

К вопросу о структуре субпопуляционного континуума енисейского муксуна *Coregonus muksun* (Pallas)

Д-р техн. наук, профессор Н.Д. Гайденок – ndgay@mail.ru

Ключевые слова: популяция, субпопуляции, гетерогенность, генеративная стратегия, енисейский муксун

В статье рассмотрены особенности генеративной стратегии енисейского муксуна и показано существование двух субпопуляций.

Несмотря на то, что ранее в работе [3] были рассмотрены особенности экологии муксуна Енисея (ЕМ) и, в частности, общая картина миграций, но, тем не менее, для научно-обоснованной эксплуатации данной популяции необходимо более детально рассмотреть особенности нерестовых миграций.

Однако для более адекватного понимания сути проблемы оказывается также необходимо, пусть даже повторное, освещение некоторых сторон экологии. ЕМ является основным из пяти промысловых видов. Его среднесезонный вылов за период 1932-2004 гг. составил 346 т/год. В бассейне он представлен популяцией, обладающей сильно выраженной ростовой дивергенцией. На этой основе в середине 30-х гг. прошлого века А.В. Подлесный [14], основываясь на данных Н.Г. Некрашевича [9], выделял еще тундрового муксуна, с ареалом основного обитания в протоках Дерябинский и Охотский Енисей и предположительно нерестящегося в р. Танама и Яра. Относительно ареала нагула тундрового муксуна, Н.Г. Некрашевич указывал западный сектор южной части Енисейского залива.

Исследованиями П.А. Попова [15] нерестилищ муксуна в данных реках в середине 70-х гг. не было обнаружено. Однако делать однозначно категоричные выводы нет никаких оснований, если принять во внимание десятилетия гипертрофированного промыслового воздействия на популяцию муксуна в 30-50 гг. прошлого века, когда даже для доминирующей популяции ЕМ ихтиологи А.В. Подлесный [14] и М.А. Тюльпанов [19] выступали с предложениями введения запрета на его промысел в течении 5 лет (А.В. Подлесный) и уже 10 лет (М.А. Тюльпанов).

М.А. Тюльпанов [19] характеризует состояние ЕМ следующим образом: «... к середине 60-х гг. состояние запасов муксуна было тяжелейшим за всю историю его промысла...». Определенное восстановление состояния популяции муксуна, когда уже начали в уловах попадаться единичные особи возраста 20+, произошло к концу 80-х гг. прошлого века [5]. Поэтому нет ничего удивительного в том, что местная, тундровая раса, обладающая не высокой численностью и эксплуатируемая указанным выше образом, как енисейскими (Красноярскрыбпром) и юрибейскими (Тюмень) рыбартелями [15], так и многочисленными геологическими партиями, базирующимися в п. Дерябино, уже не смогла выйти «на стадию восстановления».

Распространение и миграции. Ареал распространения ЕМ представлен на рис. 1. Основные места обитания в период

зимнего нагула локализованы от п. Караул на юге до северной границы Горла.

В летний период ареал нагула значительно расширяется. Южная его граница поднимается до верхнего плеса Нижнего Течения Енисея (п. Дудинка). Северные границы продвигаются в прибрежной зоне Енисейского залива далеко на север, практически совпадая с изобатой 10 м, ниже которой, в основном, находятся уже соленые воды. Протяженность этой границы достигает по восточному побережью до б. Ефремова, а по западному берегу – до р. Сосновой и далее – в Юрацкую губу и побережье о. Олений (рис. 1).

Решающим фактором, определяющим продвижение ЕМ на север, является соленость. Вторым фактором [12], заставляющим муксуна продвигаться в залив, является содержание кислорода в воде.

Данное обстоятельство обуславливает относительную дифференциацию границ ареалов ЕМ, доминирующего в губе и южной трети залива до линии м. Поеловый – м. Шайтанский, и сига, доминирующего в протоках западной и восточной дельты Енисея.

В распределении ЕМ по ареалу нагула наблюдается следующая закономерность [5]: более молодые особи нагуливаются в более соленых акваториях, чем старшие возрастные классы.

Сосредоточение старших возрастных классов вдоль морского края дельты связано с особенностями нерестовых миграций. В данном районе происходит формирование нерестового стада ЕМ (рис. 1). В целом жизненный цикл муксуна происходит следующим образом. Личинки, выклюнувшиеся перед весенним паводком из икры, отложенной осенью на нерестилищах, частью остаются в придаточной системе до 2-3 лет [10]. Основная часть скатывается в дельту, губу и даже в залив в первый год жизни. От особенностей гидрологического режима в данный период зависит кормо-обеспеченность, и, как следствие, жизнестойкость сеголетков ЕМ и прочих проходных сиговых.

В этой связи, большую опасность для воспроизводства осенне-нерестующих сиговых представляет сооружение будущей Эвенкийской ГЭС, где при высоте плотины в 206 м зимой будет производиться сброс воды с температурой 1,5-3 °С. Сброс воды значительно повышает температуру на нерестилищах, расположенных ниже Нижней Тунгуски в Игарском районе, значительно сокращает период инкубации икры и приводит к выклеву личинки в пустую от корма воду. При этом простые рассуждения о сокращении площади нижних нерестилищ до 30-50% от исходной и соответствующее снижение репродуктивного потенциала популяции и лимитов. Более детально прогноз рассмотрен в соответствующем разделе.

Попав в дельту, молодь ЕМ в течение ряда лет нагуливается в теплых, богатых зоопланктоном протоках дельты. Затем, по мере взросления, она начинает перемещаться в северные части эстуария Енисея – губу и южную треть залива.

Часть популяции, в основном неполовозрелые особи, как уже говорилось выше, в летнее время распространяется в прибрежной зоне залива далеко на север (рис. 1), насколько позволяет

уровень солёности. Известно [14], что ЕМ может выдерживать солёность до 12 ‰. Причем, в отличие от омуля, более устойчивыми к солёности являются молодые особи, чем старшие.

По мере снижения паводка и уровня воды в Енисее, увеличивается солёность в Енисейском заливе и ЕМ в сентябре-октябре начинает перемещаться в более южные районы – в северную часть губы (пр. Инокентьевский); в конце октября-начале декабря

ЕМ перемещается еще дальше на юг и к марту-апрелю достигает морского края дельты.

Особенности нерестовых миграций. Содержание первой части данного раздела основано на исследованиях А.А. Куклина [5], как наиболее завершающих. Из них следует следующее. В весенне-летний период, с поступлением паводковых, происходит расселение сначала губы, а затем и залива. В это время часть популяции ЕМ, не участвующая в нерестовой миграции, начинает продвижение на север (рис. 1).

Нерестовое стадо в июле начинает миграцию на юг к нерестилищам. Часть стада, судя по динамике уловов на пр. Дорофеевском, остается в губе постоянно. В конце августа-начале сентября нерестовое стадо достигает Усть-Порта и Левинских Песков. В октябре, уже подо льдом ЕМ достигает верхних нерестилищ, расположенных между п. Ворогово и п. Зотино. Длина миграции при этом составляет около 1400 км. Скорость миграции – 20-25 км/сутки. Здесь ЕМ нерестится в начале-середине ноября. Нерест происходит при температуре воды 4 °С [14]. Развитие икры длится с ноября по май. Выклев – конец мая-начало июня.

В распределении производителей ЕМ по нерестилищам проявляется следующая закономерность: наиболее крупные, в основном повторно нерестующие производители, регистрируются в районе верхних нерестилищ [5]

О подобной закономерности, хотя и в отношении осетра, указывал еще Сабанеев [16], который говорил, что на ближних к местам нагула нерестилищах нерестятся, как правило, впервые нерестящиеся особи. Более дальние нерестилища осваивают соответственно более старшие особи. Так ли все просто, должны показать экспериментальные исследования, на которые у енисейских ихтиологов за столетний период не хватило времени.

Однако здесь возникает первый аспект рассматриваемой проблемы. Судя по данным работ [4; 14] уже в начале сентября наблюдается нерест ЕМ у Бахты, а в конце второй декады сентября ЕМ появляется у Осиновских порогов (близ Ворогово). При этом он должен проделать путь от отправного пункта нерестового хода о. Насоновского длиной 1500, который он, судя по срокам, должен проделать за 30, в лучшем случае – 45 суток. ЕМ должен проходить 35-50

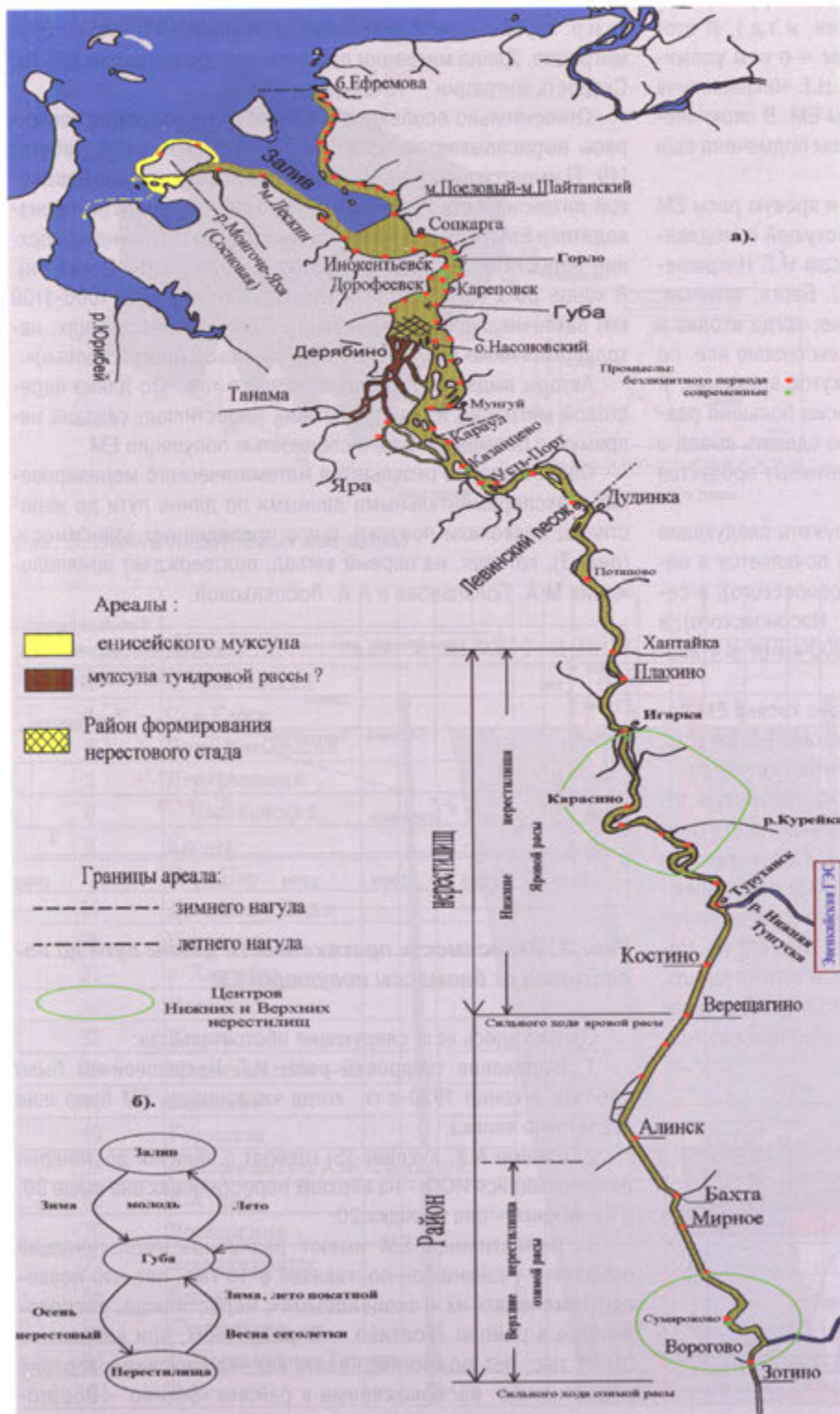


Рис. 1. Ареал распространения и схема миграций ЕМ

км/сут, что не согласуется с указанным выше диапазоном скоростей анадромной миграции.

Здесь естественным решением вопроса может быть следующее:

– миграция начинается в более ранние сроки – конец июня-начало июля;

– или, наоборот, в более поздние. При этом ЕМ проходит этот путь за два этапа: с осени он поднимается на определенную дистанцию пути, где и зимует. Далее, летом он проходит остальной путь.

Независимо от вариантов решения, первоосновой данной проблемы может быть только неоднородность популяции ЕМ. В ее составе можно выделить, как минимум, две группировки (расы, формы, разновидности, субпопуляции, и т.д.). И этот вывод не является абсолютным откровением – о нем упоминал еще А.В. Подлесный [14], ссылаясь на Н.Г. Некрашевича [9], который выделял озимую и яровую расы ЕМ. В свою очередь, дихотомия популяции на указанные расы подмечена еще Л.С. Бергом [2].

Дихотомия Н.Г. Некрашевича на озимую и яровую расы ЕМ у А.В. Подлесного приобрела вид быстрорастущей и медленно растущей форм. Что, впрочем, делал и сам Н.Г. Некрашевич, характеризуя ЕМ. Он, ссылаясь на Л.С. Берга, отмечал, что яровая раса нерестится в том же сезоне, когда входит в реку на нерест. Озимая раса «... в следующем сезоне или, по крайней мере, через значительный промежуток времени». К другим особенностям озимой расы он относил большие размеры и темп роста. Отсюда, впрочем, можно сделать вывод о более медленном темпе образования генеративных продуктов (аналогия между R и K стратегиями).

Конкретными примерами здесь могут служить следующие факты. В работе [18] говорится: «... муксун появляется в начале августа у ст. Плахино (474 км от о. Насоновского); в середине августа – у ст. Костино (896 км от о. Насоновского); в конце сентября – у Осиновских порогов (1600 км от о. Насоновского)».

Исаченко [4] приводит следующее: «Первые косяки ЕМ появляются у Усть-Порта (194 км от о. Насоновского) 1-5 августа; у ст. Верещагино (1055 км от о. Насоновского) 20 сентября».

Пересчет скоростей у Третьякова дает 40 км/сут для отрезка «Плахино – Костино» и 16,7 для отрезка «Костино – Осиновские пороги»; у Исаченко – 16,9 км/сут. Сопоставление результатов говорит о том, что на Плахино и Костино наблюдаются разные группировки ЕМ. Об этом также говорят ранее проделанные расчеты, производимые из пика хода ЕМ у о. Насоновского и его появления у ст. Бахты. А это, в свою очередь, говорит о том, что пик хода ЕМ у о. Насоновского обусловлен яровой расой, идущей на нерест позже (раньше при возможном подледном ходе) озимой.

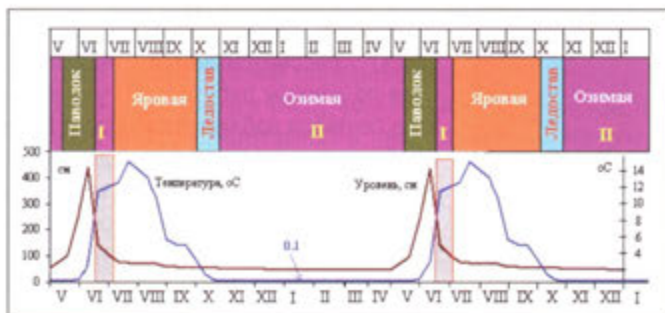


Рис. 2. Динамика уровня и температурного режима в низовьях Енисея

Здесь о соизмеримости следствия или предшествования сроков ходов различных рас ЕМ можно сказать следующее: озимая раса идет на год позже и в то же время на месяц-полтора раньше яровой. Такое расхождение обусловлено более поздним сроком (3 года – у озимой против 2 – у яровой) созревания гонад у более крупной озимой расы. Гидрологическая обстановка в низовьях Енисея показана на рис. 2. Причем, как видно из рис. 2, озимая раса идет на нерест по сравнительно большой воде и фарватером, когда и где отсутствует береговой лов неводами [9].

Результаты цитируемых классиков говорят о следующем. Для яровой расы характерно следующее: в сентябре она уже достигает нижних нерестилищ, расположенных между п. Игарка и р. Курейка, где, в основном, заканчивается ее нерестовая миграция. Длина миграции при этом составляет около 800 км. Скорость миграции – 10-20 км/сутки.

Относительно особенностей нерестовой миграции озимой расы вырисовывается довольно неясная картина. В работах [19; 7] имеется следующее: «Ранее, при сравнительно невысокой интенсивности промысла и высокой численности, производители ЕМ (озимая раса) поднимались до п. Зотино на верхние нерестилища, проходя при этом 1600 км (от Сопкарги). В конце 60-х гг. нерестовая миграция (при длине 1000-1100 км) заканчивалась в основном на нижних нерестилищах, находящихся ниже Туруханска (Медвеженское многоостровье)».

Авторы выдвигают предположение о том, что длина нерестовой миграции и, как следствие, нерестилищ, связана напрямую с биомассой или численностью популяции ЕМ.

Сопоставление результатов математического моделирования с экспериментальными данными по длине пути до нерестилищ позволили получить выше приведенную зависимость (рис. 3), которая, на первый взгляд, подтверждает предположение М.А. Тюльпанова и А.А. Лобовиковой.

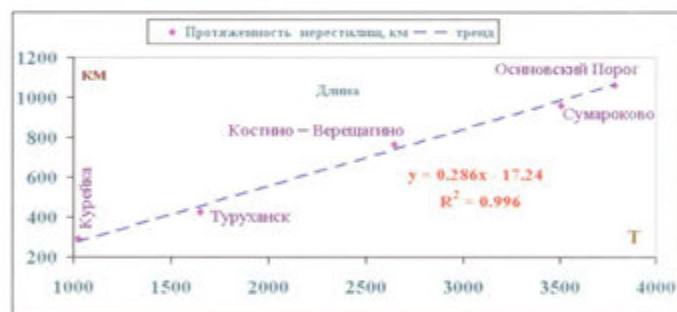


Рис. 3. Зависимость протяженности длины пути до нерестилищ от биомассы популяции ЕМ

Однако здесь есть следующие обстоятельства:

1. Выделение тундровой расы Н.Г. Некрашевичем было сделано в конце 1920-х гг., когда численность ЕМ была еще достаточно велика;

2. Данные А.А. Куклина [5] говорят о наличии достоверно различающейся ИОП – на верхних нерестилищах она выше 30, а на нижних – она порядка 20;

3. Нерестилища ЕМ имеют различный геологический возраст – у нижних он составляет 5-10 тыс. лет, что позволяет именовать их «голоценовыми»; нерестилища, расположенные в районе «Костино – Верещагино», при возрасте в 50-75 тыс. лет можно именовать как «каргинские»; верхние нерестилища, расположенные в районе «Зотино – Ворогово», при возрасте в 200 тыс. лет можно именовать как «санчуговские» (рис. 4).

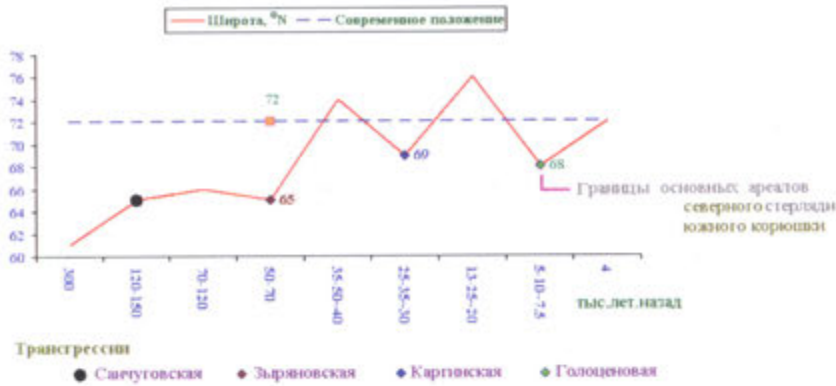


Рис. 4. Границы морских трансгрессий

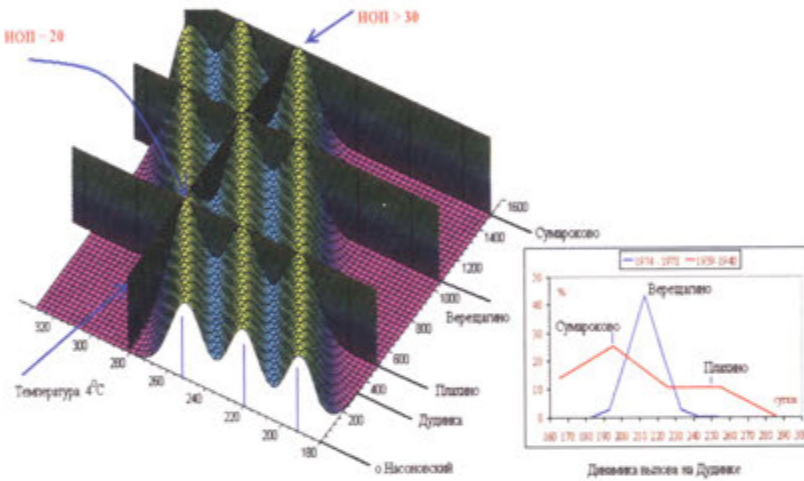


Рис. 5. Волны нерестовых миграций

Для количественного решения указанной проблемы был предпринят анализ исследований, перечисленных выше авторов (обобщающая работа А.В. Подлесного), к которым были добавлены результаты исследований М.А. Тюльпанова [19], А.А. Лобовиковой [7], Ю.В. Михалева [8]. На их основе была построена следующая схема (рис. 6)

Если провести линию (линия – а) через первый пик хода по Левинским Пескам [14] и пик хода по Осиновским порогам и экстраполировать ее до Соп-Карги, то получим начало миграции на конец июня, сразу после ледохода.

Далее, если провести линию (линия – б) через второй пик хода по Левинским Пескам и пик хода по Игарке [14] и продлить ее до октября (нерест яровой расы), то получим, в качестве конечных пунктов миграции – Костино и Верещагино (о них указывал А.В. Подлесный, 1948). При сравнении линий хода следует обратить внимание на их практически параллельность, которая отражает одинаковую скорость хода для озимой и яровой рас.

В качестве промежуточных нерестилищ следует рассматривать Медвежинское, Полойское, Каноцельское и прочие многоостровья и закосья, располо-

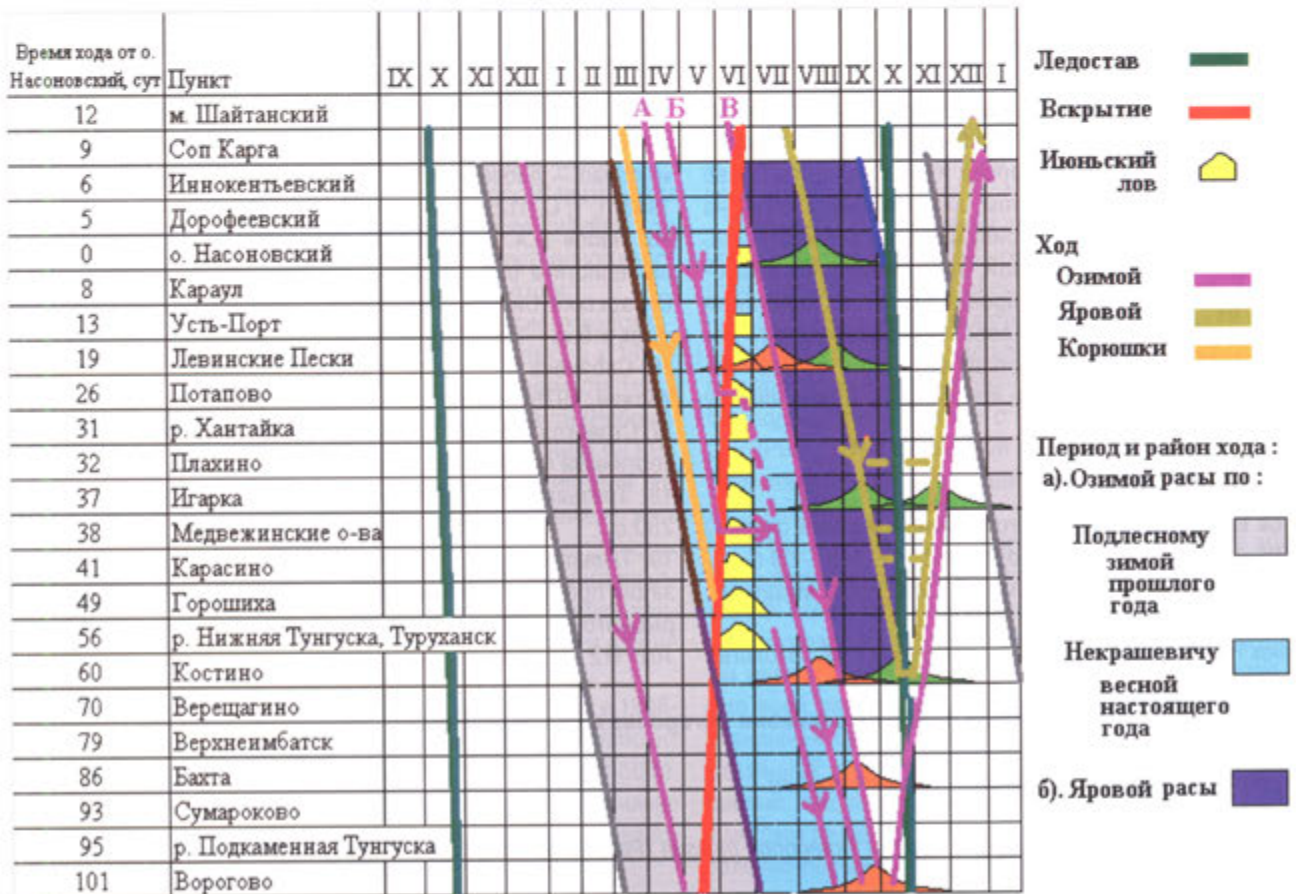


Рис. 6. Схема нерестовых миграций EM

женные на участке р. Хантайка – ст. Верещагино. О наличии нерестилищ ЕМ на указанных многоостровьях говорится в работе А.А. Лобовиковой (1975): «... отрезок Енисея имеет ряд островов в районе Игарки (о-ва Тальничный, Самоедский, Б. и М. Медвежий и др.), вокруг которых есть песчаные отмели, где нерестуют сиг, омуль, муксун, чир, нельма».

Сопоставление волн нерестовых миграций с наступлением осенней температуры в 4 °С на различных участках Енисея и динамикой промысла по Дудинке (рис. 5) показывает справедливость вывода о различных сроках начала нерестовой миграции у различных субпопуляций.

Рассмотрим вопрос об осеннем подледном ходе озимой расы. Для этого представим на рис. 6 поздний ход озимой расы (линия – в). Если начало хода приходится на первую декаду сентября (Подлесный, 1948), то пересечение данной линии с ледоставом [1] происходит на участке «Игарка – Туруханск», где по весне (июнь) в 30-х гг. прошлого века происходил лов ЕМ. Его считали покатым (Подлесный, 1948), хотя не приводится никаких данных о зрелости гонад. Н.А. Остроумов [11] характеризовал данного муксуна, как «половое», т.е. неполовозрелый. Синтезом данных А.В. Подлесного и Н.А. Остроумова может служить отсутствие сравнительно зрелых половых продуктов у июньского ЕМ. Но, является это фактом наличия молодого ЕМ или это покатым тундровый, утверждать невозможно. Хотя, возможно и то и другое, ибо А.А. Куклин проводил южную границу нагула ЕМ по п. Дудинке.

Итак, отсутствие сравнительно зрелых половых продуктов у июньского ЕМ в Нижнем Течении Енисея, необходимость питания для их созревания в пределах более бедных кормовыми акваториями и опасных для жизни пелагической ихтиофауны условиях, во время ледохода, дают основание ставить под сомнение наличие данной волны хода озимой расы, которую более успешно она может осуществить весной следующего года.

Выводы. На основании проделанного анализа можно сделать вывод о наличии субпопуляций у ЕМ – озимой (крупной) и яровой (мелкой). Первая из них является более древним эволюционным продуктом, нерестящимся также на более древних нерестилищах, в силу имеющегося инстинкта. Ее численность ниже, чем у яровой, более молодой в эволюционном плане, субпопуляции. Яровая является следствием уменьшения траты энергии на свое воспроизводство, посредством нереста в более короткой дистанции от мест нагула. Подобную мысль о природе яровой расы можно найти у А.А. Лобовиковой [7].

Литература:

1. Антонов В.С. Енисей: гидролого – навигационный очерк // Тр. ААНИИ. – Л.: Морской транспорт, 1962. – Т. 245. – 99 с.
2. Берг Л.С. Список рыб р. Колымы. – Ежег. Зоол. Музея АН, 1902, № 12.
3. Гайденок Н. Д., Клементенок П.М., Чмаркова Г. М.. Экология

и промысел енисейского муксуна *Coregonus muksun (Pallas)* // Рыбное хозяйство 2011. № 2. – С 46 – 50.

4. Исаченко В.Л. Рыбы Туруханского края, встречающиеся в реке Енисее и Енисейском заливе // Материалы по исследованию Енисея в рыбопромысловом отношении. – Красноярск: 1912, вып. 6. – 112 с.
5. Куклин А. А. Биологическая характеристика муксуна р. Енисей и перспективы его рыбохозяйственного использования: Дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1982. – 158 с.
6. Лобовикова А.А. К экологии нереста восточносибирского сига и карской ряпушки // Тр. Красноярского отд. СибНИПКИРХ «Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири». – Красноярск, Красноярское книжное изд – во, 1975, т. 10, С. 61 – 66.
7. Лобовикова А.А. Биологические группы муксуна в системе Енисея // Мат. сов. По биол. продуктивности Сибири. – Иркутск, 1966, с. 49 – 50
8. Михалев Ю.В. и др. Биологическое обоснование размера ячеи ставных сетей для лова муксуна, сига, омуля, осетра // Тр. Красноярского отд. СибНИПКИРХ «Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири». – Красноярск, Красноярское книжное изд – во, 1975, т. 10, С. 74 – 83
9. Некрашевич Н.Г. К познанию муксуна *Coregonus muksun (Pallas)* р. Енисея//Тр. Биол. Инст. ТГУ.– Томск, 1940.– Т. 7. –С. 178-197.
10. Ольшанская О. Л. Пойма Нижнего Енисея и ее рыбопромысловое значение // Рыбное хозяйство Восточной Сибири: Тр. Сиб. Отд. ГосНИОРХ.– Красноярск, 1964.– Т. 8., С. 111 – 140.
11. Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины. – М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Вып. 30. – 115 с.
12. Пирожников П.Л. Питание и пищевые отношения рыб в эстуарных районах моря Лаптевых//Вопр. ихт., 1955, вып. 3., С. 140-185.
13. Пирожников П.Л. О распределении и численности сиговых в реках и эстуарных районах Сибири//Изв. ГосНИОРХ..Л., 1967.– Т. 62.– С. 6-15
14. Подлесный А.В. Муксун *Coregonus muksun (Pallas)*. Промыслово – биологический очерк // Тр. Сиб. Отд.ВНИИОРХ, 1948, т. 7, С. 112 – 146
15. Попов П.А. Морфо – экологическая и промысловая характеристика рыб бассейна реки Танама как типичной реки Субарктики Сибири. Автореферат диссертации на соискание уч.ст. к.б.н.– Томск, 1978 г.– 21 с.
16. Сабанеев Л.П. Жизнь и ловля пресноводных рыб. – Киев: Урожай, 1976. – 668 с.
17. Стрелков С.А. История ландшафтов низовьев Енисея в четвертичный период. – Л. – М.: Изд. ГСМП, 1951. – 150 с.
18. Третьяков С.П. Туруханский край. Зап. РГОП, 1869. – 280 с.
19. Тюльпанов М.А. Анализ состояния запасов и реорганизация промысла ценных рыб в низовьях Енисея // Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. – Тюмень, 1971, С. 102-112

By the nature of population continua of Enisey's muksun *Coregonus muksun (Pallas)* I

N.D. Gaydenok, Doctor of Sciences – ndgay@mail.ru

In article the generative strategy Enisey's muksun *Coregonus muksun (Pallas)* has analysed. Existing two subpopulations are determined.

Keywords: Population, subpopulations, heterogeneity, generative strategy, Enisey's muksun