,6	—	1	33,0	26,6—39,5	2
10,6	3,6—39,5	207	9,6	4,1—40,8	213	10,2	5,2—26,6	209	10,0	3,6—40,8	944

вательно, от условий питания в преднерестовый период. Анализ плодовитости северобайкальского омуля и состояния его кормовой базы еще раз подтверждает правильность этого вывода. Данные табл. 41 показывают, что за наблюдаемые годы колебания средней плодовитости омуля по возрастам незначительны. Исключение составляет 1965 год, когда плодовитость самок была существенно ниже средней многолетней. Снижение ее можно объяснить плохими условиями нагула вследствие низкой биомассы зоопланктона в этом году. Известно, что интенсивное питание омуля возможно при концентрациях планктона 30—35 тыс. экз/м³ (Потакуев, 1954) при биомассе 10—15 г/м² (Кожов, 1964). По материалам Э. Л. Афанасьевой (1969), 1965 год отличался от предыдущих лет меньшей биомассой зоопланктона. Необходимая для интенсивного питания омуля концентрация зоопланктона наблюдалась в основных районах нагула (в средней и северной частях озера) только в сентябре, т. е. перед самым заходом омуля в реки, когда он уже прекращает питаться. В июле, по данным упомянутого автора, биомасса зоопланктона в этих районах составляла немногим более 5 г/м². Очевидно, что неблагоприятные условия нагула в вегетационный период 1965 г. — основная причина снижения плодовитости омуля.

Воспроизводительная способность стада. Среди других стад байкальского омуля северобайкальское характеризуется наименьшей индивидуальной плодовитостью. Так, по данным Байкальского отделения СибНИИрыбпроект, средняя индивидуальная плодовитость самок в 1967 г. составила у селенгинского омуля 18,2 тыс., у чивыркуйского — 16,8 тыс. икринок. У северобайкальского омуля, как показано выше, средняя плодовитость самок в этом же году была 9,6 тыс. икринок. Самки посольского стада омуля, воспроизводимого искусственным путем, имели среднюю плодовитость в 1967 г. 19,9 тыс. икринок¹.

Для оценки воспроизводительной способности животных обычно применяют показатель популяционной плодовитости (Северцов, 1941; Ивлев, 1953; Никольский, 1960).

На наш взгляд, для сиговых рыб наиболее приемлем показателем видовой плодовитости, предложенный Ю. С. Решетниковым (1966) и определяемый по формуле:

$$\text{популяционная} = \frac{\text{средняя плодовитость самки} \times \text{соотношение полов}}{\text{плодовитость} \quad \text{средний возраст самки} \times \text{периодичность нереста}}$$

Рассчитав необходимые индексы для селенгинского и чивыркуйского омуля по материалам названных выше авторов и при-

¹ Данные Н. С. Смирновой-Залуми, 19696.

няя периодичность его нереста равным 2 годам, получим, что в 1967 г. показатель популяционной плодовитости составил для северобайкальского омуля 620, для селенгинского — 610, для чивыркуйского — 510. Таким образом, несмотря на низкую индивидуальную плодовитость, северобайкальское стадо обладает наиболее высокой воспроизводительной способностью в сравнении с другими. Установлено (Северцов, 1941; Монастырский, 1953), что темп воспроизводства популяции рыб и их численность тем выше, чем раньше наступает половая зрелость, чем больший процент составляют младшие половозрелые возрастные группы и чем проще структура нерестового стада. Эта закономерность проявляется также и у сиговых рыб (Москаленко, 1958; Никоноров, 1959; Решетников, 1966; Скрябин, 1969). Очевидно, что высокая воспроизводительная способность северобайкальского стада омуля обусловлена теми же причинами.

Численность и фонд икры. О численности нерестовых стад в дореволюционные годы можно судить по материалам вылова омуля во время осенней путины. В период становления промысла на Северном Байкале (1830—1840 гг.) омуля добывали до 54 тыс. ц (Тюрин, 1969). Из этого количества на долю нерестовой рыбы приходилось не менее 30—40 тыс. ц. Однако уже в конце XIX — начале XX столетия вследствие систематического перелова воспроизводящей части стада вылов нерестового омуля сократился до 7—2 тыс. ц (Пантелеев, 1926; Тюрин, 1969). В первые десятилетия Советской власти (1925—1943 гг.) уловы омуля в реках Северного Байкала колебались от 3,2 до 12,1 тыс. ц, что по численности составляло 1,2—4,4 млн. рыбы. Наибольшей численности за этот период нерестовое стадо достигло в 1937 г., фонд икры при этом был равен 16 млрд. штук (Мухомедияров, 1942; Селезнев, 1942).

В послевоенные годы о величине нерестовых популяций, заходящих на нерест в Верхнюю Ангара и Кичеру, можно судить по данным вылова отнерестившегося омуля (табл. 42). Фактически численность нерестовых стад за эти годы была

Т а б л и ц а 42

**Вылов отнерестившегося омуля
(по материалам Северобайкальской инспекции рыбоохраны), тыс. ц**

Река	1946 г.	1947 г.	1948 г.	1949 г.	1950 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.
Верхняя Ангара	4,9	4,8	3,7	4,1	6,1	6,6	5,3	8,6	8,4	5,4	2,9
Кичера	0,7	0,7	1,2	0,5	0,9	1,9	0,6	0,9	0,5	—	—
Всего	5,6	5,5	4,9	4,6	7,0	8,5	5,9	9,5	8,9	5,4	2,9

выше, поскольку данные официальной статистики не учитывают двух обстоятельств: во-первых, численности омуля, скатившегося после замерзания рек, когда промысел уже прекращается, и, во-вторых, количества рыбы, выловленной браконьерами во время нерестового хода и ската, а также рыбы, заготовленной членами рыболовецких бригад для личного потребления.

По нашим наблюдениям, после замерзания рек скатывается 10—15% омулей от общего числа покатной рыбы. Что касается рыбы, выловленной для личного потребления, то это составляет не более 20% от численности нерестового стада. С учетом этих поправок можно считать, что мощность нерестовой популяции за 1946—1956 гг. была выше приведенных данных на 30—35%. Ориентировочная численность производителей за эти годы составила 1,2—3,5 млн. рыб, которыми было отложено на перестилищах 3,5—12 млрд. икринок.

В связи с введением запрета на лов отнерестившегося омуля (1957 г.) у нас нет достоверных данных о численности нерестовых популяций в последующие 5 лет. Однако из материалов Северобайкальской инспекции рыбоохраны следует, что количество производителей в 1957—1961 гг. снизилось еще больше и в отдельные годы не превышало 1 тыс. ц. В 1962—1969 гг. автором велись работы по определению численности омуля, зашедшего в Верхнюю Ангару. Аналогичные работы проводились автором в 1965—1968 гг. на Кичере¹. В основу расчетов положены данные отлова ходовой рыбы закидными неводами, согласно методике, описанной Б. Г. Иоганзенем (1952), Б. Г. Иоганзенем и А. Н. Гундризером (1961), а также сравнительные материалы ловов разнорачейными плавными сетями. Фонд икры на перестилищах подсчитан по количеству самок в нерестовом стаде и их средней индивидуальной плодовитости. Результаты этих исследований представлены в табл. 43.

Данные этой таблицы показывают, что в последнее десятилетие наиболее высокого уровня численность популяции достигла в 1967—1968 гг. В 1969 г. наблюдается уже ее снижение. Сопоставление численности нерестовых популяций с некоторыми биологическими показателями (как, например, возрастной состав, средняя длина и вес одной особи, соотношение полов) свидетельствует о наличии определенной связи между ними. В годы с низкой численностью нерестового стада (1962 г.) повышается значение повторно нерестующих рыб, составляющих остаток популяции, увеличиваются размеры и вес «средней» особи. Характерно для этих лет и значительное преобладание в нерестовом стаде самцов над самками — в 2,5—3 раза. Напротив, увеличение численности производителей

¹ Учет численности омуля и расчет фонда икры в р. Кичере в 1965 г. приведены В. В. Смирновым.

Мощность нерестовых популяций северобайкальского омуля

Год	Верхняя Ангара			Кичера		
	вес, ц	количество рыб, тыс. шт.	фонд ик- ры, млн. шт.	вес, ц	количество рыб, тыс. шт.	фонд ик- ры, млн. шт.
1962	2600	672	2528	—	—	—
1963	4860	1381	3988	—	—	—
1964	4200	1312	4124	—	—	—
1965	4098	1177	3286	650	219	600
1966	7042	2200	9590	751	240	1000
1967	10 182	3261	11 238	1064	332	1100
1968	8602	2766	11 534	1244	365	1630
1969	4700	1424	4730	—	—	—

(1966—1967 гг.) приводит к уменьшению удельного веса остатка, снижению длины и веса «средней» особи и изменению соотношения самцов и самок в пропорции 1,5 (2):1. Численность воспроизводящей части стада омуля определяется величиной созревающего пополнения, уровень формирования которого находится под влиянием ряда естественных факторов и промысла, о чем будет сказано в соответствующих разделах.

НЕРЕСТОВЫЙ ХОД И НЕРЕСТИЛИЩА

В августе половозрелая часть стада омуля начинает нерестовую миграцию из районов нагула — Малого Моря, Чивыркуйского и Баргузинского заливов, Селенгинского мелководья — и в начале сентября подходит к предустьевым мелководным участкам нерестовых рек — Верхней Ангары и Кичеры. Половые продукты рыб в это время находятся в III—IV стадии развития. Дальнейший рост гонад омуля и сроки захода его в реки тесно связаны с температурой воды. По мнению некоторых исследователей, в нерестовые притоки Байкала омуль заходит тогда, когда температура воды в реке и в озере становится одинаковой и близка к 6—9° (Тюрин, Сосинович, 1937; Мишарин, 1937, 1953, 1958; Селезнев, 1942; Краснощеков, 1968).

Для полупроходных сиговых рыб Сибири установлена определенная зависимость между длиной миграционного пути и началом нерестового хода (Дрягин, 1945; Пирожников, 1949). Аналогичная закономерность свойственна и байкальскому омулю. Так, в Верхнюю Ангару, где нерестилища находятся в 200—260 км от устья, нерестовая миграция начинается во второй половине сентября при температуре воды 6—9° (табл. 44).

В Кичеру, где нерестилища расположены в 50—70 км от устья, омуль заходит в октябре, на две-три недели позже, чем

Т а б л и ц а 44
Сроки захода омуля
в р. Верхнюю Ангору

Дата начала захода	Температура воды, °С	
	в реке	в озере
20/IX 1962 г.	8,7	9,2
25/IX 1963 г.	7,2	8,6
26/IX 1964 г.	6,8	8,0
27/IX 1965 г.	6,4	9,7
17/IX 1966 г.	8,4	8,5
15/IX 1967 г.	9,2	8,3
19/IX 1968 г.	7,1	8,6
12/IX 1969 г.	7,5	8,7

в Верхнюю Ангору, при температуре воды 4—6°. В 1965 г. заход омуля в эту реку отмечен 16 октября, в 1966 г. — 14 октября, в 1967 г. — 1 октября, в 1968 г. — 3 октября.

По материалам названных выше авторов, в Селенгу, где нерестилища удалены от устья на 250—500 км, омуль заходит в конце августа — начале сентября при температуре речной воды 10—13°. В небольших по протяженности нерестовых притоках (реки Чивыркуйского залива и Посольского сора) нерестилища удалены от устья не более чем на 5—20 км, и омуль заходит в них в сентябре

— октябре, когда температура речной воды снижается до 4—6°.

Приведенные данные позволяют сделать вывод, что сроки захода омуля в реку зависят от удаленности нерестилищ от устьев реки: чем короче миграционный путь омуля, тем позднее и при более низкой температуре воды он заходит в реку. Ранний или поздний сроки захода (а соответственно и более высокая или более низкая температура воды) определяют и состояние половых желез омуля. Так, по нашим наблюдениям, в Верхнюю Ангору омуль заходит в основном, когда развитие гонад у него достигает IV стадии, а коэффициент зрелости в среднем равен 17,2% (7,3—27,9). Диаметр икринок 2,02—2,18 мм. Нерестовая миграция омуля в Кичеру происходит при более высокой степени развития гонад (у большей части рыб IV—V стадия развития). Коэффициент зрелости гонад кичерских самок составляет в это время в среднем 19,0% (9,1—29,2), а диаметр икринок — 2,21—2,31 мм.

Показатели, характеризующие состояние яичников и семенников северобайкальского омуля при нерестовой миграции в реках, приведены в табл. 45 и 46.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что рыбы старших возрастов имеют более высокие показатели развития половых продуктов, чем особи младших и средних возрастных групп. В связи с этим первыми в реку заходят косяки из более крупных рыб. Численность их очень колеблется и составляет от нескольких десятков или сотен до нескольких тысяч рыб. Во главе этих стай идут самые крупные самки, число которых зависит от мощности косяка, но обычно не превышает двух—десяти рыб. В начале нерестового хода преобладают самцы (табл. 47).

В середине хода соотношение между самками и самцами выравнивается, а в конце — изменяется в пользу самок. Однако во время икрометания численность самцов всегда выше, чем самок.

Характеристика яичников половозрелых самок омуля, реки Верхняя Ангара, Кичера, сентябрь—октябрь 1962—1968 гг.

Возраст	Вес гонад,		Коэффициент зрелости, %		Проба	Диаметр икры, мм		Проба
	средний	колебания	средний	колебания		средний	колебания	
4+	47,7	29,3—82,0	16,7	10,6—22,7	76	2,05	2,01—2,31	14
5+	55,2	22,3—106,5	17,5	7,3—28,7	486	2,09	2,01—2,24	109
6+	66,8	26,8—132,0	18,1	7,6—29,2	458	2,00	2,00—2,18	59
7+	80,1	30,9—150,8	18,1	8,2—33,5	164	2,12	1,99—2,22	19
8+	113,8	61,5—170,9	18,3	11,3—29,0	43	2,20	2,10—2,27	9
9+	151,1	71,2—270,8	21,2	14,0—26,2	12	2,27	2,10—2,41	2
10+	220,9	142,0—299,8	20,2	17,9—22,5	2	2,21	—	1
11+	—	—	—	—	—	—	—	—
12+	195,7	—	19,3	—	1	—	—	—
13+	153,1	118,1—188,1	24,0	18,8—29,2	2	—	—	—
+4—13+	69,0	22,3—299,8	17,8	7,3—33,5	1244	2,10	1,99—2,41	213

Равномерному ходу омуля способствует постепенное снижение температуры воды и незначительные колебания ее уровня. Резкое изменение этих факторов задерживает продвижение омуля (Мишарин, 1953). По Верхней Ангаре скорость движения омуля обычно не превышает 15—18 км/сут. Так, у с. Верхняя Заимка, удаленном от устья на 45 км, первые косяки омуля появляются на третьи сутки после захода в реку, а в районе с. Уоян (200 км от устья) — на 11—12-е сутки. Массовое появление омуля на нерестилищах отмечено спустя 13—18 дней со времени захода в устье. К этому времени температура воды снижается до 2—3°, и половые продукты рыб достигают максимального развития.

Т а б л и ц а 46

Характеристика семенников половозрелых самцов омуля, р. Верхняя Ангара, сентябрь 1962 г.

Возраст	Вес гонад, г		Коэффициент зрелости, %		Проба
	средний	колебания	средний	колебания	
4+	5,6	3,7—6,3	1,59	1,24—2,04	7
5+	6,0	3,4—9,7	1,68	1,14—2,86	28
6+	6,6	4,1—12,6	1,70	1,19—2,94	52
7+	7,9	4,9—11,2	1,82	1,34—2,92	17
8+	13,5	10,0—17,0	2,56	2,04—3,08	2
4+—8+	6,7	3,4—17,0	1,72	1,14—3,08	106

Т а б л и ц а 47

Половое соотношение омуля
в период нерестовой миграции,
р. Верхняя Ангара, 1964 г., %

Дата	Самки	Самцы
29 сентября	15,8	84,2
1 октября	38,9	61,1
2 »	52,0	48,0
3 »	60,0	40,0
4 »	20,0	80,0
5 »	53,0	47,0
6 »	36,0	64,0
8 »	37,5	62,5
9 »	52,0	48,0
10 »	50,0	50,0
12 »	62,5	37,5

По времени захода в р. Верхнюю Ангару в нерестовой популяции северобайкальского омуля можно выделить две группы — сентябрьскую и октябрьскую (рис. 14,а).

Первая группа заходит в реку в сентябре при температуре воды 7—8°, вторая — в первых числах октября, когда температура воды понижается до 4—5°.

Продолжительность хода сентябрьского косяка в пункте наблюдений (с. Верхняя Заимка) составляет 3—5 дней, и он

отличается высокой и дружной активностью, после чего интенсивность хода резко падает и в течение следующих 3—6 дней (в зависимости от скорости снижения температуры воды) наблюдается слабое движение редких и малочисленных стаяк омуля. После перерыва активность хода вновь возрастает, что обусловлено заходом октябрьского косяка; однако интенсивность его ниже сентябрьского, а срок прохождения обычно не превышает 3—5 сут. Удельный вес сентябрьского косяка от численности зашедших производителей составляет 65—70%, октябрьского — 30—35%. Достоверных различий по биологическим показателям (возрастной состав, плодовитость, длина и вес) между производителями сентябрьского и октябрьского захода не установлено. По материалам 1964 г., различие между ними выявляется только по коэффициенту половой зрелости самок. Последний у самок сентябрьского хода составил в среднем 16,9%, октябрьского — 17,8%. Дифференциация нересто-

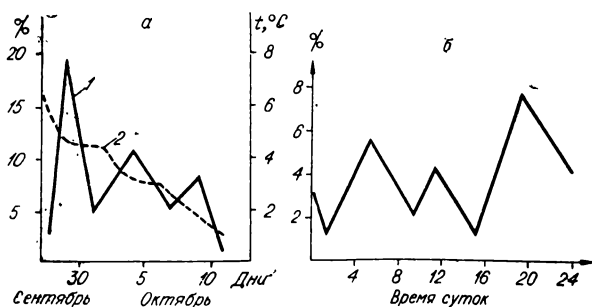


Рис. 14. Динамика нерестового хода омуля, Верхняя Ангара, 1964 г.

а — зависимость от температуры воды: 1 — ход; 2 — температура; б — суточный ход (с. Верхняя Заимка).

вых популяций байкальского омуля по срокам и условиям захода в реку отмечена рядом исследователей (Кузнецов, 1909; Селезнев, 1942; Мишарин, 1953; Хохлова, 1967; Краснощеков, 1968).

В течение суток нерестовый ход омуля носит неравномерный характер (см. рис. 14, б). В районе наблюдений он выражался тремя пиками. Наибольшее количество рыб (32—35%) проходит в учетном створе с 18 до 21 час. В утреннее время — с 5 до 8 час отмечено 18—20% рыб. В дневное время интенсивность движения резко падает, за исключением незначительного подъема в 10—12 час, в течение которого проходит около 10% рыб от суточного числа учтенных. Нерестовый ход омуля растягивается почти до конца октября, хотя основная масса производителей входит в реки за 8—12 дней. Нередко в подледных условиях в нижней части рек наряду с отнерестившимися рыбами попадают особи с текучими половыми продуктами.

Как было отмечено выше, омуль достигает нерестилищ, когда температура воды снижается до 2—3°. В светлое время суток косяки омуля почти прекращают движение.

По нашим наблюдениям, нерест омуля начинается при температуре воды не выше 2,5—3°. При этом замечено, что со снижением температуры активность нереста возрастает. Установлено, что чем ниже температура воды и воздуха, тем выше у сига процент оплодотворенной икры (Wuckliff, 1933). «Разгар» нереста омуля в естественных условиях наблюдается при температуре воды, близкой к 1°. Икрометание происходит только в темное время суток, с максимумом в 19—21 час. Этот процесс описан П. В. Тюриным и П. И. Сосиновичем (1937), В. П. Селезевым (1942), К. И. Мишариным (1937, 1953). Наши данные, полученные в результате наблюдений за нерестом омуля в Верхней Ангаре и Кичере, согласуются с данными этих авторов. Картина нереста омуля выглядит так: самка в окружении двух-трех (иногда и больше) самцов стремительно пронесется несколько метров против течения под самой поверхностью воды, производя своеобразный звук частыми ударами хвостового плавника. Во время этого броска самка и самцы выметывают порции икры и молок. Затем они опускаются ко дну и течением сносятся вниз. Через несколько минут картина повторяется. При этом в нересте с этой же самкой часто участвует другой или другие самцы. Самка выметывает всю икру за 3—4 приема, после чего исчезает из поля зрения. Продолжительность нереста самцов значительно дольше, вследствие чего во время брачной игры иногда трудно среди самцов обнаружить самок.

В связи с растянутостью нереста у самцов и задержкой их на нерестилищах среди покатных рыб в первое время преобладают самки.

Отнерестившиеся омули преодолевают обратный путь за 4—5 дней и появляются в устье реки 13—15 октября. Массовый скат покатных омулей в озеро наблюдается в последней декаде октября и достигает максимума 15—25 числа. Заканчивается он обычно в первых числах ноября, хотя отнерестившиеся омули попадают в реки в конце ноября и позже.

Нерестилища. Один из важнейших факторов, определяющих продукционные возможности популяции рыб, — нерестилища, поэтому необходимо знать их количественную и качественную характеристику. Центры естественного размножения северобайкальского омуля — Верхняя Ангара с притоками и Кичера, впадающие в северную оконечность Байкала. Достаточно хорошо изучены лишь нерестилища по Кичере (Тюрин, Сосинович, 1937; Мишарин, 1958). О верхнеангарских нерестилищах известно, что они удалены от устья на 250—260 км (Мишарин, 1958).

Истоки Кичеры находятся в верхнекичерских озерах, расположенных в горах Северобайкальского нагорья, в 85—90 км от Байкала (Кожов, 1950). Верхний участок этой реки изобилует мощными порогами, последний из которых удален от истоков на 15—20 км и является верхней границей нерестилищ. Расположенный ниже порога участок реки на протяжении 20 км характеризуется частыми перекатами, ширина его русла 20—80 м, глубина от 3—4 (в местах меандрирования) до 0,4 м. Грунт представлен булыжниками, крупной и мелкой галькой. Скорость течения на перекатах достигает 1,8—2,0 м/с; на плесах — 0,3—1,0 м/с. Этот участок наиболее важен для нереста омуля. Нижняя граница нерестилищ — приток Аркум, удаленный от устья реки на 50 км. Участок, расположенный ниже, существенно отличается от верхнего более широким руслом, спокойным течением, песчано-илистыми грунтами и не пригоден для нереста омуля. Замерзает река в районе нерестилищ обычно в конце октября, но в верхнем течении из-за порожистости и большой скорости течения она обычно остается открытой всю зиму. Вскрывается река в местах икрометания в апреле. Колебания уровня в зимний период незначительны.

В сентябре — октябре 1965 г. автором была организована экспедиция по изучению нерестилищ по Верхней Ангаре. С этой целью были обследованы верхние участки реки и один из ее нерестовых притоков — р. Чуро.

Границы нерестилищ по другому притоку — р. Катере — установлены по опросным данным, полученным от местных жителей и охотников эвенков. При описании верхнеангарских нерестилищ использованы материалы Забайкальского УГМС, Верхнезаимской ГМС, а также Гидрологические ежегодники и собственные наблюдения.

Бассейн Верхней Ангары расположен между Верхнеангарским, Делюнуранским (с северо-запада и севера) и Северомуй-

ским (с юга и юго-востока) хребтами. Верхнеангарский хребет служит водоразделом с Кичерой.

Основной источник питания реки — дождевые воды. Талые и грунтовые воды играют второстепенную роль. Протяженность Верхней Ангары от истока до устья 449 км. Самый верхний участок реки на расстоянии 25 км (до р. Бургочи) бурный, так как изобилует порогами и перекатами, имеются два водопада высотой 1—1,5 м. Ширина русла здесь до 15 м, скорость течения до 4,5 м/с. Пригодные для нереста плесы длиной 50—200 м появляются ниже, где русло реки расширяется до 60—70 м и скорость течения снижается до 0,8—1,0 м/с. Однако достичь их омуль может, вероятно, только в наиболее полноводные годы, поскольку на нижележащих участках (до притока Ангаракан) есть непроходимые для него в обычные годы пороги.

В 1965 г. омуль поднялся до порога, находящегося в 8 км ниже левого притока Ангаракан. Этот порог, удаленный от устья на 360 км, мы считаем верхней границей нерестилищ омуля по Верхней Ангаре. Вниз по течению река становится более спокойной, ее ширина достигает здесь 140 м, перекаты, протяженность которых от 100 до 1500 м, чередуются с плесами через 200—400 м. Преобладающая скорость течения 0,4—0,9 м/с, на порожистых участках она достигает 2 м/с. Глубина на плесах 0,6—1,2 м. Ложе реки выстлано валунами, булыжниками, галькой крупных и мелких размеров, на некоторых плесах — песком. Протяженность нерестилищ 80—90 км. Их нижней границей следует считать плесы, находящиеся в нескольких километрах ниже места впадения правого притока — р. Чуро, удаленного от устья Верхней Ангары на 270 км. Ниже отмеченной границы русло реки расширяется в отдельных местах до 180 м. Плесы между перекатами имеют протяженность до 3,5 км, грунт их в основном песчаный и илистый, с редкими вкраплениями галечных островков. Икра на таких участках не обнаружена. Очевидно, что протяженность миграции омуля по реке определяется прежде всего наличием подходящего нерестового субстрата в виде крупных камней и гальки.

Годовой ход уровня воды нерестовых рек характеризуется незначительным половодьем (0,4—1,2 м), летне-осенними паводками и устойчивой зимней меженью. В конце апреля в реку начинают поступать талые воды, обуславливающие весенние паводки высотой 0,1—0,4 м в верхнем течении и 0,5—1,2 м — в нижнем. В дальнейшем в результате таяния снега в горах и выпадения дождей уровень в реках резко повышается. Высота паводков до 2 м в верхнем и до 4,2 м в среднем течении. В устьевой части рек высота подъема уровня значительно ниже за счет распространения воды по обширной дельте. Продолжительность повышения уровня в верхнем течении 1—3 сут, спада — 3—5 сут. В среднем и нижнем течении подъем воды продол-

жается обычно 5—10, спад — 15—20 сут. Средняя интенсивность подъема уровня 30—50 см/сут, в верхнем течении достигает 1 м; интенсивность спада 20—40 см/сут. В период с сентября и до ледостава происходит постепенный спад уровня, достигающий среднемежениной отметки в октябре, во время ледообразования. Приуроченность нерестового периода к межени — несомненно важное приспособление, предохраняющее икру на нерестилищах от промерзания.

В конце первой — начале третьей декады октября на реке появляются забереги. Обычно через 1—4 дня после их появления во второй — третьей декаде октября в верхнем течении начинается шугоход, его продолжительность от 2—3 до 24 дней с перерывами, а в среднем и нижнем течении — 2—15 дней. В конце октября — начале ноября на реке устанавливается ледостав. Перекаты замерзают на 15—20 дней позже. Многие перекаты в районе нерестилищ вообще не замерзают или замерзают только с наступлением сильных морозов. На перекатах образуется донный лед, способствующий зашуговыванию живого сечения реки и образованию заторов (особенно в верхнем течении). В марте в результате перемерзания некоторых перекатов происходит выход наледей толщиной до 1 м. Поверхность ледяного покрова на плесах ровная, на перекатах — торосистая. Толщина льда на нерестилищах достигает максимума в марте и составляет обычно 30—70 см.

Вскрытие реки в верхнем течении происходит в третьей декаде апреля, в среднем и нижнем — в первой половине мая, причем на нерестовых участках на некоторых перекатах промоины образуются уже в конце февраля. Ледоход в районе нерестилищ выражен слабо, продолжается 3—5 дней и заканчивается в конце апреля.

Места икрометания омуля кроме Верхней Ангары находятся и на ее притоках — реках Чуро и Катера. Устья их удалены от Байкала соответственно на 370 и 135 км. Протяженность р. Чуро составляет 119, р. Катера — 249 км. По водному режиму и характеру нерестилищ эти реки сходны с Кичерой и Верхней Ангарой, однако нерестилища последней являются наиболее ценными вследствие большей многоводности этой реки (Мишарин, 1958).

Нерестилища по р. Чуро расположены от устья до р. Уклонь — правого притока, что по протяженности составляет 20 км. Средняя ширина реки 12—15 м. Согласно опросным данным, нижняя граница нерестилищ по р. Катера удалена от устья приблизительно на 50 км, верхняя проходит в 80 км от устья, т. е. протяженность нерестилищ составляет 30 км. Расположение нерестилищ показано на рис. 15.

Наблюдениями установлено, что верхняя граница нерестилищ непостоянна, она изменяется в зависимости от водности реки в период размножения омуля. Несмотря на способность

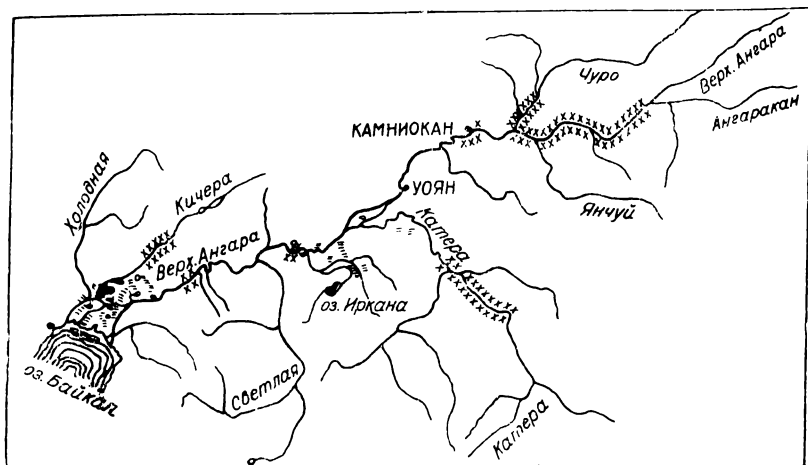


Рис. 15. Нерестилища омуля по Верхней Ангаре и Кичере.

омуля преодолевать порожистые участки, где скорость течения достигает 2,0—2,5 м/с, в маловодные годы такие участки становятся препятствием для продвижения вверх. И хотя площадь нерестилищ достаточно велика, для нереста используется приблизительно только 1/4 ее часть. По материалам К. И. Мишарина (1958) и нашим данным, омуль выбирает для нереста участки реки с галечным грунтом, где глубина равна 50—80 см, а скорость течения — 0,4—0,8 м/с. Остальную площадь, включающую перекаты, прибрежные мелководные или глубоководные участки, ямы, а также площади, занятые неподходящим субстратом (песок, ил), омуль не использует. С учетом этой поправки продуктивная площадь нерестилищ будет составлять: по Верхней Ангаре — 120 га, по Катере — 30, по Чуро — 10, по Кичере — 14 га. Следует отметить, что эти цифры соответствуют, по-видимому, своим средним значениям. В многоводные годы они могут быть значительно больше, в маловодные — меньше.

Выше мы отмечали, что на нерест в Верхнюю Ангару заходят сентябрьские и октябрьские косяки, которые различаются степенью зрелости половых продуктов. Нередко отмечается также и заход омулей в конце октября с почти текучей икрой. По нашим наблюдениям, сентябрьские косяки осваивают верхние и средние участки нерестилищ, а октябрьские — нижние. По данным Северобайкальской инспекции рыбоохраны и сведениям, полученным от местных жителей и охотников, в годы с ранним похолоданием часть омулей не доходит до нерестилищ и нерестится на участках в среднем и нижнем течении реки. Там же нерестятся и косяки позднего захода. Эти участки представляют собой перекаты с галечным или галечно-песча-

ным грунтом, с глубиной и скоростью течения, характерными для основных перестилищ. В качестве нерестовых участков можно назвать такие перекаты, как Камнеокан, Горная Ар-бикия, Укшихта, Ченча, Корицей и др. Общая площадь их ориентировочно составляет 8—10 га.

Если судить по величине нерестовых стад в прошлом, то, очевидно, площадь перестилищ на указанных реках позволяет отложить производителям 20—25 млрд. икринок. Однако в настоящее время, в связи с невысокой численностью производителей, используемая площадь составляет только 20—40% всех перестилищ.

Отсутствие на указанных нерестовых реках лесосплава и промышленных предприятий, а также анализ водного режима этих рек позволяют сделать вывод об удовлетворительном состоянии перестилищ. Для повышения их эффективности следует произвести расчистку русла рек (особенно в верхних участках) от завалов, затонувших деревьев и коряг, которые препятствуют проходу омуля на места икрометания и ухудшают гидрологический режим.

БИОЛОГИЯ ИКРЫ И ЛИЧИНОК ОМУЛЯ И ФАКТОРЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ ИХ ВЫЖИВАЕМОСТЬ

Эффективность естественного размножения омуля во многом определяется условиями среды в период эмбрионального развития и ската личинок. Знание факторов, влияющих на выживаемость икры и молоди омуля, — основа для целенаправленного управления процессом воспроизводства на ранних стадиях. Исследований, проведенных в этом направлении, немного (Селезнев, 1942; Стариков, 1953; Мишарин, 1958; Краснощек, 1968). В этих работах показано, что выживаемость икры на нерестовых реках Южного Байкала варьирует от 5 до 56%, составляя в среднем 18—20% (Смирнова-Залуи, 1969). Для северобайкальских перестилищ (р. Кичера) выживаемость икры равна 5% (Мишарин, 1958). По мнению указанных исследователей, отход икры обусловлен естественной смертностью, промерзанием нерестовых участков, выеданием хищными рыбами и беспозвоночными, а также загрязнением перестилищ сточными водами (р. Селенга).

В 1967—1969 гг. мы провели опыты по определению выживаемости икры на перестилищах Кичеры. Пробы грунта с икрой брались скребком (с длиной основания 20 см) на пяти разрезах, характерных для всей площади перестилищ, после массового нереста омуля — в третьей декаде октября и перед выклевом личинок — в апреле. Разница между плотностью залегания икры на 1 м² в начале и в конце инкубационного

Средняя плотность икры на нерестилищах р. Кичеры

Разрез	Октябрь, 1968 г.		Апрель, 1969 г.		Отход икры		Выживаемость, %
	шт/м ²	Число проб	шт/м ²	Число проб	шт/м ²	%	
I	9820	6	—	—	—	—	—
II	1360	6	2230	6	—	—	—
III	1310	6	770	7	540	41,2	58,8
IV	3840	6	1940	7	1900	49,5	50,5
V	860	4	210	"	650	75,6	24,4
В среднем по всей площади . .	3300	28	1530	23	1770	53,6	46,4
Фонд икры, млн. шт.	462		214		248		

периода показала величину отхода икры за период эмбрионального развития. Для более точного установления действительной плотности залегания икры определялся коэффициент уловистости скребка с помощью икроуловителя в виде прямоугольной конусной сетки с длиной основания 50 см, которая двигалась позади скребка с таким расчетом, чтобы все поднятые, но не уловленные скребком икринки попали в эту сетку. При этом установлено, что уловистость скребка зависит от качества грунта и скорости течения: на верхних участках нерестилищ уловистость составила в среднем 2, на средних — 15 и на нижних — 70%, а в среднем для всей площади нерестилищ — 10%. С учетом этой поправки плотность икры на 1 м² площади после нереста омуля и перед выклевом личинок выражается следующими цифрами (табл. 48).

Из данных табл. 48 следует, что плотность залегания икры по площади нерестилищ неравномерна: количество икры на 1 м² увеличивается по мере приближения к их верхней границе (I разрез). Аналогично изменяется и выживаемость икры. На нижнем участке (V разрез) она составила 24,4%, на среднем — 50,5—58,8% (III—IV разрезы). Плотность икры на верхнем участке (I разрез) определить не удалось, поскольку в месте взятия проб в период хода шуги образовался затор, а затем и промерзание¹. Однако не вся икра на этом участке погибла. Вероятно, часть отложенной икры была вынесена на нижележащие участки. В противном случае трудно объяснить увеличение плотности икры с 1360 шт/м² после нереста

¹ Подобные случаи промерзания реки происходят не ежегодно, а, вероятно, только в ранние и суровые зимы, как, например, в 1968/69 г. В предшествующие три зимы промерзания нерестилищ, за исключением отдельных участков у берегов, не наблюдалось.

до 2230 шт/м² к моменту выклева личинок, что было обнаружено на II разрезе, расположенном на 400 м ниже первого. Без учета отхода икры на этом участке ее средняя выживаемость на всей площади нерестилищ составила 46,4%. От учтенного фонда отложенной икры, равного 462 млн., к концу инкубационного периода осталось 214 млн. икринок.

Нами сделана попытка определить влияние биологических и некоторых абиотических факторов на выживаемость омулевой икры. Качественный и количественный состав фауны беспозвоночных животных, обитающих на нерестилищах Кичеры, устанавливался с помощью заложенных в грунт сетчатых ящичков и по пробам скребком. Видовой состав ихтиофауны учтен по уловам разноячейными сетями и методом визуального подсчета на единицу площади нерестилищ.

Состав беспозвоночных на нерестилищах представлен следующими группами: личинками веснянок, поденок, ручейников, жуков, хирономид и олигохетами. Суммарная плотность личинок насекомых на различных участках неодинакова и возрастает по мере приближения к нижней границе нерестилищ. В пробах грунта, взятых скребком, численность беспозвоночных животных старшевозрастных групп колеблется от 14 до 51 экз/м², в среднем — 29 экз/м². Преобладает группа личинок веснянок, составляющих по численности около 50% (плотность 13 экз/м²). В среднем соотношение остальных групп беспозвоночных на 1 м² следующее: поденок — 7, ручейников — 2, жуков — 2, хирономид — 4, олигохет — 1. Следует отметить, что в поднятых весной ящиках численность указанных групп насекомых в 5—8 раз выше, чем в естественных условиях. Это объясняется тем, что вследствие слабой проточности воды в ящике создаются более благоприятные условия для существования беспозвоночных животных. Поэтому при расчетах выедания икры даются более благоприятные условия для существования беспозвоночных животных. Поэтому при расчетах выедания икры насекомыми мы пользовались данными скребковых проб.

Вопрос о выедании икры сиговых насекомыми-хищниками изучен слабо. Большой интерес в этом направлении представляют исследования, проведенные В. С. Юхневой (1967). На основе данных этого автора, а также результатов учета численности водных насекомых нами определена величина потери фонда икры от уничтожения беспозвоночными, которая выразилась в 132 млн. икринок, что составляет 28,6% всего количества отложенной икры.

Другая причина отхода икры — поедание ее рыбами, прежде всего омулем. Анализ содержимого желудков отнерестившихся омулей (50 самок и 50 самцов) показал, что встречаемость в их желудках собственной икры составляет соответственно 62 и 66%. Количество икры, поедаемой одной самкой в среднем

равно 306 (2—1504) шт. и самцом — 188 (1—791). В желудке одного омуля в среднем содержалось 260 икринок. При численности отнерестовавших омулей около 140 тыс. две трети из них при однократном наполнении желудка уничтожили 24 млн. икринок.

Вслед за первыми косяками нерестового омуля по реке поднимаются хариус и ленок. Располагаясь ниже перекатов более или менее равномерно по всей площади нерестилищ, они поедают выносимую с вышележащих плесов икру. Хариус и ленок активно питаются икрой в течение всего периода нереста омуля. Численность хариуса на нерестилищах омуля в октябре 1968 г. составляла ориентировочно 400—500 шт., ленка — 200 шт. Анализ содержимого желудков 18 хариусов и 7 ленков показал, что среднее наполнение их икрой составляет соответственно 758 (9—2250) и 2325 (106—48340) шт. на один желудок. Принимая во внимание, что они наполняют желудок икрой неоднократно (не менее 4—5 раз), следует считать, что ими уничтожается около 4,5 млн. икринок. Отметим, что в трех желудках хариусов-сеголетков омулевой икры не обнаружено. Пища их состояла исключительно из беспозвоночных.

Численность озерно-речного сига, нерестующего в Кичере пескостолько раньше омуля, была в 1968 г. крайне низкой: по нашим наблюдениям, на нерестилище прошло не более 50—70 сигов. Потери омулевой икры от поедания ее сигами ничтожны и поэтому нами не учитываются.

Незначительный ущерб фонду икры омуля наносит также налим, который нерестится позже омуля и поедает икру в основном сразу после его нереста. В остальное время пребывания налима в реке омулевая икра как компонент питания имеет второстепенное значение (Сорокин, 1967). По сообщению упомянутого автора, из 344 просмотренных им в октябре — ноябре 1968 г. желудков нерестового кичерского налима икра была обнаружена только в трех (0,1%), в количестве от 15 до 2070 икринок. При численности нерестовой популяции налима в 1968 г. порядка 20—25 тыс. рыб и с учетом трех-, четырехмесячного пребывания его на нерестилищах и медленной перевариваемости им пищи (Гомазков, 1959) можно предполагать, что налимом может быть уничтожено приблизительно 1—2 млн. омулевых икринок.

Однако омулевая икра имеет большое значение в питании молоди налима. По сообщению К. И. Мишарина (1942а), в желудках налимов, пойманных в районе нерестилищ в апреле, было в среднем по 500 икринок омуля. Но численность младших возрастных групп налима здесь невелика, и поэтому можно предполагать, что они выедают не более 1 млн. икринок. Следовательно, общее количество омулевой икры, уничтожаемой налимом, не превышает 3 млн. шт.

В. Н. Сорокин (1967), занимаясь исследованием вопросов

питания налима на нерестилищах омуля по р. Селенге, пришел к выводу, что налим оказывает на выживание омулевой икры не столько отрицательное влияние, сколько положительное, так как уничтожает ее врагов — бычков и беспозвоночных.

Из бычков-подкаменщиков на нерестилищах омуля нами найден один вид — каменная широколобка (Талиев, 1955), обитающий в основном на средних их участках. Численность его здесь не превышает 10—12 тыс. шт. Пищевой комок в пяти из шести вскрытых желудков бычков состоял из личинок веснянок, поденок и других насекомых, и только в одном было найдено две икринки. По всей вероятности, икра в пищевом рационе бычков составляет случайный компонент. Можно предполагать, что потери икры на нерестилищах от выедания ее бычками незначительны и составляют примерно 0,5 млн. шт. Гольян в осенне-зимний период встречается на нерестилищах омуля очень редко и вряд ли оказывает отрицательное влияние на фонд его икры.

Таким образом, потери омулевой икры от выедания ее рыбами на нерестилищах Кичеры составили к концу эмбрионального развития примерно 31 млн. икринок, или 6,9% отложенного производителями фонда.

Вынос икры течением за пределы нерестилищ является также причиной сокращения ее фонда. Ловы икорной сеткой показали, что после массового нереста омуля в первое время за нижнюю границу нерестилищ выносятся не менее 320 тыс. икринок в сутки, они попадают в неблагоприятные условия и погибают. В пробах скребком в различных ямах и омутах, образующихся при меандрировании русла, обнаружена в больших количествах только мертвая икра. Интенсивный вынос икры наблюдается в первые 20—25 дней после нереста. Следовательно, потери икры вследствие выноса составят 8—10 млн. икринок, или 2% фонда выметанной икры.

На величину отхода икры влияет и изменение гидрохимического режима водоема. Пробы на содержание кислорода (13 проб) и углекислого газа (7 проб), взятые в конце марта 1967 г. ниже нерестилищ, показали, что количество растворенного в воде кислорода в Кичере при температуре воды около нуля составляет в среднем 10,45 мг/л (8,35—11,94), а углекислого газа — 5,08 мг/л (4,69—5,74). Высокое содержание кислорода в воде обуславливается наличием незамерзающих даже в суровые зимы верхних участков нерестилищ, на которых вода непрерывно аэрируется. Приведенные данные свидетельствуют о том, что гидрохимический режим на нерестилищах не является ограничивающим фактором для развития икры.

Таким образом, потери икры на нерестилищах Кичеры за время инкубации в 1968—1969 гг. обусловлены следующими причинами:

	Млн. шт.	%
Выведение икры беспозвоночными	132	28,6
Уничтожение рыбами	31	6,9
Вывос за пределы нерестилищ	10	2,1

Как отмечено выше, подсчет икры в апреле 1969 г. показал, что отход к этому времени составил 248 млн. икринок, или 53,6% от первоначального фонда. Вне учета осталось, следовательно, 74 млн. икринок (16%), потеря которых вызвана такими трудноучитываемыми причинами, как гибель икры от неполного оплодотворения, от промерзания, а также гибель на разных стадиях развития от внутренних причин. Понятно, что полученный нами коэффициент выживаемости икры, равный 46,4%, не может быть постоянным для ряда лет, а изменяется в ту или другую сторону в зависимости от факторов среды. Этим в основном и объясняется то существенное расхождение в данных по выживаемости икры на нерестилищах Кичеры, полученных К. И. Мишариным (1958) — 5% и нами — 46,4%. Кроме того, К. И. Мишарин проводил исследования на нижнем участке нерестилищ, где отход икры в 2—2,5 раза выше, чем на средних и верхних участках. И далее, примененный этим исследователем метод закладки в грунт ящиков создавал в них благоприятные условия для развития беспозвоночных животных. Вследствие этого их численность в ящиках была в несколько раз выше, чем в естественных условиях, а поэтому и отход икры на учетных площадках от выедания насекомыми соответственно был больше. Можно предполагать, что в среднем выживаемость икры на нерестилищах Кичеры составляет не менее 15—20%.

Динамика ската личинок. Материалы по скату личинок северобайкальского омуля ограничиваются лишь исследованиями К. И. Мишарина (1958), проведенными им в 1945 г. на Кичере.

Скат личинок с нерестилищ Верхней Ангары, являющихся в настоящее время главным центром естественного воспроизводства омуля на Байкале, в литературе совершенно не освещен.

Наблюдения за скатом личинок проводились нами в 1965—1967 гг. в районе с. Верхняя Заимка, удаленность которого от нерестилищ составляет 200—250 км, а от устья — 45 км. Ширина реки в створе наблюдений достигает 230 м, максимальная глубина по фарватеру до 6 м. Профиль имеет пологий характер у правого берега и крутой — у левого. Подъем уровня воды в мае колеблется от 0,8—до 2,5 м. Площадь живого сечения с 550 м² увеличивается до 730—860 м². Средняя скорость течения 0,4—0,6 м/с, на центральных вертикалях достигает 1 м/с.

Для отлова личинок применялась сетка Расса с площадью входного отверстия 0,6 м². В подледный период ловушка рабо-

тала круглосуточно с трехразовой проверкой. В половодье, в связи с увеличением твердого стока, фильтрация сетки резко уменьшилась, и поэтому время выдержки устанавливалось опытным путем и составляло 20—5 мин. Ловы проводились на шести постоянных рабочих вертикалях в трех точках: у дна, в половодье и у поверхности. Для выяснения динамики суточного ската и распределения личинок по профилю реки через каждые двое суток брались суточные станции с промежутком в три часа. Материалы по гидрологической характеристике реки (скорость течения, расход воды, уровень и температура) взяты по данным Верхнезапавской ГМС.

Продолжительность инкубации омулевой икры на верхнеангарских перестилищах составила в 1965—1967 гг. 190—210 дней. Сроки выклева и интенсивность ската личинок обусловлены гидрологическим режимом в весенний период. Раннее наступление весны сокращает срок инкубации и ускоряет выклев личинок и наоборот. Обычно начало ската личинок наблюдается за несколько дней до ледохода, хотя отдельные личинки попадают в ловушку на 10—15 дней раньше. Однако ранний скат не является следствием преждевременного выклева, которому свойственны нарушения в строении и физиологии личинок, вызванные неблагоприятными условиями инкубации икры (Котляревская, 1968; Черняев, 1966). Анализ большого количества личинок ($n=1467$) показал, что у выклюнувшихся эмбрионов как раннего, так и позднего ската каких-либо отклонений от нормального строения не обнаружено.

В 1965 г. появление личинок в месте наблюдений отмечено 26 апреля, в 1966 г. — 11 мая, в 1967 г. — 25 апреля. С учетом пассивного характера ската личинок, скорости течения и удаленности поста наблюдений от перестилищ следует считать, что выклев личинок на перестилищах происходит на два-три дня раньше указанного срока.

Начало ската сопровождается повышением уровня и температуры воды. На Верхней Ангаре и Кичере скат личинок начинается при повышении температуры до $0,2^{\circ}$. Указанные факторы среды наряду с ускоряющим воздействием световой радиации на развитие икры (Черняев и Довгий, 1969) и определяют, вероятно, выклев личинок.

Динамика ската личинок омуля представлена на рис. 16.

Массовый скат продолжается обычно 8—10 дней, до и после наивысшего уровня майского паводка при температуре воды $4-6^{\circ}$. В этот период скатывается 70—80% личинок. Сроки максимума ежегодно не совпадают. Так, в 1965 г. при поздней весне пик ската наблюдался 25 мая — 5 июня, а в 1967 г. при раннем наступлении весны — 1—7 мая. В 1966 г. наибольшее количество личинок прошло за период 15—23 мая. Заканчивается скат личинок обычно в конце мая — начале июня при снижении уровня и повышении температуры воды до $10-12^{\circ}$.

Распределение личинок по профилю реки неравномерно, большая часть их катится фарватером.

Ловы по вертикальному разрезу русла показали, что в течение суток распределение личинок в толще воды также неодинаково (табл. 49).

В темное время суток основная масса личинок скатывается в поверхностном (0—1 м) и среднем (1—2 м) слоях воды.

В светлое время суток личинки опускаются в более глубокие слои воды, максимальное их количество встречается в горизонте 1,5—2,5 м.

В ночное время интенсивность ската в 2—3 раза выше, чем днем, но за темное и за светлое время суток (вследствие разной их продолжительности) скатывается приблизительно одинаковое количество личинок (табл. 50).

В течение суток наблюдается два пика в скате: первый, более мощный, в ночные часы и второй — в дневные. Причем эти пики не приходятся ежегодно на одно и то же время. Так, в 1965 г. они отмечены в 23 и 11 час, в 1966 — в 4 и 15, в 1967 — в 1 и 10 час.

По результатам учетных работ, проведенных в 1966 г., численность личинок составила почти 700 млн.

Проведение биологического анализа личинок позволило выявить интересную особенность: вначале скатываются самые мелкие по размеру личинки, затем крупнее и в конце ската — самые крупные. Наиболее четко эта особенность проявилась в 1966 г. (табл. 51).

Различия в размерах личинок статистически достоверны.

Увеличение размеров личинок связано, на наш взгляд, с повышением температуры воды. Известно, что повышение

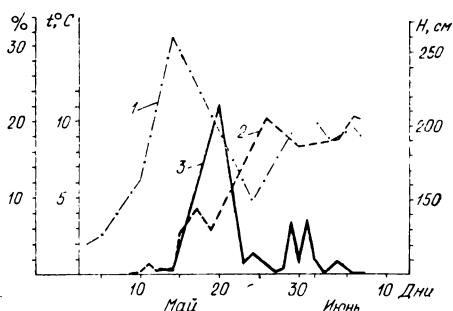


Рис. 16. Влияние уровня (1) и температуры воды (2) на скат личинок омуля (3), Верхняя Ангара, 1966 г.

Таблица 49

Распределение личинок в толще воды, %

Год	Темное время суток			Светлое время суток		
	Расстояние от поверхности, м			Расстояние от поверхности, м		
	0—1	1—2	более 2	0—1	1—2	более 2
1965	40,0	32,5	16,7	16,7	25,0	58,3
1966	64,3	29,3	6,4	49,6	41,8	8,6
1967	61,1	29,6	9,3	31,5	38,7	29,8

Т а б л и ц а 50

Интенсивность ската личинок омуля, %

Год	Темное время суток		Светлое время суток	
	ска- тось за 1 ч	всего	ска- тось за 1 ч	всего
1965	73,5	52,3	26,5	47,7
1966	64,2	42,4	38,8	57,6
1967	72,2	51,6	27,8	48,4

температуры воды (до определенных пределов) ускоряет биохимические процессы и обмен веществ в организме рыб, а также способствует их росту (Карзинкин, 1935, 1952; Бокова, 1940; Пегель, 1950; Дементьева, 1952; Танасийчук, 1957; Scheuring, 1928).

Эта закономерность проявляется и у личинок байкальского омуля, о чем свидетельствует тесная связь между длиной личинок и температурой воды

(коэффициент корреляции равен 0,9), а также уменьшение диаметра желточного мешка и жировой капли при значительном повышении температуры в период 21—27 мая.

Следует отметить, что биологический анализ личинок омуля, скатившихся с перестилищ Кичеры в 1966 г., показал, что здесь такой особенности не наблюдается: средняя длина личинок во все периоды ската была одинаковой — 12,2 мм. Этот факт следует объяснить тем, что место лова личинок на Кичере находилось вблизи нижней границы перестилищ и продолжительность ската личинок от времени выклева до момента поимки составляла всего несколько часов. Обнаружить величину прироста личинок за столь короткий срок практически невозможно.

Средние размеры и вес личинок по годам сильно колеблются. В 1965 г. средняя длина верхнеангарских личинок составляла 12,9 мм, вес — 8 мг ($n=425$); в 1966 г. соответственно 12,6 и 10 ($n=808$); в 1967 г. — 12,1 мм и 8,6 мг ($n=234$).

По нашим подсчетам, продолжительность жизни личинок в реке во время миграции составляет 5—6 сут.

Питание их в этот период эндогенное, за счет желтка. Ко времени попадания в Байкал личинки имеют еще значитель-

Т а б л и ц а 51

Биологическая характеристика личинок омуля, р. Верхняя Ангара, 1966 г.

Даты ск.	Темпера- тура во- ды, °C	Средняя длина, мм	Средний вес, мг	Диаметр желточно- го мешка	Диаметр жировой капли	Проба
				мм		
12—16/V	1,4	12,1	10,2	2,2	0,8	112
17—20/V	3,6	12,3	9,3	2,2	0,8	227
21—27/V	8,1	12,8	10,2	2,1	0,7	288
28/V—1/VI	8,8	13,0	10,3	2,0	0,7	149
2—7/VI	9,4	13,4	11,5	2,0	0,7	320
Среднее для всего периода ската	6,6	12,6	10,0	2,1	0,7	808

ный запас питательных веществ, который обеспечивает им существование в течение, вероятно, не менее 7—8 сут.

При переходе на внешнее питание личинки находят в озере благоприятную кормовую базу в виде легкодоступных ранних стадий ракообразных, образующих значительные скопления непосредственно подо льдом (Мазепова, 1957; Скрябин, 1969), т. е. сроки выклева и характер ската личинок экологически выдержаны и обусловлены и, по-видимому, могут служить эталоном нормы при искусственном разведении омуля.

Влияние водности реки на выживаемость икры и личинок. Глубокое и разностороннее влияние на урожайность рыб оказывают колебания элементов гидрометеорологического режима, вызванные циклической активностью солнечной радиации (Шостакович, 1926; Эйгенсон, 1963; Афанасьев, 1967). Определенную роль при этом играют речной сток и уровенный режим водоема (Державин, 1922; Танасийчук, 1957; Москаленко, 1958; Никольский, 1965; Тюрин, 1967; Бирман, 1969).

Рядом исследователей установлена зависимость между колебанием уровня озера и уловами байкальского омуля в последующие годы (Березовский, 1927, 1936; Краснощеков, 1968). Анализ этой связи позволил К. И. Мишарину (1953, 1958), М. М. Кожову (1947, 1958) и Л. В. Хохловой (1965) прийти к выводу, что численность поколений омуля определяется прежде всего условиями выживания икры на нерестилищах. П. В. Тюрин (1969), подтверждая вывод этих авторов, показал возможность составления долгосрочных прогнозов уловов омуля на основании зависимости циклических изменений климата и водного режима от колебаний солнечной активности.

Работы названных исследователей дают общие представления о связи водности озера с численностью омуля. Более подробно зависимость водности и урожайности поколений проявляется при сопоставлении среднегодового или осенне-зимнего и весеннего уровней речного стока с последующим возвратом перестовых стад. Для выяснения характера этой зависимости мы использовали данные по среднегодовым уровням Верхней Ангары по материалам за 1936—1969 гг. и данные по отлову отнерестившегося омуля за 1943—1956 гг., а также результаты наших учетных работ по заходу производителей омуля в 1962—1969 гг. в Верхнюю Ангару и Кичеру¹. При этом данные по численности омуля смещены на графике влево на 6 лет, что соответствует периоду от времени откладки икры до массового наступления половой зрелости в возрасте 5+ (рис. 17).

Как видно из рисунка, между высотой уровня реки в год откладки икры и последующим возвратом перестового стада

¹ Материалов за 1957—1961 гг. нет в связи с прекращением отлова отнерестившегося омуля и отсутствием учетных данных.

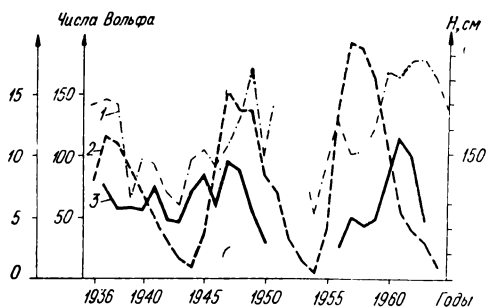


Рис. 17. Зависимость между средним годовым уровнем Верхней Ангары (1), солнечной активностью (2) и численностью производителей омуля (3).

существует тесная зависимость. Так, для 1938—1948 гг. коэффициент корреляции этой связи равен 0,79.

Следовательно, высота уровня реки в осенне-зимнее время года — определяющий фактор выживания икры омуля. При высоких уровнях воды в реке производители имеют возможность подняться в верхние и лучшие по качеству участ-

стки нерестилищ, где, как уже говорилось, отложенная икра инкубируется в более благоприятных условиях и где ее выживаемость выше, чем на нижних участках. Кроме того, при повышенной водности увеличивается площадь нерестилищ и уменьшается гибель икры от воздействия донного льда и промерзания (Мишарин, 1958).

Вместе с тем в годы с наиболее высоким весенним уровнем речного стока, величина возврата нерестового стада определяется не количеством выжившей икры, а количеством выживших личинок. Причина этого явления вызвана, на наш взгляд, колебанием величины смертности личинок в связи с уровнем реки во время ската. Анализ условий ската личинок и обитания мальков на мелководье приводит нас к выводу, что наибольший отход приходится на личиночный период жизни омуля во время существования в пойменной озерно-соровой системе нерестовых рек и вызван интенсивным уничтожением личинок омуля соровыми рыбами, а также, по-видимому, гибелью в отшнуровавшихся после паводка водоемах. По данным И. Г. Топоркова (1964а), гибель личинок омуля во время ската по р. Большой и обитания в Посольском соре составила в 1961—1962 гг. 35—40%. Основными причинами их гибели, по мнению И. Г. Топоркова, явились выедание их речным гольяном и частичковыми рыбами, а также недостаток кормов в соре.

По нашим данным, сроки пребывания и площадь распространения личинок в пойменной озерно-соровой системе определяются высотой уровня речного стока. Чем выше от среднего многолетнего уровень реки во время ската личинок, тем в большем количестве выносятся их из основного русла на затопляемую пойму и в озера, тем более продолжительное время они там находятся и тем выше процент их отхода.

Для подтверждения данного вывода укажем, что средний многолетний майский уровень р. Верхней Ангары в нижнем течении составляет 138 см. В последний раз уровень с высокой

отметкой (176 см) наблюдался в 1957 г., чем, вероятно, был вызван большой отход личинок и вследствие чего в нерестовой популяции 1962 г. поколение 1957 г. рождения было представлено незначительным числом производителей.

Не умаляя значения других факторов (и прежде всего кормовой базы), влияющих на величину пополнения запасов, мы считаем, что естественное воспроизводство северобайкальского стада омуля определяется главным образом зависимостью между высотой речного стока и выживаемостью икры и личинок. В маловодные годы низкая выживаемость икры на нерестилищах компенсируется высокой выживаемостью личинок, а в многоводные годы, наоборот, низкая выживаемость личинок компенсируется высокой выживаемостью икры. По-видимому, наиболее благоприятные условия размножения омуля, при которых популяция достигает оптимальной численности, проявляются в годы со средними уровнями нерестовых рек.

Такое свойство популяции имеет, несомненно, приспособительное значение, регулирующее численность стада в рамках определенной амплитуды, знание которой — основа рационального рыболовства (Никольский, 1965).

Анализ связи водности реки с возвратом омуля показывает, что колебания численности омуля и его уловов являются отражением циклических колебаний уровня речного стока, который, в свою очередь, взаимосвязан с солнечными внутривековыми циклами. Величина смещения между фазами циклических колебаний уровня реки и 11-летними циклами солнечной активности зависит от количества атмосферных осадков, испарения и запаса влаги, в результате влияния которых максимумы притока формируются в бассейне оз. Байкал в среднем в течение трех лет после наступления максимумов солнечной активности (Афанасьев, 1967). Найденная рядом исследователей 5-летняя цикличность в колебаниях уловов омуля — следствие ярко выраженной циклической вариации водности озера с периодом около шести лет (Саруханян, Смирнов, 1969).

БИОЛОГИЯ МОЛОДИ

Массовый скат личинок омуля с нерестилищ Верхней Ангарты и Кичеры в 1966 г. проходил во второй и третьей декаде мая. Размер их был в среднем 12,6 мм при весе 10 мг. Течением реки личинки выносятся в сор и оз. Байкал, поверхность которых в это время еще покрыта льдом.

С целью изучения биологии молоди омуля (численность, условия обитания, рост, питание и др.) в северной мелководной части озера было намечено три разреза, каждый из которых включал 4—6 станций (рис. 18).

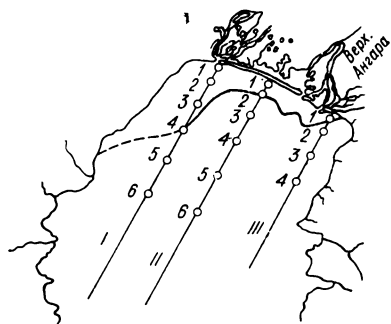


Рис. 18. Схема расположения разрезов (I—III) и станций и зона обитания молоди омуля на северобайкальском мелководье (июль — август 1966 г.).

Первый разрез проложен в направлении: устье Кичеры — м. Богучанский, второй: середина острова Ярки — открытая часть Байкала и третий: Дагарская губа (близ устья Верхней Ангары) — открытая часть озера.

Первая станция каждого разреза была удалена от берега на 200—500 м; вторая — на 3 км; третья — на 7; четвертая — на 12; пятая — на 18 и шестая — на 25 км.

Периодические обловы молоди по станциям проводились в июле — августе 1966 г. мальковым тралом с раскрытием

4 м с ячейей 8 мм, с тюлевым кутком. Траления велись с катера по циркуляции, продолжительностью 10 мин. Скорость движения трала 2,5 км/ч. Площадь облова за одно траление 1660 м². Одновременно измерялась температура воды. Для выявления качественного и количественного состава кормовой базы каждую пятидневку (с 15 июля по 20 августа) брались планктонные пробы с горизонтов 0—5 м (для первых станций всех разрезов) и 0—10 (для остальных станций).

Распределение, численность. В озере-соре, отделенном от мелководья песчаной косой (о. Ярки), молодь омуля долго не задерживается. И. Г. Топорков (1963) указывает, что основная причина выхода мальков из сора — повышение температуры воды до 20° и связанное с этим массовое развитие сине-зеленых водорослей. Траления, проведенные нами в начале июля, не обнаружили молоди в соре, несмотря на отсутствие цветения и благоприятную для обитания температуру воды, равную 15—16°.

На мелководье Байкала распространение мальков омуля определяется шириной зоны речной воды и соответствующей ей температурой. Наибольшая концентрация молоди наблюдалась на станциях с температурой воды 15—18°: на мелководье Северного Байкала в июле — августе 1966 г.:

Температура воды, °С	Улов на 1 тра- ление, %
10—12	. 2,3
12—14	.10,8
14—16	.39,2
16—18	.19,2
18—20	.27,7
20—22	0,8

Закладка на чешуе мальков омуля, июль—август 1966 г.

Длина тела, мм	Количество склеритов							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Средняя	41,0	47,3	57,6	62,4	68,2	71,7	81,3	101,5
Наименьшая	40,0	42,0	48,0	50,0	55,0	62,0	71,0	100,0
Наибольшая	42,0	54,0	71,0	79,0	82,0	85,0	91,0	103,0
Проба	2	15	73	80	80	35	8	2

Следует отметить, что молодь длиной до 40 мм придерживается более мелководных участков с температурой воды 18—20°, а мальки больших размеров обитают в зоне с температурой воды от 16—18 до 12—14°. В штилевую погоду мальки придерживаются поверхностного слоя воды и только при волнении опускаются глубже—до 5 м. Распределение молоди на разрезах неравномерно. Центры ее сосредоточения—приустьевые районы Кичеры и Верхней Ангары с максимальной плотностью на первой и второй станциях.

Как показали ловы, в составе стаи находятся более или менее одноразмерные особи. Величина этих групп различна—от нескольких десятков до нескольких тысяч рыбок. К концу августа стаи смешиваются, образуя косяки, и сосредоточиваются в северо-западном углу мелководья, проявляя при этом четко выраженную направленность миграций вдоль западного побережья озера.

Вследствие растянутости ската личинок и разновременности попадания их в озеро, линейные и весовые характеристики молоди в уловах на всех станциях имеют значительные колебания. Так, молодь, отловленная 21 июля близ устья Кичеры, была представлена рыбками длиной 30—47 мм и весом 215—930 мг (при средних значениях 37,4 мм и 538 мг), а в улове 22 августа на этой же станции была поймана молодь длиной 58—103 мм и весом 1,6—9,2 г (при средних значениях 78 мм и 4,4 г).

Закладка чешуи и ее дальнейший рост связаны с размерами молоди. По нашим материалам, совпадающим с данными Ю. П. Редкозубова (1968), чешуя у молоди омуля закладывается при достижении ими длины 35 мм. Первый склерит на чешуе появляется при длине малька 40 мм (табл. 52).

Результаты учетных работ по численности личинок и мальков показали, что процент выживших мальков (от количества скатившихся личинок) относительно низок. Так, количество скатившихся личинок в 1966 г., учтенных в нижней предпойменной части Верхней Ангары и Кичеры, составило около 700 млн. шт., а количество учтенной на мелководье в конце июля—начале августа молоди—только 90 млн. Выживае-

Т а б л и ц а 53
Температура воды на
северобайкальском мелко-
водье 20/VII 1966 г.

Стан- ция	Горизонт, м		
	0,4	5	10

Р а з р е з I

1	20,1	18,7	5,4
2	19,7	18,6	5,2
3	16,3	8,9	5,2
4	17,0	8,6	5,9
5	7,0	5,4	4,0
6	9,7	4,5	4,0

Р а з р е з II

1	20,0	18,8	4,5
2	16,1	4,9	4,3
3	11,6	6,5	4,1
4	11,8	8,6	4,6

Р а з р е з III

1	21,0	11,4	4,3
2	12,2	5,4	4,1

песчаной косы «Ярки» к западному побережью. При южных ветрах площадь зоны с речной водой сокращается, при северных — увеличивается. В июле — августе 1966 г. зона речной воды занимала площадь 170—225 км². Вертикальные температурные разрезы показали, что проникновение речной воды вглубь ограничено обычно двумя-пятью метрами (табл. 53).

Большое количество биогенных элементов, вносимых в озеро Верхней Ангарой и Кичерой, высокий уровень солнечной радиации, хорошая прогреваемость вод мелководья — все это создает оптимальные условия для интенсивного развития здесь фито- и зоопланктона¹.

В районе обитания молоди омуля ведущими организмами планктона были веслоногие рачки эпишура и циклоп и ветвистоусые — дафния и босмина. Коловратки были представлены как байкальскими, так и озерно-соровыми и речными формами. При ловах планктонной сеткой вне учета остаются личинки и имаго хирономид и ручейников, играющих важную роль в питании молоди омуля. Но данным В. С. Бурова и др.

мость омулевой молоди от личиночной стадии до мальковой оказалась равной 12,8%.

Характеристика кормовой базы. В северную оконечность озера впадают крупные притоки — Верхняя Ангара и Кичера, которые в сильной степени влияют на температурный и гидрохимический режимы и на формирование кормовой базы прилегающего мелководья. Следует отметить, что температурный режим вод озера в 1966 г. по сравнению с 1965 и 1967 гг. был более суровым. Наступление биологического лета в этом году было поздним. В открытой части Байкала гомотермия имела место 15—17 июля (на уровне 3—4°), почти на месяц позже, чем в 1967 г. Аналогичная картина наблюдалась на мелководных участках Северного Байкала.

Распространение речных вод на мелководье обусловлено направлением ветров и течением, направленным от восточного берега вдоль

¹ Пробы зоопланктона обработаны Э. Л. Афанасьевой.

(1934), на мелководных участках Северного Байкала биомасса этих организмов очень велика и достигает более 2000 мг под м².

В середине июля в планктоне на всех станциях как по численности, так и по биомассе преобладает эпишура, которая представлена в основном науплиальными и младшими копепоditными стадиями развития. Численность старших копепоditных стадий и взрослых рачков была очень мала. Общая численность эпишуры в это время колебалась от 105 до 100 тыс. экз/м³. Численность циклопов и ветвистоусых рачков в июле была незначительна — от 0 до 6 тыс. экз/м³.

Коловратки в биомассе планктона играют незначительную роль из-за малых индивидуальных весов, хотя численность их порой была и очень высокой (особенно на береговых станциях). Кладоцеры, преобладая преимущественно на прибрежных станциях, имели в июле небольшую численность — 42—1400 экз/м³.

При сравнении биомассы зоопланктона на первых станциях минимальная отмечена на II разрезе, составляя 5,4—118, тогда как на I разрезе она колебалась от 118 до 273, а на III разрезе — от 45 до 76 мг/м³. Основу биомассы планктона на первых станциях всех разрезов составляла эпишура, а циклопы и кладоцеры имели подчиненное значение.

Высокая биомасса в июле наблюдалась на второй и третьей станциях I разреза, где она достигала 227—432 мг/м³. В середине месяца на всех станциях биомасса превышала 300 мг/м³ и состояла в основном из эпишуры. Численность и биомасса этого рачка значительно увеличивается на удаленных от берега станциях (четвертая — шестая), где влияние речной воды не прослеживается. Над большими глубинами численность эпишуры разных стадий развития достигает 200 тыс. экз/м³.

В августе количественное соотношение видов, составляющих планктон, существенно меняется. В связи с прогревом воды наибольшее развитие получают кладоцеры, циклопы и коловратки, численность которых на первых станциях превосходит численность эпишуры. Биомасса планктона в это время выравнивается на всех разрезах и увеличивается к июлю в 2—3 раза. На I разрезе она достигает 1077, на II — 1044 и на III — 1122 мг/м³. На первой и второй станциях двух первых разрезов биомасса кладоцер составляет 236—773, циклопов — 22—48, эпишуры — 82—760 мг/м³. На последующих станциях значение ветвистоусых рачков и циклопов в общей биомассе постепенно падает. Уже на четвертой станции I и II разрезов кладоцеры составили всего 14—26 мг/м³. На III разрезе значение этих рачков снижается более быстрыми темпами и на третьей станции составляли только 9 мг/м³. То же самое наблюдалось и с биомассой циклопов, которая понижалась к четвертой станции всех разрезов, составляя 15—31 мг/м³. Таким образом, в середине июля высокая биомасса наблюда-

Значение кормовых объектов в питании молоди омуля одно-

Корм	Класс дли									
	25—30		31—35		36—40		41—45		46—50	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Дафнии	12,2	50,0	15,6	40,0	33,7	50,0	0,5	8,4	2,1	18,1
Босмина	50,5	66,6	18,8	50,0	16,9	67,0	15,8	83,4	55,0	91,0
Эпишура	11,2	33,4	3,4	20,0	3,2	16,3	4,3	25,0	3,3	36,4
Циклопы	—	—	—	—	—	—	—	—	3,2	9,1
Хирономиды	3,7	16,7	9,3	25,0	3,2	33,3	2,7	8,4	—	—
Воздушные насекомые	22,4	33,4	52,8	50,0	43,0	33,3	75,1	66,8	36,3	54,7
Остатки растительно-	—	—	1,1	10,0	—	—	1,6	16,6	0,1	18,1
сти										
Вес пищевого комка	2,3		2,6		2,4		6,6		10,8	
желудка, мг										
Общий индекс напол-	102,3		87,6		52,3		105,6		82,3	
нения желудка, ‰	6		20		6		12		11	
Проба										

лась на второй и третьей станциях I разреза — 432 и 227 мг/м³ и основу ее составляла эпишура. Со второй половины июля и в августе биомасса зоопланктона в верхнем 10-метровом слое в дневное время на большинстве станций всех разрезов превышала 300 мг/м³, достигая 802 мг/м³. На прибрежных станциях она составляла 118 мг/м³ (исключение — Дагарская губа, где биомасса была равной 45 мг/м³).

Питание. Пищевой спектр молоди омуля тесно связан с состоянием кормовой базы, доступностью пищевых объектов и возрастом. При переходе на активное питание и до месячного возраста основу пищевого комка личинок составляют ранние стадии веслоногих и ветвистоусых рачков и коловратки (Топорков, 1963, 1964). На этом этапе развития личинки находят, как отмечалось выше, благоприятные условия для питания вследствие значительных концентраций мелких планктонных организмов. С месячного возраста, когда молодь достигает длины 25—30 мм, она переходит на питание более крупными организмами взрослых и старших копеподитных стадий низших ракообразных и личинок хирономид. Важное место в рационе молоди занимают и мелкие воздушные насекомые (табл. 54). С этого же возраста из рациона полностью выпадают коловратки, хотя численность их на мелководье остается высокой. При переходе на питание более крупными организмами молодь омуля освобождает пищевую нишу для личинок сорных рыб, которые в огромном количестве выносятся в это время в Байкал и питаются ветвистоусыми и веслоногими рачками ранних стадий развития и коловратками. Отмеченный фактор имеет большое положительное значение для смягчения пищевых взаимоотноше-

трехмесячного возраста по весу (1) и частоте встречаемости (2), %

ны, мм

51—55		56—60		61—65		66—70		71—75		76—85		100
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1
0,5	4,0	0,1	4,0	—	—	—	—	2,5	6,7	—	—	5,3
60,0	44,0	68,0	86,3	64,0	64,2	95,5	100,0	75,2	93,0	81,2	100,0	53,0
4,0	0,5	6,7	6,7	6,1	21,5	2,0	10,5	2,3	13,3	0,4	22,0	5,3
—	—	1,2	9,1	0,7	7,1	—	—	—	—	0,2	11,0	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35,0	44,0	24,0	36,5	27,5	43,0	2,5	22,5	20,0	46,5	18,2	32,5	36,4
0,5	0,5	—	—	1,7	10,4	—	—	—	—	—	—	—
15,2	—	25,7	—	31,5	—	24,8	—	24,5	—	50,2	—	19,0
106,9	—	121,7	—	114,7	—	78,7	—	71,0	—	95,5	—	20,8
25	—	22	—	14	—	9	—	15	—	9	—	1

ний между молодью омуля и молодью других видов рыб, особенно в неблагоприятные по корму годы.

Анализ питания молодежи до трехмесячного возраста дает основание говорить о наличии избирательности в питании. Из широкого спектра кормовых объектов, состоящих из 15—18 видов низших ракообразных и коловраток байкальского и озерно-речного комплексов, главное значение в питании молодежи омуля исследованных размеров имеют лишь несколько: босмины, хирономиды (в основном имаго) и эпишура. При этом рачки клadoцера и эпишура играют, вероятно, роль основного корма, личинки и взрослые хирономиды — поддерживающего.

Избирательность в питании определяется, с одной стороны, размерными соотношениями хищника и жертвы, с другой — доступностью пищевых организмов. Сравнение частоты встречаемости в пище молодежи омуля дафний и босмин с их биомассой на мелководье показывает, что мальки омуля способны использовать клadoцер даже при очень низкой концентрации их в единице объема воды. Так, молодежь одно-полуторамесячного возраста (длиной 30—40 мм) интенсивно охотится за этими рачками при биомассе около 10 мг/м³, что по численности составляет всего несколько сотен взрослых рачков в 1 м³ воды. В то же время эпишура, представленная в планктоне науплиальными и копеподитными стадиями, имеет существенное значение в питании молодежи указанных размерных групп при биомассе не ниже 300—350 мг/м³. При биомассе ветвистоусых и веслоногих рачков основным объектом питания молодежи омуля становятся личинки хирономид и их взрослые формы.

Примерно с полуторамесячного возраста требование молодежи к минимальным, доступным для питания, концентрациям рачков значительно повышаются: для босмин их биомасса увеличивается до 20—30, для эпишуры — до 500—800 мг/м³. Это наблюдается в конце июля — начале августа, когда развитие планктона на мелководье вступает в свой максимум и когда молодежь омуля полностью завершает этап малькового развития. Как показывают данные табл. 54, дафнии и особенно циклопы в питании молодежи играют несущественную роль. Только в рационах первых трех размерных групп дафнии имеют приблизительно то же значение, что и босмины. В дальнейшем количество их в пищевом комке значительно уменьшается в связи с низкой концентрацией рачков. Циклопы представлены на мелководье в основном науплиальными и копеподитными стадиями развития, биомасса которых в июле — августе составляла обычно 20—40 мг/м³ и редко больше. Понятно, что при таких концентрациях эти микроскопические рачки как объект активной охоты не могли быть использованы молодежью омуля, и наличие их в пищевом комке мальков можно объяснить, вероятно, случайным попаданием с током воды.

В силу биологических особенностей пищевых организмов, а также под влиянием комплекса факторов среды составные элементы планктона на мелководье находятся в самых разнообразных сочетаниях, обуславливая тем самым различную обеспеченность пищей молодежь омуля. Однако даже при низких уровнях биомассы основных кормовых организмов мальки способны удовлетворить свои пищевые потребности за счет поддерживающих и второстепенных видов кормов. В экспериментальных условиях при недостатке кормов молодежь омуля может поедать своих собратьев, отстающих в росте (Мишарин, 1942; Топорков, 1967). В естественных аналогичных условиях подобной пищей для мальков могут быть, очевидно, личинки сорных рыб.

Анализ питания молодежи омуля и состояния кормовой базы свидетельствует об обеспеченности пищей мальков, обитавших на северокавказском мелководье в 1966 г. в условиях позднего наступления биологического лета.

Косвенным подтверждением этого вывода является узость пищевого спектра, отсутствие в пробах пустых желудков, хорошая накормленность и высокий темп суточного прироста молодежи омуля.

Рост молодежи, суточный рацион. Наибольшим весомым приростом обладают молодые особи одно- и полуторамесячного возраста длиной 25—45 мм. На единицу линейного прироста (1 мм) рыбы этих размеров прирастают на 10—15% от веса тела, а молодежь старше указанного возраста — на 4—9%. В среднем мальки до трехмесячного возраста¹ на 1 мм линейного прироста увеличивают свой вес на 95,7 мг.

Рост молоди омуля, Северный Байкал, июль—август 1966 г.

Пример- ный воз- раст, дней	Класс длины, мм	Вес малька, мг		Разница в ве- се между раз- мерными классами	Прирост веса на 1 мм ли- нейного при- роста	Проба
		средний	колебания			
И ю л ь						
30	25—30	188	85—305	100	20,0	35
	31—35	288	190—400	205	41,0	82
	36—40	493	340—645	234	46,8	61
45	41—45	727	570—960	332	66,4	43
	46—50	1059	820—1410	453	90,6	35
	А в г у с т					
60	51—55	1512	1120—1910	453	90,6	44
	56—60	2014	1520—2510	502	100,4	58
	61—65	2548	1950—3090	534	106,8	46
	66—70	3014	2300—3770	466	93,2	56
75	71—75	3834	3150—4990	820	164,0	39
	76—80	4640	3850—5540	806	161,2	33
	81—85	5413	4920—6790	773	154,6	9
90—100	86—90	7470	—	—	—	1
	91—95	8470	—	—	—	1
	96—105	8715	—	—	—	1

Сопоставление роста молоди, отловленной на одних и тех же станциях в разные сроки, дало возможность рассчитать величину суточного прироста мальков. Оказалось, что молодь до полуторамесячного возраста прирастает в сутки в среднем на 0,5 мм в длину и на 36 мг в весе, в возрасте 1,5—2,5 месяца соответственно на 1,1 мм и 112 мг и молодь в возрасте 2,5—3 месяца на 2,1 мм и 175 мг. В среднем суточный прирост молоди в возрасте 1—3 месяца составляет 1,2 мм в длину и 106 мг в весе. Сравнивая среднесуточный прирост молоди с ее весовым ростом на единицу длины (табл. 55), можно убедиться, что эти показатели близки. Это дает основание считать, что рассчи-

¹ Расчет роста для молоди более 85 мм длиной не производился вследствие малого числа наблюдений.

Т а б л и ц а 56

Суточный рацион молодежи омуля,
рассчитанный
по среднесуточному приросту веса, мг

Класс длины, мм	Средний вес	Рацион	Прирост
26—30	188	60,0	20,0
31—35	288	123,0	41,0
36—40	493	140,4	46,8
41—45	727	199,2	66,4
46—50	1059	271,8	90,6
51—55	1512	301,2	100,4
56—60	2014	320,4	106,8
61—65	2548	279,6	93,2
66—70	3014	492,0	164,0
71—75	3834	483,6	161,2
76—80	4640	463,8	154,6

танный весовой рост на 1 мм длины тождествен среднесуточному приросту. Это обстоятельство позволяет рассчитывать ориентировочный суточный рацион молодежи различных размерных групп (табл. 56). В основу расчетов кроме данных табл. 56 положен вывод И. Г. Тоноркова и П. Я. Тугариной (1963) о том, что в естественных условиях молодь омуля до 70-дневного возраста на единицу прироста тела реализует около 3 весовых единиц веслоногих рачков.

Для оценки достоверности полученных данных по суточному рациону молодежи мы попытались решить эту задачу и другим методом, по энергетическим затратам рыбы, которые отражают ее пищевые потребности. Для расчетов использованы материалы по затратам энергии на дыхание и прирост рыб, приводимые Г. Г. Винбергом (1956), и данные по приросту молодежи (см. табл. 56).

Суточный рацион выражается в виде основного балансового равенства: $P = 1,25 (П + T)$, где P — рацион, $П$ — траты на прирост, T — траты на обмен, 1,25 — коэффициент для пересчета физиологически полезной пищи в энергию валового рациона. Путем экстраполяции данных по потреблению кислорода (Винберг, 1956; см. табл. 47) и пересчету их на суточное потребление, выраженное в калориях (1 мл $O_2 = 5$ кал), получим затраты энергии на дыхание при температуре воды 20° С (табл. 57).

Согласно наблюдениям за распределением молодежи в условиях различных температур воды, принимаем, что мальки размером 26—45 мм обитают в зонах с температурой воды, близкой к 18°, размером 46—60 мм — 16° и молодь больших размеров — 14°. Введя соответствующий поправочный коэффициент на обмен в условиях указанных температур (Численко, 1967), получим затраты на обмен для молодежи омуля различных классов длины. Поскольку калорийность 1 г молодежи рыб в сыром весе составляет 1 ккал, то в нашем случае траты на прирост, выраженные в калориях, идентичны этому приросту, выраженному в миллиграммах сырого вещества. Сумма затрат энергии на обмен и прирост, умноженная на коэффициент 1,25, дает в итоге энергию валового рациона. Для пересчета энергетического рациона и приведения его к весовой характеристике полученный результат следует удвоить, приняв, что 1 мг озерно-сорového

Суточный рацион молоди омуля, рассчитанный по энергетическому балансу

Класс длины, мм	реальный вес малька, мг	Трата энергии на обмен (Т), кал/сутки		Трата энергии на при- рост (П), кал	(Т+П) кал	Суточный рацион		
		при 20 °С	при 18— 14 °С			(П+Т)× ×1,25 кал	мг	% к весу тела
26—30	188	8,8	7,3	20,0	27,3	34,1	68,2	36,3
31—35	288	12,5	10,4	41,0	51,4	64,2	128,4	44,6
36—40	493	19,6	16,3	46,8	63,1	78,8	157,6	31,9
41—45	727	27,0	22,4	66,4	88,8	111,0	222,0	30,5
46—50	1059	37,0	25,9	90,6	116,5	145,6	291,2	27,5
51—55	1512	49,8	34,8	100,4	135,2	169,0	338,0	22,3
56—60	2014	62,0	43,4	106,8	150,2	187,7	375,4	18,6
61—65	2548	76,5	43,6	93,2	136,8	171,0	342,0	13,4
66—70	3014	88,3	50,3	164,0	214,3	267,8	535,6	17,8
71—75	3834	106,0	60,4	161,2	221,6	277,0	554,0	14,4
76—80	4630	125,0	71,3	154,6	225,9	282,3	564,6	12,2

зоопланктона в сыром весе эквивалентен 0,5 кал (Винберг, 1970).

Таким образом, сопоставление суточных рационов, рассчитанных двумя методами, показывает, что разница между результатами сравнительно небольшая (см. табл. 56, 57). По отношению к весу тела различие между полученными рационами не превышает 4,4%. Можно считать, что суточный рацион молоди омуля до трехмесячного возраста в естественных условиях составляет (% веса тела):

Возраст, мес.

1—1,5	35
1,5—2	25
2—3	15—10

Суточное потребление корма всей популяцией молоди омуля численностью 90 млн. шт. составило в 1966 г. в среднем для всех размерных групп 293 ц.

Конкуренты и враги молоди омуля. Как положительный фактор, влияющий на обеспеченность омулевой молоди пищей, следует отметить слабую пищевую конкуренцию со стороны других видов рыб. Опытные ловы ставными жаберными сетями показали, что летом на мелководье обитают в основном неполовозрелые особи ельца и сибирской плотвы, а также песчаная широколобка.

Основу пищевых рационов названных рыб составляют бентосные организмы и насекомые, редко встречаются мальки рыб (Картушин, 1958; Сорокин, 1966; Тугарина, 1966). Численность сорных и хищных рыб на мелководье относительно невысокая, поскольку половозрелые рыбы в апреле — мае мигрируют на перест в сор и озера, где пребывают до августа.

Личинки соровых рыб в массе появляются на мелководье в августе и питаются низшими ракообразными пауциальными и копепоидными стадиями развития и другими мелкими организмами, т. е. занимают пищевую нишу, ранее оставленную молодью омуля в связи с возрастными изменениями в питании. Конкуренционные пищевые отношения омулю может составить только желтокрылый бычок (Потакуев, 1954), однако в связи с отсутствием перестилиц на мелководье и высокой температурой воды этот вид летом там не встречается (Талиев, 1955; Коряков, 1958).

Высокая обеспеченность пищей молоди омуля в естественных условиях и отсутствие межвидовых конкурентных взаимоотношений отмечались М. М. Кожовым (1962), И. Г. Топорковым (1963, 1964), П. Я. Тугариной (1966).

Пресс хищников на омулевую молодь, по всей вероятности, оказывает слабое влияние на ее численность. В большом количестве соровая рыба (плотва, елец, окунь) появляется на мелководье только в августе, после переста в озерно-соровой системе. Мальки омуля к тому времени достигают длины 60—70 мм (что соответствует возрасту 2—2,5 мес) и становятся, за исключением отстающих в росте, малодоступными для хищных рыб. Если соровые рыбы и оказывают какое-то влияние на численность омулевой молоди, то оно значительно ослаблено вследствие наличия более доступного для хищных рыб корма в виде личинок и мальков соровых рыб, обитающих в это время на мелководье в огромных количествах.

ЗАПАСЫ СТАДА, УСЛОВИЯ ИХ ФОРМИРОВАНИЯ И ПУТИ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Рациональное использование рыбных ресурсов водоема предусматривает необходимость количественной и качественной оценки запасов рыб. В связи с резким сокращением запасов омуля и необходимостью принятия мер для их сохранения и увеличения проблема такой оценки стала весьма важной для рыбного хозяйства Байкала.

В настоящее время не существует достаточно надежного метода количественного учета запасов рыб, и мы применяем методику относительной оценки и даем только приближенное решение вопроса. Поэтому полученные результаты требуют в дальнейшем всесторонней проверки с привлечением возможно большего фактического материала. Наибольшее внимания заслуживает метод биостатистического определения запасов рыб (Аверинцев, 1948; Монастырский, 1952; Дементьева, 1964), применявшийся ранее рядом исследователей (Державин, 1922; Чугунов, 1961).

При определении запасов северобайкальского омуля не читывается естественная гибель рыб, а потому полученные

цифры дают представление только о запасах, в действительности используемых промыслом.

Биостатистический метод требует некоторые условия, главные из которых — статистика уловов рыб на протяжении достаточно большого отрезка времени и знание возрастного состава уловов в течение исследуемого периода.

Исходными материалами для наших расчетов послужили главным образом данные К. И. Мипарица (1958) по возрастному, расовому составу уловов и весовому темпу роста северо-байкальского омуля, а также материалы С. И. Краснощекова (1968) и наши данные. Указанные материалы охватывают небольшой период — 1949—1954 и 1961—1966 гг., и поэтому мы поставлены перед необходимостью принять постоянство возрастного и расового состава в уловах на протяжении 1940—1955 и 1955—1961 гг.

Располагая статистикой вылова омуля как по отдельным районам, так и по Байкалу в целом (Кожов, Снегит, 1958) и расовым составом в уловах, мы получили динамику вылова северобайкальского омуля, представленную в табл. 58.

По данным возрастного состава вычисляется количество рыб для улова каждого года. Численность остатков любой возрастной группы можно найти в цифрах уловов последующих лет, в течение которых вылавливается последовательно одно поколение за другим. Располагая в таком порядке вылов рыбы каждого возраста по годам, мы в состоянии оценить мощность поколений, используемых промыслом.

Дальнейшие расчеты сводятся к суммированию этих поколений, что и дает нам величину запасов на определенный год.

Таким образом, общее количество рыб всех возрастов (за исключением сеголетков) на каждый год определяется суммой численности их в уловах данного года, а также суммой их последующего вылова в виде более старших по возрасту рыб до полного исчезновения этих групп в уловах (табл. 59).

Определение промысловой продукции или прироста ихтиомассы на конец определенного года сводится к вычислению оставшегося после промысла предыдущего года количества рыб, умноженного на весовой прирост каждой из этих групп при переходе их в следующий, более старший возраст, плюс ихтиомасса вступившего в запас поколения. Этим путем мы определяем только ту часть продукции (как и запас), которые непосредственно используются или будут использованы промыслом, без учета потерь вследствие естественного отхода. Результаты наших расчетов представлены в табл. 60.

Один из принципов рационального рыболовства — сохранение равновесия между выловом и естественной восстанавливаемостью запасов или приростом продукции (Кевдин, 1961; Мейснер, 1961; Никольский, 1965).

Вылов северобайкальского омуля по промысловым районам Байкала, ц

Год	Северо-байкальский	Баргузинский	Прибайкальский	Маломорский	Итого северобайкальского	Общий вылов омуля на Байкале	Удельный вес северобайкальского в общем вылове, %
1938	15485	3872	4755	1817	25929	54 953	47,2
1939	14408	2790	3785	1975	22958	47 587	48,2
1940	11617	3029	6162	2413	23221	61 848	37,5
1941	11990	4337	5823	4910	26970	66 823	40,4
1942	15092	7454	8485	4515	35546	91 339	38,9
1943	15437	3130	6709	7725	33001	80 088	41,2
1944	8128	3184	3210	6732	21254	47 254	44,7
1945	7923	2487	3108	7763	21281	47 721	44,6
1946	7269	1845	2778	7168	19060	48 757	39,1
1947	9596	3116	4420	7160	24292	57 836	42,0
1948	6642	2064	4582	7463	20751	55 037	37,7
1949	5878	1842	2812	7416	17948	41 890	42,9
1950	9459	1438	3038	5853	19788	43 472	45,5
1951	12621	2122	4116	11967	30826	67 085	46,0
1952	9678	1651	3710	9335	24374	55 440	44,0
1953	13153	1911	3070	11508	29642	59 367	49,9
1954	17123	3555	4587	10328	35593	73 436	48,5
1955	11441	4325	3733	8897	28396	60 009	47,3
1956	6800	5320	2760	10000	24480	52 800	47,1
1957	4100	6650	3153	5500	19403	45 500	42,6
1958	5500	3990	3825	5500	18815	47 700	39,4
1959	1700	3990	2340	4000	12030	31 000	38,8
1960	2000	3290	2745	6750	14785	38 500	38,4
1961	2700	3780	3270	4500	14250	38 900	36,6
1962	3300	2240	5295	3400	14235	48 600	29,3
1963	3100	2101	3690	1300	10190	33 300	30,6
1964	5143	1270	2122	2705	11241	26 517	42,4
1965	2770	1308	1761	1800	7639	19 510	39,2
1966	3372	2104	1212	2139	8827	18 759	47,0
1967	2332	1600	557	1546	6035	11 372	53,0
1968	2082	1072	788	866	4808	10 599	45,3
1969	1017	128	476	148	1769	4 670	37,9

Анализируя данные табл. 60, приходим к выводу, что это равновесие нарушено: за исследуемый период вылов в 1,2—1,8 раза превосходит величину продукции. Следовательно, помимо величины естественного прироста промысел берет и часть основного запаса, являющегося, по выражению Гейнке (Heinske, 1898), «неприкосновенным запасом». Такая структура промысла, естественно, должна привести к снижению запаса и, следовательно, к падению уловов. В 1940—1944 гг. среднегодовой промысловый запас составлял 128 тыс. ц. Неограниченный промысел в военные годы, значительное превышение вылова над приростом иктиомассы привели к снижению запасов в 1945—1949 гг. до 113,8 тыс. ц. В послевоенные годы, благо-

Вызов пожеланий сел.работавшихского округа

Год вызова	Вызов на год		1928	1929	1930	1931	1932	1933	1934	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944	1945	1946	1947	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966		
	тыс. д.	тыс. п.																																									
1949	23 221	8796	12+ 35	11+ 35	10+ 72	9+ 69	8+ 130	7+ 566	6+ 1066	5+ 1916	4+ 2216	3+ 2116	2+ 564	1+ 11																													
1941	26 970	10 216		12+ 41	11+ 40	10+ 83	9+ 81	8+ 151	7+ 657	6+ 1239	5+ 2225	4+ 2573	3+ 2457	2+ 656	1+ 13																												
1942	35 546	13 463			12+ 53	11+ 53	10+ 110	9+ 106	8+ 198	7+ 866	6+ 1632	5+ 2933	4+ 3392	3+ 3239	2+ 564	1+ 17																											
1943	33 001	12 501			12+ 50	11+ 48	10+ 102	9+ 99	8+ 184	7+ 804	6+ 1516	5+ 2723	4+ 3149	3+ 3007	2+ 502	1+ 16																											
1944	21 254	8053				12+ 32	11+ 32	10+ 66	9+ 64	8+ 119	7+ 518	6+ 976	5+ 1754	4+ 2028	3+ 1937	2+ 517	1+ 10																										
1945	21 281	8000					12+ 32	11+ 32	10+ 65	9+ 64	8+ 119	7+ 518	6+ 977	5+ 1756	4+ 2031	3+ 1939	2+ 517	1+ 10																									
1946	19 000	7220					12+ 29	11+ 29	10+ 59	9+ 57	8+ 106	7+ 464	6+ 875	5+ 1573	4+ 1819	3+ 1737	2+ 503	1+ 9																									
1947	24 292	9201						12+ 37	11+ 36	10+ 75	9+ 73	8+ 136	7+ 592	6+ 1116	5+ 2004	4+ 2318	3+ 2213	2+ 590	1+ 11																								
1948	20 751	7776							12+ 31	11+ 31	10+ 64	9+ 62	8+ 116	7+ 505	6+ 953	5+ 1712	4+ 1897	3+ 1891	2+ 594	1+ 10																							
1949	17 948	6708								12+ 27	11+ 27	10+ 56	9+ 54	8+ 100	7+ 437	6+ 824	5+ 1481	4+ 1713	3+ 1435	2+ 436	1+ 8																						
1950	19 788	7495									12+ 30	11+ 30	10+ 61	9+ 59	8+ 110	7+ 482	6+ 909	5+ 1633	4+ 1868	3+ 1803	2+ 481	1+ 9																					
1951	30 820	11 674										12+ 46	11+ 46	10+ 95	9+ 92	8+ 172	7+ 751	6+ 1416	5+ 2548	4+ 2941	3+ 2809	2+ 749	1+ 14																				
1952	24 374	9232										12+ 37	11+ 37	10+ 75	9+ 73	8+ 136	7+ 594	6+ 1119	5+ 2011	4+ 2326	3+ 2221	2+ 592	1+ 11																				
1953	20 642	11 228											12+ 45	11+ 44	10+ 92	9+ 85	8+ 165	7+ 722	6+ 1361	5+ 2446	4+ 2828	3+ 2701	2+ 721	1+ 14																			
1954	35 598	13 481											12+ 53	11+ 53	10+ 110	9+ 106	8+ 199	7+ 867	6+ 1635	5+ 2937	4+ 3396	3+ 3243	2+ 565	1+ 17																			
1955	28 396	10 756												12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13																		
1956	24 880	8854													12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13																	
1957	19 403	6844														12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13																
1958	24 880	8854															12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13															
1959	24 880	8854																12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13														
1960	14 785	5201																	12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13													
1961	14 250	5071																		12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13												
1962	14 250	4353																			12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13											
1963	10 190	3116																				12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13										
1964	11 241	3437																					12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13									
1965	7639	2331																						12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13								
1966	9000	2752																							12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13							
1967	5000	1529																								12+ 43	11+ 43	10+ 88	9+ 85	8+ 159	7+ 692	6+ 1304	5+ 2343	4+ 2709	3+ 2587	2+ 690	1+ 13						

Вызов пожеланий	ц	232	479	993	1480	2103	4557	8701	15760	22393	27499	28109	26113	23667	21746	21534	21336	21607	22264	23847	23569	27327	26477	24710	28368	25186	18836	15131	15559	18203	15286	10804	9332	7011	3827	2671	521	100	16	4
тыс.		35	76	165	255	402	989	2147	4410	7186	9965	11310	10580	9449	8317	8039	8038	112	8505	8700	9501	10435	10266	10092	11546	10387	7153	5690	5470	6393	5379	3546	3039	2430	1960	978	246	65	20	

**Количественная характеристика поколений северобайкальского омуля
(средние годовые значения по пятилетиям)**

Год	Запас, тыс. ц	Продукция		Вылов			Мощность поколений, тыс. ц
		тыс. ц	% к запасу	тыс. ц	% к запасу	% к продукции	
1940—1944	128,0	18,7	14,6	28,0	21,9	149,7	21,9
1945—1949	113,8	17,2	15,1	20,6	18,1	119,7	25,1
1950—1954	129,3	19,9	15,3	28,0	21,7	140,7	22,4
1955—1959	85,4	12,1	14,1	20,7	24,2	171,0	14,0
1960—1964	54,4	7,1	13,1	12,9	23,7	181,6	4,1

даря принятым мерам по регулированию промысла, запасы в 1950—1954 гг. вновь увеличились до 129,3 тыс. ц. Последовавшее затем их снижение с 1953 г. — результат интенсификации промысла за счет механизации добычи и широкого внедрения в практику ставных неводов.

Характерно для этого периода значительное превышение (на 40—80%) вылова над приростом ихтиомассы. Основной запас вследствие этого ежегодно убывает: в среднем за 1950—1954 гг. на 6,4%; за 1955—1959 гг. на 10,1; за 1960—1964 гг. — на 10,6%. Общий запас (основной плюс продукция) снизился в 1955—1959 гг. до 85,4 и в 1960—1964 гг. — до 54,4 тыс. ц.

Принимая во внимание темп снижения запасов, можно предполагать, что в 1966—1967 гг. запасы северобайкальского омуля не превышали 40—45 тыс. ц, т. е. в сравнении с 1940—1944 гг. сократились в 2,5—3 раза. В таком же размере уменьшились соответственно и численность входящих в промысел поколений, продукция и вылов. Численность нерестового стада, достигавшая в 1940-х годах 8—9 тыс. ц, сократилась к 1965 г. до 3—5 тыс. ц.

Для более ясного представления о степени влияния промысла на запасы стада следует рассмотреть и качественную сторону названного фактора. С этой целью небезынтересно сравнить прошлое и настоящее омулевого промысла на Северном Байкале (табл. 61).

Со времени возникновения промысла в этом районе Байкала (1830—1840 гг.) добывалось 40—50 тыс. ц, к концу XIX столетия — 15 тыс. ц, а к 1915—1916 гг. всего 2,3 тыс. ц омуля (см. табл. 61). Особенностью промысла дореволюционного периода являлось то, что хищнический, ничем не ограниченный лов велся преимущественно в реках. 70—75% годового вылова составляли идущие на нерест производители и только 25—30% приходилось на долю нагульного омуля, выловленного в Байкале.

Вылов омуля на Северном Байкале (среднегодовые значения)

Год	Всего, тыс. ц	Ходовой		Покатный		Нагульный	
		тыс. ц		тыс. ц		тыс. ц	%
1836	45,0	34,0	75,6	—	—	11,0	24,4
1895—1899	14,9	10,7	71,8	—	—	4,2	28,2
1915—1916	2,3	1,7	73,9	—	—	0,6	26,1
1937—1939	14,7	—	—	9,3	63,3	5,4	36,7
1940—1944	12,4	—	—	7,4	59,7	5,0	40,3
1945—1949	7,5	—	—	5,7	76,0	1,8	24,0
1950—1954	12,5	—	—	8,0	64,0	4,5	36,0
1955—1959	5,9	—	—	1,7	28,8	4,2	71,2
1960—1964	3,3	—	—	0,6	18,2	2,7	81,8
1965—1968	2,7	—	—	—	—	2,7	100

Благодаря принятым Советской властью охранным мерам, остатки запаса северобайкальского омуля были сохранены, в результате чего численность стада начала возрастать. Наивысшие уловы омуля на Северном Байкале относятся к 1937 и 1954 гг. (15—17 тыс. ц). Основу уловов до середины 1950-х годов, как и раньше, составляли половозрелые рыбы с той лишь разницей, что вылавливались они после переста. Наряду с этим промысел все больше осваивает открытую часть Байкала, вылов в котором составляет уже до 40% от годового.

Такая система эксплуатации запасов стада до 1950-х годов, вероятно, более или менее соответствовала рациональным основам рыболовства, что способствовало относительной стабилизации уловов и запасов и увеличению их в 1937 и 1954 гг.

Совершенно другой характер приобретает промысел с начала 1950-х годов. С одной стороны, происходит резкое усиление интенсивности за счет механизации флота и применения в широком масштабе ставных неводов, капроновых сетей, а с другой — перенесение центра тяжести добычи на нагульные стадо в открытом Байкале. Вылов нагульной части стада в сравнении с выловом воспроизводящей части постоянно увеличивается и уже в 1955—1959 гг. составляет свыше 70% от годового улова омуля. С 1957 г. в связи с запретом на лов отнерестившегося омуля, промысел почти полностью концентрируется на нагульной части стада. Именно с этого периода начинается неуклонное падение запасов и вылова омуля. Следует отметить, что началом депрессии явился массовый вылов производителей в военные и первые послевоенные годы. В 1967 г. на Северном Байкале было выловлено всего 2,3 тыс. ц при лимите 3,5 тыс. ц, т. е. вылов упал до уровня 1915—1916 гг.

Сравнение изложенных материалов выявляет весьма интересную картину: к одному и тому же результату промысел пришел совершенно различными путями, затратив для этого

Приловы молоди омуля по Байкалу

Год, месяц	Орудие, ячеиность (мм)	Прилов мо- лоди, %	Проба	Автор материала
<i>Селенгинское мелководье</i>				
VII 1956 г.	Ставной невод, 34	60,0	—	Красикова и Ольпанская (1959)
<i>Северный Байкал</i>				
VI—VIII 1956 г.	Сети, 36. Ставной невод	62,0—70,0	—	Инспекция рыбоохраны
VII—VIII 1962 г.	Сети, 38	66,3	384	То же
VIII 1963 г.	Ставной невод, 38	100	245	Наши данные
VI—VIII 1965 г.	Сети, 38—40	55,5	2176	То же
VI—VIII 1966 г.	Ставной невод, 38	79,1	10664	
<i>Малое Море</i>				
III 1964 г.	Сети, 40	40,3	2583	
VI—VIII 1964 г.	Ставной невод, 40	91,9	5250	
VI 1967 г.	Ставной невод, 40	74,4	2790	

далеко не одинаковое время. Первый путь, охватывающий период с 1830 по 1916 г., базировался на вылове половозрелой части стада, в малой степени затрагивая нагульную часть. Чтобы подойти этим путем к наименьшему, известному нам вылову в 2,3 тыс. ц, потребовалось более 80 лет. Таким же путем шло развитие промысла с 1930 по 1954 г. Второй путь, которым идет промысел с 1955 г. и до последнего времени и который базируется на вылове нагульной части стада, привел к тому же итогу за 12 лет.

Уровень формирования запасов в настоящее время определяется степенью использования нагульной части стада. На вопрос о том, как и в какой степени используется указанная часть, дает ответ материал массовых промеров омуля из промысловых уловов (табл. 62).

Биологический анализ этого материала говорит о том, что основу промысловых уловов омуля составляют рыбы длиной 20—30 см, это соответствует возрасту от 2+ до 5+. Эти возрастные группы включают, как известно, неполовозрелую молодь и рыб, готовящихся к первому нересту. Прилов этих групп гораздо выше допустимой (8%) нормы и составляет в ставных неводах 60—100%. Следует отметить, что высокие приловы молоди омуля свойственны не только ставным неводам, но и другим орудиям лова.

Несмотря на сокращение количества неводов в последние годы, удельный вес их в промысле по-прежнему высок. Так,

за 1960—1967 г. на долю уловов ставными неводами на Северном Байкале приходится 40—70% от общего вылова.

Официальной статистикой учитывается только часть выловленной молодежи. Вне учета остается большое количество молодежи, травмированной этими орудиями лова и впоследствии погибающей, а также выловленной рыбаками и местным населением. Еще большее количество молодежи уничтожается в других районах Байкала — Малом Море, Чивыркуйском и Баргузинском заливах, Селенгинском мелководье, являющихся основными местами нагула молодежи северобайкальского омуля.

Массовый вылов неполовозрелой рыбы сказывается отрицательно на воспроизводстве запасов, сокращая пополнение нерестовых стад, и подрывает промысел. Об этом наглядно свидетельствует зависимость между количеством орудий лова, которым сопутствует высокий прилов молодежи, и выловом омуля в Байкале (рис. 19).

Таким образом, изложенные материалы приводят к выводу, что основная причина снижения численности омуля — нерациональное использование его запасов, основанное на вылове неполовозрелых рыб, что в конечном итоге привело к депрессивному состоянию популяции и необходимости введения с 1969 г. запрета на вылов омуля в Байкале¹ (Москаленко, 1969; Смирнов, 1969; Шумилов, 1969). Цель этой меры — сохранение и восстановление запасов омуля. При условии строгого соблюдения запрета эта задача может быть успешно решена в ближайшие годы.

Об этом свидетельствует расчет численности нерестовых стад северобайкальского омуля на 1969—1974 гг. Исходными материалами для этого послужили: возрастной состав и вес производителей, численность нерестовых стад и фонд отложенной ими икры в 1962—1968 гг. Промысловый возврат от фонда икры принят в 0,075% (Тюрин, Сосинович, 1937; Селезнев, 1942; Мишарин, 1942, 1954, 1958, 1959, 1965). Зная фонд икры, коэффициент промыслового возврата и выход на нерест возрастных групп соответствующего поколения, можно составить прогноз численности нерестовых стад на 1969—1974 гг. (табл. 63).

Прогноз составлен с учетом предположения, что естественные свойства ареала, занимаемого северобайкальским стадом омуля, и в первую очередь нерестовых рек не будут изменяться под влиянием промышленного освоения и что запрет на вылов омуля будет строго соблюдаться. При выполнении этих условий есть основания считать, что запасы северобайкальского омуля будут восстановлены к 1973—1974 гг. и достигнут уровня 1940—1950-х годов.

¹ Приказ министра рыбного хозяйства СССР № 165 от 14 мая 1969 г. «О мерах по созданию рационального рыбного хозяйства на озере Байкал».

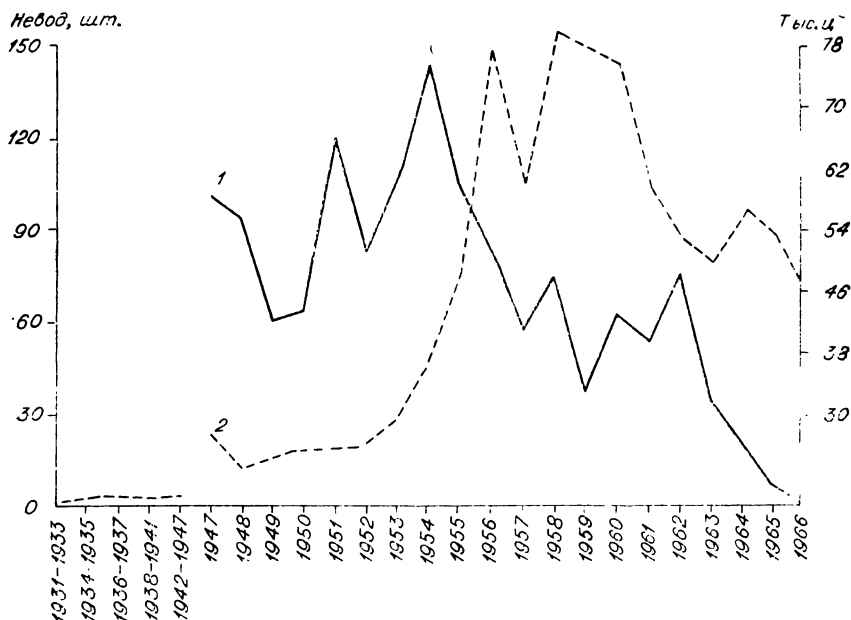


Рис. 19. Вылов омуля (1) и количество ставных неводов (2) на Байкале (по материалам В. Н. Сорокина).

Однако, как показывает практика 1969—1970 гг., выполнение запрета осуществляется неудовлетворительно. Кроме возросших масштабов браконьерства имеют место факты продления и увеличения установленных лимитов, санкционированных Министерством рыбного хозяйства РСФСР.

В связи с началом строительства Байкало-Амурской железнодорожной магистрали необходимо в ближайшее время разработать и реализовать комплекс мероприятий по предотвращению возможных отрицательных последствий на ихтиофауну водоемов, животных и растительный мир района.

После истечения срока запрета (1975 г.) и восстановления запасов омуля промысел должен строиться на научной основе, способствующей рациональному ведению рыбного хозяйства в соответствии с потенциальными возможностями популяций.

Биологически обоснованным решением этой задачи следует считать базирование промысла на половозрелой части стада омуля, на путях нерестовой миграции (Артюнин, 1959, 1966), с условием пропуска на нерестилища достаточного количества производителей для обеспечения соответствующего уровня воспроизводства. В связи с реконструкцией промысла и перенесением его на пути нерестовых миграций первоочередное значение имеет разработка вопросов о связи между репродук-

Расчет численности нерестовых стад северобайкальского омуля

Год рождения поколения	Продолжительность жизни, лет	Продолжительность жизни, лет	1969 г.		1970 г.		1971 г.		1972 г.		1973 г.		1974 г.	
			воз- раст	млн. шт. тыс. ц	воз- раст	млн. шт. тыс. ц	воз- раст	млн. шт. тыс. ц	воз- раст	млн. шт. тыс. ц	воз- раст	млн. шт. тыс. ц	воз- раст	млн. шт. тыс. ц
1962	4,0	$\frac{3,0}{9,5}$	7+	$\frac{0,3}{1,2}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1963	2,5	$\frac{1,8}{6,0}$	6+	$\frac{0,6}{2,3}$	7+	$\frac{0,2}{0,8}$	—	—	—	—	—	—	—	—
1964	3,0	$\frac{2,0}{9,6}$	5+	$\frac{1,4}{4,3}$	6+	$\frac{1,0}{3,6}$	7+	$\frac{0,3}{1,2}$	—	—	—	—	—	—
1965	4,1	$\frac{3,0}{9,8}$	4+	$\frac{0,2}{0,5}$	5+	$\frac{1,4}{4,4}$	6+	$\frac{1,1}{3,7}$	7+	$\frac{0,3}{1,3}$	—	—	—	—
1966	3,9	$\frac{2,9}{9,3}$	—	—	4+	$\frac{0,2}{0,4}$	5+	$\frac{1,3}{4,1}$	6+	$\frac{1,0}{3,5}$	7+	$\frac{0,3}{1,2}$	—	—
1967	10,6	$\frac{7,9}{25,4}$	—	—	—	—	4+	$\frac{0,5}{1,2}$	5+	$\frac{3,7}{11,3}$	6+	$\frac{2,7}{9,5}$	7+	$\frac{0,8}{3,3}$
1968	12,3	$\frac{9,2}{29,5}$	—	—	—	—	—	—	4+	$\frac{0,5}{1,4}$	5+	$\frac{4,3}{13,2}$	6+	$\frac{3,2}{11,1}$
1969	12,0	$\frac{9,0}{28,7}$	—	—	—	—	—	—	—	—	4+	$\frac{0,5}{1,4}$	5+	$\frac{4,2}{12,8}$
Итого	—	$\frac{2,5}{8,3}$	—	$\frac{2,8}{9,2}$	—	$\frac{3,2}{10,2}$	—	$\frac{5,5}{17,5}$	—	$\frac{7,8}{25,3}$	4+	$\frac{8,2}{27,2}$	—	—

Вылов в 1962—1968 гг. Всего производителей	—	$\frac{8,2}{27,2}$
	—	—
	—	$\frac{7,8}{25,3}$
	—	—
	—	$\frac{5,5}{17,5}$
	—	—
	$\frac{0,4}{0,8}$	$\frac{2,8}{9,4}$
	—	—
	$\frac{0,6}{1,7}$	$\frac{2,2}{7,5}$
	—	—
	$\frac{1,4}{4,1}$	$\frac{1,1}{4,2}$
	—	—
	—	—
	—	—

скими и дочерними стадами омуля и об оптимальном количестве производителей, пропускаемых на перестильща.

Имеющиеся материалы за 1936—1955 гг. свидетельствуют об отсутствии прямой связи между численностью производителей и выловом их потомства (рис. 20). Эта связь является весьма сложной и зависит от колебаний условий выживания омуля на ранних стадиях развития. При благоприятных условиях размножения омуля и ската личинок (высокий осенне-зимний уровень реки и средний или низкий весенний) малочисленное родительское стадо может дать урожайное поколение, а при неблагоприятных условиях (низкий осенне-зимний уровень реки и высокий — весенний) мощное перестовое стадо может дать малочисленное поколение. Урожайное поколение при малой или средней численности родителей может появиться также и при сочетании октябрьского и майского уровней реки, близких к средним и многолетним. Отмеченное сочетание высоты уровней перестовых рек в период переста омуля и ската личинок предопределяет появление максимума и минимума в амплитуде колебаний численности поколений.

За исследуемый нами период (1936—1955 гг.) наибольший промысловый возврат поколений при низкой численности родительских стад наблюдался в 1953—1955 гг., что объясняется благоприятными условиями размножения в 1948—1949 гг. (точки 12, 13), а именно: при среднем многолетнем уровне реки¹, равным для октября 145 см, а мая — 138 см, высота его в 1948—1949 гг. была 146 и 180 см в октябре и 138, 148 см в мае. Минимум амплитуды колебаний численности северобайкальского стада омуля наблюдался в 1958—1960 гг., когда, несмотря на высокую численность родительского стада в 1953 и 1954 гг., в промысел вошли малочисленные поколения (точки 17, 18). По данным С. И. Краснощекова (1968), в Верхнюю Ангару в 1958 г. зашло на перест необычно малочисленное стадо — 1—2 тыс. ц. Причина этого явления заключается прежде всего в неблагоприятных условиях размноже-

¹ Над нулем графика Верхнезаимской ГМС.

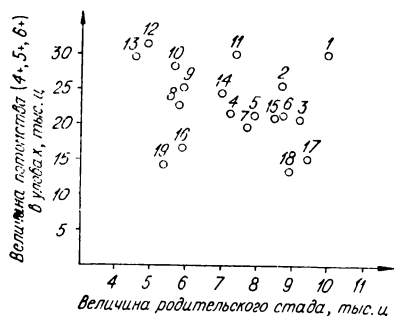


Рис. 20. Связь между величиной родительского стада и мощностью поколений северобайкальского омуля. Цифры 1—19 указывают на год нереста (1936—1955).

ленностью родительского стада и потомства отсутствует. Это можно объяснить изменчивыми условиями выживания икры и личинок. Связь проявляется, очевидно, лишь в том, что более высокое по численности перестовое стадо обеспечивает и более высокий, чем малочисленное, промысловый возврат.

Характер распределения точек, отражающих связь между водностью реки, численностью родительского стада и величиной потомства, обнаруживает стремление этих параметров к средним (или близким к ним) показателям. Эта тенденция свидетельствует о приспособлении популяции к устойчивому состоянию в рамках средних многолетних изменений условий среды, в данном случае к среднему многолетнему уровню режима реки в период инкубации икры и ската личинок омуля. Отсюда следует, что размах колебаний численности омуля зависит от величины отклонения осеннего и весеннего уровней, от средних многолетних и от того, в каком сочетании они находятся.

Для средних или близких к ним условий размножения оптимальное количество производителей, способных обеспечить возврат воспроизводящей части стада на уровне 15—20 тыс. ц, находится в пределах 2,2—2,8 млн. рыб (7—9 тыс. ц) с фондом икры 7—9 млрд.

При существующем режиме рыболовства северобайкальское стадо омуля давало довольно высокий промысловый возврат: 0,08—0,12 и даже 0,17% от фонда отложенной икры (Мишарин, 1942б). При перенесении промысла на половозрелых рыб коэффициент промыслового возврата будет меньше в сравнении с предшествующим периодом и составит 0,069—0,089%.

Высокие уловы в 40—50 тыс. ц времен становления промысла на Северном Байкале (Тюрин, 1969) вряд ли достижимы в настоящее время. Если эти сведения достоверны, то они отражают совпадение каких-то особо благоприятных условий для воспроизводства омуля, что практически маловероятно.

ния в 1953 и 1954 гг., когда уровень реки в октябре и мае был ниже среднего и составлял соответственно 125, 80 см и 103, 119 см. Низкие по численности поколения этих лет, кроме того, в значительной мере подорваны промыслом в период пагула, что привело к депрессивному состоянию запасов стада.

Приведенные примеры показывают, что при неблагоприятных условиях водного стока корреляция между чис-

П. В. Тюрин (1969) указывает, что в связи с поднятием уровня Байкала, а следовательно, пойменных сором и озер количество личинок омуля, выедаемых соровыми рыбами, возросло. Кроме того, при отсутствии промысла в Байкале (после перенесения его в реки), неизбежны потери части стада в виде естественной смертности. С учетом этих факторов мы считаем, что при естественном размножении северобайкальское стадо омуля в состоянии обеспечить возврат нерестовых особей на уровне 15—25 тыс. ц в год.

Как показал Ю. Е. Лапин (1969), естественное воспроизводство популяции не может давать стабильную продукцию в условиях непрерывно изменяющейся среды. Высоких и стабильных уловов можно достичь лишь при содействии естественному воспроизводству путем рыбоводных и мелиоративных мероприятий.

Основной целью заводского способа разведения омуля следует считать нивелирование естественных колебаний численности, особенно в неблагоприятные для размножения маловодные годы, а также восполнение потерь при вылове производителей в реке и потерь, связанных с промышленным освоением района. В дальнейшем, после одного-двух воспроизводственных циклов, удельный вес продукции, получаемой заводским способом, возрастет. По данным К. И. Мишарина (1954, 1959), выпуск 750 млн. личинок (от инкубации 1 млрд. икры) при рыбоводном коэффициенте в 1% даст промысловый возврат в 22,5 тыс. ц, что позволит пополнить нерестовую популяцию на 8—10 тыс. ц. При таком сочетании естественного размножения омуля с искусственным разведением и при условии сохранения чистоты нерестовых рек можно ожидать эффективного уровня воспроизводства стада со среднегодовым возвратом нерестовых стад до 25—30 тыс. ц.

ВЫВОДЫ

1. В проблеме восстановления запасов байкальского омуля особое место отводится одному из наиболее мощных стад — северобайкальскому. Наличие лучших в бассейне Байкала нерестилищ, а также раннее половое созревание и высокий темп воспроизводства стада указывают на эффективный путь решения данной проблемы на основе естественного воспроизводства.

2. Половое созревание северобайкальского омуля начинается на пятом году жизни. Средние размеры и вес впервые созревающих рыб составляют 27,7 см и 263 г у самцов и соответственно 28,0 см и 284 г. — у самок. Нерестовые популяции омуля состоят, как правило, из 6 возрастных групп (от 4+ до 9+). Главную роль в воспроизводстве запасов играют производи-

тели двух возрастных групп — 5+ и 6+, удельный вес которых в нерестовом стаде составляет по численности 70—85%.

3. Половое созревание омулей в пределах одного поколения растягивается у самцов на 3, а у самок — на 4 года. Жизненный цикл самцов, по всей вероятности, не превышает 12 лет, а самок — 14—15 лет. Периодичность нереста у большинства особей — два года.

4. В нерестовой популяции число впервые нерестующих рыб (пополнение) составляет в среднем 84,5% (69,1—91,5), а численность омулей, нерестующих повторно (остаток) — 15,5% (9,5—30,9). Омули старших возрастных групп оказывают положительное влияние на поддержание стабильного уровня естественного воспроизводства. С этой точки зрения вылов отнерестившегося омуля нецелесообразен.

5. Показатель популяционной плодовитости, отражающий воспроизводительную способность популяции, составил в 1967 г. для северобайкальского омуля 620, для селенгинского — 610, для чивыркуйского — 510. Высокая воспроизводительная способность северобайкальского стада омуля обусловлена, прежде всего, более ранним, чем у других стад, наступлением половой зрелости и хорошим состоянием нерестилищ.

6. Основной причиной снижения запасов омуля явилось нерациональное ведение промысла, основанное на вылове неполовозрелой рыбы. При этом промысловое изъятие в 1,2—1,8 раза превосходило прирост ихтиомассы.

7. По времени захода в реку нерестовая популяция разделяется на два косяка — сентябрьский и октябрьский. Первый значительно мощней второго и составляет 60—70% от общей численности нерестового стада. Сентябрьская популяция откладывает икру на лучших участках нерестилищ, расположенных в верховьях нерестовых рек.

8. Нерестилища северобайкальского омуля находятся в верхней части Кичеры и Верхней Ангары, а также на притоках последней — реках Катера и Чуро. Общая пригодная для нереста площадь составляет 174 га. В настоящее время указанные нерестилища находятся в удовлетворительном состоянии, что, несомненно, связано с отсутствием на этих реках предприятий лесной и других видов промышленности.

9. Опыты по выживаемости икры, проведенные в 1968—1969 гг. на нерестилищах Кичеры, показали, что количество икры, выжившее к концу эмбрионального развития, составило 46,4%. Отход икры (53,6%) вызван следующими причинами:

- а) выедание беспозвоночными — 28,6%;
- б) выедание рыбами — 6,9%;
- в) вынесение за пределы нерестилища — 2,1%;
- г) гибель по невыясненным причинам — 16,0%.

В среднем выживание икры на разных нерестовых реках близко к 20%.

10. Определяющий фактор в выживании икры — высота уровня нерестовой реки в период нереста и эмбрионального развития. При высоких уровнях воды (в сравнении со средним многолетним) производители имеют возможность подняться в верхние и лучшие по качеству нерестовые участки, где отложенная икра инкубируется в более благоприятных условиях и где ее выживаемость выше, чем на нижних участках. Кроме того, при повышенной водности увеличивается площадь нерестилищ и уменьшается гибель икры от воздействия донного льда и промерзания.

11. Период эмбрионального развития икры омуля на нерестилищах составляет 190—210 дней. Скот личинок омуля по реке происходит в апреле — июне с максимумом во второй—третьей декадах мая. Сроки выклева личинок в естественных условиях приурочены ко времени массового развития весенних форм планктона. Отход личинок происходит главным образом в период обитания их в пойменной озерно-соровой системе рек и вызван интенсивным уничтожением личинок соровыми рыбами, а также, вероятно, гибелью в отшнуровавшихся после паводка водоемах. По материалам 1966 г., выживаемость молоди от личиночной до мальковой стадии составила 12,8%. Величина отхода личинок связана с продолжительностью их пребывания в прилегающих к рекам водоемах. В свою очередь, сроки пребывания и зона распространения личинок в озерно-соровой системе определяются высотой уровня речного стока. Чем выше уровень реки (от среднего многолетнего) во время ската личинок, тем в большем количестве выносятся их из основного русла на затопляемую пойму, в сор и озера, тем более продолжительное время они там находятся и тем в большем количестве истребляются соровыми рыбами.

12. Эффективность естественного воспроизводства северо-байкальского стада омуля определяется главным образом через связь между уровнем речного стока и выживанием икры и личинок. Амплитуда колебаний численности омуля зависит от величины отклонения осеннего и весеннего уровней нерестовых рек от средних многолетних и от того, в каком сочетании они находятся.

13. После восстановления запасов и окончания срока запрета промысел омуля должен базироваться на половозрелой части популяции на путях нерестовой миграции. Промысел нагульных неполовозрелых рыб вреден и биологически (изъятие резерва нерестовых стад) и экономически (низкое качество продукции, большие затраты труда и средств).

14. Расчеты показывают, что при средних (или близких к ним) условиях выживания икры и личинок омуля, оптимальное количество производителей, способных обеспечить возврат воспроизводящей части на уровне 15—20 тыс. ц, находится в пределах 2,2—2,8 млн. рыб (7—9 тыс.ц) с фондом икры в

7—9 млрд. штук. Согласно составленному прогнозу, указанное количество производителей обеспечит соответствующий уровень возврата начиная с 1973—1974 гг.

15. В условиях новой системы регулирования промысла относительно высоких и стабильных уловов северобайкальского омуля можно добиться лишь при расширенном воспроизводстве запасов. При этом главную роль должно играть естественное размножение.

16. Основной задачей искусственного способа воспроизводства омуля следует считать пивелирование естественных колебаний численности, особенно в неблагоприятные для размножения маловодные годы, а также восполнение потерь при вылове производителей в реке и потерь, связанных с промышленным освоением района. Для обеспечения завода необходимым количеством производителей отлов следует практиковать за счет рыб октябрьского захода.

17. При таком сочетании естественного размножения омуля с искусственным разведением можно ожидать эффективного уровня воспроизводства со среднегодовым возвратом нерестового стада до 28—30 тыс. ц. Выполнение этой задачи реально при условии строгого соблюдения запрета, сохранения чистоты нерестовых рек от загрязнения, эффективной охраны омуля от браконьерского лова и организации квалифицированной службы учета и прогноза численности нерестовых стад с учетом колебаний гидрометеорологических факторов среды.

ЛИТЕРАТУРА

Аверинцев С. В. Определение промыслового запаса и методы долгосрочных прогнозов в морском рыболовстве. М., Пищепромиздат, 1948, 117 с.

Азбелев В. В. Материалы по биологии семги Кольского полуострова и ее выживаемости.— «Труды Полярного науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1960, вып. 12, с. 5—70.

Азбелев В. В. Опыт регулирования лова семги в водах Кольского полуострова.— «Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1970, т. 71, с. 68—74.

Алеев Ю. Г. О функциональном значении бокового (горизонтального) положения у камбалообразных (*Pleuronectiformes*).— «Доклады АН СССР», 1956, т. 110, № 4, с. 707—710.

Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., Изд-во АН СССР, 1963, 247 с.

Алиев Д. С. Ихтиофауна пресноводных озер Узбоя.— «Труды Мургабской гидробиол. станции», 1953, вып. 2, с. 3—21.

Андряшев А. П. О способах питания рыб планктоном.— «Природа», 1945, № 4, с. 79—81.

Андряшев А. П. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб.— «Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб», 1955, вып. 6, с. 135—142.

Анохина Л. Е. Некоторые вопросы плодовитости сельди Онежского залива.— «Доклады АН СССР», 1962, т. 133, № 4, с. 960—963.

Артюнин И. М. Некоторые вопросы развития рыбной промышленности.— «Правда Бурятии», 1959, № 270.

Артюнин И. М. Байкальский омуль на реке.— «Экономическая газета», 1966, № 17.

Афанасьев А. Н. Колебания гидрометеорологического режима на территории СССР. М., «Наука», 1967, 231 с.

Афанасьева Э. Л. Динамика зоопланктона пелагиали Байкала и продукция эпишуры.— В кн.: Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., «Наука», 1969, с. 21—25.

Базикалова А. Я. Амфиподы оз. Байкал.— «Труды Байкальской лимнол. станции», 1945, т. 11, 440 с.

Баранов Ф. И. Рыболовство и предельный возраст рыб.— «Бюллетень рыбного хоз-ва», 1925, № 9, с. 26—29.

Баранов Ф. И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства.— В кн.: Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. М., Изд-во АН СССР, 1961, с. 69—94.

Берг Л. С. Очерки по физической географии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949, 339 с.

Бердичевский Л. С. Биологические основы рационального ведения рыболовства.— В кн.: Труды совещания по динамике численности рыб. М., Изд-во АН СССР, 1961, с. 44—66.

Бердичевский Л. С. Биологические основы рациональной эксплуатации рыбных запасов.— «Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1969, т. 67, вып. 1, с. 10—31.

Березовский А. И. К изучению байкальского омуля.— «Доклады АН СССР», 1927, № 21, с. 353—358.

Березовский А. И. Рыбное хозяйство Бурят-Монгольской АССР.— В кн.: Проблемы Бурят-Монгольской АССР. М.—Л., 1936, т. 2, с. 207—224.

Бирман И. Б. Периодические колебания численности лососевых и солнечная активность.— «Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1969, т. 67, с. 171—189.

Бирюков Н. П., Широкова М. Я. О росте трески Балтийского моря.— «Труды Атлантического науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1969, вып. 21, с. 58—75.

Бокова Е. Н. Суточное потребление и усвоение корма воблой.— «Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1940, т. 11, с. 5—24.

Боруцкий Е. В. О кормовой базе и обеспеченности рыб пищей.— В кн.: Труды совещания по динамике численности рыб. М., Изд-во АН СССР, 1961, с. 67—77.

Брюзгин В. Л. О характеристике роста рыб.— «Вопросы ихтиологии», 1960, вып. 15, с. 79—89.

Брюзгин В. Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев, «Наукова думка», 1969, 186 с.

Буров В. С., Кожов М. М., Талызин Ф. Ф., Тимофеев С. И. Материалы к распределению грунтов и фауны прибрежной полосы Северного Байкала.— «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те, 1934, т. 6, вып. 1, с. 154—176.

Васнецов В. В. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых.— «Зоол. ж.», 1934, т. 13, вып. 3, с. 540—583.

Васнецов В. В. О закономерностях роста рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Изд-во АН СССР, 1953, с. 218—226.

Верболов В. И. Перенос вод и структура течений в прибрежной зоне Южного Байкала.— «Труды Лимнол. ин-та Сиб. отд. АН СССР», Л., «Наука», 1970, т. 34, с. 45—67.

Верещагин Г. Ю. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры.— «Труды Байкальской лимнол. станции АН СССР», 1940, т. 10, с. 73—239.

Вилисова И. К. К экологии байкальского пелагического бокоплава.— «Труды Лимнол. ин-та Сиб. отд. АН СССР», 1962, т. 2 (22), ч. 1, с. 156—171.

Вилисова И. К. К вопросу о питании байкальского пелагического бокоплава.— «Доклады АН СССР», 1951, т. 79, вып. 2, с. 329—332.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956, 253 с.

Винберг Г. Г. Общие особенности экологической системы оз. Дри-вяты.— В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., «Наука», 1970, с. 185—196.

Вовк Ф. И. Нельма р. Енисей.— «Труды Сибирского Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва», 1948, т. 7, вып. 2, с. 3—71.

Волкова Л. А. О реакциях на свет *Goregonus autumnalis migratorius* (G.) — байкальского омуля и *Gottocomephorus grewinkii* (D) — бычка-желтокрылки и способность к цветному восприятию.— «Вопросы ихтиологии», 1967, т. 7, вып. 2 (43), с. 372—376.

Волкова Л. А. О поведении планктоноядных рыб оз. Байкал в разных условиях освещенности в зависимости от состояния накормленности.— «Вопросы ихтиологии», 1970, т. 10, вып. 1, (60), с. 143—156.

Гомазков О. А. О влиянии температуры на интенсивность пищеварения налима.— «Бюллетень Ин-та биологии водохранилищ», 1959, № 5, с. 26—28.

Гундризер А. Н. Половой диморфизм и размерно-возрастная изменчивость язя Западной Сибири.— «Труды Томского гос. ун-та», 1956, т. 142, с. 151—162.

Дарвин Ч. Очерк происхождения видов. Происхождение видов. Сочинения. М., Изд-во АН СССР, 1939, т. 3, 831 с.

Дементьева Т. Ф. Рост рыб в связи с проблемой динамики численности.— «Зоол. ж.», 1952, т. 31, вып. 4, с. 634—637.

Дементьева Т. Ф. Методика оценки относительной численности популяции, формирования промыслового стада и темпа использования его рыболовством.— «Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1964, т. 50, с. 7—38.

Дементьева Т. Ф., Марти Ю. Ю., Монсеев П. А., Никольский Г. В. О закономерностях динамики численности рыб.— В кн.: Труды совеща-

ния по динамике численности рыб. М., Изд-во АН СССР, 1961, вып. 13, с. 7—20.

Державин А. Н. Севрюга. Биологический очерк. Баку, 1922, 393 с.

Державин А. Н. Каспийско-куринские запасы севрюги. — В кн.: Очерки по биологическим основам рыбного хоз-ва. М., Изд-во АН СССР, 1961, с. 95—112.

Дрягин П. А. Размеры рыб при наступлении половозрелости. — «Рыбное хозяйство», 1934, № 4, с. 24—30.

Дрягин П. А. Промысловые скопления рыб в низовьях р. Лены. — В кн.: Рыбная промышленность СССР, М., Пищепромиздат, 1945, сб. 3, с. 21—34.

Дрягин П. А., Пирожников П. Л., Покровский В. В. Полиморфизм сиговых рыб (Coregoninae) и его биологическое и рыбохозяйственное значение. — «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. (54), с. 14—25.

Егоров А. Г. Рыбы и биологические основы интенсификации рыбного хозяйства на водоемах юга Восточной Сибири. (Автореф. докт. дисс.). Иркутск, 1969, 50 с.

Елизова Г. С., Мишарин К. И., Лукьянчиков Ф. В. Биолого-морфологическая характеристика омуля, переступющего в речке Кике. — «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском государственном ун-те», 1957, т. 17, вып. 1—4, с. 238—252.

Завадский К. М. Структура вида. — В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. М., «Наука», 1967а, с. 196—242.

Завадский К. М. Проблема прогресса живой природы. — «Вопросы философии», 1967б, № 9, с. 124—136.

Засосов А. В. Уравнения теории рыболовства и способы их решения. М., «Пищевая промышленность», 1969, 143 с.

Захваткин А. А. О вертикальном распределении и суточных миграциях зоопланктона в Байкале. — «Доклады АН СССР», 1930, № 6, с. 133—138.

Зеликман А. Л. Естественный отбор — определяющая сила органической эволюции. Л., «Наука», 1967, с. 98—144.

Земская К. А. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности. — «Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1958, т. 34, с. 63—86.

Зернов С. А. Общая гидробиология. М., 1954, 587 с.

Зиновьев А. Е. К возрастной изменчивости некоторых морфологических признаков хариуса Средней Камы. — «Известия Естеств.-научн. ин-та при Пермском гос. ун-те», 1963, т. 14, вып. 6, с. 20—31.

Зырянова Н. И. Возрастная изменчивость некоторых морфологических признаков плотвы. — «Вопросы ихтиологии», 1959, вып. 13, с. 134—138.

Ивлев В. С. Метод оценки популяционной плодovitости рыб. — «Труды Латвийского отделения Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1953, вып. 1, с. 37—44.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат, 1955, 193 с.

Иоганзен Б. Г. Опыт изучения численности проходных сиговых и интенсивность рыболовства на средней Оби. — «Труды Томского гос. ун-та», 1952, т. 119, с. 19—38.

Иоганзен Б. Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы. — «Вопросы ихтиологии», 1955, вып. 3, с. 57—68.

Иоганзен Б. Г., Гундризер А. И. Методика определения запаса проходных рыб. — В кн.: Труды совещания по динамике численности рыб. М., Изд-во АН СССР, 1961, т. 13, с. 457—465.

Карзинкин Г. С. К познанию рыбной продуктивности водоемов. — «Труды Лимнол. станции в Косино», 1935, вып. 19, с. 21—59.

Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат, 1952, 342 с.

Картушин А. И. Биология сибирской плотвы, ельца, язя и карася

в системе озера Байкал.— В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. Иркутск, 1958, с. 334—380.

Кевдин В. А. Меры развития рыболовства.— В кн.: Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. М., Изд-во АН СССР, 1961, с. 62—68.

Кожин Н. И., Никольский Г. В. Задачи ихтиологии в связи с реконструкцией стока наших южных рек.— «Ж. общей биологии», 1951, т. 12, № 1, с. 20—33.

Кожов М. М. К вопросу о питании промысловых рыб Байкала.— «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Вост.-Сиб. гос. ун-те», 1934, т. 6, вып. 1, с. 116—127.

Кожов М. М. Материалы по гидрологии Малого моря на Байкале и миграции омуля.— «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те», 1936а, т. 7, вып. 1—2, с. 93—124.

Кожов М. М. Моллюски оз. Байкал.— «Труды Байкальской лимнол. станции АН СССР», 1936б, т. 8, 352 с.

Кожов М. М. Животный мир оз. Байкал. Иркутск, ОГИЗ, 1947, с. 350.

Кожов М. М. К вопросу о рыбных запасах водоемов Бурят-Монгольской АССР.— «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те», 1947, т. 10, вып. 1, с. 3—21.

Кожов М. М. Пресные воды Восточной Сибири. Иркутск, 1950, 367 с.

Кожов М. М. Вертикальное распределение планктона и планктоноядных рыб оз. Байкал.— «Вопросы ихтиологии», 1954, вып. 2, с. 7—70.

Кожов М. М. Байкал и его жизнь. Иркутск, 1956, 44 с.

Кожов М. М. Природа Байкала как среда жизни для рыб.— В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. Иркутск, 1958, с. 43—90.

Кожов М. М. О видообразовании в оз. Байкал.— «Бюллетень Московск. об-ва испытателей природы. Отдел биол.», 1960, т. 65, с. 39—47.

Кожов М. М. Биология оз. Байкал, М., Изд-во АН СССР, 1962, 315 с.

Кожов М. М. О суточных ритмах в поведении пелагических животных оз. Байкал.— «Известия Сиб. отд. АН СССР», 1963, № 12. Сер. биол. наук, вып. 3, с. 105—110.

Кожов М. М. О кормовой базе для пелагических промысловых рыб оз. Байкал.— «Вопросы ихтиологии», 1964, т. 4, вып. 1, (30) с. 125—135.

Кожов М. М., Мишарин К. И. Биология рыб и рыбный промысел в Малом море. Иркутск, 1943, 51 с.

Кожов М. М., Мишарин К. И. Основные пути развития рыбного хозяйства в бассейне озера Байкал.— В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. Иркутск, 1958, с. 724—735.

Кожов М. М., Плохих П. А., Поповская Г. И. К познанию гидрометеорологических и кормовых условий летних миграций байкальского омуля.— «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те», 1958, т. 17, с. 279—286.

Кожов М. М., Спелит К. К. Динамика добычи рыбы в Байкале и его бассейне.— В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. Иркутск, 1958, с. 504—525.

Кожов М. М., Шинягина Г. И. О кормовых ресурсах для пелагических рыб оз. Байкал.— В кн.: Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., «Наука», 1969, с. 37—41.

Кожова О. М. К биологии *Epischura baicalensis* Sars из оз. Байкал.— «Известия Биол.-геогр. ин-та Иркутского ун-та», 1956, т. XVI, вып. 1—4, с. 92—120.

Корнеева Л. А., Титарева Л. И. Особенности индивидуального роста сеголетков карпа при выращивании их в садках на теплых водах.— В кн.: Сборник по прудовому рыболовству. Отдел науч.-техн. информ. М., 1969, с. 179—184.

Коровина В. М. Зависимость стойкости зародышей рыб от возраста производителей.— «Известия Гос. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва», 1961, т. 51, с. 118—124.

Коряков Е. А. Бычкообразные рыбы Байкала.— В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. Иркутск, 1958, с. 389—419.

Коряков Е. А. К вопросу о распределении некоторых обитателей пелагиали Байкала в северной части Малого моря. — «Труды Байкальской лимнол. станции», 1959, т. 17, с. 313—341.

Коряков Е. А. Биология, ресурсы и хозяйственное значение голомянок. — «Труды Лимнол. ин-та Сиб. отд. СССР», 1964, т. II (22), ч. 3, с. 3—75.

Коряков Е. А. Продукция пелагических бычков и голомянок. — В кн.: Второе совещание по вопросам круговорота вещества и энергии в озёрных водоёмах. Ч. 2. Листовичное (на Байкале), 1969, с. 58.

Котляревская Н. В. Особенности процесса вытупления в эмбриогенезе некоторых костистых рыб. (Автореф. канд. дисс.). М., 1968, 26 с.

Красикова В. А., Ольшанская О. Л. О прилове молоди байкальского омуля в ставных пелоудах. — «Научно-технический бюлл. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озёрного и речного рыбного хоз-ва», 1959, № 8, с. 3—5.

Красикова В. А., Устюжанина Л. А. Анализ уловов омуля, добываемого ставными пелоудами на Байкале. — «Рыбное хозяйство», 1959, № 11, с. 16—17.

Краснощёков С. И. О расах байкальского омуля. — В кн.: Краткие сообщения Бурятского комплексного науч.-исслед. ин-та. Сер. естеств. наук. Вып. 3, Улан-Удэ, 1962, с. 89—101.

Краснощёков С. И. О состоянии запасов байкальского омуля. — В кн.: Проблемы сырьевой базы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск, 1966, с. 13—27.

Краснощёков С. И. Биология, распределение и динамика численности омуля в оз. Байкал. Иркутск, 1968, 25 с.

Крогиус Ф. В. Продукция молоди красной (*Oncorhynchus nerka*) (Wall.) в оз. Дальнем. — «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 6 (59), с. 1059—1076.

Кротова В. А., Маньковский В. И. Схема преобладающих течений в слое от 0 до 100 метров. — В кн.: Атлас Байкала. Иркутск — М., 1969.

Крыжановский С. Г. Экологические группы рыб и закономерности их развития. — «Известия Тихоокеанского науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1948, т. 27, с. 3—112.

Крыжановский С. Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinidae, Siluridae). — «Труды Ин-та морфологии животных АН СССР», 1949, вып. 1, с. 363.

Крыжановский С. Г., Дислер Н. П., Смирнова Е. И. Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб (Percoidei). — «Труды Ин-та морфологии животных АН СССР», 1953, вып. 10, с. 3—139.

Кузнецов И. Д. Современное состояние байкальского рыболовства. — В кн.: Труды Всероссийского юбилейного акклиматизационного съезда 1908 года в Москве. М., 1909, с. 1—20.

Лапин Ю. Е., Юровицкий Ю. Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости у рыб. — «Ж. общей биол.», 1959, т. 20, № 6, с. 439—446.

Лапин Ю. Е. О связи численности дочерних и родительских стад у рыб и влияние вылова на их воспроизводство. — «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 2 (55), с. 247—259.

Лапин Ю. Е. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. Автореф. докт. дисс. М., 1969, 52 с.

Мазепова Г. Ф. К познанию вертикальных миграций *Cyclops colensis* Lill. оз. Байкал. — «Известия Вост.-Сиб. филиала АН СССР», 1957, № 4-5, с. 213—225.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968, 597 с.

Мантейфель Б. П. Планктон и сельдь в Баренцевом море. — «Труды Полярного науч.-исслед. ин-та рыбного хоз-ва и океанографии», 1941, т. 7, с. 125—218.

Мантейфель Б. П. Вертикальные миграции морских организмов I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона. — «Труды Ин-та морфологии животных АН СССР», 1960, вып. 13, с. 62—118.

Медников Б. М. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования.— «Зоол. ж.», 1963, т. 42, вып. 1, с. 70—77.

Мейснер В. И. Основы рыбного хозяйства.— В кн.: Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. М., «Наука», 1961, с. 114—132.

Меньшиков М. М. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости рыб.— «Труды Карело-Финского отделения Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озерного и речного хоз-ва», 1951, т. 3, с. 292.

Мишарин К. И. К биологии нереста омуля в реках средней и южной части Байкала.— «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те», 1937, т. 7, вып. 3-4, с. 236—282.

Мишарин К. И. К биологии икры и молоди некоторых промысловых рыб оз. Байкал и р. Ангара.— «Труды Иркутского гос. ун-та», 1942а, т. 2, вып. 3, с. 89—118.

Мишарин К. И. Состояние и перспективы рыбного промысла в Восточной Сибири.— «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те», 1942б, т. 9, вып. 3-4, с. 3—34.

Мишарин К. И. Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля на Байкале.— «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те», 1953, т. 14, вып. 4, с. 3—133.

Мишарин К. И. Биолого-морфологическая характеристика посольской расы байкальского омуля.— «Труды Иркутского гос. ун-та», 1953, т. 7, вып. 1-2, с. 39—51.

Мишарин К. И. Итоги и очередные задачи по воспроизводству рыбных запасов в БМАССР.— В кн.: Материалы по изучению производительных сил Бурят-Монгольской АССР. Улан-Удэ, 1954, с. 311—326.

Мишарин К. И. Байкальский омуль.— В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. Иркутск, 1958, с. 130—287.

Мишарин К. И. Итоги и очередные задачи воспроизводства сиговых в бассейне Байкала.— В кн.: Материалы Бурятского регионального совещания конференции по развитию производительных сил Восточной Сибири. Улан-Удэ, 1959, с. 379—387.

Мишарин К. И. Биологическое обоснование искусственного воспроизводства стад байкальского омуля.— В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М., «Наука», 1965, с. 168—171.

Мишарин К. И. Динамика генераций нерестовой популяции посольского омуля в Байкале.— В кн.: Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., «Наука», 1969, с. 215—225.

Мишарин К. И., Тюменцев П. В. Миграция байкальского омуля по результатам кольцевания.— «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те», 1965, т. 18, вып. 1-2, с. 50—61.

Могилев Л. Н. О суточных вертикальных миграциях зоопланктона. (Автореф. канд. дисс.). Иркутск, 1955, 24 с.

Монастырский Г. Н. Запасы воibly Сев. Каспия и методы их оценки.— «Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1940, т. 11, с. 115—170.

Монастырский Г. Н. О типах нерестовых популяций рыб.— «Зоол. ж.», 1949, т. 28, вып. 6, с. 535—544.

Монастырский Г. Н. Динамика численности промысловых рыб.— «Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1952, т. 21.

Москаленко Б. К. Муксун р. Анабары.— «Известия Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1955, т. 35, с. 44—60.

Москаленко Б. К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна.— «Труды Обь-Тазовского отд. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва. Новая сер.», 1958, т. 1, 250 с.

Москаленко Б. К. О причинах уменьшения уловов омуля в Байкале.— В кн.: Проблемы сырьевой базы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск, 1966, с. 4—12.

Москаленко Б. К. Биологическая продуктивность пелагиали Байкала.— В кн.: Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск, 1969, с. 4—12.

Москаленко Б. К. Сиговые рыбы Сибири. М., «Пищевая промышленность», 1971, 183 с.

Мухомедияров Ф. Б. Расы байкальского омуля, их морфологические и биологические особенности и роль в промысле.— «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском ун-те», 1942, т. 9, вып. 3-4, с. 35—96.

Нейман А. А. Материалы к характеристике нереста омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (G.) в притоках Малого Моря оз. Байкал.— «Вопросы ихтиологии», 1955, вып. 5, с. 53—60.

Никапоров Ю. И. О популяционной плодовитости ряпушки в озерах Латвийской ССР.— «Доклады АН СССР», 1959, т. 124, № 4, с. 947—948.

Никольский Г. В. О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоема.— «Зоол. ж.», 1950, т. 29, вып. 6, с. 489—500.

Никольский Г. В. О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб.— В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Изд-во АН СССР, 1953, с. 199—206.

Никольский Г. В., Белянина Т. Н. Об особенностях динамики стад некоторых форм атлантической сельди.— «Ж. общей биол.», 1959, т. 20, вып. 3, с. 161—173.

Никольский Г. В. О формах приспособлений к саморегуляции численности популяций у рыб.— «Ж. общей биол.», 1960, т. 21, № 4, с. 233—240.

Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., «Наука», 1965, 382 с.

Окул А. В. Питание планктоноядных рыб Азовского моря.— «Зоол. ж.», 1941, т. 20, вып. 4-5, с. 587—603.

Парамонов А. А. Пути и закономерности эволюционного процесса.— В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. М., «Наука», 1967, с. 342—441.

Пирожников П. Л. Полупроходные рыбы и речной сток.— «Известия Тихоокеанского науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1949, т. 29, с. 79—98.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970.

Пономаренко В. П. Влияние природных факторов и промысла на формирование запасов трески Баренцева моря. (Автореф. канд. дисс.). Петрозаводск, 1967, с. 26.

Поповская Г. И. Изменения биомассы фитопланктона Селегинского района Байкала в 1958—1965 гг.— В кн.: Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., «Наука», 1969а, с. 25—29.

Поповская Г. И. Фитопланктон пелагиали Байкала.— В кн.: Второе совещание по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Ч. 2. Листвничное на Байкале, 1969б, с. 6—7.

Потакуев Я. Г. Питание и пищевые взаимоотношения планктоноядных рыб оз. Байкал. (Автореф. канд. дисс.). Иркутск, 1954, 26 с.

Потапова О. И., Рыжков Л. П., Смирнов Ю. И., Титова В. Ф. Состояние запасов и пути рационального использования лососевых рыб Карелии.— В кн.: Труды Всесоюз. симпозиума. Вильнюс, 1970, т. 3, с. 263—269.

Правдин И. Ф. Слги водоемов Карело-Финской ССР. М., Изд-во АН СССР, 1954, 324 с.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., «Пищевая промышленность», 1966, 376 с.

Редкозубов Ю. Н. Микропроектор из микроскопа МБИ-1 (МБР-1).— «Вопросы ихтиологии», 1964, т. 4, вып. 3 (32), с. 604—605.

Редкозубов Ю. Н. Чешуя байкальского омуля как показатель поло-

торых моментов его биологии.— «Вопросы ихтиологии», 1968, т. 8, вып. 5 (52), с. 919—930.

Рассел Э. С. Проблема перелова рыбы. М., Пищепромиздат, 1947, 93 с.

Решетников Ю. С. Об изменчивости сигов.— «Зоол. ж.», 1963, т. 42, вып. 8, с. 1187—1199.

Решетников Ю. С. Морфо-экологические особенности разных внутривидовых форм сига в связи с характером их питания. (Автореф. канд. дисс.). М., 1964, 18 с.

Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера.— В кн.: Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М., «Наука», 1966, с. 93—155.

Решетников Ю. С. Периодичность размножения сигов.— «Вопросы ихтиологии», 1967, т. 7, вып. 6 (47), с. 1019—1031.

Решетников Ю. С. Применение некоторых биохимических показателей при изучении сигов.— В кн.: Восьмая сессия Ученого совета по проблеме «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (тезисы докладов). Петрозаводск, 1969, с. 176—177.

Савванитова К. А. Возрастная изменчивость озерно-речной формы *Salvelinus alpinus* L. Камчатки.— «Вопросы ихтиологии», 1962, т. 2, вып. 4, с. 597—605.

Сарухания Э. И., Смирнов Н. П. О шестилетней вариации в многолетних колебаниях составляющих водного баланса озера Байкал.— В кн.: Второе совещание по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Ч. 1. Лиственичное на Байкале, 1969, с. 53—54.

Световидов А. И. Материалы по систематике и биологии хариусов оз. Байкал.— «Труды Байкальской лимнол. станции АН СССР», 1931, т. 1, с. 19—199.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М., Изд-во АН СССР, 1941, 168 с.

Селезнев В. Н. Байкальский омуль, его естественное размножение и перспективы искусственного разведения.— «Известия биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Восточно-Сибирском ун-те». Иркутск, 1942, т. 9, вып. 1-2, с. 24—38.

Семко Р. С. Современные изменения численности тихоокеанских лососей и их причины.— В кн.: Труды совещания по динамике численности рыб. М., Изд-во АН СССР, 1967, с. 117—129.

Скрябин А. Г. Биология байкальских сигов. М., «Наука», 1969, 112 с.

Смирнов В. В. Возрастная изменчивость байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)). — «Вопросы ихтиологии», 1969а, т. 9, вып. 3 (56), с. 508—515.

Смирнов В. В. Состояние запасов селенгинского омуля в озере Байкал.— В кн.: Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск, 1969б, с. 20—29.

Смирнов В. В., Устюжанина-Гурова Л. А. Использование омулем кормовой базы Байкала.— В кн.: Второе совещание по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Ч. 2. Лиственичное на Байкале, 1969, с. 56—57.

Смирнов В. В., Смирнова-Залуми Н. С. Закономерности динамики биологических показателей байкальского омуля как основа для расчета его запасов и продукции.— В кн.: Второе совещание по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Ч. 2. Лиственичное на Байкале, 1969, с. 55.

Смирнова-Залуми Н. С. О путях восстановления запасов байкальского омуля.— В кн.: Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск, 1969а, с. 25—29.

Смирнова-Залуми Н. С. Причины изменения возрастного состава нерестового стада посольского омуля.— В кн.: Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., «Наука», 1969б, с. 225—230.

Сорокин В. Н. Питание налима и его влияние на выживаемость икры

байкальского омуля. — «Труды Красноярского отделения Сибирского науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва». Красноярск, 1967, т. 9, с. 335—342.

Сорокина А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб северо-байкальских водоемов. — В кн.: Совещание по биологической продуктивности водоемов Сибири. Иркутск, 1966, с. 115—117.

Стариков И. С. Опыт учета выживаемости икры омуля на естественных перестилищах речки Большой. — «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском ун-те», 1953, т. 14, вып. 1-4, с. 134—148.

Талиев Д. Н. Опыт применения реакции преципитации к познанию происхождения и истории байкальской фауны. — «Труды Байкальской лимнол. станции АН СССР», 1940, т. 10, с. 241—355.

Талиев Д. Н. Серологический анализ рас байкальского омуля. — «Труды Зоол. ин-та АН СССР», 1941, т. 6, вып. 4, с. 68—91.

Талиев Д. Н. К вопросу о темпах и причинах дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei*. — «Труды Байкальской лимнол. станции АН СССР», 1948, т. 12, с. 107—158.

Талиев Д. Н. Бычки-подкаменщики Байкала. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955, 603 с.

Танасийчук В. С. Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб. — «Труды Каспийского науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1957, т. 13, с. 3—77.

Терещенко К. К. Вобла, ее рост и плодовитость. — «Труды Астраханской ихтиол. лаборатории», 1913, т. 3, вып. 2, с. 1—61.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса — «Бот. ж.», 1958, т. 43, № 3, с. 317—336.

Тимофеев-Ресовский Н. В. К теории вида. — «Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР», 1965, т. 44, с. 67—82.

Толстихина О. А. Характеристика нерестовой популяции омуля из рек Сармы и Кучелги. — В кн.: Вопросы рыбного хоз-ва Восточной Сибири. Иркутск, 1969, с. 30—33.

Топорков И. Г. Биология молоди байкальского омуля. — «Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва», 1963, т. 13, с. 255—266.

Топорков И. Г. Исследования молоди северобайкальского омуля. — В кн.: Сборник сообщений и докладов о научной работе по биологии и почвоведению. Иркутск, 1964а, с. 60—69.

Топорков И. Г. Рост и распределение молоди омуля в Посольском соре в июне — июле 1962 г. — В кн.: Сборник кратких сообщений и докладов о научной работе по биологии и почвоведению. Иркутск, 1964б, с. 48—55.

Топорков И. Г. Скот личинок байкальского омуля по речке Большой в 1961—1962 гг. — В кн.: Сборник кратких сообщений и докладов о научной работе по биологии и почвоведению. Иркутск, 1964в, с. 56—60.

Топорков И. Г. Выращивание байкальского омуля до 6-летнего возраста в искусственных условиях. — «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском ун-те», 1967, т. 20, с. 150—161.

Топорков И. Г., Тугарина П. Я. К питанию молоди байкальского омуля в возрасте до двух лет. — «Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва», 1963, т. 13, с. 217—224.

Тугарина П. Я. К экологии молоди основных промысловых рыб на Селенгинском мелководье озера Байкал. — В кн.: Биологические основы рыбного хоз-ва на водоемах Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1966, с. 201—203.

Тюрин И. В. Влияние климатических условий на периодичность колебания запасов промысловых рыб в озерах Ладожском, Ильмень, Псковском, Чудском и Белом. — «Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1967, т. 62, с. 268—310.

Тюрин П. В. О причинах снижения запасов байкальского омуля (*Goregonus autumnalis migratorius* (Georgi)) и неотложных мерах по их восстановлению. — «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 5 (58), с. 782.

Тюрин П. В., Сосинович П. П. Материалы к познанию нереста байкальского омуля в р. Кичере.— «Известия Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском ун-те», 1937, т. 7, вып. 3-4, с. 198—224.

Хохлова Л. В. О колебаниях урожайности молоди омуля (*Goregonus autumnalis migratorius* (G.)) в р. Селенге.— «Вопросы ихтиологии», 1965, т. 5, вып. 3 (36), с. 419—425.

Хохлова Л. В. Рыбы р. Селенги.— «Труды Красноярского отделения Сибирского науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва», 1967, т. 9, с. 291—324.

Чепракова Ю. И. Изменение качественных показателей икры при повторном нересте.— В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М., «Наука», 1965, с. 73—76.

Черепанов В. В. О закономерностях темпа роста организмов в популяции.— «Доклады АН СССР», 1967, т. 175, № 1, с. 217—219.

Черняев Ж. А. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М., «Наука», 1968, 91 с.

Черняев Ж. А., Довгий Т. И. О воздействии световой радиации на развитие икры сиговых рыб.— В кн.: Вопросы рыбного хоз-ва Восточной Сибири. Иркутск, 1969, с. 50—52.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— «Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел. биол.», 1965, т. 70 (4), с. 33—74.

Численко Л. Л. Номограмма для приближенного расчета обмена у водных пойкилотермных организмов по их весу.— «Зоол. ж.», 1967, т. 46, вып. 8, с. 1141—1145.

Чугунов П. Л. Влияние запуска рыболовства на запасы осетровых Азовского моря.— В кн.: Сборник в честь Н. М. Книповича. М., 1927.

Чугунов Н. Л. О биологических основаниях рыбного промысла.— В кн.: Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. М., Изд-во АН СССР, 1961, с. 133—196.

Чугунов Н. Л. Опыт биостатистического определения запасов рыб в Северном Каспии.— В кн.: Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. М., «Наука», 1961, 197—206.

Чугунова Н. И. Рост осетровых Азовского моря.— «Рыбное хоз-во», 1940, № 5, с. 25—26.

Чугунова Н. И. Методика изучения возраста и роста рыб. М., «Советская наука», 1952, 115 с.

Шварц С. С. Популяционная структура вида.— «Зоол. ж.» 1967, т. 46, № 10, с. 1456—1469.

Шмальгаузен И. И. О закономерностях роста у животных.— «Природа», 1928, № 9, с. 815—838.

Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В кн.: Рост животных. М., 1935, с. 8—61.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939—1940, 231 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.—Л., 1946, 396 с.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии.— Новосибирск, «Наука», 1968, 223 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., «Наука», 1969, 488 с.

Шостакович В. Б. Давление, температура, осадки и солнечные пятна.— В кн.: Труды Иркутской магнитной метеорологической обсерватории. Иркутск, 1926, вып. 1, с. 28—42.

Шульман Г. Е. Определение обеспеченности рыб кормом по интенсивности жиронакопления и уровню жировых запасов в их теле.— «Зоол. ж.», 1963, т. 42, вып. 4, с. 581—588.

Шульман Г. Е., Ревина Н. И., Сафьянова Т. И. Связь физиологического состояния с особенностями овогенеза пелагических рыб.— «Труды Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии», 1970, т. 69, с. 96—108.

Шумилов И. П. Состояние запасов северобайкальского стада омуля и пути их увеличения.— В кн.: Вопросы рыбного хоз-ва Восточной Сибири. Иркутск, 1969, с. 13—19.

Шумилов И. П. Выживаемость икры байкальского омуля. *Goregonus autumnalis migratorius* (G.) на нерестилищах р. Кичеры и влияние водности реки на урожайность поколений.— «Вопросы ихтиологии», 1971, т. 2, вып. 2 (67), с. 280—289.

Эггерт М. Б. Динамика питания северобайкальского омуля.— В кн.: Материалы XIV конф. по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Рига, 1969, с. 111—114.

Эйгенсон М. С. Солнце, погода и климат. Л., Гидрометеоиздат, 1963.

Юхнева В. С. Наблюдение за нерестом и развитием икры сиговых рыб на реке Сыня.— В кн.: Озерное и прудовое хозяйство в Сибири и на Урале. Тюмень, 1967, с. 190—199.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., «Наука», 1968а.

Яблоков А. В. Популяционная морфология животных.— «Зоол. ж.», 1968б, т. 47, вып. 12, с. 1749—1765.

Alm G. Year class fluctuations and span of life of perch.— «Reports of the Institut freshwater research», Drottningholm, 1952, № 33.

Alm G. Connection between maturity, size and age in fishes.— «Reports of the Institut freshwater research», Drottningholm, 1959, № 40.

Beverton R. G. and Holt S. Dynamics of exploited fish population.— «Fisheries investigations», 1957, ser. II.

Cuerrier J. P. and Schultz F. H. Studies of lake trout and common whitefish in Waterton Lakes, Waterton Lakes National Park, Alberta.— «Wildlife management bulletin», Ottawa, 1957, ser. 3, № 5.

Foerster R. E. Mortality trend among young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerca*) during various stages of lake residence.— «Journal of the Fisheries Research Board of Canada», 1938, v. 4, № 3.

Gerlach R. Die Fische. Hamburg, Glassen verlag, 1950.

Hardy A. The herring on relations to its animate environment. Part 1. The food and feeding habits of the herring with special reference to the east coast of England.— «Fisheries Investigation», 1924, ser. II, v. VII, № 3.

Heinke F. Naturgeschichte des Herings.— «Abteilung Deutsch Seefischereivereins», 1898, Bd 2, H. 1.

Kennedy W. A. Growth, maturity, fecundity and mortality in the relatively unexploited whitefish (*Coregonus clupeaformis*) of Great Slave Lake.— «Journal of the Fisheries Research Board of Canada», Ottawa, 1953, v. 10, № 7.

Minot Ch. The problem of age, growth and death.— «Science Monthly», 1907, № 71.

Raith D. S. The rate of mortality of haddock of the North Sea stock 1919—1938. Rapp. et procès-verbanx réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, 1939, v. 60.

Ricker W. E. Stock and recruitment.— «Journal of the Fisheries Research Board of Canada», 1954, v. II, № 5.

Ricker W. E. Handbook of computations for biological statistics of fish populations.— «Fish Research Board of Canada bulletin», 1958, № 119.

Rollefsen G. Observations on the cod fisheries of Lofoten. Rapp. et procès-verbanx réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, 1954, v. 136.

Scheuring L. Beziehungen zwischen Temperatur und verdanungsgeschwindigkeit bei Fischen.— «Zeitschrift für Fischerei», 1928, Bd 31.

Steinmann P. Ein neues System mitteleuropäischer Coregonen. Mitteilung 2.— «Review Suisse Zoology», Geneve, 1950, т. 57.

Wickliff B. Z. The practical value of determining the fertility of whitefish eggs. 1933 (Transactions of the American Fisheries Society).

ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Введение</i>	3
<i>Глава I. Морфо-экологическая характеристика запасов</i>	
продуцирование байкальского омуля	5
Состояние вопроса и содержание проведенных исследований	5
Материал и методика полевых исследований	8
Внутривидовая дифференциация байкальского омуля	11
Запасы и продуцирование омуля	62
<i>Глава II. Биологические основы восстановления и рационального использования запасов северобайкальского стада омуля</i>	81
Материал и методика	81
Биологическая характеристика популяции	82
Структура нерестового стада	86
Нерестовый ход и перестилища	103
Биология икры и личинок омуля и факторы, обуславливающие их выживаемость	112
Биология молоди	123
Запасы стада, условия их формирования и пути рационального использования	134
<i>Выводы</i>	145
<i>Литература</i>	149

**Василий Васильевич Смирнов,
Игорь Петрович Шумилов**

ОМУЛИ БАЙКАЛА

Ответственные редакторы

Григорий Иванович Галазий,

Борис Константинович Москаленко

Редактор *К. К. Иванов*

Художник *Е. Ф. Зайцев*

Художественный редактор *В. И. Шумаков.*

Технический редактор *Т. К. Овчинникова*

Корректор *Р. С. Митяева*

Сдано в набор 17 июля 1973 г. Подписано к печати 19 марта 1974 г. МН 01117.
Бумага № 2 60×90¹/₁₆. 10 печ. л+1 вкл. 10,3 уч.-изд. л. Тираж 1160 экз. Заказ № 130. Цена 72 коп.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.