

КРАСНОЯРСКИЙ ФИЛИАЛ 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»))

На правах рукописи



БУДИН

Юрий Владимирович

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

Специальность 1.5.13. Ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н. Заделенов Владимир Анатольевич

Москва – 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|----|
| ВВЕДЕНИЕ | 4 |
| ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ | 11 |
| 1.1 История исследования основных промысловых сиговых рыб в период нерестового хода в бассейне р. Хатанга | 11 |
| 1.2 Краткая физико-географическая характеристика района исследований | 12 |
| 1.2.1 Река Хатанга | 13 |
| 1.2.2 Река Хета..... | 15 |
| 1.2.3 Река Котуй..... | 16 |
| 1.2.4 Хатангский залив | 17 |
| 1.2.5 Кормовая база рыб р. Хатанга | 17 |
| 1.3 Ихтиофауна бассейна р. Хатанга..... | 19 |
| 1.4 Паразиты основных промысловых сиговых рыб..... | 23 |
| ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ | 25 |
| ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ | 32 |
| 3.1 Эколого-морфологическая характеристика ряпушки <i>Coregonus sardinella</i> . | 32 |
| 3.1.1 Морфология ряпушки..... | 33 |
| 3.1.2 Размерно-возрастной состав ряпушки | 38 |
| 3.1.3 Половое созревание, плодовитость ряпушки..... | 44 |
| 3.1.4 Миграции ряпушки | 48 |
| 3.2 Эколого-морфологическая характеристика муксуна <i>Coregonus muksun</i> | 50 |
| 3.2.1 Морфология муксуна..... | 55 |
| 3.2.2 Размерно-возрастной состав муксуна | 60 |
| 3.2.3 Плодовитость муксуна..... | 68 |
| 3.2.4 Миграция муксуна | 71 |
| 3.3 Эколого-морфологическая характеристика тугуна <i>Coregonus tugun</i> | 73 |
| 3.3.1 Морфология тугуна..... | 74 |
| 3.3.2 Размерно-возрастной состав тугуна | 78 |

| | |
|---|------------|
| 3.3.3 Плодовитость тугуна | 82 |
| 3.3.4 Миграция тугуна | 83 |
| 3.4 Эколого-морфологическая характеристика сига <i>Coregonus lavaretus</i> <i>pidschian</i> | 85 |
| 3.4.1 Морфология сига..... | 87 |
| 3.4.2 Размерно-возрастной состав сига..... | 92 |
| 3.4.3 Половое созревание и плодовитость сига | 95 |
| 3.4.4 Миграция сига | 96 |
| 3.4.5 Питание сига..... | 99 |
| 3.5 Эколого-морфологическая характеристика чира <i>Coregonus nasus</i> | 99 |
| 3.5.1 Морфология чира..... | 100 |
| 3.5.2 Размерно-возрастной состав чира | 101 |
| 3.5.3 Половое созревание и плодовитость чира..... | 102 |
| 3.5.4 Питание чира | 103 |
| 3.5.5 Миграция чира..... | 104 |
| ГЛАВА 4. ПРОМЫСЕЛ ОСНОВНЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ СИГОВЫХ (COREGONIDAE) ВИДОВ РЫБ В БАССЕЙНЕ Р. ХАТАНГА | 106 |
| ВЫВОДЫ..... | 116 |
| ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПО СОВЕРШЕНСТВОВАНИЮ СИСТЕМЫ РЕГУЛИРОВАНИЯ ПРОМЫСЛА СИГОВЫХ (COREGONIDAE) ВИДОВ РЫБ..... | 118 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ | 119 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ..... | 140 |

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований. Развитие Арктической зоны Сибири в современных социально-экономических условиях неприемлемо без четких и конкретных количественных оценок биологических ресурсов в связи с разведкой, добычей и последующей транспортировкой углеводородного сырья и других минеральных ресурсов в Хатангском заливе моря Лаптевых и его континентальном шельфе. Эти же требования связаны с решением как теоретических, так и прикладных задач по сохранению биологического разнообразия рыб Таймырского полуострова (Разнообразие рыб..., 1999; Романов, 1999, 2003; Алимов, 2006; Биоразнообразие экосистем, 2007; Романов, Бочкарев, 2009; Рыбы в заповедниках..., 2010; Заделенов и др., 2017, 2020б; Романов и др., 2020). Исследование современного состояния животного мира необходимо с целью пополнения справочной информации о нем и подготовки материалов, обосновывающих объемы допустимых уловов, экологической экспертизы хозяйственного использования территорий, определения условий аренды участков акватории для ведения рыбного хозяйства (Заделенов и др., 2020а; Перепелин и др., 2020; Salomon Marc, 2004; Stem et al., 2005 и др.). Проблема сохранения ценных видов водных биоресурсов не только как объектов промышленного и любительского лова, но и как носителей генетической информации является актуальной (Балдина и др., 2008; Боровикова и др., 2016; Боровикова, Будин, 2020; Заделенов, 2015; Заделенов и др., 2020а; Vochkarev et al., 2021; Fung et al., 2022; Lea et al., 2023).

Сиговые рыбы являются самыми многочисленными и широко распространенными представителями ихтиофауны водоемов арктической и бореальной зон (Берг, 1948; 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 до сих пор, как правило, носили отрывочный и

фрагментарный характер (Берг, 1926; Остроумов, 1937; Белых, 1940; Логашев, 1940; Михин, 1941; Вершинин и др., 1963; Ольшанская, 1964, 1965, 1967; Решетников, 1980, 1991; Сиделев, 1981; Романов, 2000, 2023; Максимов, 2004 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. Впервые описание сиговых рыб бассейна р. Хатанга встречается в работе П. Палласа «*Zoographia rosso-asiatica*» (Pallas, 1811). В последующем, вплоть до первой половины XX столетия, практически все работы, связанные с изучением рыбного населения реки и ее бассейна носили более краеведческий характер с уклоном в промысловую характеристику (Миддендорф, 1875; Островских, 1909; Толмачев, 1905; Третьяков, 1871).

В 1926 г. Л.С. Берг обобщил материалы вышеперечисленных исследователей и на их основании дал первое научное описание ихтиофауны для р. Хатанга и Хатангского залива (Берг, 1926). В 1938–1939 гг. В.С. Михиным были проведены детальные ихтиологические исследования в бассейне 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 под руководством А.В. Подлесного, с участием В.А. Кравчука и Е.М. Кравчук, были отмечены нижние границы распространения муксуна. В 1947 г. профессор А.В. Подлесный по материалам

этой экспедиции составил научный отчет «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 монографическом исследовании 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-весового роста сибирской ряпушки, муксуна, сига и чира в нерестовый 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 muksun* 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 во внутренних водах и прогнозировании допустимого улова 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 отоциты). Полученные данные анализировали с помощью стандартных математических методов. Статистический анализ проводился с помощью пакета программ Microsoft Office Excel 2010 и Statistica 9.0.

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 сиговых видов рыб бассейна р. Хатанга выполнялись автором в 2010–2024 годах 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 провел 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, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук (из них 2 статьи, переводные версии которых включены в российские научные журналы, 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 исследования, две главы основной части), выводы, 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 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» (ранее ФГБНУ «НИИЭРВ») за помощь в поиске литературы и подготовке публикаций; В.В. Сытину, М.П. Поборскому за помощь в полевых исследованиях.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 История исследования основных промысловых сиговых рыб в период нерестового хода в бассейне р. Хатанга

Первые сведения о реке Хатанга и ее обитателях были получены русскими землепроходцами в начале XVII в. В 1610 г. на реку с моря впервые проникли торговые и промышленные люди. В 1625 г. на р. Хатанга создано первое русское поселение – ясачное зимовье. С этого времени река стала важнейшим путем продвижения русских землепроходцев («промышленных» людей) на север Сибири и сыграла особую роль в развитии судоходства на Таймыре (Белов, 1940; Вышегородцев, Заделенов, 2013). В 1934 г. в пос. Хатанга открыта гидрометеорологическая станция.

Первые упоминания о рыбах р. Хатанга относятся к середине XIX века и началу 20-го столетия. В работах А.Ф. Миддендорфа (1860), М.Ф. Кривошапкина (1865), И.П. Третьякова (1871), И.П. Толмачева (1905), П.Е. Островских (1909) имеются материалы о рыбах р. Хатанга. В 1926 г. Л.С. Берг, обобщая имеющиеся сведения об ихтиофауне р. Хатанга, приводит полный перечень всех рыб в реке на то время (Берг, 1926). В конце 30-х гг., в связи с усиливающимся вниманием государства к изучению Арктики, проводится обследование р. Хатанга и Хатангского залива, изучается биология рыб в реке, состояние их запасов и промысла. По результатам исследований В.С. Михин (1941) публикует обобщающую работу о рыбах и рыбном промысле. В 1947 г. А.В. Подлесным (1947), на основании ранее проведенных исследований, опубликованы краткие сведения по рыбным ресурсам р. Хатанга.

Наиболее полные ихтиологические исследования в прошлом столетии, включающие биологию рыб, их промысел, проведены Ф.В. Лукьянчиковым в 1957–1960 гг. в р. Хатанга (Лукьянчиков, 1967). В последующие 50 лет рыбохозяйственные исследования рыб в бассейне реки не проводились.

Во всех публикациях отдельные виды рыб бассейна реки всегда рассматривалась как компонент ихтиоцены и никогда не были объектом специального изучения. Сведения об ихтиофауне бассейна малочисленны, ограничиваются лишь упоминанием об условиях обитания видов рыб, некоторых структурных показателях и промыслу (Богданов, Богданова 1978, 1999, 2003, 2006а,б, 2008, 2009; Балдина и др., 2008).

1.2 Краткая физико-географическая характеристика района исследований

К бассейну р. Хатанга относятся собственно р. Хатанга, а также водоемы, расположенные на побережье Хатангского залива. Река Хатанга (227 км) образована слиянием рек Хета (604 км) и Котуй (1409 км). Большая часть водоемов правобережья рек Хета и Хатанга, а также верховья Хеты находятся на плато Путорана и Анабарском плато. Реки Хета, Хатанга и водоемы их левобережья расположены на Северо-Сибирской низменности (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1964; Лукьянчиков, 1967).

Гидрографическая сеть хорошо развита. В бассейне расположено около 3,3 тыс. водотоков длиной 10 км и более, из них лишь 86 рек имеют протяженность 100 км и более. Наиболее крупные водотоки – Мойеро (825 км), Котуйкан (447), Боганида (366), Маймеча (650), Большая Балахня (532), Попигай (532), Фомич (393 км). В бассейне находится свыше 120 тыс. пойменных и материковых озер. Большинство озер площадью менее 5 км² (неглубокие водоемы в зимний период полностью или частично промерзают). Количество озер с акваторией более 5 км² – 86, общей площадью 2 тыс. км². Наиболее крупные озера – Лабаз (470 км²), Портнягино (376), Кунгассалах (270), Ессей (238), Кокора (162), Тонское (102), Киенг-Кюель (100), Аян (90 км²) (Лукьянчиков, 1967; Сиделев, 1981; Богданов, Богданова, 2009).

1.2.1 Река Хатанга

Река Хатанга, образована слиянием рек Котуй и Хета. Длина реки Хатанга – 227 км, площадь бассейна – 364 тыс. км². Река впадает в Хатангский залив моря Лаптевых. Наиболее крупные притоки это рр. Новая, Малая Балахня, Нижняя, Попигай. В системе р. Хатанга различают речной участок, дельту, губу. В реке преобладают глубины около 10 м, в губе – 7–15 м. Правый берег реки коренной, вплотную подступающий к реке, высота достигает 40 м. Левый берег – низменный, затапливаемый в весеннее половодье. В пойме реки имеется множество островов и протоков с песчаным руслом. Ширина устья р. Хатанга у мыса Большая Карга составляет 8–10 км, в залив река впадает одним устьем. Устье имеет узкую борозду шириной 800 м. Рельеф дна в этом районе неровный, имеющий резкие изменения глубин. Берега отлогие и мелководные, что затрудняет подход к ним, мест с значительными глубинами у берегов нет (Михин, 1941; Ресурсы поверхностных вод СССР, 1964; Средняя Сибирь, 1964; Коржуев, 1977; Богданов, Богданова, 2009).

По характеру водного режима р. Хатанга относится к Восточно-Сибирскому типу (Кузин, Бабкин, 1979). Питание водоемов в основном снеговое, в летний период существенное значение имеют дождевые осадки. Средний объем годового стока р. Хатанга по данным Хатангского гидропоста (не работает с 1995 г.) составляет в районе пос. Хатанга около 72 км³, 85–90 % годового стока (около 65 км³) приходится на июнь-сентябрь. Наибольшие расходы воды наблюдаются во время весеннего паводка – до 30 тыс. м³/с. Зимой расходы воды минимальные – до 0,3 тыс. м³/с. Со второй половины лета и до весны, при нагонных ветрах, отмечается обратное течение реки. Колебание уровня воды за год составляет в среднем 7,5 м. Скорость течения воды во время паводка не превышает 1 м/с, летом 0,2–0,4 м/с, зимой 0,03–0,06 м/с. Период открытой воды длится около 110 суток – с середины июня до начала октября, средняя температура воды за это время составляет 10 °С. Максимальный прогрев воды в р. Хатанга до 15–17 °С (реже до 20 °С) наблюдается во второй половине июля – начале августа (Ресурсы

поверхностных вод СССР, 1964; Средняя Сибирь, 1964; Коржуев, 1977; Богданов, Богданова, 2009).

Суровый климат при незначительной толщине снежного покрова обуславливает образование ледяного покрова толщиной до 1,5–2 м. Река замерзает в конце сентября – середине октября, ледостав длится в среднем 235 дней. Вскрытие реки происходит в середине мая – середине июня (Лукьянчиков, 1967).

Река Хатанга расположена в зоне вечной мерзлоты, в условиях сурового климата Заполярья. В течение года температура воды в реке может быть ниже 0 °С до 270 дней, а выше 0 °С – около 95 дней. Осадков в году выпадает до 180 мм. Ветры дуют почти постоянно, преобладают северо-восточные и юго-западные. Осенью часты штормовые ветры со скоростью до 24 м/с (Богданов, Богданова, 1999).

В р. Хатанга во время весеннего паводка скорость течения составляет 0,7–2,5 км/ч. При этом в период паводка происходит обширное затопление поймы, что способствует более полному использованию рыбами кормовых ресурсов. Прозрачность воды в летний период составляет 80–100 см, в зимний период до 125 см (Лукьянчиков, 1967).

Воды в бассейне р. Хатанга по химическому составу в летний период – огалинные, а в зимний период – олигогалинные. Содержание ионов калия и магния в воде колеблется от 17,8 до 40 мг/л, а натрия и калия от 3,4 до 8,7 мг/л. Бикарбонатные ионы в пределах 62,2–99,4 мг/л, а общего железа 0,35 мг/л (Лукьянчиков, 1967).

К бассейну р. Хатанга относится значительная часть озер Красноярского края (31 %). Здесь находится свыше 120 тысяч пойменных и материковых озер, большая часть на левобережье рр. Хета и Хатанга. Большинство озер площадью менее 5 км² (неглубокие водоемы в зимний период полностью или частично промерзают). Количество озер с акваторией более 5 км² – 86, общей площадью 2 тыс. км². Наиболее крупные из них – Лабаз (470 км²), Портнягино (376),

Кунгассалах (270), Ессей (238), Кокора (162), Тонское (102), Киенг-Кюель (100 км²). Большая часть озер имеет глубину 4–6 м (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1964).

1.2.2 Река Хета

Река Хета берет свое начало при слиянии рек Аян и Аякли, левый приток р. Хатанга – спокойная равнинная река, русло разветвлено на рукава, протекает в северо-западе и северо-восточнее в Северо-Сибирской низменности. Длина реки – 604 км, площадь бассейна – 100 тыс. км², вдвое короче реки Котуй. Ширина в устье достигает 470 м, глубина – до 10 м. В устьевой зоне река расходится на ряд проток. Левый берег низинный, ежегодно затапливаемый; грунты преимущественно песчано-илистые и илистые, реже галечные (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1964).

К наиболее крупным притокам р. Хета относятся: правобережные реки Ледяная, Боярка, Большая Романиха, Маймеча (Медвежья); левобережные реки Волочанка (Волосянка), Мюкчюкэ (Лапукова), Боганида, Горелая, Большая Рассомашья. На равнинном участке русло реки разветвлено на рукава, пойма широкая (в нижнем течении более 10 км), изобилует озерами и протоками. Ширина реки в устье достигает 850 м (Промахова, Жук, 2015).

Река Хета лежит в зоне лесотундры с лиственничными разреженными лесами и редколесьями. Климат субарктический. Количество осадков изменяется от 600 мм в верховьях реки до 325 мм в ее нижнем течении. Девять месяцев в году преобладают твердые осадки (с октября по май), их максимум приходится на июль-август. Среднегодовое количество осадков составляет 1370 мм (объем стока 43,239 км³/год, модуль стока 13,7 л/с·км², слой стока 432 мм, коэффициент стока 0,50). Питание реки преимущественно снеговое. Для реки характерно летнее половодье (июнь-июль), за которое проходит около 50 % годового стока воды. Подъем уровней во время половодья у пос. Волочанка превышает 7 м. Летне-осенняя межень прерывается частыми дождевыми паводками. Ледостав

бывает с октября по май, в этот период сток минимален, в связи с перемерзанием многих рек в бассейне р. Хеты. Толщина льда достигает 2 м. Мутность воды изменяется от 25 до 50 г/м³. Минерализация воды равна 50–100 мг/л. По химическому составу речная вода относится к гидрокарбонатному классу и кальциевой группе (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1964; Промахова, Жук, 2015).

1.2.3 Река Котуй

Река Котуй – берет свое начало с плато Путорана, правый приток р. Хатанга. В верховьях Котуй горная река с глубоко врезынным в многослойные лавовые отложения порожисто-водопадным руслом. Протекает через длинные глубокие озера Харпича и Дюпкун. В среднем и нижнем течении в котловине между плато Путорана на западе и Анабарским плато на востоке становится равнинной рекой. В низовьях русло расширяется до 600 м, становится сложно разветвленным, образует многочисленные излучины. Длина реки – 1409 км, площадь бассейна – 176 тыс. км², вдвое длинее реки Хета. Ширина в устье достигает 470 м, глубина – до 10 м. В устьевой зоне река расходится на ряд проток. Левый берег низинный, ежегодно затапливаемый; грунты преимущественно песчано-илистые и илистые, реже галечные. Основные притоки: правобережные реки Мойеро, Котуйкан, Эричка; левобережные реки Чангада, Тукалан. Много озер. Самое крупное – озеро Ессей (площадь зеркала 238 км²) (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1964; Чалов, 1994).

Питание реки смешанное, преимущественно снеговое, с заметным участием дождевых осадков. В период половодья на долю дождевого питания приходится до 45 % стока. Пик расхода воды приходится на июнь. В период межени, который обычно приходится на теплое время года, часто случаются мощные паводки, вызванные дождями. Они приводят к резкому подъему уровня воды на 8–10 м. Среднегодовой расход воды, по расчетам, составляет 1600 м³/с, а среднегодовой объем стока – 50,5 км³/год. Ледостав начинается в первой половине октября, а

вскрытие реки происходит в конце мая – начале июня. Толщина льда достигает 2 м. Малые и средние реки в бассейне замерзают. В р. Котуй мутность воды колеблется от 25 до 65 мг/л. Воды в реки относятся к умеренно загрязненным (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1964; Чалов, 1994).

1.2.4 Хатангский залив

Хатангский залив – залив моря Лаптевых образуется при впадении р. Хатанга, к западу от бухты Сындасско. Его длина более 200 км, наибольшая ширина – более 50 км. Перед впадением в море залив разделен островом Большой Бегичев на два пролива: левобережный (ширина 13 км) и правобережный (ширина 8 км). Хатангский залив характеризуется высоким правым берегом от рельефно выделяющегося мыса Большая Карга, который постепенно понижается к северу. Далее на север несколько повышается сравнительно низменным левым (Таймырским) берегом. В глубине левобережья хорошо видна гора Балахня. В этой части залива впадают две значительные реки – Гусиха и Большая Балахня. Устья этих рек образуют обширную дельту длиной около 13 км по береговой линии. На левобережном берегу залива располагаются три бухты: Сындасско, Кульча, Кожевникова и п. Сындасско. Наибольшая глубина залива – 29 м. Берега высокие, обрывистые, изрезанные. Высота приливов более 1,4 м, соленость воды в заливе варьирует от 1,7 ‰ до 12 ‰. (Кухарский, 1937; Михин, 1941).

1.2.5 Кормовая база рыб р. Хатанга

Планктон, и особенно зоопланктон, в водоемах р. Хатанга незначительно развивается, при этом его биомасса несколько богаче в предустьевых пространствах притоков, чем в р. Хатанга. Особенно низка биомасса планктона в зимний период: с октября по май в Хатангской губе она не превышает 1,6–11,3 мг/м³. В этот период в планктоне преобладают копеподы, в основном *Limnocalanus macrurus*. Из коловраток чаще встречаются *Keratella cochlearis*, *Bosmina*, *Daphnia* (Лукьянчиков, 1967).

Распределение планктона в речной системе неравномерно: биомасса его выше на южных и ниже на северных участках. В сентябре биомасса планктона в русловой части р. Хатанга – 2–3 мг/м³. Биомасса коловраток составляет до 200 экз. на 1 м³. Фитопланктон представлен десятыми и тысячными долями мг/м³. В его составе преобладают диатомовые водоросли: *Melosira*, *Asterionella*, *Pinnularia*, *Sitiedra*, *Surirella*, *Flagilaria*, *Navicula*, *Cymbella*, *Tabopllaria*, *Cumatopleura*, *Comphonema* (Лукьянчиков, 1967).

В летний период биомасса планктона значительно возрастает. В первой половине июля она достигает 29 мг/м³ (ноябрьская – 4 мг/м³). Численность коловраток в летний период на 1 м³ достигает 1000 шт., среди которых до 50 % составляет *Asplanchna*. В это же время встречались и кладоцеры: *Bosmina*, *Daphnia* в русловой части р. Хатанга биомасса составила 2–3 мг/м³, в прибрежье у острова Бильканчак-Ары – до 12 мг/м³, где была представлена в основном диатомовыми водорослями: *Melosira*, *Asterionella*, *Keratella cochlearis*, *Asplanchna*, *Notholca lorigispina* (Лукьянчиков, 1967).

Биомасса бентоса более высокая на участках с илистыми грунтами и небольшими скоростями воды. На речном участке Хатанга, от устья до дельты, биомасса бентоса в среднем 0,02 г/м² и на 75 % была представлена личинками хирономид (*Orthocladinae*). Средняя плотность их на 1 м² достигала 26 шт. В дельте на песчаных грунтах бентос в основном был представлен личинками хирономид. Средняя плотность их 37 шт. на 1 м², а средняя биомасса – 0,04 г/м². На заиленных песках преобладают *Pontoporeia affinis* с плотностью 78 экз./м² и личинки хирономид. Средняя биомасса бентоса на заиленных песках 0,59 г/м², из которой 85 % – амфиподы. Серые илы населены олигохетами, амфиподами. Средняя биомасса серых илов 0,85 г/м², на отдельных станциях до 1,6 г/м². Биомасса бентоса галечных грунтов губы (правобережье) – 0,4–0,5 г/м², заиленных песков (левобережье) – 0,13–0,15 г/м². Высокая продуктивность бентоса губы образуется в основном за счет мшанки *Hiislopia placoides*, а также *Pseudolibrotus burilai* и *Mesidothea entomon* (Лукьянчиков, 1967).

В настоящее время в составе зоопланктонного сообщества выявлено 33 таксона, включая Rotifera – 11, Cladocera – 12, Copepoda – 10 (Форина и др., 2021).

По данным Фориной и др. (2021) в р. Хатанга зообентоса выявлено 37 таксонов донных беспозвоночных из 10 таксономических групп, включая хирономид, брюхоногих и двустворчатых моллюсков, изопод, амфипод, полихет, олигохет, нематод, водяных клещей и мокрецов. Более многочисленное видовое богатство (21 таксон) отмечено в группе хирономид.

По развитию зоопланктона и зообентоса р. Хатанга относится к «малокормным» водным объектам. По категориям трофности р. Хатанга определена как «ультраолиготрофная» по зоопланктону, « α -мезотрофная» – по зообентосу (Форина и др., 2021).

1.3 Ихтиофауна бассейна р. Хатанга

В системе бассейна р. Хатанга описано 35 видов рыб, относящихся к 14 семействам (таблица 1.1) (Лукьянчиков, 1967). Промысловая ихтиофауна бассейна включает тайменя, гольцов, хариуса, сиговых (омуль арктический, сиг, муксун, чир, пелядь, ряпушка, тугун), азиатскую зубатую корюшку, налима, щуку, окуня. (Михин, 1941; Будин, 2017а,б). Муксун, омуль арктический, ряпушка и корюшка относятся к полупроходным видам.

Ихтиофауна бассейна реки в основном складывается из представителей следующих фаунистических комплексов, свойственных рекам бассейна Северного Ледовитого океана: арктического пресноводного, бореального предгорного и бореального равнинного (Никольский, 1947, 1980; Заделенов и др., 2018; Nelson et al., 2016). По характеру питания относятся к эврифагам. Большинство видов во взрослом состоянии – бентофаги, в пище которых часто встречается планктон, или хищники (нельма, налим).

Таблица 1.1 – Видовой состав ихтиофауны бассейна р. Хатанга

| Семейство, вид | Лукьянчиков, 1967 | Собственные данные |
|---|----------------------|-----------------------|
| Сем. Petromyzontidae Bonaparte, 1832 – миноговые | | |
| Род <i>Lethenteron</i> Greasser and Hubbs, 1992 – тихоокеанские миноги | | |
| <i>L. japonicum</i> (Martens, 1868) – тихоокеанская минога | ? | ? |
| <i>L. kessleri</i> (Anikin, 1905) – сибирская минога | + | + |
| Сем. Acipenseridae Bonaparte, 1832 – осетровые | | |
| Род <i>Acipenser</i> Linnaeus, 1758 – осетры | | |
| <i>A. baerii</i> Brandt, 1869 – сибирский осетр | + | + |
| Сем. Salmonidae Rafinesque, 1815 – лососевые | | |
| Род <i>Brachymystax</i> Günther 1866 – ленки | | |
| <i>B. lenok</i> (Pallas, 1773) – ленок | + | ? |
| <i>H. taimen</i> (Pallas, 1773) – обыкновенный таймень | + | + |
| Род <i>Salvelinus</i> (Nilsson) Richardson, 1836 – гольцы | | |
| <i>S. alpinus</i> (Linnaeus, 1758) – арктический голец | + | + |
| <i>S. boganidae</i> Berg, 1926 – боганидский голец | + | + |
| <i>S. tolmachoffi</i> Berg, 1926 – есейская паляя | + | + |
| Сем. Coregonidae Core, 1872 – сиговые | | |
| Род <i>Coregonus</i> Lacepede, 1804 – сиви | | |
| <i>C. autumnalis</i> (Pallas, 1776) – омуль арктический | + | + |
| <i>C. lavaretus</i> (Linnaeus, 1758) – сиг (обыкновенный) | + | + |
| <i>C. muksun</i> (Pallas, 1814) – муксун | + | + |
| <i>C. nasus</i> (Pallas, 1776) – чир | + | + |
| <i>C. peled</i> (Gmelin, 1789) – пелядь | + | + |
| <i>C. sardinella</i> (Valenciennes, 1848) – сибирская ряпушка | + | + |
| <i>C. tugun</i> (Pallas, 1814) – тугун | + | + |
| Род <i>Prosopium</i> Milner, 1818 – вальки | | |
| <i>P. cylindraceum</i> (Pallas, 1784) – обыкновенный валец | + | + |
| Род <i>Stenodus</i> Richardson, 1836 – нельмы, белорыбицы | | |
| <i>S. leucichthys</i> (Güldenstädt, 1772) – нельма | + | + |

Продолжение таблицы 1.1

| | | |
|--|---|---|
| Сем. Thymallidae Gill, 1884 – хариусовые | | |
| Род <i>Thymallus</i> Link, 1790 – хариусы | | |
| <i>T. arcticus</i> (Pallas, 1776) – сибирский хариус | + | + |
| Сем. Osmeridae Regan, 1913 – корюшковые | | |
| Род <i>Osmerus</i> Lacepede, 1803 – корюшки | | |
| <i>O. mordax</i> (Mitchill, 1815) – азиатская зубатая корюшка | + | + |
| Сем. Esocidae Cuvier, 1817 – щуковые | | |
| Род <i>Esox</i> Linnaeus, 1758 – щуки | | |
| <i>E. lucius</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенная щука | + | + |
| Сем. Cyprinidae Bonaparte, 1832 – карповые | | |
| Род <i>Leuciscus</i> Cuvier (ex Klein), 1816 – ельцы | | |
| <i>L. idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь | + | + |
| <i>L. leuciscus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный елец | + | + |
| Род <i>Phoxinus</i> Rafinesque, 1820 – голяны | | |
| <i>P. czekanowskii</i> (Dybowski, 1869) – голян Чекановского | ? | ? |
| <i>P. percnurus</i> (Pallas, 1814) – озерный голян | + | + |
| <i>P. phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный голян | + | + |
| Род <i>Rutilus</i> Rafinesque, 1820 – плотвы | | |
| <i>R. rutilus</i> (Linnaeus, 1758) – плотва | + | + |
| Род <i>Gobio</i> Cuvier, 1816 – пескари | | |
| <i>G. gobio</i> (Linnaeus, 1758) – пескарь | + | ? |
| Род <i>Carassius</i> Jarocki, 1882 – караси | | |
| <i>C. auratus</i> (Linnaeus, 1758) – серебряный карась | ? | ? |
| <i>C. carassius</i> (Linnaeus, 1758) – золотой, или обыкновенный, карась | + | + |
| Сем. Cobitidae Swainson, 1839 – вьюновые | | |
| Род <i>Cobitis</i> Linnaeus, 1758 – щиповки | | |
| <i>C. melanoleuca</i> (Nichols, 1925) – сибирская щиповка | + | + |
| Сем. Lotidae Jordan et Evermann, 1898 – налимовые | | |
| Род <i>Lota</i> Oken, 1817 – налимы | | |
| <i>L. lota</i> (Linnaeus, 1758) – налим | + | + |

Окончание таблицы 1.1

| | | |
|---|---|---|
| Сем. Gasterosteidae Bonaparte, 1831 – колюшковые | | |
| Род <i>Pungitius</i> Coste, 1848 – многоиглые колюшки | | |
| <i>P. pungitius</i> (Linnaeus, 1758) – девятииглая колюшка | + | + |
| Сем. Percidae Cuvier, 1816 – окуневые | | |
| Род <i>Gymnocephalus</i> Bloch, 1793 – ерши | | |
| <i>G. cernuus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ерш | + | + |
| Род <i>Perca</i> Linnaeus, 1758 – пресноводные окуни | | |
| <i>P. fluviatilis</i> (Linnaeus, 1758) – речной окунь | + | + |
| Сем. Cottidae Bonaparte, 1832 – керчаковые, рогатковые | | |
| Род <i>Cottus</i> Linnaeus, 1758 – подкаменщики | | |
| <i>C. poecilopus</i> (Heckel, 1836) – пестроногий подкаменщик | ? | ? |
| <i>C. sibiricus</i> (Kessler, 1899) – сибирский подкаменщик | + | + |
| Род <i>Trigloporus</i> Girard, 1851 – рогатки | | |
| <i>T. quadricornis</i> (Linnaeus, 1758) – четырехрогий бычок, рогатка | + | + |

Примечание – «?» – наличие вида требует уточнения

Бореальный предгорный комплекс включает тайменя, ленка, хариуса, голянов, гольца (род *Barbatula*), подкаменщиков. Представители бореального предгорного комплекса живут в реках предгорного типа в проточных и крупных озерах при высоком содержании кислорода в воде. Нерестятся весной, икру откладывают на каменистые или галечные грунты. Питаются в основном бентосом (эпифауной) или хищничают. Существенную роль в питании имеют воздушные насекомые, падающие на поверхность воды. Хищники (таймень) иногда достигают больших размеров (Романов и др., 2012).

В состав бореального равнинного комплекса входят виды, приспособленные к жизни в стоячих и текучих водах равнин бореальной зоны. К ним относятся: сибирский осетр, щука; карповые – плотва, елец, язь, озерный голянь, обыкновенный пескарь, караси; окуневые – окунь, ерш. Представители этого комплекса менее оксифильны. По характеру размножения выделяются литофилы

(осетры), псаммофилы (пескарь, щиповка). Большинство видов икру откладывает на растительность, чаще всего на прошлогодний растительный мусор. Нерест происходит весной или летом. У некоторых видов нерест порционный (караси, ерш). Молодь на начальных стадиях развития питается зоопланктоном, с увеличением размеров – бентосом. У плотвы, карасей, наряду с бентосом, в пище появляется растительность. Хищники (щука, окунь) обычно относятся к засадчикам – подкарауливают добычу в зарослях (Романов и др., 2012).

Наибольшим числом видов представлен арктический пресноводный комплекс, к которому относятся миноги, гольцы (род *Salvelinus*), сиговые, корюшка, налим. Рыбы этого комплекса приспособлены к жизни в холодной воде с большим содержанием кислорода, среди них есть проходные и полупроходные виды. Нерест у большинства видов протекает осенью или зимой. Икра откладывается на песчаные и галечные грунты, инкубационный период длительный (Никольский, 1980).

Рыбопромысловое значение имеют реки Хатанга, Хета и крупные озера. На р. Котуй, несмотря на ее большую протяженность, промышленный лов не ведется, так как полупроходные сиговые в эту реку на нерест не заходят, а численность жилых рыб невелика. Промысловые участки в речной сети расположены в нижнем течении р. Хета, в р. Хатанга, устьевых участках их притоков, в дельте и Хатангской губе. Промысловая рыбопродуктивность р. Хатанга и нижнего течения р. Хета составляет 2500 кг на 1 км магистрального водотока, из них до 80 % обеспечивается сиговыми, нагуливающимися в Хатангском заливе (Михалев, 1989; Перепелин и др., 2020).

1.4 Паразиты основных промысловых сиговых рыб

Первые данные о составе паразитофауны основных промысловых видов рыб (ряпушка, муксун, сиг, тугун) из р. Хатанга появились в статье О.Н. Бауэра «К познанию паразитов рыб реки Хатанга» (Бауэр, 1941). В начале 60-х годов XX века при проведении ихтиологических работ были зарегистрированы некоторые крупные, видимые невооруженным глазом, цестоды, нематоды, скребни и паразитические ракообразные (Лукьянчиков, Черепанов, 1962).

В результате исследований паразитофауны сиговых рыб, проведенных нами в сентябре 2011 и 2014 годов, обнаружено 33 вида паразитов из 10 систематических групп. Основу паразитофауны исследуемых полупроходных (ряпушка, муксун) и жилых (тугун, сиг) рыб формируют общие виды паразитов, широко распространенные в арктических водоемах. Наибольшее количество видов паразитов зарегистрировано у сига и муксуна: 19 и 18 видов соответственно, у ряпушки и тугуна – по 14 видов (Чугунова, Будин, 2018).

Состав и численность паразитов у исследуемых видов хозяев четко отражает особенности экологии и характер питания рыб. Так у ряпушки и муксуна отмечен рачок *Coregonicola orientalis* Markewitsch et Bauer, 1950, обитающий в солоноватых водах Хатангского залива, заносимый в реку во время нерестовой миграции рыб. Планктонный тип питания ряпушки определяет ее массовое заражение цестодами *Diphyllobothrium ditremum* (pl) (Creplin, 1825) (86,6 %), *D. dendriticum* (pl) (Nitzsch, 1824) (70 %), *Protheocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (43,3 %) и нематодами *Philonema sibirica* (Bauer, 1946) (66,6 %). Напротив, тугун, в сравнении с другими сиговыми, имеет наиболее высокие показатели зараженности паразитами, связанными в развитии с бентосом: *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1890) (90,0 %), *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 (73,3 %), *Raphidascaris acus* (larva) (Bloch, 1779) (33,3 %) и *Phyllodistomum umblae* (Fabricius 1780) Bakke 1982 (23,3 %) (Чугунова, Будин, 2018).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу результатов работы положены материалы, собранные автором во время полевого научного мониторинга в летне-осенний период времени (август–октябрь) с 2010 по 2019 годам на различных участках водных объектов бассейна р. Хатанга. Проведен анализ промыслового лова сиговых видов рыб с 2010–2023 года. Кроме того, для написания диссертационной работы использованы фондовые материалы Красноярского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ»).

Работы проводились на следующих участках бассейна реки: русло – на протяжении 140 км (от пос. Хатанга до с. Новорыбное); русло р. Хета от устья до протоки Ямкинская (около 15 км); русло р. Котуй от устья до впадения р. Оту-Турара (около 20 км); устья притоков Жданиха, Новая, Малая Балахня, Блудная, Попигай, Тундровая, Пионерка, Верхняя и Нижняя Кулемы; правобережная часть Хатангского залива моря Лаптевых от устья р. Огневка до залива Кульча (Приложение 1).

При изучении рыбы применены стандартные, широко применяемые и апробированные методы полевого и камерального ихтиологических анализов:

– метод биологического анализа, включающий оценку характеристик длины и массы тела, определение пола рыбы, ее физиологического состояния, степени готовности к нересту, определению стадии зрелости половых продуктов по шкалам зрелости (Чугунова, 1959, Правдин, 1966; Анохина, 1969; Кафанова, 1984; Дгебуадзе, Чернова, 2009; Романов и др., 2012). Абсолютную длину (TL , мм), длину по Смитту (FL , мм), промысловую длину тела (SL , мм) и массу (Q , г) определяли непосредственно после отлова.

Для оценки воспроизводительной способности рыб по формуле (1) рассчитан коэффициент зрелости гонад ($K_{з1}$ и $K_{з2}$) (Спановская, Григоращ, 1976):

$$K_{з1} = R \times \frac{100}{Q}, K_{з2} = R \times \frac{100}{q} / q \quad (1),$$

где R – масса гонад (г); Q – масса тела рыбы с внутренностями (г); q – масса тела рыбы без внутренностей (г).

Плодовитость определяли счетно-весовым способом. Индивидуальная абсолютная плодовитости (ИАП) вычислялась на основании данных массы гонад, величин навески и числа икринок в ней по формуле (2):

$$\text{ИАП} = \frac{R \times N}{r} \quad (2),$$

где R – масса гонад (г); N – число икринок в навеске; r – навеска (г).

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) вычислялась на один грамм массы тела без внутренностей по формуле (3) (Анохина, 1969; Романов и др., 2012).

$$\text{ИОП} = \frac{\text{ИАП}}{q} \quad (3),$$

где ИАП – индивидуальная абсолютная плодовитость (шт.); q – масса тела рыбы без внутренностей (г).

Степень жирности определяли по пятибалльной шкале (Никольский, 1974);

– метод биометрического анализа, включающий детальное описание пропорций тела рыбы и оценку счетных признаков, и используемый для определения систематического положения, таксономического статуса рыб и дифференциации разных форм и локальных группировок (Правдин, 1966; Романов и др., 2012). 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. Использовали следующие условные обозначения счетных и пластических признаков (Рисунок 2.1) (Правдин, 1966; Романов и др., 2012).

Счетные (меристические) признаки

Число неветвистых лучей в спинном плавнике (D_n), число ветвистых лучей в спинном плавнике (D_v); число ветвистых лучей в грудном плавнике (P); число ветвистых лучей в брюшном плавнике (V); число неветвистых лучей в анальном плавнике (A_n), число ветвистых лучей в анальном плавнике (A_v); число чешуй в боковой линии ($L.l.$); число тычинок на первой жаберной дуге ($sp.br.$); число позвонков без уростиля (vt) (Правдин, 1966; Романов и др., 2012).

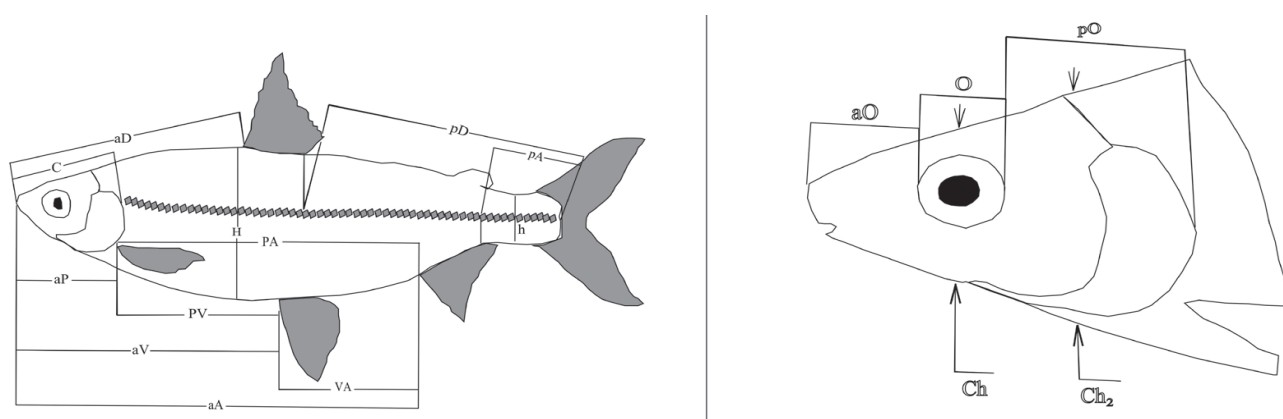


Рисунок 2.1 – Схема промеров рыб отряда лососеобразных по Смитту, с изменениями

Пластические признаки тела (значение признака переводили в проценты от длины тела)

Наибольшая высота тела (H); наименьшая высота тела (h); антедорсальное расстояние (aD); антепектральное расстояние (aP); антевентральное расстояние (aV); антеанальное расстояние (aA); постдорсальное расстояние (pD); длина хвостового стебля (постанальное расстояние) (pA); пектроанальное расстояние (PA); пектровоентральное расстояние (PV); вентроанальное расстояние (VA); дорсокаудальное расстояние (DC); вентрокаудальное расстояние (VC); анальнокаудальное расстояние (AC); длина основания спинного плавника (lD); высота спинного плавника (hD); длина основания анального плавника (lA); высота анального плавника (hA); длина грудного (пектрального) плавника (lP); длина

брюшного (вентрального) плавника (IV); длина верхней, нижней лопасти хвостового плавника (IC_1); длина нижней лопасти хвостового плавника (IC_2); длина головы (C); длина туловища (от конца головы до конца чешуйного покрова) (CC); вентроанальное расстояние (VA) (Правдин, 1966; Романов и др., 2012).

Пластические признаки головы (значение признака переводили в проценты от длины головы)

Длина рыла (предглазничное расстояние) (aO); диаметр глаза (O); заглазничное расстояние (от заднего края глаза до конца жаберной крышки) (pO); длина верхней челюсти (lmx); длина нижней челюсти (lmd); ширина верхней челюсти (hmx); ширина рыльной площадки (e); высота рыльной площадки (f); ширина лба ($i.o.$); высота головы на уровне затылка (Ch_2) (Правдин, 1966; Романов и др., 2012).

– подсчет меристических признаков (количество позвонков и лучей плавников) тугуна проводили после окраски ализарином красным (Дгебуадзе, Чернова, 2009);

– методы определения возраста рыб по регистрирующим структурам (чешуя, в качестве контроля использовали отолиты) (Чугунова, 1959, Правдин, 1966; Романов и др., 2012);

– методы качественной и количественной оценки питания рыб. Желудочно-кишечные тракты рыбы обработаны количественно-весовым методом (Руководство по изучению ..., 1964; Методическое пособие..., 1974);

– математические методы обработки данных – методы биологической статистики, многомерные методы анализа (Лакин, 1980; Ким, 1989). Статистическая обработка результатов проведена по методике Н.А. Плохинского (Плохинский, 1978). При выявлении степени различия пластических, меристических, ростовых, весовых и пищевых характеристик рыбы достоверность результатов оценивалась по критерию Стьюдента (4) с минимальным уровнем значимости $p \leq 0,05$, $p \leq 0,01$ и $p \leq 0,001$:

$$td = \frac{|x_1 - x_2|}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} \quad (4),$$

где x_1 и x_2 – средние значения признаков; m_1 и m_2 – ошибки репрезентативности.

Для выявления взаимосвязи применяли корреляционный и регрессионный анализ.

Вариационно-статистическая обработка материалов проведена с использованием программ Microsoft Office Excel 2010 и Statistica 9.0.

Отлов рыбы проводился в соответствии с разрешениями на добычу (вылову), 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. Забросы невода в р. Хатанга проводили в вечернее время с 20:00 до 00:00 ч. На реках Котуй и Хета – в дневное время суток. Лов велся в прибрежной зоне с глубинами от 1 до 5 м. Помимо закидных неводов в русловой зоне применялись ставные сети длиной в посадке от 25 до 85 м и высотой 2, 3 и 6 м с ячеей 50–65 мм. При этом глубина установки составляла от 5 до 25 м, экспозиция – 24 часа.

В 2016–2017 гг. проводился отбор проб для генетического анализа, параллельно с морфологическим анализом. В результате этого были 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 экземпляров), 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 научный сотрудником Е.А. Боровиковой, с использованием метода ПЦР-ПДРФ анализа (полимеразная цепная реакция, полиморфизм длин рестриктных фрагментов) (Боровикова, Малина, 2018).

Кроме того, проводились промеры рыбы и изучались условия промысла у рыбаков, занимающихся промышленной добычей, а также рыболовством, в целях

обеспечения традиционного образа жизни и осуществления традиционной хозяйственной деятельности коренными малочисленными народами Таймырского полуострова.

Сбор ихтиологического материала проводился в период нерестового скопления и в нерестовый ход сиговых видов рыб. Самым многочисленным видом в исследовании являлась ряпушка сибирская: всего собрано и обработано 29210 экземпляров. Объем использованного материала, обработанного различными видами анализа, представлен в таблице 2.1.

Также в работе использованы критически проанализированные литературные источники, содержащие информацию по составу ихтиофауны бассейна реки (Берг, 1926; Михин, 1940; Лукьянчиков, 1966; Заделенов и др., 2007; Богданов, Богданова, 2003а, 2006, 2009; Гайденок, 2020 и др.; Verg, 1932). Русские названия рыб и их порядок видов приведены в соответствии с принятыми в Российской Федерации классификаторами (Атлас пресноводных рыб..., 2002; Рыбы в заповедниках России..., 2010; Круглоротые и рыбы... www.sevin.ru/vertebrates/index.html).

Таблица 2.1 – Объем проанализированного ихтиологического материала, экземпляры, экз.

| Вид рыбы | Методы исследования | | | | |
|----------|---------------------|------------------|----------------|--------------|---------|
| | Морфологический | Биологические | | | |
| | | Массовые промеры | Возраст и рост | Плодовитость | Питание |
| Ряпушка | 33 | 26172 | 3281 | 692 | – |
| Муксун | 42 | 2581 | 2581 | 253 | – |
| Сиг | 64 | 200 | 200 | – | – |
| Тугун | 36 | 158 | 158 | 39 | 48 |
| Чир | 4 | 75 | 75 | 10 | 14 |

Примечание – «–» нет данных.

Схема исследований в соответствии с темой диссертационной работы представлена на рисунке 2.2.

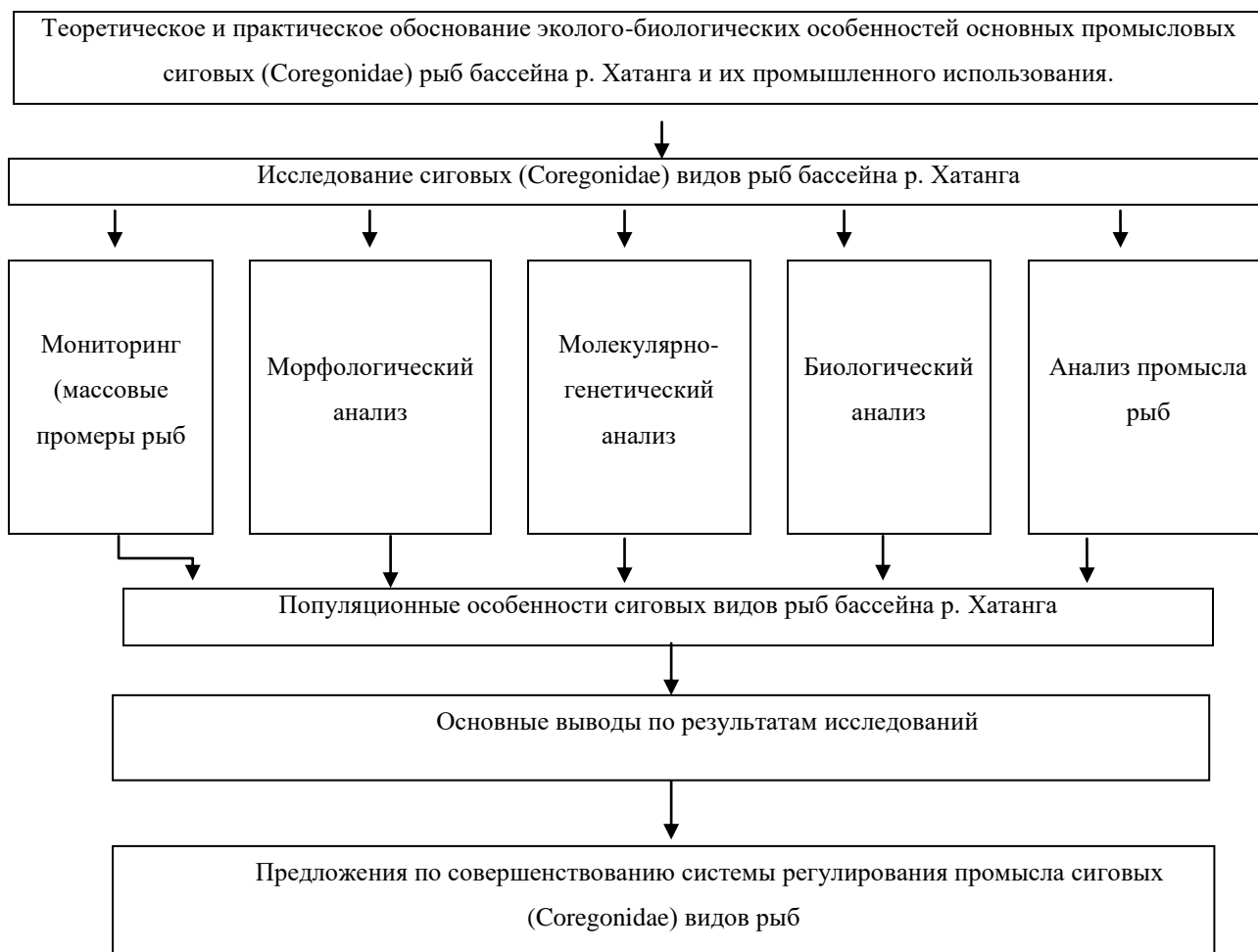


Рисунок 2.2 – Схема исследований по теме диссертационной работы

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Эколого-морфологическая характеристика ряпушки *Coregonus sardinella*

Сибирская ряпушка *C. sardinella* (Valenciennes, 1848) в бассейне р. Хатанга является наиболее многочисленным видом. Этот вид широко распространен на севере Азиатского материка и издавна привлекал исследователей способностью адаптироваться к условиям водоема, в значительной степени изменяя свои морфологические признаки (Устюгов, 1972, 1976). В реках и озерах полуострова Таймыр сибирская ряпушка образует ряд локальных стад, которые существенно различаются морфологически и экологически (Устюгов, 1972, 1976; Романов, 1997, 2000; Романов и др., 2016; Боровикова и др., 2016; Никулина и др., 2018; Nikulina, Vorovikova, 2020; Nikulina et al., 2020; Будин и др., 2022; Яблоков и др., 2023).

Информация, приведенная в литературных источниках, посвященных рыбохозяйственным исследованиям этого вида в бассейне р. Хатанга, весьма скудна. Во фрагментарных публикациях начального периода исследований сибирская ряпушка в бассейне этой реки рассматривалась как составной элемент ихтиофауны и никогда не была объектом специального изучения (Берг, 1926; Михин, 1941; Подлесный, 1947). В середине 60-х годов прошлого столетия данные по биологии и промыслу рыб (в том числе, сибирской ряпушки) в системе р. Хатанга обобщены в монографической работе Ф.В. Лукьянчикова (1967). Фактически до настоящего времени это единственный источник в открытой печати, дающий представление об ихтиоценозе 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; Сиделев, 1981; Будин и др., 2022).

3.1.1 Морфология ряпушки

Изучение морфологических особенностей ряпушки в бассейне р. Хатанга практически не проводилось, за исключением хетского (хатангского) и балахнинского стад (Лукьянчиков, 1967), оз. Портнягино (Богданов, Богданова, 1978) и оз. Томмот (Романов 1997, 2000).

Общая морфологическая характеристика. Неветвистых лучей в спинном плавнике III–IV ($x = 3,24 \pm 0,08$), ветвистых лучей в спинном плавнике 8–10 ($x = 9,45 \pm 0,10$), ветвистых лучей в грудном плавнике 12–15 ($x = 14,1 \pm 0,16$), ветвистых лучей в брюшном плавнике 9–11 ($x = 10,1 \pm 0,07$), неветвистых лучей в анальном плавнике III–IV ($x = 3,43 \pm 0,04$), ветвистых лучей в анальном плавнике 10–14 ($x = 12,7 \pm 0,17$), чешуй в боковой линии 76–90 ($x = 84,3 \pm 0,61$), жаберных тычинок на 1-й дуге 38–50 ($x = 42,9 \pm 0,44$), позвонков 57–64 ($x = 60,0 \pm 0,31$) (Никулина и др., 2018; Будин, Фархутдинова, 2021).

Небольшие рыбы длиной (по Смитту) до 347 мм, в среднем – 249 мм. Голова относительно маленькая – 15,6–19,3 % (17,3 % длины по Смитту). Рот верхний, небольшой, нижняя челюсть длиннее верхней, выступает вперед и загибается вверх (Будин, Заделенов, 2019). Спина темно-серая, бока серебристые, брюшко светлое, чешуя мелкая, плотно сидящая. У большинства рыб тело низкое – 16,0–21,8 % (17,7 %), прогонистое. Хвостовой стебель короткий – 13,6–16,7 % (в среднем 15,0 %) (таблица 3.1).

Таблица 3.1 – Морфологические признаки сибирской ряпушки р. Хатанга, август–октябрь 2013–2015 гг.

| Признак | <i>Lim</i> | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | σ | <i>CV</i> (%) | <i>N</i> , экз. |
|----------------------|------------|------------------------|----------|---------------|-----------------|
| <i>FL</i> | 226–347 | 249 ± 0,37 | 2,15 | 8,61 | 33 |
| <i>SL</i> | 214–330 | 236 ± 3,70 | 21,3 | 9,02 | 33 |
| <i>Q</i> | 90–442 | 131 ± 10,3 | 59,2 | 45,1 | 33 |
| <i>D_н</i> | 3–4 | 3,24 ± 0,08 | 0,44 | 13,4 | 33 |
| <i>D_с</i> | 8–10 | 9,45 ± 0,10 | 0,56 | 5,97 | 33 |
| <i>P</i> | 12–15 | 14,1 ± 0,16 | 0,90 | 6,40 | 33 |
| <i>V</i> | 9–11 | 10,1 ± 0,07 | 0,42 | 4,10 | 33 |

Окончание таблицы 3.1

| | | | | | |
|---------------------|-----------|-----------------|------|------|----|
| A_n | 3–4 | $3,43 \pm 0,04$ | 0,32 | 9,33 | 33 |
| A_g | 10–14 | $12,7 \pm 0,17$ | 0,98 | 7,68 | 33 |
| $L.l.$ | 76–90 | $84,3 \pm 0,61$ | 3,52 | 4,18 | 33 |
| $Sp.br$ | 38–50 | $42,9 \pm 0,44$ | 2,54 | 5,92 | 33 |
| vt | 57–64 | $60,0 \pm 0,31$ | 1,77 | 2,95 | 17 |
| в % длины по Смитту | | | | | |
| H | 16,0–21,9 | $17,7 \pm 0,22$ | 1,19 | 6,69 | 28 |
| h | 5,61–7,07 | $6,36 \pm 0,07$ | 0,37 | 5,85 | 28 |
| aD | 38,0–41,2 | $39,5 \pm 0,16$ | 0,82 | 2,09 | 28 |
| aV | 40,1–44,5 | $42,3 \pm 0,21$ | 1,09 | 2,58 | 28 |
| aA | 66,4–88,0 | $69,4 \pm 0,75$ | 3,97 | 5,73 | 28 |
| pD | 43,6–49,3 | $46,8 \pm 0,23$ | 1,24 | 2,65 | 28 |
| pA | 13,6–16,7 | $15,0 \pm 0,14$ | 0,75 | 4,97 | 28 |
| PV | 24,3–28,4 | $26,5 \pm 0,20$ | 1,05 | 3,96 | 28 |
| VA | 24,5–30,1 | $27,4 \pm 0,24$ | 1,28 | 4,66 | 28 |
| ID | 8,2–12,1 | $10,3 \pm 0,16$ | 0,86 | 8,38 | 28 |
| hD | 14,1–19,9 | $17,7 \pm 0,24$ | 1,26 | 7,13 | 28 |
| lA | 11,0–16,5 | $12,8 \pm 0,25$ | 1,33 | 10,4 | 28 |
| hA | 9,00–15,3 | $11,1 \pm 0,23$ | 1,22 | 10,9 | 28 |
| IP | 14,5–18,7 | $16,1 \pm 0,17$ | 0,92 | 5,74 | 28 |
| IV | 14,4–18,9 | $16,3 \pm 0,19$ | 1,03 | 6,31 | 28 |
| C | 15,6–19,3 | $17,3 \pm 0,18$ | 0,94 | 5,44 | 28 |
| CC | 75,0–83,2 | $78,3 \pm 0,29$ | 1,55 | 1,98 | 28 |
| В % от длины головы | | | | | |
| aO | 19,0–28,4 | $24,1 \pm 0,50$ | 2,64 | 11,0 | 28 |
| O | 23,6–29,8 | $26,7 \pm 0,31$ | 1,62 | 6,08 | 28 |
| pO | 46,0–54,2 | $50,4 \pm 0,34$ | 1,82 | 3,61 | 28 |
| lmx | 31,9–36,9 | $34,0 \pm 0,28$ | 1,46 | 4,30 | 28 |
| lmd | 41,8–49,9 | $46,0 \pm 0,37$ | 1,94 | 4,23 | 28 |
| Ch_2 | 54,9–65,9 | $60,8 \pm 0,55$ | 2,92 | 4,80 | 28 |
| $i.o.$ | 18,2–27,7 | $22,7 \pm 0,36$ | 1,93 | 8,50 | 28 |
| VA в % от aD | 62,0–77,6 | $69,5 \pm 0,69$ | 3,67 | 5,28 | 28 |

Примечание – Здесь и далее приняты следующие сокращения признаков: FL – длина по Смитту, мм; SL – длина промысловая, мм; Q – масса тела рыбы с внутренностями, г; D_n и D_g – число неветвистых и ветвистых лучей в спинном плавнике; P – число ветвистых лучей в грудном плавнике; V – число ветвистых лучей в брюшном плавнике; A_n – число неветвистых лучей в анальном плавнике; A_g – число ветвистых лучей в анальном плавнике; $L.l.$ – 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; aD , aV , aA – антедорсальное, антевентральное, антеанальное расстояние; pD – постдорсальное расстояние; pA – длина хвостового стебля; PV – пектроанальное; VA –

вентроанальное расстояние; lD и hD – длина и высота спинного плавника; lA и hA – длина и высота основания анального плавника; lP и lV – 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; Ch_2 – высота головы на уровне затылка; $i.o.$ – ширина лба; Lim – пределы изменчивости признака; $\bar{X} \pm S\bar{x}$ – среднее и ошибка средней; σ – стандартное отклонение; CV (%) – коэффициент вариации; N – количество особей, экз.

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. Одна из форм, которая большую часть жизненного цикла проводит в Хатангском заливе моря Лаптевых, а для размножения поднимается в р. Хатанга и далее в р. Хета, получила название «хетская» ряпушка. Другую форму, которая обитает также в Хатангском заливе, но для размножения идет в р. Большая Балахня, впадающую непосредственно в залив, Ф.В. Лукьянчиков (1967) назвал «балахнинской». Основанием для выделения этих стад сибирской ряпушки в бассейне р. Хатанга послужили некоторые морфологические отличия, разные предельные размеры и обособленные места нереста. Кроме полупроходных форм Ф.В. Лукьянчиков (1967) отмечал обитание туводной, пресноводной формы сибирской ряпушки в оз. Портнягино (Будин и др., 2022).

Нами было проведено сравнение морфологических признаков хатангской (у Ф.В. Лукьянчикова (1967) – «хетская») и балахнинской (по материалам Ф.В. Лукьянчикова (1967)) формами ряпушки. Имеются достоверные различия на уровне значимости $p \leq 0,001$ в: длине головы ($td = 11,38$), длине верхней челюсти ($td = 14,1$), диаметру глаза ($td = 5,61$), ширине лба ($td = 6,83$). Кроме того, у балахнинской ряпушки больше жаберных тычинок ($td = 3,38$) и ветвистых лучей в спинном плавнике ($td = 3,89$) (таблица 3.2).

Таблица 3.2 – Морфологические признаки отдельных форм сибирской ряпушки из бассейна р. Хатанга

| Признак | Хатангское стадо* | Балахнинское стадо** | td |
|---------------------|-------------------|----------------------|--------------|
| | 1 | 2 | 1–2 |
| <i>FL</i> | 249 ± 0,37 | – | – |
| <i>SL</i> | 236 ± 3,70 | – | – |
| <i>Q</i> | 131,3 ± 10,31 | – | – |
| <i>Dн</i> | 3,24 ± 0,08 | (2)-3 | – |
| <i>Dв</i> | 9,45 ± 0,10 | 10,0 ± 0,10 | 3,89 |
| <i>P</i> | 14,1 ± 0,16 | 12–15 | – |
| <i>V</i> | 10,1 ± 0,07 | 9–11 | – |
| <i>Ан</i> | 3,43 ± 0,04 | 3–4 | – |
| <i>Ав</i> | 12,7 ± 0,17 | 12,8 ± 0,10 | 0,51 |
| <i>L.l.</i> | 84,3 ± 0,61 | 83,9 ± 0,72 | 0,42 |
| <i>Sp.br</i> | 42,9 ± 0,44 | 45,2 ± 0,52 | 3,38 |
| <i>vt</i> | 60,0 ± 0,31 | – | – |
| в % длины по Смитту | | | |
| <i>H</i> | 17,7 ± 0,22 | – | – |
| <i>h</i> | 6,36 ± 0,07 | – | – |
| <i>aD</i> | 39,5 ± 0,16 | – | – |
| <i>aV</i> | 42,3 ± 0,21 | 42,3 ± 0,23 | 0,00 |
| <i>aA</i> | 69,4 ± 0,75 | 69,6 ± 0,23 | 0,25 |
| <i>pD</i> | 46,8 ± 0,23 | 36,0-42,5 | - |
| <i>pA</i> | 15,0 ± 0,14 | 14,2 | - |
| <i>PV</i> | 26,5 ± 0,20 | 26,2 ± 0,26 | 0,91 |
| <i>VA</i> | 27,4 ± 0,24 | – | – |
| <i>ID</i> | 10,3 ± 0,16 | – | – |
| <i>hD</i> | 17,7 ± 0,24 | – | – |
| <i>IA</i> | 12,8 ± 0,25 | – | – |
| <i>hA</i> | 11,1 ± 0,23 | – | – |
| <i>IP</i> | 16,1 ± 0,17 | – | – |
| <i>IV</i> | 16,3 ± 0,19 | – | – |
| <i>C</i> | 17,3 ± 0,18 | 14,9 ± 0,11 | 11,38 |
| <i>CC</i> | 78,3 ± 0,29 | – | – |
| В % от длины головы | | | |
| <i>aO</i> | 24,1 ± 0,5 | 26,1 | – |
| <i>O</i> | 26,7 ± 0,31 | 24,6 ± 0,21 | 5,61 |
| <i>pO</i> | 50,4 ± 0,34 | – | – |
| <i>Lmax</i> | 34,0 ± 0,28 | 28,2 ± 0,30 | 14,1 |

Окончание таблицы 3.2

| Признак | Хатангское стадо* | Балахнинское стадо** | td |
|----------------------------|-------------------|----------------------|-------------|
| | 1 | 2 | 1–2 |
| <i>Lmin</i> | 46,0 ± 0,37 | 70,2 | – |
| <i>Ch₂</i> | 60,8 ± 0,55 | 10,2 | – |
| <i>i.o.</i> | 22,7 ± 0,36 | 25,9 ± 0,30 | 6,83 |
| <i>VA</i> в % от <i>aD</i> | 69,5 ± 0,69 | – | – |

Примечание – Обозначение как в таблице 3.1; * – наши данные; ** – Лукьянчиков, 1967; td – коэффициент Стьюдента; полужирным текстом выделены достоверные различия между сравниваемыми признаками на уровне значимости ($p \leq 0,001$)

На наш взгляд, выделение балахнинской популяции ряпушки в особую экологическую форму лишь на основании различий по небольшому количеству вышечерчисленных признаков не вполне корректно, поскольку эти различия не выходят за пределы видовой специфичности (Решетников, 1980). Имеющие место расхождения по отдельным диагностическим признакам могут свидетельствовать о значительной изменчивости этого вида и отражают специфику условий обитания (термика, скорость течения, разнообразие биотопов) в пределах его ареала (Никулина и др., 2018).

Сравнение морфологических признаков ряпушки р. Хатанга, приведенных в работе Ф.В. Лукьянчикова (1967), показало, что за десятки лет у особей изменились длина и размеры плавников, а также расстояние между плавниками. Кроме того, отмечены изменения промеры головы, в частности, увеличение длины рыла и диаметра глаза, а также уменьшение ширины лба. Одной из вероятных причин такого явления может быть изменение спектра питания. Так, согласно данным, приведенным в литературных источниках середины прошлого столетия, ряпушка р. Хатанга питалась преимущественно бентосными организмами (Лукьянчиков, 1967). Возможно, в спектре питания современной популяции увеличилась доля воздушных насекомых, что и привело к сдвигу глаз назад и вверх.

Таким образом, проведенное сравнение хатангской (наши данные) и балахнинской (Лукьянчиков, 1967) популяций ряпушек бассейна р. Хатанга

выявило различия по некоторым меристическим признакам, но эти различия не выходят за пределы видовой специфичности. То есть, существование двух стад (по Лукьянчикову, 1967) полупроходной сибирской ряпушки в бассейне р. Хатанга не подтверждается методом морфологического анализа.

3.1.2 Размерно-возрастной состав ряпушки

Сибирская ряпушка в бассейне р. Хатанга по своим размерно-весовым показателям относится к крупной форме. Отдельные экземпляры достигают 364 мм в длину и 440 г массы. Наиболее многочисленной группой были рыбы длиной (по Смитту) от 233 до 319 мм и массой от 92 до 254 г. В результате анализа 26172 экземпляров ряпушки из неводных уловов 2010–2018 гг. в нерестовом стаде встречались рыбы от 186 до 364 мм и массой от 54 до 442 г, в среднем – 275 мм длины и 163 г массы.

Самки у полупроходной сибирской ряпушки р. Хатанга крупнее самцов, как по длине, так и по массе. Развитие половых продуктов у самок обуславливает некоторое их превосходство по массе, по сравнению с самцами, уже с 7-летнего возраста. За период наблюдений 2010–2018 гг. средние размеры самцов в нерестовом стаде составляли: длина – 266 мм, масса – 141 г; самок – 284 мм и 186 г соответственно (таблица 3.4).

В настоящее время в нерестовом стаде ряпушки встречаются рыбы от 5+ до 15+ лет. Основу промысловых уловов составляют особи от 7+ до 9+ лет, на которые приходится до 88 % от общего вылова. В возрастных группах 5+ – 8+ лет преобладают самцы, но в старших группах их доля уменьшается. К двенадцатилетнему возрасту доля самцов в нерестовом стаде составляют 0,1 % от общего вылова. Возрастные группы 13+ – 15 + лет представлены только самками (таблицы 3.3, 3.4).

За счет уменьшения добычи в последние десятилетия и увеличением ее численности изменилась возрастная структура полупроходной ряпушки в р. Хатанга до 15+ лет, сроки наступления половой зрелости (шестилетний возраст) и характеристики роста рыб. Размерно-возрастные характеристики

нерестовой части популяции в начале XXI столетия ниже таковых во времена развитого промысла 1980-е года (таблица 3.4, рисунок 3.1).

Таблица 3.3 – Возрастной состав нерестового стада ряпушки, р. Хатанга, август–сентябрь 2010–2018 гг., %

| Возраст, лет | Пол | | |
|------------------|-------|-------|-------|
| | ♂ | ♀ | ♂♀ |
| 5+ | 0,6 | 0,1 | 0,7 |
| 6+ | 6,1 | 1,0 | 7,1 |
| 7+ | 24,9 | 12,6 | 37,5 |
| 8+ | 18,4 | 17,3 | 35,7 |
| 9+ | 6,2 | 8,1 | 14,3 |
| 10+ | 0,8 | 2,7 | 3,5 |
| 11+ | 0,2 | 0,5 | 0,7 |
| 12+ | 0,1 | 0,1 | 0,2 |
| 13+ | – | 0,1 | 0,1 |
| 14+ | – | 0,1 | 0,1 |
| 15+ | – | 0,1 | 0,1 |
| Итого, % | 57,3 | 42,7 | 100,0 |
| Количество, экз. | 14996 | 11176 | 26172 |

Примечание – ♂ – самцы, ♀ – самки, ♂♀ – оба пола

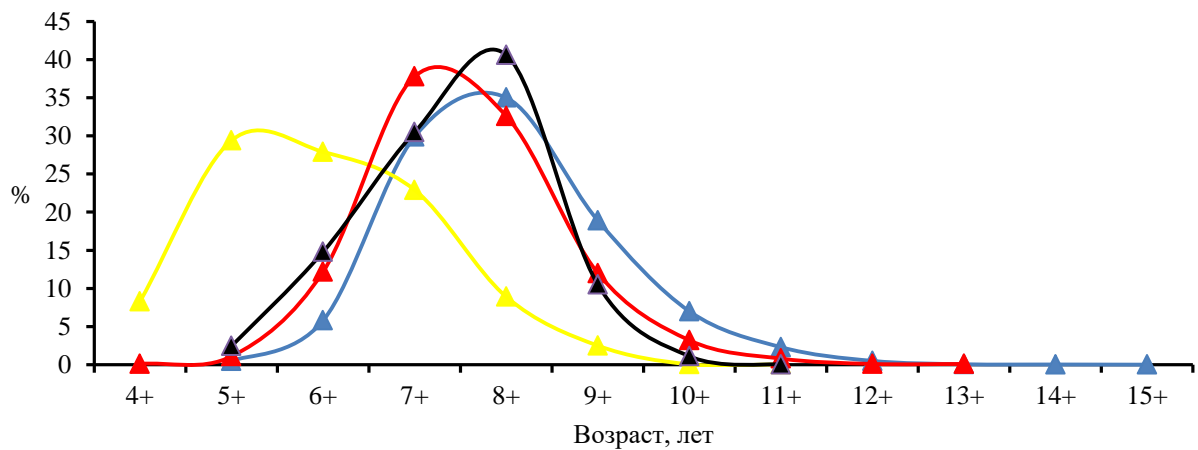


Рисунок 3.1 – Возрастной состав сибирской ряпушки

Примечание – ▲ – Подлесный, 1947, ▲ – Лукуянчиков, 1967, ▲ – Богданов, Богданова, 1999,

▲ – собственные данные 2010–2018 гг.

Таблица 3.4 – Размерно-возрастные характеристики ряпушки р. Хатанга, август–октябрь 2010–2018 гг.

| Возраст | ♂ | | | tdFL | tdQ | ♀ | | | ♂♀ | | |
|---------|------------------------------|------------------------------|---------|------|------|------------------------------|------------------------------|---------|------------------------------|------------------------------|---------|
| | FL, мм | Q, г | N, экз. | | | FL, мм | Q, г | N, экз. | FL, мм | Q, г | N, экз. |
| 5+ | <u>186–261</u> 236 ± 1,76 | <u>54–136</u> 97,1 ± 1,98 | 47 | 10,4 | 17,7 | 218 | 62 | 1 | <u>186–261</u> 236 ± 1,76 | <u>54–136</u> 96,4 ± 2,08 | 48 |
| 6+ | <u>221–287</u> 251 ± 0,71 | <u>78–172</u> 115 ± 0,95 | 254 | 3,01 | 4,56 | <u>240–282</u> 258 ± 2,29 | <u>108–188</u> 136 ± 4,59 | 22 | <u>221–287</u> 252 ± 0,69 | <u>78–188</u> 117 ± 1,00 | 276 |
| 7+ | <u>227–297</u> 263 ± 0,46 | <u>86–218</u> 135 ± 0,73 | 683 | 1,68 | 7,31 | <u>235–299</u> 264 ± 0,68 | <u>98–246</u> 146 ± 1,26 | 312 | <u>227–299</u> 263 ± 0,38 | <u>86–246</u> 139 ± 0,66 | 995 |
| 8+ | <u>233–315</u> 273 ± 0,63 | <u>92–252</u> 152 ± 1,03 | 477 | 6,05 | 13,4 | <u>240–319</u> 278 ± 0,51 | <u>114–254</u> 172 ± 1,07 | 532 | <u>233–319</u> 275 ± 0,41 | <u>92–254</u> 163 ± 0,81 | 1009 |
| 9+ | <u>256–308</u> 283 ± 0,84 | <u>116–240</u> 171 ± 1,66 | 175 | 7,08 | 12,9 | <u>256–333</u> 291 ± 0,68 | <u>130–290</u> 199 ± 1,41 | 390 | <u>256–333</u> 288 ± 0,56 | <u>116–290</u> 190 ± 1,23 | 565 |
| 10+ | <u>261–316</u> 293 ± 1,96 | <u>142–230</u> 187 ± 3,91 | 33 | 3,14 | 7,16 | <u>269–329</u> 300 ± 0,77 | <u>152–328</u> 219 ± 2,05 | 202 | <u>261–329</u> 299 ± 0,73 | <u>142–328</u> 215 ± 1,98 | 235 |
| 11+ | <u>285–316</u> 299 ± 2,95 | <u>166–280</u> 209 ± 10,1 | 11 | 3,32 | 2,99 | <u>284–340</u> 310 ± 1,47 | <u>174–330</u> 241 ± 3,98 | 94 | <u>284–340</u> 309 ± 1,39 | <u>166–330</u> 238 ± 3,83 | 105 |
| 12+ | 312 | 242 | 1 | 6,70 | 4,55 | <u>303–340</u> 323 ± 1,68 | <u>214–364</u> 269 ± 6,03 | 37 | <u>303–340</u> 323 ± 1,66 | <u>214–364</u> 269 ± 5,91 | 38 |
| 13+ | – | – | – | – | – | <u>329–342</u> 337 ± 2,20 | <u>288–356</u> 332 ± 12,1 | 5 | <u>329–342</u> 337 ± 2,20 | <u>288–356</u> 332 ± 12,1 | 5 |
| 14+ | – | – | – | – | – | <u>337–347</u> 343 ± 3,06 | <u>306–376</u> 341 ± 20,2 | 3 | <u>337–347</u> 343 ± 3,06 | <u>306–376</u> 341 ± 20,2 | 3 |
| 15+ | – | – | – | – | – | 347–364 | 390–442 | 2 | 347–364 | 390–442 | 2 |

Примечание – Обозначение как в таблицах 3.1 и 3.3; tdFL и tdQ – уровень значимости $p \leq 0,05$ от длины и массы. Над чертой – диапазон показателей min – max; под чертой – среднее значение и ошибка среднего значения

Сибирская ряпушка р. Хатанга среди таймырских популяций этого вида характеризуется относительно высоким ростом (рисунки 3.2, 3.3), по этому показателю она близка к полупроходным ряпушкам из Енисея (Танама) и Пясины (Ольшанская, 1967; Устюгов, 1972).

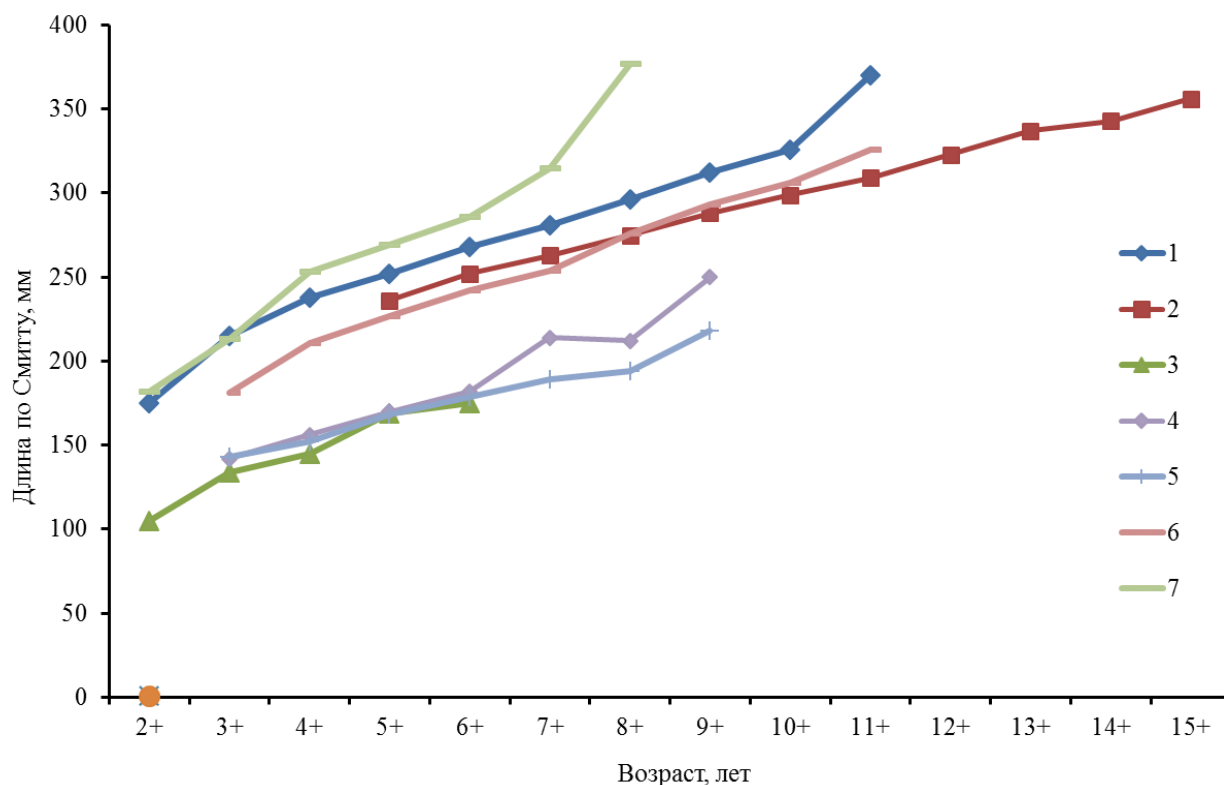


Рисунок 3.2 – Линейные размеры сибирской ряпушки в некоторых водных объектах Таймырского полуострова и плато Путорана

Примечание – 1 – р. Хатанга (хетское стадо) (Лукьянчиков, 1967); 2 – р. Хатанга (Будин и др., 2022); 3 – оз. Лабаз (Романов, Тюльпанов, 1985); 4 – оз. Томмот (Романов, 1997); 5 – р. Енисей, туруханская (Устюгов, 1972); 6 – р. Танама, карская (Устюгов, 1972); 7 – р. Пясины (Ольшанская, 1967)

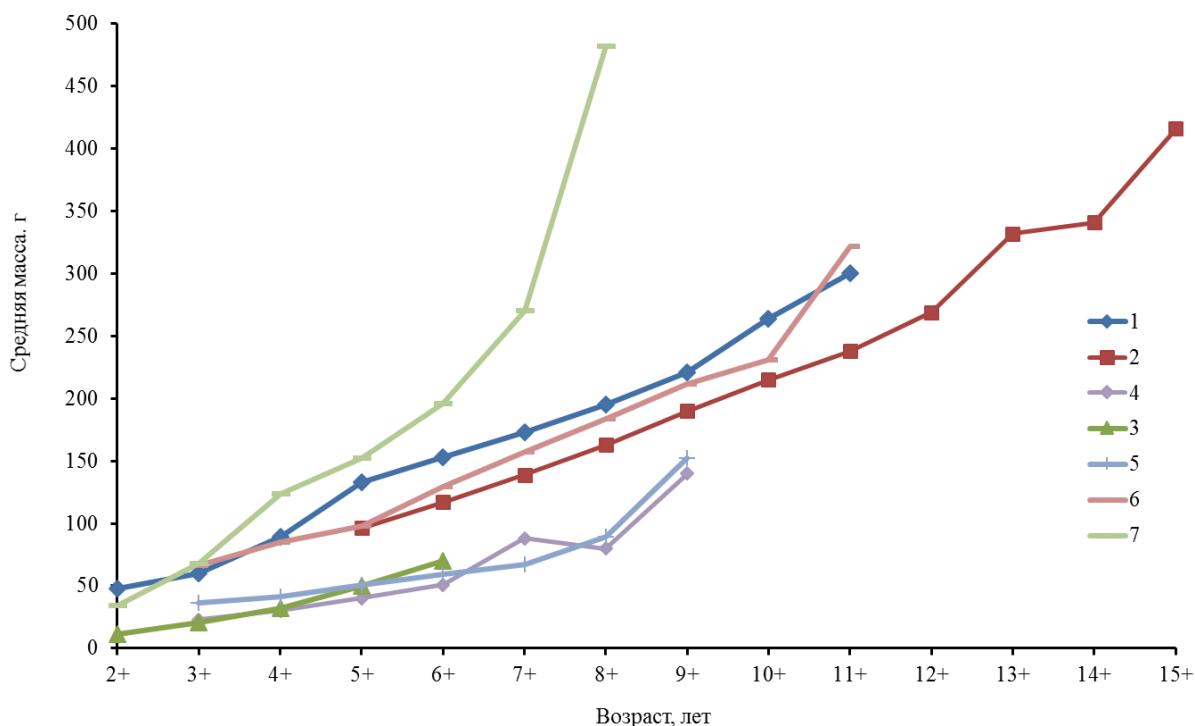


Рисунок 3.3 – Масса сибирской ряпушки в некоторых водных объектах Таймырского полуострова и плато Путорана

Примечание – 1 – р. Хатанга (хетское стадо) (Лукьянчиков, 1967); 2 – р. Хатанга (Будин и др., 2022); 3 – оз. Лабаз (Романов, Тюльпанов, 1985); 4 – оз. Томмот (Романов, 1997); 5 – р. Енисей, туруханская (Устюгов, 1972); 6 – р. Танама, карская (Устюгов, 1972); 7 – р. Пяси́на (Ольшанская, 1967)

Озерные популяции ряпушки. В бассейне реки Хатанга встречается довольно много озер, связанных или не связанных с речной системой. В озерах относительно больших и глубоководных ихтиофауна достаточно разнообразна, в основном за счет сиговых рыб, и в ее составе обычно встречается озерная форма ряпушки. В отдельных водоемах ряпушки представлены крупной формой максимальная масса тела до 1900 г и относительно мелкую форму, максимальная масса тела которых редко превышает 100 г. (Богданов, Богданова, 2008)

Крупная форма ряпушки отмечна в верховьях р. Хета в озере Аян и низовьях р. Хатанга в озере Турупкино (Сиделев, 1981; Богданов, Богданова, 2008).

Мелкая форма ряпушки была обнаружена в озерах Ессей (Есей), Лабаз (Лабас) и Томмот (Томот). О встречаемости в озере Ессей мелкой сельди

сообщает Л. С. Берг (Берг, 1926). Он же отмечает, что в низовьях рек Хета и Хатанга водится очень крупная сельдь. Применение названия «сельдь» к ряпушке – обычная практика того периода времени. Мелкую форму ряпушки обнаружили в оз. Лабаз Н.С. Романов и М.А. Тюльпанов (Романов, Тюльпанов, 1985). Любопытно, что до этих исследователей обзор ихтиофауны этого водоема представил Ф.В. Лукьянчиков (Лукьянчиков, 1962б, 1965). Им названы девять из десяти обнаруженных видов, сибирской ряпушки среди них не было. Вероятнее всего, местная мелкая ряпушка, обитающая в оз. Лабаз, не попадалась в ставные орудия лова, что применялись промысловиками. Хотя она наверняка могла встречаться в желудках хищников (голец, нельма, налим), обитающих в озере. В этом списке мог быть и окунь, но он крайне редок в этом озере (Романов, Тюльпанов, 1985).

Мелкая ряпушка была обнаружена и в оз. Томмот, расположенном на территории Лукунского участка Таймырского заповедника. Озеро связано с р. Лукунская, вытекающей небольшой речкой, и, по нашим наблюдениям, отмечалось несколько поимок в ее истоке относительно более крупных ряпушек, чем те, что постоянно обитали в этом водоеме. Эти рыбы мигрировали из р. Лукунская в оз. Томмот. Томмотская ряпушка имела довольно много морфологических и экологических отличий (Романов, 1997, 2000) от хатангской ряпушки. Самое главное – она имела число позвонков, близкое к значениям европейских ряпушек, и достоверные различия в числе чешуй в боковой линии. Если у хатангской полупроходной ряпушки среднее число позвонков и чешуй в боковой линии составляет в среднем $60,4 \pm 0,24$ и $84,3 \pm 0,61$ (Никулина и др., 2018), то у ряпушки из оз. Томмот эти значения составляли $58,23 \pm 0,14$ и $77,89 \pm 0,47$ соответственно ($p \leq 0,001$) (Романов, 2000).

Кроме бассейна р. Хатанга мелкие формы ряпушек в разное время найдены (Мальков, 1977; Ольшанская, 1967) в озерах Маковское, Кутарамакан (басс. Енисей), Кета (басс. Пясины). Небольшими размерами, в отличие от второй

формы (карской) полупроходных ряпушек р. Енисей, характеризуется и туруханская ряпушка.

Таким образом, исследования размерно-возрастных характеристик нерестовой части популяции, проведенные в середине прошлого века и в 2010–2018 гг., показали: изменился возрастной состав за счет появления старшевозрастных групп (не встречавшихся в уловах 50–70-х годов прошлого столетия); выпали младшевозрастные группы (рыбы в возрасте 2+ – 4+ лет), увеличился возраст полового созревания.

3.1.3 Половое созревание, плодовитость ряпушки

По данным Ф.В. Лукьянчикова (1967) в 1950-х годах ряпушка достигала половой зрелости в 5–6-летнем возрасте. По материалам наших исследований (2010–2018 гг.) основная масса рыб созревает на восьмом году жизни. Отдельные рыбы становятся половозрелыми на 1–2 года раньше. Самцы принимают участие в нересте уже на шестом году жизни (5+) при достижении длины 190 мм и массы 54 г, самки – на год позже при длине 235 мм и массе 98 г.

В период нерестовой миграции с 1 по 30 сентября в возрастном составе коэффициент зрелости гонад у самок изменялся от 9,88 до 35,4. Самые высокие значения этого коэффициента отмечены в возрастных группах 7+ – 8+ лет (таблица 3.5). Хорошо заметен рост коэффициента зрелости в течение сентября, в связи с развитием половых продуктов у производителей (таблица 3.6). Следует отметить, что ряпушка в р. Хатанга созревает медленнее, чем в р. Юрибей (Вышегородцев, 1977), и сопоставима по этому показателю с рыбой из Обской и Тазовской губ (Москаленко, 1971).

Таблица 3.5 – Коэффициент зрелости гонад производителей ряпушки р. Хатанга с 1 по 30 сентября в 2010–2018 гг., %

| Возраст, лет | <i>Lim</i> | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | <i>N</i> , экз |
|--------------|------------|------------------------|----------------|
| 6+ | 9,88–30,1 | 18,2 ± 1,91 | 12 |
| 7+ | 11,7–31,0 | 19,0 ± 0,33 | 129 |

Окончание таблицы 3.5

| Возраст, лет | <i>Lim</i> | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | <i>N</i> , экз |
|--------------|------------|------------------------|----------------|
| 8+ | 11,2–35,4 | 20,1 ± 0,25 | 217 |
| 9+ | 12,7–35,1 | 20,6 ± 0,31 | 178 |
| 10+ | 12,2–27,1 | 20,0 ± 0,38 | 81 |
| 11+ | 14,2–28,9 | 20,5 ± 0,50 | 48 |
| 12+ | 14,4–27,9 | 20,5 ± 0,94 | 20 |
| 13+ | 21,2–23,6 | 22,4 ± 0,68 | 3 |
| 14+ | 20,3–29,3 | 24,8 ± 4,52 | 2 |
| 15+ | 16,0–18,9 | 17,4 ± 1,42 | 2 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1

Таблица 3.6 – Динамика коэффициента зрелости гонад у производителей ряпушки р. Хатанга с 1 по 30 сентября (2010–2018 гг.), 11176 экз. рыб, %

| Период наблюдений | Степень зрелости гонад | |
|-------------------|------------------------|------------------------|
| | <i>Lim</i> | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ |
| Декады | | |
| Первая | 11,2–25,8 | 18,2 ± 0,31 |
| Вторая | 9,90–32,6 | 20,0 ± 0,17 |
| Третья | 12,0–35,4 | 21,8 ± 0,43 |

Применение – Обозначение как в таблице 3.1

Несмотря на относительно небольшую продолжительность жизни, нерест ряпушки в р. Хатанга неежегодный, повторное созревание половых продуктов наступает через два года после предыдущего нереста. Неежегодный нерест и динамику показателей плодовитости ранее отмечали для особей этого вида из других северных водоемов ряд авторов (Дрягин, 1933; Подлесный, 1947; Богданов, Богданова, 1999; Москаленко, 1971; Вышегородцев, 1977; Карманов, Романов, 2000; Романов и др., 2000; Романов, Карманов, 2004, 2005; Анохин и др., 2023; Яблоков и др., 2023).

В 2010–2018 гг. индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) сибирской ряпушки в р. Хатанга варьировала от 4,6 до 36,7 тыс. икринок и составляла в среднем 13,4 тыс. икринок (692 экз.). Наибольшую абсолютную плодовитость (36,7 тыс.) имела 15-летняя самка длиной 347 мм и массой 376 г.

Диапазон колебаний ИАП у одновозрастных и одноразмерных рыб значителен. Максимальная индивидуальная плодовитость у рыб одного размера или одной возрастной группы превышала минимальную в 2–4 раза (таблица 3.7). Значения индивидуальной плодовитости за все годы исследования оставались практически неизменными.

Таблица 3.7 – Плодовитость ряпушки р. Хатанга по возрастам август–октябрь 2010–2018 гг.

| Возраст, лет | ИАП, шт. | ИОП, шт./г | N, экз. |
|--------------|------------------------------------|---------------------------------|---------|
| 6+ | <u>5040–11430</u> 8559 ± 592 | <u>53,6–122</u> 83,6 ± 5,99 | 12 |
| 7+ | <u>4650–18120</u> 10087 ± 206 | <u>46,9–140</u> 86,7 ± 1,42 | 129 |
| 8+ | <u>6470–20610</u> 11959 ± 193 | <u>50,2–149</u> 87,5 ± 1,12 | 217 |
| 9+ | <u>7830–27860</u> 14403 ± 252 | <u>55,9–172</u> 90,8 ± 1,34 | 178 |
| 10+ | <u>8960–24780</u> 15390 ± 411 | <u>50,5–131</u> 85,6 ± 1,93 | 81 |
| 11+ | <u>8970–26330</u> 17992 ± 536 | <u>54,7–135</u> 90,5 ± 2,15 | 48 |
| 12+ | <u>8320–30090</u> 20459 ± 1188 | <u>37,5–132</u> 91,8 ± 5,34 | 20 |
| 13+ | <u>22680–32460</u> 28314 ± 2919 | <u>82,2–123</u> 104,6 ± 11,9 | 3 |
| 14+ | 26240; 36750 | 97,2; 131 | 2 |
| 15+ | 22320; 31040 | 61,0; 99,0 | 2 |

Примечание – ИАП – индивидуальная абсолютная плодовитость; ИОП – индивидуальная относительная плодовитость

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) варьирует от 37,5 до 172 шт./г, в среднем 88,4 шт./г (таблица 3.7). Значимой зависимости между длиной полупроходных ряпушек и относительной плодовитостью не выявлено.

У сибирской ряпушки, как и у других рыб, установлен высокий уровень взаимосвязи между абсолютной плодовитостью и размерами тела. Плодовитость

сибирской ряпушки в бассейне р. Хатанга в большей степени зависит от массы тела (коэффициент корреляции $r = 0,82$), чем от длины ($r = 0,76$) или от возраста ($r = 0,67$). Характерен рост индивидуальной абсолютной плодовитости по мере увеличения длины тела и возраста самок (таблица 3.7, рисунок 3.4 А, В, С).

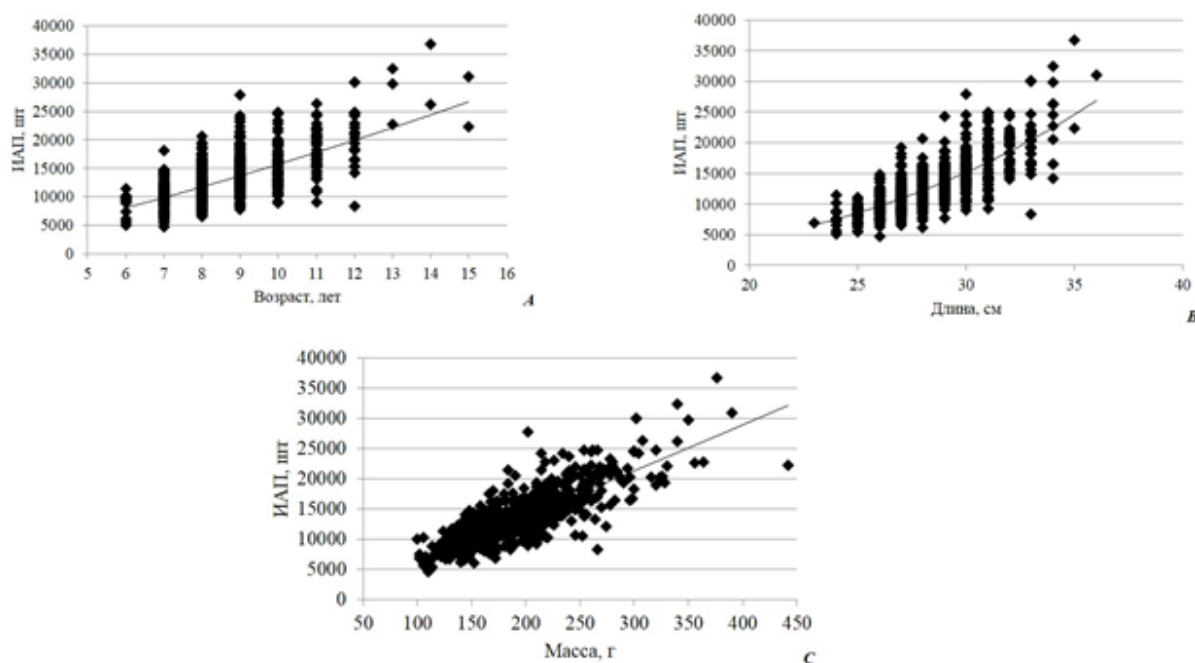


Рисунок 3.4 – Зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости от возраста (А), длины (В) и массы (С) ряпушки р. Хатанга

Основные нерестилища расположены в р. Хета, на участке от устья реки до устья р. Боганида (приток р. Хета, 414 км от устья) и на 20-м км от места слияния рек Хета и Котуй (Будин и др. 2022). По данным Ф.В. Лукьянчикова (1962а) нерест ряпушки возможен в малых водотоках, впадающих в р. Хатанга (Лукьянчиков, 1962а).

За период наблюдения 2010–2018 гг. нерест ряпушки начинался в конце второй – третьей декадах сентября, после понижения температуры воды ниже $4\text{ }^{\circ}\text{C}$, а уже спустя 2–3 дня в уловах единично встречались отнерестившиеся производители. Аналогичные явления, характеризующие протекание нереста,

отмечались ранее Ф.В. Лукьянчиковым (1967) и Н.А. Богдановым, Г.И. Богдановой (1999).

Икру сибирская ряпушка откладывает в прибрежной части реки, на глубине 1,5–5,0 м, на песчаные, песчано-илистые грунты, реже галечные. После икрометания скат рыб проходит практически сразу. Покатная ряпушка встречается в промысловых уловах до середины декабря.

При исследовании половой структуры выявлено, что за истекшие полвека произошло некоторое увеличение сроков полового созревания, однако размеры, при которых рыбы впервые становятся половозрелыми, остались примерно теми же. Очевидно, что в условиях снижения промысловой нагрузки в 1990–2000 годы (практически в три раза), численность стада ряпушки увеличилась, что привело к усилению конкурентных трофических отношений. Подобные примеры «старения» популяций у других видов рыб при ослаблении промысловых нагрузок отмечены у некоторых сиговых (пеляди, европейской ряпушки, сига-пыжьяна) и других видов рыб (Голубь, Голубь, 2010; Грунин, 2014; Мельниченко, Богданов, 2015; Савосин и др., 2016 и др.).

3.1.4 Миграции ряпушки

Полупроходная ряпушка. Хатангское стадо сибирской ряпушки значительную часть жизненного цикла проводит на мелководьях Хатангского залива моря Лаптевых и губы по левому берегу – от устья Большой Балахни до устья р. Сенька, в правобережной части – до бухты Кожевникова. Основными местами ее локализации являются прибрежные мелководья с глубинами 5–7 м. С приходом весенних талых вод, за счет опреснения морской воды, граница распространения ряпушки сдвигается к северу. По опросам рыбаков, сибирскую ряпушку ловили в 15 км к северу от бухты Кожевникова (73°82'39" с. ш. 109°49'24" в. д.). Несмотря на способность этого вида выдерживать соленость до 28 ‰ (Боброва, 1958; Кириллов, 1972; Решетников, 1980) в северной части залива она не встречалась. В осенне-зимний период, когда происходит сокращение

речного стока и с нагонными ветрами подступают соленые морские воды, сибирская ряпушка с мест летнего нагула уходит в дельту и губу.

Для нереста сибирская ряпушка поднимается в р. Хатанга, которая для нее служит транзитным путем к нерестилищам, а позднее и скату молоди в залив. Скот молоди проходит в течение двух лет. Основные нерестилища расположены в р. Хета. В р. Котуй места нереста сибирской ряпушки не обнаружены.

В первой декаде августа ряпушки со зрелыми половыми продуктами покидают места нагула и концентрируются в дельте реки. В зависимости от климатических и гидрологических особенностей года первые экземпляры сибирской ряпушки в р. Хатанга (пос. Новорыбное) иногда появляются в первой декаде августа – при понижении температуры воды до 10 °С. В массе рыба мигрирует в реку в конце второй декады сентября – при температуре воды 6–7 °С. Окончание нерестового хода приходится на первую декаду октября – в период ледостава. На самых нижних нерестилищах в р. Хатанга (170 км от устья реки) первые производители появляются в начале сентября.

Продолжительность нерестового хода длится 20–25 суток (Богданов, Богданова, 1999; Будин и др. 2021). Из-за аномальных изменений температуры воздуха нерестовая миграция сибирской ряпушки может быть растянута. Так в 2018 г. вследствие теплой осени, сроки миграции составили 40 суток. Ряд авторов (Михин, 1941; Решетников, 1980; Кириллов и др., 2014) указывают сроки прохождения нерестовых миграций сибирской ряпушки в рр. Хатанга и Хета, совпадающие с нашими данными.

Скорость продвижения нерестового стада ряпушки в реке от поселка Новорыбное до села Хатанга (180 км), по нашим данным, составляет 25–36 км в сутки. Ф.В. Лукьянчиков (1967) отмечал, что скорость хода производителей сибирской ряпушки в губе составляет 15–18 км в сутки. Основные нерестилища полупроходной ряпушки расположены на участке р. Хета от ее устья до устья р. Боганида (приток Хеты, 414 км от устья) и р. Хатанга на 20-м км от места слияния рр. Хета и Котуй (Приложение 1).

Соотношение полов в нерестовом стаде во время миграции меняется весьма значительно. В начале хода преобладают самцы (72 %), в конце – самки (92 %). В среднем за весь период нерестового хода самцы по численности преобладали незначительно – 57,3 % и 42,7 % соответственно. Промыслово-ихтиологические наблюдения за преднерестовым ходом сибирской ряпушки, проведенные в рр. Обь, Енисей (и его притоках), Пясины, Индигирка, Колыма, Юрибей (Боброва, 1958; Москаленко, 1958, 1971; Новиков, 1966; Ольшанская, 1967; Вышегородцев, 1977; Андриенко и др., 1989; Андриенко, 1996), показали аналогичные изменения полового состава в течение всей миграции.

Таким образом, мы видим, 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 нерестовые сроки миграции сибирской ряпушки увеличиваются.

3.2 Эколого-морфологическая характеристика муксуна *Coregonus muksun*

Муксун *C. muksun* (Pallas, 1811) в бассейне Северного Ледовитого океана распространен от р. Кара до Колымы. Классическая точка зрения на структуру стада этого вида (опирающаяся на морфологические характеристики рыб) состоит в том, что это монотипичный вид и не образующий каких-либо подвидов (Решетников, 1980; Аннотированный каталог..., 1998; Разнообразие рыб Таймыра..., 1999; Атлас пресноводных рыб, 2003; Богуцкая, Насека, 2004; Круглоротые и рыбы... www.sevin.ru/vertebrates/index.html и др.).

В бассейне р. Хатанга муксун впервые был описан Палласом в 1811 г. (Pallas, 1811). Краткий биологический и промысловый очерк дал А.Ф. Минддендорф (1875). И.П. Третьяков (1871) в 1871 г., путешествуя по

Туруханскому краю, пишет о рыбах р. Хатанга. В записках о своих поездках на оз. Есей П.Е. Островских (1909) и И.П. Толмачев (1905) в экспедиции на оз. Есей, рек Хатанга и Анабар дали краткое описание ихтиофауны бассейна р. Хатанга. В 1908 г. под руководством И.П. Толмачева проведена экспедиция русского географического общества. В 1926 г. Л.С. Берг обобщил материалы вышеперечисленных исследователей и на их основании дал первое научное описание муксуна для р. Хатанга и Хатангского залива (Берг, 1926). В 1938–1939 гг. В.С. Михиным были проведены детальные ихтиологические исследования в бассейне р. Хатанга, по собранным материалам опубликована «Промыслово-биологическая характеристика муксуна и других видов рыб» (Михин, 1955). По результатам исследований в 1942–1944 гг. на р. Хатанга под руководством А.В. Подлесного, с участием В.А. Кравчука и Е.М. Кравчук, были отмечены нижние границы распространения муксуна. В 1947 г. профессор А.В. Подлесный по материалам этой экспедиции составил научный отчет «Рыбные ресурсы р. Хатанга и их использование» (Подлесный, 1947).

Несмотря на значительную степень изученности биологии муксуна во многих крупных водоемах Севера и их системах данные для этого вида из бассейна Хатанга весьма скудны. В редких публикациях муксун этого региона рассматривался лишь как основной объект промысла и никогда не был предметом специального изучения особенностей его морфологии и экологии (Михин, 1941; Подлесный, 1947; Берг, 1948; Лукьянчиков, 1967). Важно отметить, что во всех источниках литературы муксун бассейна р. Хатанга упоминается как популяция, представленная единой, широко распространенной формой с большим числом жаберных тычинок. В течение последних 50 лет целенаправленных ихтиологических исследований этого вида в бассейне р. Хатанга не проводили. Редкие публикации малоинформативны и ограничиваются лишь описанием условий обитания муксуна, некоторых показателей структуры его популяций, а также характеристик промысла в Хатангском бассейне (Богданов, Богданова, 1999, 2003, 2006б; Боровикова, Будин, 2020).

В последние годы совершенствование технологии в области секвенирования открыло новые возможности в области популяционной генетики сиговых рыб, в частности, муксуна. По исследованиям Я.А. Кабицкой с соавторами (2016) низкий уровень генетической изменчивости обского муксуна указывает на принадлежность исследованных рыб к одной популяции, таким образом нет достаточных оснований для выделения муксуна данного района в отдельные комплексы. А.А. Куклин (1982) свидетельствует об однородном стаде енисейского муксуна. В.И. Романов (1999) также в отношении муксуна р. Енисей придерживается такого же мнения.

С другой стороны, по мнению ряда исследователей, этот вид в пределах ареала образует локальные стада, имеющие некоторые отличительные особенности по морфологическим и биологическим показателям (Остроумов, 1937; Александрова, Кузнецов, 1968; Александрова, 1970; Кириллов, 1972; Дормидонтов, 1974; Соломонов, 2007; Романов, 2023). Как правило, эти особенности проявляются в водных бассейнах, расположенных восточнее р. Енисей (рр. Пясины, Хатанга, Лена). В.И. Романов (1999) на основании собственных исследований и анализе материалов Ф.И. Белых (1940) делает заключение о наличии относительно малотычинковой формы муксуна в озере Лама (бассейн р. Пясины). В.А. Заделенов с соавторами приводит наличие в р. Пясины и Пясинском заливе Карского моря популяционных континуумов (полупроходной и пресноводной форм) (Заделенов и др., 2018; Заделенов и др., 2020б).

В последнее время вышло несколько публикаций, интерпретирующих происхождение муксуна рек Сибири и образование его различных форм (Гайденок и др., 2014; Гайденок, 2020а,б,в). Авторы рассматривают динамику структуры популяционных континуумов муксуна рек Сибири (как модального вида) в связи с протеканием эволюционных, экологических и геологических процессов. Критически анализируя положение дел в плане исследования проблемы расообразования, они предпринимают попытку ревизии существующей

точки зрения на монотипичность муксуна. Полагая наличие внешне различных, но феноменологически эквивалентных терминов для обозначения понятия «раса», таких как: стадо, субпопуляция, форма, морфа, разновидность, тип миграции, репродуктивно изолированная сезонная группировка, носитель конкретной репродуктивной стратегии и т. д., приходят к выводу, что многообразие терминов отражает соответствующие аспекты расообразования (Гайденок, Чумаков, 2019). Применяя к муксуну сибирских рек динамику репродуктивных стратегий у млекопитающих (Жданова, Фрисман, 2016) выделяют многотычинковый полупроходной, малотычинковый полупроходной, дельтовый и речной муксуны в ранге «подвида» (Гайденок, 2020а,б,в). Во многом предложенный подход к структуре этого вида является дискуссионным. В конкретном случае попытки описания новых подвигов сиговых рыб, по нашему мнению, не вполне отвечают международному кодексу зоологической номенклатуры из-за отсутствия признаков, по которым можно было бы определить принадлежность рыбы к тому или иному таксону (Международная кодекс..., 2004). Кроме того, автор использует в качестве доказательства источники в открытой печати, при отсутствии какого-либо исходного биологического материала. Полученная в результате математического моделирования информация вряд ли может показать превышение формального значения подвигового уровня с точки зрения систематика (Майр и др., 1956). Тем не менее появление подобных работ со взглядами, отличающимися от классического подхода, демонстрирует интерес к происхождению, структуре стада, экологии муксуна и другим аспектам исследований рыб в российской Арктике.

Муксун является одной из главных промысловых рыб рек Хатанга и Хатангского залива. С развитием интенсивного промысла с 1955 г, с освоением низовой реки, Хатангского залива, а также с увеличением отлова производителей на путях нерестовых миграций потребовались более подробные ихтиологические исследования. По заданию Сибирского отделения ВНИОРХ в 1957–1960 годов Ф.В. Лукьянчиков продолжил исследования рыб бассейна р. Хатанга. По

результатам этой экспедиции опубликован ряд материалов по биологии, промыслу, запасам и паразитам сиговых рыб, а также морфолого-биологические характеристики рыб (Лукьянчиков, 1962а, 1963, 1967). В 1967 году в трудах Красноярского отделения СибНИИРХ опубликовано издание «Рыбы системы р. Хатанга», которая в настоящее время является единственным руководством для бассейна р. Хатанга.

В ряде публикаций автором описаны в бассейне р. Хатанга две морфологические формы муксуна – многотычинковая и малотычинковая, различающиеся по некоторым морфологическим, генетическим признакам и биологическим показателям (Будин, Заделенов, 2019; Будин, 2020; Боровикова, Будин, 2020).

Известно, что условия питания сиговых рыб в водоемах Арктики характеризуются изменчивой кормовой базой, сравнительно небольшим числом слагающих ее видов и отсутствием не только одного преобладающего вида, но и одной группы видов, на которой какая-либо популяция сигов могла бы кормиться круглый год. Такие условия исключают стенофагию (Романов, Карманов, 2005). По мнению Ю.С. Решетникова, причина большой изменчивости и пластичности сиговых рыб связана со спецификой питания (Решетников, 1963б).

Особенности пищевых отношений в пределах вида обобщены Г.В. Никольским (1953, 1974). Установлено, что характер внутривидовых отношений до линии питания направлен на более полное и эффективное использование кормовой базы водоема. Приспособления у сигов к жизни в суровых и изменчивых условиях водоемов высоких широт шли по двум направлениям: с одной стороны – это эврифагия и большая пластичность в выборе объектов питания, что позволяло потреблять самые разнообразные кормовые организмы, а с другой стороны – полиморфизм, который давал возможность разным экологическим формам вида занимать различные пищевые ниши и существовать симпатрически (Никольский, 1953, 1974; Nikolsky et al., 1973).

Очевидно, что процесс формообразования у муксуна в бассейне р. Хатанга связан с повышением биологического разнообразия вида в пределах ареала. Важнейшим фактором повышения разнообразия является конкуренция, выход из которой возможен через разделение экологических ниш и адаптивную радиацию (Медников, 1987).

Действительно отмечают различные таксоны муксуна, только начиная с бассейна р. Пясины и далее на восток. Очевидно, что это связано с различной пищевой обеспеченностью. В.А. Заделенов и Е.Н. Шадрин связывают обеспеченность пищей и сумму тепла, при которой потенциально возможен нагул рыбы (Заделенов, Шадрин, 2007). Если рр. Енисей и Обь имеют обширные дельты и эстуарии с относительно хорошей поймой и кормовой базой (Фащевский, 2007), то рр. Пясины, Хатанга практически полностью протекают в условиях вечной мерзлоты с меньшей суммой тепла в вегетационный период. То есть существование вида и его биологический прогресс при низкой обеспеченности пищей возможны только через расхождение в питании рыб разного размера и возраста, различия питания самцов и самок, образование у ряда видов рыб разных экологических форм с различными спектрами питания.

Возможность существования в одном водном объекте рыб с разным количеством жаберных тычинок отмечали Ю.С. Решетников (1961, 1964), Е.Н. Александрова (1970), А.С. Дормидонтов (1963, 1974), В.И. Романов (Романов, 1983, 1990, 2003; Романов, Бочкарев, 2009), А.Ф. Кириллов (Кириллов и др., 2019).

3.2.1 Морфология муксуна

Морфологические особенности много и малотычинковой форм муксуна р. Хатанга. Наши данные, полученные в результате исследований в 2010–2019 гг. свидетельствуют о наличии в бассейне р. Хатанга двух форм муксуна: много- и малотычинковой (Будин, Заделенов, 2019). Ниже (в таблице 3.8) для каждой

формы приведено описание ряда их морфологических характеристик; подробные сведения о пластических и меристических признаках форм даются.

Многотычинковая форма (МНТ): *D* III–IV 10–13, среднее 11,6; *A* III–IV 10–13, среднее 11,7; *P* 13–16, среднее 14,5; *V* 9–12, среднее 10,1; жаберных тычинок на первой дуге 55–70, среднее 60,4; чешуй в боковой линии 86–100, среднее 94,2; позвонков 60–62, среднее 61,1.

Рот нижний, рыло тупое и вытянутое. Череп спереди сужается, большая верхняя челюсть заметно выдается над нижней. Рыло широкое, ширина рыльной площадки в два раза больше ее высоты. Голова длинная (20,4–27,8 % от длины по Смитту), низкая. Спина темно-серая, бока серебристо-белые, брюшко светлое, чешуя крупная, прочно сидящая.

Малотычинковая форма (МЛТ): *D* III–IV 10–13, среднее 11,4; *A* III–IV 10–12, среднее 11,5; *P* 13–15, среднее 14,3; *V* 10–11, среднее 10,1; жаберных тычинок на первой дуге 30–48, среднее 42,9; чешуй в боковой линии 83–98, среднее 90,0; позвонков 64–65, среднее 64,4 (Будин, 2020).

Малотычинковая форма отличается от многотычинковой укороченным и более высоким телом, короткой нижней челюстью и более высокой рыльной площадкой. Голова короткая, высокая, позади головы хорошо заметен горб. Бока и брюшко золотисто-желтоватые (приложение 2, 3, 4).

В целом четко выраженные различия внешней морфологии двух форм муксуна отсутствуют. Однако сравнение средних показателей девяти меристических признаков для статистически значимых выборок много- и малотычинкового муксуна выявило достоверную дифференциацию по трем признакам. Оказалось, что многотычинковая форма при $p \leq 0,05$ имеет большее число чешуй в боковой линии ($td = 3,77$) и число жаберных тычинок ($td = 13,3$), но меньшее число позвонков ($td = 14,2$) по сравнению с малотычинковой формой (таблица 3.8) (Боровикова, Будин, 2020). По двум признакам обнаружен явный хиатус, когда максимум одного меньше минимума другого (тычинки, позвонки).

Таблица 3.8 – 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>FL</i> | 430–563 | 512 ± 6,97 | – | 20 | 392–523 | 466 ± 7,76 | – | 22 | – |
| <i>SL</i> | 410–534 | 487 ± 6,60 | – | 20 | 370–496 | 438 ± 7,34 | – | 22 | – |
| <i>Q</i> | 929–1980 | 1430 ± 66,1 | – | 20 | 650–1906 | 1243 ± 77,4 | – | 22 | – |
| <i>Дн</i> | 3–4 | 3,75 ± 0,10 | 0,10 | 20 | 3–4 | 3,73 ± 0,10 | 0,46 | 22 | 0,16 |
| <i>Дв</i> | 10–13 | 11,6 ± 0,18 | 0,82 | 20 | 10–13 | 11,4 ± 0,15 | 0,73 | 22 | 0,98 |
| <i>P</i> | 13–16 | 14,5 ± 0,15 | 0,69 | 20 | 13–15 | 14,3 ± 0,12 | 0,57 | 22 | 0,93 |
| <i>V</i> | 9–12 | 10,1 ± 0,12 | 0,55 | 20 | 10–11 | 10,1 ± 0,07 | 0,35 | 22 | 0,25 |
| <i>Ан</i> | 3–4 | 3,25 ± 0,10 | 0,44 | 20 | 3–4 | 3,18 ± 0,08 | 0,39 | 22 | 0,52 |
| <i>Ав</i> | 10–13 | 11,7 ± 0,16 | 0,73 | 20 | 10–12 | 11,5 ± 0,14 | 0,67 | 22 | 0,92 |
| <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>aD</i> | 40,4–44,1 | 42,3 ± 0,23 | 0,85 | 14 | 36,0–43,6 | 41,7 ± 0,45 | 1,81 | 16 | 1,20 |
| <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>aA</i> | 69,2–74,3 | 71,9 ± 0,33 | 1,23 | 14 | 49,2–73,2 | 69,6 ± 1,51 | 6,03 | 16 | 1,50 |
| <i>pD</i> | 40,4–46,1 | 43,7 ± 0,41 | 1,52 | 14 | 39,2–47,0 | 44,4 ± 0,49 | 1,98 | 16 | 1,14 |
| <i>pA</i> | 11,5–14,8 | 13,3 ± 0,20 | 0,81 | 16 | 12,3–14,9 | 13,4 ± 0,15 | 0,68 | 20 | 0,56 |
| <i>PV</i> | 25,8–30,8 | 27,9 ± 0,30 | 1,32 | 20 | 23,1–30,8 | 28,0 ± 0,33 | 1,56 | 22 | 0,32 |
| <i>VA</i> | 24,0–49,4 | 38,2 ± 2,51 | 11,2 | 20 | 24,0–48,6 | 38,0 ± 2,15 | 10,1 | 22 | 0,07 |
| <i>ID</i> | 10,5–13,3 | 12,0 ± 0,18 | 0,79 | 20 | 10,1–13,2 | 11,6 ± 0,18 | 0,83 | 22 | 1,31 |
| <i>hD</i> | 12,7–16,4 | 14,2 ± 0,18 | 0,79 | 20 | 12,7–16,7 | 14,7 ± 0,22 | 1,02 | 22 | 1,85 |
| <i>lA</i> | 8,74–12,1 | 10,4 ± 0,18 | 0,83 | 20 | 8,50–11,9 | 10,1 ± 0,15 | 0,70 | 22 | 1,53 |
| <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>lP</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>lV</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 |
| <i>CC</i> | 71,7–76,6 | 74,9 ± 0,31 | 1,37 | 20 | 66,7–80,1 | 75,6 ± 0,59 | 2,75 | 22 | 1,04 |
| в % от длины головы | | | | | | | | | |
| <i>aO</i> | 24,6–35,5 | 31,5 ± 0,51 | 2,30 | 20 | 26–37,2 | 30,4 ± 0,51 | 2,40 | 22 | 1,53 |
| <i>O</i> | 12,4–34,6 | 16,3 ± 1,01 | 4,51 | 20 | 15,4–17,9 | 16,6 ± 0,15 | 0,69 | 22 | 0,33 |
| <i>pO</i> | 46,1–58,5 | 55,3 ± 0,59 | 2,66 | 20 | 48,3–68,5 | 56,3 ± 0,77 | 3,63 | 22 | 1,03 |
| <i>lmx</i> | 25,1–34,4 | 30,6 ± 0,46 | 2,05 | 20 | 16,9–35,8 | 30,7 ± 0,77 | 3,59 | 22 | 0,09 |
| <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 |

Окончание таблицы 3.23

| 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>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>e</i> | 16,0–23,5 | 20,6 ± 0,41 | 1,83 | 20 | 16,2–23,0 | 20,2 ± 0,41 | 1,90 | 22 | 0,59 |
| <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>i.o.</i> | 18,7–36,1 | 25,0 ± 0,69 | 3,06 | 20 | 23,6–28,8 | 26,2 ± 0,28 | 1,30 | 22 | 1,63 |
| <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 – Обозначение как в таблице 3.1; *hmx* – ширина верхней челюсти; *e* – ширина рыльной площадки; *f* – высота рыльной площадки; td – коэффициент Стьюдента, показатели достоверной ($p \leq 0,05$) дифференциации для которого выделены жирным шрифтом

На основании проведенного ПЦР-ПДРФ анализа ND1 фрагмента мтДНК Е.А. Боровикова, Ю.В. Будин (2020) выявили в выборках муксуна р. Хатанга 10 комплексных гаплотипов, три из которых – P3, Nat1 и Nat2, являются общими для много- и малотычинковой его форм.

Следует отметить, что выборки много- и малотычинкового муксуна оказались значимо различными по частотам встречаемости комплексных гаплотипов ($p \leq 0,05$). У малотычинкового муксуна комплексный гаплотип Nat2 имеет более высокую частоту встречаемости, в то время как гаплотип Nat1 встречается чаще у представителей многотычинковой формы (таблица 3.9). При этом частоты уникальных гаплотипов и общего гаплотипа P3 у мало- и многотычинкового муксунов отличаются незначительно. Гаплотипическое разнообразие (H) у обеих форм примерно одинаковое: 0,68 – у многотычинковой формы и 0,71 – у малотычинковой. Для сравнения: в выборке муксуна из р. Пясины преобладал по частоте встречаемости вариант P3; гаплотипическое разнообразие в этой выборке низкое: H = 0,16 (Боровикова, Будин, 2020).

У представителей обеих форм было выявлено 17 вариантов последовательностей, информация о которых депонирована в базу данных NCBI (см. таблица 3.9). Результаты секвенирования подтвердили отмеченную ранее ограниченность получаемой информации о генетическом

разнообразии популяции при использовании ПЦР-ПДРФ анализа (Боровикова, Махров, 2009 а, 2013).

Важно отметить, что, несмотря на низкую информативность, данные ПЦР-ПДРФ анализа о наличии одинаковых гаплотипов для двух форм муксуна верны, о чем свидетельствуют и результаты секвенирования: общие варианты последовательностей присутствуют внутри гаплогрупп P3, Hat1 и Hat2, хотя у обеих форм есть и уникальные варианты (см. таблица 3.9).

Таблица 3.9 – Частоты гаплогрупп и информация о разнообразии внутри них у разных форм муксуна р. Хатанга (для сравнения)

| Комплексный гаплотип (ПЦР-ПДРФ), или гаплогруппа | Малотычинковый | | Многотычинковый | |
|--|----------------|--|------------------------------------|---------|
| | частота | гаплотип*(номер NCBI) | | частота |
| P3 | 50,0 | P3-1 (MN689097) P3-2 (MN689096) P3-3(MN689100) | P3-4 (MN689105) P3-5 (MN689106) | 42,3 |
| | | P3-6(MN689107) | | |
| | | P3-7 (MN689109) | | |
| Hat1 | 11,1 | Hat1(MN689108) | | 37,8 |
| Hat2 | 22,2 | Hat2(MN689110) | | 2,2 |
| CM18 | 11,1 | CM18-1 (MN689098) CM18-2(MN689101) | – | – |
| CM34 | 5,6 | CM34 (MN689099) | – | – |
| CM11 | – | – | CM11 (MN689102) | 2,2 |
| CM13 | – | – | CM13 (MN689103) | 8,9 |
| CM16 | – | – | CM16 (MN689104) | 2,2 |
| CM22 | – | – | CM22 (MN701618) | 2,2 |
| CM24 | – | – | CM24(MN701619) | 2,2 |
| CM117 | – | – | – | – |

Примечание – *гаплотип – вариант последовательности ND1 фрагмента мтДНК, определенный по результатам секвенирования

Таким образом, при проведении морфологических исследований муксуна бассейна р. Хатанга установлено, что из 28 пластических признаков различия отмечены по 11 признакам. Наиболее существенная дифференциация выявлена в пропорциях головы и размерах плавников: многотычинковый муксун характеризуется длинной и низкой головой, меньшей высотой тела и короткими парными плавниками. Также факт существования двух симпатричных форм

муксуна в бассейне р. Хатанга подтверждается молекулярно-генетическими исследованиями проведенного ПЦР-ПДРФ анализа ND1 фрагмента мтДНК десять комплексных гаплотипов. При этом только три гаплотипа – P3, Nat1 и Nat2, являются общими для много и малотычинковой форм муксуна.

3.2.2 Размерно-возрастной состав муксуна

Впервые размерно-возрастная характеристика муксуна бассейна р. Хатанга приведена В.С. Михиным (1941), далее подробное описание дал Ф.В. Лукьянчиков (1967). Н.А. Богданов и Г.И. Богданова (1999) характеризовали муксуна по процентному соотношению в нерестовом стаде. Автором, при анализе собранного в 2010–2019 гг. материала по размерно-возрастной структуре муксун был разделен на формы: многотычинковый (МНТ) и малотычинковый (МЛТ) муксуны.

Многотычинковый муксун. В 2010–2019 гг. самой младшей возрастной группой в нерестовом стаде оказались 13-летние особи. Длина тела (FL) исследованных экземпляров МНТ муксуна составляла от 412 до 648 (средняя $532 \pm 0,59$) мм, масса – 776–3144 ($1619 \pm 6,2$) г (таблица 3.10). Основная часть (66 %) представлена рыбами с длиной (FL) от 510 до 550 мм. Стоит отметить, что в 2011 г. в уловах отсутствовала размерная группа менее 43,0 см, а в 2014 г. отсутствовали менее 43,0 см. В остальные года наблюдения размерный состав не изменялся.

В наших исследованиях показано, что линейные размеры самок муксуна в р. Хатанга превышают таковые самцов (см. таблица 3.10). Длина тела самцов составила 412–646 ($527 \pm 0,84$), самок – 419–648 ($535 \pm 0,82$) мм. Достоверные различия между самцами и самками наблюдаются только в возрасте от 18+ до 20+ лет ($td = 2,0–6,7$) при $\alpha = 0,05$ ($p \leq 0,05$).

По массе тела достоверные различия имеются между самцами и самками в возрасте от 16+ до 20+ лет ($td = 2,2–12,4$) при $\alpha = 0,05$ ($p \leq 0,05$). В остальных возрастных группах статистически достоверных различий не обнаружено.

Максимальные размеры были у самки, выловленной на местах нереста (протока Ямкинская) в 2012 г., промысловая длина которой составила 648 мм, масса – 3,1 кг, а в возраст – 25+ лет.

В середине прошлого столетия в бассейне р. Хатанга отмечены рыбы 21+ лет. Авторы в своих исследованиях не разделяли муксуна на какие-либо таксоны (Лукьянчиков, 1967; Богданов, Богданова, 2006б). Н.А. Богданов и Г.И. Богданова (2006б) приводят на сегодняшний день самые крупные размеры муксуна, зарегистрированного в р. Хатанга возраст – 30+ лет, промысловая длина – 655 мм, масса 3,5 кг. Рыба поймана в нижней части губы в летний период 1980 г., пол не определен, в связи с жировым перерождением гонад (Богданов, Богданова, 2006б). По нашему мнению, выловленная рыба принадлежит к МЛТ муксуну, так как эта форма в летний период времени нагуливается в заливе. За 10 лет исследований (2010–2019 гг.) максимальный возраст муксуна в промысловых и контрольных уловах составил 25+ лет.

Таблица 3.10 – Размерно-возрастной состав нерестового стада многотычинкового муксуна, ставные сети, 2010–2019 гг.

| Возраст | Самцы | | | tdFL | tdQ | Самки | | | Оба пола | | |
|---------|------------------------------|----------------------------------|---------|------------|-------------|------------------------------|----------------------------------|---------|------------------------------|---------------------------------|---------|
| | FL, мм | Q, г | N, экз. | | | FL, мм | Q, г | N, экз. | FL, мм | Q, г | N, экз. |
| 13+ | <u>445–537</u> 491 ± 5,35 | <u>845–1470</u> 1205 ± 38,6 | 18 | – | – | – | – | – | <u>445–537</u> 491 ± 5,35 | <u>845–1470</u> 1205 ± 38,6 | 18 |
| 14+ | <u>420–563</u> 503 ± 2,85 | <u>846–1926</u> 1316 ± 21,1 | 76 | 1,0 | 1,7 | <u>437–546</u> 498 ± 3,63 | <u>920–1906</u> 1376 ± 29,0 | 36 | <u>420–563</u> 501 ± 2,26 | <u>846–1926</u> 1335 ± 17,2 | 112 |
| 15+ | <u>412–573</u> 512 ± 2,13 | <u>862–2458</u> 1386 ± 20,1 | 121 | 1,3 | 2,4 | <u>441–545</u> 508 ± 2,26 | <u>934–1888</u> 1451 ± 18,3 | 100 | <u>412–573</u> 510 ± 1,55 | <u>862–2458</u> 1416 ± 13,9 | 221 |
| 16+ | <u>419–574</u> 520 ± 1,95 | <u>776–2646</u> 1448 ± 17,1 | 170 | 0,7 | 4,9 | <u>419–572</u> 522 ± 1,77 | <u>872–2168</u> 1563 ± 15,8 | 180 | <u>419–574</u> 521 ± 1,31 | <u>776–2646</u> 1507 ± 12,0 | 350 |
| 17+ | <u>444–583</u> 523 ± 13,8 | <u>906–2105</u> 1468 ± 13,8 | 248 | 2,1 | 7,5 | <u>443–603</u> 528 ± 1,24 | <u>1064–2480</u> 1607 ± 12,2 | 300 | <u>443–603</u> 526 ± 0,97 | <u>906–2480</u> 1544 ± 9,6 | 548 |
| 18+ | <u>432–589</u> 532 ± 1,45 | <u>882–2040</u> 1549 ± 13,0 | 251 | 6,7 | 12,4 | <u>437–611</u> 534 ± 1,39 | <u>1006–2618</u> 1687 ± 14,2 | 309 | <u>432–611</u> 533 ± 1,0 | <u>882–2618</u> 1626 ± 10,2 | 560 |
| 19+ | <u>470–590</u> 540 ± 2,08 | <u>1056–2228</u> 1626 ± 21,0 | 116 | 2,1 | 6,4 | <u>447–636</u> 546 ± 1,6 | <u>1060–2420</u> 1805 ± 18,2 | 183 | <u>447–636</u> 543 ± 1,27 | <u>1056–2420</u> 1736 ± 14,7 | 299 |
| 20+ | <u>517–596</u> 549 ± 2,3 | <u>1288–2250</u> 1752 ± 28,1 | 61 | 2,0 | 4,2 | <u>500–598</u> 555 ± 2,17 | <u>1346–2462</u> 1909 ± 24,8 | 98 | <u>500–598</u> 553 ± 1,62 | <u>1288–2462</u> 1849 ± 19,6 | 159 |
| 21+ | <u>504–615</u> 558 ± 5,12 | <u>1182–2340</u> 1883 ± 56,0 | 28 | 1,8 | 2,2 | <u>505–607</u> 569 ± 2,81 | <u>1442–2688</u> 2028 ± 35,7 | 62 | <u>504–615</u> 565 ± 2,54 | <u>1182–2688</u> 1983 ± 30,8 | 90 |
| 22+ | <u>512–606</u> 571 ± 9,9 | <u>1536–2432</u> 2008 ± 99,7 | 8 | 1,0 | 1,5 | <u>527–630</u> 581 ± 3,95 | <u>1608–2826</u> 2173 ± 41,0 | 42 | <u>512–630</u> 579 ± 3,68 | <u>1536–2826</u> 2147 ± 38,5 | 50 |
| 23+ | <u>562–620</u> 591 ± 14,6 | <u>1726–2460</u> 2152 ± 178,0 | 4 | 0,3 | 1,0 | <u>552–633</u> 587 ± 5,33 | <u>1858–2914</u> 2342 ± 88,9 | 14 | <u>552–633</u> 588 ± 5,04 | <u>1726–2914</u> 2300 ± 79,4 | 18 |
| 24+ | <u>585–646</u> 616 ± 30,5 | <u>2118–2736</u> 2427 ± 309,0 | 2 | 0,1 | 0,9 | <u>601–630</u> 613 ± 3,94 | <u>2468–2978</u> 2705 ± 57,3 | 8 | <u>585–646</u> 613 ± 5,52 | <u>2118–2978</u> 2649 ± 74,4 | 10 |
| 25+ | <u>608–628</u> 616 ± 6,11 | <u>2666–2770</u> 2702 ± 34,0 | 3 | 0,5 | 0,1 | <u>602–648</u> 624 ± 13,3 | <u>2494–3144</u> 2715 ± 215,0 | 3 | <u>602–648</u> 620 ± 6,78 | <u>2494–3144</u> 2708 ± 97,3 | 6 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1; tdFL и tdQ – коэффициент Стьюдента от длины и массы, показатели достоверной дифференциации для которого выделены жирным шрифтом

В р. Хатанга нерестовое стадо МНТ муксуна представлено экземплярами из 13 генераций в возрасте от 13+ до 25+ лет. В 2010–2019 гг. основу нерестового стада муксуна (более 80 %) составляли особи в возрасте 15+ – 19+ лет, а за десятилетие основа нерестового стада подвергалась постарению, так в 2011, 2013 году в основу – 17+ – 20+ лет. В возрасте 13+ лет эта форма муксуна представлена только впервые созревающими самцами. Начиная с возраста 16+ лет, самки преобладали над самцами (таблица 3.11). В 2012–2015 гг. младшая возрастная группа (13+) отсутствовала, в 2013–2017 гг. в возрасте 23+ лет самцы не встречались в уловах. Средний возраст муксуна по годам варьировался от 18,1 лет до 18,5 лет. В половом отношении (самка : самец) в нерестовом стаде муксуна в р. Хатанга самки несколько преобладали – 1,2 : 1.

Таблица 3.11 – Возрастной состав многотычинкового муксуна в р. Хатанга, сентябрь 2010–2019 гг. %

| Возраст | Самцы | Самки |
|---------|-------|-------|
| 13+ | 0,7 | – |
| 14+ | 3,1 | 1,5 |
| 15+ | 4,9 | 4,1 |
| 16+ | 7,0 | 7,4 |
| 17+ | 10,2 | 12,3 |
| 18+ | 10,3 | 12,7 |
| 19+ | 4,8 | 7,5 |
| 20+ | 2,5 | 4,0 |
| 21+ | 1,1 | 2,5 |
| 22+ | 0,3 | 1,7 |
| 23+ | 0,2 | 0,6 |
| 24+ | 0,1 | 0,3 |
| 25+ | 0,1 | 0,1 |
| Всего | 45,3 | 54,7 |

Между длиной и массой тела муксуна в нерестовом стаде в р. Хатанга отмечен высокий уровень корреляции (рисунок 3.5), коэффициент корреляции составляет $R^2 = 0,75$ при $p \leq 0,05$.

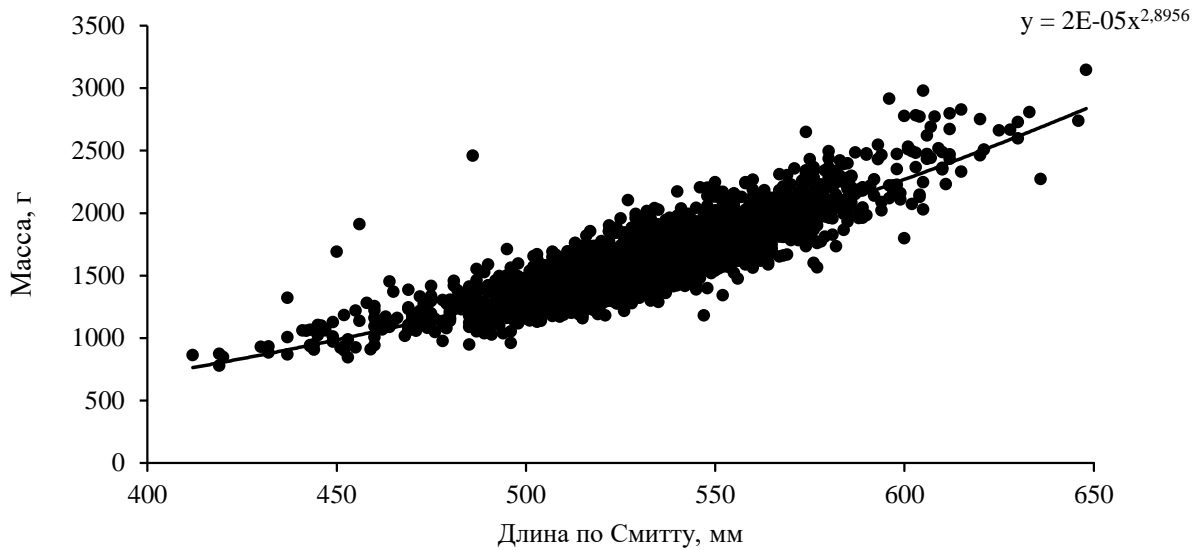


Рисунок 3.5 – Зависимость между длиной (FL) и массой тела (Q) многотычинкового муксуна р. Хатанга

Малотычинковый муксун. В 2010–2019 году самой младшей возрастной группой в нерестовом стаде оказались 12-летние особи. Длина тела (FL) исследованных экземпляров МЛТ муксуна составляла от 390 до 635 (средняя $475 \pm 3,30$) мм, масса от 650 до 2940 ($1251 \pm 28,3$) г (таблица 3.12). Основная часть стада (более 58 %) представлена рыбами с длиной (FL) от 440 до 480 мм. Как и в случае с многотычинковой формой, линейные параметры самок несколько выше таковых самцов (рисунок 3.6). Так, длина тела FL самцов составила 402–555 ($470 \pm 4,29$) мм, самок – 390–635 ($479 \pm 4,83$) мм. У малотычинковой формы расхождений по длине между самцами и самками не наблюдалось, в связи с небольшой выборкой.

Различия по массе тела между самцами и самками статистически достоверны ($td = 2,3; 2,5$) при $\alpha = 0,05$ ($p \leq 0,05$) только в возрасте 14+ и 15+ лет. В остальных возрастных группах не наблюдается достоверных различий. Максимальные размеры отмечены у самки, выловленной на местах миграции в 30 км от истока р. Хатанга в 2018 г., промысловая длина (SL) которой составила

635 мм, масса – 2,9 кг, в возрасте 24+ лет. За весь период отлова МЛТ рыб в возрасте 22+ и 23+ лет не было зарегистрировано.

Между длиной и массой тела нерестового стада муксуна в р. Хатанга отмечен высокий уровень корреляции (рисунок 3.6), коэффициент корреляции составляет $R^2 = 0,75$.

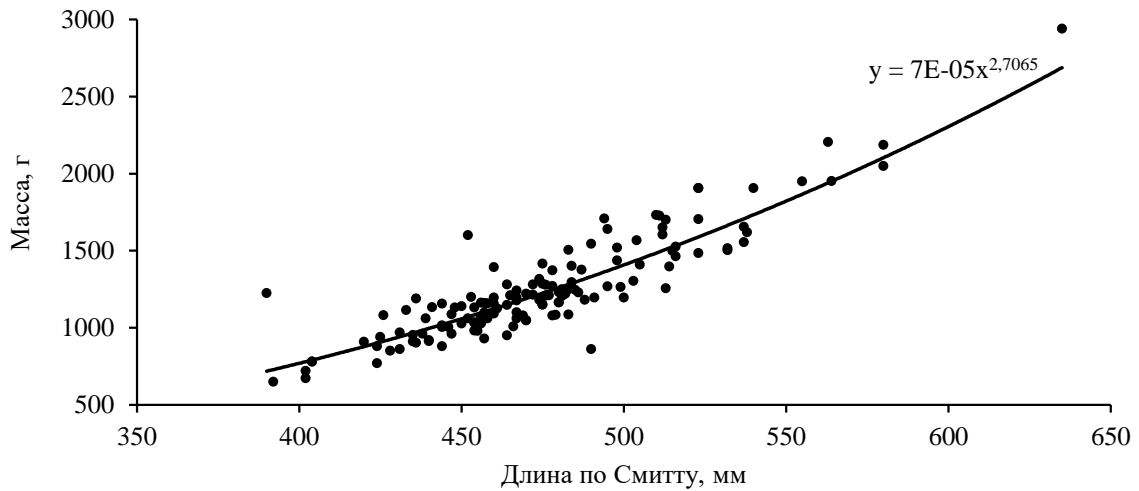


Рисунок 3.6 – Зависимость между длиной (FL) и массой тела (Q) малотычинкового муксуна р. Хатанга

Таблица 3.12 – Размерно-возрастной состав нерестового стада малотычинкового муксуна, ставные сети, 2010–2019 гг.

| Возраст | Самцы | | | tdFL | tdQ | Самки | | | Оба пола | | |
|---------|-------------------------------|---------------------------------|---------|------|------------|------------------------------|---------------------------------|---------|-------------------------------|----------------------------------|---------|
| | FL, мм | Q, г | N, экз. | | | FL, мм | Q, г | N, экз. | FL, мм | Q, г | N, экз. |
| 12+ | <u>424–440</u> 432 ± 4,63 | <u>770–920</u> 850 ± 43,6 | 3 | 0,3 | 0,7 | <u>392–460</u> 426 ± 19,6 | <u>650–1392</u> 994 ± 216 | 3 | <u>392–460</u> 429 ± 9,12 | <u>650–1392</u> 922 ± 103,6 | 6 |
| 13+ | <u>402–490</u> 457 ± 14,76 | <u>672–1245</u> 979 ± 82,3 | 6 | 1,3 | 0,5 | <u>402–454</u> 433 ± 12,9 | <u>720–1034</u> 924 ± 74,2 | 4 | <u>402–490</u> 447 ± 10,54 | <u>672–1245</u> 957 ± 55,5 | 10 |
| 14+ | <u>436–475</u> 456 ± 4,69 | <u>902–1162</u> 1038 ± 35,7 | 7 | 0,3 | 2,3 | <u>431–516</u> 458 ± 7,01 | <u>910–1464</u> 1173 ± 47,7 | 13 | <u>431–516</u> 458 ± 4,76 | <u>902–1464</u> 1125 ± 36,0 | 20 |
| 15+ | <u>404–510</u> 454 ± 7,0 | <u>780–1732</u> 1085 ± 59,3 | 15 | 1,4 | 2,5 | <u>390–504</u> 468 ± 7,35 | <u>1014–1708</u> 1275 ± 48,5 | 15 | <u>390–510</u> 461 ± 5,16 | <u>780–1732</u> 1180 ± 41,6 | 30 |
| 16+ | <u>424–537</u> 472 ± 7,64 | <u>879–1655</u> 1150 ± 52,2 | 16 | 0,1 | 0,7 | <u>428–540</u> 471 ± 6,84 | <u>850–1905</u> 1204 ± 58,3 | 16 | <u>424–540</u> 472 ± 5,04 | <u>850–1905</u> 1177 ± 38,8 | 32 |
| 17+ | <u>456–515</u> 497 ± 10,8 | <u>1070–1498</u> 1307 ± 71,4 | 5 | 0,2 | 1,6 | <u>452–580</u> 499 ± 10,6 | <u>1080–2186</u> 1490 ± 90,4 | 14 | <u>452–580</u> 498 ± 8,18 | <u>1070–2186</u> 1442 ± 70,8 | 19 |
| 18+ | <u>450–532</u> 495 ± 12,23 | <u>1140–1650</u> 1323 ± 85,8 | 6 | 0,7 | 1,9 | <u>470–538</u> 506 ± 11,2 | <u>1220–1700</u> 1557 ± 85,8 | 5 | <u>450–538</u> 500 ± 8,17 | <u>1140–1700</u> 1429 ± 68,5 | 11 |
| 19+ | 487; 537 | 1375; 1554 | 2 | – | – | <u>523–564</u> 537 ± 13,7 | <u>1906–1952</u> 1921 ± 15,3 | 3 | <u>487–564</u> 527 ± 12,45 | <u>1375–1952</u> 1739 ± 115,7 | 5 |
| 20+ | 505 | 1410 | 1 | – | – | 498; 516 | 1436; 1526 | 2 | <u>498–516</u> 506 ± 5,24 | <u>1410–1526</u> 1457 ± 35,1 | 3 |
| 21+ | – | – | – | – | – | 563 | 2204 | 1 | 563 | 2204 | 1 |
| 24+ | – | – | – | – | – | 635 | 2940 | 1 | 635 | 2940 | 1 |
| 25+ | 555 | 1950 | 1 | – | – | – | – | – | 555 | 1950 | 1 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1; tdFL и tdQ – коэффициент Стьюдента от длины и массы, показатели достоверной дифференциации для которого выделены жирным шрифтом, «–» нет данных

В наших исследованиях показано, что линейные параметры МНТ муксуна несколько крупнее МЛТ (таблица 3.13). Так, длина тела МЛТ рыбы составила 390–635 ($475 \pm 3,30$) мм, МНТ – 412–648 ($532 \pm 0,59$) мм. Различия по длине между МЛТ и МНТ не наблюдаются только в возрасте 19+ лет, в остальных возрастных группах различия статистически достоверны ($td = 3,40–9,41$) при $\alpha = 0,01$ ($p \leq 0,01$).

Таблица 3.13 – Размерно-возрастная характеристика малотычинкового и многотычинкового муксунов из бассейна р. Хатанга

| Возраст | МЛТ | | | tdFL | tdQ | МНТ | | |
|---------|-------------------------------|----------------------------------|---------|-------------|-------------|------------------------------|---------------------------------|---------|
| | FL, мм | Q, г | N, экз. | | | FL, мм | Q, г | N, экз. |
| 12+ | <u>392–460</u> 429 ± 9,12 | <u>650–1392</u> 922 ± 103,6 | 6 | – | – | – | – | – |
| 13+ | <u>402–490</u> 447 ± 10,54 | <u>672–1245</u> 957 ± 55,5 | 10 | 3,72 | 3,67 | <u>445–537</u> 491 ± 5,35 | <u>845–1470</u> 1205 ± 38,6 | 18 |
| 14+ | <u>431–516</u> 458 ± 4,76 | <u>902–1464</u> 1125 ± 36,0 | 20 | 8,16 | 5,26 | <u>420–563</u> 501 ± 2,26 | <u>846–1926</u> 1335 ± 17,2 | 112 |
| 15+ | <u>390–510</u> 461 ± 5,16 | <u>780–1732</u> 1180 ± 41,6 | 30 | 9,09 | 5,38 | <u>412–573</u> 510 ± 1,55 | <u>862–2458</u> 1416 ± 13,9 | 221 |
| 16+ | <u>424–540</u> 472 ± 5,04 | <u>850–1905</u> 1177 ± 38,8 | 32 | 9,41 | 8,13 | <u>419–574</u> 521 ± 1,31 | <u>776–2646</u> 1507 ± 12,0 | 350 |
| 17+ | <u>452–580</u> 498 ± 8,18 | <u>1070–2186</u> 1442 ± 70,8 | 19 | 3,40 | 1,43 | <u>443–603</u> 526 ± 0,97 | <u>906–2480</u> 1544 ± 9,6 | 548 |
| 18+ | <u>450–538</u> 500 ± 8,17 | <u>1140–1700</u> 1429 ± 68,5 | 11 | 4,01 | 2,84 | <u>432–611</u> 533 ± 1,0 | <u>882–2618</u> 1626 ± 10,2 | 560 |
| 19+ | <u>487–564</u> 527 ± 12,45 | <u>1375–1952</u> 1739 ± 115,7 | 5 | 1,28 | 0,03 | <u>447–636</u> 543 ± 1,27 | <u>1056–2420</u> 1736 ± 14,7 | 299 |
| 20+ | <u>498–516</u> 506 ± 5,24 | <u>1410–1526</u> 1457 ± 35,1 | 3 | 8,57 | 9,75 | <u>500–598</u> 553 ± 1,62 | <u>1288–2462</u> 1849 ± 19,6 | 159 |
| 21+ | 563 | 2204 | 1 | – | – | <u>504–615</u> 565 ± 2,54 | <u>1182–2688</u> 1983 ± 30,8 | 90 |
| 22+ | – | – | – | – | – | <u>512–630</u> 579 ± 3,68 | <u>1536–2826</u> 2147 ± 38,5 | 50 |
| 23+ | – | – | – | – | – | <u>552–633</u> 588 ± 5,04 | <u>1726–2914</u> 2300 ± 79,4 | 18 |
| 24+ | 635 | 2940 | 1 | – | – | <u>585–646</u> 613 ± 5,52 | <u>2118–2978</u> 2649 ± 74,4 | 10 |
| 25+ | 555 | 1950 | 1 | – | – | <u>602–648</u> 620 ± 6,78 | <u>2494–3144</u> 2708 ± 97,3 | 6 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1; МНТ – многотычинковый муксун; МЛТ – малотычинковый муксун; tdFL и tdQ – коэффициент Стьюдента от длины и массы, показатели достоверной дифференциации для которого выделены жирным шрифтом

Необходимо отметить, что расхождений в массе тела не наблюдается между сравниваемыми формами (МЛТ и МНТ) только в возрастах 17+ и 19+ лет, в остальных возрастных группах различия статистически достоверны ($t_d = 2,84-8,13$) при $\alpha = 0,01$ ($p \leq 0,01$).

Таким образом, основные отличия между МЛТ и МНТ муксунами бассейна р. Хатанга проявляются по линейным и весовым характеристикам и свидетельствуют о значительной изменчивости этих форм, а также отражают специфику условий обитания (термика, скорость течения, разнообразие биотопов) в пределах его ареала.

3.2.3 Плодовитость муксуна

Многотычинковый муксун. В 2010–2019 гг. индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) МНТ муксуна р. Хатанга колебалась от 12,7 до 67,8 тыс. икринок и составляла в среднем $31,9 \pm 0,60$ тыс. икринок (234 экз.) (таблица 3.14). Наибольшая ИАП отмечена у рыбы в возрасте 18+ лет длиной 569 мм и массой 2300 г (67,8 тыс. икринок).

В среднем индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) составляет 23 икринки (от 13,4 до 39,2) на 1 г массы тела рыбы. Наибольшая относительная плодовитость отмечена у самки в возрасте 18+ (39,2 икринок), наименьшая – 13,4 икринок у самки в возрасте 16+. Корреляция составляет для ИАП = 0,496 и для ИОП = 0,100.

Малотычинковый муксун. Индивидуальная абсолютная плодовитость (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 (36 экз.) (таблица 3.14). Наибольшая абсолютная плодовитость 46,8 тыс. икринок имела 24-летняя самка длиной 635 мм и массой 2940 г.

В среднем индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) составляет 26 икринок (от 18,3 до 36,5 шт.) на 1 г веса рыбы. Наибольшая относительная плодовитость – 37 икринок у самки в возрасте 18+ лет, длиной 569 см, массой

2300 г, наименьшая 18,3 икринок у самки в возрасте 16+, длиной 523 мм, массой 1484 г. Корреляция составляет для ИАП = 0,600 и для ИОП = 0,041.

Таблица 3.14 – Плодовитость различных форм муксуна по возрастам, бассейн р. Хатанга, 2010–2019 гг.

| Возраст | МНТ | | N, экз. | МЛТ | | N, экз. |
|---------|------------------------------------|---------------------------------|---------|------------------------------------|---------------------------------|---------|
| | ИАП, шт. | ИОП, шт./г | | ИАП, шт. | ИОП, шт./г | |
| 14+ | <u>15218–27511</u> 21407 ± 2803 | <u>16,5–22,6</u> 19,8 ± 1,51 | 4 | <u>17118–26965</u> 20583 ± 1738 | <u>18,7–26,3</u> 22,1 ± 1,37 | 5 |
| 15+ | <u>15065–37974</u> 24278 ± 1498 | <u>14,0–30,2</u> 21,7 ± 1,09 | 19 | <u>17684–43318</u> 26470 ± 2545 | <u>18,3–36,2</u> 26,2 ± 1,84 | 10 |
| 16+ | <u>12735–41038</u> 28490 ± 1233 | <u>13,4–34,8</u> 22,7 ± 0,81 | 34 | <u>15423–33909</u> 24238 ± 1864 | <u>17,8–36,5</u> 25,8 ± 1,93 | 10 |
| 17+ | <u>17555–51687</u> 29720 ± 966 | <u>14,5–37,4</u> 22,7 ± 0,66 | 61 | <u>19492–37904</u> 26960 ± 2571 | <u>18,4–36,2</u> 24,9 ± 2,66 | 6 |
| 18+ | <u>19040–67804</u> 33228 ± 1297 | <u>15,0–39,2</u> 24,0 ± 0,74 | 47 | 41350; 43612 | 31,6; 32,0 | 2 |
| 19+ | <u>19532–50527</u> 35891 ± 1339 | <u>17,2–39,0</u> 25,0 ± 0,88 | 30 | – | – | – |
| 20+ | <u>22147–47221</u> 35127 ± 1694 | <u>17,9–31,8</u> 23,2 ± 0,9 | 18 | 32637; 36259 | 28,5; 28,7 | 2 |
| 21+ | <u>28171–61490</u> 42476 ± 4396 | <u>17,2–32,2</u> 23,6 ± 1,79 | 8 | – | – | – |
| 22+ | <u>26780–61361</u> 40083 ± 2875 | <u>15,8–27,2</u> 21,6 ± 1,14 | 12 | – | – | – |
| 24+ | 52638 | 27,3 | 1 | 46763 | 18,4 | 1 |

Примечание – Обозначения как в таблицах 3.7 и 3.13; над чертой – диапазон показателей min – max; под чертой – среднее значение и ошибка среднего значения

Количество икры, продуцируемое обеими формами муксуна, колеблется весьма значительно. Диапазон колебаний индивидуальной абсолютной плодовитости даже у одновозрастных особей очень широк. Максимальная плодовитость муксуна одного возраста превышает минимальную плодовитость более чем в 3 раза. Индивидуальная относительная плодовитость у малотычинковой формы в массовых возрастных группах 15+, 16+ лет несколько выше, чем у многотычинкового (см. таблица 3.14).

Сроки нерестовой миграции (нерестового хода) у двух форм муксуна различаются. Так, производители МЛТ муксуна в районе поселка Хатанга появляются во второй декаде июля, а производители МНТ муксуна отмечаются в этом же районе (являющимся для них транзитным путем к местам нерестилищ) в первых числах сентября. Массовый нерестовый ход МЛТ проходит во второй декаде августа, у МНТ – во второй декаде сентября (совпадает по срокам с массовым ходом ряпушки). Массовый нерест обеих форм приходился на период ледостава в конце сентября. В это время в контрольных уловах более 50 % самок находились на стадии овуляции икры. Стоит отметить, что на нерест муксуны поднимались группами (стаями), состоящими из 10–20 рыб, причем это характерно для обеих форм.

По нашим наблюдениям, икру муксун (МЛТ) откладывал по всему руслу р. Хета на участке 143–374 от устья на песчаном грунте с глубинами от 0,5 до 5 м, при температуре воды от 1 до 3 °С. Другая форма муксуна (МНТ) выметывала икру по левобережной стороне р. Хатанга на песчаный грунт на глубине 3–15 м, при температуре воды от 1 до 3 °С. Скот обеих форм производителей муксунов с нерестилищ проходил сразу после нереста, в этот момент он начинает питаться и поедает отложенную икру осенне-нерестующих рыб (ряпушка, сиг, тугун и т.д.).

Следовательно, можно утверждать, что половая зрелость МЛТ муксуна впервые наступает в возрасте 12+ лет (самки) при достижении промысловой длины 390–400 мм, массы – 650–780 г. В связи с малым количеством исследуемых рыб можно предположить, что самцы созревают на один, два года раньше (9+ – 10+ лет). По материалам ряда авторов известно, что самцы этого вида созревают раньше самок (Александрова, 1970; Дормидонтов, 1963, 1974; Андриенко, Куклин, 1989; Куклин, 1982). Ф.В. Лукьянчиков (1962а) приводит данные, что половозрелым муксун становится в 9–10 лет при промысловой длине 35–40 см и массе 600–800 г. По нашим данным, это малотычинковая форма муксуна.

Таким образом, МНТ муксун впервые становится половозрелым в 13+ лет

(самцы) при достижении промысловой длины 410–420 мм, массе 770–900 г. Самки в возрасте 14+ лет при длине 420 мм, массе 872 г. Большая часть рыб созревает на 2–3 года позже. У обеих форм нерест неежегодный, что значительно снижает воспроизводительный потенциал.

В работе Н.А. Богданова, Г.И. Богдановой (2006б), указывается, что самцы становятся половозрелыми в возрасте 13+ лет при достижении длины 41 см и массы 800 г, а самки – 15+ лет при длине 45 см и массе 1000 г. В наших исследованиях подтверждаются сроки наступления половой зрелости присущие многотычинковому муксуну.

3.2.4 Миграция муксуна

Малотычинковый муксун. Основные места обитания этой формы расположены в нижних участках протоков и прибрежных мелководьях дельты с глубиной 0,5–5 м р. Хатанга. В весенне-летний период времени, когда происходит обильный прилив талых вод (опреснения морской воды), муксун выходит в Хатангскую губу, северной границей распространения МЛТ считается правобережье залива – устье р. Балаган-Сене ($73^{\circ}38'09''$ с. ш. $106^{\circ}85'23''$ в. д.) и левобережья – устье р. Огневка (Омойопка) ($73^{\circ}15'33''$ с. ш. $107^{\circ}68'10''$ в. д.). Согласно результатам наших исследований и данных опроса коммерческих рыбаков, далее на север в заливе МЛТ не встречается. В зимний период все стадо концентрируется в дельтовом участке реки до р. Малая Балахня и в самой реке, а также в устьевой зоне р. Попигай. В феврале муксун отходит в русло рек Хатанга, М. Балахня и Попигай, это связано с поступлением в дельтовый участок реки солоноватых вод до 4 ‰. Такие же перемещения муксуна в зимний период отмечаются в Обской губе, Гыданском, Енисейском и Пясинском заливах, в рр. Анабар, Лена (Москаленко, 1958, 1971; Ольшанская 1965; Александрова, Кузнецов, 1968, 1970; Куклин 1976, 1982; Попов, 2009). Весеннее перемещение муксуна с мест зимовки к местам откорма начинается с окончанием гидрологической зимы (июнь). Места нагула в летний период как

неполовозрелых, так и половозрелых особей расположены на мелководьях придельтовых островов, кос и в опресненных участках предустьевых рек Хатангской губы. Преднерестовое скопление и миграционный ход с дельты р. Хатанга МЛТ начинается в первой половине июля при понижении температуры воды ниже 12 °С и продолжается до понижения температуры воды менее 1 °С. По р. Хатанга у пос. Хатанга нерестовое стадо проходит до конца августа. В р. Хета муксун мигрирует к местам нереста до самого становления ледового покрова реки, расположенным в южных районах р. Хета между реками Маймеча и Боганида (143–374 от устья р. Хета). Если рассматривать миграцию по данным Ф.В. Лукьянчикова (1967), то крайние точки нерестилищ приурочены к р. Боганида в 70–80 км от ее устья. После нереста часть производителей уходит в дельту залива, а другая часть остается зимовать в реках Хета и Хатанга, поедая при этом икру осенне-нерестующих рыб. В р. Хатанга муксун в уловах промысловиков и коренных народов севера встречается круглогодично.

Многотычинковый муксун. Основными местами обитания МНТ муксуна является Хатангский залив от устья р. Большая Балахня и бухты Сындасско до бухты Нордвик, а также притоки залива (левобережье р. Большая Балахня, р. Сенька, р. Новая, правобережье бухты Сындасско, Кожевникова, р. Грязнуха). Известно, что для нагула в период опреснения морской воды молодь муксуна выходит в бухту Нордвик и встречается с Анабарским муксуном, но при этом смешивания этих стад не происходит (Михин, 1941).

Хатангский залив МНТ муксун использует в качестве выростных, нагульных и зимовальных площадей. В период открытой воды он нагуливается в прибрежной части залива с глубиной до 10 м. Основными местами нагула являются мелководные левобережные акватории залива с соленостью до 10–14 ‰. Осенью, в период уменьшения речного стока и поступления морской воды, муксун отходит из залива в губу, а также в предустьевые участки рек и бухты Кожевникова и Сындасско.

Нерестовое стадо начинает формироваться в южной части Хатангского залива в год, предшествующий нересту, и заканчивается незадолго до начала нерестового года. В конце августа, когда температура воды понижается до 10 °С, начинается нерестовая миграция. Основные нерестилища МНТ муксуна расположены на 115-м км участка от устья р. Большая Росомашья (69 км от устья р. Хета) до в устья р. Новая (161 км от устья р. Хатанга). Скорость продвижения муксуна к нерестилищам составляет 20–25 км в сутки, и к середине сентября – началу октября он достигает нерестилищ. В начале нерестовой миграции в уловах преобладают крупные самки, а к концу миграции – более крупные самцы.

После нереста муксун практически сразу покидает нерестилища, скатываясь в губу залива. В реке МНТ муксун не зимует.

Таким образом, у многотычинкового от малотычинкового муксунов наблюдаются отличия путей миграции, которые можно условно разделить на биотопические и температурные. К первым относятся: отличия нагульных мест, (МЛТ обитает в р. Хатанга и устьевых реках, впадающих в нее, а МНТ обитает в прибрежной части Хатангского залива) и разные места нерестилищ, которые у МЛТ муксуна и МНТ муксуна не пересекаются. В то же время, МНТ идет через нагульные площади на нерестилища и частично заходит на территорию МЛТ.

К температурным можно отнести особенности сроков нерестового хода. У МЛТ муксуна он начинается при температуре воды 12–14 °С в третьей декаде июля и продолжается до конца августа, а у МНТ муксуна при температуре 10 °С – с конца августа до начала октября.

Кроме того, следует учитывать фактор солености – МЛТ муксун не выходит в солоноватую воду, а МНТ муксун выдерживает соленость до 10–14 ‰.

3.3 Эколого-морфологическая характеристика тугуна *Coregonus tugun*

Тугун – эндемик сибирских водных объектов, в естественных условиях кроме водоемов северной части Азии нигде не отмечен (Берг, 1948;

Аннотированный каталог, 1998; Атлас..., 2002; Пресноводные рыбы..., 2016; Сухих, Ткаченко, 2018 и др.). Этот вид в бассейне р. Хатанга никогда не был объектом специального изучения. Сведения о нем фрагментарны и малочисленны, относятся к первой половине прошлого столетия (Берг, 1926; Михин, 1941; Подлесный, 1947). Биологическая составляющая этих публикаций скудна и малоинформативна. Наиболее полные ихтиологические исследования в бассейне р. Хатанга выполнены Ф.В. Лукьянчиковым (Лукьянчиков, 1962а,б; 1963; 1967). Этим автором приведены краткие сведения по морфологии и экологии тугуна. В последующие годы в редких публикациях сведения о тугуне ограничиваются лишь упоминанием об его обитании в бассейне р. Хатанга (Андрюченко и др., 1989; Богданов, Богданова, 2003).

В связи с этим, исследование морфологических, эколого-биологических характеристик тугуна в бассейне р. Хатанга в современных условиях является актуальным.

3.3.1 Морфология тугуна

Морфологические признаки описаны для 36 экз. длиной 80–115 мм, в возрасте 2+ – 5+. Меристические признаки: *D* III–IV 10–12, среднее 10,3; *A* III–IV 10–14, в среднем 12,5; *P* I 10–14, в среднем 12,6; *V* I 9–12, в среднем 10,4; число чешуй в боковой линии 61–67, в среднем 64,6; жаберных тычинок на 1-й дуге 28–32, в среднем 29,6; число позвонков 49–55, в среднем 52,5. Небольшая рыбка до 130 мм в длину по Смитту, с вальковатым телом и широкой спиной, чешуя тонкая, легко опадающая. Спина темная, бока серебристые, брюшко светлое. Голова относительно маленькая (18,6–22,2 %, в среднем 20,3 % длины тела по Смитту). Рот небольшой, конечный. Тело невысокое, короткий хвостовой стебель (11,5 %) (таблица 3.15) (Будин и др., 2016).

Таблица 3.15 – Морфологические признаки тугуна р. Хатанга, август–сентябрь 2013–2014 гг.

| Признак | <i>Lim</i> | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | σ | <i>CV</i> (%) | <i>N</i> , экз. |
|-----------------------|------------|------------------------|----------|---------------|-----------------|
| <i>FL</i> | 80–115 | 97,3 ± 1,38 | 8,2 | 8,5 | 36 |
| <i>SL</i> | 74–106 | 89,6 ± 1,22 | 7,3 | 8,2 | 36 |
| <i>D_н</i> | 3–4 | 3,2 ± 0,07 | 0,42 | 13,1 | 36 |
| <i>D_с</i> | 10–12 | 10,3 ± 0,12 | 0,74 | 7,2 | 36 |
| <i>P</i> | 10–14 | 12,6 ± 0,14 | 0,87 | 6,9 | 36 |
| <i>V</i> | 9–12 | 10,4 ± 0,11 | 0,69 | 6,6 | 36 |
| <i>A_н</i> | 3–4 | 3,1 ± 0,06 | 0,41 | 11,1 | 36 |
| <i>A_с</i> | 10–14 | 12,5 ± 0,16 | 0,97 | 7,7 | 36 |
| <i>L.l.</i> | 61–67 | 64,6 ± 0,47 | 2,85 | 4,4 | 36 |
| <i>Sp.br</i> | 28–32 | 29,6 ± 0,14 | 0,87 | 2,9 | 36 |
| <i>vt</i> | 49–55 | 52,5 ± 0,7 | 3,57 | 6,2 | 21 |
| в % длины по Смитту | | | | | |
| <i>H</i> | 15,1–20,8 | 17,1 ± 0,7 | 2,23 | 6,8 | 10 |
| <i>h</i> | 4,7–6,7 | 5,8 ± 0,07 | 0,45 | 7,8 | 36 |
| <i>aD</i> | 39,1–44,2 | 42,0 ± 0,29 | 1,75 | 4,2 | 36 |
| <i>aA</i> | 56,8–68,7 | 65,6 ± 0,41 | 2,51 | 3,8 | 36 |
| <i>aV</i> | 40,7–49,0 | 45,9 ± 0,33 | 2,01 | 4,4 | 36 |
| <i>aP</i> | 17,3–21,3 | 19,8 ± 0,20 | 1,22 | 6,1 | 36 |
| <i>pA</i> | 8,5–12,7 | 11,5 ± 0,24 | 1,43 | 12,4 | 36 |
| <i>DC</i> | 45,3–54,9 | 50,4 ± 0,29 | 1,74 | 3,4 | 36 |
| <i>VC</i> | 39,5–49,4 | 46,8 ± 0,29 | 1,74 | 3,7 | 36 |
| <i>AC</i> | 24,4–27,8 | 26,1 ± 0,29 | 1,77 | 6,8 | 36 |
| <i>PA</i> | 40,6–52,5 | 48,26 ± 0,45 | 2,7 | 5,6 | 36 |
| <i>PV</i> | 22,0–30,3 | 27,1 ± 0,36 | 2,17 | 8,01 | 36 |
| <i>VA</i> | 18,6–25,6 | 22,2 ± 0,24 | 1,42 | 6,4 | 36 |
| <i>ID</i> | 10,5–14,8 | 12,0 ± 0,17 | 1,01 | 8,5 | 36 |
| <i>hD</i> | 16,0–20,7 | 18,1 ± 0,18 | 1,09 | 6,04 | 36 |
| <i>IA</i> | 11,6–16,2 | 13,7 ± 0,21 | 1,25 | 9,1 | 36 |
| <i>hA</i> | 9,6–13,6 | 11,7 ± 0,15 | 0,9 | 7,8 | 36 |
| <i>IP</i> | 16,5–12,6 | 14,2 ± 0,16 | 0,9 | 6,2 | 36 |
| <i>IV</i> | 12,6–16,1 | 14,5 ± 0,16 | 0,96 | 6,8 | 36 |
| <i>C</i> | 18,6–22,2 | 20,3 ± 0,20 | 1,21 | 5,9 | 36 |
| <i>IC₁</i> | 16,3–20,9 | 18,6 ± 0,24 | 1,44 | 7,7 | 36 |
| <i>IC₂</i> | 17,1–21,6 | 19,3 ± 0,21 | 1,28 | 6,7 | 36 |
| В % от длины головы | | | | | |
| <i>O</i> | 27,8–35,0 | 30,9 ± 0,29 | 1,78 | 5,8 | 36 |
| <i>pO</i> | 40,0–47,4 | 45,3 ± 0,37 | 2,19 | 4,9 | 36 |
| <i>aO</i> | 21,1–27,8 | 24,9 ± 0,36 | 2,15 | 8,6 | 36 |

Окончание таблицы 3.15

| Признак | <i>Lim</i> | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | σ | <i>CV</i> (%) | <i>N</i> , экз. |
|-------------|------------|------------------------|----------|---------------|-----------------|
| <i>i.o.</i> | 22,2–30,0 | 25,2 ± 0,36 | 2,15 | 8,5 | 36 |
| <i>lmx</i> | 27,5–45,7 | 33,0 ± 0,69 | 4,17 | 12,7 | 36 |
| <i>lmd</i> | 34,0–54,4 | 44,0 ± 0,94 | 5,62 | 12,8 | 36 |

Примечание – Обозначение как в таблице 3.1; *aP* – антепекторальное, расстояние; *DC* – дорсокаудальное расстояние; *VC* – вентрокаудальное расстояние; *AC* – анальнокаудальное расстояние; *PA* – пектровентральное расстояние; *IC₁* и *IC₂* – длина верхней, нижней лопасти хвостового плавника

По меристическим признакам тугун р. Хатанга соответствует показателям озерно-речной формы тугуна из озер Норило-Пясинской системы (Красикова, 1967). Единственное отличие наблюдается в числе жаберных тычинок, которых значительно меньше у тугуна из оз. Глубокое. У тугуна р. Хатанга и тугуна р. Енисей (Тюрин, 1929) отмечаются существенные различия – по 3 признакам из 4. Число ветвистых лучей в спинном плавнике и жаберных тычинок у тугуна р. Хатанга достоверно превышает значения таковых у популяции из р. Енисей и уступает по количеству чешуй в боковой линии. Значительные расхождения получены и при сравнении с тугуном р. Виллой (Кириллов, 1972). По сравнению с виллойским тугуном у хатангского больше жаберных тычинок, позвонков и ветвистых лучей в брюшном плавнике, но меньше лучей в грудном (таблица 3.16).

Сравнение морфометрических данных тугуна, полученных нами, с таковыми за прошлые годы (Лукьянчиков, 1967) представляет несомненный интерес. Однако небольшое количество исследованных признаков (7 меристических и 5 пластических), отсутствие ошибки средней, некорректные величины некоторых пластических (горизонтальный диаметр глаза, длина нижней челюсти) и меристических признаков (количество позвонков), на необходимость проверки которых указывал еще Ю.А. Решетников (1980), исключила возможность проведения подобного сравнения.

Половой диморфизм тугуна р. Хатанга никем ранее не исследовался. Выявленные нами различия при уровне значимости $p \leq 0,05$ между самцами и самками в наибольшей высоте тела, большими значениями пектровентрального и антеанального расстояний у самок обусловлены значительным развитием половых продуктов. Границы индивидуальных различий признаков у самцов и самок заходят друг за друга. Поэтому по внешнему виду отличить самок от самцов в нагульный период практически невозможно.

Таблица 3.16 – Некоторые меристические признаки тугуна из водоемов Сибири

| Признаки | р. Хатанга (Будин и др., 2016) | р. Хатанга (Лукьянчиков, 1967) | р. Енисей (Тюрин, 1929) | р. Вилюй (Кириллов, 1972) | Оз. Мелкое (Красикова, 1967) | Оз. Глубокое (Красикова, 1967) | td | | | |
|---------------|-----------------------------------|-----------------------------------|----------------------------|------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|-------------|--------------|------|-------------|
| | | | | | | | 1–3 | 1–4 | 1–5 | 1–6 |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| <i>FL</i> | 102,3 ± 1,3 | – | 106,8 ± 0,58 | – | 146,0 | 109,0 | – | – | – | – |
| <i>D</i> | 10,2 ± 0,11 | 11,0 | 9,2 ± 0,04 | 8,5 ± 0,65 | 9,0 | 9,0 | 8,79 | 2,70 | – | – |
| <i>P</i> | 12,6 ± 0,12 | 12,0 | – | 13,2 ± 0,07 | 12,0 | 12,0 | – | 3,10 | – | – |
| <i>V</i> | 10,4 ± 0,11 | 11,0 | – | 9,0 ± 0,05 | 9,0 | 9,0 | – | 11,25 | – | – |
| <i>A</i> | 12,1 ± 0,18 | 13,0 | 12,4 ± 0,04 | 11,6 ± 0,07 | 12,0 | 12,0 | 1,94 | 2,30 | – | – |
| <i>L.l.</i> | 64,6 ± 0,47 | 65,0 | 67,3 ± 0,22 | 63,2 ± 0,33 | 64,7 ± 0,75 | 63,4 ± 0,84 | 5,20 | 2,50 | 0,12 | 1,26 |
| <i>Sp.br.</i> | 29,6 ± 0,14 | 26,0 | 28,7 ± 0,09 | 27,5 ± 0,14 | 28,7 ± 0,53 | 27,6 ± 0,45 | 5,48 | 11,01 | 1,78 | 4,40 |
| <i>vt</i> | 52,5 ± 0,47 | 48,0 | – | 50,8 ± 0,17 | 52,4 ± 0,26 | 53,8 ± 0,09 | – | 3,50 | 0,17 | 2,61 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1; полужирным выделено различия при уровне значимости $p \leq 0,05$

Таким образом, при сравнении морфологических признаков тугуна из разных водоемов выявлены различия по некоторым меристическим признакам. Имеющие место расхождения по отдельным признакам лишь свидетельствуют об изменчивости тугуна в пределах его ареала. Половой диморфизм тугуна р. Хатанга не выявлен.

3.3.2 Размерно-возрастной состав тугуна

В контрольных уловах тугун в р. Хатанга представлен особями длиной до 130 мм и массой до 26 г. Наиболее многочисленной группой являются рыбы длиной (по Смитту) от 83 до 122 мм и массой от 4 до 20 г. Средние размеры тугуна составили: средняя длина – 102 мм, масса – 9,4 г. Самки крупнее самцов как по длине, так и по массе (таблица 3.17). В половом составе доля самок незначительно преобладает над самцами (55,6 % и 44,4 % соответственно).

В середине прошлого столетия в бассейне р. Хатанга отмечены рыбы 7+ лет (Лукьянчиков, 1967). За 3-летний период исследований (2013–2015 гг.) тугун старше 5+ лет в уловах не встречался. Хатангское стадо тугуна состоит из 6 возрастных групп (от 0+ до 5+). Основную массу составляют особи 2+ – 4+ лет. На эти три группы приходится свыше 90 %. В возрастных группах, начиная с 4-летних, преобладают самки (таблица 3.18).

Таблица 3.17 – Длина и масса тугуна в р. Хатанга, август–сентябрь 2013–2015 гг.

| Возраст | Самцы | | | tdFL | tdQ | Самки | | | Оба пола | | |
|---------|----------------------------|-------------------------------|---------|------|------|-----------------------------|--------------------------------|---------|-----------------------------|-------------------------------|---------|
| | FL, мм | Q, г | N, экз. | | | FL, мм | Q, г | N, экз. | FL, мм | Q, г | N, экз. |
| 0+ | 36; 55 | 0,3; 1,1 | 2 | – | – | – | – | – | 36; 55 | 0,3; 1,1 | 2 |
| 1+ | <u>71–90</u> 84 ± 6,3 | <u>3,0–6,5</u> 4,8 ± 1,0 | 3 | 1,8 | 3,3 | 95; 97 | 7,8; 8,5 | 2 | <u>71–97</u> 89 ± 4,6 | <u>3,0–8,5</u> 6,2 ± 0,9 | 5 |
| 2+ | <u>80–106</u> 96 ± 1,5 | <u>3,6–10,4</u> 11,1 ± 3,9 | 21 | 2,1 | 0,7 | <u>87–120</u> 101 ± 1,5 | <u>4,6–12,4</u> 8,5 ± 0,5 | 25 | <u>80–120</u> 101 ± 1,04 | <u>3,6–12,4</u> 7,8 ± 0,3 | 46 |
| 3+ | <u>83–120</u> 100 ± 1,7 | <u>4,2–11,0</u> 8,0 ± 0,5 | 31 | 1,8 | 3,6 | <u>87–122</u> 104 ± 1,6 | <u>4,4–19,8</u> 10,8 ± 0,7 | 33 | <u>83–122</u> 102 ± 1,2 | <u>4,2–19,8</u> 9,2 ± 0,5 | 64 |
| 4+ | <u>94–113</u> 100 ± 1,5 | <u>6,3–10,7</u> 7,8 ± 0,5 | 12 | 5,2 | 5,7 | <u>93–126</u> 113 ± 1,8 | <u>7,0–18,8</u> 12,6 ± 0,7 | 23 | <u>94–126</u> 108 ± 1,7 | <u>6,3–18,8</u> 11,2 ± 0,6 | 35 |
| 5+ | 99 | 7,8 | 1 | 2,8 | 2,85 | <u>102–130</u> 116 ± 6,1 | <u>10,1–26,0</u> 16,6 ± 3,1 | 5 | <u>99–130</u> 110 ± 5,6 | <u>7,8–21,9</u> 12,9 ± 2,4 | 6 |
| Среднее | <u>71–120</u> 98 ± 1,04 | <u>3,0–11,0</u> 10,1 ± 1,8 | 68 | 5,1 | 0,23 | <u>87–130</u> 106 ± 1,1 | <u>4,4–26,0</u> 10,5 ± 0,4 | 88 | <u>36–130</u> 102 ± 0,9 | <u>0,3–21,9</u> 10,2 ± 0,8 | 158 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1; над чертой – диапазон показателей min – max; под чертой – среднее значение и ошибка средней

Таблица 3.18 – Возрастной состав тугуна в р. Хатанга, август–сентябрь 2013–2015 гг. %

| пол | Возраст | | | | | | Всего |
|------------|---------|-----|------|------|------|-----|-------|
| | 0+ | 1+ | 2+ | 3+ | 4+ | 5+ | |
| <i>juv</i> | 1,3 | – | – | – | – | – | 1,3 |
| самцы | – | 4,4 | 30,9 | 45,6 | 17,6 | 1,5 | 43,0 |
| самки | – | 2,3 | 28,4 | 37,5 | 26,1 | 5,7 | 55,7 |

Примечание – *juv* – ювенальные, неполовозрелые особи

В связи с изменением возрастной структуры стада изменились средние масса и длина рыб. Тугун, исследованный в 1957–1960 гг., значительно уступает такому изученному в 2013–2015 годах (таблица 3.19).

Тугун р. Хатанга характеризуется низким темпом роста, по характеру роста он близок к медленнорастущему тугуну из р. Яна, Вилюй (Кириллов, 1972). По нашим данным тугун в р. Хатанга (таблица 3.19) по темпу роста заметно ниже, чем в бассейнах Пясины (Норильские озера), Енисей (рр. Нижняя Тунгуска и Подкаменная Тунгуска) и Лены (рр. Витим, Олекма) (Красикова, 1967; Кириллов, 1972; Демин, 1990; Заделенов, 2010, 2015).

На основании вышеуказанного, можно предположить, что улучшение роста тугуна произошло в результате уменьшения его численности.

Таблица 3.19 – Сравнение линейных параметров тугуна р. Хатанга по возрастным группам с другими водоемами

| Водоем | Возраст | | | | | | | |
|--|-------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------|
| | 0+ | 1+ | 2+ | 3+ | 4+ | 5+ | 6+ | 7+ |
| р. Хатанга (Будин и др., 2016) | <u>46</u> 0,7 | <u>89</u> 6,2 | <u>101</u> 7,8 | <u>102</u> 9,2 | <u>108</u> 11,2 | <u>110</u> 12,9 | – | – |
| р. Хатанга (Лукьянчиков, 1967) | – | – | – | <u>64</u> 3,0 | <u>75</u> 5,5 | <u>83</u> 9,6 | <u>87</u> 10,0 | <u>93</u> 11,6 |
| оз. Мелкое (Красикова, 1967) | – | <u>88</u> 5,2 | <u>112</u> 12,1 | <u>128</u> 23,5 | <u>147</u> 28,5 | <u>168</u> 42,5 | <u>180</u> 53,2 | – |
| оз. Лама (Красикова, 1967) | <u>41</u> 0,44 | <u>86</u> 5,7 | <u>126</u> 13,6 | <u>135</u> 22,6 | <u>151</u> 35,8 | – | – | – |
| р. Яна (Кириллов, 1972) | – | <u>34</u> 1,5 | <u>60</u> 3,0 | <u>91</u> 9,0 | <u>110</u> 16,0 | <u>130</u> 28,0 | – | – |
| р. П. Тунгуска (Заделенов, Шадрин, 2010) | <u>75</u> 4,0 | <u>93</u> 9,0 | <u>106</u> 13,7 | <u>126</u> 22,3 | <u>138</u> 29,4 | <u>149</u> 41,5 | – | – |
| р. Н. Тунгуска (Демин, 1990) | – | <u>100</u> 10,5 | <u>119</u> 20,0 | <u>129</u> 25,0 | <u>146</u> 40,0 | – | – | – |
| р. Витим (Кириллов, 1972) | – | <u>104</u> 11,0 | <u>119</u> 15,0 | <u>128</u> 22,0 | <u>133</u> 26,0 | <u>152</u> 38,0 | – | – |
| р. Виллой (Кириллов, 1972) | – | <u>87</u> 6,0 | <u>104</u> 11,0 | <u>117</u> 17,0 | <u>126</u> 21,0 | – | – | – |
| р. Олекма (Кириллов, 1972) | <u>69</u> 5,0 | <u>97</u> 11,0 | <u>103</u> 13,0 | <u>118</u> 20,0 | <u>135</u> 26,0 | – | – | – |

Примечание – над чертой – средняя длина рыб, мм; под чертой – средняя масса рыб, г

3.3.3 Плодовитость тугуна

Нерест тугуна в бассейне р. Хатанга ежегодный, протекает во второй декаде сентября – первой декаде октября, в период ледостава на мелко галечных и песчаных косах в русловой части р. Хета (район устья рр. Боганида, Волочанка) (Лукьянчиков, 1967). По нашим наблюдениям, тугун из р. Хатанга начинает нерестовые миграции в р. Хета в начале сентября и до ледостава. Места его нерестилищ расположены в устье р. Хета и у истока р. Хатанга (Приложение 1). В р. Котуй места нереста и их расположения не известны. По сведениям рыбаков, нерестовые косяки тугуна прослеживаются на значительном расстоянии от устья. Однако систематический вылов рыб со стадией развития VI–II («выбой») в нижнем участке реки свидетельствует о нересте в этом районе.

Для тугуна характерно раннее половое созревание. В массе половой зрелости в р. Хатанга он достигает на третьем году жизни (2+). Отмечены особи, главным образом самцы, созревающие в возрасте 1+. В трехлетнем возрасте все самцы становятся половозрелыми, самки – на год позже. Период полового созревания у самок растягивается на три года, а у самцов – на два. Самцы достигают половой зрелости при длине 71 мм и массе 3–6 г, самки – при длине 93 мм и массе 6,2 г (Будин и др., 2016).

По данным Ф.В. Лукьянчикова (1967) тугун достигал половой зрелости позднее: самки – в 4+ лет, самцы – в 3+ лет, при длине 60–70 мм и массе 4–5 г. Таким образом, за истекшие полвека произошло ускорение полового созревания, однако размеры, при которых рыбы созревают впервые, остались практически неизменными.

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) самок тугуна в р. Хатанга в возрасте 2+ – 5+ лет варьирует от 330 до 1912 икринок и составляет в среднем 858 икринок. Наибольшую абсолютную плодовитость (1912 икринок) имела 4-летняя самка длиной 115 мм и массой 19,8 г. Диапазон колебаний индивидуальной абсолютной плодовитости у одновозрастных и одноразмерных

рыб весьма значителен. Иногда максимальная индивидуальная плодовитость у рыб одной размерной или одной возрастной группы превышает минимальную в 2–3 раза (таблица 3.20).

Таблица 3.20 – Плодовитость тугуна р. Хатанга в зависимости от возраста

| Возраст | ИАП, шт. | ИОП, шт./г | N, экз. |
|---------|---------------------------------|-----------------------------|---------|
| 2+ | <u>596–914</u> 755 ± 55,0 | <u>48–213</u> 126 ± 25,0 | 5 |
| 3+ | <u>330–1912</u> 832 ± 108,0 | <u>51–131</u> 92 ± 6,0 | 17 |
| 4+ | <u>363–1503</u> 783 ± 98,0 | <u>48–118</u> 87 ± 6,0 | 12 |
| 5+ | <u>556–1890</u> 1228 ± 254,0 | <u>70–131</u> 96 ± 11,0 | 5 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.7; в числителе – доверительные интервалы; в знаменателе – среднее и его ошибка

У тугуна четко выражена положительная корреляция между ИАП и размерами тела. Сильная коррелятивная связь проявляется с массой ($r = 0,75$) и длиной тела ($r = 0,55$). Коэффициент корреляции между возрастом и плодовитостью менее выражен и представляет небольшую величину ($r = 0,056$).

Таким образом, на основании анализа исследований за более чем полувека и собственных данных установлено, что для тугуна характерно раннее половое созревание – самцы достигают половозрелости в возрасте 1+ лет, а самки – третьем году жизни (2+).

3.3.4 Миграция тугуна

На основании собственных исследований и опросов тугун в бассейне р. Хатанга постоянно обитает в реках Хатанга, Хета и Котуй. В самой Хатанга тугун встречается на верхнем 50-километровом участке от истока. В р. Хета тугун распространен повсеместно – от устья до р. Боганида (414 км от устья р. Хета). В р. Котуй тугун встречается, но редко. Зачастую о его присутствии

свидетельствуют остатки рыб, обнаруженные в желудках щуки и налима. Достоверно подтверждается его обитание на участке реки от устья до р. Медвежья (359 км от устья р. Котуй). Численность стада тугуна в р. Котуй невысокая и предопределена геоморфологическими и гидрологическими особенностями реки. Тугун, ранее отмеченный Ф.В. Лукьянчиковым (1967) в р. Блудная, в наших исследованиях не зарегистрирован.

Тугун относится к жилым видам рыб, значительных миграций не совершает. Все перемещения тугуна связаны с кормовыми и нерестовыми миграциями. По завершении зимнего периода (вскрытие рек) тугун устремляется для откорма на мелководные, хорошо прогреваемые места. В р. Хатанга местами нагула являются многочисленные левобережные мелководные, хорошо прогреваемые протоки (Тундровая, Ямкинская, Пионерка, верхняя и нижняя Кулема) и пойменные озера (Приложение 1). В р. Хета его нагул проходит преимущественно на заливных низменных участках, протоках, устьевых зонах небольших притоков с песчано-илистым грунтом нижнего и среднего течения реки. В р. Котуй тугун для нагула использует придаточную систему нижнего течения (притоки, пойменные озера).

Кроме кормовых и нерестовых миграций, у тугуна имеют место и суточные передвижения. В светлое время суток он придерживается глубоких участков реки, проток и озер, в сумеречное и ночное время его скопления наблюдаются на мелководных участках (Будин и др., 2016).

В августе тугун покидает кормовые угодья и перемещается в русло рек. По нашим данным, нерест тугуна в р. Хатанга регистрируется в верхнем 50-километровом участке от истока. В р. Котуй основным местом нерестового сосредоточения рыб является участок нижнего течения реки до устья р. Оту-Турара (правобережный приток в 21 км от устья р. Котуй). В р. Хета нерестовые косяки формируются в 60–90 км от устья. Как отмечал Лукьянчиков (1967), нерестовые косяки рыб в реке Хета формируются в нижнем участке реки, в 100–250 км от устья.

Основным районом размножения тугуна является р. Хета. Первые косяки половозрелого тугуна начинают подниматься вверх по реке в конце августа – начале сентября, в зависимости от климатических и гидрологических особенностей года. В массе тугун мигрирует позже – со второй декады сентября по первую декаду октября. Основные места нерестилищ расположены в верховьях реки и ее притоках (реках Волочанка, Боганида) (Лукьянчиков, 1967). Весь миграционный путь рыбы по р. Хета имеет протяженность около 300 км.

Тугун в р. Хатанга проводит значительную часть жизненного цикла в пределах верхнего течения, а для нереста уходит в р. Хета. В р. Котуй места нереста не установлены.

По характеру питания тугун является эврифагом. В период нерестового хода интенсивность питания снижается. Основу пищи составляют воздушные насекомые, в меньшей степени – личинки амфибиотических насекомых.

Таким образом, тугун бассейна 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 левого бережного притока (р. Боганида). На реке Хатанга нижняя граница его распространения зарегистрирована до левого бережного притока р. Новая (60-ый км от истока р. Хатанга).

3.4 Эколого-морфологическая характеристика сига *Coregonus lavaretus pidschian*

Среди наиболее часто встречающихся представителей сиговых рыб на территории всей Сибири (в том числе и в водных объектах Таймырского полуострова) известен сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian*, на протяжении своего обширного ареала представленный многочисленными формами и расами (Решетников, 1963а; 1963б; 1975; 1974; 1980; 1995), обладающий высокой

морфологической и генетической вариабельностью (Остроумов, 1937; Некрашевич, 1948; Романов, 1975; Пичугин и др., 1995; Бочкарев, Романов, 1997; Бочкарев, Зуйкова, 2009.; Романов, Бочкарев, 2009; Балдина, 2010; Боровикова, Махров, 2013; Вышегородцев, Заделенов, 2013; Журавлев и др., 2014; Заделенов и др., 2016; Романов и др., 2016; Богданов и др., 2017; Заделенов и др., 2020а; Заделенов и др., 2020 б; Некрасов, 2020; Гайденок, Заделенов, 2023; Яблоков и др., 2023; Politov et al., 2002; Amundsen, et al., 2004; Bittner et al., 2010; April, et al., 2013; Bockarev, et al., 2017; Sendek, et al., 2017; Zadelenov et al., 2017; Zadelenov et al., 2020 и др.).

В бассейне Хатанга сиг распространен повсеместно от верховий рр. Хета, Котуй до Хатангского залива. Встречается в крупных притоках рр. Маймеча, Большой и Малой Балахня, Попигай. Широко распространен в материковых (Лабаз, Чайкино, Подхребетное, Тоновское и др.) и пойменных озерах. В открытой печати часто встречаются описание 3 форм сига: озерная (высокотелая), озерно-речная (низкотелая) и речная (мелкий и прогонистый). Эти сиги различаются сроками нереста: озерный и речной сиг нерестятся в конце ноября–декабря, озерно-речной – с третьей декады сентября по вторую декаду октября. По этим же критериям многие авторы разделяют этих сигов на формы (субпопуляции) (Решетников, 1980; Лукьянчиков, 1967; Романов, Бочкарев, 2009; Заделенов и др., 2016; Никулина и др., 2016). В бассейне р. Хатанга ранее выделяли три формы сига: озерно-речной, озерный и речной (Михин, 1941; Лукьянчиков, 1967; Москаленко, 1971).

Озерный сиг относится к жилым видам рыб и каких-либо протяженных миграций не совершает. Все перемещения этой формы связаны подвижкой на места нагула и нереста. Озерно-речной сиг на протяжении всего периода жизни обитает в озерах и только в весенний период (половодье) выходит в придаточную систему рек, а осенью возвращается обратно в озера. Речной сиг, по данным Ф.В. Лукьянчикова (1967), обитает в р. Попигай от устья до верховий (Лукьянчиков, 1967). По мнению ряда исследователей, в водоемах полуострова

Таймыр полагается наличие симпатрических форм сига, различающихся сроками нереста и характером питания (Лукьянчиков, 1967; Романов, 1975; Решетников, 1980; Романова, Романов, 1988; Романов, Бочкарев, 2009).

3.4.1 Морфология сига

Озерно-речной сиг. Внешние признаки морфологии озерно-речного сига бассейна р. Хатанга, по нашим данным (Будин и др., 2021), описаны для рыб длиной (по Смитту) 276–436 мм в возрасте 6+ – 17+ лет. Меристические признаки: *D* III–IV 10–13 (в среднем 11,8), *A* III–IV 11–14 (12,3), *P* I 14–15 (14,3), *V* I 10–11 (10,6), чешуй в боковой линии 75–89 (82), жаберных тычинок на первой жаберной дуге 17–21 (18,5), число позвонков 59–62 (в среднем 60). Спина темная, серебристое тело, цвет плавников от светло-темного до черного. Брачный наряд, в виде эпителиальных бугорков, ярче проявляется у самцов. Голова относительно маленькая (16,4–19,8 %, в среднем 18,0 % длины тела по Смитту). Рот небольшой, нижний. Тело невысокое, короткий хвостовой стебель (12,9 %) (таблица 3.21).

Таблица 3.21 – Морфологические признаки озерно-речного сига р. Хатанга, август–сентябрь 2013–2017 гг.

| Признаки | <i>Lim</i> | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | σ | <i>CV</i> (%) | <i>N</i> , экз. |
|------------------------|------------|------------------------|----------|---------------|-----------------|
| <i>FL</i> | 276–436 | 372 ± 6,86 | 36,9 | 9,94 | 29 |
| Меристические признаки | | | | | |
| <i>L.l.</i> | 75–89 | 82 ± 0,65 | 3,48 | 4,25 | 29 |
| <i>Sp.br.</i> | 17–21 | 18,5 ± 0,19 | 1,02 | 5,53 | 29 |
| <i>D_n</i> | 3–4 | 3,90 ± 0,06 | 0,31 | 7,95 | 29 |
| <i>D_в</i> | 10–13 | 11,8 ± 0,15 | 0,80 | 6,80 | 29 |
| <i>A_n</i> | 3–4 | 3,45 ± 0,09 | 0,51 | 14,7 | 29 |
| <i>A_в</i> | 11–14 | 12,3 ± 0,13 | 0,71 | 5,79 | 29 |
| <i>P</i> | 14–15 | 14,3 ± 0,08 | 0,45 | 3,19 | 29 |
| <i>V</i> | 10–11 | 10,6 ± 0,09 | 0,51 | 4,80 | 29 |
| <i>vt</i> | 59–62 | 60,0 ± 0,26 | 1,15 | 1,92 | 19 |

Окончание таблицы 3.21

| Пластические признаки | | | | | |
|-----------------------|-----------|-------------|------|-------|----|
| в % длины по Смитту | | | | | |
| <i>C</i> | 16,4–19,8 | 18,0 ± 0,17 | 0,90 | 4,99 | 29 |
| <i>H</i> | 20,9–30,1 | 23,6 ± 0,4 | 1,86 | 7,91 | 22 |
| <i>h</i> | 6,71–8,13 | 7,5 ± 0,08 | 0,40 | 5,24 | 22 |
| <i>aD</i> | 40,1–44,6 | 42,1 ± 0,27 | 1,26 | 2,99 | 22 |
| <i>aV</i> | 43,7–49,7 | 46,6 ± 0,32 | 1,48 | 3,18 | 22 |
| <i>aA</i> | 48,2–74,2 | 70,8 ± 1,12 | 5,26 | 7,43 | 22 |
| <i>pA</i> | 10,4–15,1 | 12,9 ± 0,28 | 1,34 | 10,34 | 22 |
| <i>lD</i> | 10,6–13,9 | 12,4 ± 0,14 | 0,65 | 5,28 | 22 |
| <i>hD</i> | 14,3–20,9 | 18,6 ± 0,44 | 2,04 | 10,98 | 22 |
| <i>lA</i> | 10,2–14 | 11,8 ± 0,20 | 0,94 | 7,96 | 22 |
| <i>hA</i> | 9,91–14 | 12,5 ± 0,23 | 1,10 | 8,76 | 22 |
| <i>lP</i> | 14,4–18,2 | 16,0 ± 0,18 | 0,84 | 5,24 | 22 |
| <i>lV</i> | 14,2–17,2 | 16,0 ± 0,18 | 0,83 | 5,21 | 22 |
| <i>PV</i> | 25,7–33,9 | 30,1 ± 0,45 | 2,10 | 6,97 | 22 |
| <i>VA</i> | 24,1–30,0 | 26,6 ± 0,29 | 1,37 | 5,15 | 22 |
| В % длины головы | | | | | |
| <i>aO</i> | 20,5–30,3 | 25,9 ± 0,41 | 2,20 | 8,50 | 29 |
| <i>O</i> | 18,2–25,4 | 21,7 ± 0,34 | 1,82 | 8,39 | 29 |
| <i>pO</i> | 48,9–58,3 | 53,6 ± 0,37 | 2,01 | 3,75 | 29 |
| <i>Ch₂</i> | 61,1–73,8 | 66,9 ± 0,56 | 3,01 | 4,51 | 29 |
| <i>i.o.</i> | 27,0–31,5 | 28,6 ± 0,19 | 1,02 | 3,55 | 29 |
| <i>lmx</i> | 21,8–32,1 | 25,3 ± 0,47 | 2,52 | 9,95 | 29 |
| <i>hmx</i> | 8,80–11,7 | 9,68 ± 0,13 | 0,71 | 7,37 | 29 |
| <i>f</i> | 9,40–14,8 | 12,0 ± 0,24 | 1,25 | 10,39 | 26 |
| <i>lmd</i> | 30,8–38,2 | 34,0 ± 0,4 | 2,16 | 6,35 | 29 |
| <i>pD</i> | 38,9–47,5 | 43,5 ± 0,39 | 1,82 | 4,19 | 22 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1; *lmx* и *lmd* – длина верхней и нижней челюсти; *hmx* – ширина верхней челюсти; *f* – высота рыльной площадки

По меристическим признакам озерно-речной сиг бассейна р. Хатанга незначительно отличается от такового сига из оз. Собачье (Заделенов и др., 2016а,б) и оз. Таймыр (Романов, Бочкарев, 2009). При сравнении сига р. Хатанга с сигом из оз. Собачье различия проявляются по двум признакам: числу ветвистых лучей в *D* ($td = 4,05$) и числу чешуй в боковой линии ($td = 4,46$), значения

которых больше у хатангского сига. От сига из оз. Таймыр сиг р. Хатанга отличается по трем признакам из 9 сравниваемых. У него значительно меньше тычинок на первой жаберной дуге ($td = 19,5$), меньше позвонков ($td = 7,16$) и чуть больше ветвистых лучей в D ($td = 2,64$) (таблица 3.22).

Сравнение морфометрических данных озерно-речной формы сига, полученных нами, с данными Ф.В. Лукьянчикова (1967), представляет несомненный интерес. Однако небольшое количество промеров по меристическим признакам (трём признакам и отсутствие ошибки средней) исключает возможность проведения подобного сравнения. По данным Ф.В. Лукьянчикова (1967), единственная величина, по которой удалось провести сравнительный анализ – это число тычинок на первой жаберной дуге ($td = 1,67$), достоверного различия не наблюдается.

Таблица 3.22 – Некоторые меристические признаки озерно-речного сига из водоемов Таймыра

| Признаки | Басс. Хатанга (Будин, 2018а) | Оз. Таймыр (Романов, Бочкаев 2009) | Оз. Собачье (Заделенов и др., 2016а) | td | |
|------------------------|---------------------------------|---------------------------------------|---|-------------|-------------|
| | 1 | 2 | 3 | 1–2 | 1–3 |
| | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | | |
| Меристические признаки | | | | | |
| <i>L.l.</i> | 82,0 ± 0,65 | 81,3 ± 0,43 | 86,6 ± 0,79 | 0,88 | 4,46 |
| <i>Sp.br.</i> | 18,5 ± 0,19 | 23,9 ± 0,20 | 19,6 ± 0,62 | 19,5 | 1,78 |
| <i>Dn</i> | 3,79 ± 0,06 | 4,04 ± 0,14 | 3,73 ± 0,20 | 0,93 | 0,82 |
| <i>Dв</i> | 11,8 ± 0,15 | 11,2 ± 0,18 | 10,9 ± 0,17 | 2,64 | 4,05 |
| <i>An</i> | 3,45 ± 0,09 | 3,50 ± 0,12 | 3,10 ± 0,17 | 0,33 | 1,87 |
| <i>Aв</i> | 12,3 ± 0,13 | 12,0 ± 0,15 | 11,9 ± 0,26 | 1,75 | 1,37 |
| <i>P</i> | 14,3 ± 0,08 | 14,1 ± 0,19 | 13,6 ± 0,46 | 0,70 | 1,55 |
| <i>V</i> | 10,55 ± 0,09 | 10,5 ± 0,10 | 10,9 ± 0,2 | 0,38 | 1,62 |
| <i>vt</i> | 60,0 ± 0,26 | 62,4 ± 0,21 | – | 7,16 | – |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1; полужирным текстом выделены достоверные различия между сравниваемыми признаками при $p \leq 0,05$

Таким образом, при сравнении морфологических признаков озерно-речного сига из разных водоемов выявлены различия по некоторым меристическим признакам. Однако эти различия не выходят за пределы видовой специфичности (Некрашевич, 1948; Богданов, 2008).

Речной сиг. Внешние морфологические признаки речного сига бассейна р. Хатанга описаны для рыб длиной (по Смитту) 194–315 мм в возрасте 6+ – 12+. Меристические признаки: *D* III–IV 10–13 (в среднем 11,7), *A* III–IV 11–13 (11,8), *P* I 11–15 (12,4), *V* I 10–14 (10,4), чешуй в боковой линии 76–86 (79,6), тычинок на первой жаберной дуге 17–20 (17,7), число позвонков 57–60 (58). Рот небольшой, нижний. Тело покрыто чешуей среднего размера. Спина темная, брюхо белое. Короткий хвостовой стебель (12,1 %) (таблица 3.23) (Марков, Будин, 2020).

Таблица 3.23 – Морфологические признаки речного сига р. Хатанга, 2013–2017 гг.

| Признаки | <i>Lim</i> | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | σ | <i>CV</i> (%) | <i>N</i> , экз. |
|------------------------|------------|------------------------|----------|---------------|-----------------|
| <i>FL</i> | 194–315 | 244 ± 5,92 | 35,0 | 14,3 | 35 |
| Меристические признаки | | | | | |
| <i>L.l.</i> | 76–86 | 79,6 ± 0,39 | 2,35 | 2,95 | 35 |
| <i>Sp.br.</i> | 17–20 | 17,7 ± 0,12 | 0,71 | 4,00 | 35 |
| <i>Dв</i> | 10–13 | 11,7 ± 0,13 | 0,81 | 6,95 | 35 |
| <i>Aв</i> | 11–13 | 11,8 ± 0,12 | 0,75 | 6,37 | 35 |
| <i>P</i> | 11–15 | 12,4 ± 0,17 | 1,00 | 8,11 | 35 |
| <i>V</i> | 10–14 | 10,4 ± 0,13 | 0,78 | 7,45 | 35 |
| <i>vt</i> | 57–60 | 58,0 ± 0,16 | 0,90 | 1,56 | 30 |
| Пластические признаки | | | | | |
| В % длины по Смитту | | | | | |
| <i>C</i> | 17,1–24,0 | 19,4 ± 0,19 | 1,13 | 5,84 | 35 |
| <i>H</i> | 21,4–25,5 | 23,4 ± 0,24 | 1,20 | 5,15 | 24 |
| <i>h</i> | 5,05–8,64 | 7,52 ± 0,10 | 0,61 | 8,20 | 35 |
| <i>aD</i> | 37,7–45,5 | 41,0 ± 0,31 | 1,88 | 4,59 | 35 |
| <i>aV</i> | 44,1–57,3 | 48,1 ± 0,43 | 2,59 | 5,38 | 35 |
| <i>aA</i> | 65,8–86,6 | 71,6 ± 0,56 | 3,34 | 4,66 | 35 |
| <i>pA</i> | 9,20–14,0 | 12,1 ± 0,19 | 1,44 | 9,45 | 35 |

Окончание таблицы 3.23

| | | | | | |
|-----------------------|-----------|-------------|------|------|----|
| <i>ID</i> | 2,19–14,6 | 11,7 ± 0,33 | 1,96 | 16,6 | 35 |
| <i>hD</i> | 14,3–21,1 | 18,5 ± 0,19 | 1,51 | 8,21 | 35 |
| <i>lA</i> | 8,80–14,0 | 11,0 ± 0,15 | 1,18 | 10,8 | 35 |
| <i>hA</i> | 10,8–13,5 | 12,1 ± 0,13 | 0,79 | 6,55 | 35 |
| <i>lP</i> | 12,8–19,0 | 15,1 ± 0,26 | 0,26 | 10,3 | 35 |
| <i>lV</i> | 11,3–19,3 | 14,9 ± 0,27 | 1,60 | 10,7 | 35 |
| <i>PV</i> | 24,5–34,6 | 29,3 ± 0,31 | 1,86 | 6,34 | 35 |
| <i>VA</i> | 22,5–31,4 | 26,3 ± 0,22 | 1,70 | 6,49 | 35 |
| <i>pD</i> | 37,8–52,0 | 40,8 ± 0,47 | 2,79 | 6,83 | 35 |
| В % от длины головы | | | | | |
| <i>aO</i> | 20,3–27,6 | 24,8 ± 0,32 | 1,91 | 7,67 | 35 |
| <i>O</i> | 16,8–26,2 | 22,6 ± 0,31 | 1,88 | 8,33 | 35 |
| <i>pO</i> | 40,5–54,5 | 50,8 ± 0,46 | 2,77 | 5,45 | 35 |
| <i>Ch₂</i> | 49,7–70,5 | 63,0 ± 0,61 | 3,62 | 5,47 | 35 |
| <i>i.o.</i> | 20,7–31,8 | 26,7 ± 0,30 | 1,78 | 6,65 | 35 |
| <i>lmx</i> | 20,9–27,0 | 24,7 ± 0,25 | 1,53 | 6,17 | 35 |
| <i>hmx</i> | 8,16–11,3 | 9,88 ± 0,16 | 0,95 | 9,64 | 35 |
| <i>e</i> | 11,6–16,7 | 14,1 ± 0,17 | 1,06 | 7,49 | 35 |
| <i>f</i> | 8,11–12,4 | 10,4 ± 0,16 | 1,00 | 9,56 | 35 |
| <i>lmd</i> | 28,1–40,9 | 36,0 ± 0,45 | 2,68 | 7,45 | 35 |

Примечание – Обозначение как в таблицах 3.1 и 3.22

Сравнение полученных данных с данными Ф.В. Лукьянчикова (1967) показало различия по ряду признаков. У сигов р. Попигай при $p \leq 0,05$ больше жаберных тычинок на первой жаберной дуге ($td = 4,00$) и постдорсальное расстояние ($td = 6,35$), но при этом меньше длина головы ($td = 13,3$) и длина рыла ($td = 12,3$) (таблица 3.24).

Речной сиг системы р. Хатанга значительно отличается по меристическим и пластическим признакам от сигов рр. Енисей и Лена (Решетников, 1980; Заделенов и др., 2016а,б). Различия при $p \leq 0,05$ между сигом р. Хатанга и р. Енисей проявляются в числе тычинок на первой жаберной дуге ($td = 12,3$) и длине рыла ($td = 12,3$), значения которых больше у енисейского сига, а также в

длине головы ($td = 13,3$) и горизонтальном диаметре глаза ($td = 5,05$), которые уступают сига р. Хатанга. От сига р. Лена сиг р. Хатанга отличается меньшим числом жаберных тычинок ($td = 4,33$), большей длиной головы ($td = 2,27$), длиной рыла ($td = 5,73$) и диаметром глаза ($td = 4,78$) (таблица 3.24).

Таблица 3.24 – Некоторые морфологические признаки речного сига из различных водоемов

| Признак | Р. Хатанга (Будин и др., 2020) | р. Попигай (Лукьянчиков, 1967) | р. Енисей (Некрашевич, 1948) | р. Лена (Борисов, 1928) | td | | |
|---------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|----------------------------|-------------|-------------|-------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 1–2 | 1–3 | 1–4 |
| | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | | | |
| <i>Sp.br.</i> | 17,7 ± 0,12 | 18,6 ± 0,19 | 19,8 ± 0,12 | 18,5 ± 0,14 | 4,00 | 12,3 | 4,33 |
| В % длины по Смитту | | | | | | | |
| <i>C</i> | 19,4 ± 0,19 | 16,4 ± 0,12 | 16,5 ± 0,09 | 18,9 ± 0,11 | 13,3 | 12,3 | 2,27 |
| <i>pD</i> | 40,8 ± 0,47 | 44,1 ± 0,22 | – | 42,6 ± 0,23 | 6,35 | – | 3,43 |
| <i>lD</i> | 11,7 ± 0,33 | 11,9 ± 0,1 | 11,9 ± 0,08 | 12,0 ± 0,12 | 0,58 | 0,58 | 0,85 |
| В % от длины головы | | | | | | | |
| <i>aO</i> | 24,8 ± 0,32 | 20,0 ± 0,22 | 26,1 ± 0,27 | 22,4 ± 0,27 | 12,3 | 3,10 | 5,73 |
| <i>O</i> | 22,6 ± 0,31 | 22,1 ± 0,13 | 20,9 ± 0,13 | 20,6 ± 0,28 | 1,48 | 5,05 | 4,78 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1; полужирным текстом выделены достоверные различия между сравниваемыми признаками при $p \leq 0,05$

Таким образом, при сравнении морфологических признаков речного сига из разных водоемов выявлены различия по некоторым меристическим признакам. Однако эти различия опять же не выходят за пределы видовой специфичности. По данным В.И. Романова и др. (2012), подобные расхождения свидетельствуют о значительной изменчивости пыжьяновидных форм сига и отражают специфику условий обитания в пределах его ареала.

3.4.2 Размерно-возрастной состав сига

Речной сиг. Материал для описания сига бассейна р. Хатанга отбирался из сетных и неводных уловов 2013–2017 гг. Эта форма сига в уловах на р. Хатанга

представлена особями от 4+ до 12+ лет, длиной (по Смитту) 152–329 мм, массой 36–492 г. Наиболее многочисленной группой являются рыбы длиной (по Смитту) от 250 до 270 мм и массой от 148 до 270 г. В целом, по всем уловам средняя длина речного сига составила $232 \pm 3,59$ мм, масса – $147 \pm 8,61$ г (таблица 3.25). Размеры самок превышают размеры самцов как по длине, так и по массе. В уловах самки по численности незначительно преобладают над самцами (60,5 % и 39,5 % соответственно). В неводных уловах основная масса рыбы состоит из неполовозрелых особей.

Таблица 3.25 – Размерно-возрастная характеристика сига речной формы, оба пола, р. Хатанга, 2013–2017 гг.

| Возраст | FL, мм | | Q, г | | N, экз. |
|---------|---------|------------------------|---------|------------------------|---------|
| | Lim | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | Lim | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | |
| 4+ | 200 | – | 72 | – | 1 |
| 5+ | 152–211 | $193 \pm 5,08$ | 40–82 | $68 \pm 3,79$ | 16 |
| 6+ | 170–250 | $196 \pm 4,92$ | 36–148 | $67 \pm 6,35$ | 22 |
| 7+ | 197–276 | $218 \pm 3,38$ | 54–210 | $99 \pm 6,24$ | 28 |
| 8+ | 212–266 | $234 \pm 5,49$ | 83–210 | $136 \pm 12,94$ | 14 |
| 9+ | 259–272 | $264 \pm 1,55$ | 198–253 | $234 \pm 7,56$ | 7 |
| 10+ | 260–297 | $275 \pm 2,03$ | 240–286 | $258 \pm 2,74$ | 20 |
| 11+ | 272–329 | $293 \pm 5,83$ | 250–492 | $306 \pm 23,44$ | 10 |
| 12+ | 301 | – | 342 | – | 1 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1

По данным Ф.В. Лукьянчикова (1967), в середине прошлого столетия в бассейне р. Хатанга речной сиг отмечен в р. Попигай. Он был некрупной формы, максимальной длиной до 320 мм и массой до 500 г, в р. Хатанга речная форма сига автором не описывалась. За 5-ти летний период исследований (2013–2017 гг.) речной сиг в р. Хатанга старше 12+ лет в уловах не отмечен. В наших сборах речной сиг представлен 9-ю возрастными группами (от 4+ до 12+). Доминируют особи 5+ – 8+ лет, эти четыре возрастные категории обеспечивали свыше 65 % уловов (таблица 3.25).

Озерно-речной сиг. Биологический материал отбирался из сетных уловов и представлен особями от 6+ до 18+ лет, длиной (по Смитту) 255–446 мм (средняя $356 \pm 4,29$), массой 239–429 г (средняя $336 \pm 4,12$). Наиболее многочисленной группой являлись рыбы длиной от 340 до 380 мм и массой от 392 до 810 г (таблица 3.26). В уловах самки по численности незначительно преобладают над самцами (60,8 % и 39,2 % соответственно).

Таблица 3.26 – Размерно-возрастная характеристика сига озерно-речной формы, оба пола 2013–2017 гг.

| Возраст | FL, мм | | Q, г | | N, экз. |
|---------|---------|------------------------|----------|------------------------|---------|
| | Lim | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | Lim | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | |
| 6+ | 255 | – | 160 | – | 1 |
| 7+ | 276–292 | $283 \pm 4,81$ | 210–266 | $231 \pm 17,5$ | 3 |
| 8+ | 257–337 | $299 \pm 9,38$ | 176–408 | $290 \pm 27,8$ | 9 |
| 9+ | 310–374 | $339 \pm 6,51$ | 308–715 | $444 \pm 44,9$ | 8 |
| 10+ | 285–378 | $341 \pm 9,66$ | 234–660 | $462 \pm 38,1$ | 10 |
| 11+ | 321–405 | $349 \pm 8,22$ | 378–855 | $541 \pm 49,5$ | 9 |
| 12+ | 312–417 | $359 \pm 7,95$ | 330–920 | $594 \pm 48,4$ | 15 |
| 13+ | 328–432 | $378 \pm 11,2$ | 432–1125 | $720 \pm 83,4$ | 10 |
| 14+ | 337–446 | $371 \pm 10,0$ | 444–1155 | $689 \pm 72,3$ | 10 |
| 15+ | 345–437 | $396 \pm 11,0$ | 450–960 | $739 \pm 77,0$ | 8 |
| 16+ | 358–436 | $394 \pm 9,39$ | 534–1120 | $858 \pm 75,3$ | 9 |
| 17+ | 361–436 | $390 \pm 16,20$ | 520–1120 | $747 \pm 129,7$ | 4 |
| 18+ | 384 | – | 660 | – | 1 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1

За время исследований (2013–2017 гг.) озерно-речной сиг в р. Хатанга старше 18+ лет в уловах не отмечен. Эта форма сига в уловах состояла из 13-ти возрастных групп, причем основную массу рыбы представляли особи 10+ – 14+ лет, на эти возрастные группы приходилось свыше 55 % уловов (таблица 3.26).

Озерный сиг. По мнению ряда авторов – это наиболее многочисленная форма пыжьяноводных сигов на полуострове Таймыр (Подлесный,

Лобовикова, 1951; Михин, 1955; Романов, 1975; Романов, Тюльпанов, 1985; Бочкарев, Романов, 1997; Романов, Бочкарев, 2009 и др.). Повсеместно встречается в озерах бассейна р. Хатанга (Лукьянчиков, 1967). Материал по озерному сига отобран из уловов рыбаков-любителей из оз. Бай-Кюель. Вся рыба была половозрелой в возрасте 13+ – 17+ лет, длиной (по Смитту) 334–379 мм, массой 596–887 г (таблица 3.27).

Таблица 3.27 – Размерно-возрастная характеристика сига озерной формы, оба пола 2013–2017 гг.

| Возраст | FL, мм | | Q, г | | N, экз. |
|---------|---------|------------------------|---------|------------------------|---------|
| | Lim | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | Lim | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | |
| 13+ | – | 339 | – | 709 | 1 |
| 14+ | – | 352 | – | 729 | 1 |
| 16+ | 334–379 | 354 ± 4,43 | 596–958 | 744 ± 15,4 | 3 |
| 17+ | 352–361 | 356 ± 4,35 | 713–887 | 777 ± 17,5 | 3 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1

Таким образом, впервые описана речная форма сига в р. Хатанга. Дана краткая характеристика размерно-возрастной структуры трех форм сигов р. Хатанга, различающихся некоторыми морфологическими признаками, характеристикой роста, демографическими показателями и местами обитания. Так, речной сиг представлен 9-ю возрастными группами (от 4+ до 12+ лет); озерно-речной сиг в исследуемом материале состоял из 13-ти возрастных групп (6+ – 18+ лет); озерный сиг представлен только четырьмя возрастными группами.

3.4.3 Половое созревание и плодовитость сига

Озерно-речной сиг становится половозрелым в 7+ лет. В массе половой зрелости в р. Хатанга он достигает на десятый год жизни (9+). Отмечены особи, главным образом самцы, созревающие в возрасте 6+. В девятилетнем возрасте все самцы становятся половозрелыми, самки на год позже. По нашим

наблюдениям, период полового созревания у самок растягивается на три года, а у самцов – на два. Самцы достигают половой зрелости при длине 292 мм и массе 266 г, самки – 328 мм и массе 362 г.

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) самок (4 экз.) озерно-речного сига в р. Хатанга в возрасте 11+ – 14+ лет варьирует от 16,3 до 32,6 тыс. икринок и составляет в среднем 23,6 тыс. икринок. Наибольшую абсолютную плодовитость (32,6 тыс. икринок) имела 13-летняя самка длиной 417 мм и массой 1072 г.

В уловах речной сиг был неполовозрелым, а озерная форма сига была представлена особями, пропускающими нерест.

3.4.4 Миграция сига

Распространение и миграция. Для подготовки этого раздела материал собирался из контрольных ловов. Кроме того, использованы критически проанализированные опросные сведения коммерческих рыболовов и местного населения о распространении сига в водных объектах бассейна, таких как рр. Попига́й, Волочанка, Хета, Котуй, Хатанга и Хатангский залив.

Озерный сиг. В бассейне р. Хатанга сиг распространен повсеместно, как в крупных озерах северной части Таймырского полуострова (Чайкино, Подхребетное, Лабаз, Тонское, Харгы, Роговое, Портягино), так и в малых озерах (Сопочное, Кокора, Турупкино и т.д.) по левобережью рек Хатанга, Хета (Лукьянчиков, 1962). По правобережью этих рек он распространен в крупных озерах (Голдывул, Эльген-Кюель, Улахан-Бедией, Томмот) (Романов, Бочкарев, 2009; Романов и др., 2020). Озерный сиг относится к жилым видам рыб и каких-либо протяженных миграций не совершает. Все перемещения этой формы связаны подвижкой на места нагула и нереста.

Озерно-речной сиг. В самой реке Хатанга сиг встречается на участке от истока до устья. В р. Хета сиг распространен от р. Волочанка (415 км от устья р. Хета) до устья, в р. Котуй – от п. Каяк (на 100 км от устья р. Котуй) до устья

(Лукьянчиков, 1967). По нашим данным, он отмечается в р. Котуй на участке реки от устья до р. Катуйкан (243 км от устья р. Котуй). В р. Котуй встречается постоянно, но большой численности не образует, что определяется геоморфологическими и гидрологическими особенностями реки. До половозрелости сиг нагуливается в озерах, после чего в весенний период (половодье) мигрирует («выходит») в придаточную систему рек. Нагульные и нерестовые участки озерно-речного сига пересекаются с местами нагула и нереста речного сига. По нашим данным, озерно-речной сиг начинает нерестовые миграции в третьей декаде сентября, которые оканчиваются во время ледостава. Места его нерестилищ расположены в устьевых участках притоков, впадающих в рр. Хета, Котуй и р. Хатанга (Приложение 1). Нерест озерно-речного сига проходит обычно в конце ноября, при температуре воды ниже 2 °С, а у речного сига нерест – на месяц раньше.

Образование симпатричных форм сигов, различающимися сроками нереста, описывали исследователи оз. Таймыр (Михин, 1955; Романов, 1975; Романов, Тюльпанов, 1985; Романова, Романов, 1988; Романов и др., 2015).

Речной сиг. По опросным и собственным исследованиям, речная форма сига распространена в притоках рек Хатанга, Котуй, Хета, Попигай, а также в реках, впадающих в Хатангский залив. В самой р. Хатанга эта форма обитает от истока до залива. В реках Котуй, Хета – повсеместно. По данным В.С. Михина (1941), сиг в Хатангском заливе распространен в опресненных участках по левому берегу до р. Сенька и по правому берегу до бухты Кожевникова. Ф.В. Лукьянчиков (1967) описывает в бассейне р. Хатанга речную форму в р. Попигай.

В реках Хатанга, Котуй, Хета после ледохода сиг от 0+ – 4+ лет перемещается на места нагула в прибрежные участки рек с песчано-галечным грунтами и глубиной 1–4 м, а также в устьевые участки притоков. Более крупные экземпляры в дневное время суток обитают в заводях и на глубоководных

участках рек с медленным течением, в вечернее время они подходят в прибрежные участки для питания.

По нашим данным, половозрелые сиги в р. Хатанга концентрируются в летний период (июнь-август), при температуре воды не ниже 10 °С, на всем протяжении реки от истока до устья. В р. Котуй нерестовые скопления рыб зарегистрированы на участках реки до 243-го км от устья (правый приток р. Катуйкан), в р. Хета – на 60–90 км от устья.

Основными местами нерестилищ являются устьевые участки придаточной системы рр. Хета, Котуй, Хатанга. Нерестовая миграция в придаточную систему рек приходится на первую – третью декаду сентября, при достижении температуры воды ниже 4 °С, и зависит от климатических и гидрологических особенностей года. В массе сиг нерестится позже: во второй декаде октября по начало ноября.

Известно, что в р. Попигай сиги в течении лета совершают нагульные миграции в пойменные озера и обратно, места нерестовых участков не известны, половозрелые рыбы распространены равномерно по всей реке (Лукьянчиков, 1967). По данным В.С. Михина (1941), сиг в Хатангском заливе обитает в губе и заливе. Распределение его в период нагула неизвестно, но мы предполагаем, что нагул проходит так же, как и в рр. Хатанга, Котуй и Хета.

Таким образом, озерная форма сига бассейна р. Хатанга относится к жилым видам рыб, протяженных миграций не совершает, нагул и нерест проходит в озерах. Озерно-речная форма сига распространена во всей придаточной системе рек бассейна р. Хатанга. До половозрелости сиг нагуливается в озерах, после чего в весенний период (половодье) мигрирует притоки рек. Речная форма сига распространена в притоках рек Хатанга, Котуй, Хета, Попигай и в реках, впадающих в Хатангский залив.

3.4.5 Питание сига

По характеру питания сига в бассейне р. Хатанга, типичные бентофаги. У исследованных озерно-речного и речного сигов (10 экз. в возрасте 5+ – 14+ лет) во время нерестового хода интенсивность питания невелика (Будин, 2018а; Марков, Будин, 2020). Индекс наполнения кишечных трактов колебался от 0,5 до 25,5 %, кишечники 25 % рыб были пустыми. Основным компонентом питания сигов являются двухстворчатые моллюски – 98,4 %, а также гаммарусы – 0,8 %, ручейники – 0,5 % и хирономиды – 0,3 %.

В пищевом комке сигов было зарегистрировано 11 видов, из них: ручейники *Anabolia soror*, хирономиды *Paracladopelma camptolabis*, моллюски *Euglesa sp.*, *Pisidium amnicum*, *Sphaerium rivicola*, *Lymnaea ovata*, *Lymnaea lagotis*, *Valvata sibirica*, *Valvata klinensis*, *Valvata pulchella* и амфиподы. Возрастные изменения состава пищи в нерестовом стаде не выражены.

Таким образом, основным компонентом в питании сигов в бассейне р. Хатанга преимущественно двухстворчатые моллюски.

3.5 Эколого-морфологическая характеристика чира *Coregonus nasus*

Чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) – озерно-речная рыба. Стабильный, монотипический вид. На всем протяжении ареала (от Волонги в Чешской губе до Аляски) не образует каких-либо географических единиц (Решетников, 1980; Scott, Crossman, 1973).

Первые сведения о чире в бассейне р. Хатанга приведены Л.С. Бергом (1926), затем В.С. Михиным (1941). Далее более подробное описание по биологии чира дал Ф.В. Лукьянчиков (1967). В последующие годы информация о биологических характеристиках чира носит фрагментарный характер и основывается только на промысловом изъятии водных биологических ресурсов (Богданов, Богданова, 2003).

В бассейне р. Хатанга чир распространен от истоков р. Хета до залива. Обитает, главным образом, в пойменных и материковых озерах, в заливе чаще встречается в устьях рр. Большой Балахня и Гусиха (Лукьянчиков, 1962б, 1967).

Чир относится к долгоживущим рыбам. Так, по нашим данным и источникам в открытой печати, известно, что максимальный возраст рыб этого вида в р. Енисей и оз. Таймыр составляет 25+ лет, в р. Хатанга – 17+ лет. В период становления половой зрелости наибольших размеров достигают особи в оз. Таймыр (Заделенов, Шадрин, 2007), р. Пясины (Заделенов и др., 2020а) и р. Юрибей (Вышегородцев, 1974), р. Таз (Тунев, 2017).

В связи с разведкой, добычей и транспортировкой углеводородного сырья и других минеральных ресурсов на полуострове Таймыр, необходимо проводить мониторинг экологического состояния водных биологических ресурсов и среды их обитания в бассейне р. Хатанга. Особую актуальность это мероприятие приобретает на фоне крупнейшей экологической катастрофы в Арктике – из-за разлива дизельного топлива в г. Норильске в 2020 г. Чир – один из составных элементов арктической фауны рыб, но системных исследований его не проводилось.

3.5.1 Морфология чира

Морфологические признаки, по нашим данным, описаны по 4-м экз. длиной 499 и 611 мм, в возрасте 12+ – 14+ лет. Меристические признаки: *D* IV 10–11; *A* IV 11–12; *P* I 15–16; *V* I 10; число чешуй в боковой линии 87–101, в среднем $93 \pm 3,22$; жаберных тычинок на 1-й дуге 21–22; число позвонков без уростиля 58–65, среднее $61 \pm 1,55$. Тело серебристо-темное с золотистым оттенком. Голова относительно небольшая, рыло впереди немного с горбом. Во время нереста у особей на голове, теле и плавниках образуются белые эпителиальные бугорки (Будин, 2018б).

3.5.2 Размерно-возрастной состав чира

По нашим данным, в уловах в бассейне р. Хатанга чир представлен особями длиной (по Смитту) от 93 до 611 ($465 \pm 7,3$) мм, массой 15–3510 (1400 ± 74) г, в возрасте от 1+ до 14+ лет. Колебания в линейном и весовом росте значительны, например, в возрасте 13+ лет длина колеблется от 495 до 594 мм и масса от 1465 до 3320 г (таблица 3.28). Длина самцов в уловах – от 320 до 560 мм, преобладают размерные группы 360–520 мм, длина самок – от 320 до 610 мм, большая часть – 380–530 мм.

За 5-ти летний период (2013–2017 гг.) исследований чира старше 14+ лет в уловах не встречено. В уловах он представлен 13-тью возрастными группами (от 1+ до 14+ лет). Основную массу составляют экземпляры 9+ – 11+ лет. На эти три группы приходится 51 %. Соотношение самцов и самок примерно одинаково. По материалам Ф.В. Лукьянчикова (1967), в бассейне р. Хатанга ловились шестнадцатилетние рыбы длиной тела 570 мм и массой 3500 г.

Таблица 3.28 – Размеры чира по возрастным группам, река Хатанга, 2013–2017 гг.

| Возраст, лет | <i>FL</i> , мм | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | <i>Q</i> , г | $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | <i>N</i> , экз. |
|--------------|----------------|------------------------|--------------|------------------------|-----------------|
| 1+ | 93–120 | $103 \pm 6,3$ | 15–46 | $29 \pm 5,4$ | 4 |
| 3+ | 350 | – | 532 | – | 1 |
| 4+ | 360 | – | 548 | – | 1 |
| 5+ | 321–379 | $350 \pm 12,6$ | 412–680 | $530 \pm 48,3$ | 5 |
| 6+ | 340–455 | $408 \pm 24,9$ | 500–1444 | 992 ± 243 | 4 |
| 7+ | 345–500 | $419 \pm 21,3$ | 560–1430 | 922 ± 130 | 6 |
| 8+ | 386–480 | $444 \pm 16,6$ | 820–1764 | 1240 ± 153 | 5 |
| 9+ | 406–562 | $466 \pm 15,0$ | 950–2110 | 1340 ± 114 | 10 |
| 10+ | 370–556 | $472 \pm 8,4$ | 1035–1885 | $1410 \pm 56,5$ | 18 |
| 11+ | 443–560 | $492 \pm 10,7$ | 1170–2260 | 1590 ± 110 | 11 |
| 12+ | 498–556 | $526 \pm 9,9$ | 1674–2945 | 2160 ± 230 | 5 |
| 13+ | 495–594 | $531 \pm 14,0$ | 1465–3320 | 2130 ± 270 | 7 |
| 14+ | 535, 611 | – | 2225, 3510 | – | 2 |

Примечание – Обозначения как в таблице 3.1

Ростовые характеристики чира бассейна р. Хатанга по достижению половой зрелости практически аналогичны таковым из бассейнами Енисея, Пясины, Таймыра (Решетников, 1980; Разнообразие рыб Таймыра..., 1999; Заделенов, Шадрин, 2007; Заделенов и др., 2020б).

Таким образом, размерно-возрастная характеристика чира бассейна р. Хатанга представлена особями длиной (по Смитту) от 93 до 611 мм, массой 15–3510 г, в возрасте от 1+ до 14+ лет.

3.5.3 Половое созревание и плодовитость чира

В бассейне р. Хатанга чир становится половозрелым в 7+ (самцы) и 8+ (самки). В массе половой зрелости в системе бассейна он достигает на два-три года позже. Период полового созревания у самцов растягивается до 9 лет, а у самок до 11 лет. Самцы и самки достигают половой зрелости при длине 440–480 мм и массе 1500–1700 г.

Местами нереста чира служат участки рек и проток со спокойным течением, с песчано-галечным и песчано-илистыми грунтами на глубине до 4–5 м. По наблюдениям Ф.В. Лукьянчикова (1967), нерест рыбы проходит в третьей декаде сентября – третьей декаде октября, в период ледостава на песчано-галечных и песчано-илистых косах.

По нашим данным индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) самок чира в р. Хатанга в возрасте 9+ – 14+ лет варьирует от 15,6 до 49,4 тыс. икринок и составляет в среднем $29,9 \pm 3,3$ тыс. икринок. Наибольшую абсолютную плодовитость (49,4 тыс. икринок) имела 14-ти летняя самка длиной 611 мм и массой 3510 г (Будин, 2018б). По данным Ф.В. Лукьянчикова (1967), диапазон колебаний индивидуальной абсолютной плодовитости у одновозрастных и одноразмерных рыб весьма значителен. Иногда максимальная индивидуальная плодовитость у рыб одного размерного или одной возрастной группы превышает минимальную в 4–5 раз.

Места нерестилищ чира расположены в притоках и по берегам от истока до устья р. Хета и левобережью р. Хатанга от истока до устья. В р. Котуй основные нерестилища расположены в системе проток (до 40 км от устья р. Котуй), а также в р. Оту-Турара на 20 км от устья (Будин, 2018б). По материалам Ф.В. Лукьянчикова (1967), нерестилища рыбы расположены в русловой части р. Хета (до 550 км от истока реки), р. Боганида (до 60 км от устья), р. Большая Балахня (до 80 км от устья).

В результате анализа литературных источников (Лукьянчиков, 1967) и собственные исследования чира в бассейне р. Хатанга, сделан вывод, о том, что за истекшие полвека существенных изменений в сроках полового созревания не произошло.

3.5.4 Питание чира

Собранные пробы питания (желудочно-кишечные тракты) в 2015–2017 годах показали, что разновозрастной чир в бассейне р. Хатанга является ярко выраженным монофагом – бентофагом, в его рационе отмечены только моллюски видов *Euglesa sp.*, *Sphaerium rivicola*, *Valvata sibirica*, *Valvata klinensis*, *Valvata depressa* (Будин, 2018б).

Вскрытие желудков рыб, имеющих длину тела от 337 мм до 508 мм, показало, что в рационе чира доминировали брюхоногие моллюски (52 % от общей биомассы), хотя в составе зообентоса эти организмы составляют не более 2 % (рисунок 3.7). По классификации Ю.А. Шустова, р. Хатанга имеет низкий уровень корма (Шустов, 1983).

По материалам Ф.В. Лукьянчикова (1967), в Хатангской губе в летний период пища чира состояла из личинок тендипедид, олигохет, моллюсков, амфипод, личинок насекомых и водной растительности.

По данным В.Н. Долгина (2009), сеголетки чира, достигшие к осени 120–160 мм, полностью переходили на питание личинками хирономид. У рыб старших возрастов спектр питания расширяется за счет моллюсков. У трех-

четырёхлётки чира в пищевых комках преобладают личинки хирономид, а моллюски составляют от 18 до 50 % по массе, значительно уступая им по численности.

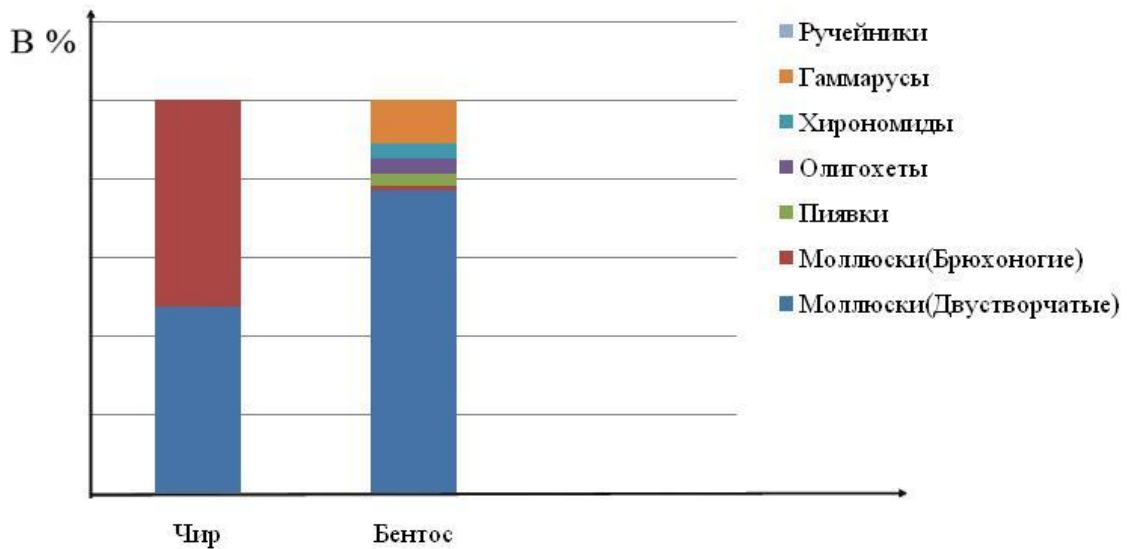


Рисунок 3.7 – Питание чира р. Хатанга, 2015–2017 годах

3.5.5 Миграция чира

По данным Ф.В. Лукьянчикова (1967), в 60-х годах прошлого века чир был широко распространен в материковых озерах (Лабаз, Подхребетное и т.д.) и в пойменных озерах бассейна р. Хатанга. На основании собственных исследований в 2013–2017 гг. и опросных сведений, полученных от местного населения, в бассейне р. Хатанга чир повсеместно распространен, в основном, в озерах, которые имеют сообщение с рекой в виде проток. Иногда попадает в солоноватых водах Хатангского залива (бухты Сындасско и Кожевникова), в устьевых участках рр. Большая Балахня и Гусиха. В рр. Хатанга и Хета чир отмечен от истока до устья, а также в притоках реках Волочанка, Боганида, Новая, Попигай, Малая и Большая Балахня и др. В р. Котуй чир встречается на 60-ти км участке реки от устья (Будин, 2018б).

Нерестовая миграция продолжается в три – четыре недели. Во второй декаде сентября, когда происходит понижение температуры воды, он концентрируется в нерестовые косяки. После нереста частично возвращается в материковые и незамерзающие пойменные озера, а часть рыбы остается в наиболее глубоких ямах в реке и ее протоках. В период весеннего половодья личинки чира разносятся по всему бассейну р. Хатанга, большая часть заносится в пойменные озера, откуда они возвращаются в реку уже взрослой рыбой. По мнению П.А. Попова (2013), А.А Вышегородцева, В.А. Заделенова (2013), для стимуляции созревания половых продуктов чира необходимо наличие речной системы.

По данным В.А. Игнатъева (1972), В.Д. Богданова (2000), чир не выходит в реки, если в озерах присутствуют благоприятные условия для нагула, нереста и зимовки. По нашему мнению, в бассейне р. Хатанга такими материковыми озерами являются оз. Лабаз, Подхребетное, Портнягино.

На основании полученных данных можно сделать вывод о том, что в бассейне р. Хатанга чир встречается повсеместно, в озерах, которые имеют сообщение с рекой в виде проток, но иногда отмечается в солоноватых водах Хатангского залива (бухты Сындасско и Кожевникова). Достигнув половой зрелости в период весеннее половодье (вторая декада июня), мигрирует из озер в реки и протоки для дозревания половых продуктов, после нереста возвращается в пойменные озера.

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

Первые сведения о промысле в бассейне р. Хатанга датируются началом XIX века (Берг, 1926). До 1936 г. промысел рыбы в бассейне носил потребительский характер, при котором вся выловленная рыба использовалась для личных нужд (личное потребление, заготовка на зиму рыбы, прокорм собак, привада пушных зверей). В последующие годы, вплоть до 1942 г., закуп рыбы у местных жителей осуществляло Управление Северного морского пути. Далее, с 1942 и до 1994 гг. добычей рыбы занимались Хатангский рыбозавод, совхозы Таймырского автономного округа и рыбозаготовители Эвенкийского автономного округа. В промысле применяли закидные невода длиной 350–450 м, которые использовались преимущественно в сентябре, в период нерестового хода ряпушки (в среднем 45 неводов). Сетной лов велся почти круглогодично, как в реках, так и в озерах. По данным контролирующих органов, для добычи рыбы использовали в среднем 3,5–4,0 тыс. шт. сетей. Количество рыбаков, занятых промыслом рыбы составляло в среднем около 200–240 человек, в период нерестового хода сиговых их число увеличивалось до 360–400 человек (Богданов, Богданова, 2003, 2008).

В настоящее время в промысле применяют закидные невода длиной 50–300 м, общее количество их сократилось до 15 шт. По сравнению с периодом развитого промысла (1986–1990 гг.), в 3–3,5 раза снизилось число выставляемых сетей, оно составляет 0,9–1,2 тыс. штук. Количество рыбаков, участвующих в промысле, не превышает среднего значения прошлого столетия.

В 1986–1990 гг. в бассейне р. Хатанга среднегодовая добыча составила 1138 т, что соответствовало второму месту по вылову в Красноярском крае – 17%. Первое место в добыче рыбы был бассейн Енисея, на который приходилось в среднем около 56% (с водохранилищами – 65%) общего вылова. С началом экономических реформ и с закрытием Хатангского рыбозавода

(1994 г.) государственного объединения «Красноярскрыбпром» добыча рыбы снизилась. С 1991 по 2023 гг. среднегодовой вылов не превышал 567 т.

Объем вылова в 2000–2018 гг. в значительной степени определялся уловами ряпушки – 51 %, муксуна, чира и сига – по 10 %, налима и щуки – по 8 %. Доля остальных видов (гольцы, хариус, пелядь, омуль арктический, корюшка) в сумме составляла 3 %. Основной промысел сосредоточен в речной системе бассейна. Отмечается 2 пика уловов: первый (около 20 % вылова) приходится на нагульные миграции рыб в июне-июле, второй – на нерестовые миграции и скат после нереста в августе-ноябре (около 80 %). В зимний период рыбаки совмещают рыбный промысел с добычей пушных животных.

Объем вылова в последнее пятилетие существенно снизился, кроме того, изменился и видовой состав рыбы. По-прежнему доминирует в уловах ряпушка – 39 %, остальные виды остались на прежнем уровне или с небольшим увеличением (муксун, чир и сиг – по 10 %, налима и щука – по 8 %, голец, хариус, пелядь, омуль арктический, корюшка – по 3 %).

В настоящее время промысловые усилия сконцентрированы в наиболее удобных местах лова и на видах рыб, пользующихся спросом. Большая удаленность бассейна р. Хатанга от основных потребителей, высокая стоимость авиаперевозок ведут к значительному удорожанию рыбной продукции, что существенно затрудняет ее реализацию за пределами бассейна. С 1994 года прекратил свою деятельность Хатангский рыбозавод. Право собственности на Хатангский рыбозавод перешло к Муниципальному унитарному оптово-розничному предприятию (МУОРП). К началу 2020 гг. МУОРП также прекратило деятельность по добыче рыбы. От перерабатывающей базы рыбозавода в рабочем состоянии сохранился только мерзлотник. Совхозы были преобразованы в Государственные унитарные сельскохозяйственные предприятия (ГУСХП), которые в 2003 г. были реорганизованы в промыслово-рыболовецкие артели (ПРА). На смену отлаженной в XX веке системе добычи, транспортировки и переработки рыбы, осуществляемой Хатангским

рыбозаводом, пришли мелкие рыбодобывающие организации. Коренные малочисленные народы Севера, Сибири и Дальнего Востока начали организоваться в промысловые сельскохозяйственные артели (ПСА), соседско-родовые общины (СРО), территориально соседские общины (ТСП) и прочие объединения. В настоящее время в бассейне р. Хатанга выловом рыбы занимаются около 40 промысловых бригад.

С середины 90-х годов XX века большая часть промысловых участков, в первую очередь на озерах, не используется. Практически отсутствует рыбный промысел в р. Котуй и в северных районах Хатангского залива. В р. Хета вылов рыбы осуществляется вблизи населенных пунктов на расстоянии 60–80 км. В р. Хатанга отлов рыбы преимущественно ведется на 100-километровом участке от истока. В период преднерестового скопления и ската рыбы организован промысловый лов в низовьях реки (40–60 км от устья), в дельте и губе. Промысловые усилия сконцентрированы в наиболее удобных местах лова, во время нерестового хода сиговых рыб и видов рыб, пользующихся большим спросом (корюшка, хариус, окунь). Отметим, что возросла «утечка» ценных видов из уловов; в целом, учет выловленной рыбы ведется неудовлетворительно.

До середины 90-х годов прошлого столетия добыча рыбы осуществлялась не только в речной системе бассейна р. Хатанга – промысел постоянно велся в озерах Ессей, Портнягино, Лабаз, Тонское, Кунгасалах, Арылах, Подхребетное, Харгы (Лукьянчиков, 1967, Богданов, Богданова, 2003).

С начала 2000-х гг. промысел на озерах ведется эпизодически, поскольку в значительной степени связан с большими транспортными расходами (вертолет) по доставке рыбаков на промысловые участки и вывозу добытой рыбы. Возможности промысловиков (рыбозаготовителей) по реализации добытой рыбы ограничены. В сложившихся условиях интенсивность промысла существенно снизилась (Будин, 2017а,б).

Для многих рыбодобытчиков рыбный промысел не является основным видом деятельности. Часто они не обладают достаточными финансовыми

ресурсами, местом для хранения добытой рыбы (мерзлотниками), а также соответствующим оборудованием для ее переработки. После закрытия рыбозавода, соответственно, прекратилось снабжение рыбозаготовителей сетеснастными и другими материалами, необходимыми для промысла. Стоит отметить, что с регистрацией рыболовных участков у пользователей возникают проблемы.

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 %. Для полноценного освоения необходимо создать предприятия по переработке рыбы и усилить контроль за выловом.

Сиговые – самая многочисленная группа промысловых видов, обеспечивающая свыше 80–90 % общего вылова по бассейну. Во второй половине 80-х годов уловы сиговых колебались от 691 до 1165 т, среднегодовая добыча составляла 915 т. С 1992 по 2006 гг. вылов сиговых ежегодно снижался, с 2010 г. уловы начали возрастать, минимальная добыча отмечена 2017 г. – 179,8 т. В 2023 г. по данным промысловой статистики добыто 80,9 т (таблица 4.1).

Таблица 4.1 – Уловы водных биоресурсов в бассейне р. Хатанга всеми заготовителями, 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 | – |

Ниже приведена краткая характеристика промысла основных промысловых сиговых видов рыб в бассейне (Будин, 2016).

Ряпушка – *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848). Самый многочисленный промысловый вид в бассейне р. Хатанга, обеспечивает 50–70 % всей добычи. В бассейне до 1936 г. промысел полупроходной ряпушки носил потребительский характер, при котором вся выловленная рыба использовалась для личных нужд (личное потребление, заготовка на зиму, прокорм собак, привада пушных зверей). В последующие годы, вплоть до 1942 г., закуп рыбы у местных жителей осуществляло Управление Северного морского пути. Далее, с 1942 и до 1994 гг. добычей рыбы занимался Хатангский рыбозавод.

В бассейне р. Хатанга в 1940-е гг. уловы ряпушки составляли от 131 до 320 т, в 1950–1970 гг. ежегодно вылавливалось от 233 до 996 т (в среднем 583 т). В 1970–1980-е гг. – от 611 до 940 т (в среднем 738 т) ряпушки. Почти всю добычу обеспечивала полупроходная форма ряпушки р. Хатанга. В первой половине 1990-х годов интенсивность промысла ряпушки снизилась до 356 т (1991–1995 гг.), а с 1996 по 2010 гг. среднегодовая добыча была еще ниже – 270 т (Будин, и др., 2021). По данным промысловой статистике вылов ряпушки в 2011 г. и 2013 г. не зарегистрирован. В последующие годы добывалось от 58,6 до 322,6 т ряпушки. В 2023 г. в реках бассейна выловлено 79,4 т ряпушки, в озерах – 1,5 т (таблица 4.1, рисунок 4.1).

Промысел пресноводных форм ряпушки в озерах бассейна никогда не играл существенной роли. Так, добыча в оз. Портнягино в 1970-е годы достигала 50 т, в дальнейшем общая добыча во всех озерах не превышала 10 т (Богданов, Богданова, 1999; Богданов, Богданова, 2006а; Пресноводные рыбы..., 2016; Будин, 2016; Перепелин и др., 2020). Лов ряпушки в Хатангском заливе практически отсутствует из-за запрета правилами рыболовства мелкочейных орудий лова.

Причины снижения вылова заключаются как в организации промысла (отсутствие рыбоперерабатывающих предприятия и транспортной логистики),

так и в неудовлетворительном состоянии учета выловленной рыбы.

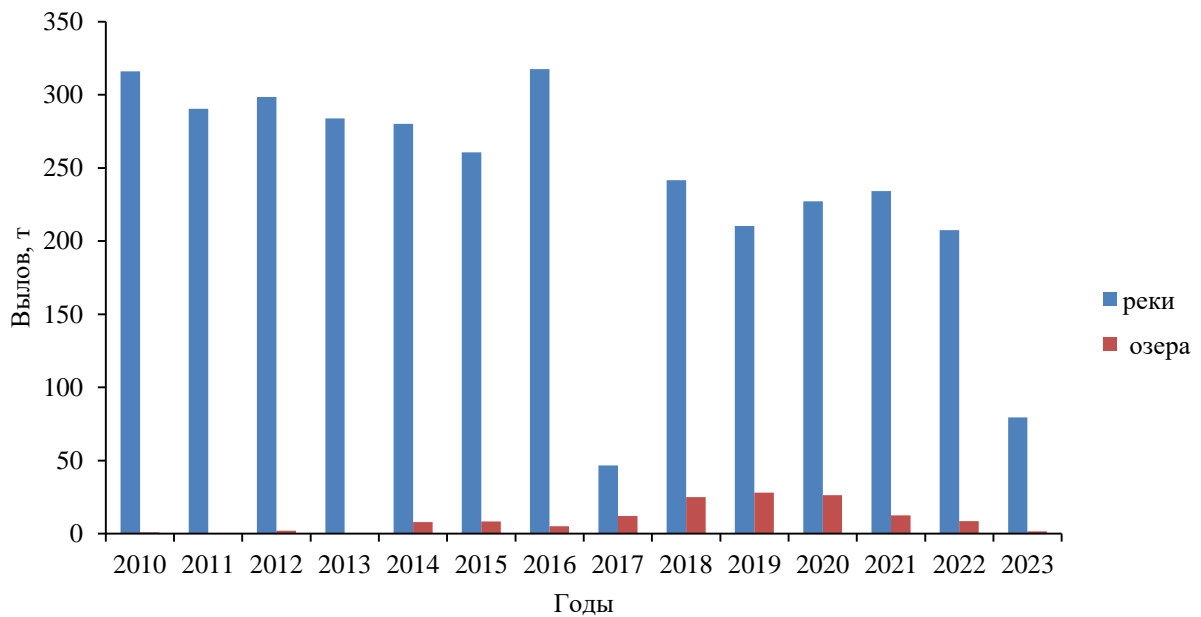


Рисунок 4.1 – Вылов ряпушки в реках и озерах бассейна р. Хатанга в 2010–2023 гг. Примечание – синим цветом показан вылов в реках; красным цветом – вылов в озерах

Муксун – *Coregonus muksun* (Pallas, 1814). Является полупроходным видом, обитает в Хатангском заливе, губе и дельте, на нерест поднимается в р. Хета и исток р. Хатанга. Промысел муксуна базируется на облове нагульного стада ставными сетями в дельте и губе. до 80 % годовой добычи муксуна приходится на конец июня – первую половину августа. От истока р. Хатанга до устья р. Новая в небольшом количестве муксун встречается в уловах почти круглогодично как прилов к другим видам, но, в основном, во время нерестового хода, его уловы здесь не превышают 20 % от годовой добычи.

Вылов муксуна в 80-х годах колебался от 43 до 117 т. С начала 90-х годов и вплоть до 2020 г., по данным промысловой статистики, добыча муксуна в бассейне по годам изменяется в пределах 12–66 т. По данным Енисейского территориального управления Росрыболовства учтенный вылов муксуна в бассейне Хатанга в 2023 году составил 36,3 т, реальный объем промыслового изъятия муксуна существенно выше (рисунок 4.3).

Существенный пресс на муксуна оказывает браконьерский лов (на муксуна высокий потребительский спрос). Согласно опросным данным, на всем протяжении реки от верховьев р. Хета (пос. Волочанка) до Хатангского залива (пос. Сындасско), в добыче муксуна задействовано почти все взрослое население. В среднем ежегодно вылавливается 70 – 90 т этого вида. Эта ситуация сохраняется в течение всего периода мониторинговых исследований (2010–2023 гг.). Основная причина такого значительного несанкционированного лова заключается в том, что в нагульный период в низовьях р. Хатанга и Хатангском заливе почти или полностью отсутствует контроль за уловами рыбы. Добыча муксуна в бассейне возможна на уровне 1980-х годов.

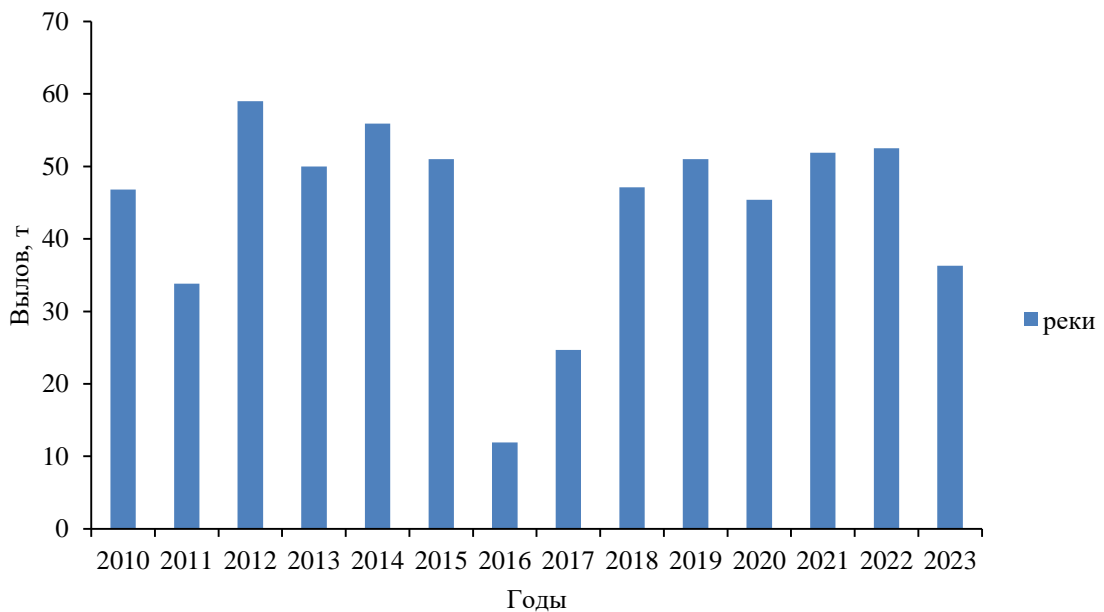


Рисунок 4.2 – Вылов муксуна в реках бассейна р. Хатанга в 2010–2023 гг.

Тугун – *Coregonus tugun* (Pallas, 1814). Обитает, в основном, в р. Хета. В системе р. Хатанга тугун – второстепенный объект промышленного лова. Годовые уловы тугуна со времени организации государственного рыбного промысла в 1942 г. вплоть по 1963 г. колебались в пределах 1,3–9,3 т (Лукьянчиков, 1967). В последующие годы промысловой статистикой отмечался не ежегодно, с 1990-х годов не фигурирует в промысловой отчетности.

В 70–80-х годах уловы тугуна не превышали 2 т, в более ранний период – 3–6 т. С 90-х годов по 2012 г. добыча рыбы статистикой не учитывалась. В 2013–2022 годах выловлено составлял по 0,5 т. По данным промысловой статистике возможный вылов тугуна в 2023 году не зарегистрирован. Несмотря на незначительные объемы промышленного лова, относится к рыбам, предпочитаемым в любительском (потребительском) промысле из-за его деликатесного мяса. Поскольку лов этого вида так называемым тугунным неводом весьма распространен среди местного населения, то его вылов может превышать промышленный, проводимый в 1980-е годы развитого промысла.

Сиг – *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758). Широко распространен в бассейне р. Хатанга, представлен озерной, озерно-речной и речной (р. Попигай) формами. Промысел базируется на облове озерной и озерно-речной формами сига. Речная форма немногочисленна, в уловах встречается на всем протяжении р. Хатанга, а также в приустьевых участках р. Попигая, где лов ведется лишь эпизодически., в основном, в летний период, до 50 % уловов приходится на реки. Добывается сиг, в основном, в летний период, до 60 % уловов приходится на реки. Добыча сига до 90-х годов составляла 60–100 т, среднегодовой вылов – 90 т. В 1991–2010 гг. среднегодовой улов – от 26,0 до 44,0 т. С 2010 г. до 2022 г. учтенный вылов сига составлял в реках от 12,8 т до 38,2 т, в озерах – от 6,3 т до 16,3 т. В 2023 г. улов составил 33,9 т, в реках выловлено 20,5 т, в озерах 13,4 т (таблица 4.1, рисунок 4.3). Снижение уловов этого вида заключаются как в организации промысла, так и в неудовлетворительном состоянии учета выловленной рыбы. Добыча сига в бассейне возможна на среднемноголетнем уровне в 1970–1980-х годах.

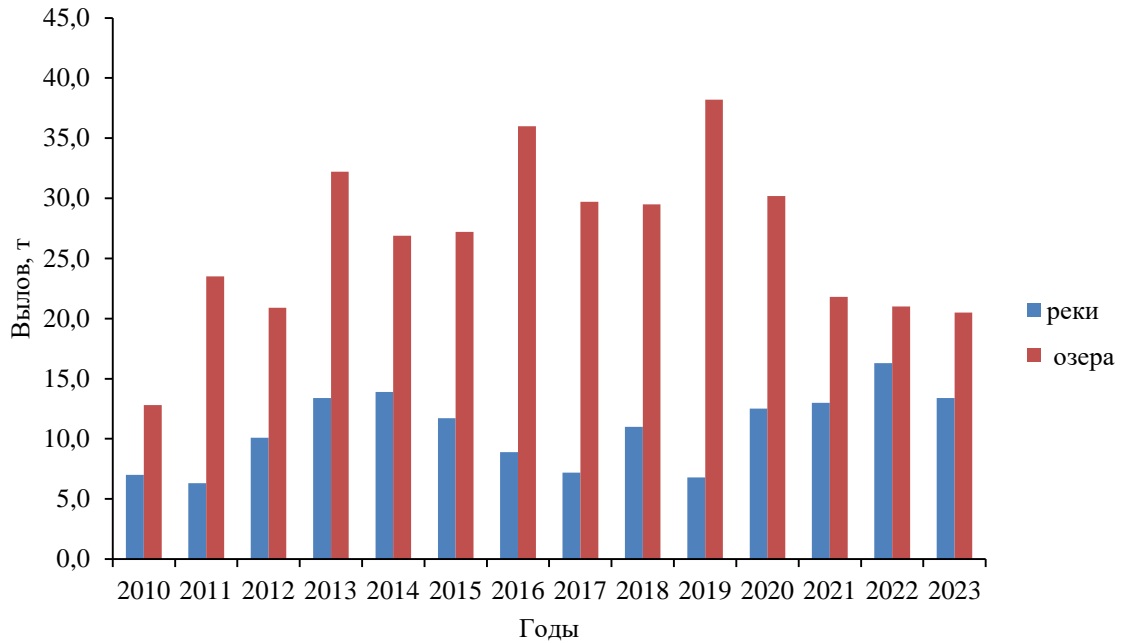


Рисунок 4.3 – Вылов сига в реках и озерах бассейна р. Хатанга в 2010–2023 гг.

Примечание – синим цветом показан вылов в реках; красным цветом – вылов в озерах

Чир – *Coregonus nasus* (Pallas, 1776). В бассейне распространен повсеместно, но обитает в основном в пойменных и материковых озерах левобережья рек Хатанга и Хета. Промысловое освоение рыбных запасов в бассейне р. Хатанга началось с 1942 г. В 1960–1979 гг. вылов чира составлял от 37 до 140 т. В 80-х годах его вылов колебался от 60 до 100 т, в среднем за год – около 80 т. В 1991–2009 гг., вследствие низкой интенсивности лова, особенно в озерах, промысел рыбы снизился до 12 т (1998 и 2004 гг.), в 2003 г. чир в уловах не учитывался. В 2010–2022 гг. добыча чира в реках колебалась от 37,2 до 56,8 т., в озерах – от 6,3 до 16,3 т. В 2023 г. в бассейне выловлено 43,9 т рыбы этого вида: в реках – 30,5 т, в озерах – 13,4 т (рисунок 4.4). Невысокий объем вылова за исследуемый период обусловлен слабой интенсивностью промысла, особенно в озерах. Величина добычи чира в настоящее время возможна на среднем уровне в 1970–1980-х годах.

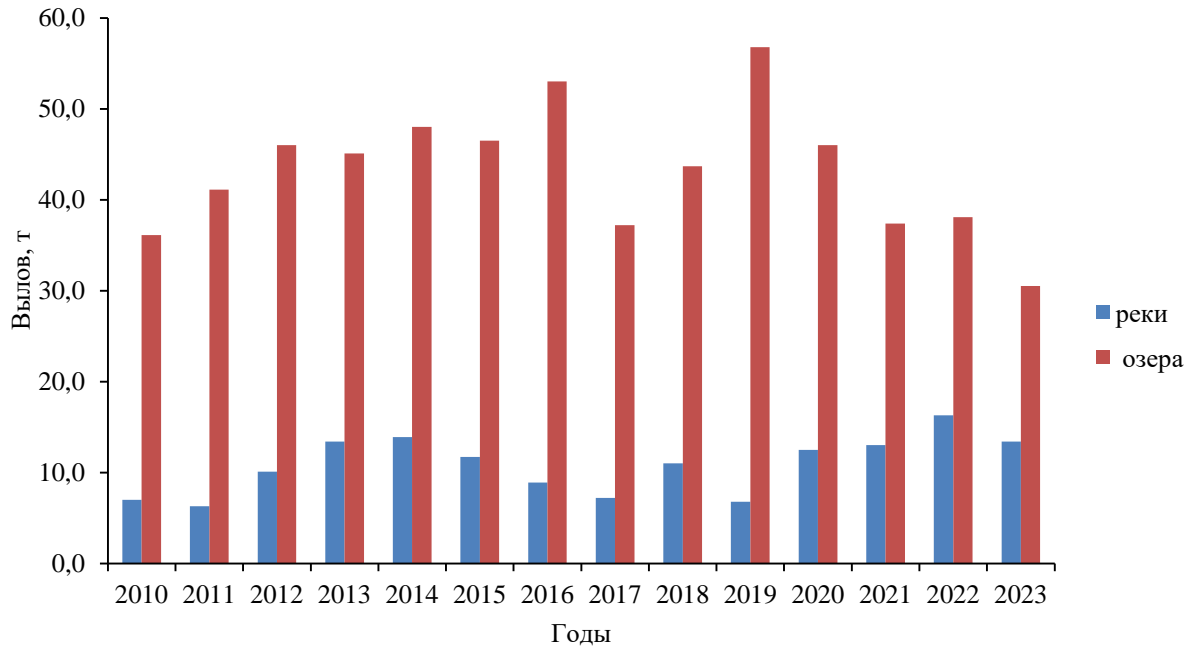


Рисунок 4.4 – Вылов чира в реках и озерах бассейна р. Хатанга в 2010–2023 гг.:

Примечание – синим цветом показан вылов в реках; красным цветом вылов в озерах

Таким образом, с началом экономических реформ в 1990-х годах добыча рыбы в бассейне р. Хатанга существенно снизилась. С 1994 г. прекратил свою деятельность Хатангский рыбозавод, от перерабатывающей базы рыбозавода в рабочем состоянии сохранился только мерзлотник. Возможности большинства рыбозаготовителей по реализации добытой рыбы ограничены. Большая удаленность бассейна р. Хатанга от основных потребителей, высокая стоимость авиаперевозок ведут к значительному удорожанию рыбной продукции, что существенно затрудняет ее реализацию за пределами бассейна. Промысловые усилия сконцентрированы в наиболее удобных местах лова и на видах рыб, пользующихся спросом.

ВЫВОДЫ

1. По морфологическим и генетическим показателям выявлено, что в бассейне р. Хатанга обитает только одно стадо полупроходной сибирской ряпушки, не образующее подвидов. 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 годами 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 и нельмы.

ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПО СОВЕРШЕНСТВОВАНИЮ СИСТЕМЫ РЕГУЛИРОВАНИЯ ПРОМЫСЛА СИГОВЫХ (COREGONIDAE) ВИДОВ РЫБ

Перспективы дальнейшей разработки темы диссертации – исследование основных промысловых видов – муксуна, ряпушки в бассейне р. Хатанга для выявления экологических форм видов с выделением их особенностей. Кроме того, для продолжения изучения внутривидовой изменчивости сиговых рыб целесообразным представляется расширение работ за счет включения в число изучаемых популяций омуля арктического, нельмы, валька и т.д. в том числе и расширение географии исследований бассейна (озера, притоки бассейна р. Хатанга используемые для различного вида промысла рыб).

В связи с «запуском» промышленного лова после начала экономических реформ в стране уловы рыбы в бассейне р. Хатанга упали. При этом нет существенных предпосылок, с точки зрения биологии и экологии рыб, снижения их запасов и численности. Более того, в настоящее время бассейн р. Хатанга остается (после разлива нефтепродуктов в 2020 г. в р. Пясины) единственным крупным промысловым районом Красноярского края, где воздействие на рыб минимально, и при этом основное антропогенное вмешательство идет в форме промысла. Под этим термином в нашем случае мы понимаем слабую эксплуатацию основных видов сиговых рыб бассейна. В настоящее время практически весь промысел сконцентрирован на облове нерестовых стад полупроходных сиговых рыб. Таким образом, туводные популяции ряпушки, сига, пеляди остаются невостребованными. На наш взгляд, облов озерных популяций приведет к оздоровлению экосистемы и позволит увеличить уловы рыбы, приведет к появлению новых рабочих мест.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова, Е.Н. Морфо-биологический анализ дифференциации муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) р. Лены: Автореф. дисс. ... канд. биологических наук. 03.02.07 / Е.Н. Александрова. – М.: Изд. МГУ. – 1970. – 24 с.

Александрова, Е.Н. О внутривидовых формах ленского муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) / Е.Н. Александрова, В.В. Кузнецов // Вестн. МГУ. Биол., почв., 1968. – № 1, – С. 28–37.

Александрова, Е.Н. Дифференциация муксуна р. Лены. 1. Морфометрическая характеристика четырех форм муксуна / Е.Н. Александрова, В.В. Кузнецов // Вестн. МГУ. Биол., почв., 1970. – № 4, – С. 16–23

Алимов, А.Ф. Роль биологического разнообразия в экосистемах / А.Ф. Алимов // Вестн. РАН. – 2006. – 76. – № 11. – С. 989–994.

Андриенко, А.И. Экологические и продукционные характеристики сиговых низовьев Енисея / А.И. Андриенко // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. – 1996. – С. 80–81.

Андриенко, А.И. Рыбохозяйственная характеристика основных естественных водоемов Красноярского края / А.И. Андриенко, Н.А. Богданов, Г.И. Богданова, В.С. Криницын // Рыбохозяйственные исследования на водоемах Красноярского края. – Л.: ГосНИОРХ. – 1989. – Вып. 296. – С. 3–19.

Андриенко, А.И. Структура нерестовых стад и плодовитость сиговых Енисея / А.И. Андриенко, А.А. Куклин // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – 1989. – №. 296. – С. 93–99.

Андриенко, А.И. Состояние и перспективы освоения рыбных ресурсов Восточной Сибири / А.И. Андриенко, Р.Г. Пушкина, О.В. Халатьян // Ресурсы животного мира Сибири. – Новосибирск: Наука. – 1990. – С. 27–29.

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / Под ред. Ю.С. Решетникова. – М.: Наука, 1998. – 218 с.

Анохина, Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осенненерестующей салаки / Л.Е. Анохина. – М.: Наука, 1969, 294 с.

Атлас пресноводных рыб России: под ред. Ю.С. Решетникова. – М.: Наука, 2003. – Т. 1 – 379 с.

Балдина, С.Н. Внутривидовая генетическая дифференциация и филогеография сигов (р. *Coregonus*) Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.07 / С.Н. Балдина. – М., 2010. – 17 с.

Балдина, С.Н. Генетическая дифференциация муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) и родственных видов сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) Сибири по мтДНК / С.Н. Балдина, Н.Ю. Гордон, Д.В. Политов // Генетика. – 2008 – Т. 44, № 7. – С. 896–905.

Бауер, О.Н. К познанию паразитов рыб реки Хатанга / О.Н. Бауер. – Л.: Изд-во Главсевморпути, 1941. – С. 121–125.

Белов, М.И. Арктическое мореплавание с древнейших времен до середины XIX века / М.И. Белов. – М.: Изд-во «Морской транспорт», 1956. – 592 с.

Белов, М.И. Мангазея. Мангазейский морской ход; / М.И. Белов, О.В. Овсянников, В.Ф. Старков // Государственный комитет СССР по гидрометеорологии и контролю природной среды; арктический и антарктический научно-исследовательский институт; институт археологии академии наук СССР. – Л.: Гидрометеоздат, 1980. – Ч. I. – 164 с. – EDN WTUAUP.

Белых, Ф.И. Озеро Лама и его рыбохозяйственное использование / Ф.И. Белых // Тр. Ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Рыбохозяйственное значение Норильских озер // – Л.; – М.: Изд-во Главсевморпути, 1940. – Вып. 11. – С. 73–101.

Берг, Л.С. Рыба бассейна р. Хатанга / Л.С. Берг. – Л.: Гос. Акад. Тип., 1926. – Вып. 2. – 22 с.

Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л.С. Берг. – М.–Л., изд-во АН СССР, 1948. – Ч. 1. – 466 с.

Биоразнообразие экосистем Полярного Урала / Под ред. М.В. Гецен. – Сыктывкар, 2007. – 52 с.

Боброва, Н.Н. Сибирская ряпушка / Н.Н. Боброва // Изв. ВНИИОРХ. – 1958. – Т. 154. – С. 179–189.

Богданов, В.Д. Ретроспектива ихтиологических и гидробиологических исследований на Ямале / В.Д. Богданов, Е.Н. Богданова, О.А. Госькова, И.П. Мельниченко. – Екатеринбург, 2000 – 88 с.

Богданов, В.Д. Статус сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) в системе река Танью – озеро Варчато (бассейн реки Войкар) / В.Д. Богданов, Е.Н. Богданова, А. Р. Копориков // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. – 2017. – № 2. – С.7–1

Богданов, Н.А. О новой форме сибирской ряпушки бассейна р. Хатанга / Н.А. Богданов, Г.И. Богданова // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. – Красноярск, 1978. – Ч. 1. – С. 156–158.

Богданов, Н.А. Структура нерестовых стад реки Хатанга / Н.А. Богданов, Г.И. Богданова // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. – Красноярск: редакционно-издательский отдел КГПУ, 1999. – С. 26–30.

Богданов, Н.А. Запасы и промысел рыб в бассейне реки Хатанга / Н.А. Богданов, Г.И. Богданова // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. – Красноярск: КНИИГиМС, 2003. – Вып. 4. – С. 271–274.

Богданов Н.А. Промысел рыбы в бассейне реки Хатанга / Н.А. Богданов, Г.И. Богданова // Рыбное хозяйство. – 2006а. – № 5. – С. 156–157.

Богданов, Н.А. Структуры промыслового стада муксуна бассейна Хатанга / Н.А. Богданов, Г.И. Богданова // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Красноярского края. – Красноярск, 2006б. – Вып. 8. – С. 53–55

Богданов, Н.А. Промысел ряпушки в бассейне реки Хатанга / Н.А. Богданов, Г.И. Богданова // Проблемы и перспективы рационального использования водных биоресурсов Сибири в 21 веке. – Красноярск, – 2008. – С. 243–246.

Богданов, Н.А. Промысел ряпушки в бассейне реки Хатанга [Красноярский край] / Н.А. Богданов, Г.И. Богданова // Проблемы и перспективы использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке: материалы Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. 100-летию Енисейск. ихтиол. лаб. (ФГНУ "НИИЭРВ") (Красноярск, 8–12 дек. 2008 г.). – Красноярск, – 2009. – С. 243–246.

Богданов, Н.И. Биологическая реабилитация водоемов / Н.И. Богданов. 3 изд., доп. и перераб. – Пенза: РИО ПГСХА, 2008. – 126 с.

Богущая, Н.Г. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями / Н.Г. Богущая, А. М. Насека. – СПб: изд. «ГосНИОРХ», 2004. – 389 с.

Борисов, П.Г. Рыбы р. Лены / П.Г. Борисов // Тр. комис. АН СССР по изуч. Якут. АССР. – Л., 1928. – Т. 9. – С. 1–181.

Боровикова, Е.А. Обнаружение гаплотипа митохондриальной ДНК, характерного для сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848), в популяции европейской ряпушки *C. albula* (Linnaeus, 1758) Водлозера (бассейн Балтийского моря) / Е.А. Боровикова, А.А. Махров // Изв. РАН. Сер.биол. – 2009. – № 1. – С. 95–99.

Боровикова, Е.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*) Европы: морфоэкологический подход / Е.А. Боровикова, А.А. Махров // Тр. Карел. науч. центра РАН. – 2013. – № 6. – С. 105–115.

Боровикова, Е.А. Филогеография сига (*Coregonus lavaretus* L.) водоемов северо-запада европейской территории России / Е.А. Боровикова, Ю.И. Малина // Сибирский экол. журн. – 2018. – Т. 25. – № 3. – С. 311–324.

Боровикова, Е.А. Морфологические и генетические особенности ряпушки (*Coregonidae*: *Coregonus* sp.) оз. Собачье (плато Путорана) / Е.А. Боровикова, В.И. Романов, Ю.С. Никулина // Экологическая генетика. – 2016. – Т. 16. – № 3. – С. 47–55.

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

Бочкарев, Н.А. Популяционная структура сига крупных озер Сибири / Н.А. Бочкарев, В.И. Романов // Международный симпозиум «Экологически эквивалентные виды гидробионтов в великих озерах мира». – Улан-Удэ: изд-во БНЦ СО РАН, 1997. – С. 51–53.

Бочкарев, Н.А. Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, *Coregonidae*) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (республика Тыва) / Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова // Зоол. журнал. – 2009. – Т. 88. – №1. – С. 47–60.

Будин, Ю.В. Динамика популяционных показателей сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 бассейна реки Хатанга в начале 21 столетия / Ю.В. Будин, В.А. Заделенов, С.Ф. Фархутдинова // 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. – EDN LQLLRR.

Будин, Ю.В. Основные промысловые виды рыб и современное состояние промысла в бассейне Хатанга / Ю.В. Будин // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – М; Изд-во ИД «Панорама». – 2017а. – № 4 (136). – С. 15–19.

Будин, Ю.В. Рыбы и рыбный промысел в бассейне реки Хатанга / Ю.В. Будин // 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.

Будин, Ю.В. Морфологическая характеристика озерно-речного сига водоемов бассейна Хатанга / Ю.В. Будин // Иновационные тенденции развития российской науки / Материалы XI

Международной научно-практической конференции молодых ученых. – Красноярск, 2018а. – С. 64–68.

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

Будин, Ю.В. Морфометрическая характеристика малотычинковой формы муксуна (*Coregonus muksun*) в бассейне Хатанга / Ю.В. Будин // 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.

Будин, Ю.В. Морфоэкологическая характеристика тугуна *Coregonus tugun* водоемов бассейна Хатанга / Ю.В. Будин, Е.Н. Шадрин, Д.В. Пупина // Вопросы рыболовства. – 2016. – Т. 17. – № 4. – С. 421–431.

Будин, Ю.В. Морфологическая разнокачественность муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) в бассейне Хатанга / Ю.В. Будин, В.А. Заделенов // 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.

Будин, Ю.В. Морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1948) в бассейне Хатанга / Ю.В. Будин, С.Ф. Фархутдинова // 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.

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

Бусыгина, И.Н. Современное состояние экосистемы реки Оби и ее притоков в условиях антропогенного воздействия / И.Н. Бусыгина, В.Р. Крохалевский // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. – Л. 1989. – С. 3–22.

Вершинин, Н.В. Биологические основы рациональной постановки рыбного хозяйства в Норильской озерно-речной системе / Н.В. Вершинин, В.А. Красикова, О.Л. Ольшанская, А.В. Подлесный // Рыбное хоз-во внутр. водоемов СССР. Изд-во АН СССР. – 1963. – С. 17–24.

Вышегородцев, А.А. Биология чира бассейна р. Юрибей / А.А. Вышегородцев // Труды науч.-исслед. ин-та биологии и биофизики. – Томск: Изд-во Томского гос. ин-та, 1974. – Т. 4. – С. 113–118.

Вышегородцев, А.А. Сибирская ряпушка *Coregonus albula sardinella* (Valenciennes) реки Юрибей (бассейн Гыданского залива) / А.А. Вышегородцев // Вопр. ихтиологии. – 1977. – Т. 17, вып. 1. – С. 17–25.

Вышегородцев, А.А. Промысловые рыбы Енисея / А.А. Вышегородцев, В.А. Заделенов. – Красноярск: СФУ. – 2013. – 303 с.

Гайденок, Н.Д. Динамика генетической структуры популяции – неизвестные возможности прогноза / Н.Д. Гайденок // Рыбное хозяйство. – 2020а. – № 5. – С. 16–24. DOI: 10.37663/0131-6184-2020-5-16-24.

Гайденок, Н.Д. Особенности геологической эволюции полупроходной ихтиофауны сибирских рек / Н.Д. Гайденок // Рыбное хозяйство. – 2020б. – № 4. – С. 16–24. DOI: 10.37663/0131-6184-2020-4-16-25

Гайденок, Н.Д. Структура внутривидовых континуумов муксуна рек Сибири / Н.Д. Гайденок // Рыбное хозяйство. – 2020в. – № 2. – С. 51–60. DOI: 10.37663/0131-6184-2020-2-51-60.

Гайденок, Н.Д. Енисейский муксун – эндолимитирование и расы, формы, субпопуляции, популяции, континуум / Н.Д. Гайденок, П.М. Клементенок, А.А. Куклин // Рыбное хозяйство. – 2014. – № 1. – С. 70–76.

Гайденок, Н.Д. Исследование динамики рас классического многотычинкового муксуна Енисея на основе генетико – экологической модели В.А. Костицина / Н.Д. Гайденок, В.Ф. Чумаков // Современное состояние водных биоресурсов: Материалы V-ой международной конференции, Новосибирск, 27–29 ноября 2019 года / Под редакцией Е.В. Пищенко, И.В. Моружи. – Новосибирск: Новосибирский государственный аграрный университет, 2019. – С. 41–48. – EDN IXQNMT.

Голубь, Е.В. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Coregonidae) бассейна оз. Ваамочка / Е.В. Голубь, А.П. Голубь // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2010. – № 4. – С. 63–69.

Грунин, С.И. Динамика популяционных показателей щуки *Esox lucius* (Esocidae) р. Анадырь за период 1971–2010 гг. / С.И. Грунин // Известия ТИНРО. – 2014. – Т. 179. – С. 45–54.

Дгебуадзе, Ю.Ю. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура / Ю.Ю. Дгебуадзе, О.Ф. Чернова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 315 с.

Демин, А.И. Тугун реки Нижняя Тунгуска / А.И. Демин // Тез. докл. четвертого всесоюзного совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. – Л.: 1990. – С. 84–85.

Долгин, В.Н. Пресноводные моллюски в питание рыб Сибири. – Томск: Вестник ТГПУ, 2009. № 6. – С. 117–120.

Дормидонтов, А.С. Запасы и промысел муксуна в р. Лене / А.С. Дормидонтов // Проблемы охраны природы Якутии (Докл. II республ. совещания по охр. природы Якутии). – Якутск: Якутск. кн. изд. – 1963. – С. 61–70.

Дормидонтов, А.С. Муксун Лены – комплекс родственных рас / А.С. Дормидонтов // Биологические проблемы Севера. VI симпозиум. – Якутск: изд-во Якутского филиала СО АН СССР. – Вып. 2.– 1974. – С. 51–55.

Дрягин, П.А. Рыбные ресурсы Якутии / П.А. Дрягин // Тр. Совета по изучению производительных сил Якутской АССР. – Л.: Изд-во АН СССР. – 1933. – Вып. 5. – С. 3–94.

Жданова, О.Л. Математическое моделирование механизма дифференциации репродуктивных стратегий в естественных популяциях (на примере песцов, *Alopex lagopus*) / О.Л. Жданова, Е.Я. Фрисман // Компьютерные исследования и моделирование. – 2016. – Т. 8, № 2 – С. 213–228.

Журавлев, В.Б. История акклиматизации и современный состав ихтиофауны сиговых рыб Каракудюрских озер Улаганского района Республики Алтай / В.Б. Журавлев, С.Л. Ломакин // Алтайский зоологический журнал. – 2013. – Вып. 7. – С. 3–17.

Журавлев, В.Б. Морфо-экологическая характеристика обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (L.) озера Сорулукель в республике Алтай / В.Б. Журавлев, С.Л. Ломакин, Ю.С. Решетников // Экология. – 2014. – № 5. – С. 376–384.

Заделенов, В.А. К характеристике редких видов рыб фауны реки Енисей / В.А. Заделенов // Вопросы рыболовства. – Т. 16, №1. – 2015. – С. 24–39.

Заделенов, В.А. Чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) (Salmoniformes, Coregonidae) в водоемах Красноярского региона / В.А. Заделенов, Е.Н. Шадрин // Вестник КрасГАУ. – Красноярск, 2007. – № 6. – С. 133–139.

Заделенов, В.А. Тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) (Salmoniformes, Coregonidae) реки Подкаменной Тунгуски (бассейн Енисея) / В.А. Заделенов, Е.Н. Шадрин // Биология,

биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. – Тюмень, Госрыбцентр. – 2010. – С.113–117.

Заделенов, В.А. Голец – пучеглазка оз. Собачьего (Норильские озера) / В.А. Заделенов, Е.Н. Шадрин, В.В. Матасов, В.И. Романов // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – № 4. – 2015. – С. 11–15.

Заделенов, В.А. Морфо-экологическая характеристика сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) озера Собачье (плато Путорана) / В.А. Заделенов, Л.А. Глущенко, П.Ю. Андрущенко, В.В. Матасов, Е.Н. Шадрин // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб / Материалы десятого международного научно-производственного совещания. Под общей редакцией А.И. Литвиненко, Ю.С. Решетникова. – Тюмень: Гос. науч. произ-ный центр рыбного хозяйства, 2016а. – С. 32–34.

Заделенов, В.А. Морфо-экологическая характеристика сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) озера Собачье (плато Путорана) / В.А. Заделенов, Л.А. Глущенко, П.Ю. Андрущенко, В.В. Матасов, Е.Н. Шадрин // Вестник рыбохозяйственной науки. – 2016б. – Т. 3, № 4 (12). – С. 45–51.

Заделенов, В.А. Ихтиофауна заповедников Таймыра / В.А. Заделенов, В.В. Матасов, Е.Н. Шадрин // Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования: Материалы Всероссийской научно-практической конф. Керчь. – Симферополь: ИТ «Ариал». – 2017. – С.155–160.

Заделенов, В.А. К биологии муксуна *Coregonus muksun* бассейна р. Пясины / В.А. Заделенов, М.Г. Бондарь, А.Г. Бороздина, В.В. Матасов, В.А. Романов, Е.Н. Шадрин // Научные труды ФГБУ «Объединенная дирекция заповедников Таймыра». – Норильск: АПЕКС, 2018. – Вып. 2. – С. 106–111.

Заделенов, В.А. Ихтиофауна бассейна р. Пясины / В.А. Заделенов, В.В. Званцев, Ю.Ю. Форина // Рыбоводство и рыбное хозяйство, № 4 (171). – 2020а. – С. 4–12.

Заделенов, В.А. Промыслово-биологическая характеристика сиговых рыб бассейна р. Пясины / В.А. Заделенов, А.Г. Бороздина, Ю.Ю. Форина // Рыбное хозяйство. – № 6. – 2020б. – С. 81–87. DOI 10.37663/0131-6184-2020-6-81-87.

Игнатов, В.А. Морфология и экология чира *Coregonus nasus* (Pallas) Сибири: диссертация канд. биол. наук. – Томск, 1972 – 309 с.

Кабицкая, Я.А. Современные подходы к изучению популяции муксуна Обь-Иртышского рыбохозяйственного района / Я.А. Кабицкая, Т.А. Коновалова, Е.Г. Бойко // Молодой ученый. – 2016. – № 6.5 (110.5). – С. 73–78. – URL: <https://moluch.ru/archive/110/27440/>

Карманова, О.Г. Состояние некоторых биологических показателей промысловых рыб Хантайского водохранилища в период стабилизации его режима / О.Г. Карманова, В.И. Романов // Тр. II совещ. «Экология пойм сибирских рек и Арктики» (24–26 нояб. 2000 г.). – Томск, 2000. – С. 265–272.

Кафанова, В.В. Методы определения возраста рыб. Учебное пособие / В.В. Кафанова. – Томск: Из-во Томского университета, 1984. – 56 с.

Ким, Д.О. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. – Рипол Классик, 1989. – 215 с.

Кириллов, А.Ф. Промысловые рыбы Якутии / А.Ф. Кириллов. – М.: Научный мир, 2002. – 194 с.

Кириллов, А. Ф. Обзор рыбообразных и рыб пресных вод бассейнов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского / А.Ф. Кириллов, И.Б. Книжин, В.И. Романов // Байкальский зоолог. журнал, 2014. – № 1 (14). – С. 31–38.

Кириллов, А.Ф. Зимний промысел рыб семейства Coregonidae в устьевой области дельты р. Лена (бассейн моря Лаптевых) / А.Ф. Кириллов, Е.В. Бурмистров, Ю.А. Свешников // Труды ВНИРО. – 2019. – Т.175. – С. 153–166.

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

Коржув, С.С. Геоморфология речных долин и гидроэнергетическое строительство. – Наука, 1977. – 178 с.

Красикова, В.А. Тугун из Норильских озер / В.А. Красикова // Вопросы ихтиологии. – 1967. – Вып.4. – С. 601–608.

Кривошапкин, М.Ф. Енисейский округ и его жизнь / М.Ф. Кривошапкин. – СПб.: Тип. В. Безобразова, 1865. – Т. 1–2. – 378 с.

Круглоротые и рыбы пресных вод России Разработчики информационной системы и базы данных. // Отв. исп. В.Г. Петросян. – URL: <http://www.sevin.ru/vertebrates/index.html> (дата обращения 17.02.2024). Текст: электронный.

Кузин, П.С. Географические закономерности гидрологического режима рек: монография / П.С. Кузин, В.И. Бабкин. – Ленинград: Гидрометеиздат. – 1979. – 200 с.

Куклин, А.А. Особенности распределения популяции муксуна в низовьях Енисея // Экология и систематика лососевидных рыб. – Л. – 1976. – С. 64–69.

Куклин, А.А. Созревание и воспроизводство муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) реки Енисей // Вопросы ихтиологии. – 1979. – Т. 19. – №. 1. – С. 103–110.

Куклин, А.А. Биоэкологическая характеристика муксуна р. Енисей и перспективы его рыбохозяйственного использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06 / А.А. Куклин. – Л. – 1982. – 23 с.

Кухарский, А.А. Хатангский залив и устье р. Хатанга / А.А. Кухарский. – Л.: Изд-во Главсевморпути, 1937. – С. 47–65.

Лакин, Г.Ф. Биометрия: учебное пособие для биол. спец. Вузов / Г.Ф. Лакин. – М.: Высш. школа, 1980. – 293 с.

Ледяев, О.М. К биологии основных промысловых рыб Хантайского водохранилища / О.М. Ледяев // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск, 1980. – С. 98–107.

Логашев, М.В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование / М.В. Логашев // Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Рыбохозяйственное значение Норильских озер. Л.–М.: Изд-во Главсевморпути, 1940. – Вып. 11. – С. 7–71.

Лукьянчиков, Ф.В. Морфолого-биологическая характеристика сиговых рыб реки Хатанга / Ф.В. Лукьянчиков // Изв. Восточно-Сибирского отдела географического общества СССР. – 1962а. – С. 81–87.

Лукьянчиков, Ф.В. Озеро Лабас бассейна р. Хатанга / Ф.В. Лукьянчиков // Изв. Вост.-Сиб. отдела Всесоюз. географ. о-ва, 1962б. – Т. 60. – С. 88–91.

Лукьянчиков, Ф.В. Материалы по биологии и промыслу сиговых рыб бассейна реки Хатанга / Ф.В. Лукьянчиков // Науч. докл. высш. школы, 1963. – Вып. 2. – С. 34–37.

Лукьянчиков, Ф.В. Северные сиги – в водохранилища Сибири / Ф.В. Лукьянчиков // Изв. Биол.-географ. НИИ при Иркут. ун-те. – Иркутск, 1965. – Т. 18, – Вып. 1–2. – С. 187–190.

Лукьянчиков, Ф.В. Рыбы системы реки Хатанга / Ф.В. Лукьянчиков // Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири; СибНИИРХ. – Красноярск, 1967. – Т. 9. – С. 11–93.

Лукьянчиков, Ф.В. Паразиты рыб бассейна р. Хатанга / Ф.В. Лукьянчиков, В.В. Черепанов // Изв. Восточно-Сибирского отдела географического общества СССР – 1962. – Т. 60. – С. 67–79.

Майр, Э. Методы и принципы зоологической систематики / Э. Майр, Э. Линсли, Р. Юзингер. – М.: Изд-во иностр. лит-ры. – 1956. – 352 с.

Максимов, С.В. Сиговые рыбы (сем. Coregonidae) Норило-Пясинской водной системы (Таймыр): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06 / С. В. Максимов. – М., 2004. – 23 с.

Мальков, В.А. К биологии сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Val. оз. Маковского (бассейн р. Турухан) / В.А. Мальков // Вопросы биологии. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1977. – С. 48–51.

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

Медников, В.М. Проблема видообразования и адаптивные нормы / В.М. Медников // Журн. общ. биологии. – 1987. – Т. 48, № 11. – С. 15–26.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. Принят Международным союзом биологических наук: Пер. с англ. и фр. Второе, исправленное издание русского перевода. – М.: Т-во научных изданий КМК. – 2004. – 223 с.

Мельниченко, И.П. Динамика качественного состава сиговых рыб реки Северной Сосьвы / И.П. Мельниченко, В.Д. Богданов // Вестник АГТУ. Сер. Рыбное хозяйство. – 2015. – №4. – С. 32–37.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. – М.: Наука, 1974. – 254 с.

Миддендорф, А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири / А.Ф. Миддендорф. – СПб., 1860. – Ч. 1. – 240 с.

Миддендорф, А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири / А.Ф. Миддендорф. – СПб., 1869–1877. – Ч. 2. – 259 с.

Михалев, Ю.В. Водный и рыбохозяйственный фонд Красноярского края и Тувинской АССР // Рыбохозяйственные исследования на водоемах Красноярского края: Сб. научных трудов ГосНИОРХ. – Л. – 1989. – №. 296. – С. 100–112.

Михин, В.С. Рыбы и рыбный промысел реки Хатанга и Хатангского залива // В сб.: Рыбы и рыбный промысел в низовьях реки Енисея, в реке Хатанга и в Анадырском лимане / В.С. Михин // Тр. Науч.-иссл. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. – Л.: Изд-во Главсевморпути, – 1941. – Вып. 16. – С. 37–71.

Михин, В. С. Муксун р. Хатанга и Хатангского залива: «Труды Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства» / В.С. Михин – 1955. – Вып. 11. – 63 с.

Михин, В.С. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы // Изв. ВНИОРХ. – 1955. – Т. 35. – С. 5–43.

Моисеенко, Т.И. Состояние популяций лососевых и сиговых рыб в условиях загрязнения субарктического водоема (на примере озера Имандра) / Т.И. Моисеенко // III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти, 1988. – С. 206–207.

Москаленко, Б.К. Материалы по биологии сиговых рыб Обской губы и Гыданского залива / Б.К. Москаленко // Изв. ВНИОРХ. – 1958. – Т. 44. – С.16–24.

Москаленко Б.К. Сиговые рыбы Сибири / Б.К. Москаленко. – М.: Пищепромиздат. – 1971. – 182 с.

Некрасов, И.С. Морфофункциональные особенности сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*) и хариусов (*Thymallus*) в разноширотных озерах Сибири с низкой антропогенной нагрузкой: Автореф. на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.06 Ихтиология. – М, ВНИРО. – 2020. –26 с.

Некрашевич, Н.Г. Новая форма сибирского сига из низовьев Енисея. // Учен. зап. Уральского пед. ин-та. – 1948. – Вып.1. – С. 38–45.

Никольский, Г.В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии / Г.В. Никольский // Зоологический журнал. – 1947. – Т. 26. – Вып. 3. – С. 221–232.

Никольский, Г.В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб / Г.В. Никольский // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М. – Л.: АН СССР. – 1953. – С. 261–281.

Никольский, Г.В. Экология рыб / Г.В. Никольский. – М.: Высшая школа, 1974. – 366 с.

Никольский, Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб / Г.В. Никольский. – М.: Пищевая промышленность. – 1980. – 184 с.

Никулина, Ю.С. Морфологическая характеристика пыжьяновидного сига из озера Кутарамакан (басс. р. Хантайки) / Ю.С. Никулина, В.И. Романов, О.А. Беглецов // Современное состояние водных биоресурсов. Материалы 4-й международной конференции. Под редакцией Е.В. Пищенко, М.А. Барсукова и др. – Новосибирск: Изд-во центр НГАУ «Золотой колос», 2016. – С. 56–58.

Никулина, Ю.С. Морфологическая дифференциация речных и озерных популяций ряпушек (р. *Coregonus*) бассейнов морей Карского и Лаптевых / Ю.С. Никулина, Е.А. Боровикова, Ю.В. Будин // Уч. зап. Рос. гос. гидромет. ун-та. – 2018. – № 51. – С. 162–175.

Новиков, А.С. Рыбы реки Колымы / А.С. Новиков. – М.: Наука. – 1966. – 136 с.

Ольшанская, О.Л. Ряпушка бассейна р. Пясины / О.Л. Ольшанская // Тр. СибНИОРХ. – Т.8. – 1964. – С.157–160.

Ольшанская, О.Л. Обзор ихтиофауны р. Пясины / О.Л. Ольшанская // Вопросы ихтиологии. – 1965. – Т.5. – Вып.2 (35). – С. 262–278.

Ольшанская, О.Л. Ряпушка системы реки Пясины / О.Л. Ольшанская // Тр. Краснояр. отд-ния СибНИИРХ. – 1967. – Т. 9. – С. 94–213.

Островских, П.Е. К вопросу о рыболовстве и рыбном промысле на севере Енисейской губернии / П.Е. Островских // Вестник рыбопромышленности. Петербург. – 1909. – № 3. – С. 160–181

Остроумов, Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // Тр. Полярной комиссии. – М. – Л.: Изд-во АН СССР. – 1937. – Вып. 30. – 115 с.

Перепелин, Ю.В. Характеристика промысла водных биоресурсов в Красноярском крае в начале 21 столетия / Ю.В. Перепелин, Г.И. Богданова, В.А. Заделенов, В.В. Званцев // Материалы I Всероссийской (национальной) научно-практической конференции. Отв. за выпуск Л.П. Владышевская. – Красноярск, 2020. – С.114–123.

Пичугин, М.Ю. К анализу современного фенетического разнообразия сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) из озера Лама (Норило-Пясинские озера Таймыра) / М.Ю. Пичугин, К.А. Савваитова, С.В. Максимов, М.А. Груздева // Вопросы ихтиологии. – 1995. – Т. № 5. – С. 572–579.

Плохинский, Н.А. Математические методы в биологии: Учебно-методическое пособие для студентов биологических факультетов университетов. – МГУ, 1978. – 256 с.

Подлесный, А.В. Рыбные ресурсы р. Хатанга и их использование / А.В. Подлесный // Рыбное хозяйство. – М: Пищепромиздат, 1947. – № 7 – С. 31–34.

Подлесный, А.В. Рыбы Таймырского озера / А.В. Подлесный, А.А. Лобовикова // Вопросы географии Сибири. – Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1951. – № 2. – С. 269–292.

Полымский, В.Н. Состояние запасов и перспективы использования рыбных ресурсов водоемов Западной Сибири / В.Н. Полымский, В.Р. Крохоловский // Ресурсы животного мира Сибири. Новосибирск. Наука. – 1990. – С. 3–8.

Попов, П.А. Видовой состав и характер распространения рыб на территории Сибири // Вопросы ихтиологии. – 2009. – Т. 49. – №. 4. – С. 451–463.

Попов, П.А. К экологии чира в водоемах субарктической зоны Сибири / П.А. Попов // Мир науки, культуры, образования: – Горно-Алтайск, 2013. – № 4. – С. 415–418.

Попов, П.А. Миграции пресноводных рыб Обь-Тазовской устьевой области / П.А. Попов // Вестник Северо-Восточного федерального университета. – 2017. – №. 4 (60). – С. 23–33.

Правдин, И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. – М.: Пищевая пром-сть, 1966. – 376 с.

Пресноводные рыбы Средней Сибири: монография / Н.А. Богданов, Г.И. Богданова, А.Н. Гадинов, В.А. Заделенов, В.В. Матасов, Ю.В. Михалев, Е.Н. Шадрин. – Норильск: АПЕКС, 2016. – 200 с.

Приймак, Л.Я. Морфологическая характеристика ладожского озерного сига в условиях антропогенного эвтрофирования Ладожского озера / Л.И. Приймак // Всесоюзное совещание по лососевым рыбам. – Тольятти. – 1988. – С. 255–256.

Промахова, Е.В. Хета / Е.В. Промахова, В.А. Жук // Научно-популярная энциклопедия «Вода России» // <http://water-ru.ru> / Хета. – М. – 2015. – 703 с.

Разнообразие рыб Таймыра: Систематика, экология, структура видов как основа биоразнообразия в высоких широтах, современное состояние в условиях антропогенного воздействия / Д.С. Павлов, К.А. Савваитова, М.А. Груздев [и др.]. – М.: Наука, 1999. – 207 с. – ISBN 5-02-001689-6. – EDN YRKXMN.

Ресурсы поверхностных вод СССР // Гидрологическая изученность. – Л.: Гидрометеиздат. – 1964. – Т. 17. – Вып. 6. – 222 с.

Решетников, Ю.С. О связи между количеством жаберных тычинок и характером питания у гольцов рода *Salvelinus* / Ю.С. Решетников // Зоол. жур. 1961. – Т. 40. – Вып. 10. – С. 1574–1576.

Решетников, Ю.С. Об изменчивости сигов / Ю.С. Решетников // Зоологический журнал, 1963а. – Т.42. – Вып.8. – С.1187–1194.

Решетников, Ю.С. Изменчивость и многообразие форм сигов в связи с особенностями их питания в водоемах Севера / Ю.С. Решетников // Докл. АН СССР, 1963б. – Т. 152. – № 6. – С. 1465–1466.

Решетников, Ю.С. Питание разных внутривидовых форм сига из ряда озер Лапландского заповедника / Ю.С. Решетников // Вопросы ихтиологии, 1964. – Т. 4. – № 4. – С. 679–694.

Решетников, Ю.С. О систематическом положении сиговых рыб / Ю.С. Решетников // Зоол. журн., 1975. – Т. 54, Вып. 11. – С. 1656–1671.

Решетников, Ю.С. Сложные вопросы таксономии сиговых рыб и проблемы зоогеографии / Ю.С. Решетников // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. – Л: ЗИН АН СССР. – 1977. – С. 71–78.

Решетников, Ю.С. Изменчивость и экологическое разнообразие / Ю.С. Решетников // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. – М.: Наука, 1979. – С. 5–12.

- Решетников, Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. – М.: Наука, – 1980. – 301 с.
- Решетников, Ю.С. Исследования сиговых рыб в СССР / Ю.С. Решетников // Современные проблемы сиговых рыб. Владивосток. – 1991. – Ч. I. – С. 5–22
- Решетников, Ю.С. Современные проблемы изучения сиговых рыб / Ю.С. Решетников // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Т. 35, № 2. – С.156–174.
- Решетников, Ю.С. Сиговые рыбы системы реки Пасвик / Ю.С. Решетников, Пер-Арне Амундсен // Материалы Пятого Всероссийского Совещания «Биология и биотехника разведения сиговых рыб». – Санкт-Петербург. – 1994. – С 112–115.
- Романов, В.И. Экологическая структура гольцов (р. *Salvelinus*) Хантайского озера / В.И. Романов // Вопросы географии Сибири. – Томск: Изд-во Томск, ун-та, 1983. – Вып. 14. – С. 73–88.
- Романов, В.И. Популяционная структура гольцов (р. *Salvelinus*) озера Таймыр / В.И. Романов // Фенетика природных популяций. Матер. IV Всесоюз. совещ. (Борок, ноябрь, 1990 г.). – М., 1990. – С. 242–243.
- Романов, В.И. К биологии ряпушек бассейна реки Хатанга / В.И. Романов // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Матер. научн. конф., посвящ. 50-летию деятельности Новосиб. отд. СибрыбНИИпроект; июль, 1997. – Новосибирск, 1997. – С. 145–147.
- Романов, В.И. К вопросу о популяционной структуре муксуна (*Coregonus muksun* (Pallas)) водоемов Таймыра / В.И. Романов // Вестник Томского гос. педагогич. ун-та, 1999. – Вып. 7 (16). – С. 38–43.
- Романов, В.И. Морфо-экологическая характеристика ряпушки из озера Томмот (бассейн р. Хатанга) и некоторые дискуссионные вопросы систематики евразийских ряпушек / В.И. Романов // Сиб. экол. журн. – 2000. – № 7. – С. 293–304.
- Романов, В.И. Морфологические особенности массовых форм гольцов (*под Salvelinus*) озера Хантайского / В.И. Романов // Вестник ТГПУ, сер. естественные и точные науки, 2003. – Вып. 4 (36). – С. 66–72.
- Романов, В.И. Морфологическая характеристика муксуна (*Coregonus muksun* (Pallas)) озера Таймыр / В.И. Романов // Ресурсы дичи и рыбы: использование и воспроизводство: Материалы III Всероссийской (национальной) научно-практической конференции, Красноярск, 9 декабря 2022 года / Отв. за выпуск Л.П. Владышевская. – Красноярск: Красноярский государственный аграрный университет, 2023. – С. 302–306.
- Романов, В.И. Особенности формирования ихтиофауны заполярного Хантайского водохранилища / В.И. Романов, О.Г. Карманова // Сиб. экол. журн., 2004. – № 4. – С. 513–520.

Романов, В.И. Динамика численности и изменение некоторых биологических показателей основных промысловых рыб Хантайского водохранилища (1977–1999 гг.) / В.И. Романов, О.Г. Карманова, Д.В. Вежнин, Е.В. Дергачева, Д.В. Михайлов, А.Н. Родионов // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы / Материалы междунар. конф. – Томск, 2000. – Т. 1. – С. 169–171.

Романов, В.И. Экология сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период стабилизации его уровня / В.И. Романов, О.Г. Карманова // Проблемы гидробиологии Сибири. – Томск: Дельтаплан, 2005. – С. 212–222.

Романов, В.И. К вопросу о статусе экологических форм сига (*Coregonus lavaretus pidschian*) Таймырского озера / В.И. Романов, Н.А. Бочкарев // Вестник ТГПУ, 2009. – Вып. 11(89). – С. 186–193.

Романов, В.И. Методы исследования пресноводных рыб Сибири: Учебное пособие / В.И. Романов, А.П. Петлина, И.Б. Бабкина. – Томск: Изд-во Томск.ун-та, 2012. – 256 с.

Романов, В.И. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических сига рода *Coregonus* из озера Таймыр / В.И. Романов, Е.И. Зуйкова, Н.А. Бочкарев // Сибирский экологический журнал, 2016. – Т. 23. – № 3. – С. 343–351.

Романов, В.И. Современная характеристика массовых видов рыб и их паразитов в заполярных водохранилищах бассейна Енисея (на примере Хантайского) / В.И. Романов, В.А. Заделенов, Ю.К. Чугунова, О.Г. Карманова, В.В. Лукьянцев // Рыбоводство и рыбное хозяйство, 2020. – №11 (178). С. 6–19. DOI:10.33920/sel-09-2011-01.

Романов, Н.С. К экологии сига озера Таймыр / Н.С. Романов // Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири // Тр. Красноярск. отд. Сиб. НИИ рыбн. хоз-ва. – Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1975. – Т. 10. – С. 49–54.

Романов, Н.С. Ихтиофауна озер полуострова Таймыр / Н.С. Романов, М.А. Тюльпанов // География озер Таймыра. – Л.: – 1985. – С. 139–181.

Романова, Н.М. Питание озерного сига *Coregonus lavaretus pidschian* бассейна озера Таймыр / Н.М. Романова, Н.С. Романов // Вопр. ихтиологии. – М: Наука, 1988. – Т. 28, Вып. 6. – С. 978–982.

Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 262 с.

Рыбы в заповедниках России: в 2 т. Т. 1. Пресноводные рыбы / под ред. Ю.С. Решетникова. – М.: Т-во научных изд-ний КМК. – 2010. – 627 с.

Савваитова, К.А. К систематике и экологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) водоемов полуострова Таймыр // Вопр. Ихтиологии, 1980. – Т. 20. – Вып.2 (121). – С. 195–210.

Савваитова, К.А. Арктические гольцы (Структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). – М.: ВО Агропромиздат, 1989. – 224 с.

Савваитова, К.А., Глубоководный голец (*Salvelinus*, Salmonidae, Salmoniformes) Норильских озер / Е.Д. Медведева, В.А. Максимов // Вопр. ихтиологии, 1977. – Т.6, № 6. – С. 992–1008.

Савваитова, К.А. К проблеме внутривидовой дифференциации у рыб и ее практическим аспектам / К.А. Савваитова, В.А. Максимов, Л.И. Соколов [и др.] // Применение научных разработок ученых-биологов в рыбном хозяйстве. – М: Из-во МГУ, 1987. – С.10–17.

Савосин, Д.С. Популяционные показатели сиговых рыб озера Гимольского (Карелия) / Д.С. Савосин, Н.В. Ильмаст, О.П. Стерлигова, Я.А. Кучко, Н.П. Милянчук, Д.С. Беляев // Вестник рыбохозяйственной науки, 2016. – Т. 3. – № 4 (12). – С. 35–44.

Сиделев Г.Н. Ихтиофауна крупных озер / Г.Н. Сиделев // Озера северо-запада Сибирской платформы. – Новосибирск: Наука, 1981. – С. 151–171.

Соломонов, Н.М. Морфологические особенности строения головы четырех форм ленского муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) / Н.М. Соломонов // Мат. конф. Ихтиол. исслед. на внутр. водоемах. – Саранск, 2007. – С. 155–157.

Спановская, В.Д. К методике определения плодовитости единовременных и порционно икромечущих рыб / В.Д. Спановская, В.А. Григораш // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Вильнюс: – Москлас, 1976. – С. 54–62.

Средняя Сибирь / отв. ред. Л. Г. Каманин, Б. Н. Лиханов. – М: Наука, 1964. – 480 с.

Сухих, Ю.Е. Эколого-Морфологическая характеристика тугуна *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) среднего течения реки Енисей / Ю.Е. Сухих, Ю.В. Ткаченко // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2018. – № 9 (152). – С. 8–14. – EDN LEXVRQ.

Сыч-Аверинцева, Н.В. Некоторые данные побиологии молоди промысловых рыб низовьев Лены / Н.В. Сыч-Аверинцева // Труды Якутской научной рыбохозяйственной станции. – Вып. 2. Изд. ВНИОРХ. – 1932 – С. 149–174.

Третьяков, П.И. Туруханский край, его природа и жители / П.И. Третьяков // Записки Русского географического общества. – СПб: тип. В. Безобразова и К°, 1871. – 316 с

Толмачев, И.П. Проект экспедиции для исследования р. Хатанга / И.П. Толмачев // Изв. Русского географического общества. – СПб, 1905. – Т. 41. – Вып. 2. – С. 241–261.

Форина, Ю.Ю. Таксономический состав и количественные характеристики сообществ зоопланктона и зообентоса реки Хатанга / Ю.Ю. Форина, М.В. Еремина, Н.И. Кислицина, И.Г. Исаева // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2021. – Т. 6, № 2. – С. 51-60. – DOI 10.21685/2500-0578-2021-2-4. – EDN KFFRST.

Тюрин, П.В. Тугун р. Енисей в систематическом и биологическом отношениях / П.В. Тюрин // Тр. Сибирской науч. рыбохоз. станции. – Красноярск. – 1929. – Т. 3, Вып. 3. – С. 1–104.

Устюгов, А.Ф. О происхождении двух экологических форм сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей / А.Ф. Устюгов // Вопросы ихтиологии. – 1976. – Т. 16. – Вып. 5 (100). – С. 773–783.

Устюгов, А.Ф. Эколого-морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей / А.Ф. Устюгов // Вопр. ихтиологии, 1972. – Т.12. – Вып. 5 (76). – С. 811–826.

Фащевский, Б.В. Экологическое значение поймы в речных экосистемах / Б.В. Фащевский // Ученые записки РГГМУ, 2007. – № 5. – С. 118–129.

Чалов, Р.С. Русловой режим рек Северной Евразии (в пределах бывшего СССР) / Р.С. Чалов, В.М. Евстигнеев, А.А. Зайцев и др.. – М: Издательство Московского университета, 1994. – 335 с.

Чернов, Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы / Ю.И. Чернов // Успехи совр. биологии, 1991. – Т. 111. – Вып. 4. – С. 499–507.

Чугунова, Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – 164 с.

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

Шустов, Ю.А. Экология молоди атлантического лосося / Ю.А. Шустов. – Петрозаводск: Карелия, 1983. – 152 с.

Яблоков, Н.О. Структура нерестового стада и состояние запасов сибирской ряпушки в реке Енисей / Н.О. Яблоков, Д.А. Криволицкий, А.В. Клундук // Труды ВНИРО. – 2023. – № 192. – С. 127–138. – DOI 10.36038/2307-3497-2023-192-127-138. – EDN PQVJBL.

Яблоков, Н.О. Структура нерестового стада и промысел полупроходной формы сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) реки Енисей / Н.О. Яблоков, В.П. Кайль, Д.А. Криволицкий // Ресурсы дичи и рыбы: использование и воспроизводство : Материалы III Всероссийской (национальной) научно-практической конференции, посвященной 70-летию Красноярского государственного аграрного университета, Красноярск, 09 декабря 2022 года / Отв. за выпуск: Л.П. Владышевская, О.А. Тимошкина, Е.А. Алексеева. – Красноярск: Красноярский государственный аграрный университет, 2023. – С. 339–344. – EDN QAODXA.

Amundsen, P.-A. Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric morphs of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) / P.-A. Amundsen, T. Bohn, G.H. Vaga // *Ann. Zool. Fenn.* – 2004. – Vol. 41. – P. 291–300.

April J. Glacial cycles as an allopatric speciation pump in north-eastern American freshwater fishes / J. April, R.H. Hanner, A.-M. Dion-Côté [et al.] // *Molecular ecology.* – 2013. – Vol. 22. – P. 409–422. DOI:10.1111/mec.12116.

Baldina, S.N. Mitochondrial DNA genetic differentiation of the muksun *Coregonus muksun* (Pallas) and related Siberian species of *Coregonus* (Coregonidae, Salmoniformes) / S.N. Baldina, N.Yu. Gordon, D.V. Politov // *Russian Journal of Genetics.* – 2008. – Vol. 44, No. 7. – P. 777–785. – DOI 10.1134/S1022795408070041. – EDN LKZWMJ.

Berg, L.S. Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas / L.S. Berg // *Zoogeographika.* – 1932. – Bd. I. – P. 393–409.

Bittner, D. Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus* spp.) in a Swiss lake: a role for eutrophication / D. Bittner, L. Excoffier, C.R. Largiader // *Mol. Ecol.* – 2010. – Vol. 19. – P. 2152–2167.

Budin, Y.V. Size and Age Structure and Demographic Characteristics of *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 of the Khatanga River Basin / Y.V. Budin, V.A. Zadelenov, V.I. Romanov [et al.] // *Contemp. Probl. Ecol.* 15, 620–630 (2022). <https://doi.org/10.1134/S1995425522060051>

Bochkarev, N.A. Evidence of dispersal between the Yenisei and the Lena river basins during the late Pleistocene within the whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*) complex / N.A. Bochkarev, E.I. Zuykova, A.V. Katokhin, K.B. Andree, M.M. Solovyev // *Can. J. Zool.* – 2021. – V. 99. – P. 1028–1039 doi: 10.1139/cjz-2020-0255.

Bochkarev, N.A. The sympatric whitefishes *Coregonus ussuriensis* and *C. chadary* from the Amur River basin: morphology, biology and genetic diversity / N.A. Bochkarev, E.I. Zuykova, S.A. Abramov, E.V. Podorozhnyuk, D.V. Politov // *Fundam. Appl. Limnol.* – 2017. 189/3. – P. 193–207. doi:10.1127/fal/2016/0801.

Borovikova, E.A. Morphological and Genetic Diversity of Two Forms of Muksun *Coregonus muksun* (Salmonidae) of the Khatanga River Basin as a Key for Understanding the Phylogenetic Relationships between Muksun and Whitefish *C. lavaretus* / E.A. Borovikova, Y.V. Budin // *Journal of Ichthyology.* – 2020. – Vol. 60, No. 6. – P. 909–922. – DOI 10.1134/S0032945220060016. – EDN JJNJEH.

Fung, S.R. Recovery Potential Modelling of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Lake Opeongo / S.R. Fung, van der A.S., Lee, and M.A. Koops // *Canada. DFO Can.* – 2022. – 28 p.

Lea, E.V. Fisheries monitoring and biological data of the Yellowknife River Cisco (*Coregonus artedi*) population, 1999–2020. Can. / E.V. Lea, C. Stevens, C. Arens, C.P. Gallagher // Manuscr. Rep. Fish. Aquat. – Sci. 3268: viii. – 2023. – 65 p.

Middendorf, A.F. Reise in Sibirien Band. – 1875. – H. 2. – P. 1395–1615.

Nelson, J.S. Fishes of the world / J.S. Nelson, T.C. Grande, Wilson M. V. H. // 5th ed. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, 2016. – Xlii. – 752 p.

Nikolsky, G. On fecundity as a regulatory mechanism in fish population dynamics / G. Nikolsky, A. Bogdanov, Уи. Lapin // Rapp. et proc.-verb. reun. Cons. perm. int. explor. mer. – 1973. – Vol. 164. – P. 174–177.

Nikulina, Y.S. Morphology, biology and parasite fauna of the least cisco (*Coregonus sardinella*) of the Yenisei River/ Y.S. Nikulina, K.V. Polyayeva // Biosystems Diversity. – 2020. – 28 (3). – P. 230–237. DOI: 10.15421/012030

Nikulina, Yu.S. Genetic differentiation of Least Cisco (*g. Coregonus*) of Siberia reservoirs / Yu.S. Nikulina, E.A. Borovikova // Limnology and Freshwater Biology. – 2020 (4). – P. 737–738. DOI: 10.31951/2658-3518-2020-A-4-737.

Pallas, P.S. Zoographia rosso-asiatica. – 1811.

Politov, D.V. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian *Coregonus species* / D.V. Politov, N.Y. Gordon, A.A. Makhrov // Archiw fur Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology. – 2002. – V. 57. – P. 21–34.

Salomon, Marc. Speciation centres and sustainable development/ Marc Salomon // J. Biogeogr. – 2004. – V. 31, No 4. – P. 675–678.

Sendek, D.S., Secondary contact of various form/species of *Coregonus lavaretus* complex with arctic ciscoes in the Eastern Baltic Sea / D.S. Sendek, N.A. Bochkarev, E.I. Zuykova, D.V. Politov, J. Wanzenböck, M. Himberg, S.F. Titov // Fundam. Appl. Limnol., 2017. – 189/3. – P. 209–225. doi: 10.1127/fal/2016/0791.

Scott, W.B. Freshwater Fishes of Canada / W.B. Scott, E.J. Crossman // Bulletin of Fisheries Research Board of Canada. – 1973. – No 184. – P. 1–966

Stem, Carolina. Monitoring and evaluation in conservation: A review of trends and approaches / Carolina Stem, Ricahrd Margoluis, Nick Salafsky, Marcia Brown // Con-serv. Biol. – 2005. –19. – No 2. – P. 295–309.

Zadelenov, V.A. Annotated list and current state of ichthyofauna of the Pyasina River system (Eastern Siberia) with some taxonomic remarks / V.A. Zadelenov, Y.Yu. Forina, Yu.V. Dyldin // Bull. Lampetra, ZO ČSOP Vlašim, 9. – 2020. – P. 178–214.

Zadelenov, V.A. New data on biota of some lakes in the western part of the Putorana Plateau / V.A. Zadelenov, L.V. Bazhina, L.A. Glushchenko, I.G. Isaeva, V.O. Kleush, E.N. Shadrin, V.V. Matasov, O.P. Dubovskaya, K.A. Semenchenko // J. Sib. Fed. Univ. Biol. – 2017. – 10 (1). – P. 87–105.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 – Карта-схема района исследования бассейна р. Хатанга

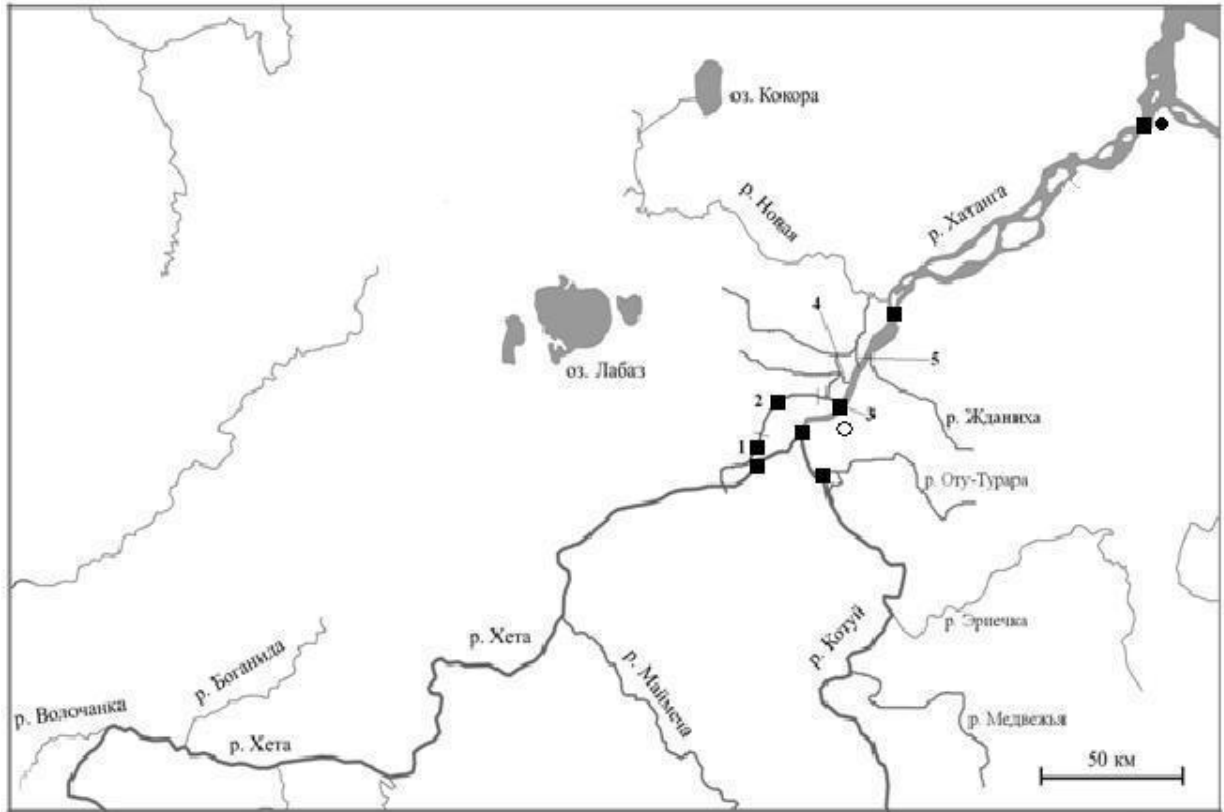


Рисунок 1 – Карта-схема района исследования бассейна р. Хатанга:

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

ПРИЛОЖЕНИЕ 2 – Вид формы головы двух форм муксуна



Рисунок 2. 1 – Форма головы малотычинкового муксуна



Рисунок 2. 2 – Форма головы многотычинкового муксуна

ПРИЛОЖЕНИЕ 3 – Вид формы тела двух форм муксуна



Рисунок 3. 1 – Форма тела малотычинкового муксуна



Рисунок 3. 2 – Форма тела многотычинковый муксун

ПРИЛОЖЕНИЕ 4 – Внешний вид первой жаберной дуги двух форм муксуна



Рисунок 4. 1 – Внешний вид первой жаберной дуги малотычинковый муксун



Рисунок 4. 2 – Внешний вид первой жаберной дуги многотычинковый муксун