

УДК 597.553.2.574.22

ПРОТЯЖЁННОСТЬ НЕРЕСТОВОЙ МИГРАЦИИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ *COREGONUS MIGRATORIUS* (SALMONIDAE: COREGONINAE) В РЕКЕ СЕЛЕНГА (БАССЕЙН ОЗЕРА БАЙКАЛ)

© 2024 г. А. В. Базов¹, Н. В. Базова^{2, *}, Н. Л. Фролова³

¹Байкальский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – БайкалНИРО, Улан-Удэ, Россия

²Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН – ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ, Россия

³Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: selengan@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.07.2023 г.

После доработки 19.10.2023 г.

Принята к публикации 30.10.2023 г.

Приведены результаты исследования распределения икры байкальского омуля *Coregonus migratorius* в крупном предгорном водотоке Сибири в 1935–2022 гг. Протяжённость нерестовой миграции омуля в р. Селенга, отдельные параметры которой учтены с 1920 г., зависит от определённого сочетания комплекса абиотических факторов среды, биологических показателей производителей, сроков захода в реку и численности их нерестового стада. Протяжённость миграции имеет высокую обратную связь со степенью зрелости производителей, выражаемую коэффициентом зрелости самок омуля, а также со сроками захода стада в реку и расходом воды в начале миграции (сентябрь). Чем выше зрелость половых продуктов производителей, тем меньше миграционный путь, и наоборот. Кроме того, зрелость производителей определяет и сроки (дату) захода стада в реку: менее зрелые особи заходят в реку раньше и распределяются на более высоких по течению нерестилищах, более зрелые заходят позже и нерестятся ниже по течению реки. При уменьшении расхода воды р. Селенга в сентябре протяжённость нерестовой миграции омуля увеличивается и, напротив, при увеличении стока воды уменьшается. И, наконец, длина нерестового пути омуля в Селенге определяется численностью нерестового стада: чем выше количество производителей, тем больше необходимо им площадей для нереста и тем длиннее нерестовый путь. Температура воды не влияет на протяжённость нерестовой миграции омуля; нерестовый ход проходит на фоне понижения температуры воды в реке.

Ключевые слова: байкальский омуль *Coregonus migratorius*, биологическая характеристика, нерестовое стадо, протяжённость нерестовой миграции, факторы среды, река Селенга.

DOI: 10.31857/S0042875224030044 EDN: DSBXJD

Исследования нерестовых миграций сиговых рыб (Salmonidae: Coregoninae) России в основном посвящены изучению структурно-биологических параметров производителей и динамики их захода в реки (Москаленко, 1971; Кириллов, 1972; Решетников, 1980; Богданов, 1985; Кириллов, 2002; Атлас ..., 2003; Богданов и др., 2005). Известны результаты изучения распределения сиговых рыб и их икры на нерестилищах, развития эмбрионов и последующего ската молоди (Венглинский и др., 1979; Богданов, 1987, 2007; Решетников, Богданов, 2011; Богданов, 2019). Подобные многие исследования проведены и в реках бассейна оз. Байкал: Селенге, Баргузине, Верхней Ангаре, Большой Речке и др. (Тюрин, Сосино-

вич, 1937; Мишарин, 1937, 1958; Селезнев, 1942; Стариков, 1953; Шумилов, 1971, 1974; Афанасьев, 1981; Сорокин, 1981; Стерлягова, Картушин, 1981; Воронов, 1993; Voronov et al., 2021).

Несмотря на долгую историю изучения сиговых рыб России, вопросы влияния факторов среды, характеристик производителей и их нерестового стада на протяжённость нерестовых миграций остаются в настоящее время не вполне изученными, что, несомненно, относится и к байкальскому омулю *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775), совершающему такие миграции в реках бассейна оз. Байкал (Voronov et al., 2021).

Байкальский омуль принадлежит к подсемейству сиговых рыб, является эндемичной формой

сигов оз. Байкал. В недавнем прошлом доля омуля в годовых уловах рыб оз. Байкал составляла 55–60% (Краснощеков, 1981) с тенденцией снижения в XXI в. (Базов, Базова, 2016). Большую часть жизненного цикла омуль проводит в озере, но нерестится в речных системах. Наиболее важными нерестовыми водотоками являются реки Селенга, Верхняя Ангара и Баргузин; в каждой из них ежегодно нерестится 0.4–5.7 млн особей (Афанасьев, 1981; Войтов, 1981; Шулев, 1981). Нерестовая миграция омуля в Селенгу начинается в конце августа – начале сентября и продолжается 1.5 мес. (Афанасьев, 1981). Нерестится омуль со второй половины октября до начала ноября при температуре воды 1–6°C, затем следует период эмбрионального развития икры длительностью 180–200 сут. Личинки вылупляются в апреле–мае следующего года и заканчивают миграцию в озеро ко второй неделе мая (Базов, Базова, 2016), в реках северного Байкала – вплоть до середины июня (Мишарин, 1953).

Река Селенга – главный приток оз. Байкал (рис. 1), является значительным трансграничным водотоком, протекающим по территории Монголии (2/3 длины, 1044 км) и России (1/3, 409 км), её истоком является верховье р. Идэр в Монголии, в 1453 км от оз. Байкал (Иванов и др., 1973). Селенга – один из немногих крупных незарегулированных предгорных потоков Северной Евразии, имеет наиболее высокую рыбохозяйственную значимость в Байкальском регионе (Базов, Базова, 2016).

Величина положительного тренда годовых температур воздуха в бассейне оз. Байкал (1.2°C за 100 лет) оказалась вдвое выше, нежели в среднем для земного шара (0.6°C) (Шимараев и др., 2002; Hampton et al., 2008). В бассейне Селенги потепление вызвало усиленную аридизацию климата, снижение стока воды и наносов до 50%, снижение уровня озёр и подземных вод и дегра-

дацию вечной мерзлоты (Frolova et al., 2017). Изменения температуры воздуха, расхода воды и толщины льда рек Забайкалья особенно заметны в зимний период (Обязов, Смахтин, 2013).

В настоящее время угрозу экосистеме Селенги представляют также и различные гидротехнические проекты на территории Монголии (рис. 1a) (Chalov et al., 2013; Чалов и др., 2016; Frolova et al., 2017). Повышенное антропогенное воздействие на систему р. Селенга–оз. Байкал может изменить или даже разрушить её режим, это создаст серьёзные экологические риски и нанесёт ущерб биоте Байкальского региона.

Представленное исследование является результатом многолетних (1920–2022) мониторинговых наблюдений за нерестовым ходом байкальского омуля. Цель работы – изучить связи между протяжённостью нерестовой миграции омуля в р. Селенга и факторами среды в нижнем течении реки в начале нерестового хода, биологическими показателями рыб, сроком начала захода в реку и численностью нерестового стада.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Река Селенга

Площадь водосбора Селенги составляет 447 тыс. км², занимая 83% площади бассейна Байкала, в пределах России – 148 тыс. км² (33%). Ширина русла реки на территории России варьирует от 60 до 450 м; глубина – от 0.6 до 5.0 м (табл. 1), по нашим данным, в период ледостава – до 7 м. Среднегодовой объём стока воды в устье ~ 28–31 км³ (в среднем расход воды равен 970 (31–7620) м³/с), он превышает половину общего стока всех остальных притоков озера. Большая часть годового стока Селенги (82–85%) приходится на апрель–сентябрь, 12–14% – на октябрь–ноябрь и лишь 3–4% – на зимний пе-

Таблица 1. Характеристика участков русла р. Селенга на территории России от границы с Монголией до устья в летний период 1943 и 1955 гг.

Расстояние от устья, км	Ширина русла, м	Перекаты			Плёсы		
		Длина, км	Глубина, м	Скорость течения, м/с	Длина, км	Глубина, м	Скорость течения, м/с
410–285	100–200	0.3–0.7	1.2–1.4	2.1–2.5	0.7–2.3	1.7–3.5	1.0–1.2
285–153	160–420	0.4–0.9	1.8–2.0	2.0–3.0 (4.0)	0.6–5.1	2.1–2.9	0.9–1.2
153–85	80–450	–	0.6–2.0	1.2–2.6 (3.0)	–	3.0–5.0	–
85–55	80–440	0.2–1.6	1.2–1.4	2.0–2.2	1.8–8.4	2.0–4.5	1.0–1.2
55–0	60–450	1.0	1.0	1.0–2.0	1.0–4.0	4.8–5.0	1.0–2.0

Примечание. Источник информации: Иванов и др., 1973. В скобках – максимальное значение в паводок, “–” – нет данных.

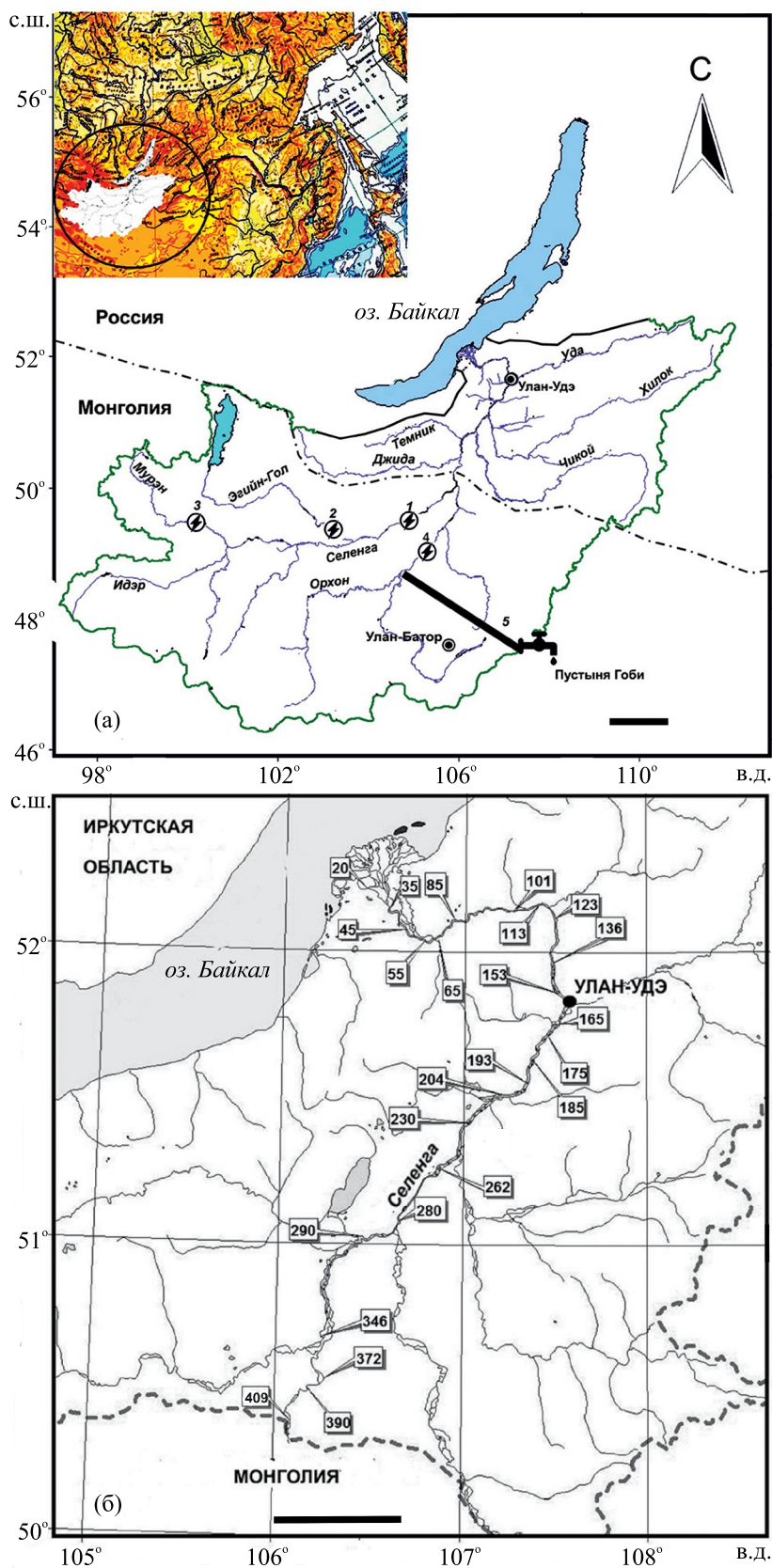


Рис. 1. Озеро Байкал и бассейн р. Селенга: а – гидротехнические сооружения, планируемые в бассейне реки на территории Монголии: 1 – ШурэнГЭС; 2 – ЭгийнГЭС; 3 – ЧаргайтГЭС; 4 – ОрхонГЭС; 5 – водоотвод Орхон–Гоби; б – участки сбора проб (ихтиологические разрезы) икры байкальского омуля *Coregonus migratorius*, числами указаны расстояния участков от устья р. Селенга. Масштаб, км: а – 100, б – 50.

риод, с декабря по март; ~ 50% годового стока выпадает на июль—сентябрь. В пределах России уклон русла Селенги составляет существенную величину — 0.34‰, этим обусловлены высокие скорости течения в период открытого русла, достигающие в паводки 4 м/с. В летний период в зависимости от морфологического участка реки скорость течения варьирует в пределах 0.9—3.0 м/с. Годовая амплитуда колебаний уровня воды в реке составляет в среднем 2.0—3.5 м, в отдельные годы возрастает до 4.0—6.0 м (Иванов и др., 1973).

Весеннее половодье начинается в конце марта — начале апреля, заканчивается в середине—конце июня (в среднем 60—110 сут). Наибольшие подъёмы уровня воды наблюдаются во время густого ледохода или заторов льда. Большая часть бассейна Селенги находится на территории Монголии, характеризующейся малоснежностью, в связи с чем весеннее половодье, по сравнению с летними паводками, выражено слабо. В многоводные годы, когда в весенне-летний период выпадает большое количество осадков, установить дату окончания половодья и выделить объём талых вод довольно сложно. Непрерывно следующие друг за другом дождевые паводки накладываются на половодье, часто сливаются с ним и вызывают в течение всего тёплого периода повышенную водность реки (Иванов и др., 1973).

Для рек бассейна оз. Байкал периоды между отдельными паводками и весенним половодьем условно приняты за летнюю межень. Летне-осенняя межень наблюдается лишь в очень мало-водные годы и составляет в среднем 90—100 сут. В другие годы отмечаются лишь кратковременные периоды с низким стоком между отдельными паводками. Суммарная продолжительность таких периодов составляет в среднем 35—40 сут (Иванов и др., 1973).

Во время летних паводков вода характеризуется максимальной мутностью, количество взвешенных в воде частиц варьирует в пределах 540—1100 г/м³. Прозрачность воды по диску Секки летом составляет 0.3—1.2 м. В середине сентября в связи с прекращением осадков уровень воды в реке постепенно снижается и мутность речной воды уменьшается. Мутность минимальна после установления ледостава в середине ноября, период ледостава длится 150—170 (в среднем 140) сут. Подо льдом вода Селенги чистая с голубоватым оттенком и остаётся такой в течение всей зимы вплоть до весеннего вскрытия реки, когда температура воды начинает неуклонно повышаться,

максимальные же температуры (20—22°C) отмечены в июле. В зимнее время насыщенность вод реки растворённым кислородом составляет ~40%; однако ниже этого предела концентрация не опускается и в летний период повышается до 100% (Иванов и др., 1973).

Почти для всех рек Забайкалья выявлена цикличность многолетнего режима годового стока рек, обусловленная циклическим характером межгодовых изменений атмосферных осадков. Выявленные циклы относятся к внутривековым, их продолжительность составляет 24—27 лет (Обязов, Смахтин, 2013).

По всему продольному профилю русла Селенги на территории России дно представлено галечно-песчаными грунтами, на перекатах грунты каменисто-гравийные, в протоках дно илисто-песчаное либо только илистое. Ниже г. Улан-Удэ (153 км от устья) на плёсовых участках в небольшом количестве отмечаются илы, от 20 км до устья Селенги дно сложено почти полностью песком и илом (Иванов и др., 1973). В период ледостава из-за промерзания мелководного заиленного побережья в русле Селенги преобладают гравийно-галечно-песчаные грунты, занимающие ~ 80%, гравийно-песчаные с валунами и валунные грунты составляют 5—6%, илисто-песчаные и песчаные — соответственно 2 и 6% площади дна (Приложение 1).

Наблюдение за нерестовой миграцией омуля в р. Селенга

Изучение байкальского омуля в речной период его жизни начинали с наблюдения за нерестовой миграцией производителей в р. Селенга (сентябрь—октябрь). Учётный пункт находится на 35 км от устья, где заканчивается дельта и река протекает в одном русле. Единичный заход производителей наблюдали с первых чисел августа. Однако начало массового хода омулей в реку значительно варьирует во времени, поэтому исходя из последующих расчётов за дату начала массовой нерестовой миграции принимали сутки, в которые после ежедневного единичного захода заходило ~ 5—10% всего нерестового стада. В эту же дату в 08:00 измеряли температуру в поверхностном слое воды (0.5 м) (Приложение 2).

Численность нерестового стада омуля считывали по улову сплавной сетью за 10 мин активного лова с пересчётом на сутки с учётом коэффициента уловистости сплавных сетей (Афанасьев, 1980, 1981; Воронов, 1993), суточного коэффициента (Сорокин, 1981), интенсивно-

сти суточного хода, отношения рабочей площади сети к площади сечения реки, а также распределения производителей по поперечному профилю реки. Биологический анализ рыб выполняли на свежем материале по общепринятым методикам, в частности определяли стандартную длину и массу тела рыб, коэффициент зрелости (КЗ, % массы тела) самок (Базов, Базова, 2016).

Выбор постоянных мест отбора проб

Данные по распределению икры омуля на нерестилищах р. Селенга в 1935–1972 гг. получены из фондовых материалов БайкалНИРО (ФМ БайкалНИРО¹), а также сведений литературы по исследованиям в 1944–1952, 1953–1962 и 1965–1972 гг. В 1973–1983 гг. пробы икры в р. Селенга не отбирали. Следует заметить, что данные по нерестовой миграции до 1984 г. не отличаются точностью. Так, например, при отборе проб в 1944–1952 гг. всю зиму передвигались гужевым транспортом (на лошадях с телегами) (ФМ БайкалНИРО¹), из-за чего, вероятно, охват исследованиями всего российского русла Селенги оставался весьма проблематичным. Пробы в 1944–1972 гг. брали на контрольных площадках размером до 5 га общим числом 25 шт. Пробы отбирали протягиванием зубчатого скребка по дну на расстояние до ~ 1 м.

С 1984 г. при изучении нерестилищ омуля в р. Селенга контрольные площадки были заменены профильными разрезами, по 10 проб на каждом (ФМ БайкалНИРО¹; Воронов, 1993). В декабре 1985 г. в районе 65 км от устья через всё русло Селенги было отобрано 19 проб грунта с икрой. Станции разместили в шахматном порядке по четырём линиям на расстоянии 30 м друг от друга, расстояние между линиями было тем же (рис. 2), результаты взятия проб икры представлены ранее (Воронов, 1993; Базов, Базова, 2016). Сравнение с применением *U*-критерия Манна–Уитни показало отсутствие различий между средними значениями плотности икры, полученными при взятии 19 проб, и любой выборки из 10 станций при шахматном размещении их на разрезе (табл. 2).

И, наконец, рассчитали теоретическое число разрезов, необходимое для обеспечения 90%-ной надёжности данных съёмки на нерестилищах. Так, на 400-километровом участке Селенги в пределах России необходимо было исследовать 24 разреза на расстоянии ~ 10–20 км друг от дру-

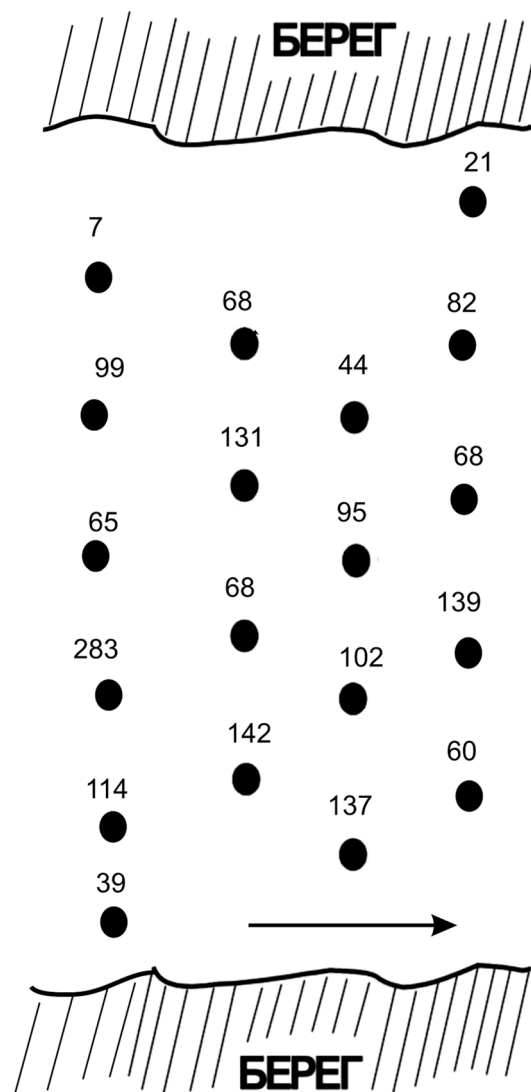


Рис. 2. Число икринок байкальского омуля *Coregonus migratorius* в каждой из 19 станций на разрезе 65 км от устья р. Селенга в декабре 1985 г.: (●) – станции (лунки), (→) – направление течения.

га, каждый из них охватывал всю ширину реки (100–450 м). Число разрезов и места их ежегодного расположения с 1984 г. остаются постоянными (рис. 1б, Приложение 1).

Отбор проб на нерестилищах

Исследование нерестилищ с участием первого и второго авторов работы, во время которого оценивали распределение икры на 24 разрезах российского участка реки (20–410 км от устья) проведено в течение 36 лет – с 1987 по 2022 г. Отбор проб выполняли в декабре, вскоре после окончания нереста омуля, а также по причине недостаточной толщины льда для обеспечения

¹ Хранящиеся в библиотеке БайкалНИРО (г. Улан-Удэ) отчёты о научно-исследовательских работах.

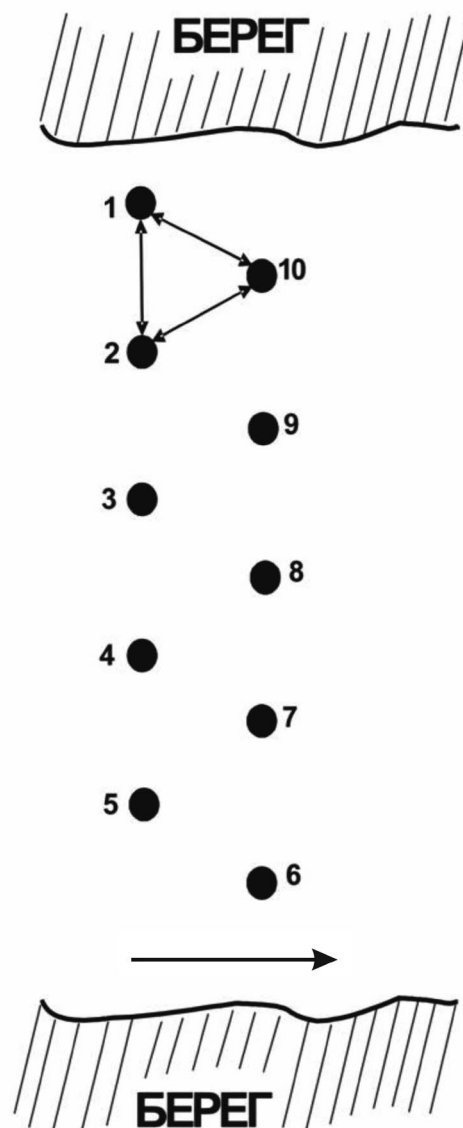
Таблица 2. Средняя плотность икры байкальского омуля *Coregonus migratorius* на разрезе 65 км от устья р. Селенга, декабрь 1985 г.

Локальность	Плотность, шт/м ²	Число станций (лунок)	Уровень значимости различий
По всему полю	92.84 ± 13.93	19	0.491–0.776 (по всему полю и последовательно по рядам 1–4)
Между рядами:			
1-м и 2-м	83.11 ± 13.27	9	0.540
1-м и 3-м	86.56 ± 13.87	9	0.391
1-м и 4-м	88.82 ± 22.69	11	0.927
2-м и 3-м	98.38 ± 12.88	8	0.885
2-м и 4-м	98.50 ± 23.99	10	0.749
3-м и 4-м	101.60 ± 24.04	10	0.456

безопасности работ. Всего отобрано 6456 проб грунта с лежащей либо отсутствующей на нём икрой омуля. На каждом разрезе, проходящем через поперечное сечение реки в основном русле, в шахматном порядке в два ряда размещали 10 станций — по пять станций в каждом ряду (рис. 3). Расстояние между станциями (пробами) одного поперечного профиля было одинаковым (в большинстве случаев 10–20 м), величина его зависела от ширины реки, но не превышала 40 м. В отборах проб использовали количественный скребок Дулькейта кругового вращения и площадью захвата грунта 0.196 м². Отбор пробы проводили за полтора оборота скребка, срезку грунта начинали по течению и заканчивали против течения реки.

Вымывание икры и зообентоса из грунта проводили методом флотации, для чего использовали 15–20%-ный раствор NaCl (1.5–2.0 кг соли на 10 л воды). Воду подогревали паяльными лампами на специально оборудованных саях. Раствор со всплывающими фракциями пробы промывали через два сита из газа № 8 (780 мкм, задерживается икра) и № 24 (250–275 мкм, задерживается зообентос). Подсчёт икры омуля осуществляли сразу после слива пробы на сито, причём живые и мёртвые икринки учитывали отдельно. Несмотря на условия сибирской зимы, когда температура нередко опускалась ниже –30°C, икринки всегда можно было разделить на эти две категории, чему способствовал подогретый раствор поваренной соли (Базов, Базова, 2016). Среднюю величину плотности залегания икры на разрезе рассчитывали как средневзвешенную средних значений плотности в каждом треугольнике (рис. 3) (ФМ БайкалНИРО¹; Воронов, 1993; Базов, Базова, 2016).

Поскольку распределение икры омуля в р. Селенга с удалением от оз. Байкал приближено к

**Рис. 3.** Схема взятия проб грунта с содержащейся в нём икрой байкальского омуля *Coregonus migratorius* на одном профильном разрезе р. Селенга: (↔) — обозначение первого треугольника для расчёта средневзвешенного значения плотности икры на разрезе; ост. обозначения см. на рис. 2.

нормальному, место пика распределения икры рассчитывали как средние значения дальности нерестового хода стада в маловодные или многоводные годы.

Температуру воды в исследовании не учитывали из-за замерзания приборов и накопления якорного льда. В подлёдный период температура воды в реках бассейна Байкала $\sim 0^{\circ}\text{C}$, проходит через 0.2°C в конце октября—начале ноября и во второй половине апреля (Иванов и др., 1973; Базов и др., 2022. Табл. 1).

На каждой станции измеряли глубину (её диапазон за всё исследование составил 0.5–7.0 м), толщину льда (0.1–2.2 м), средняя величина которой в начале ледостава в 1987–2012 гг. составила 0.45 ± 0.01 м ($n = 3109$), в конце периода в отмеченные годы — 1.01 ± 0.01 м ($n = 1271$). Из-за значительного количества проб и высокой трудоёмкости работ характер грунта определяли визуально (по экспресс-шкале) до промывки пробы по преобладающим в нём размерным фракциям. Кроме того, в 1999, 2005, 2007–2009 гг. измеряли скорость течения воды с помощью прибора ИСТ-0.06/120/70 (“Гидрометеоприбор”, Грузия) на расстоянии ~ 1 м от нижней кромки льда (Bazova, Bazov, 2021) (Приложение 1).

Величины ошибок отбора проб икры с помощью скребка Дулькейта были взяты из экспериментальных данных, полученных в декабре 1989 г. Наибольшие значения ошибок для отобранной икры омуля наблюдали на песчаных (песок + мелкий гравий, $\pm 10\%$) и каменистых грунтах (гравий + валуны, $\pm 13\%$). Это объясняется тем, что на песчаных грунтах сильнее сказывается действие вихревых потоков, вызываемых скребком, а гравий с валунами труднее захватывается скребком. Наименьшая величина ошибки была отмечена на гравийно-галечных субстратах (2.5%). Отмеченные ошибки отбора проб возникают и при работе скребка на валунных, каменисто-галечных и илисто-песчаных субстратах (Воронов, 1993; Базов, Базова, 2016).

Метод исследования распределения икры байкальского омуля, применяемый на р. Селенга с 1984 г. по настоящее время без каких-либо изменений, является вполне адекватным и обеспечивает высокую статистическую сравнимость результатов по разным годам.

Более полное гидрологическое описание реки, а также расположение разрезов, станций (лунок), описание способа и орудия отбора проб — скребка Дулькейта подробно приведены ранее (Базов, Базова, 2016; Bazova, Bazov, 2021; Базов и др., 2022).

Для выявления связи между протяжённостью нерестовой миграции в 1935–2020 гг. и стоком Селенги использовали данные по расходам воды в сентябре этих лет (время начала миграции) по гидрометеопосту “Мостовой” (№ 7051, 127 км от устья реки, 486.07 м над уровнем моря в балтийской системе). Эти сведения получены из соответствующих выпусков гидрологических ежегодников за 1936–2007 гг. и данных автоматизированной информационной системы государственного мониторинга водных объектов (<https://gmvo.skniivh.ru/>) за 2008–2020 гг.

Для анализа протяжённости нерестовой миграции омуля выделены наиболее важные факторы среды: расход воды в сентябре 1936–2020 гг. и температура воды в 08:00 в дату начала потамодромной миграции (здесь и далее по тексту — дата захода) нерестового стада омуля в р. Селенга в 1920–2022 гг. Также рассмотрена связь между дальностью нерестового хода и датой захода, стандартной длиной и массой тела рыб (1944–2021 гг.), коэффициентом зрелости самок (1965–2022 гг.) и численностью нерестового стада омуля (1937–2022 гг.) (Приложение 2). Для выявления любой зависимости протяжённости нерестовой миграции вверх по течению реки от указанных выше показателей использовали непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s), а также модуль обобщённых линейных моделей в программе Statistica 13, для чего все данные предварительно переводили в логарифмический формат ($\ln$). Для сравнения выбранных параметров по периодам (мало- и многоводные годы) использовали U -критерий Манна–Уитни — наиболее мощную непараметрическую альтернативу t -критерия Стьюдента для независимых выборок (при объёме выборки больше 20 распределение стремится к нормальному, поэтому в тексте приводятся Z -значение и соответствующий ему уровень значимости различий).

Сокращения, используемые в статье: $L_{\text{ср}}$ — средняя протяжённость нерестовой миграции омуля — расстояние вверх по течению от устья до пика плотности отложенной икры, км; ННН-вылов — незаконный, неконтролируемый, несообщаемый вылов (браконьерское изъятие) омуля.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Учитывая отмеченные в рубрике “Материал и методика” особенности изменения параметров, влияющих на корректную оценку протяжённости нерестовой миграции омуля в Селенге,

Таблица 3. Основные параметры среды, сроки нерестового хода, коэффициент зрелости самок и протяжённость миграции в разные периоды захода нерестового стада байкальского омуля *Coregonus migratorius* в р. Селенга

Период захода	Годы, характеристика	Q , м ³ /с*	T , °C	Сроки захода (день, месяц)	КЗ, %	L_{cp} , км
А	1920–2022 (в целом)	<u>1689 (1515)</u> 536–3530 [82]	<u>15.4 (15.8)</u> 10–20 [79]	<u>31.08 (29.08)</u> 22.08–15.09 [85]	<u>12.50 (11.79)</u> 8.97–17.47 [53]	<u>192 (180)</u> 85–350 [67]
Б	1920–1983, менее точные исследования	<u>1706 (1540)</u> 718–3490 [45]	<u>14.6 (14.6)</u> 10–19 [40]	<u>30.08 (29.08)</u> 22.08–10.09 [46]	<u>11.59 (11.29)</u> 10.31–14.18 [16]	<u>189 (175)</u> 100–300 [28]
В	1984–2022, точные исследования	<u>1668 (1423)</u> 536–3530 [37]	<u>16.2 (16.3)</u> 12–20 [39]	<u>01.09 (31.08)</u> 25.08–10.09** [39]	<u>12.89 (13.00)</u> 8.97–17.47 [37]	<u>194 (190)</u> 85–350 [39]
Г	1995–2017, маловодные годы	<u>1233 (1166)</u> 536–2266 [23]	<u>16.3 (16.5)</u> 12–20 [23]	<u>30.08 (29.08)</u> 25.08–10.09 [23]	<u>12.04 (11.15)</u> 8.97–15.99 [23]	<u>218 (200)</u> 85–350 [23]
Д	1984–1994 и 2018–2022, многоводные годы	<u>2383 (2475)</u> 1420–3530 [14]	<u>16.1 (16.0)</u> 13–19 [16]	<u>05.09 (05.09)</u> 25.08–15.09 [16]	<u>14.30 (14.2)</u> 11.01–17.47 [14]	<u>159 (160)</u> 100–260 [16]

Примечание. Q , T – соответственно расход и температура воды; *данные гидрометеопоста “Мостовой” (127 км от устья), КЗ – коэффициент зрелости самок, L_{cp} – средняя протяжённость нерестовой миграции – расстояние от устья до участка с пиковой плотностью отложенной икры; над чертой – среднее значение и в круглых скобках медиана, под чертой – пределы варьирования показателя; в квадратных скобках суммарное число лет наблюдений; **в 2021 г. начало захода пришлось на 15.09.

всего в расчётах было выделено пять периодов (табл. 3, 4):

А) *Весь период исследований* (1920–2022 гг.; $n = 67$ –82 года для разных параметров: расход и температура воды, дата захода, КЗ самок омуля, L_{cp}). Этот период был выделен для определения общих пределов вариабельности и средних значений факторов среды, даты захода и КЗ самок, а также протяжённости нерестовой миграции омуля в реке. Так как длина и масса производителей в нерестовом стаде Селенги в разные периоды не влияли на дальность нерестовой миграции, здесь и далее средние значения по периодам для них не приводим.

Следует отметить, что наиболее ранняя дата захода (22 августа) зафиксирована лишь в 1920 и 1973 гг., самое позднее начало захода (10 сентября) отмечено в 1932, 2013 и 2020 гг. За вековой период (1920–2022) омуль начинал заходить на нерест в разные годы в интервале 22 августа – 10 сентября, и лишь только в 2021 г. зарегистрирован наиболее аномальный заход стада в реку – 15 сентября (табл. 3, Приложение 2).

В связи с усовершенствованием методик сбора, обработки и анализа материала во всём периоде исследований выделили два этапа: наименее точных исследований (когда выявленные значения изученных параметров миграции могли

отклоняться от достоверных) и период с более точными данными. Кроме того, в соответствии с изменениями водности в изучении нерестовой миграции омуля выделены периоды мало- и многоводных лет.

Б) *Период наименее точных исследований* (1920–1983; $n = 16$ –46 лет).

В) *Период более точных исследований* (1984–2022; $n = 37$ –39 лет).

Г) *Маловодные годы* (1995–2017; $n = 23$ года). В бассейне Селенги в эти годы отмечено значительное снижение водности (Frolova et al., 2017), с 2018 г. водность стала повышаться, и этот процесс продолжается по настоящее время. Следует отметить, что часть стада в маловодные годы заходит на нерест в правобережные притоки Селенги – реки Чикой (впадает на 285 км от устья) и Орхон (430 км от устья на территории Монголии) – и поднимается, например, по Чикой ещё на 150 км (Базов, Базова, 2016; Voronov et al., 2021).

Ранее присутствие нерестового омуля в Монголии было отмечено в 1927–1935 гг. (Соллертинский, 1929; Селезнев, 1942), в р. Орхон икра омуля найдена в 2002 г., в самой же Селенге икра обнаружена в 150 км выше государственной границы (Voronov et al., 2021). Близкая к 2002 г. ситуация наблюдалась и в 2011 г., когда по расчётам

Таблица 4. Зависимость протяжённости нерестовой миграции байкальского омуля *Coregonus migratorius* в р. Селенга от основных исследованных параметров среды, характеристик производителей и их миграции в 1920–2022 гг.

Период захода	Годы, характеристика	Параметр	r_s	p	n , лет
А	1920–2022 (в целом)	Средний расход воды в реке в сентябре	–0.50	0	64
		Температура воды при заходе в реку	0.12	0.3322	64
		Дата начала захода	–0.38	0.0016	67
		Коэффициент зрелости самок	–0.71	0	42
		Численность нерестового стада	0.01	0.9226	64
Б	1920–1983, менее точные исследования	Средний расход воды в реке в сентябре	–0.27	0.1671	27
		Температура воды при заходе в реку	–0.23	0.2684	25
		Дата начала захода	–0.14	0.4620	28
		Коэффициент зрелости самок	0.63	0.2522	5
		Численность нерестового стада	–0.33	0.0989	25
В	1984–2022, точные исследования	Средний расход воды в реке в сентябре	–0.64	0	37
		Температура воды при заходе в реку	0.22	0.1785	39
		Дата начала захода	–0.53	0.0004	39
		Коэффициент зрелости самок	–0.78	0.0000	39
		Численность нерестового стада	0.34	0.0361	39
Г	1995–2017, маловодные годы	Средний расход воды в реке в сентябре	–0.62	0.0014	23
		Температура воды при заходе в реку	0.29	0.1675	23
		Дата начала захода	–0.38	0.0778	23
		Коэффициент зрелости самок	–0.69	0.0003	23
		Численность нерестового стада	0.46	0.0267	23
Д	1984–1994 и 2018–2022, многоводные годы	Средний расход воды в реке в сентябре	–0.25	0.3827	14
		Температура воды при заходе в реку	–0.07	0.8082	16
		Дата начала захода	–0.34	0.1955	16
		Коэффициент зрелости самок	–0.57	0.0339	14
		Численность нерестового стада	–0.17	0.5209	23

Примечание. r_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена; p – уровень значимости; n – число лет наблюдений; полужирным шрифтом выделены значимые зависимости.

~ 15% икры было отложено на территории Монголии, в приграничной 30-километровой зоне, недоступной для исследований (Базов, Базова, 2016).

Д) *Многоводные годы* (1984–1994 и 2018–2022; $n = 14–16$ лет). Начало захода омуля по сравнению с *маловодными годами* было сдвинуто в среднем на шесть дней ($Z = 2.74$; $p = 0.0061$) и приходилось на 5 сентября, расход воды был выше почти в два раза до 2383 м³/с ($Z = 4.27$; $p = 0.0000$), протяжённость миграции была ниже ~ в 1.5 раза (159 против 218 км) ($Z = 2.37$; $p = 0.0185$), КЗ самок был выше на 2% – 14.30% ($Z = 3.24$; $p = 0.0012$) (табл. 3). Плотность распределения икры в мало- и многоводные годы отражена на рис. 4. Таким образом, изученные параметры достоверно различались в мало- и

многоводные годы, за исключением температуры воды ($Z = -0.31$; $p = 0.7535$).

Численность нерестового стада омуля в 1937–1964 гг. составила в среднем 2928 (807–4748, медиана – 2891) тыс. экз. с наметившейся тенденцией снижения к концу периода. Значительное падение численности (до 370 тыс. экз.) отмечено в 1965–1966 гг., после чего с 1 января 1970 г. был введён первый запрет² на вылов омуля в бассейне оз. Байкал. Этот запрет был снят только в 1982 г. В период восстановления и стабилизации (1969–2012) средняя численность нерестового стада омуля изменялась в пределах 628–2754 (в среднем ~ 1700; медиана – то же, что и среднее)

² Приказ Министерства рыбного хозяйства СССР от 01.12.1969 № 401 (<http://www.buryatlaws.ru/index.php?ds=1003018>. Version 10/2023).

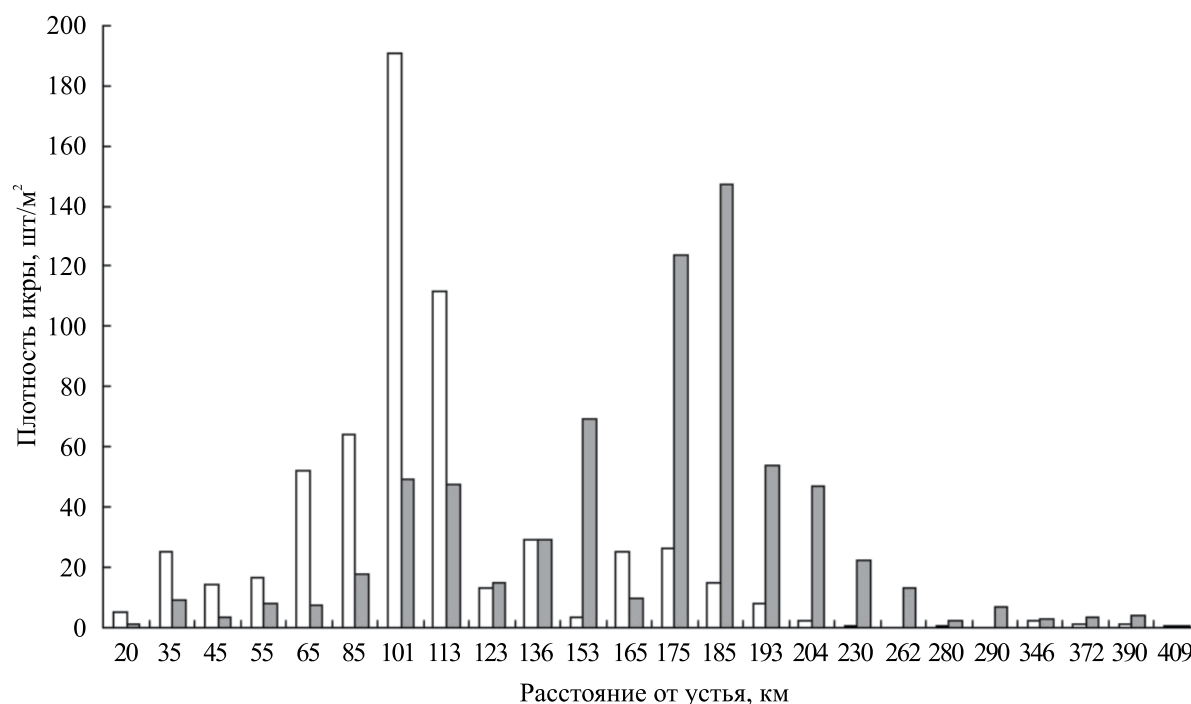


Рис. 4. Распределение икры байкальского омуля *Coregonus migratorius* в р. Селенга в 1984–2019 гг.: (□) – многоводные, (■) – маловодные годы. Максимальное количество икры на участке может не совпадать с максимумом плотности икры из-за разной площади участков нерестилищ: например, пик плотности икры может приходиться на определённый километр, пик же количества икры – на другой.

тыс. экз. В последующие десять лет (2013–2022) численность стада значительно сократилась – почти в три раза, до 572 (289–775, медиана – 619) тыс. экз., в связи с чем в 2017 г. был вновь введён запрет³ на вылов омуля в бассейне оз. Байкал. Самые низкие за всю историю наблюдений показатели отмечены в 2016 и 2022 гг. (соответственно 289 и 297 тыс. экз.), т.е. можно заметить, что увеличения численности до исходных пределов разных периодов не выявлено (Приложение 2).

НН-вылов является одной из наиболее критических причин устойчивого снижения численности омуля. Так, в сентябре 1970–2015 гг. в нижнем течении Селенги был определён потенциальный фонд икры заходящих производителей, по результатам же подлёдной съёмки нерестилищ в декабре этих лет, т.е. спустя месяц после нереста, определяли отложенный фонд икры. С учётом факторов, снижающих количество икры (выедание донными беспозвоночными, рыбами и др.), рассчитывали изначально отложенное её количество. Разница между потенциальным и реально отложенным фондом икры является

недостачей, вызванной НН-выловом омуля во время нерестового хода. В эти годы степень такого изъятия изменялась в пределах 14–98% и составляла в среднем 60% (Базов, Базова, 2016. Табл. 6.10).

Анализ зависимости длины миграционного пути омуля в Селенге от выбранных параметров в период наименее точных исследований (1935–1983) не выявил статистически значимых связей, что объясняется невысокой количественной достоверностью результатов в эти годы (табл. 4).

Остальные выделенные нами отрезки времени – период наблюдений в целом (1920–2022), период точных исследований (1984–2022), периоды маловодных (1995–2017) и многоводных (1984–1994 и 2018–2022) лет – характеризовались сходными между собой результатами. Выявлена, в первую очередь, высокая обратная зависимость дальности нерестовой миграции от КЗ самок омуля ($-0.79 \leq r_s \leq -0.57$; $0 \leq p \leq 0.0039$): при увеличении степени зрелости производителей протяжённость нерестовой миграции сокращается, и наоборот. То есть можно заметить, что дальность миграции омуля зависит в первую очередь от физиологического состояния рыб, определяемого интенсивностью их питания в преднерестовый период (табл. 4).

³ Приказ Министерства сельского хозяйства Российской Федерации от 29.08.2017 № 450 (<http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001201709200029>. Version 10/2023).

Расход воды в сентябре в целом за все годы наблюдений, в периоды точных исследований и маловодных лет также оказывал значительное обратное воздействие ($-0.64 \leq r_s \leq -0.50$; $0 \leq p \leq 0.0014$): чем больше расход воды в реке, тем короче путь во время нерестовой миграции, и наоборот. Закономерность представляется вполне достоверной, так как в анализе использованы данные по значительному количеству лет наблюдений. Такая зависимость связана, вероятно, с увеличением энергетических затрат рыб в соответствии с повышением расхода воды в реке и соответствующим увеличением общей скорости потока (табл. 4).

Протяжённость миграции для всего периода, а также периода точных исследований также оказалась связана с датой начала захода омуля в реку ($-0.53 \leq r_s \leq -0.38$; $0.0004 \leq p \leq 0.0016$). Для маловодного периода эта зависимость приближалась к значимой ($p = 0.0778$) (табл. 4). Тенденция к обратной и в этом случае зависимости выявляет воздействие более позднего захода нерестового стада в реку на сокращение его миграционного пути, что подтверждает полученные ранее данные (Воронов, 1993; Воронов и др., 2020а). Следует отметить, что в периоды многоводных лет сроки захода не оказывали значимого влияния на протяжённость миграции.

По результатам наиболее длительного ряда наблюдений (1936–2020, 79 лет), а также исследований 1984–2020 гг. (37 лет), отмечено, что на дату захода омуля в незначительной степени влияет водность реки ($r_s \leq 0.40$; $p \leq 0.0317$), т.е. при повышении расходов воды сроки захода нерестового стада в реку имеют тенденцию к смещению на более поздние. Также следует добавить, что в многоводные годы, даже если омуль всё же заходит в устье Селенги, стадо впоследствии отстает в нижнем течении в ожидании снижения уровня или продвигается очень медленно. Учитывая такую вынужденную остановку, зависимость начала нерестовой миграции от расхода воды может быть более высокой. Вероятно, что такая остановка начала миграции связана с сокращением энергетических затрат для преодоления встречного потока воды, а также ожиданием наступления более благоприятных условий для дальнейшего продвижения вверх по реке.

И, наконец, в периоды точных исследований и маловодных лет впервые обнаруживается прямое воздействие численности нерестового стада на дальность хода производителей: чем выше численность, тем длиннее путь нерестовой ми-

грации, и наоборот ($0.34 \leq r_s \leq 0.46$; $0.0267 \leq p \leq 0.0361$) (табл. 4). Ранее мы отмечали (Базов, Базова, 2016; Базов и др., 2022), что при большой концентрации производителей в маловодные годы омуль продвигается вверх по течению, расширяя площади для нереста, либо довольствуется уже занятыми нерестилищами, если численность стада небольшая. Это подтверждает выдвинутое ранее Москаленко (1971) предположение о расширении нерестовых площадей при увеличении численности нерестового стада сиговых. Кроме того, в маловодные годы средняя протяжённость нерестовой миграции почти в 1.5 раза выше, нежели в многоводные годы. В многоводные годы омуль менее подвижен, вероятно, из-за невозможности преодолеть значительную силу потока. В то же время в маловодные годы у омуля появляется больше возможностей для рассредоточения по всему руслу Селенги и освоения возможно больших участков нерестилищ в зависимости от численности стада.

В выделенные периоды не выявлено воздействия температуры воды на протяжённость миграции (табл. 4).

Совокупный анализ влияния всех изученных параметров на протяжённость нерестовой миграции омуля в реке по периодам (обобщённые линейные модели) обнаружил сходные результаты: протяжённость нерестовой миграции омуля определялась КЗ самок омуля и расходом воды (1936–2020, периоды менее точных и точных исследований, мало- и многоводных лет, $p < 0.05$). В большей части периода точных исследований (1984–2020) и в маловодные годы (1995–2017) к значимому воздействию отмеченных факторов присоединялось влияние численности нерестового стада ($p < 0.05$).

В свою очередь указанный совокупный анализ показал, что КЗ самок омуля во все периоды, за исключением лет с менее точными исследованиями, обуславливает дату захода: чем *выше* этот показатель, тем *позднее* заход ($p \leq 0.0003$), что и отмечено в тексте ранее. В анализе не выявлено влияния температуры воды на КЗ самок омуля, вероятно, вследствие того, что к моменту захода стада в реку производители уже имеют созревшие в той или иной степени половые продукты. Тем не менее отметим, что более поздний заход стада в реку протекает на фоне понижения температуры воды. Кроме того, известно, что у сиговых рыб с понижением температуры воды наблюдается ускоренное созревание гонад: их нерест начинается и протекает в пределах $-0.4 \dots +11^\circ\text{C}$

(Решетников, 1980; Богданов, 1985). В целом у сиговых, как и у большинства рыб с осенним икрометанием, масса гонад начинает интенсивно увеличиваться в конце августа – начале сентября – за 1.5–2.0 мес. до начала нереста. То есть для сиговых характерен короткий период накопления питательных веществ в ооцитах (Дрягин, 1949; Смирнова-Залуми, 1969; Решетников, 1980; Черняев, 2017).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, протяжённость нерестовой миграции омуля в Селенге значительно варьирует во времени: в годы с пониженными значениями расхода воды и степени зрелости половых продуктов производители продвигаются выше по течению, чем в многоводные годы, и, следовательно, нерестилища располагаются в разных участках реки. Однако это не означает, что омуль является нетребовательным к нерестовым площадям. В подлёдный период в результате промерзания мелководного заиленного побережья, когда к весеннему периоду толщина льда в среднем по реке составляет 1 м, а у берегов может достигать и 2 м, для участка русла на значительном протяжении формируется схожий гидрохимический и гидрологический режим, наблюдается сравнительно однородный состав грунтов – гравийно-галечные субстраты с примесью песка и валунами.

Ранее (Bazova, Bazov, 2021) мы отмечали, что омуль нерестится на твёрдых субстратах, избегает при нересте глубин < 1.5 м и откладывает икру на глубинах 1.5–6.0 м, как правило, на плёсовых участках русла реки при скорости течения до 0.05–1.12 м/с. Наибольшая плотность икры отмечена на участках со скоростью течения 0.1 м/с. Несмотря на то что температура воды в зимний период снижается почти до 0°C, полного промерзания русла Селенги не наблюдается и в таких условиях икра омуля успешно развивается на протяжении долгих 5–6 мес. (ноябрь–апрель) при значительном снижении скорости течения, а также повышении прозрачности воды и относительно благоприятном кислородном режиме. Это изменение характеристик среды обуславливает и другие защитные функции среды обитания: метаболизм водных организмов, потенциальных потребителей икры, при таких низких температурах сводится к минимуму (Prowse, 2001; Danks, 2007). Кроме того, согласно нашим исследованиям (Базов, Базова, 2016), численность таких форм бентоса (личинки веснянок

семейств Perlidae, Perlodidae, жуков *Orectochillus vilosus* Mueller, двукрылых *Atherix ibis* Fabricius, *Hexatoma ussuriensis* Alexander, *Diamesa parancysta* Serra-Tosio) в русле Селенги в период ледостава невысока и от многоводных к маловодным годам изменяется от 5–15 до 26–28 экз/м². В малых же водотоках с повышенной численностью зообентоса икра сиговых рыб способна развиваться в составе пагона (Решетников, Богданов, 2011; Черняев, 2017), между тем данное явление в настоящее время нуждается в более тщательном исследовании. И, наконец, образование ледяного покрова также можно отнести к надёжному защитному укрытию икры от внешнего атмосферного воздействия.

Как было отмечено выше, байкальский омуль в отдельные годы нерестится также в крупных предгорных притоках Селенги – реках Чикой и Орхон. Следует добавить, что омуль никогда не заходит на нерест в такие крупные правые притоки, как реки Уда и Хилок, длиной соответственно 467 и 840 км, впадающие в Селенгу на 156 и 242 км от её устья. Значительная часть бассейна этих рек заболочена (~ 10%) либо занята тайгой – лиственницей, сосной, кедром (Иванов и др., 1973), из-за чего, вероятно, и складывается неподходящий для эмбрионального развития икры химический состав воды. Омуль не нерестится также и в более мелких горных водотоках, например таких, как Темник и Джида, длиной 314 и 567 км, впадающих по левому берегу Селенги на 310 и 346 км.

Всё перечисленное относится к свидетельствам значительной избирательности омуля к режиму эмбриогенеза икры: однообразие условий является залогом успешного развития икры на значительном протяжении бассейна реки (~ 560 км) как на территории России (~ 409 км), так и в пределах Монголии (~ 150 км).

Главным фактором, определяющим направление и протяжённость нерестовой миграции у сиговых, является сложившаяся разобщённость мест нереста и нагула. Нерестилища отделены от мест нагула иногда сотнями километров, на преодоление которых производители затрачивают до нескольких месяцев. Общая для всех проходных сиговых рыб закономерность – связь времени начала нерестовой миграции с длиной миграционного пути: чем длиннее путь, тем раньше начинается миграция (Москаленко, 1971; Шумилов, 1974; Voronov et al., 2021). Вполне соглашаясь с данным положением, отметим, что подтвердить такие сведения для всех сиговых

довольно сложно, так как даже время начала нерестовой миграции у них варьирует в широких пределах.

Москаленко (1971) и Кириллов (2002) на основании многочисленных литературных сведений и собственных исследований приводили данные по заходу и расстоянию нерестовых миграций сиговых рыб России. Так, протяжённость нерестовой миграции арктического омуля *C. autumnalis* (Pallas, 1776) в крупных реках Сибири (Енисей, Лена, Индигирка, Колыма и других) может составлять 1250–2255 км. По р. Хатанга омуль поднимался в верховья р. Хета, преодолевая до 700–800 км. На нерест в эти реки омуль заходит со второй половины июня до середины августа. Муксун *C. muksun* (Pallas, 1814) для нереста может подниматься как на небольшие расстояния (120–300 км, реки Анабар, Яна), так и преодолевать более значительный путь (600–2000 км, реки Обь, Енисей, Лена). Причём по мере увеличения численности (р. Енисей) протяжённость нерестовой миграции может увеличиваться. По Хатанге, Индигирке, Колыме преодолеваемое расстояние во время нерестовой миграции составляет 150–750 км. Заход муксуна в эти реки проходит в июне–августе. Чир *C. nasus* (Pallas, 1776) в начале июля начинает нерестовый ход по рекам Хатанга, Анабар, Яна, Индигирка, Колыма, по которым поднимается на 160–700 км. Сибирская ряпушка *C. sardinella* Valenciennes, 1848 для нереста поднимается в реки Енисей, Лена, Индигирка, Пясины, Колыма (600–1560 км). Нерестилища вида отмечены по руслу и притокам рек Анадырь, Хета (130–540 км), Яна (150–240 км). На нерест ряпушка заходит со второй половины июля до середины августа, на Яне заход начинается в конце августа – начале сентября.

Можно добавить, что сиговые северо-запада Северной Америки (в том числе сибирская ряпушка, берингоморский омуль *C. laurettae* Bean, 1881) мигрируют на нерест, например в бассейне р. Юкон на расстояние до 1400–2000 км вверх по течению, нерестовая миграция последнего длится с марта по октябрь. Массовый же нерест омуля протекает в 500 км от устья Юкона (Brown et al., 2007, 2012; Brown, Daum, 2015). Следует отметить, что более подробные сведения о протяжённости миграций сиговых рыб в зарубежной литературе отсутствуют.

В целом для байкальского омуля, нерестилища которого удалены на значительные расстояния от устья рек (Селенга, Верхняя Ангара,

Баргузин – 300–560 км), начало захода на нерест приходится на конец августа – середину сентября. В малые притоки оз. Байкал с нерестилищами, удалёнными на незначительные расстояния от устья (5–50 км, реки Кичера, Большой Чивыркуй, Безымянка, Большая Речка), омуль с уже созревшими половыми продуктами заходит на 2–3 нед. позже – с середины сентября и вплоть до ледостава, при наступлении оптимальных для икрометания температур (Соллертинский, 1929; Мишарин, 1937, 1953, 1958; Тюрин, Сосинович, 1937; Селезнев, 1942; Стариков, 1953; Сорокин, 1981; Воронов, 1993; Базов, Базова, 2016). Как правило, начало миграций созревающих производителей к приустьевым пространствам нерестовых рек зависит от удалённости нерестилищ от устьев рек: чем короче миграционный путь омуля к нерестилищам, тем позже и при более низкой температуре он заходит в реку, и наоборот (Шумилов, 1971, 1974).

Кроме того, в отличие от данных по Селенге замечено, что верхняя граница нерестилищ омуля в Верхней Ангаре может изменяться в зависимости от водности года: в многоводные годы омуль преодолевает мелководные перекаты, в годы с пониженным уровнем воды у него такая возможность отсутствует, поэтому, чем выше уровень воды, тем длиннее путь в процессе нерестовой миграции, и наоборот (Шумилов, 1971, 1974). Сходные результаты обнаружены и в работе Венглинского (1979): при сравнительно высоком уровне воды производители, например пеляди *C. peled* (Gmelin, 1789), чира и сига-пыжьяна *C. pidschian* (Gmelin, 1789), поднимаются по рекам Обского бассейна (Северная Сосьва, Манья и др.) гораздо выше по течению, нежели в годы с пониженным уровнем режимом.

Следовательно, помимо физиологического состояния рыб уровень (расход) воды в реках является важным разнонаправленным фактором в период их миграций к нерестилищам. На реках с повышенным уровнем режимом во время нерестового хода, где перекаты и плёсы довольно глубоки и не промерзают даже в подлёдный период, уровень воды оказывает обратное воздействие на величину миграционного пути: чем выше уровень, тем меньше протяжённость нерестовой миграции. В реках же, где уровень воды понижен во время нерестового хода и у рыб отсутствует возможность для преодоления мелководных перекатов, в маловодные годы возрастает степень использования нерестилищ, расположенных ниже по течению рек: при пони-

жении уровня воды миграционный путь сокращается, и наоборот.

Среди 22 нерестовых рек бассейна оз. Байкал в р. Селенга сосредоточено 47% нерестилищ омуля. Средняя дата захода омуля в реки зависит от длины реки и расстояния до нерестилищ ($r > -0.75$), причём длина реки определяет общую протяжённость нерестилищ, их максимальную удалённость от устья или полную протяжённость нерестовой миграции ($r > 0.8$) (Voronov et al., 2021). Кроме того, установлена зависимость протяжённости миграции омуля от зрелости половых продуктов (КЗ самок) у рыб разных периодов захода. Воронов (1993; Voronov et al., 2021) считает, что омуль в начальный период захода имеет меньший индекс зрелости⁴ и в нересте занимает верхние участки нерестилищ, омуль же, заходящий в реку позже, имеет более зрелые гонады и нерестится на участках ближе к устью реки. Гидрометеорологические условия, по мнению автора, играют второстепенную роль, сказываются лишь на динамике продвижения и не влияют на протяжённость миграции.

В другом выполненном статистическом анализе протяжённости нерестовых миграций омуля в р. Селенга (Соколов, Калягин, 2001) факторы среды, биологические параметры рыб и характеристики стада по значимости расположены в следующем порядке: дата захода нерестового стада в реку, уровень воды, температура воды, численность нерестового стада; индекс зрелости половых продуктов производителей в этих расчётах занимал последнее место. К сожалению, более подробные сведения в этой работе не представлены. По мнению авторов, необходимо учитывать, что самых верхних границ нерестилищ в годы с наиболее протяжёнными миграциями достигают лишь отдельные небольшие стаи либо единичные экземпляры производителей омуля. Чаше же нерестовый ход омуля заканчивается на более ограниченных участках речного русла с наименьшим уклоном (плёсовые участки), месторасположение которых в р. Селенга, как показывают многолетние исследования, довольно стабильно (приведены названия населённых пунктов): Ильинка–Татаурово (101–130 км от устья р. Селенга), утёс Тологой–Омулевка (175–195 км), Кибалино–Сутой (220–260 км).

⁴ Индекс зрелости (степень зрелости половых продуктов) — отношение КЗ яичников, вычисленное в отдельные моменты их созревания, к максимальному КЗ, %.

Таким образом, необходимо учитывать, что протяжённость нерестовой миграции определяется массовостью нереста основной части нерестового стада в том или ином участке водотока. Данное положение отмечено и ранее (Венглинский и др., 1979; Базов, Базова, 2016): наиболее ценные и ёмкие нерестилища сиговых рыб (пеляди, чира, тугуна *C. tugin* (Pallas, 1814), сига-пыжьяна, байкальского омуля) расположены в средней части бассейна нерестовых рек и выше, для них характерны высокие показатели плотности кладок икры при сравнительно меньшей площади мест нереста. Верхняя же граница нерестилищ определяется лишь икрой, отложенной незначительной частью наиболее крупных производителей (так называемым авангардом), заходящих на нерест, как правило, в более ранние сроки и имеющих менее развитые половые продукты.

Миграция репродуктивно обособленных нерестовых группировок сиговых рыб проходит с определённой закономерностью — производители, имеющие большую упитанность, длину и массу тела, продвигаются в числе первых и осваивают в основном дальние, предгорные нерестилища, что создаёт предпосылку для появления многочисленных генераций, так как выживание икры на таких нерестилищах выше (Селезнев, 1942; Венглинский и др., 1979; Chang-Kue, Jessop, 1997; Вышегородцев, Заделенов, 2013; Богданов, 2019; Воронов и др., 2020б; наши данные). Выдвинуто предположение о сходном характере нерестовых миграций у всех сиговых рыб (Решетников, Богданов, 2011; Богданов, 2019).

Невысокую силу связи протяжённости миграции с численностью нерестового стада омуля р. Селенга можно объяснить, в первую очередь, величиной ННН-вылова (в среднем ~ 60%). Вполне возможно, что в случае отсутствия такого пресса эта связь могла бы быть намного более достоверной. Следует заметить, что численность нерестового стада омуля в XIX в. могла достигать 10 млн экз. (Базов, Базова, 2016). Вероятно, что такое многочисленное стадо, заметно поредевшее в XX–XXI вв. (в среднем до ~ 1.7 млн экз.), могло полностью распределяться по всей Селенге на территории России, а также и в её бассейне в Монголии вплоть до 500–560 км от устья.

Средние значения численности икры (~ 40–50 шт/м²) рассчитаны из средней численности стада в 1.5–1.7 млн производителей (Bazova, Bazov, 2021), следовательно, субстрат реки мог быть нерестилищем (потенциально им остающимся в настоящем и будущем) с пропорционально более высокой средней численностью икры ~ 240–

300 шт/м². По сообщениям же Красношекова (1981), в 1960–1962 гг. в нижнем течении реки на отдельных участках на 1 м² насчитывалось до 10–12 тыс. икринок омуля. Можно добавить, что Мишарин (1958) в 1930-е гг. в реках южного Байкала в разные годы находил на 1 м² 2–11 тыс. икринок омуля. Таким образом, нерестовый потенциал Селенги в настоящее время значительно превосходит возможности стада омуля при его сниженной численности в конце XX – начале XXI вв.

Строительство нескольких ГЭС и реализация других гидротехнических проектов в бассейне Селенги на территории Монголии могут оказать существенное негативное влияние на состояние нерестилищ байкальского омуля. Река Селенга – крупный предгорный водоток со значительным уклоном русла, поэтому возведение подобных сооружений может привести к стремительному снижению выживаемости икры омуля в период ледостава. По расчётам Чалова с соавт. (2016), при введении в эксплуатацию даже одного или двух гидроузлов на притоках Селенги в Монголии низкий зимний сток её воды на границе с Россией увеличится в два-три раза и приведёт к увеличению объёма вод повышенной температуры, сбрасываемых в русло реки. Увеличение температуры в период эмбриогенеза икры может привести к более раннему вылуплению личинок и последующей их гибели в условиях, отличных от оптимальных. Увеличение же скорости течения может вызвать смыв икринок с субстрата.

Реализация гидротехнических сооружений в сочетании с глобальным потеплением и другими антропогенными нарушениями может привести к катастрофическому снижению численности омуля, холодолюбивого эндемика оз. Байкал, что, несомненно, повлияет на состояние всей экосистемы бассейна озера. Река Селенга является нерестилищем и других ценных видов рыб Байкала – байкальского осетра *Acipenser baerii baicalensis* Nikolskii, 1896, занесённого в Красные книги России и Бурятии, белого байкальского хариуса *Thymallus brevipinnis* Svetovidov, 1931 и других рыб. Учитывая все приведённые факты, можно с высокой долей вероятности предсказать крах рыбной промышленности на Байкале, а применению термина “омулёвая бочка” – исчезновение из обихода научно-популярной мысли на Байкале навсегда.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате длительного наблюдения (более 100 лет) за нерестовым стадом байкальского омуля в Селенге в 1920–2022 гг. выявлено, что нача-

ло захода (дата захода) омуля в реку приходится на период с 22 августа по 10 сентября (и лишь только в 2021 г. отмечен наиболее аномальный заход – 15 сентября), при средней дате захода 31 августа. Средняя температура воды в начале захода составляет 15.4 (10–20)°С, средний расход воды, по данным гидрометеопоста “Мостовой” (127 км от устья реки), в это время составляет 1670 (536–3530) м³/с. При этом средняя длина миграционного пути основной части нерестового стада омуля в р. Селенга составляет 192 км (минимальная – 85 км), верхняя же максимальная граница по годам может находиться гораздо выше по течению – вплоть до 500–560 км от устья реки.

Численность нерестового стада омуля в 1937–1964 гг. составила в среднем 2928 (807–4748) тыс. экз. с наметившейся тенденцией снижения к концу периода. Значительное падение численности (до 370 тыс. экз.) отмечено в 1965–1966 гг., после чего был введён первый запрет на вылов омуля в бассейне оз. Байкал. В период восстановления и стабилизации (1969–2012) численность нерестового стада омуля варьировала от 628 до 2754 (в среднем ~ 1700) тыс. экз. В последующие десять лет (2013–2022) численность стада сократилась почти в три раза, до 572 тыс. экз., в связи с чем в 2017 г. был вновь введён запрет на вылов омуля в бассейне оз. Байкал. Минимальная за всю историю наблюдений численность отмечена в 2016 и 2022 гг. (289 и 297 тыс. экз.), т.е. к настоящему времени увеличения численности до высоких пределов разных периодов не произошло.

Таким образом, несомненно, что начатый в XX и продолжающийся в XXI в. активный вековой мониторинг нерестового стада байкальского омуля в р. Селенга необходимо продолжать и в будущем во избежание исчезновения этого уникального вида ихтиофауны из экосистемы оз. Байкал.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Дополнительные материалы размещены в электронном виде по DOI статьи: 10.31857/S0042875224030044.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы весьма признательны сотрудникам Байкальского отделения БайкалНИРО и Байкальского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов: В.А. Петерфельду, П.Е. Галкову, О.И. Журавлеву, А.В. Дубинину, В.А. Кильдюшкину, А.И. Тугарину, С.Г. Афанасьеву, А.В. Варнавскому, В.В. Ткачеву, С.Д. Ильину, А.Ю. Кузнецову, С.В. Кушнareву,

С.В. Чашину, С.С. Убонову и многим другим сибирякам за помощь в отборе проб в суровых зимних условиях. Авторы выражают искреннюю признательность П.И. Кириллову (ИПЭЭ РАН) за внимательное редактирование рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Байкальского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, а также в рамках темы государственного задания Института общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН (регистрационный № 121030900141-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 2. М.: Наука, 253 с.

Афанасьев Г.А. 1980. Экология и воспроизводство байкальского омуля в р. Селенга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИГУ, 22 с.

Афанасьев Г.А. 1981. Экология нерестового стада омуля реки Селенги // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. С. 5–34.

Базов А.В., Базова Н.В. 2016. Селенгинская популяция байкальского омуля: прошлое, настоящее, будущее. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 352 с.

Базов А.В., Базова Н.В., Фролова Н.Л. 2022. Исследования влияния расхода воды на протяженность нерестовой миграции байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Coregonidae) в реке Селенге на базе многолетних данных // Изв. ИГУ. Сер. Биология. Экология. Т. 41. С. 66–84.

<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2022.41.66>

Богданов В.Д. 1985. Экологические аспекты размножения сиговых рыб в уральских притоках Нижней Оби // Экология. № 5. С. 32–37.

Богданов В.Д. 1987. Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Свердловск: Изд-во УО АН СССР, 59 с.

Богданов В.Д. 2007. Выживание икры сиговых рыб на нерестилищах в уральских притоках Нижней Оби // Науч. вестн. Ямало-Ненецкого авт. округа. № 2. С. 42–49.

Богданов В.Д. 2019. Итоги исследований экологических аспектов воспроизводства сиговых рыб нижней Оби // Матер. Междунар. симп. “Экология и эволюция: новые горизонты”. Екатеринбург: Изд-во ГУ. С. 475–478.

Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А. и др. 2005. Экологическое состояние притоков нижней Оби (реки Харбей, Логотъеган, Щучья). Екатеринбург: Изд-во УрГУ, 236 с.

Венглинский Д.Л., Шишмарев В.М., Мельниченко С.М., Паракецов И.А. 1979. Экологические аспекты естественного воспроизводства и охраны сиговых рыб // Тр. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Вып. 121. С. 3–37.

Войтов А.А. 1981. Биологическая характеристика и воспроизводство омуля в р. В. Ангара // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. С. 70–75.

Воронов М.Г. 1993. Эколога-биологические основы повышения эффективности воспроизводства омуля в р. Селенге в современных условиях: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 18 с.

Воронов М.Г., Воронова З.Б., Воронов А.М. 2020а. Экспресс-методики, как надежный инструмент мониторинга биолого-физиологического состояния производителей байкальского омуля р. Селенги // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. “Актуальные вопросы развития аграрного сектора экономики Байкальского региона”. Улан-Удэ: Изд-во БГСХА. С. 302–307.

Воронов М.Г., Жугдурова С.В., Ахметшакирова Е.Ю. 2020б. Морфофизиологические показатели у производителей омуля разных периодов захода в р. Селенга // Там же. С. 308–316.

Вышегородцев А.А., Заделенов В.А. 2013. Промысловые рыбы Енисея. Красноярск: Изд-во СФУ, 303 с.

Дрягин П.А. 1949. Половые циклы и нерест рыб // Изв. ВНИОРХ. Т. 28. С. 3–114.

Иванов Е.Г., Данилова Л.П., Зильберштейн В.И., Быстрова И.Ф. 1973. Описание отдельных рек // Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 16. Ангара-Енисейский район. Вып. 3. Бассейн озера Байкал (Забайкалье). Л.: Гидрометеиздат. С. 40–236.

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

Кириллов А.Ф. 2002. Промысловые рыбы Якутии. М.: Науч. мир, 194 с.

Краснощеков С.И. 1981. Биология омуля озера Байкал. М.: Наука, 143 с.

Мишарин К.И. 1937. К биологии нереста омуля *C. autumnalis migratorius* (Georgi) в речках Средней и Южной части Байкала // Изв. БГНИИ ИГУ. Т. 7. Вып. 3–4. С. 236–288.

Мишарин К.И. 1953. Естественное размножение и искусственное разведение посольского омуля в Байкале // Изв. БГНИИ при Вост.-Сиб. гос. ун-те. Т. 14. Вып. 1–4. 133 с.

Мишарин К.И. 1958. Байкальский омуль // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск: Иркут. кн. изд-во. С. 130–287.

Москаленко Б.К. 1971. Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищ. пром-сть, 183 с.

Обязов В.А., Смахтин В.К. 2013. Влияние изменений климата на речной сток в зимний период в Забайкалье // Метеорология и гидрология. № 7. С. 95–102.

Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 301 с.

Решетников Ю.С., Богданов В.Д. 2011. Особенности воспроизводства сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 4. С. 502–525.

Селезнев В.Н. 1942. Байкальский омуль, его естественное размножение и перспективы искусственного разведения // Изв. БГНИИ при Вост.-Сиб. гос. ун-те. Т. 9. Вып. 1–2. С. 24–38.

- Смирнова-Залуми Н.С. 1969. Причины изменения возрастного состава нерестового стада посольского омуля // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М.: Наука. С. 225–230.
- Соколов А.В., Калягин Л.Ф. 2001. Общая оценка уровня воспроизводства байкальского омуля // Состояние и проблемы искусственного воспроизводства байкальского омуля. СПб: Комплекс. С. 7–15.
- Соллертинский Е.С. 1929. Очерк рыбного хозяйства Бурят.-Монгол. А.С.С. Республики. Верхнеудинск: Тип. БГИ, 69 с.
- Сорокин В.Н. 1981. Условия естественного воспроизводства омуля в р. Селенга // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. С. 34–44.
- Стариков П.С. 1953. Опыт учета выживаемости икры омуля на естественных нерестилищах речки Большой // Изв. БГНИИ при ИГУ. Т. 14. Вып. 1–4. С. 198–235.
- Стерлягова М.А., Карпушин А.И. 1981. Воспроизводство чивыркуйского омуля // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. С. 82–88.
- Тюрин П.В., Сосинович П.Н. 1937. Материалы к познанию нереста байкальского омуля в р. Кичере // Изв. БГНИИ при ИГУ. Т. 7. Вып. 3–4. С. 198–224.
- Чалов С.Р., Гречушников М.Г., Варенцов М.И., Касимов Н.С. 2016. Современная и прогнозная оценка стока воды и наносов рек бассейна Селенги // География и природ. ресурсы. № 5. С. 39–48.
[https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2016-5\(39-48\)](https://doi.org/10.21782/GIPR0206-1619-2016-5(39-48))
- Черняев Ж.А. 2017. Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. М.: Т-во науч. изд. КМК, 329 с.
- Шимараев М.Н., Куимова Л.Н., Синюкович В.Н., Цехановский В.В. 2002. О проявлении на Байкале глобальных изменений климата в XX столетии // Докл. РАН. Т. 383. № 3. С. 397–400.
- Шулев В.В. 1981. Состояние естественного воспроизводства омуля в р. Баргузин // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск: Наука. С. 75–82.
- Шумилов И.П. 1971. Выживаемость икры байкальского омуля *C. autumnalis migratorius* (Georgi) на нерестилищах р. Кичеры и влияние водности реки на урожайность поколений // Вопр. ихтиологии. Т. 11. Вып. 2. С. 280–289.
- Шумилов И.П. 1974. Биологические основы восстановления и рационального использования запасов северобайкальского стада омуля // Омули Байкала. Новосибирск: Наука. С. 81–134.
- Bazova N.V., Bazov A.V. 2021. Influence of abiotic factors on incubation of Baikal omul eggs in the Selenga River (Lake Baikal Basin) // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. V. 908. Article 012013.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/908/1/012013>
- Brown R.J., Daum D.W. 2015. Spawning distribution of Bering ciscoes in the Yukon River // Trans. Am. Fish. Soc. V. 144. № 2. P. 292–299.
<https://doi.org/10.1080/00028487.2014.988881>
- Brown R.J., Bickford N., Severin K. 2007. Otolith trace element chemistry as an indicator of anadromy in Yukon River drainage coregonine fishes // Ibid. V. 136. № 3. P. 678–690.
<https://doi.org/10.1577/T06-040.1>
- Brown R.J., Daum D.W., Zuray S.J., Carter III W.K. 2012. Documentation of annual spawning migrations of anadromous coregonid fishes in a large river using maturity indices, length and age analyses, and CPUE // Adv. Limnol. V. 63. P. 101–116.
<https://doi.org/10.1127/advlim/63/2012/101>
- Chalov S.E., Kasimov N.I., Lychagin M.I. et al. 2013. Water resources assessment of the Selenga-Baikal river system // Geoöko. V. 34. № 1–2. P. 77–102.
- Chang-Kue K.T.J., Jessop E.F. 1997. Broad whitefish radio-tagging studies in the lower Mackenzie River and adjacent coastal region, 1982–1993 // Proc. of the broad whitefish workshop “The biology, traditional knowledge and scientific management of broad whitefish”. Can. Techn. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 2193. Winnipeg: DFO. P. 117–146.
- Danks H.V. 2007. How aquatic insects live in cold climates // Can. Entomol. V. 139. № 4. P. 443–471.
<https://doi.org/10.4039/n06-100>
- Frolova N.L., Belyakova P.A., Grigoriev V.Y. et al. 2017. Runoff fluctuations in the Selenga River basin // Reg. Environ. Change. V. 17. № 7. P. 1965–1976.
<https://doi.org/10.1007/s10113-017-1199-0>
- Hampton S.E., Izmet'eva L.R., Moore M.V. et al. 2008. Sixty years of environmental change in the world's largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia // Glob. Chang. Biol. V. 14. № 8. P. 1947–1958.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01616.x>
- Prowse T.D. 2001. River-ice ecology. II: biological aspects // J. Cold Reg. Eng. V. 15. № 1. P. 17–33.
[https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0887-381X\(2001\)15:1\(17\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0887-381X(2001)15:1(17))
- Voronov M.G., Bolshunova E.A., Luzbaev K.V. 2021. Spawning migrations of the Baikal omul // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. V. 670. Article 112017.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/670/1/012017>

DISTANCE OF THE SPAWNING MIGRATION OF BAIKAL OMUL *COREGONUS MIGRATORIUS* (SALMONIDAE: COREGONINAE) IN THE SELENGA RIVER (LAKE BAIKAL BASIN)

A. V. Bazov¹, N. V. Bazova^{2, *}, and N. L. Frolova³

¹*Baikal Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Ulan-Ude, Russia*

²*Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russia*

³*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

**E-mail: selengan@yandex.ru*

The results of a study of the distribution of eggs of Baikal omul *Coregonus migratorius* in a large foothill watercourse in Siberia in 1935–2022 are presented. The distance of omul spawning migration in the Selenga River (some of the river parameters are taken into account since 1920) depends on a certain combination of abiotic environmental factors, biological parameters of spawners, timing of entry into the river, and the number of their spawning herd. The distance of migration has a high inverse correlation with the degree of maturity of the spawners, which is expressed by the maturity index of omul females, as well as with the timing of herd entry into the river and water consumption at the beginning of migration (September). The higher the maturity of the reproductive products of spawners, the shorter the migration route, and vice versa. In addition, the maturity of spawners also determines the timing (date) of stock entry into the river: less mature individuals enter the river earlier and are distributed at spawning grounds higher upstream, while more mature individuals enter the river later and spawn downstream of the river. The distance of omul spawning migration increases during a decrease in the water flow of the Selenga River in September and, on the contrary, decreases with increase in water flow. Finally, The distance of the spawning route of omul in Selenga is determined by the size of the spawning stock: the higher the number of spawners, the more area they need for spawning and the longer their spawning route. Water temperature does not influence the length of omul spawning migration. The spawning run takes place against the background of a decrease in water temperature in the river.

Keywords: Baikal omul *Coregonus migratorius*, biological characteristics, spawning herd, distance of spawning migration, environmental factors, Selenga River.