

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТУГУНА *COREGONUS TUGUN* ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА ХАТАНГИ

© 2016 г. Ю.В. Будин, Е.Н. Шадрин, Д.В. Пупина*

Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов,
Красноярск, 660097

*Сибирский федеральный университет, Красноярск, 660041

E-mail: nii_erv@mail.ru

Поступила в редакцию 18.03.2016 г.

В статье представлена полная морфологическая характеристика тугуна в р. Хатанга. Анализ морфометрических признаков тугуна из различных водоемов Сибири выявил некоторые различия межпопуляционного уровня, которые не выходят за пределы типичного вида. Уточнен ареал тугуна в бассейне Хатанги. Впервые приведены сведения по питанию тугуна в нерестовый период.

Ключевые слова: тугун *Coregonus tugun*, миграция, бассейн Хатанги, р. Хатанга, р. Хета, р. Котуй.

ВВЕДЕНИЕ

Тугун — эндемик России. В системе р. Хатанга тугун — второстепенный компонент ихтиофауны. 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 он отмечался неежегодно, с 1990-х г. не фигурирует в промысловой отчетности, а в настоящее время промысел тугуна носит потребительский характер, при котором вся отловленная рыба используется для личных нужд.

Тугун 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 Хатанги выполнены Лукьянчиковым (1962, 1963, 1967). Результатом этих исследований явилась обширная сводка по биологии рыб и их промыслу

в водных объектах бассейна. По морфологии и экологии тугуна приведены краткие сведения. В последующие годы в редких публикациях сведения о тугуне ограничиваются лишь упоминанием об его обитании в бассейне р. Хатанга (Андриенко, 1989; Богданов, Богданова, 2003).

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

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в августе–сентябре 2013–2015 гг. в р. Хатанга и ее основных притоках — реках Хета и Котуй.

Река Хатанга — средняя полноводная река длиной 227 км, образована слиянием двух рек — Хета и Котуй. Р. Котуй — самая крупная река Хатангского бассейна, ее длина 1409 км (Ресурсы ..., 1964). Каньонообразные участки верхнего и среднего течения с высокими скалистыми берегами, каменистым руслом, изобилующим порогами и стремнинами, — характерные черты этой реки. По-

сле выхода из скалистого коридора-каньона в 60 км от устья течение реки становится спокойным, ровным, ширина увеличивается до 200, местами до 800 м, имеет множество проток и островов. Дно галечно-песчаное с небольшим заилием. Река Хета — левый приток р. Хатанга — спокойная равнинная река, вдвое короче р. Котуй (604 км); ширина ее в устье достигает 470 м, глубина — до 10 м. В устьевой зоне река расходится на ряд протоков. Левый берег низинный, ежегодно затапливаемый, грунты преимущественно песчано-илистые, илистые, реже галечные.

Отлов рыб проводили при температуре воды от 4 до 8°C. В качестве орудий лова использовали закидные невода длиной от 70 до 150 м, высотой 1,5–5,0 м и размером ячеи в крыльях и мотне 10 мм. Забросы невода проводили в вечернее время с 20.00 до 00.00 ч (р. Хатанга) и в дневное время суток (р. Хета и Котуй) в прибрежной зоне, на глубинах от 1 до 5 м. Всего на полный биологический анализ собрано 158 экз. тугуна.

Абсолютную длину (TL , мм), длину тела по Смитту (FL , мм), промысловую длину тела (SL , мм) и массу (W , г) определяли непосредственно после отлова. Морфометрический анализ проведен по совокупности 9 меристических и 28 пластических признаков. Выборка рыб, собранная в период нерестового хода тугуна в р. Хатанга, составила 36 экз. Морфологическая характеристика тугуна в работе Лукьянчикова (1967) дана по небольшому числу признаков. Кроме того, значения двух из пяти измеренных пластических признаков (горизонтальный диаметр глаза и длина нижней челюсти) являются явно ошибочными, а некоторые меристические признаки (количество позвонков), по мнению Решетникова (1980), требуют уточнения. Поэтому с целью исключить возможные ошибки при измерении пластических и подсчете меристических признаков в полевых условиях из-за небольших размеров объекта исследования анализ морфологических признаков осуществляли на фиксированном материале не-

посредственно в лаборатории. Подсчет позвонков и лучей плавников проводили после окраски ализарином красным (Дгебуадзе, Чернова 2009).

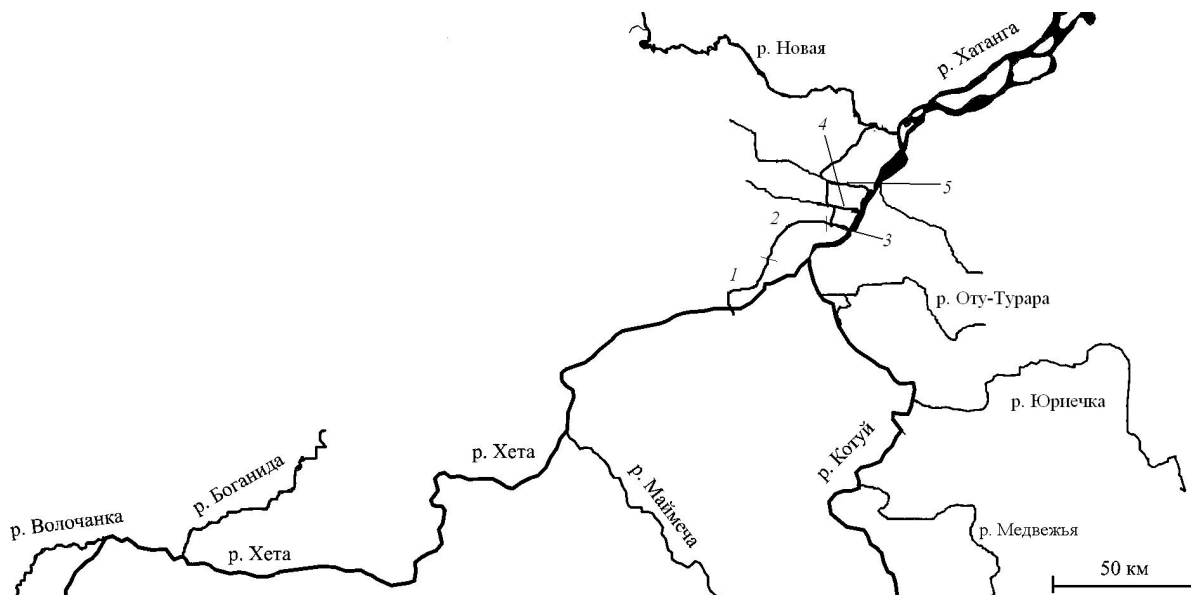
Возраст рыб определяли по чешуе, в качестве контроля использовали отоциты (Чугунова, 1959; Правдин, 1966). Индивидуальную абсолютную плодовитость (39 самок) определяли счетно-весовым методом (Спановская, Григораш, 1976). Анализ спектра питания (48 экз.), определение частоты встречаемости и массовой доли в желудочно-кишечных трактах проводили по общепринятым методикам (Руководство ..., 1961; Боруцкий, 1974).

Статистическая обработка выполнена с использованием программы Microsoft Office Excel 2007. Достоверность различий и их величину определяли по t -критерию Стьюдента при $p \leq 0,001$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение и миграция. Данные собственных исследований и опросов показывают, что тугун в бассейне Хатанги постоянно обитает в р. Хатанга, Хета и Котуй. В самой реке 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 постоянно, но редко. Зачастую о его присутствии свидетельствуют особи, 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 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 заверше-



Карта-схема бассейна Хатанги, Красноярский край; протоки: 1 – Ямкинская, 2 – Тундровая, 3 – Пионерка; 4, 5 – Верхняя и Нижняя Кулемы.

нию 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 Кулемы) и пойменные озера (рисунок). 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 тугун придерживается глубоких участков реки, проток и озер, в сумеречное и ночное время скопления его наблюдаются на мелководных участках.

В августе тугун покидает кормовые угодья и перемещается в русло рек. По нашим данным, нерестовый тугун в р. Хатанга концентрируется в верхнем 50-километровом участке от истока. В р. Котуй основ-

ным местом нерестового сосредоточения рыб является участок нижнего течения реки до устья р. Оту-Турара (правобережный приток в 21 км от устья р. Котуй) (рисунок). В р. Хета нерестовые косяки формируются в 60–90 км от устья. Как отмечал Лукьянчиков (1967), нерестовые косяки рыб в р. 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 для нереста 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 (р. 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.

Таблица 1. Морфологические признаки тугуна р. Хатанга, август–сентябрь 2013–2014 гг.

Признак	Lim	$M \pm m$	σ	CV	n
<i>FL</i>	80–115	97,3±1,38	8,2	8,50	36
<i>l</i>	74–106	89,6±1,22	7,3	8,20	36
$D_{H/B}$	3–4	3,2±0,07	0,42	13,10	36
D_B	10–12	10,3±0,12	0,74	7,20	36
ρ	10–14	12,6±0,14	0,87	6,90	36
<i>V</i>	9–12	10,4±0,11	0,69	6,60	36
$A_{H/B}$	3–4	3,1±0,06	0,41	11,10	36
A_B	10–14	12,5±0,16	0,97	7,70	36
<i>ll</i>	61–67	64,6±0,47	2,85	4,40	36
<i>Sp. br.</i>	28–32	29,6±0,14	0,87	2,90	36
<i>vt</i>	49–55	52,5±0,70	3,57	6,20	21
B % FL					
<i>H</i>	15,1–20,8	17,1±0,70	2,23	6,80	10
<i>h</i>	4,7–6,7	5,8±0,07	0,45	7,80	36
<i>aD</i>	39,1–44,2	42,0±0,29	1,75	4,20	36
<i>aA</i>	56,8–68,7	65,6±0,41	2,51	3,80	36
<i>aV</i>	40,7–49,0	45,9±0,33	2,01	4,40	36
<i>aP</i>	17,3–21,3	19,8±0,20	1,22	6,10	36
ρl	8,5–12,7	11,5±0,24	1,43	12,40	36
<i>DC</i>	45,3–54,9	50,4±0,29	1,74	3,40	36
<i>VC</i>	39,5–49,4	46,8±0,29	1,74	3,70	36
<i>AC</i>	24,4–27,8	26,1±0,29	1,77	6,80	36
<i>PA</i>	40,6–52,5	48,26±0,45	2,70	5,60	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	6,40	36
<i>ID</i>	10,5–14,8	12,0±0,17	1,01	8,50	36
<i>hD</i>	16,0–20,7	18,1±0,18	1,09	6,04	36
<i>LA</i>	11,6–16,2	13,7±0,21	1,25	9,10	36
<i>hA</i>	9,6–13,6	11,7±0,15	0,90	7,80	36
<i>lP</i>	16,5–12,6	14,2±0,16	0,90	6,20	36
<i>IV</i>	12,6–16,1	14,5±0,16	0,96	6,80	36
<i>C</i>	18,6–22,2	20,3±0,20	1,21	5,90	36
<i>Cb</i>	16,3–20,9	18,6±0,24	1,44	7,70	36
<i>Cn</i>	17,1–21,6	19,3±0,21	1,28	6,70	36

Таблица 1. Окончание

Признак	Lim	$M \pm m$	σ	CV	n
В % от длины головы					
<i>O</i>	27,8–35,0	30,9±0,29	1,78	5,80	36
ρO	40,0–47,4	45,3±0,37	2,19	4,90	36
<i>r</i>	21,1–27,8	24,9±0,36	2,15	8,60	36
<i>i.o.</i>	22,2–30,0	25,2 ± 0,36	2,15	8,50	36
<i>ltx</i>	27,5–45,7	33,0±0,69	4,17	12,70	36
<i>lmd</i>	34,0–54,4	44,0±0,94	5,62	12,80	36

Примечание. Здесь и в табл. 2: *FL* — длина по Смитту, мм; *l* — длина промысловая, мм; $D_{н/в}$ и D_v — число неветвистых и ветвистых лучей в спинном плавнике; *P* — число ветвистых лучей в грудном плавнике; *V* — число ветвистых лучей в брюшном плавнике; $A_{н/в}$, A_v — число неветвистых и ветвистых лучей в анальном плавнике; *ll* — число чешуй в боковой линии; *Sp. br.* — число тычинок на 1-й жаберной дуге; *vt* — число позвонков; *H*, *h* — наибольшая и наименьшая высота тела; ρl — длина хвостового стебля; *aD*, *aP*, *aV*, *aA* — антедорсальное, антепекторальное, антевентральное, антеанальное расстояния; *DC*, *VC*, *AC*, *PV*, *PA*, *VA* — дорсокаудальное, вентрокаудальное, анальнокаудальное, пектроанальное, пектровентральное, вентроанальное расстояния; *ID*, *hD* — длина и высота спинного плавника; *LA*, *hA* — длина и высота основания анального плавника; *lP*, *lV* — длина грудного и брюшного плавника; *C* — длина головы; *Cb*, *Cп* — длина верхней и нижней лопасти хвостового плавника; *r* — длина рыла; *O* — диаметр глаза; ρO — заглазничный отдел; *i.o.* — ширина лба; *ltx*, *lmd* — длина верхней и нижней челюсти; Lim — пределы изменчивости признака; $M \pm m$ — среднее и ошибка средней; σ — стандартное отклонение; CV, % — коэффициент вариации; n — число изученных особей, экз.

Морфометрия. 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 49–5, в среднем 52,5. Небольшая рыбка *FL* до 130 мм, 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% *FL*). Рот небольшой, конечный. Тело невысокое, хвостовой стебель короткий (11,5%) (табл. 1).

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 наиболее существенные различия — по трем признакам из четырех. Число ветвистых лучей в спинном плавнике и число жаберных тычинок у тугуна р. Хатанга достоверно превышают значения таковых в р. Енисей и уступают ему по числу чешуй в боковой линии. Значительные расхождения получены и при сравнении его с тугуном р. Вилюй (Кириллов, 1972): у тугуна р. Хатанга больше жаберных тычинок, позвонков и ветвистых лучей в брюшном плавнике, но меньше лучей в грудном плавнике (табл. 2).

Таблица 2. Некоторые меристические признаки тугуна из водоемов Сибири

Признак	Р. Хатанга		Р. Енисей (Тюрин, 1929)	Р. Вилюй (Кириллов, 1972)	Оз.		Коэффициент Стьюдента			
	Наши данные	Лукьянчиков, 1967			Мелкое	Глубокое	1-3	1-4	1-5	1-6
<i>FL</i>	102,3±1,30	—	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>II</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. «—» — нет данных.

Сравнение морфометрических данных тугуна, полученных нами, с описанными ранее (Лукьянчиков, 1967) представляет несомненный интерес. Однако небольшое число исследованных Лукьянчиковым (1967) признаков (7 меристических и 5 пластических), отсутствие ошибки средней, ошибочные значения некоторых пластических (горизонтальный диаметр глаза, длина нижней челюсти) и меристических (количество позвонков) признаков, на необходимость проверки которых указывал Решетников (1980), исключили возможность проведения подобного сравнения.

Таким образом, при сравнении морфологических признаков тугуна из разных водоемов выявлены различия по некоторым меристическим признакам. Однако эти различия незначительны и не выходят за пределы видовой специфичности (Решетников, 1980). Имеющие место расхождения по отдельным диагностическим признакам лишь свидетельствуют о значительной изменчивости тугуна и отражают специфику условий обитания (термика, скорость течения, разнообразие биотопов) в пределах его ареала.

Половой диморфизм тугуна р. Хатанга никем ранее не исследовался. Выявленные нами различия между самцами и самками в наибольшей высоте тела, большими значениями пектоцентрального 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.

Размеры, возраст и рост. По нашим неводным уловам, тугун в р. Хатанга представлен особями длиной до 130 мм и массой до 26 г. Наиболее многочисленной группой являются рыбы *FL* от 83 до 122 мм и массой от 4 до 20 г. В целом по всем уловам средняя длина тугуна составила 102 мм, масса — 9,4 г. Самки превышают самцов как по длине, так и по массе (табл. 3). В уловах самки по численности незначительно преобладают над самцами (55,6 и 44,4% соответственно).

Таблица 3. Возрастной состав тугуна в р. Хатанга, август—сентябрь 2013—2015 гг., %

Особь	Возраст, лет						Всего
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	
Ювенильные	100,0	—	—	—	—	—	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
Оба пола	1,3	3,2	29,1	40,5	22,1	3,8	100,0

В середине прошлого столетия в бассейне р. Хатанга были отмечены рыбы в возрасте 7+ лет (Лукьянчиков, 1967). За 3-летний период исследований (2013—2015 гг.) тугуна старше 5+ лет в уловах не встречено. Тугун в уловах был представлен шестью возрастными группами (от 0+ до 5+), основную массу составляют особи 2+—4+ лет. На эти три группы приходится свыше 90% всех рыб. В возрастных группах начиная с 4-летних преобладают самки (табл. 4).

В связи с изменением возрастной структуры стада изменились средняя масса и длина рыб. Тугун, исследованный в 1957—1960 гг., значительно уступает таковому в 2013—2015 гг. (табл. 5). Можно предположить, что улучшение роста тугуна произошло в результате уменьшения его численности.

Тугун р. Хатанга характеризуется низким темпом роста, по характеру роста он близок к медленно растущему тугуну из р. Яна, Вилюй (Кириллов, 1972). По сравнению с тугуном из бассейнов Енисея (Норильские озера, р. Нижняя и Подкаменная Тунгуски) и Лены (р. Витим, Олекма) его темп роста заметно ниже (Красикова, 1967; Кириллов, 1972; Демин, 1990; Заделенов, 2010) (табл. 5).

Размножение. Нерест тугуна ежегодный, во второй декаде сентября—первой декаде октября, в период ледостава на мелкогалечных и песчаных косах в русловой части р. Хета (район устья р. Боганида, Волочанка (Лукьянчиков, 1967)). По нашим данным, 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 (рисунок). В р. Котуй места нереста и их расположения неизвестны. По сведениям рыбаков, нерестовые косяки тугуна прослеживаются на значительном расстоянии от устья. Однако систематический вылов отнерестовавших рыб с гонадами VI—II стадий развития 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 7,1 см и массе 3—6 г, самки — 9,3 см и массе 6,2 г.

По данным Лукьянчикова (1967), тугун достигает половой зрелости позднее: самки — в 4+ лет, самцы — в 3+ при длине 6—7 см и массе 4—5 г. Таким образом, за истекшие полвека произошло ускорение полового созревания, однако размеры, при которых рыбы созревают впервые, остались практически теми же.

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 ИАП (1912 икринок) имела 4-летняя самка длиной 11,5 см и массой 19,8 г. Диапазон колебаний ИАП у одновозрастных и одноразмерных рыб весьма зна-

Таблица 4. Длина и масса тугуна в р. Хаганга, август—сентябрь 2013—2015 гг.

Возраст	Самцы		td FL	td W	Самки		Оба пола		
	FL	W			n	FL	W	n	
0+	—	—	—	—	—	—	$\frac{36-55}{46 \pm 2,00}$	$\frac{0,3-1,1}{0,7 \pm 0,40}$	2
1+	$\frac{71-90}{84 \pm 6,33}$	$\frac{3,0-6,5}{4,8 \pm 0,99}$	1,8	3,3	$\frac{95-97}{96 \pm 1,50}$	$\frac{7,8-8,5}{8,2 \pm 0,34}$	$\frac{71-97}{89 \pm 4,57}$	$\frac{3,0-8,5}{6,2 \pm 0,86}$	5
2+	$\frac{80-106}{96 \pm 1,45}$	$\frac{3,6-10,4}{11,1 \pm 3,86}$	2,1	0,7	$\frac{87-120}{101 \pm 1,51}$	$\frac{4,6-12,4}{8,5 \pm 0,52}$	$\frac{80-120}{101 \pm 1,04}$	$\frac{3,6-12,4}{7,8 \pm 0,34}$	46
3+	$\frac{83-120}{100 \pm 1,67}$	$\frac{4,2-11,0}{8,0 \pm 0,45}$	1,8	3,6	$\frac{87-122}{104 \pm 1,65}$	$\frac{4,4-19,8}{10,8 \pm 0,68}$	$\frac{83-122}{102 \pm 1,23}$	$\frac{4,2-19,8}{9,2 \pm 0,54}$	64
4+	$\frac{94-113}{100 \pm 1,48}$	$\frac{6,3-10,7}{7,8 \pm 0,47}$	5,2	5,7	$\frac{93-126}{113 \pm 1,83}$	$\frac{7,0-18,8}{12,6 \pm 0,67}$	$\frac{94-126}{108 \pm 1,67}$	$\frac{6,3-18,8}{11,2 \pm 0,58}$	35
5+	99	7,8	2,8	2,85	$\frac{102-130}{116 \pm 5,53}$	$\frac{10,1-26,0}{16,6 \pm 2,86}$	$\frac{99-130}{110 \pm 5,56}$	$\frac{7,8-21,9}{12,9 \pm 2,44}$	6
В среднем	$\frac{71-120}{98 \pm 1,04}$	$\frac{3,0-11,0}{8,8 \pm 1,21}$	5,1	0,23	$\frac{87-130}{106 \pm 1,11}$	$\frac{4,4-26,0}{10,5 \pm 0,44}$	$\frac{36-130}{102 \pm 0,96}$	$\frac{0,3-21,9}{9,4 \pm 0,31}$	158

Примечание. Над чертой — диапазон показателей min—max; под чертой — среднее значение и ошибка средней; FL — длина по Смитту, мм; W — масса, г; td FL, td W — значение коэффициента Стьюдента между самцами и самками; n — число изученных особей, экз.; «—» — нет данных.

Таблица 5. Сравнение по возрастным группам линейных параметров тугуна р. Хатанга с особями из других водоемов

Водоем	Возраст, лет							
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Р. Хатанга (наши данные)	$\frac{46}{0,7}$	$\frac{89}{6,2}$	$\frac{101}{7,8}$	$\frac{102}{9,2}$	$\frac{108}{11,2}$	$\frac{110}{12,9}$	—	—
Р. Хатанга (Лукьянчиков, 1967)	—	—	—	$\frac{64}{3,0}$	$\frac{75}{5,5}$	$\frac{83}{9,6}$	$\frac{87}{10,0}$	$\frac{93}{11,6}$
Оз. Мелкое (Красикова, 1967)	—	$\frac{88}{5,2}$	$\frac{112}{12,1}$	$\frac{128}{23,5}$	$\frac{147}{28,5}$	$\frac{168}{42,5}$	$\frac{180}{53,2}$	—
Оз. Лама (Красикова, 1967)	$\frac{41}{0,4}$	$\frac{86}{5,7}$	$\frac{126}{13,6}$	$\frac{135}{22,6}$	$\frac{151}{35,8}$	—	—	—
Р. Яна (Кириллов, 1972)	—	$\frac{34}{1,5}$	$\frac{60}{3,0}$	$\frac{91}{9,0}$	$\frac{110}{16,0}$	$\frac{130}{28,0}$	—	—
Р. П. Тунгуска (Заделёнов, 2010)	$\frac{75}{4,0}$	$\frac{93}{9,0}$	$\frac{106}{13,7}$	$\frac{126}{22,3}$	$\frac{138}{29,4}$	$\frac{149}{41,5}$	—	—
Р. Н. Тунгуска (Демин, 1990)	—	$\frac{100}{10,5}$	$\frac{119}{20,0}$	$\frac{129}{25,0}$	$\frac{146}{40,0}$	—	—	—
Р. Витим (Кириллов, 1972)	—	$\frac{104}{11,0}$	$\frac{119}{15,0}$	$\frac{128}{22,0}$	$\frac{133}{26,0}$	$\frac{152}{38,0}$	—	—
Р. Вилюй (Кириллов, 1972)	—	$\frac{87}{6,0}$	$\frac{104}{11,0}$	$\frac{117}{17,0}$	$\frac{126}{21,0}$	—	—	—
Р. Олекма (Кириллов, 1972)	$\frac{69}{5,0}$	$\frac{97}{11,0}$	$\frac{103}{13,0}$	$\frac{118}{20,0}$	$\frac{135}{26,0}$	—	—	—

Примечание. Над чертой — средняя длина рыб, мм; под чертой — средняя масса рыб, г; «—» — нет данных.

чителен. Иногда максимальная ИАП у рыб одного размерного класса или одной возрастной группы превышает минимальную в два—три раза (табл. 6).

У тугуна четко выражена положительная корреляция между ИАП и размерами тела. Сильная коррелятивная связь установлена с массой ($R^2 = 0,75$) и длиной тела ($R^2 = 0,55$). Коэффициент корреляции между возрастом и плодовитостью практически не выражен и представляет небольшую величину ($R^2 = 0,056$).

Питание. У тугуна во время нерестового хода интенсивность питания невелика. Индекс наполнения кишечных трактов колеблется от 0,5 до $25,5^0/000$, кишечника 25%

рыб пустые. Основным компонентом питания являются имаго двукрылых — 45,9%. У 40% рыб кишечники заполнены недифференцированной массой разложившихся остатков представителей аэрофауны. Отметим, что организмы аэрофауны в этот период имеют в питании тугуна большее значение, чем гидробионты. Встречаемые более чем в 80% кишечных трактов воздушные насекомые составляли свыше 95% по массе кормового комка. Из водных беспозвоночных следует отметить личинок веснянок и хирономид (частота встречаемости — по 7,5%). Незначительную роль в питании тугуна в преднерестовый период играют бентосные диатомовые водоросли рода *Navicula* (0,04% по

Таблица 6. Плодовитость тугуна р. Хатанга в зависимости от возраста

Возраст, лет	Индивидуальная абсолютная плодовитость, икринок	Индивидуальная относительная плодовитость, икринок /г	n
2+	$\frac{596-914}{755 \pm 55}$	$\frac{48-213}{126 \pm 25}$	5
3+	$\frac{330-1912}{832 \pm 108}$	$\frac{51-131}{92 \pm 6}$	17
4+	$\frac{363-1503}{783 \pm 98}$	$\frac{48-118}{87 \pm 6}$	12
5+	$\frac{556-1890}{1228 \pm 254}$	$\frac{70-131}{96 \pm 11}$	5

Примечание. Над чертой — доверительные интервалы; под чертой — среднее и его ошибка; n — число изученных особей, экз.

массе пищевого комка), пауки и икра рыб (по 0,03%). Возрастные изменения состава пищи в нерестовом стаде не выражены.

сивность питания снижается. Основу пищи составляют воздушные насекомые, в меньшей степени личинки амфибиотических насекомых.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяция тугуна р. Хатанга характеризуется комбинацией различных признаков, которые определяют ее фенотип, являющийся отражением специфических условий, в которых популяция живет и развивается. Анализ морфометрических признаков тугуна из различных водоемов Сибири выявил некоторые различия межпопуляционного уровня, которые не выходят за пределы типичного вида и свидетельствуют лишь о значительной его изменчивости.

Сокращение численности тугуна привело к изменению возрастной структуры стада, увеличению средней массы и длины. Ускорение темпа роста привело к раннему созреванию (1+). Тугун отличается коротким жизненным циклом, продолжительность его жизни ограничена шестью годами.

В условиях р. Хатанга тугун характеризуется единовременным и однократным икротетанием. Четко выражена положительная корреляция между индивидуальной абсолютной плодовитостью и размерами тела.

По характеру питания тугун является эврифагом. В период нерестового хода интен-

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрюченко А.И., Богданов Н.А., Богданова Г.И. и др. Рыбохозяйственная характеристика основных естественных водоемов Красноярского края // Рыбохозяйственные исследования на водоемах Красноярского края. Л.: ГосНИОРХ, 1989. Вып. 296. С. 3–19.
- Берг Л.С. Рыба бассейна р. Хатанги. Вып. 2. Л.: Гос. акад. тип., 1926. 22 с.
- Богданов Н.А., Богданова Г.И. Запасы и промысел рыб в бассейне реки Хатанга // Проблемы использования и охраны природных ресурсов. Красноярск: КНИИГиМС, 2003. Вып. 4. С. 271–274.
- Боруцкий Е.В. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Заделёнов В.А., Шадрин Е.Н. Тугун *Coregonus tugun* (Pallas, 1814) (Salmoniformes, Coregonidae) реки Подкаменной Тунгуски (бассейн Енисея) // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень: Госрыбцентр, 2010. С. 113–117.

- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф.* Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: КМК, 2009. 313 с.
- Демин А.И.* Тугун реки Нижняя Тунгуска // Тез. докл. IV Всесоюз. совещания по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Л., 1990. С. 84–85.
- Кириллов Ф.Н.* Фауна рыб водоемов Якутии. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.
- Красикова В.А.* Тугун из Норильских озер // Вопр. ихтиологии. 1967. Вып. 4. С. 601–608.
- Лукьянчиков Ф.В.* Морфолого-биологическая характеристика сиговых рыб реки Хатанги // Изв. ВСО географ. об-ва СССР. 1962. С. 81–87.
- Лукьянчиков Ф.В.* Материалы по биологии и промыслу сиговых рыб бассейна реки Хатанга // Науч. докл. высш. шк. 1963. Вып. 2. С. 34–37.
- Лукьянчиков Ф.В.* Рыбы системы реки Хатанги // Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири // Тр. КО СибНИИРХ. 1967. Т. 9. С. 11–93.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Михин В.С.* Рыбы и рыбный промысел реки Хатанги и Хатангского залива // Рыбы и рыбный промысел в низовьях реки Енисей, в реке Хатанге и в Анадырском лимане // Тр. НИИ поляр. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. 1941. Вып. 16. С. 37–71.
- Подлесный А.В.* Рыбные ресурсы р. Хатанги и их использование // Рыб. хоз-во. 1947. № 7 С. 31–34.
- Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 17. Вып. 6. Л.: Гидрометеиздат, 1964. 222 с.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 262 с.
- Спановская В.Д., Григораиш В.А.* К методике определения плодовитости единовременно и порционно нерестующих рыб // Типовые методики определения продуктивности рыб в пределах их ареалов. Ч. 1. Вильнюс: Моклас, 1976. С. 75–116.
- Тюрин П.В.* Тугун р. Енисей в систематическом и биологическом отношении // Тр. Сиб. науч. рыб. станции. 1929. Т. 3. Вып. 3. С. 1–104.
- Чугунова Н.И.* Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 164 с.

MORPHOECOLOGICAL CHARACTERISTIC OF TUGUN *COREGONUS TUGUN* FROM WATER BODIES OF THE KHATANGA'S BASIN

© 2016 y. Yu.V. Budin, E.N. Shadrin, D.V. Pupina*

Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs, Krasnoyarsk, 660097

** Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041*

The paper provides the data about morphometry and ecology of tugun from the Khatanga river. Analysis of tugun's morphometric characteristics from various water bodies in Siberia has revealed some negligible interpopulation differences. Tugun's range has specified. For the first time provides the data about tugun's food spectrum during the spawning period.

Keywords: tugun *Coregonus tugun*, migration, Khatanga basin, the Khatanga river, the Kheta river, the Kotuy river.