

УДК 574.91:597.555.5

ОЦЕНКА ИЗМЕНЕНИЙ ПРОТЯЖЕННОСТИ НЕРЕСТОВЫХ МИГРАЦИЙ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПОЛУПРОХОДНОГО НАЛИМА (*LOTA LOTI* L., 1758) ПО МНОГОЛЕТНИМ ДАННЫМ УЧЕТА ПОКАТНОЙ МОЛОДИ

© 2020 г. А. Р. Копориков^{a, *}, В. Д. Богданов^{a, **}

^aИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: Koporikov@mail.ru

**e-mail: Bogdanov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 08.05.2020 г.

После доработки 15.05.2020 г.

Принята к публикации 19.05.2020 г.

На основе многолетних (2000–2017 гг.) данных учета вклада уральских нерестовых притоков Оби (реки Северная Сосьва, Сыня, Войкар, Собь) в генерации полупроходного налима проведена реконструкция протяженности нерестовых миграций производителей. Установлена доминирующая роль вклада р. Войкар в общую численность генераций налима за годы наблюдений. Показана зависимость миграционной активности производителей от продолжительности затопления низкой поймы. Оценена динамика вклада северных и южных притоков в связи с возможным изменением климата. Сделан вывод, что при длительной миграции с мест зимовок к местам нереста (протяженность 1000 км и более) производители налима вынуждены пропускать нерестовый сезон.

Ключевые слова: динамика численности, покатная миграция, нагул, нерестовая миграция, пропуск нереста, изменение климата, водность, Обь

DOI: 10.31857/S0367059720060037

Миграционное поведение — одно из приспособлений организма к изменяющимся условиям среды. Нерестовые миграции — это не только отражение воздействия конкретных условий окружающей среды (успешность преднерестового нагула, условия водности, температура, доступность нерестовых участков и т.д.) на производителей, но и естественный механизм, который влияет на выживание и поведение молоди. Незначительные колебания условий могут привести к изменению величины будущей генерации. Изучение воздействия условий среды на миграционное и репродуктивное поведение тем более интересно, что есть много свидетельств направленного изменения климата в сторону потепления как в мире, так и в Западной Сибири [1–4].

В предыдущих работах [5–9] мы рассматривали некоторые вопросы миграционного поведения производителей полупроходного налима (*Lotha lota* L., 1758). Однако из-за недостатка имеющихся на тот момент наблюдений (10 лет) мы не смогли дать однозначный ответ [10], от каких факторов зависит протяженность нерестовых миграций производителей полупроходного налима по русловой части Оби. На данном этапе исследования (наблюдения с 2000 г. по 2017 г.) мы попытались определить условия, влияющие на протя-

женность нерестовых миграций производителей и их выбор конкретного нерестового притока.

Цель работы — используя многолетние данные численности покатных личинок налима в основных нерестовых притоках нижней Оби, выявить закономерности в миграционном поведении производителей полупроходного налима и определить условия, влияющие на протяженность их преднерестовой миграции.

Были поставлены следующие задачи: 1) определить величину вклада нерестовых притоков в общую величину генерации полупроходного налима Оби; 2) оценить изменения вклада южных и северных нерестовых притоков в общую численность генерации полупроходного налима в связи с изменением условий водности поймы и температуры воды в период открытого русла; 3) на основании анализа вклада нерестовых притоков в общую численность генерации описать особенности миграционной активности производителей.

Выведены следующие рабочие гипотезы:

1. Наиболее предпочитаемыми для размножения полупроходного налима должны быть северные нерестовые притоки нижней Оби, которые расположены ближе к местам зимнего нагула в Обской губе, что связано с более низкой темпера-

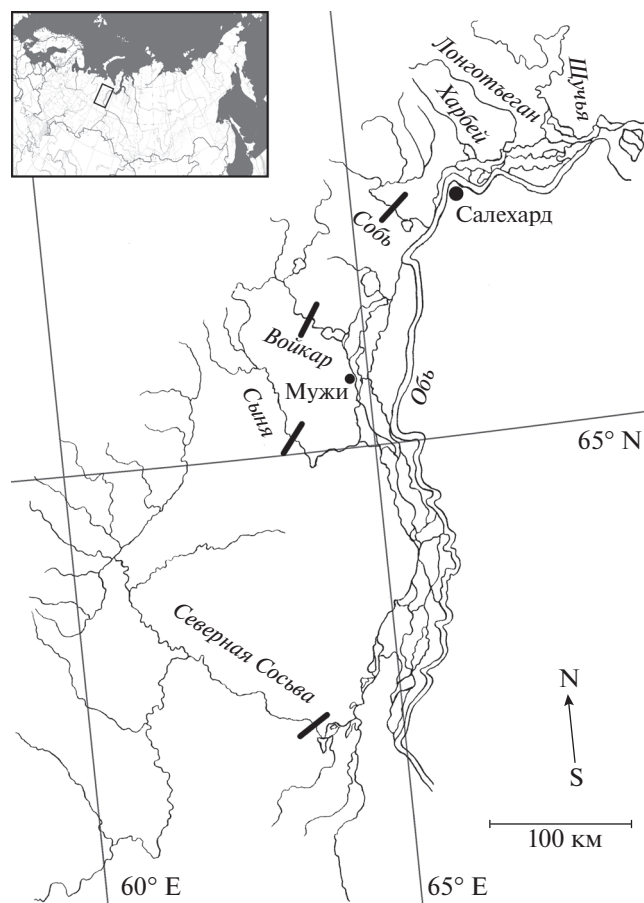


Рис. 1. Карта-схема района работ: поперечной линией, пересекающей русло рек, обозначены учетные створы.

турой воды на местах потенциального нагула производителей в период открытого русла. Близость мест зимнего нагула и мест нереста выгодна в плане энергетических затрат. Южные нерестовые притоки должны использоваться в наименьшей степени и предпочтительно в те годы, когда наблюдается пониженная температура воды в период открытого русла.

2. Исходя из потепления климата, роль южных нерестовых притоков за период наблюдений должна снижаться, а северных возрастать.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали с 2000 г. по 2017 г. на уральских нерестовых притоках нижней Оби — реки Северная Сосьва, Сыня, Войкар, Собь (рис. 1).

Река Северная Сосьва (протяженность 866 км, площадь водосбора 89.7 тыс. км²) — крупный левый приток Оби [11, 12]. В ее водосбор попадают десятки горных рек, стекающих с Урала на его протяжении около 800 км. В верхней части течения река имеет преимущественно осадочное пи-

тание, поэтому характеризуется водным режимом, зависимым от выпадения и таяния осадков на Урале. Учетный створ оборудован в 195 км от устья, где начинается район поймы с развитой соровой системой (ур. Б. Сабоклонд). Устье реки удалено от Обской губы на 638 км.

Река Сыня (протяженность 322 км, площадь водосбора 11.9 тыс. км²) в верховьях типичная горная река с большим уклоном русла, порогами и перекатами. В среднем и нижнем течении долина реки расширяется, пойма местами сильно заболочена, река сильно меандрирует. Раз в несколько лет на реке отмечаются зимние заморы, вызывающие частичную или полную гибель отложенной производителями икры [13]. Верхняя граница нерестилищ расположена в 220 км от устья реки. Учетный створ оборудован в 120 км от устья, в 6 км ниже пос. Оволингорт. Удаленность устья от Обской губы — 489 км.

Река Войкар (протяженность от истоков ручья Лёк-Хойла 225 км, площадь бассейна 8.1 тыс. км²), в отличие от других уральских нерестовых притоков, в предгорной части своего течения протекает через крупное мелководное оз. Варчато. Это озеро отделяет верхние нерестилища (150 км и выше от устья) от средних (70 км от устья) и нижних (35 км и выше от устья). На р. Войкар учетный створ оборудован в 36 км от устья (14 км выше пос. Вершина Войкар). Устье реки расположено в 435 км от Обской губы.

Река Собь (протяженность 185 км, площадь водосбора 5.9 тыс. км²) берет начало в ледниковом озере Полярного Урала на высоте 360 м над ур. м. Большая часть р. Собь — типичная горная река с большим перепадом высот, большими скоростями течения, обилием перекатов, каменисто-галечным дном. В нижнем течении пойма и русло приобретают черты равнинных водотоков. Верхняя граница нерестилищ расположена в 95 км, а учетный створ оборудован в 38 км от устья (район ур. Тусигорт). Река впадает в р. Обь в 322 км выше по течению от Обской губы.

Сбор данных по покатной миграции ранней молоди налима с мест инкубации икры в северных нерестовых притоках Харбей, Лонготъеган и Шучья не проводили, так как для этих рек характерны частые зимние заморы, приводящие к полной или частичной гибели инкубируемой икры [14]. Из-за низкой доли вклада данных притоков в общую численность генерации было решено не рассматривать их в рамках данного исследования.

Наблюдения за покатной миграцией личинок налима и учет их численности проводили на одних и тех же учетных створах на протяжении всех лет наблюдений. Учетные створы располагали в районе или ниже по течению от нижней границы нерестилищ. Сбор материала по дрефту икры и скату личинок осуществляли с использованием

метода учета стока [15–17]. Более подробная методика сбора материала на конкретных нерестовых притоках приведена в наших предыдущих работах [8, 9 и др.]. Погрешность метода учета численности покатных личинок составляла в среднем около 30% [16].

Успешность летнего нагула производителей полупроходного налима в пойменной системе нижней Оби оценивали по гепатосоматическому индексу (HSI) на местах их анадромной миграции в нерестовых притоках перед ледоставом, который рассчитывали как процентное отношение массы печени к массе тела без внутренностей.

В исследовании использованы данные по максимальному уровню затопления поймы и сумме среднесуточных температур воды в период открытого русла (июнь–сентябрь), зафиксированные на гидропосту в пос. Мужы (Ямало-Ненецкий автономный округ).

В расчетах приняты следующие допущения: средние показатели индивидуальной абсолютной плодовитости, соотношение полов, промысловая нагрузка на производителей в разных нерестовых притоках Оби имеют сопоставимые значения; численность покатной молодежи адекватно отражает численность производителей.

Для общей характеристики вклада каждого нерестового притока в численность генерации полупроходного налима Оби и температуры воды в период открытого русла применяли методы описательной статистики (средняя арифметическая, стандартное отклонение, медиана). Наличие связи в величине вклада уральских нерестовых притоков между собой и с общей численностью генерации полупроходного налима определяли с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_{sp}). Оценку различий между численностью покатной молодежи в нерестовых притоках проводили с помощью U-критерия Манна-Уитни (U). Статистическая обработка материала выполнена с использованием программы SPSS Statistics 14.0 [18].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вклад нерестовых притоков в общую численность генерации полупроходного налима Оби

Многолетние абсолютные данные по вкладу уральских нерестовых притоков в общую численность генерации полупроходного налима Оби приведены в табл. 1. На рис. 2 дается сравнение численности молодежи, скатившейся с мест инкубации икры в нерестовых притоках. Показано (табл. 2) статистически значимое отличие (критерий Манна-Уитни) вклада рр. Войкар и Сосьва от вкладов рр. Северная Сосьва и Сыня. При этом вклад р. Войкар имеет сильную и статистически высоко значимую корреляцию с общей величи-

ной генерации (см. табл. 2). Второй по величине вклада выступает р. Сосьва (статистически незначимая связь с величиной генерации).

Исходя из того, что нерестовые участки в верхнем течении р. Северная Сосьва отстоят от мест зимнего нагула производителей полупроходного налима почти на 1.5 тыс. км, мы предположили, что: 1) производители могут не успеть массово пройти от мест зимнего нагула (Обская губа) до удаленных мест нереста (предгорные нерестилища в р. Северная Сосьва) за один преднерестовый сезон; 2) производителям может не хватить энергетических запасов одновременно и для длительной анадромной миграции, и для формирования готовых к нересту гонад [19–21]. Поэтому весьма вероятно, что чем дальше от мест зимнего нагула (Обской губы) находятся потенциальные нерестилища, тем больше вероятность, что производители налима пропустят сезон нереста для восстановления энергетических запасов и будут нереститься в следующем году. Для проверки этой гипотезы было проведено сравнение абсолютно количества родившейся молодежи в нерестовых притоках Войкар, Сыня и Сосьва с вкладом р. Северная Сосьва (как наиболее удаленного нерестового уральского притока от мест зимнего нагула полупроходного налима) на следующий год после начала анадромной миграции потенциальных производителей из Обской губы (сравниваемый параметр — вклад р. Северная Сосьва, год наблюдения плюс 1 год (табл. 2)). Так, например, численность скатившейся молодежи в р. Северная Сосьва в 2017 г. сравнивается с данными, полученными в 2016 г. для нерестовых притоков Войкар, Сыня и Сосьва. В приведенных расчетах учтено, что в р. Северная Сосьва в 2018 г. скатилось 321 млн экз. личинок налима.

При сравнении вкладов за один и тот же год наблюдений в р. Северная Сосьва и реках Сосьва, Войкар, Сыня статистически значимая корреляционная связь не прослеживается (см. табл. 2). При подобном сравнении вклада р. Северной Сосьвы плюс 1 год к году наблюдений корреляционная связь с вкладом северных нерестовых притоков тем больше, чем большее расстояние между р. Северная Сосьва и нерестовым притоком (или близостью последнего к местам зимнего нагула в Обской губе).

Колебания численности покатной молодежи налима в южных и северных притоках в зависимости от условий водности

Так как выше (см. табл. 2) показано доминирование вклада р. Войкар в формирование численности генерации полупроходного налима Оби, важно определить закономерности изменений соответствующих вкладов нерестовых притоков, расположенных севернее (р. Сосьва) и южнее

Таблица 1. Вклад нерестовых притоков в величину генераций полупроходного налима р. Обь за годы наблюдений

Год	Численность, млн экз.				Численность генерации, млн экз.
	река Сев. Сосьва	река Сыня	река Войкар	река Сось	
2000	99	67	874	—*	1040
2001	96	289	2911	—*	3296
2002	257	—**	—**	—*	257
2003	162	297	530	—*	989
2004	142	1282	—**	—*	1424
2005	256	168	—**	—*	424
2006	127	205	1589	170	2091
2007	64	377	3483	572	4496
2008	219	336	3506	2039	6100
2009	298	—**	970	—**	1268
2010	331	—**	—**	414	745
2011	206	135	2798	—**	3139
2012	195	316	450	364	1325
2013	36	—**	628	—*	664
2014	150	41	738	—*	929
2015	174	332	676	400	1582
2016	155	15	11196	4229	15595
2017	457	—**	637	—*	1094
Число лет наблюдений	18	13	14	7	18

Примечание: * — наблюдения не проводились; ** — вклад не учитывали, так как данные по учету ранней молоди не отражали (занижали) потенциальный вклад нерестового притока в год наблюдений, что связано с особенностями условий среды в год наблюдений (заморы, преждевременный вынос молоди с нерестилищ из-за аномально ранних оттепелей и т.д.) или методическими недостатками сбора материала (несовпадение начала сбора данных и сроков покатной миграции).

(р. Сыня) этой реки. Чтобы избежать погрешностей в расчетах при сравнении значительно различающихся год от года абсолютных значений вклада отдельных притоков и общей численности генерации применены относительные показатели (%). При этом для оценки численности особей, родившихся от производителей, которые начинали подниматься из Обской губы на нерест в

один и тот же год, использован параметр “р. Северная Сосьва, год наблюдений плюс 1 год”. На рис. 3 показана зависимость относительной разницы (%) вклада рек Сось и Сыня от длительности затопления низкой поймы (сут) в год нереста. Коэффициент корреляции Спирмена показывает положительную сильную значимую зависимость ($r_{sp} = 0.829, p = 0.042, n = 6$). Из полученных данных следует, что при длительном затоплении поймы производители остаются на нерест ближе к местам зимовки (р. Сось), а при коротком начинают более интенсивно мигрировать вверх по Оби и чаще заходят в более южные притоки (р. Сыня).

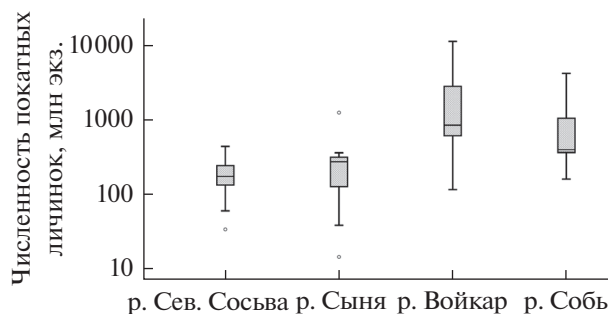


Рис. 2. Абсолютный вклад уральских нерестовых притоков в общую величину генерации полупроходного налима р. Обь за 2000–2017 гг.

Изменение вклада южных и северных нерестовых притоков нижней Оби в общую численность генерации за годы наблюдений

Данные по вкладам нерестовых притоков в общую величину генераций за годы наблюдений были разделены по десятилетиям: первый сравниваемый отрезок времени — с 2000 г. по 2009 г., второй — с 2010 г. по 2017 г. (табл. 3). Такое разде-

Таблица 2. Оценка связи между вкладами уральских нерестовых притоков в численность генераций налима р. Обь (коэффициент корреляции Спирмена) и оценка различий этих вкладов между собой (критерий Манна-Уитни)

Приток	Река Северная Сосьва	Река Сыня	Река Войкар	Река Сось
Генерация	$r_{Sp} = -0.278$, $p = 0.265$, $n = 18$	$r_{Sp} = 0.176$, $p = 0.566$, $n = 13$	$r_{Sp} = \mathbf{0.824}$, $p = 0.000$, $n = 14$	$r_{Sp} = 0.679$, $p = 0.094$, $n = 7$
Река Северная Сосьва, год наблюдений плюс 1 год	—	$r_{Sp} = 0.104$, $p = 0.734$, $n = 13$	$r_{Sp} = \mathbf{0.600}$, $p = 0.023$, $n = 14$	$r_{Sp} = \mathbf{0.964}$, $p = 0.000$, $n = 7$
Река Северная Сосьва	—	$r_{Sp} = -0.049$, $p = 0.873$, $n = 13$	$r_{Sp} = -0.103$, $p = 0.725$, $n = 14$	$r_{Sp} = 0.071$, $p = 0.879$, $n = 7$
Река Сыня	$U = 91$, $p = 0.298$, (18.00, 14.56), $n = 13$, 18	—	$r_{Sp} = -0.073$, $p =$ $= 0.832$, $n = 11$	$r_{Sp} = 0.086$, $p = 0.872$, $n = 6$
Река Войкар	$U = \mathbf{1}$, $p = 0.000$, (25.43, 9.56), $n = 14$, 18	$U = \mathbf{8}$, $p = 0.000$, (19.93, 7.62), $n = 14$, 13	—	$r_{Sp} = \mathbf{0.829}$, $p = 0.042$, $n = 6$
Река Сось	$U = \mathbf{12}$, $p = 0.002$, (20.29, 10.17), $n = 7$, 18	$U = \mathbf{13}$, $p = 0.010$, (15.14, 8.00), $n = 7$, 13	$U = 24$, $p = 0.062$, (7.43, 12.79), $n = 7$, 14	—

Примечание. В верхнем правом углу таблицы приведен коэффициент корреляции Спирмена между уровнями вклада разных нерестовых притоков между собой и величиной генерации, в левом нижнем дана оценка различий вклада нерестовых притоков с помощью критерия Манна-Уитни (в скобках приведены средние ранги для первой и второй выборок). Жирным шрифтом показаны статистически значимые ($p < 0.05$) различия по коэффициенту корреляции Спирмена (r_{Sp}) и критерию Манна-Уитни (U).

ление позволяет исключить влияние ежегодных колебаний численности и оценивать изменение доли вклада притоков на более крупных промежутках времени. За годы наблюдений медиана абсолютного вклада южного притока Северная Сосьва в величину генерации возрастает, медиана вкладов более северных рек Сыня, Войкар и Сось снижается. Относительные значения (%) медианного вклада имеют тенденцию к увеличению для рек Северная Сосьва и Сось и уменьшению — для рек Сыня и Войкар. Разнонаправленную динамику в величине вклада р. Сось можно объяснить неполным рядом наблюдений (7 лет). Все наблюдаемые изменения статистически незначимы. Несмотря на рост за годы наблюдений средних температур воды в пойме Оби в период открытого русла, все различия по этому параметру также статистически незначимы. Для утверждения наличия или отсутствия значимых изменений с течением времени во вкладе южных и северных нерестовых притоков нижней Оби в общую численность генерации требуется большее количество лет наблюдений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Соотношение численности личинок налима, скатившихся с нерестовых притоков, отражает преднерестовую миграционную активность производителей налима. Многолетние наблюдения показывают, что в изменении количества покатыных личинок есть закономерности (см. табл. 1, 2, рис. 2). Наибольший вклад в величину генерации

полупроходного налима Оби дает р. Войкар, на втором месте — р. Сось, вклад притока Сыня не постоянен, что определяется зимними заморами на нерестилищах. Вклад р. Северной Сосьвы наименьший с минимальным разбросом (см. табл. 1, рис. 2).

Среди нерестовых притоков по сходству величины вклада можно выделить две пары рек: первая пара — реки Северная Сосьва и Сыня, вторая — реки Войкар и Сось (см. табл. 2). При этом между вкладом рек Войкар и Сось наблюдается положительная корреляция. Между вкладом р. Сыня и рр. Войкар, Сось различия по критерию Манна-Уитни значимы (см. табл. 2). Данный факт интересен тем, что расстояние между устьями рр. Войкар и Сыня всего 54 км, а между устьями рр. Войкар и Сось — 113 км. Площадь потенциальных нерестовых участков не является определяющим фактором — на р. Сыня их больше, чем на рр. Войкар и Сось.

Таким образом, можно предположить, что на участке русла Оби между 322 км (устье р. Сось) и 435 км (устье р. Войкар) от Обской губы (места зимовок) формируются наиболее оптимальные условия для концентрации производителей в период летнего нагула. К окончанию весенне-летнего паводка, с прогревом придонных слоев воды (т.е. при снижении качества условий нагула), производители покидают пойменные участки и поднимаются вверх по руслу Оби или в ближайшие нерестовые притоки [8, 9, 22]. Время начала преднерестовой миграции определяют условия среды. В зависимости от условий водности и сте-

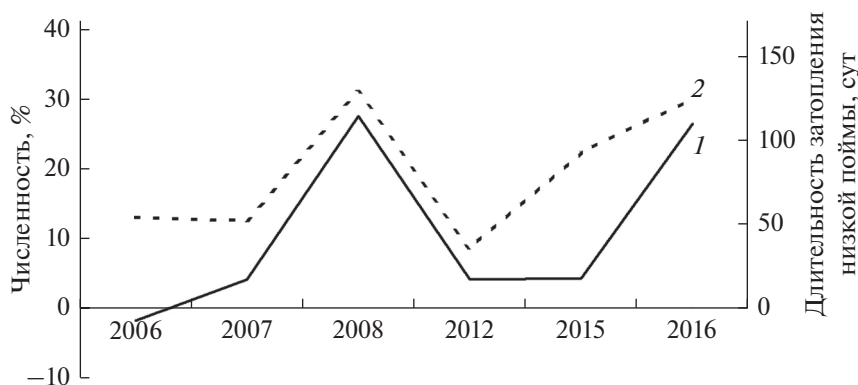


Рис. 3. Связь разницы численности покотников ранней молоди налима от величины генерации (1; %) в северном (р. Собь) и более южном нерестовом притоке (р. Сыня) с длительностью затопления низкой поймы (2; сут) в год нерестовой миграции производителей.

пени прогрева придонных слоев воды протяженность преднерестового хода может меняться (см. табл. 3, рис. 3). При коротком периоде затопления поймы увеличивается интенсивность нерестового хода производителей в южные нерестовые притоки (рр. Сыня и Северная Сосьва), при продолжительном — они чаще заходят в северные нерестовые притоки (р. Собь). В р. Войкар, как правило, вне зависимости от условий водности поймы Оби заходит наибольшее число производителей (см. табл. 1 и рис. 2).

В 1999–2008 гг. в районе гидрометеостанции пос. Мужы (нижняя Обь) средняя длительность затопления поймы составляла 77.5 сут; средний максимальный уровень затопления — 8.3 м; сумма средних температур воды в период открытого русла — 1830°C; средний HSI производителей — 7.5; соотношение негативных : средних : благоприятных лет нагула (по величине HSI [8]) — 0 : 4 : 6. В 2009–2016 гг. средняя длительность затопления поймы составляла 47.6 сут; средний максимальный уровень затопления — 7.8 м; сумма средних температур воды в период открытого русла — 1932°C; средний HSI — 6.2; соотношение негативных : средних : благоприятных лет нагула — 3 : 3 : 2. Наиболее экстремальными по условиям нагула оказались 2012–2013 гг.: затопление поймы было минимально за годы наблюдений (0 сут), а вода прогревалась наиболее сильно (сумма средних температур воды за период открытого русла 2083 и 1991°C соответственно). Возврат к оптимальным условиям летнего нагула произошел только в 2015 г. (длительность затопления поймы — 117 сут, максимальный уровень затопления — 8.3 м, сумма средних температур воды — 1793°C, средняя HSI — 7.6), что соответствует 2016 г. покотной миграции личинок (см. табл. 1). Следовательно, 2009–2016 гг. в среднем были значительно хуже для летнего нагула производителей, чем 1999–2008 гг., что нашло отражение во вкладе в общую

численность генераций налима за сравниваемые десятилетия (см. табл. 3).

Для динамики численности полупроходного налима Оби характерна цикличность в 8–9 лет, пики численности были отмечены в 1999, 2007–2008 и 2016 гг. Ситуация с неблагоприятными условиями нагула в 2011–2014 гг. привела к тому, что значительная часть производителей налима была вынуждена пропускать сезоны нереста. Летом 2015 г. в пойму одновременно поднялись массово созревшие производители высокочисленных поколений 2007–2008 гг. рождения и производители, пропускавшие сезоны нереста в 2011–2014 гг. Так как летний сезон нагула в 2015 г. был благоприятным для налима, 2016 г. стал рекордным за годы наблюдений по численности личинок, скатившихся с северных нерестовых притоков (см. табл. 1).

Наблюдаемые за 18 лет изменения роли южных и северных уральских нерестовых притоков Оби в воспроизводстве полупроходного налима статистически незначимы (см. табл. 3). Отмеченная тенденция увеличения вклада южного нерестового притока Северной Сосьвы связана с доминированием неблагоприятных условий для летнего нагула в пойменной системе в 2009–2016 гг., что повлияло на миграционную активность производителей полупроходного налима.

Между вкладом “р. Северная Сосьва, год наблюдений плюс 1 год” и вкладом более северных нерестовых притоков наблюдается увеличение положительной корреляционной связи с приближением устьев этих притоков к местам зимовок. При сравнении вклада р. Северная Сосьва и рек Сыня, Войкар, Собь в один и тот же год наблюдений закономерностей не обнаружено (см. табл. 2). Тем самым подтверждается гипотеза о пропуске нереста производителями полупроходного налима при длительной подъемной миграции. Постепенное снижение значения коэффициента корреля-

Таблица 3. Оценка изменений вклада нерестовых притоков в общую величину генерации и суммы среднесуточных температур воды в период открытого русла (июнь–сентябрь) за годы наблюдений

Показатели	Сравниваемые выборки, млн экз.								Сумма среднесуточных температур воды в период открытого русла во время нерестового хода производителей, °С	
	река Северная Сосьва		река Сыня		река Войкар		река Собь			
Годы	2000–2009	2010–2017	2000, 2001, 2003–2008	2011, 2012, 2014–2016	2000, 2001, 2003, 2006–2009	2011–2017	2006–2008	2010, 2012, 2015, 2016	1999–2008	2009–2016
Число лет наблюдений	10	8	8	5	7	7	3	4	10	8
Критерий Манна-Уитни (<i>U</i>)	32		11		15		6		27	
Уровень значимости различий (<i>p</i>)	0.477		0.188		0.225		1.000		0.248	
Среднее ± стандартное отклонение (медиана), млн экз., °С	172 ± 80 (152)	213 ± 128 (185)	378 ± 379 (293)	168 ± 150 (135)	1980 ± 1288 (1589)	2446 ± 3943 (676)	927 ± 984 (572)	1352 ± 1918 (407)	1830 ± 137 (1837)	1932 ± 156 (1888)
Средний (медианный) вклад в общую величину генерации, %	5.0 (5.8)	5.1 (13.2)	10.9 (11.2)	4.0 (9.6)	57.3 (61.0)	58.5 (48.2)	26.8 (22.0)	32.4 (29.0)	–	–

ции с ростом протяженности анадромной миграции говорит о соответствующем увеличении числа производителей, которые могут пропустить нерест из-за невозможности к нему подготовиться. Из-за различий в сроках, необходимых для созревания гонад, самцы и самки полупроходного налима имеют разную стратегию репродуктивного поведения [23]. Отчасти это подтверждается тем, что самцы доминируют во время нерестового хода на нерестовых притоках и нерестилищах, а самки — во время анадромной и катадромной миграций на русловых участках Оби [24]. Самки после длительной анадромной миграции чаще пропускают сезон нереста, а самцы (имея возможность за короткий преднерестовый период подготовиться к нересту) могут и за один год прийти на нерестилища для выполнения своей репродуктивной функции.

Таким образом, первая гипотеза подтвердилась частично. Из четырех рассмотренных нерестовых притоков производители полупроходного налима Оби больше используют северные нерестовые притоки — реки Войкар и Сосьва. Однако соотношение вклада в величину генерации этих двух притоков неравнозначно: вклад первого примерно в 2 раза больше, чем второго. Реки, расположенные южнее (дальше от мест зимовок), имеют меньший вклад в величину генерации. Доля вклада северных и южных притоков может изменяться в зависимости от водности и температуры воды в пойменной системе Оби в период летнего нагула производителей. Увеличение суммы средних температур воды в период открытого русла не уменьшает долю вклада р. Северная Сосьва, что отклоняет вторую выдвинутую нами гипотезу.

ВЫВОДЫ

1. Наибольший вклад в величину генерации полупроходного налима нижней Оби дает р. Войкар, на втором месте — р. Сосьва, вклад р. Сыня не постоянен и зависит от наличия зимних заморозов, а р. Северная Сосьва дает наименьший вклад.

2. Величина вклада северных и южных притоков может изменяться в зависимости от водности и температуры воды в период летнего нагула производителей при сохранении ведущей роли северных нерестовых притоков. При высоких и продолжительных уровнях затопления поймы, низкой температуре воды в пойме Оби возрастает роль северных притоков, при низком и кратковременном паводке, высокой температуре воды их роль снижается. Значимые изменения во вкладе южных и северных нерестовых притоков нижней Оби в общую численность генерации за годы наблюдений не обнаружены.

3. Из-за длительной анадромной миграции к местам потенциального нереста производители полупроходного налима могут пропускать сезон

размножения. При этом чем продолжительнее миграция, тем больше особей будет отдыхать в зимний период времени. В наиболее удаленном от Обской губы нерестовом притоке р. Северной Сосьве подавляющая часть производителей приходится на нерестилища только на следующий год после начала анадромной миграции.

Авторы выражают благодарность к.б.н. О.А. Госьковой, к.б.н. Я.А. Кижеватову и А.Л. Гаврилову за предоставленные данные по учетам численности личинок налима в реках Сыня и Сосьва.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН по теме “Состояние и динамика разнообразия животного мира Уральского региона, разработка научных основ его мониторинга и охраны” № АААА-А19-119031890085-3. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Павленко В.А., Сергеев А.А. Потепление климата Западной Сибири и возможные эколого-экономические последствия // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2006. № 6. С. 176–181.
2. Васильев А.А., Дроздов Д.С., Москаленко Н.Г. Динамика температуры многолетнемерзлых пород Западной Сибири в связи с изменениями климата // Криосфера Земли. 2008. Т. XII. № 2. С. 10–18.
3. Bulygina O.N., Arzhanova N.M., Groisman P.Ya. Icing conditions over Northern Eurasia in changing climate // Environ. Res. Lett. 2015. V. 10. P. 025003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/2/025003>
4. Streletskiy D.A., Sherstiukov A.B., Frauenfeld O.W. et al. Changes in the 1963–2013 shallow ground thermal regime in Russian permafrost regions // Environ. Res. Lett. 2015. V. 10. № 12. P. 125005. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/12/125005>
5. Копориков А.Р. Миграционные пути полупроходного налима в бассейне Нижней Оби // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3: Тез. докл. междун. и молодежн. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С. 126.
6. Богданов В.Д., Копориков А.Р. Зависимость величины промыслового улова производителей полупроходного налима *Lota lota* L. (Lotidae) от условий водности р. Оби // Аграрный вестник Урала. 2009. № 9(63). С. 92–94.
7. Копориков А.Р., Богданов В.Д. Связь успешности воспроизводства полупроходного налима *Lota lota* L. (Lotidae) р. Оби с водностью поймы // Вестник СВНЦ ДВО РАН. Магадан: Изд-во “СВНЦ ДВО РАН”, 2010. № 3. С. 29–36.
8. Копориков А.Р., Богданов В.Д. Зависимость продолжительности покатной миграции личинок налима (*Lota lota*) от гепатосоматического индекса производителей // Экология. 2019. № 2. С. 125–132. [Koporikov A.R., Bogdanov V.D. The dependence of the duration of downstream migration of burbot (*Lota lota*) larvae on the hepatosomatic index of spawners // Rus. J. Ecol. 2019. V. 50. № 2. P. 138–145. doi

- 10.1134/S1067413619020073]
<https://doi.org/10.1134/S0367059719020070>
9. Копориков А.Р., Богданов В.Д. Распределение личинок налима (*Lota lota* L., 1758) в потоке во время длительной покатной миграции // Экология. 2019. № 5. С. 378–386. [Koporikov A.R., Bogdanov V.D. Burbot (*Lota lota* L., 1758) larval distribution in the stream-flow during long downstream migration // Rus. J. Ecol. 2019. V. 50. No. 5. P. 482–490. doi 10.1134/S1067413619050060]
<https://doi.org/10.1134/S0367059719050068>
 10. Богданов В.Д., Копориков А.Р. Воспроизводство налима Нижней Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 156 с.
 11. Кеммерих А.О. Гидрография Северного, Приполярного и Полярного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 139 с.
 12. Государственный водный реестр (<http://textual.ru/gvr/>) (дата обращения: 26.04.2020).
 13. Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А. и др. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Сыня, Войкар, Собь). Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 136 с.
 14. Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А. и др. Экологическое состояние притоков Нижней Оби: (реки Харбей, Лонготъеган, Щучья). Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. 236 с.
 15. Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П. и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
 16. Богданов В.Д. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. 60 с.
 17. Pavlov D.S., Nazarov D.Y., Zvezdin A.O. et al. Downstream migration of early larvae of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* // Dokl. Biol. Sci. 2014. V. 459. Is. 1. P. 344–347.
 18. Pallant J. SPSS survival manual. A step by step guide to data analysis using SPSS for Windows. Maidenhead: Open University Press, 2007. 335 p.
 19. Rideout R.M., Rose G.A., Burton M.P.M. Skipped spawning in female iteroparous fishes // Fish and Fisheries. 2005. V. 6. P. 50–72.
<https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2005.00174.x>
 20. Skjaeraasen J.E., Nilsen T., Kjesbu O.S. Timing and determination of potential fecundity in Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2006. V. 63. № 2. P. 310–320.
 21. Moles M.D., Johnston T.A., Robinson B.W. et al. Is gonadal investment in walleye (*Sander vitreus*) dependent on body lipid reserves? A multipopulation comparative analysis // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2008. V. 65. № 4. P. 600–614.
 22. Копориков А.Р., Богданов В.Д. Влияние условий среды в период открытого русла на изменение относительной упитанности полупроходного налима (Lotidae) реки Обь // Экология. 2014. № 6. С. 417–421. [Koporikov A.R., Bogdanov V.D. The effect of environmental conditions of the open channel period on the relative body condition of semianadromous burbot, *Lota lota* L. (Lotidae), in the Ob River // Rus. J. Ecol. 2014. V. 45. № 6. P. 463–466. doi 10.1134/S1067413614060071]
<https://doi.org/10.7868/S0367059714060079>
 23. Копориков А.Р. Особенности половой структуры популяции нижеобского налима (*Lota lota* L.) // Научный вестн. Ямало-Ненецкого автономного округа. 2007. № 6(50). Ч. 2. С. 16–22.
 24. Копориков А.Р., Богданов В.Д. Изменение относительной упитанности полупроходного налима (Lotidae) Оби в зависимости от физиологического состояния и условий нагула // Экология. 2013. № 3. С. 210–215. [Koporikov A.R., Bogdanov V.D. Changes in the hepatosomatic index of semianadromous burbot, *Lota lota* L. (Lotidae), in the Ob River depending on fish physiological state and foraging conditions // Rus. J. Ecol. 2013. V. 44. № 3. P. 233–238. doi 10.1134/S1067413613030077]
<https://doi.org/10.7868/S0367059713030074>