

# Енисейский муксун – эндолимитирование и расы, формы, субпопуляции, популяции, континуум

Д-р биол. наук Н.Д. Гайденок, П.М. Клементенок, А.А. Куклин – Красноярск, ndgay@mail.ru

**Ключевые слова:** биоразнообразие, надежность, особенности миграций енисейского муксуна, структура популяционного континуума, механизм расообразования, эффективность нереста

В статье даются результаты анализа особенностей миграций енисейского муксуна и структуры популяционного континуума. Приводится объяснение механизма расообразования



Рис. 1. Ареал распространения и схема миграций ЕМ

Прежде чем переходить к изложению содержания работы, я считаю необходимым сделать следующее сообщение: данное исследование, начавшееся еще в 1990-х гг., не могло быть осуществлено без прямого участия и поддержки безмерно ушедших Александра Альбертовича Куклина и Петра Михайловича Клементенко, передавших свой научный и промысловый опыт, накопленный ими за более чем 30-летний период.

Наименование и содержание данной работы, как этапа исследований, направленного на описание первой в истории изучения ихтиофауны Енисея математической модели возрастной динамики биомассы популяции, ранее планировавшееся подобным следующему «О результатах математического моделирования популяции енисейского муксуна», приобрели настоящий вид в силу того, что, как оказалось при проведении этапа верификации модели, учет, не только качественных, но и даже количественных особенностей динамики, на основе набора экспериментальных фактов, происходит в основном на сравнительном анализе соответствия особенностей миграций енисейского муксуна особенностям динамики его численности и биомассы. Причем, о факте соответствия особенностей миграций енисейского муксуна особенностям динамики, по крайней мере, его численности говорил еще А.В. Подлесный [17]. И чтобы провести корректную настройку модели, потребовалось погрузиться в указанную проблему особенностей миграций енисейского муксуна, в определенной степени изученную ранее [4; 6]

Итак, изучение особенностей миграций енисейского муксуна первым [4; 6] делом выходит на исследование структуры, как покажет дальнейший анализ, континуума некоторой смешанной природы – расы, морфы, субпопуляции и популяции – который далее будет именоваться, как континуум без всяких конкретизаций енисейского муксуна (КЕМ), а именно так выглядит природа присутствия данного вида в гидрографической сети Енисея, в соответствии с результатами исследований [7; 13; 21; 17; 10; 11; 22; 12; 9; 8], приобретает особую значимость, в связи с возобновлением строительства новых ГЭС в придаточной сети Енисея – Богучанская ГЭС на Ангаре и Эвенкийская ГЭС на Нижней Тунгуске (рис. 1).

Влияние этих ГЭС на естественное воспроизводство КЕМ состоит в следующем [5]: Богучанская ГЭС, в силу соизмеримости расходов Ангары и Енисея на данном участке реки, влияет на гидроледотермический на верхних нерестилищах, а Эвенкийская – на нижних.

Относительно незатронутыми остается только верхний сектор нижних нерестилищ, расположенный в пределах экватории северной части Нижнего Плеса Среднего Течения



Рис. 2. Схема миграций элементов КЕМ

Енисея на участке «Костино-Верещагино», в пределах которых происходит нерест ЕМ только при средней численности [17].

Погрузимся в историю исследований. Присутствие в КЕМ особей с крайними значениями фенотипических проявлений – вес в возрасте 8+ - 9+ может различаться на 1000 г [9], говорящих самих за себя и явственно подтверждающих феномен КЕМ уже в середине 1930-х гг. привело исследователей популяции [13; 21], а позже А.В. Подлесного [17] и А.А. Лобовикову [11] к убеждению в том, что разные субпопуляции нерестятся на разных участках нерестилищного пространства: озимая енисейская субпопуляция (раса, морфа, форма) на верхних «Алинск – Сумароково – Ворогово» с центром в устье р. Бахта [7]; яровая енисейская субпопуляция (раса, морфа, форма) на нижних «п. Игарка – п. Туруханск – Верещагино» и в притоках Нижнего Течения – р. Хантайка; тундровая субпопуляция (разновидность по А.В. Подлесному) – в реках Гыданского полуострова Яра и Танама и ряде мелких, впадающих в Дельту Енисея, Енисейского Залива – р. Монго – Че у м. Лескина и, что не исключено, по всей вероятности, также на нижних – р. Хантайка, п. Игарка, Медвежинское многоостровье. Ибо факты обнаружения в сентябре производителей 14+ - 16+ с гонадами стадии III-IV в низовьях р. Танама также допускают возможность их нереста во второй половине октября в Енисее на участке – р. Хантайка - Медвежинское многоостровье в случае их миграции в Енисей (рис. 2).

Категорически исключить возможность данной миграции не позволяют данные Н.А. Остроумова [16] о промысле муксуна на участке «Игарка – Туруханск» по весне (июнь) в 30-х гг. прошлого века, которого он характеризовал, как «половое» или «мелкие и средние размеры». Но к какому муксуну относится данная промысловая градация – неполовозрелому енисейскому или тундровому, который созревает при 37 см промысловой длины, Н.А. Остроумов не конкретизирует. Его считали покатым [17; 11], не приводя никаких данных о зрелости гонад.

В данном исследовании в основу подразделения, по крайней мере, на субпопуляции положен следующий принцип –

первенство отдается пост-морфологическим признакам. Иначе говоря, тому, что стоит за морфометрией – демографические и продукционные параметры. И пусть организмы «трижды идентичны» по морфометрии и ареалам нагула или эти ареалы, как минимум, перекрываются, но районы их нереста, происходящего также даже в одни и те же сроки, разделены гидрографически – это будут разные популяции.

В основе выше указанного принципа лежат следующие соображения: зачем более крупным особям (озимая раса) идти на нерест за 1400 км (Сумароково), когда это можно сделать и за 600 км (р. Хантайка - Медвежинское многоостровье), придя туда первыми, и охранять кладки от других волн нереста, предоставив им полную возможность тратить и без того скудные в Енисее запасы энергии на анадромную миграцию. Однако на деле происходит обратная картина – наиболее

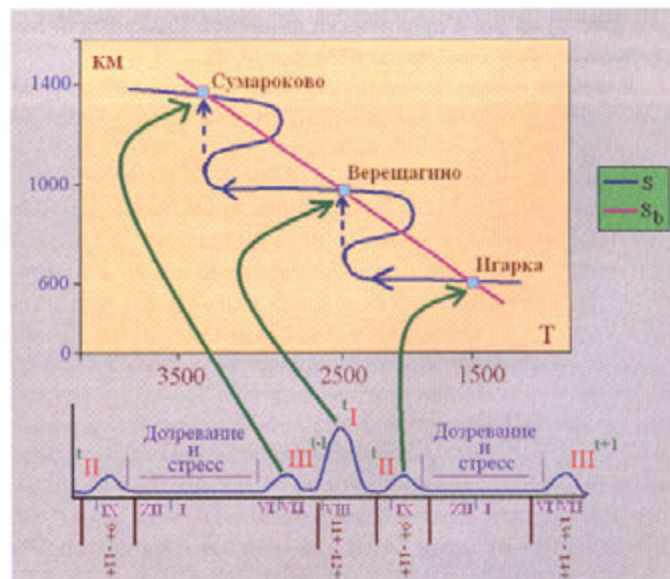


Рис. 3. Зависимость пути анадромной миграции от общей биомассы КЕМ.

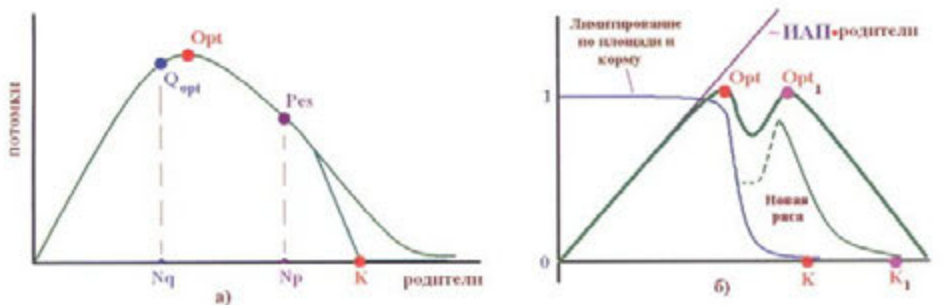


Рис. 4. Зависимость Потомок = F(родитель)

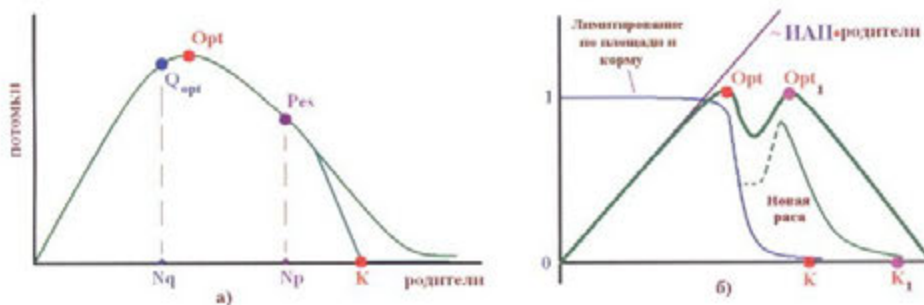


Рис. 4. Зависимость Потомок = F(родитель)

крупные особи идут первыми [8] и поднимаются до района верхних нерестилищ [9]. Более мелкие – на более близкие дистанции.

Находить этому объяснение в растянутости созревания по годам – сезоны года не зависят от возраста рыб. В то же время, созревание внутри года напрямую зависит от кормобеспеченности (естественно при прочих равных условиях), которое в свою очередь естественно также при условии постоянства уровня корма является уже проявлением эндолимитирования, имеющего в животном мире довольно разнообразными образы – от банального «феномена  $X^2$  – уравнение Ферхюльста-Перла» до эксплозий орнитофауны и нашествия леммингов – «феномены, как более высокой степени, так и более высокой сложности, чем  $X^2$ », представляющие собой объекты теории катастроф [20], характер которых проявляется в скачкообразном удлинении длины анадромной миграции (рис. 3) на фоне практически линейной зависимости последней от общей биомассы КЕМ (рис. 8. б).

Аналогия между целеустремленной анадромией озимой расы, наиболее ярко проявляющейся в годы высокой численности производителей или биомассы всего КЕМ [17; 22; 9], и эксплозией птиц или нашествиями леммингов в определенной степени объясняет особенности фенотипа (не затрагивая генотип) муксуна – крупные особи, требующие для своего развития больше и без того недостаточного корма в Енисее, не могут физически созреть к концу июля-началу августа в Губе Енисея и созревают уже в зимние месяцы. Но, запуск анадромии до ледохода (середина июня – в Губе) тормозится уровнем освещенности и температуры, ничем не препятствуя нарастанию стрессовой ситуации, о реальности которой говорится в работе [2]. А перейти на весенний нерест подобно озерному баунтовскому сигу не позволяет, как минимум, лотический статус Енисея. Да и в озерах Таймыра, мало чем отличающихся от озера Баунт, где обитают озерные формы муксуна, не отмечено фактов весеннего нереста.

Такие особи к весне следующего года (рис.3) локализуются в районе преимущественной локализации «енисейского мук-

суна» [9] «Кареповска – Яковлевой косы» (рис. 1 и рис.2., красная заливка) и сразу после ледохода в конце июня-первой декаде июля отправляются в свою крайне целеустремленную анадромную миграцию, верхний рубеж которой «Алинск – Сумароково – Осиновские пороги» определяется, по крайней мере внешне, грядущим наступлением ледостава.

Но здесь есть еще вопрос: «Что будет, если численность настолько высока, что созревание особей из-за недостатка корма закончится не зимой, а к началу лета (весной пиков ракообразных, как правило, не бывает – лето, осень)? Произойдет задержка нереста на один год при неясном стрессовом состоянии особи. А что, если и этого срока будет недостаточно? Созревание продлится до зимы. У енисейского муксуна кратность генерации достигает 3 лет.

В данном случае самым адекватным был бы разговор о зимнее-весенне (ранне-летне) и осенне созревающих особях одной и той же популяции. При этом нужно категорически избегать путаницы между весенне и осенне нерестующими видами и подвидами. В случае ЕМ, обособление особей может иметь только временный характер: нет корма – возникло эндолимитирование и повлекло за собой разобщение; есть корм – нет разобщения и все едино.

Здесь стоит особо отразить следующий факт: исследователи, принимая на веру внешне понятное лимитирование по корму, в то же время возражают: «Что-то мы никогда не видели, по крайней мере, в Енисее, синюшных дистрофиков. В ограниченных по территории заповедниках – там, пожалуйста». Вот именно, в весенне-осенней дихотомии популяции и есть конкретное проявление кормового лимитирования и вовсе не столь в дистрофии – Природа погуманнее Человека.

Выше изложенная ситуация с серией задержек, говорит об определенном периодизме – «движение по синусоиде» – в возникновении стрессовых ситуаций, в зависимости от соотношения уровня корма к общей биомассе популяции (КЕМ). Что в применении к (рис.4) говорит о том, что там показан только «главный» добавочный пик – в реальности их может быть несколько.

В дополнении к этому распределению производителей по нерестилищам, довольно широкий ряд исследователей считает, что на верхних нерестилищах меньше врагов, на что уже известный А.В. Подлесный [18] однозначно возражает: «Там их не меньше». По крайней мере, в Енисее. Конечно, все это работает «пока есть кого делить» – нет перелова популяции и «встречаемости на уровне вида».

Между безудержной анадромной миграцией озимой расы и эксплозией или нашествием леммингов существует крайне существенная разница – эксплозия и нашествие имеют своим результатом реальный дамп – скачковое уменьшение численности – при эксплозии, как правило, сеголеток, а при нашествии уже и более старших возрастов. В то время как анадромия, пусть даже безудержная, способствует стабилизации численности за компенсации эндолимитирования по корму – «феномен  $X^2$ ». Формально это выглядит так: «феномен  $X^2$ » участвует в балансе численности со знаком «-», механизм расообразования (повышение биоразнообразия – аббревиатура «Р», которая, как и продукционной сфере имеет аналогичную природу) – со знаком «+».

Положительный вклад расообразования имеет ряд проявлений, одним из которых является повышение выживаемости икры, за счет существенного (рис.4) снижения эндолимитирования по площади на уже разных в данной ситуации нерестилищах.

Здесь нет ничего иного, кроме классической иллюстрации влияния численности родителей на выживаемость потомков, которую можно найти, например, в также классической монографии [14] и многих других (рис.4.а), где численность родителей на нерестилище «просто арифметически» падает за счет распределения родителей по разным нерестилищам и соответственного уменьшения численности на каждом отбельном нерестилище –  $N_q < N_p$ . При этом число М пространственно изолированных нерестилищ растет, а численность родителей на каждом из них падает, ибо –  $N_q \approx N_p / M$ .

Природа данного механизма полностью аналогична следующему случаю из трофоэнергетики: при одном и том же весе  $V_0$  траты на обмен будут выше у 3 организмов с индивидуальным весом  $V_0/3$ , чем у одного организма.

Таким образом, механизм расообразования неявным образом повышает величину К (рис.3), имеющую смысл емкости среды, при которой эффективность воспроизводства остается, по крайней мере, положительной величиной. Ввиду того, что кривая зависимости числа потомков от численности родителей (рис.3.а) представляет собой совокупность двух меха-

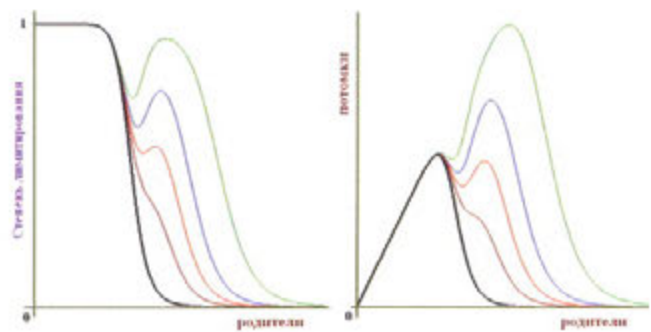


Рис. 5. Многообразие вариантов лимитирования и зависимости Потомок = F(родитель)

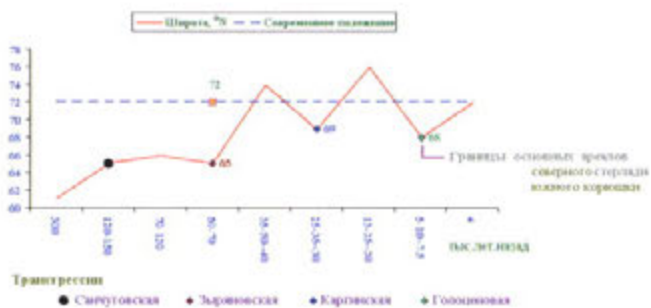


Рис. 6. Динамика положение береговой линии во время морских трансгрессий

низмов (рис.4.б), их обоюдное действие, с учетом появления новой расы, не только повысит величину К до  $K_1$ , но и приведет к структурным изменениям рассматриваемой зависимости, за счет появления дополнительного максимума –  $Opt_1$ . Многообразие вариантов этих изменений дано на рис.5.

Кривые зависимости «родитель – потомок» Потомок = F(родитель) с двумя максимумами – полимодальность – являются традиционным объектом изучения при исследования дальневосточных лососевых [15].

С позиций теории систем расообразование или повышение биоразнообразия ( $P_1$ ) представляет собой иллюстрацию феномена «огранизация», под которой понимается образование определенных совокупностей над уже существующей структурой. В данном случае имеется размерно-возрастная структура популяции, из элементов которой образуются расы.



Рис. 7. Пясинский (слева) и енисейский муксуны. Фото В.В. Глечикова В.А. и Заделенова .  
Определение вида – А.А. Вышегородцев

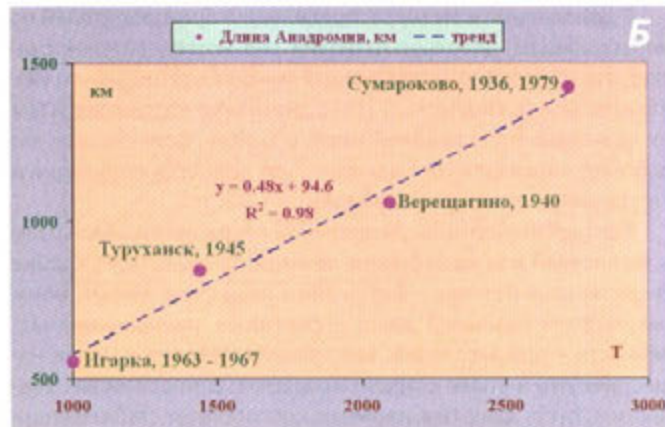


Рис. 8. Динамика соответствия общей биомассы КЕМ и длины анадромии (а) и зависимость длины анадромии от биомассы популяции КЕМ (б)

Для иллюстрации приведем сравнение ситуации в сибирских реках с положением дел с тихоокеанскими лососями. Там, как принято сейчас говорить, повышение биоразнообразия происходит в основном за счет репродуктивно изолированных сезонных группировок [1]. В Сибири и в европейской территории России [3] — за счет пространственно изолированных группировок. Причина различий кроется в колоссальных площадях сибирских рек (средняя ширина 1-2 км) и низких температурах воды и кормовой базе, которые для большинства сиговых определяют продолжительность развития икры в сотнях суток.

На Дальнем Востоке совершенно иная ситуация — соперничать с Сибирью «по площадям» может только Амур, да и он в единственном числе; корма в Охотском море достаточно; температуры, в сравнительном плане, более высокие.

Однако рассмотренное выше уменьшение эндолимитирования, обеспечивающее локальное (в пределах одного района нерестилищ) повышение выживаемости икры, далеко не единственный положительный аспект расообразования.

Посредством увеличения количества районов нерестилищ увеличивается глобальный показатель надежности или стабильности эффективности нереста. На эволюционной истории популяции не один раз происходили различные, как тектонические, так и климатические пертурбации (рис.6), существенным образом изменяющие картину локализации нерестилищ — появлялись новые, исчезали старые. А в настоящее время, при рассмотренном выше эффекте влияния ГЭС, эта проблема приобретает наибольшую остроту.

Однако существуют еще и проблемы геологического характера. Все это было бы простым и понятным, если бы район «Алинск — Сумароково — Осиновские пороги» по геологической истории не относился к самым древним нерестилищам — «Санчуговским» (рис.6), когда существовал единый бассейн Оби и Енисея [6]. Или район Нижних нерестилищ к самым молодым — голоценовым.

Поэтому здесь возникает вполне законный вопрос: «А не может ли быть так, что присутствие енисейского муксуна на Верхних нерестилищах — дань прошлому (хотминг), ведь обской муксун и сейчас поднимается еще выше? Ведь П.Л. Пирожников отмечал — нерестилища муксуна в сибирских реках находятся примерно на одной высоте над уровнем моря, и все другие расы или субпопуляции (кроме тундровой) представляют некую трансформацию данной «Санчуговской» популяции?»

Кроме того, несмотря на присутствие у А.В. Подлесного [17] фразы

«В годы хорошего хода (1936 г.) муксун доходил единично до Сумароково. Когда выход небольшой (1940 г.) он вряд

ли бывает дальше Костино (Верещагино)» (рис.1). Или у М.А. Тюльпанова [22]: «В настоящее время муксун выше Туруханска не поднимается». Данные о наличии муксуна в том или ином пункте Енисея, содержащиеся в их же работах, при учете скоростей миграции убедительно говорят о том, что по расчетным срокам муксун может подняться почти до самых верхних нерестилищ.

Здесь вопрос в его количестве. Например, в 1950-х гг. уже ловили в реке по 300 кг производителей, что эквивалентно 150 шт. Пусть даже это составляет 1/10 часть (в реальности больше ~ 1/4-1/6) от всего количества зашедших в реку. Тогда на нерест отправляется всего 750-1500 шт. на весь Енисей. Пусть бы это был некий средне-русский карпо-окуневый пруд, но не Енисей с бассейном в 5% площади Евразии!

Если взять за долю вылова 1/20, то получим 3000 шт., что при максимальной длине миграции равно 2 рыбы на 1 км при средней ширине последнего в 1-2 км. Тут уже ни в коей мере не будет лимитирования по площади.

Выше приведенное высказывание М.А. Тюльпанова можно объяснить не только тем фактом, что «просто уже некому подниматься», но и «не зачем» — при низкой численности корма уже достаточно и муксун успевает созреть вовремя, избегая стрессовой ситуации.

Далее, при анализе характера миграций элементов КЕМ (рис.2), также отчетливо проглядывается аналогия между миграциями карской ряпушки, пришедшей в Енисей после последнего оледенения из бассейна Лены [23] и тундровой субпопуляции ЕМ — практически одни и те же притоки Енисея (кроме р. Курейки — нерестилищ муксуна там пока не обнаружено). К сожалению, сейчас уже невозможно определенно сказать, какой элемент КЕМ (субпопуляция) нерестился в р. Хантайке — там теперь ГЭС.

Но самым примечательным здесь является наличие у карской ряпушки, как и у муксуна, наличие нескольких районов нереста. И несмотря даже на тот факт, что наличие нескольких районов нереста свойственно большинству видов ихтиофауны, это только подтверждает выше упомянутую тенденцию повышения эффективности воспроизводства.

При этом исследователи ЕМ Счастнев [21] и далее Куклин [9] отмечают наибольшее сходство по биологическим показателям между енисейским и ленским муксуном. Конечно, наблюдаемое сходство может быть обусловлено также и сходством (бедностью в данном случае) кормовых условий указанных рек, ибо муксун р. Пясины, бывшей в недалекие геологические эпохи притоком Енисея [18], и имеющей богатый бентос, существенным образом внешне отличается от муксуна Енисея и сходен с муксуном Оби (рис.7).

Здесь стоит заметить, что, согласно А.А. Лобовиковой [10], в Губе Енисея присутствуют также «широкотелье» экземпляры, похожие на пясинского муксуна, которые она относил к озерно-речной форме. Но такие экземпляры и в конце прошлого и в начале нынешнего веков достаточно широко присутствовали в ряде протоков Дельты Енисея, прилегающих к ее морскому краю (А.А. Вышегородцев, П.М. Клементенок, личные сообщения). Ничем от этой формы не отличаются и данные К.И. Счастлива [21] по длине и весу на промысле Инокентьевский за 1934-1935 гг.

Но, несмотря на достаточно широкий спектр форм (рас, субпопуляций, форм и т.д.), материалы исследователей повествуют о КЕМ, главным образом, только как о некоей обобщенной совокупности, которую они (П.М. Клементенок и А.А. Куклин) считают однородной и которая представляет собой енисейскую. Их можно понять – оба работали в основном на участке «Инокентьевск – Кареповск».

Тундровую субпопуляцию характеризует только одна выборка Некрашевича 1927 г. из Енисейского залива (западный берег залива). Озерно-речную форму – отдельные измерения, которые, может быть, не столь ограничены в реальности, но зато успешно затеряны в общей массе отчетной статистики и не позволяют применить метод «Хроматограмма» [5] для разбиения на отдельные совокупности.

В целом с различными морфами муксуна проглядывается аналогия между существованием в Енисее карской и туруханской ряпушек. По А.Ф. Устюгову [23] в «каргинские времена» в Енисее была одна туруханская ряпушка. Затем во времена сартанского оденения образовался единый бассейн Енисея и Лены, обеспечивший проникновение карской ряпушки в Енисей из Лены. Вполне возможно, что произошло нечто аналогичное и с муксуном.

После анализа особенностей миграций обратимся к некоторым результатам моделирования. Здесь начинается довольно интересная ситуация: модель, построенная на усредненных параметрах и поэтому, на первый взгляд, призванная отражать некоторый обобщенный объект, начинает показывать факты, не противоречащие особенностям функционирования выше указанных элементов КЕМ.

Действительно, анализ результатов модельной динамики общей биомассы КЕМ (рис.8), при сопоставлении с динамикой длины нерестовой миграции, показывает высокую степень корреляции.

Далее, моделирование показывает еще более интересный факт. Такие исследователи КЕМ как А.В. Подлесный, М.А. Тюльпанов и А.А. Лобовикова говорят о присутствии в р. Танама муксуна 14+ - 16+ с IV стадией зрелости гонад. Однако П.А. Попов и Г.И. Головкин [19], производившие исследования рек Яры и Танама на протяжении, к сожалению, всего лишь одного сезона 1973, не обнаруживают там нерестилищ – естественно нужны более длительные сроки для однозначного заключения.

На основе моделирования получено объяснение этому – динамика возрастного класса 15+ (среднее между 14+ - 16+ (рис.9) имеет именно на этот период минимум его численности.

Одна из причин, объясняющая рассмотренное выше положение дел по совпадению «частного и общего», заключается в пропорциональном промысловом воздействии, для которого были существенными только объемы мерного, полумерного и немерного (мелкого), сразу на все элементы КЕМ [5]. О его равномерности дает вполне адекватное представление рис. 6, где представлен далеко не полный «архипелаг» промыслов «сталинской эпохи» – только в районе Насоновских островов

их было 17 и характер промысловой деятельности при этом определялся централизованным директивным образом.

Второй причиной вполне может быть проявление принципа Г.Ф. Гаузе о существовании ряда популяций в «ограниченном» (не выжета с Енисеем) экотопе – все они должны иметь одинаковые продукционные параметры и, в то же время, разобщенные экологические ниши – районы нерестилищ в нашем случае. Все это есть у элементов КЕМ – расово-популяционный статус – и все они неким неявным образом (кормообеспечение, нерестилища, и т.д.) согласуют свое развитие (самоорганизация), образуя единый гигантский организм, функционирование которого уже не эквивалентно сумме частей.

Функционирование КЕМ представляет собой работу единого гигантского организма и не эквивалентно механической сумме составляющих его элементов (рас, форм, субпопуляций, популяций) – все они неким сложным неявным образом (кормообеспечение, миграции, нерестилища, и т.д.) согласуют свое развитие (самоорганизация). И его природа имеет следующий статус – расово-популяционный.

В заключение оказывается целесообразным отметить еще один интересный факт, относящийся к механизму расообразования, – это аналогия между образованием каскада нерестилищ при расообразовании и динамикой классического объекта физики – маятника. Почвой для этого явилась зависимость характера (протяженность траектории частицы) от энергии маятника – чем больше энергия  $E$ , тем больше амплитуда колебаний. Аналогичную картину уже рассматривали выше, при стрессовой природе возникновения озимой расы (обособление весенне-нерестящихся особей), – «нормальный» уровень стрессовых гормонов – 600 км; побольше – 1000 км или 1400 км.

Но здесь возникает законный вопрос: «Позвольте, у маятника в качестве  $X$  – расстояние, а у муксуна, простите, численность. Как это соизмерить?» Соизмерить крайне просто – основанием этому служат результаты исследований А.В. Подлесного [17], говорящих о факте соответствия особенностей миграций енисейского муксуна особенностям динамики, по крайней мере, его численности, и, как следствие, общей биомассы, достаточно корректно отражающей численность производителей муксуна, что показано на рис. 8.6, где наблюдается строгая линейная зависимость. И, при соответствующем выборе масштаба, зависимость «родитель – расстояние» или «расстояние – родитель» можно выразить банальной пропорцией «родитель»  $\propto$  «расстояние».

Итак, чем больше зимний перестой производителей муксуна, тем длиннее анадромия. Все это, по крайней мере, про-

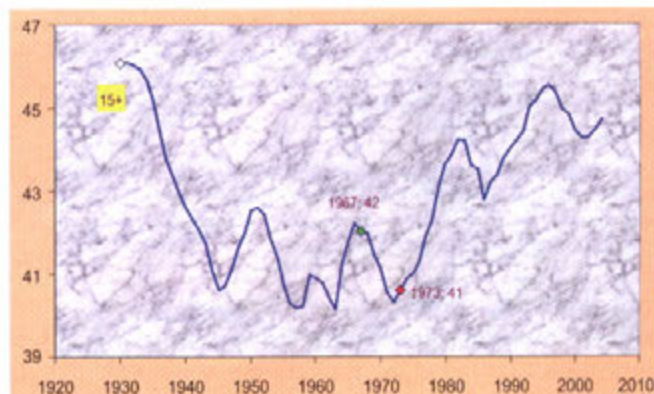


Рис. 9. Динамика индекса численности возрастного класса 15+

Корм	Площадь Нерестилищ	
	мало	много
мало	Одна раса	Две расы
много	Одна раса	Одна раса

является в весенне-осеннем разобщении или запечатлется в фенотипе, при более длительном отрезке эволюции – от пяти сотен тысяч лет [24].

Итак, механизм расообразования, как составляющая повышения биоразнообразия, является естественной реакцией популяции на негативное проявление условий существования – нехватка корма в данном случае, и эволюционно закрепляется, как минимум, в «весенне-осенней дихотомии» популяции по нерестовым стратегиям. Или, при длительной геологической истории, даже в виде изменений фенотипа, ввиду своей компенсационной природы положительного характера. Все выше изложенное не более чем наглядная иллюстрация принципа Ле-Шателье-Брауна – «если на систему, находящуюся в равновесии, оказывается некое воздействие, то система перейдет в то положение, где данное воздействие уменьшится».

Посредством расообразования, в соответствии с принципом Ле-Шателье-Брауна, популяция «само-организационно» решает следующую многокритериальную оптимизационную задачу, имеющую понятный экологический смысл – повышение или сохранение стабильности ее существования при наличии также естественных ограничений, ответственных за лимитирование по площади нерестилищ и по кормообеспеченности.

Далее, моделирование случая, когда возможно существование двух рас на фоне перехода одной в другую, в зависимости от наличия корма, при следующих вариантах: много корма и мало нерестилищ и мало корма и много нерестилищ дает интересные результаты (табл. 1).

Полученный результат полностью согласуется с реальными фактами – Обь и Енисей: на Оби много корма и не столь много нерестилищ и, по личному сообщению заведующего отделом эколого-сырьевых исследований А.К. Матковского (Госрыбцентр, Тюмень), «...нет никакой информации о наличии рас у обского муксуна»; на Енисее – еще пока, до возведения Эвенкийской ГЭС, ситуация обратная – минимум четыре морфы.

И самым интересным и в то же время тревожным вопросом является судьба КЕМ после возведения Эвенкийской ГЭС. Ухудшение условий естественного воспроизводства вызовет соответствующее падение численности КЕМ. Далее проявится уже известная ситуация – с одной стороны, муксуну «незачем» подниматься на Сумароково, а с другой – уже и «некому». Остается надежда только на нерестилища притоков залива, губы и дельты, «ультранижные» – участок «р. Хантайка – Медвежинское многоостровье» тундрового и «ультраверхние» – участок «Алинск – р. Бахта» «санчуговского» муксунов. Но все это будет уже при гораздо более низкой численности.

## ЛИТЕРАТУРА:

1. Агапова Г.А., Голованов И.С., Марченко С.Л., Пустовойт С.П. Биоразнообразие североохотоморской горбуши *Oncorhynchus Gorbusha* (Walbaum) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова - Владивосток, 2003 Вып. 2, 9 – 21

2. Ардашев А.А., Молотков В.Е. Внутрипопуляционные механизмы циклических колебаний численности стад лососей (физиологические аспекты) // Вестник ДВО РАН. 2004. № 5, с. 34 – 41

3. Берг Л.С. Список рыб р. Колымы. – Ежег. Зоол. Музея АН, 1902, № 12.

4. Гайденок Н.Д., Исаева О. М., Чмаркова Г.М.. Субпопуляции енисейского муксуна *Coregonus muksun (Pallas)* и особенности их нерестовых миграций – Тюмень, Матер. 7 Межд. Сигового совещания, 2010, с – 317 – 321.

5. Гайденок Н. Д., Клементенко П.М., Чмаркова Г. М.. Экология и промысел енисейского муксуна *Coregonus muksun (Pallas)* // Рыбное хозяйство 2011а. № 2. – С 46 – 50.

6. Н.Д. Гайденок К вопросу о структуре субпопуляционного континуума енисейского муксуна *Coregonus muksun (Pallas)* // Рыбное хозяйство 2013. № 4. – С 56 – 60.

7. Исаченко В.Л. Рыбы Туруханского края, встречающиеся в реке Енисей и Енисейском заливе // Материалы по исследованию Енисея в рыбопромысловом отношении. – Красноярск: 1912, вып. 6. – 112 с.

8. Клементенко П.М. Оценка состояния запасов основных промысловых видов рыб в низовья Енисея по многолетним наблюдениям за период 1969 – 2004 гг. - Матер. Енисейрыбвода, 2008. – 80 с.

9. Куклин А. А. Биологическая характеристика муксуна р. Енисей и перспективы его рыбо - хозяйственного использования: Дисс. ... канд. биол. наук. - Л., 1982. - 158 с.

10. Лобовикова А.А. К экологии нереста восточносибирского сига и карской ряпушки // Тр. Красноярского отд. СибНИПКРХ «Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири». - Красноярск, Красноярское книжное изд - во, 1975, т. 10, С. 61 – 66.

11. Лобовикова А.А. Биологические группы муксуна в системе Енисей // Мат. сов. По биол. продуктивности Сибири. – Иркутск, 1966, с. 49 - 50

12. Михалев Ю.В. и др. Биологическое обоснование размера ячеи ставных сетей для лова муксуна, сига, омуля, осетра // Тр. Красноярского отд. СибНИПКРХ, 1975, т. 10, С. 74 – 83

13. Некрашевич Н.Г. К познанию муксуна *Coregonus muksun (Pallas)* р. Енисей//Тр. Биол. Инст. ТГУ. - Томск, 1940. - Т. 7. - С. 178-197.

14. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. – М.: Пищевая промышленность, 1974 – 448 с

15. Островский В.И., Пономарев С.Д. Зависимость численности потомков горбуши *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA (WALBAUM)* от численности родителей в реках охотского района // Изв. Тинро, 2009, с. 12 – 24

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

17. Подлесный А.В. Муксун *Coregonus muksun (Pallas)*. Промыслово - биологический очерк // Тр. Сиб. Отд.ВНИИОРПХ, 1948, т. 7, С. 112 – 146

18. Подлесный А.В. Нерестовые миграции енисейских проходных рыб в связи с историей р. Енисей // Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 1, с 17 – 25

19. Попов П.А., Головкин Г.И. Состояние рыбных запасов реки Танымы и меры их рационального использования. Отчет по х/д теме с Крас-им рыбопром объедин. Науч рук Головкин В.И. - Томск 1974 - 70 с

20. Постон И., Стюарт Д. Теория катастроф. Пер. с англ. – М.: Мир, 1980-540 с

21. Счастнев К.И. Биология и промысел муксуна *Coregonus muksun (Pallas)* низовьев Енисей//Тр. Инст. Поляр. Землед.-Л., 1938. - вып. 3. - С. 41-80

22. Тюльпанов М.А. Анализ состояния запасов и реорганизация промысла ценных рыб в низовьях Енисей // Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. – Тюмень, 1971, С. 102 -12

23. Устюгов А.Ф. О происхождении двух экологических форм сибирской ряпушки *Coregonus albus sardinella (Val.)* бассейна реки Енисей// Вopr. ихт., 1976, С. 773 - 783.

24. Яхненко В. М., Мамонтов А. М. Сравнительный изоферментный анализ байкальских и баунтовских сигов // Сиб. Экол. журн., № 5 (1998) С. 441-443

## Yenisey's muksun – endolimitation and races, morphs, subpopulations, populations, continuum

Gaydenok N.D., Doctor of Sciences, [Klementyonok P.M.](#), [Kuklin A.A.](#), [ndgay@mail.ru](mailto:ndgay@mail.ru)

In the article, the results of analysis of Yenisei's muksun population migrations are given. The mechanism of race formation is shown.

**Key words:** biodiversity, migrations of Yenisei's muksun population, the mechanism of race formation, spawning efficiency