

Научная статья
УДК 597.552.5
<https://doi.org/10.24143/2073-5529-2022-4-90-102>
EDN GSVSQC

Обзор данных по биологии нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773)

Марселла Владимировна Бухардинова

Тобольская комплексная научная станция Уральского отделения Российской академии наук,
Тобольск, Россия, bmarsella@mail.ru

Аннотация. Нельма (*Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773)) – один из самых крупных хищников и яркий представитель семейства сиговых. Является ценным слабоизученным промысловым объектом. Темп роста и полового созревания этой рыбы очень высокий по сравнению с другими сиговыми. В пределах обширного ареала обитания у популяций нельмы из различных географических зон наблюдается варибельность меристических и размерно-весовых характеристик. Также имеются различия в сроке наступления половой зрелости особей данной рыбы в зависимости от принадлежности к определенной реке. Негативным образом на популяции нельмы влияют несколько лимитирующих факторов: загрязненность водных объектов, браконьерский промысел и трансформация стоков крупных рек (строительство ГЭС, возведение водохранилищ и т. д.). Представлен обзор опубликованных литературных материалов по биологии нельмы, а также приведены некоторые данные собственных исследований. Выполнен сравнительный анализ меристических, размерно-весовых и физиологических характеристик популяций нельмы из различных рек в пределах географического ареала. Из обзора имеющихся литературных источников следует вывод о том, что в настоящее время для популяций нельмы характерны устойчивые темпы снижения численности и омоложение нерестового стада практически во всех реках ареала обитания этой рыбы. Наблюдается сокращение нерестовых площадей и нагульных территорий данного вида как следствие зарегулирования стоков крупных рек и бытового загрязнения акваторий. Изучение биологии и экологии нельмы как ценного и исчезающего вида рыб является актуальным на сегодняшний день.

Ключевые слова: сиговые, нельма, питание, естественное воспроизводство, искусственное воспроизводство, распространение

Для цитирования: Бухардинова М. В. Обзор данных по биологии нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2022. № 4. С. 90–102. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2022-4-90-102>. EDN GSVSQC.

Original article

Review of data on biology 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

Abstract. Nelma (*Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773)) is one of the biggest predators and a prominent representative of the whitefish family. It is a poorly studied valuable commercial species. The rate of growth and sexual maturation of this fish is very high compared to other whitefishes. Within the vast range of white salmon populations living in different geographical zones there can be found variability in meristic and size-weight characteristics. There are also differences in the time of sexual maturity of species in different rivers. Some negative limiting factors impact the nelma populations: pollution of water bodies, poaching, and transformation of the flows of large rivers (building the hydroelectric power stations, reservoirs, etc.). There have been presented the review of the published literature on nelma biology and the data of the proper research. Comparative analysis of the meristic, size-weight and physiological characteristics of nelma populations from different rivers within the geographical range has been made. From the review of available literary sources it follows that today the populations of nelma are characterized by a radical decline and rejuvenation of the spawning stock in almost all rivers of its habitat. There is found reducing the spawning areas of the species due to the regulation of the flows of large rivers. Studying biology and ecology of nelma as a valuable and endangered species is important today.

Keywords: whitefish, nelma, nutrition, natural reproduction, artificial reproduction, distribution

For citation: Bukhardinova M. V. Review of data on biology of nelma *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773). *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry.* 2022;4:90-102. (In Russ.). <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2022-4-90-102>. EDN GSVSQC.

Введение

Нельма не раз привлекала внимание зарубежных и российских ученых. Впервые описание лососевидных рыб привел академик Паллас в 1768–1773 гг. при изучении флоры и фауны юга и средней части нынешнего Красноярского края. Тогда он привел описание 11 видов лососевидных рыб, в том числе и нельмы [1]. В 1855 г. А. П. Межаков опубликовал статью о нельме в «Вестнике Русского географического общества». А первое научное исследование данной рыбы было проведено в 1859 г. [2]. В работе «Рыбы пресных вод Российской империи» Л. С. Берг на основании особенностей биологии и морфологии нельмы в сибирских реках признает ее подвидом *Stenodus leucichthys nelma* [3].

Вопрос происхождения и расселения родов из семейства сиговых рыб является спорным по настоящее время. Ранее российские исследователи предполагали, что род *Stenodus* является сильно специализированным и недавним производным от рода *Coregonus*. Современные исследования относят возникновение рода *Stenodus* примерно к тому же времени, когда произошло и отделение рода *Prosopium*. Из двух основных путей эволюции таксонов (адаптивной радиации и канализованного типа) большинство сиговых рыб пошло по пути адаптивной радиации (создание «букета видов» от одного исходного), а у нельмы ярко выражен второй путь – обособление до вида и даже до образования монотипического рода. Основные пути расселения нельмы выглядят следующим образом: нельма сформировалась в Восточной Сибири, где она и в прошлом, и в настоящее время широко распространена. Ареал ее обитания распространяется до верховий многих сибирских рек. В Европу она попала относительно недавно. Это могло произойти двумя путями: южным – по системе приледниковых озер и рек до Каспия (в ареале, если и была, то вымерла из-за отсутствия холодных вод, пригодных для нереста) и северным – в межледниковые периоды вдоль материкового побережья [4]. Таким образом, вопрос о возникновении и расселении нельмы остается весьма противоречивым и является актуальным.

Согласно результатам анализа литературных источников, численность популяций нельмы сокращается во многих реках, в связи с чем она была взята под государственную охрану изначально на уровне субъектов РФ, а с 2001 г. нельма внесена в Красную книгу России [5]. Для сохранения ценного промыслового вида, который входит в сложную цепочку межвидовых взаимоотношений в природных водоемах, ведется деятельность по воспроизводству с последующим выпуском молоди в естественную среду обитания. Но данные работы ведутся в небольших объемах или в качестве эксперимента [6], т. к. на сегодняшний день нельма (особенно ее генетические аспекты) мало изучена. Для осуществления грамотного восполнения численности нельмы как ценного вида рыб необходимо более детальное изучение ее биологии.

Цель исследования: обзор и систематизация литературных данных по биологии нельмы (*Stenodus leucichthys nelma*).

Материал и методы исследования

В основе настоящей статьи по исследованию биологии нельмы главным образом лежит сравнительный анализ литературных источников, статей, книг, учебных пособий, изданных в 1948–2020 гг. Также в работе использованы биоматериалы, предоставленные для экспертизы органом Федерального государственного контроля (надзора) в области рыболовства и сохранения водных биоресурсов: нельмы (8 особей) изъяты госконтролем на р. Иртыш в Уватском районе в ноябре 2021 г. Особи обработаны по стандартной схеме промеров (Правдин, 1966) [7].

Результаты исследования и их обсуждение

Род *Stenodus* – нельмы – входит в семейство *Coregonidae* – сиговые, – которое состоит из 3-х родов: сизи – *Coregonus*, вальки – *Prosopium*, нельмы – *Stenodus* [2]. В свою очередь, род *Stenodus* (нельмы) включает один вид – *Stenodus leucichthys* (Güldenstädt) с двумя подвидами: нельма *Stenodus leucichthys nelma* и белорыбица (каспийский подвид нельмы) – *Stenodus leucichthys leucichthys* [8, 9]. Каждый подвид связан с определенной областью распространения, и в связи с этим для его обособления обязателен географический критерий [10].

Нельма имеет циркумполярное распространение от Белого моря до Анадыря, Юкона и Маккензи на востоке (рис. 1).

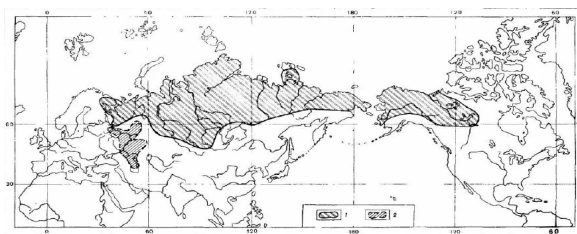


Рис. 1. Ареалы нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (1) и белорыбицы (каспийский подвид нельмы) *Stenodus leucichthys leucichthys* (2) [8]

Fig. 1. Areas of neltma *Stenodus leucichthys nelma* (1) and whitefish (Caspian subspecies of neltma) *Stenodus leucichthys leucichthys* (2) [8]

В свою очередь, распространение нельмы зависит от множества абиотических факторов. Температура и соленость воды для данной рыбы являются лимитирующими. Нельма – любительница холодных вод с оптимальным уровнем солености около 9 ‰, может выдерживать соленость до 18–20 ‰, известны случаи поимки нельмы в водах с океанической соленостью (30–34 ‰) [11].

В водоемах Северной Америки нельма обитает в реках Кускокуим, Юкон, Теслин, Маккензи, Колуилл и др. [12].

На территории России нельма обитает в бассейнах крупных рек, впадающих в Северный Ледови-

тый океан. Рубежом ее распространения являются бассейн р. Поной (Кольский полуостров) на западе и бассейн р. Анадырь – на востоке. Наиболее распространена нельма в реках Сибири, особенно в Обь-Иртышском бассейне [11].

Родовое название *Stenodus* означает «узкий зуб». Местные названия: якутское – «тут-балык», русское – «нельма», юкагирское – «чомодани», тунгусское – «янга». Это крупные рыбы с большим конечно-верхним ртом. На челюстях, сошнике и языке имеются мелкие зубы. Позвонков больше, чем у других сиговых рыб [2]. Тело нельмы относительно невысокое, удлинненное и сжатое с боков. Окраска на спине – от темно-зеленой до светло-коричневой, на брюхе и боках – серебристая. Чешуя крупная, циклоидная и сравнительно трудно опадающая. Явного полового диморфизма не выявлено [13].

В отличие от других лососеобразных рыб, у сиговых наблюдается большое разнообразие подвигов, форм, что связано с их исключительно высо-

кой пластичностью. Следует различать два подвида: нельму и белорыбицу (эндемик Каспия): у первой голова заметно длиннее, глаза больше, дальше отстоят от вершины носа, в грудных плавниках одним лучом меньше, в анальном – тремя лучами больше [14]. Белорыбица отличается от нельмы меньшими размерами, более быстрым ростом и половым созреванием [15].

Меристические признаки сиговых менее изменчивы, чем пластические. Известна географическая зависимость изменений счетных признаков, в частности уменьшение числа тычинок и увеличение числа чешуй и позвонков у рыб в реках с запада на восток. Было установлено, что это связано не столько с местоположением водоема, сколько с температурой, соленостью и некоторыми другими факторами [6]. Ниже представлены данные по некоторым меристическим признакам различных географических форм нельмы (табл. 1).

Таблица 1

Table 1

Данные основных меристических признаков *Stenodus leucichthys nelma* из различных рек в пределах ареала (расположение рек с запада на восток) [10, 16, 17]

Data on the main meristic characters of *Stenodus leucichthys nelma* from different rivers within the habitat (location of rivers from west to east) [10, 16, 17]

Река	Признак*				
	<i>ll</i>	<i>sb</i>	<i>vert</i>	<i>D</i>	<i>A</i>
р. Северная Двина [10]	<u>98–112</u> * 105,9	<u>20–22</u> 21,1	–	<u>10–12</u> 11,1	<u>13–15</u> 14,1
р. Печора [10]	<u>101–119</u> 108,2	<u>18–24</u> 21,0	–	<u>10–12</u> 10,9	<u>11–15</u> 14,9
р. Иртыш [10]	<u>99–112</u> 104,7	<u>18–23</u> 20,7	<u>67–68</u> 68,0	<u>10–13</u> 11,1	<u>13–16</u> 14,3
Обская губа (южная часть) [17]	<u>98–113</u> 106,1	<u>20–27</u> 23,0	<u>67–68</u> 67,8	<u>9–12</u> 10,6	<u>12–15</u> 13,6
р. Обь [10]	<u>101–113</u> 106,4	<u>19–22</u> 20,9	–	–	–
р. Енисей [10]	<u>102–121</u> 112,1	<u>18–25</u> 21,0	–	<u>10–13</u> 11,0	<u>12–16</u> 14
р. Пясины [10]	<u>101–115</u> 109,5	<u>19–26</u> 21,0	–	–	–
р. Хатанга [10]	<u>104–117</u> –	<u>18–23</u> –	–	<u>10–12</u> –	<u>12–14</u> –
р. Вилюй [16]	<u>100–118</u> 110,2	<u>19–23</u> 20,7	<u>60–71</u> –	<u>10–14</u> 11,4	<u>9–16</u> 13,2
р. Лена [16]	<u>97–112</u> 107,5	<u>17–22</u> 20,3	<u>66–70</u> 68,1	<u>10–13</u> 11,1	<u>11–15</u> 13,4
р. Колыма (нижнее течение) [16]	<u>100–118</u> 107,8	<u>18–27</u> 20,9	<u>61–71</u> 65,4	<u>10–14</u> 11,4	<u>12–16</u> 13,5
р. Колыма (среднее течение) [16]	<u>106–118</u> 111,3	<u>19–24</u> 21,1	<u>63–67</u> 63,6	<u>12–14</u> 12,9	<u>13–16</u> 14,4
р. Анадырь [10]	<u>99–120</u> 108,0	<u>18–25</u> 21,5	<u>66–71</u> 68,9	<u>10–12</u> 11,1	<u>12–16</u> 13,6
р. Селавик, Кобук [16]	<u>99–115</u> 106,0	<u>17–24</u> 20,7	<u>66–70</u> 68,4	–	–
р. Юкон [16]	<u>98–108</u> 103,7	<u>17–24</u> 19,7	<u>67–70</u> 68,6	<u>9–13</u> 10,5	<u>12–15</u> 13,3

* Над чертой – пределы значений, под чертой – среднее значение признака; *ll* – количество прободенных чешуй в боковой линии; *sb* – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге; *vert* – количество позвонков; *D* – количество ветвистых лучей в спинном плавнике; *A* – количество ветвистых лучей в анальном плавнике.

Сопоставление средних значений показателей меристических признаков нельмы из различных водоемов в пределах географического ареала,

в направлении с запада на восток, позволило провести анализ внутривидовой изменчивости нельмы (рис. 2).

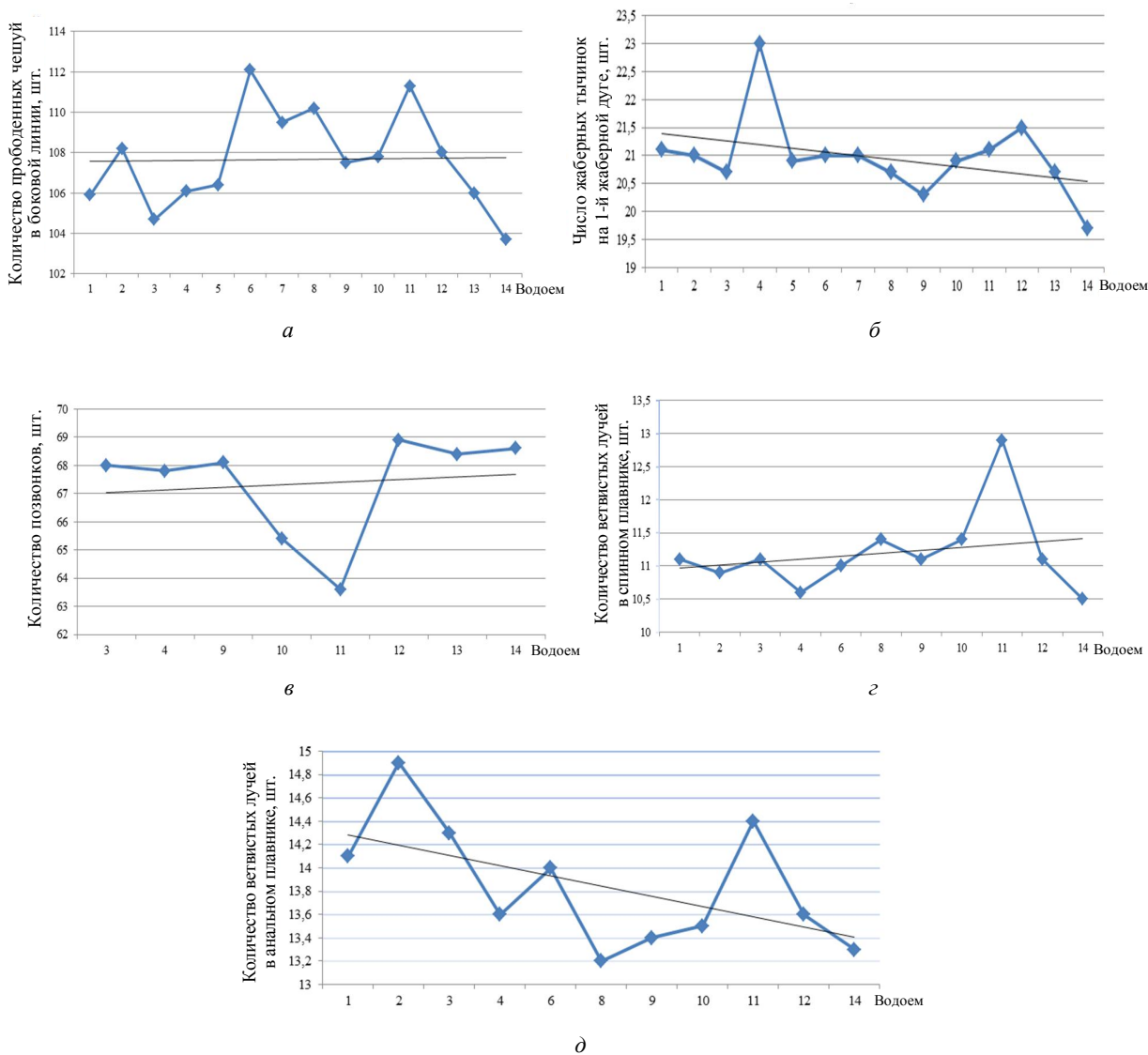


Рис. 2. Колебания средних значений основных меристических признаков *Stenodus leucichthys nelpa* из различных рек в пределах географического ареала (расположение рек с запада на восток: а – количество прободенных чешуй в боковой линии; б – число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге; в – количество позвонков; г – количество ветвистых лучей в спинном плавнике; д – количество ветвистых лучей в анальном плавнике; 1 – р. Северная Двина; 2 – р. Печора; 3 – р. Иртыш; 4 – Обская губа (южная часть); 5 – р. Обь; 6 – р. Енисей; 7 – р. Пясина; 8 – р. Вилюй; 9 – р. Лена; 10 – р. Колыма (нижнее течение); 11 – р. Колыма (среднее течение); 12 – р. Анадырь; 13 – рр. Селавик, Кобук; 14 – р. Юкон (см. табл. 1))

Fig. 2. Fluctuations of the average values of the main meristic features of *Stenodus leucichthys nelpa* from different rivers within the geographic range (rivers located from west to east: а – the number of perforated scales in the lateral line; б – the number of gill stamens on the 1st gill arch; в – the number of vertebrae; г – the number of branched rays in the dorsal fin; д – the number of branched rays in the anal fin; 1 – the Northern Dvina; 2 – the Pechora; 3 – the Irtysh; 4 – the Gulf of Ob (southern part); 5 – the Ob; 6 – the Yenisei; 7 – the Pyasina; 8 – the Vilyuy; 9 – the Lena; 10 – the Kolyma (downstream); 11 – the Kolyma (middle course); 12 – the Anadyr; 13 – the Selawik and the Kobuk; 14 – the Yukon (Table 1))

Число чешуй в боковой линии у нельмы в пределах географического ареала (расположение рек с запада на восток) меняется по куполообразному типу (рис. 2, а). Наивысшие значения наблюдаются в центральной части ареала: р. Енисей (112,1), Пясины (109,5), Вилюй (110,2), Лена (107,5), Колыма (111,3); наименьшие – на периферии: р. Северная Двина (105,9), Иртыш (104,7), Обская губа (106,1), Кобук, Селавик (106,0), Юкон (103,7). Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге в ареале подвержено двунаправленным изменениям – имеет наибольшие значения в реках Северная Двина (21,1), Печора, Енисей, Пясины (21,0) и Обской губе (23,0), снижается в р. Лена (20,3) и вновь возрастает на восточной окраине ареала – в р. Анадырь (21,5), Селавик, Кобук (20,7) (см. рис. 2, б). Вариация количества позвонков имеет наиболее стабильные значения, за исключением некоторых районов средней части ареала, где данный показатель является наименьшим: р. Колыма (нижнее течение) – 65,4, р. Колыма (среднее течение) – 63,6 (см. рис. 2, в). Число ветвистых лучей в спинном плавнике нельмы имеет максимальные значения в реках Вилюй (11,4); Колыма (11,4), тогда как минимальные – в Обской губе (10,6) и р. Юкон (10,5) (см. рис. 2, г). Практически однонаправленно, по куполообразному типу с запада на восток, уменьшается число ветвистых лучей в анальном плавнике, которое имеет наибольшие значения в р. Печора (14,9) и Иртыш (14,3), а также Обской губе (13,6), наименьшие – р. Вилюй (13,2), а также Селавик и Кобук (13,3) (см. рис. 2, д).

Таким образом, характеризуя популяции нельмы из различных рек с точки зрения изменчивости счетных признаков в пределах географического ареала, можно утверждать, что упорядоченной иерархии нет.

Нельма – крупная полупроходная рыба, размерно-весовая изменчивость которой значительно превышает уровень полового диморфизма. Наибольшие линейные приросты тела нельмы у особей обоего пола наблюдаются до 5–6 полных лет, причем рост идет, как и у всех сиговых рыб, неравномерно и с возрастом замедляется [1]. Таким образом, весовая структура нельмы весьма своеобразна. Только для нее характерно медленное наращивание биомассы, достигающей своего максимума через 3–4 года после достижения половой зрелости [18].

Продолжительность жизни, длина и вес нельмы в различных водоемах варьируют [11]. В Оби в уловах встречаются особи возрастом до 20+, длиной до 150 см и массой до 20 кг. В верховьях Оби в настоящее время максимальный возраст нельмы не превышает 7+ [12]. По исследованиям В. Б. Журавлева [19], максимальная длина нельмы в этом же районе достигала 81,5 см (по данным Л. А. Конево – 79 см [20]), максимальная продолжительность жизни 17–18 лет. А. В. Подлесный (1958) [21] отмечал, что нельма на Енисее достигает возраста 25–26 лет. А. А. Куклин

и В. В. Лопатин, (по материалам 1978–1980 гг.) определяли возраст самых старших экземпляров в 28+, длиной до 125 см и массой до 20 кг [22]. На р. Иртыш в XXI в. предельный возраст нельмы установлен в 16 лет с достижением длины тела 90 см и массы до 10 кг [6]. По данным Ф. В. Лукьянчикова (1967), в Хатанге нельма старше 18 лет не встречалась [23]. Наибольший вес, какого достигала нельма на р. Лена, составляла, по данным рыбаков, 35 кг [24]. В среднем течении р. Анадырь встречалась нельма 22-летнего возраста, предельные размеры особей достигали 122 см и 16,5 кг (Ю. С. Решетников, 1980; И. А. Черешнев и др., 2000) [13]. Но наибольшую массу – 49,3 кг – имела нельма, выловленная 15 ноября 1945 г. в р. Индигирка. Длина тела данной особи составляла 162 см, возраст – 28 лет [12].

Размерно-весовые характеристики одновозрастных особей популяций нельмы различных географических форм подвержены определенной вариации. Средние значения данных характеристик особей нельмы из различных рек приведены в табл. 2.

При сравнении размерно-весовых показателей нельмы, исследованной в различные годы в разных географических зонах, можно сделать вывод о том, что особи нельмы Обской популяции превосходят по данным характеристикам представителей подвидов из других рек. Наблюдаемая схожесть в темпе роста нельмы в верховьях Оби и Новосибирском водохранилище, характеризующаяся близкими показателями длины и массы, значительно превышающими соответствующие показатели у особей Средней и Нижней Оби, объясняется тем, что нельма Верхней Оби и Новосибирского водохранилища отличается более высоким темпом роста, более ранним половым созреванием и коротким жизненным циклом [20]. Это связано со снижением уровня пространственной разобщенности мест нереста, нагула и зимовки особей из вышеуказанных акваторий по сравнению с полупроходной нельмой из Средней и Нижней Оби [25]. Енисейская популяция, а также нельма Северной Сосьвы обладают крупными размерами, но одновозрастные особи уступают по рассматриваемым характеристикам этой рыбы из Оби. Замыкают показатели размерно-весового ряда особи из р. Анадырь и рек Якутии.

Из анализа литературных данных следует, что с годами происходит постепенное уменьшение средних размеров рыб в уловах, а в некоторые годы нельма в уловах вообще не встречается. Наряду с сокращением уловов произошло и качественное изменение размерно-возрастного состава нерестового стада [6, 16, 25, 26, 31, 32]. На современном этапе отмечается стойкое омоложение нерестового стада нельмы. Судя по возрастной структуре, повторно созревающих особей в нерестовых стадах в настоящее время почти нет. Встречаются, за редким исключением, только сеголетки и производители [1, 16, 27, 31].

Таблица 2
Table 2

Средние показатели размерно-весовых характеристик *Stenodus leucichthys nelma* из различных рек
в пределах географического ареала [1, 12, 16, 20, 25–30]
Average size and weight characteristics of *Stenodus leucichthys nelma* from different rivers
within the geographic range [1, 12, 16, 20, 25–30]

Возраст	Северная Сосьва				Верхняя Обь				Новосибирское вадр.		Средняя Обь		Енисей		Лена		Киргизов		Колыма		Ангальер		
	1953 г. Ботунов, Мельниченко	1973 г. Ботунов, Мельниченко	2004–2012 г. Ботунов, Мельниченко	1964–1971 гг. Конева	1971–1993 гг. Журавлев	1976–1994 гг. Соловьев	2007 г. Мясенков	1964–1971 гг. Конева	1964–1971 гг. Конева	1964–1971 гг. Конева	1994 г. Захаров	1925 г. Ворисов	1972 г. Киргизов	1972 г. Киргизов	1972 г. Киргизов	1972 г. Киргизов	1972 г. Киргизов	2003–2009 гг. Конева, Смирнов	2003–2004 гг. Шестяков				
	L, см	M, г	L, см	M, г	L, см	M, г	L, см	M, г	L, см	M, г	L, см	M, г	L, см	M, г	L, см	M, г	L, см	M, г	L, см	M, г	L, см	M, г	
+1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
+2	-	-	-	32	340	30	203	29	158	26	260	30	255	22	116	-	-	-	-	-	-	-	
+3	-	-	-	42	792	48	1217	33	226	40	945	42	746	36	550	-	-	-	-	-	-	-	
+4	-	-	-	51	1376	56	1951	39	369	42	1147	51	1291	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
+5	51	-	63	61	2480	64	2538	44	595	-	-	61	2340	52	1300	57	3505	40	440	45	39	50	1224
+6	64	-	68	69	3247	69	3500	53	1025	63	3400	69	3247	58	2300	-	-	64	1740	-	-	55	1452
+7	69	-	70	72	4250	75	3800	56	2560	-	-	72	3850	66	3200	63	3560	59	1416	54	50	68	3150
+8	73	-	74	77	5006	77	5800	68	2880	-	-	77	4246	72	3500	-	-	-	-	-	-	70	3311
+9	80	-	82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	73	4577	66	1798	65	54	76	4052
+10	82	-	89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	80	5198	
+11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	79	5800	-	-	78	72	82	5367
+12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	99	8497	-	-	82	5294
+13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	82	7600	-	-	90	75	88	7291
+14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	99	7781	-	-	102	9364
+15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	87	7500	105	10621	95	-	-	-
+16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	102	9936	-	-	111	13260
+18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	87	7700	102	8394	100	-	110	15600
+20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	94	10000	-	-	-	-	-	-
+21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
+22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	107	13927	-	-	-	-
+28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	106	13800	-	-	-	-	-	-

* Особи 17-, 19-, 23–27 лет в уловах не встречались.

Показатели размерно-весовых характеристик особей нельмы, обработанных мной, соответствуют средним значениям размерно-весовых характеристик представителей этого вида из Обь-Иртышского бассейна за предыдущие годы (2017–2019). Ниже

представлены значения размерно-весовых характеристик и данные по основным меристическим признакам особей нельмы, выбранных для экспертизы (табл. 3).

Таблица 3

Table 3

Показатели размерно-весовых характеристик и данные по основным меристическим признакам *Stenodus leucichthys nelma* из р. Иртыш (авторские данные 2021 г.)

Indicators of size-weight characteristics and data on the main meristic features *Stenodus leucichthys nelma* from the river Irtysh (authoring data 2021)

Показатель	№ особи							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Пол/стадия развития	ж/1	ж/3	м/2	ж/2	м/2	ж/2	ю	ю
Вес, г	2 576	5 064	3 626	2 662	2 210	2 608	910	812
Возраст, лет	4+	7+	5+	4+	4+	4+	3+	3+
Длина всей рыбы, см	60,0	80,0	75,0	67,2	63,9	63,0	45,2	46,0
Длина по Смитту, см	58,0	55,0	71,2	65,0	58,9	58,0	41,5	42,0
Длина С (промысловая), см	55,0	51,0	67,0	56,0	57,0	55,0	39,0	39,5
Длина туловища, см	41,5	53,0	45,0	41,5	40,5	41,0	29,5	29,0
Формула боковой линии, шт. (по боковой линии, сверху/снизу)	108, 10/14	104, 11/11	107, 12/12	112, 12/12	102, 7/11	100, 6/8	109, 6/7	107, 7/7
Лучей в D, шт.	14	14	15	14	14	12	11	11
Лучей в A, шт.	16	17	16	16	15	15	14	12
Тычинок на первой жаберной дуге, шт.	19	20	19	21	22	22	21	21
Позвонков (туловищных и хвостовых), шт.	59	62	63	64	66	63	65	66
Пилорических придатков, шт.	138	150	165	192	187	190	147	148
Длина рыла, см	3,5	4,0	4,0	4,0	3,5	3,5	2,8	2,8
Диаметр глаза (горизонтальный), см	1,5	1,7	1,7	1,6	1,4	1,4	1,3	1,5
Заглазничный отдел головы, см	8,9	12,0	9,5	9,0	8,8	9,0	6,5	6,4
Длина средней части головы, см	9,6	12,5	10,7	10,0	9,5	9,6	7,2	7,5
Длина головы, см	13,6	17,5	15,0	14,0	13,5	12,5	10,4	10,4
Высота головы у затылка, см	8,4	10,9	9,0	8,8	7,7	7,8	5,7	5,5
Ширина лба, см	2,6	3,0	2,7	2,5	2,4	2,5	1,2	1,8
Наибольшая высота тела, см	13,0	16,0	14,9	12,0	12,0	13,0	8,8	8,6
Наименьшая высота тела, см	4,1	5,0	4,5	4,2	3,8	4,0	2,8	2,9
Антдорсальное расстояние, см	28,5	34,5	30,0	30,0	27,5	28,0	21,0	21,0
Постдорсальное расстояние, см	20,7	27,0	24,0	21,0	21,5	21,0	15,0	15,5
Антевентральное расстояние, см	29,0	37,0	32,5	29,5	28,0	29,3	21,0	21,0
Антеанальное расстояние, см	41,5	54,0	47,0	33,5	42,0	44,3	30,5	30,0
Длина хвостового стебля, см	7,5	9,0	7,0	6,9	7,0	7,0	4,9	5,5
Длина основания D, см	6,5	8,0	7,4	7,4	6,5	6,8	4,8	4,9
Наибольшая высота D, см	4,0	10,5	9,2	8,0	8,0	8,0	6,2	6,4
Длина основания A, см	8,0	10,0	8,4	7,5	7,0	7,4	5,3	5,0
Наибольшая высота A, см	7,4	8,0	7,1	6,9	6,5	6,8	5,0	5,0
Длина P, см	8,5	11,4	9,5	8,1	8,0	8,4	5,7	6,2
Длина V, см	7,0	9,2	8,4	8,1	7,5	8,1	5,8	6,0
Расстояние между P и V, см	16,0	21,5	19	16,5	15,0	16,5	11,0	11,0
Расстояние между V и A, см	14,0	18,0	15,0	13,0	14,0	13,5	10,4	9,0
Длина верхнечелюстной кости, см	4,0	5,5	5,4	4,4	4,6	4,3	3,6	3,9
Ширина верхнечелюстной кости, см	1,1	1,5	1,4	1,2	1,0	1,2	0,9	1,0
Длина нижней челюсти, см	6,0	8,4	7,0	6,5	6,5	6,3	4,6	5,0
Ширина площадки рыла, см	2,0	2,7	2,6	2,4	2,2	2,3	1,6	2,0
Высота площадки рыла, см	5,8	7,9	5,8	4,6	4,4	5,0	3,0	4,0

Нельма – полупроходная рыба, но в определенных условиях способна образовывать локальные жилые формы. Среди туводных форм наибольший интерес представляет нельма из оз. Кубенское (бассейн Северной Двины), которая обязана своим происхождением хозяйственной деятельностью человека. После постройки в XVIII в. плотины на р. Сухоне часть популяции нельмы оказалась изолированной от Северной Двины, и в озере образовалось местное стадо [25]. Но высокая промысловая нагрузка, значительное ухудшение условий обитания и воспроизводства вследствие загрязнения озера и его нерестовых притоков при сбросе сточных вод и т. д. подорвали запасы ценной рыбы [32].

На р. Обь сформировалась туводная форма нельмы, которая локализуется выше плотины Новосибирской ГЭС, однако ее численность находится на низком уровне [31].

На р. Иртыш обитает жилая озерная форма бухтармино-зайсанской популяции нельмы, численность которой также стремительно сокращается [6].

Нельма, обитающая в р. Енисей, представлена несколькими (по крайней мере, тремя) субпопуляциями, условно названными «верхняя» (район Сумароково – Ворогово), «средняя» (район устья р. Бахта – устье р. Курейка) и «нижняя» (район дельты – Дорофеевск, Левинские пески, реки М. Хета и Танама). Данные группировки отличаются друг от друга по многим показателям: генетическим аспектам, меристическим признакам, срокам начала нерестовой миграции и др. Также темп роста неполовозрелых особей данных субпопуляций абсолютно разный. «Нижние» субпопуляции нельмы растут медленнее, чем «верхние», а «средние» субпопуляции представляют собой «микс» первых двух [33]. Туводная нельма постоянно обитает на речных участках, известна в ряде крупных притоков Енисея – реки Подкаменная, Нижняя Тунгуска, Курейка, Хантайка и др. В реках Якутии Ф. Н. Кириллов (1972) [30] отмечал солонато-водно-полупроходную и туводную формы нельмы. Нельма бассейна р. Анадырь ведет полупроходной образ жизни [1].

Как правило, у особей жилой речной формы жизненный цикл проходит в реке, нерестовые и трофические миграции короткие, но соотношение между полупроходной и жилой речной формами остается неизвестным [6].

Нельма нагуливается в опресненных участках морей и в низовьях рек, а на нерест поднимается вверх по рекам, иногда до самых верховьев. Это единственный вид сиговых, ведущий исключительно хищный образ жизни. На хищное питание переходит после достижения длины тела 30 см. Рацион питания нельмы зависит не столько от возраста особи, сколько от места обитания и сезонного распределения кормовых объектов. Молодь поедает личинки насекомых, мизид и молодь дру-

гих видов рыб. Взрослая нельма питается молодью сиговых (ряпушки, омуля, тугуна, чира), карповых и окуневых рыб, реже поедает подкаменщиков, хариуса, миногу, корюшку и молодь щуки, а также возможен каннибализм [13]. Нельма, в отличие от других хищников – лососевых, не прячется за корягами или в траве в ожидании добычи. Она предпочитает вставать против течения в ожидании появления стаяк рыбешек. Затем она резко хлопает плавником, оглушая часть стайки, и поедает свою добычу. Хищник никогда не подбирает пищу со дна, предпочитая исключительно свежую добычу. Периоды активной охоты – утро или вечер. Днем ведет себя пассивно. Нельме свойственно «разграничивать» свои и чужие охотничьи участки и охранять свою охотничью территорию [34]. Одним из характерных признаков нельмы является прекращение питания на время нерестового хода. Однако в бассейне Колымы половозрелая нельма питается как во время хода, так и на местах нереста [16]. Половозрелая нельма, изученная в р. Вилюй, питается как во время нереста, так и на участках нерестового хода [35]. Для нельмы р. Енисей характерна половая избирательность питания. Так, в желудках самок обнаружена только ряпушка, а самцы имеют более широкий спектр питания: ряпушка, елец, плотва, ерш, тугун [33].

Как только начинается ледоход, стаи рыб поднимаются выше по течению реки (или в реку, если обитают в озере). Двигаются стайно. Самки превосходят самцов по численности. Во время движения по реке рыба предпочитает держаться ближе ко дну, но затем постепенно поднимается все выше и выше. От устья нельма может подняться до места нереста, пройдя расстояние до 4 000 км [36]. Нельма среди других видов сиговых рыб обладает наибольшей удельной поверхностью тела и, вследствие этого, может совершать очень протяженные миграции [16]. Нерестилища располагаются на обширных плесах с песчано-каменистым грунтом на глубинах 2–3 м [13]. Все лето нельма движется вверх по течению, набирая вес. К осени она достигает верховья многочисленных рек юго-востока Сибири, где осуществляет икрометание, держась дна [1]. Нерест происходит в сентябре при температуре воды в среднем 3–6 °С [13]. Плодовитость нельмы варьирует от 80 до 420 тыс. икринок, функционально зависит от длины и массы тела самок. Всю зиму и весну взрослые особи после нереста нагуливаются в реках, в низовья и в море спускаются лишь летом [13]. Некоторые особи могут оставаться в протоке до 3 лет. Молодь живет в нерестовых реках 2–3 года, а затем спускается в большой водоем [15]. Икра нельмы донная, мелкая, развивается между камнями [9]. Эмбриональное развитие длится 250–260 суток. Массовое вылупление личинок происходит в мае – начале июня при длине 12–14 мм. Мальковый период начина-

ся при достижении длины 35–46 мм [13]. Изначально молодь нельмы питается планктоном, потом бентосом, а со второго года жизни нельма становится хищником [9]. Мальки будут расти в реке до 2–3 лет, а потом отправятся в море для нагула.

Рыба, достигшая моря, будет расти и, достигнув половой зрелости, отправится в места нереста.

Особенность нельмы заключается в ее длительном половом созревании. Готовность к нересту не зависит от размеров рыбы и варьирует в различных реках (табл. 4).

Таблица 4

Table 4

Средние показатели наступления половой зрелости туводной и полупроходной форм *Stenodus leucichthys nelma* в различных реках в пределах географического ареала (расположение рек с запада на восток) [5, 11, 12, 16, 33]

Average indicators of the time of maturity of the non-migratory and semi-anadromous species of *Stenodus leucichthys nelma* in different rivers within the geographic range (rivers located from west to east) [5, 11, 12, 16, 33]

Река	Возраст наступления полового созревания нельмы	
	Туводная	Полупроходная
Печора	–	♂*, ♀** 13+ – 14+
Обь	♂, ♀ 4+ – 6+	♂, ♀ 13+ – 14+
Енисей	♂ 4+ – 5+*** 51 см / 2 000 г ♀ 7+ – 8+ 71 см / 4 500 г	♂ 13+ – 15+ 80 см / 5 500 г ♀ 15+ – 17+ 58–95 см / 7 500–9 000 г
Хатанга	–	♂, ♀ 10+ – 11+ 70–80 см / 4 000 г
Колыма	–	♂ 9+ – 11+ 68,5–85 см / 3 100–6 100 г ♀ 12+ – 13+ 85–101 см / 6 300–11 200 г
Анадырь	–	♂ 9+ 59–62 см / 2 000–2 200 г ♀ 11+ 74–75 см / 4 000–4 500 г

* ♂ – самцы; ** ♀ – самки; *** над чертой – пределы значений возраста полового созревания, под чертой – средние значения/пределы колебаний длины/массы тела особи.

Каждая половозрелая особь нерестится с перерывами в 3–4 года, поэтому по достижении половой зрелости прирост длины особей составляет 1–5 см в год, прирост массы – 0,5–1,0 кг в год [14].

Возраст наступления половой зрелости полупроходной формы нельмы в различных реках в направлении с запада на восток меняется по куполообразному типу – среднее значение параметра фиксируется в западной части ареала – р. Печора; наивысшие значения наблюдаются в центральной

части: реки Енисей и Обь; значения данного параметра идут на спад ближе к восточной части ареала: реки Хатанга, Колыма, Анадырь. Также по результатам анализа данных очевидно, что туводная форма нельмы достигает половой зрелости раньше, чем полупроходная (см. табл. 4). Данное явление подтверждается исследованиями Л. А. Конева (1972) [30]. Различия в темпе полового созревания самцов и самок незначительны (рис. 3).

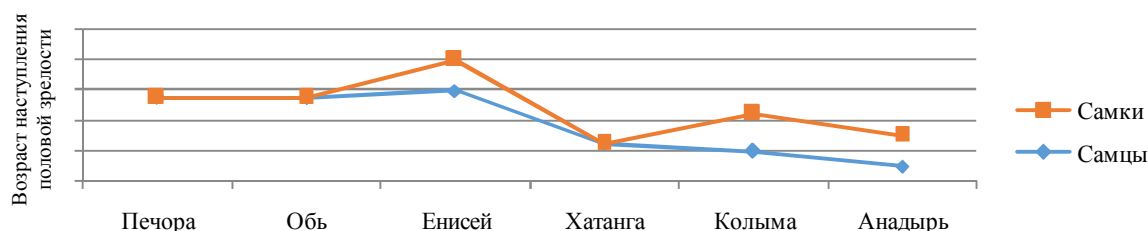


Рис. 3. Колебания средних значений наступления половой зрелости *Stenodus leucichthys nelma* из различных рек в пределах ареала (расположение рек с запада на восток)

Fig. 3. Fluctuations in the average values of the maturity age in *Stenodus leucichthys nelma* from different rivers within its habitat (location of rivers from west to east)

В целом результаты исследований свидетельствуют о неблагоприятной ситуации в популяциях нельмы [19]: постепенное вымирание данного подвида, во многом потерявшего возможность естественного воспроизводства, делает необходимым его искусственное разведение [9]. При этом следует помнить, что по своим масштабам и экономической составляющей искусственное воспроизводство не сможет полностью заменить естественное воспроизводство. В данном случае важная задача рыбоводства – это восстановление утраченного естественного функционирования популяций [37]. Для сохранения речной популяции нельмы необходима инвентаризация и действенная охрана возможных мест зимовки и нереста особей. Требуется регламентация промысла нельмы, организация ее искусственного разведения, криоконсервация половых продуктов для сохранения возможности последующего возрождения генома.

Заключение

Нельма, являясь довольно пластичным видом, характеризуется вариабельностью средних значений меристических и размерно-весовых характеристик особей из различных рек. С точки зрения изменчивости счетных признаков в пределах географического ареала определенная закономерность не наблюдается. Изменение размерно-весовых характеристик также не имеет строгой последовательности. Популяции обской и енисейской нельмы обладают самыми высокими показателями веса и длины относительно представителей данного подвида из других рек.

Нельма обладает хорошими адаптивными способностями, что подтверждает верхнеобская нельма, которая демонстрирует высокую степень устойчивости к неблагоприятным воздействиям окружающей среды.

Возраст наступления половой зрелости полупроходной формы нельмы в различных реках также имеет вариативность. Характер изменения сроков наступления половой зрелости не подвержен определенной тенденции, достигая наивысших показателей ближе к центральной части ареала и снижаясь на периферии к востоку.

Сравнивая вариации значений средних показателей размерно-весовых характеристик с вариацией наступления возраста половой зрелости полупроходной формы нельмы в различных реках, мы наблюдаем тенденцию однотипных изменений. Наибольшие показатели средних величин размерно-весовых характеристик и возраста наступления половой зрелости имеют популяции нельмы центральной части ареала (р. Енисей и Обь).

Нерациональный промысел прошлых лет, браконьерский вылов, загрязнение рек сточными водами и антропогенная трансформация русла рек негативным образом отражаются на популяции нельмы. Зарегулирование русла крупных рек и строительство плотин отрезали миграционные пути нельмы к большому количеству нерестовых площадей и, как следствие, привели к сокращению ареала данной рыбы. Численность популяций нельмы падает во многих бассейнах крупных рек: Анадыря, Колымы, Иртыша, Оби, Енисея и Северной Сосьвы. Велика вероятность исчезновения этой ценной рыбы не только из промысла, но и как подвида.

Для решения проблемы сохранения нельмы как таксономической единицы и ценного промыслового объекта необходимы четкая регламентация промысла, охрана зимовальных ям и нерестилищ, а также активные работы по искусственному воспроизводству популяции.

Список источников

1. 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.
2. Нельма // Поклёвка. URL: <https://poklevka.com/gyby/131-nelma.html> (дата обращения: 08.09.2021).
3. Берг Л. С. Рыбы пресных вод Российской Империи. Департамент земледелия. М.: Тип. т-ва Рябушинских, 1916. 563 с.
4. Пономарев С. В. Лососеводство: учеб. М.: Моркнига, 2012. 561 с.
5. Тихонов А. В. Животные России. Красная книга. М.: Росмэн, 2012. 241 с.
6. Кассал Б. Ю. Росто-весовая характеристика нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) из реки Иртыш // Baikal zoological journal. 2019. № 3 (26). С. 64–69.
7. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб / под ред. проф. Дерюгина К. М. Ленинград: Изд-во ГЛЮ, 1939. 124 с.
8. Моисеев П. А., Азисова Н. А., Куранова И. И. Ихтиология. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. 373 с.
9. Белорыбца *Stenodus leucichthys* // Зоогалактика. URL: <https://zoogalaktika.ru/photos/pisces/osteichthyes/actinopterygii/teleostei/salmoniformes/stenodus-leucichthys> (дата обращения: 03.11.2021).
10. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 263 с.
11. Костюничев В. В. Нельма как перспективный объект аквакультуры // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: материалы VII Междунар. науч.-производств. совещ. (Тюмень, 16–18 февраля 2010 г.). Тюмень: Изд-во ФНГУ «ГосНИОРХ», 2010. С. 215–218.

12. Попов П. А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов: моногр. Новосибирск: Изд-во Новосиб. гос. ун-та, 2007. 526 с.
13. Решетников Ю. С., Попова О. А. и др. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002. Т. 1. 360 с.
14. Сабанеев Л. П. Рыбы России. М.: ТЕРРА, 1993. 377 с.
15. Рыба нельма: подробное описание // Ферма-expert. URL: <https://ferma.expert/tyba/tybovodstvo/vidy-tybovodstvo/nelma/> (дата обращения: 10.09.2021).
16. Копосов 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.
17. Костицын В. Г. К анализу морфологической изменчивости нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: материалы VIII Междунар. науч.-производств. совещ. (Тюмень, 27–28 ноября 2013 г.). Тюмень: Изд-во Гос. науч.-производств. центра рыб. хоз-ва, 2013. С. 119–165.
18. Юсупов Р. Р. Сиговые рыбы р. Анадырь (особенности биологии, промысел, перспективы использования в аквакультуре): дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. С. 12–17.
19. Журавлёв В. Б. К методике изучения численности популяций редких и исчезающих видов рыб // Вестн. НГАУ (Новосиб. гос. ун-та). 2012. № 2-2 (23). С. 20–27.
20. Конева Л. А. Нельма верхнего бьефа плотины Новосибирской ГЭС: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1972. 21 с.
21. Подлесный А. В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Изв. ВНИОРХ. 1958. Т. 44. С. 97–99.
22. Куклин А. А., Лопатин В. В. Структура нерестовой части популяции енисейской нельмы // Биологические проблемы Севера: тез. X Всесоюз. симп. Магадан, 1983. Ч. 2. С. 187–188.
23. Лукьянчиков Ф. В. Материалы по биологии и промыслу сиговых рыб бассейна реки Хатанга // Науч. докл. высш. шк. 1963. Вып. 2. С. 34–37.
24. Борисов П. Г. Рыбы реки Лены. Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1928. 185 с.
25. Визер А. М., Мазченко Э. Ю. Современное состояние запасов сиговых и биология нельмы Новосибирского водохранилища // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: материалы VII Междунар. науч.-производств. совещ. (Тюмень, 16–18 февраля 2010 г.). Тюмень: Изд-во ФНГУ «ГосНИОРХ», 2010. С. 163–166.
26. Заделенов В. А. К характеристике редких видов рыб фауны реки Енисей // Вопр. рыболовства. 2015. Т. 16. № 1. С. 24–39.
27. Богданов В. Д., Мельниченко И. П. Современное состояние нельмы в бассейне реки Северной Сосьвы //

- Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2013. № 3. С. 20–24.
28. Журавлев В. Б. Рыбы бассейна Верхней Оби. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2003. 292 с.
 29. Соловов В. П. Современное состояние популяции сибирского осетра верхнего течения Оби // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. Вып. 2. С. 47–53.
 30. Кириллов Ф. Н. Водоемы Якутии и их рыбы. Якутск, 1955. 47 с.
 31. Крохалевский В. Р., Андриенко Е. К., Матковский А. К., Огурцова Н. Н., Степанов С. И., Янкова Н. В. Состояние запасов сиговых рыб в Обском бассейне // Биология, биотехника разведения и промышленного выращивания сиговых рыб. Тюмень: Изд-во СибрыбНИИпроект, 2001. С. 73–78.
 32. Коновалов А. Ф., Борисов М. Я., Думнич Н. В. Опыт искусственного воспроизводства нельмы *Stenodus leucichthys nelma* в бассейне Кубенского озера // Вестн. рыбохозяйств. науки. 2016. Т. 3. № 4 (12). С. 12–19.
 33. Заделенов В. А., Дербинева Е. В. Нельма *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) (Salmoniformes, Coregonidae) реки Енисей: структура популяций, промысел, воспроизводство // Вопр. рыболовства. 2020. Т. 21. № 2. С. 156–168.
 34. Исаева О. М., Гайденок Н. Д., Заделенов В. А. Структура популяции полупроходных рыб реки Енисей на примере длинноциклового вида *Stenodus leucichthys nelma* нельма // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: материалы VIII Всерос. науч.-практич. конф., посвящ. 75-летию рыбохозяйств. образования на Камчатке (Петропавловск-Камчатский, 12–14 апреля 2017 г.): в 2-х ч. Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчат. гос. техн. ун-та, 2017. Ч. I. С. 98–105.
 35. Белов М. А. Характеристика спектра питания нельмы *Stenodus leucichthys* (Güldenstadt, 1772) в период нерестового хода // Биологические ресурсы внутренних водоемов и их рациональное использование. Красноярск: Изд-во ФГБНУ «НИИЭРВ», 2009. С. 152.
 36. Рыба нельма – ценный вид хищной рыбы, обитающей в ледяных водах // FISHAK. URL: <https://fishak.ru/tybnuj-mir/nelma> (дата обращения: 15.09.2021).
 37. Матковский А. К., Кочетков П. А., Янкова Н. В., Семенченко С. М., Вылежинский А. В., Тунев В. Е., Григорьев С. С., Степанова В. Б., Абдуллина Г. Х. Необходимые объемы искусственного воспроизводства сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: тез. IX Междунар. науч.-производств. совещ. (Тюмень, 01–02 декабря 2016 г.). Тюмень: Изд-во Гос. науч.-производств. центра рыб. хоз-ва, 2016. С. 64–66.

References

1. 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]. *Chteniia pamiati Vladimira Iakovlevicha Levanidova*, 2005, iss. 3, pp. 552–556.
2. Nel'ma [Nelma]. Poklevka. Available at: <https://poklevka.com/tyby/131-nelma.html> (accessed: 08.09.2021).
3. Berg L. S. *Ryby presnykh vod Rossiiskoi Imperii* [Fresh water fish of Russian Empire]. Moscow, Tip. t-va Riabushinskikh, 1916. 563 p.
4. Ponomarev S. V. *Lososevodstvo: uchebnik* [Salmon breeding: textbook]. Moscow, Morkniga Publ., 2012. 561 p.
5. Tikhonov A. V. *Zhivotnye Rossii. Krasnaia kniga* [Animals of Russia. Red Book]. Moscow, Rosmen Publ., 2012. 241 p.
6. Kassal B. Iu. Rosto-vesovaiia 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.

7. Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniiu ryb* [Guide to studying fish]. Leningrad, Izd-vo GLU, 1939. 124 p.
8. Moiseev P. A., Azisova N. A., Kuranova I. I. *Ikhtologiya* [Ichthyology]. Moscow, Legkaia i pishchevaia promyshlennost' Publ., 1981. 373 p.
9. *Belorybitsa Stenodus leucichthys* [White salmon *Stenodus leucichthys*]. Zoogalaktika. Available at: <https://zoogalaktika.ru/photos/pisces/osteichthyes/actinopterygii/teleostei/salmoniformes/stenodus-leucichthys> (accessed: 03.11.2021).
10. Reshetnikov Iu. S. *Ekologiya i sistematika sigovykh ryb* [Ecology and taxonomy of whitefishes]. Moscow, Nauka Publ., 1980. 263 p.
11. Kostinichev V. V. Nel'ma kak perspektivnyi ob'ekt akvakul'tury [Nelma as perspective object of aquaculture]. *Biologiya, biotekhnika razvedeniia i sostoianie zapasov sigovykh ryb: materialy VII Mezhdunarodnogo nauchno-proizvodstvennogo soveshchaniia (Tiumen', 16–18 fevralia 2010 g.)*. Tiumen', Izd-vo FNGU «GosNIORKh», 2010. Pp. 215-218.
12. Popov P. A. *Ryby Sibiri: rasprostranenie, ekologiya, vylov: monografiia* [Fish of Siberia: distribution, ecology, catch: monograph]. Novosibirsk, Izd-vo Novosib. gos. un-ta, 2007. 526 p.
13. Reshetnikov Iu. S., Popova O. A. i dr. *Atlas presnovodnykh ryb Rossii* [Atlas of freshwater fishes of Russia]. Moscow, Nauka Publ., 2002. Vol. 1. 360 p.
14. Sabaneev L. P. *Ryby Rossii* [Fish of Russia]. Moscow, TERRA Publ., 1993. 377 p.
15. *Ryba nel'ma: podrobnoe opisaniie* [Nelma: detailed description]. Ferma-expert. Available at: <https://ferma.expert/ryba/rybovodstvo/vidy-rybovodstvo/nelma/> (accessed: 10.09.2021).
16. Koposov A. E., Smirnov A. A. *Biologiya nel'my Stenodus leucichthys nelma* (Coregonidae) srednego techeniia reki Kolyma v granitsakh Magadanskoj 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.
17. Kostitsyn V. G. K analizu morfologicheskoi izmenchivosti nel'my *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) [On analysis of morphological variability of nelma *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773)]. *Biologiya, biotekhnika razvedeniia i sostoianie zapasov sigovykh ryb: materialy VIII Mezhdunarodnogo nauchno-proizvodstvennogo soveshchaniia (Tiumen', 27–28 noiabria 2013 g.)* Tiumen', Izd-vo Gos. nauch.-proizvodstv. tsentra ryb. khoz-va, 2013. Pp. 119-165.
18. Iusupov R. R. *Sigovye ryby r. Anadyr' (osobnosti biologii, promysel, perspektivy ispol'zovaniia v akvakul'ture)*. Dissertatsiia ... kand. biol. nauk [Whitefish of river Anadyr' (features of biology, fisheries, prospects for use in aquaculture). Diss. Cand. Biol. Sci.]. Moscow, 1993. Pp. 12-17.
19. Zhuravlev V. B. K metodike izucheniia chislennosti populatsii redkikh i ischezaiushchikh vidov ryb [On method of studying abundance of rare and endangered fish species populations]. *Vestnik NGAU (Novosibirskogo gosudarstvennogo universiteta)*, 2012, no. 2-2 (23), pp. 20-27.
20. Koneva L. A. *Nel'ma verkhnego b"efa plotiny Novosibirskoi GES. Avtoreferat dis. ... kand. biol. nauk* [Nelma from dam upper pool of Novosibirsk hydroelectric power station. Diss. Abstr. ... Cand. Biol. Sci.]. Novosibirsk, 1972. 21 p.
21. Podlesnyi A. V. *Ryby Eniseia, usloviia ikh obitaniia i ispol'zovaniia* [Fish of Yenisei river, conditions of their habitat and use]. *Izvestiia VNIORKh*, 1958, vol. 44, pp. 97-99.
22. Kuklin A. A., Lopatin V. V. *Struktura nerestovoi chasti populatsii eniseiskoi nel'my* [Structure of Yenisei nelma population spawning]. *Biologicheskie problemy Severa: tezisy X Vsesoiuznogo simpoziumaiu Magadan*, 1983. Part 2. Pp. 187-188.
23. Luk'ianchikov F. V. *Materialy po biologii i promyslu sigovykh ryb basseina reki Khatanga* [Materials on biology and fishery of whitefish in Khatanga river basin]. *Nauchnye doklady vysshei shkoly*, 1963, iss. 2, pp. 34-37.
24. Borisov P. G. *Ryby reki Leny* [Fish of Lena river]. Leningrad, Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1928. 185 p.
25. Vizer A. M., Mazchenko E. Iu. *Sovremennoe sostoianie zapasov sigovykh i biologiya nel'my Novosibirskogo vodokhranilishcha* [Current state of whitefish stocks and biology of nelma of Novosibirsk Reservoir]. *Biologiya, biotekhnika razvedeniia i sostoianie zapasov sigovykh ryb: materialy VII Mezhdunarodnogo nauchno-proizvodstvennogo soveshchaniia (Tiumen', 16–18 fevralia 2010 g.)*. Tiumen', Izd-vo FNGU «GosNIORKh», 2010. Pp. 163-166.
26. Zadelenov V. A. *K kharakteristike redkikh vidov ryb fauny reki Enisei* [On characteristics of rare fish species of fauna of Yenisei river]. *Voprosy rybolovstva*, 2015, vol. 16, no. 1, pp. 24-39.
27. 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.
28. Zhuravlev V. B. *Ryby basseina Verkhnei Obi* [Fish of upper Ob basin]. Barnaul, Izd-vo Alt. un-ta, 2003. 292 p.
29. Solovov V. P. *Sovremennoe sostoianie populatsii sibirskogo osetra verkhnego techeniia Obi* [Current state of Siberian sturgeon population in upper reaches of Ob river]. *Voprosy ikhtologii*, 1997, vol. 37, iss. 2, pp. 47-53.
30. Kirillov F. N. *Vodoemy Iakutii i ikh ryby* [Water bodies and fish of Yakutia]. Yakutsk, 1955. 47 p.
31. Krokhal'evskii V. R., Andrienko E. K., Matkovskii A. K., Ogurtsova N. N., Stepanov S. I., Iankova N. V. *Sostoianie zapasov sigovykh ryb v Obskom basseine* [Status of whitefish stocks in Ob river basin]. *Biologiya, biotekhnika razvedeniia i promyshlennogo vyrashchivaniia sigovykh ryb*. Tiumen', Izd-vo SibrybNIiproekt, 2001. Pp. 73-78.
32. Konovalov A. F., Borisov M. Ia., Dumnich N. V. *Opyt iskusstvennogo vosproizvodstva nel'my Stenodus leucichthys nelma v basseine Kubenskogo ozera* [Experience of artificial reproduction of nelma *Stenodus leucichthys nelma* in basin of Lake Kubenskoye]. *Vestnik rybokhoziaistvennoi nauki*, 2016, vol. 3, no. 4 (12), pp. 12-19.
33. Zadelenov V. A., Derbineva E. V. *Nel'ma Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) (Salmoniformes, Coregonidae) reki Enisei: struktura populatsii, promysel, vosproizvodstvo [Nelma *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) (Salmoniformes, Coregonidae) of Yenisei river: population structure, harvesting, reproduction]. *Voprosy rybolovstva*, 2020, vol. 21, no. 2, pp. 156-168.
34. Isaeva O. M., Gaidenok N. D., Zadelenov V. A. *Struktura populatsii poluprokhodnykh ryb reki Enisei na primere dlinnotsiklovogo vida Stenodus leucichthys nelma nel'ma* [Structure of population of semi-anadromous fish of Yenisei river: case of long-cycle species *Stenodus leucichthys nelma*]. *Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoianie, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie: materialy VIII Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posviashchennoi 75-letiiu rybokhoziaistvennogo obrazovani-*

ia na Kamchatke (Petropavlovsk-Kamchatskii, 12–14 apreliia 2017 g.): v 2-kh ch. Petropavlovsk-Kamchatskii, Izd-vo Kamchat. gos. tekhn. un-ta, 2017. Part I. Pp. 98-105.

35. Belov M. A. *Kharakteristika spektra pitaniia nel'my Stenodus leucichthys (Güldenstadt, 1772) v period neresstovogo khoda* [Characteristics of feeding spectrum of nelma *Stenodus leucichthys* (Güldenstadt, 1772) during spawning run]. Krasnoiarsk, Izd-vo FGBNU «NIIEV», 2009. P. 152.

36. *Ryba nel'ma – tsennyi vid khishchnoi ryby, obitaiushchei v ledianykh vodakh* [Nelma as valuable predatory species living in icy waters]. FISHAK. Available at: <https://fishak.ru/rybnyj-mir/nelma> (accessed: 15.09.2021).

37. Matkovskii A. K., Kochetkov P. A., Iankova N. V., Semenchko S. M., Vylezhinskii A. V., Tunev V. E., Grigor'ev S. S., Stepanova V. B., Abdullina G. Kh. *Neobkhodimye ob'emy iskusstvennogo vosproizvodstva sigovykh ryb Ob'-Irtyskogo basseina* [Necessary volumes of artificial reproduction of whitefish in Ob-Irtysk basin]. *Biologiya, biotekhnika razvedeniia i sostoianie zapasov sigovykh ryb: tezisy IX Mezhdunarodnogo nauchno-proizvodstvennogo soveshchaniia (Tiumen', 01–02 dekabria 2016 g.)*. Tiumen', Izd-vo Gos. nauch.-proizvodstv. tsentra ryb. khoz-va, 2016. Pp. 64-66.

Статья поступила в редакцию 01.07.2022; одобрена после рецензирования 07.11.2022; принята к публикации 28.11.2022
The article is submitted 01.07.2022; approved after reviewing 07.11.2022; accepted for publication 28.11.2022

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

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

