

Научная статья  
УДК 597.552.5  
<https://doi.org/10.24143/1812-9498-2022-1-16-24>

## Распространение и миграционный цикл нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773)

Марселла Владимировна Бухардинова

Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения Российской академии наук,  
Тобольск, Россия, [bmarsella@mail.ru](mailto:bmarsella@mail.ru)

**Аннотация.** На основе литературных источников рассматриваются ареал и миграции нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773). Данная рыба является подвидом белорыбицы, относится к роду нельмы семейства сиговых и представляет большой интерес для исследователей, т. к. является одним из ценнейших промысловых объектов. В результате анализа и систематизации данных показано, что нельма осуществляет миграции во все крупные реки, впадающие в Северный Ледовитый океан. В рассматриваемых реках и озерах представлена особями полупроходной, а также туводной речной и озерной форм. Огромное влияние на характер миграций и биотоп нельмы оказывает гидрологическая характеристика водоема. Приведены данные о влиянии антропогенного фактора на миграции данного подвида. Установлено что сооружения ГЭС, создание водохранилищ и зарегулирование стоков рек негативным образом влияют на это сложное и глубокое по биологическому смыслу явление. После перекрытия некоторых крупных рек плотинами ГЭС многие популяции обской и енисейской нельмы были лишены части естественного ареала, сократились продолжительность и протяженность миграций, а в верховьях Оби и Енисея и водохранилищах сформировались туводные (жилые) стада. В связи с вмешательством человека в естественные процессы развития и воспроизводства рыб запасы ценных и промысловых видов сильно сократились. Таким образом, данный фактор внес значительные изменения в жизненный цикл нельмы. В целом можно утверждать, что миграции нельмы в отдельных водоемах изучены недостаточно и требуют детального рассмотрения с целью защиты и сохранения этого редкого подвида семейства сиговых рыб.

**Ключевые слова:** нельма, сиговые, ареал, миграция, нерест

**Для цитирования:** Бухардинова М. В. Распространение и миграционный цикл нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) // Вестник Астраханского государственного технического университета. 2022. № 1 (73). С. 16–24. <https://doi.org/10.24143/1812-9498-2022-1-16-24>.

Original article

## Distribution and migration cycle of nelma *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773)

Marsella V. Bukhardinova

Tobolsk Complex Scientific Station of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,  
Tobolsk, Russia, [bmarsella@mail.ru](mailto:bmarsella@mail.ru)

**Abstract.** The article considers the natural habitat and migrations of nelma *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) on the basis of literary sources. This fish is a subspecies of white salmon. It belongs to the genus of nelma of the whitefish family and is of great interest for researchers, as nelma is one of the most valuable commercial objects. According to the result of analysis and data systematization, nelma is found to migrate to all major rivers flowing into the Arctic Ocean. In the rivers and lakes under consideration it is represented by the semi-anadromous species, as well as non-migratory river and lake species. The hydrological description of the reservoir has a huge influence on nelma's migrations and biotopes. Data on the anthropogenic factor influence on the migration of this subspecies are also given. It has been stated that the construction of hydroelectric power stations, building the reservoirs and regulation of river flows negatively affect this biological complex phenomenon. After blocking some large rivers by hydroelectric dams many populations of the Ob and Yenisei nelma were deprived of their natural habitat, the duration and extent of migrations were reduced, and non-migratory (residential) stocks developed in the upper reaches of the Ob, the Yenisei and the reservoirs. Due to the human intervention in the natural processes of fish development and reproduction, the stocks of valuable commercial species have been greatly reduced. Thus, this factor has brought in the significant changes in the life cycle of nelma. In general, it can be inferred that nelma migrations in individual water bodies have not been studied enough and require detailed consideration in order to protect and preserve this rare subspecies of the whitefish family.

**Keywords:** nelma, white salmon, range, migration, spawning

**For citation:** Bukhardinova M. V. Distribution and migration cycle of nelma *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773). *Vestnik of Astrakhan State Technical University*. 2022;1 (73):16-24. (In Russ.) <https://doi.org/10.24143/1812-9498-2022-1-16-24>.

### Введение

Миграции рыб являются неотъемлемой частью их жизни и адаптационным механизмом, который способствует расширению ареала вида и повышению численности популяции. Данное явление есть результат перемещения рыб в пространстве, связанного с поиском пищи, размножением и зимовкой. Нагульные, нерестовые и зимовальные миграции составляют единый миграционный цикл.

Нельма часть жизни проводит в реке, часть жизни – в опресненных морских водах. Таким образом, данная рыба является полупроходным подвидом. Зимой, в связи с увеличением солености моря, нельма скапливается в устье дельты рек. В дельте рек она нагуливается, растет, достигает половой зрелости и формирует нерестовые стада, в которых встречается весь размерный ряд, от молоди до половозрелых особей данного подвида. Весной, когда вскрываются водоемы, а иногда и подо льдом стада нельмы начинают активно входить в реки. Для данного подвида характерны самые протяженные миграционные пути в пределах своего ареала по сравнению с другими представителями сиговых. Миграционный период может длиться более полутора-двух месяцев, а преодолеваемое расстояние достигает нескольких тысяч километров. Обладая наименьшей удельной поверхностью, нельма идет на нерест в числе первых и продвигается высоко против быстрого течения в каждой реке и ее притоках, впадающих в Северный Ледовитый океан. Чтобы преодолеть огромные расстояния, особи нельмы объединяются в стаи. Перемещение стаями не только облегчает рыбам поиск оптимального пути миграции, но и повышает ее точность, делает рыб менее уязвимыми для хищников и уменьшает энергозатраты [1]. Нерест происходит семейно, подобно щукам. Чарышские рыбаки в Алтайском крае нередко имеют возможность наблюдать ход нельмы для метания икры [2].

Нельма является полициклическим видом. После наступления половой зрелости она нерестится с интервалом в 2-3 года. Таким образом, для нельмы характерна неежегодность размножения. С конца второй – начала третьей декады сентября, обычно до ледостава, начинается нерест данного подвида и заканчивается в первой декаде ноября подо льдом. Как только температура воды снижается до 3–8 °С, нельма поднимается на нерест. Сроки нереста озерных форм в пределах сибирского ареала варьируют в определенном интервале, характерном для данного подвида. Нельма относится к псаммолитофилам, откладывающим икру на песчано-галечный (или галечно-песчаный) грунт [3]. Нельма никогда

не мечет икру в крупных водоемах, а входит с этой целью в небольшие речки, избегая быстротекущих и порожистых мест [2].

Одним из главных периодов жизни для нельмы, как и для других полупроходных сиговых рыб, является пассивный скат личинок по течению к нагульным водоемам от мест выклева. Покатная миграция имеется не только у полупроходных форм нельмы, но и у туводных. Из анализа литературных источников следует, что нет единого фактора, определяющего интенсивность покатной миграции и ее изменения в течение сезона. Динамика ската молоди связана с изменением многообразных абиотических и биотических факторов среды, однако главным механизмом сезонной динамики покатной миграции являются комплексы врожденных поведенческих реакций и морфологических адаптаций, регулирующие пространственное распределение молоди. Регуляция покатной миграции внутри популяции тесно связана с конкретными условиями среды обитания. Особенности поведения, заложенные в генотипе, не всегда реализуются. Таким образом, покатные миграции даже у полупроходных рыб не всегда проявляются. В связи с этим нельзя говорить об «инстинкте ската». Неправильным будет и выделение специального «этапа ската», на котором данный инстинкт должен проявляться. Скаты даже у одного вида рыб могут осуществляться на различных этапах онтогенеза. В результате строительства ГЭС единство миграционного цикла рыб в большинстве случаев оказалось нарушенным. При последовательном продвижении по различным этапам участка «река – водохранилище – река» происходит резкое изменение – «корректировка» – количественного состава покатников в водохранилище три раза, при скате через плотину и на участке ниже плотины [4]. Также свои коррективы в миграционные процессы вносят наступление ледостава и поступление в водоемы вод, богатых гумусом и закисью железа, окисление которых приводит к дефициту кислорода и, как следствие, заморам. В свою очередь, икра сиговых имеет свойство вмерзания в лед для повышения жизнеспособности в условиях замора и как надежное средство защиты от хищников [5].

Огромное влияние на миграции рыб оказывают гидрологические и геофизические факторы. Но переоценивать их значение нельзя. Абсолютного автоматизма здесь не наблюдается. Дело не только в силе и качестве раздражения, но и в форме восприятия его рыбой. Внутреннее состояние рыбы зависит, прежде всего, от ее возраста и половой зрелости. Все эти установки и переключения реакций рыбы на внешние раздражения являются врожденными и закрепленными наследственностью. Генетическая преемственность инстинктов

подводит нас к необходимости признать ряд исторических причин, которые влияют на формирование миграций рыб [6]. Что касается покатных миграций молоди рыб, комплексы причинно-следственных связей, реализующих их, включают три порядка механизмов. Механизмы первого порядка подготавливают «почву» для миграции, второго – реализуют их, третьего – диктуют пространственно-временную структуру распределения молоди в потоке. У сиговых рыб к механизмам первого порядка относятся морфологические адаптации – большой желточный мешок и способность личинок к длительной двигательной активности при отсутствии корма; фотореакция и специфическая поведенческая реакция, обеспечивающая векторизацию движения личинок в потоке. Личинки сиговых рыб не имеют возможности сопротивляться потоку, поэтому их скат осуществляется пассивно. Однако личинки реагируют на течение и при длительном скате могут в определенной мере менять свое положение в потоке вплоть до выхода из него в некоторых случаях. Механизмы третьего порядка определяют пространственное распределение личинок, которые у сиговых рыб имеют схожие черты с другими видами. Особенность сиговых заключается в том, что длительная миграция (свыше 5 дней) изменяет вертикальное распределение личинок с поверхностного на придонное, что связано с ослаблением двигательной гидростатической реакции [7].

Для нельмы характерен первый тип миграционного цикла полупроходных рыб. Производители совершают анадромную нерестовую миграцию из солоноватых вод в пресные, что, прежде всего, связано с необходимостью пресноводной среды для развития икры. Отнерестившиеся особи и потомство совершают катадромные миграции из пресных вод в солоноватые. Помимо этого особи могут совершать анадромную зимовальную миграцию из солоноватых вод в пресные и нагульную катадромную миграцию из пресных вод в солоноватые [8]. Известно, что нельма выдерживает соленость воды до 18–20 ‰. Являясь сильной пелагической рыбой, она получила возможность широко расселяться благодаря пониженной солености морей Карского и Лаптевых. Таким образом, ареал этого вида, несомненно, становится циркумполярным [9]. Данный подвид, относясь к арктическому пресноводному фаунистическому комплексу, имеет обширное распространение в Азии и Северной Америке [10].

Целью исследования является анализ и систематизация данных по распространению и миграционным циклам нельмы (*Stenodus leucichthys nelma*).

### Результаты и их обсуждение

Исследование по изучению ареала и миграций нельмы проводилось посредством анализа и систематизации литературных источников, статей, книг, изданных в 1948–2020 гг.

Нельма населяет практически все реки Ледовитого океана, на территории России – от Белого моря до Анадыря; в водоемах Северной Америки – в реках Кускокуим, Юкон, Маккензи и др. В определенных условиях нельма формирует в реках местные локальные стада (туводная речная форма) [3].

В бассейне Оби нельма обитает на всем протяжении реки – от губы до истоков, а также в Иртыше, включая Черный Иртыш (притоки Кальджир, Бельшех и Буурчум), оз. Зайсан, реках Тобол, Тур, Тавда, Ишим, Конда. В поисках пищи в р. Надым заходит только молодь этого подвида (0–5+). В р. Юрибей нельма заходит с началом половодья на нагул из Гыданского залива. Несмотря на большое распространение, здесь она малочисленна. В р. Лонготъеган нельма водится единично. Таким образом, нельма встречается во всех крупных притоках Оби и Иртыша. В оз. Сартлан, куда были вселены сеголетки нельмы, условия для ее размножения оказались неподходящими, и она там не прижилась [3].

В Обь-Иртышском бассейне нельма имеет один из самых протяженных ареалов. В результате перекрытия Оби плотиной Новосибирской ГЭС и Иртыша – Усть-Каменогорской и Бухтарминской ГЭС – в верховьях данных рек сформировались жилые стада нельмы. В середине 1950-х гг., до строительства плотины Новосибирской ГЭС, нельма была широко распространена по всей акватории Верхней Оби, включая ее основные притоки, реки Бию, Катунь, Чарыш и Чумыш. Плотина гидроузла отрезала в 1956 г. более 60 % нерестилищ этого вида и изолировала от основного стада производителей, поднявшихся на нерест, и молодь, не успевшую скатиться в низовья, за счет которых в дальнейшем на «отрезанном» участке сформировалось туводное стадо. Это локальное стадо поднималось для нереста в реки Катунь, Бию, Ануй, Алей, Иня и Чарыш, а роль нагульного и зимовального водоема, по аналогии с Обской губой, выполняло Новосибирское водохранилище. Первые два десятилетия после зарегулирования Оби нельма была распространена на всем отрезке Оби выше водохранилища и в самом водохранилище, что было подтверждено промысловой статистикой до 1973 г. В последующие годы под влиянием браконьерского промысла и загрязнения нерестилищ на речном участке верхней Оби сокращается ареал и снижается численность нельмы. В настоящее время помимо русла р. Оби нельма встречается лишь в нижнем течении рек Бия и Катунь и в среднем и нижнем течении р. Чарыш. Нерестилища достоверно сохранились лишь в Чарыше [11]. По другим данным, в настоящее время нельма нерестится главным образом в притоках Оби – Чулыме и Кети, перед ледоставом (в октябре), при температуре воды 8,5–4,4 °С [3]. Хотя нельма в Обь входит в большом количестве, но в реках Исеть, Пышма, Миасс, Тура, Тавда и Лозьва ловится единично. В сентябре и не позднее октября в реках Северного Урала нельма очень медленно начинает скатываться вниз, и весь

ма возможно, что некоторые особи остаются в реке не менее года, а иногда и вовсе не уходят в море [2]. До настоящего времени сохранилось значение приплотинного сигового нерестилища для нереста полупроходных видов, несмотря на значительные преобразования р. Оби в связи с бурным развитием инфраструктуры. Нерестовый участок на акватории Оби в черте Новосибирска является южной границей естественного воспроизводства нельмы [12].

Заморные явления вносят свои коррективы в миграции и сезонное распределение не только нельмы, но и всех рыб в целом. Осенью, еще до ледостава, значительная часть рыб уходит из заморной зоны, поднимаясь по рекам Обь, Иртыш и их притокам выше заморных участков. Оставшиеся в реке рыбы скатываются под влиянием заморных вод в губу. Наиболее подвержены замору Среднеобский и Нижнеобский озерно-речные районы [13]. Заморные явления, а также соленые воды Карского моря (в зимний период) оказывают существенное влияние на характер миграций в Обь-Тазовской устьевой области. С января по март под сильным влиянием заморного явления пребывают вся южная часть Тазовской губы и значительный район южного участка Обской губы. В летнее время Тазовская губа является нагульным водоемом для большинства видов рыб, в том числе и для половозрелых особей нельмы, пропускающих нерест. Для другой части половозрелых особей в конце июля – начале августа начинается нерестовая анадромная миграция к местам нереста. Зимовальная миграция рыб в Обь-Тазовской устьевой области наблюдается в конце октября – начале ноября. Снижение концентрации растворенного в воде кислорода является стимулом для начала нереста. Основная масса сиговых рыб, скатывающихся после нереста, успевает зайти в эстуарии. В Тазовской губе зимовальная миграция происходит главным образом вдоль восточного берега, в то время как в Обской губе – преимущественно вдоль западного берега. Нельма зимует в южной части Обской губы, нахождение ее в солоноватых водах средней части носит временный характер, связанный с кормлением [14].

В р. Иртыш в северной части территории Омской области первый ход особей полупроходной формы во второй половине июля связан с подъемом производителей, нерестящихся осенью этого же года; во второй половине октября вверх поднимаются особи с незрелыми половыми продуктами, проводящие в среднем течении р. Иртыш еще один год и нерестящиеся на следующий год. Осенью готовые к нересту особи достигают нерестилищ. Весенняя миграция из Обской губы вверх по рекам Обь и Иртыш для части особей полупроходной нельмы является нагульной, а для половозрелых особей со зрелыми половыми продуктами – нерестовой [15].

В бассейне р. Северная Сосьва нельма широко распространена, но малочисленна. Здесь обитает локальное стадо. Присутствие в реке рыб всех возрастов в течение всего года является подтверждением этому. Вероятно, это оставшиеся после нереста производители и неполовозрелые особи, которые в поисках корма заходят из р. Обь. Попадая в заливные озера и старицы, они остаются в бассейне реки на зимовку. Полупроходная нельма поднимается на нерест как в Северную Сосьву, так и в ее притоки – реки Хулгу, Манью, Народу. Нельма поднимается вслед за тугуном во второй половине сентября. Нерест проходит в конце сентября при температуре воды 4–8 °С. Вылупление личинок проходит в мае подо льдом, после чего они скатываются по течению и появляются в низовье р. Северная Сосьва после ледохода. В это время пойменные соры залиты водой и являются хорошими нагульными акваториями. Часть личинок остается в пойме Северной Сосьвы, а часть выносятся в русло и пойму Малой Оби [16]. По сравнению с личинками из других нерестовых притоков нижней Оби у личинок Северной Сосьвы один из наиболее длинных миграционных путей. Их скат в низовьях реки имеет свои характерные особенности. В районах нерестилищ пик ската происходит на сутки – двое раньше ледохода; преобладает прямая зависимость интенсивности миграции от изменений расходов воды; распределение личинок в верхних слоях потока. Для ската личинок сиговых рыб в низовьях реки характерны следующие особенности: пик ската происходит после ледохода, интенсивность миграции не связана с изменениями расхода воды, наибольшие концентрации личинок локализованы в придонных и средних горизонтах потока [7].

В бассейне Енисея нельма обитает главным образом на отрезке от Енисейского залива до устья Ангары, выше по Енисею в настоящее время встречается редко. В Ангаре нельма не встречается. До зарегулирования Енисея плотинами Саянской и Красноярской ГЭС нельма отмечалась до Минусинска. Как и в Оби, в Енисее выделяют полупроходную, более многочисленную, и туводную формы нельмы. Полупроходная нельма нагуливается в низовьях Енисея, в Енисейский залив проникает до зоны соленых вод, но не заходит в них, а держится в бухтах и прибрежных участках с пресной водой. На нерест эта форма нельмы поднимается вверх по реке на расстояние до 1 600 км и более от мест нагула. Жилая форма отмечена в русле Енисея и некоторых притоках. В низовьях Енисея жилая нельма не встречается. Нет этой рыбы и в Енисейских водохранилищах. В левые притоки Нижнего Енисея – от Турухана до Танамы включительно – нельма заходит в небольшом количестве на нагул. В р. Курейку она поднимается до Графитового порога, в Хантайку – до плотины Хантайской

ГЭС. В Пясины отмечены как полупроходная форма, заходящая сюда на нерест, так и, возможно, туводная озерно-речная. С наступлением весны и повышением уровня воды в Енисее нельма всех возрастов начинает подниматься с мест зимовки на нагул в дельту Енисея. Со снижением уровня воды нельма выходит из протоков дельты. Молодь и пропускающие в данном году нерест взрослые особи рыб остаются на нагул в низовьях Енисея, а участвующие в нересте производители начинают нерестовый ход. Весьма заметной эта миграция становится в начале июля, активно продолжается до конца месяца и едва заметно тянется до середины – конца августа. В сентябре – начале октября нельма достигает мест нереста. Температурный режим воды в районе нерестилищ (у д. Сумароково) в начале сентября составляет 14–15 °С, в третьей декаде сентября – 10–6 °С, в середине октября – 5–3 °С. Сразу же после нереста нельма скатывается. Появившаяся весной из икринок молодь нагуливается в реке в течение нескольких лет и постепенно мигрирует к устью реки [3].

Зарегулирование стока реки внесло кардинальные изменения в привычные условия обитания рыб. В связи с функционированием Красноярской ГЭС произошло увеличение теплового стока воды в зимний период, а также сокращение ареала нельмы. Температурный фактор играет существенную роль в развитии икры сиговых. Преждевременный выклев снижает жизнеспособность личинок из-за отсутствия пищи. Естественный выклев приурочен ко времени разрушения ледяного покрова, т. е. ко времени подъема уровня воды [17]. Таким образом, антропогенный фактор вносит свои коррективы в естественный процесс развития личинок нельмы.

Нельме р. Анадырь свойствен полупроходной образ жизни. Она в течение всего года встречается во внутренней части Анадырского лимана, где придерживается устьевых пространств рек с очень низкой соленостью [18]. Зимует нельма в низовьях реки и эстуарной зоне залива Онемен. Нерестовая и нагульная миграции начинаются еще подо льдом. Половозрелые рыбы и часть молоди поднимаются вверх по реке в район основных нерестилищ (среднее течение), большинство же незрелых особей остается на нагул в нижнем 300-километровом участке Анадыря. Нельма нерестится на глубоких бьефах протоков Ваткина и Гунченко. Температурный режим воды в этот период достигает 6–8 °С. В результате пассивной миграции в личиночный период происходит расселение нельмы по реке с нерестилищ во время весеннего паводка. В свою очередь, молодь нагуливается не только в русле реки, но и в прирусловых озерах [18].

Печора населена несколькими видами сиговых рыб, относящихся к проходным, полупроходным и немигрирующим рыбам. Анадромная миграция

полупроходной нельмы преимущественно проходит до верхних участков Средней Печоры, меньшая часть популяции этой рыбы нерестится в р. Уса. Перемещаясь от устья Усы вверх по Средней и Верхней Печоре до уральских истоков реки, нельма постепенно выпадает из списка рыб, обитающих здесь [19]. Также она отмечена в притоках р. Илыч, описаны случаи захода нельмы в р. Адзьва (до Вашуткиных озер) [10].

В р. Лена нельма отсутствует только в верхнем течении. Весной, в ледоход, поднимается на нерест до р. Джерба (среднее течение Лены). Единичные особи встречаются в р. Витим. Отмечено, что весенний ход нельмы в этих краях заканчивается к 20 июля. Нельма поднимается западной Оленекской протокой и, войдя в р. Лена, придерживается западной стороны. По результатам проведенных исследований установлено, что нельма нагуливается преимущественно в прибрежных районах шельфа моря Лаптевых. Также местом нагула данного подвида является устьевая область дельты Лены, где происходит рост, половое созревание и формирование нерестовых стад. Здесь можно встретить весь размерный и возрастной ряд нельмы [20]. С нерестилищ р. Лена, расположенных в 2–3 тыс. км от устья, после завершения нерестовой миграции и нереста производители скатываются в низовья реки летом. Личинки нельмы, вылупившись из икры, также сносятся в низовья рек, но часть молоди задерживается близ нерестилищ до следующего года и лишь постепенно, в течение нескольких лет, скатывается вниз по течению. Часть молоди полупроходной нельмы, не мигрирующая в низовья рек, в дальнейшем может пополнять локальные стада [3].

В р. Колыма нельма распространена от авандельты до Сейчмана (1 550 км от устья Колымы). Однако южная граница ее обитания в Колыме проходила значительно выше до перекрытия Колымы плотиной Усть-Среднеканской ГЭС в 2012 г. Известны случаи поимки нельмы в верхнем течении Колымы, в районах рек Средникан, Таскан и Бохапча. Таким образом, нельма обитает в основном русле Колымы и нижнем течении некоторых крупных притоков, таких как Анюй, Омон, Коркодон, Буюнда. Нельма заходит в левый приток Колымы – р. Ясачная. Есть предположение, что в пределах Магаданской области обитает туводная форма нельмы. Нерестится нельма в конце сентября – начале октября в затонах, высланных галькой, глубиной 2–3 м со слабой проточностью воды при температуре воды 3–6 °С [21].

Аналогичным образом миграционный цикл нельмы проходит и в других реках Якутии, к которым относятся реки Анабар, Оленек, Яна, Индигирка, Алазея. Схема миграций нельмы в данных водоемах такова. Половозрелые особи нельмы поднимаются вверх по реке из района зимовки

к местам нереста вскоре после весеннего ледохода, а иногда и перед ним. Нерестовый ход завершается в августе. Также вверх по реке поднимается небольшое количество неполовозрелой нельмы. Основная часть неполовозрелой нельмы размещается вместе с особями, пропускающими в данном году нерест, на приморских участках и дельте. Такое распределение особей по местам нагула и нереста сохраняется до осени. По окончании нереста производители скатываются в низовья рек [3].

Кроме описанных выше рек, в водоемах России нельма отмечена в реках Онега, Мезень, Волонга, Кара, Хатанга, Хатангском заливе и озерах Большеземельской тундры, но миграционные циклы в данных водоемах изучены недостаточно. С увеличением площади озер возрастает и вероятность встречаемости в них сиговых рыб. Таким образом, все без исключения сиговые рыбы чаще встречаются в крупных водоемах [22].

Нельма распространена в арктических бассейнах Северной Америки: от р. Андерсон в Северо-Западных территориях, Канада, до р. Кускокуим на Аляске. Водосборы Аляски с популяциями нельмы включают реки Кобук, Селавик, Юкон и притоки Кускокуима. Сообщается о нересте нельмы в реках Коюкук, Алатна, Сулукна (притоки р. Юкон) и Тагавик (приток р. Селавик).

Большинство особей нельмы на Аляске и в Канаде являются потамадромными и далеко мигрирующими, в то время как гораздо меньшее количество принадлежит к местным туводным видам, которые не мигрируют на большие расстояния. Мигрируя в сторону моря, потамадромные особи нельмы в более холодных регионах могут получить доступ к высокопродуктивным местам нагула, таким как океаны и эстуарии, поэтому они часто имеют более высокие темпы роста, чем пресноводные [23].

Популяция нельмы в р. Селавик зимует в русле данной реки и в солоноватых водах залива Хотэм. Подъем нельмы с мест зимовки начинается в период весеннего ледохода. Половозрелые и молодые особи мигрируют в места летнего нагула. После перерыва на кормление преднерестовые особи мигрируют к нерестилищам. В прибрежных районах нельма является анадромной, и миграция таких особей вверх по течению может достигать расстояний 1 700–1 800 км. В пресноводных популяциях взрослые особи совершают аналогичные миграции, но более короткие. Нерест происходит в конце сентября – начале октября. Самки нельмы выметывают икру у поверхности воды, а самцы плавают внизу и оплодотворяют икру. Отнерестившиеся особи совершают быструю миграцию вниз по течению к местам зимовки. Вылупившиеся личинки плывут вниз по течению, увлекаемые весенним паводком [24].

Радиотелеметрическое исследование миграционных циклов нельмы проводилось на р. Кускоку-

им. Нерестовые и нагульные миграции нельмы в данном водоеме начинаются после весеннего вскрытия реки, однако некоторые из особей начинают миграцию подо льдом еще до вскрытия. Было зафиксировано движение особей нельмы вверх по реке в конце февраля. Обычно нельма достигает своих нерестилищ с конца июля по середину сентября и нерестится с конца сентября по начало октября. Посленерестовый скат происходит в течение 1–1,5 недель в середине октября. Большинство особей совершают обширные посленерестовые миграции вниз по реке и зимуют в нижнем течении р. Кускокуим и солоноватых водах верхней части залива Кускокуим. Однако некоторые особи совершают лишь короткие посленерестовые миграции и зимуют в среднем и верхнем течении р. Кускокуим. После весеннего схода льда многие рыбы, перезимовавшие в низовьях рек, мигрируют вверх по течению, а в летний период нагуливаются в устьях крупных притоков. Сроки преднерестовой и посленерестовой миграций различаются по годам, но общая картина внутри года сопоставима. Сроки преднерестовой миграции продолжительные и варьируют с 3 июня по 19 сентября, тогда как период после нереста короткий и варьирует от 5 до 24 октября. Таким образом, нельма нерестится в четырех местах в верхнем течении р. Кускокуим. Два нерестилища располагаются в Биг-Ривер и в ручье Хай-Пауэр-Крик в месте его впадения в Свифт-Форк. Нерестилища нельмы в р. Кускокуим характеризуются следующими гидрологическими характеристиками водоема: температура воды находится в пределах 0–6 °С, скорость течения – 0,9–2,7 м/с, небольшая глубина [23].

Популяция нельмы р. Маккензи имеет сложную структуру, которая характеризуется четырьмя типами миграционного цикла: анадромный (в низовьях р. Маккензи), непроходные (район Невольничьего озера), речной (верховья р. Маккензи) и рыбы, совершающие короткие миграции. Некоторые особи могут совершать случайные или регулярные перемещения между пресноводной и морской средой, в то время как другие ведут полностью пресноводный образ жизни. Многие особи мигрируют между системой рек Маккензи и морем Бофорта. Считается, что большинство из них перемещаются только на юг, до порогов Рампарта возле поселения Форт-Гуд-Хоуп. Однако были отмечены случаи совершения единичными особями очень протяженных пресноводных миграций на расстояние около 1 800 км [25].

Таким образом, текущие исследования нерестового поведения нельмы демонстрируют высокий уровень пластичности при выборе среды обитания, которая необходима производителям данного подвида в период нереста. Нельма нерестится в ограниченной части бассейна. Характеристики места нереста должны отвечать определенным условиям: ско-

рость течения – 0,9–2,7 м/с, районы с грунтом, состоящим из гравия разного размера. Как правило, глубина воды составляет 1,2–2,7 м при температуре воды 4,6 °С и менее. Также имеет значение наличие гипорейных зон, степень меандрирования и уклонов русла реки. Так, например, в реках Тагавик и Селавик нерест происходил в районах с очень высокой извилистостью русла реки и переходом от больших высот к малым [24]. Напротив, в районе нереста в Миддл-Форк, по-видимому, не наблюдается такого резкого увеличения или уменьшения высоты, а на Биг-Ривер нерестилища располагаются в местах, где река становится менее разветвленной. Это подтверждает пластичность данного подвида [23]. В целом на рыб в северных широтах большое влияние оказывают зимние условия, в том числе минимальные зимние стоки и наличие ледового покрытия. Зимний сток, в том числе живое сечение русла, может резко уменьшиться, т. к. усиливается льдообразование по мере выпадения значительных снежных осадков. Наличие подземного питания рек служит необходимым условием для поддержания свободного течения воды, ее умеренной температуры и ограничения образования льда, а также движения питательных веществ и растворенного кислорода, поэтому половозрелые производители сиговых преимущественно локализуются в зонах апвеллинга, которые способствуют выживанию личинок. Кроме того, в результате наблюдений за известными нерестилищами сиговых рыб установлено, что в зимний период они могут оставаться свободными ото льда [24].

Миграционное поведение отдельных особей нельмы в местах их зимовки и кормления может быть сходным из года в год или меняться. Показано, что некоторые особи нельмы на р. Арктик-Ред в системе р. Маккензи совершали регулярные миграции в сторону моря в течение всей своей жизни, в то время как другие совершали только эстуарные или случайные миграции в море с последующими длительными периодами в течение жизни в прес-

новодной или эстуарной среде. Как часто происходит это явление, неизвестно, предполагается, что оно носит нерегулярный характер [23].

### Заключение

На основании изложенного материала можно сделать следующие утверждения.

Нельма осуществляет миграционный цикл во всех крупных реках бассейна Северного Ледовитого океана.

Сооружение ГЭС и зарегулирование стока в реках Обь, Иртыш, Енисей привело к сокращению миграционных путей, изменению пространственной и временной структуры покатной миграции на участках водоемов ниже плотины, к сокращению естественного ареала популяций нельмы и, как следствие, к нарушению природного процесса воспроизводства данного подвида. Вышеперечисленные факторы негативно отразились на численности данной рыбы в целом, которая значительно сократилась за последние десятилетия.

Заморные явления вносят коррективы в миграции и сезонное распределение данного подвида, а также являются фактором, увеличивающим смертность рыб.

Как у полупроходных, так и у жилых экологических форм нельмы миграционный цикл имеет общие черты: нерест происходит осенью, а скат личинок – ранней весной, в период весеннего половодья, в период ледохода или непосредственно перед ним. Разница в сроках нереста и выклева личинок связана с экологическими особенностями района, обуславливающими показатели комплекса абиотических факторов (гидрологические характеристики водного объекта, физико-химические показатели, удаленность нерестилищ от устья рек).

Особенности миграционных циклов нельмы и ее поведение в этот период жизненного цикла изучены недостаточно и на сегодняшний день данный вопрос остается актуальным.

### Список источников

1. Касумян А. О., Павлов Д. С. Стайное поведение рыб. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 273 с.
2. Сабанеев Л. П. Исконно русская рыбалка. Жизнь и ловля пресноводных рыб. М.: Терра, 1993. 550 с.
3. Попов П. А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск: Изд-во Новосиб. гос. ун-та, 2007. 526 с.
4. Павлов Д. С. Покатная миграция молоди пресноводных рыб // Экологические аспекты поведения рыб. М.: Наука, 1984. С. 5–12.
5. Черняев Ж. А., Арцатбанов В. Ю., Микулин А. Е., Валушок Д. С. Особенности пигментации икры сиговых // Биология сиговых. М.: Наука, 1988. С. 152–159.
6. Лапина И. А., Териков А. С., Кузнецов М. С. Внутренние факторы миграции рыб // Справ. проектировщика. Канализация населенных мест и промышленных предприятий. М.: Стройиздат, 1981. С. 79–81.
7. Богданов В. Д. Особенности ската личинок сиговых рыб при длительном миграционном пути // Науч. вестн. Салехард, 2006. Вып. 1 (38). Биота Ямала и проблемы региональной экологии. С. 85–91.
8. Шубников Д. А. Типы миграционных циклов проходных и полупроходных рыб // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. № 4. С. 587–591.
9. Пирожников П. Л. Особенности расселения сиговых в реках Сибири и их происхождение // Биология сиговых. М.: Наука, 1988. С. 28–31.
10. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 263 с.
11. Визер А. М., Мазченко Э. Ю. Современное состояние запасов и биология нельмы Новосибирского водохранилища // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень, 2010. С. 163–166.

12. Визер А. М., Визер Л. С. Особенности воспроизводства рыб реки Оби в черте города Новосибирска // Вестн. Новосиб. гос. аграр. ун-та. 2018. Т. 1 (46). С. 121–124.

13. Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г., Кафанова В. В., Петлина А. П. Ихтиология и гидробиология в Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1982. 234 с.

14. Понов П. А. Миграции пресноводных рыб Обь-Тазовской устьевой области // Вестн. СВФУ Сев.-Восточ. федер. ун-та. 2017. № 4 (60). С. 23–33.

15. Кассал Б. Ю. Росто-весовая характеристика нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) из реки Иртыш // Baikal zoological journal. 2019. № 3 (26). С. 64–69.

16. Богданов В. Д., Мельниченко И. П. Современное состояние нельмы в бассейне реки Северной Сосвы // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2013. № 3. С. 20–24.

17. Заделенов В. А. К характеристике редких видов фауны реки Енисей // Вопр. рыболовства. 2015. Т. 16. № 1. С. 24–43.

18. Шестаков А. В. Материалы по биологии нельмы (*Stenodus leucichthys nelma*) среднего течения реки Анадырь // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2005. Вып. 3. С. 552–556.

19. Сендек Д. С., Новоселов А. П., Бознак Э. И. Генетическая дифференциация сиговых рыб в реке Печоре // Сиб. эколог. журн. 2016. № 2. С. 194–201.

20. Борисов П. Г. Рыбы реки Лены. Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1928. 189 с.

21. Коносов А. Е., Смирнов А. А. Биология нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) среднего течения реки Колыма в границах Магаданской области // Вопр. рыболовства. 2017. Т. 18. № 2. С. 163–175.

22. Новоселов А. П. Сиговые рыбы в озерах Европейского Северо-Востока России // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень, 2013. С. 165–171.

23. Stuby L. Contributions to the Life History of Kusokwim River Inconnu // Transactions of the American Fisheries Society. 2018. С. 879–890.

24. Tanner T. L. Geomorphology and inconnu spawning site selection: an approach using GIS and remote sensing // Presented to the Faculty of the University of Alaska Fairbanks in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree. Fairbanks, Alaska. 2008. 51 p.

25. Stephenson S. A., Burrows J. A., Babaluk J. A. Long-Distance Migrations by Inconnu (*Stenodus leucichthys*) in the Mackenzie River System // Arctic. 2005. P. 21–25.

## References

1. Kasumian A. O., Pavlov D. S. *Stainoe povedenie ryb* [Schooling behavior of fish]. Moscow, T-vo nauch. izd. KMK, 2018. 273 p.

2. Sabaneev L. P. *Iskonno russkaia rybalka. Zhizn' i lovlia presnovodnykh ryb* [Originally Russian fishing. Life and fishing of freshwater fishes]. Moscow, Terra Publ., 1993. 550 p.

3. Popov P. A. *Ryby Sibiri: rasprostranenie, ekologiya, vylov* [Fish of Siberia: distribution, ecology, catch]. Novosibirsk, Izd-vo Novosib. gos. un-та, 2007. 526 p.

4. Pavlov D. S. Pokatnaia migratsiia molodi presnovodnykh ryb [Downstream migration of juvenile freshwater fish]. *Ekologicheskie aspekty povedeniia ryb*. Moscow, Nauka Publ., 1984. Pp. 5-12.

5. Cherniaev Zh. A., Artsatbanov V. Iu., Mikulin A. E., Valiushok D. S. Osobennosti pigmentatsii ikry sigovykh [Peculiarities of pigmentation of whitefish roe]. *Biologiya sigovykh*. Moscow, Nauka Publ., 1988. Pp. 152-159.

6. Lapina I. A., Terikov A. S., Kuznetsov M. S. Vnutrennie faktory migratsii ryb [Internal factors of fish migration]. *Spravochnik proektirovshchika. Kanalizatsiia naselennykh mest i promyshlennykh predpriatii*. Moscow, Stroiizdat Publ., 1981. Pp. 79-81.

7. Bogdanov V. D. Osobennosti skata lichinok sigovykh ryb pri dlitel'nom migratsionnom puti [Peculiarities of downstream path of whitefish larvae in long migration]. *Nauchnyi vestnik*. Salekhard, 2006. Iss. 1 (38). Biota Iamala i problemy regional'noi ekologii. Pp. 85-91.

8. Shubnikov D. A. Tipy migratsionnykh tsiklov prokhodnykh i poluprokhodnykh ryb [Types of migratory cycles of anadromous and semi-anadromous fish]. *Voprosy ikhtiologii*, 1976, vol. 16, no 4, pp. 587-591.

9. Pirozhnikov P. L. Osobennosti rasseleniia sigovykh v rekakh Sibiri i ikh proiskhozhdenie [Specific features of distribution of whitefish in rivers of Siberia and their origin]. *Biologiya sigovykh*. Moscow, Nauka Publ., 1988. Pp. 28-31.

10. Reshetnikov Iu. S. *Ekologiya i sistematika sigovykh ryb* [Ecology and taxonomy of whitefishes]. Moscow, Nauka Publ., 1980. 263 p.

11. Vizer A. M., Mazchenko E. Iu. Sovremennoe sostoianie zapasov i biologiya nel'my Novosibirskogo

vodokhranilishcha [Current state of stocks and biology of nelma of Novosibirsk reservoir]. *Biologiya, biotekhnika razvedeniia i sostoianie zapasov sigovykh ryb*. Tiumen', 2010. Pp. 163-166.

12. Vizer A. M., Vizer L. S. Osobennosti vosproizvodstva ryb reki Obi v cherte goroda Novosibirsk [Peculiarities of fish reproduction in Ob River near Novosibirsk]. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2018, vol. 1 (46), pp. 121-124.

13. Gundrizer A. N., Ioganzhen B. G., Kafanova V. V., Petlina A. P. *Ikhtiologiya i gidrobiologiya v Zapadnoi Sibiri* [Ichthyology and hydrobiology in Western Siberia]. Tomsk, Izd-vo Tom. un-та, 1982. 234 p.

14. Popov P. A. Migratsii presnovodnykh ryb Ob'-Tazovskoi ust'evoi oblasti [Migrations of freshwater fishes of Ob-Taz estuarine region]. *Vestnik SVFU Severo-Vostochnogo federal'nogo universiteta*, 2017, no. 4 (60), pp. 23-33.

15. Kassal B. Iu. Rosto-vesovaia kharakteristika nel'my *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) iz reki Irtysh [Growth and weight characteristics of nelma *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) from Irtysh River]. *Baikal zoological journal*, 2019, no. 3 (26), pp. 64-69.

16. Bogdanov V. D., Mel'nichenko I. P. Sovremennoe sostoianie nel'my v basseine reki Severnoi Sos'vy [Current state of nelma in Northern Sosva River basin]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khoziaistvo*, 2013, no. 3, pp. 20-24.

17. Zadelenov V. A. K kharakteristike redkikh vidov fauny reki Enisei [On characteristics of rare species of fauna of Yenisei River]. *Voprosy rybolovstva*, 2015, vol. 16, no. 1, pp. 24-43.

18. Shestakov A. V. Materialy po biologii nel'my (*Stenodus leucichthys nelma*) srednego techeniia reki Anadyr' [Materials on biology of white salmon (*Stenodus leucichthys nelma*) of middle course of Anadyr River]. *Chteniiia pamiaty Vladimira Iakovlevicha Levaniidova*, 2005, iss. 3, pp. 552-556.

19. Sendek D. S., Novoselov A. P., Boznak E. I. Geneticheskaia differentsiatsiia sigovykh ryb v reke Pechore [Ge-



netic differentiation of whitefish in Pechora River]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2016, no. 2, pp. 194-201.

20. Borisov P. G. *Ryby reki Leny* [Fish of Lena River]. Leningrad, Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1928. 189 p.

21. Kopusov A. E., Smirnov A. A. *Biologiya nel'my Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) srednego techeniya reki Kolyma v granitsakh Magadanskoi oblasti [Biology of nelma *Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) of middle reaches of Kolyma River within boundaries of Magadan region]. *Voprosy rybolovstva*, 2017, vol. 18, no. 2, pp. 163-175.

22. Novoselov A. P. *Sigovye ryby v ozerakh Evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii* [Whitefish in lakes of European North-East of Russia]. *Biologiya, biotekhnika*

*razvedeniia i sostoianie zapasov sigovykh ryb*. Tiumen', 2013. Pp. 165-171.

23. Stuby L. Contributions to the Life History of Kusko-kwim River Inconnu. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2018, pp. 879-890.

24. Tanner T. L. Geomorphology and inconnu spawning site selection: an approach using GIS and remote sensing. *Presented to the Faculty of the University of Alaska Fairbanks in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree*. Fairbanks, Alaska. 2008. 51 p.

25. Stephenson S. A., Burrows J. A., Babaluk J. A. Long-Distance Migrations by Inconnu (*Stenodus leucichthys*) in the Mackenzie River System. *Arctic*, 2005, pp. 21-25.

Статья поступила в редакцию 21.03.2021; одобрена после рецензирования 20.04.2022; принята к публикации 29.04.2022  
The article is submitted 21.03.2021; approved after reviewing 20.04.2022; accepted for publication 29.04.2022

#### Информация об авторе / Information about the author

**Марселла Владимировна Бухардинова** – младший научный сотрудник группы экологии гидробионтов; Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения Российской академии наук; [bmarsella@mail.ru](mailto:bmarsella@mail.ru)

**Marsella V. Bukhardinova** – Junior Researcher of the Group of Ecology of Aquatic Organisms; Tobolsk Complex Scientific Station of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; [bmarsella@mail.ru](mailto:bmarsella@mail.ru)

