

Ботанические исследования в криолитозоне. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 1992. С. 74-80.

14. Романова А.Ю. Уникальный эндем Якутии // Совершенствование научного обеспечения агропромышленного комплекса Республики Саха (Якутия) в условиях рыночных отношений. Якутск, 1997. С. 32.

15. Петрова А.Е., Романова А.Ю., Назарова Е.И. Интродукция деревьев и кустарников в Центральной Якутии. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2000. 269 с.

16. Петрова А.Е., Романова А.Ю., Карпель Б.А., Софронова П.П. Древесные растения в озеленении Якутска. Якутск: Изд-во Якут. гос. ун-та, 2004. 42 с.

N.S. Danilova, A.Yu. Romanova

Development peculiarities of introduced plants of Aldan floral district in Central Yakutia

The article presents results of study of plants transferred from Aldan floral district. Under new conditions of Central Yakutia some plants change their life rhythm type (life-form). The Aldan highlands is an area for growing of many rare and endangered plant species, for example *Sorbocotoneaster pozdnyakovii*.

Key-words: introduction, Aldan floral district, Aldan highlands, mountain ash and cornelian cherry of Pozdnyakov, life rhythm type, rare endangered plant species.



УДК 597.5

А.Ф. Кириллов, Е.В. Иванов

МАТЕРИАЛЫ ПО МОРФОЛОГИИ И БИОЛОГИИ АРКТИЧЕСКОГО ОМУЛЯ COREGONUS AUTUMNALIS (SALMONIFORMES, COREGONIDAE) БАСЕЙНА р. ИНДИГИРКИ

На основе значительного количества материалов приводятся первые данные по морфологии и биологии *Coregonus autumnalis* реки Индигирки.

Ключевые слова: р. Индигирка, *Coregonus autumnalis*, морфология, миграции, рост, размножение, плодовитость, гидродинамические свойства, морфофизиологические индикаторы.

Фауна рыб бассейна р. Индигирки представлена 31 видом из 22 родов, 14 семейств и 10 отрядов [1, 2, 3]. Встречаются гибриды арктического омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776) с нельмой *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas, 1773) [4] и с ряпушкой *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 [5]. Основное промысловое значение имеют рыбы семейства Coregonidae: проходные – арктический омуль, полупроходные – нельма, сибирская ряпушка, муксун *Coregonus muksun* (Pallas, 1814), речные – обыкновенный валец *Prosopium cylindraceus* (Pennant, 1784), сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1789), чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776) и озерные – пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789) [1]. Биологии сиговых рыб, в том числе арктического омуля, в бассейне р. Индигирки изучена недостаточно [6, 7, 8].

Материалы и методы

Сбор полевых материалов проводился в 1998-2007 гг. в среднем (от порогов Бусика – 1194 км от устья Индигирки) и нижнем (от местности Крест-Майор – 810 км до устья) течении и в дельте реки. Для морфологического и биологического анализа взяты выборки омулей из нагульной части популяции в октябре-декабре в дельте, из нерестовой – в июне-сентябре в нижнем и среднем течении и из покатной части популяции омуля – в декабре в дельте. Лов рыбы производился сетями с ячеей 10-70 мм. Обработку материала проводили по общепринятым методикам [9, 10, 11, 12] с использованием параметрических критериев статистики: критерия Стьюдента (t_{st}) при сравнении выборок по средним значениям, и критерия Фишера (F) при сравнении выборок по их дисперсиям [13, 14]. Морфометрические измерения выполнялись на свежих рыбах с точностью до 0,1 мм. Анализ морфометрических признаков проводился одним оператором.

В работе приняты следующие сокращенные обозначения: L_{Sm} – длина по Смитту, l_1 – длина до конца чешуейно-

КИРИЛЛОВ Александр Федорович – к.б.н., доцент Института прикладной экологии Севера

ИВАНОВ Евгений Васильевич – научный сотрудник Института прикладной экологии Севера

го покрова, o – диаметр глаза горизонтальный, f – заглазничный отдел головы, c – длина головы, c_1 – длина средней части головы, cH – высота головы у затылка, ch – высота головы у глаза, io – ширина лба, lmx – длина верхней челюсти, i/lmx – ширина верхней челюсти, lmd – длина нижней челюсти, i/lmd – ширина нижней челюсти, H – наибольшая высота тела, h – наименьшая высота тела, aD – антедорсальное расстояние, pD – постдорсальное расстояние, aA – антеанальное расстояние, aV – антевентральное расстояние, lp – длина хвостового стебля, PV – пектровентральное расстояние, VA – вентроанальное расстояние, ID – длина основания спинного плавника, hD – высота спинного плавника, IA – длина основания анального плавника, hA – высота анального плавника, IP – длина грудного плавника, IV – длина брюшного плавника, ll – число прободенных чешуй в боковой линии, D_1 – число неразветвленных лучей в спинном плавнике, D_2 – число разветвленных лучей в спинном плавнике, P – число разветвленных лучей в грудном плавнике, V – число разветвленных лучей в брюшном плавнике, A_1 – число неразветвленных лучей в анальном плавнике, A_2 – число разветвленных лучей в анальном плавнике, sb – число жаберных тычинок, rb – число жаберных лучей, $vert.$ – число позвонков, M – среднее значение признака, m – ошибка средней, y – среднее квадратическое отклонение, lim – пределы варьирования признака, n – количество рыб, Φ – коэффициент упитанности, рассчитанный по Фультону, K – коэффициент упитанности, рассчитанный по Кларку, r – коэффициент корреляции, p – достоверность различий.

При кластерном анализе использовали пакет программ STATISTICA, дендрограмму строили методом UPGMA. При анализе методом главных компонент собственные векторы вычислялись по ковариационно-вариационной матрице. Количественная характеристика материалов указана по ходу изложения.

Результаты и обсуждения

Морфологический анализ. Длина верхней челюсти равна ширине лба ($101,52 \pm 1,24$), нижняя челюсть составляет $7,40 \pm 0,05 L_{sm}$, жаберных тычинок на верхней части жаберной дуги 12-18, на нижней – 25-30. Подробно обобщенная характеристика морфометрических признаков омуля, составленная по выборкам из нагульной, нерестовой и покатной частей популяции, представлена в табл. 1.

Таблица 1

Морфологические признаки половозрелого омуля

Признак	lim	$M \pm m$	σ	n
L_{sm} , см	35,7-57,8	43,53±0,44	3,47	63
D_1	2,0-4,0	3,55±0,06	0,55	74
D_2	10,0-14,0	11,50±0,09	0,80	74
P	13,0-16,0	15,00±0,09	0,73	72
V	10,0-12,0	10,86±0,05	0,45	72
A_1	2,0-4,0	3,20±0,07	0,56	69
A_2	10,0-14,0	11,25±0,11	0,93	69
ll	81,0-107,0	94,49±0,57	4,43	61
rb	8,0-12,0	9,03±0,08	0,64	73
sb	38,0-49,0	42,21±0,28	2,32	71
$vert.$	63,0-69,0	65,42±0,15	1,31	71
В % L_{sm}				
aD	40,1-45,5	42,96±0,13	1,04	62
pD	38,9-43,8	41,65±0,14	1,12	62
aV	25,8-50,0	47,53±0,39	3,04	62
aA	69,9-75,8	73,12±0,17	1,34	62
lp	11,0-16,2	13,64±0,14	1,13	62
H	18,0-26,5	22,57±0,23	1,83	62
h	5,9-8,6	6,57±0,05	0,38	62
ID	10,3-13,7	11,83±0,10	0,77	62
hD	11,3-15,4	13,03±0,13	0,96	57
IA	8,0-11,0	9,69±0,07	0,58	62
hA	7,5-11,1	9,21±0,10	0,78	56
IP	9,7-14,0	12,46±0,11	0,81	57

<i>IV</i>	10,2-13,6	11,93±0,11	0,80	57
<i>PV</i>	27,6-48,3	32,04±0,33	2,56	62
<i>VA</i>	3,5-29,5	25,37±0,38	3,02	62
<i>c</i>	15,3-18,5	17,22±0,09	0,70	62
В % <i>c</i>				
<i>c₁</i>	67,5-77,0	72,49±0,20	1,68	71
<i>f</i>	35,0-64,4	58,04±0,47	3,93	71
<i>o</i>	14,7-18,2	16,36±0,18	0,99	29
<i>cH</i>	56,5-73,0	63,59±0,46	3,86	71
<i>ch</i>	29,7-49,5	38,97±0,50	4,17	71
<i>io</i>	25,6-38,7	29,47±0,25	2,12	70
<i>lmx</i>	26,3-33,2	29,69±0,22	1,87	70
<i>i/lmx</i>	6,7-11,5	9,43±0,10	0,77	64
<i>lmd</i>	39,3-48,6	43,22±0,26	2,20	71
<i>i/lmd</i>	14,4-16,2	15,16±0,27	0,66	6

Раздельный морфологический анализ нагульных, идущих на нерест и покатных омулей показал, что они различаются по совокупности пластических признаков (рис. 1), среди которых наиболее значимыми являются антеанальное, антедорсальное, пектровентральное, вентроанальное расстояния, наибольшая высота тела, длина головы и ее средней части.

В целом, достоверные отличия отмечены по 56% признаков. Различия между нагульными и покатыми омулями наиболее существенны по наибольшей высоте тела

($t_{st}=7,82$). При сравнении идущих на нерест и покатных рыб отличия отмечены по 24%, а между нагульными и ходовыми (нерестовая часть популяции) омулями – по 52% морфологических признаков.

Во время нерестовой миграции происходит снижение размеров, определяющих экстерьер тела, с одновременным увеличением размеров головы и парных плавников. Уменьшение общих размеров тела связано с затратами энергии на генеративный обмен и мышечную работу во время миграции.

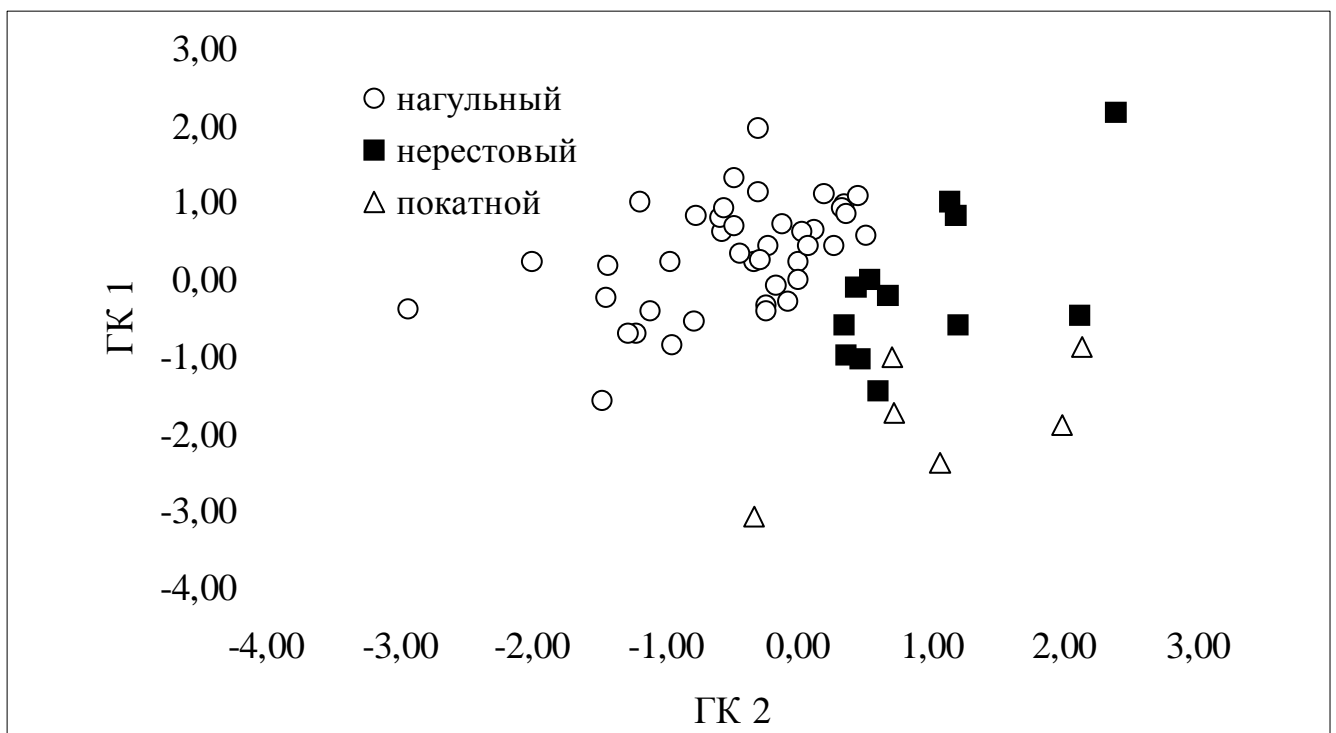


Рис. 1. Распределение нагульных, нерестовых и покатных омулей в пространстве главной компоненты (7 морфологических признаков)

Увеличение длины головы и парных плавников является результатом их роста, не связанного с длиной рыб, что подтверждают наблюдения за омулем в 1999-2000 гг., которые показали, что по мере продвижения к местам нереста в одновозрастных группах и у самцов и у самок изменения длины тела не происходят. Морфологические изменения затрагивают, прежде всего, органы, связанные с движением [15]. Так, например, увеличение длины парных плавников улучшает гидродинамические свойства омуля.

Половой диморфизм у омуля проявляется по ряду пластических признаков. Самцы отличаются более длинными грудными ($t_{st}=2,22$) и брюшными ($t_{st}=2,94$) плавниками и высоким анальным плавником ($t_{st}=2,24$). У самок больше антеанальное расстояние ($t_{st}=2,45$) и расстояние между грудными и брюшными плавниками ($t_{st}=3,71$). Различия размеров парных плавников у самцов и самок связано с боль-

шей активностью самцов во время нереста, а увеличение высоты анального плавника у самцов обусловлено необходимостью во время нереста рассеять спермии как можно в большем объеме воды для успешного оплодотворения большего числа икринок. Пектровентральное расстояние изменяется у самок в связи с растяжением брюшной полости в результате роста созревающих гонад. В целом, увеличение расстояния между грудными и брюшными плавниками повышает их стабилизирующее действие и усиливает рулевые функции. Увеличенное антеанальное и пектровентральное расстояние у самок компенсирует большую, по сравнению с самцами, высоту тела для обеспечения необходимых гидродинамических качеств. Половой диморфизм по меристическим признакам не выражен, но обнаружены различия в счетных признаках между разными поколениями омуля (табл. 2).

Таблица 2

Сравнения средних значений меристических признаков между возрастными группами омуля по результатам дисперсионного анализа

Признак	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>D</i> ₁	1,43	0,21
<i>D</i> ₂	1,06	0,40
<i>P</i>	0,62	0,74
<i>V</i>	1,52	0,18
<i>A</i> ₁	1,85	0,09
<i>A</i> ₂	2,19	0,05
<i>ll</i>	1,35	0,25
<i>rb</i>	0,16	0,99
<i>sb</i>	0,85	0,55
<i>vert.</i>	1,79	0,11

Между числом позвонков у омуля и температурой инкубации икры выявлена отрицательная корреляция ($p < 0,05$). То есть, чем выше была температура воды в июне, когда происходит закладка миомеров у эмбрионов, тем меньшее количество позвонков формировалось у рыб генерации соответствующего года. Подобная зависимость отмечена и для других видов рыб и объясняется непропорциональным влиянием температуры на продолжительность

развития и скорость процессов роста и дифференциации [16, 17, 18, 19, 20]. Сходная картина наблюдается у рыб разных поколений с изменением количества жаберных тычинок в зависимости от температуры воды в год выклева личинок. Число жаберных тычинок достоверно ($F=2,08$) больше у рыб той генерации, инкубация икры и развитие личинок которых проходило при более высоких температурах воды.

Изменения пластических признаков обусловлены общим увеличением размеров и изменением темпа роста с возрастом рыб [21]. Уменьшение относительных размеров плавников и перемещение их вперед связано с изменением центра проекции тела рыб по отношению к центру тяжести [15]. Происходящее увеличение высоты и наиболь-

шего обхвата тела компенсируется в этот период жизни рыб уменьшением длины головы, что обеспечивает им большую устойчивость при плавании. Таким образом, у половозрелых омулей с возрастом уменьшается длина головы, увеличивается высота тела (рис. 2) и число мягких лучей в анальном плавнике (табл. 2).

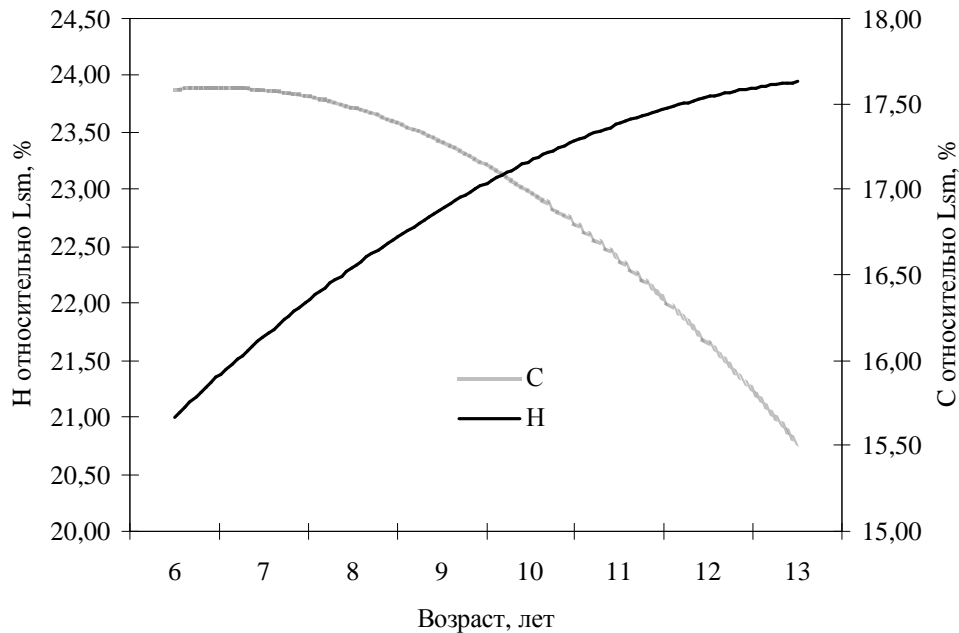


Рис. 2. Изменение наибольшей высоты тела и длины головы омуля с возрастом

Возрастные изменения пластических признаков обусловлены увеличением размеров и изменением темпа роста рыб. В целом, экстерьерные показатели более достоверно связаны с длиной тела, чем с возрастом, что подтверждается большими значениями коэффициентов корреляции (табл. 3). Следует отметить, что с ростом омуля уменьшаются размеры парных плавников и длина головы, увеличи-

ваются антеанальное расстояние, длина хвостового стебля и ширина лба.

Изменения экстерьерных признаков омуля являются результатом аллометрического роста, который выражается в некотором сдвиге плавников назад и увеличением длины хвостового стебля, что, в свою очередь, компенсирует увеличивающуюся высоту тела и обеспечивает сохранение гидродинамических качеств у крупных рыб.

Таблица 3

Корреляция морфологических признаков омуля от длины тела и возраста

Признак	Зависимость признака от длины		Зависимость признака от возраста	
	r	p	r	p
<i>D</i> ₁	0,10	0,45	0,14	0,25
<i>D</i> ₂	0,03	0,82	-0,16	0,17
<i>P</i>	0,01	0,95	0,01	0,92
<i>V</i>	0,21	0,10	0,21	0,07
<i>A</i> ₁	0,22	0,10	0,33	0,01
<i>A</i> ₂	0,10	0,46	0,00	0,99
<i>ll</i>	0,11	0,44	0,06	0,66
<i>rb</i>	0,02	0,90	0,06	0,61
<i>sb</i>	0,03	0,84	0,16	0,18
<i>vert.</i>	0,09	0,49	0,00	0,97

В % L_{Sm}				
<i>aD</i>	0,14	0,29	0,15	0,23
<i>pD</i>	0,14	0,27	0,06	0,64
<i>aV</i>	0,17	0,18	0,10	0,45
<i>aA</i>	0,29	0,02	0,15	0,24
<i>lp</i>	0,32	0,01	0,10	0,45
<i>H</i>	0,58	0,00	0,42	0,00
<i>h</i>	0,02	0,85	0,05	0,72
<i>ID</i>	0,25	0,06	0,16	0,23
<i>hD</i>	0,04	0,78	0,10	0,46
<i>lA</i>	0,04	0,77	0,11	0,41
<i>hA</i>	0,00	0,99	0,08	0,57
<i>lP</i>	0,35	0,01	0,07	0,61
<i>lV</i>	0,45	0,00	0,20	0,14
<i>PV</i>	0,18	0,17	0,10	0,45
<i>VA</i>	0,22	0,09	0,08	0,56
<i>c</i>	0,64	0,00	0,59	0,00
В % <i>c</i>				
<i>c₁</i>	0,09	0,49	0,10	0,39
<i>f</i>	0,08	0,56	0,14	0,24
<i>o</i>	0,19	0,42	0,04	0,85
<i>ch</i>	0,10	0,44	0,18	0,12
<i>ch</i>	0,21	0,11	0,10	0,43
<i>io</i>	0,29	0,02	0,19	0,12
<i>lmx</i>	0,10	0,45	0,07	0,56
<i>i/lmx</i>	0,04	0,77	0,02	0,88
<i>lmd</i>	0,11	0,40	0,14	0,24

Направленность изменений меристических признаков у омулей разных поколений в течение нескольких последних десятилетий свидетельствует об изменении экологических условий их обитания. Наблюдаемые, в частности, уменьшение числа чешуй в боковой линии и увеличение количества позвонков у рыб (рис. 3) происходят в результате снижения весенней температуры воды и соответственно с увеличением ее плотности и электропроводности [22] в период развития личинки. Известно, что происходящие современные глобальные климатические изменения в полярных районах Земли выражаются в повышении среднегодовой температуры воздуха и более высокой интенсивности атмосферной циркуляции, что ведет к таянию многолетней мерзлоты и ледников, существенному повышению объемов стока рек не только летом, но и зимой. Предполагается, что увеличение зимнего стока происходит за счет деградации островной мерзлоты в среднем и верхнем течении сибирских рек вследствие температурного тренда в сторону потепления [23]. В таком случае при общем потеплении климата будет наблюдаться снижение температуры воды в среднем течении р. Индигирки, где расположены нерестилища омуля, в результате притока холодной воды от таяния ледников и поступления охлажденной воды от таяния мерзлотных грунтов. Вместе с этим увеличение стока сибирских рек, в том числе и р. Индигирки

(объем зимнего стока Оби, Енисея и Лены во второй половине прошлого столетия возрос на 165 км³ [23]), ведет к дальнейшему распроснению акватории шельфа Восточно-Сибирского моря. Все это способствует освоению омулем северных участков шельфа, расширению нагульных площадей и включению в пищевой спектр новых пелагических кормовых объектов. В свою очередь, переход на питание более крупными организмами объясняет уменьшение числа жаберных тычинок, что наблюдалось у разных видов рыб [24, 25, 26, 27].

Таким образом, морфологические изменения коррелируют с важнейшими особенностями жизнедеятельности организмов [28], и изменение отдельных признаков указывает на изменение состояния всего организма и популяции в целом.

Сравнение омуля р. Индигирки с популяциями омуля из других водоемов показало, что в целом индигирский омуль морфологически наиболее близок к омулю р. Колымы. Дендрограмма сходства (рис. 4) строилась по трем меристическим признакам: по числу жаберных тычинок, чешуй в боковой линии и позвонков. Для исключения влияния размерной изменчивости пластические признаки не использовались. Все выборки разделяются на три обособленных кластера. Расстояние между индигирской и колымской популяциями омуля наименьшее и составило в геометрическом пространстве 2,87 (евклидово расстояние), с

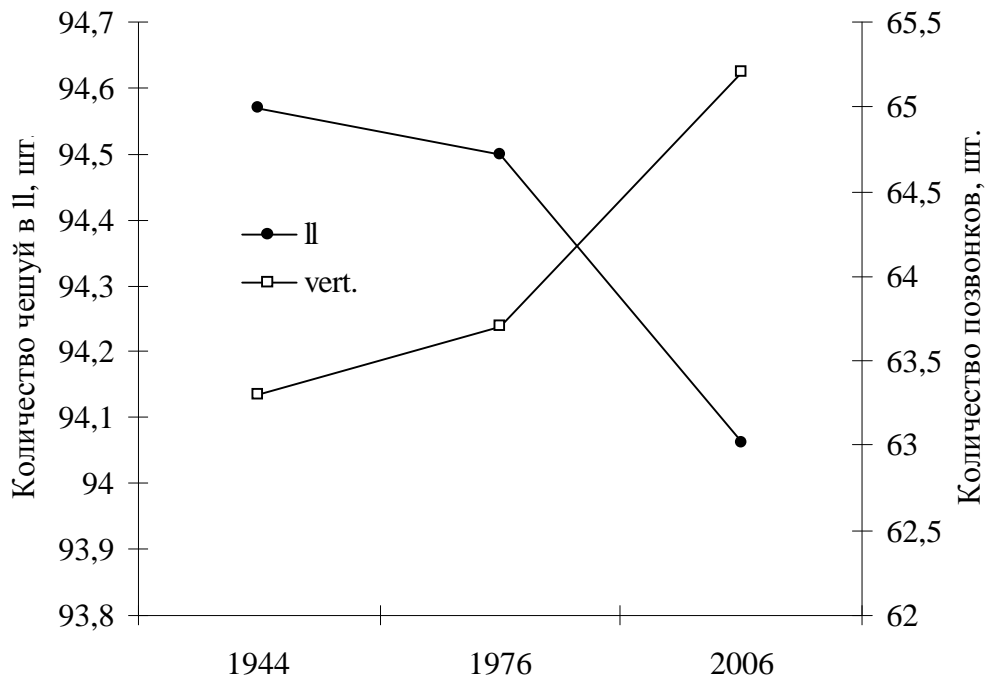


Рис. 3. Изменение меристических признаков омуля

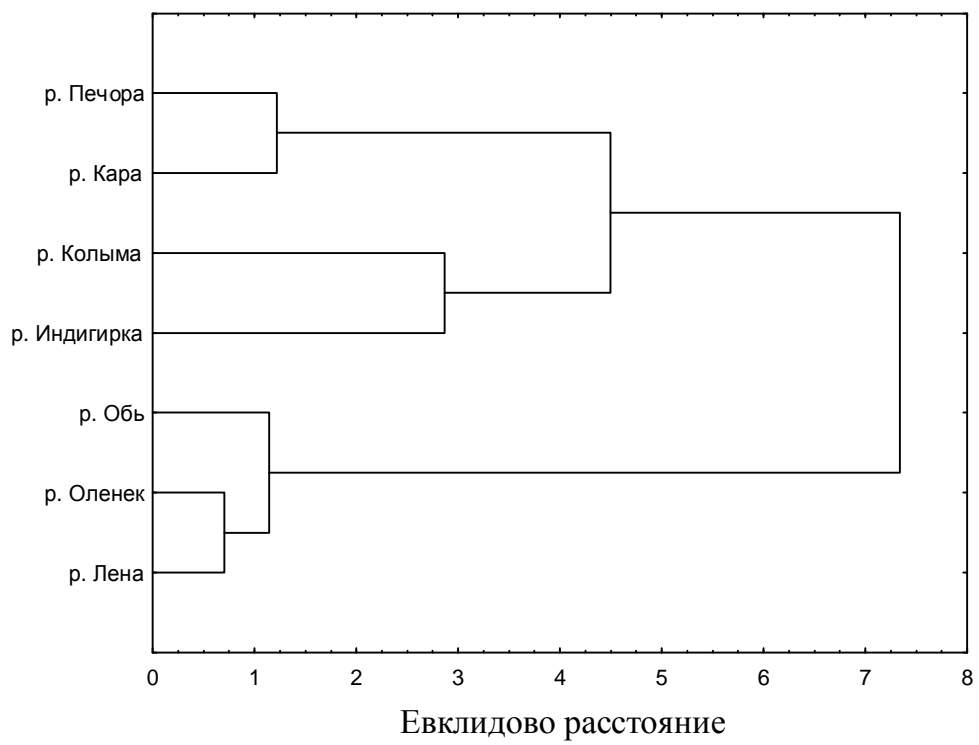


Рис. 4. Дендрограмма сходства выборок арктического омуля из разных водоемов

омулем из рек Лены и Оленька – 6,70 и 7,10, из рек Кары и Печоры – 3,85 и 4,94 соответственно, из р. Оби – 6,15.

Образ жизни и биология. Омуль в бассейне Ледовитого океана занимает наиболее северные районы в морской зоне обитания сиговых рыб, т.к. выдерживает по сравнению с нельмой, муксуном и ряпушкой более высокую соленость воды, равную 20-24‰ [29], и нагуливается вдоль всей прибрежной зоны полярных морей, совершая миграции значительной протяженности. В частности, он обычен у островов Новосибирского архипелага. В то же время нагульный омуль избегает дельтовых участков рек, что Б.К. Москаленко [29] объясняет повышенной температурой речной воды по сравнению с морской.

В середине сентября крупные омули с высоким содержанием полостного жира первыми начинают заходить в дельту Индигирки. Это половозрелые, пропускающие очередную нерест рыбы; они остаются в дельте до весны сле-

дующего года и с началом половодья станут подниматься к местам размножения. Миграция омуля в дельту с моря происходит во время прилива и дальнейшие его продвижения по протокам дельты зимой обусловлены периодами максимального подпора морских вод. Причина такого поведения омулей связана с их адаптацией к средам различной солености. Омули, заходя из морской воды в пресную, по состоянию ионорегулирующих систем, обусловленных деятельностью эффекторных органов, таких как почки, жабры, ректальная железа [30], снова становятся пресноводными [31]. Адаптация рыб происходит благодаря способности к перестройке их осморегуляторных механизмов [32, 33, 34]. Таким образом, зимой в дельтовых протоках концентрируются только половозрелые рыбы в возрасте от 6+ до 15+ лет, с L_{sm} 404-578 мм и массой 880-2480 г (табл. 4). Коэффициенты упитанности в это время у них наибольшие и достигают значений 2,04 Ф и 1,76 К.

Таблица 4

Размерно-возрастная характеристика омуля из нагульной части популяции

Возраст, лет	n	L_{sm} , мм	l_1 , мм	Масса, г	Ф	К
6+	1	404,7	384,1	880,0	1,55	1,39
7+	13	410,0	387,8	956,6	1,64	1,47
8+	60	426,8	408,6	1141,0	1,67	1,48
9+	60	441,5	418,7	1248,7	1,70	1,50
10+	21	454,2	431,4	1360,2	1,69	1,51
11+	4	468,8	450,7	1560,8	1,70	1,52
12+	7	477,6	456,9	1626,7	1,70	1,50
13+	2	489,4	476,3	1807,0	1,67	1,50
14+	3	-	508,7	2325,0	1,78	-
15+	1	578,0	547,0	2480,0	1,52	-

Незрелые и отдыхающие после предыдущего нереста рыбы остаются в море. Здесь они нагуливаются, питаются солоноватоводными и морскими ракообразными, мальками трески *Arctogadus borisovi* и наваги *Eleginus gracilis*, песчанкой *Ammodytes hexapterus*, сайкой *Boreogadus saida* и бычком-рогаткой *Triglopsis quadricornis polaris* [35]. Омули, образующие зимние преднерестовые скопления в дельте, не питаются, и у них практически прекращается обмен белков, что отмечено и для других видов рыб [36, 37].

Весной с первыми подвижками льда в дельте омуль начинает заходить в реку и подниматься вверх по течению к местам нереста. В миграции участвуют рыбы в возрасте до 15+ лет, самцы старше 13+ лет не встречаются. Кроме того, старшевозрастные самцы в уловах отмечаются не ежегодно и в небольшом количестве (0,1-0,2%). Более ранняя элиминация самцов по сравнению с самками объясняется ранним их старением, что, в свою очередь, связано с более ранним вступлением самцов в воспроизводитель-

ный процесс и соответственно с прогрессирующим с возрастом истощением в результате изменений в содержании и в составе белков, жиров и углеводов [38]. Средние показатели длины и массы омулей из нерестового стада в течение последних пяти лет относительно стабильны и варьируют в пределах 397,6-406,4 мм и 898,0-909,5 г, средние коэффициенты упитанности составляют 1,33-1,42 Ф и 1,21-1,27 К, средний возраст от 8,11-8,17 лет. Основное количество производителей приходится на рыб в возрасте 7+ - 10+ лет, составляющих в нерестовом стаде более 80%. В целом, структура нерестового стада отражает запасы омуля отдельных поколений.

Во время нерестовой миграции у рыб происходит перестройка организма, выключение экзогенного питания и переход на питание за счет созданных резервов в нагульный период, снижается относительная масса сердца и печени. Так, относительная масса сердца у нагульных рыб с $1,91 \pm 0,12\%$ (lim 1,3-2,8) уменьшается на 15-20% у рыб, поднимающихся на нерест, составляет $1,58 \pm 0,06\%$ (lim 1,0-2,3).

Уменьшается и относительная масса печени от $17,90 \pm 0,74\%$ (*lim* 13,1-22,6) в приморских участках до $9,62 \pm 0,52\%$ (*lim* 6,2-16,9) во время нерестового хода.

В это же время у самцов и самок относительная масса сердца и печени изменяется в разной степени (рис. 5). У самцов индекс сердца выше ($1,63 \pm 0,07\%$), чем у самок ($1,49 \pm 0,12\%$); в свою очередь, относительная масса печени у самок ($11,85 \pm 0,91\%$) на 43% выше, чем у самцов ($8,28 \pm 0,28\%$). Половой диморфизм по индексу печени в этот период жизни омулей статистически достоверен как по варьированию признака ($F=6,27$), так и по его средним значениям ($t_{st}=3,75$). Эти изменения показывают, что во время нерестовой миграции самцы омуля активнее и расходуют больше энергии, чем самки.

По мере продвижения к местам нереста у ходовых омулей снижаются длина, масса тела и упитанность и на нерестилищах

преобладают рыбы со средней l_1 396,8 мм, массой 783,8 г, коэффициентами упитанности Φ 1,24 и K 1,02 (табл. 5).

Следует отметить, что семилетние самцы имеют более низкие показатели длины по сравнению с самками, однако с возрастом эта разница постепенно сокращается (рис. 6). У обоих полов с увеличением возраста наблюдается уменьшение скорости годового линейного прироста при общем преобладании темпа весового прироста над линейным, зависимость между которыми описывается уравнением степенного типа (рис. 7).

Нерестилища омуля в р. Индигирке находятся на значительном удалении от мест его нагула и наиболее крупные расположены на участке реки от 884 до 918 км от устья. Самые верхние нерестилища отмечены перед порогами Бусика (1194 км). Время нерестовой миграции составляет около двух месяцев, и в конце августа большая часть рыб

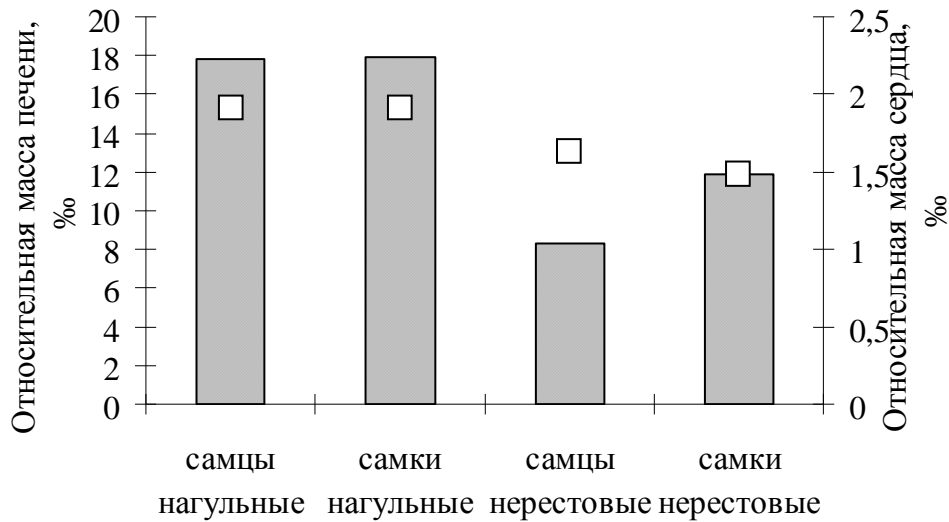


Рис. 5. Изменение интерьерных показателей омуля в зависимости от физиологического состояния

Таблица 5

Размерно-возрастная характеристика омуля на местах нереста

Возраст, лет	n	L_{Sm} , мм	l_1 , мм	Масса, г	Φ	K
6+	6	377,8	359,5	568,5	1,22	1,15
7+	53	403,3	384,0	690,8	1,21	1,06
8+	82	415,5	396,9	763,9	1,22	1,03
9+	45	430,8	410,9	917,8	1,32	1,03
10+	31	444,7	425,6	1026,1	1,33	1,01
11+	15	458,4	437,8	1129,2	1,34	0,98
12+	2	479,0	458,5	1332,5	1,38	1,00
13+	2	477,5	458,0	1328,0	1,39	0,98

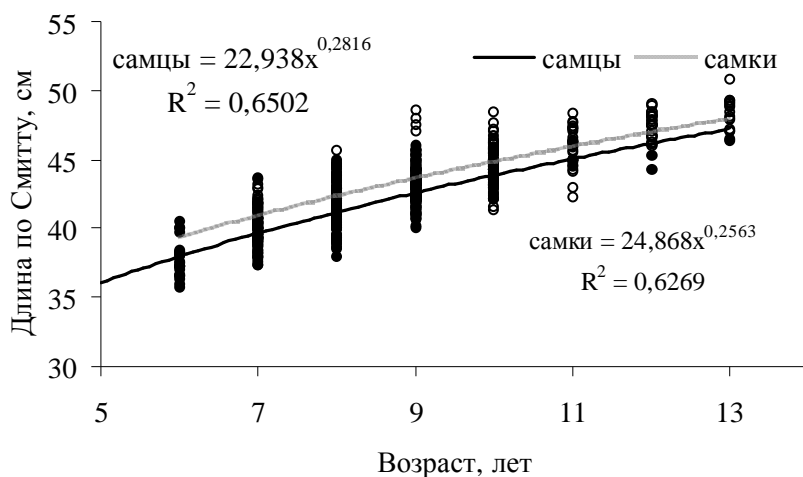


Рис. 6. Линейный рост самцов и самок из нагульной части популяции омуля

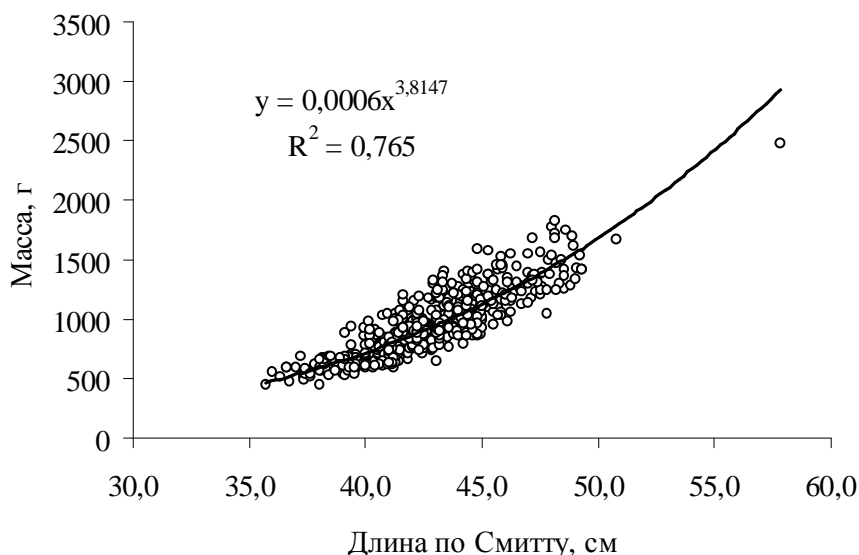


Рис. 7. Взаимосвязь массы тела и длины L_{Sm} у омуля

достигает мест нереста. В это время половые продукты у рыб находятся на IV стадии зрелости. Вблизи от нерестилищ омули скапливаются в заводях, дожидаясь срока икрометания, который определяется температурой воды. При понижении температуры воды до $+3,5^{\circ}\text{C}$ в течение нескольких дней происходит созревание гонад до V стадии зрелости и одновременно усиливается синтез половых гормонов и кортикостероидов [39, 40, 41, 42]. Соотношение полов у готовящихся к размножению омулей в это время приблизительно равное.

При понижении температуры воды до $1,4-3,0^{\circ}\text{C}$ во второй половине сентября начинается нерест, происходящий на галечном грунте на глубине 2-3 м. Массовый нерест длится 3-4 дня, затем его интенсивность снижается. После

нереста самки первыми покидают нерестовые участки, соотношение полов на нерестилищах меняется, и самцы, нерестящиеся порционно, начинают преобладать в уловах (до 84%). Закончившие размножение рыбы некоторое время отдыхают на спокойных участках реки ниже по течению и в конце сентября-начале октября скатываются в море. В дельтовых протоках первые покатные омули появляются в первой декаде октября, а уже в конце месяца на нижних участках нижнего течения р. Индигирки покатной омуль практически исчезает из уловов.

Индивидуальная абсолютная плодовитость омуля составляет 19924-61764 икринок и увеличивается с возрастом рыб (табл. 6). Установлено некоторое увеличение плодовитости по сравнению с показателями прошлых лет [43, 8].

Плодовитость омуля (количество икринок, шт.)

Возраст, лет	1998 г.	2000 г.	2001 г.	2002 г.
7+	26161	31846	40479	21138
8+	29145	29719	32812	29694
9+	25444	28076	39913	31947
10+	35869	38922	40174	36777
11+	39374	-	45546	41879
12+	35874	-	49316	47833
13+	-	-	48150	51701
Среднее	33354	32100	40684	39171

Нерестовые участки омуля в р. Индигирке совпадают с нерестовыми участками нельмы. Частично перекрываются и сроки их нереста, о чем свидетельствуют встречающиеся особи половозрелой (пятая стадия зрелости половых продуктов) нельмы вместе с нерестящимися омулями. В результате наблюдаются гибриды «омуль x нельма» с частотой встречаемости один гибрид на 1,5-2 тыс. омулей. Изученные нами два гибридных экземпляра в возрасте 10+ и массой 1925 и 2165 г внешне отличались от омуля только несколько удлиненной головой.

Зараженность паразитами. Омуль р. Индигирки заражен книдоспоридиями *Henneguya zschokkei* (экстенсивность инвазии 3,55%), встречаются ракообразные паразиты рода *Salmincola* (0,59%) и плероцеркоиды лентеца *Diphyllbothrium* в мышцах тела (1,78%) [44]. Специальные паразитологические исследования, несомненно, расширят этот список, так как для омуля из сибирских рек отмечены 24 вида паразитов [45].

Благодарность. Авторы глубоко признательны А.М. Мамонтову и В.А. Однокурцеву за помощь в обработке материала.

Литература

1. Кириллов А.Ф. Промысловые рыбы Якутии. М.: Научный мир, 2002. 194 с.
2. Кириллов А.Ф. Таксономический состав ихтиофауны пресных водоемов Якутии // Вестник ЯГУ. 2007. Т. 4. № 1. С. 5-8.
3. Кириллов А.Ф., Черешнев И.А. Аннотированный список рыбообразных и рыб морских и пресных вод Якутии // Вестник ЯГУ. 2006. Т. 3. № 4. С. 5-14.
4. Иванов Е.В. Изучение биологии индигирской популяции омуля на местах нереста // Научн. исслед. аспирантов и молодых ученых: Сб. статей. Якутск: Изд-во ЯГУ, 2001. С. 5-8.
5. Иванов Е.В. О нахождении гибрида между ряпушкой и омулем в р. Индигирке // Материалы VII межрегион. научно-практ. конф. Нерюнгри: Изд-во ТИ (Ф) ЯГУ, 2006. С. 237-238.
6. Кириллов Ф.Н. Рыбы реки Индигирки и их промысел: Автореф. дисс... на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Якутск, 1953. 14 с.
7. Кириллов Ф.Н. Рыбы реки Индигирки // Изв. ВНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 141-166.
8. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.
9. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 164 с.
10. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
11. Мина М.В. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1976. С. 31-37.
12. Смирнов В.С., Божко А.М., Рыжков Л.П., Добринская Л.А. Применение метода морфологических индикаторов в экологии рыб // Труды СевНИОРХ. Т. 7. Петрозаводск: Карелия, 1972. 168 с.
13. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Высшая шк. 1973. 319 с.
14. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая шк. 1990. 352 с.
15. Алев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР. 1963. 247 с.
16. Татарко К.И. Влияние температуры на меристические признаки рыб // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 27. Вып. 2. С. 425-439.
17. Павлов Д.А., Шадрин А.М. Формирование изменчивости числа миомеров и позвонков в раннем онтогенезе беломорской сельди *Clupea pallasii marisaldi* под влиянием температуры // Вопр. ихтиологии, 1998. Т. 38. № 2. С. 241-251.
18. Fonds M., Rosenthal H., Alderdice D.F. Influence of temperature and salinity on embryonic development, larvae growth and number of vertebrae of the garfish, *Belone belone* // The early life history of fish/ Berlin. Haidelberg. New York: Springer-Verlag. P. 509-525.
19. Lindsey C.C., Arnason A.N. A model for responses of vertebral numbers in fish to environmental influences during development // Can/ J/ Fish/ Aquat. Sci., 1981. V. 38. № 3. P. 334-347.
20. Pavlov D.A., Moksness E. Development of the ahial skeleton in woiffish, *Anarthichas lupus* (Pisces, Anarthichadidae), at different temperatures // Environ. Biol. Fish., 1997. V. 49. № 4. P. 401-416.
21. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Изд-во Наука. 1980. 300 с.
22. Svardson G. Significance of introgression in Coregonid evolution. In: Biology of Goregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 33-59.
23. Сергуенко В.И., Семилетов И.П. Морские исследования ДВО РАН в Арктике: основные результаты и дальнейшие

планы // Морские исследования ДВО РАН в Арктике (Тр. Арктич. Регион. Центра. Т. IV). Владивосток: Дальнаука. 2006. С. 6-13.

24. *Меньшиков М.И.* Материалы по систематике и биологии нельмы (*Stenodus leucichthys nelma*) низовьев р. Иртыша // Изв. Биол. Ин-та Перм. ун-та. 1935. Т. 10. Вып. 1/2. С. 1-26.

25. *Красикова В.А.* Морфологическая характеристика нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) Енисея // Зоол. журнал. 1960. Т. 39. Вып. 7. С. 1103-1103.

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

27. *Савваитова К.А., Решетников Ю.С.* Питание различных биологических форм гольца –*Salvelinus malma* (Walb.) в некоторых водоемах Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1961. Т. 1. Вып. 1. С. 127-135.

28. *Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. С. 383.

29. *Москаленко Б.К.* Сиговые рыбы Сибири. М.: Пищепромиздат, 1971. 183 с.

30. *Nickman C.P., Trump B.F.* The kidney / *Fish Physiol.*, 1969. N. 4. V. 1. P. 91.

31. *Наточин Ю.В., Соколова М.М., Гусев Г.П., Шахматова Е.И., Лаврова Е.А.* Исследования роли почек в гомеостазе катионов у проходных и пресноводных рыб оз. Дальнего (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 1970. Т. 10. № 1. С. 125.

32. *Баранникова И.А.* Функциональные основы миграции рыб // Вестник ЛГУ. 1968. № 6. Вып. 2. С. 69-73.

33. *Urist M.R., Van de Putte K.A.* Comparative biochemistry of the blood of fishes / *Sharkes, skates and rays*. Baltimore, 1967. P. 271-292.

34. *Pots W.T., Rudy P.P.* Aspects of osmotic and ionic regulation in the surgeon / *J. Exp. Biol.*, 1972. V. 56. N. 3. P. 703-713.

35. *Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.*

Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.

36. *Мороз Е.И.* Динамика обмена веществ у карпа *Cyprinus carpio* L. в период зимовки // Вопросы ихтиологии. 1971. Т. 11. № 4. С. 706.

37. *Кирстуу А., Лаугасте К.* О сезонных изменениях белкового обмена у леща // Современные вопросы экологической физиологии рыб. М.: Наука, 1979. С. 174-178.

38. *Шатуновский М.И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 283 с.

39. *Jafri A.K., Shreni K.D.* Variations in the liver cholesterol of the carp *Cirrhina myrigala* during maturation / *Ind. J. Fish.*, 1974. V. 21. P. 591-593.

40. *Shreni K.D., Jafri A.K.* Seasonal variations in the total cholesterol content of the liver of cat fish *Heteropneustes fossilis* (Bloh.) / *Fish. Technol.*, 1977. V. 14. P. 116-118.

41. *Bano Y., Hameed T.* Seasonal changes in cholesterol content of the muscle of the cat-fish *Clarias batrachus* L. / *J. Bx. biol.*, 1979. V. 17. P. 214-215.

42. *Katz Y., Eckstein B.* Changes in steroid concentration in blood of female *Tilapia aurea* (Teleostei, Cichlidae) during initiation of spawning / *Endocrinology*, 1974. V. 95. p. 963-967.

43. *Конов Ю.В.* Задачи охраны и регулирования сиговых рыб р. Индигирки // Любите и охраняйте природу Якутии (Материалы IV Республиканского совещания по охране природы Якутии). Якутск: Кн. изд-во, 1967. С. 215-221.

44. *Иванов Е.В.* Некоторые сведения о зараженности паразитами полупроходных сиговых рыб реки Индигирки // Материалы докладов пятнадцатой Коми республиканской молодежной научной конференции. Т. 2. Одиннадцатая молодежная научная конференция Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии. Сыктывкар, 2004. С. 106-107.

45. *Пугачев О.Н.* Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1984. 155 с.

A.F. Kirillov, E.V. Ivanov

Materials on morphology and biology of the Arctic *Coregonus autumnalis* (Salmoniformes, Coregonidae) in the basin of the river Indigirka

Based on significant number of data the authors present the first data on morphology and biology of *Coregonus autumnalis* of the river Indigirka.

Key-words: the river Indigirka, *Coregonus autumnalis*, morphology, migration, growth, reproduction, fertility, hydro-dynamic features, morpho-physiological indices.

