

Морфоэкологическая характеристика ряпушки из оз. Томмот (бассейн р. Хатанги) и некоторые дискуссионные вопросы систематики евразийских ряпушек

В. И. РОМАНОВ

Томский государственный университет
634050 Томск, просп. Ленина, 36

АННОТАЦИЯ

Исследованы морфология, особенности линейного и весового роста, плодовитость ряпушки из оз. Томмот (бассейн р. Хатанги). Отмечено, что по своим характерным морфологическим признакам эта ряпушка имеет много больше общего с европейской – *Coregonus albula*, чем с сибирской – *C. sardinella*. В связи с этим обсуждается таксономическая ценность тех признаков, которые обычно приняты для диагностики этих видов. Указывается на то, что для бассейна р. Енисей и некоторых водоемов Таймыра присутствие малопозвонковых форм, особенно в озерных экосистемах, – достаточно распространенное явление. В бассейнах рек Енисея, Хантайки, Хатанги и, возможно, Пясины отмечена симпатрия малопозвонковых и относительно многопозвонковых ряпушек. Во всех отмеченных зонах контакта многопозвонковые имеют в среднем и на 5–8 чешуй больше в боковой линии. Обсуждаются некоторые спорные вопросы современной диагностики и таксономии этих видов.

Ряпушка является важнейшим объектом промысла в Хатангском бассейне Таймырского полуострова. Как отмечал Ф. В. Лукьянчиков [1], в речной системе обитают два обособленных стада полупроходных ряпушек – хетское и балахнинское, имеющие общие места нагула – Хатангский залив, но разные места размножения в р. Хатанге и ее крупных притоках. Названия стад указывают на те реки, где сосредоточены основные нерестилища полупроходной ряпушки. Сами формы различаются и по ряду морфологических признаков [1]. Характерной чертой, отличающей полупроходных ряпушек, кроме морфологических признаков, является разный темп линейного и весового роста. При этом самой быстрорастущей является балахнинская ряпушка. Большой интерес вызывают озерные группировки ряпушек, довольно многочисленные в бассейне реки и отличающиеся как на межпопуляционном уровне при сравнении озерных экотипов, так и от известных "полупроходных стад".

Среди озерных группировок наиболее крупными размерами выделяется ряпушка из оз. Портнягино, соединенного с Хатангским заливом р. Гусихой. Эта ряпушка по своим линейным и весовым показателям занимает промежуточное положение между хетской и балахнинской [2] и заслуживает, по мнению этих авторов, своего номенклатурного названия, подобного известным "хатангским стадам". Эта ряпушка присутствует в озере постоянно, но относительная близость залива (125 км) оставляет открытым вопрос о ее миграциях и совместном нагуле с хетской и балахнинской ряпушками. По имеющимся у нас опросным данным, в отдельных озерах дельты и прилегающих к ней территорий Нижней Хатанги встречаются и значительно более крупные особи, достигающие массы тела 700 г и более. Однако имеются факты, свидетельствующие о присутствии в бассейне реки и мелких или медленно растущих озерных популяций ряпушки.

Наименьшие показатели роста, отмеченные для этого региона, имеют ряпушки из озера Лабаз (Лабас) [3] и Томмот. Причем это вообще одна из самых низких величин темпа линейного и весового роста среди таймырских ряпушек, включая и мелкие формы из Норило-Пясинских озер, что не характерно для водоемов равнинной зоны Таймыра. Однако даже в придаточной системе оз. Лабаз имеются группировки ряпушек (оз. Сопкалах: до 500 г), значительно превышающие местную по темпу линейного и весового роста [3].

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в июле–августе 1982 г. на оз. Томмот (Таммот), расположенном на территории Лукунского участка Таймырского государственного заповедника. Озеро Томмот имеет длину около 2,3 км, ширину – до 0,8 км, площадь водного зеркала – 189 га и наибольшую глубину, отмеченную нами – 42,5 м. Считается, что оно термокарстового происхождения, но такие глубины на равнинной зоне Таймыра – большая редкость. Обычно они не превышают здесь 5–10 м. Даже такие крупные озера, как Таймырское (наибольшая глубина – 25,2 м) и Лабаз (6,3 м), явно мельче. Название озера в переводе с якутского обозначает "незамерзающее". По сообщению местных жителей, озеро вскрывается несколько позднее других, а замерзает на 5–15 дней позже. Очевидно, что причиной этого является его относительная глубоководность. Расположено оно практически в центре этой территории. Основной причиной заповедования стало присутствие здесь самого северного в мире участка леса (лиственница даурская).

Из озера вытекает ручей (около 1,5–2 км), соединяющий оз. Томмот с р. Лукунской, впадающей в Хатангу. Ихтиофауна этого водоема представлена 10–11 видами рыб, основу составляют лососевидные (6 видов). При этом здесь можно найти как местных, постоянно обитающих, "аборигенных" рыб, так и заходящих сюда в период открытой воды из Лукунской–Хатанги. Таким образом, между местными рыбами и обитающими в придаточной системе р. Хатанги изоляции практически нет.

Ряпушка здесь относится к числу массовых видов и представлена собственной популяцией довольно мелких (50–60 г) рыб. Кроме нее из придаточной системы заходит значительно более крупная хатангская полупроходная ряпушка. Миграция этой формы носит случайный характер. Всего было поймано 7 ряпушек. При этом две из них были отловлены в истоке ручья из оз. Томмот. Все они заметно превосходили по размерам местных рыб. Достаточно сказать, что одновозрастные хатангские ряпушки превышали местных по своим весовым характеристикам в 2,5–3 раза.

Материалом для написания этой статьи послужили сборы автора, проведенные с 17 июля по 23 августа 1982 г. Исследовано 196 ряпушек. У пойманных рыб измеряли длину по Смитту (Sm), длину тела (l) в миллиметрах и массу тела (общую (Q) и без внутренностей (q)) в граммах. Возраст определяли по чешуе. Для части из них проведен морфологический анализ. У 44 рыб взяты пробы на плодовитость. Плодовитость определяли счетно-весовым методом.

В качестве дополнительного сравнительного материала по отдельным меристическим и пластическим признакам ряпушек использованы данные озерной формы ряпушки из оз. Хантайского (32 экз.) и Хантайского водохранилища (100 экз.). Экология ряпушки Хантайского водохранилища такова, что позволяет считать ее озерно-речной формой [4]. Некоторые различия по отдельным счетным признакам между этими ряпушками бассейна р. Хантайки обсуждались ранее [5]. Сбор и обработка материалов проводились по общепринятым в ихтиологии и биометрии методикам [6–8].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В самом озере мелкая томмотская ряпушка распространена повсеместно и является, видимо, самым массовым видом водоема. Предпочитает глубины порядка 10–20 м, что характеризует ее как типичного пелагического планктофага. Она является важным компонентом питания местного гольца (род *Salvelinus*), щуки и налима. Отмечена высокая степень зараженности ее гельминтами и паразитами, локализующимися в мышцах тела.

Характерные признаки. Рот верхний, нижняя челюсть заметно выступает вперед. Окраска тела серебристо-белая, спинка с зеленоватым оттенком. Глаз большой и составляет почти 76,0 % от ширины лба. Вентроанальное расстояние составляет 58,4 % (51,6–64,7) антедорсального (aD). Антедорсальное составляет 43,0 % относительно длины по Смитту.

D III–V 8–10, P I 12–15, V II 9–11, A III–IV 10–13. Жаберных тычинок 41–51, чаще 45. Чешуй в боковой линии 67–88. Чешуя легко спадает. Позвонков 56–60, чаще 58–59. Основные меристические признаки этой ряпушки приведены в табл. 1.

Несмотря на довольно высокую численность и поэтому значимость ряпушек в промысле бассейна р. Хатанги (более половины общего вылова) и определенную изученность ряда локальных озерных группировок [2, 3], их систематика и популяционная структура исследованы недостаточно. Имеются только некоторые морфологические данные полупроходных группировок. При сравнении меристических признаков томмотских ряпушек с полупроходными ряпушками бассейна р. Хатанги [1] выявляется значительное различие в числе прободенных чешуй в боковой линии томмотской и хетской ряпушек (CD = 1,27), числе позвонков и ветвистых лучей в анальном плавнике у этих же рыб (CD = 1,81). Различия по этим признакам между томмотской и балахнинской ряпушками менее выражены, наибольшее отличие между

ними по числу ветвистых лучей в А (CD = 1,13). Пластические признаки ряпушки из оз. Томмот приведены в табл. 2.

Самым важным отличием среди меристических и пластических признаков является число позвонков, поскольку именно этот признак чуть ли не единственный, позволяющий диагностировать европейскую *Coregonus albula* и сибирскую *Coregonus sardinella* ряпушек [9]. Среднее число позвонков у томмотской ряпушки – 58,23, что явно не типично для сибирской, относительно многопозвонковой (в среднем более 60). У двух ряпушек, отловленных в районе истока ручья из оз. Томмот и поднимающихся по ручью вверх в озеро, 62 и 63 позвонка. Как отмечалось выше, это были мигранты из р. Лукунской (Хатанги). 63 позвонка определено и еще у одной особи, отловленной в самом озере, но ее линейно-весовые характеристики, превышающие таковые местных одновозрастных малопозвонковых форм более чем в 2,5 раза, давали основание считать, что это также мигрант из р. Лукунской. В самом озере поймано несколько подобных рыб, и все они отличались от местной мелкой ряпушки по внешнему виду, характерным признакам головы, форме челюстного аппарата, окраске тела и по тому, как держится на теле рыбы чешуя. Легко спадающей ее характеризовать было нельзя.

Традиционные диагностические признаки (aD > 42 %; VA в процентах от aD < 60–62 %) характеризуют ряпушку оз. Томмот скорее как

Т а б л и ц а 1
Морфологическая характеристика меристических признаков ряпушки оз. Томмот

Признак	Ряпушка из оз. Томмот (наши данные)					Ряпушка из р. Хатанги [1]	
	Lim	\bar{x}	$\pm m$	$\pm \delta$	<i>n</i>	$\bar{x} \pm m$	$\bar{x} \pm m$
Чешуя:							
в боковой линии	67–88	77,89	0,47	4,30	85	85,92 ± 0,13	83,87 ± 0,73
над боковой линией	7–8	7,31	0,07	0,47	39		
под боковой линией	6–7	6,28	0,07	0,46	39		
Жаберные тычинки	41–51	45,00	0,30	2,19	53	44,35 ± 0,16	45,20 ± 0,52
Позвонки	56–60	58,23	0,14	0,99	53	63	
Лучи:							
в D неветвистых	3–5	4,12	0,06	0,39	49		
в D ветвистых	8–10	9,04	0,10	0,71	49	9,78 ± 0,03	10,03 ± 0,10
в P ветвистых	12–15	14,08	0,10	0,67	49		
в V ветвистых	9–11	10,10	0,08	0,55	49		
в A неветвистых	3–5	3,96	0,04	0,29	47		
в A ветвистых	10–13	11,45	0,11	0,75	47	13,60 ± 0,03	12,79 ± 0,10

Coregonus albula, но только по средним показателям. Впрочем, присутствие в ихтиофауне сибирских водоемов малопозвонковых ряпушек, имеющих средние показатели числа позвонков менее 59, не является чем-то уникальным. В бассейне р. Енисей практически все озерные группировки ряпушки претендуют на статус, если и не классических малопозвонковых ряпушек Европы (среднее: 55–57), то хотя бы среднепозвонковых (табл. 3).

Вероятно, что и другие озерные группировки этого бассейна аналогичны, особенно из горных районов Средней Сибири. По нашим данным, в среднем менее 59 позвонков имеют ря-

пушки озер Лама (58,92; 27 экз.) и Кета (57,73; 44 экз.); менее 60 позвонков (59,40; 72 экз.) у ряпушки из оз. Таймырского. Любопытно, что среди полупроходных ряпушек Енисея турханская имеет также меньше позвонков, чем карская [10, 12].

В сравнении с другими ряпушками бассейна р. Хатанги ряпушки оз. Томмот не только малопозвонковые, но и мало (крупно) чешуйные. Среднее число чешуй в боковой линии у томмотских ряпушек (77,78) меньше на 5–8 по сравнению с известными хатангскими популяциями. Следует отметить, что и ряпушки, заходящие из р. Лукунской, также заметно отлича-

Т а б л и ц а 2

Морфологическая характеристика пластических признаков ряпушки оз. Томмот (49 экз.)

Признак	Показатель			
	Пределы	Средняя	$\pm m$	$\pm \delta$
Длина по Смитту, мм	144,0–188,5	167,00	1,38	9,66
	<i>От длины по Смитту, %</i>			
Длина головы	17,6–20,1	18,97	0,09	0,61
Наибольшая высота тела	14,7–21,8	17,40	0,16	1,14
Наименьшая »	5,6–7,2	6,18	0,04	0,31
Длина хвостового стебля	12,6–16,8	14,56	0,13	0,88
Антеанальное расстояние	67,6–70,9	69,09	0,12	0,87
Антевентральное »	42,8–46,8	44,62	0,13	0,94
Антедорсальное »	41,0–45,2	42,97	0,13	0,94
Антепектральное »	17,9–20,5	19,30	0,09	0,60
Пектроанальное »	49,0–53,0	50,95	0,14	0,95
Пектровентральное »	24,1–28,1	25,93	0,12	0,85
Ветроанальное »	22,7–27,2	25,05	0,14	0,98
Постдорсальное »	40,5–46,5	43,48	0,17	1,17
Длина спинного плавника	8,3–11,3	9,59	0,10	0,69
Высота »	13,2–16,8	15,25	0,14	0,95
Длина анального плавника	10,2–13,0	11,65	0,10	0,69
Высота »	8,0–10,5	9,15	0,09	0,60
Длина грудного плавника	13,9–17,0	15,44	0,11	0,76
То же брюшного »	13,3–16,1	14,85	0,10	0,69
	<i>От длины головы, %</i>			
Длина рыла	19,7–25,4	21,97	0,19	1,30
Диаметр глаза	22,5–29,3	24,93	0,19	1,33
Заглазничное расстояние	46,8–54,1	49,38	0,25	1,76
Толщина головы	33,0–41,7	37,88	0,26	1,79
Высота головы на уровне глаза	38,7–50,0	42,69	0,26	1,79
То же у затылка	53,1–66,6	58,24	0,36	2,55
Ширина лба	17,5–22,9	20,17	0,21	1,44
Длина верхнечелюстной кости	28,6–35,9	32,81	0,22	1,55
Высота » »	8,6–12,5	9,95	0,11	0,74
Длина нижней челюсти	42,9–51,5	47,46	0,28	1,95
	<i>От длины aD, %</i>			
Ветроанальное расстояние	51,6–64,7	58,39	0,42	2,97

Число позвонков у ряпушек из бассейнов рек Енисей и Хатанги

Водоем	Форма, пол	Lim	Средняя	<i>n</i>	Источник
<i>Бассейн р. Енисей</i>					
р. Енисей	Туруханская	50–63	57,7	118	[10]
	Карская	54–62	59,8	48	
»	?		58,83	100	[11]
»	Туруханская	56–62	57,96	100	[12]
р. Танама	Карская	58–65	59,87	100	
»	»		61,4	25	[13]
оз. Маковское		53–59	56,09	70	[14]
оз. Хантайское		56–62	58,65	25	Наши данные
Хантайское водохр.		59–64	61,27	70	
оз. Виви	Самцы		54,6 (?)	47 (?)	[15]
	Самки		54,8 (?)	103 (?)	
<i>Бассейн р. Хатанги</i>					
р. Хатанга	Хетская	58–65	63	220	[1]
оз. Портнягино		57–66	61	146	[2]
оз. Томмот		56–60	58,23	53	Наши данные

лись по этим признакам от аборигенных. Исследованные рыбы имели 81–88 чешуй в боковой линии (4 экз.). Любопытно, что все выявленные симпатричные группировки малопозвонковых и типичных сибирских ряпушек, отмеченные в бассейнах Хатанги (ряпушка оз. Томмот – хатангская), Хантайки (оз. Хантайское – Хантайское водохранилище) и Енисея (туруханская – карская) достаточно заметно отличались и по числу чешуй в боковой линии. При этом везде малопозвонковые формы имели в среднем на 5–8 чешуй меньше. Кроме этого, достоверно, но не столь существенно отличалось число ветвистых лучей в анальном плавнике [12, наши данные по хантайским группировкам].

Нами проанализирована ситуация и с теми пластическими признаками, которые были приняты для оценки таксономического положения европейской и сибирской ряпушек. Следует заметить, что ненадежность их таксономической ценности отмечалась неоднократно и ранее рассмотрена на европейских популяциях [9].

К сожалению, полных сведений по пластическим признакам хатангских ряпушек у Ф. В. Лукьянчикова [1] не приводится. По крайней мере, те, что используются традиционно для их видовой идентификации – антедорсальное расстояние и отношение вентроанально к аD – в этой работе отсутствуют. Нет этих

данных и по ряпушке оз. Портнягино [2]. Чтобы как-то компенсировать эту ситуацию, были привлечены аналогичные данные по ряпушкам Хантайской гидросистемы. По числу позвонков они также могут быть дифференцированы на относительно малопозвонковую (ряпушка оз. Хантайского) и малопозвонковую (Хантайское водохранилище) формы [4]. К тому же в гидросистеме нет препятствий для их контактов, а следовательно, и обмена генами. Мало того, в осенний период ряпушка, мигрирующая из водохранилища, свободно проходит в большом количестве в западную часть акватории Хантайского озера, где частично размножается. Имеющиеся материалы позволяют утверждать об их достаточно заметной морфологической разнокачественности.

Сравнение распределений антедорсального расстояния у названных ряпушек не дает оснований для однозначной оценки их различий по этому признаку. Здесь наблюдается практически полное перекрытие кривых (рис. 1). По своим средним величинам все они вполне могут претендовать на статус европейской ряпушки. Несколько более изменчив этот признак у ряпушек из Хантайского водохранилища (сборы 1977 г.), но это объясняется, прежде всего, тем, что материал собирался в водоеме, проходящем интенсивные процессы формирования [4, 5]. Подобные явления всегда связаны с повышен-

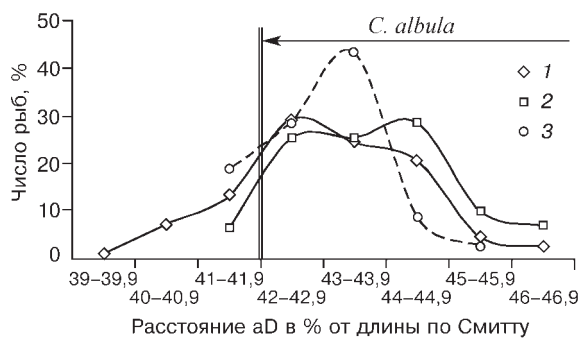


Рис. 1. Распределение значений антедорсального расстояния в процентах от длины по Смитту у ряпушек из оз. Томмот и некоторых водоемов Хантайской гидросистемы.

1 – водохранилище, 2 – оз. Хантайское, 3 – оз. Томмот.

ным уровнем изменчивости всех биологических характеристик, включая и морфологию.

Сравнение распределений вентроанального расстояния относительно антедорсального дало несколько более заметное смещение в этих признаках у группировок из оз. Хантайского и одноименного водохранилища. При этом озерная ряпушка вполне убедительно в своем распределении этого признака уместается в пределах, характерных для *Coregonus albula* (рис. 2). Обращает на себя внимание заметное бимодальное распределение этого признака, характеризующее ряпушек из Хантайского водохранилища. И здесь наблюдается достаточно значительное перекрывание этих двух распределений: ряпушек из озера и водохранилища. Средние показатели ряпушек составляют 53,88 и 59,95 % соответственно и не превышают 60,0 %. Различие по *t*-критерию (8,67) достоверно на самом высоком уровне значимости

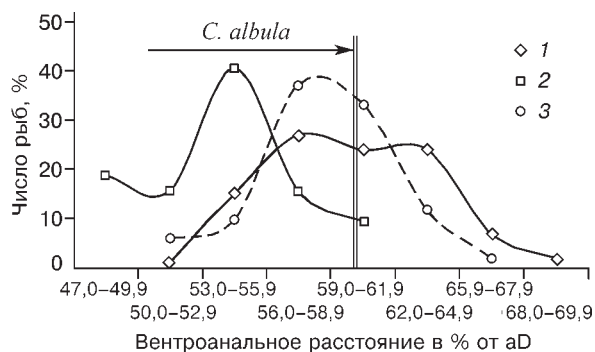


Рис. 2. Распределение значений вентроанального расстояния в процентах от расстояния aD у ряпушек из оз. Томмот и некоторых водоемов Хантайской гидросистемы.

1 – водохранилище, 2 – оз. Хантайское, 3 – оз. Томмот.

($p \leq 0,001$), но по *CD*-критерию Э. Майра невысоко (0,85) и не превышает уровень подвидового различия.

Проведенный анализ дискриминирующих пластических признаков, принятых в систематике ряпушек, не дал надежного основания для установления их таксономического статуса. Этот материал оказался способен дополнить фактологическую базу, позволяющую еще раз усомниться в их таксономической ценности. Хотя в случае оценки симпатрических группировок озерной и озерно-речной форм можно отметить их достоверные отличия.

Экология. В оз. Томмот ряпушка относится к высокочисленным видам. Анализ вылова свидетельствует о наличии в озере довольно плотных косячков ряпушки, которые передвигаются по всей акватории водоема. Размеры рыб невелики, что дает основание отнести их к мелкой форме. Они уступают в темпе линейного и весового роста проходным ряпушкам Хатангского бассейна. Из озерных форм, исследованных здесь, томмотская ряпушка довольно близка к таковой из оз. Лабаз [3]. Вообще, деление ряпушек Таймыра на крупную и мелкую формы весьма условно. Даже в самой Хатанге, как и в Енисее, данные по темпу линейного и весового роста, собранные разными специалистами, заметно разнятся (табл. 4).

Основу нерестовой части популяции томмотской ряпушки составили рыбы, имеющие массу тела 25–40 г и длину по Смитту 150–180 мм, в то время как половая зрелость у хатангской (хетское стадо) наступает при массе тела 150–170 г [1]. Доминировали возрастные группы 3+ – 5+ лет. Более старшие возраста представлены единично. Половой состав приблизительно равный, при некотором преобладании самок (56,4 %), что может быть связано и с селективностью орудий лова. Любопытно, что в оз. Лабаз отмечено значительное, более чем в 17 раз, преобладание самок [3]. Самая мелкая половозрелая самка имела длину по Смитту 139 мм и массу тела 22 г, при этом у нее было 1447 икринок. Однако наименьшие показатели (1178 икринок) зафиксированы у более крупной особи. Самые высокие значения индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) отмечены у самки в возрасте 11+ лет – 14 958 икринок. В целом же средние значения плодовитости

Линейные и весовые показатели ряпушек из водоемов Таймыра и сопредельных территорий

Водоем, форма (стадо)	Показатель	Возраст, лет										Источник
		2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	
<i>Бассейн р. Хатанги</i>												
р. Хатанга	Sm, мм	–	215	244	266	285	302	307	326	335	–	[16]
	Q, г	–	84	121	162	200	232	246	289	329	–	
»	Sm, мм	–	–	–	256	270	280	296	310	315	320	[10]
	Q, г	–	–	–	100	133	156	175	187	238	225	
» (хетское)	Sm, мм	175	215	238	252	268	281	296	312	326	–	[1]
	Q, г	48	60	89	133	153	173	195	221	264	–	
» (балахнинское)	Sm, мм	–	–	–	–	280	300	320	330	–	–	[1]
	Q, г	–	–	–	–	270	280	320	380	–	–	
оз. Аян	Sm (?)	154	174	193	–	293	303	308	315	318	319	[15]
оз. Лабаз	l, мм	105	134	145	169	175	–	–	–	–	–	[3]
	Q, г	11	21	32	50	70	–	–	–	–	–	
оз. Томмот	Sm, мм	–	142	156	170	182	214	212	250	–	276	Наши данные
	Q, г	–	23	30	40	51	88	80	140	–	220	
<i>Бассейн р. Енисей</i>												
туруханская	Sm, мм	145	170	185	203	217	230	–	–	–	–	[10]
	Q, г	21	37	50	67	144	93	–	–	–	–	
карская	Sm, мм	–	215	243	256	268	286	306	315	330	345	[10]
	Q, г	–	–	100	113	144	185	194	247	262	293	
туруханская	Sm, мм	–	143	152	168	179	189	194	218	–	–	[12]
	Q, г	–	36,5	41,6	50,4	59,2	67,5	89,1	152	–	–	
карская	Sm, мм	–	181	211	227	242	254	276	293	306	326	[12]
	Q, г	–	66,1	84,8	98,1	130	157	184	211	231	322	
оз. Маковское	Sm, мм	–	169	190	194	198	205	–	–	–	–	[14]
	Q, г	–	37,8	55,8	59,3	65,7	72,2	–	–	–	–	
Хантайское водохр., 1977 г.	Sm, мм	202	249	289	301	331	–	–	–	–	–	[17]
	Q, г	81	170	261	330	413	–	–	–	–	–	
Хантайское водохр., 1991 г.	Sm, мм	194	216	234	245	260	–	–	–	–	–	Наши данные
	Q, г	70,6	98,8	125	145	179	–	–	–	–	–	
<i>Бассейн р. Пясины</i>												
р. Пясины	Sm, мм	175	196	218	247	260	274	281	296	307	314	[10]
	Q, г	38	48	72	99	128	158	175	188	213	233	
оз. Голубое	Sm, мм	146	186	223	244	256	275	–	–	–	–	[18]
	Q, г	26	53	83	118	147	182	–	–	–	–	
оз. Кета , мелкая	Sm, мм	–	160	168	195	211	220	–	–	–	–	[18]
	Q, г	–	27	33,4	64	80	105	–	–	–	–	
оз. Кета , крупная	Sm, мм	–	–	200	214	229	255	267	294	–	–	[18]
	Q, г	–	–	73,8	98	158	191	241	282	–	–	
оз. Мелкое	Sm, мм	145	173	174	197	–	–	–	–	–	–	[18]
	Q, г	25	45	50	61	–	–	–	–	–	–	
оз. Лама	Sm, мм	135	180	193	227	240	234	267	–	–	–	[18]
	Q, г	20	38	54	96	109	98	120	–	–	–	
оз. Первое Пуринское	Sm (?)	–	–	162	182	211	241	–	–	–	–	[19]
	Q, г	–	–	39	52	87	118	–	–	–	–	

П р и м е ч а н и е. Жирным выделены водоемы (формы), в которых отмечена относительно мелкая ряпушка.

сти у массовых возрастных групп не превышали 3000 икринок (табл. 5). Исследованы показатели плодовитости у ряпушек, отловленных в ручье. Одна из них (5+ лет) имела длину по Смитту 229 мм и массу тела 94 г. Абсолютная плодовитость ее составляла 5845 икринок. Две другие (8+ лет) имели длину по Смитту 310 и 335 мм и массу тела 255 и 430 г соответственно.

Их показатели ИАП были равны 19 610 и 32 626 икринок.

Присутствие в стае неполовозрелых и пропускающих нерест особей свидетельствует о пропуске нерестового периода. Число таких рыб не превышало 10–15 %. Возможно, поведенческие реакции готовых к размножению ряпушек и пропускающих нерест рыб несколько

Длина, масса тела, упитанность и плодовитость ряпушек из уловов в оз. Томмот

Возраст, лет	Показатель						Число рыб
	Длина по Смитту, мм	Масса тела (Q), г	Упитанность		Плодовитость		
			по Фультону	по Кларк	ИАП (<i>r</i>)	ИОП (<i>r/g</i>)	
3+	$\frac{139-159}{144,9 \pm 2,89}$	$\frac{22,0-31,1}{25,2 \pm 1,28}$	$\frac{0,86-1,06}{0,98 \pm 0,03}$	$\frac{0,76-0,89}{0,84 \pm 0,02}$	$\frac{1178-1779}{1487 \pm 96,9}$	$\frac{63,0-84,7}{69,9 \pm 3,29}$	6
4+	$\frac{147-166}{159,4 \pm 1,89}$	$\frac{26,8-42,0}{34,4 \pm 1,85}$	$\frac{0,92-1,08}{1,01 \pm 0,02}$	$\frac{0,76-0,92}{0,86 \pm 0,02}$	$\frac{1506-2944}{2146 \pm 154,6}$	$\frac{52,4-102,2}{74,4 \pm 5,93}$	9
5+	$\frac{163-177}{171,0 \pm 0,96}$	$\frac{33,4-47,6}{42,1 \pm 0,77}$	$\frac{0,86-1,15}{1,00 \pm 0,01}$	$\frac{0,73-0,97}{0,85 \pm 0,01}$	$\frac{1523-4485}{2765 \pm 186,9}$	$\frac{45,1-126,2}{76,5 \pm 4,79}$	23
6+	$\frac{188-190}{189,5 \pm 0,50}$	$\frac{54,0-57,2}{55,6 \pm 1,60}$	$\frac{0,94-0,96}{0,95 \pm 0,01}$	$\frac{0,78-0,79}{0,79 \pm 0,005}$	$\frac{2891-3220}{3056 \pm 164,5}$	$\frac{64,0-69,9}{67,0 \pm 2,95}$	2
7+	$\frac{214}{214}$	$\frac{88,5}{88,5}$	$\frac{1,09}{1,09}$	$\frac{0,87}{0,87}$	$\frac{5535}{5535}$	$\frac{76}{76}$	1
11+	$\frac{276}{276}$	$\frac{220}{220}$	$\frac{1,23}{1,23}$	$\frac{1,04}{1,04}$	$\frac{14958}{14958}$	$\frac{80,9}{80,9}$	1

П р и м е ч а н и е. В числителе – пределы варьирования признака, в знаменателе – средние значения.

отличаются, так как последние не образуют стай. Этим, скорее, и можно было объяснить невысокую долю неполовозрелых и пропускающих период размножения рыб. Нам представляется, что только часть ряпушек оз. Томмот пропускает нерест, а основная масса размножается ежегодно. Однако это требует подтверждения.

Обращают на себя внимание невысокие показатели относительной плодовитости (ИОП) этой ряпушки: в среднем около 63 икринок на 1 г общей массы тела и около 75 икринок на 1 г массы тела без внутренностей. Средняя ИОП относительно общей массы тела хатангской ряпушки (хетское стадо) составила 59 икринок [1]. Аналогичные характеристики ряпушек из

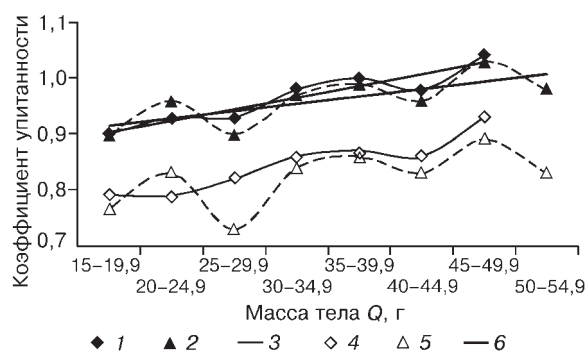


Рис. 3. Зависимость упитанности ряпушек оз. Томмот от массы тела.

Здесь и на рис. 4: 1 – самцы по Фультону, 2 – самки по Фультону, 3 – линейный (самки по Фультону), 4 – самцы по Кларк, 5 – самки по Кларк, 6 – линейный (самцы по Фультону).

Путоранских озер (Собачье, Хантайское и др.) обычно превышают 100 икринок на 1 г массы.

Абсолютная плодовитость томмотских ряпушек зависит от массы тела ($r = 0,95$) в большей степени, чем от длины по Смитту (0,87) и возраста (0,86). Отмечена заметная связь между плодовитостью и упитанностью рыб. Коэффициенты корреляции подобной зависимости между ИАП и показателями упитанности по Фультону и по Кларк соответственно составили 0,57 и 0,49.

Показатели упитанности ряпушек из оз. Томмот достаточно стабильны. Как у самцов, так и у самок можно отметить некоторый рост средних величин упитанности рыб в зависимости от возраста и массы тела (рис. 3). Подобной связи между их длиной по Смитту и упитанностью не наблюдается (рис. 4).

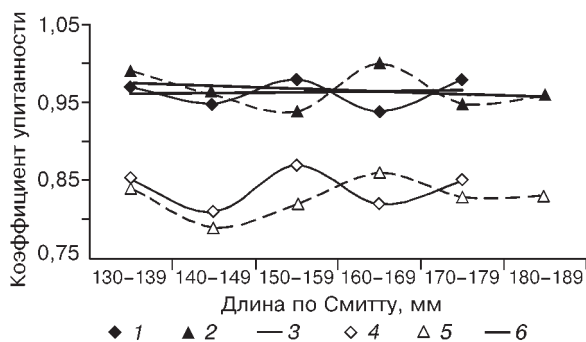


Рис. 4. Зависимость упитанности ряпушек оз. Томмот от длины по Смитту.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяционная структура таймырских ряпушек достаточно сложна. Кроме того, что здесь отмечены озерные и проходные, мелкие и крупные ряпушки, практически все они представлены мало- и многопозвонковыми формами. При этом размеры этих форм даже в водоемах, принадлежащих единым гидросистемам или расположенных довольно близко друг от друга, могут сильно отличаться. Многие озерные группировки по своим морфологическим признакам могут быть диагностированы как *Coregonus albula*.

Среди таймырских популяций ряпушек определенный интерес представляет таксономический статус этой группы из бассейна р. Хатанги. По тем признакам, что приняты для оценки таксономического статуса европейской *Coregonus albula* и сибирской *Coregonus sardinella* ряпушек [9], томмотская ряпушка вполне может быть определена как европейская, а полупроходные хатангские и портнягинская – относительно многопозвонковые, как сибирская. Не ясен статус ряпушек оз. Лабаз, поскольку авторы не приводят данных по числу позвонков, а в работе она именуется как озерная ряпушка [3]. Проводимый нами ранее [5] анализ таксономической ценности дискриминирующих на уровне видов таймырских ряпушек такой признак, как число позвонков, показал, что подавляющее число озерных группировок Норило-Пясинских озер, оз. Хантайского и “туруханская” р. Енисей имеют многие признаки именно европейской – *Coregonus albula*. При этом неоднократно обнаруживались случаи симпатрии мало- и относительно многопозвонковых ряпушек в различных бассейнах Енисея и крупных рек Таймыра. Дополнительно собранные материалы по другим водоемам региона подтверждают это положение. Выше уже отмечалось наличие внешних морфологических признаков, позволяющих различать эти формы визуально, не проводя тонких морфометрических исследований. На рис. 5 представлены характерные внешние особенности строения головы и челюстного аппарата симпатричных хантайских ряпушек. Следует отметить, что и по многим пластическим признакам эти ряпушки достаточно надежно отличаются на самом высоком уровне значимости. По нашим

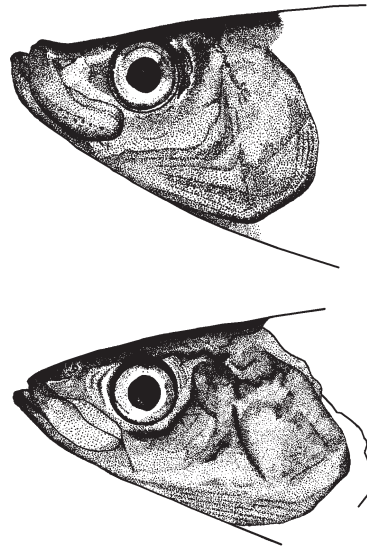


Рис. 5. Характерные черты строения головы и челюстного аппарата ряпушек из оз. Хантайского (вверху) и Хантайского водохранилища.

наблюдениям, сходные черты строения головы обнаруживаются и в других местах симпатрии.

Восточной границей ареала европейской ряпушки на сегодня принято считать р. Печору [20]. При этом здесь и в некоторых других реках бассейна Белого моря отмечено совместное обитание обоих видов [9, 21]. За Уралом, кроме бассейнов рек Енисея, Пясины, Таймыра и Хатанги, относительно малопозвонковые ряпушки (среднее число позвонков около 59) отмечены в некоторых притоках Гыданского залива [22].

Восточнее бассейна р. Хатанги малопозвонковые популяции ряпушек, имеющие средние показатели менее 60, нам не известны, исключением можно считать весеннерестующих баунтовских ряпушек [23]. Однако следует иметь в виду, что далеко не все опубликованные материалы по ряпушкам восточной части Азиатского региона содержали информацию об этом важном для таксономии диагностическом признаке. В известной степени, как исключение, можно привести данные по симпатричным формам карликовой и нормальной ряпушек оз. Траут (басс. Юкона) из Северной Америки [24]. Карликовая форма имеет здесь в среднем на 7 чешуй меньше в боковой линии (78,1 и 85,3), но несколько больше позвонков (59,8 / 59–61 / и 59,0 / 58–61 /). Авторы относят эти формы к сибирской ряпушке – *Coregonus sardinella*.

В случае симпатрии относительно мало- и многопозвонковых форм в сибирском регионе меньшее количество чешуй в боковой линии имеют как раз малопозвонковые ряпушки. Обычно разность в среднем составляет 5–8 чешуй. Эта особенность отмечена в бассейнах р. Енисей (туруханская – карская) [12], Хантайки и Хатанги. Возможно, аналогичная ситуация имеется и в бассейне р. Пясины. По нашим наблюдениям, ряпушки озерных популяций Норило-Пясинской системы имеют в оз. Кета 57,73 позвонков и 78,70 чешуй в боковой линии, а в оз. Лама – 59,08 и 80,72 соответственно. Полных опубликованных данных, включающих материалы по числу позвонков, по проходной ряпушке р. Пясины нет. Но известны опубликованные материалы по числу чешуй в боковой линии у этой формы, собранные в разных участках речной магистрали. По оценкам разных авторов [18, 19], они в среднем составляют 83,13 и 87,3, т. е. наблюдается схожая ситуация, которая может полностью проясниться только определением числа позвонков у проходных ряпушек. Если следовать проявляющейся закономерности, их число может оказаться около или даже больше 60. Следует отметить, что по мере увеличения степени изолированности озерных группировок (оз. Кета: 57,73; оз. Маковское: 56,09; оз. Виви: 54,7; оз. Баунт: 52,77) от проходных ряпушек среднее число позвонков становится меньше.

Кроме выделенных ранее туруханской, имеющей, на наш взгляд, определенное сходство с европейской, и карской форм ряпушки в бассейне Енисея обнаружены морфологически отличные группировки этой ряпушки августовского и сентябрьского периода хода [25].

Относительная симпатрия несколько отличных полупроходных ряпушек, имеющих разное число чешуй в боковой линии, отмечено и в обском бассейне. В частности, проходные ряпушки стада р. Щучьей ($\bar{x} = 79,07$) имеют несколько меньше чешуй, чем таковые из других притоков, впадающих в Обскую, Гыданскую губы и русло Оби: среднее число чешуй варьирует от 81,81 до 83,71 [22, 26–28].

Известно предположение А. Ф. Устюгова [30] о разновременном проникновении ряпу-

шек в бассейн Енисея, в результате чего и образовались группировки более массовой туруханской и карской ряпушек. Вероятно, по аналогичной схеме происходило заселение малопозвонковой формой придаточных водоемов бассейна самой р. Енисей и других водоемов Таймырского полуострова.

Биохимический анализ не показал сколько-нибудь существенных отличий между разными группировками симпатричных форм европейской ряпушки из Ладожского озера [31]. В то же время, этот автор, отмечая сходный характер изменчивости большинства ферментов европейской и сибирской ряпушек, обнаруживает различия по электрофоретическим спектрам креатинфосфокиназы и делает заключение о пригодности этого признака для идентификации этих видов в местах совместного обитания [32]. Автор приходит к заключению, что величина индекса генетического сходства позволяет их считать самостоятельными близкородственными видами. Практически все современные исследователи, отмечая несомненную близость сибирской и европейской ряпушек, все-таки отстаивают их несомненную видоспецифичность [20, 32, 33]. Отмечается довольно высокий уровень генетических различий между енисейской и восточными популяциями ряпушек (реки Анадырь и Чаун) [34]. К сожалению, автор не указывает, какая из енисейских форм ряпушек (туруханская или карская) была взята для генетического анализа.

Учитывая тот факт, что нет достаточно надежных отличительных признаков, позволивших бы безошибочно диагностировать евроазиатских ряпушек, их можно считать видами-двойниками. При этом в отсутствии надежных диагностирующих меристических и пластических признаков следовало бы согласиться с известной точкой зрения на статус этих ряпушек [35].

Как нам представляется, ареал европейской ряпушки *Coregonus albula* простирается и на азиатскую часть, включая нижнюю часть бассейна Енисея, некоторые озера Норило-Пясинской системы, бассейна р. Хатанги и оз. Таймырское. К этому виду, очевидно, принадлежит и баунтовская ряпушка. На обширном про-

странстве полуострова малопозвонковая ряпушка распространена мозаично, как правило, в относительно глубоких озерах. Среди непроходных ряпушек, кроме туруханской, основная масса – типично сибирские – *Coregonus sardinella*. Среди последних есть и озерные формы, например поршнягинская и маломорская [2, 11].

Более тщательное исследование характерных для диагностики этих ряпушек меристических признаков, наряду с анализом биохимического состава белков ряпушек Азиатского региона, особенно зон симпатии, позволит уточнить в будущем их распространение. Не исключена возможность нахождения малопозвонковых форм ряпушки со сходными морфоэкологическими особенностями и восточнее хатангского бассейна.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ф. В. Лукьянчиков, Тр. Красноярск. отд. ВНИОРХ, 1967, 9, 11–93.
2. Н. А. Богданов, Г. И. Богданова, Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования, Красноярск, ч. 1, 1978, 156–158.
3. Н.С. Романов, М.А. Тюльпанов, География озер Таймыра, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1985, 139–183.
4. В. И. Романов, Морфоэкологические особенности сиговых рыб Хантайских озер и Хантайского водохранилища в процессе его формирования. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Иркутск, 1985.
5. В. И. Романов, Природа Хантайской гидросистемы, Томск, Изд-во Том. ун-та, 1988, 199–236.
6. Г. Ф. Лакин, Биометрия, М., Высш. шк., 1980.
7. Э. Майр, Э. Линсли, Р. Юзингер, Методы и принципы зоологической систематики, М., Изд-во иностр. лит., 1956.
8. И. Ф. Правдин, Руководство по изучению рыб, М., Пищевая пром-сть, 1966.
9. Ю. С. Решетников, Экология и систематика сиговых рыб, М., Наука, 1980.
10. Н. Н. Боброва, *Изв. ВНИОРХ*, 1958, 44, 179–189.
11. Ф. Н. Кириллов, Рыбы Якутии, М., Наука, 1972.
12. А. Ф. Устюгов, *Вопросы ихтиологии*, 1972, **12**: 5, 811–826.
13. П. А. Попов, Морфоэкологическая и промысловая характеристика рыб бассейна Танама как типичной реки Субарктики Сибири. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1978.
14. В. А. Мальков, Вопросы биологии, Томск, Изд-во Том. ун-та, 1977, 48–51.
15. Г. Н. Сиделев, Озера северо-запада Сибирской платформы, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1981, 151–171.
16. В. С. Михин, Тр. Ин-та полярн. земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. Сер. Промысл. хоз-во, 1941, 16, 37–72.
17. В. И. Романов, Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири, Томск, Изд-во Том. ун-та, 1981, 58–65.
18. О. Л. Ольшанская, Тр. Краснояр. отд. СИБНИИРХ, 1967, 9, 94–213.
19. С. В. Максимов, К. А. Савваитова, М. Ю. Пичугин, *Вопросы ихтиологии*, 1995, **35**: 4, 445–454.
20. Ю. С. Решетников, Там же, 1995, **35**: 2, 156–174.
21. Л. Н. Соловкина, Там же, 1974, **14**: 5, 769–781.
22. А. А. Вышегородцев, Там же, 1975, **15**: 1, 32–42.
23. А. Г. Скрябин, Рыбы Баунтовских озер Забайкалья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1977.
24. G. J. Mann, P. J. McCart, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1981, 38, 240–244.
25. А. И. Андриенко, Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнологии разведения сиговых рыб, Тюмень, 1985, 182–185.
26. В. К. Есипов, Тр. НИИ полярн. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Сер. Промысл. хоз-во, 1941, 15, 7–36.
27. А. З. Амтиславский, Зоол. исследования Сибири и Дальнего Востока. Матер. V Всесоюз. симп. "Биол. проблемы Севера", 1972 г., Магадан, Владивосток, 1974, 174–178.
28. А. З. Амтиславский, *Экология*, 1974, 5, 49–53.
29. А.З. Амтиславский, Там же, 1976, 2, 86–89.
30. А. Ф. Устюгов, *Вопросы ихтиологии*, 1976, **16**: 5, 773–783.
31. А. А. Перельгин, *Цитология и генетика*, 1988, **22**: 1, 50–53.
32. А. А. Перельгин, Популяционно-генетический анализ белков европейской (*Coregonus albula*) и сибирской (*Coregonus sardinella*) ряпушек. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 1988.
33. Р. А. Бодали, Д. А. Вуоринен, Ю. С. Решетников, Д. Д. Рист, *Вопросы ихтиологии*, 1994, **34**: 2, 195–203.
34. Л. Н. Ермоленко, *Генетика*, 1989, **25**: 6, 1081–1088.
35. П. А. Дрягин, П. Л. Пирожников, В. В. Покровский, *Вопросы ихтиологии*, 1969, **9**: 1, 14–25.

Morphoecological Characteristics of Coregonus from the Lake Tommot (River Khatanga Basin) and Some Disputable Questions of European Coregonus Systematics

V. I. ROMANOV

Morphology, peculiarities of linear and weight growth, and fertility of *Coregonus* from the Lake Tommot (River Khatanga Basin) were studied. It is noted that in its characteristics this species has much more in common with the European *Coregonus albula* than with the Siberian *C. sardinella*. In this connection, the taxonomic value of the signs that are usually assumed for diagnostic of these species. It is pointed out that the presence of paucivertebral forms, especially in lacustrine ecosystems, is a rather widespread phenomenon in the basin of the Yenisei river and water bodies of Taimyr. In the basins of the Yenisei, Khantaika, Khatanga, and possibly Pyasina, a sympatry of paucivertebral and relatively multivertebral *Coregonus* species has been noted. In all the scales more in the lateral line. Some disputable issues of modern diagnostics and taxonomy of these species are discussed.