

На правах рукописи



БУДИН

Юрий Владимирович

**ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ ОСНОВНЫХ
ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ СИГОВЫХ (COREGONIDAE)
РЫБ БАССЕЙНА РЕКИ ХАТАНГА**

1.5.13. Ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва, 2025

Работа выполнена в Красноярском филиале Государственного научного центра Российской Федерации Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (Красноярский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ»)), г. Красноярск

Научный руководитель:

Заделенов Владимир Анатольевич, доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории ихтиологии Красноярского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ»), г. Красноярск

Официальные оппоненты:

Пищенко Елена Витальевна, доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры биологии, биологических ресурсов и аквакультуры Института экологической и пищевой биотехнологии ФГБОУ ВО «Новосибирский государственный аграрный университет» (Новосибирский ГАУ), г. Новосибирск

Зуев Иван Владимирович, кандидат биологических наук, доцент кафедры водных и наземных экосистем Института фундаментальной биологии и биотехнологии ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» (СФУ), г. Красноярск

Ведущая организация: ФГБУН ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук» (КарНЦ РАН), г. Петрозаводск

Защита состоится 10 апреля 2025 г. в 11⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета 37.1.001.01 при Государственном научном центре Российской Федерации Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО») по адресу: 105187, г. Москва, Окружной проезд, д. 19.

Телефон: +7 (499) 369-92-83, доб. 43-10, электронный адрес: buyanovskiy@vniro.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБНУ «ВНИРО»: <http://www.vniro.ru/files/disser/2024/budin-disser.pdf>

Автореферат разослан «___» _____ 2025 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Буяновский А.И.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Сиговые рыбы являются самыми многочисленными и широко распространенными представителями ихтиофауны водоемов арктической и бореальной зон (Решетников, 1980; Разнообразие рыб..., 1999; Кириллов и др., 2014). На них в заполярных системах приходится 70–80% ихтиопродукции (Решетников, 1979). Полученные сведения об экологии и морфологии сиговых рыб бассейна р. Хатанга до сих пор, как правило, носили отрывочный и фрагментарный характер (Решетников, 1980, 1991; Сиделев, 1981; Романов, 2023 и др.), выделяемые здесь группы у разных видов сиговых достаточно провизорны, структура отдельных популяций изучена еще недостаточно.

В то же время сообщества сиговых рыб – это одна из наиболее уязвимых структур водных экосистем. Практически во всех заполярных водных бассейнах популяции сиговых рыб оказались в угнетенном состоянии. В бассейнах рек Обь, Енисей введены ограничения на промышленный лов нельмы, а с недавнего времени – на добычу муксуна. Поэтому возникает необходимость детального изучения популяций основных сиговых рыб в нерестовый период, что и обусловило выбор темы настоящего исследования.

Степень разработанности темы. Изучение ихтиофауны бассейна р. Хатанга началось в первой половине XX столетия. В 1926 г. Л.С. Берг привел первое научное описание ихтиофауны для р. Хатанга и Хатангского залива (Берг, 1926). В 1938–1939 гг. В.С. Михиным проведены детальные ихтиологические исследования бассейна р. Хатанга, по собранным материалам опубликована «Промыслово-биологическая характеристика муксуна и других видов рыб» (Михин, 1941). По результатам исследований в 1942–1944 гг. на р. Хатанга в 1947 г. профессор А.В. Подлесный опубликовал работу «Рыбные ресурсы р. Хатанга и их использование» (Подлесный, 1947).

В середине 60-х годов прошлого столетия данные по биологии и промыслу рыб в системе р. Хатанга обобщены в работе Ф.В. Лукьянчикова (1967). Фактически до настоящего времени это единственный источник в открытой печати, дающий

представление об ихтиофауне исследуемого бассейна и его отдельных представителей. В более поздних немногочисленных публикациях освещались только условия ее обитания, некоторые структурные показатели и промысел в бассейне р. Хатанга (Богданов, Богданова, 1978, 1999, 2003, 2006а,б, 2009).

Цель и задачи работы. Цель настоящей работы – выявить эколого-биологические особенности сиговых (Coregonidae) рыб бассейна р. Хатанга и их промышленного использования.

Для реализации цели сформулированы следующие задачи:

1. Провести морфо-экологические исследования ряпушки, муксуна, тугуна, сига и чира, а также исследования по генетике и выявить характерные особенности сиговых рыб бассейна р. Хатанга.

2. Проанализировать особенности размерно-возрастной структуры, линейно-весагого роста сибирской ряпушки, муксуна, сига и чира в нерестовой период.

3. Актуализировать сведения о половом созревании ряпушки, муксуна, тугуна, сига и чира, выявить особенности путей и сроков нерестовых миграций.

4. Оценить современное состояние промышленного лова сиговых видов рыб в бассейне р. Хатанга.

Научная новизна. Впервые проведено комплексное изучение промысловых сиговых рыб (муксуна, сибирской ряпушки, сига, чира, тугуна) реки Хатанга с применением методов вариационной статистики. В работе дается историческая и современная информация о состоянии популяций сиговых рыб в период нерестовой миграции и показаны тенденции их преобразования в связи с антропогенным воздействием.

Впервые на репрезентативном объеме материала проведены и представлены молекулярно-генетические исследования муксуна р. Хатанга. На основании морфологических, молекулярно-генетических исследований выявлено две экологические формы муксуна: многотычинковая и малотычинковая. На основании анализа экологических и

биологических данных приводится схема их распространения в бассейне р. Хатанга.

Проведена ревизия наличия двух стад полупроходной сибирской ряпушки р. Хатанга. Получены новые данные по морфологии и экологии сибирской ряпушки, муксуна, тугуна, сига, чира.

Теоретическая и практическая значимость. Описаны морфо-экологические характеристики основных промысловых сиговых видов рыб (муксун, ряпушка, сиг, чир, тугун). Дополнены и уточнены распространение и нерестовые миграции, размерно-возрастные характеристики, плодовитость, питание сиговых видов рыб.

Получены оригинальные сведения об экологических и морфологических особенностях двух форм муксуна *Coregonus tuksun* бассейна р. Хатанга. Информация о двух формах муксуна может быть использована природоохранными структурами при разработке мер охраны редких и значимых промысловых видов.

Результаты научных исследований используются в институте Прикладной биотехнологии и ветеринарной медицины Красноярского государственного аграрного университета на кафедре «Разведение, генетика, биология и водные биоресурсы», в институте Фундаментальной биологии и биотехнологии Сибирского федерального университета на кафедре «Водных и наземных экосистем» при чтении лекций, проведении практических занятий, большого практикума и летне-осенней практики студентов, специализирующихся по направлению ихтиология и гидробиология.

Результаты ежегодных исследований автора структурных показателей сообщества рыб водных объектов бассейна р. Хатанга применяются при осуществлении государственного мониторинга водных биологических ресурсов Красноярским филиалом ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ») с 2010 года по настоящее время.

Методология и методы исследования. Ихтиологические пробы отбирались и обрабатывались по стандартным методикам. Определение возраста рыб проводили по регистрирующим структурам (чешуя, в качестве контроля

использовали отолиты). Полученные данные анализировали с помощью стандартных математических методов. Статистический анализ проводился с помощью пакета программ Microsoft Office Excel 2010 и Statistica 6.0.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Морфо-экологический анализ сиговых рыб в бассейне р. Хатанга показал наличие в бассейне по одной форме полупроходной сибирской ряпушки, тугуна и чира; двух форм муксуна – многотычинковой и малотычинковой; трех форм сига – озерного, озерно-речного и речного.

2. Получены новые сведения об ареале распространения ряпушки, муксуна, тугуна, установлены особенности нерестовых миграций, сроков и мест нереста.

3. Проанализирован промышленный вылов сиговых (муксун, ряпушка, тугун, сиг и чир) рыб в бассейне р. Хатанга с периода 1980-х годов до настоящего времени, дана оценка перспектив дальнейшего освоения основных промысловых видов.

Степень достоверности. Достоверность научных положений и выводов диссертационной работы определяется большим объемом фактического материала; корректной статистической обработкой полученных данных, с использованием общепринятых и современных методик исследования. Методы, использованные при проведении исследований, соответствуют поставленной цели и задачам; представленные выводы базируются на анализе и обобщении полученных результатов, отвечают сформулированным задачам.

Личный вклад автора. Работы по изучению особенностей биологии основных промысловых видов сиговых рыб бассейна р. Хатанга выполнялись автором в 2010–2024 гг. в Красноярском филиале ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ»). Вклад автора заключается в определении цели и задач исследования, организации научных экспедиций, сборе и обработке ихтиологических данных, а также в проведении морфо-экологического анализа сиговых рыб. Автор провёл анализ и обобщение полученных данных, сопоставив их с имеющимися литературными источниками, и подготовил публикации.

Апробация. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на: Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 85-летию со дня основания кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ (Томск, 2016); XI Международной научно-практической конференции молодых ученых «Инновационные тенденции развития Российской Науки» (Красноярск, 2018); 2-ой Всероссийской научной конференции «Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования» (Санкт-Петербург, 2018); 5-ой Международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов» (Новосибирск, 2019); XV Всероссийской студенческой научной конференции «Студенческая наука – взгляд в будущее» (Красноярск, 2020); I и II Всероссийской (национальной) научно-практической конференции «Ресурсы дичи и рыбы: использование и воспроизводство» (Красноярск, 2020, 2021); Международной конференции «Акад. Л.С. Бергу – 145 лет» (Бендеры, Молдавия, 2021).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 15 печатных работ, в том числе 6 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ (из них 2 статьи, рецензируемые в международных цитатно-аналитических базах Scopus и Web of Science), 9 публикаций в сборниках материалов международных (из них 1 зарубежная) научных конференций, всероссийских (с международным, национальным участием) научных, научно-практических конференций.

Структура и объем работы. Диссертационная работа изложена на 144 страницах и содержит 20 рисунков и 31 таблицу, состоит из введения, 4 глав (обзорная часть, характеристика территории исследований, материал и методы, две главы основной части), заключения, списка литературы и 4 приложений. Список литературы включает 233 источника, в том числе 24 работы на иностранном языке.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность: научному руководителю д.б.н. В.А. Заделену (ФГБОУ ВО Красноярский ГАУ) за ценные советы и помощь в работе над диссертацией; руководителям Красноярского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» (ранее ФГБНУ

«НИИЭРВ») к.б.н. Е.Н. Шадрину, Л.Д. Мирач, Д.Н. Колесникову за методические рекомендации и возможность проведения исследований; старшему научному сотруднику лаборатории Экологии рыб Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН к.б.н. Е.А. Боровиковой; сотрудникам кафедры «Разведение, генетика, биология и водные биоресурсы» ФГБОУ ВО Красноярского ГАУ за методическую помощь; профессору кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ В.И. Романову и доценту ФГАОУ ВО СФУ А.А. Вышегородцеву, которые привили мне интерес к изучению сиговых видов рыб и методические рекомендации; ведущим специалистам Н.О. Яблокову, К.В. Поляевой и сотрудникам Красноярского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» за помощь в поиске литературы и подготовке публикаций; В.В. Сытину, М.П. Поборскому за помощь в полевых исследованиях.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Данная глава представляет собой анализ литературных источников и включает четыре раздела. В **разделе 1.1** приведена история исследования основных промысловых сиговых рыб в период нерестового хода в бассейне реки Хатанга. В **разделе 1.2** приводится краткая физико-географическая характеристика района исследований (рек Хатанга, Котуй, Хета, Хатангский залив) и кормовой базы рыб р. Хатанга. В **разделе 1.3** описана ихтиофауна бассейна р. Хатанга. В **разделе 1.4** приведена современная оценка паразитофауны основных промысловых сиговых рыб.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу результатов работы положены материалы, собранные автором во время полевых исследований в летне-осенний период времени (август–октябрь) с 2010 по 2019 гг. на различных участках водных объектов бассейна р. Хатанга (рис. 1)

Проведен анализ промыслового лова сиговых видов рыб за 2010–2023 гг. Кроме того, для написания диссертационной

работы использованы фондовые материалы Красноярского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ»).

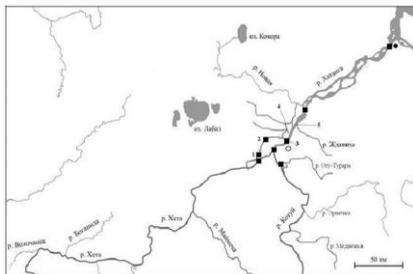


Рисунок 1 – Карта-схема района исследования бассейна Хатанга

Примечание – ■ – место отбора проб; ○ – с. Хатанга; ● – пос. Новорыбное; Протоки 1 – Ямкинская, 2 – Тундровая, 3 – Пионерка, 4–5 – верхняя и нижняя Кулема

Объем собранного материала включает в себя: массовые промеры – 29186 экз.; размерно-возрастная характеристика – 6295 экз.; морфометрия – 179 экз.; плодовитость – 994 экз. (ряпушка, муксун, тугун, сиг и чир); питание – 62 экз. (сиг, чир).

Отбор ихтиологического материала проводился в соответствии со стандартными, широко применяемыми и апробированными методами полевого и камерального анализов (Чугунова, 1959; Руководство по изучению ..., 1964; Правдин, 1966; Анохина, 1969; Методическое пособие..., 1974; Плохинский, 1978; Лакин, 1980; Кафанова, 1984; Ким, 1989; Дгебуадзе, Чернова, 2009; Романов и др., 2012).

Абсолютную длину (TL , мм), длину тела по Смитту (FL , мм), промысловую длину тела (SL , мм) и массу (Q , г) определяли непосредственно после отлова.

Оценка воспроизводительной способности рыб рассчитывалась в соответствии с работой (Спановская, Григораш, 1976).

Плодовитость определяли счетно-весовым способом. Индивидуальная абсолютная плодовитости (ИАП) вычислялась на основании данных массы гонад, величин навески и числа икринок в ней по формуле:

$$\text{ИАП} = (N \times M) / m,$$

где M – масса гонад (г), N – число икринок в навеске, m – навеска (г).

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) (Анохина, 1969; Романов и др., 2012) вычислялась на один грамм массы тела без внутренностей.

Измерение морфометрических признаков проводилось согласно схеме для сиговых видов рыб, включающей 9 меристических и 30 пластических признаков (Правдин, 1966; Романов и др., 2012). Измерение проводились, как правило, на свежем материале штангенциркулем с точностью до 0,1 мм.

При выявлении степени различия пластических, меристических, ростовых, весовых и пищевых характеристик рыбы достоверность результатов оценивалась по критерию Стьюдента с минимальным уровнем значимости $p \leq 0,05$ и $p \leq 0,001$. Для выявления взаимосвязи применяли корреляционный и регрессионный анализ.

Вариационно-статистическая обработка материалов проведена с использованием программ Microsoft Excel и Statistica 6.0.

Отлов рыбы проводился в соответствии с разрешениями на добычу (вылов), выданными Енисейским территориальным управлением Росрыболовства, закидными неводами длиной от 70 до 150 м, высотой 1,5–5 м и размером ячеи в крыльях и мотне 10–20 мм, а также ставными сетями с ячеей 50–70 мм.

В 2016–2017 гг. проводился сбор проб для генетического анализа, отобраны белые мышцы от 63 особей муксуна и зафиксированы 96%-ным этанолом (соотношение ткани и спирта 1:5). В выборке присутствовали как представители малотычинковой (18 экз.), так и многотычинковой (45 экз.) форм. Обработка проб на генетический анализ проводилась сотрудником лаборатории Экологии рыб Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, к.б.н., старшим научным сотрудником Е.А. Боровиковой, с использованием метода ПЦР-ПДРФ анализа (полимеразная цепная реакция, полиморфизм длин рестриктных фрагментов) (Боровикова, Малина, 2018).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Эколого-морфологическая характеристика ряпушки *Coregonus sardinella*

3.1.1 Морфология ряпушки

В системе Хатангского бассейна Ф.В. Лукьянчиков (1967) отмечал совместное обитание двух обособленных стад

полупроходной сибирской ряпушки, обладающих общими площадями нагула, но разными местами размножения.

Проведенное сравнение хатангской и балахнинской (по Лукьянчикову, 1967) стад ряпушек бассейна р. Хатанга, несмотря на некоторые различия, не подтвердило существование двух стад полупроходной сибирской ряпушки в бассейне р. Хатанга.

3.1.2 Размерно-возрастной состав ряпушки

Согласно проведенным исследованиям сибирская ряпушка в бассейне реки Хатанга имела среднюю длину (по Смитту) $275 \pm 0,36$ (*Lim* 186–364) мм. Средняя масса составила $163 \pm 0,36$ (*Lim* 54–442) г.

Возраст ряпушки в уловах составляет от 5+ до 15+ лет. Наиболее многочисленной группой в уловах были рыбы в возрасте 7+ – 9+ лет (доля самцов – 79,4%, самок – 77,2%) (рис. 1), т.е. соотношение полов в целом близко 1:1.

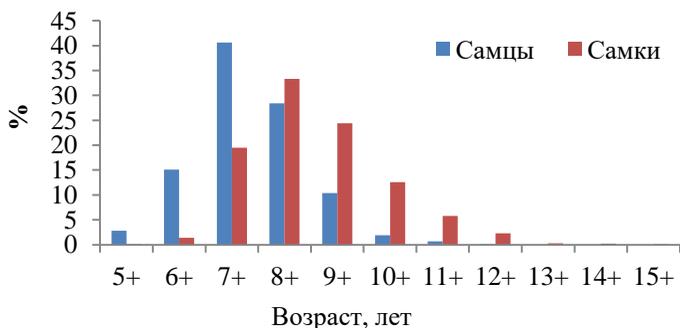


Рисунок 2 – Возрастной состав нерестового стада сибирской ряпушки р. Хатанга (2010–2019 гг.)

3.1.3 Половое созревание, плодовитость ряпушки

ИАП (692 экз.) ряпушки в р. Хатанга составляла в среднем $13,4 \pm 0,16$ (*Lim* 4,6–36,7) тыс. икринок. Стоит отметить, что максимальные значения ИАП у рыб одного размера или одной возрастной группы превышали минимальные в 2–4 раза.

ИОП изменялась от 37,5 до 172, составляя в среднем $88,4 \pm 0,66$ (*Lim* 37,5–172) шт./г. Значимой зависимости между длиной полупроходных ряпушек и относительной плодовитостью не выявлено.

При исследовании половой структуры выявлено, что за истекшие полвека произошло некоторое увеличение срока полового созревания, однако размеры, при которых рыбы впервые становятся половозрелыми, остались примерно теми же. Очевидно, что в условиях снижения промысловой нагрузки в 1990–2000 гг. (практически в три раза), численность стада ряпушки увеличилась, что сказалось на усилении конкурентных пищевых отношений. Нерест не ежегодный, половой диморфизм не отмечен.

3.1.4 Миграции ряпушки

Исследования миграции показали, что за более чем полувековую историю наблюдений миграционные пути, сроки и места нерестилищ не изменились. Выявлено увеличение суточной скорости продвижения нерестового стада ряпушки. Проведена ревизия мест нерестилищ, ранее не описываемых (участок р. Хатанга на 20-м км от места слияния рр. Хета и Котуй). При аномальных изменениях температуры воздуха срок нерестовой миграции сибирской ряпушки увеличивается.

Скопления рыбы близкой к созреванию отмечается в южной части Хатангского залива.

3.2 Эколого-морфологическая характеристика муксуна *Coregonus muksun*

3.2.1 Морфология муксуна

Морфологические особенности много- и малотычинковой форм муксуна р. Хатанга. Исследования, проведенные в 2010–2019 гг., показали, что в бассейне р. Хатанга обитают две формы муксуна: многотычинковая (МНТ) и малотычинковая (МЛТ).

МЛТ форма внешне отличается от МНТ укороченным и более высоким телом, короткой нижней челюстью и более высокой рыльной площадкой.

Сравнение девяти меристических признаков для статистически значимых выборок выявило достоверную дифференциацию по трем признакам. МНТ форма имеет больше чешуй в боковой линии ($td = 3,77$), жаберных тычинок ($td = 13,3$), но меньше позвонков ($td = 14,2$) по сравнению с МЛТ формой (табл. 1).

Таблица 1 – Некоторые морфологические признаки двух форм муксуна бассейна р. Хатанга

Признак	Многотычинковый				Малотычинковый				td
	<i>Lim</i>	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	σ	<i>N</i> , экз.	<i>Lim</i>	$\bar{X} \pm S\bar{x}$	σ	<i>N</i> , экз.	
<i>L.l.</i>	86–100	94,2 ± 0,77	3,42	20	83–98	90,0 ± 0,81	3,79	22	3,77
<i>Sp.br.</i>	55–70	60,4 ± 0,77	3,45	90	30–48	42,9 ± 1,07	5,02	90	13,3
<i>Vt</i>	60–62	61,1 ± 0,20	0,91	20	64–65	64,4 ± 0,10	0,49	22	14,2
в % длины по Смитту									
<i>H</i>	18,5–24,3	21,6 ± 0,38	1,72	20	18,4–26,5	23,2 ± 0,40	1,89	22	2,83
<i>H</i>	6,08–6,69	6,37 ± 0,05	0,20	20	5,94–7,45	6,86 ± 0,08	0,38	22	5,18
<i>aV</i>	46,1–49,4	47,9 ± 0,23	0,86	14	39,8–48,6	46,5 ± 0,48	1,91	16	2,66
<i>hA</i>	9,26–11,7	10,4 ± 0,16	0,73	20	10,2–13,1	11,2 ± 0,14	0,68	22	3,58
<i>IP</i>	12,8–15,6	14,0 ± 0,17	0,75	20	12,3–16,9	14,8 ± 0,22	1,04	22	2,74
<i>IV</i>	12,5–15,2	13,4 ± 0,15	0,68	20	10,6–15,7	14,4 ± 0,26	1,22	22	3,26
<i>C</i>	20,4–27,8	22,0 ± 0,36	1,59	20	17,5–22,2	20,3 ± 0,21	1,00	22	4,12
в % от длины головы									
<i>lmd</i>	31,5–47,5	43,1 ± 0,90	4,04	20	36,3–43,6	39,2 ± 0,42	1,98	22	3,91
<i>hmx</i>	7,80–13,6	10,2 ± 0,27	1,22	20	9,80–13,5	11,4 ± 0,19	0,91	22	3,48
<i>f</i>	7,60–11,4	8,95 ± 0,22	1,00	20	9,50–13,3	10,9 ± 0,23	1,07	22	6,18
<i>Ch₂</i>	46,9–68,9	60,5 ± 1,09	4,88	20	49,9–71,3	64,5 ± 0,98	4,57	22	2,72

Примечание – *L.l.* – число чешуй в боковой линии; *Sp.br.* – число тычинок на 1-ой жаберной дуге; *vt* – число позвонков; *H* – наибольшая высота тела; *h* – наименьшая высота тела; *aV* – антевентральное расстояние; *hA* – высота основания анального плавника; *IP* и *IV* – длина грудного и брюшного плавника; *C* – длина головы; *CC* – длина туловища от конца головы до конца чешуйного покрова; *aO* – длина рыла; *O* – диаметр глаза; *pO* – заглазничный отдел; *lmx* и *lmd* – длина верхней и нижней челюсти; *f* – высота рыльной площадки; *Ch₂* – высота головы на уровне затылка; *Lim* – пределы изменчивости признака; $\bar{X} \pm S\bar{x}$ – среднее и ошибка средней; σ – стандартное отклонение; *CV* (%) – коэффициент вариации; *N* – количество особей, экз.; *td* – коэффициент Стьюдента, уровень значимости $p \leq 0,05$

Морфологические исследования муксуна из бассейна Хатанга выявили различия по 11 из 28 пластических признаков. МНТ форма муксуна имеет более длинную и низкую голову, низкую высоту тела и короткие парные плавники. Этот факт подтверждается молекулярно-генетическими исследованиями: ПЦР-ПДРФ анализ ND1 фрагмента мтДНК выявил десять комплексных гаплотипов, из которых только три (*P3*, *Nat1* и *Nat2*) являются общими для МНТ и МЛТ форм.

3.2.2 Размерно-возрастной состав муксуна

Многотычинковый муксун. В период исследования самой младшей возрастной группой в нерестовом стаде оказались 13-летние особи. Длина тела (SL) исследованных экземпляров МНТ муксуна составляла от 412 до 648 (средняя $532 \pm 0,59$) мм, масса – 776–3144 г.

Установлено, что линейные размеры самок этой формы муксуна в р. Хатанга превышают таковые у самцов. Так, длина тела самцов составила $527 \pm 0,84$, самок – $535 \pm 0,82$ (рис. 3).

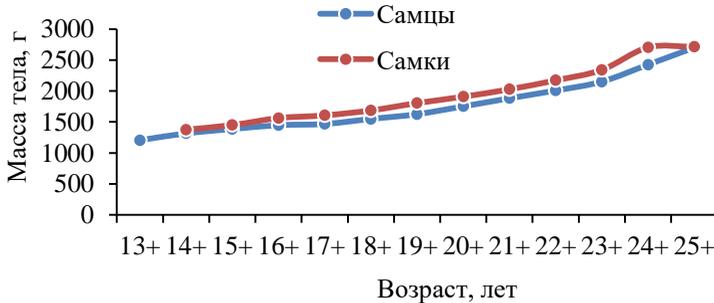


Рисунок 3 – Масса самцов (1106 экз.) и самок (1335 экз.) многотычинкового муксуна р. Хатанга (2010–2019 гг.)

Показано, что размеры обеих форм муксуна достоверно различаются практически во всех возрастных группах ($p \leq 0,01$) (рис. 4). Длина тела (SL) МЛТ составила $475 \pm 3,30$ мм, а у МНТ – $532 \pm 0,59$ мм.

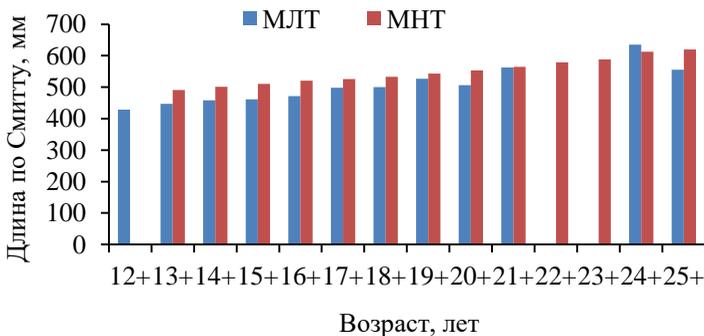


Рисунок 4 – Рост и возраст малотычинкового (МЛТ) и многотычинкового (МНТ) муксунов р. Хатанга

Между длиной и массой тела муксуна в нерестовом стаде в р. Хатанга отмечен высокий уровень корреляции (рис. 5), коэффициент корреляции составляет $R^2 = 0,75$ при $p \leq 0,05$.

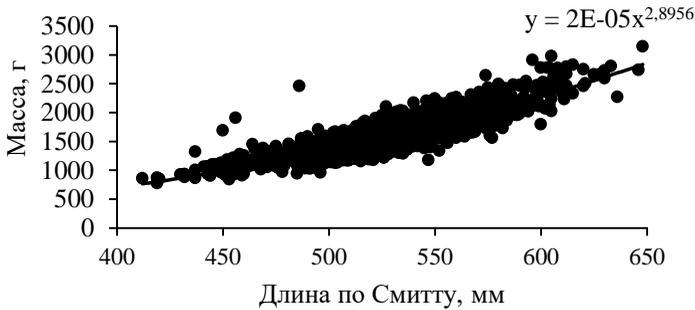


Рисунок 5 – Зависимость между длиной (FL) и массой тела (Q) многотычинкового муксуна р. Хатанга

Малотычинковый муксун. В 2010–2019 гг. в нерестовом стаде самой младшей возрастной группой были 12-летние особи. Длина тела FL исследованных экземпляров составляла $475 \pm 3,30$ мм, масса – $1251 \pm 28,3$ г. Как и у МНТ формы, линейные параметры самок несколько выше, чем самцов: длина тела SL самцов – $470 \pm 4,29$ мм, самок – $479 \pm 4,83$ мм.

Между длиной и массой тела нерестового стада этой формы муксуна в р. Хатанге отмечен высокий уровень корреляции (рисунок 6), коэффициент корреляции составляет $R^2 = 0,75$.

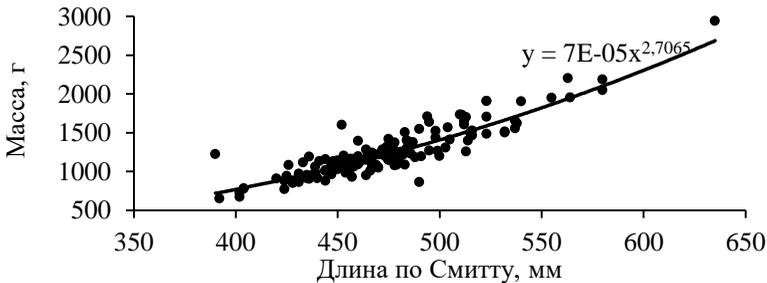


Рисунок 6 – Зависимость между длиной (FL) и массой тела (Q) малотычинкового муксуна р. Хатанга

Стоит отметить, что половой состав у обеих форм муксуна примерно равный.

3.2.3 Плодовитость муксуна

Многотычинковый муксун. В 2010–2019 гг. ИАП муксуна р. Хатанга колебалась от 12,7 до 67,8 тыс. икринок, составляя в среднем $31,9 \pm 0,60$ тыс. (рис. 7). ИОП составляла 23 икринки на 1 г массы тела рыбы (рис. 7).

Малотычинковый муксун. ИАП МЛТ муксуна р. Хатанга колебалась от 15,4 до 46,8 тыс. икринок и составляла в среднем $27,0 \pm 1,4$ тыс. икринок. ИОП составляла 26 икринок (18,3–36,5 шт.) на 1 г массы рыбы (рис. 7).

Малотычинковый муксун достигает половой зрелости в возрасте 12+ лет (самцы и самки) при длине (*SL*) свыше 390 мм и массе более 650 г.

Самцы многотычинкового муксуна становятся половозрелыми в 13+ лет при длине (*SL*) 410 мм и массе 770 г. Самки достигают половой зрелости в 14+ лет при достижении длины 420 мм и массы 872 г. Большинство рыб созревает на 2–3 года позже.

Нерест у обеих форм муксунов происходит не каждый год, половой диморфизм не отмечен.

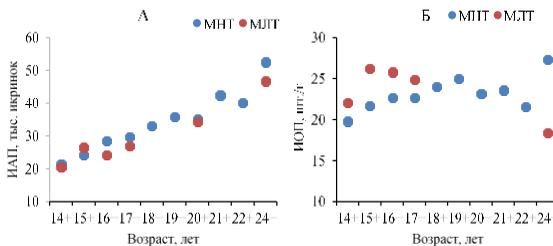


Рисунок 7 – Плодовитость многотычинкового (МНТ) и малотычинкового (МЛТ) муксунов по возрастам. А – индивидуальная абсолютная плодовитость, Б – индивидуальная относительная плодовитость

3.2.4 Миграция муксуна

Малотычинковый муксун. Эта форма рыбы обитает в нижних участках проток и прибрежных мелководьях дельты р.

Хатанга глубиной 0,5–5 м. Северная граница распространения – устья рек Балаган-Сене и Огневка (Омойопка). Преднерестовый ход начинается в первой половине июля.

Многотычинковый муксун. Основными местами обитания МНТ муксуна является Хатангский залив от устья р. Большая Балахня и бухты Сындасско до бухты Нордвик.

Нерестовое стадо начинает формироваться в южной части Хатангского залива в год, предшествующий нересту, и заканчивается незадолго до начала нерестового хода.

3.3 Эколого-морфологическая характеристика тугуна *Coregonus tugin*

Для описания этого раздела биологический материал тугуна отбирался из неводных уловов 2013–2015 гг. в р. Хатанга.

В подразделах **3.4.1, 3.4.2, 3.4.3, 3.4.4** приведены характеристики морфологических признаков, размерно-возрастного состава, полового созревания, плодовитости и миграции тугуна бассейна р. Хатанга.

При сравнении морфологических признаков тугуна бассейна р. Хатанга с рыбами из других водоемов Сибири установлены различия по некоторым меристическим признакам. При этом расхождения по отдельным признакам лишь свидетельствуют об изменчивости тугуна в пределах его ареала. Различия между самцами и самками тугуна, обитающего в р. Хатанга, не обнаружены.

Тугун в бассейне р. Хатанга характеризуется низким темпом роста, по этому показателю он близок к медленнорастущему тугуну из рр. Яна, Виллой.

В бассейне р. Хатанга для тугуна характерно раннее половое созревание – самцы созревают в возрасте 1+ лет, а самки – на третьем году жизни (2+). Нерест происходит каждый год.

Тугун бассейна р. Хатанга не совершает значительных миграций. Проведенная ревизия распространения тугуна показала, что в р. Котуй он встречается в устьевом участке до правобережного притока р. Медвежья. В р. Хета распространен повсеместно – от устья до левобережного притока р. Боганида.

На р. Хатанга нижняя граница его распространения зарегистрирована до левобережного притока Новая (60-ый км от истока р. Хатанга).

3.4 Эколого-морфологическая характеристика сига *Coregonus lavaretus pidschian*

Для описания этого раздела биологический материал сегов отбирался из сетных и неводных уловов 2013–2017 гг. в бассейне р. Хатанга.

В подразделах **3.4.1, 3.4.2, 3.4.3, 3.4.4, 3.4.5** даны краткие характеристики морфологических признаков, размерно-возрастного состава, полового созревания и плодовитости, миграции, питания трех форм сегов в бассейне р. Хатанга.

При сравнении морфологических признаков озерно-речного и речного сегов из разных водоемов Сибири выявлены различия по некоторым меристическим показателям. Однако эти различия не выходят за пределы видовой специфичности. Впервые описана размерно-возрастная характеристика речной формы сига в р. Хатанга. Речной сиг представлен 9-ю возрастными группами (от 4+ до 12+ лет); стадо озерно-речного сига состояло из 13-ти возрастных групп (6+ – 18+ лет); озерный сиг представлен только четырьмя возрастными группами (13+, 14+, 16+, 17+ лет). Озерная форма сига бассейна Хатанга – жилой вид рыб, нагул и нерест проходит в озерах. Озерно-речная форма сига распространена во всей придаточной системе рек бассейна Хатанга. До половозрелости сиг нагуливается в озерах, затем в весенний период мигрирует в притоки рек. Речная форма сига распространена в притоках рек Хатанга, Котуй, Хета, Попигай и в реках, впадающих в Хатангский залив.

Половой диморфизм у всех форм сига не отмечен, нерест не ежегодный.

3.5 Эколого-морфологическая характеристика чира *Coregonus nasus*

Для написания этого раздела биологический материал чира отбирался из сетных уловов 2013–2017 гг. В подразделах **3.5.1, 3.5.2, 3.5.3, 3.5.4, 3.5.5** даны краткие характеристики морфологических признаков, размерно-возрастного состава,

полового созревания и плодовитости, миграции, питания чира в бассейне р. Хатанга.

В бассейне р. Хатанга чир представлен особями длиной (*FL*) 93–611 мм, массой 15–3510 г, в возрасте от 1+ до 14+ лет. За последние полвека не произошло значительных изменений в сроках полового созревания.

Разновозрастной чир в бассейне р. Хатанга является ярко выраженным монофагом – бентофагом, в его рационе отмечены только моллюски. Чир встречается повсеместно, в озерах, которые имеют сообщение с рекой, редко отмечается в солоноватых водах Хатангского залива (бухты Сындасско и Кожевникова). Половой диморфизм не выявлен, нерест не ежегодный.

ГЛАВА 4. ПРОМЫСЕЛ ОСНОВНЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ СИГОВЫХ (COREGONIDAE) ВИДОВ РЫБ В БАССЕЙНЕ Р. ХАТАНГА

В главе дана характеристика добычи основных промысловых сиговых видов рыб с 1980-х гг. по настоящее время (2023 г.) в бассейне р. Хатанга.

Сиговые – самая многочисленная группа промысловых видов, обеспечивают 80–90% общего вылова. В 1980-х гг. уловы сиговых колебались от 691 до 1165 т, среднегодовая добыча – 915 т. С 1992 по 2006 гг. вылов снижался, с 2010 г. начал возрастать, минимальная добыча – 179,8 т в 2017 г. В 2023 г. добыто 80,9 т (табл. 2).

Таблица 2 – Уловы сиговых рыб в бассейне р. Хатанга, 1986–2023 гг., тонны

Виды сиговых рыб	Среднегодовой улов за периоды							2021	2022	2023
	1986–1990	1991–1995	1996–2000	2001–2005	2006–2010	2011–2015	2016–2020			
Ряпушка	635,0	356,0	198	242,0	305,0	286,3	227,9	246,7	216,0	80,9
Муксун	79,0	38,0	46,0	43,0	38,0	49,9	36,0	51,9	52,5	36,3
Чир	79,0	40,0	27,0	17,0	38,0	56,4	56,6	50,4	54,4	43,9
Сиг	90,0	44,0	34,0	26,0	35,0	45,5	50,1	45,6	51,3	42,1
Тугун	–	–	–	–	–	0,3	1	0,6	0,2	–

В 1990-х гг. добыча рыбы в бассейне р. Хатанга существенно снизилась. В 1994 г. Хатангский рыбозавод прекратил свою работу. От его складской и перерабатывающей базы осталось только хранилище («мерзлотник»). Большинство рыбозаготовителей имеют ограниченные возможности по реализации. Удаленность бассейна р. Хатанга от основных потребителей и высокая стоимость авиаперевозок ведут к значительному удорожанию рыбной продукции, что затрудняет ее реализацию за пределами бассейна.

В 2010–2023 гг. в промысле использовали закидные невода длиной 50–300 м, число которых сократилось на 30% по сравнению с 1980-ми гг. (до 15 шт.). Кроме того, количество выставляемых сетей снизилось в 3–3,5 раза до 0,9–1,2 тыс. штук. Объем вылова в 2021–2023 гг. существенно снизился, также изменился и видовой состав рыбы. Доля ряпушки несколько снизилась (до 39%) за счет большего вылова остальных видов (муksун, чир и сиг – по 10%, налим и щука – по 8%, голец, хариус, пелядь, омуль, корюшка – по 3%).

Таким образом, учитывая размерные, возрастные и демографические характеристики основных промысловых видов, биологических предпосылок для снижения добычи рыбы в бассейне р. Хатанга нет. Низкий вылов обусловлен неудовлетворительным состоянием организации промысла. Водные биоресурсы осваиваются промыслом не более чем на 65%. В настоящее время промысел сконцентрирован в наиболее удобных местах лова и на видах рыб, пользующихся спросом. При расширении промысла рыбы необходимо создать предприятия по переработке рыбы и усилить контроль за выловом.

ВЫВОДЫ

1. По морфологическим и генетическим показателям выявлено, что в бассейне р. Хатанга обитает только одно стадо полупроходной сибирской ряпушки, не образующее каких-либо форм. Установлено наличие двух форм муксуна – многотычинковой и малотычинковой, отличающихся по ряду морфологических и генетических характеристик. Подтверждено

существование трех форм сига (речной, озерно-речной, озерной).

Установлено, что в бассейне р. Хатанга тугун и чир по морфологическим признакам не имеют значительных различий с таковыми из других водоемов Сибири.

2. За время, прошедшее с последних исследований в середине 20 века, изменился возрастной состав популяции ряпушки, произошло некоторое увеличение сроков полового созревания, однако линейные размеры, при которых рыбы впервые становятся половозрелыми, остались теми же.

Между стадами многотычинкового и малотычинкового муксуна найдены различия по линейным и весовым характеристикам производителей, а также в возрастном составе.

Выявлено, что каких-либо значимых отличий возрастного и размерного состава сига и чира бассейна р. Хатанга между собой и с представителями этих видов из других водных объектов полуострова Таймыр не отмечено. В то же время темп роста тугуна в р. Хатанга заметно ниже.

3. Установлено, что практически у всех исследованных видов рыб (ряпушка, муксун, сиг, чир) нерест не ежегодный, исключение тугун – нерестится ежегодно. Соотношение самок и самцов близко к единице. Половой диморфизм у изучаемых видов сиговых ярко не выражен. Показатели плодовитости и возраст полового созревания не выходят за рамки видовой характеристики изучаемых видов.

Показано, что нерестовые стада полупроходных видов (ряпушка и муксун) формируются в южной части Хатангского залива в год, предшествующий нересту.

Выявлено, что у многотычинкового и малотычинкового муксуна наблюдаются отличия путей миграции и разные места нерестилищ, не пересекающиеся друг с другом. Кроме того, у разных форм муксуна имеется разница в сроках нерестового хода. Все перемещения жилых видов (сиг, тугун, чир) связаны с нагульными и нерестовыми миграциями.

4. В настоящее время в бассейне р. Хатанга из-за коммерческой составляющей произошла переориентация вылова в сторону ценных видов рыб (муксун, сиг, чир), что привело к уменьшению добычи ряпушки. Объемы

промышленного лова сиговых рыб снизились в сравнении с 1980-ми гг. из-за отсутствия рыбоперерабатывающих предприятий, удорожания транспортных расходов и др. В данный момент бассейн р. Хатанга является открытым для промышленного рыболовства ряда ценных видов рыб: муксуна, омуля арктического.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых научных журналах из перечня, рекомендованного ВАК РФ:

1. **Будин Ю.В.**, Заделенов В.А., Романов В.И., Фархутдинова С.Ф. Размерно-возрастная структура и демографические характеристики сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 бассейна реки Хатанга // Сибирский экологический журнал. – 2022. – Т. 29, № 6. – С. 667–680. – DOI 10.15372/SEJ20220604.

2. **Будин Ю.В.**, Заделенов В.А., Фархутдинова С.Ф. Сиг – пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) бассейна реки Хатанга // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2021. – № 12(191). – С. 8–22. – DOI 10.33920/sej-09-2112-01.

3. Боровикова Е.А., **Будин Ю.В.** Морфологическое и генетическое разнообразие двух форм муксуна *Coregonus muksun* (Salmonidae) бассейна реки Хатанга как ключ для понимания филогенетических взаимоотношений муксуна и сига *C. lavaretus* // Вопросы ихтиологии. – 2020. – Т. 60, № 6. – С. 707–720. – DOI 10.31857/S0042875220060016.

4. Никулина Ю.С., Боровикова Е.А., **Будин Ю.В.** Морфологическая дифференциация речных и озерных популяций ряпушек (р. *Coregonus*) бассейнов морей Карского и Лаптевых // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. – 2018. – № 51. – С. 162–175.

5. **Будин Ю.В.** Основные промысловые виды рыб и современное состояние промысла в бассейне р. Хатанга // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2017. – № 4(136). – С. 15–19.

6. **Будин Ю.В.**, Шадрин Е.Н., Пупина Д.В. Морфоэкологическая характеристика тугуна *Coregonus tugin*

водоемов бассейна Хатанга // Вопросы рыболовства. – 2016. – Т. 17, № 4. – С. 421–431.

Публикации в других изданиях:

7. **Будин Ю.В.**, Заделенов В.А., Фархутдинова С.Ф. Динамика популяционных показателей сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 бассейна реки Хатанга в начале 21 столетия // Ресурсы дичи и рыбы: использование и воспроизводство: Материалы II Всероссийской (национальной) научно-практической конференции, Красноярск, 26 ноября 2021 года. – Красноярск: Красноярский государственный аграрный университет, 2021. – С. 30–35.

8. **Будин Ю.В.** Рыбы и рыбный промысел в бассейне реки Хатанга // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования: материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 85-летию со дня основания кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ. – Томск, 2017б. – С. 15–18.

9. **Будин Ю.В.** Морфологическая характеристика озерно-речного сига водоемов бассейна Хатанга // Инновационные тенденции развития российской науки / Материалы XI Международной научно-практической конференции молодых ученых. – Красноярск, 2018а. – С. 64–68.

10. **Будин Ю.В.** Экология чира *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) в бассейне Хатанга // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования. Материалы II Всероссийской научной конференции с международным участием. – СПб: ГосНИОРХ, 2018б. – С. 73–78.

11. **Будин Ю.В.** Морфометрическая характеристика малотычинковой формы муксуна (*Coregonus muksun*) в бассейне Хатанга // Ресурсы дичи и рыбы: использование и воспроизводство: Материалы I Всероссийской (национальной) научно-практической конференции, Красноярск, 20 декабря 2019 года / Отв. за выпуск Владышевская Л. П. – Красноярск: Красноярский государственный аграрный университет, 2020. – С. 21–26.

12. **Будин Ю.В.**, Заделенов В.А. Морфологическая разнокачественность муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) в бассейне Хатанга // Современное состояние водных биоресурсов: Материалы V-ой международной конференции, Новосибирск, 27–29 ноября 2019 года / Под редакцией Е.В. Пищенко, И.В. Морузи. – Новосибирск: Новосибирский государственный аграрный университет, 2019. – С. 15–18.

13. **Будин Ю.В.**, Фархутдинова С.Ф. Морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1948) в бассейне Хатанга // Academician Leo Berg – 145: Collection of Scientific Articles = Академику Л.С. Бергу – 145 лет: Сборник научных статей / Eco-TIRAS International Association of River Keepers, Leo Berg Education Foundation, The City of Bender Museum; ответственный редактор: И.Д. Тромбицкий; редакционный совет: И.К. Тодераш (и др.). – Бендер: Eco-TIRAS, 2021 (Tipogr. “Arconteh”). – С. 295–298.

14. Марков М.А., **Будин Ю.В.** Морфологическая характеристика речного сига бассейна реки Хатанга // Студенческая наука – взгляд в будущее: Материалы XV Всероссийской студенческой научной конференции (26–27 марта 2020 г.). – Красноярск. – 2020. – С. 391–395.

15. Чугунова Ю.К., **Будин Ю.В.** Паразитофауна сиговых рыб р. Хатанга. Современное состояние // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования. Мат-лы II Всерос. науч. конф. с международ. участием. – СПб. – 2018. – С. 682–687.