

Г. И. РУБАН

СИБИРСКИЙ ОСЕТР
***Acipenser baerii* Brandt**
(структура вида и экология)

Глава 1

Материал и методы исследования

Исследование фенетического разнообразия, роста, питания и состояния воспроизводительной системы сибирского осетра *Acipenser baerii* проводилось нами на основе материалов, собранных в период с 1982 по 1995 гг. в нижнем течении рек Обь, Енисей, Индигирка и Колыма, а также в бассейне р. Лены (в дельте реки, ее среднем и нижнем течении и правом притоке Алдане). Объем собранного и обработанного материала представлен в таблице 1.

Таблица 1. Объем обработанного материала (экз.).

Река	Морфометрический анализ	Определение возраста	Гистологическое исследование гонад
Сибирский осетр <i>Acipenser baerii</i> Brandt			
Обь	15	12	5
Енисей, нижнее течение	278	495	129
Енисей, дельта			33
Лена, низовья	257	720	51
Лена, среднее течение	66	66	10
Алдан	171	139	25
Индигирка	281	281	128
Колыма	191	191	119
Всего	1259	1904	500
Стерлядь <i>Acipenser ruthenus</i> Linne			
Енисей	101		

Выборка осетра из р. Оби собрана в июле 1995 г. в нижнем течении реки на песке Кудринский в 200 км выше ее впадения в Обскую губу. Материал предоставлен рыбаками Аксарковского рыбозавода, производившими лов рыбы плавными сетями.

Выборки осетра и стерляди из Енисея собраны в июле – сентябре 1988–1992 гг. в Туруханском районе в 1420 км от устья реки (в 20 км выше устья р. Бахта). Кроме этого для гистологического анализа гонад использована выборка осетра из дельты Енисея, собранная в процессе подледного лова в ноябре – декабре 1990 г. и любезно предоставленная старшим научным сотрудником Красноярского отделения Востсибрыб-НИИпроект Ю.В. Михалевым.

Материал из низовьев р. Лены собран в июле – августе 1986 г. Взяты выборки осетра у поселка Тит-Ары в 152 км от устья реки (из неводных уловов рыбаков) и в протоках дельты Лены: Трофимовской (в 4 км выше Саардах-Хая), Оленекской (у острова Самойловский и у впадения в нее Гусиной протоки) и Быковской (77 км от устья протоки). Лов осетра в протоках дельты Лены производился ставными сетями с ячеей 50, 70 и 100 мм, а также крючковой снастью (переметы с наживкой).

Выборка осетра из среднего течения Лены взята в июне – июле 1984 г. на участке реки от 1825 до 2282 км от устья реки.

Лов осетра в р. Алдане производился в 1992–1993 годах на участке реки от Петушиных островов в низовьях реки (30 км от устья) до Мамоновой горы (330 км от устья) ставными сетями с ячеей 30-90 мм и крючковой снастью.

В р. Индигирке выборки осетра собраны в июле – августе 1984 г., июле – сентябре 1985 г. и в июле – августе 1987 г. в нижнем течении реки в районах, прилегающих к рыболовецким участкам, расположенным в 157 и 285 км от устья.

Выборки осетра из р. Колымы взяты в июле – августе 1988–1989 гг. в ее среднем течении в месте впадения левого притока – р. Ожогина (900 км от устья Колымы) и нижнем течении – в 235 (в 7 км ниже переката Дресвяный) и 68 км (у острова Кабачковский) от устья Колымы.

Лов рыбы в реках Индигирке и Колыме производился ставными сетями с ячеей 30, 40, 50, 70 и 100 мм и крючковой снастью (переметы с наживкой). При сборе материала в низовьях р. Индигирки использовались также особи из неводных уловов рыбаков.

Все рыбы подвергались полному биологическому анализу. Промеры пластических и меристических признаков выполняли по единой стандартной методике, принятой для осетровых рыб [Крылова, Соколов, 1981]. Измерения пластических признаков производили штангенциркулем с точностью до 1 мм на свежем материале. В работе использованы 28 пластических и 6 меристических признаков: абсолютная длина тела (L), длина головы (C), длина рыла (R), ширина рыла (SR), ширина рыла на уровне усиков (SRc), расстояния от конца рыла до основания усиков (rc), до хрящевого свода рта (rr) и от основания усиков до хрящевого свода рта (rl), ширина рта (So), ширина перерыва нижней губы (il), длина наибольшего усика (lc), горизонтальный диаметр глаза (o), заглазничное (op) и межглазничное (io) расстояния, высота головы у затылка (hC) и через середину глаза (hCo), наибольшая (H) и наименьшая (h) высота тела, антедорсальное (aD), антевентральное (aV) и антеанальное (aA) расстояния, длина основания (lD) и высота (hD) спинного плавника, длина основания (lA) и высота (hA) анального плавника, длина грудного (lP) и брюшного (lV) плавников, пекто-вентральное (P-V), и вентро-анальное (V-A) расстояния, число лучей в спинном (D) и анальном (A) плавниках, число жучек в спинном (Dr), боковом (Lr) и брюшном (Vr) рядах, число тычинок на первой жаберной дуге (sp. br).

При использовании пластических признаков для выяснения фенетического разнообразия и сравнительного анализа выборок исследователи сталкиваются с рядом трудностей, связанных с аллометрическим ростом и, соответственно, с онтогенетическими изменениями пропорций тела рыб. Это приводит к необходимости сравнения только выборок одного размера или сравнения одинаковых размерных групп, выделяемых в сравниваемых выборках. Первый способ не всегда возможен, а второй представляется не корректным, поскольку в последнем случае результаты сравнения в значительной степени зависят от разбиения выборок на размерные группы, что в любом случае делается произвольно. Если для установления достоверности различия выборок по какому-либо пластическому признаку можно рассчитать достоверность различия параметров простой аллометрии [Рубан, Панаиотиدي, 1994], то использование CD Майра [1971] для пластических признаков в силу названных причин невозможно. Поэтому для анализа фенетического разнообразия сибирского осетра по пластическим признакам нами использовались многомерные методы: метод главных компонент (ГК) и кластерный анализ.

Для выяснения обоснованности выделения подвидов сибирского осетра по пластическим признакам с использованием метода ГК необходимо сравнение уровня различий, отражаемого распределением особей в пространстве ГК, между следующими категориями выборок: а) из популяций, принадлежащих к одному подвиду; б) из популяций, принадлежащих к разным подвидам; в) между выборками близких видов. В последнем случае производилось сравнение сибирского осетра и стерляди.

Применение метода главных компонент при использовании пластических признаков также встречает трудности, обусловленные аллометрическим ростом, в этом случае возникает проблема минимизации влияния размера особей, поскольку основной задачей исследователя в этом случае является установление различий по форме, а не по размеру. Решение проблемы изучения формы независимо от размера, который может быть определен как какая-либо из исходных переменных или как какая-либо их комбинация, имеющая биологический смысл, состоит в непосредственном изучении формы как долей или пропорций (индексов), выраженных в виде разности логарифмов [James, McCulloch, 1990]. Полученные безразмерные переменные, могут анализироваться непосредственно как одномерными, так и многомерными методами [Mosimann, 1970]. В связи с этим при ГК анализе пластических признаков в качестве исходных данных нами использовались логарифмы индексов (признак в процентах от длины тела) промеров. При вычислении координат точек в пространстве главных компонент использовали в качестве исходных данных их нормированные отклонения. Собственные векторы вариационно-ковариационных матриц нормированы на 1. При выполнении ГК анализа и кластерного анализа использовали программы пакета NTSYS.

Для сравнения популяций сибирского осетра из Оби, Енисея, Лены, Индигирки и Колымы, принадлежащих к различным подвидам, нами

использованы выборки, взятые из нижнего течения рек, поскольку для проведения корректного сравнения необходимы выборки, собранные в сходных широтах. Это требование вытекает из существования установленной нами ранее [Рубан, 1989а, б] клинальной изменчивости пластических и меристических признаков в бассейне р. Лены, а также выявленных аналогичных клин по меристическим признакам и в бассейнах рек Енисей и Оби [Дрягин, 1947; Меньшиков, 1947; Подлесный, 1955; Рубан, Панайотиди, 1994].

Для оценки достоверности различий выборочных средних значений меристических признаков использовали критерий Стьюдента [Плохинский, 1970]. Оценка уровня различий выборочных средних по меристическим признакам проводилась с использованием коэффициента различия (CD) Майра [1971].

Анализ пластических и меристических признаков нами производился без разделения материала на самцов и самок, поскольку предварительными исследованиями было показано отсутствие полового диморфизма у сибирского осетра [Рубан, 1986, 1989а, б; Рубан, Панайотиди, 1994; Соколов и др., 1986; Sokolov, Vasiljev, 1989].

Фрагменты гонад для гистологического анализа фиксировали жидкостью Буэна. Гистологическая обработка проводилась по общепринятым методикам [Роскин, Левинсон, 1957]. Гонады самок ранних стадий развития (I и II стадии зрелости) и самцов всех стадий проводили через спирты и карбол-ксилол с последующей заливкой в парафин; гонады самок III и IV стадий зрелости проводили через спирты-хлороформ с выдерживанием перед заливкой в парафин в анилиновом масле в течение 5–7 суток. Срезы толщиной 5–10 мкм окрашивали по Маллори. Микрофотографирование гистологических препаратов производили с помощью установки МБИ-6 и "Эргавал".

Возраст сибирского осетра определяли по спилам маргинальных лучей грудного плавника толщиной 0,2–0,15 мм с использованием методики, разработанной для сибирского осетра р. Лены [Соколов, Акимова, 1976].

При исследовании питания сибирского осетра нами просмотрено содержимое 293 желудков осетра, из нижнего течения Индигирки (собраны в 157 и 285 км от устья реки в 1984, 1985 и 1987 гг.) и 185 желудков осетра из Колымы (собраны в 235 и 900 км от устья в 1988–1989 гг.). Содержимое желудков в исследованных выборках весьма однообразно и практически всегда состоит из темного ила с большей или меньшей примесью песка. В связи с этим нами было проведено определение компонентов питания лишь у части исследованных рыб: у 20 осетров из Индигирки – 8 экз. (длина тела от 213 до 490 мм, масса тела 28,8–390 г, возраст 1+ – 6 лет), взятых в 157 км от устья и 12 экз. (длина тела от 340 до 625 мм, масса тела 100–950 г, возраст 3 – 10 лет), пойманных в 285 км от устья реки, а также 21 экз. из Колымы – 13 экз. (длина тела от 570 до 1240 мм, масса тела от 590 до 9600 г, в возрасте от 6 до 37 лет), собран-

ных в 235 км, и 8 экз. (длина тела от 495 до 720 мм, масса тела от 390 до 1420 г в возрасте 3–13 лет), пойманных в 900 км от устья Колымы. При установлении систематической принадлежности кормовых организмов использовали определительные таблицы из работ А.А.Черновского [1949], В.Я.Панкратовой [1970] и [Определитель пресноводных беспозвоночных ..., 1977].

Часть I

Структура вида сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt

Глава 2

История исследований таксономического статуса сибирского осетра и его внутривидовых группировок

Вопрос о таксономической принадлежности сибирского осетра и отдельных его популяций в течение длительного времени оставался весьма сложным и запутанным.

Изучение осетровых в водоемах Сибири началось более двухсот лет назад. В этих исследованиях достаточно четко прослеживаются две линии. Во-первых, до описания Дж.Ф.Брандтом [Brandt, 1869] сибирского осетра в качестве самостоятельного вида *Acipenser baerii* он, как и ряд других представителей осетровых, относился многими исследователями к ранее известному виду *Acipenser sturio* L. Во-вторых, для многих водоемов Сибири за пределами бассейнов Оби и Енисея указывали стерлядь *Acipenser ruthenus*, однако, в этих водоемах, как выяснилось впоследствии, стерляди нет и за таковую принимался сибирский осетр. Дискуссия о существовании стерляди в Сибири за пределами рек обского и енисейского бассейнов продолжалась и в первой половине XX века.

И.Г.Георги [Georgi, 1775] отмечал осетра в оз. Байкал и реках, впадающих в него – Селенге, Ангаре, Баргузине, отнеся его к виду *Acipenser sturio* L., одновременно он указывал и стерлядь, как для самого оз. Байкал, так и р. Ангары.

Мартин Зауер, путешествуя с экспедицией Джозефа Биллингса по р. Колыме в 1786 г., отмечал в районе Среднего острога (ныне Среднеколымск) стерлядь (stirled) [Sauer, 1802, стр. 85], но в списке рыб этой реки указывал осетра (sturgeon, стр. 86), не приводя латинских названий вида ни в том, ни в другом случаях.

Дальнейшие исследования в области систематики осетровых Сибири, связаны с именем Петера Симона Палласа, и заслуживают более подробного рассмотрения. В известной работе Палласа [1814] на стр. 83–107 дается описание целого ряда представителей осетровых: белуги, севрюги, стерляди и калуги, которых автор относит к видам *Acipenser*

huso, *Acipenser helops*, *Acipenser pigmaeus* и *Acipenser orientalis*, соответственно. Особое внимание им уделяется группе, описанной на стр. 91–97 под номером 83 и названием *Acipenser sturio*. Из приводимых автором синонимов (*Acipenser shipa*) и местных названий на многих языках (татарском, якутском, юкагирском, литовском, эстонском, мордовском, монгольском, бурятском, армянском, персидском и др.), а также из указанного для группы ареала, включающего бассейны Черного, Азовского, Каспийского и Балтийского морей, реки Ледовитого и Восточного океанов, следует, исходя из современных представлений о систематике осетровых, что под видовым названием *Acipenser sturio* здесь фигурирует несколько различных видов, в то время не выделенных в качестве самостоятельных. За исключением описанных П.С.Палласом в качестве отдельных видов севрюги, стерляди, белуги и калуги, название *Acipenser sturio* формально могло относиться практически ко всем ныне известным видам рода *Acipenser* Евразии. Однако несомненно, что под названием *Acipenser sturio* им объединялись описанные позже как самостоятельные виды: русский осетр (*Acipenser gueldenstaedtii*), так как в ареал *A. sturio* П.С.Палласом были включены Каспийское море, реки Волга и Кама; шип (*Acipenser nudiventris*) – приводится автором как синоним *A. sturio*, с замечанием, что осторылые особи определяются по-русски как шип; сибирский осетр (*A. baeri*) – в ареале *A. sturio* им были отмечены реки бассейна Ледовитого океана, в частности Енисей и Иртыш; амурский осетр (*A. shrenki*) – в ареале *A. sturio* указаны реки бассейна Восточного океана (*orientali Oceano*) и собственно атлантический осетр – *A. sturio*, поскольку в ареал включены Балтийское и Черное моря.

Сибирский осетр под названием *Acipenser sturio* указывался в течение длительного времени в работах многих авторов для разных водоемов Сибири: устья реки Лены [Фигурин, 1823], озера Байкал и рек Селенги, Ангары, Баргузина [Пежемский, 1853], Лены, Яны, Индигирки и Колымы [Аргентов, 1860], Енисея, Хатанги, Пясины, Таза [Третьяков, 1869], Енисея, Ангары [Кривошапкин, 1865].

В то же время рядом авторов считалось, что за пределами обского и енисейского бассейнов осетровые Сибири представлены или только стерлядью (*A. ruthenus*), или осетром (*A. sturio*) и стерлядью, или только осетром:

а) в р. Лене – осетром и стерлядью [Фигурин, 1823; Аргентов, 1860; Серошевский, 1896], Н.А.Варпаховский [1898] для р. Лены приводит также два вида: стерлядь и осетр, но для осетра дает название уже не *A. sturio*, а *A. baeri* Вг.; – только стерлядью, как в Лене, так и в ее притоке – р. Вилуе с притоками Чона и Марха [Маак, 1886; 1887];

б) в р. Яне – осетром и стерлядью [Геденштром, 1823; Аргентов, 1860];

в) в р. Индигирке – осетром и стерлядью [Аргентов, 1860];

г) в р. Колыме – только стерлядью [Кибер, 1823]; – осетром и стерлядью [Аргентов, 1860; Иохельсон, 1898], – только осетром [Распутин,

1903]. В работах М.М.Геденштрома [1823], В.И.Иохельсона [1898] и И.О.Распутина [1903] латинские названия осетровых не приводятся.

Несколько особняком стоит работа Бунге [Bunge, 1883], указывавшего для р. Лены три вида ганоидов – стерлядь и еще два не определенных им вида, среди которых назван костер ("russisch Kostjor"), встречающийся в верхнем течении Лены от Витимска до Жиганска.

В 1869 г. осетр из рек Оби и Лены был выделен в отдельный вид *Acipenser baerii* [Brandt, 1869]. Однако и после этого в течение длительного времени сибирский осетр в работах разных авторов фигурировал под множеством иных названий: *Sturio baeri* [Дыбовский, 1874, 1876], *Acipenser gueldenstaedti* [Finsch, 1879, цит. по Никольский, 1939], *Acipenser sturio* [Bergott, 1880, цит. по Никольский, 1939]. В дальнейшем ситуация с определением количества видов осетровых в водоемах Сибири и их видовыми названиями усложнилась.

В 1896 г. А.М.Никольским по двум экземплярам (N 10885 и 10886 из коллекции Зоологического музея Академии наук, собранным А.Боткиным 5 июля 1895 г.) из нижнего течения р. Енисей, был описан вид *Acipenser stenorrhynchus* и также по двум экземплярам из оз. Байкал (N 10641 из коллекции Зоологического музея Академии наук, В.Сукачев, 1 марта 1894 г. и N 1631 из коллекции Санкт-Петербургского университета) – вариант *Acipenser stenorrhynchus* var. *baicalensis*. Автор отмечает, что байкальский вариант отличается более коротким и широким рылом и более короткими грудными плавниками. Позднее он указывал, что ареалы *A. baeri* и *A. stenorrhynchus* совпадают; оба вида населяют все крупные реки Сибири, впадающие в Ледовитый океан и оз. Байкал [Никольский, 1902].

Таким образом, к концу XIX – началу XX века считалось, что в водоемах Сибири обитает три вида осетровых (Н.А.Варпаховским [1897] для р. Оби, указывалось 4 вида семейства *Acipenseridae*, при этом сами названия видов не приводятся): стерлядь *A. ruthenus*, *A. baeri* Brandt и *A. stenorrhynchus* A.Nikolski [Берг, 1900; Варпаховский, 1902; Дерюгин, 1898; Лавров, 1909; Лавров, Исаченко, 1911; Рузский, 1916], но в то же время допускалось существование здесь и других, еще не описанных видов; так, Н.Левин [1899, стр. 116] писал: "По отношению к стерляди должен сказать, что если ленский вид определяется стерлядью, то во всяком случае не *Acipenser ruthenus*... Ленская стерлядь, если только это стерлядь, окажется вероятнее всего новым видом".

Несколько позже В.Л.Исаченко [1912] для Енисея приводил только два вида осетровых *A. baeri* и *A. ruthenus*, а *A. stenorrhynchus* им вслед за Л.С.Бергом [1911] признавался помесью первых двух видов.

В дальнейшем исследования шли в направлении установления принадлежности представителей осетровых из различных водоемов Сибири к одному из этих трех видов или их гибридам, а также установления границ их ареалов. Интересна в этом отношении эволюция взглядов Л.С.Берга на систематику и распространение отдельных видов осетро-

вых Сибири. Признавая вначале существование в этом регионе стерляди *A. ruthenus* L. и двух видов осетра *A. baeri* Brandt. и *A. stenorrhynchus* A.Nikolsky [Берг, 1900], Л.С.Берг уже с 1904 г. считал *A. stenorrhynchus* помесью *A. ruthenus* и *A. baeri* [Берг, 1904; Берг, 1908 а, б; 1911, 1926]. Если в 1900 г. *A. baeri* им указывался только для рек Енисей, Обь и озера Байкал, то позднее – для всех рек Сибири от Оби до Колымы. Одновременно с этим в ареал стерляди Л.С.Бергом включались также все реки от Оби до Колымы [Берг, 1916; 1923], этой же точки зрения придерживался и В.Л.Исаченко [1916]. В.К.Есиповым [1923] для реки Лены также указывались оба вида. При этом мнение о наличии помеси между сибирским осетром *A. baeri* и стерлядью [Берг, 1904] не кажется нелогичным. Однако в работе Л.С.Берга 1916 г. сведений о такой помеси не содержится. Но уже в 1932 г. ареал стерляди в Сибири им ограничен Обью и Енисеем, сибирского осетра *A. baeri* также бассейнами Оби и Енисея. Для остальных рек Восточной Сибири Л.С.Берг дает весьма противоречивые сведения: с одной стороны, пишет, что в Лене и Колыме встречается помесь *A. baeri* со стерлядью *A. ruthenus* или уклоняющаяся форма *A. baeri* [Берг, 1932, стр. 59], и в то же время в отношении помеси *A. baeri* X *A. ruthenus* (синоним *A. stenorrhynchus*) пишет: "Все реки от Оби до Колымы. В Лене из всех осетровых встречается только эта помесь, распространенная от Витима до дельты." [Берг, 1932, стр. 59], тем самым отрицая присутствие в Лене указанной здесь же уклоняющейся формы *A. baeri*. При этом остается совершенно неясным, каким образом на огромном пространстве от Лены до Колымы может существовать помесь двух видов при отсутствии исходных видов, которые восточнее бассейна Енисея не распространены. Одновременно Л.С.Берг приводит мнение П.А.Дрягина о наличии в Колыме не помеси, а *A. baeri*, быть может особой его формы. Версии о гибридной природе формы осетровых из р. Лены придерживался и П.Г.Борисов [1926; 1928 а, б]. Он писал [1928 а, стр. 25] : "... мы из осторожности предлагаем называть и добытых нами из реки Лены осетровых помесями, несмотря на то, что не только в приводимом материале, но и вообще в реке Лене нам не удалось встретить, как уже было сказано, ни типичного осетра, ни типичной стерляди. Но если и при будущих исследованиях не удастся встретить в бассейне реки Лены типичного осетра или типичной стерляди, то эту ленскую форму нужно считать за самостоятельный вид, порожденный в процессе длительной гибридизации осетра со стерлядью."

Неопределенность таксономического положения осетровых рек Якутии, существовавшая в 20-х – начале 30-х годов хорошо прослеживается и в ряде других исследований. Так, П.Г.Борисов [1927] для южной части Якутии в целом указывал стерлядь, а для реки Колымы им указывался осетр, (без латинского названия) [Борисов, 1929]. В других работах [Аверинцев, 1933 а; Коссов, 1933] осетра р. Лены называют "стерлядь", кавычки в данном случае, видимо, свидетельствуют о неуверенности авторов в правильности этого названия; "стерлядь (собственно помесь

стерляди и осетра)" [Аверинцев, 1930, стр. 20]; "хатыс" [Аверинцев, 1933 б]; "стерлядь" или "хатыс", в большинстве случаев являющиеся помесью между настоящей стерлядью и сибирским осетром" [Аверинцев, 1933 в, стр. 216]; "хатыс", т.е. стерлядь" [Аверинцев, 1933 г, стр. 263]. С.В.Аверинцев [1933 в] указывает, что в низовьях р. Лены кроме "хатыс" встречаются, хотя и не так часто типичные сибирские осетры, типичная стерлядь иногда попадает в среднем течении реки. Следует отметить, что приводимое С.В.Аверинцевым название "хатыс" это местное якутское название осетра, употребляемое и поныне.

Вопрос о систематическом положении осетровых из рек Якутии на видовом уровне был разрешен Г.В.Никольским [1939]. Проанализировав коллекцию осетра, собранную Енисейской промысловой экспедицией Главного Управления Северного Морского Пути в Енисейском заливе в 1934—1935 годах, он показал значительную изменчивость большинства пластических признаков енисейского осетра, связанную с размерами рыб. Опираясь на мнение П.А.Дрягина о сходстве осетра р. Колымы с экземплярами обского осетра *Acipenser baeri* из коллекции Зоологического музея Академии Наук и учитывая отсутствие стерляди в реках Лене и Колыме, Г.В.Никольский считал маловероятным предположение П.Г.Борисова о гибридной природе осетровых р. Лены и подтверждал это сравнением колымского осетра (сходного, по П.А.Дрягину, с обским тупорылым *A. baeri*) с ленским и острорылым енисейским. Эти три формы оказались сходными как по длине рыла, так и по меристическим признакам. На основании этого Г.В. Никольским [1939, стр. 146] был сделан вывод:..."рыбы из трех сравниваемых водоемов почти по всем признакам весьма близки между собою. Несколько отличаются лишь по числу брюшных жучек и по числу лучей в спинном плавнике рыбы из Колымы. Но наблюдающиеся отличия настолько незначительны, что едва ли может возникнуть вопрос о выделении колымского осетра в самостоятельную географическую расу. На основании исследованного материала совершенно точно можно установить, что представитель сем. осетровых, населяющий воды Енисея, Лены, Колымы и, вероятно, Оби, представляет несомненно самостоятельный вид, правда по ряду признаков подверженный очень сильной индивидуальной изменчивости. Этот вид встречается в Оби и Енисее вместе со стерлядью *Acipenser ruthenus*; в Лене же и Колыме он является единственным представителем осетровых. Что же касается наличия помесей со стерлядью, то ни в материале П.Г. Борисова, ни в материале П.А.Дрягина, ни в моем таковых, видимо, нет. Принципиально же возможность возникновения помесей между этими двумя видами не исключена, но все те особи, которые определялись ранее как помеси между *Acipenser baeri* и *A. ruthenus*, вероятно, не являются таковыми."

Версия о гибридном происхождении осетра из рек Якутии была окончательно опровергнута значительно позже кариологическими исследованиями [Васильев и др., 1980].

В дальнейшем вопрос о систематическом положении отдельных форм осетра из водоемов Сибири рассматривался на подвидовом уровне. М.И.Меньшиков [1947], сравнивая собственные материалы по осетру из Иртыша с материалами, ранее использованными Г.В.Никольским [1939] по енисейскому, ленскому и колымскому осетрам, констатировал клинальную изменчивость меристических признаков, средние значения которых увеличиваются с запада на восток. При этом автором не было принято во внимание изменение направления клин между ленским и колымским осетрами (несмотря на то, что между этими выборками существуют значимые различия по трем из пяти сравниваемых признаков [Меньшиков, 1947, стр. 371, табл. 1] и отсутствие значимых различий между енисейским и колымским осетром по числу лучей в спинном и анальном плавниках. Таким образом, в данном случае можно было говорить об увеличении значений признаков лишь от Иртыша до Лены. Основываясь на различиях в меристических и, в значительной степени, в пластических (касающихся главным образом соотношения между длиной рыла и заглазничного отдела головы) признаках и ссылаясь на обнаруженное Г.В.Никольским [1939] сходство в пластических признаках особей из Енисея, Лены и Колымы, М.И.Меньшиков приходит к выводу о существовании двух форм сибирского осетра: *Acipenser baeri* Brandt из системы Оби и *A. baeri stenorthynchus* A.Nikolsky из Енисея, Лены и Колымы, относя к этому подвиду также осетра Гыданского залива, не исключая при этом возможности его отнесения к *patio* данного подвида. Таким образом острорылый осетр *A. stenorthynchus* A.Nikolsky, описанный для Енисея, был низведен до ранга подвида, населяющего реки Енисей, Лену и Колыму.

Не соглашаясь с объединением в рамках одного подвида осетра из реки Енисей и осетра, населяющего реки Якутии, да и, видимо, с самим выделением подвида *Acipenser baeri stenorthynchus* A. Nikolsky, П.А.Дрягин [1947] считал, что осетр в реках от Хатанги до Колымы резко отличается от обского, а енисейский имеет много признаков промежуточного характера, и если обской и енисейский осетры могут определяться как *Acipenser baeri* Brandt, то осетр рек от Хатанги до Колымы является его разновидностью под названием *Acipenser baeri chatys* Drjagin якутский осетр. Позднее П.А.Дрягин [1949] полагал вообще недостаточно обоснованным выделение М.И.Меньшиковым [1947] енисейского осетра в отдельный подвид, а также предлагавшееся А.Г.Егоровым (цит. по [Дрягин, 1949]) выделение в подвид байкальского осетра. Происхождение *A. baeri chatys* Drjagin П.А.Дрягин связывает с вероятной (по [Борисов, 1928]) гибридизацией сибирского осетра с ныне отсутствующей в этих реках стерлядью [Дрягин, 1947]. Аргументами в пользу такого выделения послужили значительная по времени изоляция якутского осетра от западносибирского; специфичность его ареала, простирающегося от р. Хатанги на западе до р. Колымы на востоке, в котором отсутствуют другие представители осетровых (стерлядь); морфологическое своеобразие

осетровых Лены и Колымы, в частности увеличенное количество брюшных, боковых и спинных жучек и жаберных тычинок, в значительной степени приближающее его к амурскому осетру [Дрягин, 1948 а].

Дискуссия о целесообразности выделения якутского осетра в самостоятельный подвид началась еще до публикации работ П.А.Дрягина. Г.В.Никольский [1939], использовавший материалы и рукопись П.А.Дрягина по осетру р. Колымы, считал, что вследствие незначительных морфологических различий едва ли может возникать вопрос о выделении колымского осетра в самостоятельную географическую расу (т.е. подвид, по Никольскому, 1971). Л.С.Берг [1949], исходя из общности ареалов якутского и восточносибирского подвидов, полагал, что *A. baeri chatys* есть просто синоним *A. baeri stenorrhynchus* A.Nik. 1896 в понимании М.И.Меньшикова [1947]. А.П.Андрияшев [1954] также считал, что незначительность отличий якутского осетра от енисейского подвида не дает основания для выделения якутского осетра в таксономическую единицу выше *patio*. Н.И. Кожин [1949] не упоминает о подвиде *A. baeri chatys*, но допускает, что в реках к востоку от Оби сибирский осетр представляет особую форму (подвид *A. baeri stenorrhynchus*).

В дальнейшем в течение длительного времени вопрос о подвидах сибирского осетра в водоемах Якутии оставался весьма запутанным. Так, для р. Лены в целом и р. Индигирки приводится *A. baeri chatys* Drjagin [Кириллов, 1950; 1955; Пирожников, 1959], и в то же время для речных систем Сибири от Оби до Колымы восточносибирский осетр *A. baeri stenorrhynchus* (A.Nik) [Карантонис, Кириллов, Мухомедияров, 1956], этот же подвид указан и для Вилюя [Кириллов, Рыбников, 1958; Кириллов, 1962; Лепешкин, 1964], впоследствии Ф.Н.Кириллов [1972] для всех рек Якутии указывает *A. baeri chatys* Drjagin. Ю.Е.Калашников [1978] считает, что осетр р. Витима принадлежит к подвиду *A. baeri stenorrhynchus* (A.Nik). В ряде работ [Вотинов и др., 1975; Гундризер и др., 1983; Дрягин, 1949; Кириллов, 1950; 1955; 1972; Пирожников, 1959; Биология рыб Вилюйского водохранилища, 1979; Sokolov, Vasil'ev, 1989] приводится неправильное написание подвидового названия *A. baeri hatys* вместо изначального *A. baeri chatys*, введенного в 1947 г. П.А.Дрягиным, также часто приводится неверное написание подвидового названия *A. baeri stenorhynchus* [Карантонис, Кириллов, Мухомедияров, 1956; Кириллов, Рыбников, 1958; Лепешкин, 1964а и др.], вместо введенного А.М.Никольским [1896] для вида, а впоследствии предложенным М.И.Меньшиковым [1947] для подвида *A. baeri stenorrhynchus*.

Л.И.Соколов и В.П.Васильев [Sokolov, Vasil'ev, 1989] указывали, что таксономическое положение осетра из водоемов Якутии не ясно и требует дополнительных исследований.

Последующими работами [Рубан, 1995а; Рубан, Панайотиди, 1994; Ruban, 1994; 1997] с использованием одномерных статистических методов было установлено, что морфологические различия между популяциями осетра Енисея (подвид *A. baeri stenorrhynchus* по М.И.Мень-

шикову [1947]) и Лены (подвид *A. baeri chatys* по Дрягину [1948 а]) не достигают подвидового уровня по критерию Э.Майра [1971] и осетр из водоемов Якутии должен быть включен в подвид *A. baeri stenorrhynchus*. В результате этой ревизии было также показано, что в соответствии со статьей 31 Международного кодекса зоологической номенклатуры [1988] должно быть сохранено первоначальное написание видового названия *Acipenser baerii* Brandt, а название *A. baeri* (статья 33 раздел d) является неправильным последующим написанием.

Выделенный в 1896 г. А.М.Никольским вариегат байкальского осетра *Acipenser stenorrhynchus* var. *baicalensis* впоследствии был отнесен А.Г.Егоровым [1948, 1961] к *A. baerii stenorrhynchus natio baicalensis* (А.Никольский). Л.И.Соколов [1966 а] считал, что байкальский осетр должен быть выделен в подвид *A. baerii baicalensis*. В последующих публикациях мнения авторов разделились. Некоторые из них [Кириллов, 1972; Вотиннов и др., 1975; Гундризер и др., 1983; Sokolov, Vasil'ev, 1989] вслед за А.Г.Егоровым [1961] выделяли эту популяцию в *A. baerii stenorrhynchus natio baicalensis*, другие [Павлов и др., 1994] считали подвидом *A. baeri baicalensis*.

Таким образом с середины 90-х годов считалось [Рубан, 1995а; Рубан, Панаютиди, 1994; Ruban, 1994; 1997], что вид *Acipenser baeri* Brandt включает три подвида: *A. baerii baerii* из системы Оби, острокрылый осетр *A. baerii stenorrhynchus* А.Никольский из Енисея и рек Восточной Сибири и *A. baerii baicalensis* из оз. Байкал.

Подвиды сибирского осетра были выделены на основании различий в пластических и меристических признаках. Описанные выше трудности в установлении таксономического статуса отдельных внутривидовых группировок осетра, были вызваны рядом причин: отсутствием репрезентативных выборок, собранных по всему ареалу, отсутствием единой схемы морфометрических измерений, что делает практически невозможным сравнение данных разных авторов, большими различиями в размерном составе выборок, что в силу аллометрических эффектов часто приводит к невозможности сравнения выборок по пластическим признакам. Кроме того, выделение подвидов по морфологическим признакам ранее было выполнено без использования какого-либо четкого критерия оценки уровня различий выборок по этим признакам. В силу этих обстоятельств обоснованность выделения указанных подвидов сибирского осетра сомнительна.

В связи с указанными выше причинами анализ обоснованности выделения подвидов сибирского осетра должен, в первую очередь, базироваться на исследовании морфологических различий. Поэтому основной задачей следующей главы является исследование фенетического разнообразия сибирского осетра с целью установления таксономического статуса отдельных популяций, выяснения обоснованности выделения ранее описанных подвидов и выявления межпопуляционных различий по отдельным признакам.

Глава 3

Анализ фенетического разнообразия сибирского осетра

Анализ распределения выборок сибирского осетра в пространстве ГК, рассчитанных по пластическим признакам, показывает, что в наибольшей степени, а иногда и полностью перекрываются выборки, собранные в северной части ареала – в низовьях рек. Так, на рис. 1 можно видеть, что выборка осетра из р. Енисея, относимая ранее к подвиду *A. baerii stenorthynchus*, и выборка осетра из дельты р. Лены, ранее относившаяся к подвиду *A. baerii chatys*, несколько смещены одна относительно другой, центры этих выборок не совпадают, но они в значительной степени перекрываются в плоскости первых двух главных компонент. Еще более близкими оказываются выборки осетра из Енисея и низовьев Индигирки. Как видно на рис. 2, выборки практически полностью перекрываются, хотя и в этом случае наблюдается некоторое смещение точек, соответствующих той и другой выборке. Большая часть особей из Енисея располагаются справа от начала координат. Такое смещение может быть вызвано несовпадением размерного состава исследуемых выборок. Несмотря на принятые меры по минимизации влияния размера особей, полностью исключить это влияние не удастся. В выборке из Индигирки количество мелких особей больше, чем в выборке из Енисея. Выборки из Енисея и нижнего течения Колымы оказываются гораздо более смещенными относительно друг друга, чем это имело место в рассмотренных выше случаях (рис. 3), большая часть особей из Колымы располагается ниже начала координат, а рыбы из Енисея, в основном, выше. Однако и при таком очевидном смещении перекрывание выборок очень велико. Таким образом, выборки осетра из рек Якутии, выделенного П.А.Дрягиным [1948 а] в отдельный подвид *A. baerii chatys*, собранные в нижнем течении рек Лены, Индигирки и Колымы, в значительной степени или полностью перекрываются в пространстве главных компонент с выборкой осетра из нижнего течения Енисея, отнесенного к подвиду *A. baerii stenorthynchus* [Меньшиков, 1947]. Эти данные соответствуют ранее полученным нами результатам сравнения выборок осетра из нижнего течения Енисея и дельты Лены одномерными методами [Рубан, Панаиотиди, 1994], свидетельствующим о нецелесообразности выделения осетра из водоемов Якутии в отдельный подвид и необходимости его включения в подвид *A. baerii stenorthynchus*.

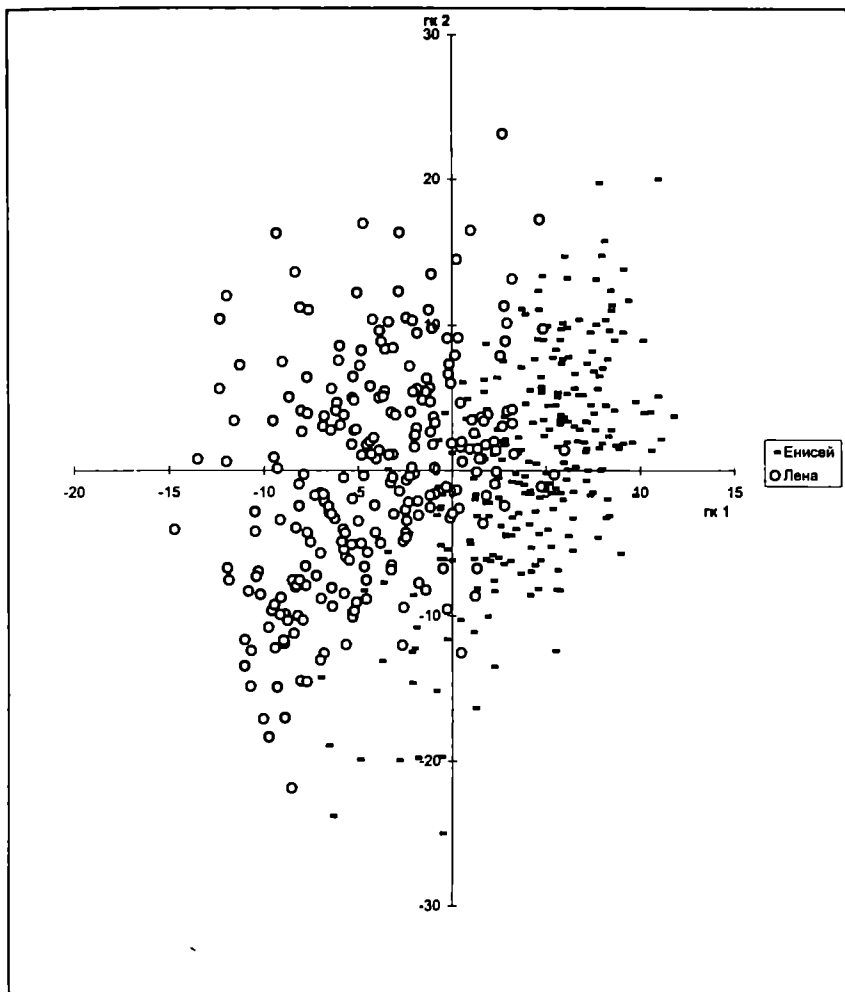


Рис. 1. Распределение выборок сибирского осетра из Енисея и дельты Лены в пространстве главных компонент (пластические признаки).

Распределения выборок осетра номинативного подвида *A. baerii baerii* из низовьев Оби и выборок осетра подвида *A. baerii stenorrhynchus* из низовьев Енисея, Лены и Индигирки в пространстве главных компонент, рассчитанных по пластическим признакам, также характеризуются перекрыванием (рис. 4, 5, 6). Особенно близкими оказались выборки из Оби и Индигирки (рис. 6). Две особи осетра из Оби располагаются практически в центре облака точек, соответствующего выборке из Индигирки, а остальные с некоторым перекрыванием примыкают к нему справа.

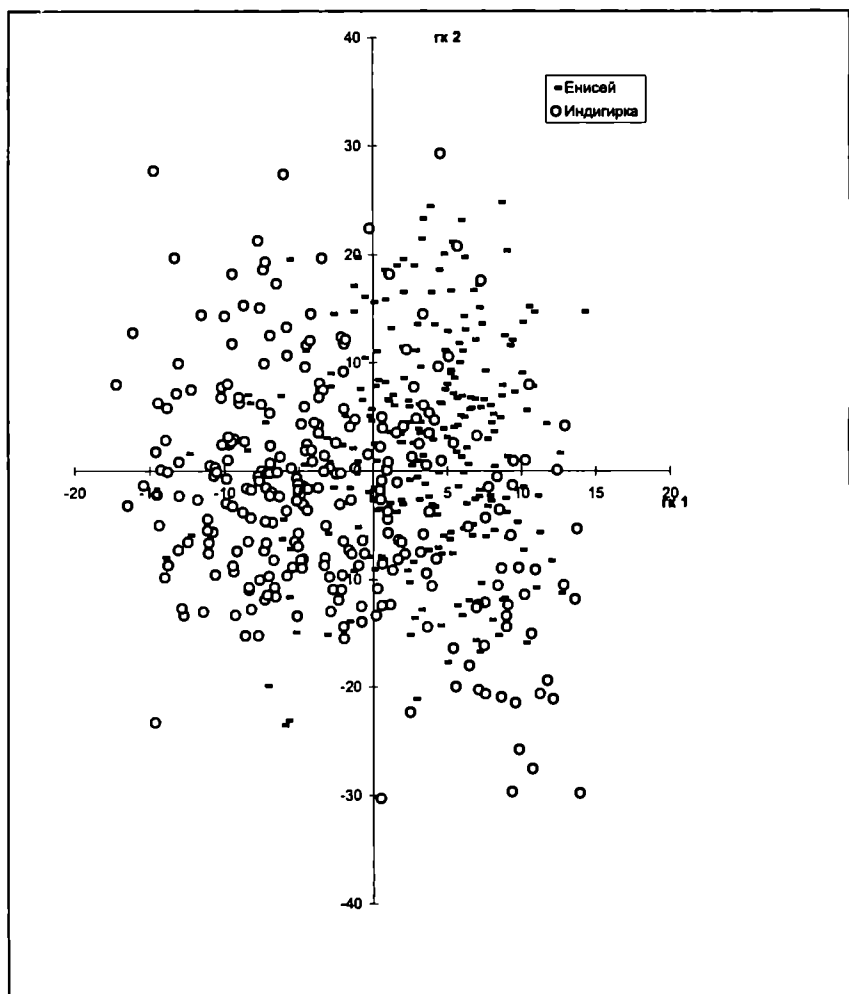


Рис. 2. Распределение выборок сибирского осетра из Енисея и Индиговки в пространстве главных компонент (пластические признаки).

Такое распределение точек в выборке из Оби, вероятно, обусловлено ее размерным составом. (выборка состоит из двух небольших особей длиной 36 и 57,5 см и 13 крупных рыб длиной от 116 до 165 см). Выборка из Индиговки представлена осетрами длиной от 21,3 до 141 см. Очевидно, что при большем сходстве размерного состава выборки из Индиговки и Оби перекрывание выборок в пространстве ГК было бы еще больше.

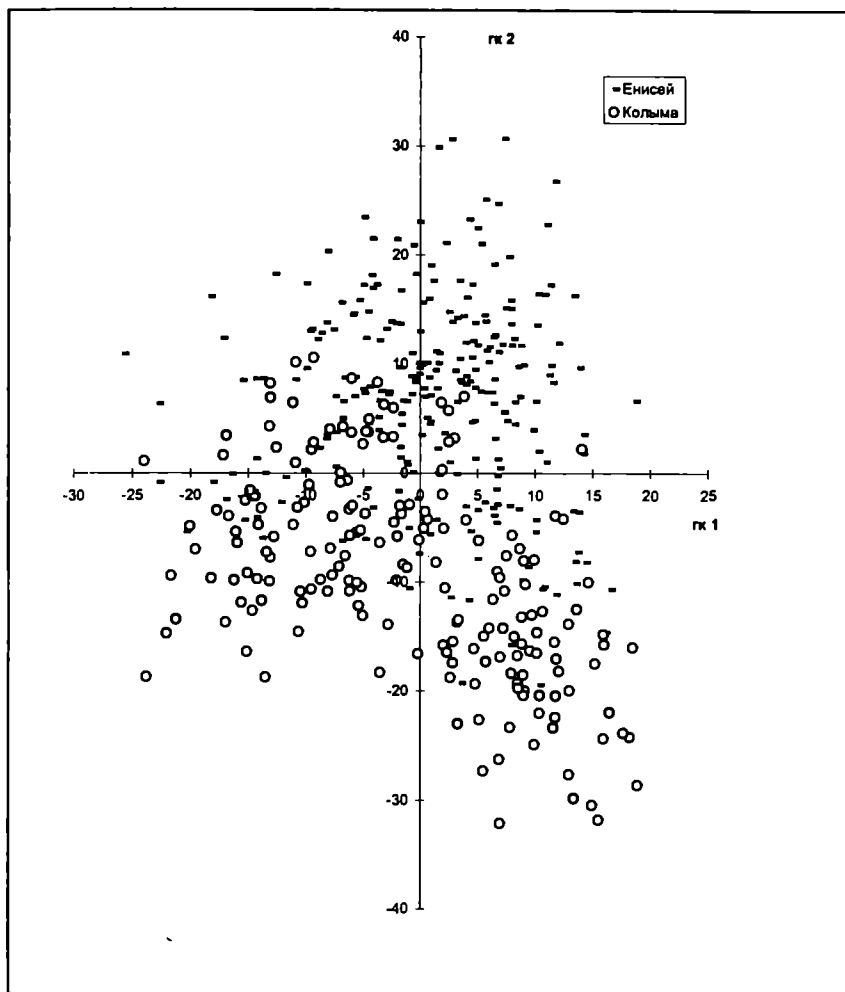


Рис. 3. Распределение выборок сибирского осетра из Енисея и Колымы в пространстве главных компонент (пластические признаки).

Аналогичная картина наблюдается и при сравнении выборок из Енисея и Лены с выборкой из Оби (рис. 4, 5): так же как и в предыдущем случае мелкие особи обского осетра оказываются в центре выборок енисейского и ленского осетра, а крупные особи примыкают к ним справа. Таким образом, анализ главных компонент, основанный на пластических признаках, демонстрирует высокую степень перекрытия выборок сибирского осетра, принадлежащих к номинативному подвиду *A. baerii baerii*,

подвиду *A. baerii stenorrhynchus* и ранее выделявшемуся подвиду *A. baerii chatys*, собранных в северной части ареала, в низовьях рек.

Для оценки уровня наблюдаемых различий между популяциями, относимыми к разным подвидам, необходимо его сопоставление с уровнем межпопуляционных различий в пределах одного подвида. Это можно сделать на имеющихся в нашем распоряжении выборках осетра из бассейнов Лены, Индигирки и Колымы, ранее отнесенного к подвиду *A. baerii chatys* [Дрягин, 1948 а], и енисейского осетра, впоследствии объединенного с предыдущим подвидом в подвид *A. baerii stenorrhynchus* [Рубан, Панайотиди, 1994]. На рисунках 7–9 представлены распределения в пространстве главных компонент выборок сибирского осетра из различных участков бассейна Лены: дельты Лены, ее среднего течения (2282 км от устья) и правого притока Лены – Алдана. Как видно на рис. 7, выборки из дельты Лены и Алдана практически полностью перекрываются, но их центры не совпадают, так же как и в случае сравнения выборок из низовьев рек (рис. 4–6), в частности, при сравнении выборок из Енисея и Индигирки (рис. 2). Несколько более смещены одна относительно другой выборки из дельты и среднего течения Лены (рис. 8). Еще более смещены выборки из среднего течения Лены и Алдана (рис. 9): в этом случае видно лишь незначительное их перекрывание в пространстве главных компонент. Эти данные свидетельствуют о значительном фенетическом разнообразии осетра в пределах ленского бассейна и подтверждают ранее полученные одномерными методами выводы о существовании здесь морфологически различимых популяций [Рубан, 1989а, б]. Таким образом, из приведенных данных видно, что уровень различий по пластическим признакам в пределах одного речного бассейна, где отдельные популяции осетра не являются полностью изолированными, превышает уровень различий между выборками из северных частей изолированных речных бассейнов (Обь, Енисей, Лена, Индигирка, Колыма). Еще большие межпопуляционные различия внутри ранее выделяемого подвида *A. baerii chatys* наблюдаются при анализе распределения в пространстве главных компонент выборок из северной части ареала – низовьев рек Индигирки и Колымы и выборок, взятых южнее, – в среднем течении Лены и Алдане. Если выборка из Индигирки лишь незначительно перекрывается в пространстве ГК с выборками из среднего течения Лены и из р. Алдана (рис. 10, 11), то выборка из Колымы практически полностью отделена от алданской и среднеленской (рис. 12, 13). Сходным образом отделяется от последних и выборка из низовьев Енисея (рис. 14, 15).

Распределение выборок сибирского осетра и стерляди в пространстве главных компонент, рассчитанных по пластическим признакам, показывает, что эти два вида, ареалы которых совпадают в обском и енисейском бассейнах, хорошо разделяются на всей исследованной части ареала осетра (рис. 16–22). Выборка енисейской стерляди и выборки осетра из низовьев Оби, Енисея, Лены, Индигирки и Колымы и р. Алдана не

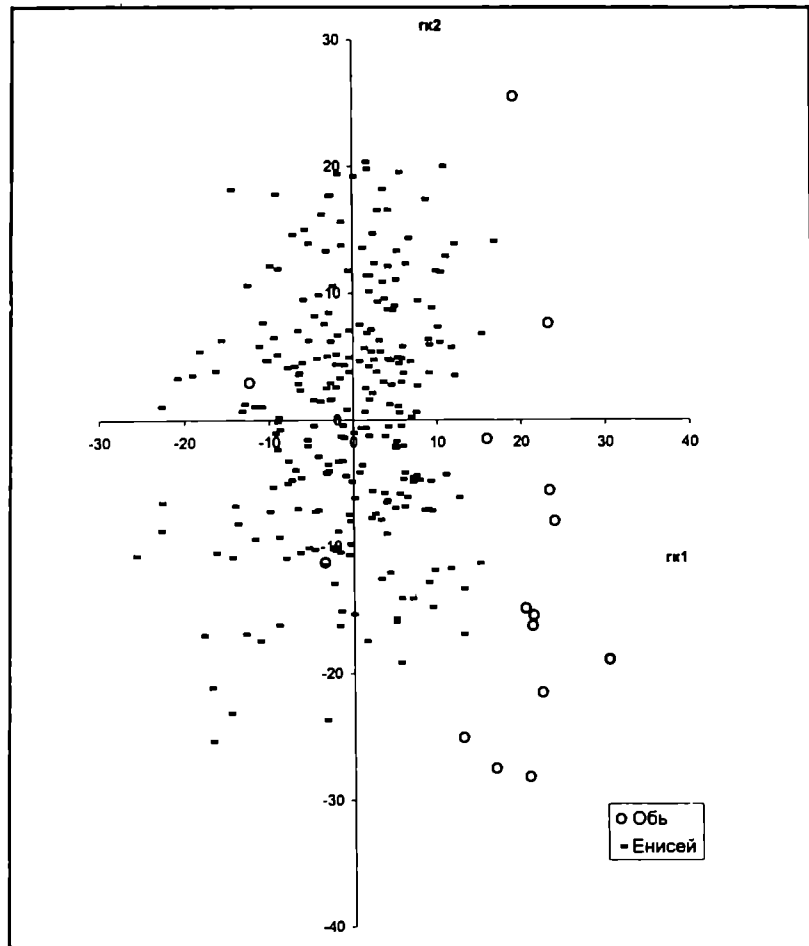


Рис. 4. Распределение выборок сибирского осетра из Оби и Енисея в пространстве главных компонент (пластические признаки).

перекрываются, а в ряде случаев и разделены значительным промежутком (осетр Колымы и Алдана). Интересно, что наиболее близкими оказались выборки енисейской стерляди и сибирского осетра из среднего течения Лены (рис. 22), которые хотя и значительно смещены одна относительно другой в пространстве главных компонент, но тем не менее частично перекрываются. Перекрывание в этом случае сходно или даже больше, чем в случае попарного сравнения выборок сибирского осетра из нижнего течения Енисея и Колымы с особями из среднего течения Лены и Алдана, а также рыб из Алдана и средней Лены (рис. 9, 12, 13, 14, 15).

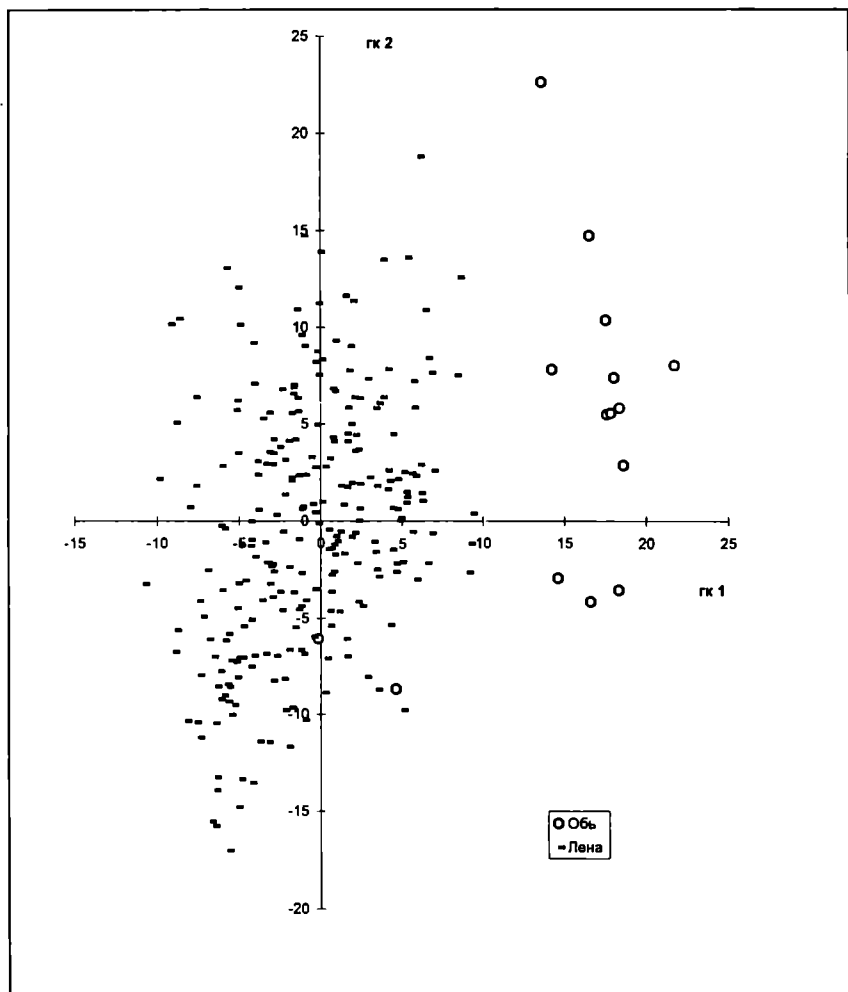


Рис. 5. Распределение выборок сибирского осетра из Оби и Лены (дельта) в пространстве главных компонент (пластические признаки).

Таким образом, результаты анализа распределения особей сибирского осетра, ранее относимых к подвидам *A. baerii baerii*, *A. baerii stenorhynchus*, и *A. baerii chatys* в пространстве главных компонент свидетельствуют о невысоком фенетическом разнообразии выборок осетра этих подвидов, собранных в северной части ареала, по пластическим признакам. В связи с этим не происходит их разделение в пространстве главных компонент. Напротив, выборки из южной и северной частей

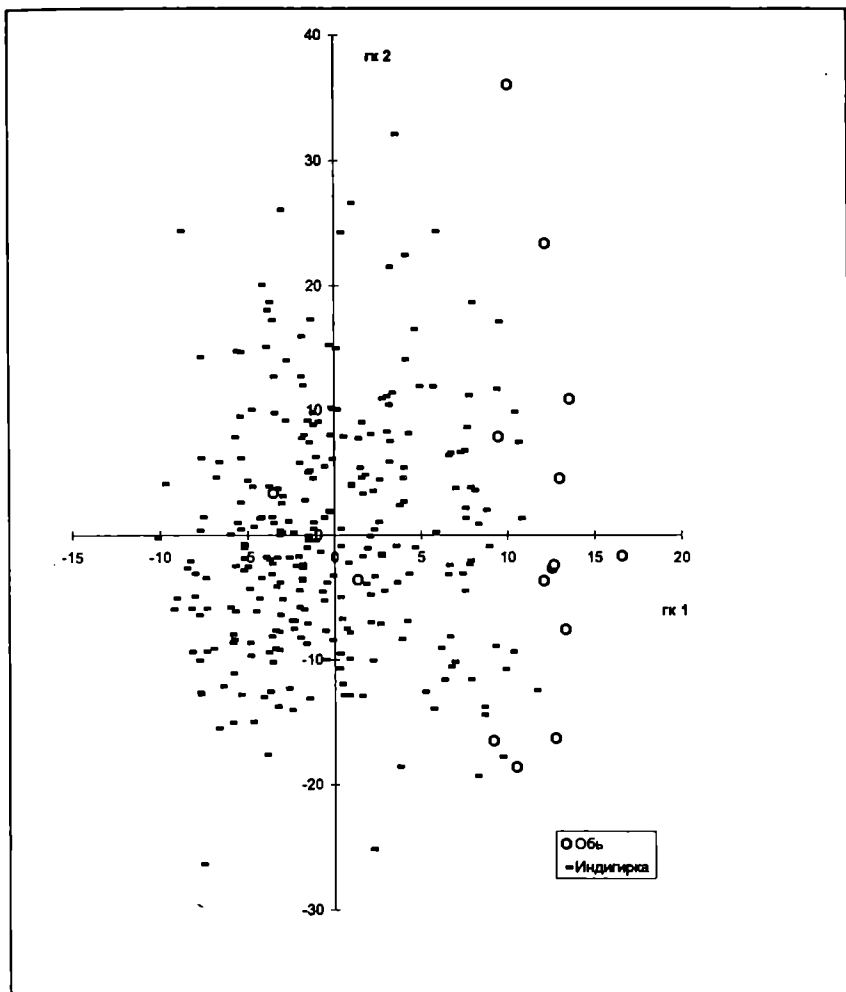


Рис. 6. Распределение выборок сибирского осетра из рек Оби и Инди́рки в пространстве главных компонент (пластические признаки).

ареала, собранные в ленском бассейне, в пространстве главных компонент разделяются более четко. В пределах этого бассейна выделяются фенетически различные популяции осетра, уровень различий между которыми выше, чем между географически изолированными популяциями, рассматриваемыми ранее в качестве подвигов.

Как видно из таблицы 2, процент дисперсии, учитываемой первыми двумя главными компонентами, практически во всех вариантах сравне-

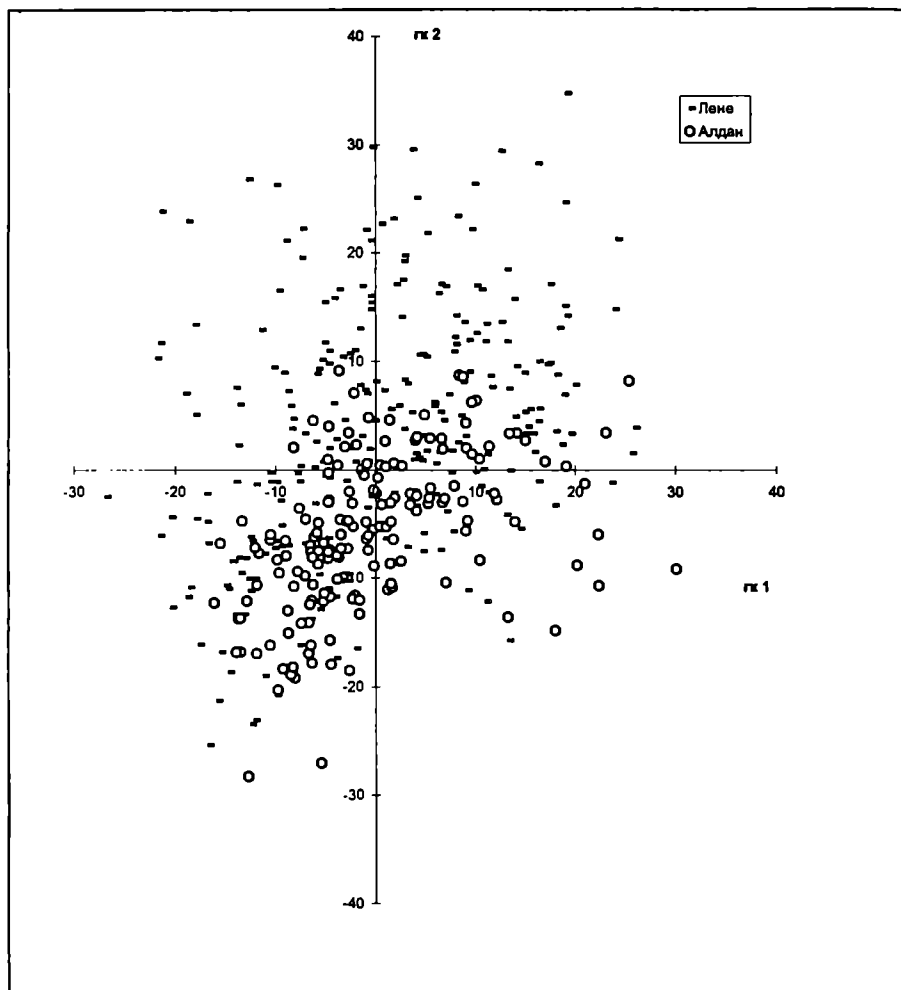


Рис. 7. Распределение выборок сибирского осетра из дельты Лены и р.Алдана в пространстве главных компонент (пластические признаки).

ния выборок осетра не высок. При этом можно видеть, что процент дисперсии, учитываемой первыми двумя компонентами, ниже в случае сравнения выборок из близких участков ареала, например в пределах ленского бассейна, и выше в случае хорошо разделяющихся выборок сибирского осетра из южной и северной частей ареала и при сравнении заведомо различающихся выборок сибирского осетра и стерляди.

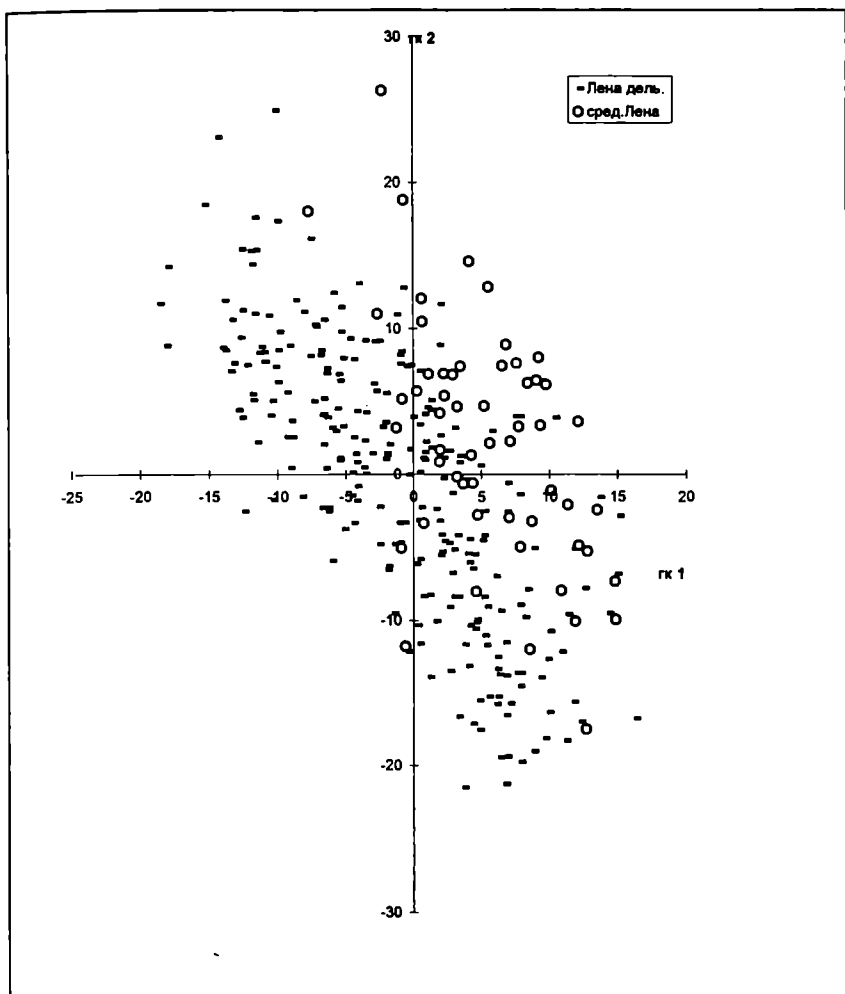


Рис. 8. Распределение выборок сибирского осетра из дельты Лены и ее среднего течения в пространстве главных компонент (пластические признаки).

При выяснении фенетического разнообразия сибирского осетра возникает задача выявления признаков наиболее существенных для разделения отдельных выборок. Это можно сделать используя величину элементов первого собственного вектора вариационно-ковариационной матрицы [Андреев, 1980].

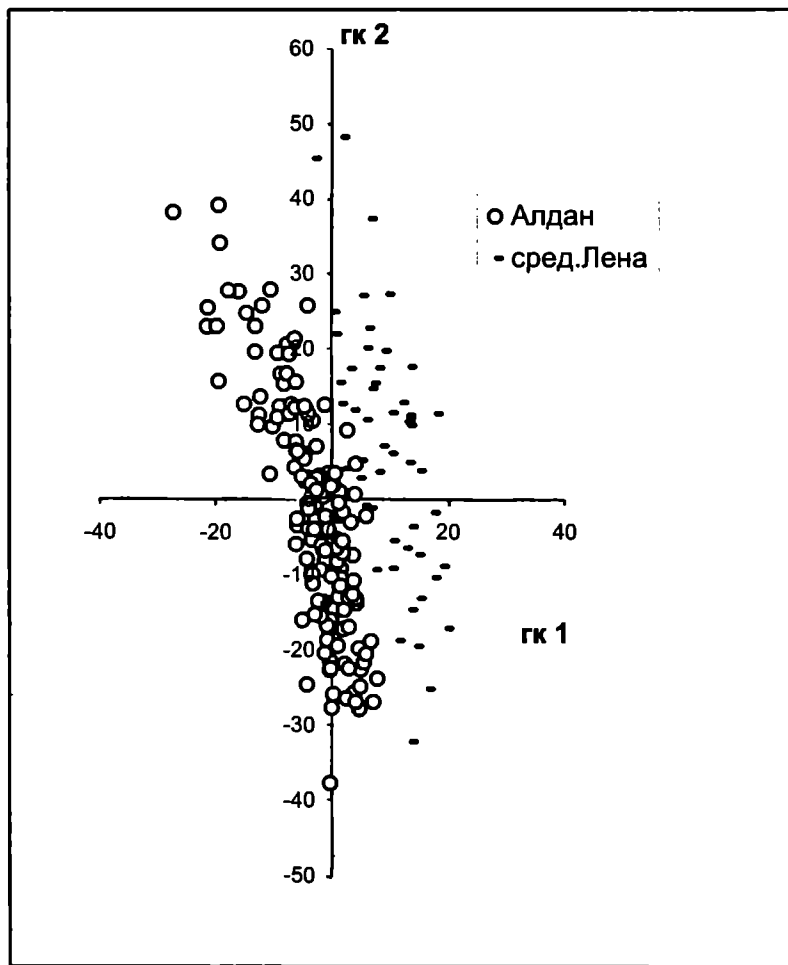


Рис. 9. Распределение выборок сибирского осетра из Алдана и среднего течения р. Лены в пространстве главных компонент (пластические признаки).

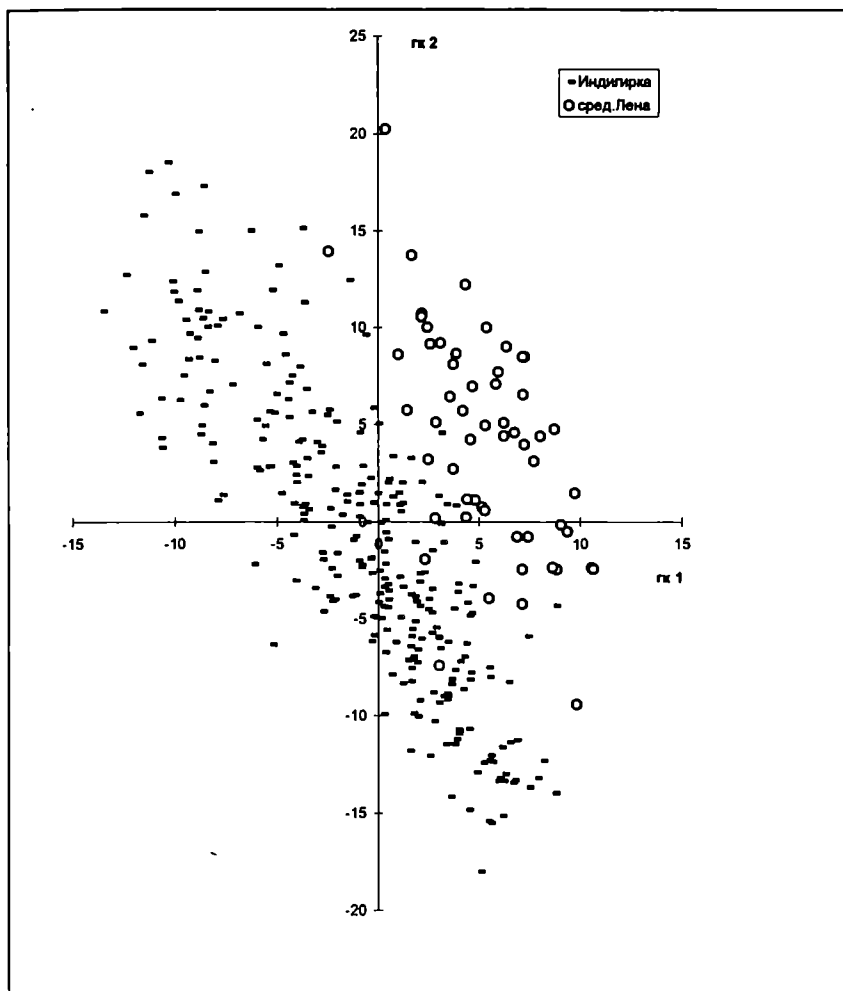


Рис. 10. Распределение выборок сибирского осетра из Индигирки и среднего течения Лены в пространстве главных компонент (пластические признаки).

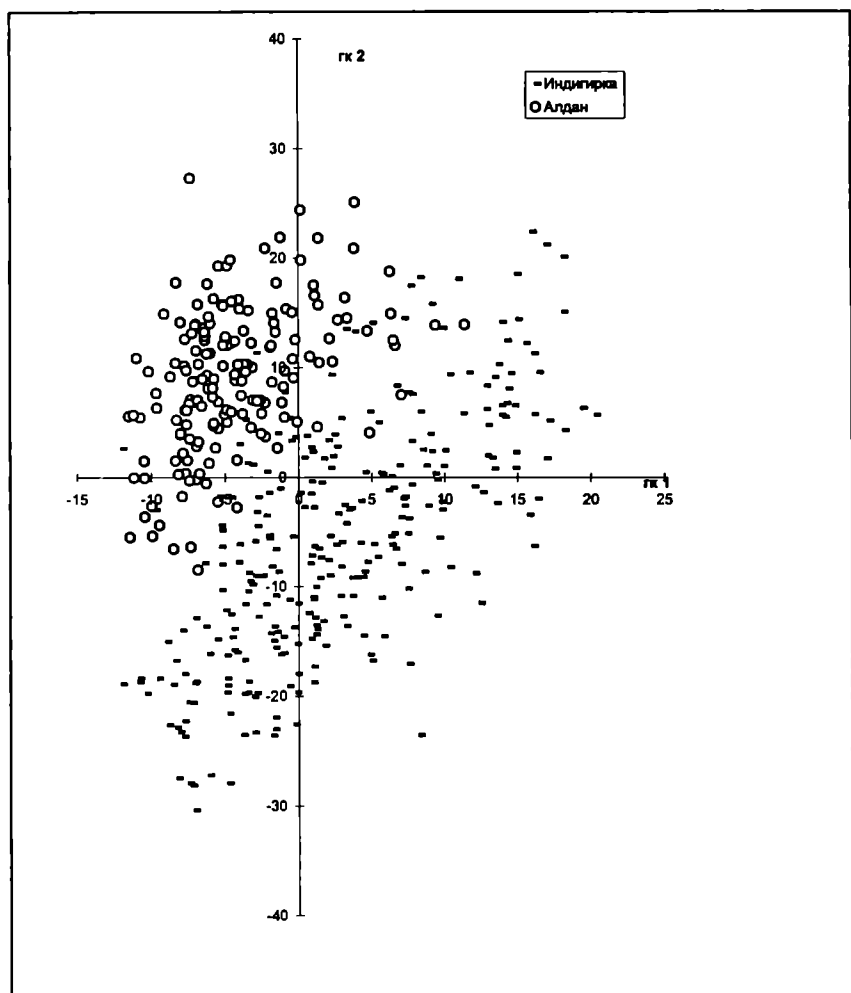


Рис. 11. Распределение выборок сибирского осетра из Индигирки и Алдана в пространстве главных компонент (пластические признаки).

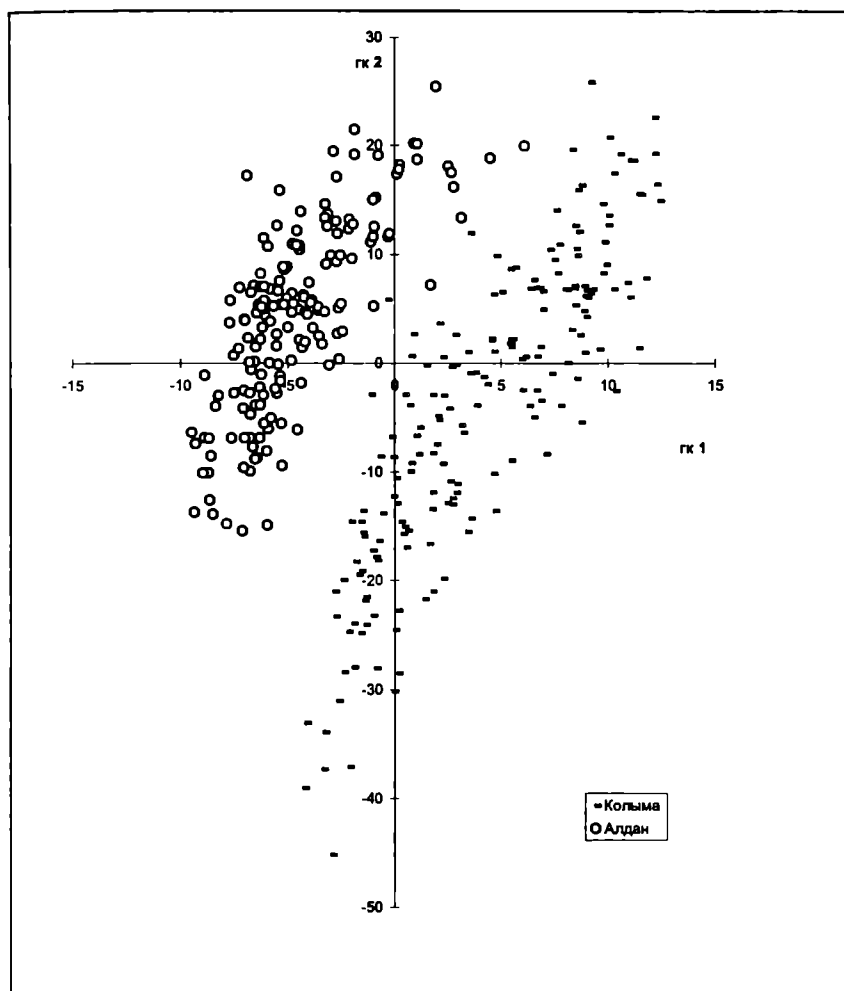


Рис. 12. Распределение выборок сибирского осетра из Колымы и Алдана в пространстве главных компонент (пластические признаки).

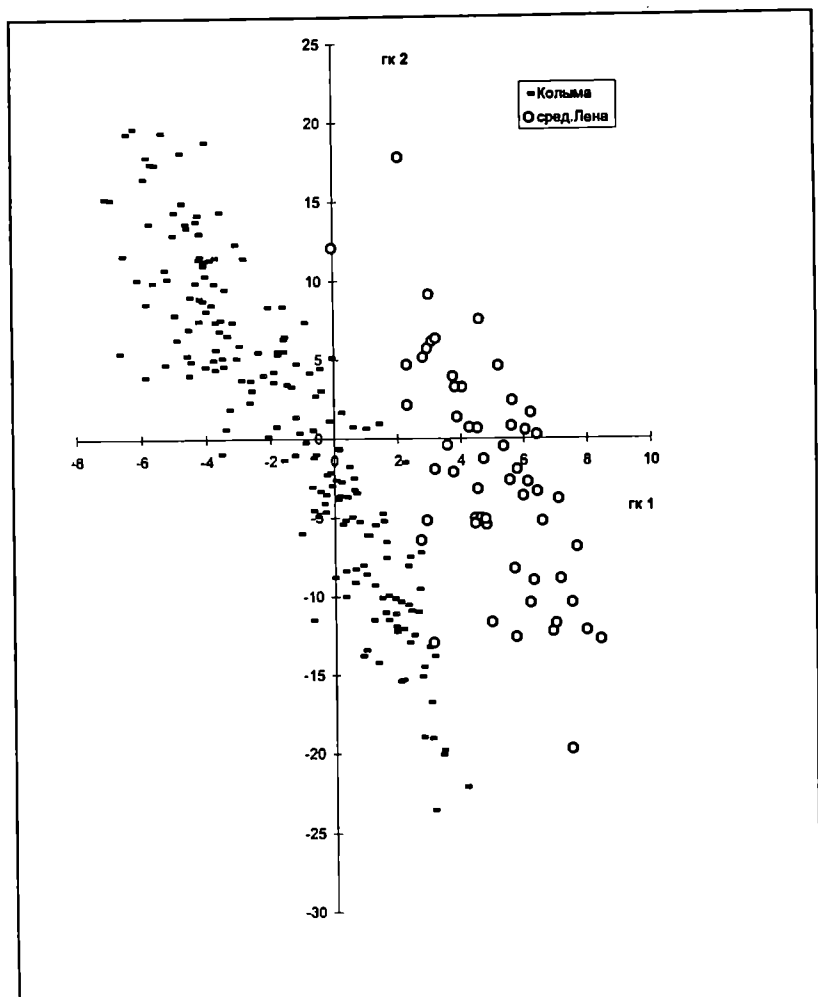


Рис. 13. Распределение выборок сибирского осетра из Колымы и среднего течения Лены в пространстве главных компонент (пластические признаки).

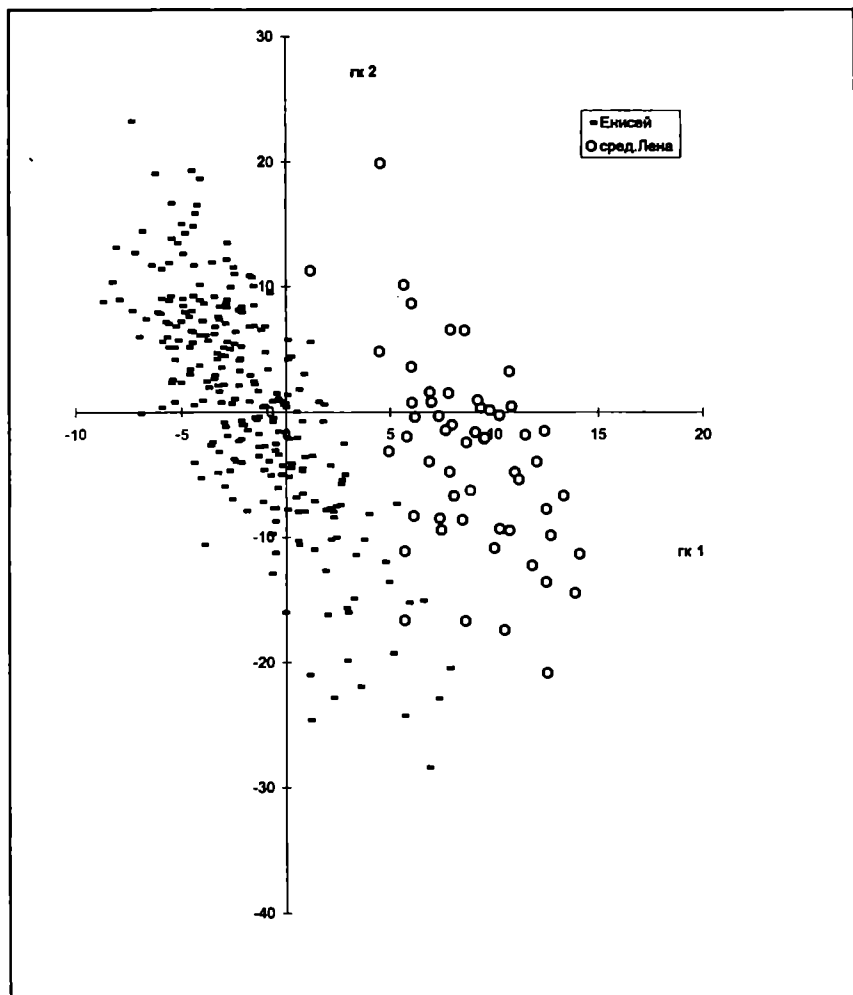


Рис. 14. Распределение выборок сибирского осетра из Енисея и среднего течения Лены в пространстве главных компонент (пластические признаки).

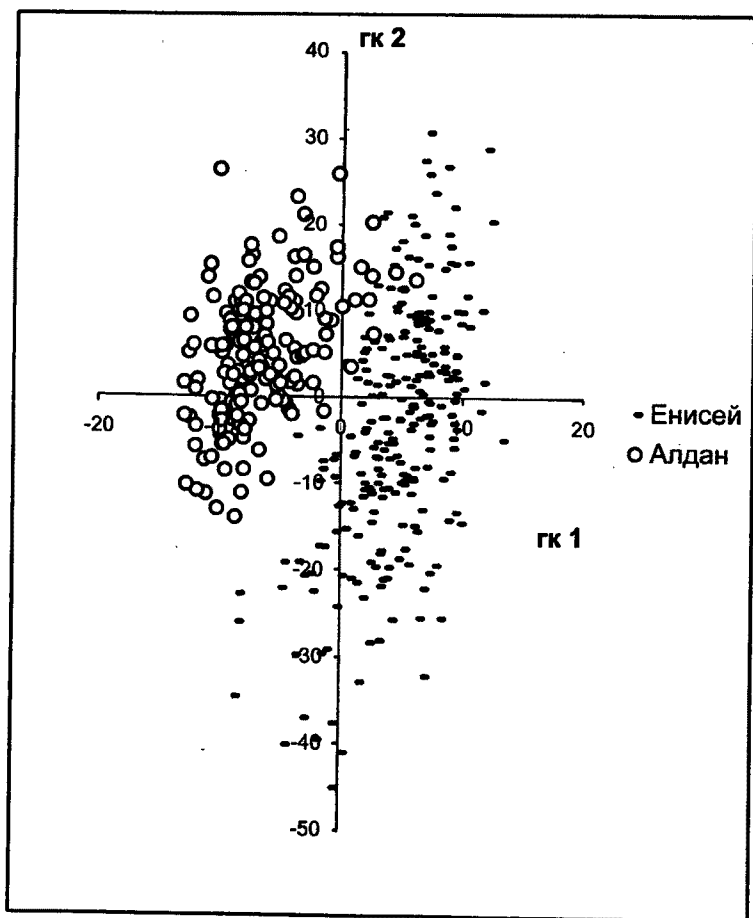


Рис. 15. Распределение выборок сибирского осетра из Енисея и Алдана в пространстве главных компонент (пластические признаки).

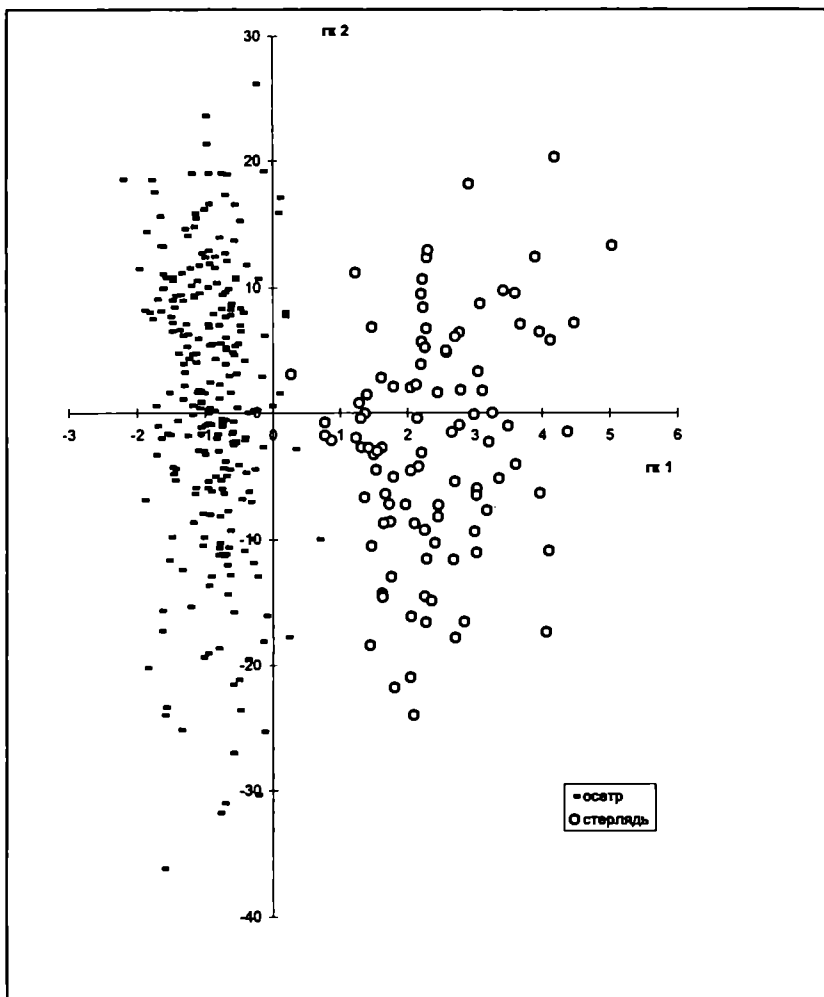


Рис. 16. Распределение выборок сибирского осетра и стерляди из нижнего течения Енисея в пространстве главных компонент (пластические признаки).

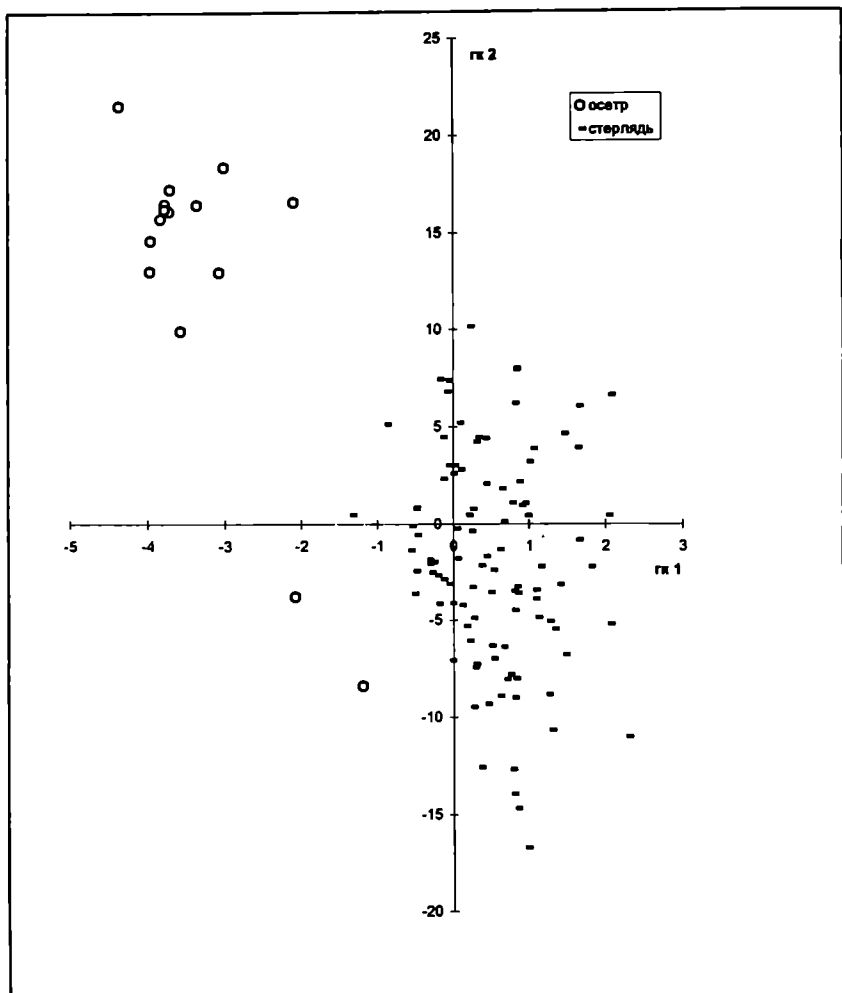


Рис. 17. Распределение выборок сибирского осетра из Оби и стерляди из Енисея в пространстве главных компонент (пластические признаки).

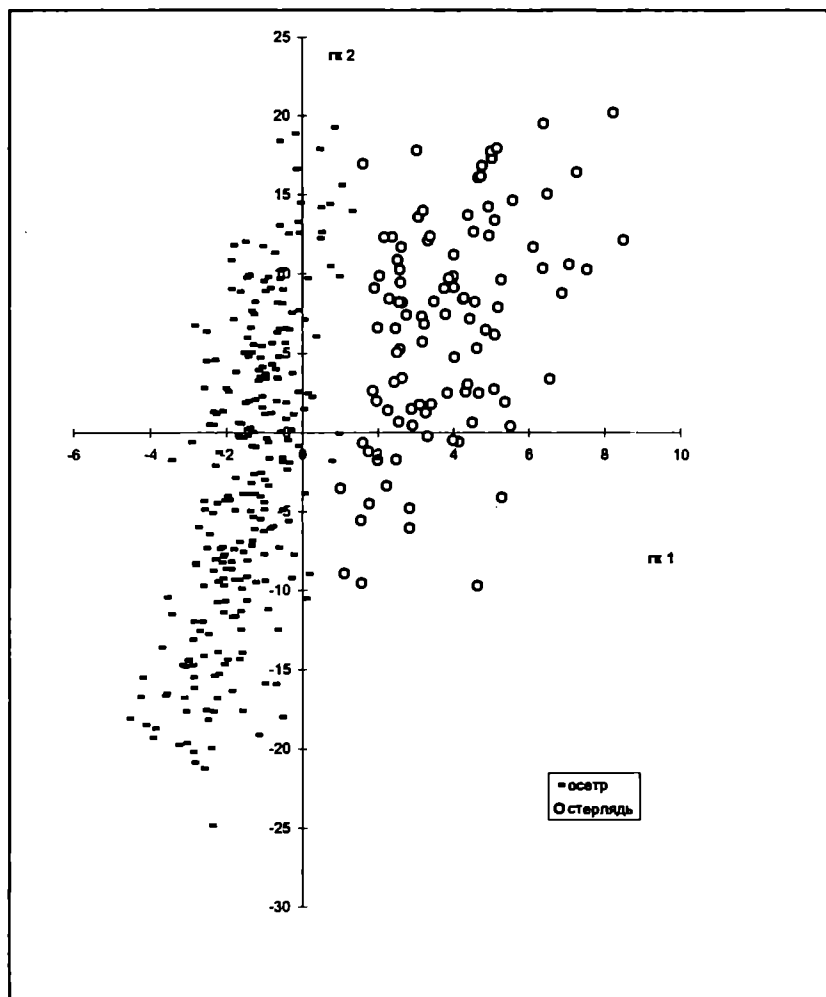


Рис. 18. Распределение выборок сибирского осетра из дельты Лены и стерляди из Енисея в пространстве главных компонент (пластические признаки).

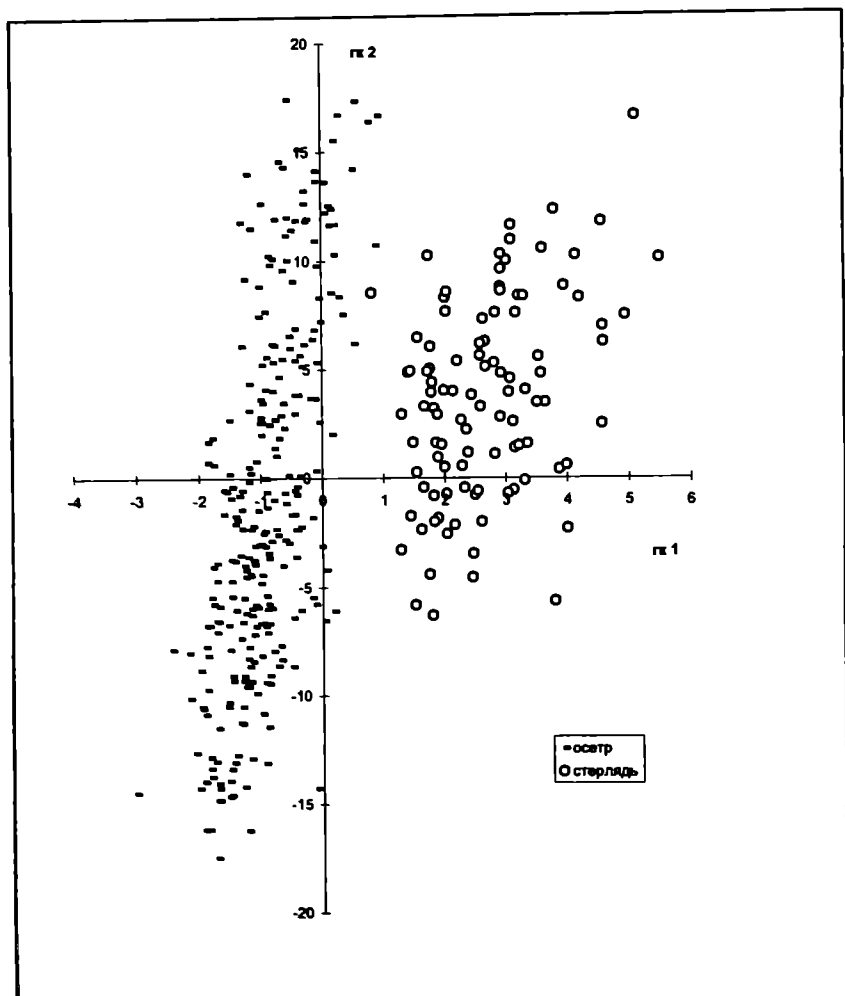


Рис. 19. Распределение выборок сибирского осетра из нижнего течения Индигирки и стерляди из Енисея в пространстве главных компонент (пластические признаки).

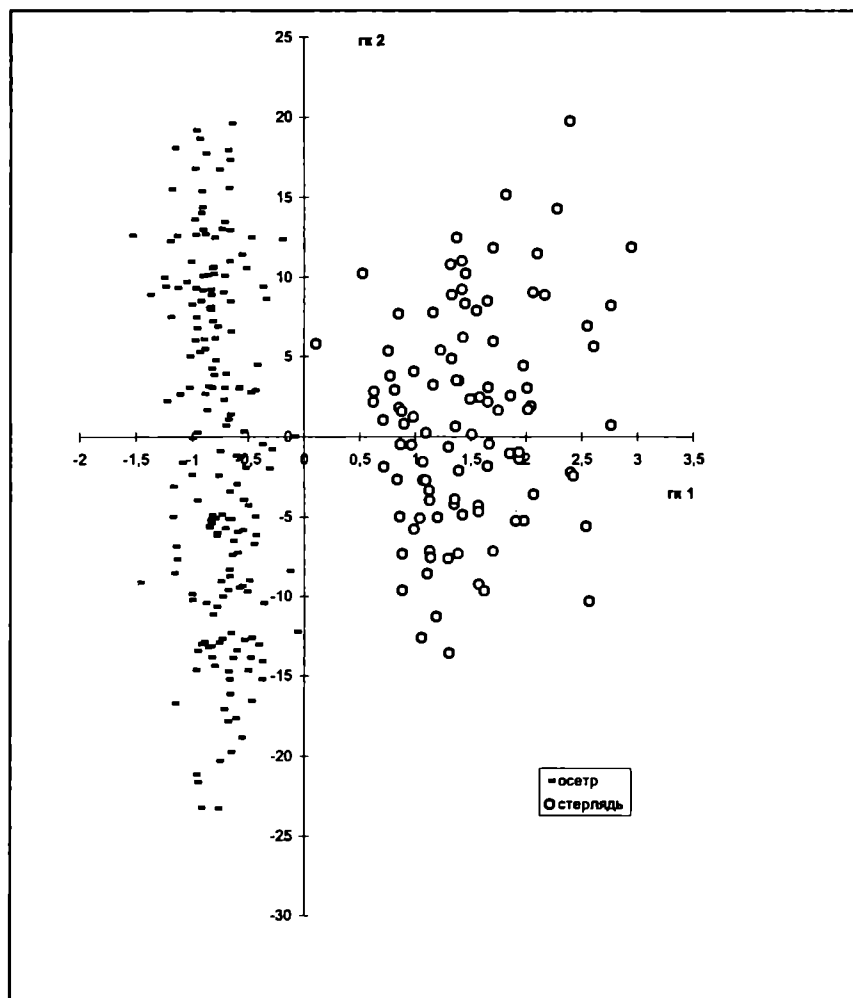


Рис. 20. Распределение выборок сибирского осетра из нижнего течения Колымы и стерляди из Енисея в пространстве главных компонент (пластические признаки).

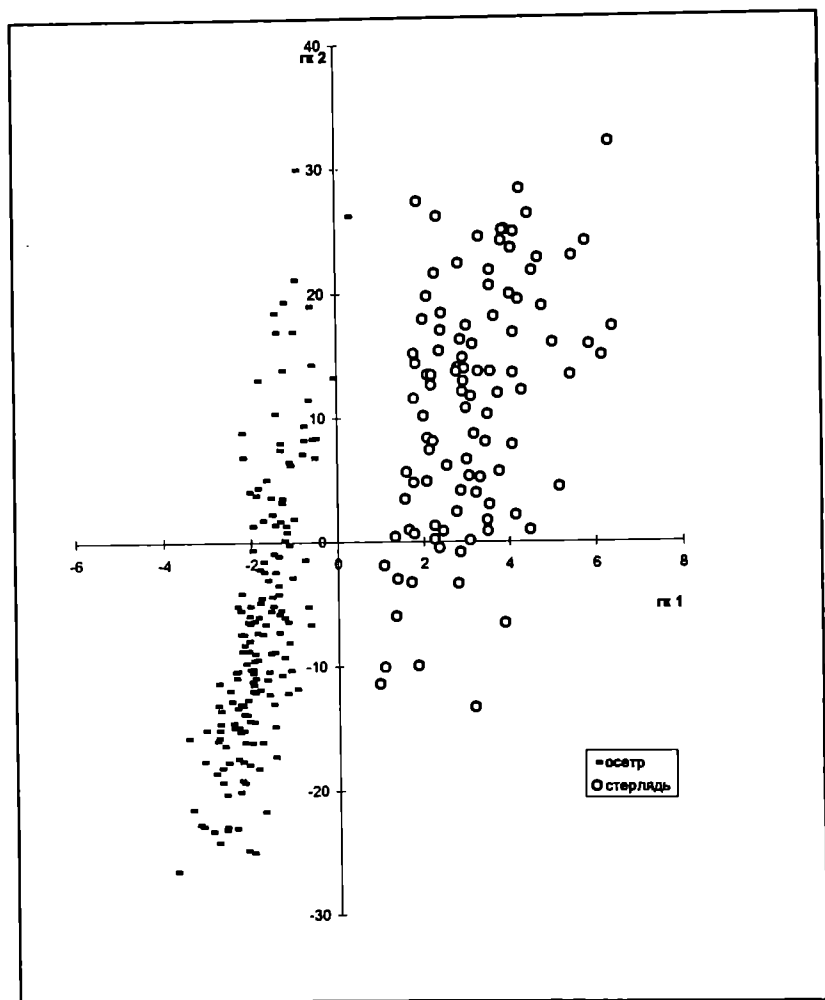


Рис. 21. Распределение выборок сибирского осетра из Алдана и стерляди из Енисея в пространстве главных компонент (пластические признаки).

Выделение признаков, имеющих наибольшее значение для разделения отдельных выборок, легче в случае их хорошего разделения. Например, при разделении сибирского осетра и стерляди, процент дисперсии, учитываемой первыми двумя главными компонентами, достаточно высок и достигает 72,74–81,42 % (табл. 2). Как видно из таблицы 3, во всех случаях при разделении выборок сибирского осетра и стерляди

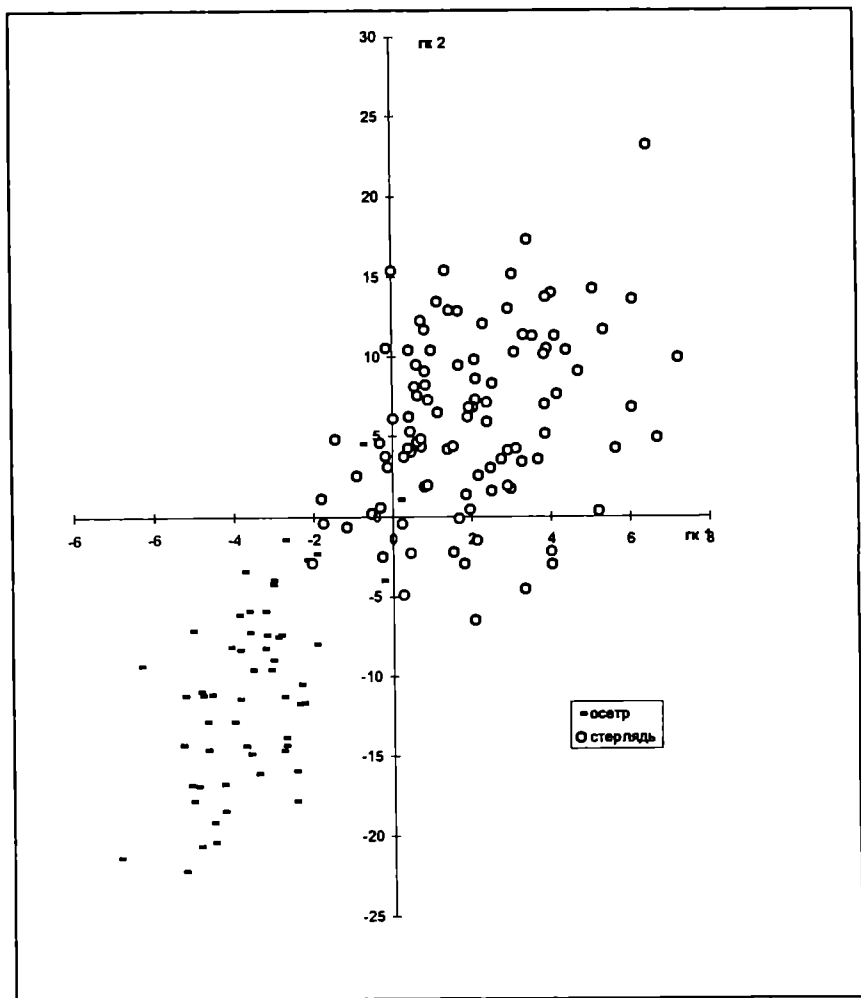


Рис. 22. Распределение выборок сибирского осетра из среднего течения Лены и стерляди из Енисея в пространстве главных компонент (пластические признаки).

максимальное значение имеет элемент первого собственного вектора вариационно-ковариационных матриц, соответствующий девятому признаку – ширине перерыва нижней губы. Действительно, по этому признаку сибирский осетр и стерлядь хорошо различаются [Берг, 1949], т.к. ширина перерыва нижней губы у осетра значительно больше. Другие пластические признаки: длина рыла, ширина рта, длина усика и диаметр

Таблица 2. Дисперсия, учитываемая первой и второй главными компонентами, при разделении выборок сибирского осетра и стерляди (%).

Река	Виды						
	Сибирский осетр						Стерлядь
	Енисей	Лена, дельта	Алдан	Средняя Лена	Инди-гирка	Ко-лыма	Енисей
Обь	35,63 14,93	51,87 18,02	61,08 8,66	70,07 12,65	56,49 12,14	54,39 11,33	61,35 5,08
Енисей		47,95 15,60	48,49 11,96	46,08 17,25	44,81 13,09	35,48 17,43	61,02 12,44
Лена, дельта			34,50 17,99	37,48 25,70	46,73 19,75	53,84 16,79	55,35 17,39
Алдан				37,53 20,99	47,43 16,12	56,73 12,74	63,71 11,40
Средняя Ле-на					48,37 22,76	58,64 17,23	49,23 17,43
Инди-гирка						53,14 12,03	58,44 20,47
Колыма							67,42 14,07

глаза имеют существенно меньшее значение для разделения выборок осетра и стерляди. Как видно из приведенных данных, для разделения сибирского осетра и стерляди по пластическим признакам наибольшее значение имеют не пропорции тела, а промеры головы.

При разделении наиболее удаленных друг от друга в пространстве главных компонент выборок сибирского осетра из южной и северной частей ареала процент дисперсии, учитываемой первыми двумя компонентами, варьирует в широких пределах. При разделении выборки осетра из Алдана и выборок из северной части ареала наибольший процент дисперсии учитывается в случае наиболее удаленных от Алдана точек – низовьев Оби и Колымы – 69,74 и 69,47 соответственно, а минимальный – при разделении выборок из одного речного бассейна (дельта Лены) – 51,49 % (табл. 2). Аналогично варьирует процент дисперсии и в случае выборки из среднего течения Лены, максимальный процент дисперсии наблюдается при разделении этой выборки и выборок из нижней Оби и Колымы (82,72% и 75,87% соответственно), а минимальный – при разделении выборок из Алдана и среднего течения Лены (58,52%).

Значения элементов первого собственного вектора вариационно-ковариационных матриц свидетельствуют, что при разделении выборок сибирского осетра из северной и южной частей ареала, а также совокупности северных выборок сибирского осетра, так же как и в случае разделения выборок осетра и стерляди, ведущее значение имеют признаки, характеризующие пропорции головы. Как видно из таблицы 4, для разделения выборок сибирского осетра из южной (Алдан, среднее течение

Лены) и северной частей ареала (низовья Оби, Енисея, Лены, Индигирки и Колымы) наибольшее значение имеет комплекс таких признаков, как длина рыла, расстояние от конца рыла до основания усиков, расстояние от конца рыла до хрящевого свода рта, ширина перерыва нижней губы и диаметр глаза.

Таблица 3. Элементы первых собственных векторов вариационно-ковариационных матриц, полученных при попарном исследовании выборок сибирского осетра (из Оби, Енисея, Лены, Алдана, Индигирки и Колымы) и стерляди (из Енисея).

При- знак	Р е к и						
	Обь	Енисей	Лена, дельта	Инди- гирка	Колыма	Алдан	Средняя Лена
1	2	3	4	5	6	7	8
С	0,04	0,01	-0,06	-0,02	0,02	-0,08	-0,06
R	0,10	0,01	-0,16	-0,07	-0,02	-0,15	-0,18
SR	-0,08	-0,11	-0,10	-0,12	-0,08	-0,11	-0,08
SRc	-0,09	-0,12	-0,09	-0,11	-0,08	-0,11	-0,07
rc	0,25	0,15	-0,08	0,02	0,09	-0,05	-0,12
rr	0,17	0,08	-0,11	-0,03	0,04	-0,08	-0,13
rl	0,02	-0,02	-0,15	-0,10	-0,05	-0,13	-0,13
so	-0,14	-0,15	-0,19	-0,18	-0,16	-0,23	-0,13
il	-0,92	-0,94	-0,88	-0,94	-0,97	-0,83	-0,84
lc	-0,06	-0,09	-0,15	-0,11	-0,05	-0,24	-0,20
o	0,04	-0,05	-0,17	-0,10	-0,01	-0,25	-0,26
op	-0,01	0,01	0,06	0,05	0,04	0,00	0,10
io	-0,05	-0,08	-0,04	-0,05	-0,03	-0,05	-0,03
hC	-0,08	0,02	0,01	-0,03	-0,04	0,04	0,08
hCo	-0,04	-0,02	-0,02	-0,02	-0,01	-0,06	0,03
H	-0,02	0,05	0,09	0,07	0,03	0,13	0,11
h	0,00	0,02	0,09	0,07	0,05	0,10	0,12
AD	0,00	0,01	0,02	0,02	0,01	0,04	0,04
AV	0,00	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,03
AA	0,00	0,02	0,02	0,02	0,01	0,03	0,04
LD	-0,03	0,00	-0,01	0,00	-0,03	0,02	-0,01
HD	-0,01	-0,05	-0,04	-0,03	0,00	0,05	-0,01
LA	-0,01	0,00	0,02	0,03	0,02	0,03	0,04
HA	0,04	-0,02	0,03	0,02	0,04	0,07	0,05
IP	0,03	-0,04	-0,06	-0,04	0,00	-0,07	-0,06
IV	-0,01	-0,07	-0,09	-0,08	-0,06	0,06	-0,06
P-V	-0,01	0,01	0,04	0,02	0,00	0,06	0,07
V-A	0,00	0,04	0,04	0,03	0,01	0,04	0,05

Таблица 4. Элементы первых собственных векторов вариационно-ковариационных матриц, полученных при попарном исследовании выборок сибирского осетра из южной (Алдан, среднее течение Лены) и северной частей ареала (низовья рек Обь, Енисей, Лена, Индигирка, Колыма).

Признак	Алдан				
	Обь	Енисей	Лена, дельта	Индигирка	Колыма
1	2	3	4	5	6
C	-0,16	-0,17	-0,14	-0,18	-0,18
R	-0,35	-0,35	-0,38	-0,36	-0,29
SR	0,02	0,01	0,02	-0,03	-0,03
SRc	0,04	0,04	0,01	-0,02	-0,03
rc	-0,54	-0,49	-0,57	-0,48	-0,38
rr	-0,39	-0,36	-0,39	-0,35	-0,29
rl	-0,16	-0,20	-0,15	-0,17	-0,16
so	0,05	-0,07	0,09	-0,02	-0,05
il	0,38	0,35	0,40	0,42	0,53
lc	-0,13	-0,22	-0,08	-0,20	-0,25
o	-0,35	-0,38	-0,25	-0,36	-0,40
op	0,06	0,03	0,13	0,02	-0,02
io	0,03	0,05	0,03	-0,01	-0,01
hC	0,16	0,05	0,13	0,15	0,13
hCo	0,03	-0,04	0,09	-0,01	-0,05
H	0,14	0,09	0,08	0,11	0,15
h	0,08	0,13	0,07	0,07	0,08
AD	0,04	0,04	0,03	0,04	0,04
AV	0,02	0,02	0,01	0,01	0,02
AA	0,04	0,03	0,03	0,03	0,04
ID	0,09	0,06	0,04	0,07	0,10
hD	0,04	0,14	-0,01	0,05	0,04
lA	0,07	0,07	0,06	0,05	0,03
hA	0,01	0,12	0,04	0,05	0,01
lP	-0,09	-0,05	-0,02	-0,10	-0,12
LV	0,07	0,19	0,06	0,14	0,16
P-V	0,10	0,10	0,11	0,12	0,11
V-A	0,07	0,04	0,11	0,12	0,08

Меньшее значение для разделения выборок из Алдана и низовьев Енисея, Индигирки и Колымы имеет длина усика. Для разделения выборок из южной части ареала – Алдана и средней Лены – наибольшее значение имеют ширина перерыва нижней губы и расстояние от конца рыла до основания усиков (табл. 4).

При разделении в пространстве главных компонент выборок сибирского осетра из северной части ареала – низовьев рек Обь, Енисей, Лена,

Продолжение таблицы 4.

Признак	Лена, среднее течение					
	Обь	Енисей	Лена, дельта	Индигоирка	Колыма	Алдан
1	2	3	4	5	6	7
гг	-0,34	0,30	0,27	0,31	0,25	0,18
gl	-0,14	0,17	0,11	0,15	0,14	0,07
so	0,06	0,00	-0,08	-0,01	0,00	-0,09
il	0,60	-0,67	-0,73	-0,62	-0,74	-0,83
lc	-0,11	0,15	0,11	0,16	0,17	0,01
o	0,30	0,29	0,22	0,30	0,31	0,14
op	0,09	-0,13	-0,11	-0,08	-0,07	-0,19
io	0,03	-0,05	-0,02	0,00	0,00	-0,03
hc	0,16	-0,08	-0,14	-0,15	-0,13	-0,10
hco	0,06	-0,04	-0,08	-0,03	-0,02	-0,13
H	0,13	-0,05	-0,07	-0,09	-0,11	0,01
h	0,09	-0,13	-0,07	-0,08	-0,09	-0,06
AD	0,03	-0,04	-0,04	-0,04	-0,04	-0,02
AV	0,03	-0,03	-0,03	-0,02	-0,03	-0,01
AA	0,03	-0,03	-0,03	-0,03	-0,04	-0,02
ID	0,04	-0,01	-0,02	-0,04	-0,05	0,01
hD	-0,01	-0,05	-0,01	0,00	0,02	0,06
IA	0,06	-0,07	-0,05	-0,05	-0,04	-0,07
hA	-0,01	-0,08	-0,04	-0,03	0,01	0,00
IP	-0,09	0,04	0,02	0,09	0,09	0,01
IV	-0,06	0,01	-0,50	-0,02	0,02	0,17
P-V	0,08	-0,08	-0,09	-0,11	-0,09	-0,04
V-A	0,05	-0,04	-0,08	-0,11	-0,07	-0,07

Индигоирка и Колыма – процент дисперсии, учитываемой первыми двумя компонентами варьирует от 50,56% в случае выборки из Оби и Енисея до 70,63% в выборках из дельты Лены и нижней Колымы (табл. 2).

Величины элементов первого собственного вектора вариационно-ковариационных матриц (табл. 5) свидетельствуют, что для разделения выборок сибирского осетра из северной части ареала в пространстве главных компонент, так же как и в случае разделения выборок из южной и северной частей ареала, наибольшее значение имеют: длина рыла, расстояние от конца рыла до основания усиков, расстояние от конца рыла до хрящевого свода рта, диаметр глаза. Однако, кроме этих признаков, в ряде случаев – при разделении выборок из низовьев Оби, дельты Лены и низовьев Индигоирки, а также дельты Лены и низовьев Енисея, Индигоирки, Колымы и выборки из низовьев Индигоирки и Колымы – существенное значение имеет такой признак как ширина перерыва нижней губы. Меньшее значение для разделения выборок осетра из северной части ареала имеет расстояние от основания усиков до хрящевого свода рта (табл. 5).

Таблица 5. Элементы первых собственных векторов вариационно-ковариационных матриц, полученных при попарном исследовании выборок сибирского осетра из низовьев рек.

При- знак	Обь				Енисей			Лена, дельта		Инди- гирка
	Енисей	Лена, дельта	Инди- гирка	Ко- лыма	Лена, дельта	Инди- гирка	Ко- лыма	Инди- гирка	Ко- лыма	Ко- лы- ма
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
C	-0,15	-0,14	-0,16	-0,16	-0,14	-0,17	-0,16	-0,16	-0,15	-0,18
R	-0,41	-0,36	-0,35	-0,38	-0,37	-0,42	-0,42	-0,37	-0,31	-0,38
SR	-0,03	0,02	0,02	-0,02	0,03	-0,06	-0,04	-0,02	-0,02	-0,08
SRc	0,05	0,04	0,04	0,00	0,06	-0,01	0,02	0,00	0,00	-0,05
Rc	0,60	-0,55	-0,54	-0,57	-0,53	-0,58	-0,59	-0,51	-0,43	-0,52
Rr	-0,42	-0,40	-0,39	-0,44	-0,40	-0,44	-0,44	-0,37	-0,33	-0,40
rl	-0,15	-0,17	-0,16	-0,22	-0,24	-0,23	-0,22	-0,19	-0,20	-0,22
so	0,11	0,09	0,05	0,03	0,00	-0,01	0,03	0,03	0,01	-0,01
il	0,06	0,42	0,38	0,19	0,43	0,12	0,06	0,48	0,61	0,28
lc	-0,10	-0,08	-0,13	-0,08	-0,11	-0,13	-0,10	-0,13	-0,15	-0,16
o	-0,32	-0,26	-0,35	-0,30	-0,27	-0,31	-0,31	-0,28	-0,29	-0,33
op	0,11	0,11	0,06	0,08	0,13	0,12	0,10	0,08	0,07	0,07
io	0,00	0,04	0,03	-0,01	0,06	0,02	0,01	0,01	0,01	-0,02
HC	0,13	0,15	0,16	0,08	0,04	0,04	0,04	0,13	0,12	0,09
HCo	0,03	0,08	0,03	0,02	0,02	0,00	0,00	0,03	0,01	-0,01
H	0,05	0,12	0,14	0,20	0,08	0,08	0,11	0,10	0,13	0,15
h	0,05	0,08	0,08	0,08	0,13	0,10	0,08	0,08	0,08	0,07
AD	0,03	0,03	0,04	0,04	0,02	0,03	0,03	0,02	0,02	0,03
AV	0,02	0,02	0,02	0,02	0,00	0,01	0,01	0,00	0,01	0,01
AA	0,03	0,03	0,04	0,04	0,02	0,03	0,03	0,03	0,03	0,04
ID	0,08	0,04	0,09	0,07	0,01	0,06	0,06	0,04	0,06	0,08
hD	-0,10	-0,04	0,04	-0,09	0,00	-0,03	-0,08	-0,04	-0,07	-0,08
lA	0,09	0,05	0,07	0,08	0,06	0,09	0,09	0,04	0,02	0,06
hA	-0,11	0,00	0,01	-0,07	0,06	0,02	-0,07	0,01	-0,03	-0,04
lP	-0,12	-0,07	-0,09	-0,12	-0,04	-0,09	-0,10	-0,08	-0,10	-0,13
lV	-0,09	-0,01	0,07	-0,06	-0,02	-0,02	-0,06	0,02	-0,02	-0,02
P-V	0,10	0,10	0,10	0,12	0,08	0,11	0,12	0,11	0,09	0,12
V-A	0,09	0,08	0,07	0,11	0,06	0,11	0,11	0,12	0,09	0,14

Для оценки степени сходства сибирского осетра из различных точек ареала по пластическим признакам был проведен кластерный анализ. В связи с тем, что размерный состав имеющихся в нашем распоряжении выборок не совпадает, были использованы особи длиной от 40 до 80 см, представленные во всех исследуемых выборках. Как можно видеть на дендрограммах, построенных методом ближайшей связи (single link) и

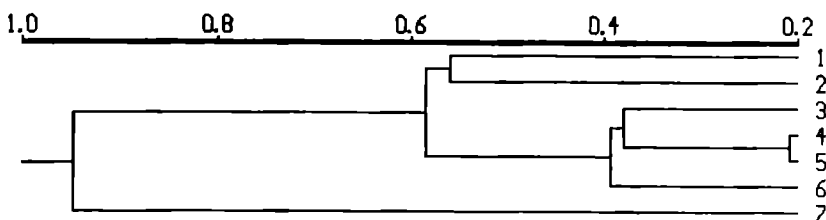


Рис. 23. Дендрограмма сходства выборок сибирского осетра (1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея) и стерляди из нижнего течения Енисея (7), построенная по пластическим признакам методом бляжайшей связи.

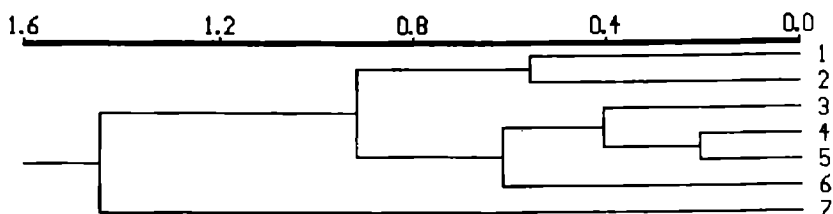


Рис. 24. Дендрограмма сходства выборок сибирского осетра (1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея) и стерляди из нижнего течения Енисея (7), построенная по пластическим признакам методом полной связи.

полной связи (complete link), выборки из низовьев рек Индигирка, Колыма, Лена и Енисей образуют один кластер, внутри которого степень сходства соответствует удаленности рек друг от друга (рис. 23, 24). Наибольшее сходство обнаруживают выборки из близко расположенных речных бассейнов Индигирки и Колымы (4, 5), на более низком уровне с ними объединяются выборки из дельты р. Лена (3) и из низовьев Енисея (6). Выборки осетра из южной части ареала – среднего течения Лены (1) и ее притока Алдана (2) – образуют отдельный кластер, который объединяется с выборками из северной части ареала – низовьев рек на относительно низком уровне.

Для сравнительной оценки уровня межпопуляционного сходства осетра при построении дендрограмм была использована также выборка стерляди (7).

Хорошее соответствие структуры дендрограмм, полученных разными методами, и согласованной дендрограммы, построенной на их основе (рис. 25), свидетельствует об устойчивости кластеров.

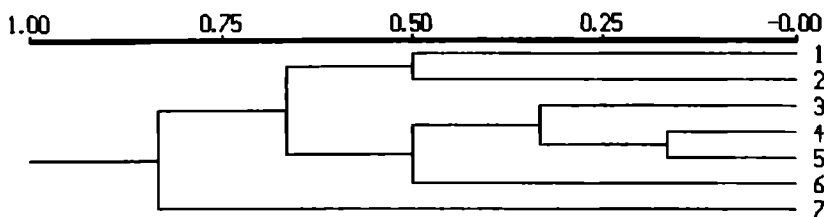


Рис. 25. Согласованная дендрограмма (consensus tree) сходства выборок сибирского осетра (1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея) и стерляди из нижнего течения Енисея (7) по пластическим признакам, построенная на основе дендрограмм, полученных методами ближайшей и полной связи (рис. 23, 24).

Результаты кластерного анализа выборок сибирского осетра с использованием пластических признаков в целом соответствуют результатам разделения по этим признакам в пространстве главных компонент, показавшим, что менее всего разделяются выборки из северной части ареала, хотя они и принадлежат к географически изолированным популяциям различных бассейнов. В то же время выборки из южной части ленского бассейна четко отделяются от выборок из северной части ареала; на дендрограммах те и другие образуют два отдельных кластера. Основной вывод из этих данных состоит в том, что в пределах одного речного бассейна (Лена) выделяются феноны, различия между которыми больше, чем между географически изолированными популяциями низовьев рек Енисей, Индигирка, Колыма. Уровень фенетического разнообразия популяций сибирского осетра в пределах ранее выделяемого подвида *A. baerii chatys*, населяющего бассейны рек Лена, Индигирка и Колыма, достаточно высок и превышает различия между этим подвидом и подвидом *A. baerii stenorthynchus* из реки Енисей. Эти данные подтверждают ранее сделанный вывод, основанный на результатах анализа признаков одномерными методами, о необоснованности выделения подвида *A. baerii chatys* в реках Якутии и необходимости включения популяций осетра из этих рек в подвид *A. baerii stenorthynchus* [Рубан, Панаютиди, 1994].

К сожалению, в нашем материале отсутствуют выборки осетра из бассейна оз. Байкал, таксономический статус которого, как уже говорилось выше, не ясен. В связи с этим нами для проведения кластерного анализа и оценки уровня различий по пластическим признакам использованы материалы А.Г.Егорова [1961]. По этим данным рассчитаны средние значения для особей байкальского осетра размером от 40 до 80 см (размерной группы, использованной нами для кластерного анализа

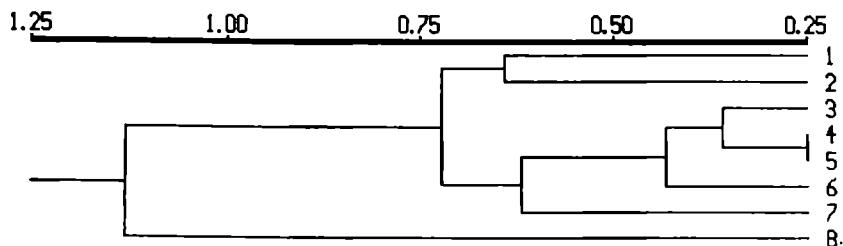


Рис. 26. Дендрограмма сходства выборок сибирского осетра (1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея; 7 – оз. Байкал (данные Егорова, 1961)) и стерляди из нижнего течения Енисея (8), построенная по пластическим признакам методом ближайшей связи.

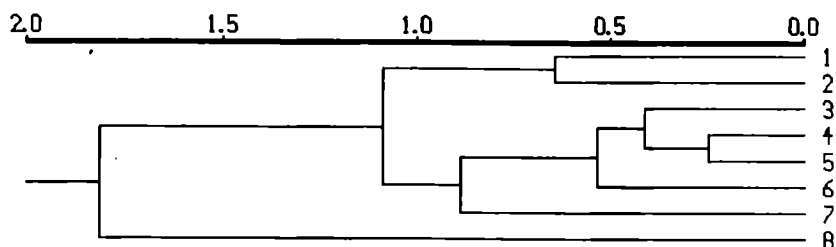


Рис. 27. Дендрограмма сходства выборок сибирского осетра (1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея; 7 – оз. Байкал (данные Егорова, 1961)) и стерляди из нижнего течения Енисея (8), построенная по пластическим признакам методом полной связи.

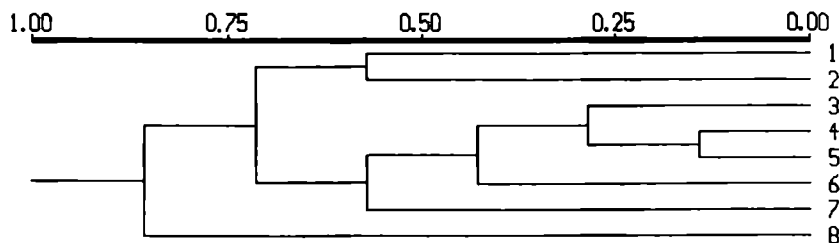


Рис. 28. Согласованная дендрограмма (consensus tree) сходства выборок сибирского осетра (1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея; 7 – оз. Байкал (данные Егорова, 1961)) и стерляди из нижнего течения Енисея (8) по пластическим признакам, построенная на основе дендрограмм, полученных методами ближайшей и полной связи (рис. 26, 27).

собственных выборок) 14 пластических признаков: длина головы, высота головы у затылка, наибольшая и наименьшая высота тела, антедорсальное, антевентральное, антеанальное, пектовентральное и вентроанальное расстояния, длина основания и высота спинного и анального плавников; длина грудного и брюшного плавников.

На рисунке 26 представлена дендрограмма сходства, построенная по 14 пластическим признакам с добавлением выборки осетра из оз. Байкал. Она имеет практически такую же структуру, как и дендрограмма на рисунке 23. Точно также выборки из Алдана и среднего течения р. Лены и выборки из низовьев Енисея, Лены, Индигирки и Колымы группируются в два кластера. К последнему присоединяется и выборка из оз. Байкал, причем уровень ее сходства с выборками из низовьев сибирских рек несколько выше, чем между выборками из среднего течения Лены и Алдана.

Как видно на рисунках 24 и 27, дендрограммы сходства выборок сибирского осетра, построенные методом полной связи имеют сходную структуру, уменьшение числа используемых признаков не оказало влияния на объединение выборок из южной части ленского бассейна (р. Алдан и средняя Лена) и выборок из низовьев сибирских рек в отдельные кластеры. Дендрограмма сходства, построенная методом полной связи (рис. 27), по своей структуре практически полностью повторяет дендрограмму, построенную методом ближайшей связи (рис. 26) и, хотя в первом случае, объединение выборок из низовьев сибирских рек и оз. Байкал происходит на более низком уровне, чем выборки из среднего течения Лены и Алдана, две последние выборки, так же как и на рис. 26, образуют отдельный кластер.

Согласованная дендрограмма (рис. 28), построенная на основе двух предыдущих (рис. 26 и 27), имеет одинаковую с ними структуру, что свидетельствует об устойчивости полученных кластеров.

Приведенные данные о распределении выборок сибирского осетра, принадлежащих к ранее выделяемым подвидам – номинативному *A. baerii baerii*, байкальскому *A. baerii baicalensis*, восточно-сибирскому *A. baerii stenorrhynchus* и якутскому *A. baerii chatys* в пространстве главных компонент, а также результаты кластерного анализа свидетельствуют о том, что уровень межпопуляционных различий в пределах одного ранее выделяемого подвида (*A. baerii chatys*) по пластическим признакам превышает различия между выборками, относимыми к разным подвидам. Таким образом, результаты исследования структуры фенетического разнообразия сибирского осетра по пластическим признакам не дают основания для выделения подвидов.

Анализ собственных материалов (табл. 6) и данных литературы [Исаченко, 1912; Никольский, 1939] показывает, что для сибирского осетра характерна высокая вариабельность меристических признаков, которые изменяются в широких пределах как внутри вида, так и в отдельных популяциях, причем их значения в популяциях, принадлежащих к различ-

ным ранее описанным подвидам в значительной степени или полностью перекрываются.

Таблица 6. Пределы варьирования меристических признаков сибирского осетра различных популяций (собственные данные).

При- знак	П о д в и д ы						
	A. baerii baerii	A. baerii ste- northynchus	A. baerii chatys				
	Обь, низовья	Енисей, низовья	Лена, дельта	Ал- дан	Средняя Лена	Инди- гир- ка, низовья	Колыма, низовья
D	37-49	33-58	35-53	35-51	34-53	35-54	32-51
A	22-28	20-32	21-33	18-28	15-28	20-31	21-37
Dr	12-16	11-19	12-18	11-17	11-16	12-20	12-19
Lr	37-49	35-60	37-56	37-58	39-53	38-53	35-56
Vr	8-11	8-14	8-13	8-13	8-12	8-14	8-15
sp.br.	24-37	25-44	28-48	29-46	27-42	22-48	27-44

Таблица 7. Средние значения меристических признаков сибирского осетра из различных участков бассейна Оби.

При- знак	Тазовская губа [Дря- гин, 1948 б]	Обь у Бело- горья [Дря- гин, 1948б]	Средняя Обь [Петкевич, 1953]	Верхняя Обь [Петкевич и др., 1950], n=48–50		Иртыш [Мень- шиков, 1947], n =60–100		Р
	1	2	3	4		5		
	М	М	М	М	м	М	м	
D	42,70	–	42,9	43,49	0,60	42,58	0,35	>0,05
A	24,70	–	23,80	23,44	0,21	24,63	0,31	<0,01
Dr	14,40	14,10	13,70	13,32	0,14	13,52	0,11	>0,05
Lr	44,10	44,10	43,40	43,64	0,34	41,42	0,38	<0,001
Vr	10,1	10,5	10,10	10,62	0,32	9,51	0,10	>0,05
sp.br	32,8	–	32,0	–	–	30,38	0,39	–

Как видно из таблицы 11, собранные нами выборки сибирского осетра из разных участков нижнего течения Колымы, расположенных на расстоянии около 700 км, практически не различаются по средним значениям меристических признаков, поэтому при дальнейшем сравнении колымского осетра с остальными популяциями нами использованы объединенные данные по этим двум выборкам.

Как видно из таблицы 10, меристические признаки сибирского осетра из бассейна Лены подвержены клинальной изменчивости. В выборках, взятых в северной части ареала (дельте реки) их значения больше (за исключением числа жаберных тычинок), чем в южной (Алдан и среднее течение Лены). В выборке из Алдана значения признаков также выше,

Таблица 8. Средние значения меристических признаков сибирского осетра из различных участков р. Енисея.

При- знак	1) Енисейский залив [Ни- кольский, 1939], n=43		2) дельта Ени- сея [Под-лес- ный, 1955], n=60		3) Енисей, Ярцево – Ворогово [Под- лесный, 1955], n=139		P		
	M	m	M	m	M	m	1–2	1–3	2–3
D	45,2	0,50	44,7	0,31	43,9	0,30	>0,05	>0,05	>0,05
A	24,7	0,40	24,8	0,22	23,2	0,30	>0,05	<0,01	<0,001
Dr	14,7	0,30	14,4	0,18	14,0	0,10	>0,05	<0,05	>0,05
Lr	46,6	0,60	47,2	0,57	48,6	0,30	>0,05	<0,01	<0,05
Vr	10,6	0,20	10,8	0,13	10,7	0,10	>0,05	>0,05	>0,05
sp.br.	33,60	0,40	36,3	0,44	36,02	0,23	<0,001	<0,01	>0,05

Таблица 9. Средние значения меристических признаков сибирского осетра из оз. Байкал [Егоров, 1961]

Признаки	M	m	N
D	44,07	0,28	136
A	25,51	0,19	136
Dr	15,07	0,08	285
Lr	50,06	0,19	474
Vr	12,01	0,06	425
sp.br.	35,04	0,32	154

чем в выборке из средней Лены, взятой южнее. Различия в средних достоверны для этих трех выборок по таким признакам как число лучей в спинном и анальном плавниках и число жучек в спинном ряду, достоверные различия по числу жучек в брюшном ряду наблюдаются между выборкой из среднего течения Лены и из дельты реки, а также из Алдана (табл. 12).

Средние значения меристических признаков осетра также существенно различаются в выборках как из разных бассейнов, так и в пределах одного речного бассейна [Никольский, 1939; Меньшиков, 1947; Дрягин, 1948 а; б; Петкевич и др., 1950; Петкевич, 1953; Подлесный, 1955; Егоров, 1961; Рубан, 1989а, б] (табл. 7, 8, 9, 10).

Ранее нами было показано [Рубан, Соколов, 1986; Рубан, 1989 а, б; Ruban, 1989; 1992], что климатная изменчивость сибирского осетра по меристическим признакам скоррелирована с температурным режимом в соответствующих участках ленского бассейна, и экспериментально показано, что его введение в тепловодную аквакультуру сопровождалось значительным уменьшением средних значений меристических признаков сибирского осетра по сравнению со значениями признаков, характерными для участка нижней Лены, откуда был взят исходный материал для тепловодного выращивания.

Таблица 10. Средние значения меристических признаков сибирского осетра различных популяций (наши данные).

При- знак	Обь, низовья		Енисей, низовья		Лена, дельта		Алдан	
	n=15		n=278		n=259		n=171	
	M	m	M	m	M	m	M	m
D	41,60	1,03	44,12	0,20	42,87	0,21	41,25	0,22
A	24,53	0,48	24,69	0,12	25,22	0,13	22,55	0,15
Dr	13,87	0,26	14,82	0,08	14,92	0,07	14,16	0,09
Lr	44,00	0,86	47,97	0,25	45,50	0,23	45,51	0,28
Vr	9,93	0,28	10,88	0,07	10,33	0,06	10,20	0,07
sp.br	30,73	0,96	35,47	0,22	36,69	0,21	37,11	0,25

Продолжение таблицы 10

Признак	Средняя Лена		Индиگیرка, низовья		Колыма, низовья	
	n=66		n=281		N=191	
	M	m	M	m	M	m
D	40,09	0,50	42,80	0,18	43,01	0,21
A	20,20	0,30	25,48	0,11	24,71	0,14
Dr	13,47	0,15	14,94	0,08	15,08	0,10
Lr	45,12	0,39	45,69	0,18	45,17	0,25
Vr	10,08	0,10	10,22	0,07	10,15	0,10
sp.br	35,23	0,38	34,62	0,21	35,52	0,23

Таблица 11. Средние значения меристических признаков из разных участков нижнего течения р. Колымы (1 – 900 км от устья; 2 – 235 км от устья).

Участок реки	1		2		P
N	94		97		
Признаки	M	m	M	m	
D	43,09	0,31	42,94	0,30	>0,05
A	24,73	0,22	24,69	0,18	>0,05
Dr	15,05	0,14	15,12	0,13	>0,05
Lr	45,10	0,38	45,24	0,31	>0,05
Vr	10,18	0,14	10,13	0,13	>0,05
sp.br.	35,78	0,33	35,26	0,32	>0,05

Эти данные могут быть полезны для объяснения механизма появления описанных клин. Изменения меристических признаков при тепловодном культивировании осетра могут быть объяснены как следствие модификационной изменчивости, т.е. изменения креода в пределах нормы реакции. В то же время появление в естественных условиях клин параллельных модификационным изменениям, полученным в экспери-

Таблица 12. Достоверность различий (Р) средних значений меристических признаков (табл. 11) сибирского осетра в различных выборках по критерию Стьюдента.

Река	Енисей	Лена, дельта	Алдан	Средняя Лена	Инди-гирка	Колыма	При-знак
Обь	<0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	D
	>0,05	>0,05	<0,001	<0,001	>0,05	>0,05	A
	<0,001	<0,001	>0,05	>0,05	<0,001	<0,001	Dr
	<0,001	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	Lr
	<0,001	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	Vr
	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	sp.br.
Енисей		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	D
		<0,01	<0,001	<0,001	<0,001	>0,05	A
		>0,05	<0,001	<0,001	>0,05	<0,05	Dr
		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	Lr
		<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	Vr
		<0,001	<0,001	>0,05	<0,01	>0,05	sp.br.
Лена, дельта			<0,001	<0,001	>0,05	>0,05	D
			<0,001	<0,001	>0,05	<0,01	A
			<0,001	<0,001	>0,05	>0,05	Dr
			>0,05	>0,05	>0,05	>0,05	Lr
			>0,05	<0,05	>0,05	>0,05	Vr
			>0,05	<0,001	<0,001	<0,001	sp.br.
Алдан				<0,05	<0,001	<0,001	D
				<0,001	<0,001	<0,001	A
				<0,001	<0,001	<0,001	Dr
				>0,05	>0,05	>0,05	Lr
				>0,05	>0,05	>0,05	Vr
				<0,001	<0,001	<0,001	sp.br.
Средняя Лена					<0,001	<0,001	D
					<0,001	<0,001	A
					<0,001	<0,001	Dr
					>0,05	>0,05	Lr
					>0,05	>0,05	Vr
					>0,05	>0,05	sp.br.
Инди-гирка						>0,05	D
						<0,001	A
						>0,05	Dr
						>0,05	Lr
						>0,05	Vr
						<0,01	sp.br.

ментальных условиях, может иметь два объяснения. Во-первых, нельзя исключить, что наблюдаемые клины являются следствием модификации-

онной изменчивости. Во-вторых, клины могут быть результатом эффекта Болдуина – закрепления исходно модификационного ответа с помощью стабилизирующего отбора [Шмальгаузен, 1968; Waddington 1957]. В этом случае клины являются проявлением пластичности – изменения креода, сопровождающегося изменением нормы реакции под влиянием стабилизирующего отбора [Ruban, 1992]. Однако, каковы бы ни были истинные механизмы появления описанных клин, при исследовании структуры вида и его фенетического разнообразия знание причин появления описанных клин не столь важно. Более существенным представляется то, что наблюдаемые морфологические различия выборок из разных участков ленского бассейна вкупе с данными о наличии нерестилищ в нижнем течении Лены (устье р. Натара, а возможно и ниже вплоть до верхнего участка проток дельты Лены [Пирожников, 1955] и среднем течении Лены [Кошелев и др., 1989] и Алдане [Соколов и др., 1986] и данных о различиях в сроках размножения на них, полученных при гистологическом исследовании гонад, дают основание говорить о существовании в пределах ленского бассейна локальных, морфологически различимых популяций осетра [Рубан 1989 а; Кошелев и др., 1989]. Этот вывод согласуется с мнением других авторов [Карантонис и др., 1956] о том, что в низовье Лены живет и размножается обособленное стадо осетра.

Клиальная изменчивость меристических признаков сибирского осетра в обском и енисейском бассейнах не столь хорошо выражена, как в ленском, вероятно, вследствие того, что приведенные в таблицах 7 и 8 данные собраны разными авторами. Однако и в этом случае прослеживается клиальная изменчивость некоторых меристических признаков, сходная с описанной нами выше для ленского бассейна. Так, в северной части обского бассейна выборки осетра характеризуются большими средними значениями числа жучек в спинном и боковом рядах и числа лучей в анальном плавнике. К сожалению, в данном случае не представляется возможным оценить достоверность различий средних, поскольку не все авторы приводят ошибки репрезентативности средних. В енисейском бассейне наблюдается сходная тенденция: выборки из дельты реки и Енисейского залива имеют большие средние значения числа жучек в спинном ряду и числа лучей в спинном и анальном плавниках. Однако достоверные различия в средних имеются лишь по числу лучей в анальном плавнике и числу жучек в боковом ряду при сравнении выборки, собранной на участке Енисея от Ярцево до Ворогово, с выборками из дельты реки и Енисейского залива. Первая выборка также имеет достоверно меньшее среднее число жучек в спинном ряду, по сравнению с выборкой из Енисейского залива. В отличие от осетра ленского и обского бассейнов, енисейский осетр из северной части ареала (Енисейский залив и дельта Енисея) характеризуется меньшим числом жучек в боковом ряду, по сравнению с осетром из южного участка ареала (отрезок Енисея между Ярцево и Ворогово) (табл. 8). На основании этих данных

также можно говорить о существовании в енисейском и обском бассейнах морфологически различных локальных популяций осетра. Приведенные данные о меристических признаках обского и енисейского осетра относятся к периоду до зарегулирования стока этих рек, когда нерестилища осетра в Оби располагались от устья Чулыма вверх по реке до слияния Бии и Катунь. С учетом нерестилищ в двух последних реках протяженность нерестового ареала оценивалась примерно в 1170 км [Дрягин, 1949; Вотинов, 1963]. В Енисее нерестилища осетра расположены на гораздо большем участке реки от 400 км [Дрягин, 1949] до 2012 км от устья реки (Енисейск), а возможно, и до с. Атаманово (2256 от устья) [Подлесный, 1955], т.е. на протяжении 1612–1856 км. Такая значительная протяженность нерестового ареала, особенно в Енисее, также свидетельствует в пользу предположения о существовании в этих реках отдельных локальных популяций осетра, как это было показано для Лены.

Как было показано выше (табл. 11), на 700 километровом участке нижнего течения Колымы клинальная изменчивость меристических признаков не наблюдается. Нерестилища осетра в этой реке расположены, по нашим наблюдениям, на протяжении 250 км от Среднеколымска (650 км от устья) до устья р. Ожогина (900 км от устья Колымы). В связи с этим мы предполагаем, что в Колыме существует единая популяция осетра. Вероятно, аналогичная ситуация наблюдается и в других реках (Яна, Индигирка), где осетр распространен не столь широко, как в больших речных системах (Обь, Енисей, Лена), и он населяет, в основном, лишь их нижнее течение.

Анализ меристических признаков показал (табл. 10, 11), что между популяциями сибирского осетра, населяющими разные бассейны, существуют различия в средних значениях признаков. Ниже будут рассмотрены лишь статистически достоверные различия. Выборка осетра из низовьев р. Оби характеризуется меньшим числом жучек в спинном ряду и жаберных тычинок по сравнению с выборками из низовьев Енисея, Лены, Индигирки и Колымы, и большим числом лучей в анальном плавнике по сравнению с выборками из Алдана и среднего течения Лены. В последних двух выборках число лучей в анальном плавнике меньше, чем у особей из Оби. Осетр из нижнего течения Енисея характеризуется наибольшим числом лучей в спинном плавнике, жучек в боковом и брюшном рядах, число лучей в анальном плавнике у этих рыб меньше, чем в выборках из дельты Лены и низовьев Индигирки и больше, чем у осетра из Алдана и средней Лены. Число жучек в спинном ряду у осетра из Енисея больше, чем у рыб из Алдана и среднего течения Лены, и меньше, чем у особей из низовьев Колымы. Число жаберных тычинок у енисейского осетра меньше, чем у нижнеленского и алданского, и больше, чем у индигирского. Средние значения числа лучей в спинном и анальном плавниках и жучек в спинном ряду у осетра из дельты Лены больше, чем у алданского и среднеленского. Число лучей в анальном плавнике у осетра из дельты Лены в среднем больше, чем у колымского.

Осетр из дельты Лены имеет большее среднее число жаберных тычинок, чем осетр из среднего течения Лены, а также из нижнего течения рек Индигирки и Колымы. Выборки осетра из среднего течения Лены и Алдана характеризуются меньшими средними значениями числа лучей в спинном и анальном плавниках и числа жучек в спинном ряду, чем осетр из низовьев Индигирки и Колымы. Число жаберных тычинок у алданского осетра в среднем больше, чем у среднеленского, индигирского и колымского. Среднее число лучей в спинном и анальном плавниках, а также число жучек в спинном ряду у алдаского осетра выше, чем у осетра из среднего течения Лены. Выборка из низовьев Индигирки имеет меньшее среднее значение числа жаберных тычинок и большее числа лучей в анальном плавнике.

Как было показано выше, средние значения меристических признаков сибирского осетра в исследованных нами выборках сильно варьируют (табл. 7–11). В отношении меристических признаков не существует ограничений для исследования одномерными методами, присущих пластическим признакам. В связи с этим возможно попарное сравнение по меристическим признакам выборок, принадлежащих к четырем ранее выделявшимся подвидам – *A. baerii baerii* из бассейна Оби, *A. baerii stenorthynchus* из бассейна Енисея, *A. baerii chatys* из водоемов Якутии и *A. baerii baicalensis* из бассейна оз. Байкал с использованием коэффициента различия (CD) Майра [1971]. В таблице 13 приведены значения CD при попарном сравнении наших выборок и выборок осетра из верхнего течения Оби [Петкевич и др., 1950] и оз. Байкал [Егоров, 1961] по меристическим признакам. Из приведенных данных видно, что между выборками, принадлежащим к четырем ранее описанным подвидам, даже в случаях значительных различий в средних значениях признаков подвидовой порог ($CD=1,28$) не достигается (табл. 13).

Для оценки степени сходства собранных нами выборок сибирского осетра из различных точек ареала по меристическим признакам был проведен кластерный анализ. Как можно видеть на дендрограмме, построенной методом ближайшей связи, выборки из низовьев рек Индигирки, Колымы, Лены и Енисея образуют один кластер, внутри которого степень сходства соответствует удаленности рек друг от друга (рис. 29). Наибольшее сходство обнаруживают выборки из близко расположенных речных бассейнов Индигирки и Колымы (4, 5), на более низком уровне сходства с ними объединяются выборки из дельты р. Лены (3) и из низовьев Енисея (6). Выборки осетра из южной части ареала – среднего течения Лены (1) и ее притока Алдана (2) объединяются с выборками из северной части ареала на еще более низком уровне сходства. Наименьшее сходство с остальными выборками осетра обнаруживает выборка осетра из низовьев Оби (7). Для сравнительной оценки уровня межпопуляционного сходства осетра при построении дендрограмм была использована также выборка стерляди (8).

Как видно на рис. 30, при построении дендрограммы сходства выбо-

Таблица 13. Значения коэффициента различия (CD) Э.Майра при парном сравнении выборок сибирского осетра по меристическим признакам.

Подвид	A. baerii baerii	A. baerii stenorhynchys	A. baerii chatys					A. baerii bai-calensis	
Водоем	Обь, верховья [Петкевич и др., 1950]	Енисей, низовья (наши данные)	Лена, дельта (наши данные)	Алдан (наши данные)	Средняя Лена (наши данные)	Инди-гирка, низовья (наши данные)	Колыма, низовья (наши данные)	Байкал [Егоров, 1961]	При-знаки
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Обь, низовья (наши данные)	0,23 0,33 0,26 0,07 0,51	0,35 0,04 0,42 0,54 0,45 0,66	0,18 0,17 0,48 0,22 0,19 0,86	0,05 0,53 0,13 0,22 0,14 0,93	0,19 1,02 0,18 0,18 0,08 0,67	0,18 0,26 0,47 0,28 0,13 0,54	0,21 0,05 0,53 0,18 0,09 0,71	0,35 0,24 0,51 0,83 0,92 0,57	Dr Lr Vr D A sp.br.
Обь, верховья (Петкевич и др., 1950)		0,08 0,36 0,62 0,67 0,19	0,08 0,50 0,68 0,31 0,22	0,31 0,26 0,36 0,31 0,34	0,41 0,83 0,06 0,27 0,48	0,10 0,63 0,66 0,39 0,27	0,07 0,38 0,71 0,27 0,28	0,08 0,56 0,70 1,00 0,90	Dr Lr Vr D A
Енисей, низовья (наши данные)			0,19 0,12 0,04 0,32 0,27 0,18	0,46 0,54 0,27 0,32 0,34 0,24	0,55 1,00 0,55 0,39 0,42 0,04	0,21 0,20 0,05 0,32 0,30 0,12	0,18 0,00 0,10 0,37 0,30 0,01	0,01 0,19 0,10 0,25 0,48 0,06	Dr Lr Vr D A sp.br.
Лена, дельта (наши данные)				0,26 0,66 0,32 0,00 0,07 0,06	0,38 1,10 0,61 0,06 0,14 0,23	0,01 0,07 0,01 0,03 0,05 0,30	0,02 0,12 0,07 0,05 0,08 0,18	0,18 0,07 0,06 0,59 0,76 0,23	Dr Lr Vr D A sp.br.
Алдан (наши данные)					0,17 0,54 0,29 0,06 0,07 0,29	0,27 0,79 0,32 0,03 0,01 0,36	0,30 0,56 0,37 0,05 0,02 0,24	0,46 0,71 0,36 0,58 0,84 0,28	Dr Lr Vr D A sp.br.
Средняя Лена						0,39 1,25 0,59 0,09 0,07 0,09	0,42 1,03 0,64 0,01 0,04 0,05	0,55 1,14 0,63 0,68 0,95 0,03	Dr Lr Vr D A sp.br.
Инди-гирка, низовья (наши данные)							0,04 0,21 0,05 0,08 0,03 0,13	0,20 0,01 0,05 0,62 0,75 0,06	Dr Lr Vr D A sp.br.

Продолжение таблицы 13.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Колыма, низовья (наши данные)								0,17	Dr
								0,19	Lr
								0,01	Vr
								0,65	D
								0,73	A
								0,07	sp.br.

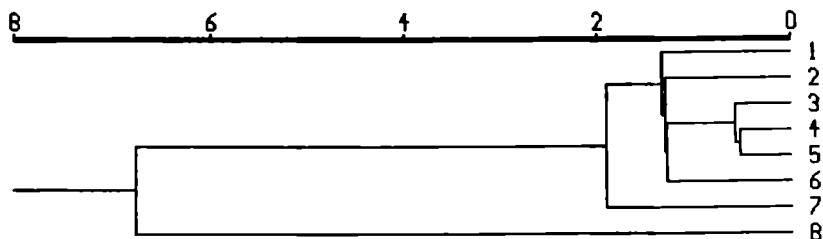


Рис. 29. Дендрограмма сходства выборок сибирского осетра (1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея, 7 – Обь) и стерляди из нижнего течения Енисея (8), построенная методом ближайшей связи по меристическим признакам.

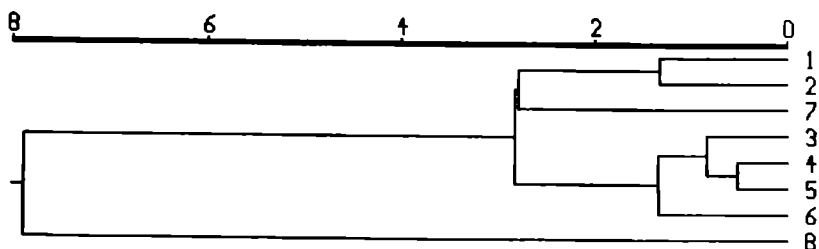


Рис. 30. Дендрограмма сходства выборок сибирского осетра (1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея, 7 – Обь) и стерляди из нижнего течения Енисея (8), построенная методом полной связи по меристическим признакам.

рок сибирского осетра методом полной связи их объединение в кластеры происходит сходным образом. В отличие от предыдущей дендрограммы в отдельный кластер объединяются выборки из южной части ленского бассейна и из низовьев Оби. Так же как и в случае применения метода ближайшей связи, выборки из северной части ареала (за исключением низовьев Оби) составляют единый кластер.

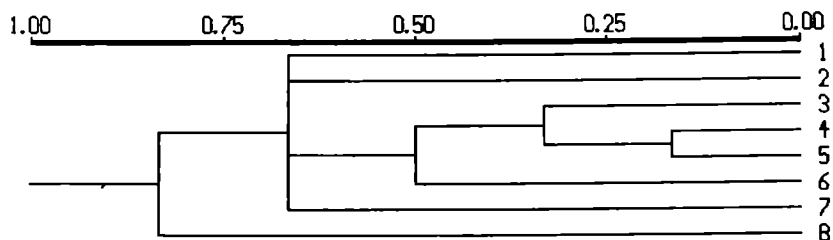


Рис. 31. Согласованная дендрограмма (consensus tree) сходства выборок сибирского осетра и стерляди по меристическим признакам, построенная на основе дендрограмм, полученных методами ближайшей связи и полной связи. Выборки сибирского осетра: 1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея; 7 – Обь, низовья; 8 – выборка стерляди из нижнего течения Енисея.

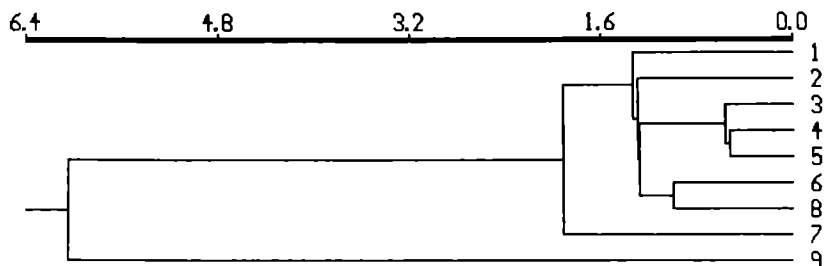


Рис. 32. Дендрограмма сходства выборок сибирского осетра (1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея; 7 – низовья Оби; 8 – оз. Байкал [Егоров, 1961]) и стерляди (9) из нижнего течения Енисея, построенная методом ближайшей связи по меристическим признакам.

Хорошее соответствие структуры дендрограмм, полученных разными методами (рис. 29, 30) и согласованной дендрограммы, построенной на их основе (рис. 31), свидетельствует об устойчивости кластеров.

В нашем материале отсутствовали выборки из оз. Байкал, а их добавление к нашим материалам [Егоров, 1961] существенно не изменило структуру дендрограмм. Как видно на рис. 32, на дендрограмме, построенной методом ближайшей связи, выборки из низовий рек Якутии объединяются в единый кластер на высоком уровне сходства, также на высоком уровне сходства объединяются выборки из бассейна Енисея – нижнего течения реки и оз. Байкал. Эти два кластера объединяются на более низком уровне сходства, а еще на более низком уровне к ним присоеди-

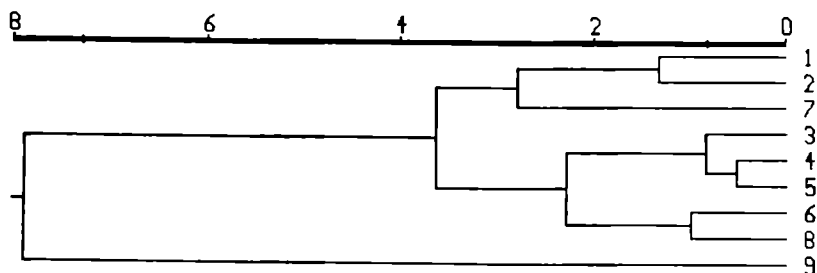


Рис. 33. Дендрограмма сходства выборок сибирского осетра (1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея; 7 – низовья Оби; 8 – оз. Байкал [Егоров, 1961]) и стерляди (9) из нижнего течения Енисея, построенная методом полной связи по меристическим признакам.

няются выборки из южной части ленского бассейна – р. Алдана и среднего течения Лены. На самом низком уровне сходства к этим выборкам присоединяется выборка осетра из нижней Оби. Таким образом, анализ этой дендрограммы показывает, что, с одной стороны, уровень сходства отдельных выборок, принадлежащих к разным ранее выделяемым подвидам *A. baerii stenorrhynchus*, *A. baerii baicalensis* и *A. baerii chatys*, довольно высок, с другой стороны, в пределах подвида *A. baerii chatys* есть популяции (населяющие южную часть подвидового ареала – р. Алдан и среднее течение Лены), уровень сходства которых по меристическим признакам с популяциями этого же подвида (низовья Лены, Индигирки и Колымы) ниже, чем между северными популяциями разных подвидов. Построенная по этим же данным методом полной связи дендрограмма (рис. 33), хотя и несколько отличается по своей структуре от предыдущей, но также демонстрирует объединение в пределах единых кластеров выборок, принадлежащих к разным подвидам – *A. baerii stenorrhynchus* из Енисея и *A. baerii baicalensis* из Байкала и на несколько более низком уровне сходства *A. baerii chatys* из рек Индигирки, Колымы и низовьев Лены. Выборки осетра последнего подвида из южной части ленского бассейна (р. Алдан и среднее течение Лены) объединяются с выборкой из нижней Оби (*A. baerii baerii*). Следует заметить, что в этом случае уровень сходства между выборками из Алдана и средней Лены несколько ниже, чем между подвидами *A. baerii stenorrhynchus*, *A. baerii baicalensis*.

Согласованная дендрограмма (рис. 34), построенная на основании двух предыдущих, имеет сходную с ними структуру и свидетельствует о высоком их сходстве.

Подводя итоги кластерного анализа выборок сибирского осетра по меристическим и пластическим признакам можно сказать, что и в том и в другом случае получены практически одинаковые результаты. Уровень сходства между выборками из северных частей ареалов подвидов

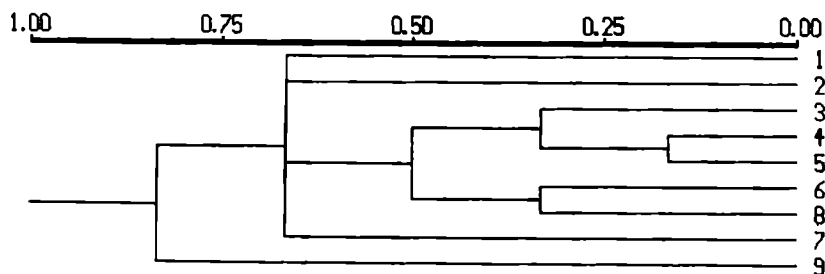


Рис. 34. Согласованная дендрограмма сходства выборок сибирского осетра (1 – среднее течение Лены; 2 – р. Алдан; 3 – дельта Лены; 4 – низовья Индигирки; 5 – низовья Колымы; 6 – нижнее течение Енисея; 7 – низовья Оби; 8 – оз. Байкал [Егоров, 1961]) и стерляди (9) из нижнего течения Енисея, построенная по меристическим признакам на основе дендрограмм, полученных методами ближайшей и полной связи.

A. baerii baerii, *A. baerii stenorrhynchus* и *A. baerii chatys*, а также *A. baerii baicalensis* относительно высок. В то же время, сходство выборок осетра, относимого ранее к подвиду *A. baerii chatys*, из северной (низовьев Лены, Индигирки и Колымы) и южной (Алдана и среднего течения Лены) частей подвидового ареала ниже, чем между выборками осетра из северной части ареала разных подвидов.

Глава 4

Экологические формы сибирского осетра

Известно, что сибирский осетр кроме речной формы имеет и озерно-речные (оз. Байкал, оз. Зайсан до зарегулирования Иртыша). Кроме того, в литературе в течение длительного времени обсуждался вопрос о существовании жилой, а также проходной или полупроходной формы осетра. Если в существовании первой формы ни у кого из исследователей сомнений не возникает, то в отношении второй формы дело обстоит значительно сложнее. В относительно небольших речных бассейнах рек Яны, Индигирки, Колымы обитают типично речные популяции осетра [Соколов, Кашин, 1965], в дельтах этих рек, по нашим наблюдениям, численность осетра весьма низка, в основном он обитает выше по течению, эти наблюдения совпадают с данными других авторов [Кириллов, 1972; Рыбников, 1961]. В отношении осетра р. Лены существуют противоречивые сведения. С одной стороны, ряд авторов относит его к типично речным формам [Пирожников, 1955; Соколов, 1966 б; 1981; Соколов, Кашин, 1965], указывается, что осетр не совершает длительных перемещений и держится более или менее оседло [Соколов, 1981]. Протяженность этих перемещений измеряется по результатам мечения десятками, иногда сотнями километров [Дормидонтов, Софронов, 1976]. По мнению П.Л.Пирожникова [1955], эта популяция, за исключением небольшого количества особей, всю жизнь проводит в реке. Созревание gonad ленского осетра происходит на местах его более или менее постоянного обитания, в частности зимовки. Есть сведения, что кроме хорошо известного нерестилища осетра в низовьях Лены вблизи устья р. Натары, есть нерестилища расположенные значительно ниже по течению Лены – на плесе от с. Чекуровка до о. Столб и в верхнем течении проток Трофимовская и Быковская дельты Лены [Пирожников, 1955; Дормидонтов, 1963]. П.Л.Пирожников считал, что летне-осенняя миграция осетра вверх по течению реки, наблюдающаяся в нижнем течении Лены, отличается от аналогичной миграции проходных и полупроходных рыб тем, что в первом случае мигрируют все особи, а во втором только нерестовое стадо. Следует отметить, что между нерестовым и нагульным ареалами нижнеленской популяции нет разрывов, во время нагула осетр использует также и площади нерестового ареала, хотя и в меньшей степени, чем протоки дельты реки. Другие авторы [Sokolov, Vasil'ev, 1989] считают, что в Лене есть полупроходная форма осетра, нагуливающаяся в эстуарии и дельте и мигрирующая вверх по реке на 1650 км. Для обозначения этой формы П.А.Дрягин [1949] использовал нейтральный термин "мигрирующая форма" и отмечал, что имеет место налегание ареа-

лов жилой и мигрирующей форм на участке Лены, вероятно, от г. Якутска до устья Вилюя, с выступанием выше Якутска жилой (немигрирующей) формы, однако автором эти сведения не подкреплены какими-либо фактическими материалами. Употребление термина "мигрирующая форма" в данном случае следует признать неудачным, в связи с тем, что он может быть применен практически к любой популяции рыб, поскольку места нереста, нагула и зимовки чаще всего полностью или частично не совпадают и рыбы вынуждены совершать закономерные перемещения, т.е. миграции.

В бассейне Енисея, по П.А.Дрягину [1949], так же как и в других крупных речных системах (Обь, Иртыш, Лена), существуют жилая и мигрирующая формы осетра. Первая форма — это речной осетр, не совершающий миграций в губы и дельты и постоянно обитающий в средних и верхних участках рек, а молодь второй формы скатывается для нагула и зимовки в губы и дельты и по достижении половой зрелости входит для нереста в реки. При этом автор особо обращает внимание на то, что, во-первых, мигрирующая форма на протяжении всей своей жизни связана с пресными водами и лишь как исключение единичные особи встречаются в слабо соленых водах (до 5–10 промилле) и, во-вторых, миграции этой формы не столь отчетливы как у проходных рыб с характерным скатом всей молоди в приблизительно одинаковом возрасте и с выраженным нерестовым ходом производителей. П.А.Дрягин считал эти миграции еще не окончательно сложившимися.

Форму енисейского осетра, названную П.А.Дрягиным "мигрирующей", другие авторы относили к полупроходной [Соколов, Кашин, 1965]. Не признавая в принципе понятия полупроходных форм, А.В.Подлесный [1954; 1955; 1958; 1963; 1968] считал, что в Енисее существует проходная форма осетра. На это мнение впоследствии ссылались другие авторы [Баранникова, 1975; Егоров, 1988; Михалев, 1967; 1969; Михалев и др., 1975]. Если принять точку зрения А.В.Подлесного о существовании в Енисее, кроме жилой формы осетра, также и проходной его формы, то в этом случае остается много неясного. Во-первых, как было показано выше, осетр не выходит в зоны с морской соленостью и поэтому можно говорить, в лучшем случае, лишь о полупроходной форме. Здесь же, кстати, следует отметить, что не относимая автором к проходным видам енисейская стерлядь также выходит в южную часть Енисейского залива [Берг, 1949]. Во-вторых, указываются ареалы жилой и "проходной" форм, совпадающие на значительном протяжении реки (по разным сведениям, примерно на протяжении 1000–1400 км [Подлесный, 1955], что при утверждении о морфологической неразличимости этих форм [Подлесный, 1955; 1958; Михалев, 1967] достаточно абсурдно. В-третьих, сведения о нерестовом ареале осетра приводятся без указаний о местах нереста отдельных форм [Подлесный, 1955].

Приведенные факты свидетельствуют о том, что в данном случае не имеет смысла говорить о достаточно протяженных миграциях так назы-

ваемой "проходной" формы и совпадении ее ареала с ареалом жилой формы. По объединенным данным разных исследователей, нерестилища осетра в р. Енисей расположены на очень большом участке реки протяженностью 1612–1856 км (см. выше), что вместе с приведенными выше данными о клинальной изменчивости некоторых его меристических признаков, свидетельствует в пользу предположения о существовании отдельных локальных популяций осетра, как это было показано для осетра р. Лены. Вероятно, и в низовьях Енисея существует отдельная популяция осетра, нагуливающаяся в Енисейской губе и Енисейском заливе, а также низовьях реки и осваивающая нижний участок нерестового ареала.

Отнесение той или иной формы к проходным, полупроходным или жилым рыбам зависит от принятой классификации. А.В.Подлесный [1968], считая необходимым условием отнесения к проходным рыбам наличие у них механизма осморегуляции, позволяющего переносить переход из пресной воды в соленую, выделял две группы проходных рыб в Енисее. К первой он относил омуля, ряпушку, муксуна и корюшку, нагуливающих в Енисейском заливе и Енисейской губе, имеющих четко выраженную нерестовую миграцию и не имеющих жилых речных форм. Ко второй группе видов, имеющих жилые и проходные формы, он относил осетра, нельму и сига, нерестовая миграция проходной формы которых не столь четко выражена, как у первой группы. Скат молоди второй группы видов растягивается на несколько лет, а отдельные особи "проходного" осетра задерживаются в реке до возраста 20 лет [Подлесный, 1954], т.е. фактически до возраста полового созревания, тем самым ничем не отличаясь от особей жилой формы.

Наиболее четко миграции сибирского осетра выражены в Обь-Иртышском бассейне, где кроме оседлых или жилых популяций существует так называемая проходная форма осетра [Вотинов, 1963; Вотинов и др., 1975; Дрягин, 1949 и др.]. Эта форма другими авторами относится к полупроходным [Петкевич, Иоганзен, 1958]. Ее существование обусловлено уникальными особенностями этого бассейна – ежегодными зимними заморами, в результате которых вся рыба из нижнего и среднего течения реки в начале зимы скатывается в Обскую губу и весной после распаления льда поднимается в реку для нагула и размножения. Причем для сибирского осетра, в отличие от проходных видов осетровых, нагуливающих в соленой морской воде и поднимающихся в реки только для размножения, миграция из губы в реку является кормовой миграцией – мигрируют не только производители но и все остальные возрастные и размерные группы, и только для рыб, готовящихся к нересту, эта миграция позднее перерастает в нерестовую [Вотинов, 1963]. Нерестовая миграция производителей "проходного" осетра продолжается около года. Поднявшись по Оби и Иртышу выше заморной зоны, они останавливаются на зимовку [Вотинов, 1963]. Протяженность их миграции до зарегулирования реки была весьма велика – они поднимались по Оби на

3000 км до слияния рек Бия и Катунь, образующих ее, а по Иртышу до устья р. Бухтарма [Sokolov, Vasil'ev, 1989]. Ныне нерестовая миграция этой формы ограничена плотинами Новосибирской ГЭС на Оби и Шульбинской ГЭС на Иртыше [Вотинов, 1963; Вотинов и др., 1975; Рыбы Казахстана, 1986]. Наряду с "проходной" формой осетра в обском бассейне существует и жилая форма осетра, ареал которой предположительно налегал на ареал первой формы на всем протяжении Оби и Иртыша выше устья Иртыша [Дрягин, 1949]. В бассейне Иртыша выше оз. Зайсан предполагалось существование лишь жилой зайсано-черноиртышской популяции [Боган, 1938; Дрягин, 1948 а, б; 1949], однако четких границ между "проходной" и жилой формами установлено не было [Рыбы Казахстана, 1986]. После перекрытия Иртыша плотинами ГЭС зайсано-черноиртышское стадо оказалось изолированным и в каждом из образовавшихся водохранилищ существует свое изолированное жилое стадо – бухтарминское, усть-каменогорское [Рыбы Казахстана, 1986]. Вероятно, такое же стадо может существовать и на участке между Шульбинской и Усть-Каменогорской ГЭС.

Отнесение форм сибирского осетра, населяющих нижнее течение крупных сибирских рек (Оби, Енисея, Лены) и нагуливающих в сильно опресненных заливах, губах и дельтах этих рек, к той или иной форме – проходной, полупроходной или непроходной пресноводной зависит от принятой схемы классификации. Проиллюстрируем это рядом примеров. В соответствии с определением К.Ф.Кесслера [1877, стр. 313] сибирский осетр является полупроходной рыбой "...которые частью находятся на постоянном пребывании в реках и пресноводных озерах, частью имеют жительство в солоноватых озерах или в устьях рек, но в последнем случае во время нереста вдаются в самые реки, хотя и не предпринимают по ним таких дальних странствований, как рыбы проходные". Обский осетр по Б.Г.Иоганзену [1947], относится к проходным рыбам (живут в Обской губе и прилегающей части Карского моря, откуда для размножения идут в речную систему), осетр, ранее населявший оз. Зайсан – к общепресноводным (постоянно живут в пресных водах – реках и озерах). Сибирский осетр из низовьев рек Лены, Енисея, Оби, по В.И.Владимирову [1957], должен быть отнесен к полупроходным пресноводным коренноводным формам. По Е.В.Бурмакину и П.В.Тюрину [1959], эти популяции сибирского осетра, так же как и стерлядь, населяющая низовья и дельты рек, относятся к проходным солоноватоводным рыбам, другие популяции сибирского осетра и стерляди относятся к непроходным речным рыбам, байкальский же осетр должен быть отнесен к пресноводным проходным рыбам. Следуя классификации В.И.Мейснера [1933], принятой также П.Ю.Шмидтом [1936], популяции сибирского осетра, населяющие низовья рек и выходящие для нагула в опресненные заливы, являются полупроходными, приустьевыми, генеративно реофильными, а жилые популяции, обитающие в реках – относятся к пресноводным рыбам текущих вод, генеративно реофильным.

Байкальский осетр должен быть отнесен к пресноводным рыбам стоячих вод, генеративно реофильным. Термин "генеративно реофильный" в данном случае означает приуроченность периода размножения к текущим водам рек. Енисейский осетр, по мнению А.В. Подлесного [1954; 1955; 1958; 1963; 1968] является проходной рыбой. Такое разнообразие оценок является отражением развития представлений о классификации миграций и миграционных циклов, попыткой систематизировать все многообразие форм рыб по их миграционным циклам. В то же время приведенные примеры свидетельствуют не только о сложности проблемы, но и о нечеткости критериев разделения отдельных биологических групп, в результате чего одна и та же популяция, например, байкальский осетр, может быть отнесена как к пресноводным рыбам стоячих вод, так и к пресноводным проходным. Вероятно, следует согласиться с мнением Д.А.Шубникова [1976], признающего вслед за А.В. Подлесным [1968], что единственно надежным признаком, характеризующим проходных рыб, является наличие осморегуляторного аппарата, позволяющего рыбам менять пресноводную среду на морскую и наоборот. Поэтому нельзя считать проходными пресноводных рыб, совершающих миграции из озер в реки, в частности байкальского осетра, даже если они совершают значительные по протяженности миграции. Точно также отнесение сибирского осетра, населяющего низовья крупных рек и нагуливающегося в сильно опресненных заливах, к проходным рыбам не выглядит достаточно обоснованным, поскольку, как было сказано выше, он не выходит за пределы сильно опресненных участков. Об этом свидетельствуют и экспериментальные данные о том, что сибирский осетр при переводе в гипертоническую среду не может изменить тип осморегуляции на гипотонический и его способность выдерживать соленую воду соответствует другим пресноводным рыбам [Краюшкина, Моисеенко, 1977].

Заключение

Исследование географической изменчивости морфологических признаков сибирского осетра, населяющего чрезвычайно широкий ареал, характеризующийся большим разнообразием условий обитания, показало высокую вариабельность этих признаков. Результаты анализа пластических признаков осетра из различных водоемов свидетельствуют, что структура его фенетического разнообразия весьма сложна. Ее особенностью является относительно высокий уровень сходства осетра, населяющего низовья разных речных бассейнов. Вследствие этого не происходит разделение в пространстве главных компонент выборок из популяций, ранее относимых к подвидам *A. baerii baerii*, *A. baerii stenorthynchus*, и *A. baerii chatys*, собранных в северных частях подвидо-

вых ареалов – низовьях рек Оби, Енисея, Лены, Индигирки и Колымы. В пределах ленского бассейна по пластическим признакам выделяются феноны, уровень различий между которыми выше, чем между географически изолированными популяциями ранее выделяемых подвидов. Выборки осетра, относимого ранее к подвиду *A. baerii chatys*, из южной части подвидового ареала (из Алдана и среднего течения Лены) и северной – низовьев рек Лены, Индигирки и Колымы в пространстве главных компонент разделяются более четко, чем выборки осетра из северных частей ареалов других подвидов *A. baerii baerii* (низовья Оби), *A. baerii stenorthynchus* (низовья Енисея) и *A. baerii chatys* (нижнее течение Лены, Индигирки и Колымы).

Кластерный анализ выборок сибирского осетра как по меристическим, так и пластическим признакам дал практически одинаковые результаты. Так же как при анализе распределения выборок осетра в пространстве главных компонент по пластическим признакам, уровень сходства между выборками из северной части ареала *A. baerii chatys* из низовьев Лены, Индигирки и Колымы и выборками осетра этого подвида из южной части ленского бассейна (р. Алдана и среднего течения Лены) ниже, чем между выборками осетра из северной части ареала подвидов *A. baerii baerii*, *A. baerii stenorthynchus*, а также байкальского осетра – *A. baerii baicalensis*. Эти результаты вкупе с результатами попарного сравнения выборок по меристическим признакам с использованием CD Майра свидетельствуют о необоснованности выделения подвидов сибирского осетра.

Таким образом результаты анализа фенетического разнообразия популяций сибирского осетра по пластическим и меристическим признакам свидетельствуют о том, что этот вид является монотипическим.

В пределах бассейна реки Лены у сибирского осетра выявлена клинальная изменчивость меристических и ряда пластических признаков. Направление их изменения от северной части бассейна к южной совпадает с изменениями, происходящими при культивировании осетра, взятого из северной части ленского бассейна, в тепловодных хозяйствах. Это свидетельствует о температурной обусловленности наблюдаемых клин и, кроме того, учитывая полученные данные о сроках и местах размножения осетра в различных участках ленского бассейна, дают возможность говорить о существовании в нем локальных морфологически различных популяций осетра. Аналогичные клины по меристическим признакам существуют и в других крупных речных бассейнах (Енисей и Обь).

Таким образом, с одной стороны, монотипический вид сибирский осетр образует популяции, населяющие отдельные реки и речные системы: Обь, Енисей, Хатангу, Пясино, Анабар, Оленек, Лену, Яну, Индигирку, Колыму, являющиеся, по П.А.Дрягину [1949], изолятами. С другой стороны, придерживаясь представления о популяциях различного ранга [Мина, 1986], можно говорить о существовании в крупных речных

бассейнах, таких как обской, енисейский и ленский, непрерывного ряда популяций или популяционного континуума. Именно в популяционных континуумах, как правило, наблюдается клинальная изменчивость [Майр, 1971].

Анализ сведений о различных экологических формах сибирского осетра: речных, озерно-речных, оседлых и совершающих протяженные миграции, местах и сроках его размножения, устойчивости к солёности, данных о клинальной изменчивости морфологических признаков позволяет считать, в противоположность мнению ряда авторов [Подлесный, 1954; 1955; 1958; 1963; 1968; Соколов, Кашин, 1965; Михалев, 1967; 1969; Михалев и др., 1975; Баранникова, 1975; Егоров, 1988; Sokolov, Vasil'ev, 1989], что сибирский осетр не может быть отнесен к проходным или полупроходным видам. Весь жизненный цикл осетра привязан к пресным водам, его популяции, населяющие низовья рек, не выходят за пределы пресных или слабо солёных вод. Таким образом, миграции сибирского осетра, в том числе байкальского и обского, совершаемые на большое расстояние, могут быть отнесены к потамодромным.

Принципиальные отличия ежегодных миграций обского осетра, совершаемых осенью и в начале зимы из реки в Обскую губу, а весной – вверх по реке, от миграций проходных видов осетровых, нагуливающих в солёной морской воде и поднимающихся в реки только для размножения, состоят в следующем. Во-первых, эти миграции обского осетра, как и других пресноводных видов, в частности стерляди, язя и др. из средней и нижней Оби вызваны ежегодными зимними заморами, вынуждающими рыб скатываться в Обскую губу или подниматься выше заморной зоны. Во-вторых, сибирский осетр в Обской губе не выходит за пределы пресных или слабо солёных вод. В-третьих, в отличие от проходных осетровых, у которых миграции в реку совершают лишь производители, готовящиеся к нересту, у обского осетра эта миграция для большинства особей является нагульной – мигрируют не только производители, но и все остальные возрастные группы, и только для рыб, готовящихся к нересту, эта миграция позднее перерастает в нерестовую [Вотинов, 1963].

Таким образом сибирский осетр является монотипическим видом, представленным изолированными популяциями, населяющими отдельные речные системы (Оби, Енисея, Хатанги, Пясины, Анабара, Оленека, Лены, Яны, Индигирки, Колымы). В наиболее крупных речных бассейнах (Лена, Енисей и Обь) этот вид образует непрерывные ряды популяций (популяционные континуумы). В пределах ареала сибирский осетр имеет речные и озерно-речные формы, которые могут быть как оседлыми, так и совершающими протяженные потамодромные миграции. Структура фенетического разнообразия сибирского осетра определяется параллельной широтной клинальной изменчивостью ряда пластических и меристических признаков этого вида в крупных речных бассейнах Лены, Енисея и Оби.

Объяснение того факта, что на территории Сибири существует монотипический пресноводный представитель осетровых – сибирский осетр, населяющий практически все крупные сибирские реки, следует искать в филогении осетровых.

Палеонтологическая история осетрообразных до настоящего времени остается еще недостаточно изученной. В отношении времени и места их происхождения нет единого мнения. Одни авторы [Миллер, 1969] считают, что роды *Polyodon*, *Scaphirhynchus* и *Acipenser* возникли на территории современной Северной Америки, соответствующей в наше время бассейну р. Миссисипи. Другие авторы [Яковлев, 1977] считают, что пресноводные *Chondrosteidae*, распространенные с начала юры на всей территории Палеарктики и сохранившие небольшие размеры и более архаичное строение, постепенно эволюционировали в направлении современных *Acipenseriformes*.

Согласно последним данным, осетрообразные (*Acipenseriformes*) возникли в юрское время в бассейне моря Тетис на территории современной центральной Азии [Birstein, De Salle, 1998]. Возникновение осетровых в результате дивергенции *Acipenseridae* и *Polyodontidae* от вымершего предка (*Peipiaosteidae*), известного из позднеюрских отложений [Jin, 1995; Jin et al., 1995; Grande, Bemis, 1996], также относится к юрскому периоду и датируется 200–135 млн. лет назад [Birstein, De Salle, 1998].

Наиболее древние находки представителей рода *Acipenser* известны из верхнемеловых отложений (95–65 млн. лет назад) [Несов, Казнышкин, 1983].

В настоящее время не существует общепринятых представлений о филогенетических связях внутри семейства *Acipenseridae* [Berg, 1904, Берг, 1905; Findeis, 1993, 1997; Mayden, Kuhajda, 1996]. Также остаются до конца не выясненными филогенетические связи и внутри рода *Acipenser*, хотя в течение длительного времени и предпринимались попытки сгруппировать виды (см. обзорные работы [Dumeril, 1870; Bemis et al., 1997]). Такого рода попытки на основе биогеографических данных [Artyukhin, 1995] и молекулярно-генетических исследованиях [Birstein et al., 1997; Birstein, De Salle, 1998] предпринимались и в последние годы.

Результаты молекулярно-генетических исследований [Birstein, De Salle, 1998] показали, что наиболее близкими к сибирскому осетру *Acipenser baerii* являются персидский осетр *A. persicus* и адриатический осетр *A. naccarii*. Несколько меньшее генетическое сходство обнаружено между сибирским и русским (*A. gueldenstaedtii*) осетрами. Между последними двумя видами отмечалось и морфологическое сходство [Sokolov, Vasil'ev, 1989].

По мнению В.Я.Бирштейна [Birstein, De Salle, 1998] предок сибирского осетра проник в сибирские реки из Понто-Каспийского бассейна в середине плейстоцена через систему подпорных приледниковых озер, существовавших во время максимального оледенения [Берг, 1928]. Вос-

точные и юго-восточные границы современного распространения сибирского осетра обусловлены границами последнего оледенения 18000–20000 лет назад [Величко и др., 1994] и с позднего плиоцена (7000 лет назад) до настоящего времени не изменялись [Цепкин, 1995].

Таким образом, можно полагать, что монотипичность сибирского осетра связана с тем, что этот вид является наиболее молодым в филогенетическом отношении представителем осетровых, а его пресноводный образ жизни есть результат формирования вида в условиях изоляции от морских бассейнов в ледниковое время.

Часть II

Экологические особенности сибирского осетра

Глава 5

Ареал сибирского осетра и его изменение под влиянием антропогенного воздействия

Ареал сибирского осетра чрезвычайно широк, в меридианальном направлении он простирается от 73–74° с.ш. (р. Лена, Обская губа) до 48–49° с.ш. в реках Черный Иртыш, Селенга [Дрягин, 1948 а; Вотинов и др., 1975], а по долготе на 97° [Дрягин, 1948 а]. На рисунке 35 показан ареал сибирского осетра и его изменения за последние 150 лет.

В **Обь-Иртышском** бассейне сибирский осетр распространен очень широко, северная граница его ареала здесь находится в Обской губе у мыса Дровяной [Юданов, 1935; Дрягин, 1948 б; 1949]. В самой реке Обь осетр обитает на всем ее протяжении в 3680 км от слияния рек Бия и Катунь, образующих ее, до дельты включительно, вверх по Катунь он поднимался на 50–70 км, где были известны его нерестилища, в р. Бию заходил в меньшем количестве и держался только в устьевой части [Дрягин, 1948 б; 1949; Петкевич и др., 1950], отмечен в Телецком озере [Берг, 1949]. В настоящее время произошло некоторое сокращение ареала осетра в верхней Оби и ее притоках. Осетр ныне не встречается в бассейне Бии, в р. Алей и в Катунь выше села Сростки (53 км от устья). Сокращение области распространения вызвано загрязнением Бии в черте города Бийск, выборкой гравия в приустьевом участке Катунь, загрязнением р. Алей стоками г. Рубцовска и нелегальным ловом производителей [Соловов, 1997].

Сибирский осетр обитает в притоках Оби реках Чулым, Чарыш, Надым и Иртыш, встречается иногда и в устьях других крупных притоков – Полуй, Сыня и др. [Дрягин, 1948б; 1949]. В р. Чулым осетр распространен на протяжении 1300 км от устья [Хохлова, 1953]. Иртыш осетр населяет на всем его протяжении до оз. Зайсан и р. Черный Иртыш, в последнем был известен и на территории Китая до впадения р. Крен [Боган, 1938; Дрягин, 1948б; 1949; Петкевич и др., 1950; Седельников, 1910; Вотинов, 1963; Вотинов, и др., 1975]. Встречается в притоке Иртыша – р. Тоболе и притоках последнего реках Туре и Тавде [Дрягин, 1948б; 1949].

Рис. 35. Ареал

сибирского осетра.

Обозначения:

1. вид обычен.

2. вид редок.

3. вид ныне не встречается.

4. плотины ГЭС.

Водохранилища:

И-Новосибирское (1957-1959)

II-Усть-Каменогорское (1950-1954)

III-Бухтарминское (1960-1964)

IV-Шульбинское (1987)

V-Иркутское (1956)

VI-Братское (1966)

VII-Усть-Илимское (1974-1977)

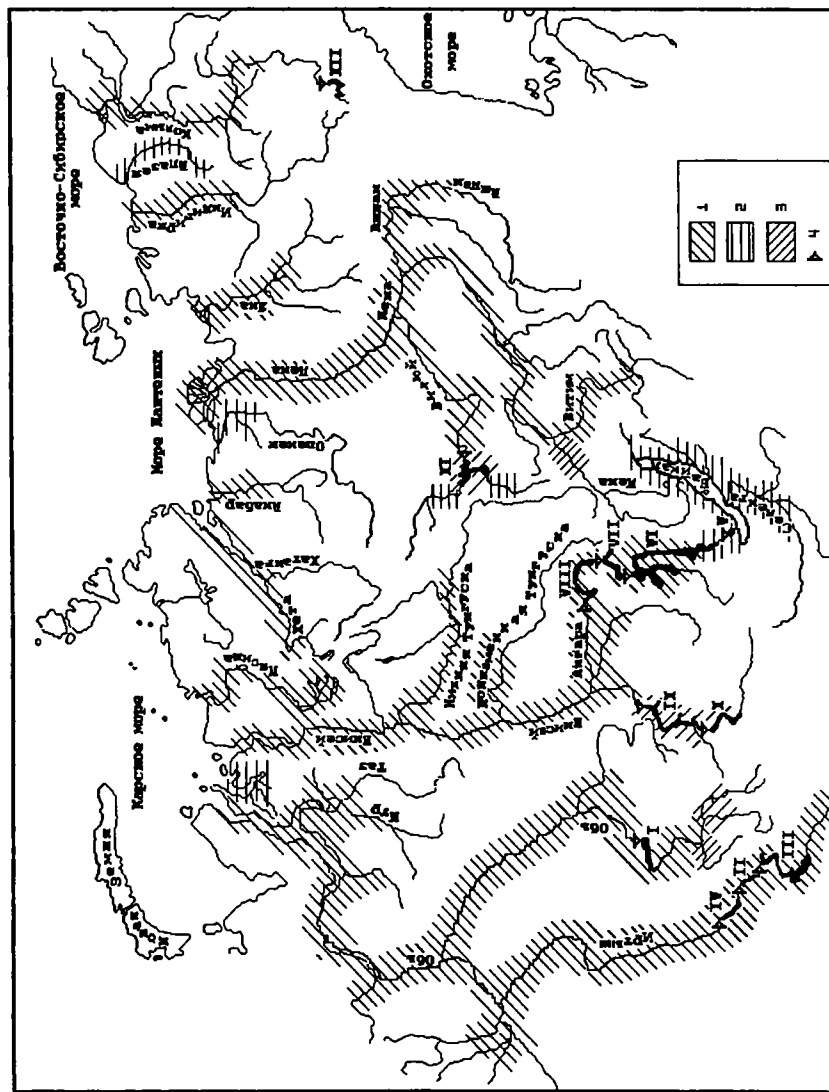
VIII-Богучанское (1978)

IX-Красноярское (1967-1970)

X-Саяно-Шушенское (1978)

XI-Ванайское (1965-1976)

XII-Колымское (1981-1984)



Бассейн р. Таз. Ранее, по данным В.Н.Скалона [1931], в верховьях р. Таз добывалось довольно значительное количество осетра, икра которого вывозилась на Енисей, но уже к моменту работ В.Н.Скалона (1929–1930 г.) осетр в р. Таз встречался единично. Н.П.Вотинов [1963, стр. 7] указывал, что: "... если ранее и существовало отдельное тазовское стадо осетра, то к началу тридцатых годов оно было полностью уничтожено промыслом. Современное тазовское стадо следует рассматривать как часть обского стада, а Тазовскую губу и низовья впадающих в нее рек как выростную площадь для молоди осетра и место нагула взрослых рыб". В более поздней работе [Вотинов и др., 1975] отмечалось, что сибирский осетр в р. Таз не встречается. Однако уже к 1979 г. указывалось [Чупретов, Слепокуров, 1979], что по р. Таз осетр распространен до 300 км от устья, а в Тазовской губе осетр встречается повсеместно и изредка в устьевых участках притоков Тазовской губы рек Мессо-Яха, Анти-Паюта, Адер-Паюта. В р. Пур осетр населяет нижний участок реки протяженностью 100 км.

В Гыданской губе, реках Гыда и Юрибей осетр хотя и встречается, но малочислен [Бурмакин, 1941; Дрягин, 1949].

Бассейн р. Енисей. Северной границей распространения осетра в Енисее считается бухта Широкая Енисейского залива, а южной, верхней границей, до строительства ГЭС считалось село Означенное (ныне Саяногорск). Расстояние между этими точками, по разным сведениям, составляет 3130 км [Подлесный, 1955], 3140 км [Подлесный, 1958], 3133 км [Дрягин, 1949 по Подлесному], 3215 км [Подлесный, 1963]. Ранее [Дмитриев, 1941] в качестве южной границы распространения осетра в Енисее указывался г. Минусинск, расположенный ниже с. Означенного.

В крупных притоках Енисея – реках Ангаре, Подкаменной и Нижней Тунгуске есть небольшие жилые стада осетра [Подлесный, 1955; 1958], в последних двух реках верхние границы распространения осетра не указываются. Считалось, что в Енисее существовали две формы осетра – жилая и так называемая проходная. Областью распространения первой формы, по мнению А.В.Подлесного [1955], был участок реки протяженностью 2300 км от с. Означенного до г. Игарки. В отношении второй формы указывалось, что она, вероятно, не поднималась по Енисею, по одним сведениям, выше пос. Ярцево (1759 км от устья реки) [Подлесный, 1955], а по другим – выше г. Енисейска [Подлесный, 1958]. Выше Красноярска (2454 км от устья Енисея) сибирский осетр встречался очень редко [Подлесный, 1963]. Осетр заходит и в предустьевые участки притоков среднего Енисея реки Туба, Абакан, также известен в низовьях притоков Нижней Тунгуски реках Кочечумо, Биви, Кучумдек, Тутокчан [Дрягин, 1949], в прошлом веке отмечался и в р. Курейке [Третьяков, 1869].

В бассейне р. Ангара распространение и распределение осетра до и после зарегулирования ее стока плотинами Иркутской, Братской и Усть-Илимской ГЭС несколько различаются. В период до постройки плотин

П.А. Дрягин [1949], ссылаясь на сведения Н.Н.Бобровой, указывал, что в Ангаре осетр был распространен в основном от устья до впадения в нее притока – р. Оки, но встречался и выше до устья р. Белой, что в 140 км от истока Ангары. Кроме того указывалось на несколько случаев попадания молоди осетра в истоке Ангары и в районе Иркутска, куда она могла быть затянута быстрым течением из оз. Байкал [Егоров, 1941; 1961]. Осетр встречался в притоках Ангары реках Тасеевой (и ее притоке Чуне) и Оке; в последней предположительно было нерестилище осетра [Егоров, 1963]. Таким образом, несмотря на то, что до зарегулирования стока Ангары плотинами изоляция байкальского осетра от енисейского, видимо, была значительна, оснований считать ареал осетра в бассейне Енисея (включая и систему оз. Байкал) разорванным не было. В Братском водохранилище осетр распространен повсеместно вплоть до верхних участков р. Оки и Ангары, заходит в реки Белую и Иркут. В Оке осетр концентрируется в ее среднем течении, где расположены зимовальные ямы [Лукьянчиков, 19676].

В оз. Байкал места обитания осетра в основном приурочены к устьям главных притоков, он наиболее многочислен в придельтовом пространстве Селенги и селенгинском мелководье, в Баргузинском и Чивыркуйском заливах, реже встречается в северном Байкале при впадении Верхней Ангары и Кичеры, из этих основных мест обитания осетр широко мигрирует вдоль прибрежной мелководной полосы озера.

Байкальский осетр заходит в основном лишь в крупные притоки озера, в которых расположены его нерестилища, так, по р. Селенге он поднимается на 1000 км, заходя в притоки этой реки Чикой и Орхон [Егоров, 1961], а также р. Тула и Дэлгэр-Мурэн [Рыбы Монгольской Народной Республики, 1983]. Предположительно в Селенге и Орхоне существует жилая форма [Даши-Доржи, 1955] В Баргузине осетр поднимается более чем на 300 км, а по Верхней Ангаре – на 100–150 км; есть сведения, что иногда заходит и в более мелкие притоки – р. Турка [Егоров, 1961].

Бассейн р. Пясины. В Пясине осетр малочислен [Дрягин, 1949], встречались все возрастные группы осетра, в Пясинском заливе не обнаружен [Остроумов, 1937], отмечен в озерах бассейна р. Пясины Лама и Мелкое [Белых, 1940; Логашов, 1940]. В последние годы осетр в бассейне Пясины почти исчез, очень редко встречается в истоке р. Ламы [Савваитова и др. 1994].

Бассейн р. Хатанги. Ранее [Берг, 1926; Третьяков, 1869], считалось, что сибирский осетр встречается только в эстуарии р. Хатанги, никогда не поднимаясь выше по реке. В.С.Михин [1941] указывал осетра для рек Хатанги, Хеты и предположительно Котуя. Относительно места образования Хатанги существуют разночтения; так, по Л.К.Давыдову [1955], Хатанга образуется от слияния рек Мойеро и Котуй, а по другим изданиям [Михин, 1941; Атлас мира. 1967, М. ГУГК СМ СССР, под ред. Баранова А.Н., Лысюка В.Н., Шурова С.И.], она образуется от слияния рек

Хеты и Котуя, последний в верховьях имеет приток Мойеро, мы придерживаемся данных монографии Л.К.Давыдова [1955]. По данным В.Ф.Лукьянчикова, [1967а], осетр распространен в самой реке Хатанге от слияния ее с р. Хетой и до Хатангской губы, начинающейся от полуострова Кресты. Объединяя данные Л.С. Берга [1926] и В.Ф.Лукьянчикова [1967], вероятно, можно полагать, что в бассейне Хатанги осетр распространен от устья р. Хеты до Хатангской губы, включая последнюю. В реке Хете, левом притоке Хатанги, осетр населяет участок реки длиной 460 км от устья до поселка Волочанка. Изредка встречается в пойменных озерах Хатанги выше устья Хеты (р. Котуй, по В.С.Михину [1941], куда он заходит с весенней водой. Основным местом обитания осетра в хатангском бассейне являются средние и верхние участки р. Хеты в 350 км от устья реки [Лукьянчиков, 1967].

В р. Анабаре осетр встречается в среднем и нижнем течении [Кириллов, 1972].

В р. Оленеке сибирский осетр, по одним сведениям, крайне малочислен и встречается только в нижнем течении и только во взрослом состоянии [Лепешкин, 1966], а по другим – встречается единично и не ежегодно, вверх по реке поднимается обычно до устья р. Пур и, как редкое исключение, – до устья ручья Чемуудух в 1020 км от устья [Кириллов, 1972].

Бассейн р. Лены. В Лене осетр распространен на север до устья, есть в заливе Неелова [Дрягин, 1948 а; 1949], в многоводные годы при большом пресном стоке заходит в бухту Тикси и прибрежные части ее заливов Булункан и Сого [Кириллов, 1950]. Вверх по течению Лены осетр распространен до села Коршуново [Борисов, 1928; Дормидонтов, 1963; Дрягин, 1933; 1949; Карантонис, Кириллов, Мухомедияров, 1956; Кириллов, 1972], расположенного в 1650 км выше Якутска [Дрягин, 1933]. Таким образом, осетр населяет участок Лены протяженностью 3300 км.

Ранее [Дрягин, 1948 а] южной границей вида в Лене указывался Киренск, а в сороковых годах прошлого столетия – село Макарьевское [Маак, 1886], расположенное выше Киренска. В конце прошлого столетия осетр населял и правый приток Лены реку Киренгу [Борисов, 1928]. Как видно из этих данных, область распространения сибирского осетра в р. Лене за последние 150 лет сократилась примерно на 300 км за счет верхних участков реки, южная граница ареала в этом бассейне передвинулась в северном направлении.

Осетр населяет и ряд притоков Лены – реки Витим, Олекму, Алдан, Вилюй [Дрягин, 1949; Карантонис, Кириллов, Мухомедияров, 1956; Кириллов, 1972].

В Витиме осетр известен в низовьях. Молодь осетра встречается в левом притоке Витима – р. Нюе [Кириллов, 1972]. По другим сведениям [Кожов, 1950], осетр поднимается по Витиму до устья р. Ципы (860 км от устья Витима), а изредка и еще выше – до устья р. Калакана [Калашников, 1978].

Осетр отмечен в р. Олекме [Дрягин, 1949; Кириллов, 1972], но распространение в этой реке не указывается. По нашим данным 1984 г., осетр не поднимается по Олекме высоко, в 30 км от устья реки в месте слияния ее с р. Чарой был пойман всего один экземпляр длиной 46 см и весом 360 г в возрасте 5 лет.

В р. Алдане осетр населяет нижнее и среднее течение до пос. Усть-Миль [Соколов и др., 1986], но особенно многочислен был в левом притоке – реке Амге, где он являлся одним из основных объектов промысла [Кириллов, 1964]. Верхние границы распространения осетра в Амге неизвестны.

В р. Вилюе осетр встречался от устья до р. Вавы [Кириллов, 1972], заходил в притоки Чону, Малую Ботубию и Большую Ботубию, Тюнг, Марху и др., до зарегулирования стока наиболее многочислен был в устьях рек Чоны, Чиркуо, Ахтаранды. После создания Вилюйского водохранилища условия его существования в зоне затопления существенно изменились и в настоящее время он в водохранилище полностью исчез, а в зоне подпора встречается крайне редко [Кириллов, 1986].

В р. Яне осетр очень немногочислен [Дрягин, 1949] и распространен от Верхоянска до авандельты [Кириллов, 1972], по опросным сведениям чаще всего встречается в районе пос. Кулар (Северный).

В р. Индигирке осетр распространен от устья до поселка Крест-Майор (850 км от устья), единично встречается до Зашиверска [Кириллов, 1953; 1972].

В р. Алазее осетр встречается единично, заходит до впадения в нее правого притока Бор-Юрях [Дрягин, 1933].

В р. Колыме осетр населяет участок от стыка дельты с морем до заимки Сеймчан [Дрягин, 1933], т.е. несколько более, чем на протяжении 1500 км, но в основном до Верхнеколымска [Дрягин, 1948 а]. По нашим данным 1988 г., осетр обычен и несколько выше по реке до устья р. Поповки (1085 км от устья Колымы). В притоках Колымы осетр встречается лишь в реках Коркодоне и Ожогойной, в других – Омолоне, Большом Анюе, Малом Анюе и Березовке неизвестен [Дрягин, 1948 а].

Обобщение материалов по распространению и картирование ареала сибирского осетра показывают постепенное его сокращение (см. рис. 35). В Енисее после строительства Красноярской ГЭС ареал сократился примерно на 600 км. В Лене за последние 150 лет произошло сокращение ареала примерно на 300 км.

Глава 6

Физико-химические условия обитания популяций сибирского осетра и их изменения под влиянием деятельности человека

Обь-Иртышский бассейн является местом обитания одной из самых больших популяций сибирского осетра.

Обь – крупнейшая река Сибири, площадь ее бассейна 2929000 кв. км, длина русла 3676 км [Давыдов, 1955]. Она берет свое начало от слияния рек Бия и Катунь. Питание Оби преимущественно снеговое. Доля снегового стока в районе Новосибирска составляет 50%, дождевого – 27%, грунтового – 16%, ниже по течению роль снегового питания увеличивается. Для верхнего течения Оби характерно два пика половодья в конце апреля – начале мая при таянии снегов и в середине июня при таянии ледников. Во время первого пика происходит взламывание льдов от верхнего течения до низовьев реки, максимальное повышение уровня воды наблюдается у с. Александровское (до 13,2 м), ниже половодье распластывается по разливам, и у Салехарда уровень повышается в среднем на 6 м. Летней межени на Оби нет и в течение всего лета держатся высокие уровни воды. Для ледового режима Оби характерно то, что огромные массы тепла, которые река переносит с юга на север замедляют ее замерзание, осенний ледоход в нижнем течении начинается с третьей декады октября и быстро охватывает все течение реки, в конце октября он уже достигает верхнего течения реки. Вскрытие Оби ото льда начинается с верховьев в 20-х числах апреля, а в низовьях в начале июня [Давыдов, 1955].

Таблица 14. Среднемесячные температуры воды (°C) в нижнем течении р. Оби [Вотинов, 1963].

Место	Месяцы						Годовая сумма тепла в граду- соднях
	V	VI	VII	VIII	IX	X	
Салехард		9,34	15,74	15,24	9,03	2,33	1584
Березово	4,2	12,0	16,9	16,9	9,7	3,2	1928
Белогорье	6,16	15,24	19,39	17,68	11,48	4,12	2269
Сургут	4,45	14,11	18,97	17,36	11,26	3,26	2126

Как видно из таблиц 14, 16–20, термический режим Оби более мягок по сравнению с другими реками Сибири. Годовые суммы тепла в ни-

зовьях реки (Салехард) примерно в 1,5 раза выше, чем в низовьях Лены и Индигирки, а в среднем течении (Сургут) и верхнем участке нижнего течения (Белогорье) Оби суммы тепла примерно в два раза выше, чем на Индигирке. В соответствии с этим на Оби и значительно продолжительнее период открытой воды, который у Салехарда составляет от 146 до 175 дней, в среднем 158 дней [Вотинов, 1963].

Воды Оби гидрокарбонатного класса, слабоминерализованные; минерализация от верховьев к низовьям снижается, максимальная минерализация у Новосибирска – до 370 мг/л. Общий сток растворенных веществ Оби составляет 32800000 тонн в год [Давыдов, 1955].

Чрезвычайно важной особенностью нижнего течения Оби являются ежегодные зимние заморы, вызванные тем, что зимой питание реки осуществляется за счет грунтовых и болотных вод, которые при прохождении через богатый перегноем грунт расходуют растворенный в них кислород на окисление органических веществ и поступают в речную систему практически полностью лишенными кислорода. Кроме этого, на окисление поступающих с этими водами большого количества гумусовых веществ и железистых солей также расходуется кислород, содержащийся в водах Оби. В результате этих процессов его содержание в воде падает до 5% насыщения, а в отдельных участках Оби (устье Ваха) к концу зимы полностью исчезает [Вотинов, 1963]. Заморные явления охватывают участок Оби от Колпашева до Обской губы, т.е. участок протяженностью более 2400 км, а также часть губы, однако наступление замора происходит не одновременно и начинается с Сургутской Оби, где впадают крупные заморные притоки Большой Юган, Вах, Аган и др. Позднее замор распространяется и выше по течению до устья Тыма, а на участке Оби от Тыма до Кети замор бывает не ежегодно. Вниз по течению замор распространяется со средней скоростью 30 км в сутки и в конце декабря – начале января достигает устья Иртыша, а еще через месяц – Салехарда. В дельте Оби и Обской губе заморные воды появляются значительно позднее, в районе Нового Порта – в середине мая [Вотинов, 1963].

Заморные явления на Оби оказывают чрезвычайно большое влияние на жизнь рыб, которые, спасаясь от замора, вынуждены или скатываться вниз по течению со скоростью распространения замора, или подниматься выше заморной зоны. Небольшое количество рыбы остается возле "живунов" – незаморных родников и притоков [Вотинов, 1963].

Окончание замора весной происходит с поступлением в реку талых вод богатых кислородом в той же последовательности, что и наступление замора. Реки Таз и Пур также заморные [Вотинов, 1963].

Иртыш – крупнейший приток Оби берет свое начало на юго-западных склонах Монгольского Алтая на территории Китая. Протяженность русла реки 4422 км, площадь бассейна 1595680 кв. км, средний годовой сток реки 89,3 кубических километров [Доманицкий и др., 1971]. От истоков до оз. Зайсан (ныне входит в Бухтарминское водохранилище) но-

сит название Черный Иртыш, ниже до предгорий Алтая – Белый Иртыш [Давыдов, 1955]. Ниже Омска Иртыш протекает по заболоченной местности, ряд его правых притоков, – Тара, Уй, Туртас, Демьянка и др. несут воды богатые гуминовыми веществами [Васильев и др., 1957]. Уровненный режим Иртыша в разных его участках неодинаков, и если для верхнего течения характерны резкие высокие весенние паводки, то в степной зоне изменения уровня происходят более плавно и смещаются на конец мая – начало июня. В таежной зоне наблюдается запаздывание половодья и растягивание периода стояния высоких вод на большую часть лета, что объясняется медленным таянием снегов в лесах и регулирующим влиянием болот [Давыдов, 1955]. В нижнем течении реки характерны большие колебания уровня 8–9 м, но известны и подъемы уровня до 14 м. Зарегулирование реки в ее верхнем течении, в частности после постройки Усть-Каменогорской ГЭС, практически не повлияло на водный режим нижележащих участков Иртыша [Васильев и др., 1957].

Ледостав в нижнем течении Иртыша устанавливается в начале ноября, а в верхнем течении в середине ноября. Вскрытие в верховьях реки происходит в середине апреля, а в низовьях в конце апреля – начале мая [Давыдов, 1955]. Заморные явления, характерные для Оби, на Иртыше проявляются только в его низовьях – до устья р. Конды (112 км от устья Иртыша), реже до устья р. Демьянки, что в 340 км от устья Иртыша [Вотинов, 1963].

Условия существования сибирского осетра в Обь-Иртышском бассейне под влиянием хозяйственной деятельности человека претерпели значительные изменения. Основными причинами этих изменений являются гидростроительство и загрязнение бассейна Оби. Гидростроительство затронуло верхнее течение Оби и Иртыша.

В 1957–1959 гг. на Оби было создано Новосибирское водохранилище площадью 107 тыс. га. В зону его затопления вошел участок реки протяженностью 203 км от с. Нижние Чемы до г. Камень-на-Оби, [Исаев, Карпова, 1989].

В Оби существовали два основных района нереста осетра – нижние нерестилища протяженностью 782 км от с. Аллак до устья Чулыма площадью 35100 га, и верхние нерестилища от места слияния истоков до устья Чарыша, а также в Катунь и Ануй площадью 8200 га и протяженностью 200 км [Петкевич, 1952]. Плотина Новосибирской ГЭС не имеет рыбопропускных сооружений [Кириллов, 1991], она отрезала все верхние и часть нижних нерестилищ (в общей сложности 40%) и 50 % зимовальных ям так называемой полупроходной формы обского осетра [Вотинов, 1963; Кириллов, 1991]. В результате этого воспроизводство этого вида в первые годы после постройки плотины сократилось в 8–10 раз [Вотинов, 1963]. В 1961–1965 гг. оно снизилось в 12–180 раз по сравнению с 1955 годом. В 1965–1969 гг. скат молоди осетра несколько увеличился, но оставался в 5–6 раз ниже, чем до закрытия плотины. К 1971 г. количество покатной молоди значительно увеличилось за счет генера-

ции 1969 года, но в целом считалось, что воспроизводство осетра сократилось в 5–6 раз по сравнению с периодом до зарегулирования стока [Вотинов и др., 1972]. Влияние плотины Новосибирского водохранилища на воспроизводство осетра не ограничивается только сокращением нерестилищ. Анализ динамики численности молоди осетра и уровня режима реки показал, что наиболее урожайные поколения приходится на годы с наиболее высоким уровнем воды. В настоящее время в период нереста осетра в мае – июне происходит наполнение водохранилища после зимней сработки, в связи с этим расходы воды в этот период значительно меньше, чем во время весенних паводков до зарегулирования реки [Вотинов и др., 1975]. Сокращение воспроизводства обского осетра к 1963 г. было вызвано не только гидростроительством, но и прекращением захода производителей на нерест в р. Чулым в связи с засорением лесосплавом и утратой нерестилищ ниже устья р. Томи из-за ее загрязнения промышленными стоками [Вотинов, 1963]. Таким образом, строительство Новосибирской ГЭС также способствовало сокращению ареала полупроходной формы обского осетра и снижению ее воспроизводства. Выше плотины образовалась оседлая популяция осетра. После зарегулирования Оби численность молоди осетра в водохранилище стала возрастать. К 1976 г. численность осетра здесь стабилизировалась, он был представлен, в основном, неполовозрелыми особями до 13-летнего возраста, а количество производителей было незначительно. Рост осетра в первые годы существования водохранилища резко улучшился [Сецко, 1976]. Молодь осетра выше зоны подпора в настоящее время отличается более низким темпом роста, чем в водохранилище [Сецко, 1976], но в целом растет быстрее, чем до зарегулирования реки [Соловов, 1997].

Условия воспроизводства осетра в верховьях Оби после строительства Новосибирской ГЭС ухудшились, площадь его нерестилищ выше плотины как вследствие затопления, так и в связи с другими воздействиями, сократилась к настоящему времени почти в 10 раз с 8200 га до 850 га. В нижнем течении р. Катунь площадь нерестилищ вследствие разработки Талицкого месторождения гравия в русле реки уменьшилась в 10 раз с 2500 га до 200–300 га. Нерестилища осетра в Оби вблизи слияния рек Бии и Катунь, вследствие теплового и химического загрязнения промышленными стоками Бийской ТЭЦ, полностью потеряли свое значение [Соловов, 1997]. Ареал осетра в южной части обского бассейна также сократился (см. выше).

Влияние гидростроительства на условия обитания и размножения осетра в Иртыше весьма значительно. В среднем и нижнем течении Иртыша нерестилища осетра мало изучены, имеются лишь сведения о его нересте в районе поселка Сузгун в 12 км ниже Тобольска (640 км от устья) [Вотинов, 1963], у села Абалак (689 км от устья) и в притоке Иртыша – Тоболе в 30 км от его устья [Касьянов и др., 1979]. В верхнем течении Иртыша от Семипалатинска до оз. Зайсан до начала гидростроительства имелись обширные нерестовые площади осетра, который

нерестились также и в нижних участках притоков Иртыша – реках Ульбе, Убе, Бухтарме и Курчуме.

В верхнем течении Иртыша были созданы Бухтарминское (1960–1964 гг.), Усть-Каменогорское (1950–1954 гг.) и Шульбинское (1987 г.) водохранилища, плотины которых расположены в 3262, 3162 и 2993 км от устья реки соответственно. В состав Бухтарминского водохранилища, протяженностью 510 км, вошло оз. Зайсан и дельта р. Черный Иртыш. Усть-Каменогорское водохранилище – каньонного типа [Исаев, Карпова, 1989].

Главные нерестовые площади осетра в Иртыше находились от устья р. Шульбы до Усть-Каменогорска [Рыбы Казахстана, 1986] и вошли в зону затопления Шульбинского водохранилища. Участок реки от Усть-Каменогорска до устья Бухтармы, носивший название Быстрый Иртыш и ныне вошедший в зону затопления Усть-Каменогорского водохранилища, служил для осетра основным местом зимовки. На участке Иртыша от оз. Зайсан до устья Бухтармы (Белый Иртыш) имелись обширные нерестовые площади. Здесь они тянулись непрерывной цепью на протяжении примерно 70 км от устья Бухтармы до устья р. Большая Буконь, а выше последней с разрывами до Джамбая, наиболее известные нерестилища здесь находились у Горшечных островов, Гладковского переката, станицы Усть-Черновой, Тассаута, Канонерки, Баты и Джамбая, ныне весь этот участок вошел в глубоководную зону Бухтарминского водохранилища [Вотинов и др., 1975; Рыбы Казахстана, 1986].

Создание Усть-Каменогорского и, особенно, Бухтарминского водохранилищ привело к резкому похолоданию воды [Вотинов, 1965]. Температура воды в Иртышском отроге Бухтарминского водохранилища на глубине 20 м не превышает 9–10, а на более глубоких местах 4–8°C [Ерещенко, 1966а]. В соответствии с температурными условиями находится и биомасса бентоса, имеющая наибольшие величины на глубинах до 10 м, глубже 20 м биомасса бентоса резко падает. В наиболее продуктивной и мелководной озерной части водохранилища (оз. Зайсан) биомасса бентоса достигает 430 кг/га, в глубоководной горно-долинной части 182 кг/га, а в среднем по водохранилищу 350 кг/га [Козляткин и др., 1973].

Похолодание воды в результате гидростроительства, а также ухудшение санитарных условий в Иртыше ниже Усть-Каменогорска практически вывело из строя нерестилища осетра в зоне, занимаемой ныне Шульбинским водохранилищем, еще до начала его создания [Ерещенко, 1966 а, б; Рыбы Казахстана, 1986].

Таким образом гидростроительство практически полностью уничтожило основные нерестилища полупроходной формы осетра в верхней части Иртыша, где осталась лишь нерестилища оседлой зайсано-черноиртышской популяции осетра, расположенные в Черном Иртыше в основном на территории Китая и в р. Курчуме [Вотинов, 1965; 1966; Вотинов и др., 1975; Рыбы Казахстана, 1986].

В настоящее время Обь-Иртышский бассейн подвержен интенсивному загрязнению в результате деятельности большого количества расположенных на его территории промышленных объектов, добычи нефти и газа, лесозаготовок, транспорта, объектов военно-промышленного комплекса и т.п. (рис. 36, 37). Существенные изменения в худшую сторону в этом отношении, отразившиеся на состоянии популяции обского осетра, произошли за последние 35–40 лет. Так, если в конце 50-х – начале 60-х гг. не отмечалось каких-либо патологий в развитии и функционировании репродуктивной системы обского осетра [Вотинов, 1963], то в 1995 г. половозрелые особи осетра имели большое количество патологий гонад, вплоть до полной стерильности [Ruban, 1996]. С 1981 по 1996 годы произошло нарастание нарушений в гонадах пеляди и муксуна в Нижней Оби в период нагула. Отмечено увеличение числа интересексуальных особей этих видов. У ельца, плотвы, язя и окуня в эти годы наблюдались нарушения ядерного аппарата, цитолиз и атрезия ооцитов в периоды цито- и трофоплазматического роста, дегенерация гонад у самок, а также резорбция сперматоцитов, нарушения в строении сперматозоидов у самцов [Селюков, 1997].

Начало освоения нефтяных месторождений в обском бассейне приходится на конец 50-х – начало 60-х гг. Первые 2000 тонн нефти Западной Сибири были отправлены на пароходе "Ферсман" 26 мая 1964 года в Омск с Усть-Балыкского месторождения [Тоняев, 1972]. Уже к 1984 г. добыча нефти в Тюменской области была доведена до 1 млн. тонн в сутки. Развитие нефтегазового комплекса сопровождается интенсивным загрязнением обского бассейна нефтью и нефтепродуктами, концентрация которых в сточных водах нефтепромыслов достигает 0,2–80,0 г/л, фенолами, синтетическими поверхностно-активными веществами (СПАВ), ионами металлов, хлоридами, сульфатами, диэтиленгликолем, метанолом и др. При добыче нефти используются химические продукты более 150 наименований [Михайлова, 1991]. На долю нефтяных углеводородов из общего количества загрязняющих водоемы Тюменской области веществ приходится 80–85%. Основными источниками нефтяного загрязнения являются аварии на трубопроводах и скважинах, буровые амбары, факелы, флот, базы горюче-смазочных материалов, производственные стоки. По экспертной оценке количество нефтепродуктов, попадающих в водоемы Обь-Иртышского бассейна составляет 112960 тонн в год [Михайлова, 1991]. Нефтедержащие воды обладают высокой устойчивостью к химическим и биохимическим воздействиям [Гасанов, 1983; Новосадова, 1985], максимальная степень их очистки не превышает 85%, а прошедшие через биологическую очистку углеводороды, попадая в водоемы, являются консервативными токсикантами [Роговская, 1967; Михайлова, 1991]. Особенно сильному загрязнению подвергаются малые реки обского бассейна. Так, например, в результате залпового сброса пластовых и сточных вод с промыслов Сургутского и Нижневартовского районов вода рек Калиновой и Ватинского Егана становится

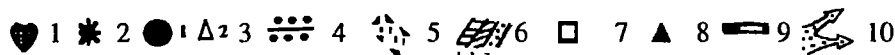
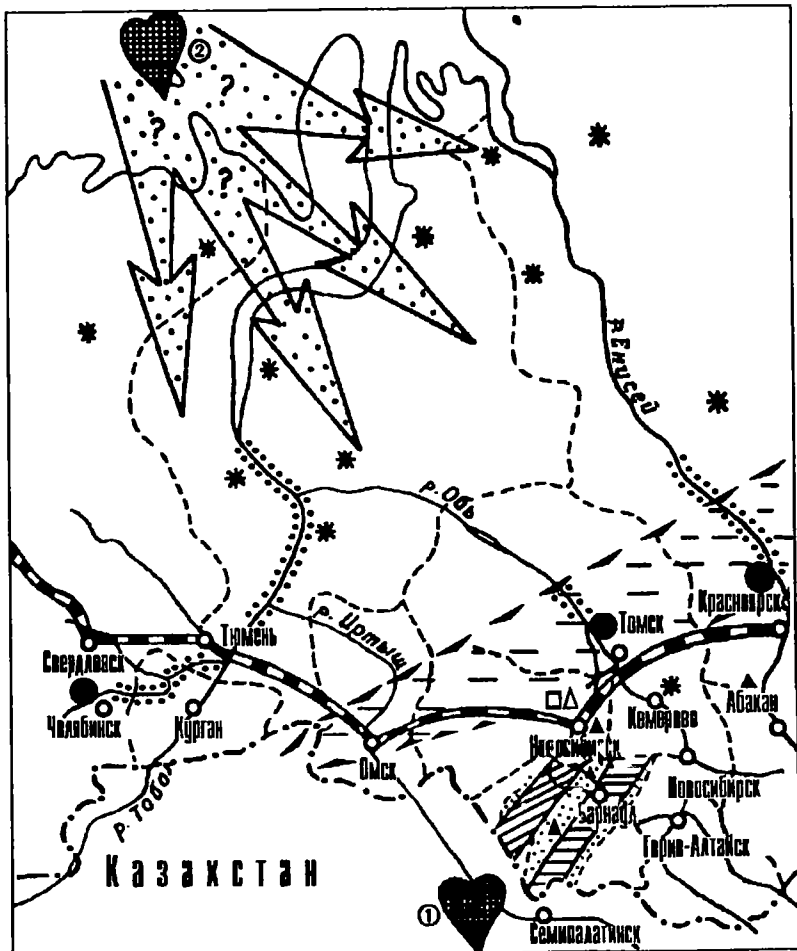
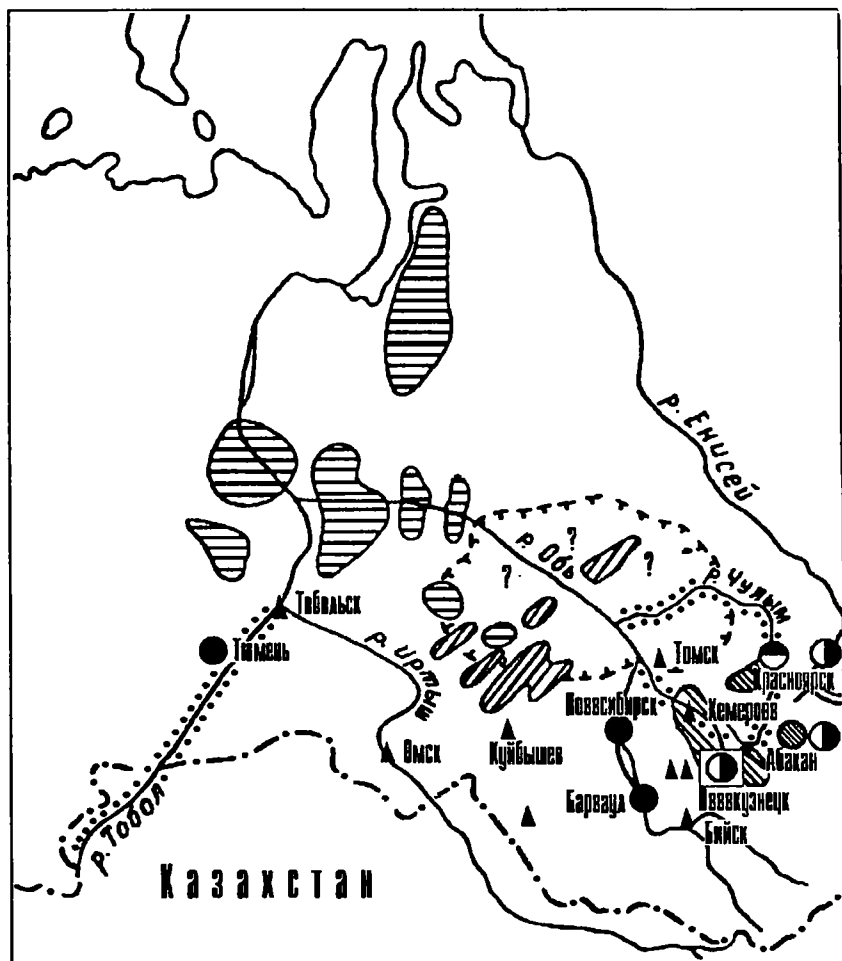


Рис. 36. Схематическая карта локализации радиационных факторов техногенной природы, их реальных и потенциальных источников в Западной Сибири (по Рихванову, 1996)

1 – полигоны испытания ядерного оружия: 1 – Семипалатинск, 2 – Новая Земля; 2 – места проведения подземных ядерных взрывов в народно-хозяйственных целях; 3 – предприятия ядерного цикла: 1 – производство плутония, обогащение урана и т.д., 2 – производство ТВЭЛов с прудами-отстойниками, пунктами захоронения радиоактивных отходов; 4 – сброс радионуклидов в открытые водотоки; 5 – зона дальнего выпадения радионуклидов от взрывов на Тозком полигоне; 6 – положение радиоактивных следов на территории Алтайского края от взрывов на Семипалатинском полигоне: 1 – 1949, 2 – 1961, 3 – 1962 гг.; 7 – спецкомбинат “Радон”; 8 – места размещения ядерного оружия (по сообщению ТВ “Тубернские новости” от 14.10.95 со ссылкой на “Гринпис”); 9 – пути транспортировки ядерных материалов; 10 – возможные пути разноса радионуклидов от испытания на Новой Земле.



▲ 1 ○ 2 ● 3 □ 4 ⊖ 5 ⊖ 6 ≡ 7 ⊖ 8 ⊖ 9

Рис. 37. Схематическая карта расположения источников химического загрязнения Западной Сибири (по Рихвону, 1996).

1 – химические и нефтехимические предприятия; 2 – производство алюминия; 3 – производство глинозема; 4 – комплекс металлургических производств. Основные районы добычи: 5 – нефть и газ; 6 – уголь; 7 – реки, вода в которых не пригодна для потребления; 8 – районы падения ступеней ракет, запускаемых из Байконура; 9 – места испытаний и хранения химического оружия.

соленой [Михайлова, 1991]. В связи с такими явлениями за период с 1950 по 1985 г. в результате хозяйственной деятельности человека химизм воды Оби и Иртыша в значительной степени изменился, увеличилась минерализация воды в 1,5 раза в период межени и в 2,5 раза в период паводка, составляя 154–235 мг/л и 117–128 мг/л соответственно [Смирнов, 1975; Михайлова и др., 1988]. Одновременно с этим наблюдается увеличение от верховьев Оби к ее низовьям перманганатной окисляемости в 2–3,5 раза, аммонийного азота в 4–6 раз, нитритного азота в 1,5–2,0 раз.

Притоки Оби – Вах, Большой Юган, Пим, Салым, Ватинский Еган, пересекающие нефтеносные районы и загрязненные нефтью, впадают в ее среднее течение и в свою очередь загрязняют обскую воду нефтью до концентраций, превышающих 4–6 ПДК [Михайлова, 1991]. В связи с низкой растворимостью нефти в воде ее фоновая концентрация не превышает, как правило, 0,2–0,5 мг/л. Нефть в виде пленки и в диспергированной форме выносится Обью в Арктический бассейн в количестве в среднем 120000 тонн в год. Известно, что 30–50% попадающей в реку нефти осаждается на дно реки [Ворошилова, Дианова, 1960; Изъюрова, 1955], происходит ее накопление в грунтах, образуются очаги вторичного загрязнения. Накопление нефти в грунтах существенно изменяет их микрофлору и, соответственно, ход деструкционных процессов. Содержание нефти в грунтах нижнего Иртыша по сравнению с 60-ми гг. в настоящее время увеличилось в 2,4 раза, а средней Оби в 45 раз, достигая более 1 г нефти на 100 г грунта [Михайлова, 1991]. Непосредственный вред, наносимый нефтяным загрязнением выражается: а) в воздействии на нервную систему рыб; в начальных стадиях интоксикации накопление нефтепродуктов в мозге сопровождается наркотическим эффектом, угнетением дыхательного центра, ослаблением зрения, нарушением ориентировки в пространстве и впоследствии гибелью рыб [Woodward et al., 1983], б) в накоплении рыбами нефтепродуктов, вследствие чего они становятся непригодными к употреблению, в) в снижении кормности водоемов. В качестве примера более отдаленных последствий нефтяного загрязнения водоемов можно привести накопление нефтепродуктов в генеративных тканях рыб, что приводит, в частности, у обского муксуна к массовой дегенерации ооцитов периода превителлогенеза [Селюков, Степанов, 1988], вылуплению нежизнеспособного потомства и увеличению количества уродств у пеляди [Богданов, 1983]. Нефтяное загрязнение водоемов вызывает также изменение планктонных и донных биоценозов. В последних наблюдается снижение видового разнообразия, сужение спектра доминирующих видов, их смена хищными личинками хирономид, снижение численности организмов и преобладание мелких хирономид, олигохет и моллюсков [Юхнева, 1970; Михайлова, 1991].

Средняя и нижняя части Обского бассейна находятся под действием загрязнения, вызванного, в основном, добычей нефти и газа, однако здесь также находится зона падения ступеней ракет, запускаемых с по-

лигонов в Байконуре и Плесецке, что связано с загрязнением природной среды гептилом и другими веществами. Совокупность этих видов загрязнения послужила причиной того, что воды рек Тобола, Томи, Чулыма в 1994 году были отнесены к категории чрезвычайно загрязненных и не пригодных к водопользованию [Рихванов, 1996]. В 1991 г. в р. Томи в районе г. Кемерова регистрировались высоко токсические вещества: анилин, капролактамы, формальдегид, метанол, а в р. Исети ниже Екатеринбурга среднегодовые концентрации нефтепродуктов, аммонийного азота, соединений меди и цинка превышали ПДК в десятки раз [Государственный доклад о состоянии..., 1992].

В верхней и средней части Обь-Иртышского бассейна действуют многочисленные химические и нефтехимические предприятия, значительная доля загрязнения приходится на предприятия Казахстана, расположенные в Павлодаре и Усть-Каменогорске [Рихванов, 1996]. В районе Новосибирска Обь загрязнена сточными водами предприятий Минэнерго, Минметаллургии, Минжилкомхоза и, в наибольшей степени, сточными водами предприятий оборонного комплекса (рис. 36, 37). Так, в результате залпового сброса с предприятий Новосибирска в 1990 г. концентрация фенолов в воде Оби возросла до 88–92 ПДК (0,088–0,092 мг/л). Среднегодовые концентрации фенолов в 1990 г. ниже плотины Новосибирской ГЭС составляли 23 ПДК, а в районе с. Александровское в 1989 и 1990 гг. 120 и 43 ПДК соответственно. Основными загрязнителями являются трубопроводы нефтегазового комплекса, водный транспорт и лесосплав [Ежегодник качества ..., 1991]. Водный транспорт Обь-Иртышского бассейна интенсивно развивался на протяжении последних десятилетий, достаточно сказать, что за 1975–1980 гг. он пополнился 700 новыми судами. Объемы перевозок речным транспортом весьма велики, например, только леса в плотах на верхней и средней Оби в 1980 г. было перевезено 3850000 тонн [Тоняев, 1972].

Об уровне загрязнения Обь-Иртышского бассейна отдельными токсическими веществами можно судить по данным, приведенным в таблице 15.

Как видно из таблицы 15, р. Обь в среднем и нижнем течении в наибольшей степени загрязнена нефтепродуктами и фенолами, Иртыш – нефтепродуктами и соединениями меди и цинка. В отдельные годы превышение ПДК по фенолам и нефтепродуктам в нижней Оби составляло до 120 и 131 раз соответственно [Ежегодник качества ..., 1990а].

В последние годы река Обь на всем протяжении от Нижневартовска до Салехарда также оставалась загрязненной нефтепродуктами, ионами тяжелых металлов в количествах, превышающих ПДК для водоемов рыбохозяйственного значения. Однако наметилась тенденция к снижению уровня загрязненности нефтепродуктами. Так, если в 1986–1990 гг. их концентрация в воде составляла 0,31–0,62 мг/л, то в 1995–1996 годах – 0,19–0,26 мг/л. В пойменных водоемах Оби Сургутского и Нижневартовского районов 3–6% грунтов относятся к очень грязным, 14–18% к

умеренно загрязненным и 29–37% к слабо загрязненным, грунты русловых участков Оби в этих районах умеренно или слабо загрязненные [Андриенко и др., 1997].

Таблица 15. Уровень загрязнения Обь-Иртышского бассейна (превышение ПДК) в 1990 г. [Ежегодник качества ..., 1991].

Место	Нефте-продукты	Фенолы	Соединения меди	Соединения цинка
Обь (с. Фоминское – с. Александровское)	2–23	2–24		
Обь (Нижневартовск – Салехард)	6–42	1–20		
Иртыш (с. Буран – с. Бобровское, Казахстан)	2–12		3–8	0–4
Иртыш (пос. Черлак – Ханты-Мансийск)	7–43	5–16	5–16	
Бухтарма			7–20	
Бухтарминское водохранилище	2–9		4–10	0–2
Усть-Каменогорское водохранилище	3–5		4–8	

В устье Оби, Обской и Тазовской губах в последние годы наблюдается тенденция к снижению загрязнения вод нефтепродуктами, но сохраняется превышение ПДК для рыбохозяйственных водоемов тяжелых металлов, фенолов пестицидов, СПАВ. Эти воды по эколого-санитарным показателям относятся к классу слабо и умеренно загрязненных. По содержанию нефтепродуктов грунты низовьев Оби характеризуются как слабо и умеренно загрязненные, но концентрации тяжелых металлов превышают ПДК для почв. Воды низовьев Оби по гидробиологическим показателям характеризуются как умеренно загрязненные [Семенова и др., 1997].

Наиболее загрязненным притоком Оби является р. Томь, дренирующая промышленные районы Кузбасса – Междуреченск, Новокузнецк, Кемерово. На отдельных участках р. Иртыша концентрации нефтепродуктов, соединений меди и фенолов могут превышать ПДК в 123, 66 и 77 раз соответственно [Ежегодник качества ..., 1991]. Повышенное содержание тяжелых металлов в воде опасно для рыб не только их непосредственным воздействием, но и включением в трофические цепи. Известно, что накопление марганца, кобальта, меди моллюсками приводит к повышению их содержания в 2–1800 раз [Шахмаев, 1973]. Это в свою очередь увеличивает накопление тяжелых металлов бентофагами, в частности сибирским осетром.

В целом можно сказать, что влияние загрязнения на ихтиофауну Обского бассейна приняло глобальный характер и в наибольшей степени

проявляется в правобережных притоках Средней Оби, где даже сокращение интенсивности промысла туводных рыб (щуки, плотвы, ельца, язя) не приводит к накоплению в их популяциях старшевозрастных групп из-за высокой естественной смертности [Андриенко и др., 1997].

Енисей – самая многоводная река Сибири, площадь ее бассейна 2599000 кв. км, длина русла 3354 км. Енисей образуется от слияния рек Бий-Кем и Ха-Кем. Питание реки в основном снеговое (менее 50%), дождевое питание у с. Означенного и Красноярска составляет 36–38%, грунтовые воды – 16% [Давыдов, 1955]. Весеннее половодье в верховьях реки растянутое, но ниже по течению волна половодья увеличивается, а продолжительность падает. Половодье продвигается вниз по реке в два раза быстрее наступления весны, поэтому при вскрытии реки происходит взлом льда подъемом воды, что приводит к образованию заторов. В среднем течении максимальный уровень воды приходится на середину мая, в нижнем течении на середину июня. Своеобразие сибирских рек, впадающих в Ледовитый океан, состоит в том, что они несут огромный поток тепла, приводящий к задержке льдообразования. Енисей замерзает примерно на 10 дней позже его притоков. Осенний ледоход приходится на первую декаду октября. Вскрытие Енисея бурное, сопровождается заторами и растянуто на месяц – с первой декады мая в верховьях до первой декады июня в нижнем течении. Мутность воды слабая от 19 до 50 г на кубометр воды. Воды реки слабоминерализованные – не более 300 мг/л, гидрокарбонатного класса [Давыдов, 1955].

С 1978 г. участок Енисея протяженностью 320 км (2959–3279 км от устья) вошел в зону затопления Саяно-Шушенского водохранилища, имеющего ширину от 1 до 7 км и глубину до 220 м [Исаев, Карпова, 1989].

Красноярское водохранилище создано в 1967–1970 гг., занимает участок Енисея протяженностью 388 км, имеет ширину от 2,5 до 15 км, максимальную глубину 105 м, при средней глубине 36 м [Исаев, Карпова, 1989].

Ангара – наиболее крупный приток Енисея. В байкало-ангарском бассейне 56% площади приходится на бассейн собственно Байкала и 44% на бассейн Ангары. В питании Ангары 47% приходится на сток из Байкала. До зарегулирования реки максимальные уровни приходились на конец мая, а высокие уровни держались до октября, минимальные уровни были характерны для апреля [Давыдов, 1955]. До зарегулирования стока особенностью Ангары, связанной с влиянием Байкала, являлось то, что ее замерзание в верховьях происходило с середины января – на 1,5 месяца позже, чем в других реках, в низовьях она замерзала в нормальные сроки. Зажоры, характерные для всех сибирских рек, вызывали на Ангаре зимние наводнения. Вскрытие Ангары происходило медленно – в первой декаде апреля у Иркутска и середине мая в низовьях, весеннее половодье слабое. Вода Ангары – гидрокарбонатного клас-

са, слабо минерализованная – 90–150 мг/л, мутность ее также не велика и составляет 24,8–142 г в одном кубометре [Давыдов, 1955].

Озеро Байкал расположено на высоте 454 м над уровнем моря, его длина 636 км, наибольшая ширина 79,4 км, площадь поверхности 31500 кв. км, объем водных масс – 22160 кубокилометров, водосборная площадь составляет 557500 кв. км, из которых 83,4%, или 494940 кв. км, приходится на бассейн Селенги [Вотинцев, 1961]. Важной особенностью озера для анализа условий обитания рыб, в частности сибирского осетра, являются его большие глубины при малой относительной площади мелководий. Впадина Байкала разделена на три отдельные котловины. Южная занимает часть озера к югу от устья Селенги, имеет наибольшую глубину 1473 м при средней глубине 810 м, ее площадь 6890 кв. км. Средняя котловина занимает часть озера от Селенгинского мелководья до северной оконечности острова Ольхон, ее наибольшая глубина 1741 м, средняя глубина 803 м, площадь 11295 кв. км. Северная котловина Байкала расположена к северу от северной оконечности острова Ольхон, ее наибольшая глубина 938 м, при средней глубине 564 м, площадь 13315 кв. км [Вотинцев, 1961]. Котловины озера отделены одна от другой подводными хребтами. Хребет, разделяющий южную и среднюю котловины, называется Селенгинским мелководьем, глубина которого не превышает 428 м. Средняя и северная котловины разделены Академическим хребтом, глубина в этом месте не превышает 400 м. Из 336 рек впадающих в Байкал наибольшее значение имеют Селенга, Верхняя Ангара и Баргузин, на долю которых приходится 50, 13–14 и 9% водных масс поверхностного речного стока соответственно [Вотинцев, 1961].

Замерзание Байкала растянуто от середины декабря в северной его части до конца декабря – начала января в южной. Вскрытие в южной части озера происходит в конце апреля – начале мая, а в северной в конце мая – начале июня. Термический режим озера весьма сложен, динамика прогрева и охлаждения глубинных и поверхностных слоев значительно различается, поэтому ограничимся описанием температурного режима лишь слоя до глубины 200–250 м, поскольку байкальский осетр не встречается глубже 200 м [Егоров, 1961]. После вскрытия озера вследствие интенсивного перемешивания водных масс температура воды вначале возрастает очень медленно, и полная гомотермия в 250-метровом слое наступает в конце июня при температуре 3,6–3,8°C. Прогревание поверхностных вод Байкала летом также идет медленно, и максимальные температуры наблюдаются в конце июля – начале августа, а иногда даже в начале сентября. На охлаждение вод озера осенью в большой степени влияют ветра, которые сгоняют теплые поверхностные воды к юго-восточному побережью. Осенняя гомотермия в рассматриваемом слое воды наступает во второй половине ноября при температуре 3,6–3,8°C [Вотинцев, 1961].

Воды Байкала – маломинерализованные, относятся к гидрокарбонатно-кальциевому классу. По содержанию и соотношению основных ком-

понентов ионного состава, по динамике соединений биогенных элементов и органического вещества озеро не имеет аналогов. Наибольшее сходство по химическому составу с водами Байкала имеют воды Великих Озер Северной Америки, но последние содержат больше железа и кремниевой кислоты [Вотинцев, 1961]. В настоящее время озеро подвергается значительному загрязнению промышленными сточными водами, сброс которых в отдельные годы составлял 230,45 млн. куб. м, из которых загрязненные сточные воды составляли 169 млн. куб. м [Государственный доклад о состоянии..., 1992].

Сибирский осетр, как уже говорилось выше, в Енисее выше Красноярска был весьма немногочислен [Подлесный, 1955]. Ныне он выше плотины Красноярской ГЭС, построенной в 1967 г., не встречается [Исаев, Карпова, 1989; устное сообщение Ю.В.Михалева], поэтому мы не рассматриваем изменение гидрологических и др. условий на участке верхнего течения реки вошедшего в зону Красноярского и Саяно-Шушенского водохранилищ.

Пожалуй, наибольшие изменения в связи с гидростроительством перенесла р. Ангара, превратившаяся в каскад водохранилищ общей протяженностью 1307 км от истоков практически до устья.

Иркутское водохранилище руслового типа, создано в 1956 г. в 65 км ниже истока Ангары [Асхаев, Гоменюк, 1966]. Его площадь 190 кв. км, из которых 28% – площадь русла Ангары, 8% – площадь затопленных островов и 64% – это затопленные пашни, огороды, железная дорога, населенные пункты, болота, луга, кустарники, рубленный смешанный и хвойный лес. Длина водохранилища 65 км, наибольшая ширина 3,5 км, а глубина от 7 м в верхней части до 35 м у плотины. Кислородный режим благоприятен, насыщение воды кислородом в поверхностных и придонных слоях воды колеблется в течение года от 71 до 125%. Период ледостава продолжается с конца ноября – начала декабря по 5–20 мая, в верхнем участке водохранилища не замерзает. Общий водообмен в водохранилище происходит около двух раз в месяц. Водохранилище было заполнено до проектной отметки в августе 1958 г. Заполнение сопровождалось исчезновением реофильных форм поденок и тендипедид из состава бентоса Ангары. Водохранилище находится под влиянием оз. Байкал, в нем хорошо выражена проточность, слабая прогреваемость летом, высокая прозрачность и низкая минерализация воды. Биомасса бентоса в среднем после залития водохранилища составляла 225 кг/га, из которых на долю личинок тендипедид приходилось 66,8% [Гольшшкина, 1967; Ербаева, 1967; Тугарина и др., 1967; Тугарина, Гоменюк, 1967; Исаев, Карпова, 1989]. В дальнейшем биомасса бентоса снизилась более чем вдвое до 101 кг/га, а доля тендипедид сначала снизилась до 43,2% в 1960 г., а потом увеличилась до 89–94 % [Ербаева, 1967]. Позднее биомасса бентоса в русловой части составляла 145 кг/га, 64% из которых приходилось на долю олигохет и 27% – хирономид. По трофическим условиям и лимническим показателям Иркутское водохранилище сходно с

олиготрофными водоемами, в частности с заливами Байкала [Ербаева, 1973]. В 1963–1964 гг. в водохранилище был отмечен заход молоди байкальского осетра массой от 0,75 до 2,5 кг [Тугарина, Гоменюк, 1967].

К моменту создания Братского водохранилища р. Ангара вследствие лесосплава в значительной степени утратила рыбохозяйственное значение. Кроме отложений коры, веток и щепы большой вред был нанесен тормозными цепями плотов, перепахивающими дно, уничтожающими нерестилища и зимовальные ямы [Рамазанов, 1966].

Братское водохранилище, созданное в 1966 г., имеет длину по Ангаре – 565 км, по Оке – 360 км, по Ии – 100 км. Его площадь 547000 га, водообмен 1 раз в два года, средняя глубина 32,6 м, наибольшая 106 м, наибольшая ширина 33 км, зона с глубинами от 0 до 10 м составляет 21,4% от всей площади водоема. Поверхностные воды летомгреваются до 19–21°C, а более глубокие до 15–17°C [Лукьянчиков, 1966; Шульга, 1967; Исаев, Карпова, 1989]. Водохранилище, в отличие от олиготрофного Иркутского, характеризуется интенсивной эвтрофикацией, в бентофауне его русловой части доминируют олигохеты (82% биомассы), а в литорали – хирономиды (60–90% биомассы) [Ербаева, 1973]. Сибирский осетр в водохранилище распространен повсеместно до верхних участков р. Оки и Ангары, заходит в реки Белую и Иркут, предпочитает участки с затопленными островами, не захлащенные лесом и кустарниками, чаще встречается на глубине до 10 м, но не избегает и глубин до 20–25 м. Значительное количество осетра концентрируется на зимовальных ямах в среднем течении р. Оки [Лукьянчиков, 1967]. С 1962 г. в Братское водохранилище вселяли молодь байкальского осетра, получаемую на Бельском рыбцехе Иркутской области. За период с 1976 по 1985 г. в водохранилище было выпущено 0,6 млн. шт. подрощенной до массы 3–8 г молоди байкальского осетра. В летний период молодь придерживалась мест выпуска – устья реки Белой. В этом же месте в 1984–1985 гг. при отлове производителей для рыбоводных целей попадались весьма крупные экземпляры осетра – самки длиной 140–147 см и массой 19–22 кг и самцы длиной 95–132 см и массой 7,5–16 кг [Афанасьева, Поляков 1986].

Усть-Илимское водохранилище создано в 1974–1977 гг., имеет рекообразную форму, его протяженность по р. Ангара от нижнего бьефа Братского водохранилища составляет 302 км и по р. Илим 300 км, площадь 188 тыс. га, средняя глубина 32 м, максимальная – 92 м. Водообмен происходит 1,5–2 раза в год. 69% площади, затопленной водохранилищем, приходится на лес и кустарники. В связи с уменьшением скоростей течения открытый период в водохранилище сократился до 150 дней [Исаев, Карпова, 1989].

Залитие невырубленного леса толщиной менее 12 см, почвенного покрова и моховых болот с торфяниками в первые годы существования водохранилища вызвало снижение содержания кислорода и повышение содержания углекислоты. В зоне сброса сточных вод Братского лесопромышленного комплекса придонное содержание кислорода в 1977 г.

составило всего 0,1%, поверхностное – 38% насыщения, причем нижние слои воды были заражены сероводородом, концентрация которого достигала 30 мг/л. В целом на всех участках наблюдалось пониженное содержание кислорода до 13–18%, над затопленными пашнями растворенный кислород не был обнаружен, но присутствовало большое количество сероводорода [Серышев, Ожерельев, 1978]. В зоне сброса сточных вод Братского лесопромышленного комплекса биомасса бентоса составляет 0,932 г/кв. м, здесь преобладает олигохета *Tubifex tubifex* [Романенко, Тряпкина, 1978].

Заполнение Богучанского водохранилища, плотина которого расположена в низовьях Ангары, началось в 1987 г. Его длина 375 км, максимальная ширина 14–15 км, минимальная 1,2 км, средняя глубина 25 м, максимальная – 70 м, площадь 232,6 тыс. га. Вследствие изменения гидрологических условий в зоне затопления нерестилища осетра, стерляди и ряда других видов потеряли свое значение [Исаев, Карпова, 1989].

Для Ангары, как и для других рек Сибири характерно значительное сокращение численности осетровых (осетр и стерлядь). Их уловы, составлявшие в 1897 г. 440 тонн, к 1928 г. уменьшились до 72 т., а в 1941–1947 гг. колебались в пределах 12–67 т. [Шумайлов, 1986].

Создание каскада водохранилищ в верхнем течении Ангары (Иркутское, Братское, Усть-Илимское) и крупномасштабный лесосплав существенно изменили условия существования рыб и, в частности, осетра. Гидростроительство привело к уменьшению теплового стока реки, так, строительство Братской ГЭС уменьшило тепловой сток реки с 888,3 млрд. Гкал до 630,9 млрд. Гкал. Постройка плотин на Ангаре привела к исчезновению паводков, уровенный режим стал определяться попусками через плотины [Шумайлов, 1986].

До создания Богучанского водохранилища в низовьях Ангары отмечалось, что прогрессирующее долговременное загрязнение реки отходами лесосплава, достигшего масштабов 3 млн. кубометров древесины в год, привело к потере рыбохозяйственного значения рыбопромысловых участков Окуневская и Ангарская куры, рек Ирикнеева и Чуна, являвшихся местами нереста осетровых и лососевых рыб. Были полностью выведены из строя зимовальные ямы осетра Невонская, Богучанская, Пинчугская, Ирикнеевская, заилилось устье р. Тасеева. Именно в последнюю и в ее притоки Чуна и Бирюса после строительства плотин в верховьях Ангары начали в массовых количествах заходить осетровые, что ранее не отмечалось [Бурлаева, 1973]. В последние годы Братское и Усть-Илимское водохранилища остаются сильно загрязненными водами лесопромышленных комплексов, концентрации метилмеркаптана и сероводорода достигают сотен ПДК [Государственный доклад о состоянии..., 1992].

Уровень загрязнения вод Енисея весьма высок. На участке реки, населемом сибирским осетром, т.е. ниже Красноярска, вода постоянно загрязнена сточными водами предприятий химической, лесной и метал-

лургической промышленности, содержащими специфические вещества – лигносульфонаты, летучие кислоты, смолы и асфальтены. Их концентрации в 1989 г. составляли 1,3, 2,27 и 0,18 мг/л соответственно [Ежегодник качества ..., 1990а]. Это загрязнение сохранилось и в последующие годы [Государственный доклад о состоянии..., 1992]. Река сильно загрязнена нефтепродуктами, в устье Ангары 1989 г. их концентрация превышала ПДК в среднем в 7 раз, а в районе Игарки и Дудинки в 8–11 и 2–3 раза соответственно. В этом же году уровень загрязнения Енисея у устья Ангары фенолами превысил ПДК в 7 раз. В Енисейском заливе концентрация фенолов в 1991 г. достигала 22 ПДК [Государственный доклад о состоянии ..., 1992]. Притоки Енисея Нижняя и Подкаменная Тунгуски характеризуются повышенным до 9–14 ПДК содержанием соединений меди в воде [Ежегодник качества ..., 1990а]. В Енисее наблюдаются повышенные уровни радиоактивного загрязнения в связи со сбросами охлажденных вод прямоточного реактора Красноярского горно-химического комбината, в месте сброса регистрируются короткоживущие изотопы, такие как натрий-24, хром-51, марганец-54, мышьяк-56. Концентрация натрия-24 в 1991 г. превышала установленные нормативы в 9 раз [Государственный доклад о состоянии ..., 1992].

На формирование качества вод Енисея на участке, входящем в современный ареал сибирского осетра, т.е. ниже Красноярска, оказывает влияние уровень загрязнения реки в ее верхнем течении. Так, в 1990 г. в верхнем течении Енисея, ниже г. Кызыла, в 2–3 раза увеличилось загрязнение реки фенолами, средняя концентрация соединений меди увеличилась до 9–14 ПДК, а максимальная концентрация ионов меди достигала 155 ПДК. В верхнем бьефе Саяно-Шушенской ГЭС содержание нефтепродуктов в воде имело максимальное значение 25 ПДК. В Красноярском водохранилище в 1990 г. по сравнению с 1989 г. средняя концентрация нефтепродуктов увеличилась в 2 раза, достигнув 8–13 ПДК, в отдельных местах (пос. Усть-Абакан) концентрация нефтепродуктов достигает 120 ПДК [Ежегодник качества ..., 1991]. В последние годы в Красноярском водохранилище снизилось накопление рыбами хлорорганических пестицидов, в частности ДДТ и его производных [Чупров, Вышегородцев, 1997]. В целом для Енисея констатируется повышение уровня загрязненности. В среднем и нижнем течении возросли концентрации фенолов и нефтепродуктов до 9–11 и 6–12 ПДК соответственно (Подтесово, Игарка). В 1990 г. зафиксировано резкое увеличение численности и биомассы хирономид и олигохет на участке реки от Дивногорска до Красноярска. В 1990 г. была отмечена тенденция роста загрязнения по всем показателям ниже Красноярска. Одновременно с загрязнением Енисея наблюдается и изменения в составе и биомассе бентоса на отдельных его участках [Ежегодник качества ..., 1991].

Хатанга – относительно небольшая река, площадь ее бассейна 346100 кв. км, длина русла 779 км, она образуется от слияния рек Мойеро и Котуй. После впадения в нее р. Хеты русло имеет ширину до 1 км,

ложе реки песчаное. Питание Хатанги снеговое, среднегодовой сток 3200 кубометров воды в секунду. Замерзание реки с конца сентября до середины октября, вскрытие в разные годы происходит с середины мая по середину июня [Давыдов, 1955].

Река Лена – самая крупная река Якутии и вторая по водности после Енисея река Сибири, площадь ее бассейна 2425000 кв. км, длина русла 4270 км [Давыдов, 1955]. Питание Лены преимущественно снеговое. В верхнем течении снеговой сток составляет 40%, дождевой 35%, на долю подземных вод приходится 25%, ниже по течению это соотношение несколько изменяется за счет влияния притоков, питание которых отличается от ленского, в частности питание Витима преимущественно дождевое – 88% годового стока [Давыдов, 1955]. Между бассейнами Енисея и Лены по горным массивам, разделяющим их, проходит линия "ветро-раздела", сильно ослабляющая влияние атлантических воздушных масс к востоку от нее [Антонов, 1956], поэтому климат в бассейне Лены очень суровый, резко континентальный. Среднегодовые температуры имеют отрицательные значения, амплитуда колебаний температуры воздуха достигает 100 °С, в зимний период характерно влияние арктических воздушных масс с установлением длительных антициклонов и низких температур. Для бассейна Лены характерно повсеместное распространение вечной мерзлоты [Доронина, 1956], поэтому интенсивный сток талой воды и летних осадков создает бурные подъемы воды. Уровни воды в Лене подвержены значительным колебаниям. В верхнем течении у Качуга амплитуда уровня составляет 4,8 м, в 35 км выше устья р. Киренги у с. Марково 10,3 м, у Киренска 7,4 м, у устья Витима 11,3 м, в среднем течении Лены у с. Мухтуй 14,3 м у с. Нюя 10,7, у с. Покровское 10,3 м, и на участке от устья Алдана до устья Вилюя 8,5 м [Давыдов, 1955]. Амплитуда колебаний уровня воды достигает максимума в низовьях реки – 22,4 м [Вершинин, 1964], а у пос. Кюсюр (320 км от устья) составляет 30 м [Михайлов, 1997].

Ледостав в нижнем течении Лены устанавливается с третьей декады октября. Вообще для Лены, как и для других крупных рек Сибири, текущих с юга на север и несущих огромный поток тепла с юга характерно более позднее замерзание, чем в притоках. Лена замерзает в среднем на 10 дней позже, чем ее притоки. Вскрытие реки в верхнем течении происходит в первой декаде мая, а в нижнем на месяц позже – в первой декаде июня [Давыдов, 1955].

Термический режим различных участков Лены существенно различается (табл. 16). В верхнем и среднем течении Лены (Киренск, Олекминск, Покровское) среднемесячные температуры воды достигают 19°С, с ноября по апрель они равны нулю. В нижнем течении Лены (Жиганск, Кюсюр) среднемесячные температуры значительно ниже и не превышают 17°С, период с нулевыми значениями температур гораздо продолжительнее – с октября по май включительно.

Таблица 16. Среднемесячные температуры воды (°C) в разных участках Лены (по Соколовой, 1951).

Место	Месяцы						Годовая сумма тепла в градусоднях
	V	VI	VII	VIII	IX	X	
Киренск	3,0	12,6	17,1	15,6	8,9	1,9	1811
Олекминск	3,0	13,7	19,0	16,9	10,2	1,6	1973
Покровское	1,7	13,1	18,7	16,7	9,3	1,5	1869
Жиганск		12,0	17,0	15,2	8,6	1,0	1647
Кюсюр		5,3	14,2	12,6	6,8	0,8	1218

Таблица 17. Среднемесячные температуры воды (°C) Лены в районе гидропоста Тит-Ары за 1981–1983 гг.

Месяцы	VI	VII	VIII	IX	Годовая сумма тепла в градусоднях
Температура	3,8	12,3	13,0	5,8	1079

Минимальные среднемесячные температуры воды наблюдаются в верхнем участке дельты Лены у гидропоста Тит-Ары (табл. 17).

Среднегодовые суммы тепла в южных и северных частях бассейна Лены, рассчитанные по данным таблиц 15 и 16, различаются почти в два раза и составляют для наиболее теплого (Олекминск) и холодного (Тит-Ары) участков 1973 и 1079 градусодней соответственно.

С температурным режимом тесно связана и продолжительность периода открытой воды (табл. 18).

Длительность продвижения весеннего половодья от верховий к низовьям Лены колеблется от 27 до 44 дней, составляя в среднем 35 дней [Антонов, 1956]. Высота подъема воды во время вскрытия реки вследствие образования ледовых заторов, весьма значительна и составляет в среднем в верхнем течении (устье Витима) 4,5 м, а в нижнем течении (у пос. Кюсюр) – 18 м [Антонов, 1960].

Таблица 18. Продолжительность открытого периода в различных участках Лены (по Шостаковичу, 1909).

Место	Продолжительность открытого периода, в днях
Качуг	184
Киренск	164
Витим	181
Олекминск	172
Якутск	155
Булун	138
Устье реки	100

Химизм воды Лены обладает своеобразием. Минерализация воды в целом не высока и колеблется от 60–80 мг/л в половодье до 580–650 мг/л в конце зимы. Причем воды Лены в период половодья с переходом зимой на питание подземными водами переходят из гидрокарбонатного в хлоридный класс с повышенным содержанием анионов сильных кислот и ионов кальция [Давыдов, 1955].

Наиболее крупные притоки Лены: Витим, Олекма и особенно Алдан и Виллюй. Последние два притока заслуживают отдельного рассмотрения, поскольку в этих притоках осетр распространен весьма широко.

Алдан впадает в Лену в ее среднем течении в 1379 км от устья, площадь его бассейна 701800 кв. км, длина русла 2242 км. Питание реки в верхнем течении преимущественно дождевое (44%), на долю снегового и грунтового питания приходится 35 и 21% соответственно, в нижнем течении Алдана питание преимущественно снеговое. Ледостав происходит в конце октября, вскрытие 17–21 мая. Уровненный режим характеризуется весенним паводком, отсутствием летней межени и резким спадом уровня перед ледоставом. Весеннее половодье на Алдане приходится на июнь. В отличие от Лены, высота весеннего подъема воды на Алдане от верховьев к низовьям уменьшается. Вода слабо минерализованная, гидрокарбонатного класса [Давыдов, 1955]. Русло Алдана на всем его протяжении сложено галечниковыми и песчано-галечниковыми грунтами. Температурный режим Алдана близок к таковому среднего течения Лены (табл. 19).

Таблица 19. Среднемесячные температуры воды (°C) в разных участках Алдана (по Соколовой, 1951).

Место	М е с я ц ы						Годовая сумма тепла в градусоднях
	V	VI	VII	VIII	IX	X	
Учур	1,3	10,2	16,8	13,4	7,3	1,1	1536
Усть-Миль	1,9	11,8	17,3	15,3	9,3	1,4	1746
Крест-Хальджай	1,4	11,4	17,4	15,8	9,5	1,7	1752
Батамай	1,0	11,0	16,8	15,2	9,1	1,0	1657

Как видно из таблицы 19, температурный режим в различных участках Алдана весьма сходен, различия среднемесячных температур в его верхнем (Учур) и нижнем (Батамай) невелики. Средняя многолетняя сумма тепла в нижнем течении Алдана (Крест-Хальджай) составляет 1752 градусодней и лишь немного ниже, чем в наиболее теплом участке р. Лены.

Виллюй впадает в Лену в 1233 км от ее устья. Площадь бассейна 490000 кв. км, длина русла 2435 км, среднегодовой расход воды 2300 кубометра в секунду. В целом верхнее течение реки, за исключением зоны Виллюйского водохранилища (расположено в 1300 км от устья,

выше г. Чернышевский, создано в 1965–1976 гг.) до с. Сунтар (746 км от устья), носит горный и полугорный характер. Питание реки преимущественно снеговое – 54%, дождевые осадки – 38%, а подземные воды – всего 8% годового стока. Для Вилюя характерно высокое весеннее половодье, уровень воды в мае поднимается на 12,5 м, в июле половодье заканчивается. Ледостав в третьей декаде октября, вскрытие реки во второй половине мая. Зимой Вилюй в районе Сунтар обычно промерзает до дна. Вода гидрокарбонатного класса, слабо минерализованная [Давыдов, 1955]. Температурный режим Вилюя близок к таковому среднего течения Лены.

Река **Яна** образуется от слияния рек Дулгалах и Сартанг на северном склоне Верхоянского хребта. Площадь бассейна 244700 кв. км, длина русла 879 км. Питание реки преимущественно снеговое и ледниковое, подземные воды составляют не более 10% годового стока. Половодье приходится на конец мая. Замерзание реки длительное и продолжается 3–4 недели, ледостав в низовьях устанавливается в начале октября, а в верховьях – в середине октября. Вскрытие Яны происходит в среднем течении в середине мая, и в низовьях в начале июня [Давыдов, 1955]. Продолжительность открытого периода в нижнем течении Яны (Казачье) составляет в среднем 128 дней [Аверина и др., 1962].

Река **Индирикка** образуется от слияния рек Хастах и Тарынюрх, площадь бассейна 360400 кв. км, длина русла 1790 км [Давыдов, 1955]. Верхнее течение реки протяженностью 940 км, от истоков до с. Крест-Майор представляет собой горную реку. Среднее течение Индирикки от пос. Крест-Майор (850 км от устья) до с. Якутские Юрты расположено на низменности, изобилующей озерами и болотами. В нижнем течении река разбивается на множество рукавов шириной 100–400 м. Для нижнего течения Индирикки характерно интенсивное размывание низких берегов, связанное с таянием вечной мерзлоты, в результате чего русло ее на этом участке неустойчивое, в отдельных местах за период открытой воды берега могут отступать на 70–100 м [Аверина и др., 1962]. Во время подъема воды река несет огромное количество растительных остатков.

Питание реки происходит в основном за счет таяния сезонных и вечных снегов и ледников (в частности большое значение в питании Индирикки имеют огромные наледи, образующиеся при промерзании ее притока – р. Мома), влияние дождевого стока значительно, грунтовые воды в питании реки значения практически не имеют. Для Индирикки характерно длительной половодье, начинающееся с середины мая, максимальные уровни наблюдаются в июле-августе. Замерзает река в первой половине октября, ее вскрытие весной происходит медленно, в нижнем течении у Русского Устья она вскрывается в середине июня [Давыдов, 1955]. Период открытой воды на Индирикке составляет в среднем у пос. Воронцово, Чокурдах и Русское Устье 132, 125 и 121 день соответственно [Аверина и др., 1962]. Климат в бассейне Индирикки чрезвычайно

суровый, именно здесь в районе Оймьякона находится полюс холода северного полушария Земли. В таблице 20 приведены среднемесячные температуры воды Индигирки по данным метеостанций Индигирская и Чокурдах за период с 1979 по 1988 гг.

Таблица 20. Среднемесячные температуры воды (°С) в Индигирке.

Метеостанция	М е с я ц ы					Годовая сумма тепла в градусоднях
	VI	VII	VIII	IX	X	
Индигирская	4,9	13,0	10,7	5,0		1024
Чокурдах	5,6	13,7	11,6	5,8	0,2	1126

Как видно из таблицы 20, вода Индигирки на всем ее протяжении холодная, в южной (метеостанция Индигирская, 1412 км от устья реки) и северной (метеостанция Чокурдах, 153 км от устья) частях бассейна температуры воды сходны с таковыми в дельте Лены. Годовая сумма тепла в верхней и нижней частях Индигирки варьирует в узких пределах и примерно равна сумме тепла в наиболее холодной части нижнего течения Лены. Более низкие температуры воды в южной части бассейна Индигирки связаны с ледниковым питанием реки, в северной части бассейна, ниже по течению, вода несколько прогревается, хотя и незначительно.

Река Колыма берет свое начало в Колымском и Черском хребтах от слияния рек Кулу и Аян-Юрях, площадь бассейна 644100 кв. км, длина русла 2600 км [Давыдов, 1955].

Питание Колымы преимущественно снеговое – 47% и дождевое – 42%, грунтовые воды составляют лишь 11%. Половодье начинается в мае, характеризуется быстрым подъемом уровня и ледовыми заторами, максимальный уровень воды наблюдается в июне при ледоходе [Давыдов, 1955].

Осенний ледоход перед замерзанием начинается в конце сентября в нижнем течении реки и в начале октября в верхнем течении [Давыдов, 1955]. Характерной особенностью Колымы является образование зимой наледей и трещин во льду вследствие напора воды при образовании зажоров. Вскрытие реки бурное, начинается в верхнем течении в середине мая, в нижнем течении в начале июня. Период открытой воды на Колыме непродолжителен и составляет у пос. Зырянка (995 км от устья), Среднеколымска (650 км от устья) и Нижнеколымска (168 км от устья) в среднем 143, 139 и 121 дней соответственно [Аверина, 1962; Шостакович, 1909].

В таблице 21 представлены среднемесячные температуры воды за десятилетний период с 1979 по 1988 гг. по данным метеостанций Черский и Зырянка.

Как видно из таблицы 21, температуры воды и годовая сумма тепла в нижнем течении Колымы – основном местообитании сибирского осетра

в этой реке, несколько выше, чем в Индигирке и в дельте Лены. Последняя является основным местом нагула нижнеленской популяции осетра.

Таблица 21. Среднемесячные температуры воды (°C) в р. Колыме.

Место	Месяцы						Годовая сумма тепла в градусоднях
	V	VI	VII	VIII	IX	X	
Черский		6,6	14,3	10,9	4,7	0,2	1128
Зырянка	0,8	9,4	14,2	11,9	5,3	0,4	1302

Изменение условий обитания рыб, и в частности сибирского осетра, в реках Якутии связаны, в основном, с загрязнением последних. Гидростроительство в этом регионе развито слабо. Колымская ГЭС, построенная в верхнем течении реки в 1981–1984 гг. значительно южнее границы ареала осетра, вероятно, не изменила условия его существования.

Вилуйское водохранилище, созданное в верхнем течении Вилуя в 1965–1976 гг., имеет протяженность 480 км, площадь 217 тыс. га, максимальную ширину 15 км, глубину до 80 м, расположено в зоне вечной мерзлоты. Плотина ГЭС разделила вилуйскую популяцию осетра, и, если до зарегулирования стока осетр был наиболее многочислен в устьях притоков Вилуя Чона, Чиркуо, Ахтаранда, то после залития Вилуйского водохранилища осетр переместился вверх по реке и в 1971 г. встречался в зоне переменного подпора, где попадались как неполовозрелые, так и половозрелые особи, в том числе и самки с остаточной невыметанной икрой, что свидетельствовало о размножении осетра и выше водохранилища [Биология Вилуйского водохранилища, 1979]. В самом водохранилище в первое десятилетие его существования осетр был полностью изъят промыслом и в настоящее время не встречается, а на подпорных участках реки крайне редок [Кириллов, 1986].

Уровни и причины загрязнения рек Якутии изучены в гораздо меньшей степени, чем рек Обь-Иртышского бассейна. Основными источниками загрязнения Лены, Индигирки и Колымы являются предприятия алмазо- и золотодобывающей промышленности, жилищно-коммунального хозяйства и водный транспорт. Считается, что повышенные концентрации соединений меди и цинка в водах Лены и Колымы обусловлены природными факторами – размывом грунтов, содержащих их. Однако отмечается, что проведение горнорудных разработок также сопровождается повышением концентраций меди и цинка в воде [Ежегодник качества..., 1990а, б].

В таблицах 22–24 использованы данные следующих публикаций: [Ежегодник качества ..., 1985; 1986; 1990а, б; Гидрохимический бюллетень..., 1977; 1978; 1979; 1983а, б, в].

Как видно из таблиц 22–24, уровень загрязнения Лены, Алдана и Индигирки не столь высок, как вод Обь-Иртышского бассейна, однако прослеживается тенденция к его увеличению, начиная с 1976–1978 гг. В

Таблица 22. Среднее превышение предельно допустимых концентраций (ПДК) поллютантов в Лене (в скобках максимальные значения).

Годы	Нефтепродукты	Фенолы	Соединения цинка	Соединения меди	СПАВ
1976	2	—	—	—	—
1977	2 (30)	2,3 (31)	1	1	1 (5)
1978	5 (84)	2,2 (16)	1	1	1 (5)
1979	1–6 (39,6)	—	(19–24)	1–3 (39)	—
1982	5	5	—	—	—
1983	4 (62–117)	4 (53)	1 (2)	3	—
1984	3,5	3,5 (20)	1–2	2	—
1985	2,4 (58)	4 (35)	—	2,7	—
1990	1–8 (28)	1–4	1–7	1–7 (30)	—
1991	1–4	6–7 (24)	0–1	—	—

Таблица 23. Среднее превышение предельно допустимых концентраций (ПДК) поллютантов в р.Алдане (в скобках максимальные значения).

Годы	Нефтепродукты	Фенолы	Соединения цинка	Соединения меди
1978	1 (96)	—	—	—
1979	(53)	—	(6,8)	(167)
1982	—	—	1,48	2,9
1983	5 (30)	4 (24)	—	1,5
1984	4 (30)	4	—	2
1985	2 (40)	5 (37)	—	2

Таблица 24. Среднее превышение предельно допустимых концентраций (ПДК) поллютантов в Индигирке (в скобках максимальные значения).

Годы	Нефтепродукты	Фенолы	Соединения цинка	Соединения меди
1976	—	—	—	—
1977	—	5(10)	—	—
1978	—	—	2	—
1979	10	—	4 (23)	1–3 (149)
1982	—	—	—	—
1983	4 (12)	3	—	—
1984	3(13)	5	—	—
1985	2 (46)	5 (39)	—	—
1990	1	3–6	1	2–7
1991	1–2	2–6	1	2–4

бассейне Оби нефтяное и фенольное загрязнение достигло значительно более высокого уровня, чем в реках Якутии, в последних же несколько выше загрязнение соединениями цинка. В воде р. Колымы присутствуют соединения марганца и свинца [Государственный доклад о состоянии ..., 1992] и весьма высоки концентрации соединений меди. Так, в 1989 г., в районе пос. Усть-Средникан в результате смыва медьсодержащих пестицидов и вымывания из грунтов соединений меди их среднегодовая концентрация превышала ПДК в 10 раз, максимальная концентрация составляла 27,95 ПДК [Ежегодник качества..., 1990б].

В целом экологическая ситуация в верхнем течении Оби, верхнем и среднем течении Иртыша, верхнем течении Енисея, на Ангаре, верхнем течении Лены, Вилюя и Колымы оценивается как острая, а в Байкальском районе и средней Оби как очень острая или критическая [Государственный доклад о состоянии..., 1992].

Глава 7

Питание и рост сибирского осетра

7.1. Питание

К настоящему времени накоплено значительное количество сведений о качественном составе и сезонности питания сибирского осетра на большей части его ареала [Исаченко, 1912; Романова, 1948; Сальдау, 1948; Подлесный, 1955; Пирожников, 1955; Егоров, 1961; Кириллов, 1962; 1972; Новиков, 1966; Соколов, 1966 б; Соколов и др., 1986].

Обь-Иртышский бассейн

По данным Юданова [цит. по Сальдау, 1948] в Обской губе у мыса Биткова осетр питается моллюсками *Sphaerium corneum*, *Pisidium amnicum*, а также личинками *Tendipedidae*: *Monodiamesa bathyphilum*, *Procladius* sp., *Chironomus* sp., *Paracladopelma* sp. По данным Г.А.Головкова [1942, цит. по Сальдау, 1948], осетр близ устья р. Анти-Паюта также питается моллюсками *Sphaerium corneum*, *Pisidium amnicum*.

В нижней Оби [Урбан, 1938, цит. по Сальдау, 1948] в летнее время в питании осетра преобладают моллюски – *Sphaerium* sp., а зимой – личинки *Simuliidae*. У осетра размером 11–84 см основными компонентами питания являются из личинок тендипедид – *Paracladopelma* sp., *Trichocladus* sp., из личинок ручейников – *Hydropsychidae*.

В р. Оби у Белогорья и в Иртыше (песок Черемховский) осетр в основном питается личинками хирономид (20 форм), из которых по количеству и по весу преобладает *Paracladopelma* sp., часто, но в незначительных количествах встречаются *Procladius* sp., *Trichocladus* sp., *Culicoides* sp. Зимой в питании осетра обильно представлена *Paracladopelma* из тендипедид, отмечается *Monodiamesa bathyphila*, а личинки *Simuliidae*, *Coleoptera* и моллюски *Sphaerium* sp. не играют никакой роли. Летом, в июне-июле, количество личинок *Paracladopelma* sp. в питании осетра падает до 0,8%, а преобладают личинки *Simulium* sp., число которых составляют 85,6%, а вес 37,2 %. Это связано по времени с массовым их развитием в эти месяцы. Летом также увеличивается доля моллюсков и личинок ручейников в питании осетра [Сальдау, 1948].

Исследование питания осетра во время зимовки на зимовальных ямах в р. Оби (февраль) показало, что у молоди осетра массой от 0,563 до 1,8 кг в желудках присутствовали только мелкие личинки хирономид в количестве от 8401 до 62390 шт. Спектр питания осетров весом от 7 до 10,4 кг на II стадии зрелости был более широким, ведущими компонен-

тами были гаммариды и ручейники, за ними в порядке убывания следовали: личинки поденок, личинки хирономид, водяные жуки, моллюски (*Pisidium* sp.) остатки высшей водной растительности. У зрелых производителей на III–IV стадиях зрелости желудки были пусты [Вотинов, 1963].

У молоди сибирского осетра массой от 2 до 600 г в верховьях Оби основу питания по массе и частоте встречаемости составляли личинки ручейников (*Trichoptera*), поденок (*Ephemeroptera*) и *Chironomidae* [Соломоновская, 1952]. В настоящее время в питании молоди осетра сходной массы 75–590 г как по частоте встречаемости, так и по массе возросла роль личинок хирономид и малощетинковых червей (*Oligochaeta*), а личинки поденок и ручейников исчезли, что связывается с изменением состава бентофауны, вызванным загрязнением, к которому хирономиды и олигохеты менее чувствительны [Соловов, 1997].

В Иртыше (Вагайский район), по данным А.И.Ревнивых [1937], основную пищу осетра в июле-августе составляют личинки *Chironomidae*, *Trichoptera*, *Ephemeroptera*. Ручейники представлены преимущественно *Brachycentrus subnubilus*, *Hydropsyche ornatula* (16,7%), *Ephemeroptera* – *Palingenia longicaudata*. Другие организмы – *Simuliidae*, *Copepoda*, *Ostracoda* встречаются единично. В питании осетра представлена также рыба: плотва размером 90–250 мм (до 5 шт. в желудке), елец до 170 мм, ерш до 80 мм и налим до 120 мм. Появление частично хищного питания осетра происходит в раннем возрасте (3+). Эти сведения согласуются с данными о спектре питания осетра в районе Тобольска [Чаликов, 1930], а также в Уватском и Вагайском районах [Меньшиков, 1936], где главными пищевыми организмами осетра также являются личинки *Ceratopogon* sp., *Chironomus* sp. и *Trichoptera*; личинки *Ephemeridae*, *Perlidae*, *Agrion*, а моллюски (*Sphaerium* sp.), ракообразные (*Cyclops* sp., *Daphnia* sp.) и рыбы имеют подчиненное значение.

В целом, для осетра Обь-Иртышского бассейна отмечаются некоторые различия в питании различных размерных и возрастных классов. Так, молодь обского осетра (длиной до 50 см) питается преимущественно личинками тендипедид, ручейников, поденок, симилидами, частью моллюсками (шаровкой, горошинкой). У крупных осетров роль поденок в питании ниже, они часто поедают моллюсков, иногда молодь и икру рыб. Из рыб в питании осетра встречаются: плотва, елец, ерш, пескарь, налим, минога, щука (особи до 25 см длиной) [Дрягин, 1949].

Енисейский бассейн

В бассейне Енисея, так же как и в Обском, наблюдается различие в питании осетра на речных участках и в заливе. В Енисейском заливе пищей осетра служат главным образом морские тараканы – *Mesidothea* [Исаченко, 1912; Никольский, 1971]. В Енисейской губе морские тараканы составляют свыше 90% пищи, а личинки хирономид почти отсутствуют. Известен случай, когда в желудке осетра весом 18,5 кг было об-

наружено 70 небольших миног [Подлесный, 1958]. В низовьях реки основную пищу составляют амфиподы (*Mesidothea*, *Pontoporeia*, *Marenzelleria*), в гораздо меньшем количестве личинки хирономид, часто встречается фитодектрит [Подлесный, 1955]. В реке осетр главным образом питается личинками миног, моллюсками *Pisidium*, личинками *Tabanidae*, *Chironomidae* и *Ephemeridae* [Исаченко, 1912]. На участке Енисея от устья Курейки до Гольчихи основу питания осетра составляют личинки хирономид: *Polypedilum*, *Procladius*, *Trichocladius*, *Culicoides* и др., личинки эфемерид стоят на втором месте [Романова, 1948]. Относительно питания осетра в зимний период существуют противоречивые сведения, так, по сведениям В.Л.Исаченко [1912], зимой в районе Гольчихи желудки осетров наполнены морскими тараканами, в то же время А.В.Подлесный [1958] считал, что во время зимовки осетр, по-видимому, не питается. В целом отмечается прямая зависимость между характером пищи осетра и качественным составом бентоса [Романова, 1948].

В р. Ангаре основную пищу осетра составляют личинки хирономид, количество которых достигает 25–32 тыс. шт. в желудке, личинки поденок и симулид, гаммариды имеют меньшее значение, еще реже встречаются моллюски, иногда личинки миног (до 70 шт. в желудке). Состав пищи зависит от грунта пастбищ: на каменистых грунтах в пище преобладают личинки ручейников, на илистых – хирономид [Дрягин, 1949].

В оз. Байкал главную пищу осетра составляют гаммариды, личинки хирономид, веснянок, поденок и байкальские широколобки. Нередко встречаются в желудках моллюски, олигохеты, кладки планарий, личинки ручейников, мух, жуков, мошек [Егоров, 1961]. Иногда желудки рыб наполнены почти исключительно губками. У байкальского осетра с возрастом прослеживается изменение состава пищи – на открытых участках приустьевого пространства р. Селенги пищу молодых осетров составляют почти исключительно гаммариды, но нередко желудки рыб бывают наполнены молодью широколобок, реже встречаются моллюски, черви и кладки планарий. В питании сеголетков и годовиков преобладают более мелкие формы хирономид и иногда молодь гаммарид, имеющую более нежные покровы [Егоров, 1961]. Рыбы более старших возрастов наряду с хирономидами, потребляют гаммарид, а в реках – поденок и веснянок, при этом в пище появляются более крупные формы. Уже в возрасте 3–4 лет осетр иногда поедает молодь байкальских широколобок, но главной пищей остаются личинки хирономид и гаммариды. В возрасте 5–6 лет и старше в пище осетра преобладают гаммариды и чаще встречается молодь рыб – преимущественно мальки широколобок, реже – карповых. Взрослые рыбы питаются в основном широколобками, но иногда и молодью других рыб (окунь и др.) [Егоров, 1961].

В притоках Байкала весной и летом главной пищей осетра являются личинки поденок, хирономид, веснянок; личинки ручейников, мошек, жуков, слепней и других насекомых являются второстепенной пищей [Егоров, 1961].

В зимний период (январь–март) рыбы, зимующие в Байкале, не перестают питаться [Егоров, 1961].

Наиболее подробно изучено питание сибирского осетра в реках Восточной Сибири – Лене, Индигирке и Колыме, имеющиеся данные позволяют провести оценку не только спектров питания, но и частот встречаемости отдельных компонентов пищи [Соколов, 1966б; Рубан, Конопля, 1994].

Бассейны рек Якутии

Питание сибирского осетра р. Лены исследовано наиболее детально. При этом показано, что общий характер питания и закономерности изменения спектра питания в зависимости от участка реки и состава бентофауны те же, что и в других крупных речных системах. В самых низовьях реки осетр питается преимущественно амфиподами *Pontoporeia* и изоподами *Mesidothea*, а в самой реке преобладают личинки хирономид, в частности *Paracladopelma* sp., *Cryptochironomus* sp. и *Stictochironomus* sp. [Пирожников, 1955; Соколов, 1966 б], причем по направлению вверх по реке роль хирономид несколько снижается и, наоборот возрастает роль моллюсков, личинок ручейников, веснянок и поденок [Соколов, 1966 б]. Значение личинок разных видов *Chironomidae* на различных участках Лены неодинаково, что, видимо, является проявлением ранее отмеченной прямой зависимости между характером пищи осетра и и качественным составом бентоса [Романова, 1948]. Так, по данным Л.И.Соколова [1966 б], в дельте Лены наибольшее значение имеет *Cryptochironomus camptolabis*, значительно меньшее *Metriocnemus fuscipes*, *Procladius*, *Cryptochironomus*, *Cryptochironomus rolli* и *Chironomus heterodentatus*. Выше по течению (на участке от устья Натары до места в 200 км ниже Якутска, т. е. в 600–1450 км от устья Лены) в питании осетра преобладает *Procladius*, затем уже *Cryptochironomus camptolabis*. Второстепенными объектами питания ленского осетра являются личинки ручейников: *Hydropsyche* и *Arctopsyche*, значительно реже *Leptocerus annulicornis* и *Phryganea striata*; личинки веснянок: *Perla*, *Chloroperla*, *Perlodes*; личинки поденок: *Heptagenia*, *Ephemerella*, *Ametropus* [Соколов, 1966 б].

Для ленского осетра, так же как обского и байкальского, характерно увеличение по мере роста рыб размеров потребляемых пищевых организмов. Особенно отчетливо это прослеживается у устья р. Натары – районе с более высокой биомассой бентоса, здесь с увеличением размеров рыб резко падает роль личинок *Chironomidae* и возрастает роль моллюсков. В других участках в пределах одних и тех же таксономических групп более крупные рыбы потребляют и более крупные организмы [Соколов, 1966 б]. Ленский осетр в зимнее время (декабрь) не прекращает питания. Зрелые особи с гонадами на IV-V стадиях зрелости в период,

предшествующий нересту, за редким исключением, не питаются [Соколов, 1966 б].

В правом притоке Лены р. Алдане, по нашим данным, осетр размером до 70–80 см питается личинками Chironomidae, Plecoptera, Trichoptera, Heleidae, Ceratopogonidae, в небольшом количестве присутствуют моллюски Sphaerium, Pisidium. Начиная с размеров 75 см, осетр частично переходит на питание рыбой. Крупные половозрелые осетры длиной свыше 90 см полностью переходят на хищное питание, в одном желудке встречается до 5–7 экз. ельца и плотвы, относительные размеры которых составляют 2,8–16,0% длины осетров [Соколов и др., 1986].

Сравнение спектров питания и частот встречаемости отдельных компонентов питания сибирского осетра из низовьев Лены и Колымы (табл. 25) показывает, что из 23 компонентов общими являются 11, в питании колымского осетра, так же как и ленского, преобладают личинки Chironomidae и Heleidae. Однако наблюдаются и существенные различия в частотах встречаемости. Так, в питании колымского осетра часто встречаются Copepoda, Lynceus brachiuus, рыбы, в то время как личинки Plecoptera и Diptera, моллюски и олигохеты, столь обычные в питании ленского осетра, редки или не встречаются вовсе.

У осетра р. Колымы случаи хищничества наблюдаются чаще, чем у ленского [Соколов, Новиков, 1965].

Анализ собственных материалов по питанию сибирского осетра реки Индигирки (табл. 26) показал, что общими для двух исследованных выборок осетра из низовьев реки, являются наиболее часто встречающиеся личинки хирономид Paracladopelma camptolabis, Prodiamesa gr. bathyphila, Procladius и личинки Ceratopogonidae, Plecoptera и Ephemeroptera. В целом состав пищи осетра в выборке, собранной в 150 км от устья Индигирки, обеднен по сравнению с таковым в выборке, собранной выше по течению, где кроме перечисленных личинок хирономид встречаются Cryptochironomus gr. defectus, Chironomus macani, Parachironomus parastratus, Stictochironomus gr. histro.

Состав пищи осетра в исследованных нами выборках из р. Колымы не одинаков (табл. 26). У особей из участка реки, примыкающего к месту впадения в нее р. Ожогина (900 км от устья Колымы) состав пищи беднее, здесь отсутствуют личинки Chironomus, Lipiniella arenicola, Cricotopus gr. silvestris и gr. algarum, Plecoptera и Trichoptera, нет Oligochaeta, Nematoda и моллюсков, в то же время из всех компонентов питания осетра, характерных для среднего течения реки, в низовьях отсутствуют только личинки Cryptochironomus gr. defectus. Наибольшее число компонентов питания наблюдается у осетров из низовьев Колымы.

Высокая частота встречаемости в желудках осетра личинок хирономид Paracladopelma camptolabis и Prodiamesa gr. bathyphila во всех четырех исследованных выборках свидетельствует о том, что питание осетра в Индигирке и Колыме происходит как в русловой части на песчано-галечниковых грунтах, так и на заиленных грунтах проток и заливов.

Соотношение частот встречаемости личинок этих видов согласуется с характером грунта на исследованных участках рек; так, в нижнем течении Индигирки, где много проток и мест с заиленным дном, личинки *Paracladopelma camptolabis* встречаются чаще, чем в Колыме. Максимальная частота встречаемости личинок *Prodiamesa* gr. *bathypbila* отмечается у осетров р. Колымы в выборке, собранной при впадении в нее р. Ожогина (900 км от устья Колымы), где участок реки имеет песчано-галечниковое дно и является нерестилищем осетра.

Таблица 25. Питание осетра Лены и Колымы в летний период (по [Соколов, Новиков, 1965])

Компоненты пищи	Встречаемость, в %	
	Лена	Колыма
личинки	97,5	76,9
куколки	25,4	—
Ephemeroptera-личинки	7,0	—
Trichoptera-личинки	11,1	17,6
Plecoptera-личинки	13,5	5,9
Megaloptera-личинки	0,4	—
Heleidae-личинки	45,1	33,3
Diptera-личинки	25,0	5,9
Coleoptera-личинки	0,8	5,9
Coleoptera-imago	0,4	—
Oligochaetae	18,0	—
Formicidae	2,9	5,9
Mollusca	16,4	—
Hydracarina	1,6	5,9
Mesidothea entomon	—	5,9
Copepoda	2,5	17,6
Cladocera	0,4	—
Lynceus brachiurus	—	53,0
Ostracoda	4,5	—
Gammaridae	0,8	—
Личинки миноги	1,6	—
Pisces sp.	1,2	17,6
Икра рыб	4,1	5,9

Визуальный анализ содержимого желудков осетра на нерестилищах в Индигирке и Колыме показал, что он продолжает питаться и во время размножения.

Существенную роль в питании осетра рек Индигирки и Колымы играют личинки мокрецов (*Ceratopogonidae*), причем, как видно из таблицы 26, частота их встречаемости в более южных выборках увеличивается.

ся. Личинки веснянок (Plecoptera) наиболее часто встречаются в питании индигирского осетра и значительно реже у колымского, причем на участке Колымы с быстрым течением и песчано-галечниковым грунтом (при впадении р. Ожогина) их нет вовсе.

Таблица 26. Частота встречаемости (%) отдельных компонентов питания сибирского осетра рек Индигирки и Колымы (наши данные).

Река	Индигирка		Колыма	
Компоненты питания	150 км от устья	290 км от устья	240 км от устья	900 км от устья
Личинки хирономид:				
<i>Polypedilum nubesculosum</i>	—	16,67	15,40	12,50
<i>Paracladopelma camptolabis</i>	75,0	58,33	30,80	37,50
<i>Cryptochironomus gr.defectus</i>	—	16,67	—	12,50
<i>Cryptochironomus gr.dneprinus</i>	—	—	62,50	7,70
<i>Chironomus macani</i>	—	16,67	—	—
<i>Parachironomus pararostratus</i>	—	8,34	23,10	12,50
<i>Stictochironomus gr.histro</i>	—	8,34	15,40	75,0
<i>Prodiamesa gr.bathyphila</i>	62,50	66,67	53,80	87,5
<i>Procladius sp.</i>	50,0	66,67	23,10	25,0
<i>Chironomus sp.</i>	—	—	30,80	—
<i>Lipiniella arenicola</i>	—	—	30,80	—
<i>Tanytarsus sp.</i>	—	—	—	12,50
<i>Cricotopus gr.silvestris</i>	—	—	15,40	—
<i>Cricotopus gr.algarum</i>	—	—	15,40	—
Куколки хирономид	12,50	16,67	23,10	—
Личинки:				
<i>Ceratopogonidae</i>	37,50	41,67	23,10	50,0
Plecoptera	50,0	83,33	15,40	—
Ephemeroptera	37,50	33,33	30,80	50,0
Trichoptera	—	—	23,10	—
Diptera:				
Diptera imago	12,50	33,33	—	12,50
Diptera личинки:				
<i>Brachycera sp.</i>	—	16,67	—	—
<i>Hebecnema sp.</i>	—	8,34	—	—
Insecta imago	—	—	—	12,50
Mollusca	—	—	15,40	—
Copepoda	—	—	—	25,0
Oligochaeta	12,50	8,34	15,40	—
Nematoda	—	8,34	7,70	—
икра рыб	12,50	8,34	—	—

Сравнение наших данных с материалами по питанию осетра Колымы, собранными А.С.Новиковым [1966] на участке реки от поселка Зырянка (995 км от устья) до начала дельты, показывает, что и в том и в другом случае наиболее часто встречающимися объектами питания являются личинки хирономид, мокрецов и ручейников, последние в наших пробах встречаются лишь в низовьях реки. К сожалению, в материалах А.С.Новикова [1966] не указаны конкретные места сбора проб, но, вероятно, личинки ручейников также были характерны для низовьев реки.

В питании осетра в низовьях Колымы, в той части, где ощутимо сказывается влияние морской фауны (60 км от устья реки), по нашим данным, встречаются и такие организмы как *Mesidothea entomon*, это подтверждается и данными А.С.Новикова [1966]. Питание осетра в начале дельты может происходить и на довольно больших глубинах (26–32 м). Значительное количество представителей морской бентофауны в питании осетра характерно также для низовьев и опресненных придельтовых пространств других рек. Так, в Енисее ниже Дудинки основную пищу осетра составляют *Mesidothea*, *Pontoporeia*, *Marenzellaria* [Подлесный, 1955], в Енисейском заливе и в реке зимой у селений Гольчиха и Пустое – *Chiridothea sibirica* [Исаченко, 1912]. В Енисейской губе морские тараканы составляют свыше 90% пищи осетра [Подлесный, 1958]. В приустьевом пространстве р. Лены (бухта Тикси у мыса Мостах) *Pontoporeia affinis* составляет до 80% содержимого желудков по весу, *Mesidothea entomon* – в отдельных случаях до 50% [Пирожников, 1955].

Несходство качественного состава питания исследованных нами выборок осетра из рек Индигирки и Колымы могло бы быть объяснено различием в их размерном составе, поскольку, как было показано в отношении осетра из нижнего течения Лены, по мере роста рыб изменяются и размеры потребляемых ими организмов [Соколов, 1966 б], причем в данном случае наиболее отчетливо эта зависимость прослеживалась в отношении поедаемых осетром моллюсков. Однако в исследованных нами выборках, моллюски были обнаружены в желудках лишь трех особей из р. Колымы, что не дает возможности проследить указанную зависимость. В отношении других компонентов питания при визуальном анализе также не удалось обнаружить увеличение размеров потребляемых организмов по мере роста осетра. Единственно очевидное различие в питании осетра разных размеров заключается в том, что в отличие от молоди в питании более крупных особей встречается рыба. Из 293 просмотренных желудков индигирского осетра 5,5% содержали рыбу, питание рыбой характерно, в основном, для особей длиной более 90 см и в возрасте 20 и более лет, в желудках которых встречается до 4 ельцов размером до 17,5 см. Изредка молодь рыб обнаруживается в питании и более мелких осетров. Так, молодь была найдена в желудке осетра длиной 38,8 см в возрасте 5 лет. В питании индигирского осетра встречаются и такие случайные объекты как мышевидные грызуны. Такое явление

нами наблюдалось в 1987 году во время лесных пожаров, вызвавших миграцию грызунов через реку [Рубан, Конопля, 1994].

Вообще, несмотря на то, что сибирский осетр является типичным бентофагом, питание рыбой в той или иной степени характерно практически для всех исследованных его популяций: р. Оби [Сальдау, 1948; Вотинцов, 1958], р. Лены [Соколов, 1966 б; Кириллов, 1972; Рубан, Акимов, 1991] и ее притоков – р. Вилюя [Кириллов, 1962], р. Алдана [Соколов и др., 1986], р. Индигирки [Рубан, Акимов, 1991] и Колымы [Новиков, 1966; наши данные]. Пожалуй, в наибольшей степени питание рыбой свойственно байкальскому осетру, зимой в придельтовом пространстве р. Селенги в его желудках преобладают широколобки (*Cottopterygidae*), вес пищевого комка при этом может достигать 1,5 кг, зафиксирован случай, когда в желудке байкальского осетра весом 37 кг оказалось 220 годовиков окуня [Егоров, 1961]. В питании енисейского осетра рыба не отмечалась [Исаченко, 1912; Романова, 1948; Подлесный, 1955].

Приведенные сведения позволяют с достаточной определенностью говорить, что сибирскому осетру в некоторой степени свойственно хищное питание, в противовес мнению Ф.Н.Кириллова [1972] о том, что сибирский осетр заглатывает только травмированную или погибшую рыбу. Против этого утверждения свидетельствует и то, что рыба в желудках осетров встречается, по нашим наблюдениям, и в местах, значительно удаленных от рыболовецких участков, в частности в Алдане, а также там, где лов производится достаточно крупноячейными ставными сетями, не травмирующими мелких рыб.

Таблица 27. Индексы наполнения желудков сибирского осетра различных популяций (в процедиимилле).

Место лова	Индекс наполнения желудка	Источник
Обь	73 (от 0,4 до 216,0)	Вотинцов, 1963
Обская губа	134,7	Сальдау, 1948
оз. Байкал	71 (от 12 до 242)	Егоров, 1961
Лена (о. Столб)	106,2	Соколов, 1966б
Лена 674 км от устья (устье р. Натары)	158,2	Соколов, 1966б
Лена 1233 км от устья (устье р. Вилюя)	44,6	Соколов, 1966 б
Лена 1440 км от устья (200 км ниже г. Якутска)	128,1	Соколов, 1966 б

В связи с труднодоступностью большинства мест обитания осетра и недостаточной его численностью для сбора суточных проб, до настоящего времени отсутствуют количественные оценки рационов в естественных условиях, однако об интенсивности питания осетра отдельных популяций можно судить по индексам наполнения желудков (табл. 27).

Как видно из таблицы 27, индексы наполнения желудков у сибирского осетра различных популяций варьируют в широких пределах. Наиболее высокие значения наблюдаются у обского осетра и в выборках ленского осетра в районе устья р. Натары и в 200 км ниже Якутска. Однако высокие значения индексов наполнения желудков и ленского осетра не свидетельствуют о высокой обеспеченности его пищей, поскольку, непереваримая часть пищевого комка (ил, песок, растительные остатки) составляет его большую часть, иногда превышающую по весу 90% [Соколов, 1966 б]. Байкальский осетр также вместе с пищевыми компонентами заглатывает большое количество ила и песка [Егоров, 1961]. Вероятно, у взрослых особей байкальского осетра, которые питаются преимущественно рыбой [Егоров, 1961], количество заглатываемого ила и песка должно быть меньше. Величина индексов наполнения желудка у сибирского осетра не зависит от размеров рыб [Егоров, 1961; Соколов, 1966 б].

7.2. Рост

Сибирский осетр достигает значительных размеров и массы. Известны поимки особей обской популяции массой 180–200 кг [Берг, 1949; Дрягин, 1949]. Однако в естественных условиях он является одной из наиболее медленно растущих форм осетровых, что связано с экологическими условиями и, в первую очередь, с обеспеченностью пищей и температурным режимом водоемов. В искусственных условиях при высокой обеспеченности пищей и повышенной, по сравнению с естественной, температурой воды темп роста сибирского осетра существенно увеличивается. Экспериментальными работами по выращиванию молоди ленского осетра в аквариумах было показано, что темп его роста не уступает таковому у русского осетра р. Волги [Соколов, 1965а]. В условиях Нарвского рыбоводного завода сибирский осетр значительно опережал в росте русского осетра [Егельский, 1967; 1970]. В прудах Аксайского рыбхоза Ростовской области ленский осетр в возрасте 4+ имел среднюю массу 1900 г, а отдельные особи этой возрастной группы достигали 3000 г. При садковом выращивании на Пяловском водохранилище сибирский осетр рос лучше, чем другие осетровые и в четырехлетнем возрасте достигал средней массы 1880 г [Михеев, 1974; 1979]. Особенно хорошо выявляются потенциальные возможности роста сибирского осетра при выращивании его на теплых водах [Бердичевский и др., 1983] (табл. 28). Повышение температуры воды на 4–7° летом и на 9–10° зимой по сравнению с естественным водоемом сопровождается повышением темпа весового роста в 7–9 раз [Акимова и др., 1980]. При тепловодном выращивании сибирского осетра ленской популяции во Франции также были достигнуты высокие результаты – средняя масса особей в возрасте 4 года составляла 2500 г (от 1250 до 3850 г.) [Lamar-

que, 1979]. При том же способе выращивания средний ежегодный прирост осетра на Таллинском рыбокомбинате был 0,75 кг [Кокарев, 1983].

Таблица 28. Темп весового роста ленского осетра при выращивании на теплых водах [Бердичевский и др., 1983].

Возраст, лет	Конаковский завод (бассейны)		Таллинский рыбокомбинат (садки)	
	масса тела, г.		масса тела, г.	
	средняя	максимальная	средняя	максимальная
1	34	100	100	300
1+	400	1200	600	1200
2	1400	1600	1300	2000
2+	1500	3100	1900	3600
3	2500	—	2400	4100
3+	2700	4900	3100	5100
4	3100	5800	3800	6000
4+	3800	6700	4200	8000
5	4100	7600	—	—
5+	5500	9100	—	—
	5600	—	—	—
6+	6400	10800	—	—

В естественных водоемах линейный и весовой рост сибирского осетра разных популяций существенно различается.

Наши результаты показывают (рис. 38), что самым низким темпом линейного роста обладают популяции сибирского осетра из нижнего течения рек Лены и Индигирки. Значительно более высоким темпом линейного роста обладает осетр из Енисея. Осетр байкальской и колымской популяций характеризуются более высоким темпом роста, чем ленский и индигирский осетры. Молодые особи байкальского и колымского осетра в возрасте до 11 лет имеют сходные размеры, но начиная с возраста 12 лет байкальский осетр обгоняет в росте колымского, а с 13 лет — енисейского. Среди речных популяций осетра наиболее быстрорастущей является обская, но молодь этой популяции до возраста 8 лет имеет сходные размеры с енисейским осетром. Байкальский осетр начиная с возраста 17 лет обгоняет в росте обского. Колымская популяция осетра наиболее быстрорастущая в водоемах Якутии. Как видно на рисунке 38, колымский осетр начиная с возраста 17 лет обгоняет в росте енисейского осетра, а в 21 год обского.

Различия в темпе линейного роста самцов и самок сибирского осетра выражены слабо (рис. 39, 40, 41, 42). Как правило, среди молодых неполовозрелых особей самки обладают несколько большими размерами, в более старших возрастных классах различия в размерах сглаживаются, но в отдельных популяциях, в частности нижнеленской, самцы обладают большими размерами [Кошелев и др., 1989].

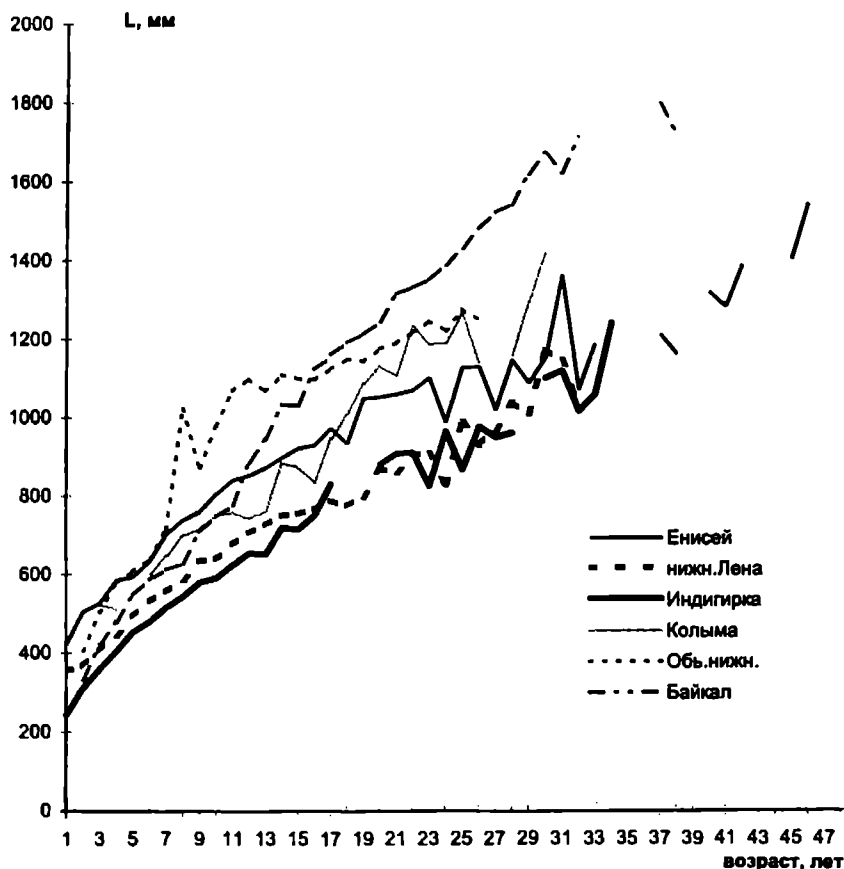


Рис. 38. Линейный рост сибирского осетра (L – длина тела)

Исследование весового роста сибирского осетра (рис. 43, 44, 45, 46, 47) выявило те же различия между популяциями, а также самцами и самками, что и при рассмотрении линейного роста.

Анализ формы кривых линейного роста сибирского осетра из нижнего течения Оби, Енисея, Лены и Инди́гирки показывает, что темп роста не постоянен. Начиная с возраста 11–13 лет темп роста снижается, что вызывает уменьшение наклона кривых роста, построенных по наблюдаемым данным (рис. 38–42). Ранее также отмечалось, что у сибирского осетра из водоемов Якутии крутизна наклона кривых линейного роста, построенных по наблюдаемым данным, уменьшается по достижении определенного возраста, то есть происходит как бы замедление линейного роста, предположительно связанное с достижением особями половой зрелости [Соколов и др., 1986; Кошелев и др., 1989; Рубан, Акимова, 1991]. Однако подобная картина может быть следствием и других причин, в частности, меньшей продолжительности жизни быстрорастущих

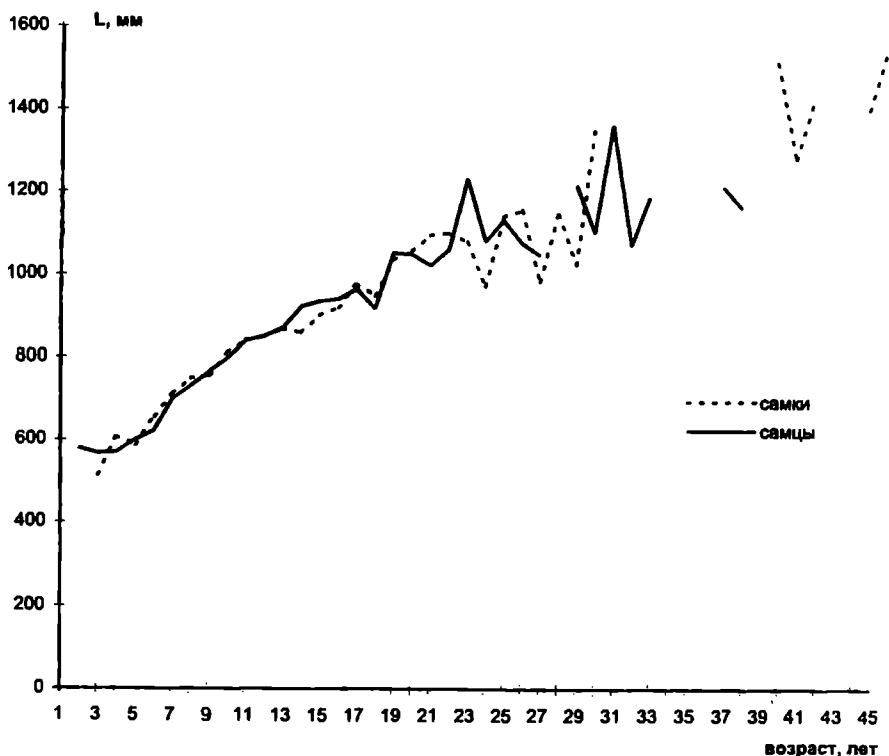


Рис. 39. Линейный рост самцов и самок сибирского осетра Енисея (L – длина тела)

особей в отдельных возрастных классах. Для проверки этого предположения нами было проведено специальное исследование [Рубан, 1995 б] с использованием подхода, суть которого состояла в установлении положительной корреляции между размером регистрирующей структуры и длиной тела с последующим сравнением распределений промеров годового кольца у какой-либо молодой возрастной группы с аналогичным распределением промеров того же годового кольца у особей старших возрастных групп. Сходство или различие распределений промеров одного и того же годового кольца у молодежи и старших возрастных групп будет свидетельствовать о сохранении или элиминации особей с различным темпом роста. Анализ выборки осетра (257 экз.) из низовьев р. Лены, собранной у острова Тит-Ары и в протоках дельты реки в 1986 г., показал, что линейный рост самцов и самок осетра исследованной популяции неодинаков, в возрастных группах старше 13 лет самцы обгоняют в росте самок (рис. 48) [Кошелев и др., 1989]. Самки живут продолжительнее самцов, достигая возраста 51 года, в то время как самцы старше

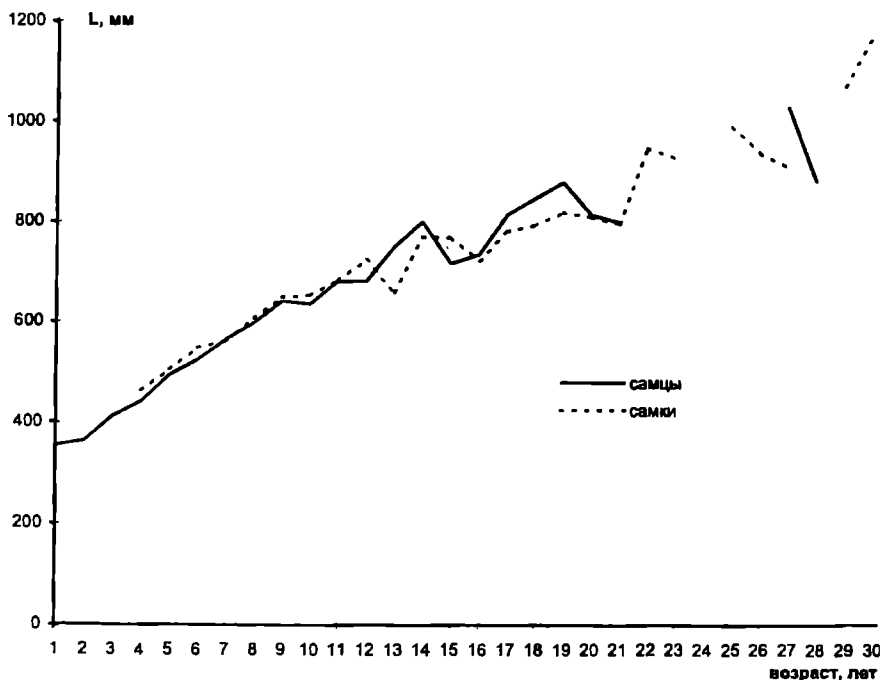


Рис. 40. Линейный рост самцов и самок сибирского осетра нижней Лены (L – длина тела)

27 лет в уловах этой популяции отсутствовали. Следовательно, форма кривой роста, построенная для всей выборки осетра, может в значительной мере определяться неодинаковой продолжительностью жизни самок и самцов. Меньшая продолжительность жизни последних, растущих быстрее, является одной из причин, создающих видимость замедления роста при анализе выборки в целом. Кроме того, эта картина может быть вызвана и меньшей продолжительностью жизни быстрорастущих самок, рассматриваемых отдельно, что может быть выяснено с помощью описанного выше подхода.

Между диаметром маргинального луча грудного плавника, по спилам которого определяли возраст осетра, в 8–10 мм от центра сочленовной головки, в месте спила, и длиной тела рыб существует весьма тесная корреляция ($r=0,63$). Было построено распределение частот промеров третьего годового кольца у рыб в возрасте три года (рис. 49 а). Поскольку размеры трехлетних самцов и самок были весьма сходны, при построении этого распределения разделение рыб по полу не производилось. Аналогичные распределения были построены отдельно для самцов (рис. 49 б) и самок (рис. 49 в) старших возрастных групп, достигших половой зрелости (старше 10 лет).

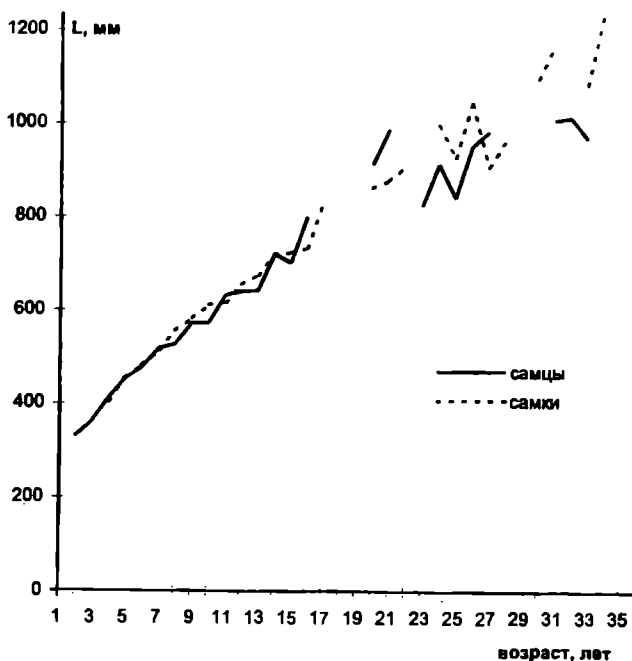


Рис. 41. Линейный рост самцов и самок сибирского осетра Индигирки (L — длина тела)

Сравнение распределений показывает, что в старших возрастных группах модальные значения диаметра третьего годового кольца меньше, чем у трехлетних особей, и отсутствуют особи с максимальными значениями диаметра третьего годового кольца, т.е. особи, в молодом возрасте росшие быстрее. Более четко это выражено в группе самцов. Отсутствие в группе трехлетних осетров медленнорастущих особей с малым диаметром годового кольца, вероятно связано с небольшой их численностью в выборке (18 шт.). Таким образом, при допущении сохранения быстрорастущими особями высокого темпа роста в течение всей жизни, можно предположить, что видимое уменьшение крутизны наклона кривой роста, интерпретируемое ранее как замедление роста, в значительной степени связано с повышенной смертностью быстрорастущих рыб, характерной как для самцов и самок, рассматриваемых отдельно, так и для всей выборки в целом.

Меньшая продолжительность жизни быстрорастущих особей отмечена для многих видов рыб [Никольский, 1974]. В последнем случае видимое уменьшение крутизны наклона кривой роста усугубляется меньшей продолжительностью жизни самцов, растущих быстрее в старших

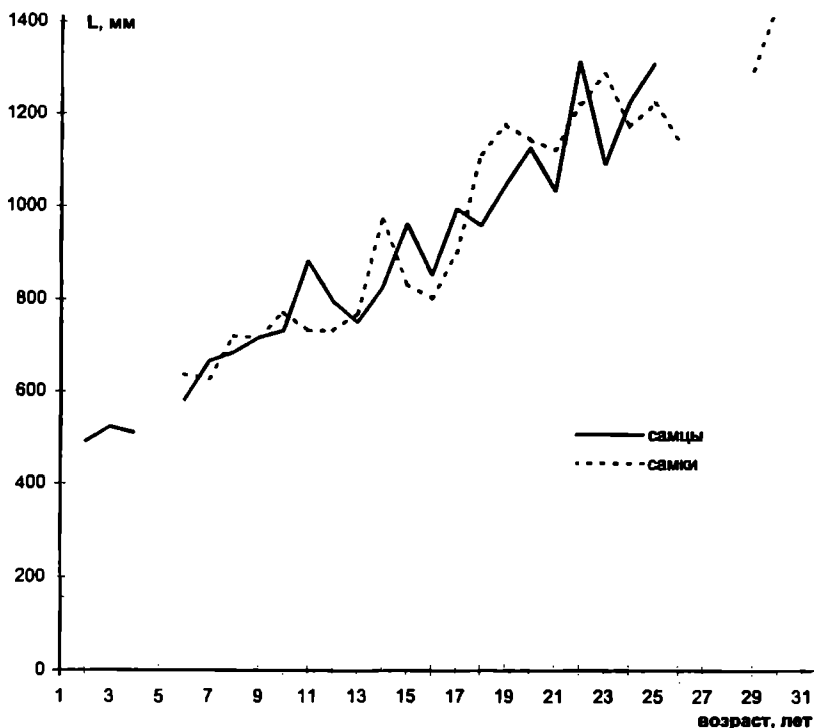


Рис. 42. Линейный рост самцов и самок сибирского осетра Колымы (L — длина тела)

возрастных группах. Однако при этом нельзя исключить и действительное замедление линейного роста особей с возрастом.

Продолжительность жизни самцов и самок сибирского осетра в популяциях, различающихся темпом роста, неодинакова. В обской и енисейской и байкальской популяциях осетра, характеризующихся с высоким темпом роста, различий в продолжительности жизни самцов и самок не отмечалось [Вотинов и др., 1975; Подлесный, 1955, Егоров, 1961], наши данные по возрастному составу уловов енисейского осетра также свидетельствуют об этом.

Как видно из таблицы 29, максимальный возраст самцов и самок осетра в наших уловах из разных популяций существенно различается, максимальные различия наблюдаются в популяциях Лены и Индигирки, характеризующихся наиболее медленным ростом. Рассматривая аналогичные различия в структуре популяции севрюги Г.В.Никольский [1974] считал, что они, так же как и у большинства осетровых, связаны с различиями в обеспеченности пищей. Об этом же свидетельствуют и наши данные о темпе роста осетра различных популяций.

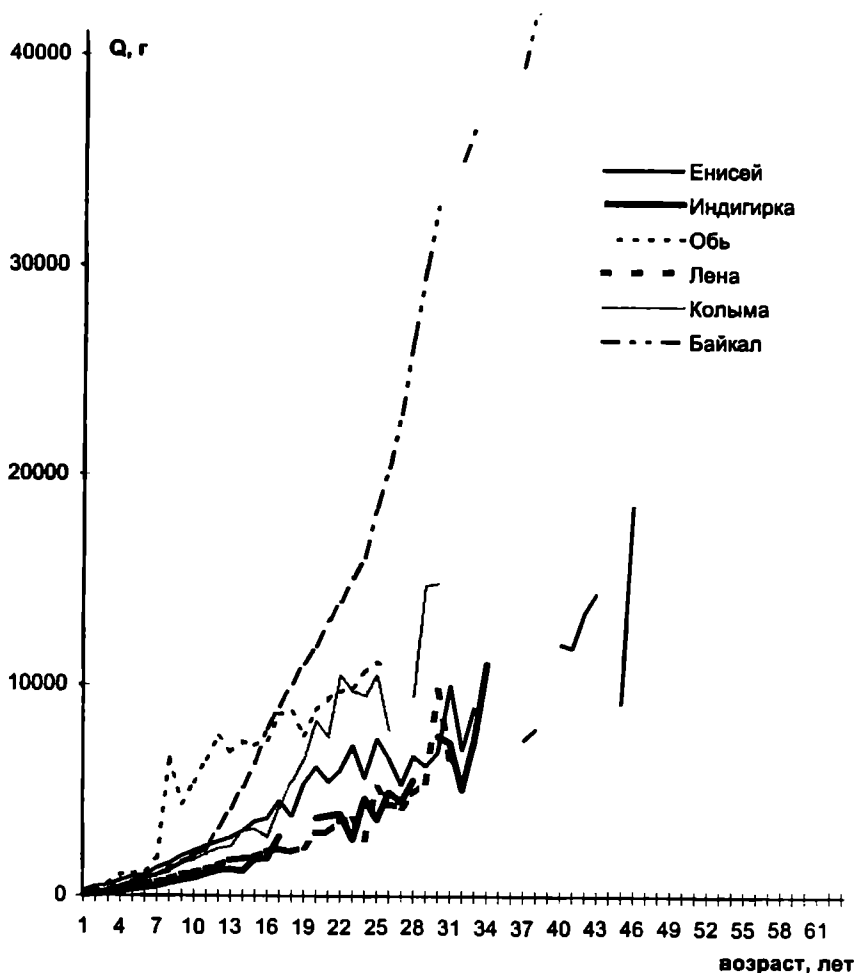


Рис. 43. Весовой рост сибирского осетра (Q – масса тела)

Таблица 29. Максимальный возраст самцов и самок (лет) сибирского осетра уловах из разных популяций (наши данные).

Река	Самцы	Самки
Енисей	51	49
Лена	28	50
Индигирка	38	63
Колыма	30	42

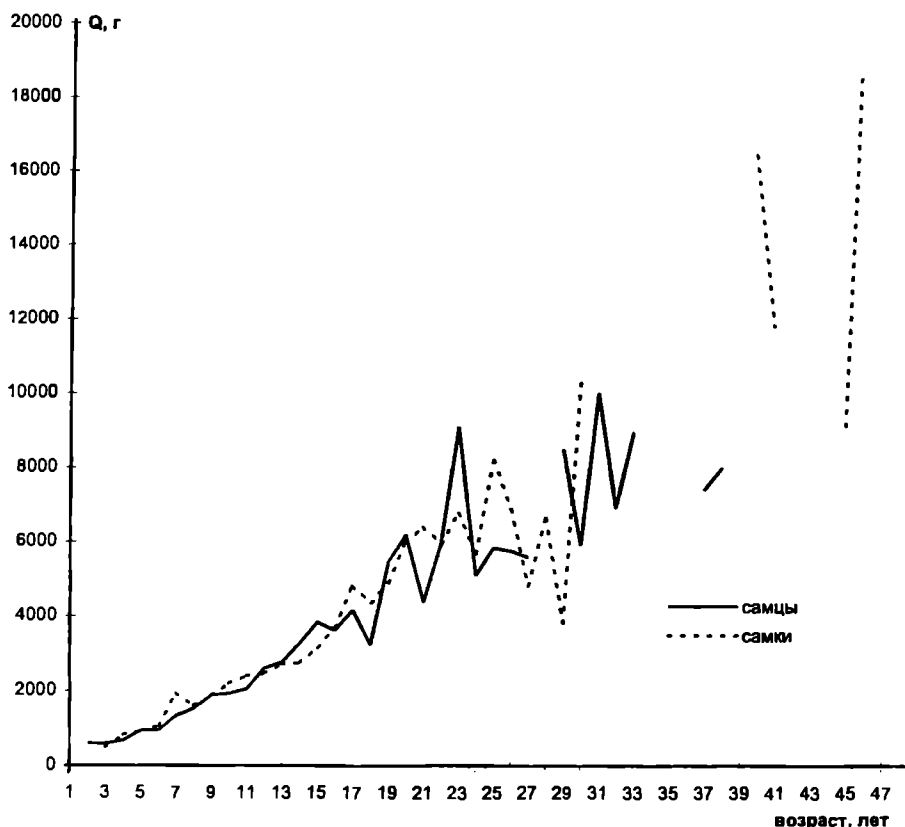


Рис. 44. Весовой рост самцов и самок сибирского осетра Енисея (Q – масса тела)

Для анализа наблюдаемых различий в темпе роста и структуре отдельных популяций осетра необходимо сравнение уровня обеспеченности их пищей и теплового режима водоемов, оказывающего непосредственное влияние как на рост рыб, так и на развитие их кормовой базы. В настоящее время, как уже говорилось выше, отсутствуют данные о суточных рационах осетра различных популяций, поэтому сравнение обеспеченности их пищей можно провести, используя лишь данные о биомассе бентоса – основного источника пищи осетра.

Основные нагульные площади осетра в обском бассейне находятся в пойменной системе Нижней Оби, ее дельте и Обской губе. В нижнем течении Оби для осетровых наибольшее значение имеет биомасса бентоса в протоках, где она колеблется от 123 до 2165 кг/га, а ведущими группами бентоса являются мелкие моллюски (*Sphaerium*, *Pisidium*) и личинки тендипедид. В дельте Оби наибольшее количество бентоса на-

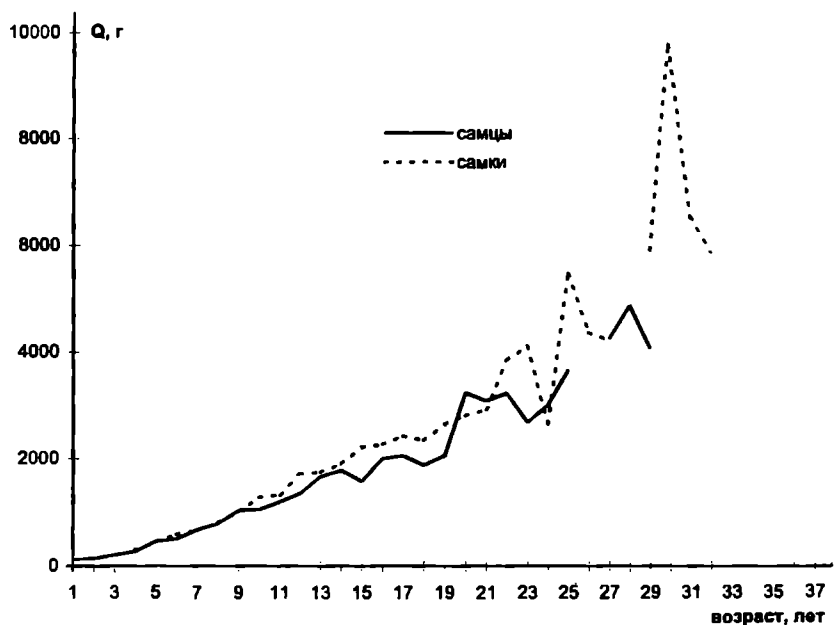


Рис. 45. Весовой рост самцов и самок сибирского осетра нижней Лены (Q – масса тела)

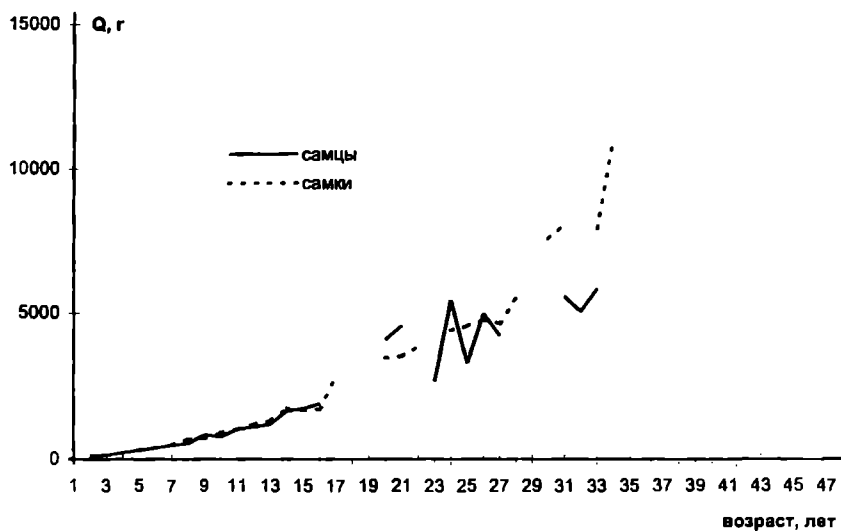


Рис. 46. Весовой рост самцов и самок сибирского осетра Индигирки (Q – масса тела)

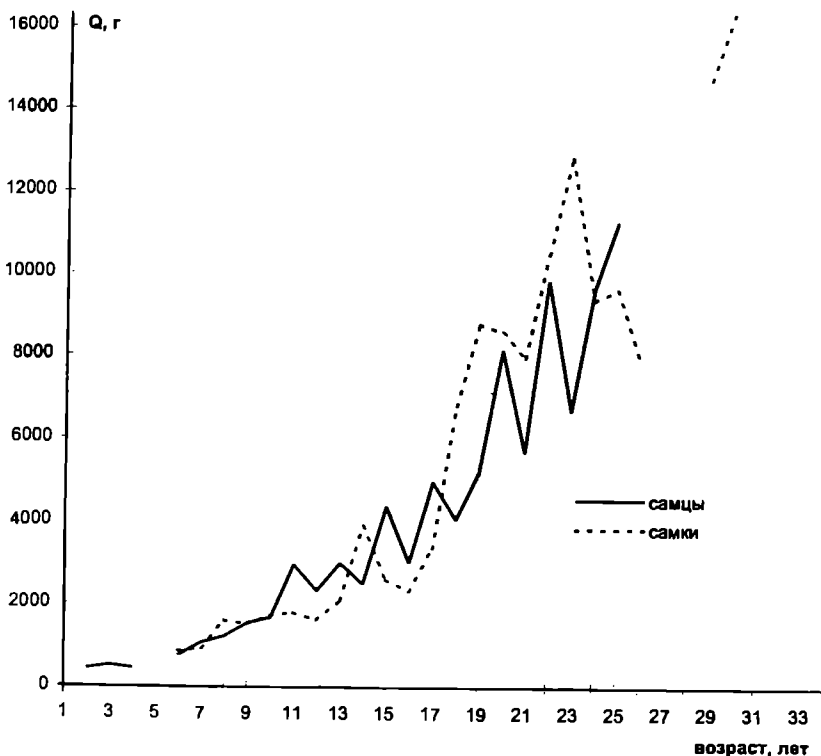


Рис. 47. Весовой рост самцов и самок сибирского осетра Колымы (Q – масса тела)

блюдается на глубоководных участках проток, где его биомасса достигает в среднем 276 кг/га, а преобладающей формой являются моллюски (70% биомассы). В пресноводной южной части Обской губы биомасса бентоса составляет 18,1 кг/га. В средней части Обской губы (от мыса Каменный до мыса Хоноросале) средняя биомасса бентоса равна 23,7 кг/га, преобладающими бентическими формами являются мизиды, бокоплавы *Pontoporeia affinis* и морские тараканы *Mesidothea*. Севернее 72 параллели в Обской губе преобладают солоноватоводные бентические организмы, биомасса бентоса колеблется от 6 до 632,6 кг/га [Вотинов, 1963].

В Новосибирском водохранилище биомасса бентоса весьма непостоянна и меняется в разные годы в зависимости от проточности. В первые годы после залития наблюдались максимальные значения биомассы (до 640–850 кг/га), что характерно и для других водохранилищ. На втором десятилетии существования водохранилища произошла относительная стабилизация развития бентоса, его биомасса в течение года колеблется в пределах 107,4–220,1 кг/га [Благовидова, 1976].

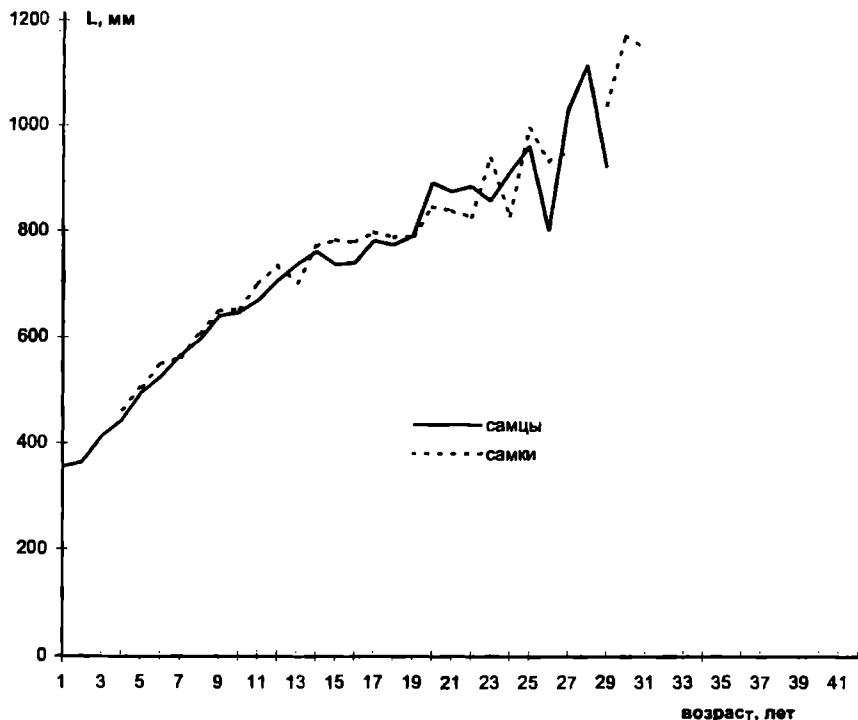


Рис. 48. Линейный рост самцов и самок сибирского осетра из дельты Лены (L — масса тела)

Биомасса бентоса в Енисее варьирует в значительных пределах на разных участках реки, в каждом из которых доминируют различные биоценозы. В целом, исходя из процентного соотношения площадей различных грунтов, было определено, что биомасса бентоса для среднего течения Енисея в его верхнем и нижнем участках составляет 15,7 и 9,9 кг/га соответственно и 18,5 кг/га — для нижнего течения реки [Грезе, 1953]. В дельте Енисея и в Енисейской губе биомасса бентоса составляет 56,8 и 48,9 кг/га соответственно. По более поздним сведениям [Грезе, 1957], биомасса бентоса Енисея в нижнем плесе верхнего течения между Красноярском и Ангарой составляла 20,8 кг/га, в верхнем плесе среднего течения между устьями Ангары и Подкаменной Тунгуски — 11,5 кг/га, в нижнем плесе среднего течения Енисея между устьями Подкаменной и Нижней Тунгуски — 10,6 кг/га, в нижнем течении реки от устья Нижней Тунгуски до Усть-Порта — 13,5 кг/га. Для дельты Енисея была принята более реальная величина биомассы бентоса равная 39,4 кг/га [Грезе, 1957], а для Енисейской губы — 48,9 кг/га.

Байкальский осетр большую часть жизни проводит в самом озере, а не в реках, поэтому его рост происходит в основном за счет использова-

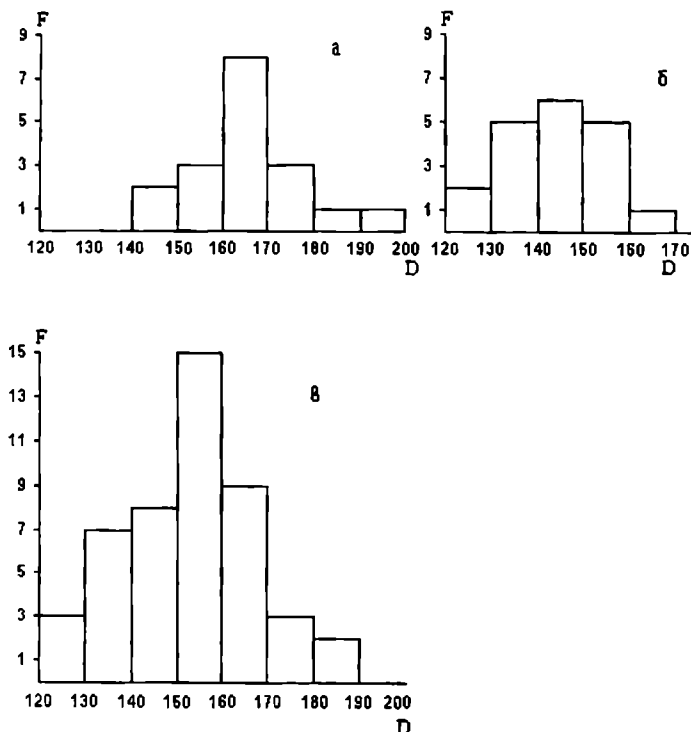


Рис. 49. Распределение частот встречаемости диаметра третьего годового кольца сибирского осетра из дельты р. Лены (F – частота встречаемости, экз.; D – диаметр в делениях окулярмикрометра, увел. 4x8); а – у особей в возрасте 3 года; б – у самцов осетра старше 10 лет; в – у самок осетра старше 10 лет

ния бентоса придельтовых мелководий и прибрежной полосы Байкала [Егоров, 1961]. В связи с этим для характеристики условий питания осетра наибольший интерес представляет биомасса бентоса литорали до глубины 5 м. На каменистом грунте литорали Байкала на глубине 2–5 м среднегодовая биомасса бентоса составляет 67,42 г/кв. м (674,2 кг/га), сезонные колебания биомассы невелики – от 569,7 кг/га зимой до 828 кг/га осенью. Во все сезоны по массе доминируют моллюски 38,5–44,3%, гаммариды – 7,85–20,0% и ручейники 7,0–10,6% [Каплина, 1974]. В южной части Байкала в зоне действия сточных вод Байкальского целлюлозного комбината отмечено снижение биомассы олигохет [Кожова и др., 1974].

В р. Лене основным местом нагула наиболее многочисленной нижнеленской популяции являются протоки дельты реки [Соколов, 1966 б], а также многочисленные протоки нижнего течения реки. Биомасса бенто-

са на различных грунтах Трофимовской протоки дельты Лены варьирует в значительных пределах: 2,2 кг/га на илисто-песчаных грунтах, 10,1 кг/га на илистых грунтах, но, в целом, для протоки составляет 0,56 кг/га. Основным компонентом бентоса по массе являются олигохеты, на долю которых приходится 82% [Урбан, 1949]. Средняя биомасса бентоса русла реки в ее нижнем течении на участке Жиганск–Сектях без учета проток составляет 0,361,96 кг/га. Средняя биомасса бентоса, рассчитанная для всего нижнего течения реки, включая ее протоки и дельту, составляет 5,9 кг/га [Вершинин, 1964].

Как видно из приведенных данных (рис. 40–48, табл. 30), темп роста осетра скоррелирован с термическим режимом водоемов и биомассой бентоса.

Таблица 30. Сумма тепла и биомасса бентоса в различных участках ареала сибирского осетра.

Водоем	Сумма тепла	Биомасса бентоса, кг/га	Источник
Обь, Салехард	1583	123,0-2165	Вотинов, 1963
Средняя Обь – Самаров- ский р-н		9,79	Урбан, 1949
Новосиби́рское водохр.	2625,7	104,7-220,1	Орлова, Широ- ков, 1976
Иртыш			
Байкал (в слое 0-50 м)	1400	569,7-828,0	Вотинцев, 1961
Енисей, верхнее течение	2222	10,6-11,5 13,5 39,4 48,9	Грезе, 1957
среднее течение	1789		
нижнее течение			
дельта			
Енисейская губа		48,9	
Лена, нижнее течение		0,36-1,96 без дельты 5,9 с дельтой	Вершинин, 1964
о. Тит-Ары	1079	0,56	Вершинин, 1964
пос. Кюсюр	1276		
Дельта	1348		
Инди́гирка, Чоку́рдах	1139	-	-
Колы́ма, Черский	1128	-	-
Колы́ма, Зыря́нка	1302	-	-

Наиболее быстрорастущая популяция осетра Оби обитает в условиях максимальной для сибирских рек обеспеченности пищей и средних годовых сумм тепла. Водоемы Якутии наиболее холодные и характеризуются наименьшим развитием бентоса. Мы не располагаем данными о развитии бентоса в Индигирке и Колыме. Однако следует заметить, что их термический режим в нижнем течении сходен с таковым в низовьях

Лены. Средние суммы тепла в низовьях Колымы несколько выше, чем в низовьях Лены и Индигирки, вероятно, этим объясняется и несколько более высокий темп роста колымского осетра по сравнению с ленским и индигирским. Енисейский осетр, обладающий промежуточным темпом роста между обским осетром и осетром из рек Якутии, обитает, соответственно, в промежуточных климатических и трофических условиях. Наиболее интересной представляется байкальская популяция осетра. Как видно на рисунках 39 и 43, темп роста байкальского осетра до 10–12-летнего возраста сходен с таковым у енисейского и колымского, при этом он обитает в условиях гораздо большей биомассы бентоса, но при несколько более низких температурах, чем енисейский осетр. Начиная с 11-летнего возраста темп роста байкальского осетра резко ускоряется и в возрасте 10–12 лет он обгоняет в росте енисейского и колымского, а в возрасте 17 лет – обского. Наиболее приемлемым объяснением этого феномена является указанный выше переход байкальского осетра от бентофагии к более энергетически выгодному хищному питанию. Аналогичное увеличение темпа роста при переходе на хищное питание ранее отмечалось нами для алданской популяции осетра [Соколов и др., 1986]. Переход байкальского осетра на питание рыбой, вероятно, вызван тем, что несмотря на высокие значения биомассы бентоса литорали Байкала, ее относительная площадь весьма невелика и поэтому, видимо, обеспеченность осетра бентическими организмами недостаточна. Об этом свидетельствует тот факт, что темп роста байкальского осетра до 10–12-летнего возраста, т.е. в период питания преимущественно бентическими организмами, существенно не отличается от роста енисейского и колымского осетров, обитающих в биотопах с гораздо более низкой биомассой бентоса (Енисей) и меньшими среднеголетними суммами тепла (Колыма).

Заключение

Сибирский осетр является чрезвычайно пластичным в отношении питания видом, состав его пищи существенно изменяется в как в пределах ареала, так и в различных возрастных группах. Будучи типичным бентофагом, сибирский осетр может в отдельных случаях практически полностью переходить на хищное питание.

Анализ изменения состава пищи осетра на протяжении речных бассейнов позволяет выявить ряд общих тенденций. В питании сибирского осетра в устьевых пространствах рек, впадающих в Ледовитый океан, преобладают представители морской бентофауны. Для устьев большинства этих рек – Енисея, Лены, Индигирки, Колымы – характерно питание осетра амфиподами и изоподами, в Обской губе осетр питается преимущественно моллюсками. Выше по течению, в реках, спектры питания расширяются и состав пищи существенно изменяется. Основу пита-

ния осетра здесь составляют личинки хирономид, поденок, ручейников, веснянок, гаммариды, моллюски и др.

Во всех исследованных популяциях осетра наблюдаются возрастные изменения размера и состава его пищевых организмов, по мере роста в его питании все большее значение приобретают более крупные формы, для отдельных популяций (р. Обь) отмечено расширение спектра питания с возрастом. В большинстве популяций, за исключением енисейской, осетр начиная с возраста 3–5 лет частично переходит на хищное питание, а в отдельных популяциях (оз. Байкал) взрослые особи питаются преимущественно рыбой.

Характерной особенностью сибирского осетра является то, что он не прекращает питаться зимой на большей части ареала. Прекращение питания зимой отмечено только для зрелых производителей в Оби. Вероятно, большие кормовые ресурсы обского бассейна, что косвенно подтверждается максимальным темпом роста обского осетра по сравнению с остальными популяциями, позволяют производителям накопить энергетические запасы, достаточные для продолжительной миграции и нереста.

В р. Лене осетр, за редким исключением, в период, предшествующий нересту, не питается. В реках Индигирке и Колыме питание осетра продолжается и в период размножения.

Для большинства исследованных популяций сибирского осетра отмечены и сезонные изменения состава пищи, которые наряду с различиями между отдельными бассейнами и отдельными участками внутри бассейнов, вероятно, согласуются с существующим представлением о соответствии характера питания сибирского осетра составу бентофауны на местах нагула и прямой зависимости между характером пищи и качественным составом бентоса [Романова, 1948; Подлесный, 1955].

Темп линейного и весового роста сибирского осетра существенно различается в разных популяциях и находится в прямой зависимости от степени развития бентоса водоемов и их термического режима. Темп роста байкальского осетра в период его питания бентическими организмами сходен с таковым у енисейского и колымского осетров, но резко возрастает при переходе на хищное питание. Таким образом, экологическая пластичность вида в отношении питания позволяет ему в условиях недостаточной обеспеченности большинства популяций пищей достичь наиболее высокого темпа роста.

Для сибирского осетра, как и для многих других видов рыб, характерна повышенная смертность быстрорастущих особей, вследствие чего наибольшей продолжительностью жизни обладают медленнорастущие особи. В популяциях, обитающих в наиболее суровых условиях (реки Лена, Индигирка, Колыма) наибольшей продолжительностью жизни обладают медленнорастущие самки, достигающие наибольшего возраста и размеров. Это, вероятно, можно интерпретировать как популяционную адаптацию, позволяющую сохранить достаточно высокий уровень воспроизводства вида в суровых условиях обитания.

Глава 8

Воспроизводство сибирского осетра

8.1. Места и сроки размножения

Размножение сибирского осетра происходит на песчано-галечниковых и галечниковых грунтах на глубине 4–8 м при скорости течения 2–4 км/час [Подлесный, 1955; Егоров, 1961; Вотинов, 1963; Соколов, Малютин, 1977; Рубан, Акимова, 1991, 1993].

Нерестилища обского осетра, как отмечалось выше, расположены на большом протяжении реки, но в основном выше устья р. Чулыма (примерно 2540 км от устья Оби). Кроме этого, существуют нерестилища и в низовьях Оби, в частности в районе дер. Нанги (Надымская Обь) [Дрягин, 1948б] и других местах [Вотинов, 1963; Вотинов и др., 1975]. Размножение осетра в Оби происходит в конце мая – июне при температуре воды от 12 до 18°C, но может растягиваться и на более продолжительные сроки [Вотинов, 1963].

Места размножения енисейского осетра находятся на участке реки от устья Курейки до с. Атаманово (845–2324 км от устья), лучшие нерестилища находятся на участке Ворогово-Сумароково (1509–1630 км от устья). В Енисее нерест осетра происходит в июне – июле при температуре воды от 16 до 21°C [Подлесный, 1955].

Байкальский осетр для размножения заходит в реки Селенга, Баргузин и Верхняя Ангара. Нерестовая миграция начинается в апреле еще до полного очищения рек ото льда и продолжается до середины июня. Температура воды в этот период изменяется от 3–5 до 14–15°C. Наиболее массовая миграция наблюдается с 5–10 мая по 5–10 июня при температуре воды от 7 до 14°C. Нерестилища расположены на участках нижнего, среднего и (реже) верхнего течения рек. Как достоверно установленные можно назвать нерестилища, расположенные в 22 и 155 км от устья Селенги. Нерест осетра в Селенге происходит с середины мая по середину июня при температуре воды от 9 до 15°C и выше [Егоров, 1961].

Нерестилища ленского осетра имеются на значительном протяжении реки от верхнего (от устья р. Нюя, а возможно, и выше) до нижнего течения реки [Кириллов, 1972], а, возможно, и до верхних участков дельты Лены [Пирожников, 1955]. Сроки нереста значительно различаются в северных и южных частях ленского бассейна. В нижнем течении реки на известном нерестилище, расположенном вблизи места впадения р. Натары (600 км от устья Лены), осетр нерестится с середины июня по се-

редину июля [Акимов, 1985а, б; Соколов, Малютин, 1977], в среднем течении Лены на участке, примыкающем к устью Олекмы, по нашим данным, нерест осетра приходится на конец мая – начало июня [Кошелев и др., 1989].

Для нижнеленской популяции осетра было показано [Соколов, Малютин, 1977], что подход производителей к нерестилищу вблизи устья р. Натары, имеющему глубины 6–8 м, начинается при прогреве воды до 8–9°C, а наиболее массовый их подход совпадает с температурами 12–14°C. При этом поднятие уровня воды сопровождается снижением уловов производителей, что интерпретируется авторами как уменьшение или временное прекращение хода осетра на нерест. Однако, по нашим наблюдениям, на Лене и других реках Якутии, поднятие уровня вследствие таяния снегов и выпадения дождей вызывает резкое падение уловов не только осетра, но и других промысловых видов. Реки в это время несут огромное количество взвешенных частиц, растительных остатков, бревна, кусты и деревья, вода имеет повышенную мутность. Как только паводок начинает спадать, лов рыбы, в том числе и осетра, возобновляется. Поэтому, представляется вероятным, что повышение уровня воды приводит к рассредоточению рыбы по увеличивающейся площади водоема и отходу их от прибрежной зоны, где в основном и производится лов. По многолетним наблюдениям, за весь период хода осетра на нерест, продолжающегося около месяца, выделяются три пика подхода производителей осетра на нерестилище в устье р. Натары: первый – в середине июня, второй – в последних числах июня и третий – в первой декаде июля [Соколов, Малютин, 1977].

Экспериментальные исследования показали, что развитие икры ленского осетра может проходить при температуре от 8 до 20°C, повышение температуры инкубации выше 21°C вызывало гибель зародышей. Оптимальные температуры инкубации, при которых наблюдалась наименьшая гибель, находились в интервале от 11,4 до 14,9°C. Температуры от 8 до 10°C и от 17 до 20°C считались сублетальными, поскольку в этих интервалах процент гибели зародышей резко возрастал [Никольская, Сытина, 1974]. Другими авторами [Резниченко и др., 1979] определен иной интервал оптимальных температур инкубации икры ленского осетра – от 13 до 19°C. В то же время, из рыбоводной практики известно, что инкубация икры осетра нижнеленской популяции при температуре 23–25°C также позволяет получить вполне жизнестойкую молодь [Соколов, Малютин, 1977]. Вероятно, столь значительные расхождения в определении оптимальных и летальных температур эмбрионального развития осетра нижнеленской популяции вызваны рядом причин, в числе которых можно назвать использование разных партий икры, а также несходство условий экспериментов, в частности содержания кислорода в воде и др.

До настоящего времени сведения о размножении осетра в р. Индигирке практически отсутствовали. Нашими исследованиями [Рубан,

Акимова, 1991] установлено, что одно из нерестилищ осетра в нижнем течении реки расположено на участке от 306 до 315 км от устья по правому берегу, где он носит название Шамановского яра, образованного выходом к реке Кондаковского плоскогорья; от основного русла реки нерестилище отделено островами Татьяна и Шамановский. Ранее [Кириллов, 1955] предполагалось существование нерестилища возле пос. Дружина (714 км от устья). Пригодные для нереста осетра участки, видимо, есть в районе поселков Оленегорск и Воронцово (327 и 363 км от устья соответственно), где правый берег Индигирки также скалистый, а ложе реки образовано галечниковыми грунтами.

Размножение осетра в нижнем течении Индигирки происходит в течение июля, вплоть до начала августа при температуре воды 13–16°C. Об этом свидетельствует поимка самцов с текучими половыми продуктами (V стадия зрелости гонад) и самок на IV завершенной стадии в конце июля.

Размножение сибирского осетра в Колыме также до настоящего времени оставалось практически не изученным. Нашими исследованиями [Рубан, Акимова, 1993] показано, что нерестилище осетра в этой реке расположено на участке, примыкающем к месту впадения левого притока Колымы – реки Ожогина (900 км от устья Колымы). Здесь многочисленны особи со зрелыми и текучими половыми продуктами, однако, судя по обилию галечниковых кос, характерных для нерестилищ осетра, можно предположить, что на участке Колымы от пос. Зырянка до г. Среднеколымска (995 и 652 км от устья Колымы соответственно) могут находиться и другие нерестилища осетра.

Размножение осетра в Колыме происходит с конца июня до конца июля при температуре воды от 16 до 21°C, что несколько выше, чем в других реках (Лене и Индигирке). Самки со зрелыми половыми продуктами в наших уловах на нерестилище встречались до 24 июля (IV завершенная стадия зрелости гонад) [Рубан, Акимова, 1993]. Возможно, что в отдельные годы нерест продолжается и вплоть до начала августа, но у выловленной нами 3 августа самки со зрелыми половыми продуктами гистологическое исследование гонад выявило ряд патологий, свидетельствующих о том, что она не смогла отнереститься вовремя и половые продукты должны были резорбироваться. Как правило, в июле в уловах на нерестилище встречаются самцы с гонадами почти всех стадий зрелости, включая V и VI, последнее свидетельствует о проходящем в данный момент нересте. В августе встречаются отнерестившиеся самцы, особи с гонадами на II и III–IV стадиях (особи, готовящиеся к нересту следующего года), т.е. самцы имеют зрелые половые продукты уже осенью и зимуют в таком состоянии [Рубан, Акимова, 1993]. Эта закономерность характерна для всех самцов осетровых рыб.

8.2. Возраст созревания, размерно-возрастной состав нерестовых стад и периодичность нереста

В таблицах 31 и 32 приведены данные о возрасте и размерах впервые созревающих производителей осетра в различных популяциях.

Таблица 31. Размеры и возраст впервые нерестящихся самок сибирского осетра и периодичность их последующего размножения в различных водоемах.

Водоем	Длина тела, см	Масса тела, кг	Возраст, лет	Периодичность нереста, лет	Источник
1	2	3	4	5	6
Обь	103–110	9	9–12	4	Петкевич и др., 1950; Петкевич, 1952; Дормидонтов, 1963
Обь	–	–	16	4	Вотинов, 1963
Обь	114–120	8,2	12	–	Дрягин, 1947
Иртыш	–	–	12	–	Меньшиков, 1936;
Иртыш	–	–	17–18	–	Боган, 1938
Иртыш	–	15–17	16–17	–	Ерещенко, 1970
Енисей	65–79	5–8	19–24	–	Подлесный, 1955
Енисей	85–90	4–6	–	–	Дрягин, 1947; 1948б
Байкал	119–124	14	20–22	–	Егоров, 1961
Байкал	152–167	19–38	26–34	–	Афанасьева, 1977
Лена	80	1,4–2,0	–	–	Дрягин, 1947
Лена	70	1,5	16–20	–	Пирожников, 1955
Лена	–	4,5	15–18	–	Карантонис и др., 1956
Лена	70	1,5–2,0	11–13	3–5	Соколов, Акимова, 1976; Соколов, Малютин, 1977; Акимова, 1978
Вишлой	97	2,7	18	–	Кириллов, 1972
Индиگیرка	70–75	1,2–2,0	12–14	4–5	Наши данные
Колыма	79	2,15	16	4–5	Наши данные
Тепловодное хозяйство в г. Конаково	109	5,0–6,8	7–9	1,5–2	Акимова, 1985а, б
Пруды, Ростовская обл.	103	7,2	10	–	Бердичевский и др., 1983

Таблица 32. Размеры и возраст впервые нерестящихся самцов сибирского осетра и периодичность их последующего размножения в различных водоемах.

Водоем	Длина тела, см	Масса тела, кг	Возраст, лет	Периодичность нереста, лет	Источник
1	2	3	4	5	6
Обь	103–110	9	9–10	3	Петкевич и др., 1950; Петкевич, 1952; Дормидонтов, 1963
Обь	–	–	8	3	Вотинов, 1963
Обь	100	5,4	10	–	Дрягин, 1947
Иртыш	–	–	11–13	–	Боган, 1938
Иртыш	–	–	8–9	–	Ерещенко, 1970
Енисей	65–79	5–8	17–20	–	Подлесный, 1955
Енисей	75–80	2–3,2	–	–	Дрягин, 1947; 1948б
Байкал	100	7	15	–	Егоров, 1961
Байкал	115–154	9,6–24	17–29	–	Афанасьева, 1977
Лена	70–75	1,2–1,5	–	–	Дрягин, 1947
Лена	60	1,0	15–18	–	Пирожников, 1955
Лена	60	1,5–2,0	9–10	3	Соколов, Акимова, 1976; Соколов, Малютин, 1977; Акимова, 1978.
Индиگیرка	70–75	1,2–2,0	12–14	4–5	Наши данные
Колыма	79	2,15	16	4–5	Наши данные
Тепловодное хозяйство в г. Конаково	92–98	3,8–4,25	4+	1,5–2	Акимова, 1985а, б
Пруды, Ростовская обл.	103	7,2	10	–	Бердичевский и др., 1983

Созревание самцов обского осетра происходит в возрасте не менее 9 лет [Вотинов, 1963]. Самки созревают, по одним сведениям, в возрасте 9–12 лет, а по другим – в возрасте не менее 16 лет (табл. 31, 32). В верхнем течении Оби – несколько раньше, в возрасте 11 лет, периодичность нереста оценивается для самцов в три года, а для самок один раз в пять лет [Петкевич и др., 1950; Петкевич, 1952; Дормидонтов, 1963; Вотинов, 1963].

Созревание енисейского осетра наступает в возрасте 19–24 лет у самок и 17–20 лет у самцов [Подлесный, 1955]. Максимальный возраст производителей енисейского осетра, вероятно, весьма высок. В наших

уловах возраст самок не превышал 49 лет, а самцов 51 год. Возраст наступления половозрелости осетра енисейской и байкальской популяций сходен (табл. 31, 32).

Самцы байкальского осетра достигают половозрелости в возрасте 15 лет, при длине тела 100 см, массе 7 кг. Самки созревают позднее, в возрасте 20–22 года, при длине тела 129 см и массе 14 кг. Отмечаются поминки зрелых самок и меньшего размера – 7,2 кг [Егоров, 1961].

Самки ленского осетра в нижнем течении реки в массе созревают в возрасте 11–13 лет, имея длину тела 70 см и массу от 1,5 до 2 кг, самцы созревают в возрасте 9–10 лет [Соколов, Малютин, 1977; Акимова, 1978]. В более южных частях ленского бассейна, по нашим данным, встречаются отнерестившиеся производители значительно меньших размеров. Самцы алданского осетра со зрелыми половыми продуктами имели минимальные размеры 59 см, массу тела 730 г, при минимальном возрасте 9–10, а самки 58 см, 890 г и 10 лет соответственно [Соколов и др., 1984]. В среднем течении Лены минимальный размер отнерестившихся самок составлял 56 см при массе тела 735 г и возрасте 12 лет [Кошелев и др., 1989]. Проведенные нами гистологические исследования гонад индигирского осетра показывают, что основная часть самок достигает половой зрелости в возрасте 12–14 лет при длине тела 70–75 см и массе тела 1,2–2,0 кг [Рубан, Акимова, 1991]. Эти показатели сходны с таковыми для осетра нижнеленской популяции. Возрастной ряд производителей индигирского осетра более растянут, чем в других исследованных популяциях, максимальный возраст самок и самцов в наших уловах составлял 63 и 38 лет соответственно.

Результаты наших исследований [Рубан, Акимова, 1993] свидетельствуют, что минимальные размеры половозрелых самок колымского осетра на II стадии зрелости со следами нереста в предыдущем году (скопление пигментных гранул в соединительной ткани гонад) составляют 79 см при массе тела 2,15 кг в возрасте 17 лет. Эти данные, вероятно, могут быть уточнены на более многочисленных выборках, чем имевшиеся в нашем распоряжении, но, вероятно, размеры и возраст впервые созревающих самок колымского осетра близки к таковым нижнеленской популяции и составляют примерно 70 см при массе тела 2 кг. Максимальный возраст производителей колымского осетра в наших уловах составлял 42 года для самок и 30 лет для самцов.

Выращивание сибирского осетра нижнеленской популяции в условиях тепловодных хозяйств в прудах и бассейнах (табл. 32) показало, что созревание самок происходит по достижении ими размеров, характерных для наиболее быстрорастущих популяций Оби и Байкала, однако возраст их созревания оказался существенно меньше.

Данные о возрастном составе нерестового стада сибирского осетра Обь-Иртышского бассейна, имеющиеся в настоящее время, относятся к периоду с 1956 по 1970 гг. [Вотинов и др., 1975]. В эти годы основная

часть производителей имела возраст от 20 до 39 лет, особи младше 20 лет и старше 40 лет были немногочисленны.

Как видно из таблиц 33–36, возрастной ряд зрелых самцов и самок осетра Обь-Иртышского бассейна очень растянут. В нерестовом стаде осетра в Иртыше насчитывается более 30 возрастных групп самцов и самок. Самцы представлены в основном возрастными классами от 25 до 34 лет, а самки – от 25 до 39 лет.

В р. Оби возрастной состав нерестового стада осетра сходен с таковым в Иртыше, однако в целом возрастной ряд производителей осетра в Оби несколько короче, отсутствовали возрастные классы старше 40 лет. В Иртыше и Оби в разные годы наиболее многочисленные возрастные группы самок составляли особи в возрасте от 25 до 39 лет. Средний возраст самцов осетра обь-иртышской популяции на 3,5–4 года меньше, чем у самок. Авторы [Вотинов и др., 1975] констатируют зависимость возрастной структуры нерестового стада обского осетра от урожайности отдельных поколений и интенсивности промысла.

Таблица 33. Возрастной состав (в %) зрелых самцов сибирского осетра в Иртыше (по [Вотинов и др., 1975]).

Год	Возраст, лет							Средний возраст, лет	N
	9-14	15-19	20-24	25-29	30-34	35-39	40 и более		
1956	0,6	6,8	19,3	50,3	19,9	2,5	0,6	21,7	161
1968			2,3	38,6	40,9	15,9	2,3	41,4	44
1969		2,3	20,9	48,9	23,2	3,5	1,2	27,9	86
1970		1,2	8,5	31,7	41,5	14,7	2,4	30,9	82

Таблица 34. Возрастной состав (в %) зрелых самок сибирского осетра в Иртыше (по [Вотинов и др., 1975]).

Год	Возраст, лет							Средний возраст, лет	N
	9-14	15-19	20-24	25-29	30-34	35-39	40 и более		
1956		1,4	8,6	28,6	44,3	12,8	4,3	31,3	70
1968				4,8	33,3	46,0	15,9	36,2	63
1969			6,8	24,8	53,0	13,7	1,7	31,4	117
1970			1,6	12,3	41,9	33,6	10,6	34,5	122

Таблица 35. Возрастной состав (в %) зрелых самцов сибирского осетра в Оби (по [Вотинов и др., 1975]).

Год	Возраст, лет						Средний возраст, лет	N
	9-14	15-19	20-24	25-29	30-34	35-39		
1967		1,4	15,7	57,2	24,3	1,4	27,9	70
1969			25,6	53,9	20,5		27,2	39
1970			20,0	32,5	32,5	15,0	29,1	40
1971			13,3	53,0	30,1	3,6	28,2	83

Таблица 36. Возрастной состав (в %) зрелых самок сибирского осетра в Оби (по [Вотинов и др., 1975]).

Год	Возраст, лет					Средний возраст, лет	N
	15-19	20-24	25-29	30-34	35-39		
1967	1,4	5,4	28,4	47,3	17,5	31,2	74
1969		2,6	43,6	41,0	12,8	30,7	39
1970		3,4	17,2	48,3	31,1	32,3	58
1971		3,5	37,0	51,7	7,8	30,2	114

К сожалению, в настоящее время отсутствуют подробные сведения о возрастном и размерном составе производителей енисейской популяции осетра. Учитывая возраст полового созревания, равный 17–20 годам для самцов и 19–24 годам для самок, можно считать, что возрастная структура нерестового стада енисейского осетра насчитывает 32–35 возрастных групп, поскольку максимальный возраст зрелых самцов и самок составляет 49 и 54 года соответственно [Подлесный, 1955]. Вероятно, такая растянутость возрастного ряда енисейского осетра, по сравнению с обской популяцией, может быть объяснена меньшей интенсивностью промысла.

Размерный состав колымского осетра на нерестилище имеет интересные особенности. Как видно на рисунке 50, распределение особей по размерам бимодальное, причем основу правого пика распределения (рыбы длиной от 100 до 140 см) составляют особи со зрелыми половыми продуктами (III–IV стадия зрелости и текущие производители). В то же время на нагульных участках реки – в низовьях Колымы размерное распределение осетра унимодальное, асимметричное и весьма сходно с известной кривой уловов [Баранов, 1918]. Аналогичное распределение по размерам имеют особи с незрелыми половыми продуктами в районе нерестилища. Из сказанного следует, что в период нагула осетр в Колыме использует разные участки реки, в том числе и площади нерестилищ. Бимодальное распределение по размеру и возрасту осетра в районе нерестилища является следствием концентрации здесь производителей – наиболее крупных и старых особей. Аналогичная картина наблюдается и на Енисее, где в районе нерестилищ (Ворогово-Сумароково), так же как и на нерестилищах осетра на Колыме, наблюдается бимодальное распределение осетра по возрасту и, соответственно, по размеру, причем на этих нерестилищах преобладают особи старших возрастных групп [Подлесный, 1955]. Бимодальное распределение енисейского осетра по возрасту наблюдается и на участке реки Плахино – Виски (примерно в 600–1030 км от устья), где наиболее многочисленны возрастные группы до 10 лет и особи старше 25 лет. Это явление, по мнению А.В.Подлесного [1955], служит одним из доказательств существования так называемой "проходной" формы енисейского осетра, скат которого от мест размножения в места нагула, расположенные в низовьях реки, продолжается до 20-летнего возраста. По нашему мнению, эти данные, наобо-

рот, свидетельствуют о существовании в нижнем течении Енисея отдельной популяции осетра, аналогично тому, что было показано для осетра Лены (см. выше). Против мнения А.В.Подлесного свидетельствуют его же собственные данные: во-первых задержка "проходной" формы осетра в реке до возраста 20 лет, т.е. фактически до возраста полового созревания и, во-вторых, приводимый им факт существования в верхней половине рассматриваемого им участка от Плахино до Виски нерестилищ осетра, которые расположены выше устья Курейки (845 км от устья Енисея). Таким образом, приводимые данные о бимодальном распределении осетра по возрасту на участках Енисея от Плахино до Виски и от Ворогово до Сумароково могут свидетельствовать лишь о концентрации производителей в районе нерестилищ.

Подробные сведения о размерном и возрастном составе производителей осетра в р. Лене имеются лишь в отношении нижнеленской популяции [Соколов, Малютин, 1977]. Здесь, как и у большинства видов осетровых, самки крупнее самцов. Размеры самок на нерестилище, расположенном вблизи устья р. Натары, колеблются от 67 до 125,5 см, их масса составляет от 1440 до 8970 г. Основная часть самок (88,9%) представляет по размерам довольно компактную группу, имеющую длину тела от 75 до 100 см и массу тела от 2000 до 4000 г. Нерестящиеся самцы представлены особями длиной от 66,5 до 106,5 см и массой тела от 1350 до 6340 г. Так же как и у самок, размеры большинства участвующих в нересте самцов (84,6%) лежат в узких пределах от 70 до 95 см, а их масса от 1500 до 3500 г. Нерестовая часть нижнеленской популяции представлена примерно 20 возрастными группами. Минимальный возраст зрелых самцов и самок составляет 9–10 и 11–12 лет, соответственно. Среди самцов наиболее многочисленны (60%) особи в возрасте 13–16 лет. Основная группа самок (70%) представлена возрастными группами от 14 до 18 лет. Максимальный возраст самок составляет 29 лет, а самцов – 24 года [Соколов, Малютин, 1977]. Однако, по нашим данным, отдельные самки могут достигать возраста 50 лет.

В р. Индигирке возрастной ряд производителей осетра более растянут, чем в р. Лене, участвующие в нересте самки имеют возраст от 12–14 до 63 лет и достигают массы 22 кг.

В отдельных популяциях сибирского осетра, как было показано выше, наблюдаются существенные различия по продолжительности жизни самцов и самок. В популяциях, обитающих при более высокой обеспеченности пищей и, соответственно, характеризующихся более высоким темпом роста (Обь, Енисей, Байкал) максимальный возраст самцов и самок сходен [Подлесный, 1955; Егоров, 1961; Вотинов и др., 1975; наши данные]. У осетра, населяющего водоемы Якутии – Лену, Индигирку и Колыму, обладающие низким темпом роста самки, по нашим данным, живут значительно дольше самцов. В популяциях с наиболее низким темпом роста (Лена, Индигирка) продолжительность жизни самок примерно в два раза больше, чем у самцов (табл. 29).

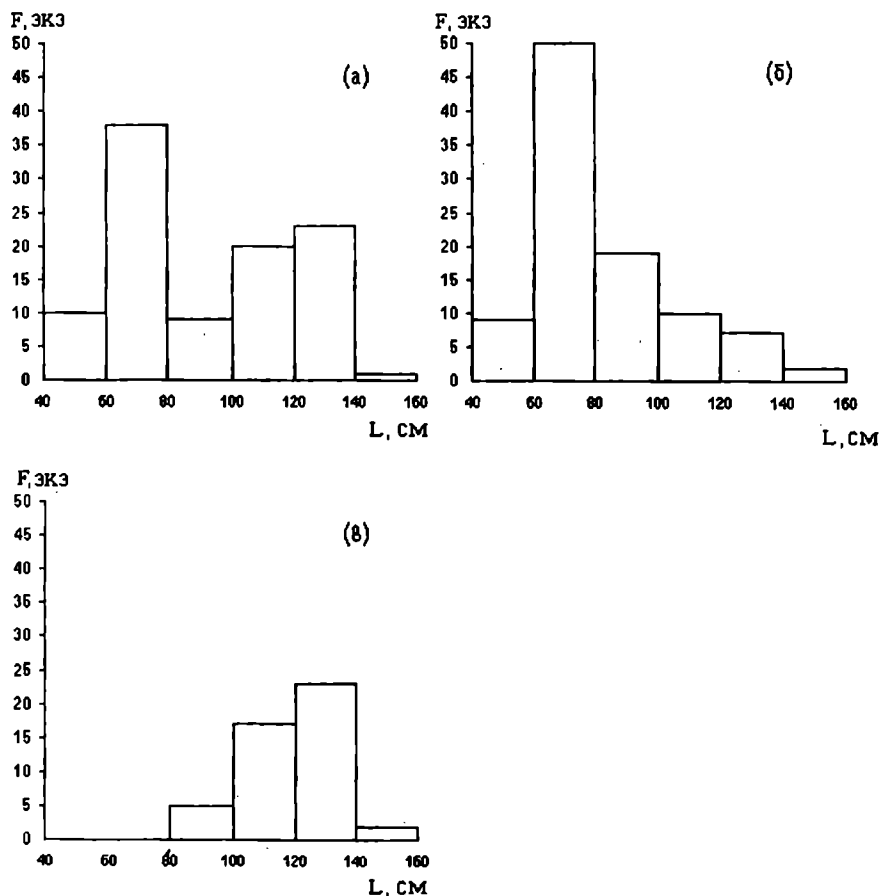


Рис. 50. Гистограммы распределения по длине тела (L) сибирского осетра Колымы в уловах на нерестилище в 900 км от устья (а), на нагульных участках в 68–235 км от устья (б) и зрелых производителей осетра на нерестилище (в).

Соотношение полов в нерестовой части всех изученных популяций сибирского осетра, как правило, близко 1:1 с небольшим преобладанием самцов [Подлесный, 1955; Вотинин и др., 1975; Соколов, Малютин, 1977]. Однако в отдельных генерациях обского осетра это соотношение может сдвигаться и преобладание самцов становится более значительным – 2:1 [Вотинин и др., 1975]. По нашим предварительным данным, соотношение полов на нерестилищах осетра в Индигирке и Колыме также близко к 1:1.

8.3. Плодовитость

Абсолютная плодовитость сибирского осетра варьирует в очень больших пределах (табл. 37) как в целом для вида, так и в отдельных его популяциях. Максимального значения равного 1459 тыс. икринок этот показатель достигает в обской популяции, что связано с тем, что наиболее крупные особи осетра встречаются именно в этом бассейне. Известна поимка самки массой 192 кг, давшей 64 кг икры, что составляет примерно 3–3,5 млн. икринок [Берг, 1949; Вотинов, 1963]. Относительная плодовитость обского осетра сходна с таковой в других популяциях (табл. 37).

Абсолютная плодовитость енисейского осетра ниже, чем у обского, но также достигает значительных величин. Абсолютная плодовитость байкальского осетра также весьма велика, а относительная варьирует в пределах, близких к таковым у осетра нижнеленской популяции (табл. 37). Диаметр икринок 2,37–2,92 мм, масса 10,9–16,1 мг.

Наименьшая абсолютная плодовитость наблюдается у самок нижнеленской популяции, что, вероятно, связано с небольшими размерами производителей. Относительная их плодовитость варьирует в очень широких пределах. Минимальное значение этого показателя у осетра обской, енисейской и нижнеленской популяций близки, а максимальные значения во всех исследованных популяциях ниже, чем в нижнеленской (табл. 37).

Абсолютная плодовитость колымского осетра, так же как и индигирского, в отличие от нижнеленского, весьма высока и варьирует от 65,6 до 227,84 тыс. икринок при массе тела самок от 5,8 до 17,1 кг (табл. 37). Опубликованные ранее [Новиков, 1966] данные о плодовитости колымского осетра, видимо, в действительности относятся к енисейскому [Подлесный, 1955]. Высокие значения абсолютной плодовитости колымского осетра, так же как и индигирского, связаны с тем, что в уловах присутствуют, в основном, самки крупных размеров, в отличие от ранее исследованных особей нижнеленской популяции. Самки сибирского осетра р. Колымы со зрелыми половыми продуктами чаще всего имели массу тела от 8 до 12 кг, в то время как на нерестилище нижнеленской популяции преобладают самки массой 2–4 кг. Относительная плодовитость самок колымского осетра близка к таковой нижнеленского и составляет 9,34–25,49 тыс. икринок. Икра большинства самок колымского осетра имеет меньшую массу, чем ленского, и составляет от 11,5 до 18,2 мг и от 10,8 до 25,0 мг соответственно [Соколов, 1965б; Соколов, Малютин, 1977; Акимова, 1978; Соколов, Рубан, 1979; Рубан, Акимова, 1993].

Как видно из приведенных данных, абсолютная и относительная плодовитость сибирского осетра варьирует в очень широких пределах, внутривидовая вариация этих показателей также весьма высока. Так, например, абсолютная плодовитость енисейского осетра по мере роста самок увеличивается почти в 8 раз (табл. 38).

Таблица 37. Плодовитость сибирского осетра.

Абсолютная длина тела, см	Масса тела, кг	Возраст, лет	Плодовитость		Источники
			Абсолютная, тыс. шт.	Относительная, тыс. шт./кг	
Обь					
	7-69,2		79,0-1459,0	9,0-24,0	Вотинов, 1963
Иртыш					
137-151	14-31	20-26	146,0-420,0	7,0-17,0	Егоров, 1961
Енисей					
	7-50		83,2-607,6		Подлесный, 1955
127-173		11-32	101,0-286,0	6,0-21,0	Егоров, 1961
Оз. Байкал					
129-211	14-60	20-40	211,0-832,0	10,4-33,7	Егоров, 1961
Лена					
70-135	1,4-14,0		20,7-144,0	8,9-22,2	Соколов, 19656
	1,41-8,43	11-23	16,5-91,7	7,2-32,7	Соколов, Рубан, 1979
Индиگیرка					
115-141	10,05-21,0	33-58	105,56-245,34	15,0-17,0	Рубан, Акимова, 1991
Колыма					
105-137	5,8-17,1	18-42	65,6-227,84	9,34-25,49	Рубан, Акимова, 1993

Абсолютная и относительная плодовитость самок осетра нижнеленской популяции также подвержены значительным изменениям с возрастом и размерами (табл. 39), причем относительная плодовитость с возрастом и размерами самок уменьшается, что характерно и для других видов осетровых [Соколов, Малютин, 1977].

Приведенные в таблицах 31 и 39 данные показывают, что у сибирского осетра нижнеленской популяции показатели, характеризующие воспроизводительную способность самок (абсолютная и относительная плодовитость, возраст, масса тела) варьируют в широких пределах. Масса икринок также изменяется весьма значительно. Индивидуальная абсолютная плодовитость является одним из основных показателей воспроизводительной способности популяции. Средняя масса икринок характеризует качество половых продуктов. Известно, что из более крупных икринок выклеваются более крупные личинки, которые считаются более жизнеспособными [Gray, 1928; Перцева, 1939а, б; Мейен, 1940;

Таблица 38. Изменение абсолютной плодовитости енисейского осетра по мере роста (по [Подлесный, 1955]).

Масса самок, кг	Абсолютная плодовитость, тыс. шт.		
	минимальная	максимальная	среднее
7-10	83,2	173,4	131,4
10-15	89,9	266,8	161,9
15-20	100,8	318,9	209,9
20-25	130,0	348,2	249,4
25-30	303,5	532,8	357,1
35-40	248,3	391,4	319,8
40-45	602,0	607,6	604,8

Таблица 39. Абсолютная и относительная плодовитость самок нижнееленской популяции сибирского осетра (по [Соколов и Малютин, 1977]).

Показатели самок	Плодовитость				n
Длина (L), см	абсолютная, тыс. шт.		относительная, тыс. шт/кг		
	колебания	M±m	колебания	M±m	
60–70	16,5–28,0	22,3	16,3–30,1	23,2	2
70–80	17,2–46,1	29,5±1,2	9,9–37,5	21,3±1,0	37
80–90	21,2–61,9	37,7±1,0	10,5–33,7	20,0±0,6	75
90–100	26,9–81,0	50,6±1,7	10,8–31,9	18,9±0,7	48
Более 100	50,2–110,7	72,2±5,2	12,9–22,4	17,0±1,1	11
Масса, кг					
1–2	16,5–35,1	26,6±1,4	15,3–30,3	22,0±1,5	14
2–3	17,2–54,8	33,7±0,9	9,9–37,5	20,3±0,7	74
3–4	25,5–64,2	44,1±1,2	10,5–28,9	18,7±0,6	55
4–5	40,6–81,0	58,3±2,7	12,6–31,9	20,2±1,1	20
Более 5	57,0–110,7	73,7±5,2	12,9–21,8	16,7±1,1	10
Возраст, лет					
11–12	16,5–46,1	27,6±2,5			11
13–14	17,7–54,8	34,4±1,6			34
15–16	21,2–64,2	37,5±1,4			46
17–18	22,874,1	43,1±2,0			41
19–20	35,4–81,0	50,9±2,6			17
21 и более	49,5–110,7	72,4±5,7			7

Brown, 1946; Морозов, 1951; У Си-дзай, 1957; Семенов, 1963]. В связи с этим представляется актуальным установление связи абсолютной плодовитости и массы икринок с массой тела самок, а также связи абсолютной плодовитости и массы икринок.

Нами [Соколов, Рубан, 1979], с использованием данных, собранных Л.И.Соколовым в 1973–1978 годах по 264 самкам нижнеленской популяции осетра был проведен анализ указанных параметров. Длина тела самок варьировала от 67 до 125 см, масса тела от 1,41 до 8,43 кг, возраст от 11 до 23 лет. Результаты исследования (табл. 40, 41, 42) показали, что абсолютная плодовитость осетра обнаруживает сильную положительную коррелятивную связь с массой тела ($r=+0,752$; $P<0,001$), массой тела без внутренностей ($r=+0,684$; $P<0,001$) и возрастом самок ($r=+0,628$; $P<0,001$).

Между массой тела самок и массой икринок (табл. 40) существует не столь сильная, но достоверная положительная коррелятивная связь ($r=+0,36$; $P<0,01$).

Таблица 40. Корреляция между массой тела самок сибирского осетра нижнеленской популяции и их абсолютной плодовитостью (АП, тыс. икринок).

АП	Масса тела, кг								n
	1–1,9	2–2,9	3–3,9	4–4,9	5–5,9	6–6,9	7–7,9	8–8,9	
15–24,9	3	7							10
25–34,9	4	23	7						34
35–44,9	1	18	19	2					40
45–54,9		5	13	7					25
55–64,9			5	4	3				12
65–74,9		1		2		1	1		5
75–84,9				1				1	2
85–94,9			1						1
п	8	54	45	16	3	1	1	1	129

Таблица 41. Корреляция между массой тела без внутренностей самок сибирского осетра нижнеленской популяции и их абсолютной плодовитостью (АП, тыс. икринок).

АП	Масса тела без внутренностей, кг								n
	0,65-1,29	1,30-1,90	1,95-2,55	2,60-3,20	3,25-3,85	3,90-4,50	4,55-5,15	5,20-5,80	
15–24,9	1	8	1						10
25–34,9	2	21	9	2					34
35–44,9	1	10	24	5					40
45–54,9		5	9	10					24
55–64,9			3	7	1	2			13
65–74,9			1	2		1		1	5
75–84,9				1				1	2
п	8	54	45	16	3	1	1	1	128

Таблица 42. Корреляция между возрастом самок сибирского осетра нижнеленской популяции и их абсолютной плодовитостью (АП, тыс. икринок).

АП	Возраст, лет													n
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
16-21,9		3	1		1									5
22-27,9	1	1	4	2	5	2	3	1						19
28-33,9	2	2	1	4	6		4			1				20
34-39,9		1		4	7	5	4	1	1					23
40-45,9			2	5	2	3	3	5	3					23
46-51,9			1	1		3	4	1	2		1			13
52-57,9			1	1	1	1	1	3	3	1			1	13
58-63,9						1			2			1		4
64-69,9					1									1
70-75,9								2			2			4
п	3	7	10	17	23	15	19	13	11	2	3	1	1	125

Таким образом, с увеличением массы тела самок, их массы без внутренностей и возраста абсолютная плодовитость возрастает. С увеличением массы тела самок увеличивается и масса икринок. В связи с этим можно было бы предположить, что и увеличению абсолютной плодовитости сопутствует и увеличение массы икринок. Однако оказалось (табл. 44), что масса икринок практически не связана с абсолютной плодовитостью ($r = -0,03$; $P > 0,05$). Такое кажущееся отсутствие связи этих двух показателей является следствием наложения друг на друга ряда зависимостей, обусловленного биологической разнокачественностью материала. В этом исследовании были использованы самки осетра массой от 1410 до 8430 г, в возрасте от 11 до 23 лет и имевшие абсолютную плодовитость от 16,5 до 91,7 тыс. икринок, естественно, такую группу нельзя считать биологически однородной.

Поэтому можно было предположить, что зависимость массы икринок от абсолютной плодовитости отчетливее проявится при анализе более однородного материала, в частности самок одного возраста и сходной массы. Был проведен анализ взаимосвязи этих двух параметров у 120 самок осетра, у которых были известны одновременно четыре признака: 1 – абсолютная плодовитость, 2 – масса икринки, 3 – масса тела, 4 – возраст. Для этой группы рыб были вычислены частные коэффициенты корреляции абсолютной плодовитости и массы икринок при исключенном влиянии массы тела самок ($r_{12.3} = -0,39$; $P < 0,001$) и при исключенном влиянии возраста ($r_{12.4} = -0,54$; $P < 0,001$) и частный коэффициент корреляции второго порядка при исключенном влиянии одновременно массы тела самок и их возраста ($r_{12.34} = -0,564$; $P < 0,001$). Как видно из полученных результатов, абсолютная плодовитость и масса икринки оказались коррелятивно связанными друг с другом и при постоянном

возрасте и массе тела самок масса икринок при увеличении абсолютной плодовитости снижается.

Таблица 43. Корреляция между массой тела самок сибирского осетра нижнеленской популяции и массой икринок.

Масса икринок, мг	Масса тела, кг								n
	1-1,9	2-2,9	3-3,9	4-4,9	5-5,9	6-6,9	7-7,9	8-8,9	
10-12,9	8	7	3						18
13-15,9	13	41	17	6					77
16-18,9	7	51	35	10	4	1			108
19-21,9	1	11	16	11	3	1	1	3	47
22-24,9		5	2	2					9
25-27,9		1	2						3
28-30,9									
31-33,9			1		1				2
п	29	116	76	29	8	2	1	3	264

Таблица 44. Корреляция между абсолютной плодовитостью и массой икринок сибирского осетра нижнеленской популяции.

Масса икринок, мг	Абсолютная плодовитость, тыс. шт.								n
	15-24,9	25-34,9	35-44,9	45-54,9	55-64,9	65-74,9	75-84,9	85-94,9	
10,5-12,29		1		2					3
12,3-14,09		2	4						6
14,1-15,89		5	5	6	3	2			21
15,9-17,69	3	8	11	7	3	2			34
17,7-18,49		3	3	2	1				9
18,5-20,29	4	7	14	6	3		1		35
20,3-22,09	1	4	1	1	2	1	1	1	12
22,1-23,89	1	3	3		1				8
п	9	33	41	24	13	5	2	1	128

Таким образом, у сибирского осетра с увеличением размеров и возраста и вес икринок, и абсолютная плодовитость увеличиваются, но при этом внутри отдельных размерных и возрастных групп (т.е. у особей одинакового размера и возраста) с увеличением абсолютной плодовитости масса икринок снижается. Именно наложением этих зависимостей друг на друга при рассмотрении всего материала в целом и объяснялось кажущееся отсутствие связи между абсолютной плодовитостью и массой икринок.

Относительная плодовитость осетра нижнеленской популяции изменяется в широких пределах (от 7,2 до 32,7), обнаруживая слабую, но достоверную отрицательную связь ($r=-0,17$; $P=0,05$) с возрастом самок (табл. 45) [Соколов, Рубан, 1979].

Таблица 45. Корреляция между возрастом самок сибирского осетра нижнеленской популяции и их относительной плодовитостью (ОП, тыс. шт/кг).

ОП	Возраст, лет													n
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
7-8,9									1					1
9-10,9		1					1	1						3
11-12,9			1		1	1	3							7
13-14,9		1	1		2	1	2	2	1	1		1		13
15-16,9		2	1	4	8	1	5	1	3	1	1			27
17-18,9	1		2	2	7	2	4	2	3		1			24
19-20,9	1	1		4	2	6	1	3	2					20
21-22,9	1		2	1	1	1		1	2					9
23-24,9				1		2	1	2						6
25-26,9		2		2	1	1	2							8
27-28,9			2	1	1			1						5
29-30,9				2										2
31-33,9			1											1
N	3	7	10	17	23	15	19	13	12	2	3	1	1	126

Таблица 46. Изменения ГСИ (в %) в процессе развития половых желез сибирского осетра и стерляди р. Енисей (над чертой среднее, под чертой – пределы колебаний).

Стадии зрелости годов	Осетр						Стерлядь			
	самки			Самцы			Самки		Самцы	
	наши данные		Под-лесный, 1955	наши данные		Под-лесный, 1955	наши данные			
	ГСИ	n	ГСИ	ГСИ	n	ГСИ	ГСИ	N	ГСИ	N
I	<u>0,17</u> 0,1-0,2	3	0,6	<u>0,10</u> 0,05-0,20	5	-	-	-	-	-
II-II жиро- вая	<u>0,9</u> 0,2-3,6	4 1	1,4	<u>0,7</u> 0,1-2,8	31	0,4	<u>2,5</u> 1,5-3,6	5	0,9	1
III	-	-	9,9	<u>5,1</u> 2,0-10,1	3	2,9	-	-	4,6	1
IV	<u>19,3</u> 18,3-20,3	2	13,9- 25,1	<u>6,8</u> 5,2-10,5	6	3,6-4,5	<u>25,3</u> 16,1-37,8	7	-	-

Как видно из таблицы 45, относительная плодовитость осетра с возрастом (в интервале от 12 до 14 лет) увеличивается, затем стабилизиру-

Таблица 47. Значения гонадосоматического индекса (ГСИ в %) у осетровых из разных водоемов (IV стадия зрелости гонад) (над чертой среднее, под чертой – пределы колебаний).

Водоем	Самки	Самцы	Источник
1	2	3	4
СИБИРСКИЙ ОСЕТР			
Енисей	13,9-25,1	4,5	Подлесный, 1955
Обь	18,8-33,3	-	Дрягин, 1949
Обь	<u>20,0</u> 11,3-30,0	-	Вотинов, 1963
оз. Байкал	<u>23,6</u> 16,9-31,5	-	Егоров, 1961
Лена	<u>38,1</u> 30,2-66,8	<u>3,3</u> 2,1-8,8	Рубан, Акимова, 1993
Индигирка	<u>26,59</u> 24,2-28,79	-	Рубан, Акимова, 1993
Колыма	<u>27,15</u> 12,97-42,55		Рубан, Акимова, 1993
РУССКИЙ ОСЕТР			
Волга	25,2	-	Дюжиков, Серебрякова, 1964
Волга	15,58-16,16	3,95-4,46	Павлов, Распопов, 1971
Волга	23-28	-	Лукьяненко и др., 1974
Волга	<u>20,6</u> 13,2-23,9	-	Казанский, 1979
Волга	15,6-28,3	-	Вещев, 1979
Волгоград- ское водо- хранилище	30 и более	-	Шилов, 1964
Волгоград- ское водо- хранилище		3,9	Серебрякова, 1964
Каспийское море	-	9,3	Баранникова, Фадеева, 1982
СИБИРСКАЯ СТЕРЛЯДЬ			
Енисей	10,9-14,7	7,9-8,5	Хохлова, 1955
Обь	15,4-30,0	-	Дрягин, 1949
Чулым	31,0 19,5-43,6	-	Усынин, 1978
ВОЛЖСКАЯ СТЕРЛЯДЬ			
Волгоград- ское водо- хранилище	18,2	3,5	Шилов, 1964
Пяловское водохрани- лище (сад- ки)	14,5	3,9	Михеев, 1982

ется (возрастные классы от 14 до 18 лет), и в старших возрастных группах постепенно уменьшается до минимума. Известно, что интенсивность генеративного обмена в онтогенезе рыб увеличивается, затем по достижении определенного возраста стабилизируется. В старших возрастных классах наблюдается его снижение. Подобным же образом изменяется относительная масса яичников (количество сухого вещества яичников, приходящееся на 1 г массы тела) и относительная плодовитость, являющаяся аналогом этого показателя [Шатуновский, 1980].

Анализ динамики гонадосоматического индекса (ГСИ) сибирского осетра, отражающего уровень его генеративного обмена, показал, что в енисейской популяции за последние 30–40 лет произошло увеличение ГСИ у самцов, а у самок, наоборот, снижение (табл. 46).

Сравнение значений ГСИ сибирского осетра из различных водоемов выявило значительные межпопуляционные различия (табл. 47).

Как видно из таблицы 47, на IV стадии зрелости гонад максимальными значениями ГСИ обладают самки ленской популяции сибирского осетра, а минимальными – енисейской и обской. Значения ГСИ последних близки к таковым у самок русского осетра Волги. Самки индигирской и колымской популяций сибирского осетра характеризуются промежуточными значениями ГСИ. Наблюдаемые межпопуляционные различия в величине этого показателя у самок сибирского осетра, вероятно связаны с различиями в темпе роста. У самок енисейской, обской и чумской стерляди значения ГСИ на IV стадии зрелости гонад близки и превышают соответствующие значения у волжской стерляди.

8.4. Особенности гамето- и гонадогенеза сибирского осетра

Процессы гамето- и гонадогенеза у сибирского осетра при его созревании и повторных половых циклах были достаточно подробно изучены и описаны Н.П.Вотиновым [1963] и Н.В.Акимовой [1978; 1985а, б]. Этими исследованиями было показано, что гаметогенез у сибирского осетра протекает по схеме, общей для всех осетровых. Его специфические отличия у сибирского осетра заключаются в продолжительности отдельных стадий, определяющей как возраст созревания производителей, так и периодичность размножения. В связи с этим рассмотрим лишь отдельные особенности гаметогенеза сибирского осетра.

Гонады обского осетра до возраста 4–7 лет слабо дифференцированы, определение пола затруднено. В этот период происходит образование первичных половых клеток и гоний. У самок обского осетра трехлетнего возраста половые клетки представлены только оогониями [Вотинов, 1963]. Начиная с семилетнего возраста пол обского осетра уже можно различить визуально, гонады самок имеют хорошо выраженную продольную бороздку, проходящую по латеральной стороне яичника, ооци-

ты вступают в период синаптного пути, их диаметр составляет 11–13 мкм. В следующем за этим периоде цитоплазматического роста ооцитов, одном из наиболее продолжительных периодов развития половых клеток осетра, их размер увеличивается с 20–25 мкм до 460–500 мкм, происходит изменения структуры ядра, цитоплазмы и оболочек. Период вителлогенеза или большого роста ооцитов также занимает значительное время у впервые созревающих самок. Диаметр ооцитов в период накопления желтка увеличивается с 550–600 мкм до 2,5–3 мм у зрелых яйцеклеток. Возраст окончания периода цитоплазматического роста и перехода к трофоплазматическому росту у самок обского осетра не указывается в литературе. Однако, исходя из минимального возраста половозрелых самок, равного 16 годам, и продолжительности периода трофоплазматического роста, составляющей не менее 2-х лет, можно считать, что период цитоплазматического роста занимает около 6 лет у впервые созревающих самок обского осетра [Вотинов, 1963].

Продолжительность прохождения отдельных стадий сперматогенеза впервые созревающих самцов обского осетра в литературе не указывается. По внешнему виду семенники самцов в возрасте 4-х лет не отличаются от яичников самок того же возраста. Образование ампул со сперматогониями и семенных канальцев наблюдается у особей старше 4-х лет. Процесс сперматогенеза у большинства самцов происходит асинхронно. В его начале в отдельных канальцах присутствуют одновременно половые клетки всех периодов: от делящихся сперматогоний и сперматоцитов первого порядка до сперматид [Вотинов, 1963].

Характерной особенностью сибирского осетра, связанной с суровыми условиями обитания, коротким полярным летом и истощением производителей отдельных популяций в период их нерестовой миграции, является увеличение длительности половых циклов [Вотинов, 1963].

Длительность отдельных стадий развития половых клеток при первом созревании самок сибирского осетра более точно установлена для нижнеленской популяции. Ювенильные самки могут иметь размеры до 35,5–56,5 см и возраст до 3–7 лет. Самки, ооциты которых находятся в периоде синаптного пути имеют возраст от 3 до 8 лет, их длина и масса варьируют от 47 до 67 см и от 320 г до 1070 г. Начиная с возраста 5 лет, у части самок ооциты переходят в период цитоплазматического роста (рис. 51). Самки с ооцитами периода трофоплазматического роста (рис. 52) имеют возраст не менее 7 лет. Весь период вителлогенеза (III и IV стадии зрелости гонад) при достижении половой зрелости у самок ленского осетра продолжается не менее 4–5 лет. Самки осетра нижнеленской популяции впервые участвуют в нересте в возрасте 11–12 лет [Акимова, 1978; 1985а, б]. Однако для ленской популяции сибирского осетра отмечается и значительная разнокачественность самок по темпу созревания и размерам впервые созревающих самок. Как видно из приведенных данных, самки длиной 56,5 см могут быть ювенильными; но также встречаются самки этого размера, уже участвовавшие в нересте



Рис. 51. Микроструктура гонады самки ленского осетра. II–III стадия зрелости гонад; увеличение – об. 9, ок. 12,5.

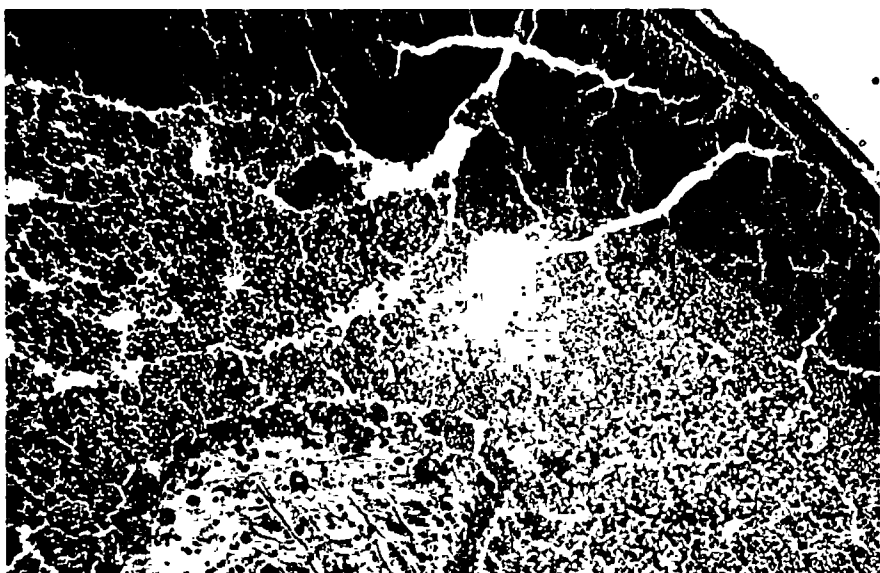


Рис. 52. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из нижнего течения Лены, IV стадия зрелости гонад длина тела 87 см, масса тела 3070 г; увеличение – об. 8, ок. 7.

[Кошелев и др., 1989]. При повторных половых циклах каждая стадия зрелости гонад самок длится не менее года [Акимова, 1985а, б]. В целом же самки и самцы осетра ленской популяции, так же как индигирской и колымской, отличающиеся более низким темпом роста, созревают в значительно более раннем возрасте и при меньших размерах, чем осетры обской, енисейской и байкальской популяций. Большие межнерестовые интервалы у сибирского осетра, по сравнению с другими видами осетровых, связаны с более коротким вегетационным периодом и низкой обеспеченностью пищей в северных водоемах, по сравнению с южными и, соответственно, более длительными сроками накопления энергетических ресурсов, необходимых для созревания половых продуктов [Вотинов, 1963; Соколов, Малютин, 1977; Акимова, 1978; 1985а, б]. Разведение сибирского осетра в тепловодных хозяйствах сопровождалось сокращением сроков достижения половой зрелости самцов с 9–10 лет до 3–4, а самок с 11–12 лет до 7–8, т.е. произошло сокращение сроков полового созревания для обоих полов в 1,5–3 раза. Межнерестовые интервалы в этих условиях также сократились у самок с 4–5 лет до 1,5–2 лет, а самцы стали размножаться ежегодно [Бердичевский и др., 1983; Акимова, 1985а, б]. Эти данные могут служить экспериментальным подтверждением зависимости темпа полового созревания и периодичности размножения сибирского осетра от трофических и термических условий, а также высокой пластичности вида в отношении ритмов размножения.

8.5. Особенности раннего онтогенеза сибирского осетра

Особенности эмбрионального развития сибирского осетра изучены недостаточно. Для ленской популяции установлено время прохождения отдельных стадий эмбриогенеза при различных температурах (табл. 48).

Сравнение времени наступления отдельных стадий эмбрионального развития сибирского и русского осетра при одинаковых температурах (табл. 48 и 49) свидетельствует, что до начала гастрюляции развитие сибирского осетра идет несколько медленнее, чем русского. Далее его развитие ускоряется, и стадия 18 (вытянутой желточной пробки) наступает на 5 часов раньше. Более поздние стадии развития сибирского и русского осетров (стадия 26) наступают одновременно. Наблюдаемые различия представляются незначительными и могут быть объяснены неполным соответствием температурного режима в процессе инкубации в этих исследованиях. Вероятно, скорость эмбрионального развития сибирского и русского осетров при одинаковой температуре весьма сходна.

Исследования постэмбрионального развития сибирского осетра показали, что продолжительность периода от вылупления до перехода на внешнее питание составляет 15 суток. В целом его развитие весьма

Таблица 48. Время развития (в часах) икры ленского осетра от оплодотворения (по [Малютин, 1965; 1980]) при различных температурах воды (нумерация и название стадий, этапов даны по [Детлаф, Гинзбург, 1954; Гинзбург, Детлаф, 1975; Макеева, 1992]).

Номер этапа, стадии	Название этапа, стадии	Продолжительность раз- вития икры	
		средняя температура	
		11,3°C	14,3°C
I этап, активация яйца			
1	Оплодотворение		
2	Яйцо после поворота	2,5	2,0
3	Светлый серп	4,5	3,0
II этап, дробление			
4	1-е деление	6,0	4,5
5	2-е деление	7,5	6,0
6	3-е деление	9,5	8,0
7	4-е деление	11,5	10,0
8	5-е деление	13,5	12,0
9	7-е деление	16,0	14,5
10	Позднее дробление	18,0	16,5
11	Ранняя бластула	23,0	21,0
12	Поздняя бластула	34,5	25,0
III этап, гастрюляция			
13	Начало гастрюляции	37,5	27,0
14	Ранняя гастрюла	41,5	29,0
15	Средняя гастрюла	52,5	33,5
16	Большая желточная пробка	58,5	35,5
17	Малая желточная пробка	69,5	45,5
18	Вытянутой желточной пробки	72,0	47,5
19	Ранняя нейрула	78,5	53,0
IV этап, развитие зародыша от конца гастрюляции до начала пульсации сердца			
20	Широкая нервная пластинка	81,0	55,0
21	Начало сближения нервных валиков	83,5	57,0
22	Поздняя нейрула	85,5	58,0
23	Замкнувшейся нервной трубки	87,5	59,5
24	Появления глазных выростов	99,5	66,5
25	Сближение боковых пластинок	118,5	75,5
26	Слияние боковых пластинок	125,5	81,5
27	Короткая сердечная трубка	132,5	85,5
28	Прямая удлиненная сердечная трубка	146,5	94,5
IV этап, развитие зародыша от начала пульсации сердца до вылупления			
29	Образование изгиба сердца	166,5	107,5
30	Хвост приближается к сердцу	174,5	
31	Хвост достигает сердца	189,5	
32	Хвост касается головы	201,5	
33	Хвост заходит за голову	215,5	

Таблица 49. Время (в часах) наступления некоторых стадий развития русского осетра при различных температурах воды (по [Детлаф, Гинзбург, 1954]).

Номер стадии	Название стадии	Продолжительность развития икры	
		средняя температура	
		11–12°C	14–15°C
13	Начало гастрюляции		25,0
18	Вытянутой желточной пробки	77,0	
26	Слияние боковых пластинок	126	81
29	Образование изгиба сердца	149	

сходно с эмбриогенезом русского осетра и севрюги, однако имеются и некоторые специфические черты. У сибирского осетра, в отличие от русского осетра и севрюги, некоторые процессы формирования пищеварительной системы происходят после вылупления [Чусовитина, 1963]. У личинок русского осетра, севрюги и белуги при вылуплении внутренняя энтодермальная часть стенки желточного мешка построена по типу симпласта, а у личинок сибирского осетра в это время она представлена многоядерным симпластом не на всем протяжении – энтодермальная часть дорзальной стенки мешка представлена однорядным эпителием. Плазма клеток эпителия дорзальной стенки желточного мешка личинок сибирского осетра после вылупления содержит большое количество желточных зерен, подвергающихся внутриклеточному перевариванию, но процесса захватывания желтка здесь не происходит ни сразу после вылупления, ни позже, когда эпителий преобразуется в симпласт [Чусовитина, 1963]. В отличие от личинок русского осетра и севрюги личинки сибирского осетра при вылуплении еще не имеют обособленного зачатка печени [Детлаф, Гинзбург, 1954; Чусовитина, 1963]. У них зачаток печени, образующийся путем разрастания внутренней энтодермальной части переднего участка вентральной стенки желточного мешка, полностью отделяется лишь у личинок в возрасте 3–4 суток [Чусовитина, 1963].

Скорость постэмбрионального развития сибирского осетра ленской популяции больше, чем у русского осетра, и переход на внешнее питание при одинаковых температурах у первого происходит на 2–4 суток раньше [Яковлева, 1954; Малютин, 1980]. Весьма существенной особенностью постэмбрионального развития сибирского осетра является фактическое отсутствие у личинок периода питания в толще воды, они переходят к донному образу жизни почти непосредственно после окончания желточного питания [Малютин, 1980].

Заключение

Сибирский осетр, как и другие осетровые, обладает сложной много-возрастной структурой популяций и относительно небольшим темпом пополнения. Эти виды лучше адаптированы к нестабильным условиям размножения, неурожай одного поколения значительно слабее влияет на численность популяций длинноцикловых рыб [Никольский, 1974].

Для осетровых в целом характерна меньшая продолжительность жизни самцов [Никольский, 1974]. Сибирский осетр в этом отношении оказывается весьма пластичным видом. В популяциях, обитающих в более благоприятных условиях, при более высокой обеспеченности пищей и, соответственно, характеризующихся более высоким темпом роста (Обь, Енисей) различия в продолжительности жизни самцов и самок незначительны или отсутствуют. Другие же популяции, обитающие в более суровых условиях при низкой обеспеченности пищей, и характеризующиеся низким темпом роста (Лена, Индигирка, Колыма), отличаются тем, что продолжительность жизни самок существенно, иногда почти в 2 раза (см. табл. 29) превышает продолжительность жизни самцов. Такая структура популяции, когда самки оказываются крупнее самцов, обеспечивает большую плодовитость стада и, соответственно, вследствие более мелких размеров самцов, большую при одной и той же кормовой базе численность популяции при сохранении ее воспроизводительной способности [Никольский, 1974].

Сибирский осетр по соотношению скорости линейного роста и возраста достижения половой зрелости по классификации Ю.Е.Лапина и Ю.Г.Юровицкого [1959] может быть отнесен к четвертому типу, характеризующемуся медленным ростом и замедленным созреванием. Очевидно, что понятие медленного роста и замедленного созревания весьма относительны. Как видно из таблицы 32 и рисунка 38, различные популяции сибирского осетра существенно различаются по этим параметрам. Среди них выделяются популяции с относительно медленным ростом и ускоренным созреванием (популяции из бассейнов Лены и Индигирки), с быстрым ростом и замедленным созреванием (Байкал), а также популяции с быстрым ростом и ранним созреванием (Обь), которые по упомянутой классификации могут быть отнесены к второму, третьему и первому типам соответственно. Такое разнообразие типов соотношения между темпом роста и скоростью созревания определяется разнообразием условий существования в чрезвычайно широком ареале, занимаемом сибирским осетром.

Медленный рост и ускоренное созревание характерны для краевых популяций вида, иногда обитающих у северных и у южных границ ареала. Белковый рост у рыб этих популяций лимитируется крайне низкой обеспеченностью пищей и определенными температурами, а ранний сдвиг в онтогенезе соотношения между белковым синтезом и жиронакоплением в пользу последнего определяет ускоренное созревание [Ша-

туновский, 1980]. Очевидно, что низкий уровень обеспеченности пищей и неблагоприятный термический режим могут носить локальный характер, не привязанный к краевым областям ареала вида. Именно это наблюдается в случае сибирского осетра бассейнов рек Лены и Индигирки, обитающих при низкой обеспеченности пищей и в условиях наиболее холодного климата.

Разнообразие типов соотношения темпа линейного роста и возраста созревания у популяций сибирского осетра можно объяснить чрезвычайной пластичностью вида, широтой его нормы реакции. Об этом свидетельствуют результаты выращивания особей ленской популяции в тепловодных хозяйствах, где повышенные температуры и обильное кормление приводят к ускорению весового роста в 7–9 раз и снижению возраста созревания в 1,5–3 раза [Акимова, 1988] и тем самым к переходу популяции к первому типу соотношения этих параметров.

У сибирского осетра с увеличением размеров и возраста и вес икринок, и абсолютная плодовитость увеличиваются, но при этом внутри отдельных размерных и возрастных групп (т.е. у особей одинакового размера и возраста) с увеличением абсолютной плодовитости масса икринок снижается. Относительная плодовитость сибирского осетра варьирует в широких пределах. Максимальные значения относительной плодовитости наблюдаются у молодых самок в возрасте от 12 до 18 лет.

Анализ межпопуляционных различий сибирского осетра по величине относительной плодовитости и относительной массы яичников, имеющих икринки дефинитивного размера (ГСИ самок с гонадами на IV стадии зрелости), показал, что уровень генеративного обмена, характеризуемый этими двумя показателями, выше в популяциях, обитающих в более суровых условиях и обладающих низким темпом роста. Это свидетельствует об адаптивной пластичности вида, направленной на поддержание его численности в условиях различной обеспеченности пищей.

Таким образом, являясь длинноцикловым видом, сибирский осетр чрезвычайно пластичен в отношении возраста и размеров впервые созревающих рыб, определяемых трофическими и термическими условиями. В популяциях с высоким темпом роста и обеспеченностью пищей размеры впервые созревающих самок сходны и максимальны для вида. Возраст наступления половой зрелости в этих условиях зависит от термических условий, уменьшаясь при более высоких температурах обитания осетра. В популяциях осетра, обитающих в условиях низких температур и обеспеченности пищей (что характерно обычно для северных границ ареалов рыб), а также характеризующихся медленным ростом особей (Лена, Индигирка), наблюдается сдвиг в сторону преобладания генеративного обмена над соматическим ростом. Это приводит к раннему созреванию при небольших размерах и к увеличению относительной плодовитости самок. В этих популяциях происходит сокращение продолжительности жизни самцов, по сравнению с самками.

Эмбриональное развитие сибирского осетра возможно в широком диапазоне температур. Это является важным преимуществом в условиях широкого ареала вида, населяющего как арктические водоемы, так и хорошо прогреваемые водоемы юга (Казахстан), а также в резко изменяющихся условиях северных водоемов, где быстрые перепады температур летом являются обычным явлением.

Существенной особенностью раннего онтогенеза сибирского осетра является ускоренное развитие личинок в постэмбриональном периоде по сравнению с южными видами осетровых (русский осетр), переход к донному образу жизни почти непосредственно после окончания желточного питания. Эти особенности можно интерпретировать как адаптацию сибирского осетра к развитию в северных водоемах, характеризующихся коротким вегетационным периодом.

Глава 9

Состояние репродуктивной системы сибирского осетра в различных популяциях и систематизация нарушений воспроизводства осетровых при антропогенном воздействии

9.1. Влияние загрязнения среды на развитие и функционирование репродуктивной системы рыб

Нарастающее в последние десятилетия антропогенное воздействие на окружающую среду, экосистемы, отдельные виды и популяции общеизвестно. Количество данных по этому вопросу не поддается полному обзору в рамках данной работы, даже если ограничиться лишь сведениями о влиянии загрязнения на водные экосистемы и отдельные виды рыб. Поэтому задачей настоящего раздела является продемонстрировать связь нарушений в развитии и функционировании репродуктивной системы рыб с загрязнением среды.

Трудность оценки степени воздействия загрязнения на водные экосистемы и виды рыб состоит в том, что в настоящее время не существует достаточно полных экспериментальных данных о воздействии отдельных загрязняющих веществ на многие виды. Между тем известно, что и пороговые концентрации, и характер воздействия одних и тех же загрязнителей, в частности ионов тяжелых металлов, на разные виды рыб и на разных стадиях их развития существенно различаются [Мур, Рамамурти, 1987]. Сложность ситуации усугубляется недостаточной изученностью совместного действия токсикантов, совокупности которых неодинаковы в разных водоемах и непостоянны во времени, как по составу, так и концентрациям отдельных веществ. Очевидно, что экспериментальное исследование действия тысяч известных к настоящему времени токсикантов в различных сочетаниях и концентрациях на сотни видов рыб нереально. Поэтому, несмотря на то, что регистрируется повышение уровня загрязненности большинства водоемов различными токсикантами, практически никогда не удается с достаточной определенностью связать состояние популяций рыб и появление различных отклонений в развитии организмов с концентрацией отдельных токсикантов в водоемах. Именно в связи с этим имеющиеся данные, кстати, весьма разрозненные и неполные, о концентрациях токсикантов в водоемах, для оценки состояния популяций и организмов имеют второстепенное значение. При оценке любого воздействия на качество среды именно состояние, самочувствие различных видов живых существ является ключевым мо-

ментом. Это положение лежит в основе одного из современных подходов к системе биологической оценки качества среды известного под названием "Биотест" [Яблоков, 1996], суть которого состоит в оценке здоровья экосистемы путем интегрирования ответов на вопрос о состоянии разных видов живых существ, ее составляющих. В данном случае для оценки здоровья экосистем используются не экосистемные и популяционные параметры, а показатели состояния организмов разных видов. Базовой характеристикой при этом является гомеостаз. Нарушение гомеостаза развития выражается в изменении параметров функционирования живых существ [Захаров, Кларк, 1993; Захаров, Крысанов, 1996]. Одним из методов, используемых при комплексной оценке состояния популяций и организма рыб, является исследование развития и функционирования их репродуктивной системы [Акимова, Рубан, 1992; Захаров, Кларк, 1993; Акимова, 1996]. Достоинством этого метода является его чувствительность [Акимова, 1996], а важность получаемых результатов состоит не только в возможности получить сравнительные оценки уровня антропогенного воздействия на отдельные популяции, но и определить качество производителей, что непосредственно связано с выяснением степени нарушения естественного воспроизводства популяций и, соответственно, с прогнозированием изменения их численности [Никольский, 1974].

В основе метода оценки состояния популяций и организма рыб по результатам исследования развития и функционирования их репродуктивной системы лежит известный факт значительных изменений в их репродуктивном процессе при нарастании воздействия комплекса антропогенных факторов [Кошелев, 1965; 1981; 1988а, б; Лукшене, 1978; Статова, 1985 и др.]. Нарушения в развитии половых клеток у самок различных видов рыб описаны многими авторами: дегенерация части ооцитов у карповых, окуневых [Казанский, 1949; Кошелев, 1965, 1981; Лукшене и др., 1979; Татарко, 1977; Beach, 1959; Scott, 1962; Chew, 1973] и у осетровых [Бурцев, 1962, 1967; Фалеева, 1979], амитозы у сырты и осетровых [Сакун, 1964; Фалеева, 1979; Акимова, 1985а, б] и др. Рассмотрим некоторые сведения о влиянии антропогенных факторов, в частности химического загрязнения, на репродуктивную систему и воспроизводство ряда видов рыб, обращая особое внимание на данные, касающиеся воспроизводства осетровых.

Среди большого количества видов антропогенных воздействий на рыб (физических, химических, биологических) в последние годы особенно возросло влияние на них токсических веществ. Так, например, в 1989 году около 40% контролируемых водных объектов имели загрязнение, превышающее нормативы в 10 раз и более. В десятках водоемов содержание соединений меди, цинка, никеля, хрома, легкоокисляемых органических веществ, нефтепродуктов, фенолов, пестицидов и других токсикантов превышало ПДК в сотни раз [Павлов и др., 1994].

В последние годы накопилось значительное количество данных, относящихся как к природным водоемам, так и полученных в экспериментальных условиях, об аккумуляции различными органами и тканями токсических веществ и об их воздействии на репродуктивную систему разных видов рыб. Многими исследователями на разных видах рыб выявлено, что токсиканты в воде, кроме прямого воздействия на особей, оказывают и опосредованное влияние на процессы гаметогенеза и эмбриогенеза, приводящие либо к нарушениям размножения, либо к выметыванию неполноценного и нежизнеспособного потомства, что в итоге снижает репродуктивный потенциал рыб [Строганов, Пожитков, 1941; Строганов, 1970, 1971 а, б; Лесников, 1970; Гусев, 1971; Лукьяненко, 1987 а, б; 1990; Михайлова, 1991; Павлов и др., 1994 и др.]. Показано, что различные гербициды, деспергенты, нефтепродукты и другие токсиканты вызывают резорбцию ооцитов у многих видов рыб [Болквадзе, Гоготишвили, 1988; Попова, 1978; Кошелев, 1988а, б; Селюков, Степанов, 1988 и др.]. Ионы тяжелых металлов оказывают отрицательное воздействие на репродуктивные функции карпа *Cyprinus carpio* L. [Евтушенко и др., 1991], значительные дозы цинка вызывают глубокие нарушения в развитии гонад и подавляют процессы размножения рыб [Алабастер, Ллойд, 1984; Sehgal Rekha, Saxena, 1986]. Все формы фосфора в водной среде являются высокотоксичными для рыб (Краснов, 1970; Мазманиди, 1970). Обнаружены нарушения под действием токсикантов на физиолого-биохимическом уровне у осетровых Каспийского бассейна, карпа и сазана, белого и пестрого толстолобиков, воблы *Rutilus rutilus caspicus* Iak, кутума *Rutilus frisii kutum* (Kamensky), леща *Abramis brama* (L), кеты *Oncorhynchus keta* (Walb), бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pall) и других видов рыб [Врочинский, Земков, 1978; Дохолян и др., 1980; Анохин, Музыка, 1988; Лукьяненко, 1987а, б; Гераскин, 1989; Гераскин и др., 1989; Давлетьярова и др., 1989; Шелухин и др., 1989; Джавадова, 1992; Наточин и др., 1995 и др.].

Некоторые вещества могут концентрироваться в органах гидробионтов, в том числе и гонадах, в больших количествах [Земков, Журавлева, 1987; Попова, 1987; Горкин, 1990 и др.]. Значительное количество марганца, цинка, молибдена, меди, а также пестицидов накапливается в гонадах, печени и жировой ткани в преднерестовый период у осетровых (Acipenseridae), серебряного карася *Carassius auratus* (L), белого и пестрого толстолобиков *Hypophthalmichthys molitrix* Val., *Aristichthys nobilis* (Rich) [Зубкова и др., 1989; Каримов, 1989; Лукьяненко, 1992]. Концентрация бенз(а)пирена в моллюсках и рыбах может в сотни и тысячи раз превышать содержание его в водной среде [Лембик, 1976].

Токсические вещества в наибольшей степени накапливаются в донных отложениях и поэтому рыбы бентофаги, в частности осетровые, быстрее реагируют на загрязнения [Ковалева, Сергеева, 1987; Комаровский, 1987; Комаровский и др., 1988; Александров и др., 1988; Итра, Велдре, 1988; Брагинский и др., 1989; Лукьяненко, 1992; Сытник, 1992 и др.].

Нарушения в строении ооцитов в период превителлогенеза проявляются по-разному, начальными моментами являются деформация ооцитов цитоплазматического роста, вакуолизация их карิโอплазмы. Последнее было отмечено у русского осетра Волги, сибирской стерляди Енисея [Шагаева и др., 1993; Акимова и др., 1995a]. Возможно, это связано со специфическим воздействием определенных веществ на ооциты, так как в литературе имеются сведения о высокой степени проникновения некоторых веществ, растворенных в воде (например, ионов натрия, фосфата и ртути), в организм рыб [Мур, Рамамурти, 1987; Яржомбек, Бекина, 1987; Яржомбек и др., 1991]. У самок осетровых Каспийского моря в период превителлогенеза могут происходить и изменения в структуре цитоплазмы ооцитов, причем уровень морфологических изменений в ней скоррелирован с содержанием в гонадах, мышцах, печени таких токсических веществ как ДДТ, ГХЦГ, ртуть и др. [Романов и др., 1990]. Обнаружено, что такие вещества как сульфат аммония и малатион вызывают разрушение ядер и задержку развития половых клеток и желез у пятнистого змееголова *Channa punctatus* (Bl.) и данио *Brachidanio rerio* Gamilton Bichanan [Narayan, Sathyanesan, 1986; Ansari Badre Alam, Kumar Kaushar, 1987].

В последние десятилетия отмечается появление у осетровых Каспийского бассейна прямого деления (амитоз) ооцитов периода цитоплазматического роста. У русского осетра, белуги и севрюги во время нагула в Каспийском море были выявлены многоядерные ооциты и их амитозы. В 1981–1983 гг. амитозы у белуги отмечались у 48,4% рыб, у русского осетра – 19,6%, у севрюги – 33% [Романов и др., 1990]. При изучении гаметогенеза сибирского осетра из Лены в условиях тепловодного выращивания также было обнаружено, что изменение условий обитания сопряжено с частым появлением в гонадах самок амитотически делящихся половых клеток периода цитоплазматического роста. В р. Лене это явление в 1960-е и 1970-е годы не наблюдалось [Акимова, 1978; 1985a, б].

Ранее явления прямого деления ядра (амитоз) наблюдались и исследовались многими авторами в течение длительного времени в основном в различных тканях млекопитающих (соединительной, костной и сухожильной тканях, в эпителиальных и печеночных клетках, половых клетках самцов и др.) [Заварзин, 1938; Заварзин, Щелкунов, 1954; Роскин, Струве, 1948 и др.]. Одни авторы считали это явление нормальным [Каролинская, 1952; Строганова, 1952], другие – патологическим процессом в результате неблагоприятных воздействий [Кнорре, 1959]. В более поздних работах, проведенных также на млекопитающих, амитоз интерпретировался как процесс внутриклеточной регулятивной реакции, чаще всего связанной с явлением полиплоидии [Бродский, 1964; 1966; Бродский, Урываева, 1981]. Почти во всех цитированных работах указывалось, в основном, на амитотическое деление ядра, лишь иногда удавалось проследить разделение всей клетки. У рыб амитотическое деление

ядер и клеток описано в небольшом количестве работ на половых клетках как самцов, так и самок. Большинство авторов считают этот процесс результатом нарушения развития клеток [Сакун, 1954; 1964; Леманова, 1955; Фалеева, 1979; Акимова, 1985а, б; Лаврова, Чмилевский, 1987; Романов и др., 1990]. Одной из причин возникновения этого явления в естественных водоемах считается воздействие химического загрязнения бассейнов рек, прямое же деление половых клеток, по мнению ряда авторов [Романов и др., 1990], – одна из первых форм проявления защитных реакций организма для сохранения вида путем увеличения количества половых клеток в ответ на измененные условия обитания.

Аномалии в строении ооцитов, связанные с загрязнением водоемов, проявляются не только в период их цитоплазматического роста, но и на более поздних стадиях развития. Так, описанная выше деформация части ооцитов в период их цитоплазматического роста у осетровых, отмечается также и в процессе трофоплазматического роста. У каспийских осетра и севрюги в половых железах самок (IV стадия зрелости гонад) были обнаружены ооциты неопределенной формы, условно названные "деформированными" [Шевелева, 1990]. Деформация ооцитов свидетельствовала о нарушении тургора в оболочках и, соответственно, об уменьшении их прочности. Во время накопления питательных веществ в ооцитах отмечены нарушения и в строении их оболочек. Локальные утоньшения студенистой оболочки и наличие в ней инородных включений, расслоение студенистой и желточной оболочек, их неравномерное окрашивание при гистологической обработке были выявлены у русского осетра, севрюги, белуги Волго-Каспийского бассейна, а также у стерляди р. Енисея [Романов и др., 1990; Шагаева и др., 1993; Акимова и др., 1995а]. Локальные истончения и расслоение оболочек также свидетельствовали о нарушении их прочности, а неравномерное окрашивание показывало, что изменения происходили и на биохимическом уровне.

Нарушения ядерной оболочки у ооцитов в период трофоплазматического роста, еще не достигших зрелости, выявлены в большинстве исследованных популяций осетровых. Так, например, у 28,6% самок енисейской стерляди в среднем 60% ооцитов имели это нарушение [Акимова и др., 1995а], а у самок уральской белуги отмечено 12% с аномальными ядрами, у русского осетра и севрюги, нагуливавшихся в Каспийском море, 8 и 4% соответственно [Шевелева, 1990].

При изучении морфологического состояния зрелых ооцитов самок русского осетра и севрюги р. Волги в 1989–1991 гг., кроме указанных нарушений, были обнаружены полости, заполненные инородным веществом, под внутренней желточной оболочкой, между студенистой и желточной оболочками, а также среди гранул желтка. В 1990–91 гг. количество и объем их значительно увеличились по сравнению с 1989 г. [Шагаева и др., 1993]. Это аномальное явление в ооцитах самок других популяций осетровых не было обнаружено. Все описанные выше нарушения и отклонения в строении половых клеток осетровых различных

популяций свидетельствовали о снижении их качества и, соответственно, жизнеспособности. У волжских осетровых была отмечена тенденция возрастания количества аномалий и их видоизменение в разные годы. Так, у волжского осетра в 1988 г. количество ооцитов с различными нарушениями составило 50–80% в пробах икры от разных самок, в 1989 г. – 90–100%, а в 1990 г. – 100%, у севрюги в 1989 г. – 55–100%, в 1990 г. – 95–100%, в 1991 г. – 100% [Шагаева и др., 1993].

Для осетровых в целом характерно синхронное развитие ооцитов в период трофоплазматического роста, незначительная асинхронность существует лишь в начале этого периода, но она довольно быстро сглаживается [Серебрякова, 1964]. Однако при антропогенном воздействии, в частности при тепловодном выращивании сибирского осетра, диаметр ооцитов у одной самки в период накопления питательных веществ отличался в 2–3 раза, и если в самых крупных ооцитах уже прослеживалась поляризация желтка и ядра, то у ооцитов меньших размеров желток еще не был дифференцирован. Вероятно, отстающие ооциты затем подвергались резорбции, что подтверждалось наличием в гонадах самок остатков пигментных гранул и базальных мембран среди зрелых еще не овулировавших ооцитов [Акимова, 1985а, б]. У осетровых р. Волги также наблюдается асинхронное развитие ооцитов в период трофоплазматического роста [Шагаева и др., 1993]. У всех исследованных популяций осетровых как Волго-Каспийского бассейна, так и Сибири, отмечалась частичная или массовая резорбция ооцитов периодов цито- и трофоплазматического роста [Акимова, Рубан, 1992; Шагаева и др., 1993], в результате чего в гонадах отмечались локальные скопления форменных элементов крови, принимавших участие в резорбционных процессах. При массовой резорбции зрелых ооцитов в гонадах самок осетровых после их нереста оставалось большое количество невыметанной икры, которая также подвергалась резорбции.

В последние годы отмечено появление различных форм гермафродитизма осетровых, ранее не описанного для этой группы рыб [Романов, 1990; Романов, Алтуфьев, 1990; 1992; Романов и др., 1990; Романов, Шевелева, 1992], частота встречаемости рыб с овотестисом в Каспийском бассейне достигла у севрюги 6,6%, у русского осетра – 2% [Романов и др., 1990], что, по мнению авторов, может быть вызвано нарушениями гормональной регуляции в условиях кумулятивного накопления токсических веществ в органах и тканях осетровых. Гермафродитизм у рыб довольно редкое явление, оно может встречаться у некоторых видов как норма, направленная на поддержание максимальной численности, например, у рыб семейств Sparidae, Serranidae [Суворов, 1948; Алексеев, 1969; Okada, 1965 а, б и др.]. Изменение ряда экологических факторов, таких как повышение или понижение температуры воды, изменение кормового режима и освещенности, могут вызвать передифференцировку пола, являющуюся одним из признаков потенциального гермафродитизма, у сиговых (Coregonidae), зубатых карпов (Cyprinodontidae), у ер-

ша (Percidae), у трехиглой колюшки (Gasterosteidae) [Тэриан, 1942; Чернышева, 1960; Анпилова, 1965; Буцкая, 1980; Berg, Hurk, 1983 и др.]. Показано, что 8% ерша *Gymnocephalus cernuus* (L.) в восточной части Финского залива являются потенциальными гермафродитами [Буцкая, 1976], однако у ершей, обитающих в ближайших к заливу водоемах, такое явление не отмечалось. Другим нарушением являлось несоответствие уровня развития половых желез и половых клеток возрасту, размерам и массе рыб (то есть недоразвитие генеративной части гонад) и проявлялось оно в том что у рыб, имевших возраст, размеры и массу половозрелых особей, гонады были как у ювенильных рыб.

У русского осетра, севрюги и белуги были выявлены также включения (новообразования) поперечнополосатой мышечной ткани в яичниках. Частота встречаемости рыб с такого типа патологией составила у белуги – 3,8%, у севрюги и осетра в пределах 1,6–2,0%. Опухоли, кисты и другие новообразования на поверхности гонад выявлены при макроскопическом исследовании у 8% самок русского осетра и у 11% самок севрюги [Романов и др., 1990]. Возникновение таких новообразований у каспийских осетровых предположительно связано с интоксикацией (воздействие канцерогенных веществ) при ухудшении общего физиологического состояния рыб, снижении иммунологической защиты организма рыб [Романов и др., 1990]. Новообразования были обнаружены этими же авторами и у самцов осетровых Каспийского бассейна, у русского осетра такие особи составляли 7–8%. Новообразования были выявлены также в гонадах сиговых рыб в водоемах Норило-Пясинской водной системы, которая в течение длительного времени подвергалась интенсивному техногенному воздействию Норильского горнометаллургического комбината [Савваитова и др., 1995]. Кроме того, в генеративной части гонад у 9% самцов русского осетра и 10% белуги было выявлено разрастание мощных соединительнотканых тяжей, то есть происходило замещение генеративной ткани железы на плотную оформленную соединительную ткань с одновременным подавлением развития половых клеток [Романов и др., 1990]. Сходный эффект был экспериментально получен при воздействии инкорпорированного радиостронция на половые железы самцов тилляпии [Воронина, 1974]. У белого толстолобика в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период также отмечалось зарастание семенных канальцев соединительнотканными элементами с образованием многочисленных полостей [Белова и др., 1993].

У русского осетра, севрюги и белуги во время нагула в Каспийском море, а также при миграции в Волгу и Урал были обнаружены половые клетки (гонии и ооциты) в тканях печени [Романов, Алтуфьев, 1992]. Эти авторы предполагают, что причиной этого явления может быть дезорганизация эмбриональных клеток, вышедшими из-под контроля индукторами, определяющими нормальный ход эмбриогенеза у осетровых в период гастрюляции, а также нарушения условий миграции первичных

половых клеток в результате многофакторного токсического воздействия в раннем онтогенезе. Также считают, что "...адаптация" к загрязнению у осетровых Каспийского моря достигла своего предела и защитно-приспособительные механизмы организма уже не в состоянии обеспечить надежное, нормальное функционирование как отдельных клеток, так и органов..." [Романов, Алтуфьев, 1992, стр. 153–154]. Иными словами, воздействие токсикантов выходит за пределы нормы реакции этих видов.

Присутствие детергентов в сточных водах и повышенное содержание в воде ионов фтора, брома, йода, молибдена и нефтепродуктов вызывают угнетение сперматогенеза, сокращают продолжительность жизни сперматозоидов и снижают способность к оплодотворению икры осетровых, рыбаца *Vimba vimba* (L.) и выюна *Misgurnus fossilis* L. [Кузьмина, 1979; Стыгар и др., 1979; 1981; Зимаков, Кузнецова, 1987].

При микроскопическом исследовании половых желез самцов русского осетра р. Волги в мае 1990 г. было обнаружено также наличие жировой ткани среди семенных канальцев [Шагаева и др., 1993], что при нормальном развитии семенников не наблюдалось. Вероятно, это связано с нарушением липидного обмена, так как известно, что у рыб, выловленных в зоне интенсивного загрязнения, обнаруживается более высокое содержание общих липидов в различных органах и тканях [Лукияненко, 1983; Савваитова и др., 1995]. Кроме того, у части самцов волжских осетров в 1990 г. наблюдалась некоторая асинхронность сперматогенеза – в одной части гонады сперматозоиды были уже сформированы, а в другой ее части еще продолжалась волна сперматогенеза [Шагаева и др., 1993]. У осетровых Каспийского бассейна в речной и морской периоды жизни было выявлено замещение отдельных участков семенников тканью печени и наоборот, появление среди печеночной ткани элементов семенника [Романов, Атуфьев, 1992]. Начальные патологические изменения в гонадах осетровых Каспийского бассейна были отмечены еще в 1977–1979 гг., когда у 2% самцов севрюги в низовьях Волги были обнаружены отклонения от нормального развития гонад [Андронов, 1983]. Эти изменения у разных видов осетровых данного бассейна начали проявляться не одновременно, так, у белуги в 1982–83 гг. на ранних стадиях развития половых желез (II стадия зрелости) в морской период жизни не было найдено каких-либо значительных нарушений [Романов и др., 1984].

Устойчивость к ядам различной природы на протяжении онтогенеза неодинакова. Так, к ядам органического ряда у половозрелых осетровых она ниже, чем у молодежи, а к ядам неорганического ряда, наоборот, молодь более чувствительна [Лукияненко, 1967; Кокоза, 1970].

Токсикологическая опасность может усугубляться подогревом воды и синергическим действием на гидробионтов экзотоксикантов, а также токсическим, тепловым и радиационным факторами [Лукияненко, 1967; 1987 а; Брагинский, Кузьменко, 1988; Дедю и др., 1988; Филенко, 1988;

Помазовская и др., 1988; Абуэльэзз, 1990 а, б; Luksiene, Sandstrom, 1994 и др.]. Кроме того, токсичность некоторых веществ, например гексахлорана, может усиливаться и при понижении температуры [Замбриборщ, Буй Лай, 1976].

Радиационное воздействие также вызывает значительные нарушения в развитии половых клеток и желез у рыб: уклей *Alburnus alburnus* (L), плотвы, карпа, белого толстолобика и тиляпии *Oreochromis mossambicus* Peters [Головинская, Ромашов, 1958; Строганов, Телитченко, 1958; Черфас, 1962; Воронина, 1974; Воронина и др., 1974; Белова и др., 1993 и др.]. Причем, наиболее чувствительными к воздействию радиации являются первичные половые клетки, гонии и ооциты ранней профазы мейоза [Захарова, 1983, Чмилевский, Захарова, 1987; Чмилевский, Ивойлов, 1993].

Нарушения гамето- и гонадогенеза такие, как дегенерация части ооцитов периода цито- и трофоплазматического роста, наличие в гонадах самок после нереста большого количества остаточной, невыметанной икры, замещение генеративной части их гонад соединительной тканью, снижают индивидуальную абсолютную и относительную плодовитость самок осетровых рыб. Показано, что в последние годы у волжских белуги и севрюги происходит снижение индивидуальной абсолютной и относительной плодовитости, например, у белуги с 1970 по 1985 г. индивидуальная абсолютная плодовитость снизилась в среднем с 832,7 до 580,9 тыс. шт. [Распопов, 1987; Вещев, 1991 б]. Экспериментальными исследованиями воздействия различных концентраций нефти на молодь осетровых рыб был обнаружен целый комплекс нарушений, приводящих к изменению поведения особей, к угнетению их роста, уменьшению плодовитости, что в конечном итоге может привести к исчезновению видов [Рустамова, Касимов, 1968]. Замещение генеративной части гонад соединительной тканью у самцов приводит также к уменьшению количества сперматозоидов, выметываемых самцами во время нереста. Эти же аномалии, а также новообразования в гонадах особей, разрушение части семенных канальцев у самцов приводят к уменьшению или к увеличению гонадосоматического индекса (ГСИ), но в любом случае за счет уменьшения генеративной части гонад [Акимова и др., 1995а, б]. За дегенерацией половых клеток как в период цито-, так и трофоплазматического роста следует резорбция этих клеток, ликвидация погибающих половых клеток – естественный закономерный процесс защитной реакции организма. Резорбция половых клеток может вызвать задержку развития клеток следующей генерации, что отражается на темпах гаметогенеза, как правило, удлиняя отдельные его периоды. Так, например, дегенерация ооцитов периодов превителлогенеза и вителлогенеза у дальневосточной сардины (*Sardinops sagax melanosticta* (Sehl.) может вызывать задержку наступления половой зрелости, сокращение плодовитости и пропуск нереста [Сакун, Сви́рский, 1992]. При массовой дегенерации зрелых ооцитов у осетровых восстановление половых желез после ре-

зорбционных процессов может продолжаться довольно значительное время, что приводит к увеличению межнерестовых интервалов у отдельных особей. В свете сказанного совершенно очевидно, что наиболее чувствительным показателем степени влияния токсикантов на рыб является уменьшение их плодовитости [Suter et al., 1987], ибо последняя является результирующим показателем, на значение которого оказывают влияние все многочисленные нарушения в развитии репродуктивной системы рыб как в процессе их созревания, так и при повторных половых циклах.

Снижение качества выметываемых половых продуктов у осетровых как при естественном нересте, так и в заводских условиях, сопровождается морфологическими нарушениями в развитии личинок и молоди, что сказывается на их жизнеспособности. При искусственном воспроизводстве осетровых на различных рыбоводных заводах выявлена высокая смертность личинок (до 80–100%), массовые аномалии в их строении: отсутствие и недоразвитие переднего отдела головы, искривления тела, водянка перикардальной полости и желтка, недоразвитие сердечной трубки и другие [Горбачева, Воробьева, 1979; Игумнова и др., 1990; Шагаева и др., 1993 и др.]. Выявлен ряд морфологических аномалий у молоди осетровых в естественных водоемах: в строении плавников, роста, хвостового стебля, усиков, отмечены искривления тела и др. [Кряжев, Чебасов, 1979; Шахматова, 1983 и др.].

Приведенные данные далеко не исчерпывают имеющуюся информацию по обсуждаемой проблеме и служат в качестве иллюстрации чувствительности репродуктивной системы рыб к антропогенным воздействиям, в частности загрязнению, и показывают, что отклонения в развитии и функционировании репродуктивной системы рыб могут служить достаточно надежным критерием для сравнительной оценки состояния естественного воспроизводства отдельных популяций, уровня антропогенного воздействия на них и, соответственно, важным показателем состояния популяций. Эти данные приобретают особую ценность, когда непосредственные оценки уровня естественного воспроизводства (количество производителей, эффективность естественного нереста и т.п.), как это имеет место в случае с сибирским осетром, отсутствуют.

Таким образом, исследования состояния репродуктивной системы рыб, во многом определяющего эффективность естественного их размножения, представляются весьма перспективными и актуальными в трех взаимосвязанных аспектах: а) в традиционном, предполагающем изучение воспроизводительного потенциала и половой цикличности в связи с проблемами динамики численности популяций; б) для определения зависимости состояния воспроизводительной системы от отдельных факторов среды, что непосредственно связано с проблемами биоиндикации; в) для оценки степени благополучия существования данного вида в конкретных условиях, что предполагает систематизацию нарушений гамето- и гонадогенеза [Романов и др., 1990; Акимова, Рубан, 1992;

1996; Шатуновский и др., 1996; Crespo, 1990 и др.]. Последнее имеет непосредственное отношение к анализу механизмов реагирования воспроизводительной системы рыб на различные неблагоприятные, в том числе и антропогенные воздействия.

9.2. Состояние репродуктивной системы сибирского осетра в реках Сибири

Исследования развития и функционирования воспроизводительной системы сибирского осетра ранее проводились только для обской и нижнеленской популяций [Акимова, 1978; 1981; 1985а, б; Вотинов, 1963]. Основной целью этих работ, данные которых относятся к 60–70-м годам, было выяснение видовой специфики нормального развития половых клеток и желез, а результаты не содержат сведений об отклонениях или патологиях в гамето- и гонадогенезе. Гистологические исследования воспроизводительной системы осетра из бассейнов Оби, Енисея, Лены, Индигирки и Колымы, проведенные нами в период с 1982 по 1995 г., показали, что основная морфологическая картина процессов гаметогенеза осетра этих популяций сходна с общей схемой, описанной для осетровых других водоемов [Акимова, 1978; 1981; 1985а, б; Акимова и др., 1995а, б; Ruban, 1996; Рубан, Акимова, 1991; 1993]. Эти исследования также показали существенные нарушения в развитии половых клеток и желез, произошедшие в последние десятилетия как в ранее изученных популяциях Оби и Лены, так и в популяциях до настоящего времени в этом отношении совершенно не изученных (Енисей, Индигирка, Колыма).

Результаты исследований состояния воспроизводительной системы сибирского осетра в естественных условиях (реки Лена, Индигирка, Колыма, Енисей, Обь) показали, что количество, а также спектры отклонений и нарушений в развитии половых желез и половых клеток неодинаковы в различных популяциях и не остаются постоянными во времени [Акимова, Рубан, 1992; 1995; 1996; Акимова и др., 1995а, б; Кошелев и др., 1989; Рубан, Акимова, 1991; 1993; Соколов и др., 1986; Akimova, Ruban, 1995; Ruban, 1994; 1996].

Анализ данных многолетних наблюдений за состоянием воспроизводительной системы сибирского осетра р. Лены показал, что, если с 1964 по 1977 г. наблюдались лишь единичные случаи дегенерации части ооцитов периода цитоплазматического роста [Акимова, Рубан, 1992], то к 1986 году количество самок с такими нарушениями составляло уже 59% (рис. 53). Кроме того, появились и другие, ранее не отмеченные нарушения: деление половых клеток перетяжкой типа амитоза (в дальнейшем для краткости называемых "амитоз"), дегенерация части ооцитов периода трофоплазматического роста (рис. 54), а также значительное количество невыметанной икры у части отнерестившихся самок, нару-

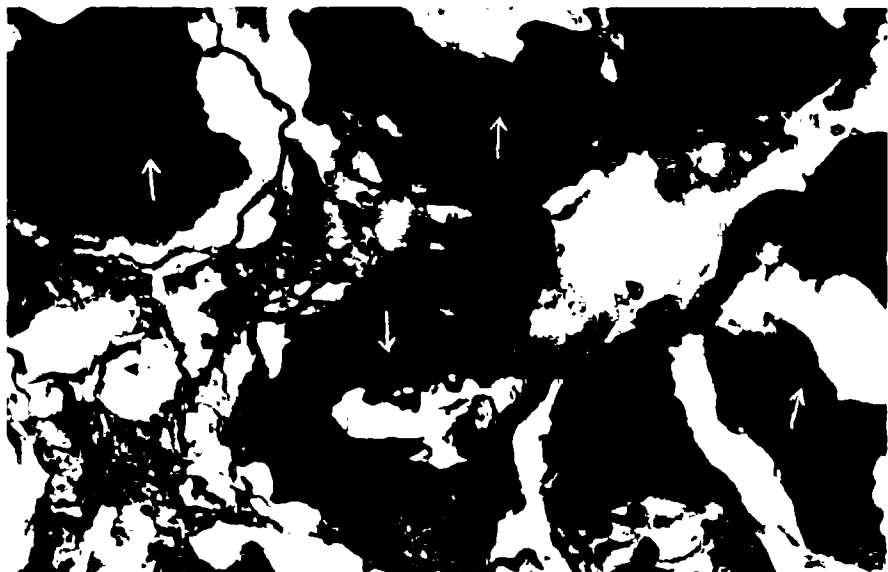


Рис. 53. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из дельты р. Лены. II стадия зрелости гонад, абсолютная длина тела (L) 64 см, масса тела (Q) 1,0 кг, возраст 8+; дегенерация значительной части ооцитов периода цитоплазматического роста (указано стрелками); об. 9, ок. 12,5.

шения ядерной оболочки ооцитов в период вителлогенеза (табл. 50). Таким образом, за длительный период наблюдений выявляется отчетливая тенденция к увеличению количества нарушений в гаметогенезе у ленской популяции осетра и числа особей, затрагиваемых ими [Акимова, Рубан, 1992].

Развитие половых клеток и желез у осетра р. Индигирки ранее не было изучено. Микроскопическое исследование половых желез самок индигирского осетра выявило ряд аномальных явлений в развитии половых клеток. Так, у молодых неполовозрелых самок, как только ооциты вступают в период цитоплазматического роста, отмечаются деформация и частичная или массовая их дегенерация (рис. 55, 56). Оогонии не подвергаются дегенеративным изменениям. Дегенерация половых клеток отмечена у особей разных возрастов, размеров и массы тела. В выборке 1984 года самки с нарушениями в развитии половых клеток составили 77% от общего числа исследованных, в выборке 1985 г. – 90%, а в 1987 г. – 100%.

На гистологических препаратах можно видеть, что у некоторых самок процесс дегенерации происходит не один раз – в яйценосных пластинках яичников в большом количестве присутствуют фрагменты базальной мембраны фолликулярной оболочки, свидетельствующие об уже прошедшей резорбции части ооцитов периода цитоплазматического

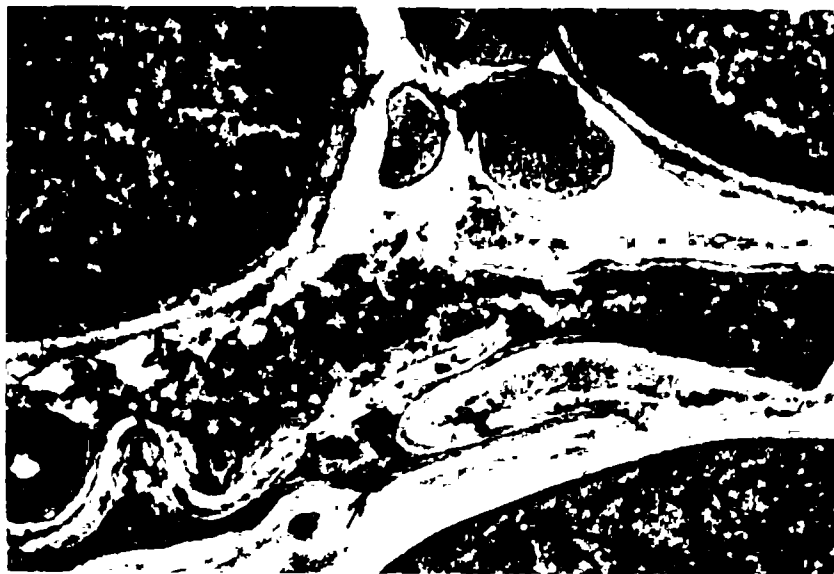


Рис. 54. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из дельты Лены. III стадия зрелости гонад, абсолютная длина тела (L) 80 см, масса тела (Q) 2,08 кг, возраст 19+; видны фрагменты четырех ооцитов, заполненных желтком, дегенерация одного из них; об. 3,5, ок. 12,5.

роста, одновременно может начинаться процесс дегенерации очередной группы половых клеток (рис. 57). Дегенеративные процессы половых клеток отмечены и у особей старших возрастов, которые уже размножались ранее; так, из 16 половозрелых самок крупных размеров в возрасте от 13 до 33 лет с гонадами на II жировой стадии зрелости, пойманных в 1987 г., лишь у одной было отмечено нормальное развитие половых клеток (рис. 58). У остальных, как и у неполовозрелых особей, происходит массовая дегенерация ооцитов цитоплазматического роста. В соединительной и жировой тканях гонад некоторых самок отмечалось скопление большого количества рассредоточенных гранул пигмента меланина, которое свидетельствует о массовой резорбции зрелой икры в предыдущий год (рис. 59).

Несмотря на патологические процессы в период цитоплазматического роста ооцитов, оставшиеся нормально развивающиеся половые клетки вступают в период дальнейшего своего развития – накопления питательных веществ (вителлогенез). Однако и в этот период отмечаются различные аномальные явления: при фиксации и гистологической обработке происходит деформация большей части созревающих ооцитов, что является показателем нарушения прочности их оболочек; наблюдается также асинхронность развития ооцитов в период вителлогенеза, не свойственная осетровым и свидетельствующая о неблагоприятных усло-

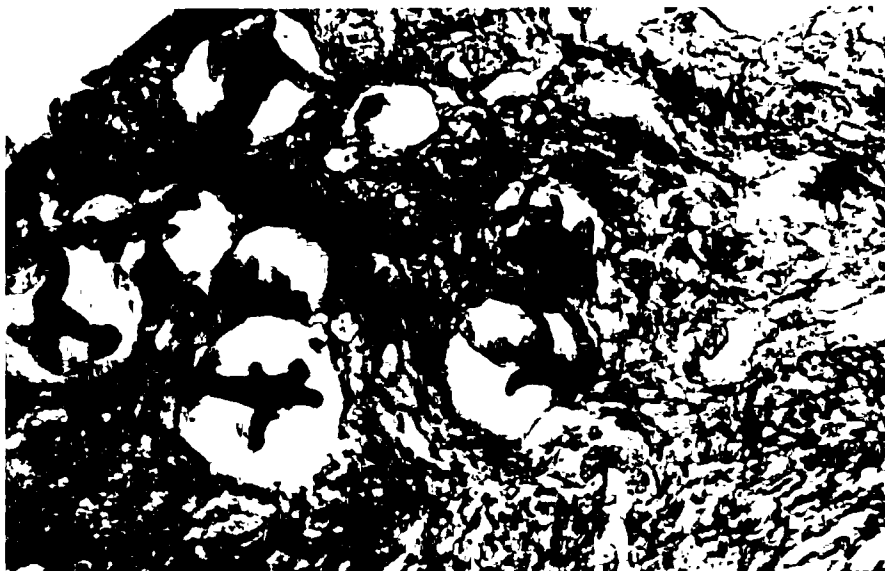


Рис. 55. Дегенеративные процессы в половых клетках у неполовозрелой самки осетра из Индигирки. I-II стадия зрелости гонад, $L = 38$ см, масса тела $Q = 210$ г, возраст 4 года; дегенерирующие половые клетки, приступившие к цитоплазматическому росту (указано стрелками); об. 9, ок. 12,5.

виях существования [Акимова, 1985а, б]. Кроме того, продолжают дегенерировать оставшиеся ооциты цитоплазматического роста, находящиеся среди половых клеток, накапливающих питательные вещества, часть последних также подвергается резорбции. Так, на одном гистологическом срезе может быть до трех резорбирующихся ооцитов трофоплазматического роста. Это отмечается вплоть до полного созревания половых клеток (IV стадия зрелости гонад). После нереста в гонадах части самок остается большое количество невыметанной икры (табл. 51) [Рубан, Акимова, 1991; Акимова, Рубан, 1992].

Таким образом, в индигирской популяции осетра, так же как и в ленской, наблюдается нарастание количества нарушений в гаметогенезе и числа особей, затрагиваемых ими, но за более короткие сроки и в больших масштабах. На основании полученных результатов можно сказать, что у самок индигирского осетра как неполовозрелых, так и достигших половой зрелости, в массе происходит дегенерация половых клеток в период превителлогенеза. Хотя нерест осетра в Индигирке и происходит, ряд аномалий, выявленных на микроскопическом уровне, дает основание предположить невысокое качество выметываемой икры, а также возможность удлинения периода полового созревания самок и увеличения продолжительности повторных половых циклов в связи с по-

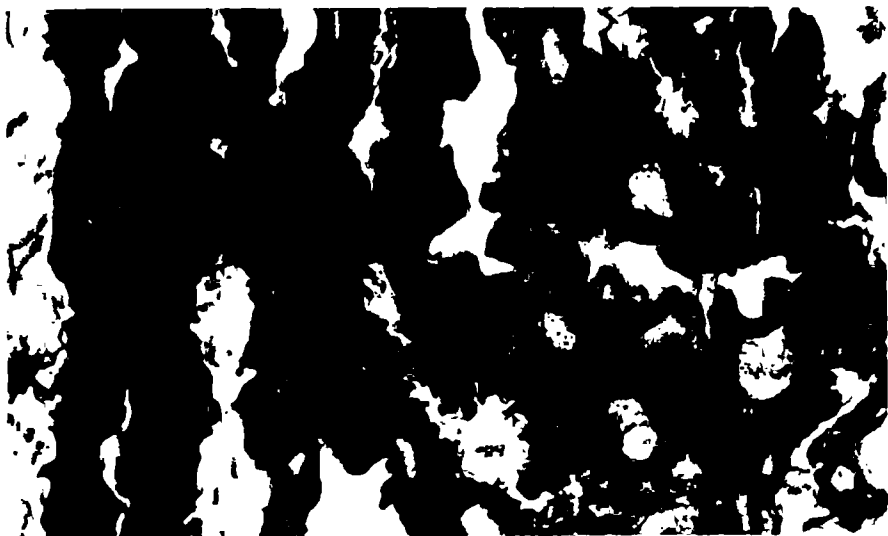


Рис. 56. Дегенеративные процессы в половых клетках у неполовозрелой самки осетра из Индигирки. II стадия зрелости гонад, $L=71$ см, масса тела $Q=1550$ г, возраст 15 лет; массовая дегенерация ооцитов периода цитоплазматического роста; об. 3,5, ок. 12,5.

стоянно протекающими процессами дегенерации половых клеток, повторяющимися у одной и той же самки неоднократно.

Развитие и функционирование воспроизводительной системы осетра Колымы также ранее не было изучено. Проведенное нами микроскопическое исследование гонад показало, что у большинства самок (у 81–83% от всех исследованных) отмечаются различные аномалии в развитии половых клеток (табл. 51) [Рубан, Акимова, 1993]. У неполовозрелых и половозрелых особей с гонадами на II и II жировой стадиях наблюдается деформация и дегенерация части ооцитов периода цитоплазматического роста, присутствуют скопления форменных элементов крови и сгустки базальной мембраны, свидетельствующие о конечных фазах резорбции части половых клеток, а также деление половых клеток перетяжкой – амитоз (рис. 60). Основная группа ооцитов в дальнейшем приступает к накоплению питательных веществ и эти процессы проходят успешно вплоть до поляризации желтка и миграции ядра к анимальному полюсу ооцита – IV завершенная стадия зрелости гонад. Несмотря на это в развитии половых клеток и в период вителлогенеза отмечаются также различные нарушения в их строении. Часть ооцитов в период накопления питательных веществ дегенерирует и подвергается резорбции (рис. 61). Таких ооцитов может быть до четырех на одном гистологическом срезе. У некоторых зрелых ооцитов происходит истончение первич-



Рис. 57. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из Индигирки в период превителлогенеза (II стадия зрелости гонад), L=52 см, масса тела Q=495 г, возраст 7+; среди нормально развивающихся ооцитов расположены фрагменты базальной мембраны фолликулярной оболочки ооцитов – результат прошедшей ранее дегенерации половых клеток (указано стрелками); об. 9, ок. 12,5.

ной (желточной, *zona radiata* или лучистой) и вторичной (студенистой) оболочек, выпячивание или наоборот "вмятины" на вторичной оболочке (рис. 62, 63). Все это свидетельствует об уменьшении прочности оболочек зрелых ооцитов, в результате чего от 50 до 100% исследованной икры имеют неправильную угловатую форму (рис. 64). В связи с этим можно предположить, что большинство самок осетра в реке Колыме в 1988–1989 гг. выметали икру низкого качества, которая в процессе дальнейшего развития в значительной степени может погибнуть. Подобное истончение оболочек зрелых ооцитов было выявлено у русского осетра Волги в 1988–1990 гг., что предположительно связывается с плохим качеством волжской воды [Шагаева и др., 1989; 1991; 1993]. Есть основания предполагать, что аномалии в развитии половых клеток осетра Колымы также связаны с качеством воды. В наружной (студенистой) оболочке многих зрелых ооцитов колымского осетра отмечались инородные включения (рис. 65), подобное не наблюдалось нами ранее при исследовании половых клеток осетров рек Лены, Алдана, Индигирки. У некоторых самок происходит деструкция ядер в еще не достигших зрелости ооцитах.



Рис. 58. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из Индигирки в период превителлогенеза (II стадия зрелости гонад), $L=112,4$ см, масса тела $Q=6910$ г, возраст 31 год; нормальное развитие ооцитов периода цитоплазматического роста; об. 3,5, ок. 12,5.

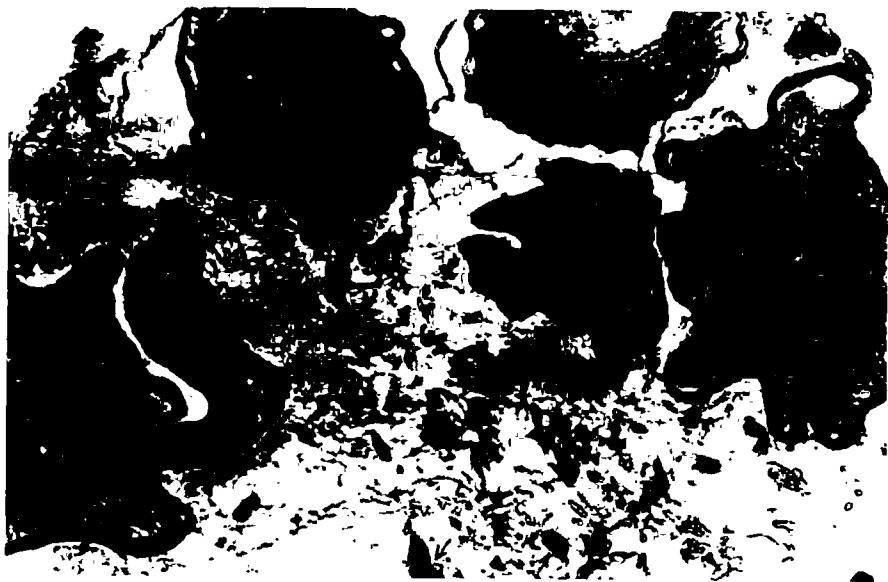


Рис. 59. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из Индигирки. II жировая стадия зрелости гонад. $L=99$ см, масса тела $Q=5300$ г, возраст 13 лет; гранулы пигмента в жировой ткани гонады ($\uparrow$); об. 9, ок. 12,5.



Рис. 60. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из Колымы в период достижения половой зрелости (II жировая стадия зрелости гонад). L= 67 см, Q= 950 г., возраст 6 лет; "амитоз" половой клетки (↑) и скопление форменных элементов крови (↑); об. 9, ок. 12,5.



Рис. 61. Завершающие фазы вителлогенеза в ооцитах самки сибирского осетра из Колымы (IV завершённая стадия зрелости гонад). L= 134,4 см, Q=14880 г., возраст 42 года; фрагменты 4-х ооцитов периода накопления питательных веществ, 2 из которых резорбируются (указано стрелками); об. 3,5, ок. 12,5.



Рис. 62. Нарушение строения оболочек зрелых ооцитов самки сибирского осетра из Колымы (IV стадия зрелости гонад). L= 134,4 см, Q=14880 г., возраст 42 года; истончение студенистой и желточной оболочек со стороны анимального полюса и выпячивание на студенистой оболочке (указано стрелками); об. 3,5, ок. 12,5.

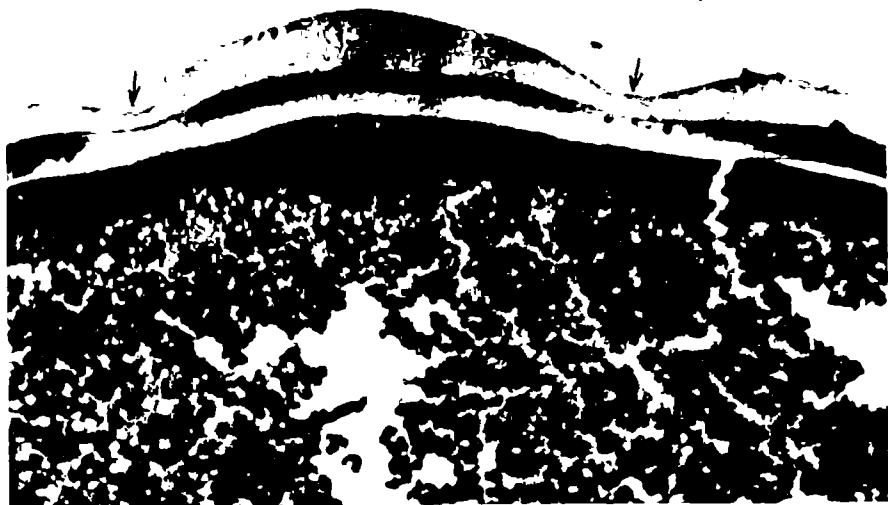


Рис. 63. Нарушение строения оболочек зрелых ооцитов самки сибирского осетра из Колымы (IV стадия зрелости гонад). L= 134,4 см, Q=14880 г., возраст 42 года; "вмятины" на студенистой оболочке (указано стрелками); об. 3,5, ок. 12,5.

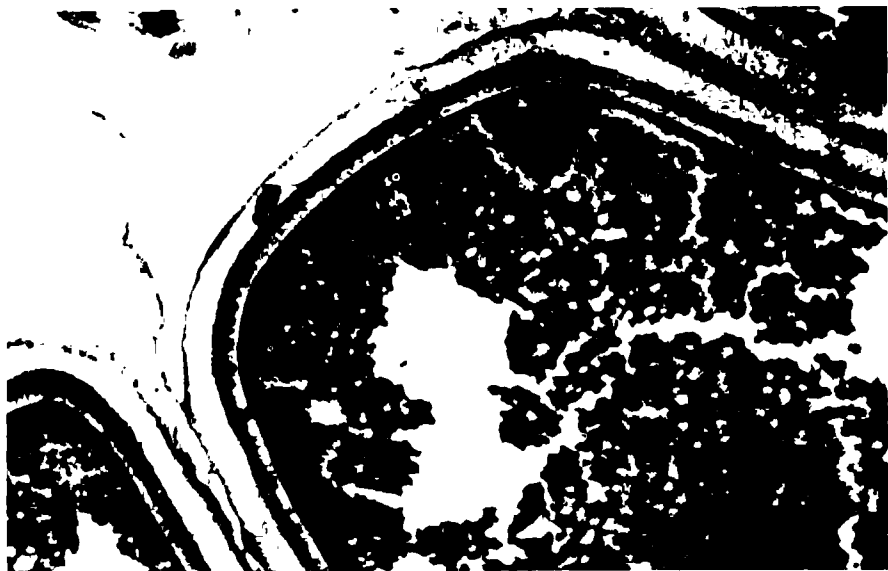


Рис. 64. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из Колымы старших возрастных групп (IV завершенная стадия зрелости гонад). L= 155 см, Q=16100 г., возраст 30 лет; фрагменты двух деформированных ооцитов, заполненных желтком; об. 3,5, ок. 12,5.



Рис. 65. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из Колымы (IV завершенная стадия зрелости гонад). L= 121 см, Q=10700 г., возраст 24 года; фрагменты двух ооцитов, в студенистой оболочке которых видны инородные включения (указано стрелками); об. 9, ок. 12,5.

Таблица 50. Виды нарушений гаметогенеза сибирского осетра из естественных водоемов.

Виды нарушений	Лена 1986 г.	Инди- гир- ка 1984- 87 гг.	Колыма 1988-89 гг.	Енисей 1990-91 гг.	Обь 1995 г.
Дегенерация ооцитов периода цитоплазматического роста	+	+	+	+	—
Амитозы	+	—	+	+	—
Асинхронность в развитии ооцитов периода трофоплазматического роста	—	+	—	—	—
Дегенерация ооцитов периода трофоплазматического роста	+	+	+	+	+
Нарушение ядерной оболочки ооцитов периода трофоплазматического роста	+	—	+	—	—
Вакуолизация плазмы ядер	—	—	—	+	—
Асинхронность в поляризации ооцитов	—	—	+	—	—
Деформация икринок	—	+	+	+	+
Истончение студенистой (вторичной) оболочки	—	—	+	+	—
Наличие полостей в студенистой оболочке	—	—	+	+	—
Расслоение оболочек	—	—	—	+	+
Наличие полостей среди желтка	—	—	—	—	+
Наличие в гонадах большого количества остаточной икры после нереста самок	+	+	—	+	—
Замещение генеративной ткани гонад жировой (жировое перерождение гонад)	—	—	—	—	+
Новообразования (опухоли) на гонадах	—	—	—	—	+

Общая картина гаметогенеза осетров из Колымы представляет некоторую разбалансировку всех процессов: асинхронность процессов вителлогенеза в ооцитах (у одной самки часть ооцитов имеют ядро в центре, у другой части — происходит его поляризация), отсутствие четкой границы между гранулами крупно- и мелкозернистого желтка (мелкозернистый желток вклинивается "языками" в зону крупнозернистого), а также, как было отмечено выше, происходит дегенерация части ооцитов периода цитоплазматического роста и вителлогенеза. Дегенеративные

процессы в гонадах колымского осетра затрагивают молодые ооциты в меньшей степени, чем у индигирского осетра, однако в период вителлогенеза картина обратная – у осетров Колымы различных нарушений в этот период больше.

Таблица 51. Частота встречаемости нарушений развития репродуктивной системы самок сибирского осетра из Енисея (46 экз.).

Виды нарушений	%	% ооцитов	
		самок	среднее колебания
Деформация ооцитов	42,1	50,9	33,0–90,0
Дегенерация ооцитов	69,6	13,5	0,86–50,0
Наличие фрагментов базальной мембраны	84,8	6,2	0,20–18,60
Амитозы	47,8	0,7	0,10–2,20
Скопления форменных элементов крови	45,7	–	–
Вакуолизация плазмы ядер ооцитов	23,9	2,1	0,40–5,0

Микроскопическое исследование половых желез самцов колымского осетра показало, что процессы сперматогенеза в основе проходят нормально. Однако нами отмечены некоторые аномалии в гонадах самцов на II и III стадиях зрелости – разрушение стенок семенных канальцев, образование полостей между ними (рис. 66). Самцы с такими отклонениями от нормы составляют 56% от всех особей, подвергнутых гистологическому исследованию. У самцов осетров, обитающих в других реках Якутии – Лене, Алдане, Индигирке, подобные явления не отмечались.

Появление в последние годы ранее не встречавшихся нарушений гаметогенеза и увеличение частоты их встречаемости до 81–100% у самок сибирского осетра в реках Индигирке и Колыме, ставят под угрозу естественное воспроизводство вида и имеют в качестве наиболее реального объяснения увеличение загрязнения рек в процессе интенсификации хозяйственной деятельности (увеличение количества промышленных и бытовых стоков, развитие транспорта, разработка рудных и др. ископаемых и т. д.), поскольку каких-либо иных существенных изменений в экологической обстановке этих водоемов (климатических, гидрологических, вызываемых гидростроительством) не отмечалось.

Результаты наших исследований воспроизводительной системы сибирского осетра из дельты Енисея в зимний период 1990 г. показало, что несмотря на внешне благополучное развитие и функционирование репродуктивной системы енисейского осетра, имеются некоторые отклонения от нормального развития половых клеток, которые снижают индивидуальную плодовитость самок и качество выметываемой икры. В период цитоплазматического роста отмечаются дегенерация части ооцитов и амитозы половых клеток. В период трофоплазматического роста наблюдаются: локальное истончение и нарушение целостности оболочек ооцитов, затрагивающее до 50% яйцеклеток у некоторых самок (рис. 67);

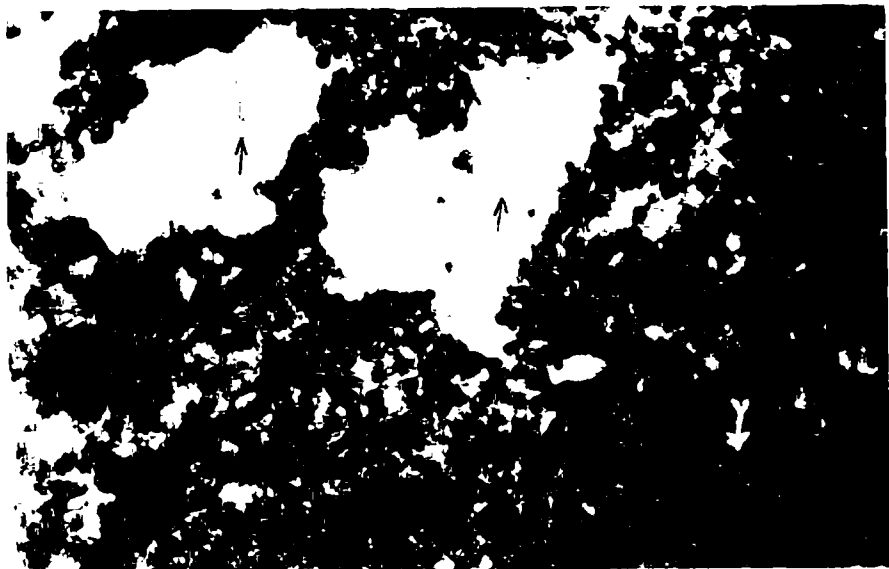


Рис. 66. Микроструктура гонады самца сибирского осетра из Колымы (II жировая стадия зрелости гонад). L= 102,5 см, Q=5250 г., возраст 23 года; образование полостей между семенными канальцами (↑), рядом скопления форменных элементов крови (↑); об. 9, ок. 12,5.

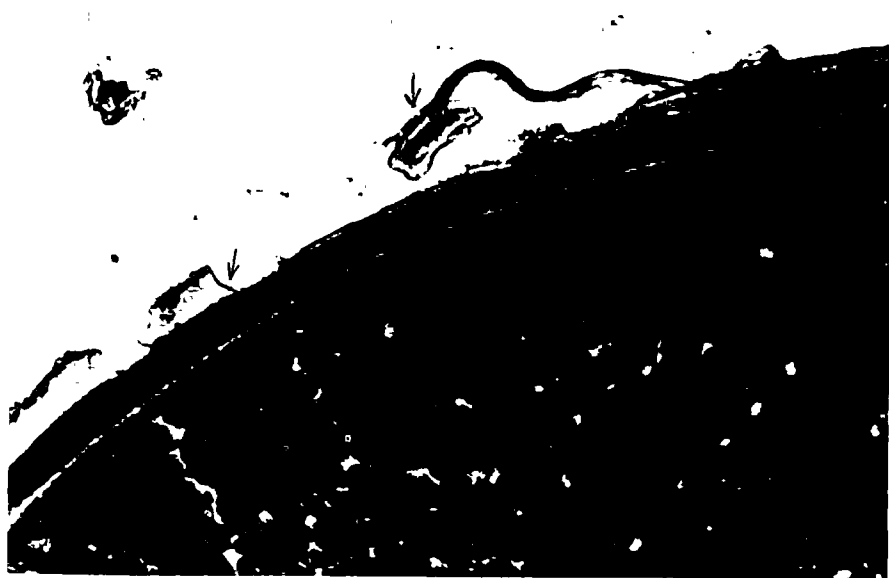


Рис. 67. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из Енисея (IV стадия зрелости гонад). Фрагментарное разрушение студенистой оболочки ооцита (↑); об. 9, ок. 12,5.

появление полостей с инородными включениями под оболочками ооцитов и среди гранул желтка, массовая резорбция зрелых яйцеклеток у единичных особей (рис. 68). В гонадах некоторых отнерестившихся самок остается значительное количество невыметанной икры. Все эти факты свидетельствуют о не совсем благополучном состоянии воспроизводительной системы енисейского осетра. Перечисленные виды аномалий сходны с описанными нами у сибирского осетра из рек Индигирки и Колымы и осетровых р. Волги [Рубан, Акимова, 1991; 1993; Шагаева и др., 1993], но не носят столь массового характера.

Морфологические исследования развития и функционирования воспроизводительной системы сибирского осетра из нижнего течения р. Енисея (в 20 км выше устья реки Бахта) в августе–сентябре 1990–1991 гг. также выявили ряд нарушений. Так, почти у половины самок осетра с ооцитами периода превителлогенеза, наряду с нормально развивающимися половыми клетками, в среднем 50,9 % ооцитов значительно деформированы; примерно у 2/3 особей происходит дегенерация в среднем 13,5% ооцитов периода цитоплазматического роста. Причем этот процесс происходит неоднократно у отдельных самок, о чем свидетельствуют видимые на препаратах фрагменты базальной мембраны, являющиеся показателем конечных фаз резорбции ооцитов. Они отмечены у большинства самок, но количество их невелико и составляет в среднем 6,2% от общего числа ооцитов на срезе (рис. 69, табл. 51). В гонадах почти половины исследованных самок в связи с дегенерацией половых клеток отмечаются значительные скопления форменных элементов крови, принимающих активное участие в резорбционных процессах (рис. 70, табл. 51).

В период превителлогенеза отмечены также другие нарушения в развитии половых клеток: амитозы ооцитов и вакуолизация плазмы ядер ооцитов. Амитозы обнаружены в среднем у 47,8% самок осетра, причем с 1990 по 1991 г. количество самок енисейского осетра с такими аномалиями увеличилось с 33,3% до 68,4%. Количество амитотически делящихся клеток в среднем составляло 0,7% (от 0,1 до 2,2%) (рис. 71, табл. 51). Они могут быть двух- и трехъядерными и иметь причудливую форму [Акимова и др., 1995а]. Впоследствии эти клетки, вероятно, также дегенерируют. При нормальном развитии половых клеток и желез у рыб амитозы не встречаются. Ранее на сырти [Сакун, 1964] и различных видах осетровых [Фалеева, 1979; Акимова, 1985а, б] было показано, что появление амитозов связано с нарушением процессов воспроизводства. Указанная выше вакуолизация плазмы ядер ооцитов в период превителлогенеза при нормальном развитии у рыб не встречается. Отмеченное впервые в 1990 г., это явление у русского осетра р. Волги в период вителлогенеза (III стадия зрелости гонад), связывается с загрязнением бассейна реки [Шагаева и др., 1993]. Количество самок енисейского осетра, ооциты которых затронуты этим процессом, увеличилось с 18,5% в 1990 г. до 31,6% в 1991 г.

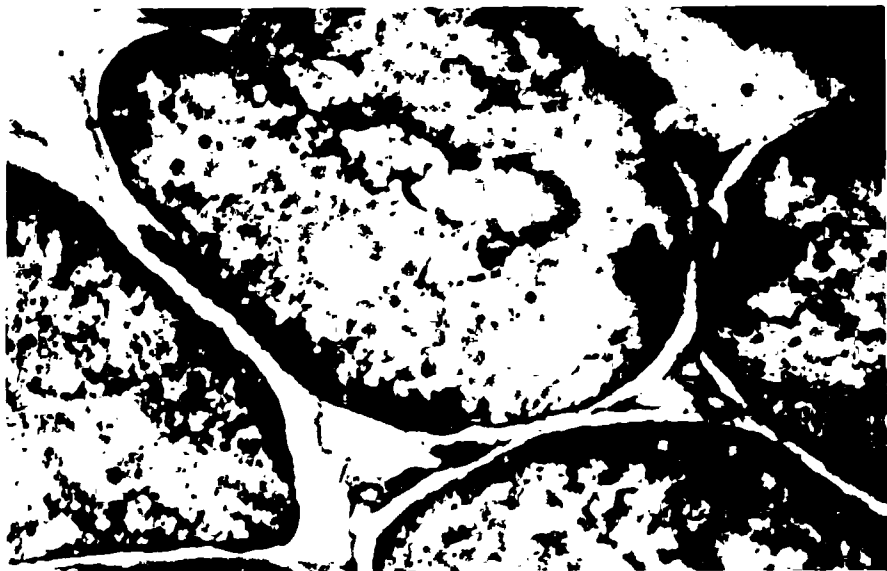


Рис. 68. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из Енисея (IV стадия зрелости гонад) – массовая резорбция зрелых ооцитов; об. 3,5, ок. 12,5.

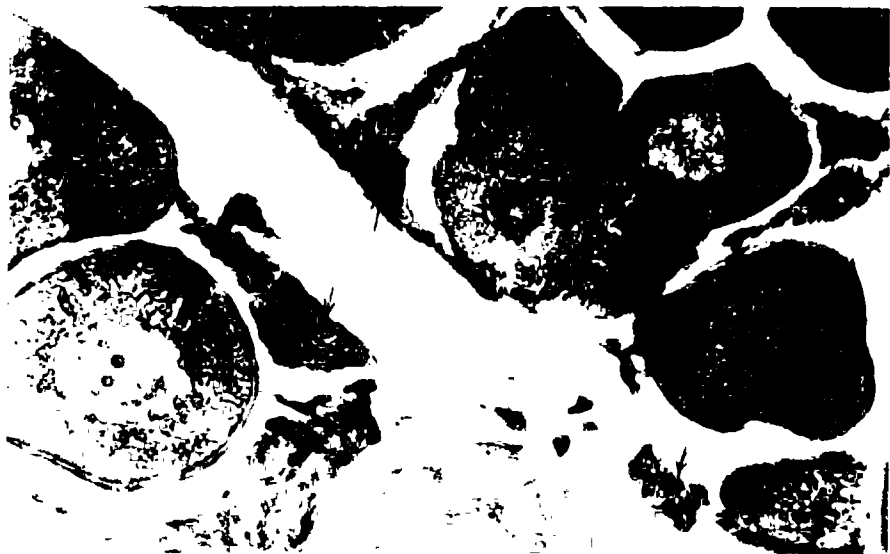


Рис. 69. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из Енисея в период превителлогенеза (II жировая стадия зрелости гонад), L=78,5 см, Q=1930 г, возраст 13+; фрагменты базальной мембраны, свидетельствующие о конечных фазах резорбции ооцитов периода цитоплазматического роста (указано стрелками); об. 9, ок. 12,5.



Рис. 70. Микроструктура гонады самки сибирского осетра из Енисея в период превителлогенеза (II жировая стадия зрелости гонад), L=85 см, Q=3280 г, возраст 14+; скопления форменных элементов крови, принимающих участие в резорбционных процессах (указано стрелками); об. 3,5, ок. 12,5.

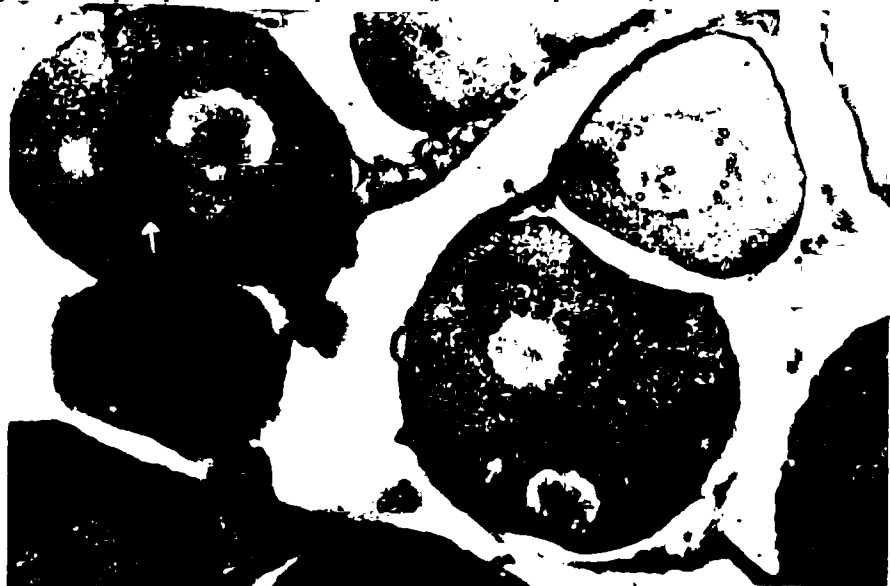


Рис. 71. Аномалии половых клеток самки сибирского осетра из Енисея (II жировая стадия зрелости гонад), L=104 см, Q=4300 г, возраст 15+; амитозы половых клеток периода цитоплазматического роста (указано стрелками); об. 9, ок. 12,5.

В выборке осетра из нижнего течения Енисея было лишь две самки с гонадами на IV стадии зрелости, причем у одной из них половина ооцитов, а у другой все ооциты были деформированы. У 90% зрелых ооцитов выявлено локальное истончение студенистой оболочки, расслоение и разрушение желточных оболочек, наличие в них вакуолей. Эти аномалии не были связаны с процессами массовой атрезии зрелых ооцитов, в отличие от случаев, описанных Фалеевой [1965; 1979] у русского осетра.

У самцов енисейского осетра из нижнего течения реки также были выявлены нарушения в воспроизводительной системе. У 68,8% самцов разного размера и возраста с гонадами всех стадий зрелости в 1990 г. и 43,8% в 1991 г. отмечалось локальное разрушение семенных канальцев и образование полостей в ткани семенника. У 35,4% особей вблизи таких полостей наблюдались большие скопления форменных элементов крови, принимающих участие в резорбционных процессах. Образование полостей среди семенных канальцев отмечалось нами ранее у самцов сибирского осетра р. Колымы [Рубан, Акимова, 1993], в то же время у самцов осетра рек Лены, Алдана и Индигирки таких явлений не наблюдалось [Соколов и др., 1986; Кошелев и др., 1989; Рубан, Акимова, 1991]. Кроме того, у 4,2% самцов появляется дольчатость семенника, напоминающая формирование яйценосных пластин самок, и у 22,9% особей отмечено "прорастание" тяжей соединительной ткани в генеративную и жировую части гонад (рис. 72), т.е. замещение генеративной ткани железы на плотную оформленную соединительную ткань с одновременным подавлением развития половых клеток.

Нормальное развитие репродуктивной системы осетра из Оби изучено достаточно подробно [Вотинов, 1958; 1963]. Однако в этих работах не содержится сведений об отклонениях в гамето- и гонадогенезе осетра в конце 50-х – начале 60-х годов. Учитывая современное состояние воспроизводительной системы вида в остальных крупных речных бассейнах Сибири, нами было проведено гистологическое исследование гонад в небольшой выборке осетра, собранной в июле-августе 1995 г. в 200 км выше Обской губы [Рубан, 1996].

Из имевшихся в нашем распоряжении трех самок только у самой молодой в возрасте 1+ и массой 0,2 кг наблюдалось нормальное развитие гонад – формирование яйценосных пластин и миграция в них ооцитов. У второй самки в возрасте 33 года, длиной 165 см и массой около 30 кг гонады были на IV незавершенной стадии зрелости. Микроскопическое исследование показало большое количество нарушений гаметогенеза: 53% ооцитов имели неправильную форму, у 87% ооцитов наблюдались расслоение внутренней (*zona radiata*) оболочки и местные отслоения внешней (студенистой) оболочки (рис. 73). Кроме этого, отмечено значительное количество пигментных гранул среди ооцитов, что указывает на прошедшую резорбцию части ооцитов периода трофоплазматического роста. Таким образом, у этой самки наблюдались одновременно два процесса – рост и развитие основной группы ооцитов и резорбция их

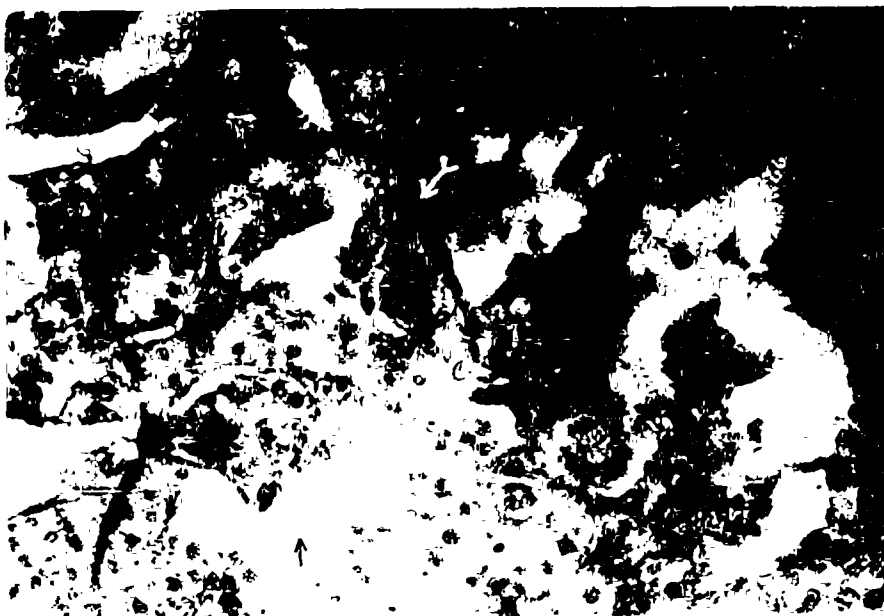


Рис. 72. Аномалии в микроструктуре гонады самца сибирского осетра из Енисея (II жировая стадия зрелости гонад), $L=100$ см, $Q=4700$ г, возраст 19+; локальное разрушение канальцев и образование полостей между ними ($\uparrow$), а также "прорастание" соединительнотканых тяжей в генеративную часть гонады ($\wedge$); об. 9, ок. 12,5.



Рис. 73. Нарушения в микроструктуре гонады самки сибирского осетра из Оби (IV незавершенная стадия зрелости гонад), $L=165$ см, $Q=30$ кг, фрагмент ооцита с локальным расслоением желточных оболочек ($\uparrow$) и отслоением от них студенистой оболочки ($\wedge$); об. 9, ок. 12,5.

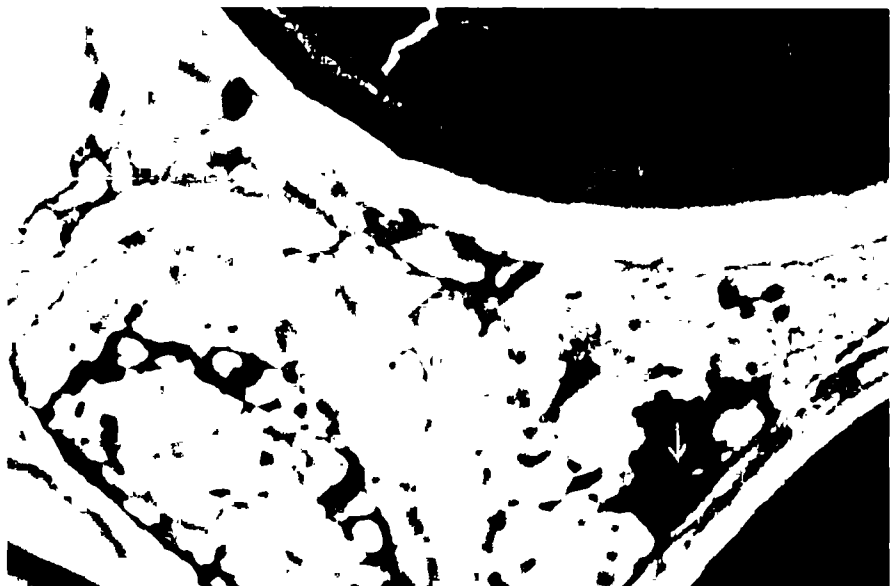


Рис. 74. Нарушения в микроструктуре гонады самки сибирского осетра из Оби (IV незавершенная стадия зрелости гонад), L=165 см, Q=30 кг; скопления пигментных гранул, свидетельствующие о резорбции части ооцитов периода трофоплазматического роста (↓); об. 3,5, ок. 12,5.

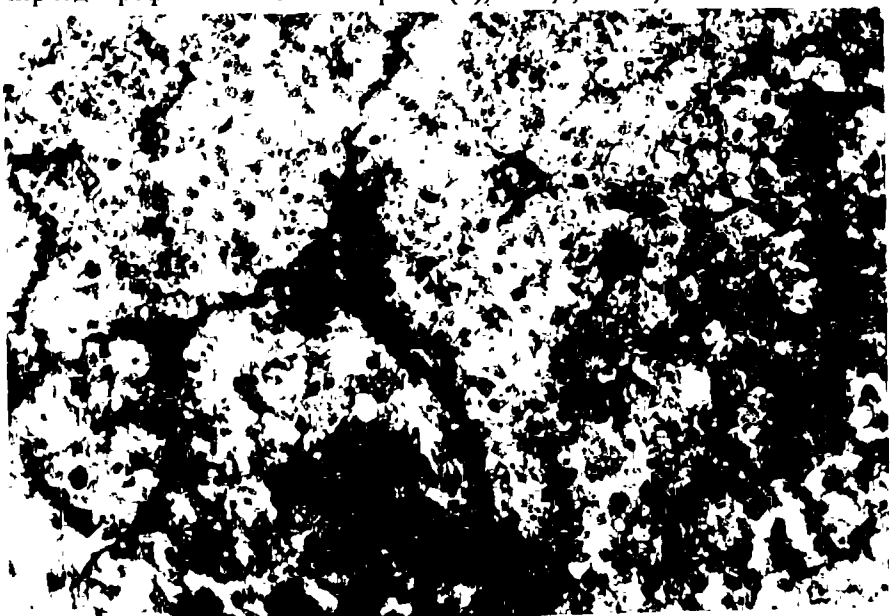


Рис. 75. Нарушения в развитии гонад самки сибирского осетра из Оби – стерильная особь, Q=30 кг; микроструктура опухолевой ткани на яичнике; об. 20, ок. 12,5.

части (рис. 74). В 6,7% ооцитов были обнаружены полости в желтке около вегетативного полюса, что при нормальном развитии ооцитов не наблюдается.

У третьей самки массой около 30 кг на гонадах (массой около 5 кг) была обнаружена большая опухоль 15 см в диаметре (рис. 75). Гистологическое исследование гонад показало, что их генеративная ткань претерпела жировое перерождение и содержит гигантские жировые клетки с плохо различимыми границами. В гонадах наблюдалось большое количество соединительной ткани, ооциты обнаружены не были, и, таким образом, эта особь была стерильной [Ruban, 1996].

Как показали результаты микроскопического исследования, из двух имевшихся в нашем распоряжении самцов у одной молодой особи (длина тела 57,5 см, масса тела 0,5 кг, возраст 3 года) развитие половых клеток и гонад протекало нормально. У второй половозрелой особи (масса тела 11,6 кг, возраст 25 лет), с гонадами на III стадии зрелости на гистологических препаратах были видны как нарушения гаметогенеза, так и строения половых желез: разрушение стенок семенных канальцев с образованием полостей между ними и лизис сперматозоидов вблизи этих полостей. В некоторых частях гонад полости были довольно значительных размеров.

Таким образом, исследование даже небольшой выборки сибирского осетра из Оби обнаружило большое количество нарушений в гамето- и гонадогенезе вплоть до полной стерильности самок, наибольшее количество нарушений, в отличие от индигирской популяции, здесь приходится на половозрелых рыб, нормальное развитие половых клеток и желез наблюдается лишь в начале процесса созревания у молодых особей.

Оценивая состояние воспроизводительной системы сибирского осетра в исследованных популяциях, можно сказать, что в наихудшем положении по количеству видов патологий и доле особей, затронутых ими, оказывается осетр рек Индигирки, Колымы и Оби, где процент самок с различными нарушениями варьирует от 83% до 100%. Именно в этих реках у самок осетра наблюдается максимальный процент ооцитов с теми или иными нарушениями, приводящими в отдельных случаях к полной их стерильности. Доля самок и самцов в популяциях сибирского осетра рек Лены и Енисея с отклонениями в гамето- и гонадогенезе значительно меньше, однако и в этих случаях, учитывая низкий воспроизводительный потенциал осетра (определяемый поздним половым созреванием, длительными интервалами между нерестами самок), даже незначительные патологические изменения в развитии и функционировании репродуктивной системы могут вызвать серьезные изменения в его естественном воспроизводстве и, соответственно, сокращение численности.

9.3. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых при антропогенном воздействии

Анализ собственных результатов и данных литературы свидетельствует о том, что имеющиеся к настоящему времени сведения о нарушениях воспроизводства рыб, в частности осетровых, с одной стороны, в значительной степени фрагментарны, а с другой – демонстрируют определенное сходство нарушений у разных видов из различных водоемов. Задачей настоящего раздела явилось на примере осетровых провести систематизацию видов нарушений в развитии и функционировании воспроизводительной системы рыб с целью отыскания подходов к определению их механизмов. В основу систематизации положены широко известные представления об уровнях организации живой материи: популяции, организма, органов, тканей и клеток [Шмальгаузен, 1961; 1982; Ушаков, 1963; Наумов, 1964; Абрамова, 1967; Веденов, Кремянский, 1967; Шварц, 1980; Яблоков, Юсуфов, 1981 и др.].

Как было показано выше, нашими многолетними исследованиями развития и функционирования репродуктивной системы различных популяций сибирского осетра (рр. Лены, Индигирки, Колымы, Енисея и при тепловодном его выращивании), енисейской стерляди был выявлен широкий спектр нарушений в гамето- и гонадогенезе исследованных видов [Акимова, 1978; 1985а, б; Акимова, Рубан, 1992; 1996; Акимова и др. 1995а, б; Рубан, Акимова, 1991; 1993; Ruban, 1996]. Обобщая наши данные и результаты исследований осетровых другими авторами [Фадеева, 1980; Фалеева, 1987; Романов, 1990; Романов, Алтуфьев, 1990; 1992; Романов и др., 1990; Журавлева и др., 1991; Романов, Шевелева, 1992; 1993; Шагаева и др., 1993 и др.], можно выделить пять уровней нарушений в их воспроизводстве, включая развитие и функционирование репродуктивной системы, в соответствии с принятой схемой уровней организации биологических систем: на уровне клеток, тканей, органов, организма в целом и популяций. В пределах каждого из них можно выделить несколько форм нарушений [Акимова, Рубан, 1996].

I. Нарушения на клеточном уровне

Самки.

А. В период прерителлогенеза:

- 1) деформация части ооцитов (наблюдалась у особей всех исследованных популяций осетровых, за исключением сибирского осетра Лены и стерляди Енисея);
- 2) вакуолизация кариоплазмы ооцитов (отмечалась у русского осетра Волги, сибирского осетра и стерляди из Енисея);
- 3) нарушение структуры цитоплазмы – ее "фрагментация", неравномерная окраска образующихся фрагментов (только у осетровых бассейна Каспийского моря);

4) прямое деление ооцитов периода цитоплазматического роста – амитозы (выявлены у всех исследованных популяций осетровых, за исключением сибирского осетра из Лены в 1960–70-е годы и из Индигирки);

Б. В период вителлогенеза.

1) деформация части ооцитов (выявлена у особей всех популяций осетровых за исключением сибирского осетра р. Лены);

2) нарушение строения оболочек ооцитов:

а. локальные утоньшения студенистой оболочки (отмечены у особей всех популяций, кроме сибирского осетра рек Лены и Индигирки);

б. наличие в студенистой оболочке инородных включений (встречалось у самок всех популяций за исключением сибирского осетра рек Лены и Индигирки);

в. расслоение оболочек ооцитов (студенистой и желточных) и их неравномерное окрашивание, свидетельствующее о биохимических нарушениях в половых клетках (выявлено у сибирского осетра и стерляди из Енисея, осетровых Волго-Каспийского бассейна);

3) нарушение ядерной оболочки ооцитов, еще не достигших зрелости (отмечено у всех исследованных популяций осетровых, кроме сибирского осетра рек Индигирки и Енисея, а также Лены в 1960–70-е годы);

4) образование полостей с инородными включениями под оболочками и среди гранул желтка ооцитов (обнаружено только у осетровых р. Волги).

Самцы.

1) Снижение подвижности сперматозоидов и их оплодотворяющей способности (показано на осетровых бассейна Каспийского моря).

II. Нарушения на уровне тканей

Самки.

1) асинхронное развитие ооцитов в период трофоплазматического роста (обнаружено у сибирского осетра Индигирки, в тепловодном хозяйстве, а также у осетровых р. Волги), в том числе асинхронность конечных фаз созревания ооцитов (встречалась у сибирского осетра из Колымы);

2) частичная или массовая резорбция ооцитов периода цитоплазматического роста (отмечалась у особей всех исследованных популяций осетровых);

3) частичная или массовая резорбция ооцитов периода трофоплазматического роста (выявлена у особей всех исследованных популяций осетровых);

4) наличие в ткани гонад большого количества остаточной икры после нереста самок (у всех исследованных популяций осетровых, кроме сибирского осетра из Колымы и Енисея; в отношении сибирского осетра, выращиваемого в тепловодном хозяйстве, данные отсутствуют);

5) скопление форменных элементов крови в тканях гонад в периоды цито- и трофоплазматического роста ооцитов (у всех исследованных популяций осетровых);

6) появление половых клеток (гоний и ооцитов) в тканях печени (обнаружено у полупроходных осетровых Каспийского бассейна в речной и морской периоды жизни).

Самцы.

1) локальное разрушение стенок семенных канальцев и образование полостей между ними (у сибирского осетра из Колымы, осетра и стерляди Енисея и русского осетра Волги);

2) значительные локальные скопления форменных элементов крови в генеративной части гонад (у всех исследованных популяций осетровых);

3) концентрация жировой ткани между семенными канальцами (у русского осетра из Волги);

4) асинхронность сперматогенеза (у русского осетра из Волги);

5) замещение отдельных участков семенников тканью печени и наоборот (обнаружено у проходных осетровых Каспийского бассейна в речной и морской периоды жизни).

III. Нарушения на уровне органов

Самки.

1) различные формы гермафродитизма;

2) несоответствие уровня развития половых желез возрасту, размерам и массе рыб (задержка развития генеративной части гонад);

3) включение поперечнополосатой мышечной ткани в яичниках;

4) опухоли, кисты и другие новообразования на поверхности гонад.

Нарушения 1, 2, 3 выявлены только у самок осетровых бассейна Каспийского моря, 4 – также у сибирского осетра Оби.

Самцы.

1) наличие соединительнотканых разрастаний в генеративной части половых желез (у сибирского осетра из Енисея, у осетровых Каспийского моря в период нагула);

2) возникновение опухолей, кист и других новообразований на поверхности семенников (у осетровых Каспийского моря в период нагула).

IV. Нарушения на уровне организма

1) снижение индивидуальной абсолютной и относительной плодовитости самок осетровых рыб (за счет: дегенерации части ооцитов, большого количества остаточной икры в гонадах после нереста, замещения генеративной части гонад соединительной тканью);

2) изменение величины гонадосоматического индекса особей (за счет: снижения массы гонад в результате дегенерации части ооцитов у самок и разрушения семенных канальцев у самцов, новообразований в гонадах

и замещения генеративной их части соединительной тканью у самок и самцов);

3) изменение темпов гаметогенеза особей за счет сокращения или удлинения периодов цито- и трофоплазматического роста ооцитов.

V. Нарушения на популяционном уровне

Снижение общего уровня воспроизводства популяций за счет:

а) пропусков нереста особями с массовой резорбцией зрелых половых клеток;

б) увеличения межнерестовых интервалов у особей в связи с массовой резорбцией половых клеток;

в) снижения популяционной плодовитости из-за уменьшения индивидуальной (абсолютной и относительной) плодовитости;

г) увеличения количества уродливого и нежизнеспособного потомства из-за низкого качества половых продуктов.

Заключение

Общими нарушениями в репродуктивной системе, вызванными антропогенным воздействием, для многих видов рыб (в частности и для некоторых осетровых, обитающих в разных условиях) являются: гермафродитизм, дегенерация и резорбция половых клеток, амитозы ооцитов периода цитоплазматического роста, разрушение ядерной оболочки незрелых ооцитов у самок, а также зарастание семенных канальцев соединительнотканными элементами с образованием многочисленных полостей у самцов [Сакун, 1964; Фалеева, 1965; Буцкая, 1976; Белова и др. 1993].

Ряд нарушений, таких как истончение оболочек ооцитов, их расслоение и неравномерное окрашивание, вакуолизация карิโอплазмы ооцитов в процессе развития, описаны пока только у осетровых.

Наибольшим нарушениям подвержена воспроизводительная система осетровых Волго-Каспийского бассейна, у которых аномалии прослеживаются на всех уровнях. Несмотря на то, что у осетровых Сибири нарушения в основном обнаружены на уровне клеток и тканей, в конечном результате они могут проявиться и на более высоких уровнях – организма и популяций, изменив плодовитость особей и естественное воспроизводство популяций.

Существующие схемы уровней организации биологических систем в определенной мере условны и различаются как в отношении количества отдельных уровней, так и в их определении разными авторами [Шмальгаузен, 1961; 1982; Ушаков, 1963; Наумов, 1964; Абрамова, 1967; Веденов, Кремьянский, 1967; Шварц, 1980; Яблоков, Юсуфов, 1981 и др.]. Уровни и их количество варьируют в зависимости от имеющейся ин-

формации о них и от постановки конкретных задач. В нашем случае принятая схема охватывает практически полностью имеющуюся информацию о нарушениях воспроизводства осетровых, определяемых развитием и функционированием репродуктивной системы рыб. Несомненно, что по мере накопления соответствующих данных, схема может претерпеть ряд изменений. Известно, что свойства системы не являются простой суммой свойств составляющих ее элементов [Бочаров, 1990], поэтому нарушения воспроизводства на более высоком уровне организации, например, популяционном не могут быть полностью объяснены суммой нарушений на более низких уровнях – организма, органов, тканей и т.д. Тем не менее, предлагаемая схема систематизации, по нашему мнению, помогает более наглядно показать совокупность механизмов, влияющих на воспроизводство популяций и относящихся к развитию и функционированию репродуктивной системы рыб. В качестве одного из таких механизмов снижения уровня воспроизводства популяции может рассматриваться снижение абсолютной плодовитости особей (уровень организма) за счет замещения части генеративной ткани гонад другими тканями – соединительной, мышечной (уровень органов), дегенерации и резорбции части ооцитов периода трофоплазматического роста (уровень тканей), различных патологий половых клеток (клеточный уровень). В качестве другого такого механизма может рассматриваться позднее наступление половой зрелости особей и увеличение межнерестовых интервалов (уровень организма), за счет задержки развития гонад (уровень органов), массовой резорбции ооцитов периода цито- и трофоплазматического роста, что требует дополнительное время на резорбцию и развитие новой генерации ооцитов (уровень тканей) и т. д.

Таким образом, предлагаемая схема систематизации нарушений воспроизводства осетровых, позволяет, по нашему мнению, более иллюстративно показать их механизмы, и способствует выявлению причинно-следственных связей между нарушениями разных уровней.

Глава 10

Численность сибирского осетра и общая оценка состояния его популяций

Уловы сибирского осетра по отношению к общему количеству добываемых осетровых всегда были относительно невелики [Вотинов и др., 1975; Гундризер и др., 1983; Егоров, 1988; Дрягин, 1949]. Их максимум приходится на тридцатые годы XX столетия, и в отдельные годы суммарный вылов осетра достигал 1700 тонн. Наибольшие уловы приходились на обский и енисейский бассейны (рис. 76, 77). Уловы осетра в Лене были значительно меньше (рис. 78). Количество добываемого в других водоемах Сибири осетра было незначительно (рис. 79, 80, табл. 52).

Таблица 52. Уловы сибирского осетра в реках Яне и Индигирке, ц.

Год	Реки	
	Яна	Индигирка
1942	10,0	1,0
1943	4,0	5,0
1944	11,0	13,0
1945	6,0	1,0
1946	3,0	
1955		169,0
1956		16,0
1961		5,0
1964		0,6
1968		0,1
1993		1,0
1995		2,0

На протяжении длительного периода в основных осетровых реках Сибири наблюдается общая тенденция к снижению уловов, и в 1991 г. общий улов осетра составил всего 78 тонн. Особенно ощутимо это падение уловов в обском бассейне, где уловы в 1996 г. составили всего 6,7 тонн. Вылов осетра в Енисее в последние годы был стабильно невелик – 30–48,2 тонн в год.

* В главе использованы также данные Инспекции рыбоохраны Нижнеколымского района, ЦУРЭН, Министерства охраны природы Республики Саха (Якутия)

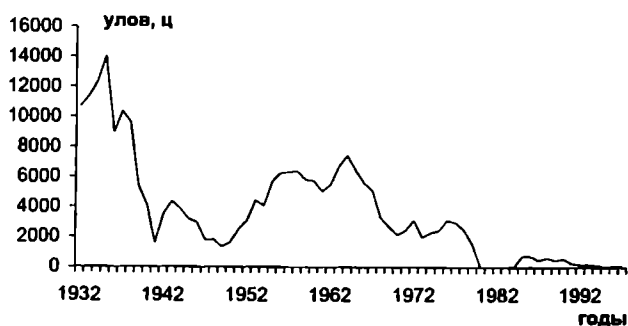


Рис. 76. Уловы сибирского осетра в бассейне р. Оби.

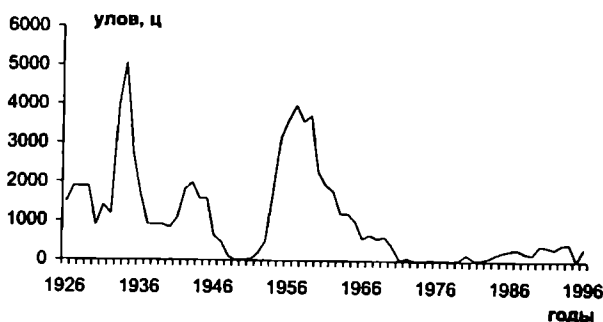


Рис. 77. Уловы сибирского осетра в р. Енисее.

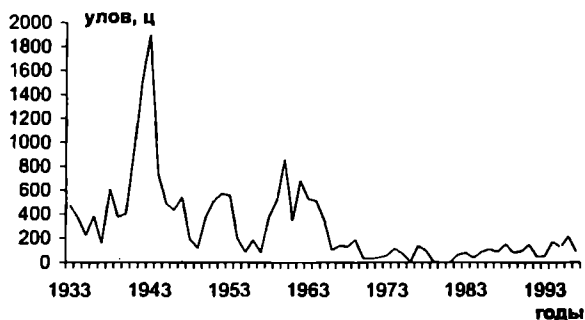


Рис. 78. Уловы сибирского осетра в р. Лене.

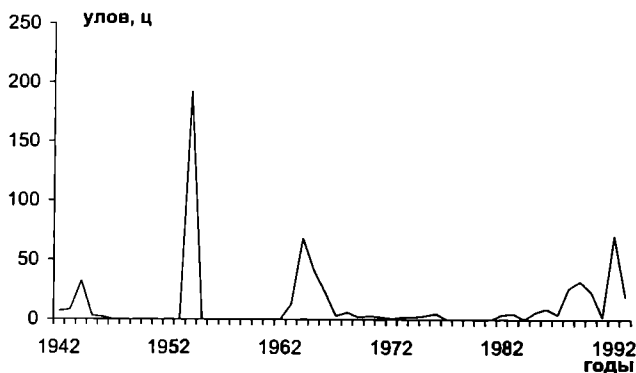


Рис. 79. Уловы сибирского осетра в р. Колыме.

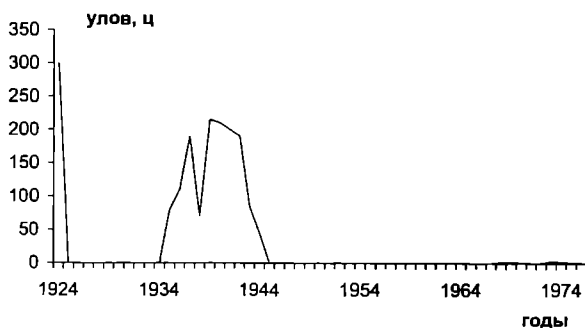


Рис. 80. Уловы сибирского осетра в бассейне оз. Байкал.

Оценивая состояние популяций сибирского осетра, следует учитывать, что значительная часть его ареала расположена за Полярным кругом, а экосистемы Крайнего Севера особенно уязвимы к антропогенному воздействию [Вотинов, 1963; Кириллов, 1965 а, б, 1972, 1982; Дормидонтов, 1965; Венглинский, 1974, 1984; Вотинов и др., 1975; Тяттиргянов, 1988]. Это воздействие включает в себя промысел, гидростроительство, добычу нерудных материалов в руслах рек, загрязнение водоемов промышленными и бытовыми стоками и др.

В настоящее время отсутствуют достаточно полные сведения по оценке численности сибирского осетра, основанные на результатах непосредственного учета и промысловой статистики. В связи с этим, при сравнительной оценке состояния отдельных популяций сибирского осетра, нами использованы данные о динамике его уловов, изменении ареала, а также результаты исследования развития и функционирования репродуктивной системы осетра, которые могут служить для оценки

уровня антропогенного воздействия и характеризовать состояние естественного воспроизводства вида.

Как можно было видеть из приведенных выше материалов, количество видов воздействия на отдельные водоемы и популяции осетра неодинаково. В наибольшей степени изменены условия существования обской популяции осетра, населяющей наиболее освоенные в хозяйственном отношении районы Сибири. К основным факторам, оказывающим отрицательное воздействие на популяцию осетра Обь-Иртышского бассейна можно отнести: а) нерациональный промысел, б) гидростроительство, в) интенсивное загрязнение Обь-Иртышского бассейна в результате добычи нефти и газа, деятельности предприятий химической и нефтехимической промышленности, а также оборонного комплекса, развития речного транспорта, г) уничтожение нерестилищ в результате гидростроительства, выборки гравия и засорения рек при лесосплаве, д) нелегальный вылов осетра, превышающий в последние годы более, чем в 20 раз официальный вылов [Ruban, 1996]. Комплекс этих факторов привел к массовым нарушениям гамето- и гонадогенеза у обского осетра, вплоть до полной стерильности самок, резкому сокращению численности и, соответственно, уловов, а также ареала этой некогда самой крупной популяции осетра. За 60 лет с 1935 г. по 1996 г. уловы осетра в Обь-Иртышском бассейне сократились в 210 раз с 1410 т до 6,7 т (рис. 76).

Воздействие перечисленных факторов на популяцию осетра Обь-Иртышского бассейна в разное время было неодинаково [Матковский, 1997]. Период с начала 30-х до начала 40-х годов характеризовался длительным переломом как половозрелой части популяции осетра, так и его молоди в дельте Оби и Обской губе. Позднее, после запрета лова осетра в Обской губе, столь же нерациональный промысел продолжался в дельте и нижнем течении Оби до 1969 г. [Гундризер и др., 1983]. Массовый вылов молоди осетра стрелевыми неводами практиковался с 1941 по 1969 годы и в средней Оби. Так, только в 1957 г. в Томской области в течение 100 дней промысла было выловлено 100–120 тыс. экз. осетра размером от 18 до 25 см, что составляло 90% от общего количества пойманного здесь осетра [Гундризер и др., 1983]. В течение 12 лет, начиная с 1957 г., к отрицательному воздействию промысла добавилось и резкое ухудшение условий воспроизводства осетра в результате гидростроительства, отрезавшего плотинами Новосибирской ГЭС 40% нерестилищ и до 50% зимовальных ям осетра в Оби, выведшего из строя практически все нерестилища осетра в верхнем и среднем течении Иртыша, а также изменившего гидрологический режим Оби и Иртыша. На этот же период – конец 50-х – начало 60-х гг. приходится и начало промышленного освоения нефтяных месторождений в бассейне Оби, приведшего к ее значительному загрязнению. В результате сочетания этих неблагоприятных факторов естественное воспроизводство осетра резко сократилось. Учет скатывающейся молоди осетра вблизи Ханты-Мансийска (Обь у устья р. Назыма) показал, что ее количество, вылав-

ливаемое одним духовым неводом в сутки, в период с 1952 г. по 1963 г. снизилось с 400 экз. до 0,3 экз. В дальнейшем этот показатель несколько повысился, однако не превышал 25,9 экз. в сутки в 1971 г. [Вотинков и др., 1975]. С начала 90-х годов начинается катастрофическое снижение запасов обского осетра. Его воспроизводство в последние годы быстро и неуклонно снижается, средний вылов молоди осетра на один контрольный невод в период ее ската с 1990 по 1995 год сократился с 704 до 80 экз. или в 8,8 раза [Крохалевский, 1997]. С 1998 г. обская популяция сибирского осетра включена в Красную книгу РФ.

Енисейская популяция осетра ранее была второй по величине после обской. Перелов осетра в 30-е и 50-е годы [Гундризер и др., 1983] послужил причиной сокращения его численности. Если в начале XX-го века добыча осетра не превышала 120–150 т в год, то в 30-е годы интенсивность промысла резко возросла и уловы достигли максимума – 393 и 504 т в 1933 и 1934 гг. После этого наступило резкое сокращение вылова до 80 т в 1940 г. (рис. 77) В период Великой Отечественной войны ограничения на вылов рыбы отсутствовали и осетра добывалось от 100 до 200 т в год. В 1948–1952 гг. был введен запрет на промысел осетра [Гундризер, и др., 1983]. После его окончания вылов осетра вновь достиг значительного уровня – 317–398 т в год. В течение длительного времени интенсивный лов осетра велся в дельте и губе Енисея, прилов молоди составлял от 20 до 65% [Гундризер и др., 1983]. В результате нерационального промысла енисейского осетра его запасы были подорваны. В наибольшей степени пострадали те поколения, которые дважды испытывали пресс промысла – впервые в 30-е годы, будучи молодыми неполовозрелыми особями, и вторично в 50-е годы в качестве половозрелых рыб. С 1971 по 1990 г. снова был введен полный запрет на промысловый лов осетра в бассейне Енисея. Однако, несмотря на продолжительный период его действия, ожидаемого восстановления запасов осетра не произошло [Подлесный, 1955, 1958; Михалев, 1991]. Вероятно, это связано с тем, что для таких длинноцикловых рыб как сибирский осетр такая, на первый взгляд большая, продолжительность запрета промысла не достаточна для восстановления численности, поскольку она равна или даже несколько меньше периода от вылупления до полового созревания (первого нереста), составляющего у самок енисейского осетра около 20 лет [Подлесный, 1955]. Другой причиной медленного восстановления запасов в период действия последнего запрета является сокращение половозрелой части популяции, произошедшее во второй половине 50-х годов, когда вылов этих особей превышал 300 тонн, в то время как вылов половозрелых осетров в 1933–1934 годы не превышал 140 тонн [Гундризер и др., 1983]. В связи со стабильно низкой в последние годы численностью енисейского осетра его промысловый лов с 1998 г. запрещен.

Гидростроительство на Енисее, вероятно, не оказало столь сильного влияния на численность и воспроизводство осетра, как в Обь-

Иртышском бассейне, поскольку все основные его нерестилища расположены ниже плотины Красноярской ГЭС. Выше Красноярска осетр был малочислен и до строительства плотин, однако их возведение привело к исчезновению осетра на этом участке реки и тем самым к сокращению его ареала примерно на 600 км за счет верхних участков Енисея. Уровень нарушений гамето- и гонадогенеза у енисейского осетра не столь высок, как в популяциях Оби, Индигирки и Колымы.

Численность байкальского осетра во второй половине XIX века была довольно значительной, что обеспечивало стабильные уловы в эти годы на уровне 200–300 тонн. Однако нерациональный промысел в начале XX века, базировавшийся на вылове производителей во время нерестовой миграции и повсеместном хищническом истреблении молоди, привел к резкому сокращению его численности и, соответственно, уловов. Суммарный вылов осетра по двум основным районам его промысла: Баргузинскому и Верхнеудинскому (Селенгинскому) в 1924 г. составил всего 3,87 т [Афанасьев, 1997]. Введенный с 1930 по 1935 г. запрет на промысел байкальского осетра не дал результатов по восстановлению численности популяции, и в 1945 г. запрет был возобновлен и действует по настоящее время. В течение последующих 30–35 лет после возобновления запрета увеличения запасов осетра не произошло. В 1985–1988 годах его численность оценивалась на Селенгинском мелководье в 10–18 тыс. экземпляров, а в Баргузинском заливе в 3–4 тыс. экземпляров. В 1986–1988 годах в р. Селенгу заходило на нерест всего 70–140 производителей [Афанасьев, 1997]. В связи с крайне низкой общей численностью и малым количеством производителей байкальский осетр был занесен в Красную книгу России и отнесен к редким исчезающим формам [Павлов и др., 1994].

В бассейне р. Лены численность осетра и, соответственно, его уловы всегда были значительно ниже, чем в Обском и Енисейском бассейнах. О современном состоянии этой популяции осетра, так же как и о состоянии популяций Индигирки и Колымы, можно судить основываясь лишь на сведениях о динамике уловов, изменении ареала и состоянии воспроизводства, оценивая последнее по уровню нарушений в развитии и функционировании репродуктивной системы.

Как видно на рисунке 78, колебания величины уловов сибирского осетра в р. Лене весьма значительны, однако в целом прослеживается тенденция к их снижению в последние годы. Максимальные уловы наблюдались в 1941–1945 годах и составляли от 493 до 1899 ц. В первые послевоенные годы (1946–1954 гг.) уловы ленского осетра снизились до 120–575 ц. После короткого периода (1955–1957 г.), в течение которого вылов осетра был крайне низок – 81–188 ц, его уловы в течение длительного времени (1958–1965 гг.) держались на достаточно высоком уровне – 352–857 ц. Начиная с 1970 г. наблюдается резкое снижение уловов, продолжающееся и в настоящее время. В эти годы уловы осетра не превышали 151 ц, а в отдельные годы (1976) составляли всего 6 ц.

Анализ динамики ареала сибирского осетра в бассейне Лены показал некоторое его сокращение. В самой реке за последние 150 лет южная граница распространения осетра переместилась примерно на 300 км севернее. Бассейн Лены лишь в незначительной степени был затронут гидростроительством, однако создание Вилуйского водохранилища привело к исчезновению осетра из участка реки, вошедшего в зону затопления.

Исследование развития и функционирования воспроизводительной системы ленского осетра показало появление различных нарушений и увеличение частоты их встречаемости в последние годы. По числу видов нарушений и количеству особей, затронутых ими, ленская популяция осетра сходна с енисейской. Эти две популяции по уровню нарушений гамето- и гонадогенеза находятся в относительно благополучном положении по сравнению с популяциями осетра Оби, Индигирки и Колымы. Две последние популяции немногочисленны, поэтому наблюдаемый в них весьма высокий уровень нарушений репродуктивной системы, затрагивающий от 81 до 100% самок характеризует их состояние как весьма не благополучное.

Суммируя имеющиеся данные о численности, динамике ареала, естественном воспроизводстве и уровне нарушения воспроизводительной системы различных популяций сибирского осетра, можно сказать, что в наихудшем положении в настоящее время находятся популяции осетра Обь-Иртышского бассейна, оз. Байкал, рек Индигирки и Колымы.

Глава 11

Адаптивные особенности сибирского осетра

При анализе адаптивных особенностей сибирского осетра учитывались основные теоретические положения о механизмах адаптивной радиации, специфике процессов роста, созревания обмена веществ, размерно-возрастной структуры, развития рыб, разработанные Г.В.Никольским [1974] и Н.Л.Гербильским [1957, 1962, 1965, 1967; 1972].

Н.Л.Гербильским [1957, 1962, 1965, 1967] была разработана теория биологического прогресса осетровых, основанная на представлениях А.Н.Северцова о биологическом прогрессе отдельных групп животных, главными показателями которого являются их высокая численность, широкий ареал и адаптивная радиация. Эта теория была развита на основе обобщения сведений о биологических особенностях представителей рода *Acipenser*, причем основное внимание уделялось проходным видам Понто-Каспийского бассейна. Пресноводные виды, такие как стерлядь и сибирский осетр, оставались в этом аспекте не рассмотренными. Для представителей рода *Acipenser* Н.Л.Гербильским была исследована и в общем виде сформулирована система адаптаций, охватывающая те из них, которые обеспечивают расширение степени эврибионтности, интенсификацию размножения и снижение смертности потомства.

Для сибирского осетра, обитающего в пресноводных водоемах, характерны большинство адаптивных особенностей, присущих роду *Acipenser* в целом. Однако исследуемый вид имеет и ряд существенных отличий в этом отношении от представителей рода, населяющих Понто-Каспийский бассейн. Эти отличия не сводятся только к различиям между проходными и оседлыми формами. Рассмотрим их, пользуясь схемой системы адаптаций, предложенной Н.Л.Гербильским [1962, 1967].

В первую группу адаптаций, названную им как "многогранная экологическая приспособленность" или "расширение степени эврибионтности" включены взаимосвязанные особенности видов, характеризующие в первую очередь адаптивную радиацию в пределах рода, отдельных видов и популяций: амфибиотические и голобиотические формы, биологические группы, сезонные расы и т.п., а также дифференциацию по срокам и местам использования кормовой продукции водоема, по природе миграционного импульса, по срокам нереста и по расположению нерестилищ [Гербильский, 1962; 1967]. Таким образом, в эту группу адаптаций им были включены особенности видов, характеризующие в первую очередь их структуру.

Исследование фенетического разнообразия и экологических особенностей отдельных популяций сибирского осетра, проведенное нами, позволило установить, что он является монотипическим видом. Отсутствие существенных различий сибирского осетра из разных речных бассейнов, особенно его северных популяций, по морфологическим признакам, вероятно, обусловлено двумя обстоятельствами. Во-первых, особенностями расселения и обособления отдельных популяций. Остатки осетровых в Сибири известны из олигоценовых (37–22 млн. лет назад) и плиоценовых (5–1,8 млн. лет назад) отложений [Штылько, 1934; Берг, 1962; Gardiner, 1984]. На расселении сибирского осетра не могло не сказаться влияние оледенения, а именно наличие гигантских приледниковых пресноводных озер, существовавших в то время [Баулин, 1970]. Вероятно, полная изоляция популяций сибирского осетра, населяющих отдельные речные бассейны, наступила относительно недавно. Последнее, зырянское, оледенение окончилось всего около 10 тыс. лет назад [Имбри, Имбри, 1988]. Во-вторых, морфологическое сходство северных популяций осетра может быть конвергентным, обусловленным обитанием в сходных климатических условиях. В пользу этого предположения свидетельствует обнаруженная нами в крупных речных бассейнах параллельная широтная клинальная изменчивость морфологических признаков [Ruban, 1989, 1992; Рубан, Панаютиди, 1994].

Можно предположить, что на формирование сибирского осетра как пресноводного вида оказало большое влияние то, что вид в четвертичном периоде оказывался неоднократно отрезанным ледниками от морских водоемов [Баулин, 1970], а также отсутствие достаточно продуктивных зон в Ледовитом океане. В связи с этим адаптивная радиация сибирского осетра как пресноводного вида была направлена не на образование экологических форм, свойственных проходным осетровым (в частности видам Понто-Каспийского бассейна), а на формирование непрерывных рядов оседлых популяций – популяционных континуумов. Именно такая структура позволяет этому виду, в отсутствие проходной формы, мигрирующей на различное расстояние в реках, в наибольшей степени осваивать как нагульные, так и нерестовые площади в протяженных речных бассейнах, используя иной механизм дифференциации по срокам и местам нереста.

В условиях короткого гидрологического лета в реках Сибири существование сезонных рас осетра, размножающихся в различные сроки на одних и тех же нерестилищах, невозможно. Освоение сибирским осетром ареала, в том числе и нерестового, происходит путем формирования популяционных континуумов. Такое направление адаптивной радиации внутри вида обеспечивает возможность популяциям, населяющим разные участки ареала, размножаться в наиболее оптимальные сроки, не совершая протяженных миграций, требующих значительных энергетических затрат. Это дает определенные преимущества в условиях ограниченных кормовых ресурсов северных рек. Такая популяционная

структура у сибирского осетра характерна для большей части его ареала и имеет лишь два исключения, обусловленные специфическими экологическими условиями водоемов.

Популяция осетра Обь-Иртышского бассейна имеет значительно более сложную структуру, чем в других реках Сибири. Здесь, наряду с оседлыми популяциями, характерными для остальной части ареала осетра, существует и так называемая "проходная" форма, совершающая потамодромные миграции. Выше уже говорилось о принципиальных отличиях этой формы от проходных форм осетровых Понто-Каспийского бассейна. Очевидно, что ее существование определено уникальными свойствами обского бассейна, заключающимися в ежегодных зимних заморах, вынуждающих всех рыб покидать в это время среднее и нижнее течение Оби и низовья Иртыша [Вотинов, 1963]. В отсутствие этого явления, вероятно, популяционная структура обского осетра была бы сходна со структурой, существующей в остальных крупных речных бассейнах. Этому же мнения придерживаются и другие авторы [Малютин, 1980]. В данном случае миграционным стимулом для осетра, в отличие от проходных видов Понто-Каспийского бассейна, выступает насыщенность воды кислородом.

Как известно, разделение нагульного и нерестового ареалов характерно для байкальского осетра. Нерестовые реки (Селенга, Баргузин, Верхняя Ангара) обладают весьма низкой кормовой базой, а в самом озере нет условий для его размножения. В связи с этим он вынужден совершать протяженные потамодромные миграции из мест нагула в Байкале к нерестилищам, расположенным в реках.

Для осетровых в целом, и для сибирского осетра в частности, характерна многовозрастная структура популяций. Такая структура имеет определенные преимущества в нестабильных условиях, когда низкая численность или выпадение отдельных генераций незначительно сказывается на общей численности [Никольский, 1974]. Специфика возрастной и половой структуры популяций сибирского осетра, которая может быть интерпретирована как адаптивная, заключается в лабильности соотношения продолжительности жизни самцов и самок в зависимости от условий обитания. Как было показано выше, в популяциях, лучше обеспеченных пищей и обладающих большим темпом роста, продолжительность жизни самцов и самок одинакова. В других популяциях, где обеспеченность пищей меньше и темп роста значительно ниже, продолжительность жизни самцов почти вдвое меньше, чем у самок. При этом численное преобладание самцов на нерестилищах, характерное для большинства осетровых, у сибирского осетра выражено в меньшей степени, и чаще всего соотношение полов на нерестилищах близко 1:1. Это позволяет виду при низкой обеспеченности пищей поддерживать воспроизводство на высоком уровне.

К первой группе адаптаций по Н.Л.Гербилю [1962, 1967], обеспечивающей высокую степень эврибионтности осетровых, относится также и характер питания.

Эврифагия в большей или меньшей степени присуща всем представителям осетровых, однако у сибирского осетра она выражена в большей степени, чем у отдельных видов каспийских осетровых. Сибирский осетр, являясь в подавляющем большинстве случаев бентофагом, не обнаруживает избирательности в питании, и состав его пищи отражает состав бентоса на местах нагула. Более того, только сибирский осетр имеет популяции, которые в определенном возрасте при недостатке бентоса практически полностью переходят на хищное питание. Это позволяет, например, байкальскому осетру, достичь большего темпа роста, чем у особей наиболее быстрорастущей речной популяции (р. Оби), питающихся бентосом и обитающих в более благоприятных термических условиях. Об эврифагии свидетельствует также описанный выше случай питания индигирского осетра мышевидными грызунами при их попадании в реку. Таким образом, внутривидовая дифференциация по характеру питания в различных популяциях сибирского осетра от преимущественной бентофагии до преимущественно хищного питания, достигает уровня, близкого к межродовым различиям по этому признаку, наблюдаемому у каспийских осетровых (*Acipenser*, *Huso*).

Как адаптивную особенность, связанную с ограниченностью кормовой базы сибирского осетра, можно рассматривать его питание в зимний период на большей части ареала при температуре воды близкой к 0°C, а также не прекращающееся во время нереста питание в северо-восточной части ареала, характеризующейся наиболее суровыми условиями.

В две другие группы адаптаций Н.Л.Гербилю [1967] были объединены экологические особенности осетровых, способствующие интенсификации их размножения и снижению смертности потомства. Очевидно, что эти группы адаптаций взаимосвязаны и их разделение весьма условно. Это относится к таким особенностям осетровых, как расширение границ нерестовых температур и эмбриональная эвритермность. Анализ собственных материалов и данных литературы свидетельствует, что сибирский осетр размножается не только при более низких средних температурах, чем осетровые южных бассейнов, но его развитие может происходить и в более широком интервале температур. Так, оптимальные температуры эмбрионального развития сибирского осетра составляют 11,4–14,9°C [Никольская, Сытина, 1974], в то время как для донской севрюги и черноморско-азовского осетра эти температуры лежат в пределах 17–24°C и 15–21°C, соответственно [Детлаф, Гинзбург, 1954]. Если пороговые температуры эмбрионального развития сибирского осетра, как было показано выше, составляют 8 и 25°C, то для волжской севрюги – 12 и 25°C, донской весенней севрюги – 12 и 22°C, донского

весеннего осетра 10 и 20°C и для осеннего куринского осетра 14 и 23°C [Детлаф, Гинзбург, 1954].

К адаптациям, способствующим интенсификации размножения, можно отнести и совокупность физиологических особенностей сибирского осетра, связанных с созреванием. В целом представители рода *Acipenser* характеризуются поздним созреванием. Сибирский осетр также созревает в довольно позднем возрасте, однако для этого вида, как было показано выше, свойственна большая пластичность в соотношении линейного роста и возраста достижения половой зрелости в зависимости от обеспеченности его пищей. Размеры впервые созревающих самок осетра в популяциях с высоким темпом роста (р. Обь, оз. Байкал) примерно в 1,5 раза больше, чем в тугорослых популяциях Лены, Индигирки и Колымы. Возраст наступления половозрелости самок в популяциях с высоким темпом роста также больше. Эти различия весьма существенны, впервые созревающие самки быстрорастущего байкальского осетра имеют возраст почти в 2 раза больше (20–22 года), чем самки медленнорастущего ленского осетра (11–13 лет). О высокой пластичности сибирского осетра в отношении размеров впервые созревающих самок и зависимости этого показателя от обеспеченности пищей свидетельствуют результаты выращивания в тепловодных хозяйствах ленского осетра, в естественных условиях обладающего наименьшим темпом роста. Его выращивание при повышенных температурах и обильном кормлении привело к сокращению возраста впервые созревающих самок примерно в 1,5 раза и увеличению длины их тела также в 1,5 раза. При этом линейные размеры этих самок приближаются к размерам впервые созревающих самок из быстрорастущей популяции осетра Оби. Для большинства видов рыб характерно, что наступление половой зрелости связано с достижением определенных, специфических для данного вида размеров, а не возраста [Никольский, 1974]. Однако на краях ареала обнаруживаются отклонения в возрасте и размерах созревания от указанной закономерности, выражающиеся в изменении соотношения генеративного обмена и соматического роста [Шатуновский, 1986].

Для сибирского осетра характерны значительные различия по уровню генеративного обмена между популяциями, обладающими разным темпом роста. Как было показано выше, наибольшие значения гонадосоматического индекса (до 66,8%) наблюдаются у самок ленского осетра, обладающего самым низким темпом роста, в то время как у самок обского осетра, отличающегося высоким темпом роста, этот показатель значительно ниже (до 33%). Самки ленского осетра при повторных половых циклах имеют наибольшую, по сравнению с остальными речными популяциями, относительную плодовитость и высокое содержание жира в гонадах на IV стадии зрелости [Акимова, 1985а, б].

Ранее [Шатуновский, 1986], был показан ряд метаболических адаптаций рыб на северных границах ареала. Для этих рыб характерны низкая эффективность соматического роста, повышенный уровень энергетиче-

ского обмена, большие масштабы синтеза генеративных тканей. У популяций сибирского осетра, обитающих в наиболее суровых условиях (реки Лена и Индигирка) и обладающих наименьшим темпом роста, также наблюдается значительное повышение уровня генеративного обмена при снижении эффективности соматического роста. Это приводит к созреванию в более раннем возрасте при меньших размерах, повышению относительной плодовитости и относительной массы гонад самок. При этом повышение уровня генеративного обмена сопровождается увеличением длительности межнерестовых интервалов у самок, который составляет не менее 5 лет. Эти особенности могут интерпретироваться как адаптивные, направленные на поддержание высокой численности вида в условиях недостаточной обеспеченности пищей.

По классификации Н.Л.Гербильского [1967], к адаптациям, обеспечивающим снижение смертности потомства сибирского осетра, можно отнести ускоренное развитие личинок в постэмбриональном периоде по сравнению с южными видами осетровых, а также фактическое отсутствие периода питания личинок в толще воды. Они переходят к донному образу жизни почти непосредственно после окончания желточного питания.

Эти особенности базируются на общих закономерностях соотношения темпа и эффективности расходования желтка, роста и развития в зависимости от температуры в эмбриональном и постэмбриональном периодах. Известно, что снижение температуры в период эмбрионального развития рыб сопровождается вылуплением более крупных предличинок с большим количеством остаточного желтка, а также большим белковым приростом предличинок в период от вылупления до начала смешанного питания [Новиков, 1991].

Сибирский осетр, развивающийся при более низких температурах, чем осетровые Понто-Каспийского бассейна, имеет большие размеры вылупляющихся предличинок, чем русский осетр (10,5 мм и 9,4–9,6 мм, соответственно) [Чусовитина, 1963; Детлаф и др., 1981]. При этом масса зрелых икринок у русского осетра варьирует от 15,1 до 26,0 мг [Трусов, 1964; Баранникова, 1970; Амирханов, 1972], а у сибирского осетра зрелая икра несколько мельче – от 10,8 до 25 мг [Соколов, 1965 б; Соколов, Малютин, 1977; Акимова, 1978]. Как видно из приведенных данных, эффективность использования желтка у сибирского осетра, развивающегося при более низких температурах, выше, чем у русского. Это, в соответствии с указанными выше общими закономерностями, и приводит к вылуплению более крупных личинок у сибирского осетра, по сравнению с русским, несмотря на меньшие размеры его икринок. Кроме того, известно, что при понижении температуры развития предличинок, в интервале времени от вылупления до перехода на этап смешанного питания, их белковые приросты повышаются [Новиков, 1991]. Последнее, вероятно, также объясняет более крупные размеры личинок сибирского осетра при переходе его на активное питание по сравнению

с личинками русского осетра, развивающегося при более высоких температурах. Различия в размерах личинок данных видов на этой стадии развития составляет около 12%. Вероятно, более полным использованием желтка предличинками сибирского осетра на белковый рост объясняется и меньшее количество у них жировых запасов в клетках средней кишки и спиральной складки, наблюдающееся к моменту перехода на смешанное питание, чем у предличинок русского осетра. В связи с этим способность предличинок сибирского осетра к голоданию меньше, чем у русского осетра. Это различие объясняется несходством экологии данных видов – протяженной покатной миграцией личинок русского осетра и переходом на внешнее питание личинок сибирского осетра вблизи нерестилищ [Богданова, 1972].

Таким образом, представляется, что вероятнее всего, именно пониженные температуры развития сибирского осетра по сравнению с температурами развития Понто-Каспийских осетровых, определяющие повышение эффективности использования желтка, снижение темпа его расходования, увеличение белковых приростов, определяют и большие размеры его личинок при переходе на активное питание, и возможность перехода непосредственно к донному образу жизни, минуя период питания в толще воды.

Эти особенности раннего онтогенеза сибирского осетра носят адаптивный характер в условиях северных водоемов с коротким вегетационным периодом и невысокой биомассой планктона в русловой части рек, где происходит развитие сибирского осетра.

Таким образом, сибирский осетр обладает комплексом специфических адаптаций, определяющих его экологическую пластичность и, соответственно, возможность освоения им широкого ареала.

Глава 12

Пути и перспективы сохранения и восстановления численности сибирского осетра

Степень антропогенного воздействия на различные популяции сибирского осетра неодинакова и связана с различной интенсивностью промысла, масштабами гидростроительства, степенью загрязнения и антропогенной трансформацией различных водоемов. В связи с этим уровни снижения численности, естественного воспроизводства и состояние отдельных популяций также различны. При определении мер сохранения отдельных популяций сибирского осетра следует учитывать спектры антропогенных нагрузок на отдельные популяции, отличающиеся в разных водоемах. Как было показано выше, в наихудшем положении в настоящее время находятся популяции осетра оз. Байкал, Обь-Иртышского бассейна, рек Индигирка и Колыма. Однако, при общей плохой оценке состояния этих популяций, факторы, приведшие их к современному состоянию существенно различаются. Если в основе катастрофического состояния байкальской популяции осетра лежит перелов, то состояние индигирской и колымской популяций осетра, всегда имевших низкую численность, определяется массовыми нарушениями воспроизводительной системы рыб, вызванными загрязнением рек. Снижение численности обского осетра, как было показано выше, связано с комплексом воздействий. В разное время ведущими факторами являлись нерациональный промысел, приведший к перелову и вылову неполовозрелой части популяции, гидростроительство, отрезавшее и уничтожившее значительное количество нерестилищ мигрирующей части популяции в верхней Оби и Иртыше, беспрецедентное загрязнение бассейна Оби, приведшее к массовым нарушениям развития и функционирования репродуктивной системы осетра вплоть до полной стерильности самок. Исходя из этих данных, можно видеть, что подход к выработке мер по сохранению и восстановлению численности различных популяций сибирского осетра должен быть дифференцированным.

Монотипичность сибирского осетра и его высокая экологическая пластичность, показанные нами, не дают основания считать возможным поддержание численности отдельных его популяций за счет вселения в населяемые ими водоемы особей из других популяций, а уникальность вида требует сохранения его структуры. Таким образом, организация мер по охране вида и восстановлению численности сибирского осетра должна предусматривать и сохранение (и восстановление) естественно-го генетического и фенетического разнообразия, т.е. всех популяцион-

ных группировок сибирского осетра. В соответствии с этим решение проблемы сохранения сибирского осетра должно проводиться по двум основным направлениям:

1) разработка и реализация в полном объеме мер по сохранению естественных популяций сибирского осетра, включающих регулирование промысла, охрану, мелиорацию нерестилищ и искусственное воспроизводство, снижение уровня загрязненности водоемов;

2) создание живых коллекций осетровых и в частности, различных популяций сибирского осетра [Артюхин, Романов, 1997; Varannikova, 1993, 1995].

12.1. Меры охраны популяций сибирского осетра

Из приведенных выше данных следует, что в настоящее время лишь енисейская популяция осетра, находится в относительно благополучном состоянии по сравнению с остальными популяциями. Однако и здесь снижение численности осетра послужило основанием к введению запрета на его промысел.

В Оби вылов осетра до 1998 г. был разрешен лишь в качестве прилова при промысле сиговых рыб. Однако в связи с крайне низкой численностью этой популяции, катастрофическим снижением ее естественного воспроизводства и нелегальным выловом, превышающим в 20–25 раз официальные уловы [Ruban, 1996], обская популяция была занесена в Красную книгу Российской Федерации.

Вылов осетра в Лене в среднем за десятилетний период с 1988 по 1997 г. составлял 11,88 т. в год и не превышал 21,6 т. Вероятно, в настоящее время должен быть установлен лимит на вылов ленского осетра, не превышающий 10 тонн в год, с учетом лицензионного лова рыбаками-любителями.

Учитывая состояние естественного воспроизводства малочисленных индигирской и колымской популяций осетра [Рубан, Акимова, 1991, 1993], представляется целесообразным введение запрета на их промысел и организация охраны обнаруженных нами нерестилищ осетра, расположенных в Индигирке на участке от 310 до 330 км от устья реки, и в Колыме, на участке, прилегающем к устью р. Ожогина, и ниже до Среднеколымска.

В других реках Сибири, где численность осетра была исходно невелика – Пясине, Хатанге, Анабаре, Оленеке и Яне, также целесообразно введение запрета на лов сибирского осетра, поскольку он не дает ощутимого увеличения общего вылова, но создает опасность уничтожения этих малочисленных популяций, восстановление которых будет практически нереальным.

12.2. Мероприятия по восстановлению численности и искусственному воспроизводству сибирского осетра

Для таких популяций осетра как обская и байкальская, дававших ранее большие уловы, а ныне находящихся под угрозой исчезновения, необходимо проведение масштабных работ по их искусственному воспроизводству.

Для восстановления численности обской популяции необходимо ее заводское воспроизводство в объеме 13 млн. сеголетков в год, что требует строительства трех новых осетровых заводов (Ханты-Мансийского, Колпашевского и Новосибирского) и реконструкции существующего Абалакского осетрового завода [Крохалевский, 1997]. Эти мероприятия призваны поддержать численность основной части популяции обского осетра, обитающей ниже плотины Новосибирской ГЭС. В верхней Оби и Новосибирском водохранилище сформировалось локальная, оседлая популяция осетра. В последние годы наблюдается увеличение численности молоди этой популяции в районе устья реки Верхняя Иня в 9,5–15,1 раза в связи с началом нереста местных производителей, родившихся от особей, оставшихся в верховьях Оби после перекрытия реки плотиной ГЭС [Соловов, 1997]. Нерестилища осетра в верхней Оби после перекрытия плотины Новосибирской ГЭС сократились с 8200 га до 850 га. В настоящее время выведены из строя нерестилища в реках Бия и Алей, нижнем течении Катуни. В связи с этим необходимо создание рыбоводного завода в районе нижнего течения р. Чарыша [Соловов, 1997].

В течение длительного времени ВостсибрыбНИИпроект (ныне Востсибрыбцентр) проводил работы по искусственному разведению байкальского осетра, в результате которых была разработана биотехника получения и подращивания его молоди [Афанасьева, 1984], а в последние годы производится выпуск молоди байкальского осетра с Селенгинского завода. Несомненно, искусственное воспроизводство должно быть расширено и продолжаться не только до восстановления его естественного размножения в реках, но и до восстановления численности на уровне конца 30-х годов, когда средний вылов осетра составлял около 20 тонн.

Преобразование р. Ангары в каскад водохранилищ значительно изменило условия существования рыб, причем на большом ее протяжении они стали непригодными для обитания и размножения сибирского осетра. Однако опыт зарыбления Братского водохранилища молодью байкальского осетра показал возможность существования здесь популяции осетра при условии ее искусственного воспроизводства [Афанасьева, Поляков 1986]. Поэтому представляется необходимым продолжение этих работ с использованием производителей, концентрирующихся в устье р. Белой. Использование этих производителей возможно и для

восстановления численности байкальской популяции осетра. До залития Богучанского водохранилища осетровые заходили на нерест в реки Ирикнеева и Чуна, которые позднее, в результате лесосплава утратили рыбохозяйственное значение, поэтому для восстановления численности осетровых в нижней части Ангарского каскада необходимо проведение мелиорации этих рек, очистки от остатков лесосплава и зрыбление водохранилища сибирским осетром. При этом предпочтительнее использование производителей енисейского осетра, поскольку эта популяция исходно ближе к той, что населяла низовья Ангары.

12.3. Сохранение генофонда сибирского осетра

Особым направлением по сохранению популяций сибирского осетра должно быть расширение работ по включению их в живые коллекции осетровых. Создание этих коллекций имеет целью сохранение генофонда осетровых и представляет реальные перспективы восстановления исчезающих естественных популяций за счет создаваемых маточных стад. Практическая реализация этого направления может идти как за счет включения отдельных популяций сибирского осетра в товарное осетроводство (хорошим примером может служить широкое рыбоводное освоение ленского осетра), так и за счет создания специализированных рыбоводных заводов (например, Можайского экспериментального рыбоводного завода), предназначенных непосредственно для сохранения живого генофонда осетровых рыб [Артюхин, Романов, 1997]. По экономическим соображениям именно первый способ (включение различных популяций осетра в товарное осетроводство) представляется более целесообразным. Однако, поскольку товарное выращивание сибирского осетра базируется на тепловодной аквакультуре, то для целей восстановления естественных популяций в этих хозяйствах необходимо параллельно создавать участки холодноводной аквакультуры для получения посадочного материала, выпускаемого в естественные водоемы.

В течение последних десятилетий, расширяются работы по созданию маточных стад отдельных популяций сибирского осетра. В настоящее время в Конаковском ПЭО ВНПО по рыбоводству, живорыбном цехе Краснодарской ТЭЦ, Волгореченского ОПРХ, тепловодном хозяйстве при Гусиноозерской ГРЭС (Гусиноозерск) созданы маточные стада осетра ленской, байкальской популяций. В АО Аква (Южно-Уральск, Челябинской обл.) создано маточное стадо обского осетра. В настоящее время необходимо включение в эти работы также и других популяций осетра, особенно индигирской, колымской и енисейской, расширение рыбоводного освоения обского осетра. Создание и содержание маточных стад в рыбоводных хозяйствах является гарантией восстановления соответствующих популяций. В частности, восстановление байкальской

популяции началось именно с создания маточного стада, что впоследствии дало возможность его искусственного воспроизводства.

Таким образом, в настоящее время существуют реальные предпосылки сохранения и восстановления численности сибирского осетра. Основные меры по сохранению сибирского осетра должны предусматривать введение запрета на лов малочисленных популяций в Пясине, Хатанге, Анабаре, Оленеке, Яне, Индигирке и Колыме, внесение обской популяции в Красную книгу Российской Федерации, усиление охраны сибирского осетра от нелегального вылова, особенно в бассейнах Оби и Енисея, снижение уровня загрязненности рек (в первую очередь Оби, Индигирки и Колымы), включение в работы по созданию живых коллекций осетровых рыб популяций осетра Енисея, Индигирки и Колымы, а также заводское воспроизводство обского и байкальского осетра.

Мероприятия по восстановлению численности сибирского осетра в первую очередь должны касаться обской и байкальской популяций. Для этого необходимо заводское воспроизводство обского осетра в объеме 13 млн. сеголетков в год, строительство трех новых осетровых заводов в средней и нижней Оби (Ханты-Мансийск, Колпашево и Новосибирск), реконструкция Абалакского осетрового завода, строительство осетрового завода в районе нижнего течения р. Чарыша, мелиорация нерестилищ осетра в реках Бия и Алей, нижнем течении Катунь, расширение заводского воспроизводства и увеличение выпуска байкальского осетра. Для восстановления численности осетра в бассейне Ангары необходимо зарыбление Братского и Богучанского водохранилищ, мелиорация рек Ирикнеева и Чуна.

Литература

- Абрамова Н.Т. 1967. К определению понятия "уровень организации" // Структурные уровни биосистем. Мат-лы к конф. М.: АН СССР. С. 185-201.
- Абуэльэзз А.С. Совместное действие фенола с пропанидом на молодь русского осетра // Эколого-физиологические и токсикологические аспекты и методы рыбохозяйственных исследований. Сб. науч. тр. М.: ВНИРО. 1990 а. С. 62-67.
- Абуэльэзз А.С. Комбинированное действие фенола и метафоса на молодь русского осетра // Эколого-физиологические и токсикологические аспекты и методы рыбохозяйственных исследований. Сб. науч. тр. М.: ВНИРО. 1990 б. С. 67-73.
- Аверина И.М., Агапитов В.Г., Доронина Н.А., Жадринская Н.Г., Кручинин Ю.А., Рутилевский Г.Л., Сиско Р.К., Семенов И.В. Северная Якутия (физико-географическая характеристика) // Тр. Арктич. и антарктич. и.-и. ин-та Главсевморпути ММФ СССР. Т. 236. Л. 1962. 280 с.
- Аверинцев С.В. Сырьевые запасы водоемов Якутии и меры к возможному их использованию // Бюлл. рыб. хоз-ва. 1930. N 4. С. 19-20.
- Аверинцев С.В. Экспедиция рыбохозяйственной станции в низовье и дельту р. Лены летом 1930 г. // Тр. Якутск. научн. рыбохоз. станции. Вып. II. Л.: Изд-во Всес. НИИ озern. и речн. рыб. хоз-ва. 1933 а. С. 7-56.
- Аверинцев С.В. Материалы по биологической статистике промысловых рыб низовьев реки Лены // Тр. Якутской научной рыбохозяйственной станции. Вып. II. Л.: Изд-во Всес. н.-и ин.-та озern. и речн. рыб. хоз-ва. 1933 б. С. 87-148.
- Аверинцев С.В. Рыбный промысел низовьев и дельты р. Лены; его современное состояние и пути к его развитию // Тр. Якутской научной рыбохозяйственной станции. Вып. II. Л.: Изд-во Всес. н.-и ин.-та озern. и речн. рыб. хоз. ва. 1933 в. С. 209-258.
- Аверинцев С.В. Рекогносцировочное обследование рыбных запасов среднего течения р. Лены // Тр. Якутской научной рыбохозяйственной станции. Вып. II. Л.: Изд.-во Всес. и.-и ин.-та озern. и речн. рыб. хоз-ва. 1933г. С. 259-268.
- Акимова Н.В. Гаметогенез, функционирование половых желез сибирского осетра (*Acipenser baeri* Brandt) р. Лена и их связь с обменом веществ // Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб. М.: Наука. 1978. С. 43-55.
- Акимова Н.В. Созревание и половые циклы у осетровых (на примере сибирского осетра р. Лена) // Размножение и развитие рыб (методическое пособие). М.: Наука. 1981 С. 48-57.
- Акимова Н.В. Гаметогенез и половая цикличность сибирского осетра в естественных и экспериментальных условиях // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. М.: Наука. 1985а. С. 111-122.
- Акимова Н.В. Гаметогенез и размножение сибирского осетра. Дисс. канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. 1985б. 258 с.
- Акимова Н.В. Энергетический обмен у сибирского осетра в различных условиях существования // Тез. докл. Всесоюзн. совещ. Экологическая энергетика животных. Пушчино. 1988. С. 4-5.
- Акимова Н.В. Оценка репродуктивной системы // Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. Вып. 3. Тольятти. 1996. С. 285-290.
- Акимова Н.В., Рубан Г.И. Анализ состояния воспроизводительной системы рыб в связи с проблемами биондикации на примере сибирского осетра *Acipenser baeri* // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 6. 1992. С. 102-109.

- Акимов Н.В., Рубан Г.И. Реакция репродуктивной системы осетровых на антропогенные воздействия как один из факторов динамики популяций // Экология популяций: структура и динамика. Мат-лы Всероссийск. совещ. (15-18 ноября 1994 г., Пушкино). Ч. II. М.: Изд. РАН. 1995. С. 491-500.
- Акимов Н.В., Рубан Г.И. Систематизация нарушений воспроизводства осетровых (Acipenseridae) при антропогенном воздействии // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. N 1. С. 65-80.
- Акимов Н.В., Панаиотиди А.И., Рубан Г.И. Нарушения в развитии и функционировании репродуктивной системы осетровых рыб (Acipenseridae) р. Енисей // Вопр. ихтиологии. 1995 а. Т. 35. N 2. С. 236-246.
- Акимов Н.В., Рубан Г.И., Михалев Ю.В. Анализ состояния репродуктивной системы сибирского осетра Центральной Сибири // Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость. Мат-лы общероссийского совещания (26-28 октября 1993 г., Петрозаводск). М.: Изд. МГУ. 1995 б. С. 93-98.
- Акимов Н.В., Соколов Л.И., Смольянов И.И., Малютин В.С. Сравнительный анализ роста и гаметогенеза сибирского осетра р. Лены в природных и экспериментальных условиях // Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных. М.: Наука. 1980. С. 167-176.
- Алабастер Дж., Ллойд Р. Критерии качества воды для пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть. 1984. 344 с.
- Александров А.В., Котов Ю.С., Былалов Ф.С. Распределение тяжелых металлов в основных элементах водных экосистем // Тез. докл. V Всес. конф. по водной токсикологии. М.: изд. ВНИРО. 1988. С. 4.
- Алексеев Ф.Е. Гермафродитизм и регуляция половой структуры популяции у *Pagellus acarne* (Risso) в некоторых районах северо-западного побережья Африки // Тр. Атлант. и.-и. ин-та морск. рыби. хоз-ва и океаногр. (АтлантНИРО). 1969. Вып. 22. С. 21-31.
- Амирханов М.И. Состояние гонад осетра в период нерестового хода в р. Тереке // Тр. Центральной НИИ осетрового рыби. хоз-ва. 1972. Т. 4. С. 26-29.
- Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука. 1980. 142 с.
- Андрюченко Е.К., Крохалевский В.Р., Слепокуров В.А., Уварова В.И. Результаты экологического мониторинга Средней Оби // Тез. докл. Первого конгресса ихтиологов России. Астрахань. М.: Изд. ВНИРО. 1997. С. 102-103.
- Андряшев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.-Л. Изд-во АН СССР. 1954. 566 с.
- Андронов А.Е. Изучение внутривидовой дифференциации севрюги по состоянию половых желез производителей в изловях Волги // Биологические основы осетроводства. М.: Наука. 1983. С. 61-72.
- Анохин Ю.Л., Музыка Ф.В. Хроническое отравление рыб при смешанном загрязнении // Тез. докл. V Всес. конф. по водной токсикологии. М.: изд. ВНИРО. 1988. С. 4-5.
- Анпилова В.М. Передифференцировка пола у баунтовских сегов *Coregonus lavaretus baunti* Muchomedjarov под влиянием экологических условий // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 1. С. 207-209.
- Антонов В.С. Уровенный режим р. Лены в весенний и осенний периоды // Тр. Арктического научно-исследовательского ин-та. 1956. Т. 204. Вып. 1. С. 18-61.
- Антонов В.С. Дельта р. Лены (краткий гидрологический очерк) // Тр. океанографической комиссии АН СССР. 1960. Т. 6. С. 25-34.
- Аргентов О.А. Рыбы водной системы реки Колымы с прилегающими к ней озерами и Ледовитым морем // Акклиматизация. Т.1. Вып. 8. Изд-во Комитета акклиматизации. 1860. С. 352-368.
- Артюхин Е.Н., Романов А.Г. Концепция Можайского экспериментального рыбоводного завода по сохранению живого генофонда осетровых рыб // Тез. докл. Первого конгресса ихтиологов России. Астрахань. М.: Изд. ВНИРО. 1997. С. 8.

- Асхаев М.Г., Гоменюк Е.С. Особенности формирования ихтиофауны Иркутского водохранилища // Совещание по биологической продуктивности водоемов Сибири (октябрь 1966г., Иркутск). Кратк. содерж. докл. Иркутск: изд. ЛИН СО АН СССР. 1966. С. 55-56.
- Афанасьев Г.А. Состояние запасов байкальского осетра // Тез. докл. Первого конгресса ихтиологов России. Астрахань. М.: Изд. ВНИРО. 1997. С. 104.
- Афанасьева В.Г. О воспроизводстве запасов байкальского осетра // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Труды Байкальского отделения СибирьНИИ-проект. Улан-Удэ. 1977. Т. 1. Вып. 1. С. 139-141
- Афанасьева В.Г. Об искусственном разведении байкальского осетра // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Тез. докл к предстоящ. Всес. совещ. 11-14 декабря 1984 г. Астрахань. Изд. ЦНИОРХ. 1984. С. 26-27.
- Афанасьева В.Г., Поляков О.А. Интродукция байкальского осетра в Братское водохранилище // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология. Тез. докл IX Всесоюзн. симп. "Биологические проблемы Севера". Якутск. Изд. ЯФ СО АН СССР. 1986. С. 6-7.
- Баранникова И.А. Новые данные о реакции популяции осетровых на нарушение условий миграции и размножения // Тр. Центральн. НИИ осетрового рыб. хоз-ва. 1970. Т. II. С. 12-19.
- Баранникова И.А. Функциональные основы миграций рыб. Л.: Наука. 1975. 210 с.
- Баранникова И.А., Фадеева Т.А. Гонадотропная функция гипофиза севрюги *Acipenser stellatus* Pallas в морской период жизни // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22. Вып. 3. С. 460-465.
- Баранов Ф.И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства // Изв. отдела рыбоводства и науч.-промышл. исслед. 1918. Т.1. Вып. 1. С. 84-128.
- Баулин В.В. История подземного оледенения Западной Сибири в связи с трансгрессией арктического бассейна // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоиздат. 1970. С. 404-409.
- Белова Н.В., Веризин Б.В., Емельянова Н.Г., Макеева А.П., Рябов И.Н. Раднобиологический анализ белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* в водоеме-охладителе Чериобильской АЭС в послеаварийный период. 1. Состояние воспроизводительной системы рыб, переживших аварию // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. № 6. С. 814-828.
- Бельх Ф.И. Озеро Лама и его рыбохозяйственное использование // Рыбохозяйственное значение Норильских озер. Тр. НИИ ин-та Полярн. земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва, сер. "Промысловое хоз-во". Л.-М. 1940. Вып. 11. С. 72-100.
- Берг Л.С. Рыбы Байкала // Ежегодн. Зоол. муз. Император. Акад. наук. СПб. Т. 5. 1900. С. 326-372.
- Берг Л.С. Рыбы Туркестана // Научные результаты Аральской экспедиции. Вып. 6. Изв. Турк. отд. Русск. геогр. об-ва. № 4. 1905. С. XVI+261.
- Берг Л.С. Список рыб Колымы // Ежегодн. Зоол. муз. Император. Акад. наук. СПб. Т. 13. 1908 а. С. 70-107.
- Берг Л.С. Список рыб бассейна Оби // Ежегодн. Зоол. муз. Император. Акад. наук. СПб. Т. 13. 1908 б. С. 221-228.
- Берг Л.С. Фауна России и сопредельных стран. Т. 1. Рыбы. СПб. 1911. 337 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод Российской империи. М. 1916. 563 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод России. М. Госиздат. 1923. 535 с.
- Берг Л.С. Рыбы бассейна Хатанги // Мат-лы комиссии АН СССР по изучению Якутской АССР. Вып. 2. 1926. 22 с. Л.
- Берг Л.С. О происхождении северных элементов в фауне Каспийского моря // Докл. АН СССР. Сер. А. № 7, 1928. С. 107-112.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. I. 1932. 903 с. Л.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. I-III. М.-Л. 1949. 1382 с.

- Берг Л.С.* Рыбы бассейна Амура. Общая биология, биогеография и палеоихтиология. Избранные Тр. М.-Л. Изд. АН СССР. 1962. Т. 5. С. 320-360.
- Бердичевский Л.С., Малютин В.С., Смольянов И.И., Соколов Л.И., Акимов Н.В., Кокарев В.А.* Итоги рыбоводно-акклиматизационных работ с сибирским осетром // Биологические основы осетроводства. М. Наука. 1983. С. 259-269.
- Биология Вильюфского водохранилища.* Кириллов Ф.Н. и Соломонов Н.Г., редакторы. Новосибирск. Наука. 1979 270 С.
- Благовидова Л.А.* Состояние зообентоса водохранилища на втором десятилетии его существования // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск. Зап.-Сиб. книжн. изд-во. 1976. С. 83-98.
- Боган Ф.Е.* К биологии сибирского осетра (*Acipenser baeri* Brandt) бассейна р. Иртыша // Уч. зап. Пермск. гос. ун-та. Т. III. Вып. 2. 1938. С. 145-163. Пермь.
- Богданов В.Д.* Выклев и скат личинок сиговых рыб уральских притоков Нижней Оби // Биология и экология гидробионтов Нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1983. С. 55-79.
- Богданова Л.С.* Экологическая пластичность личинок и молоди осетровых // Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. М. Пищевая пром-сть. 1972. С. 244-250.
- Болквадзе Л.Д., Гогатишвили М.А.* Патологические изменения в органах смариды при интоксикации препаратом СН-79 // Водная токсикология и оптимизация биопродукционных процессов в аквакультуре. М.: МРХ, ВНИРО. 1988. С. 98-103.
- Борисов П.Г.* Результаты ихтиологических и промысловых исследований на реке Лене // Доклады АН СССР. 1926. Серия А. 1926. С. 161-163.
- Борисов П.Г.* Очерк рыболовства Якутской республики. Л. Изд. АН СССР. 1927. 21 с. Ленинград.
- Борисов П.Г.* Рыбы реки Лены // Тр. Комис. АН СССР по изучению Якутской республики. Л. Т. 9 1928 а. С. 1-181.
- Борисов П.Г.* Современное состояние рыбного промысла в низовьях реки Лены и пути его развития // Мат-лы комис. по изучению Якутской АССР. Л. Вып. 28. 1928 б. 32 с.
- Борисов П.Г.* Предварительные данные о рыбном промысле в низовьях реки Колымы // Мат-лы комис. по изучению Якутской АССР. Л. Вып. 32. 1929. 14 с.
- Бочаров Л.Н.* Системный анализ в краткосрочном рыбопромысловом прогнозировании. Л.: Наука. 1990. 208 с.
- Бразгинский Л.П., Кузьменко М.И.* Эколого-токсикологические аспекты проектирования и эксплуатации атомных электростанций // Тез. докл. V Всес. конфер. по водной токсикологии. М.: изд. ВНИРО. 1988. С. 11.
- Бразгинский Л.П., Комаровский Ф.Я., Щербань Э.П., Линник П.Н., Осипов Л.Ф.* Эколого-токсикологическая ситуация в водной среде (основные принципы оценки и прогнозирования) // Гидробиологический журнал. Т. 25. № 6. 1989. С. 91-101.
- Бродский В.Я.* Прямое деление ядра // Успехи современной биологии. 1964. Т. 58. Вып. 3(6). С. 367-394.
- Бродский В.Я.* Трофика клетки. М.: Наука. 1966. 356 с.
- Бродский В.Я., Урываева И.В.* Клеточная полиплондия. Пролиферация и дифференцировка. М.: Наука. 1981. 260 с.
- Бурлаева В.Б.* Ихтиофауна нижнего течения реки Ангара и возможное влияние на нее строительства Богучанской ГЭС // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск. Изд. Томск. Гос. ун-та 1973. С. 22-23.
- Бурмакин Е.В.* Некоторые малопромысловые и не промысловые рыбы системы Гыданского залива // Тр. НИИ Поляри. земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва, серия "Промысловое хоз-во". 1941. Вып. 15. С. 149-158.
- Бурмакин Е.В., Тюрин П.В.* О биологической классификации рыб // Вопр. ихтиологии. Вып. 13. 1959. С. 19-25.

- Бурцев И.А. О воспроизводительной способности гибрида осетра со стерлядью // Докл. АН СССР. 1962. Т. 144, N 6. С. 1377-1379.
- Бурцев И.А. Некоторые данные по гаметогенезу гибридов осетровых рыб // Тр. Централь. НИИ осетрового рыб. хоз-ва. 1967. Т. 1. С. 252-257.
- Буцкая Н.А. О массовой интерсексуальности у ерша *Acerina setuza* (L) восточной части Финского залива // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 5. С. 812-821.
- Буцкая Н.А. Роль температуры и фотопериода в половом цикле ерша *Acerina setuza* (L) (Perciformes, Percidae) // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 5. С. 849-858.
- Варнаховский Н.А. Данные по ихтиологической фауне бассейна реки Оби. Ч. I. Санкт Петербург. 1897. 31 с.
- Варнаховский Н.А. К данным о рыболовстве в Восточной Сибири // Русское судоходство торговое и промысловое на реках, озерах и морях. N 195. 1898. С. 69-84.
- Варнаховский Н.А. Рыболовство в бассейне реки Оби. Ч. II. Рыбы р. Оби. Санкт Петербург. 1902. С. 145-230.
- Васильев В.П., Соколов Л.И., Серебрякова Е.В. Кариотип сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt реки Лены и некоторые вопросы эволюции кариотипов осетрообразных // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 6(125). С. 814-822.
- Васильев В.С., Иванькова Г.С., Маслов Л.М., Попов М.А., Самойленко Б.Д., Сквичевский А.П., Федоров В.Г., Чистяков Л.Д. Санитарная характеристика реки Иртыша в районе г. Омска по данным физико-химических, бактериологических и биологических исследований. Омск: изд. Минздрав РСФСР. 1957. 147 с.
- Веденов М.Ф., Кремянский В.И. Проблемы взаимосвязей структурных уровней биологических систем // Структурные уровни биосистем. Мат-лы к конф. М.: АН СССР. 1967. С. 252-263.
- Величко А.А., Кононов Ю.М., Фаустова М.А. Последнее оледенение земли в позднем плейстоцене // Природа. N 7. 1994. С. 63-67.
- Венелинский Д.Л. Экологические аспекты рационального использования запасов сиговых рыб севера Западной Сибири и Урала // Мат-лы VI симп. по биологическим проблемам Севера. Якутск. Якутск. фил. СО АН СССР. 1974. С. 17-21.
- Венелинский Д.Л. Воздействие промысла на запасы рыб в северных водоемах Сибири // Рыб. хоз-во. 1984. N 2. С. 35-36.
- Вершинин Н.В. Особенности формирования донной фауны нижней Лены и ее придаточной системы // Тр. Сиб. отд. Гос. НИИ озern. и речн. рыбн. хоз-ва. 1964. Т. 8. С. 251-276.
- Вещев П.В. Биологическая характеристика производителей осетра и севрюги на нерестилищах р. Волги/Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М. Наука. 1979. С. 115-122.
- Вещев П.В. Качественный состав производителей и размножение волжской севрюги *Acipenser stellatus* в новых экологических условиях // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 3. С. 442-450.
- Владимиров В.И. К биологической классификации рыб: проходные и полупроходные // Зоологический журнал. 1957. Т. XXXVI. Вып. 8. С. 1121-1125.
- Воронина Э.А. Влияние инкорпорированного радиостроения на половые железы самцов тляпии // Тр. Всес. НИИ морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. 1974. Т. 100. С. 84-92.
- Воронина Э.А., Пешков С.П., Шеханова И.А. Темп роста и плодовитость рыб при обитании их в среде с повышенным уровнем радиации // Тр. Всес. НИИ морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. 1974. Т. 100. С. 74-79.
- Ворошилова А.А., Дианова Е.В. О бактериальном окислении нефти и ее миграции в природных водоемах // Микробиология. 1960. Т. 19. Вып. 3. С. 203-210.
- Вотинов Н.П. Осетровые рыбы Обского бассейна. Тюмень. 1958. 43 с.
- Вотинов Н.П. Биологические основы искусственного воспроизводства обского осетра // Искусственное разведение осетровых и сиговых рыб в Обь-Иртышском бассейне. Тюмень.

Тр. Обь-Тазовск. отд. Гос. н.-и. ин-та озern. и речн. рыбн. хоз-ва, новая серия. 1963. Т. III. С. 5-102.

- Вотинов Н.П. Условия воспроизводства сибирского осетра и лососевых рыб в водохранилищах Верхнего Иртыша // Теоретические основы рыбоводства. М. 1965. С. 109-112.
- Вотинов Н.П. Динамика численности осетра Обь-Иртышского бассейна в условиях гидростроительства и загрязнения водоемов // Вопросы зоологии. Мат.-лы к III совещанию зоологов Сибири. Томск. 1966. Изд. Томск. гос. ун-та. С. 96-98.
- Вотинов Н.П., Злоказов В.Н., Касьянов В.П., Сецко В.И. Состояние запасов осетра в водоемах Сибири и мероприятия по их увеличению. Свердловск. Средне-Уральское книжн. изд-во. 1975. 94 с.
- Вотинов Н.П., Касьянов В.П., Огурцова Н.Н. К вопросу о воспроизводстве сибирского осетра в бассейне р. Оби в условиях зарегулированного стока // Тезисы отчетной сессии Центрального НИИ осетрового рыбн. хоз-ва. Астрахань. Изд. ЦНИОРХ. 1972. С. 33-34.
- Вотинцев К.К. Гидрохимия Байкала. М. Изд-во АН СССР. 1961. 311 с.
- Врочинский К.К., Земков Г.В. Физиолого-биохимические данные об экспериментальной интоксикации рыб яланом // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18. Вып. 6. С. 1128-1133.
- Гасанов М.В. Обезвреживание нефтесодержащих сточных вод нефтедобывающей и нефтеперерабатывающей промышленности путем использования для этой цели некоторых видов микроорганизмов // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Азербайджане. Баку: Элм. 1983. С. 34-36.
- Геденштром М.М. Описание берегов Ледовитого моря от устья Яны до Баранова камня // Сибирский вестник, изд. Григорием Спасским. Санкт-Петербург. 1823. Ч. II. Книга 7. С. 1-12. Книга 8. С. 13-26. Книга 9. С. 27-42.
- Гераскин П.П. Нарушение обмена веществ у русского осетра в современных условиях Волго-Каспия. Осетровое хозяйство водоемов СССР // Кратк. тез. научн. докл. к предстоящ. Всес. совещ. Ч. I. Астрахань. Изд. КаспНИИрх. 1989. С. 60-62.
- Гераскин П.П., Баль Н.В., Мишин Э.А. Фракционный состав белков ооцитов русского осетра и его изменения в современных условиях Волго-Каспия. Осетровое хозяйство водоемов СССР. Кратк. тез. научн. докл. к предстоящему Всес. совещ. Ч. I. Астрахань. Изд. КаспНИИрх. 1989. С. 62-64.
- Гербицкий Н.Л. Пути развития внутривидовой биологической дифференциации, типы андромных мигрантов и вопрос о миграционном импульсе у осетровых // Уч. зап. Ленинградск. гос. ун-та. Сер. биол. наук. 1957. Вып. 44. Часть I. N 228. С. 11-32.
- Гербицкий Н.Л. Теория биологического прогресса осетровых и ее применение в практике осетрового хозяйства // Ученые записки Ленинградск. гос. ун-та. Сер. биол. наук. 1962. Вып. 48. Часть II. N 311. С. 5-18.
- Гербицкий Н.Л. Теория биологического прогресса и ее использование в рыбном хозяйстве // Теоретические основы рыбоводства. М. Наука. 1965. С. 77-84.
- Гербицкий Н.Л. Изучение функциональных основ внутривидовой эволюции в связи с проблемой численности и ареала в рыбном хозяйстве // Вести. Ленинградск. гос. ун-та. 1967. Т. 15. Вып. 3. С. 5-21.
- Гербицкий Н.Л. Теория биологического прогресса осетровых и ее применение в практике осетрового хозяйства // Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. Сборник, посвященный научной деятельности проф. Н.Л. Гербицкого. М.: Пищ. пром-сть. 1972. С. 101-111.
- Гидрохимический бюллетень. 1977. N 4. Якутск: изд. Якутск. УГКС Госкомгидромета. 14 с.
- Гидрохимический бюллетень. 1978. N 4. Якутск: изд. Якутск. УГКС Госкомгидромета. 13 с.
- Гидрохимический бюллетень. 1979. N 4. Якутск: изд. Якутск. УГКС Госкомгидромета. 15 с.
- Гидрохимический бюллетень. 1983 а. N 2. Якутск: изд. Якутск. УГКС Госкомгидромета. 14 с.
- Гидрохимический бюллетень. 1983 б. N 3. Якутск: изд. Якутск. УГКС Госкомгидромета. 17 с.
- Гидрохимический бюллетень. 1983 в. N 4. Якутск: изд. Якутск. УГКС Госкомгидромета. 19 с.

- Гинзбург А.С., Детлаф Т.А. Осетр *Acipenser gueldenstaedti* // Объекты биологии развития. М.: Наука. 1975. С. 217-263.
- Головинская К.А., Рамашов Д.Д. Действие ионизирующей радиации на развитие и размножение рыб // Вopr. ихтиологии. 1958. Вып. 11. С. 16-38.
- Голышкина Р.А. Поденки (*Ephemeroptera*) реки Ангара и Иркутского водохранилища // Изв. Биол.-географии. н.-и ин-та при Иркутск. гос. ун-те. Иркутск. 1967. Т. XX. С. 34-64.
- Горбачева Л.Т., Варобьева О.А. Воспроизводство белуги на Дону. Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Тез. и рефераты II Всес. совещ. Астрахань. Изд. ЦНИОРХ. 1979. С. 63-64.
- Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Российской Федерации в 1991 году. М.: изд. Мин-ва охраны окр. Среды и природн.ресурсов РФ. 1992 г. 80 с.
- Горкин И.Н. Эколого-физиологические аспекты биоконцентрирования микроэлементов гидробионтами в природных условиях // Эколого-физиологические и токсикологические аспекты и методы рыбохозяйственных исследований. Сб. научных трудов. М.: МРХ СССР, ВНИРО. 1990. С. 20-34.
- Грезе В.Н. Продукционно-биологический очерк реки Енисей // Тр. Барабинск. отд. Всес. НИИ озери. и речн. рыбы. хоз-ва. 1953. Т. VI. Вып. 1. С. 103-135.
- Грезе В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование // Изв. Всес. НИИ озери. и речн. рыбн. хоз-ва. 1957. Т. XLI. 234 с.
- Гундризер А.Н., Егоров А.Г., Афанасьева В.Г., Еньшина С.А., Михалев Ю.В., Сецко Р.И., Хакимуллин А.А. Перспективы воспроизводства осетровых Сибири // Биологические основы осетроводства. М.: Наука. 1983. С. 241-258.
- Гусев А.Г. Биологические основы нормирования в охране рыбохозяйственных водоемов от загрязнения // Критерий токсичности и принципы методик по водной токсикологии. Изв. Гос. НИИ озери. и речн. рыбы. хоз-ва. 1971. Т. 78. М.: Изд-во МГУ. С. 29-42.
- Давытьарова Р.А., Каниева Н.А., Кириллов В.Н. Характеристика некоторых биохимических показателей и уровня содержания хлорорганических пестицидов и тяжелых металлов в организме русского осетра в условиях прогрессирующего загрязнения // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Кратк. тез. научн. докл. к предстоящему Всес. совещ. Ч. I. Астрахань. Изд. ЦНИОРХ. 1989. С. 75-76.
- Давыдов Л.К. Гидрография СССР. Ч. II. Изд-во ЛГУ. Л. 1955. 599 с.
- Даши-Доржи Ануларин. Материалы по ихтиофауне верховьев Селеинги и Амура в пределах Монголии // Зоол. журн. 1955. Т. 34. Вып. 3. С. 570-577.
- Дедю И.И., Ашевский В.И., Рагошевский Л.П., Буздуган В.К., Бусуйок К.А., Мошану В.А., Мелиян Р.И. Зависимость биологических переменных прогностического экотоксикологического мониторинга от различных абнотических факторов // Тез. докл. V Всес. конфер. по водной токсикологии. М.: изд. ВНИРО. 1988. С. 30-31.
- Дерюжин К.М. Путешествие в долину среднего и нижнего течения реки Оби и фауна этой области // Тр. Император. Санкт Петербургского об-ва естествоиспытателей. 1898 Т. XXIX. Вып. 2. С. 47-140.
- Детлаф Т.А., Гинзбург А.С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра и белуги) в связи с вопросами их разведения. М. Изд. АН СССР. 1954. 204 с.
- Детлаф Т.А., Гинзбург А.С., Шмальгаузен О.И. Развитие осетровых рыб. Созревание яиц, оплодотворение, развитие зародышей и предличинки. М. Наука. 1981. 224 с.
- Джавадова Л.А. 1992. Влияние загрязненности среды на динамику физиологических функций молодых осетровых в различных возрастах. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ин-т зоологии АН Азербайджана. Баку. 19 с.
- Дмитриев В.И. Рыбы и рыбный промысел в низовьях реки Енисей // Рыбы и рыбный промысел в низовьях реки Енисей, в реке Хатанге и в Анадырском лимане. Тр. НИИ полярн. земледе-

- лия, животноводства и промыслового хоз-ва. Сер. "Промысловое хоз-во". 1941. Вып. 16. С. 7-36.
- Доманицкий А.П., Дубровина Р.Г., Исаева А.И. Реки и озера Советского Союза. Л.: Гидрометеиздат. 1971. 104 с.
- Дормидонтов А.С. Рыбохозяйственное использование осетра р. Лены // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М. Изд. АН СССР. 1963. С. 182-187.
- Дормидонтов А.С. Регулирование промысла полупроходных рыб в водоемах Якутии // Природа Якутии и ее охрана. Якутск: Якутск. Отд. ГОСНИОРХ. 1965. С. 77-81.
- Дормидонтов А.С., Софронов М.П. Биология осетра нижней Лены // Природные ресурсы Якутии, их использование и охрана. Якутск: изд. Комиссии по охране природы Якутии ЯФ СО АН СССР. 1976. С. 23-28.
- Доронина Н.А. Некоторые гидрографические характеристики р.Лены // Труды Арктического и Антарктического института. 1956. Т. 204. Вып. 1. С. 5-17.
- Дохолян В.К., Шлейфер Г.С., Ахмедова Т.П., Магомедов А.К. Влияние растворенных нефтепродуктов на жизнедеятельность некоторых видов рыб Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 4. С. 733-738.
- Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии // Тр. Совета по изучению производительных сил. 1933. Вып. 5. Л. Изд-во АН СССР. С. 3-94.
- Дрягин П.А. Уловы осетра в водоемах Сибири // Рыбн. хоз-во. 1947. N 1. С. 34-38.
- Дрягин П.А. О некоторых морфологических и биологических отличиях осетра, обитающего в реках Якутии, от сибирского осетра – *Acipenser baeri* Brandt // Зоол. журн. 1948 а. XXVII. Вып. 6. С. 525-534.
- Дрягин П.А. Промысловые рыбы Обь-Иртышского бассейна // Изв. Всес. НИИ озери. и речн. рыбн. хоз-ва. 1948 б. Т. 25. Вып. 2. С. 3-104.
- Дрягин П.А. Биология сибирского осетра, его запасы и рациональное использование // Изв. Всес. НИИ озери. и речн. рыбн. хоз-ва. 1949. Т. 29. С. 3-51. Л.
- Дыбовский Б. Рыбы системы вод Байкала // Изв. Сиб. отд. Император. Русск. Географич. об-ва. СПб. 1876. Т. 7. N 1. С. 1-25.
- Дюжиков А.Т., Серебрякова Е.В. Некоторые черты экологии и продолжительность полового цикла осетровых рыб Волги // Тр. Всес. НИИ морск. рыбы. хоз-ва и океаногр. 1964. Т. 56. Сб. 3. С. 105-115.
- Евтушенко Н.Ю., Потрохов А.С., Зиньковский О.Г. Влияние тяжелых металлов на репродуктивные функции производителей карпа и некоторые показатели нуклеинового обмена в соматических тканях и гонадах рыб // Репродуктивная физиология рыб. Тез. докл. Всес. совещ. Минск. Изд. Ин-та зоологии АН БССР. 1991. С. 30.
- Егелский Е.И. Выживаемость и рост молоди сибирского осетра (леиская и байкальская популяции) при прудовом выращивании в районе Прибалтики // Тр. Центральн.НИИ осетрового рыбн. хоз-ва. 1967. Т. 1. С. 286-290.
- Егелский Е.И. Рост молоди сибирского осетра в экспериментальных и естественных условиях // Тр. Центральн.НИИ осетрового рыбн. хоз-ва. 1970. Т. II. С. 191-196.
- Егоров А.Г. Байкальский осетр // Рыбн. хоз-во СССР. 1941. N 5. С. 22-23.
- Егоров А.Г. К систематической характеристике байкальского осетра – *Acipenser baeri stenorthynchus natio baicalensis* A.Nikolski // Изв. Биол.-географич. н.-и ин-та при Иркутск. гос. ун-те. 1948. Т. X. Вып. 2. С. 27-59.
- Егоров А.Г. Байкальский осетр – *Acipenser baeri stenorthynchus natio baicalensis* A.Nikolski. Систематика, биология, промысел, сырьевая база и воспроизводство запасов). Улан-Удэ. 1961. 121 с.
- Егоров А.Г. Состояние и перспективы развития осетрового хозяйства в системе Байкала и Ангары // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М. Изд. АН СССР. 1963. С. 188-195.

- Егоров А.Г. Перспективы воспроизводства осетровых в водоемах Восточной Сибири и Дальнего Востока // Исследование рыб Восточной Сибири. Иркутск: изд. ВСОИК. 1988. С. 7-18.
- Ежегодник качества поверхностных вод СССР за 1989 г. Обнинск: ВНИИГМИ-МЦД. 1990 а. 492 с.
- Ежегодник качества поверхностных вод СССР за 1990 г. Обнинск: ВНИИГМИ-МЦД. 1991. 466 с.
- Ежегодник качества поверхностных вод и эффективности проведенных водоохранных мероприятий по территории деятельности Колымского территориального управления по гидрометеорологии Госкомгидромета за 1989 г. Магадан: изд. Колымск. территориальн. упр. по гидрометеорологии Госкомгидромета 1990 б. 142 с.
- Ежегодника качества поверхностных вод и эффективности проведенных водоохранных мероприятий по территории деятельности Якутского УГКС Госкомгидромета за 1984 г. Якутск: изд. Якутск. УГКС Госкомгидромета. 1985. 161 с.
- Ежегодника качества поверхностных вод и эффективности проведенных водоохранных мероприятий по территории деятельности Якутского УГКС Госкомгидромета за 1985 г. Якутск: изд. Якутск. УГКС Госкомгидромета. 1986. 168 с.
- Ербаева Э.А. Динамика заселения Иркутского водохранилища представителями рода *Tendipes* Meig. (Diptera, Tendipedidae) // Изв. Биол.-геогра-фич. и.-и ин-та при Иркутск. гос. ун-те. Иркутск. 1967. Т. XX. С. 95-109.
- Ербаева Э.А. Хирономиды реки Ангара и ее водохранилищ // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск. Изд. Томск. Гос. ун-та. 1973 С. 179-180
- Ерещенко В.И. Состояние рыбного хозяйства на водохранилищах Верхнего Иртыша и мероприятия по его развитию // Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата: изд. Научн. совета АН СССР по проблемам гидробиол., ихтиол. и использо. биол. ресурсов внутр. водоемов. 1966 а. С. 280-283.
- Ерещенко В.И. Влияние гидростроительства на воспроизводство осетра в Верхнем Иртыше // Совещание по биологической продуктивности водоемов Сибири (октябрь 1966г., Иркутск). Кратк. содержание докл. Иркутск: изд. ЛИН СО АН СССР. 1966 б. С. 67-68.
- Ерещенко В.И. Состояние стада сибирского осетра в водохранилищах Верхнего Иртыша и пути его воспроизводства. // Осетровые СССР и их воспроизводство. М.: Наука. 1970. С. 158-163.
- Есипов В.К. Краткий очерк промыслового рыболовства в низовьях реки Лены // Рыбн. хоз-во. 1923. Кн. IV. С. 28-49. Москва.
- Журавлева Г.Ф., Романов А.А, Земков Г.В. Влияние экологических факторов на репродуктивную функцию осетровых рыб // Репродуктивная физиология рыб. Тез. докл. Всес. совещ. Минск. 1991. С. 31.
- Заварзин А.А. Курс гистологии и микроскопической анатомии. Изд. 4-е. Наркомздрав СССР. Медгиз. Ленингр. отд. 1938. 631 с.
- Заварзин А.А., Щелкунов С.И. Руководство по гистологии. Изд. 7-ое. Медгиз, Ленингр. отд. 1954. 700 с.
- Замбриборц Ф.С., Буй Лай. Влияние гексахлорана (ГХЦГ) и хлорофоса на сеголетков остроноса *Mugil saliens* Risso // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 5. С. 930-936.
- Захаров В.М., Кларк Д.М. (ред). Биотест: Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. Московское отделение Международного Фонда "Биотест". М., 1993. 68 с.
- Захаров В.М., Крысанов Е.Ю. Методология оценки здоровья среды. Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (Биологическая индикация) // Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. Тольятти: изд. Ин-та экологии Волжского бассейна РАН, ИБР РАН. 1996. Вып. 3. С. 226-232.

- Захарова Н.И.* Развитие половых желез радужной форели в пострадикационный период. 1. Облучение личинок в возрасте 24 суток после вылупления // *Вопр. ихтиологии*. 1983. Т. 23. Вып. 6. С. 951-960.
- Земков Г.В., Журавлева Г.Ф.* Морфофункциональная оценка детоксикационной функции печени и воспроизводительной системы рыб в период нерестового хода (на примере осетровых) // *Методы ихтиотоксикологических исследований*, Тез. докл. I Всес. симп. по методам ихтиотоксикологических исследований. Л.: МРХ. Гос. НИИ озери. и речн. рыбн. хоз-ва. НПО Промрыбвод. 1987. С. 41.
- Зымаков И.Е., Кузнецова Л.П.* Метод оценки влияния химических загрязнителей, основанный на воспроизводительной способности рыб // *Методы ихтиотоксикологических исследований*, Тез. докл. I Всес. симп. по методам ихтиотоксикологических исследований. Л.: МРХ. Гос. НИИ озери. и речн. рыбн. хоз-ва. НПО Промрыбвод. 1987. С. 42-43.
- Зубкова Е.И., Зеленин А.М., Бирюкова С.А.* Особенности накопления микроэлементов у серебряного караса из водоемов Молдавии // *Экологическая физиология и биохимия рыб*. Т. 1. Тез. докл. VII Всес. конфер. Ярославль: изд. ИБВВ АН СССР. 1989. С. 155-157.
- Игумнова Л.В., Сухопарова А.Д., Дубинин В.И., Бальнова Т.П., Марченко Т.М.* Патологическое состояние производителей и молоди осетровых Нижней Волги // *Рыбн. хоз-во*. 1990. N 6. С. 65-66.
- Изыгорова А.И.* Поведение нефти в водоеме // *Гигиена и санитария*. 1955. № 5. С. 15-18
- Имбри Д., Имбри К.* Тайны ледниковых эпох. Полтора века в поисках разгадки. М.: Прогресс. 1988. 263 с.
- Иогансен Б.Г.* Эпюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. II. Эколого-географический очерк рыб бассейна реки Оби // *Уч. зап. Томск. Гос. ун-та*. 1947. N 3. С. 43-60.
- Иохельсон В.И.* Некоторые данные о рыбах Колымского края // *Землеведение*. Ки. III-IV. 1898. С. 75-90. Москва.
- Исаев А.И., Карпова Е.И.* Рыбное хозяйство водохранилищ. М.: Агропромиздат. 1989. 255 с.
- Исаченко В.Л.* Рыбы Туруханского края, встречающиеся в р. Енисее и Енисейском заливе // *Мат-лы по исследованию р. Енисея в рыбопромысловом отношении*. Вып. VI. Красноярск. 1912. 111 с.
- Исаченко В.Л.* К вопросу о питании рыб бассейна р. Енисея // *Мат-лы по исследованию р. Енисея в рыбопромысловом отношении*. Вып. 10. Красноярск. 1916. С. 5-7.
- Итра А.Р., Велдре И.А.* О распределении некоторых канцерогенных веществ в водных экосистемах // Тез. докл. V Всес. конфер. по водной токсикологии. М.: изд. ВНИРО. 1988. С. 33.
- Казанский Б.Н.* Особенности функций яичника и гипофиза у рыб с порционным икротетанием // *Тр. Лаб. основ рыбоводства*. 1949. Т. 2. С. 64-120.
- Казанский Б.Н.* Эколого-эволюционные принципы организации осетрового хозяйства в бассейне южных морей СССР. Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука. 1979. С. 22-33.
- Калашиников Ю.Е.* Рыбы бассейна реки Витим. Наука. Новосибирск. 1978. 190 с.
- Каплина Г.С.* Макрозообентос каменистых грунтов литорали оз. Байкал и его сезонная динамика (данные 1963-1968 гг., район Больших Котов) // *Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы*. Иркутск. 1974. С. 126-136.
- Карантонис Ф.Э., Кириллов Ф.Н., Мухомедияров Ф.Б.* Рыбы среднего течения реки Лены // *Тр. Ин-та биологии Якутск. фил. АН СССР*. 1956. Вып. 2. С. 3-144.
- Каримов Б.К.* О причинах ежегодной преднерестовой гибели белого и пестрого толстолобиков в озере Тузукан // *Экологическая физиология и биохимия рыб*. Т. 1. Тез. докл. VII Всес. конфер. Ярославль: изд. ИБВВ АН СССР. 1989. С. 244-245.
- Каролинская Х.М.* Амитотическое деление и его место в размножении клеток // *Успехи современной биологии*. 1952. Т. 33. Вып. 2. С. 287-304.

- Касьянов В.П., Сироткин В.П., Хакимуллин А.А. О размножении осетровых в бассейне реки Иртыш // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР (Тезисы докладов на II Всесоюзном совещании). Астрахань: изд. ЦНИОРХ. 1979. С. 102-103.
- Кесслер К.Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской ихтиологической области // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. 1877. Вып. 4. С. 312-313.
- Кибер. Замечания о некоторых предметах естественной истории, учиненные в Нижне-Колымске и окрестностях онаго в 1821 г. Сибирский вестник, изд. Григорием Спасским. Ч. II. Книга 10. 1823. С. 121-136.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы бухты Тикси // Уч. зап. Томск. гос. ун-та. 1950. Т. 15. С. 155-162.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы реки Индигирки и их промысел // Автореф. дисс... канд. биол. наук. Якутск: ЯФ СО АН СССР. 1953. 13 с.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы реки Индигирки // Изв. Всес. НИИ озern. и речи. рыбы. хоз-ва. 1955. Т. 35. С. 141-167.
- Кириллов Ф.Н. Ихтиофауна бассейна реки Вилюя // Фауна рыб и беспозвоночных бассейна Вилюя. Тр. Ин-та биологии Якутск. фил. Сиб. отд. АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 5-71.
- Кириллов Ф.Н. Видовой состав рыб реки Алдана // Позвоночные животные Якутии. Якутск: изд. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. 1964. С. 73-82.
- Кириллов Ф.Н. Насущные вопросы рыбного хозяйства в связи с зарегулированием речного стока // Природа Якутии и ее охрана. Якутск: изд. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. 1965 а. С. 68-76.
- Кириллов Ф.Н. К биологическому обоснованию рыболовства в водоемах Восточной Якутии // Природа Якутии и ее охрана. Якутск: изд. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. 1965 б. С. 188-194.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука. 1972. 360 с.
- Кириллов Ф.Н. Малые реки – резерваты генофонда гидробионтов // Проблемы экологии Прибайкалья. Ч. V. Генетические, физиологические и биохимические аспекты экологического мониторинга. Иркутск: Изд. БГНИИ. 1982. С. 9.
- Кириллов А.Ф. Влияние рыболовства на состав ихтиофауны Вилюйского водохранилища // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология. Тез. докл IX Всес. симп. "Биологические проблемы Севера". Якутск: изд. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. 1986. С. 39-40.
- Кириллов С.Д. Факторы и результаты антрополических воздействий на ихтиофауну верхнего течения Оби и Новосибирского водохранилища // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск: СибирьНИИПроект. 1991. С. 132-136.
- Кириллов Ф.Н., Рыбников В.С. Рыбы и рыбный промысел р. Вилюя // Развитие производительных сил Западной Якутии в связи с созданием алмазодобывающей промышленности. Якутск: ЯФ СО АН СССР. 1958. Т. 3. С. 203-230.
- Кнорре А.Г. Взаимоотношения митоза и амитоза в индивидуальном и историческом развитии организмов. Цитология. 1959. Т. 1. № 4. С. 494-509.
- Ковалева В.В., Сергеева Л.И. Методика изучения действия токсикантов на рыбу в пищевой цепи грунт – бентос – рыба // Методы ихтиотоксикологических исследований. Тез. докл. I Всес. симпозиума по методам ихтиотоксикологических исследований. Л.: МРХ. Гос. НИИ озern. и речи. рыбн. хоз-ва. НПО Промрыбвод. 1987. С. 56-57.
- Кожин Н.И. Сибирский осетр // Промысловые рыбы СССР (атлас). Описания рыб. М.: Пищепромиздат. 1949. 787 с.
- Кожова М.М. Пресные воды Восточной Сибири. Иркутск. 1950. 367 с.
- Кожова О.М., Окунева Г.Л., Ижболдина Л.А., Каплина Г.С. Оценка распределения бентоса в южном Байкале (район Утулик – Мурина), по критерию Фишера // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск: изд. БГНИИ. 1974. С. 172-178.

- Козляткин А.Л., Тютенков С.К., Шендрик Л.П. Количественное развитие и распределение зообентоса Бухтарминского водохранилища (1967-1972 гг.) // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: изд. Томск. гос. ун-та. 1973 С. 188-190.
- Кокорев А.В. Опыт выращивания рыб на Таллинском рыбокомбинате // Рыбн. хоз-во. 1983. N 2. С. 9-11.
- Кокоза А.А. Динамика устойчивости осетровых рыб к фенолу на ранних этапах онтогенеза // Вопросы водной токсикологии. М.: Наука. 1970. С. 168-171.
- Комаровский Ф.Я. Динамика отравления рыб стойкими пестицидами // Методы ихтиотоксикологических исследований. Тез. докл. I Всес. симп. по методам ихтиотоксикологических исследований. Л.: МРХ. Гос. НИИ озern. и речн. рыбн. хоз-ва. НПО Промрыбвод. 1987. С. 64-65.
- Комаровский Ф.Я., Кулик В.А., Карасина Ф.М., Чиркина З.В. Шевчук Т.И. Биомониторы токсического загрязнения водных экосистем // Тез. докл. V Всес. конфер. по водной токсикологии. М.: изд. ВНИРО. 1988. С. 40.
- Коссов М.Ф. Краткий обзор промышленного рыболовства ЯАССР за 1927-30 г. // Тр. Якутской научной рыбохозяйственной станции. Вып. II. Изд-во Всес. н.-и ин-та озern. и речн. рыбн. хоз-ва. 1933. С. 351-372.
- Кошелев Б.В. Закономерности изменения половых циклов у рыб // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука. 1965. С. 33-40.
- Кошелев Б.В. Изучение размножения рыб (гаметогенез, скорость полового созревания, половая цикличность, ритм икротечения и экология нереста) // Исследования размножения и развития рыб. М.: Наука. 1981. С. 5-16.
- Кошелев Б.В. Влияние антропогенных факторов на воспроизводство рыб. Методы биомониторинга окружающей среды в районах АЭС. М.: Наука. 1988 а. С. 51-59.
- Кошелев Б.В. Особенности развития и функционирования репродуктивной системы у рыб как показатель среды обитания. Тез. докл. V Всес. конфер. по водной токсикологии. М.: изд. ВНИРО. 1988 б. С. 41-42.
- Кошелев Б.В., Рубан Г.И., Соколов Л.И., Халатян О.В., Акимова Н.В., Соколова Е.Л. Экологическая характеристика сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt бассейна средней и верхней Лены // Морфология, экология и поведение осетровых. М.: Наука. 1989. С. 16-33.
- Краснов С.К. Влияние элементарного фосфора на рыб (патологические исследования) // Вопросы водной токсикологии. М.: Наука. 1970. С. 125-128.
- Краюшкина Л.С., Моисеенко С.Н. Функциональные особенности осморегуляции экологически различных видов осетровых (семейство *Acipenseridae*) в гипертонической среде // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып 3 (104). С. 503-509.
- Кривошапкин М.Ф. Енисейский округ и его жизнь. СПб. 1865. Т. 2. 188 с.
- Крохалевский В.Р. Воспроизводство и запасы сибирского осетра в Обь-Иртышском бассейне // Тез. докл. Первого конгресса ихтиологов России. Астрахань. М.: Изд. ВНИРО. 1997. С. 116-117.
- Крылова В.Д., Соколов Л.И. Морфологические исследования осетровых рыб и их гибридов (методические рекомендации). М.: изд. ВНИРО. 1981. 49 с.
- Кряжев А.И., Чебасов Л.В. К вопросу определения коэффициента промыслового возврата путем мечения молоди осетровых // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Тез. докл. и рефераты II Всес. совещ. Астрахань. Изд. ЦНИОРХ. 1979. С. 123-124.
- Кузмина С.С. Влияние некоторых токсикантов сточных вод на гаметы и ранний онтогенез рыбы: Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. 1979. 24 с.
- Лавров С. Впечатление и научные результаты летнего путешествия по Енисейской тундре // Тр. Об-ва Естествоиспытателей при Император. Казанск. Ун-те. Т. XLI. Вып. 4. Казань. 1909. 31 с.

- Лавров С.Д., Исаченко В.Л. О пище рыб низовьев р. Енисея и Енисейского залива до бухты капитана Варзугина // Мат-лы по исследованию р. Енисея в рыбопромысловом отношении. Вып. III, Казань. 1911. 59 с.
- Лаврова Т.В., Чмилевский Д.А. Влияние повышенной температуры на оогнез тилляпии (*Oreochromis mossambicus Peters*) // Вопросы искусственного разведения рыб. Сб. научн. тр. Гос. НИИ озern, и речн. рыбн. хоз-ва. 1987. Вып. 259. С. 134-143.
- Лапин Ю.Е., Юровицкий Ю.Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости рыб // Журн. общ. биологии. 1959. Т. 20. Вып. 6. С. 47-56.
- Левин Н. Рыболовство и рыбопромышленность в низовьях р. Лены // Изв. Вост.-Сиб. отд. Император. Русск. географич. об-ва. Т. XXX N 1. СПб. 1899. С. 91-129.
- Леманова Н.А. Анализ явления стерильности у самцов гибрида лудога (*Coregonus lavaretus ludoga Pal.*) x рипус (*Coregonus infr. ladogensis Prav*) // Докл. АН СССР. 1955. Т. 105. N 1. С. 160-162.
- Лембик Ж.Л. О содержании бенз(а)пирена в некоторых объектах водной среды. Канцерогенные углеводороды в промышленности и окружающей человека среде. Горький: изд. Горьковск. Мед. Ин-та. 1976. С. 96-99.
- Лепешкин Д.А. О распределении рыб в бассейне реки Вилюя // Позвоночные животные Якутии. Якутск: изд. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. 1964. С. 67-68.
- Лепешкин Д.А. Рыбы реки Оленек и их хозяйственное значение // Вопросы зоологии. Томск: изд. Томск. гос. ун-та. 1966. С. 113-114.
- Лесников Л.А. Особенности действия загрязнений на популяции водных организмов // Вопросы водной токсикологии. М.: Наука. 1970. С. 61-66.
- Логашов М.В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование // Тр. НИИ Полярн. земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва, сер. "Промысловое хоз-во". 1940. Вып. 11. С. 7-71.
- Лукушине Д.К. Воздействие термического режима водоема-охладителя Литовской ГРЭС на воспроизводство рыб (1. Особенности полового цикла леща) // Тр. АН Лит ССР, сер. В. 1978. Т. 4(84). С. 81-91.
- Лукушине Д.К., Вирбицкас Ю., Астраускас А. Воздействие термальных вод Литовской ГРЭС на воспроизводство леща и плотвы // Экологическая физиология и биохимия рыб. Т. 2. Астрахань: изд. ЦНИОРХ. 1979. С. 128-129.
- Лукушаненко В.И. Токсикология рыб. М.: Пищевая пром-сть. 1967. 216 с.
- Лукушаненко В.И. Общая ихтиотоксикология. М.: Легкая и пищевая пром-сть. 1983. 320 с.
- Лукушаненко В.И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии. М.: Агропромиздат. 1987 а. 239 с.
- Лукушаненко В.И. Современные задачи рыбохозяйственной токсикологии в связи с проблемой контроля качества водной среды // Методы ихтиотоксикологических исследований. Тез докл. I Всес. симп. по методам ихтиотоксикологических исследований. Л.: МРХ. Гос. НИИ озern, и речн. рыбн. хоз-ва. НПО Промрыбвод. 1987 б. С. 85-87.
- Лукушаненко В.И. Влияние многофакторного антропогенного пресса на условия обитания, воспроизводство, численность и уловы осетровых рыб // Физиолого-биохимический статус волго-каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск: Ин-т Биологии внутр. вод АН СССР. 1990. С. 25-44.
- Лукушаненко В.И. Как спасти каспийских осетров? // Вести. РАН. 1992. N 2. С. 55-74.
- Лукушаненко В.И., Распопов В.М., Дубинин В.И. Сезонная динамика гонадосоматического индекса и ее значение для обоснования рационального промысла озимой расы русского осетра // Тез. Отчетной сессии Центральной НИИ осетрового рыбн. хоз-ва. Астрахань: изд. ЦНИОРХ. 1974. С. 90-91.
- Лукушанчиков Ф.В. Распределение ихтиофауны Братского водохранилища в период его формирования // Совещ. по биол. продуктивности водоемов Сибири (октябрь 1966г., Иркутск). Кратк. содержание докл. Иркутск: изд. ЛИИ СО АН СССР. 1966. С. 51-52.

- Лукьянчиков Ф.В. Рыбы системы реки Хатанги // Тр. Красноярск. отд. Сиб. НИИ рыбн. хоз-ва. 1967 а. Т. IX. С. 11-93.
- Лукьянчиков Ф.В. Промыслово-биологическая характеристика и состоянии запасов промысловых рыб Братского водохранилища в первые годы его существования. Изв. Биол.-географич. НИИ при Иркутск. гос. ун-те. Иркутск. 1967 б. Т. XX. С. 262-286.
- Маак Р.У. Вилюйский округ Якутской области. Ч. II. 366 с. 1886. СПб.
- Маак Р.У. Вилюйский округ Якутской области. Ч. III. 192 с. 1887. СПб.
- Мазманиди Н.Д. К патоморфологии отравления рыб фосфором // Вопросы водной токсикологии. М.: Наука. 1970. С. 128-136.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 1971 454 с.
- Макеева А.П. Эмбриология рыб. М. Изд-во МГУ. 1992. 216 с.
- Малютин В.С. Изменения скорости эмбриогенеза осетровых рыб в зависимости от температуры // Сб. работ по акклиматизации водных организмов. М. Пищевая пром-сть. 1965. С. 40-48
- Малютин В.С. Особенности экологии леиского осетра и пути его воспроизводства // Дисс... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 1980. 159 с.
- Матковский А.А. Изменение приоритетных факторов, воздействующих на рыбные запасы Средней Оби // Тез. докл. Первого конгресса ихтиологов России. Астрахань. М.: ВНИРО. 1997. С. 122.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Л., Наука. 1988. 204 с.
- Мейен В.А. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб // Доклады АН СССР. 1940. Т. 28. N 7. С. 654-656.
- Мейснер В.И. Промысловая ихтиология. М.-Л. Снабтехиздат. 1933. 192 с.
- Меньшиков М.И. К биологии сибирского осетра *Acipenser baeri* и стерляди *Acipenser ruthenus* р. Иртыша // Ученые записки Пермского гос. ун-та. 1936. Т. 2. Вып. 1. С. 41-65.
- Меньшиков М.И. О географической изменчивости сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt // Докл. АН СССР. 1947. Т. LV. N 4. С. 371-374.
- Миллер Р. Четвертичные пресноводные рыбы Северной Америки // Четвертичный период в США. М.: МИР. Т. 2. 1969. С. 174-192.
- Мина М.В. Микровольфия рыб: Эволюционные аспекты фиетического разнообразия. М.: Наука. 1986. 207 с.
- Михайлов В.Н. Устья рек России и сопредельных стран: прошлое, настоящее и будущее. М.: ГЕОС. 1997. 413 с.
- Михайлова Л.В. Современный гидрохимический режим и влияние загрязнения на водную экосистему и рыбное хозяйство обского бассейна // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27. N 5. С. 80-90.
- Михайлова Л.В., Уварова В.И., Бархович О.А. Особенности ионного состава и минерализации воды р. Обь и некоторых ее притоков // Водн. ресурсы. 1988. N 3. С. 25-35.
- Михалев Ю.В. К биологии и регулированию промысла проходного осетра р. Енисей // Тр. Красноярск. отд. Сиб. НИИ рыбн. хоз-ва. 1967. Т. IX. С. 343-361.
- Михалев Ю.В. Воспроизводство енисейского осетра // Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Иркутск: изд. ЛИН СО АН СССР. 1969. С. 104-107.
- Михалев Ю.В. Состояние запасов и перспективы промысла енисейского осетра // Отчет о НИР. Фонды Красноярского отделения Вост. Сиб. научн.-иссл. и проектн.-коистр. ин-т рыбы. хоз-ва. 1991. 28 с.
- Михалев Ю.В., Тюльпанов М.А., Романов Н.С., Сесягин С.М. Биологические обоснования размера ячей ставных сетей для лова муксуна, сига, омуля и осетра // Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири. Красноярск: Красноярск. книжн. изд-во 1975. С. 74-82.
- Михеев В.П. Русский и сибирский осетры - объекты садкового выращивания // Тезисы отчетной сессии Централь.НИИ осетрового рыбн. хоз-ва. Астрахань: изд. ЦНИОРХ. 1974. С. 103-104.

- Михеев В.П. Биологические основы садкового выращивания рыб во внутренних водоемах // Биологические ресурсы внутренних водоемов СССР. М.: Наука. 1979. С. 168-184.
- Михеев В.П. Садковое выращивание товарной рыбы. М.: Легкая и пищевая пром-сть. 1982. 216 с.
- Михин В.С. Рыбы и рыбный промысел реки Хатанги и Хатангского залива // "Рыбы и рыбный промысел в низовьях реки Енисей, в реке Хатанге и в Анадырском лимане". Тр. НИИ поларн. земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва, сер. "Промысловое хоз-во". 1941. Вып. 16. С. 37-72.
- Морозов В.А. О расхождении в росте молодн рыб и причинах этого расхождения // Зоол. журн. 1951. Т 30. N5. С. 457-465.
- Мур Дж.В., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах // М.: Мир. 1987. 286 с.
- Наточин Ю.В., Лукияненко В.И., Шахматова Е.И., Лаврова Е.А., Металлов Г.Ф. Двадцатилетний мониторинг (70-90 -е годы) физико химических параметров сыворотки крови у русского осетра *Acipenser gueldenstaedti* // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. N 2. С. 253-257.
- Наумов Н.П. О методологических проблемах биологии. Научные доклады высшей школы // Философские науки. 1964. N 1. С. 26-34.
- Несов Л.А., Казнышкин М.Н. Новые осетры мела и палеогена СССР // Современные проблемы палеоихтиологии (В.В.Мейнер ред.) М.: Наука. 1983. С. 68-76.
- Никольская Н.Г., Сытина Л.А. Зона температурных адаптаций при развитии икры осетра р. Лена // Тезисы отчетной сессии Централь.НИИ осетрового рыбн. хоз-ва. Астрахань: изд. ЦНИОРХ. 1974. С. 108-109.
- Никольский А.М. Сибирский осетр (*Acipenser stenorthynchus* sp. nov.) // Ежегодн. Зоол. муз. АН. СПб. 1896. Т. 1. С. 400-405.
- Никольский А.М. Гады и рыбы. Петроград. Изд. Брокгауз-Ефрон. 1902. 872 с.
- Никольский Г.В. Материалы по систематике сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt // Сб. тр. Гос. Зоол. Муз. МГУ. 1939. Т. V. С. 136-148.
- Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высшая школа. 1971. 471 с.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М. Пищевая пром-сть. 1974. 447 с.
- Новиков А.С. Рыбы реки Колымы. М.: Наука. 1966. 134 с.
- Новиков Г.Г. Особенности роста и энергетики развития костистых рыб в раннем онтогенезе // Автореф. дисс... докт. биол. наук. М. МГУ. 1991. 44 с.
- Новосадова Т.Г. Контроль токсичности сточных вод нефтеперерабатывающих заводов // Технология физико-химической очистки промышленных сточных вод, аналитический контроль и регулирование процессов очистки. Тр. ВодГео. М. 1985. С 48-50.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. М.: Гидрометеиздат. 1977. 510 с.
- Орлова Г.А., Широков В.М. Гидрологический режим Новосибирского водохранилища // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Зап.-Сиб. книжн. изд-во. 1976. С. 5-15.
- Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // Тр. Поляри. Комнс. АН СССР. 1937. Вып. 30, Л.: изд. АН СССР. 115 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Соколов Л.И., Алексеев С.С. Редкие и исчезающие животные. Рыбы. М.: Высшая школа. 1994. 334 с.
- Павлов А.В., Распопов В.М. Анализ нерестовых популяций осетра и белуги в р. Волге в 1970 г. // Мат-лы объединенной научной сессии Централь.НИИ осетрового рыбн. хоз-ва и АЗНИИРХ. ч. I. Астрахань: изд. ЦНИОРХ 1971. С. 86-88.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР. Л. Наука. 1970. 343 с.
- Пежемский П.П. Рыбная производительность озера Байкал // Вестн. Император. Русск. Географич. об-ва. Т. 8. Книга IV. СПб. 1853. С. 9-34.

- Перцева Т.А. Материалы по развитию каспийского пузанка *Caspialosa caspia* (Eichw) // Тр. Всес. НИИ морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. 1939 а. Т. 8. С. 27-61.
- Перцева Т.А. Нерест, личинки и мальки рыб в Мотовском заливе // Тр. Всес. НИИ морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. 1939 б. Т. 4. С. 417-467.
- Петкевич А.Н. Биология и воспроизводство осетра Средней и Верхней Оби в связи с гидростроительством // Тр. Томского гос. ун-та. 1952. Т. 119. С. 39-64.
- Петкевич А.Н. К морфологии сибирского осетра. Тр. Барабинск. отд. Всес. НИИ озери. и речи. рыбн. хоз-ва. 1953. Т. 6. Вып. 2. С. 3-16.
- Петкевич А.Н., Башмаков В.Н., Башмакова А.Я. Осетр средней и верхней Оби // Тр. Барабинск. отд. Всес. НИИ озери. и речи. рыбн. хоз-ва. 1950. Т. IV. С. 3-54.
- Петкевич А.Н., Иоганзен Б.Г. Перспективы рыбного хозяйства верхней Оби в связи с гидростроительством // Изв. Всес. НИИ озери. и речи. рыбн. хоз-ва. 1958. Т. XLIV. С. 5-28.
- Пирожников П.Л. Материалы по биологии промысловых рыб реки Лены // Изв. Всес. НИИ озери. и речн. рыбн. хоз-ва. 1955. Т. 35. С. 61-128.
- Пирожников П.Л. Фаунистические комплексы и экологическая классификация рыб низовья реки Лены // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск: изд. Томск. гос. ун-та. 1959. С. 91-100.
- Плохинский Н.А. Биометрия. Изд-во МГУ. 1970. 368 с.
- Подлесный А.В. Нерестовые миграции енисейских проходных рыб в связи с историей р. Енисея // Зоол. журн. 1954. Т. XXXIII. Вып. 1. С. 120-126.
- Подлесный А.В. Осетр (*Acipenser baeri stenorhynchus* A.Nikolski) р. Енисея // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 5. С. 21-40.
- Подлесный А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Изв. Всес. НИИ озери. и речн. рыбн. хоз-ва. 1958. Т. XLIV. С. 97-178, М.
- Подлесный А.В. Состояние запасов осетровых на Енисее и пути их увеличения // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: Изд. АН СССР. 1963. С. 200-205.
- Подлесный А.В. Принципиальное отличие проходных костистых рыб от непроходных // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8. Вып. 2(49). С. 211-215.
- Помазовская И.В., Флинк Е.В., Дубровина Л.В. Роль абиотических факторов в развитии интоксикации у гидробионтов // Тез. докл. V Всес. конфер. по водной токсикологии. М.: изд. ВНИРО. 1988. С. 66.
- Попова Г.В. Нарушение оогенеза у рыб под действием некоторых пестицидов // Изменение природной среды в связи с деятельностью человека. М. 1978. С. 137-142.
- Попова Г.В. Методологические аспекты изучения биоаккумуляции пестицидов в организме рыб // Методы ихтиотоксикологических исследований. Тез. докл. I Всес. симп. по методам ихтиотоксикологических исследований. Л.: МРХ. Гос. НИИ озери. и речи. рыбн. хоз-ва. НПО Промрыбвод. 1987. С. 111-113.
- Рамазанов П.Н. Загрязнение рыбохозяйственных водоемов Красноярского края // Совещание по биологической продуктивности водоемов Сибири (октябрь 1996, Иркутск). Иркутск: изд. ЛИН СО АН СССР. 1966. С. 171-172.
- Распопов В.М. Воспроизводительная способность белуги *Huso huso* (L) Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 2. С. 254-263.
- Распутин И.О. О рыбном промысле на Нижней Колыме // Вестник рыбопромышленности. Орган Император. российск. об-ва рыбоводства и рыболовства. 1903. N 3. С. 99-105. Санкт-Петербург.
- Ревящих А.И. К вопросу о питании осетровых и лососевых рыб в бассейне р. Иртыша // Тр. Пермск. биол. ин-та. 1937. Т. VII. Вып. 3-4. С. 261-282.
- Резниченко П.Н., Зиборова И.Н., Малютин В.С. Влияние постоянных температур инкубации на развитие икры сибирского осетра р. Лена // Экологическая физиология и биохимия рыб. Астрахань: изд. ЦНИОРХ. 1979. Т. II. С. 162-164.

- Рихванов Л.П. Радиоэкологическая обстановка на территории бассейна реки Обь // Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека. Мат-лы междунаро. конф., посвященной столетию со дня открытия явления радиоактивности и столетию Томского политехнического университета 22-24 мая 1996 г. Томск: изд. Томск. политех. ун-та 1996. С. 23-27.
- Роговская Ц.И. Биохимический метод очистки производственных сточных вод. М. Стройиздат. 1967. 14 с.
- Романенко Т.И., Тряпкина Н.Ф. Гидробиологический режим и продукционные возможности Усть-Илимского водохранилища // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Ч. II. Красноярск: изд. Сиб-рыбНИИПроект. 1978. С. 253-256.
- Романов А.А. Нарушения морфогенеза половых желез, половых клеток, печени осетровых Каспия в морской период жизни // Экологические и морфофункциональные основы адаптаций гидробионтов. Тез. докл. Симп., посвящ. 90-летию со дня рождения проф. Н.Л.Гербельского (1900-1990). Л.: изд. ЛГУ. 1990. С. 83-85.
- Романов А.А., Алтуфьев Ю.В. Новообразования в половых железах и печени осетровых рыб (Acipenseridae) Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30. Вып. 6. С. 1040-1044.
- Романов А.А., Алтуфьев Ю.В. Экстрарегиональный гистогенез половых клеток осетровых рыб Каспийского моря // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 5. С. 145-154.
- Романов А.А., Зубова С.Э., Пискунова Л.В., Красиков Е.В., Пироговский М.И. Характеристика раннего периода развития половых желез белуги в морской период жизни // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань: изд. ЦНИОРХ. 1984. С. 300-302.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н., Алтуфьев Ю.В. Нарушение гонадо и гаметогенеза осетровых Каспийского моря // Физиолого-биохимический статус волго-каспийских осетровых в норме и при расстройстве мышечной ткани (кумулятивный полтотоксикоз). Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР. 1990. С. 92-100.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н. Нарушения гонадогенеза у каспийских осетровых (Acipenseridae) // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 5. С. 176-180.
- Романов А.А., Шевелева Н.Н. Нарушение морфогенеза у осетровых Каспия. Рыб. хоз-во. 1993. N 4, С. 27-28.
- Романова Г.П. Питание рыб в иржнем Енисее // Тр. Сиб. отд. Всес. НИИ озern. и речн. рыб. хоз-ва. 1948. Т. 7, Вып. 2. С. 151-203.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука. 1957. 468 с.
- Роскин Г.И., Струве М.Е. Цитологическое отличие амитоза от митоза // Докл. АН СССР. 1948. Т. 59. N 1. С. 143-145.
- Рубан Г.И. Морфологическая изменчивость сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt реки Лена в связи с выращиванием его на теплых водах // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 3. С. 470-475.
- Рубан Г.И. Клиническая изменчивость морфологических признаков сибирского осетра *Acipenser baeri* бассейна р. Лены // Вопр. ихтиологии. 1989 а. Т. 29. Вып. 5. С. 718-726.
- Рубан Г.И. Морфологическая изменчивость сибирского осетра бассейна р. Лены // Морфология, экология и поведение осетровых (сборник научных трудов). М. Наука. 1989 б. С. 5-16.
- Рубан Г.И. Структура вида и состояние популяций сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt // Экология популяций: Структура и динамика. Мат-лы Всероссийск. совещ. (15-18 ноября 1994 г., Пушкино). М.: изд. ИПЭЭ РАН. 1995 а. С. 420-429.
- Рубан Г.И. Некоторые факторы, влияющие на форму кривых линейного роста северной популяции ленского осетра // Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость. Мат-лы общероссийск. совещ. (26-28 октября 1993 г., Петрозаводск). М.: изд. Научн. Совета по пробл. экол. систем. 1995 б. С. 99-103.

- Рубан Г.И., Акимова Н.В. Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baeri* реки Индигирка // *Вопр. ихтиологии*. 1991. Т. 31. Вып. 4. С. 596-605.
- Рубан Г.И., Акимова Н.В. Особенности экологии сибирского осетра *Acipenser baeri* р. Колымы // *Вопр. ихтиологии*. 1993. Т. 33. N 1. С. 84-92.
- Рубан Г.И., Конопля Л.А. Питание сибирского осетра *Acipenser baeri* рек Индигирка и Колыма // *Вопр. ихтиологии*. 1994 Т. 34. N 1. С. 130-132.
- Рубан Г.И., Панаиотиди А.И. Сравнительный морфологический анализ подвидов сибирского осетра *A. baeri stenophrynchus* и *A. baerii chatys* рек Енисей и Лена // *Вопр. ихтиологии*. 1994. Т. 34, N 4. С. 469-478.
- Рубан Г.И., Соколов Л.И. Морфологическая изменчивость сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt реки Лена в связи с выращиванием его на теплых водах // *Вопр. ихтиологии*. 1986. Т. 26. Вып. 3. С. 470-475.
- Русский М.Д. О рыбах верхнего течения р. Енисей // *Изв. Император. Томск. ун-та*. 1916. Т. 65. С. 1-18. Томск.
- Рустамова Ш.А., Касимов Р.Ю. Влияние различных концентраций нефти месторождения "Нефтяные камни" на рыб и кормовые организмы // *Разработка биологических основ и биотехники развития осетрового хозяйства в водоемах СССР (по материалам 1967 г.)*. Астрахань: изд. ЦНИОРХ. 1968. С. 33-35.
- Рыбников В.С. Состояние и пути развития рыболовства в низовьях Яны // *Вопросы географии Якутии*. Якутск. Изд. Якутск. фил. Сиб. Отд. АН СССР. 1961. С. 125-131.
- Рыбы Казахстана. Т. 1. 1986. 272 с. Алма-Ата: Наука.
- Рыбы Монгольской Народной Республики. Ред. Соколов В.Е., Шатуновский М.И. М.: Наука. 1983. 277 с.
- Савваитова К.А., Пичугин М.И., Максимов В.А., Максимов С.В., Павлов С.Д. Изменение состава ихтиофауны водоемов Норило-Пясиной водной системы в условиях интенсивного антропогенного воздействия // *Вопр. ихтиологии*. 1994. Т. 34. N 4. С. 566-569.
- Савваитова К.А., Чеботарева Ю.В., Пичугин М.Ю., Максимов С.В. Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды // *Вопр. ихтиологии*. 1995. Т. 35. N 2. С. 182-188.
- Сакун О.Ф. Гистологический анализ семенников сырты (*Vimba vimba* L.) в посленерестный период // *Докл. АН СССР*. 1954. Т. 98. N 4. С. 657-659.
- Сакун О.Ф. Амниот половых клеток у рыб и условия его возникновения // *Проблемы современной эмбриологии*. М.: Изд-во МГУ. 1964. С. 295-297.
- Сакун О.Ф., Свирский В.Г. Дегенерация ооцитов периодов прерывательного и вителлогенеза в половом цикле дальневосточной сардинии *Sardinops sagax melanosticta* // *Вопр. ихтиологии*. 1992. Т. 32. Вып. 3. С. 52-58.
- Сальдау М.П. Питание рыб Обь-Иртышского бассейна // *Изв. Всес. НИИ озери. и речи. рыбы. хоз-ва*. 1948. Т. 28. С. 175-226.
- Седельников А.К. Озеро Зайсан // *Зап. Зап.-Сиб. отд. Император. Русск. Географич. об-а. Ки. XXXV*. 1910. 253 с.
- Селюков А.Г. Состояние репродуктивной системы и печени рыб в условиях интенсивного загрязнения Обь-Иртышского бассейна // *Тез. докл. Первого конгресса ихтиологов России*. Астрахань. М.: ВНИРО. 1997. С. 116-117.
- Селюков А.Г., Степанов А.М. Оогенез и репродуктивный потенциал обского муксуна в современных условиях // *Пути повышения продуктивности и рационального использования рыбных ресурсов внутренних водоемов*. Тез. докл. Тюмень: изд. СибирьНИИПроект. 1988. С. 24-26.
- Семенов К.И. Биологическая разнокачественность икры осетра и ее влияние на развитие личинок в условиях искусственного разведения // *Вопр. ихтиологии*. 1963. Т. 3. Вып. 1(26). С. 99-113.

- Семенова Л.А., Князева Н.С., Степанова В.Б., Коваленко А.И., Захарова Т.В. Современное состояние среды обитания рыб в низовьях р. Обь // Тез. докл. Первого конгресса ихтиологов России. Астрахань. М.: ВНИРО. 1997. С. 171.
- Серебрякова Е.В. Исследование гоиад производителей осетра Волгоградского водохранилища // Тр. Всес. НИИ морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. 1964. Т. 56. Сб. 3. С. 117-130.
- Серовский В.Л. Якуты. Опыт этнографического исследования. СПб. 1896. Т. 1. 720 с.
- Серых В.А., Ожерельев А.А. Влияние затопленных почв на газовый состав воды Усть-Илимского водохранилища // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск: изд. СибирьНИИпроект. Ч. II. 1978. С. 260-262.
- Сецко Р.И. Осетровые рыбы и иельма Новосибирского водохранилища // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Зап.-Сиб. книжн. изд-во. 1976. С. 126-133.
- Скалон В.Н. Рыбные промыслы в бассейне р. Таза. Советский Север. М.: Комитет Севера при президиуме ВЦИК. 1931. N 9. С. 11-16.
- Смирнов М.П. Географическое распределение и региональные особенности органических веществ и минерализации речных вод средней тайги СССР // Гидрохимич. Мат-лы. 1975. Вып. 44. С. 20-41.
- Соколов Л.И. О росте сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены // Вестн. Моск. Гос. ун-та. Сер. биол., почв. 1965 а. N 1. С. 3-12.
- Соколов Л.И. Созревание и плодовитость сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены // Вопр. ихтиологии. 1965 б. Т. 5. Вып. 1. С. 70-81.
- Соколов Л.И. Сибирский осетр *Acipenser baeri* Brandt реки Лены. М.: МГУ. Дисс... канд. биол. наук. 1966 а. 170 с.
- Соколов Л.И. Питание сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены // Вопр. ихтиологии. 1966 б. Т. 6. Вып. 3. С. 550-560.
- Соколов Л.И. Экология ленского осетра и перспективы его хозяйственного использования // Эколого-фаунистические исследования. Биологические ресурсы территории в зоне строительства БАМ. М. Изд-во МГУ. 1981. С. 211-237.
- Соколов Л.И., Акимов Н.В. К методике определения возраста сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 5. С. 853-858.
- Соколов Л.И., Кашии С.М. Сравнительный анализ некоторых морфобиологических показателей у популяций сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt различных водоемов // Вестн. Моск. Гос. ун-та. 1965. N 3. С. 13-18.
- Соколов Л.И., Кошелев Б.В., Халатян О.В., Рубан Г.И., Акимов Н.В., Соколова Е.Л. Эколого-морфологические особенности сибирского осетра р. Алдана. // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Тез. докл. Всес. совещ. Астрахань. Изд. ЦНИОРХ. 1984. С. 333-334.
- Соколов Л.И., Кошелев Б.В., Халатян О.В., Рубан Г.И., Акимов Н.В., Соколова Е.Л. Эколого-морфологическая характеристика сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt реки Алдан // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26. Вып. 5. С. 741-749.
- Соколов Л.И., Малютин В.С. Особенности структуры популяции и характеристики производителей сибирского осетра р. Лены в районе нерестилищ // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 2. С. 237-246.
- Соколов Л.И., Новиков А.С. Материалы по биологии сибирского осетра (*Acipenser baeri* Brandt) водоемов Якутии // Научн. докл. высш. шк. Сер. биол. наук. 1965. N 4. С. 36-38.
- Соколов Л.И., Рубан Г.И. Разнокачественность самок сибирского осетра (*Acipenser baeri* hatys Drjagin) реки Лены и некоторые показатели их воспроизводительной способности // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 67-73.
- Соколова Е.М. Термический режим рек СССР // Труды Государственного гидрологического ин-та. 1951. Вып. 30. С. 1-116.

- Соловов В.П. Современное состояние популяции сибирского осетра *Acipenser baeri* верхнего течения Оби // *Вопр. ихтиологии*. 1997. Т. 37. N 1. С. 47-53.
- Соломоновская В.П. Питание некоторых рыб верхней и средней Оби // *Труды Томского гос. ун-та*. 1952. Т. 119. С. 65-74.
- Статова М.П. Сравнительные эколого-морфофизиологические исследования некоторых карповых рыб водоемов Молдавии // *Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт*. М.: Наука. 1985. С. 99-111.
- Строганов Н.С. Загрязнение вод и задачи водной токсикологии. Вопросы водной токсикологии. М.: Наука. 1970. С. 11-23.
- Строганов Н.С. Методика определения токсичности водной среды // *Методики биологических исследований по водной токсикологии*. М.: Наука. 1971 а. С. 14-60.
- Строганов Н.С. Биологический критерий токсичности в водной токсикологии. Критерий токсичности и принципы методов по водной токсикологии // *Изв. Гос. НИИ озern. и речн. рыбн. хоз-ва*. М.: Изд. МГУ. 1971 б. Т. 78. С. 14-28.
- Строганов Н.С., Пожитков А.Т. Действие сточных промышленных вод на водные организмы (новые пути решения проблемы) // *Ученые записки МГУ. Вып. 60. Биология. Тр. лаб. гидробиологии*. Книга 4. М.: Изд. МГУ. М. 1941. 88 с.
- Строганов Н.С., Телитченко М.М. Хроническое влияние малых доз урана 238 на гонады уклеек // *Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы (МОИП). Отд. биологии*. 1958. Т. 63. N 4. С. 154-159.
- Строганова Н.С. Амитоз при сперматогенезе у млекопитающих // *Доклады АН СССР*. 1952. Т. 85. N 4. С. 897-900.
- Стыгар И.Е., Гапонов В.С., Дризо Е.А. Влияние пластовой воды и некоторых ее компонентов на подвижность и оплодотворяющую способность спермиев осетровых рыб // *Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР*. Астрахань: изд. ЦНИОРХ. 1979. С. 247-248.
- Стыгар И.Е., Гапонов В.С., Дризо Е.А. Действие бурового раствора и некоторых его компонентов на ранние стадии развития осетровых // *Рациональные основы ведения осетрового хозяйства*. Тез. докл. научно-практич. конфер. Волгоград. Астрахань: изд. ЦНИОРХ. 1981. С. 224-225.
- Суворов Е.К. Основы ихтиологии. Гос. изд-во "Советская наука". 1948. 580 с.
- Сытник Ю.М. Накопление стронция-90 и цезия-137 в компонентах экосистемы Килийской дельты Дуная. Автореф. дис... канд. биол. наук. Киев. 1992. 19 с.
- Татарко К.И. Аномалии карпа и роль температурного фактора в их развитии // *Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов*. М.: Наука. 1977. С. 157-196.
- Тоняев В.И. География внутренних водных путей СССР. М. Транспорт. 1972 176 с.
- Третьяков П. Туруханский край // *Зап. Император. Русск. Географич. об-ва по общей географии*. 1869. Т.2. СПб. С. 215-530.
- Трусов В.З. Некоторые особенности созревания и шкала зрелости половых желез осетра // *Тр. Всес. НИИ морск. рыбн. хоз-ва и океаногр.* 1964. Т. 56. Вып. 3. С. 69-78.
- Тугарина П.Я., Асхаев М.Г., Гоменюк Е.С. Экология леща из оз. Убинского в Иркутском водохранилище // *Изв. Биол.-географич. НИИ при Иркутск. гос. ун-те*. Иркутск. 1967. Т. XX. С. 187-200.
- Тугарина П.Я., Гоменюк Е.С. К эколого-биологической характеристике рыб Иркутского водохранилища // *Изв. Биол.-географич. НИИ при Иркутск. гос. ун-те*. Иркутск. 1967. Т. XX. С. 201-253.
- Тэриан Т.Г. Влияние высокой температуры на определение и переопределение пола у рыб // *Бюлл. эксперим. биол. и медицины*. 1942. Т. 14. Вып. 3. С. 82-86.
- Тяптыргянов М.М. Антропогенная сукцессия водной экосистемы реки Хромы. Якутск: изд. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. 1988. 94 с.

- Урбан В.В. Гидробиологические исследования устья р. Лены // Известия Всес. н.-и ин.та озери. и речн. рыбн. хоз-ва. 1949. Т. 29. С. 75-95.
- У Си-дай Различие в развитии и росте мальков карпа из икры, отложенной одной самкой // II совещание эмбриологов СССР. Тез докл. М.: изд. МГУ. 1957. С. 67.
- Уснин В.Ф. Биология стерляди *Acipenser ruthenus* L. р. Чулым // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18. Вып. 4. С. 624-635.
- Ушаков Б.П. Проблемы цитозологии животных. Сборник работ N 6. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1963. С. 5-20.
- Фадеева Т.А. Состояние половых желез и размерно-возрастной состав самцов севрюги *Acipenser stellatus* Pallas Каспийского моря в морской период жизни // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 6. С. 833-843.
- Фалеева Т.И. Анализ атрезии овоцитов у рыб в связи с адаптивным значением этого явления // Вопр. ихтиологии. 1965. Т.5. Вып.3. С. 455-470.
- Фалеева Т.И. Сравнительный и экспериментальный анализ нарушения оогенеза у рыб. Дисс... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 1979. 268 с.
- Фалеева Т.И. Нарушение созревания овоцитов севрюги при искусственном разведении // Вопросы искусственного разведения рыб. Сб. научн. тр. Гос. НИИ озери. и речн. рыбн. хоз-ва. Л.: изд. ГОСНИОРХ. Вып. 259. 1987. С. 121-133.
- Фигурин А.Е. Замечания медико-хирурга Фигуринна о разных предметах естественной истории и физики, учиненные в Устьянске и окрестностях онаго в 1822 году // Сибирский вестник, изд. Григорием Спасским. СПб. Ч. 4. 1823. Книга 20-21. С. 185-213. Книга 22. С. 215-234. Книга 23-24. С. 235-248.
- Филенко О.Ф. Водная токсикология. Черноголовка: МГУ. 1988. 156 с.
- Хохлова Л.В. Рыбохозяйственный очерк реки Чулыма // Тр. Томск. гос. ун-та, сер. биол. 1953. Т. 125. С. 45-54.
- Хохлова Л.В. Стерлядь *Acipenser ruthenus natio marsiglii* Brandt p. Енисея // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 4. С. 41-56.
- Целкин Е.А. Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Севериой Азии в четвертичном периоде // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35 № 1. С. 3-18.
- Чаликов Б.Г. Заметка о питании *Acipenser baeri* Brandt под Тобольском // Материалы по изучению Сибири. Томск. Изд. Томского отделения Общества изучения Сибири и ее проиизводительных сил. 1930. Т. 1. С. 52-53.
- Черновский А.А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.-Л. Изд-во АН СССР. 1949. 185 с.
- Чернышева В.М. Реакция половых желез у рыб на изменение экологических условий // Тез. докл. 3-го Всес. совещ. эмбриологов. М.: Изд. МГУ. 1960. С. 181-182.
- Черфас Н.Б. Радиационное поражение гонад карпа // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2. Вып. 1. С. 104-115.
- Чмилевский Д.А., Захарова Н.И. Развитие половых желез радужной форели *Salmo gairdneri* в пострадиационный период. II. Облучение рыб в возрасте 5,5 месяца после вылупления // Вопросы искусственного разведения рыб. Сб. научн. тр. Гос. НИИ озери. и речн. рыбн. хоз-ва. Вып. 259. Л.: ГОСНИОРХ. 1987. С. 30-39.
- Чмилевский Д.А., Ивойлов А.А. Опыт радиационного подавления развития гонад у самок мозамбикской тилapia *Oreochromis mossambicus* с целью стимуляции их роста // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. N 5. С. 732-735.
- Чупретов В.М., Слепокуров В.А. О летнем распределении сибирского осетра в Обской и Тазовской губах // "Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР" (Тез. докл. на II Всесоюзн. совещ.). Астрахань: Изд. ЦНИОРХ. 1979. С. 270-271.

- Чупров С.М., Вышегородцев А.А. Организация и опыт проведения ихтиологического мониторинга на Красноярском водохранилище // Тез. докл. Первого конгресса ихтиологов России. Астрахань. М.: ВНИРО. 1997. С. 180.
- Чусовитина Л.С. Постэмбриональное развитие сибирского (*Acipenser baeri* Brandt) осетра // Искусственное разведение осетровых и сиговых рыб в Обь-Иртышском бассейне. Тюмень: Тюменск. книжн. изд-во. 1963. С. 103-114.
- Шагаева В.Г., Акимов Н.В., Марков К.П., Никольская Н.Г., Никольская М.П. Патологические изменения раннем онтогенезе осетровых рыб р. Волга под влиянием антропогенного воздействия // V Всес. конф. по раннему онтогенезу рыб. Тез. докл. Астрахань. М.: ВНИРО. 1991. С. 160-161.
- Шагаева В.Г., Никольская М.П., Акимов Н.В., Марков К.П., Никольская Н.Г. Исследование раннего онтогенеза волжских осетровых (*Acipenseridae*) в связи с антропогенным воздействием // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. N 2. С. 230-240.
- Шагаева В.Г., Никольская Н.Г., Марков К.П., Пегасов В.А., Никольская М.П., Акимов Н.В. Особенности эмбрионального и личиночного развития осетра в условиях ухудшения экологической обстановки в р. Волге // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Кратк. тез. науч. докл. к предстоящему Всес. совещ. Астрахань: изд. КаспНИИРх. Ч. 1. 1989. С. 336-337.
- Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ у морских рыб. М. Наука. 1980. 283 с.
- Шатуновский М.И. О некоторых метаболических адаптациях рыб на северных границах ареалов // Тез. докл. на Всесюзн. совещ. "Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях". Пушино: Изд. Научного центра биологических исследований. 1986. С. 143-144.
- Шатуновский М.И., Акимов Н.В., Рубан Г.И. Реакция воспроизводительной системы рыб на антропогенные воздействия // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 2. С. 229-238.
- Шахмаев Н.К. Пресноводные моллюски как биоиндикаторы и концентраторы марганца, кобальта, меди и железа // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: изд. Томск. ун-та. 1973. С. 217-218.
- Шахматова Р.А. Адаптация некоторых видов гидробионтов к сточным водам химической промышленности // Реакция гидробионтов на загрязнение. М.: Наука. 1983. С. 117-121.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 1980. 280 с.
- Шевелева Н.Н. О нарушении гаметогенеза каспийских осетровых в современных условиях // Экологические и морфофункциональные основы адаптаций гидробионтов. Тез. докл. Симп., посвящ. 90-летию со дня рождения проф. Н.Л.Гербиловского (1900-1990). Л.: изд. ЛГУ. 1990. С. 107-108.
- Шелухин Г.К., Металлов Г.Ф., Гераскин П.П., Аксенов В.П., Манжала А.Н. Показатели обмена веществ у русского осетра с различной степенью мышечной патологии в морской период жизни // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Кратк. тез. науч. докл. к предстоящему Всес. со-вещ. Ч. 1. Астрахань: изд. КаспНИИРх. 1989. С. 345-347.
- Шилов В.И. Созревание и повторность нереста стерляди Волгоградского водохранилища // Тр. Всес. НИИ морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. 1964. Т. 56. Сб. 3. С. 79-104.
- Шмальгаузен И.И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. 1961. Т. 66. N 2. С. 104-134.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М., "Наука". 1968. 451 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука. 1982. 228 с.
- Шмидт П.Ю. Миграции рыб. М.-Л. Биомедгиз. 1936. 327 с.

- Шостакович В.Б.* Материалы по климатологии Азиатской России. Ч. I. Вскрытие и замерзание вод Азиатской России // Изв. Вост.-Сиб. отд. Русск. географич. об-ва. 1909. Т. 37. 179 с.
- Штылько Б.А.* Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири // Тр. Всесоюзного геологоразведочного объединения. М.-Л.: Гос. научн.-техн., горн.-геол. нефт. изд-во. 1934. Вып. 359. 59 с.
- Шубников Д.А.* Типы миграционных циклов проходных и полупроходных рыб // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 4(99). С. 587-591.
- Шульга Е.Л.* Некоторые данные о зоопланктоне Братского водохранилища // Изв. Биол.-географич. НИИ при Иркутск. гос. ун-те. Иркутск. 1967. Т. XX. С. 110-117.
- Шумайлов А.В.* Воспроизводство и охрана рыбных запасов нижнего участка Ангара в зоне будущего Богучанского водохранилища // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология. Тез. докл IX Всесоюзного симпозиума "Биологические проблемы Севера". Якутск: изд. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. 1986. С. 72-73.
- Юданов И.Г.* 1935. Перспективы осетрового промысла в Обской губе у бухты Новый Порт// Труды Обь-Тазовской научно-рыбохозяйственной станции ВНИРО. Т. 1. Вып. 3. С. 7-12.
- Юхнева В.С.* Донные биоценозы дельты Оби и закономерности их распределения // Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск: УНЦ УРО АН СССР. 1970. С. 189-191.
- Яблоков А.В.* Чернобыль и Здоровье среды // Последствия Чернобыльской катастрофы: Здоровье среды. М.: изд. Центра экол. политики, Моск. Отд. Международн. Фонда «Биотест». 1996. С. 7-8.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г.* Эволюционное учение. М.: Высшая школа. 1981. 344 с.
- Яковлев В.Н.* Филогенез осетрообразных // Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. М. Наука. 1977. С. 116-144.
- Яковлева И.В.* Развитие зубов осетра в связи с этапами личиночного периода // Доклады АН СССР. 1954. Т. XLIV. N 4. С. 775-778.
- Яржамбек А.А., Бекина Е.Н.* Эффективность извлечения рыбами из воды растворенных веществ // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 4. С. 658-664.
- Яржамбек А.А., Микулин А.Е., Жданова А.Н.* Токсичность веществ для рыб в зависимости от способа воздействия // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 3. С. 496-502.
- Akimova N.V., Ruban G.I.* Disturbances of Siberian sturgeon's generative system resulted from anthropogenic influence // Proc. of Internat. Simp. on Sturgeons (September 6-11, 1993, Moscow-Kostroma-Moscow, Russia). Moscow. VNIRO Publishing. 1995. P. 74-79.
- Ansari Badre Alam, Kumar Kaushar.* Malathion toxicity: effect on the ovary of the zebra fish *Brachydanio rerio* (Cyprinidae) // Int. rev. gesamt. Hidrobiol. 1987. V.72, N 4. P. 517-528.
- Artyukhin E.N.* On biogeography and relationships within genus *Acipenser* // Sturgeon Quarterly. 3(2): 6-8. 1995.
- Barannikova I.A.* Measures to maintain sturgeon fishery under conditions of changes in ecosystems // Intern. Sump. on Sturgeons, September 6-11 1993, Moscow-Kostroma-Moscow. Moscow, VNIRO. 1993. P. 33-34.
- Barannikova I.A.* Measures to maintain sturgeon fishery under conditions of changes in ecosystems // Proc. of Intern. Sump. on Sturgeons, September 6-11 1993, Moscow-Kostroma-Moscow. Moscow, VNIRO. 1995. P. 131-136.
- Beach A.W.* Seasonal changes in the cytology of the ovary and of the pituitary gland of the goldfish // Can. J. Zool. 1959. Vol. 37. P.615.
- Bemis W., Findeis E., Grande L.* An overview of Acipenseriformes. Environ. Biol. Fish. 48: 25-71. 1997.
- Berg L.S.* Zur Systematic der Acipenseriden // Zool. Anz. XXI, N 22. 1904. S. 665-667.
- Berg B., Hurk R.* Oocytes in the testes of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Copectia. 1983. N 1. P. 259-261.

- Birstein V.J., Hanner R., DeSalle R. Phylogeny of the Acipenseriformes: Cytogenetic and Molecular approaches // Environ. Biol. Fish. 1997. 48: 127-155.
- Birstein V.J., DeSalle R. Molecular phylogeny of Acipenseridae // Molecular phylogenetics and evolution. 1998. V. 5, No. 1. P. 141-155.
- Brandt J.F. Einige Worte über die europäisch-asiatischen Sturarten (Sturionides), von Johann Friedrich Brandt (Lu le 20 mai 1869) // Bulletin de L'Academie Imperiale des Sciences De St.-Petersbourg. 1870. T. XIV, [1869]. P. 171-175.
- Brown M.E. The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linn.). I. Factors influencing the growth of trout fry // J. Exp. Biol., 22, N 3-4. 1946. P. 118-129.
- Bunge A. Naturhistorische Nachrichten aus der Polarstation an der Lena Mündung // Bulletin de L'Academie Imperiale des Sciences De St.-Petersbourg. T. XXVIII. N 4. 1883. Col. 517-546.
- Chew R.L. The failure of largemouth bass, *Micropterus salmoides floridanus* (Losueur), to spawn in entropic, overcrowded environments // Proc. 26th Annu Conf. Southeast. Assoc. Game and Fish Commis. Knoxville. Tenn. 1973. P. 306-319.
- Crespo S. L'Histopathologie en toxicologie aquatique // Bull. Soc. zool. Fr. V. 115. N 2. 1990. P. 47-53.
- Dumeril A.H.A. Histoire Naturelle des Poissons, ou Ichthyologie generale. Vol. 2. Paris. 1870. 624 p.
- Findeis E.K. Osteology of the North American shovelnose sturgeon *Scaphirhynchus platyrhynchus* Rafinesque 1820, with comparisons to other Acipenseridae and Acipenseriformes, Univ. Of Massachusetts, Amherst. (Ph. D. Thesis). 1993. 444 p.
- Findeis E.K. 1997. Osteology and phylogenetic relationships of recent sturgeons // Environ. Biol. Fish. 48: 73-126.
- Gardiner B.G. Sturgeon as living fossils // Living fossils. New York. 1984. P. 148-152.
- Georgi I.G. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reiche im Jahre 1772. Bd. I. 1775. 506 p. St.-Petersburg.
- Grande L., Bemis W. Interrelationships of Acipenseriformes, with comments on "Chondrostei". In: "Interrelationships of Fishes" (M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, and G.D. Jonson, Eds.), Academic Press, New York. 1996. P. 85-115.
- Gray J. The growth of Fish II. The growth rate of the embryo of *Salmo fario* // J. Exp. Biol., vol. 6, N 2. 1928. P. 110-124.
- James F. C., McCulloch C. E. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? Annu. Rev. Ecol. Syst. N 21. 1990. P. 129-166.
- Jin F. Late Mesozoic acipenseriforms (Osteichthyes: Actinopterygii) in Central Asia and their biogeographical implications // "Sixth Symposium Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short Papers" (A. Sun, and Y. Wang, Eds.), China Ocean Press, Beijing. 1995. P. 15-22.
- Jin F., Tian Y., Deng S. An early fossil sturgeon (Acipenseriformes, Peipiaosteidae) from Fengning of Hebei, China. Vert. Palasiatica 33. (in Chinese with English summary). 1995. P. 1-16.
- Lamarque P. *Acipenser baeri* en élevage à Donzac (Landes) // Bull. Cent. d'étud et rech. sci. Biarritz, v. 12, N 3. 1979. S. 545.
- Luksiene D., Sandstrom O. Reproductive disturbance in a roach (*Rutilus rutilus*) population affected by cooling water discharge // Journal of Fish Biology. N 45. 1994 P. 613-625.
- Mayden R. L., Kuhajda B.R. Systematics, taxonomy, and conservation status of the endangered Alabama sturgeon, *Scaphirhynchus suttkusi* Williams and Clemmer (Actinopterygii, Acipenseridae) // Copeia 1996. P. 241-275.
- Mosimann J.E. Size allometry: size and shape variables with characterizations of lognormal and generalized gamma distributions // J. Am. Statist. Assoc. N 65. 1970. P. 930-945.
- Narayan Ram Raj, Sathyanesan A.G. Ammonium sulfate induced nuclear changes in the oocyte of the fish *Channa punctatus* (Bl.) // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. V. 36. N 6. 1986. P. 871-875.

- Okada Yo K.* Bisexuality in sparid fishes I. Origin of bisexual gonads in *Mylio macrocephalus* // Proc. Japan Acad. V. 41. N 4. 1965 a. P. 294-299.
- Okada Yo K.* Bisexuality in sparid fishes II. Sex segregation in *Mylio macrocephalus* // Proc. Japan Acad. V. 41. N 4. 1965 b. P. 300-304.
- Pallas P.S.* Zoographia rosso-asiatica, sistems omnium animalium in extenso Imperio rossico et adjacentibus maribus observationum recensionem, domicilia mores et descriptiones, anatomien atque icones plurimorum. T.III. Petropoli. St.Petersbourg. 1814. 428 p.
- Ruban G.I.* Clinal variation of Morphological Charactres in the Siberian Sturgeon, *Acipenser baeri*, of the Lena Basin // Journal of ichthyology (formerly Problems of Ichthyology). Vol. 29. N. 7. 1989. P. 48-55.
- Ruban G.I.* Plasticity of development in natural and experimental populations of siberian sturgeon *Acipenser baeri* Brandt // Acta Zoologica Fennica. N. 191. 1992. P. 43-46.
- Ruban G.I.* Species structure, modern distribution and state of populations of the Siberian Sturgeon *Acipenser baeri* Brandt // The International Conference on Sturgeon Biodiversity and Conservation (The American Museum of Natural History, July 28-30, 1994 New York). Summaries of Oral Presentations. 1994. 16 p.
- Ruban G.I.* The Siberian Sturgeon, *Acipenser baeri* baerii, Population Status in the Ob River // The Sturgeon Quarterly. Vol. 4. N 1/2. 1996. P. 8-10.
- Ruban G.I.* Species Structure, Contemporary Distribution and status of Siberian Sturgeon, *Acipenser baeri* // V.Birstein, J.R.Waldman, and W.E.Bemis (eds.). Sturgeon Biodiversity and Conservation. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 1997. P. 221-230.
- Sauer Martin.* An account of a geographical and astronomical expedition to the northern parts of Russia, by commodore Joseph Billings in the years 1785 to 1794. London. 1802. 332 p.
- Scott D.P.* Effect of food quantity on fecundity of rainbow trout, *Salmo gairdneri* // J. Fish. Res. Board Canada. V. 19. N4. 1962.
- Sehgal Rekha, Saxena A.B.* Toxicity of zinc to a viviparous fish, *Lebistes reticulatus* (Peters) // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. V. 36. N 6. 1986. P. 888-894.
- Sokolov L.I., Vasil'ev V.P.* *Acipenser baeri* Brandt, 1869. The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 1/II General Introduction to Fishes Acipenseriformes, AULA-Verlag Wiesbaden. 1989. P. 263-284.
- Suter G.W., Rosen A.E., Linder E., Parkhurst D.F.* Endpoints for responses of fish to chronic toxic exposures // Environ.Toxicol. and Chem. V.6. N 10. 1987. P. 793-809.
- Waddington C.H.* The strategy of genes. Allen&Unwin, London. 1957. 262 p.
- Woodward D.M., Riley R.G., Smith C.E.* Accumulation, sublethal and safe concentration of a refined oil as evaluated with Cutthroat Trout // Arch. Environ. Contam. Toxicol. N 12. 1983. P. 455-464.