

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«Национальный исследовательский Томский государственный университет»

На правах рукописи



Никулина Юлия Сергеевна

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
СИБИРСКОЙ РЯПУШКИ *COREGONUS SARDINELLA VALENCIENNES* ВОДНЫХ
ОБЪЕКТОВ РАЗНОГО ТИПА ПЛАТО ПУТОРАНА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ
ТЕРРИТОРИЙ**

03.02.04 – Зоология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук, профессор
Романов Владимир Иванович

Томск 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА I. СИБИРСКАЯ РЯПУШКА <i>COREGONUS SARDINELLA VALENCIENNES</i> : РАЗНООБРАЗИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ И ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ).....	9
1.1 Морфо-экологическое разнообразие сибирской ряпушки. Региональные особенности популяций	9
1.2. Проблемы систематики и таксономии сибирской ряпушки. Молекулярно- генетический анализ в решении проблем систематики и филогеографии ряпушки Сибири.....	32
ГЛАВА II. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	38
2.1 Физико-географический обзор районов исследования.....	38
2.2 Исследованные в работе популяции сибирской ряпушки.....	45
2.3 Методы морфологического и биологического анализов.....	45
2.4 Методы молекулярно-генетического анализа	48
2.5 Методы статистической обработки первичных данных.....	51
ГЛАВА III. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ИССЛЕДОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СИБИРСКОЙ РЯПУШКИ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ РАЗНОГО ТИПА ПЛАТО ПУТОРАНА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ	55
3.1 Внутри- и межпопуляционное разнообразие морфологических признаков популяций сибирской ряпушки озер плато Путорана и рек Енисей и Хатанга.....	55
3.2 Особенности роста, размерно-возрастной и половой структур популяций сибирской ряпушки озер плато Путорана и рек Енисей и Хатанга	61
ГЛАВА IV. ОСОБЕННОСТИ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА ПОПУЛЯЦИЙ РЯПУШКИ ОЗЕР ПЛАТО ПУТОРАНА И РЕК ЗАПАДНОЙ И ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ	74
4.1 Внутрипопуляционное разнообразие ряпушки озер плато Путорана и рек Западной и Восточной Сибири	74
4.1.1 Полиморфизм нуклеотидной последовательности фрагмента гена первой субъединицы цитохром оксидазы (COI) митохондриальной ДНК (мтДНК).....	74
4.1.2. Полиморфизм нуклеотидной последовательности гена <i>nd1</i> мтДНК	82
4.2 Межпопуляционное разнообразие ряпушки озер плато Путорана и рек Западной и Восточной Сибири	90

ГЛАВА V. ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКОГО И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ РЯПУШКИ ОЗЕР ПЛАТО ПУТОРАНА И РЕК СУБАРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЫ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ	96
5.1 Пластичность морфо-биологических признаков сибирской ряпушки в зависимости от типа водных объектов	96
5.2 Особенности морфологического разнообразия ряпушки в водных объектах разного типа плато Путорана и сопредельных территорий	103
5.3 Особенности происхождения популяций ряпушки рассматриваемого региона и уровень их морфо-биологического разнообразия	110
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	118
ВЫВОДЫ	120
ПРИЛОЖЕНИЯ	121
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	144

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Бóльшая часть пресноводной ихтиофауны Субарктики Сибири представлена широко распространенными и многочисленными видами двух семейств – Salmonidae (Лососевые) и Coregonidae (Сиговые). Эти группы рыб – типичные представители северных экосистем, индикаторы их состояния, а также главные объекты промысла и любительского рыболовства. Кроме того, сиговые служат важными модельными объектами изучения проблем микроэволюции и формообразования гидробионтов в высоких широтах (Попов, Сендек, 2003) и представляют особый интерес в рамках развития научных и практических разработок по охране природы в экстремальных условиях Арктики. Вместе с тем, несмотря на внимание, издавна проявляемое исследователями к этим рыбам, сибирская фауна сиговых изучена недостаточно в связи с труднодоступностью водоемов, где они обитают.

Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* Valenciennes – один из широко распространенных видов рода *Coregonus*. В пределах ареала для нее характерны многочисленные локальные стада, обладающие определенной степенью изменчивости в зависимости от исторических условий формирования ихтиофауны в данном водоеме и сочетания факторов среды обитания в период их эволюции. Как было отмечено еще К.Ф. Кesslerом (1864) и рядом других авторов (Дрягин, 1933; Покровский, 1953; Кириллов, 1967, 1972; Дрягин и др., 1969), ряпушка обладает очень высокой степенью адаптации к условиям водоема. Подобная высокая экологическая и морфологическая пластичность послужила основой выделения различных экологических форм сибирской ряпушки. Например, известны крупная и мелкая формы *C. sardinella*, полупроходная, речная и озерная и ряд других форм.

В пределах Красноярского края, в частности в водоемах п-ова Таймыр, плато Путорана, р. Енисей, наблюдается, пожалуй, наибольшее разнообразие локальных стад сибирской ряпушки. Так, исследователи пишут о балахнинском и хетском стадах ряпушки р. Хатанга, в р. Енисей выделяют «туруханскую» и «карскую» ряпушку. Кроме того, интерес представляют малопозвонковые и многопозвонковые формы *C. sardinella*, обнаруженные в этом регионе. Важно отметить, что число позвонков считается видоспецифичным признаком для двух видов ряпушки – европейской (*C. albula*) и сибирской *C. sardinella* (Атлас..., 2002). Недавние исследования популяций ряпушки Таймыра показали, что большинство из них нельзя считать типично сибирскими, поскольку они в среднем имеют от 58 до 59 позвонков (так называемые малопозвонковые ряпушки) и занимают промежуточное положение между *C. albula* и *C. sardinella*.

Одновременно в бассейне р. Пясины присутствует форма с характерным для сибирской ряпушки числом позвонков – полупроходная пясинская ряпушка (Романов, 2000, 2004).

Отдельным формам и популяциям ряпушки некоторые исследователи присваивали даже статус подвидов. Например, в самостоятельный подвид *C. sardinella norilensis* Ольшанской (1964) была выделена ряпушка из Норильских озер. Этот же автор описывал ряпушку из р. Пясины как особую разновидность *C. sardinella* infrasp. *pjasinae*, а ряпушку оз. Кета – как особое племя озерной формы *C. sardinella norilensis* natio *keta*.

Столь значительная экологическая и морфологическая дифференциация ряда локальных стад сибирской ряпушки в северных водоемах Красноярского края и в настоящее время является поводом для дискуссий по вопросам их систематического статуса, происхождения и расселения. Ситуация усложняется почти полным отсутствием информации о генетическом полиморфизме данных популяций, что позволило бы пролить свет на ряд проблем, о которых сказано выше, и прояснить механизмы формирования у них настолько широкой морфо-экологической изменчивости. А вместе с тем, эта информация может быть очень полезна для разработки корректных мер охраны популяций *C. sardinella* и использования их ресурсов, а также мониторинга состояния биоразнообразия региона в целом.

В связи с вышеизложенным, **целью настоящей работы** стало изучение морфологических и молекулярно-генетических особенностей сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes, населяющей водные объекты разного типа плато Путорана и сопредельных территорий. Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие **задачи**:

- 1) изучить морфологические особенности сибирской ряпушки водоемов плато Путорана и сопредельных территорий (бассейны рек Енисей и Хатанга).
- 2) провести анализ особенностей морфо-биологических характеристик ряпушки в зависимости от типа водных объектов;
- 3) изучить полиморфизм разных участков митохондриальной ДНК в популяциях ряпушки рассматриваемой территории;
- 4) проанализировать зависимость уровня морфо-биологического разнообразия ряпушки с происхождением конкретных ее популяций.

Научная новизна. В работе впервые представлены результаты анализа морфо-биологического разнообразия популяций сибирской ряпушки *C. sardinella* водоемов плато Путорана и рек Енисей и Хатанга в сочетании с анализом генетического полиморфизма митохондриальной ДНК (мтДНК) этих популяций. Важно, что анализ генетического полиморфизма мтДНК для популяций данного региона ранее не проводился. Показано,

что морфо-биологическая дифференциация популяций лишь отчасти обусловлена происхождением: основную роль в их диверсификации все же играют особенности среды обитания. Впервые показано сложное происхождение ряда популяций ряпушки региона в результате смешения разных филогенетических линий, что следует учитывать в ходе интерпретации результатов морфологического анализа. Расширена зона смешения западного и восточного потоков расселения ряпушки на севере Евразии. Так, район инвазии линии СА1 европейского происхождения в Сибири достигает, согласно полученным данным, водоемов западной части п-ова Таймыр. Ранее эта зона была ограничена п-овом Ямал (Боровикова, 2009).

Теоретическая и практическая значимость. Изучение закономерностей морфологического и генетического полиморфизма сибирской ряпушки рассматриваемого региона представляет важный теоретический интерес, поскольку позволяет обсуждать и решать вопросы ее филогении и филогеографии, уточнять систематический статус отдельных популяций. Полученные результаты о полиморфизме мтДНК в популяциях ряпушек вносят вклад в реконструкцию путей заселения Субарктики Сибири гидробионтами, а также могут служить одним из аргументов в пользу объединения *C. albula* и *C. sardinella* при обсуждении этого вопроса специалистами в области таксономии.

На практике полученные данные могут быть использованы для оценки степени уникальности популяций ряпушки, а также обнаружения популяций, характеризующихся наибольшим морфо-биологическим и генетическим разнообразием, что необходимо при разработке мер по их восстановлению, охране, а также при разработке селекционных программ. Данные, полученные в работе, необходимы для оценки результатов и последствий интродукции ряпушки из популяций Субарктики Сибири в другие водоемы. Кроме того, материалы работы могут быть использованы в учебном процессе при подготовке как бакалавров, так и магистров в институтах биологической направленности по специальностям «Ихтиология и гидробиология», «Зоология позвоночных».

Методология и методы исследования. Для оценки разнообразия популяций сибирской ряпушки *C. sardinella* в водоемах плато Путорана и сопредельных территорий был применен комплексный подход с использованием морфологического и молекулярно-генетического анализов. Морфо-биологический анализ проводился согласно общепринятым в ихтиологии методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Кафанова, 1984; Froese, 2006; Романов и др., 2012). Молекулярно-генетический анализ полиморфизма нуклеотидных последовательностей двух участков митохондриального генома – фрагмента гена первой субъединицы цитохром оксидазы с (COI) и гена, кодирующего

первую субъединицу НАДН-дегидрогеназного комплекса (*nd1*) проводился с использованием метода ПЦР-ПДРФ и секвенирования. Для математической обработки результатов использованы статистические методы согласно работам (Лакин, 1990; Ивантер, Коросов, 2003). Первичные результаты генетического анализа обрабатывали с помощью широко используемых программ MEGA6 (Tamura et al., 2013), DnaSP v.5 (Librado, Rozas, 2009), Network 5.0.1.0 (Bandelt et al., 1999). Все полученные нами нуклеотидные последовательности COI и *nd1* депонированы в международную базу данных NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>).

Положение, выносимое на защиту:

Высокая степень изменчивости морфо-биологических характеристик сибирской ряпушки исследованного региона в первую очередь связана с типом водного объекта, в котором она обитает; происхождение конкретной популяции сибирской ряпушки имеет меньшее значение в формировании особенностей морфологии и биологии ее особей.

Степень достоверности и апробация работы. Работа выполнена на основе репрезентативного материала, достаточного для корректного статистического анализа, с использованием общепринятых и широко распространенных методов морфологических и молекулярно-генетических исследований.

Основные результаты диссертации обсуждались на всероссийских и международных конференциях: Международной научно-практической конференции «ТетраАрктика-2016: Биологические ресурсы и рациональное природопользование» (Норильск, 2016); 9-м Международном научно-производственном совещании «Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых видов рыб» (Тюмень, 2016); II Всероссийской научной конференции с международным участием «Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования» (Санкт-Петербург, 2018); Международной конференции «Пресноводные экосистемы – современные вызовы» (Иркутск, 2018); Третьей научной школе молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина «Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире» (Москва, 2018); V Международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов» (Новосибирск, 2019); VII Научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (Москва, 2019); VII Международной Верещагинской Байкальской конференции (Иркутск, 2020).

Конкурсная поддержка работы. Исследования были поддержаны грантом РФФИ №17-304-50012/17мол_нр «Филогеография, филогения и систематика ряпушек

(Coregonidae) Субарктики Сибири» (2017–2018 гг.) – исполнитель. Также результаты работы получены в рамках тем НИР по Госзаданию НИ ТГУ № 0721-2020-0019.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 печатных работ, в том числе 3 научные статьи в рецензируемых журналах из списка, рекомендованного ВАК, из них 1 статья в журнале, входящем в Web of Science, 1 статья в журнале, переводная версия которого входит в Scopus.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, пяти глав, заключения и выводов, списка литературы и восьми приложений. Материалы диссертации изложены на 163 страницах, иллюстрированы 23 рисунками и 20 таблицами; список литературы включает 268 источников, в том числе 56 – на иностранном языке.

Личный вклад автора. Автором самостоятельно проведен сбор, а также биологический и морфологический анализ ихтиологического материала из водоемов плато Путорана (озера Лама и Собачье), а также реки Енисей. Проведены исследования полиморфизма мтДНК, включающие этапы выделения и амплификацию ДНК, подготовку образцов к секвенированию на автоматическом анализаторе 3500 ABI (8 капилляров) на базе ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина. Автором самостоятельно выполнена статистическая обработка полученных результатов, а также обобщение и систематизация имеющихся в литературе данных и подготовка соответствующих публикаций.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю д.б.н., профессору В.И. Романову за помощь в выборе темы диссертационного исследования, организацию экспедиций на озерах Собачье и Кутарамакан, сбор материала для молекулярно-генетического анализа, советы и замечания; к.б.н., старшему научному сотруднику Е.А. Боровиковой за неоценимую помощь на всех этапах проведения исследования и подготовки рукописи диссертации, за обучение методам молекулярно-генетического анализа (ПЦР-ПДРФ, секвенирование) и их интерпретацию, написание статей, терпение и всестороннюю поддержку, дружеское отношение; д.б.н. В.А. Заделенову, Ю.В. Будину, А.В. Боровскому, Е.В. Бурмистрову, А.А. Горчаковскому, В. Лукьянову, Ю.И. Чумаку, к.б.н. Н.А. Бочкареву за помощь в сборе материала для последующего молекулярно-генетического анализа; сотрудникам Объединенной дирекции заповедников Таймыра за предоставленную возможность проведения исследований на территориях заповедников «Путоранский» и «Большой Арктический»; К.В. Поляевой и Н.О. Яблокову; всем сотрудникам кафедры ихтиологии и гидробиологии ТГУ за поддержку и понимание. Благодарю свою семью, особенно мужа И.И. Додатко за терпение и поддержку.

ГЛАВА I. СИБИРСКАЯ РЯПУШКА *COREGONUS SARDINELLA* VALENCIENNES: РАЗНООБРАЗИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ И ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

1.1 Морфо-экологическое разнообразие сибирской ряпушки. Региональные особенности популяций

Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 – широко распространенный и многочисленный представитель семейства Сиговые (Coregonidae), издавна привлекала исследователей пластичностью морфологических признаков, высокой способностью адаптироваться к условиям водоема, и, как следствие, множеством морфо-экологических форм (Устюгов, 1976).

Описание вида *C. sardinella* впервые было сделано А. Валенсьенном в 1848 г. по трем особям ряпушки из р. Иртыш (басс. р. Обь). Традиционно считается, что ареал сибирской ряпушки (рис. 1) приурочен к водоемам Сибири и с ареалом еще одного евразийского вида ряпушек – европейской ряпушки *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758), перекрывается лишь в районе р. Печора (Решетников, 1980; Атлас..., 2002). Таким образом, сибирская ряпушка распространена от Белого моря на восток до Берингова моря, присутствует в реках Анадыре и Амгуэме, в озерах Чукотки. На Камчатке ряпушка обитает в озере Тхуклу, в бассейне р. Облуковина (Решетников, 1980; Черешнев, 1996). Кроме того, встречается она и в проливе Югорский Шар, Карской губе, в устьях рек Западного Ямала. Также этот вид отмечается в озерах на некоторых островах Северного Ледовитого океана (Колгуев, Новосибирские острова), в забайкальском озере Баунт и на Американском континенте (Бурмакин, 1957; Рутилевский, 1970; Москаленко, 1971; Скрыбин, 1979; Решетников, 1980; Атлас..., 2002).

Долгое время считалось, что в районе Соловецкого Архипелага и в озерах этих островов обитает подви́д сибирской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg (Берг, 1948). К подви́ду сибирской ряпушки относили одно время и ряпушку оз. Белое и Рыбинского водохранилища (Дрягин, 1933; Носков, 1956). Однако последние исследования генетического полиморфизма показывают, что ряпушка этих водоемов принадлежит к виду *C. albula* (Vorovikova et al., 2013; Боровикова и др., 2018). Более того, для ряпушки Соловецких островов доказано происхождение ее популяции вследствие интродукции монахами Соловецкого монастыря (Алексеева, Махров, 2017).

Отсутствует четкое представление о распространении сибирской ряпушки, и в бассейне р. Печора, поскольку здесь происходит перекрывание ареалов двух видов

ряпушек. Так, в монографии Сидорова и Решетникова (2014) приведен случай, когда ряпушка из низовьев р. Печоры была в своё время отнесена к виду *C. sardinella* (по определению местных ихтиологов), но согласно числу позвонков, она оказалась ближе *C. albula* и её статус был пересмотрен. Подобная ситуация описана и для популяции ряпушки из р. Усы (в 100 км выше устья), где обитает полупроходная форма «зельдь»: по результатам морфологических исследований она также была отнесена к виду *C. albula*.

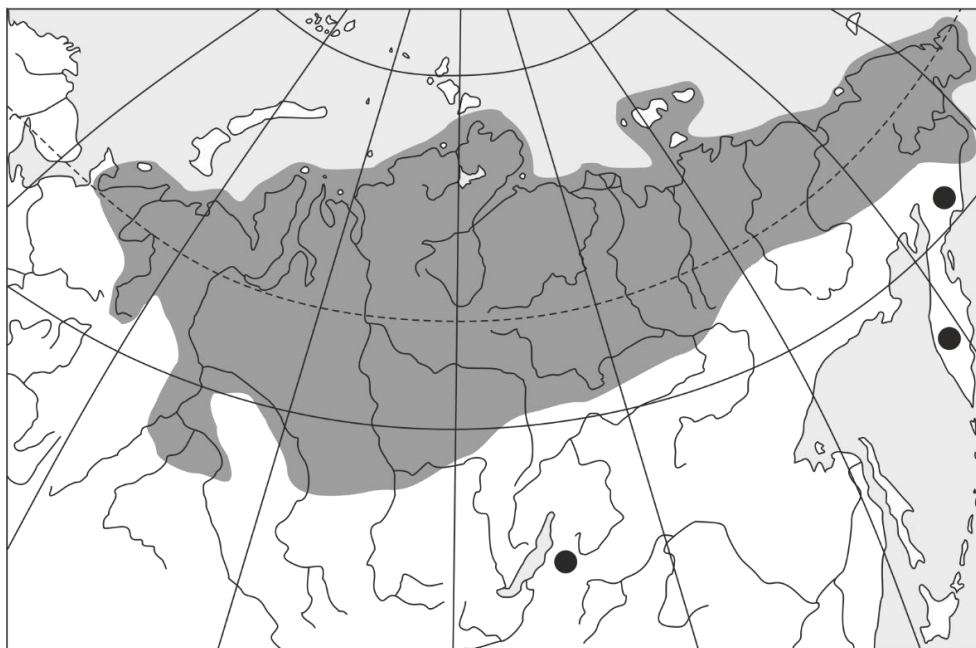


Рис. 1. Ареал сибирской ряпушки *C. sardinella* (по: Атлас..., 2002)

Озерные популяции ряпушки из бассейна Печоры (озера Мыльские, Вашуткины, Харбейские, водоемы басс. р. Куя) могут быть отнесены к европейскому виду только по числу позвонков. По другому видовому диагностическому признаку, отношению вентроанального расстояния к антедорсальному, ряпушка этих водоемов занимает промежуточное положение между *C. albula* и *C. sardinella*. Только для ряпушки Мыльских озер и водоемов бассейна р. Куя (особенно ближе к ее дельте) выявлено наибольшее сходство с сибирским видом (Сидоров, Решетников, 2014).

Необходимо отметить, что по данным аллозимного анализа в районе р. Печора действительно совместно обитают представители как вида *C. albula*, так и *C. sardinella*; высказывается предположение о наличии здесь зоны гибридизации между этими видами (Сендек, 1998; Sendek, 2002). Считается, что форма «зельдь» ближе сибирской ряпушке, а форма «саурей», обитающая в рукавах реки и пойменных озерах – европейской.

В связи с вышесказанным, несмотря на довольно четкую приуроченность европейской и сибирской ряпушек к определенным географическим регионам, их таксономический статус до сих пор подвергается сомнению. Поводом для дискуссий послужило отсутствие хиатуса между видами по диагностическим морфологическим

признакам (табл. 1). Согласно точке зрения Решетникова (1980), хорошим диагностическим признаком для двух видов ряпушек является число позвонков, которое у европейской ряпушки варьирует от 54 до 59, а у сибирской 57–64, часто в среднем больше 60.

Опираясь на этот критерий в водоемах п-ова Таймыр к типичной *C. sardinella* могут быть отнесены, как правило, только полупроходные формы, или так называемые многопозвонковые ряпушки. Озерные же ряпушки, имеют меньшее число позвонков, чем должно быть, согласно видовому диагнозу *C. sardinella* (малопозвонковые ряпушки). Так, ряпушка оз. Маковское (басс. р. Енисей) имеет в среднем 56 позвонков, а оз. Баунт – 54 (Мальков, 1977; Скрябин, 1977, 1979). Сиделевым (1981) была обнаружена малопозвонковая ряпушка в оз. Виви (басс. р. Нижней Тунгуски) со средним числом позвонков, равным 55. Различия по числу позвонков отмечены и у двух стад ряпушки р. Енисей: туруханской и карской. Так, согласно данным Бобровой (1958) и Устюгова (1972) туруханская ряпушка имеет в среднем менее 58 позвонков, а карская – более 59.

Таблица 1. Некоторые морфологические признаки европейской и сибирской ряпушек
(по: Атлас..., 2002; Сидоров, Решетников, 2014)

Признак	Европейская ряпушка <i>C. albula</i>	Сибирская ряпушка <i>C. sardinella</i>
Число позвонков	54–59	57–64
Число жаберных тычинок	35–58	35–56
Число чешуй в боковой линии	67–98	62–102
Кол-во пилорических придатков	40–88	57–102
Число лучей в спинном плавнике	III-IV 7–11	III-V 8–12
Число лучей в анальном плавнике	III-IV 9–14	III-IV 10–15
Число лучей в грудном плавнике	I 11–16	I (II) 12–16
Число лучей в брюшном плавнике	II 8–11	II 9–13
Отношение вентроанального к антедорсальному расстояний	< 60% (чаще 56%)	> 60% (чаще 62%)

Примечание. Жирным шрифтом отмечены видовые диагностические признаки

Таким образом, для сибирской ряпушки характерен высокий уровень морфо-экологического разнообразия, что послужило основой для выделения множества

экологических форм. Ниже приводится анализ многообразия ряпушки основных крупных речных бассейнов Сибири.

Ряпушка западной части бассейна Карского моря. В западной части Карского моря ряпушку в период открытой воды можно встретить в проливе Югорский Шар, р. Каре и Карской губе, в устьях рек, стекающих с западного берега Ямала (Юрибей, Морды-Яха и др.). Она обитает во многих озерах Ямала, в частности в озерной системе Ярро-То, связанной р. Юрибей с Байдарацкой губой, в озерах Ней-То, связанных р. Морды-Яха с Карским морем (Москаленко, 1971). Впервые морфо-экологическая характеристика ряпушки этого района, а также сравнительный морфологический анализ ряпушки р. Кары с ряпушками рек Оби, Енисея, Пясины, Лены и Колымы была дана Пробатовым (1936).

В бассейне р. Оби обитает крупное стадо сибирской ряпушки, приуроченное к районам Обской и Тазовской губ. В заливах и губах ряпушка растет, нагуливается, достигает половой зрелости. Южной границей её распространения является район р. Щучья (левый приток нижнего течения р. Оби). В Обской губе ряпушка распространена от наиболее южных участков до Карского моря. Летом она отмечается преимущественно у берегов губы, а зимой – уже на всей южной половине губы, которая является главным местом её зимовки. Таким образом, в южной части Обской губы численность ряпушки значительная на протяжении всех сезонов года, а в северной части губы и проливе Малыгина она встречается только летом или ранней осенью у устьев тундровых речек (Москаленко, 1958, 1971).

В.Г. Иванчинов (1935) на основе данных о наличии трех обособленных центров размножения, а также учитывая различный размерный состав производителей предполагал существование трех локальных популяций ряпушки в бассейне Оби: новопортовской, щучьереченской и мессояхинской (табл. 2). Для новопортовской популяции нагул и нерест проходит в южной и средней части Обской губы. Щучьереченская популяция ряпушки нагуливается в тех же местах, что и новопортовская, только нерестится в притоках Оби – вплоть до р. Щучья. Мессояхинская ряпушка в большей степени связана с Тазовской губой, в Обской губе нагуливается лишь часть этой популяции (Попов, 2007).

В озерно-речных системах Ямала ряпушка представлена полупроходной, озерно-речной и озерной формами. Полупроходная ряпушка нагуливается в озерах и протоках низовьев рек, а с понижением уровня воды уходит в реки. В середине августа производители начинают подниматься вверх по течению к местам нереста, неполовозрелые особи концентрируются в дельтах рек. Жизненный цикл озерной

ряпушки проходит в озерах (Брусынина, 1963; Москаленко, 1971; Андриенко, 1981а, 1981б; 1985, 1987; Богданов и др., 2000). В Надыме ряпушка встречается крайне редко и лишь в низовьях реки (Коломин, 1974а, 1974б), а в р. Таз она не обнаружена (Экология рыб..., 2006).

Таблица 2. Биологические показатели группировок ряпушки бассейна р. Обь

Показатели	Популяция			
	Ново- портовская	Щучье- реченская	Мессо- яхинская	Гыданская губа
Источник	Иванчинов, 1935			Вышегородцев, 1973
Длина тела, мм	205–229*	218–221*	210–310	140–350
Масса тела, г	61–98*	97–108*	81–170	30–550
Предельный возраст, лет	7+	6+	8+	10+
Возраст наступления половой зрелости, годы	2+–4+	3+–5+	3+	4+–6+
Плодовитость, тыс. шт.	2,5–8,6	7,0–18,3	8,9–21,1	4,8–58,2
Сроки нереста, месяцы	X–XI	начало 3-й декады IX–X	в конце 3-й декады IX–X	IX–X
Питание	гаммариды, босмины, дафнии	лимно-калянусы, ветвистоусые рачки, гаммариды, босмины	лимно-калянусы, ветвистоусые рачки, гаммариды, босмины	веслоногие рачки, мизиды, бокоплавы, личинки хирономид, моллюски

Примечание. «*» – указаны средние значения

В Гыданском заливе обитает локальное стадо полупроходной сибирской ряпушки, которая заселяет южную половину залива и заходит во впадающие в него реки. В северной части Гыданской губы ряпушка немногочисленна. Она отмечена у мыса Олений и о-ва Олений, в проливе между о-вом Шокальского и п-овом Ямал (Москаленко, 1971). В июле ряпушка из губы заходит на нагул в р. Юрибей и уже в конце августа поднимается по рекам в озера к нерестилищам, откуда скатывается обратно в залив с рекоставом (Вышегородцев, 1972, 1973, 1974). Наблюдается два хода ряпушки из залива в реки: весенний в конце июня – начале июля и осенний – во второй половине сентября. Особенно ясно выражены эти два хода в р. Гыда. По окончании весеннего хода (во второй половине июля) улов ряпушки в этой реке практически прекращается и возобновляется

лишь во второй половине сентября, когда начинается осенний ход ряпушки (Есипов, 1941). Наличие двух резко выраженных ходов является особенностью гыданской ряпушки, отличающей её от ряпушек других районов бассейна Карского моря, где наблюдается лишь один ход ряпушки в реки – обычно в сентябре-октябре. Следует отметить, что весенний ход ряпушки в р. Гыду начинается несколько раньше, чем в р. Юрибей.

Есипов (1941) отмечает, что по числу позвонков ряпушку Обского бассейна можно разбить на три группы: 1. из Обской губы с числом позвонков от 57 до 66, чаще 61–63, в среднем 62; 2. из рек Юрибей, Гадасё и Гыда с числом позвонков от 59 до 66, чаще 61–63 в среднем 62–63; 3. из оз. Хасейнто с числом позвонков от 56 до 65, чаще 59–62, в среднем 60. Сравнивая по числу позвонков обскую ряпушку с ряпушкой из бассейнов других сибирских рек, можно отметить наибольшее сходство по этому признаку с популяцией р. Лена (табл. 3). Основные характеристики размерно-возрастной и половой структур популяций, а также особенности питания обской ряпушки указаны в таблице 2.

Симпатрические формы ряпушки р. Енисей. Северной границей распространения енисейской ряпушки являются о-ва Олений и Сибирякова. Вдоль восточного берега Енисейского залива ряпушка проникает до о. Диксон. Южной границей её миграции является район Подкаменной Тунгуски. Ряпушка заходит в притоки Енисея – реки Хету, Курейку, Нижнюю Тунгуску и др. Обитает она и в ряде озер в районе нижнего течения р. Енисей, дельты и Енисейского залива. Характерно, что ряпушка не образует скоплений в открытых частях залива, а придерживается прибрежной мелководной зоны (Боброва, 1958; Подлесный, Сесягин, 1966; Устюгов, 1972, 1973, 1976; Андриенко, Куклин, 1989; Попов, 2007). Присутствие ряпушки у о-ва Олений, лежащего на стыке вод Енисейского и Гыданского заливов, а также у материкового берега в районе о. Диксон свидетельствует о возможных связях енисейского стада с гыданским и пясинским, что может происходить в период летнего опреснения прибрежных районов Карского моря (Москаленко, 1971).

Яркой особенностью *C. sardinella* р. Енисей является совместное обитание здесь двух её морфо-экологических форм – туруханской и карской (Боброва, 1958; Устюгов, 1972, 1973, 1976). Обе формы являются полупроходными, продолжительное время находятся в солоноватых водах Енисейского залива и лишь для нереста заходят в пресные воды р. Енисей (Подлесный, 1958). Различия между туруханской и карской ряпушками заключаются в разной численности популяций, местах нагула и зимовки, времени начала нерестовой миграции, сроках и местах нереста, плодовитости (табл. 3, 4).

Туруханская ряпушка предпочитает наиболее опресненные воды моря. Северной границей её распространения в Енисейском заливе являются районы с соленостью не

более 4–5 ‰. Поэтому эта форма распространена вдоль восточного побережья залива. В зимнее время она встречается только до мыса Шантайский, а летом происходит расширение северных границ ареала вплоть до о-ва Диксон (Устюгов, 1972).

Карская ряпушка обитает в водах с соленостью до 12 ‰ и имеет более обширную зону распространения; её зимовальные и нагульные миграции проходят у западных берегов Енисейского залива. Весной во время увеличения уровня опресненной воды карская форма отходит на северо-запад и встречается вдоль северного побережья о. Олений, в Юрацкой губе и по всему мелководью до островов Неупокоева и Вилькицкого (Пирожников, 1955; Боброва, 1958; Устюгов, 1973; Андриенко, Куклин, 1989).

Ареалы туруханской и карской форм фрагментарно накладываются друг на друга в области устьевой части р. Енисей в период преднерестовых концентраций (Устюгов, 1972). Также формы могут встречаться и во время нереста, однако гибридов между ними не зафиксировано (Боброва, 1958; Подлесный, 1958; Устюгов, 1972, 1973; Попов, 1978).

Наличие двух форм енисейской ряпушки отчетливо прослеживается в виде двух потоков нерестовой миграции, поскольку нерестилища разных форм находятся на различном расстоянии от устья р. Енисей (Устюгов, 1972). Так, верхняя граница нерестилищ туруханской ряпушки удалена от устья Енисея на 1585 км (район Подкаменной Тунгуски): до этой границы поднимаются особи, первые заходящие в р. Енисей для нереста. Карская ряпушка, поднимаясь вверх, преодолевает всего лишь около 200 км, до устья р. Танама (левый приток Енисея).

Интересно, что в районе ведения промысла туруханской ряпушки (деревни Казанцево, Селякино, Левинские пески, Потапово) в нерестовой ее миграции также прослеживается два пика хода, различающихся временем и качественным и количественным составом идущих особей. Первый поток составляют рыбы с высокой степенью упитанности, имеющие стадию развития гонад III. Эта, наиболее массовая часть, достигает наибольшей своей численности к концу августа. Второй максимум хода начинается в конце первой декады сентября, а уже к концу сентября нерестовая миграция ряпушки в указанных районах прекращается (Устюгов, 1972).

В конце третьей декады августа начинает свою миграцию из залива в реку карская ряпушка. От о. Олений вдоль западного побережья Енисейского залива она заходит в р. Енисей вдоль левого берега и идет на глубинах 3–4 м. Пройдя горло и губу, она несколько рассредоточивается по Бреховской отмели и протокам левобережной дельты (Ванькина, Дерябинский) и в начале сентября подходит к р. Танама (193 км от устья). Нерестилища этой формы ряпушки находятся в 120 км от устья Танама (Устюгов, 1972).

Таблица 3. Меристические признаки озерных и речных популяций сибирской ряпушки (по данным литературы)

Водоем (источник)	Число чешуй в боковой линии	Число жаберных тычинок	Число позвонков	Число ветвистых лучей в спинном плавнике	Число ветвистых лучей в анальном плавнике	Число ветвистых лучей в грудном плавнике	Число ветвистых лучей в брюшном плавнике
Озерные:							
Хасейнто (1)	79,58±0,56*	42,53±0,27	60,26±0,26	9,41±0,11	12,52±0,15	14,79±0,11	12,26±0,11
Кета (2)	79,31±0,48	49,55±0,31	–	8,85±0,04	11,69±0,11	14,59±0,09	10,07±0,06
Глубокое (2)	80,95±0,42	45,58±0,23	–	9,26±0,09	12,17±0,13	13,71±0,04	10,22±0,05
Собачье (2)	79,87±0,68	48,08±0,26	–	8,58±0,09	11,77±0,24	13,27±0,13	10,32±0,08
Маковское (3)	78,15	46,31	56,09	8,74	11,51	13,93	11,32
Томмот (4)	77,89±0,47	45,00±0,30	58,23±0,14	9,04±0,10	11,45±0,11	14,08±0,10	10,10±0,08
Баунт (5)	83,87±1,22	42,70±0,34	51,77±0,17	8,40±0,09	11,67±0,13	15,17±0,16	10,33±0,11
Мал. Морское(6)	84,00±0,66	45,88±0,54	61,57±0,09	8,80±0,13	11,11±0,09	–	–
Тхуклу (7)	59	31	57	7,5	12,5	9,5	–
Речные:							
Печора (8)	72,10±0,69	43,37±0,35	58,63±0,21	9,34±0,10	11,49±0,12	14,49±0,11	10,25±0,08
Обь (1)	81,81±0,43	42,04±0,20	61,72±0,15	10,02±0,07	12,47±0,08	14,73±0,07	12,20±0,05
Юрибей (9)	82,72±0,71	41,56±0,42	58,89±0,52	9,51±0,10	12,42±0,14	14,10±0,15	10,22±0,08
Гыда (1)	81,25±0,93	42,04±0,46	62,29±0,20	9,64±0,12	12,43±0,17	14,89±0,19	12,43±0,11
Гыдасё (1)	81,90±0,54	42,32±0,21	62,50±0,13	9,63±0,08	12,51±0,10	14,87±0,09	11,34±0,06
Енисей, карская (10)	80,92±0,24	44,49±0,17	59,87±0,12	9,43±0,05	12,73±0,08	13,85±0,08	10,22±0,04

Водоем (источник)	Число чешуй в боковой линии	Число жаберных тычинок	Число позвонков	Число ветвистых лучей в спинном плавнике	Число ветвистых лучей в анальном плавнике	Число ветвистых лучей в грудном плавнике	Число ветвистых лучей в брюшном плавнике
Енисей, туруханская (10)	75,84±0,28	44,49±0,17	57,96±0,11	9,20±0,05	12,36±0,08	13,80±0,07	10,01±0,04
Пяси́на (2)	83,13±0,49	45,51±0,19	—	9,65±0,06	12,78±0,08	13,65±0,08	10,19±0,05
Хатанга, хетская (11)	85,92±0,13	44,35±0,16	—	9,78±0,33	13,60±0,03	—	—
Хатанга, балахнинская (11)	83,87±0,73	45,20±0,52	—	10,03±0,10	12,79±0,10	—	—
Оленек (6)	86,87±0,36	44,06±0,25	61,15±0,12	9,64±0,06	12,49±0,08	—	—
Лена (6)	87,00±0,74	45,58±0,24	61,11±0,11	9,78±0,08	12,61±0,09	—	—
Яна (6)	87,24±0,35	44,81±0,06	61,54±0,10	9,54±0,05	12,56±0,06	—	—
Индигирка (12)	85,90±0,46	43,34±0,19	61,15±0,13	9,71±0,15	12,54±0,09	—	—
Колыма (6)	85,90±0,38	41,13±0,20	61,26±0,13	9,69±0,06	12,17±0,07	—	—
Колыма (13)	83,75±0,48	41,14±0,20	61,26±0,13	9,73±0,05	12,18±0,08	—	—

Примечание. «*» – указано среднее значение и ошибка среднего. 1 – Есипов, 1941; 2 – Ольшанская, 1967; 3 – Мальков, 1977; 4 – Романов, 2000; 5 – Скрябин, 1979; 6 – Кириллов, 1972; 7 – Куренков, Остроумов, 1965; 8 – Туманов, 2002; 9 – Вышегородцев, 1975; 10 – Устюгов, 1976; 11 – Лукьянчиков, 1967; 12 – Кириллов, 1955; 13 – Новиков, 1966

Таблица 4. Биологические показатели группировок сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (по данным литературы)

Водоем (источник)	Длина тела, мм	Масса тела, г	Предельный возраст, лет	Возраст наступления половой зрелости, годы	Плодовитость, тыс. шт.	Сроки нереста, месяцы	Питание
<i>Полупроходные:</i>							
р. Печора (1)	до 237	23–122	5+	1+–3+	2,7–12,8	X	зоопланктон, личинки хирономид
р. Уса (1)	140–249	25–138	6+	1+–3+	3,0–10,9	X	зоопланктон, личинки хирономид
р. Енисей, туруханская (2)	148–218	36–134	9+	3+–5+	2,1–16,8	VII–XI	копеподы, кладоцеры
р. Енисей, карская (2)	174–326	57–321	11+	4+–6+	4,5–21,2	VIII–X	мизиды, копеподы
р. Хатанга хетская (3)	175–326	48–264	12+	5+–7+	4,0–30,0	VIII–X	личинки хирономид, бокоплавы, мизиды, личинки ручейников, водные растения
р. Хатанга балахнинская (3)	280–330	270–380	9+	6+	–	IX–X	–
р. Лена (4, 5)	240–330	150–330	11+	4+	5,0–27,6	два нерестовых хода: VII– VIII; IX–X	кладоцеры, копеподы, личинки хирономид
р. Анабар (5)	128–360	15–292	11–12	6+	25,7*	VII–X	–
р. Индигирка (5, 6)	220–335	90–390	11+	4+–5+	21,7–47,7	VIII–X	молодь налима, остатки колюшки, водяные жуки, растений

Водоем (источник)	Длина тела, мм	Масса тела, г	Предельный возраст, лет	Возраст наступления половой зрелости, годы	Плодовитость, тыс. шт.	Сроки нереста, месяцы	Питание
р. Колыма (5, 7)	219–369	117–610	12+	5+–8+	7,8–55,8	VIII–X	копеподы, кладоцеры, личинки хирономид
р. Анадырь среднее течение (8, 9)	178–255	50–167	11+	3+–4+	7,4–29,7	VIII–X	имаго насекомых, кладоцеры, копеподы,
р. Анадырь нижнее течение (8, 9)	200–275	68–279	11+	3+–6+	4,5–12,5	VIII–IX	амфиподы, личинки хирономид
р. Яна (5, 10)	220–380	90–680	11+	5+–8+	12,6–44,4		мизиды, копеподы, куколки ручейников
Озерные:							
оз. Малое Морское (5, 11)	140–190	24–62	6+	3+	0,6–3,7	V–VI	копеподы, кладоцеры, комары, хирономиды
Система Нерпичьих озер (нижнее течение р. Колыма) (12)	210–240	175–300	9+	5+–6+	–	VII–IX	–

Примечание. «*» – средняя абсолютная плодовитость оценена для восьми- и девятилеток ряпушки. 1 – Сидоров, Решетников, 2014; 2 – Устюгов, 1972; 3 – Лукьянчиков, 1967; 4 – Пирожников, 1955; 5 – Кириллов, 2002; 6 – Кириллов, 1955; 7 – Новиков, 1966; 8 – Черешнев, 2008; 9 – Шестаков, 2014; 10 – Михин, 1955; 11 – Кириллов, 1972; 12 – Пробатов, 1969

По предпочитаемым условиям на местах нереста туруханскую ряпушку можно отнести к лито-псаммофильной экологической группе, а карскую – к псаммофильной (Крыжановский, 1948).

Исследование морфологических признаков также выявило различия между карской и туруханской формами ряпушки: они отличаются по ряду меристических и пластических признаков (табл. 3; прил. 1). Следует отметить, что по числу позвонков, признаку, диагностическому для *C. albula* и *C. sardinella*, туруханская ряпушка более близка европейскому виду, чем карская.

Ряпушка обитает не только непосредственно в реке, но и в озерах енисейского бассейна. В водоемах левобережья Енисея отмечена мелкая озерная форма в озерах верхнего течения р. Турухан – Маковском, Налимьем, Советских озерах (Головко, 1971, 1973; Головко, Попов, 1973; Мальков, 1977; Попов, 1986). На правом берегу мелкая и крупная формы обитают в бассейне Нижней Тунгуски: крупная – в озерах Виви, Някшингда, мелкая – в озерах Верхняя и Нижняя Агата, Северное, Энекли. В бассейне р. Курейка крупная ряпушка населяет оз. Усть-Эндэ, а мелкая – оз. Ядун (Попов, 1980; Сиделев, 1981).

Формы ряпушки Норило-Пясинской гидросистемы. Норило-Пясинская гидросистема характеризуется довольно четко выраженными границами. Основными требованиями, предъявляемыми ряпушкой к экосистемам региона, являются высокая насыщенность воды кислородом и низкая ее температура, а также достаточное количество пищи в водоеме (преимущественно рачковый зоопланктон) (Ольшанская, 1967). И хотя ряпушка пясинского бассейна является одной из основных промысловых рыб, до сих пор остаются не изученными вопросы, касающиеся ее распространения, миграций и биологии.

Отдельные черты экологии, морфологии и промысла ряпушки бассейна р. Пясины даны в ряде работ первой половины прошлого столетия (Березовский, 1925; Пирожников, 1933; Остроумов, 1937; Белых, 1940; Логашев, 1940; Максимов и др., 1995). Подробно же особенности морфологии сибирской ряпушки, населяющей водоемы Норило-Пясинской гидросистемы – озер Лама, Кета, Глубокое, Мелкое и Собачье, освещены в работах Ольшанской (1964, 1967).

Одним из вопросов, обсуждающийся исследователями, был вопрос о степени однородности популяции ряпушки бассейна р. Пясины. Мнение о единообразии пясинской ряпушки высказывали Березовский (1924) и Логашев (1940). Остроумов (1937), напротив, считал, что в р. Пясина и ее бассейне обитает несколько морфо-экологических форм ряпушки. Результаты морфологического анализа, проведенного Ольшанской (1967), подтвердили точку зрения последнего исследователя: «...в р. Пясине ряпушка является

типично проходной формой, в то время как в озерах – жилой, редко выходящей за пределы «своих» озер, очевидно из-за бурных рек, их связывающих...» (Ольшанская, 1967, стр. 104). Эту же точку зрения поддерживают сейчас и ряд других ихтиологов (Максимов и др., 1995).

В ходе сравнения морфологических признаков озерных и проходной ряпушки Ольшанская (1967) отмечала, что проходная ряпушка характеризуется обтекаемой формой тела за счет меньшей его высоты, относительно маленькой головой, меньшими пектровентральным, вентроанальным, антедорсальным и антевентральным расстояниями и большим постдорсальным расстоянием. Также проходная ряпушка имеет более высокие и длинные спинной и анальный плавники; однако грудной и брюшной плавники у нее короче, чем у озерных форм. Из меристических признаков лишь большее число чешуй в боковой линии отличает проходную ряпушку от обитающей в озерах (табл. 3).

Выявленные различия позволили этому автору выделить ряпушку р. Пясины как типично проходную форму в отдельную расу – *C. sardinella* *infraspecies pjasinae*. Озерных же ряпушек по совокупности морфологических признаков Ольшанская выделяла в самостоятельную систематическую единицу – подвид *Coregonus sardinella norilensis*, а ряпушке из оз. Кета, наиболее отличающейся от всех других популяций ряпушки Пясинского бассейна, присваивала статус племени *Coregonus sardinella norilensis nation keta*. В то же время важно отметить, что озерные ряпушки сами по себе представляют довольно неоднородную группу с очень высоким уровнем изменчивости. Так, оказалось, что по большинству пластических и ряду меристических признаков озерные ряпушки существенно отличаются друг от друга (табл. 3). Данный факт Ольшанская связывала с влиянием на формирование популяций ряпушки палеогеологической истории региона.

Так, в прошлом, очевидно составляя единое стадо, ряпушка проникла в верхнюю часть пясинского бассейна, предположительно со стороны Енисея (Устюгов, 1976). Найдя благоприятные условия для размножения, она заселила водоемы этого региона. Однако геологические процессы в результате тектонической активности привели к изменению гидрографической сети и постепенной изоляции озер и, следовательно, к изоляции отдельных частей некогда единой популяции ряпушки. Различия условий среды в озерах привели к значительной дивергенции морфологических признаков ряпушки, причем не только пластических, но и менее подверженных изменчивости меристических, что свидетельствует о довольно длительной изоляции этих популяций.

Наиболее древним озером согласно геологическим оценкам считается оз. Кета, в котором обитает наиболее дифференцированная по морфологии от остальных ряпушка. Остальные озера обособлялись позднее в следующем порядке: Лама–Собаچه–Глубокое

(Ольшанская, 1967). В этой же последовательности происходит и снижение дифференциации между популяциями ряпушки по морфологическим признакам.

Примером разнообразия озерных ряпушек являются крупная и мелкая формы. Обе формы симпатрично обитают в озере Кета; в озерах Собачье и Глубокое встречается только крупная ряпушка, а в озере Лама и Мелкое – только мелкая. Ряпушку из оз. Собачье Ольшанская считала самым крупным представителем среди ряпушек, населяющих Норильские озера (Ольшанская, 1965, 1967). Для крупной и мелкой форм сибирской ряпушки характерны значительные различия в морфологии и экологии. Во-первых, эти различия прослеживаются в темпах роста разных форм. Так, по результатам исследований Ольшанской (1967), наиболее медленным ростом отличается мелкая ряпушка из оз. Кета, к которой близка ряпушка из оз. Мелкого. Промежуточное положение между медленно- и быстрорастущими формами занимает ряпушка из оз. Лама. Кроме того, мелкая ряпушка озер Лама, Мелкое и Кета имеет малую численность, короткий жизненный цикл, более раннее половое созревание по сравнению с крупными формами и др. Для особей же крупной формы, помимо быстрого роста, особенностью является продолжительный жизненный цикл (до 11+), значительная численность, иные условия размножения, возраст полового созревания (табл. 5).

Различия между формами отмечены и по величине плодовитости: для крупной ряпушки типичны более высокие показатели (табл. 5). Основная причина этого, как считает Ольшанская (1967) – разный диаметр икры. Следует отметить, что в целом, для ряпушки каждого озера типичен определенный средний диаметр икры, что связано, по-видимому, со средней плодовитостью самок и условиями развития икры, влияние которых обсуждается, в частности, Никаноровым (1960) для европейской ряпушки из озер Латвии.

А.В. Сычева (1960), изучавшая питание мелкой и крупной форм озерной ряпушки, также обсуждает ряд особенностей для них: например, для мелкой ряпушки из озер Мелкое и Лама характерно усиленное питание в июле-августе (цит. по: Ольшанской, 1967). В целом, для ряпушки Норильских озер отмечено активное питание в зимний период времени, даже во время нереста. В питании ряпушки есть приспособительная особенность – эврифагия (питание наряду с планктонными организмами еще и бентосом). Эта особенность свойственна и другим популяциям ряпушки Европы и Северной Америки (Hart, 1931; Покровский, 1961). Существуют также различия в питании молоди и взрослых рыб: пища молоди, обитающей в прибрежье, отличается бóльшим разнообразием – коловратки, все компоненты рачкового планктона, личинки и куколки хирономид, взрослые хирономиды. Спектр питания взрослых рыб более узок и его составляют преимущественно копеподы и кладоцеры (Сычева, 1960).

Интересным представляется тот факт, что для некоторых популяций ряпушки, находящихся на стадии формирования, возможен переход форм – крупной в мелкую и наоборот (Потапова и др., 1976).

Если в разнообразии озёрных популяций ряпушки сомневаться не приходится, то вопрос о наличии разных форм ряпушки в р. Пясины долгое время оставался дискуссионным. Высказанные мнения можно разделить на три группы. Так, Бессчетнов (1929) полагал, что существует популяция ряпушки, весь жизненный цикл которой протекает в приустьевом пространстве Пясины и южной части Пясинского залива. Остроумов (1937) писал о наличии типичной проходной ряпушки и локальной её популяции, обитающей не только в приустьевом пространстве реки и заливе, но и в низовьях реки. Пирожников (1933) считал, что район обитания локальной жилой популяции пясинской ряпушки намного шире и она обитает не только в низовьях реки, но и выше по течению наряду с типично проходной формой.

По-видимому, наиболее правдоподобной является точка зрения Остроумова (1937). Показано, что проходная форма ряпушки обязательно проводит часть своего жизненного цикла в солоноватых водах заливов и опресненных приустьевых пространствах, в то время как локальные популяции, как правило, не выходят далеко за их пределы. В литературе есть много подобных описаний популяций сибирской ряпушки, обитающих в заливах крупных сибирских рек и не выходящих далеко в море. Например, это популяции ряпушки южной части Обского залива: они заходят на нерест в тундровые речки и губы, не поднимаясь в реку на нерест высоко (Москаленко, 1958). В случае енисейской ряпушки, очевидно локальной является карская ряпушка, нерестящаяся в протоках дельты Енисея (Боброва, 1958; Устюгов, 1976). Кириллов (1955) ряпушку из Индигирки рассматривает в качестве жилой формы, так как места её нереста расположены в низовьях этой реки. В то же время, такие реки, как Хатанга, Лена и Яна населены только полупроходной ряпушкой (Михин, 1955; Пирожников, 1955; Лукьянчиков, 1967).

Основным местом обитания пясинской полупроходной ряпушки следует считать южную часть Пясинского залива и приустьевые пространства Пясины, где она нагуливается. Однако, если в других реках (например, в Енисее) основные нагульно-вырастные площади рыб расположены в низовьях и дельтах рек, то для р. Пясины это не характерно. При общей бедности, количество и качество планктона в русле реки, а также его биомасса значительно возрастают в стороне от основного русла, где имеется развитая придаточная система мелководных заливов, курей, связанных с рекой прибрежных мелких озёр, а также в месте впадения притоков – Янгоды, Дудыпты, Агапы.

Таблица 5. Биологические показатели ряпушки Норило-Пясинской гидросистемы (по: Ольшанская, 1967)

Водоем, форма	Длина тела, мм	Масса тела, г	Предельный возраст, лет	Возраст наступления половой зрелости, годы	Плодовитость, тыс. шт.	Сроки нереста, месяцы	Питание
Полупроходная, р. Пясина	150–405	24–720	12+	3+–7+	7,2–51,5	VIII–X	зоопланктон, личинки хирономид
<i>Озерная мелкая форма:</i>							
Мелкое	145–240	25–120	5+	3+–4+	–	IX	рачковый планктон, бентос (амфиподы, мизиды)
Кета	145–225	20–110	7+	3+–5+	5,0	IX	рачковый планктон, бентос (амфиподы, мизиды)
Лама	135–267	20–120	8+	3+–5+	2,4–5,7	IX	рачковый планктон, бентос (амфиподы, мизиды)
<i>Озерная крупная форма:</i>							
Кета	195–320	40–300	11+	4+–6+	8,8–40,3	XI–XII	рачковый планктон, бентос (амфиподы, мизиды)
Глубокое	128–328	9–360	10+	4+–6+	19,4–47,1	XI–XII	рачковый планктон (копеподы), бентос (амфиподы, мизиды)
Собачье	210–314	70–400	10+	4+–6+	19,4–47,1	XI–XII	рачковый планктон (копеподы), бентос (амфиподы, мизиды)

Наиболее богат зоопланктон на участке реки от Тареи до Пуры, где река, образуя колено, имеет замедленное течение. Именно на таких участках и происходит преимущественно нагул молоди ряпушки (Пирожников, 1949). Следует отметить, что в придаточной системе происходит питание и молоди ряпушки р. Лены (Вершинин, 1963).

Если сравнивать ряпушку р. Пясины с ряпушкой, населяющей другие речные системы Сибири, в частности реки Обь, Енисей, Хатангу, Яну, водоемы Гыданского полуострова, то можно отметить ряд признаков морфологии, по которым пясинская ряпушка отчётливо отличается от них (табл. 3; прил. 1). Среди сибирских ряпушек проходная пясинская ряпушка является наиболее крупной. Близка к ней по длине лишь ленская ряпушка и ряпушка из р. Мессояха Обского бассейна (Ольшанская, 1967). Однако наибольшее сходство по морфологическим признакам для ряпушки из р. Пясины отмечено с карской ряпушкой Енисея (Боброва, 1958).

Ряпушка других гидросистем Восточной Сибири. В Хантайской гидросистеме ряпушка встречается повсеместно, хотя наиболее многочисленна в западной мелководной части оз. Хантайского и в водохранилище. Основные нерестилища ряпушки расположены по р. Хантайке и на Малом Хантайском озере (Романов, 1980, 1981, 1988; Романов, Карманова, 1998, 2005).

Ряпушка широко распространена в бассейне реки Таймыра и представлена полупроходной, озерно-речной и озерной формами. Полупроходная ряпушка нагуливается в Таймырской губе, а на нерест поднимается в Нижнюю Таймыру и, вероятно, её притоки. Озерно-речная форма ряпушки заселяет озеро Таймыр, и мелкие реки, впадающие в него, где проходит её нерест. Озерная ряпушка встречается в центральной части озера Таймыр и его глубоководных заливах. Она отличается от озерно-речной меньшими размерами и ранним половым созреванием. Нерест озерной ряпушки происходит в прибрежной зоне озера (Подлесный, Лобовикова, 1951; Подлесный, 1958; Романов, Тюльпанов, 1985; Богданов, Богданова, 1996).

В бассейне моря Лаптевых сибирская ряпушка встречается в заливах и эстуарных районах всех рек, впадающих в это море. В Хатангском заливе и дельте р. Хатанга обитает ряпушка, заходящая на нерест в р. Хету и в период нагула – в Анабарский залив (Лукьянчиков, 1963, 1967). Поэтому выделяют два обособленных стада ряпушки – хетское и балахнинское, которые имеют общие площади нагула, но разные места нереста (Лукьянчиков, 1967). При анализе морфологических признаков разных популяций хатангских ряпушек был выявлен ряд отличий по меристическим и пластическим признакам, которые позволили Лукьянчикову (1967) выделить ряпушку балахнинской популяции в самостоятельную форму *Coregonus sardinella balachni* (nation nova). Кроме

полупроходной ряпушки в бассейне р. Хатанга обитает и озерная ряпушка, населяющая озера Аян, Лабаз, Томмот (Сиделев, 1981; Романов, Тюльпанов, 1985; Романов, 1997, 2000). Ряпушка оз. Томмот является малопозвонковой и по этому признаку близка европейской ряпушке. Для ряпушки остальных озер этого региона сведений о числе позвонков в литературе не приводится.

В бассейне р. Лена сибирская ряпушка населяет довольно обширный район, включающий в себя Оленекский залив, придельтовый район моря Лаптевых у р. Лена и губу Буор-Хая. Первое описание морфологических признаков и биологии ленской ряпушки было сделано Борисовым (1928), а последующие работы Аверинцева (1932), Дрягина (1933), Пирожникова (1955), Лепешкина (1967) и Кириллова (1967, 1972) дополнили её эколого-морфологическую характеристику (табл. 3 и 4; прил. 1). В восточной части моря Лаптевых, в Янском заливе и р. Яне, обитает янская популяция сибирской ряпушки, уступающая по численности ленской. Морфологические особенности, экология и промысел янской ряпушки изучались Михиным (1955) и Лепешкиным (1962) (табл. 3 и 4; прил. 1).

В бассейне Восточно-Сибирского моря сибирская ряпушка встречается в небольшом количестве в Хромской губе и заходит для нереста в р. Хрома (Москаленко, 1971). Кирилловым (1955) подробно описаны особенности морфологии, экологии и дана краткая характеристика промысла ряпушки, обитающей в приустьевых участках моря и дельте р. Индигирка, и поднимающейся по ней к своим нерестилищам. В р. Колыма, ее дельте и в приустьевой зоне моря обитает колымская популяция сибирской ряпушки, морфологические черты которой впервые были исследованы Новиковым (1966) (табл. 3 и 4; прил. 1). Встречается сибирская ряпушка также в реках Алазее и Чукочей (Дрягин, 1933). Жилая форма ряпушки в водоемах Якутии впервые была обнаружена в оз. Малое Морское (басс. р. Чукочья) Дормидонтовым в 1965 г. От полупроходной ряпушки якутских водоемов эта озерная форма отличается замедленным темпом роста (Кириллов, Дормидонтов, 1967).

В ряде водоемов рассматриваемого региона отмечена мелкая форма ряпушки. Так, она населяет озера низовьев рек Колымы и Чукочей и характеризуется более ранним половым созреванием – в возрасте 2+–3+, в то время как полупроходная ряпушка этих же рек становится половозрелой только на шестом году жизни (Дормидонтов, 1969). Кроме того, мелкая форма ряпушки обнаружена и в Нерпичьих озерах бассейна р. Колыма (Пробатов, 1969). Интересно, что в более глубоких и потерявших связь с рекой озерах темп роста озерной ряпушки приближается к росту полупроходных форм.

Анализ меристических и пластических признаков сибирской ряпушки, населяющей

водоемы ледовитоморского бассейна, позволил Кириллову (1972) говорить о существовании двух ее подвигов: западносибирского *Coregonus sardinella sardinella* Valenciennes и восточносибирского *Coregonus sardinella orientalis* Kirillov. Согласно этому автору первый подвид населяет водоемы бассейна Карского моря, а второй – все водоемы, расположенные восточнее и принадлежащие бассейнам моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря. Для западносибирской ряпушки характерно наименьшее число элементов в счетных признаках, таких, как число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, число жаберных тычинок, число чешуй в боковой линии и число позвонков. Для восточносибирской же ряпушки Кирилловым выявлена клинальная изменчивость для ряда меристических характеристик. Например, при продвижении с запада (басс. р. Кара) на восток до ленского бассейна отмечено постепенное увеличение числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге, а затем к бассейну Тихого океана значения этого признака уменьшаются (исключение составляет колымская ряпушка) (Кириллов, 1972).

Существенные различия между западно- и восточносибирским подвидами ряпушки отмечены по пластическим признакам. Показано, что восточносибирская ряпушка является высокотелой, с менее развитым хвостовым стеблем и с укороченными парными плавниками. Наиболее резкие отличия проявляются в длине основания спинного плавника, его высоте и высоте анального плавника, выраженных в процентах длины по Смитту (Кириллов, 1972).

Кроме различий в морфологии западно- и восточносибирская ряпушки имеют и ряд других экологических и биологических особенностей. Так, западносибирская ряпушка характеризуется в целом меньшими размерами тела и ускоренным половым созреванием (Кириллов, 1972; Устюгов, 1976). Отмечены отличия и по плодовитости: восточносибирская ряпушка отличается более высокими показателями. Например, согласно данным Бобровой (1958) средняя абсолютная плодовитость туруханской ряпушки р. Енисей составила 7584 икринки, обской ряпушки – 8027 икринок, а ряпушки из рек Якутии – 22289 икринок (Кириллов, 1972).

Перечисленные различия исследователи, признающие существование этих подвигов, связывают с их происхождением. Считается, что западносибирский подвид ряпушки исторически формировался в водоемах, находящихся на территории Сибири, неоднократно подвергавшейся поверхностному оледенению (Герасимов, Марков, 1939). Поскольку периодически во время наступления ледника аборигенные популяции ряпушки в этих водоемах исчезали, то в периоды межледниковья восстановление их происходило в основном за счет мигрантов из рек бассейна моря Лаптевых. Очевидно, оказываясь в иных экологических условиях, эти рыбы приобретали ускоренное половое созревание,

становясь половозрелыми на третьем году жизни, что вело также к уменьшению их линейно-весовых показателей.

Популяции ряпушки, обитавшие восточнее бассейна Карского моря – в пределах бассейнов морей Восточно-Сибирского и Лаптевых, не испытывали разрушительного действия ледников, поскольку эта территория подвергалась лишь частичному оледенению в горных районах. Это способствовало формированию популяций крупной ряпушки, созревание которой происходит лишь на седьмом году жизни (Кириллов, 1972).

Таким образом, согласно точке зрения Кириллова (1972) дифференциация сибирской ряпушки на два подвида была обусловлена процессом дивергентной эволюции, в результате которой единый вид распался на ряд локальных морфологических форм. Следует также отметить, что наряду с выделенными подвидами, этот автор выделяет и более мелкие таксономические группы внутри этих подвидов. Примером является колымская озерная ряпушка, рассматриваемая как экотип восточносибирской ряпушки *Coregonus sardinella orientalis* infraspecies *dormidontovi*, который в процессе длительной изоляции приобрел своеобразные черты морфологии, биологии и экологии. В целом, очевидно, для исследователей прошлого столетия было очень характерно стремление выделять значительно отличающиеся от полупроходных и проходных популяций озерные формы ряпушек в отдельные подвиды.

В заключение заметим, что гипотеза Кириллова о существовании западно- и восточносибирского подвидов ряпушки и их происхождении требует проверки с использованием методов молекулярно-генетического анализа. Связано это в том числе и с тем, что в пределах района обитания восточносибирской ряпушки есть популяции, морфо-экологические характеристики которых значительно отклоняются от типичных для этой группы. В частности, это якутская озерная ряпушка, населяющая оз. Малое Морское (басс. р. Чукочьа). Анализ плодовитости 17 экземпляров этой ряпушки показал низкие значения абсолютной (1748 икринок) и относительной (46,4 икринки/г) плодовитости (Кириллов, 1972), что делает ее более сходной с западносибирской ряпушкой.

Ряпушка Дальнего Востока. В пределах арктического побережья Чукотского автономного округа (ЧАО) ряпушка большую часть своей жизни проводит в дельтах рек и опресненной зоне моря, лишь на нерест поднимаясь в реки. Для нагула она использует морские заливы, губы, лагуны, а также многочисленные дельтовые озера, в которые заходит по протокам во время весеннего паводка. При резком снижении уровня воды выходит из озер и поднимается на речные участки, расположенные недалеко от устья. В зимнее время основная часть молоди и взрослых особей держится в дельтовых участках (Новиков, 1966; Кириллов, 1972).

В бассейне Берингова моря сибирская ряпушка встречается в Анадырском лимане, откуда заходит в р. Анадырь для нереста. Некоторые черты биологии и промысла ряпушки этого района описаны еще в работах Сокольников (1911), Кагановского (1933) и Агапова (1941). В бассейне р. Анадырь выделяют озерно-речную и озерную формы ряпушки (Штундюк, 1990, 1991). Озерно-речная ряпушка ведет полупроходной образ жизни – нагуливается и зимует в пойменных озерах, а на нерест идет в русловую часть реки. Ряд исследователей (Простантинов и др., 1975; Юсупов, 1987; Штундюк, 1991; Шестаков, 1998) выделяют две популяционные группировки озерно-речной ряпушки. Первая группировка – из нижнего течения р. Анадырь, размножается в протоках Бурэкууль и Чикаевской. Вторая обитает в пределах среднего течения реки, ее нерестилища расположены на 40-километровом участке выше пос. Марково (Черешнев и др., 2001, 2002). Основные биологические характеристики ряпушки р. Анадырь представлены в таблице 4.

В водоемах Анадырского бассейна, реках Амгуэма, Ванкарем, Ионивеем особенно широко распространена и многочисленна полупроходная озерно-речная ряпушка, которая нагуливается и зимует в пойменных озерах среднего и нижнего течения, откуда по мере созревания мигрирует на нерест в русловую часть рек. Кроме того, здесь, а также в других районах ЧАО (озера Коолень, Найвак, Пычгынмыгытгын) обитает жилая (озерная) форма ряпушки, у которой весь жизненный цикл проходит в глубоких горных или прибрежных замкнутых озерах (Черешнев, 2008).

Обращает на себя внимание длительность жизни ряпушки этого региона. Так, для в оз. Яшма были отмечены особи возраста 15+. В среднем течении р. Анадырь нерестовая часть популяции представлена рыбами в возрасте 2+–8+ лет при доминировании 4-5-леток. В анадырских озерах преобладают ряпушки в возрасте 3+–6+, в амгуэмских – 5+–8+ и в чаунских – 6+–7+ лет. Среди зрелых и нагуливающих рыб преобладающий возраст у самцов в целом на год меньше, чем у самок (Кириллов, 2002).

Размеры жилой ряпушки из прибрежных озер берингоморского побережья значительно больше, чем у проходной ряпушки р. Анадырь. Примером является ряпушка оз. Аччен, которая в возрасте 6+ лет достигает длины 420 мм и массы 800 г. В озерах Чировое и Тишина наравне с крупной обнаружена мелкая «карликовая» форма ряпушки. Крупная ряпушка созревает в возрасте 5+ лет при средней длине 228 мм, а мелкая – в возрасте 2+ лет при длине 111 мм (Черешнев, 2008).

Долгое время открытым оставался вопрос о существовании популяций сибирской ряпушки на западном побережье Камчатки в бассейне р. Облуковиной, в пойменном оз. Тхуклу и в р. Пенжина (Куренков, Остроумов, 1965). В работах ихтиологов,

предполагавших ее присутствие в этом районе, можно найти указания, что вследствие сходства морфологических признаков пенжинского омуля *C. subautumnalis* и ряпушки местные рыбаки не различают эти два вида, а смешанные уловы называют «сельдяткой» (Берг, 1948; Кириллов, 1972). Экспедиция Камчатрыбвода также очевидно описала ряпушку из бассейна р. Пенжина и ледовитоморского омуля из бассейна р. Таловки по смешанным уловам двух видов (Царик и др., 1975; Войтович, 1980, 1981).

Впервые о сиговых, идентифицированных как сибирская ряпушка, упоминают в материалах экспедиции на р. Куял в 1989 г. Челноков с соавторами: в ходе их работ ряпушка была отмечена в оз. Таловском и р. Куял (басс. р. Таловки) (Челноков и др., 1990). Позднее, однако, экспедициям ИБПС ДВО РАН и МГУ им. М.В. Ломоносова – ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова не удалось обнаружить ряпушку в указанных местах, на основе чего был сделан вывод об отсутствии данного вида в реках Пенжина и Таловка (Черешнев и др., 1991, 2001, 2002). Но в 2010–2014 г. факт присутствия сибирской ряпушки в бассейне р. Таловки был подтвержден окончательно (Коваль и др., 2015).

Озерные популяции ряпушки в Азии. Довольно специфичной формой озерных ряпушек является ряпушка оз. Баунт, расположенного в Забайкалье. В связи с длительной изоляцией баунтовская ряпушка по ряду признаков значительно отличается не только от ряпушки других сибирских водоемов, но и от своей родоначальной формы из ленского бассейна. В частности, для нее характерно наименьшее значение числа позвонков среди других популяций *C. sardinella* – 51–55, в среднем 53 позвонка (Скрябин, 1977). Также баунтовская ряпушка характеризуется меньшим числом жаберных тычинок, ветвистых лучей в спинном, брюшном и анальном плавниках (табл. 3; прил. 1).

Кроме того, важной особенностью этой рыбы является то, что нерестится она весной. Весенний нерест не типичен для сиговых рыб и рассматривается как яркая отличительная черта, характерная лишь для отдельных их популяций. Например, весенненерестующая ряпушка обитает в германских озерах Штехлин и Брейтер Луцин (Kottelat, Freyhof, 2007). Созревание ряпушки оз. Баунт в основном наступает в 3–4-годовалом возрасте; нерестится преимущественно однократно. Основной рост происходит до достижения половой зрелости и в дальнейшем незначителен. В период нерестовой миграции и нереста баунтовская ряпушка не питается (Скрябин, 1979). Следует отметить, что ряпушка оз. Баунт считается хозяйственно-ценной формой и рекомендована в качестве объекта акклиматизации, гибридизации и селекции (Егоров, 1985).

Таким образом, баунтовская ряпушка, а также ряпушка из водоемов Камчатки по-видимому, являются наиболее древними среди всех обсуждаемых выше популяций *C. sardinella*. Очевидно в связи с этим они наиболее сильно уклонились в сторону озерных

экотипов и по морфологическим признакам приблизились к европейской ряпушке, обитающей преимущественно в озерах (Куренков, Остроумов, 1965; Скрыбин, 1979, Егоров, 1985). Наиболее молодыми же популяциями, которые появились относительно недавно, являются ряд популяций Норило-Пясинской гидросистемы, ряпушка оз. Малое Морское из бассейна р. Чукочьа и ряпушка из оз. Хасейнто (басс. р. Гыда). Для них даже характерно сохранение некоторых черт морфологии, сближающих их с полупроходной и проходной ряпушками Сибири. В то же время, как отмечено выше, ряпушка разных озер Сибири мало схожа друг с другом по морфо-экологическим показателям, что обусловлено длительной изоляцией каждой конкретной популяции от других популяций, в связи с наличием непроходимых для рыб участков (горы, слишком мелкие водотоки, водопады и т.д.) (Ольшанская, 1967; Максимов и др., 1995).

Интродукция ряпушки в водоемы Сибири. Работы по интродукции сиговых рыб, в том числе и ряпушки, в сибирских водоемах активно проводились на протяжении десятилетий, начиная с тридцатых годов прошлого столетия с целью повышения их рыбохозяйственной ценности. Одной из первых попыток, очевидно, было вселение рипуса в водоемы бассейна Оби, начавшееся в 1932 г., когда его завезли в ряд озер Восточного Урала (Увильды, Таватуй и др.). Рипус – крупная форма европейской ряпушки, обитающая в Ладожском озере (Атлас..., 2002). Эта рыба отличается быстрым ростом и довольно крупными для ряпушки размерами – достигает длины 23–46 см и массы 1 кг, что видимо и способствовало выбору его в качестве объекта акклиматизационных работ.

С 1952 г. рипуса стали активно вселять в водоемы Новосибирской области, в частности, в оз. Сартлан. Однако из-за ухудшения гидрологического режима озера, результат этой интродукции оказался отрицательным – рипус в нем не прижился (Нестеренко, Кассихина, 1972; Ростовцев и др., 2006). В верховьях р. Чулым (басс. р. Обь) рипус был впервые вселен в озера Инголь и Большое в 1939 г., и затем в период с 1963 по 1966 гг. интродукции его в эти водоемы были повторены (Иоганзен, Петкевич, 1951; Башмаков, 1953; Бурмакин, 1963; Иоганзен и др., 1972). В настоящее время рипус успешно натурализовался только в оз. Инголь: уловы его составляют особи в возрасте от 3+ до 6+ лет с промысловой длиной тела 210–240 мм и массой 80–140 г (Злотник, 2020). В период 1960–1963 гг. оз. Большое Еравное также заселялось личинками рипуса, который в итоге здесь успешно акклиматизировался (Калашников, 1978; Егоров, 1985).

Кроме этого, в 1955 г. ладожского рипуса вселяли в оз. Гунда Еравнинской системы озер (басс. р. Витим) и в оз. Арахлей (басс. р. Селенга), однако интродукция его в эти водоемы успехов не принесла. Позднее, в 1956 г., рипус вселялся в оз. Щучье (басс. р. Селенга) (Демин, 1973; Аннотированный список..., 2004), но в настоящее время

высокой численности здесь не достигает и встречается крайне редко (Биологические инвазии..., 2004). Интересно, что в 1971–1973 гг. оз. Щучье соединялось с р. Селенга, по которой рипус спустился в оз. Байкал. Также ранее, в 1960 г., 500 тыс. личинок его попали из водоемов Большереченского рыбоводного завода в р. Большая Речка, которая впадает в это озеро. Спустя время, исследователями было отмечено, что рипус начал единично встречаться в уловах в прилегающей к Посольскому сору части Байкала (Демин, 2001). В 1973 г. енисейская ряпушка была вселена в высокогорное озеро Сут-Холь (Восточные Саяны), где произошла её акклиматизация и дальнейшее расселение в озера Тоджинской котловины и оз. Чагытай (Аракчаа, Шацких, 2003). Таким образом, эти примеры свидетельствуют, что ряпушка при наличии благоприятных условий может самостоятельно расселяться из изначально интродуцированных популяций в другие водоемы.

1.2. Проблемы систематики и таксономии сибирской ряпушки. Молекулярно-генетический анализ в решении проблем систематики и филогеографии ряпушки Сибири

Ряпушка относится к семейству сиговых (Coregonidae), роду сигов (*Coregonus*). Иногда род *Coregonus* подразделяют на два подрода: подрод *Coregonus* Linnaeus, 1758 – собственно сиги и подрод *Leucichthys* Dybowski, 1874 – ряпушки и омули. Выделение ряпушек в особый род *Argyrosomus* Agassiz, 1850 (Пирожников и др., 1975) или в подрод *Cisco* Jordan, Evermann, 1911 (Богущая, Насека, 2004) не прижилось среди ихтиологов (Решетников, 2010).

Согласно общепринятой среди российских ихтиологов точке зрения на территории России обитает два вида ряпушек – европейская *Coregonus albula* (L.) и сибирская *Coregonus sardinella* Valenciennes (Решетников, 1980; Атлас..., 2002). Проведя анализ таксономического статуса многих описанных в литературе подвидов ряпушек, Решетников (1980) подчеркивает, что подвиды для ряпушки не характерны, хотя западные популяции сибирской ряпушки отличаются от восточных, а ряпушка из рек Амгуэмы и Чукотки ближе к американским популяциям (Решетников, 1979, 1995, 2002). Кроме того, условным считается деление ряпушек на крупную и мелкую формы (Потапова, 1978).

Однако существуют и иные взгляды на систематику ряпушек. Так, на основании морфологических исследований, обобщения и систематизации литературных данных рядом авторов было предложено объединить европейскую и сибирскую ряпушек в один вид (Дрягин и др., 1969; Пирожников и др., 1975). К этому мнению присоединились Шапошникова (1968) и Соловкина (1974). Следует отметить, что данные молекулярно-

генетического анализа подтверждают гипотезу о существовании одного евразийского вида ряпушки (Боровикова, Махров, 2009; Borovikova et al., 2013; Borovikova, Artamonova, 2019).

Остается дискуссионным вопрос о систематической принадлежности печорской ряпушки. Считается, что ряпушка р. Печора представлена совокупностью гибридных форм, которые имеют мозаичный характер распространения в пределах пересечения ареалов *C. albula* и *C. sardinella* и могут образовывать экологически изолированные группировки – «зельдь», «саурей» и разные озерные формы (Решетников, 1980, 2002; Сидоров, Решетников, 2014). Как упоминалось выше, гибридную природу печорской ряпушки подтвердил анализ полиморфизма аллозимов (Сендек, 1998). Было показано, что ряпушка из дельтовой части р. Печора имеет полифилетичное происхождение и выделено две группы: первая, населяющая русловые участки реки и имеющая большее сходство с сибирской ряпушкой; и вторая, обитающая в стоячих водах, сходная с европейской. Эта гипотеза была подтверждена в работах Туманова (2010) в ходе исследования морфо-экологических особенностей туводной и полупроходной ряпушки бассейнов рек Усы и Колвы (басс. р. Печоры): показано, что эти ряпушки занимают промежуточное положение между сибирским и европейским видами.

В связи с тем, что ряпушка Сибири изучена хуже, чем европейская, не решен ряд вопросов относительно таксономического статуса отдельных популяций *C. sardinella*. Многие авторы, изучавшие ряпушку из различных сибирских водоемов Сибири, пытались выделить ее в тот или иной систематический ранг на основе выявленных особенностей. Так, Есипов (1941) рассматривал ряпушку из северной части Обской губы как морфу *C. sardinella sardinella* morpha *elata* Beresovsky. В отдельную морфу *C. sardinella sardinella* morpha *lacustris* nova этот же автор по совокупности пластических и меристических признаков выделял ряпушку, постоянно обитающую в оз. Хасейнто (басс. р. Гыда). На таксономическую неоднородность сибирской ряпушки из ряда водоемов Таймыра, в частности в Норило-Пясинской гидросистеме, указывала Ольшанская (1967). Так, проходная форма из р. Пясины была описана ею как разновидность *C. sardinella* infrasp. *pjasinae*, озерные формы из Норильских озер как подвид *C. sardinella norilensis*, а ряпушка из оз. Кета как особое племя озерной формы *C. sardinella norilensis* natio *keta*. В бассейне р. Хатанги Лукьянчиков (1967) выделял два стада сибирской ряпушки: хетское и балахнинское, указывая название второго как *C. sardinella* natio *balachni*.

Для полупроходной ряпушки также предлагалось рассматривать западносибирскую и восточносибирскую ряпушек «...как обособленные морфологические формы, которые мы выделяем в два подвида: *C. sardinella sardinella* Valenciennes – западносибирскую

ряпушку, обитающую в реках бассейна Карского моря, и *C. sardinella orientalis* Kirillov – восточносибирскую, заселяющую все реки Ледовитого океана, расположенные восточнее рек бассейна Карского моря» (Кириллов, 1972, с. 100). Однако, эта точка зрения критиковалась Устюговым (1976), который сомневался в целесообразности выделения данных подвигов, поскольку Кирилловым не использовались морфологические данные по карской ряпушке р. Енисей и ряпушке р. Пясины. Это позволило Устюгову выдвинуть гипотезу о том, что «все локальные формы сибирской ряпушки от р. Кары до р. Колымы относятся к одному подвиду *C. albula sardinella* (Val.)». В то же время, Устюгов все-таки выделяет внутри данного подвида две обособленные локальные формы – западносибирскую (обитает от р. Кара до р. Пясины) и восточносибирскую (обитает от р. Хатанга до р. Колымы).

Проблематичным считается систематический статус ряпушки оз. Баунт (басс. р. Витим, Забайкалье), которая была описана в качестве подвида сибирской ряпушки *C. sardinella baunti* sp. nova (Скрябин, 1977). Согласно гипотезе Карасева (1987), это древняя форма рода *Coregonus*, отличающаяся весенним нерестом, низкими значениями числа позвонков, мелкими размерами и медленным ростом (Скрябин, 1977). Молекулярно-генетический анализ популяции баунтовской ряпушки показал следы гибридизации с пыжьяновидными сигадами *C. lavaretus pidschian* (Bochkarev et al., 2011).

Таким образом, значительное морфо-экологическое разнообразие ряпушки сибирских водоемов, свидетельствующее о ее неоднородности, стало поводом для выделения разными авторами отдельных форм и даже популяций в самостоятельные таксономические единицы. Правомочность такого выделения, однако, остается дискуссионной, поскольку многие авторы, выделяя ряпушку в ту или иную таксономическую группу, не учитывали пол, возраст, размеры рыб. Таким образом, сопоставляемые ими данные сводились скорее к индивидуальной, возрастной или половой изменчивостям.

Действительно, признаки, традиционно используемые в систематике – морфологические, экологические, физиологические и другие, очень изменчивы и зависят от условий среды обитания. Развитие современных методов анализа – кариологических, биохимических, молекулярно-генетических – вывело ихтиологические исследования на новый уровень. Использование качественных характеристик этих методов позволяет выявить степень родства между группами рыб (популяциями, формами, видами) и помочь в решении проблем филогеографии и филогении (Алтухов, 2003).

Так, большую роль сыграли молекулярно-генетические методы в решении проблемы систематического статуса двух евразийских видов ряпушки – *C. albula* и

C. sardinella. Исследование полиморфизма нуклеотидных последовательностей ядерной и митохондриальной ДНК (мтДНК) не выявили маркеров, способных четко дифференцировать эти два вида (Borovikova, Artamonova, 2019). И хотя анализ полиморфизма аллозимов у европейской и сибирской ряпушек показал несколько локусов, по которым они имели некоторые отличия друг от друга (Перелыгин, 1988; Сендек, 1998; Sendek, 2002; Sendek et al., 2016), очевидно это связано с их селективной значимостью (Borovikova et al., 2013).

Успешно были применены методы молекулярно-генетического анализа и для установления таксономического статуса пенжинского омуля, который согласно первоописанию относился к отдельному виду *C. subautumnalis* (Берг, 1932), хотя Решетников (1980) в дальнейшем возвёл его в синонимию с арктическим омулем *C. autumnalis*. Изучение полиморфизма популяций этой рыбы по аллозимным локусам аконитат гидратазы (*AH-1** и *AH-2**), глюкозофосфат изомеразы (*GPI-A1**) и фосфоглюкомутазы (*PGM-1**), а также ND-1 фрагмента мтДНК методом ПЦР-ПДРФ анализа выявило, что пенжинский омуль принадлежит эволюционной линии *C. sardinella* – *C. peled*, а не линии *C. autumnalis*, как предполагалось ранее (Решетников, 1980). Полученные данные позволили сделать вывод, согласно которому пенжинский омуль является формой восточносибирской ряпушки, которая появилась в реках Пенжина и Таловка из Анадырского бассейна в позднем плейстоцене или голоцене (Politov et al., 2004). Таким образом, стало понятно, почему пенжинского омуля и сибирскую ряпушку часто путают не только местные рыбаки, но и специалисты-ихтиологи: они относятся к одному виду.

Генетические методы анализа позволяют также успешно обсуждать вопросы происхождения отдельных популяций. Например, особенности полиморфизма локусов лактатдегидрогеназы *LDH-A2** и креатинфосфокиназы *CK-A1,2** выявили значительную дивергенцию колымской ряпушки от популяций ряпушки из рек Индигирка, Омолой и Лена. Было показано, что в своем происхождении ряпушка р. Колыма более связана с чукотскими популяциями. Следует отметить, что для колымской ряпушки было отмечено значительное генетическое разнообразие, «...ещё более высокое, чем для гибридной ряпушки Печоры...» (Сендек и др., 2013, стр. 167).

Полученные данные позволили сделать авторам работы (Сендек и др., 2013) некоторые выводы относительно происхождения восточносибирских популяций сибирской ряпушки. Согласно их точке зрения, заселение водоемов бассейна Ледовитого океана происходило двумя разными филогенетическими линиями ряпушки, которые пережили оледенения четвертичного периода в разобщенных убежищах. Так,

современные популяции ряпушки от Лены до Индигирки являются потомками той же эволюционной линии, которая широко расселена в Западной Сибири. В водоёмах же арктического побережья от р. Чаун до р. Колымы ряпушка представлена популяциями полифилетического происхождения – нативными и колонистами из Берингийского четвертичного убежища (Сендек и др., 2013).

В целом, вопросы, касающиеся процессов расселения и происхождения сиговых рыб, в том числе и сибирской ряпушки, до сих пор остаются дискуссионными и требующими дальнейшего изучения. В частности, многие авторы полагали, что именно Восточная Сибирь является центром возникновения семейства Coregonidae (Правдин, 1954; Покровский, 1967; Дрягин и др., 1969; Шапошникова, 1977; Пирожников, 1988; Svärdson, 1957, 1979 и др.). Хотя, например, Смитт (Smith, 1957) центром расселения для ряпушек считал Северо-Восточную Америку исходя из наибольшего числа их видов в этом регионе.

Решетников (2010) однако, отмечал, что нельзя проводить равенство между центром возникновения всей группы и современным ареалом доминирующего числа видов и предложил рассматривать в качестве центра возникновения сиговых рыб горные водоемы Северной амфиоцифической суши (Берингия), прилегавшей к Тихому океану. В работе же (Боровикова, 2013) высказывается ряд сомнений относительно точки зрения Решетникова; и говорится, что центр возникновения семейства Сиговые следует искать южнее, в пределах древней Амурско-Приморской-Сахалинской горной страны, почти вся территория которой в начале кайнозоя была сушей, и в межгорных впадинах в палеогене и неогене существовали пресноводные водоемы (Раковская, Давыдова, 2001).

В любом случае, независимо от географического положения центров возникновения рассматриваемой группы, не вызывает сомнения факт, что одна и, пожалуй, самая важная причина расселения сиговых в водоемах Ледовитоморского бассейна – это регрессии и трансгрессии морей, связанные с периодами оледенений (Берг, 1949; Подлесный, 1955; Линдберг, 1972; Пирожников, 1949, 1966, 1973; Устюгов, 1976). Следует также отметить большое значение рефугиумов в формировании ихтиофауны северных водоемов, где в условиях частичной или полной изоляции от других сходных водоемов могли происходить процессы, направленные на формирование своеобразного внутривидового генетического полиморфизма (Sendek, 2002, 2004; Сендек и др., 2005). Такие полупроходные виды как сибирская ряпушка, омуль и сиг широко освоили реки и приустьевые пространства в межледниковые периоды, тем самым увеличив свою зону обитания. В некоторых озерах, защищаясь от потепления, они образовали жилые формы (баунтовская ряпушка, озерные формы сига, байкальский омуль). Попав в Великие

американские озера, сибирская ряпушка дала «букет видов»: *C. alpena*, *C. artedii*, *C. hoyi*, *C. johannae*, *C. kiyi*, *C. nigripinnis*, *C. nipigon*, *C. reighardi* и *C. zenithicus* (Решетников, 2010).

ГЛАВА II. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Физико-географический обзор районов исследования

Территория Таймырского полуострова и плато Путорана – одна из наиболее богатых водными ресурсами в стране. Помимо крупных сибирских рек – Хатанги, Пясины, Курейки, Хантайки и др., регион богат крупнейшими в Сибири озерами: здесь расположены озера Хантайское, Таймырское, Пясино, Кета, Лама, Аян. Бассейны рек Пясины и Хантайки представляют собой сложные гидросистемы, в состав которых, кроме русловых участков и комплексов разнотипных озёр, входят и крупные водохранилища, например, Хантайское. Уникальность озёр собственно плато Путорана заключается в том, что, обладая в целом комплексом лимнологических признаков больших озёр умеренной зоны, они имеют много общих черт с малыми водоемами высоких широт (Николаев, 1973). Так, с одной стороны, как для крупных озёр для них характерна тепловая инерция больших масс воды, экологическая расчлененность, что создает основу для увеличения биологического разнообразия гидробионтов, хотя общая биологическая продуктивность крупных водоемов субарктической зоны низкая. В то же время, водоемы плато Путорана обладают основными лимнологическими чертами водоемов высоких широт – сокращенным вегетационным периодом (около трех месяцев), специфическим термическим и инсоляционным режимами в условиях полярного дня и ночи.

Река Пясина и водоемы Норило-Пясинской гидросистемы. Истоком р. Пясина является Норильская озерно-речная система, которая имеет площадь около 192 000 км² (Очерки по гидрографии рек СССР, 1953) и располагается полностью за полярным кругом, в зоне вечной мерзлоты. В соответствии с геологическим строением, бассейн реки можно разделить на две основные части: верхнюю – озерно-речную часть и нижнюю, которая включает саму реку и её притоки (Ольшанская, 1967).

Озерно-речная часть бассейна расположена в северо-западной части Среднесибирского плоскогорья (плато Сыверма и Норильская впадина). Сток всей озерно-речной системы осуществляется через короткую (57 км), но полноводную р. Норильская, которая образована слиянием рек Рыбной и Талой, и впадает в южную часть оз. Пясино. Нижняя часть бассейна, сама р. Пясина с притоками, расположена в пределах Таймырской депрессии – обширной низине, отличающейся однообразием рельефа, что накладывает отпечаток на характер русла и гидрологический режим реки (Остроумов, 1937). Пясина имеет несколько притоков, наиболее крупные из которых Дудыпта (416 км), Агапа (251 км), Тарей (229 км) и Янгода (53 км) (Ольшанская, 1967).

Суровые климатические условия, в особенности вечная мерзлота, оказывают огромное влияние на гидрологию, термику и, отчасти, химизм р. Пясины. Так, в течение девяти месяцев река находится под полутораметровым слоем льда, замерзает в начале октября, иногда уже и в конце сентября, а вскрывается в конце июня – начале июля. Основное питание реки поверхностное, за счет таяния снегов, реже – летних осадков. Воды реки характеризуется низкими температурами (Ольшанская, 1967).

К бассейну р. Пясины относятся озера Собачье, Лама, Кета, Глубокое и Мелкое, которые образуют группу «норильских» озер, располагающихся на севере Красноярского края в районе плато Путорана. Все эти водоемы имеют ледниково-тектоническое происхождение и связаны притоками и речками в единую озерно-речную систему.

Озеро Собачье – глубоководный водоем (максимальная глубина 162 м), вытянутый с запада на восток на 49 км с максимальной шириной 3 км (рис. 2). Площадь озера насчитывает 83 км² (Гордеева, 1963). Преобладающими грунтами в озере являются бурые илы, представленные тонкоотмученным маслянистым материалом минерального происхождения. Каменистые грунты распространяются до глубины в 82 м (Вершинин, Сычева, 1964).



Рис. 2. Оз. Собачье (фото автора)

Озеро Лама расположено в глубокой долине, окруженной цепью столовых гор Норильского плато. Лишь в западном конце озера горы прорезываются долиной р. Ламы, соединяющей оз. Лама с оз. Мелким (рис. 3). Склоны окружающих гор покрыты лесом, на высоте 500–600 м древесная растительность исчезает, где в основном растут мхи и лишайники. Озеро вытянуто с востока на запад, но восточный и западный концы изгибаются в южном направлении, а на середине имеется десятиметровый изгиб к северу (Белых, 1940).

Береговая линия озера слабо изрезана и образует широкие заливы. Исключение составляет западный конец озера от линии рек Микчанда – Бытык, где благодаря понижению местности происходит образование большого количества протоков и узких заливов, которые иногда могут уходить в глубь берега на три километра. Большая часть из этих заливов и протоков, однако, носят временный характер, пересыхая при спаде воды, и могут образовывать небольшие самостоятельные водоемы с глубинами 7–8 м (Белых, 1940). Склоны окружающих гор покрыты лесом, но на высоте 500–600 м древесная растительность исчезает, и в основном растут мхи и лишайники.



Рис. 3. Оз. Лама, вид с высоты 970 м (фото Ю.И. Чумака)

В оз. Лама впадает 17 небольших речек и более 700 ручьев. Образование ручьев происходит от таяния снега в окружающем горном массиве. Речные притоки озера берут начало из небольших горных озерков и имеют типичный горный характер с частыми перекатами и порогами. Лишь в юго-западном конце озера горы прорезываются долиной

р. Лама, по которой осуществляется сток воды в оз. Мелкое. Длина реки 18 км, средняя ширина 0,5 км, площадь основного русла 8,7 км² (Белых, 1940).

Все Норильские озера расположены в зоне вечной мерзлоты, в районе слабо минерализованных переходных почв лесотундры. Имеют тектоническое происхождение, хотя их окончательное формирование было завершено деятельностью ледников. Общий облик данных водоемов определяется их положением среди гор Путорана с вершинами до 1000 м над уровнем моря. Глубокий снежный покров на вершинах гор держится в течение большей части лета, а склоны гор почти до половины покрыты лесом, состоящим главным образом из лиственницы и ели с примесью березы, ольхи и ивы.

Для Норильских озер в целом характерен длительный подледный период. Вскрываются они ото льда в конце июня – начале июля и покрываются льдом в конце октября – начале ноября. Другой общей для системы озер чертой является холодноводность водных масс: поверхностные температуры воды в глубоководных озерах не превышают 12°C. Все озера относятся к олиготрофным водоемам со слабо минерализованной водой гидрокарбонатно-сульфатного разряда (Гордеева, 1963).

Хантайская гидросистема. Площадь водосбора бассейна р. Хантайка составляет 30 700 км². До образования водохранилища Усть-Хантайской ГЭС здесь было 4 317 озер общей площадью 1 649,1 км². Новый искусственный водоем частично их поглотил, добавив при этом еще около 2 000 км² водных площадей. К числу самых крупных озер гидросистемы относятся Хантайское (Большое Хантайское), Кутарамакан, Малое Хантайское, Хаканча, Кулюмбинские (Природа Хантайской гидросистемы, 1988).

Озеро Кутарамакан расположено на плато Путорана в северо-западной части Среднесибирского плоскогорья (рис. 4). В восьми километрах к западу от центральной части оз. Кутарамакан расположено оз. Кета, отделённое от него невысоким перевалом (Природа Хантайской гидросистемы, 1988).

Площадь водного зеркала оз. Кутарамакан, согласно данным Государственного водного реестра – 90 км², площадь водосбора – 3 580 км². Среди наиболее крупных впадающих рек – Иркинда; из озера вытекает р. Кутарамакан, впадающая в Хантайское озеро (басс. р. Хантайки – правого притока р. Енисей). Водоем ледниково-тектонического происхождения, находится в узкой тектонической впадине, разработанной эрозией и ледником.

Озеро состоит из двух взаимосвязанных водоёмов, узкой полосой протянувшихся с юго-запада на северо-восток. Берега его преимущественно крутые, обрывистые, в некоторых местах поднимаются над водой на высоту более 1 км, поскольку в регионе развит трапповый (ступенчатый) рельеф – комплекс высоких плосковершинных массивов,

разделённых глубокими и широкими ступенчатыми каньонами. Водосбор расположен на границе тундровой и таёжной зон. Питание озера снеговое и дождевое. Весенний подъём уровней начинается еще при ледоставе, максимальные значения приходятся на июль. Ледостав продолжается очень долго – около 8–9 месяцев. Летние температуры воды у поверхности не превышают 12–14°C.



Рис. 4. Оз. Кутарамакан (фото автора)

Озеро проточное, с чистой прозрачной водой (4–7 метров), низкой минерализацией, с благоприятным кислородным режимом и низким уровнем биогенных элементов; значения pH равны 6,5–7,3. Летом в озере наблюдается вертикальная стратификация температуры воды, содержания растворённого кислорода и величины показателя кислотности. У поверхности содержание растворенного кислорода близко к насыщению или превышает его. Озеро характеризуется как олиготрофное (Заделенов и др., 2017).

Нижнее течение реки Енисей. Енисей – одна из самых длинных и полноводных рек мира и России (рис. 5). На долю Енисейского бассейна приходится 43,2 % площади водосбора Карского моря (Кириллов, 1970). Длина реки составляет 3 487 км, а площадь водосборного бассейна, вторая по величине в России – 2 580 тыс. км². По годовому стоку это самая полноводная в России река – 624,41 км³.



Рис. 5. р. Енисей, п. Караул (180 км от г. Дудинка)
(фото автора)

Начинается Енисей у столицы Республики Тыва – г. Кызыла слиянием двух рек: Большого Енисея и Малого Енисея на высоте 619,5 м над уровнем моря (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1967). От истоков к устью Енисей протекает в условиях различных физико-географических зон. Так, верховья его расположены в зоне горной степи и тайги Западных Саян, прилегающих к ним восточных отрогов Алтая и Восточных Саян. После выхода из Саянских гор Енисей течёт через степи Минусинской котловины, переходящие ниже по течению реки в лесостепь, которая граничит с таёжной зоной. Тайга покрывает правый и левый берега Енисея почти до полярного круга, где постепенно переходит в лесотундру и далее в тундру, которая простирается до морского побережья. Почвенно-геологические условия бассейна Енисея, связанные с повсеместным развитием почв подзолистого типа, бедных минеральными солями и органогенными веществами, обуславливают черты олиготрофии, в частности, как самой реки, так и её притоков.

А.А. Соколов (1964) разделяет р. Енисей на три участка. К верхнему течению относится участок, протяженностью от истока (г. Кызыл) до впадения в Енисей р. Абакан (длина участка около 600 км). Средний участок включает течение Енисея от устья р. Абакан до устья р. Ангары длиной 742 км. К нижнему течению Енисея относится участок от устья р. Ангары до пос. Усть-Порт протяженностью 1780 км. Далее начинается дельта реки длиной 187 км (по судовому ходу), окончанием которой принят северный остров на Никандровской отмели. Губа Енисея включает Бреховскую отмель с хорошо прослеживающейся подводной частью дельты и заканчивается у Сопочной Карги (устье Енисея). Длина губы составляет 124 км (Устюгов, 1972).

В нижнем течении Енисея вследствие малых скоростей движения воды больше накапливается илистых песков, увеличивается количество площадей, занятых илами. В районе дельты илистые пески занимают около 48 % её площади. Галечный грунт в районе дельты в чистом виде не встречается. Для коренного правого берега дельты характерны галечно-валунные россыпи, смешанные с илистыми или илисто-песчаными наносами (Грезе, 1953).

Основные притоки Енисея, впадающие в него с правого берега – реки Ангара, Подкаменная Тунгуска и Нижняя Тунгуска, Мана, Курейка и ряд других. Из левобережных притоков Енисея наиболее крупными являются Абакан, Елогуй, Хантайка, Большая Хета и Танама (Кириллов, 1970). Реки бассейна Енисея ежегодно смывают и переносят в море огромные массы твердых и растворенных веществ (Бахтин, 1961). Характерной чертой гидрографической сети Енисея является асимметричность. Преобладание стока с правобережья имеет существенное значение для общей биологической продуктивности реки, являясь одной из причин слабой минерализации её вод. Также к особенностям можно отнести большие уклоны русел рек правобережья, протекающих в основном в условиях горно-холмистого ландшафта, что в свою очередь приводит к быстрому дренированию почвы и соответствующему стоку, тем самым препятствуя накоплению минеральных солей в водах реки (Грезе, 1957).

В зоне же вечной мерзлоты дренаж почвы ограничивается и тем самым создаются наиболее благоприятные условия для насыщения воды минеральными солями, однако относительно низкие температуры почвы замедляют процессы разложения и минерализацию органических веществ. Эти условия Енисейского севера препятствуют грунтовому питанию реки и её притоков, которое является одним из источников минерализации вод реки (Шевелева, Хомичевская, 1967).

Общая минерализация воды увеличивается к устью Енисея; наибольшие ее значения наблюдаются в зимний период, а наименьшие – в период весеннего половодья, когда в реку поступают слабо минерализованные снеговые воды (Бахтин, 1961). Состав минеральных веществ в воде Енисея, также, как и их количество, изменяется в зависимости от участка реки и времени года. Во всем комплексе растворенных веществ преобладают соли кальция (Ca^{2+}) и гидрокарбонатные ионы (HCO_3^-). По составу минеральных веществ наименее минерализованная вода р. Енисей принадлежит к природным водам гидрокарбонатного класса с нейтральной или слабо щелочной реакцией (рН 7,0–8,3). Для среднего Енисея характерна наибольшая среднегодовая величина минерализации воды (Устюгов, 1972).

2.2 Исследованные в работе популяции сибирской ряпушки

В ходе выполнения работы полный биологический анализ проведен для 725 особей сибирской ряпушки из пяти популяций; для 262 экземпляров выполнен морфометрический анализ и для 84 самок определена плодовитость. Методами молекулярно-генетического анализа исследовано 333 рыбы из 14 популяций. В частности, ПЦР-ПДРФ (полимеразная цепная реакция, полиморфизм длин рестриктных фрагментов) анализ выполнен для 333 особей, и для 216 особей проведено секвенирование двух фрагментов митохондриальной ДНК (мтДНК). Более подробно характеристика обработанного материала дана в приложении 2.

С целью сравнения с сибирской ряпушкой в ходе анализа полиморфизма нуклеотидных последовательностей мтДНК методом секвенирования использованы образцы ряпушки из бассейна р. Печора. Поскольку систематический статус печорской ряпушки до сих пор остается неясным, нами для нее принято обозначение *C. albula* х *C. sardinella*, согласно (Sendek, 2002). Выборки ряпушки из оз. Голодная губа принадлежат озерной форме саурей, а выборки из дельты и нижнего течения р. Печоры – полупроходной форме зельдь. Также в анализ были включены восемь особей пеляди *C. peled* – вида наиболее близкого ряпушкам, из оз. Кутарамакан. Карта-схема мест сбора исследованных в работе популяций ряпушки и пеляди представлена на рисунке 6.

2.3 Методы морфологического и биологического анализов

Сбор материала осуществлялся в период с 2014 по 2019 гг. Рыбу в большинстве случаев отлавливали с помощью ставных сетей с шагом ячеи 25 мм. Кроме того, для отлова использовались и другие орудия, например, невод (длина 80 м, высота 3 м, ячея в кутке 5 мм), ставные сети (ячея 28–30 мм). В ряде случаев ряпушку для анализа брали из смешанных уловов местных рыбаков, добывавших рыбу неводами. Материал собирали в летне-осенний период – со второй половины июля по октябрь.

Обработка ихтиологического материала проводилась по общепринятым методикам морфологического и биологического анализов (Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Романов и др., 2012). Непосредственно в полевых условиях для каждого экземпляра ряпушки были измерены длина по Смитту (Sm), длина от вершины рыла до конца чешуйного покрова (l), масса (Q), масса тела без внутренностей (q), а также определены пол и стадия зрелости гонад. При определении стадии созревания половых продуктов пользовались универсальной шкалой (Киселевич, 1923; Никольский, 1963).

В рамках морфометрического анализа использовали 37 признаков: девять меристических (счетных) и 28 пластических. Все измерения проводились на свежем материале штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. В дальнейшем для корректного

сравнения рыб из разных популяций, разного возраста и пола использовали индексы – процентные отношения линейных промеров участков тела и плавников к длине по Смитту. В случае промеров, относящихся к голове, длины их выражали в процентах от длины головы (Правдин, 1966).

Меристические (счетные) признаки, использованные в работе: число неветвистых (D_n) и ветвистых (D_v) лучей в спинном плавнике, число ветвистых лучей в грудном плавнике (P), число ветвистых лучей в брюшном плавнике (V), число неветвистых (A_n) и ветвистых (A_v) лучей в анальном плавнике, число жаберных тычинок на первой жаберной дуге слева ($Sp.br.$), число прободённых чешуй в боковой линии ($L.l.$), число позвонков ($Vert.$). При подсчете числа ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках два последних луча, выходящих из одного основания, считали за один.

Пластические признаки тела: длина тела без головы (CC), длина головы (C), наибольшая высота тела (H), наименьшая высота тела (h), наибольшая толщина тела (B), длина хвостового стебля (pA), антеанальное расстояние (aA), антедорсальное расстояние (aD), постдорсальное расстояние (pD), антевентральное расстояние (aV), антепектральное расстояние (aP), пектроанальное расстояние (PA), пектровентральное расстояние (PV), длина основания спинного плавника (ID), высота спинного плавника (hD), длина основания анального плавника (IA), высота анального плавника (hA), длина пектрального (грудного) плавника (IP), длина вентрального (брюшного) плавника (IV).

Пластические признаки головы: расстояние до глаза, или предглазничное расстояние (длина рыла) (aO); диаметр глаза (O), расстояние от глаза до конца жаберной крышки, или заглазничное расстояние (pO); ширина головы (bC), высота головы на уровне середины глаза ($Ch1$), высота головы на уровне затылка ($Ch2$), ширина лба (f).

Возраст рыбы определяли по чешуе, руководствуясь методическими рекомендациями Правдина (1966). Первоначально чешую отмывали от слизи в 4%-ном растворе нашатырного спирта или в 70 %-ном этиловом спирте, затем фотографировали камерой TOUPCAM™ под стереомикроскопом Micromed MC-2-ZOOM (var. CR) с увеличением 10х или 20х. Измерения и подсчет годовых колец проводили по цифровым изображениям в программе TourView v. x64 3.7.2774 (TourTek). Обозначение возрастных групп и возраста рыб проводили согласно схеме, предложенной Чугуновой (1952). При оценке темпов роста пользовались методикой обратных расчислений по чешуе (Lea, 1910, цит. по: Чугунова, 1952).

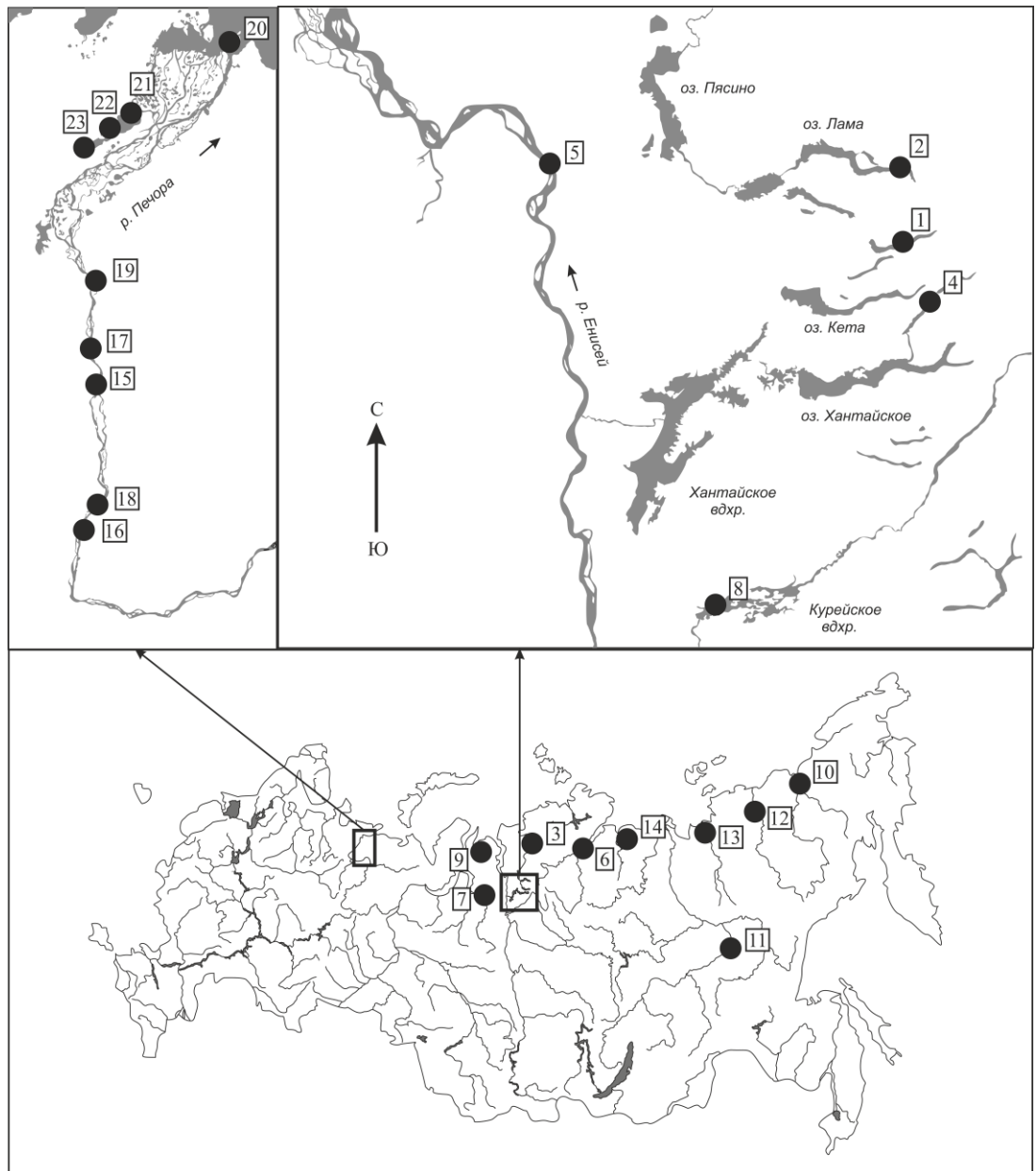


Рис. 6. Карта-схема мест сбора материала

Цифрами обозначены: 1 – оз. Собачье, 2 – оз. Лама, 3 – р. Пясино, 4 – оз. Кутарамакан, 5 – р. Енисей, 6 – р. Хатанга, 7 – р. Нейтаяха (Гыданская губа), 8 – Курейское водохранилище (басс. р. Курейка), 9 – р. Мессояха (Тазовская губа), 10 – р. Колыма, 11 – р. Лена, 12 – р. Индигирка, 13 – р. Яна, 14 – р. Анабар, 15 – р. Печора (Енва), 16 – р. Печора (Ниж. Еловский), 17 – р. Печора (о. Сиговец), 18 – р. Печора (Березовская тоня), 19 – р. Печора, (Щучий шар), 20 – р. Печора (дельта), 21 – р. Печора (оз. Голодная губа, Пы-ты), 22 – р. Печора (оз. Голодная губа, Танюй), 23 – р. Печора (оз. Голодная губа, Саркомбой).

Для оценки воспроизводительной способности у ряпушки определяли индивидуальную абсолютную (ИАП) и относительную (ИОП) плодовитость (Никольский, 1963; Правдин, 1966). Яичник извлекали в ходе проведения стандартного биологического анализа и взвешивали с точностью до 0,001 г. Затем брали отдельную навеску и для

вычисления ИАП пересчитывали число икринок в навеске на общий вес гонады:

$$ИАП = \frac{\text{Число икринок в навеске} \times \text{масса гонад, г}}{\text{Масса навески, г}}$$

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП), рассчитана по формуле $ИОП = g/Q$, где g – число зрелых икринок; Q – масса тела рыбы.

2.4 Методы молекулярно-генетического анализа

С целью оценки генетического полиморфизма популяций ряпушки Сибири использованы два метода: ПЦР-ПДРФ анализ (полимеразная цепная реакция, полиморфизм длин рестриктных фрагментов) и секвенирование – определение нуклеотидной последовательности двух фрагментов мтДНК. Маркерами генетического полиморфизма были выбраны участок мтДНК, включающий ген первой субъединицы NADH–дегидрогеназного комплекса (ND1 фрагмент) и фрагмент гена первой субъединицы цитохром оксидазы c (COI), который используется в качестве инструмента для идентификации видов в рамках международной программы «Штрихкодирование жизни».

Выделение клеточной ДНК. Тотальную клеточную ДНК экстрагировали из кусочка белых мышц или жирового плавника, фиксированных в 96 %-ном этаноле. Фиксацию проб в соотношении 1 объем ткани к 5 объемам спирта осуществляли одновременно с проведением морфологического анализа рыбы. Выделение ДНК проводили с использованием набора реагентов ДНК-Экстран-2 (ЗАО «Синтол», Москва).

Амплификация фрагментов мтДНК. Первоначально с полученных образцов тотальной клеточной ДНК синтезировали так называемый ND1 фрагмент мтДНК длиной 2050 пар нуклеотидов (п. н.). Амплифицированный участок содержал 3'-конец гена, кодирующего рибосомальную 16S РНК, а также гены тРНК лейцина, субъединицы I NADH–дегидрогеназного комплекса ($nd1$), тРНК изолейцина, глутамин и метионина. Синтез фрагмента (амплификацию) проводили с применением праймеров, предложенных (Polotov et al., 2000): LGL381: 5' ACCCCGCCTGTTTACCAAAAACAT 3' – прямой и LGL563: 5' GGTTCATTAGTGAGGGAAGG 3' – обратный. Реакция протекала в 25 мкл буфера для амплификации (НПО «СибЭнзим»): 60 mM Трис-HCl (pH 8,5 при 25°C); 25 mM KCl; 1,5 mM MgCl₂; 10mM 2-меркаптоэтанол; 0,1 % Тритон X-100. Смесь содержала также 100–300 нг тотальной клеточной ДНК; по 0,4 пмоль каждого из двух праймеров; по 200 нмоль каждого из четырех дезоксирибонуклеотидов и 0,5–1 единицы активности (ед. а.) Taq-ДНК полимеразы. Сверху для предотвращения испарения в ходе ПЦР на смесь наслаивали минеральное масло. Программа амплификации ND1-фрагмента включала этап

первоначальной денатурации ДНК: +95°C – 5 мин; 32 цикла синтеза фрагмента: +95°C – 1 мин, +53°C – 50 сек, 72°C – 1 мин 15 сек; заключительный этап достройки концов: +72°C – 5 мин. Этот фрагмент в дальнейшем использовали для ПЦР-ПДРФ анализа.

При постановке ПЦР для последующего определения нуклеотидной последовательности ND1 фрагмента использовали два внешних праймера LGL381 5' ACCCCGCCTGTTTACCAAAAACAT 3' и LGL563 5' GGTTTCATTAGTGAGGGAAGG 3' и шесть внутренних праймеров согласно (Bochkarev et al., 2011):

ND1pr1Rv 5'-TCACGTAGACTTTAATCGTTGA-3';

ND1pr2Fr 5'-CCGCTATTAAGGGTTCGTTT-3';

ND1pr2Rv 5'-CATAAGGTAAGTGCGAGTGTT-3';

ND1pr3Fr 5'-CCCTTCCTATTCCTCGCTAC-3';

ND1pr3Rv 5'-GCGTATTTATGAGGAGATGTT-3';

ND1pr4Fr 5'-ACTAGTCTCTGGGTTTAATGTAGAA-3'.

ПЦР проводили в 20 мкл буфера для амплификации (производитель: НПО «СибЭнзим», Москва). Смесь содержала 100–300 нг тотальной клеточной ДНК, по 3 пмоль каждого из двух праймеров, по 200 нмоль каждого из четырех дезоксирибонуклеотидов и 0,5–1 ед. а. *Taq*-полимеразы. Программа амплификации каждого фрагмента включала этап первоначальной денатурации ДНК: +94°C – 2 мин; 32 цикла синтеза фрагмента: +94°C – 30 сек, +51°C – 30 сек, 72°C – 1 мин 15 сек; заключительный этап достройки концов: +72°C – 5 мин (Bochkarev et al., 2011, с модификацией).

Синтез фрагмента COI для секвенирования проводили с использованием праймеров Fish-F1 5'- TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC-3' и Fish-R1 5'- TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA-3' (Ward et al., 2005). Реакционная смесь объемом 12,5 мкл содержала 5,32 мкл воды, 1,25 мкл десятикратного буфера для ПЦР (60 mM Tris-HCl (pH 8,5); 25 mM KCl; 10 mM 2-меркаптоэтанол; 0,1 % Triton X-100) (производитель НПО «СибЭнзим»); 0,625 мкл MgCl₂ (50 mM); по 0,06 мкл каждого праймера; 1,25 мкл смеси дезоксирибонуклеотидов (по 10 mM каждого); 0,3 единицы *Taq*-полимеразы (производитель НПО «СибЭнзим») (Ivanova et al., 2007, с модификацией). Программа амплификации включала следующие этапы: 94°C – 1 мин; пять циклов – 94°C – 30 сек; 50°C – 40 сек и 72°C – 1 мин; 35 циклов – 94°C – 30 сек, 54°C – 40 сек и 72°C – 1 мин; заключительный этап достройки концов: +72°C – 5 мин (Ivanova et al., 2007).

ПЦР-ПДРФ-анализ ND1 фрагмента. Полученный ND1 фрагмент длиной 2050 п. н. обрабатывали эндонуклеазой рестрикции *RsaI*. Реакцию рестрикции проводили в 10 мкл буфера, рекомендованного фирмой–производителем («ThermoFisherScientific»).

Смесь содержала 3 мкл ПЦР-продукта ND1 фрагмента и 0,5 ед. а. фермента при температуре 37°C. Для наилучшего результата расщепления фрагмента реакцию проводили не менее 3 часов или оставляли на ночь.

Электрофорез в агарозном геле. Наличие ПЦР-продукта и оценку его качества проводили с помощью электрофореза аликвоты амплификата (3 мкл) в 1,3 %-ном агарозном геле. Анализ длин рестриктных фрагментов после расщепления ПЦР-продукта *RsaI* проводили в 2,0 %-ном геле. В гель перед электрофорезом добавляли бромистый этидий, необходимый для последующей визуализации образцов, в концентрации 0,5 мкг/мл.

Для электрофореза использовали Трис-ЭДТА-боратную (ТЕВ, 89 ммоль Трис-бората, 89 ммоль борной кислоты, 2 ммоль ЭДТА pH 8,0) буферную систему (Маниатис и др., 1984). В качестве эталонных образцов длин фрагментов ДНК использовали двунитевой маркер фирмы «СибЭнзим» «100bp+1,5Kb ДНК маркер» с шагом 100 пар нуклеотидов в диапазоне от 100 до 1000 пар оснований и дополнительным фрагментом длиной 1500 п. н. Для визуального наблюдения за ходом электрофореза в лунки геля вместе с пробами наносили шестикратный буфер для нанесения, приготовленный согласно (Маниатис и др., 1984): 0,25 % бромфенолового синего, 0,25 % кселенцианола, 30 % глицерина. Объем буфера для нанесения проб составлял около 1/6 от объема пробы. Условия проведения электрофореза (напряжение и сила электрического тока, время) подбирали экспериментально: напряжение было равно 200 В, сила тока около 80 мА. Продолжительность электрофореза варьировала от 40 минут до 1 часа.

После электрофореза агарозные гели, содержащие бромистый этидий, промывали в дистиллированной воде и фотографировали в ультрафиолетовом свете (длина $\lambda = 312$ нм) цифровой камерой *Canon Power Shot A2300 HD*. Полученные изображения заносили в компьютерную базу данных для дальнейшего анализа и обработки.

Подготовка проб к секвенированию и секвенирование. Выбор ND1 фрагмента для секвенирования был обусловлен наличием в этой области наибольшего числа полиморфных сайтов, в том числе диагностирующих разные виды сиговых рыб. Важно отметить, что образцы ряпушки для секвенирования брали с учетом результатов предварительно проведенного рестриктного анализа с рестриктазой *RsaI*, поскольку ранее было показано, что гаплотип Р по этой рестриктазе более характерен для европейской ряпушки, в то время как для сибирской ряпушки типичен другой вариант – V (Politov et al., 2000). Однако видоспецифичными эти гаплотипы назвать нельзя, так как носители гаплотипа V были обнаружены в европейских водоемах, а носители гаплотипа Р – в сибирских (Боровикова, 2009). Чтобы выявить в наших выборках и охватить в

исследовании носителей обоих вариантов, и был предпринят дополнительный шаг с проведением ПЦР-ПДРФ анализа, описанного выше. Для нас было важно сравнить полные нуклеотидные последовательности ND1 фрагмента носителей одного и того же гаплотипа из разных водоемов, так как ранее было показано, что ПЦР-ПДРФ анализ все же имеет более низкую разрешающую способность, чем секвенирование (Боровикова, Махров, 2009). Участок COI был включён в анализ, поскольку является признанным инструментом для видовой идентификации (Hebert et al., 2003; Неретина, Мюге, 2013).

Первоначально перед постановкой сиквенсовой реакции ПЦР-образцы очищались методом прямого переосаждения в мягких условиях со смесью этилового спирта и ацетата аммония (http://www.genome-centre.ru/downloads/NH4Ac_EtOH.pdf). Секвенирование проводили с использованием набора BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, США) на автоматическом анализаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, США/Hitachi, Япония) согласно рекомендациям производителя, на базе Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (Борок, Ярославская обл.). Полученные нами последовательности депонированы в базу данных NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>); номера их представлены в приложении 8.

2.5 Методы статистической обработки первичных данных

Методы обработки результатов морфологического анализа. Анализ изменчивости меристических признаков, обладающих высокой наследственной обусловленностью, проводили отдельно от пластических признаков. При характеристике популяций по совокупности меристических признаков использовали выборки, смешанные по полу и размеру.

При статистической обработке данных использовали руководство Лакина (1990). Каждая исследованная выборка была охарактеризована с помощью основных описательных статистик: были вычислены среднее значение признака со стандартной ошибкой ($M \pm m$), стандартное отклонение ($\pm \delta$), определены пределы варьирования признаков (Lim). Перечисленные показатели рассчитывали с помощью программы Excel пакета программ Microsoft®Office 2007. Значимость различий средних значений каждого из морфологических признаков оценивали с помощью t -критерия Стьюдента (t_{st}), расчеты проводили с помощью программы STATISTICA 10.0 (StatSoft. Inc.). Значимость различий частотных данных оценивали с использованием критерия χ^2 (Ивантер, Коросов, 2003). Для выявления взаимосвязи между признаками применяли корреляционный анализ: параметрический – r и непараметрический Спирмена – r_s .

Для классификации популяций использованы канонический дискриминантный анализ и кластерный иерархический анализ, которые проводили с использованием

программы STATISTICA 10.0 (StatSoft. Inc.). Набор признаков для проведения того или иного анализа определялся наличием соответствующих измерений для всех рыб из всех популяций, взятых в анализ. Так, при проведении дискриминантного анализа использовался 31 морфологический признак из 37. Не включены в этот вид анализа оказались пять меристических и пластических показателей: число неветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, антепектральное расстояние, толщина головы и высота головы на уровне глаза, поскольку промеры их удалось выполнить не для всех рыб в выборках.

При проведении кластерного анализа использованы 17 признаков: 12 пластических – длина головы, длина и высота спинного и анального плавников, длина грудного и брюшного плавников, наибольшая и наименьшая высоты тела, антедорсальное, антеанальное, антевентральное расстояния, и пять меристических – число позвонков, число прободённых чешуй в боковой линии, число жаберных тычинок на первой жаберной дуге слева, число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках. В случае этого вида анализа набор признаков определяли также исходя из наличия сведений о них в литературных источниках, поскольку при проведении его использовали данные других авторов.

Для выявления различий роста ряпушки из разных типов водоемов использован дисперсионный анализ ANOVA (расчет проведен с использованием пакета *car* из R: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>). Отношение массы к длине тела исследованных групп оценивалось с использованием уравнения $Q = aSm^b$, где Q – масса тела (г); Sm – длина тела по Смитту (см); a – линейный коэффициент уравнения; и b – коэффициент роста каждой группы. Эти коэффициенты были определены методом наименьших квадратов, примененным к преобразованным данным в их десятичных логарифмах.

Методы обработки данных молекулярно-генетического анализа. Просмотр хроматограмм с результатами секвенирования и чтение нуклеотидной последовательности проводили в программе MEGA 6.0 (Tamura et al., 2013). Для характеристики и анализа полиморфизма нуклеотидных последовательностей мтДНК на разных иерархических уровнях (внутрипопуляционном, межпопуляционном, межгрупповом) использовали программы MEGA 6.0 и DnaSP v.5 (Librado, Rozas, 2009). Следует отметить, что длина фрагмента в анализе определялась качеством полученных сиквенсов и выровнена по самой короткой последовательности. Так, у разных образцов длина секвенированного участка COI варьировала от 526 до 705 п. н.; все анализы мы выполнили для фрагмента COI длиной 480 п. н.

Длина сиквенсов ND1 фрагмента изменялась от 1867 п. н. до 2046 п. н., однако мы использовали лишь его белок-кодирующую часть, ген субъединицы 1 NADH-дегидрогеназного комплекса длиной 975 п. н. – *nd1*; последовательности транспортных РНК и 16S РНК, фланкирующие этот ген, исключали. Такой подход позволил избежать образования в сети гаплотипов некоторых звездчатых структур и замкнутых контуров без потери информации о филогенетических взаимоотношениях гаплотипов и их групп.

В ходе анализа полученных данных мы использовали не только собственные результаты, но и данные Генбанка (NCBI <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) для сравнения. Последовательности COI, взятые из NCBI: сибирская ряпушка *C. sardinella* – EU202653, EU523982–EU523987, KT267305, KT630719–KT630720, MH807243, MH807245, MH807251, JX960899–JX960900; европейская ряпушка *C. albula* – KT254047–KT254049, KT254051, KT254053, KT254055, KT254057, KM286533–KM286561, KM286563–KM286566, KM286568, KM286570–KM286575, KM286577–KM286578, KM286581–KM286582, KM286587–KM286593, KM286597, KM286605, KM286607, KX457956–KX457959, KJ128461–KJ128464, JX960876–JX960877; пелядь *C. peled* – HQ960631, HQ960660–HQ960663, KT254058; нельма *Stenodus leucichthys* – EU202658. Последовательности *nd1*, взятые из NCBI: сибирская ряпушка *C. sardinella* – KT267306, KX151808–KX151811, JN629025–JN629029; европейская ряпушка *C. albula* – DQ399869–DQ399870, KT254046, KT254050, KT254052, KT254054, KT254056, KX457960–KX457962, KT426542–KT426556; пелядь *C. peled* – DQ399871, KX151779–KX151781, KX457963; обыкновенный сиг *C. lavaretus* – KC009643, KC009645, MG951552; пенжинский омуль *C. subautumnalis* – KX151778.

Показатели нуклеотидного (π) и гаплотипического (h) разнообразия (Nei, 1987) рассчитывали в программе DnaSP v.5. Оценку степени дивергенции нуклеотидных последовательностей с использованием показателя p -дистанции осуществляли в MEGA 6.0 согласно двухпараметрической модели Кимуры (Kimura, 1980) для COI фрагмента и модели Тамуры-Нея (TN93) (Tamura, Nei, 1993) для *nd1*. Стандартная ошибка для p -дистанции вычислялась с использованием процедуры «бутстреп» (500 повторов).

Для оценки филогенетических взаимосвязей между выявленными в изученных популяциях ряпушки гаплотипами мтДНК для COI и *nd1* были построены медианные сети (Network) с использованием программы Network 5.0.1.1. (Bandelt et al., 1999). При построении были выбраны следующие настройки: $\epsilon = 0$; уровень значимости для всех замен использовали равный 10; соотношение транзиций и трансверсий 1 : 1, вставки и делеции в исследованных фрагментах отсутствовали.

При подготовке и оформлении сведений о нуклеотидных последовательностях для

депонирования их в международную базу данных NCBI использовали онлайн-платформу NCBI – BankIt: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/WebSub> и <https://submit.ncbi.nlm.nih.gov/subs/genbank>.

ГЛАВА III. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ИССЛЕДОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СИБИРСКОЙ РЯПУШКИ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ РАЗНОГО ТИПА ПЛАТО ПУТОРАНА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

3.1 Внутри- и межпопуляционное разнообразие морфологических признаков популяций сибирской ряпушки озер плато Путорана и рек Енисей и Хатанга

Внутрипопуляционная дифференциация ряпушки исследованных водоемов: половой диморфизм. Согласно Решетникову (1980), половой диморфизм в популяциях сибирской ряпушки не выражен. Об отсутствии у ряпушки водоемов Норило-Пясинской гидросистемы полового диморфизма также сообщают и другие исследователи (Максимов и др., 1995). Однако мы все же провели оценку различия самцов и самок по пластическим признакам в двух популяциях ряпушки – из оз. Собачье и р. Енисей. В анализе использовали 27 параметров.

В результате статистической обработки у самцов и самок ряпушки оз. Собачье выявлены отличия по шести пластическим признакам (табл. 6). Так, у самок оказались бóльшими значения антедорсального, антевентрального, антеанального, пектроанального и пектровентрального расстояний, длина анального плавника в % от длины по Смитту, в то время как самцы характеризовались более широким лбом. У самок и самцов нерестового стада ряпушки р. Енисей значимыми оказались различия по 11 пластическим характеристикам. Самки обладают бóльшими, чем самцы значениями хвостового стебля, длины и толщины головы, длинными основаниями спинного, анального и грудных плавников. Они также имеют бóлее высокую голову (у затылка), спинной плавник, высокое тело, что ожидаемо в связи с бóльшими размерами их зрелых гонад. Самцы же отличаются бóльшим антепектральным расстоянием и шириной лба (табл. 6).

Следует отметить, что все вышеперечисленные различия могут быть выявлены лишь при работе со статистически значимыми выборками. Таким образом, различия между полами ряпушки в анализируемых популяциях по средним значениям используемых признаков выражены достаточно слабо, усиливаясь лишь в нерестовый период.

Межпопуляционные различия ряпушки исследованных водоемов. Меристические и пластические признаки сибирской ряпушки из исследованных популяций представлены в приложении 3. Лишь по одному признаку – ширина лба (в процентах длины головы) между всеми изученными популяциями значимых различий не отмечено (прил. 4).

Таблица 6. Морфологическая дифференциация самцов и самок
ряпушки оз. Собачье и р. Енисей

Признаки	оз. Собачье					р. Енисей				
	Самцы (30 экз.)		t_{st}	Самки (30 экз.)		Самцы (63 экз.)		t_{st}	Самки (54 экз.)	
	$\bar{x}$	$\pm m$		$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$		$\bar{x}$	$\pm m$
<i>Sm</i> , мм	240,8	1,39	–	243,5	1,53	189,3	1,02	–	188,8	2,33
<i>Q</i> , г	163,5	0,93	–	167,1	0,99	60,4	1,22	–	63,7	2,74
в % от длины по Смитту:										
<i>C</i>	18,4	0,11	–	18,6	0,13	18,4	0,10	2,78	18,8	0,11
<i>H</i>	16,5	0,17	–	16,5	0,19	18,0	0,12	3,29	18,7	0,18
<i>B</i>	9,3	0,10	–	9,2	0,11	9,0	0,07	–	9,1	0,10
<i>pA</i>	15,6	0,12	–	15,3	0,16	12,0	0,11	2,08	12,4	0,15
<i>h</i>	6,3	0,05	–	6,3	0,09	6,4	0,04	–	6,5	0,06
<i>aA</i>	67,9	0,18	2,74	68,6	0,19	67,8	0,13	–	67,7	0,19
<i>aV</i>	44,2	0,19	2,92	44,9	0,17	42,8	0,15	–	42,8	0,15
<i>aD</i>	41,6	0,13	2,54	42,1	0,13	40,7	0,13	–	40,4	0,18
<i>aP</i>	18,7	0,12	–	18,9	0,13	17,6	0,10	2,25	17,0	0,13
<i>PA</i>	50,8	0,25	2,09	51,5	0,21	51,4	0,16		51,4	0,24
<i>PV</i>	26,7	0,19	2,24	27,3	0,19	25,6	0,16	–	25,6	0,19
<i>VA</i>	24,8	0,19	–	24,9	0,19	26,0	0,17	–	25,8	0,23
<i>ID</i>	8,9	0,11	–	8,9	0,08	10,0	0,09	2,43	10,5	0,18
<i>hD</i>	13,9	0,14	–	14,2	0,16	15,0	0,11	3,41	15,6	0,14
<i>IA</i>	11,0	0,13	2,59	11,5	0,16	12,0	0,08	3,28	12,5	0,14
<i>hA</i>	9,7	0,11	–	9,8	0,15	11,1	0,11	–	11,1	0,14
<i>IP</i>	16,3	0,15	–	16,3	0,16	15,8	0,11	4,26	16,5	0,13
<i>IV</i>	15,3	0,16	–	15,3	0,15	16,9	0,13	–	16,9	0,11
в % от длины головы:										
<i>aO</i>	24,4	0,29	–	24,4	0,31	21,2	0,23	–	20,7	0,30
<i>O</i>	24,9	0,24	–	24,8	0,26	28,4	0,24	–	28,5	0,25
<i>pO</i>	50,4	0,44	–	51,1	0,42	50,0	0,35	–	49,2	0,33
<i>bC</i>	39,1	0,37	–	38,4	0,38	39,4	0,28	2,13	40,2	0,28
<i>Ch₁</i>	45,6	0,53	–	45,9	0,54	49,8	0,33	–	49,8	0,38
<i>Ch₂</i>	60,7	0,48	–	60,7	0,55	65,1	0,46	2,65	66,8	0,47
<i>f</i>	22,4	0,28	–	21,5	0,34	23,9	0,23	7,80	20,9	0,30

Примечание. *Sm* – длина по Смитту, *Q* – масса тела, *C* – длина головы, *H* – наибольшая высота тела, *h* – наименьшая высота тела, *B* – наибольшая толщина тела, *pA* – длина хвостового стебля; расстояния: *aA* – антеанальное, *aD* – антедорсальное, *pD* – постдорсальное, *aV* – антевентральное, *aP* – антепектральное, *PA* – пектроанальное, *PV* – пектровентральное; *hD* и *ID* – высота спинного плавника и длина его основания, *hA* и *IA* – высота анального плавника и длина его основания, *IP* – длина грудного плавника, *IV* – длина брюшного плавника, *aO* – длина рыла, *O* – диаметр глаза, *pO* – заглазничное расстояние; *bC* – ширина головы, *Ch₁* – высота головы на уровне середины глаза, *Ch₂* – высота головы на уровне затылка, *f* – ширина лба, t_{st} – критерий значимости Стьюдента. Жирным шрифтом выделены значения критерия для уровня значимости различий $p \leq 0,01$; «–» – различия статистически не значимы

Наибольшее число достоверно различающихся пластических признаков выявлено при сравнении выборок из р. Енисей и оз. Собачье (26 признаков, или 83,9 % от числа сравниваемых показателей), наименьшее — для ряпушки этого же озера и популяции р. Хатанга (16 признаков, или 61,5 %), а также между озерными ряпушками (19 признаков, 61,3 %). У ряпушки всех сравниваемых водоемов достоверно различающимися признаками оказались: длина по Смитту (Sm), масса тела (Q), индексы — наибольшая высота тела (H) в % длины по Смитту и толщина головы (bC) в % длины головы. Слабая дифференциация отмечена для следующих индексов: в % длины по Смитту — длина туловища (CC), пектровентральное расстояние (PV), длина анального плавника (IA), и в % длины головы — высота головы на уровне затылка (Ch_2). Следует отметить, однако, что достоверность различий по таким показателям, как длина по Смитту и масса тела, очевидно, связана с присутствием в наших выборках рыб разного возраста (рис. 13).

Результаты сравнения ряпушки исследованных популяций по меристическим признакам приведены в таблице 7. Между полупроходными ряпушками рек Енисей и Хатанга достоверные отличия выявлены по следующим признакам: числу чешуй в боковой линии ($L.l.$), числу жаберных тычинок ($Sp.br.$), позвонков ($Vert.$), лучей в грудном (P) и анальном (A) плавниках. Между озерными ряпушками значимые отличия наблюдались: в числе лучей в спинном и анальном плавниках, числе чешуй в боковой линии и числе позвонков. Важно отметить, что речные и озерные ряпушки достоверно отличались по всем сравниваемым меристическим признакам. В целом, у ряпушки из озер по сравнению с речными популяциями отмечено большее число жаберных тычинок, в то время как число ветвистых лучей в анальном плавнике меньше (прил. 3). Число позвонков же больше у речной ряпушки.

При попарном сравнении значений морфологических признаков анализируемых выборок ряпушки отмечено, что как правило, наименьшие различия наблюдались между популяциями со сходной экологией, в частности между озерными ряпушками (табл. 7; прил. 4). Однако, ряпушка из рек Хатанга и Енисей оказалась достоверно дифференцирована по 74,1 % морфологических признаков, что значительно больше показателей, выявленных при сравнении ряпушки из оз. Собачье и р. Хатанга.

Для классификации исследованных популяций использованы канонический дискриминантный анализ и кластерный иерархический анализ. Канонический линейный дискриминантный анализ показал обособленность ряпушки из р. Хатанга от других выборок ряпушки, в том числе и от енисейской ряпушки (рис. 7).

Таблица 7. Результаты сравнения меристических признаков
речных и озерных ряпушек исследованных водоемов

Признак	Сравниваемые пары выборок					
	1–2	1–3	1–4	2–3	2–4	3–4
<i>D_н</i>	0,132	0,000	0,001	–	–	0,000
<i>D_в</i>	0,066	0,000	0,002	0,000	0,000	0,024
<i>P_в</i>	0,049	0,976	0,093	0,043	0,003	0,111
<i>V_в</i>	0,275	0,001	0,009	0,111	0,267	0,513
<i>A_н</i>	0,000	0,000	0,007	–	–	0,000
<i>A_в</i>	0,003	0,000	0,026	0,000	0,000	0,014
<i>Sp.br.</i>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,782
<i>L.l.</i>	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000
<i>Vert.</i>	0,000	0,000	0,009	0,000	0,000	0,000

Примечание. 1 – р. Енисей (Левинские пески); 2 – р. Хатанга; 3 – оз. Собачье; 4 – оз. Лама. *D_н* и *D_в* – число неветвистых и ветвистых лучей в спинном плавнике; *P_в* – число ветвистых лучей в грудном плавнике; *V_в* – число ветвистых лучей в брюшном плавнике; *A_н* и *A_в* число неветвистых и ветвистых лучей в анальном плавнике; *Sp.br.* – число жаберных тычинок; *L.l.* – число чешуй в боковой линии; *Vert.* – число позвонков. Жирным шрифтом выделены показатели значимости $p \leq 0,05$; «–» – различия статистически не значимы.

На рисунке 8 представлены результаты кластерного иерархического анализа по совокупности 12 пластических и пяти меристических признаков. В ходе анализа помимо собственных данных были использованы данные литературных источников для популяций из озер Кета и Глубокое (плато Путорана) и рек Обь, Пясины, Лена (Есипов, 1941; Ольшанская, 1967; Кириллов, 1972). Как видно из рисунка, исследованные популяции подразделяются на две группы. В первую группу входит ряпушка из р. Енисей и озер Собачье, Лама, Кета и Глубокое. Второй же кластер образуют только речные популяции из Оби, Пясины, Лены и Хатанги.

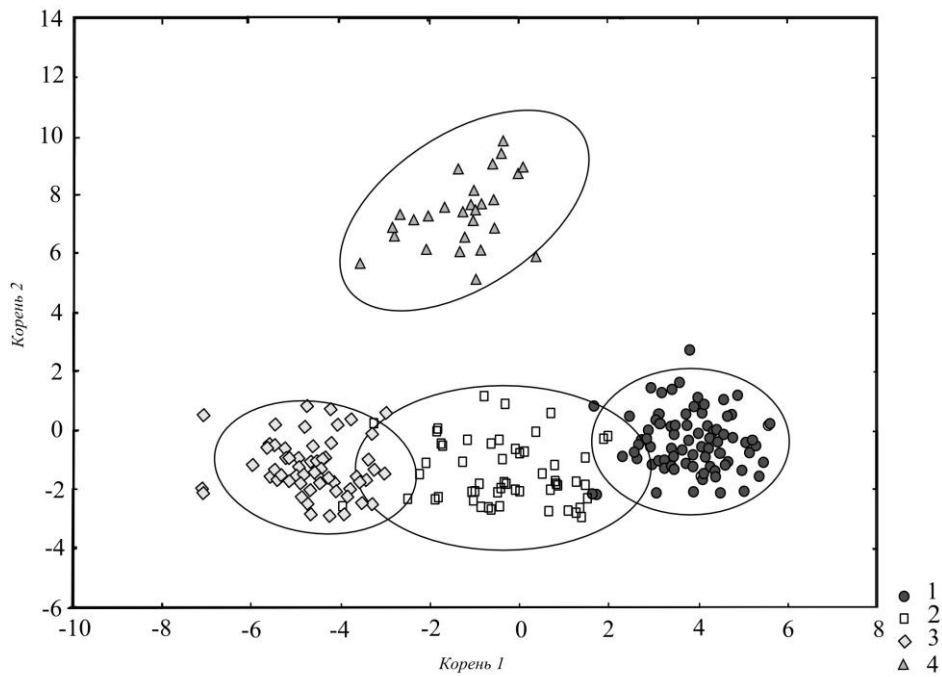


Рис. 7. Результаты дискриминантного анализа по совокупности

31 морфологического признака речных и озерных ряпушек

Лямбда Уилкса: 0,00364; $F_{93,584}=34,747$; $p \leq 0,0000$.

1 — р. Енисей, 2 — оз. Лама, 3 — оз. Собачье, 4 — р. Хатанга.

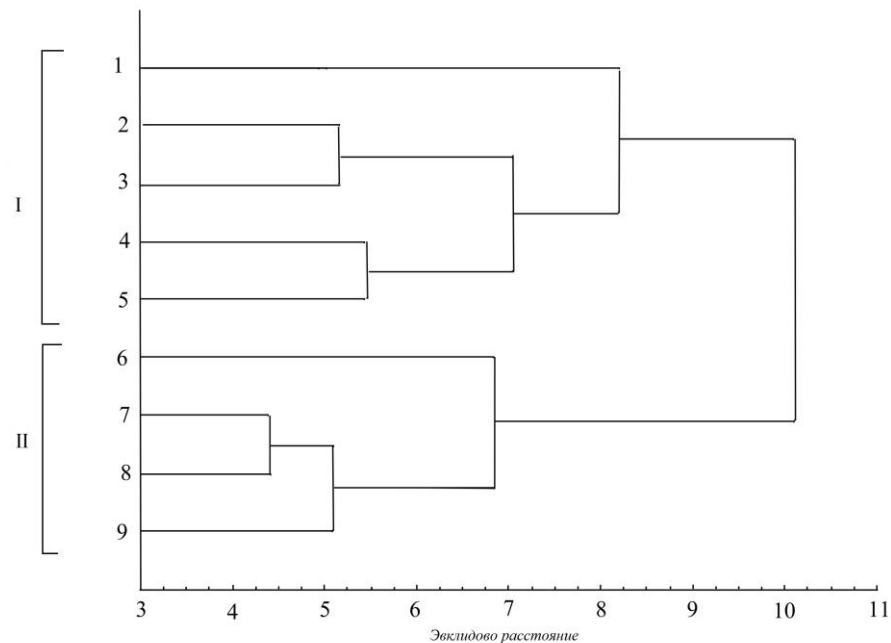


Рис. 8. Дендрограмма сходства популяций ряпушки сибирских водоемов по

17 морфологическим признакам. I группа: 1 — р. Енисей (туруханская форма), 2 —

оз. Лама, 3 — оз. Собачье, 4 — оз. Кета (Ольшанская, 1967), 5 — оз. Глубокое

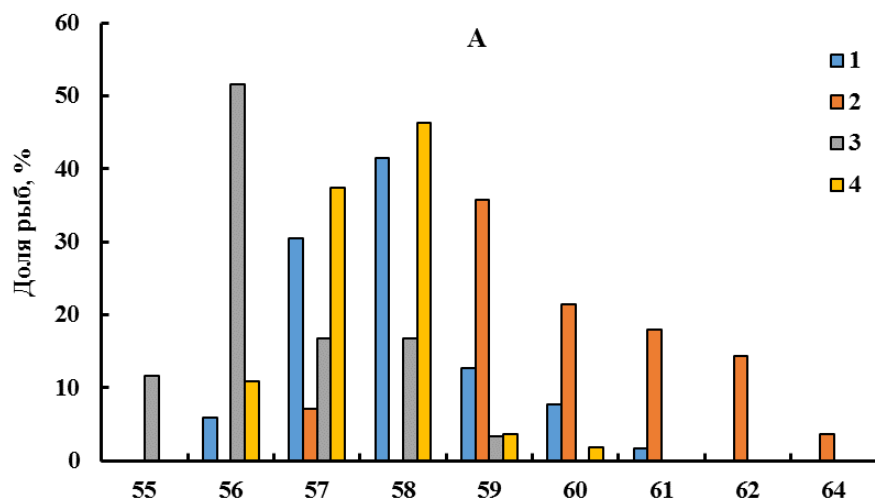
(Ольшанская, 1967); II группа: 6 — р. Обь (Есипов, 1941), 7 — р. Пясины (Ольшанская,

1967), 8 — р. Лена (Кириллов, 1972), 9 — р. Хатанга (Лукьянчиков, 1967).

Отдельный интерес представляет дифференциация озерной и речной ряпушки по таким меристическим признакам как число позвонков, число жаберных тычинок на первой жаберной дуге и число чешуй в боковой линии (рис. 9). В самом деле, число позвонков, например, считается важным видоспецифическим признаком для европейской и сибирской ряпушек. Кроме того, известно о существовании в водоемах рассматриваемого региона разных форм ряпушки по числу позвонков – мало- и многопозвонковой (см. Главу I).

Оказалось, что для сравниваемых групп по всем вышеперечисленным признакам характерны статистически достоверные различия. Наибольшие значения признака «число позвонков» выявлены у ряпушки р. Хатанга: признак варьирует от 57 до 64 позвонков. Для ряпушки р. Енисей минимальное число позвонков равно 56, а максимальное – 61. Самой малопозвонковой является ряпушка оз. Собачье с числом позвонков 55–59, что больше других сближает ее с европейской ряпушкой.

Относительно характера распределения числа жаберных тычинок можно отметить, что у речной (полупроходной) ряпушки наблюдается смещение распределения этого признака в сторону меньшего числа тычинок: у более 50 % особей число жаберных тычинок варьирует от 41 до 45, в то время как 60 % ряпушки из озер имеет 47–51 тычинок. Минимальные значения числа чешуй в боковой линии выявлены у енисейской ряпушки – 64–75 (более 60 %). Ряпушка оз. Лама также характеризовалась меньшими значениями данного признака (68–79, более 65 %). Доля особей ряпушки оз. Собачьего со значениями числа чешуй в боковой линии (76–83) составила более 80 %. Наибольшие максимальные значения признака обнаружены для хатангской ряпушки (80–91), доля этих особей в выборке составляет 97 %.



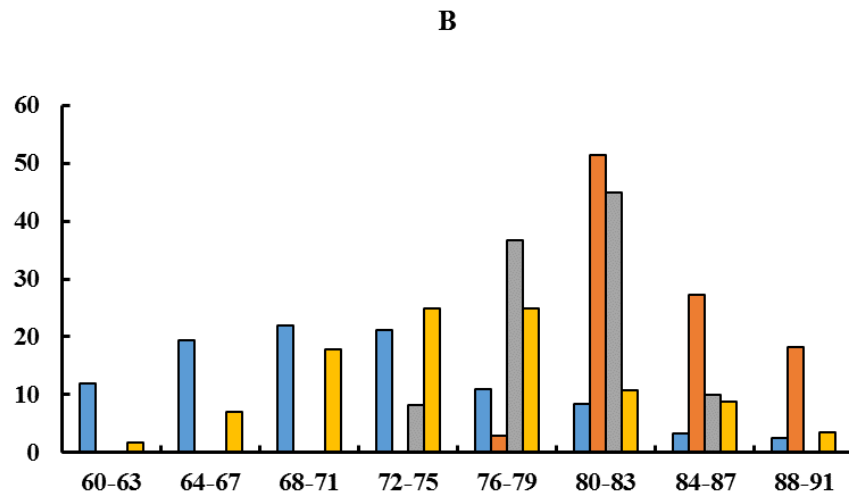
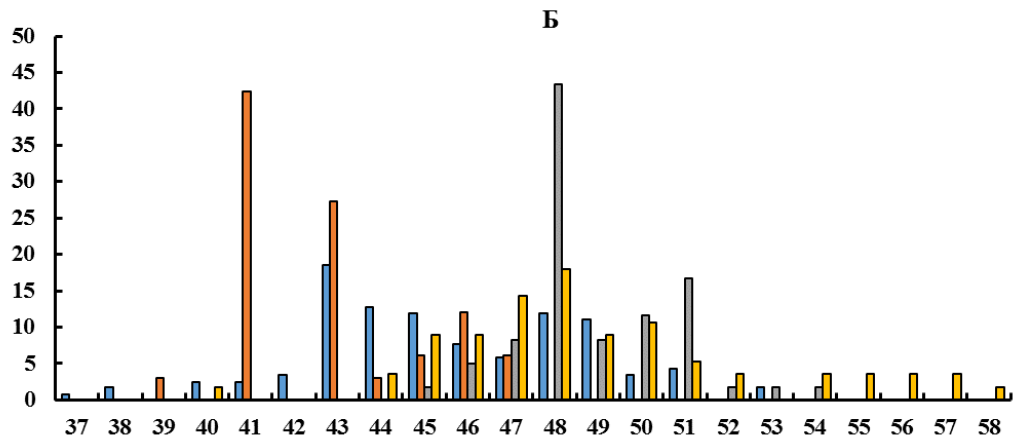


Рис. 9. Диаграммы распределения числа позвонков (А), жаберных тычинок (Б) и чешуй в боковой линии (В) у речной и озерной ряпушки

1 – р. Енисей, 2 – р. Хатанга, 3 – оз. Собачье, 4 – оз. Лама

3.2 Особенности роста, размерно-возрастной и половой структур популяций сибирской ряпушки озер плато Путорана и рек Енисей и Хатанга

Размерно-весовой и возрастной состав исследованных популяций ряпушки.

Самой крупной среди исследованных нами ряпушек оказалась ряпушка р. Хатанга: длина тела до конца чешуйного покрова (l) у рыб из этой популяции варьирует от 214 до 255 мм (в среднем 232,3 мм), а масса – от 90 до 162 г (в среднем 121,6 г) (табл. 8). Максимальные показатели длины (255 мм) и массы тела (162 г) были у особи возрастом 8+ лет. Туруханская ряпушка р. Енисей (рис. 10) значительно уступает хатангской по размерам: в уловах встречались лишь особи с длиной тела от 145 до 229 мм и массой от 32 до 152 г.



Рис. 10. – Туруханская ряпушка из р. Енисей (Левинские пески)
(фото автора)

Среди ряпушек из Норильских озер самой крупной в наших сборах является ряпушка оз. Собачье (рис. 11): максимальная длина для нее, зафиксированная у особи в возрасте 7+ лет, составляет 253 мм, а масса тела – 161 г (табл. 8). Кроме взрослых особей в уловах присутствовала молодь с длиной тела от 93 до 138 мм (в среднем 108,0 мм) и массой от 7,2 до 24 г (в среднем 13,6 г). Длина и масса тела ряпушки оз. Лама (рис. 12) также изменялись в широких пределах – от 154 до 252 мм (среднее 199,5 мм) и от 42 до 164 г (среднее 87,5 г). Наименьшими значениями размерно-весовых показателей характеризовалась ряпушка оз. Кутарамакан: среднее значение длины ее тела составило 141,5 мм и массы – 28,5 г.

Очевидно, одна из причин различия в размерах у ряпушки из разных популяций – преобладание в разных выборках особей разного возраста. Так, например, более 80 % выборки из р. Хатанга составляли производители в возрасте 6+–7+ лет (рис. 13). Всего же здесь отмечено три возрастные группы – 6+–8+ лет, средний возраст рыб составил 7,4 года. В выборке из р. Енисей доминировали особи младших возрастных групп – 3+ (24,5 %) и 4+ (49,0 %), а старшевозрастные группы – 7+ и 8+ лет были малочисленными (менее 3 %). Средний возраст данной популяции составил 4,2 года, в частности для самок – 4,3 года, для самцов – 4,1 года. Возможно, это признак омоложения популяции енисейской ряпушки.



Рис. 11. Ряпушка из оз. Собачьего (фото В.И. Романова)

Среди *C. sardinella* водоемов плато Путорана самая сложная возрастная структура отмечена для популяции оз. Собачье: здесь зафиксировано 10 возрастных групп, начиная от 0+ и заканчивая 9+. Доминировали в выборке рыбы в возрасте 6+ и 7+ лет – 23,7 % и 34 %, соответственно. Возрастные группы 0+–3+ и 9+ были немногочисленны, составляя менее 4 % проанализированных рыб. Средний возраст собачинской ряпушки равен 5,9 лет, при этом у самок средний возраст был немного больше – 6,0 лет, чем у самцов – 5,8 лет.



Рис. 12. Ряпушка из оз. Лама (фото автора)

Возрастная структура ряпушки в оз. Лама в наших сборах была представлена шестью возрастными группами от 3+ до 8+ лет с преобладанием рыб в возрасте 5+ лет (42,9 %). Единично встречались особи в возрасте 3+ и 8+ лет, частота для каждой группы равна 1,8 %. Средний возраст самок составил 5,6 лет, самцов – 5,3 года, по обобщенной выборке – 5,5 лет.

Самая мелкая ряпушка оз. Кутарамакан характеризовалась преобладанием рыб 4+ лет (51,1 %). В целом возрастная структура ряпушки этого водоема имела возрастной ряд от 2+ до 6+ лет; особи в возрасте 2+ и 6+ лет представлены единично. Средний возраст ряпушки в оз. Кутарамакан 3,7 лет для общей выборки, для самок – 3,8 лет, самцов – 3,6 лет.

Таким образом, в исследованных водоемах возрастная структура популяций ряпушки включает от четырех до 10 возрастных групп; возраст варьировал от минимального – 0+ до максимального – 9+. Наиболее многочисленными оказались возрастные группы 3+–7+.

Таблица 8. Размерно-весовые параметры ряпушки в озерах плато Путорана и водоемов сопредельных территорий

Водоем	Пол (число рыб)	Длина по Смитту (<i>Sm</i>), мм	Длина тела до конца чешуйного покрова (<i>l</i>), мм	Масса тела (<i>Q</i>), г
Оз. Лама	♂ (16)	205,4±5,38 175–242	193,8±5,13 166–230	75,6±6,24 45–113
	♀ (40)	213,8±4,04 165–267	201,8±3,84 154–252	92,3±5,00 42–164
	♂♀ (56)	211,4±3,28 165–267	199,5±3,12 154–252	87,5±4,09 42–164
Оз. Собачье	♂ (121)	229,2±2,18 120–255	217,3±2,08 113–242	98,8±2,17 15–142
	♀ (173)	231,1±2,47 113–266	219,6±2,36 106–253	104,0±2,37 12–161
	♂♀*(300)	228,4±1,88 98–266	216,9±1,80 93–253	100,4±1,75 7–161
Оз. Кутармакан	♂ (37)	150,3±1,68 132–169	141,5±1,64 125–159	28,5±0,99 18–40
	♀ (55)	154,8±1,40 126–179	146,2±1,35 119–171	32,9±0,88 17–46
	♂♀ (93)	153,0±1,09 126–179	144,3±1,07 119–171	31,2±0,69 17–46
р. Енисей (туруханская ряпушка)	♂ (170)	185,3±0,91 155–247	172,2±0,85 145–229	57,1±1,02 32–146
	♀ (75)	193,6±1,68 160–243	179,8±1,61 149–229	67,7±2,22 34–152
	♂♀ (245)	187,8±0,85 155–247	174,6±0,80 145–229	60,3±1,03 32–152
р. Хатанга	♂♀ (32)	246,7±2,27 226–271	232,3±2,17 214–255	121,6±3,59 90–162

Примечание. «*» – в анализ включены шесть неполовозрелых особей ряпушки. В таблице приведены средние значения признаков, ошибка средней и пределы варьирования признаков

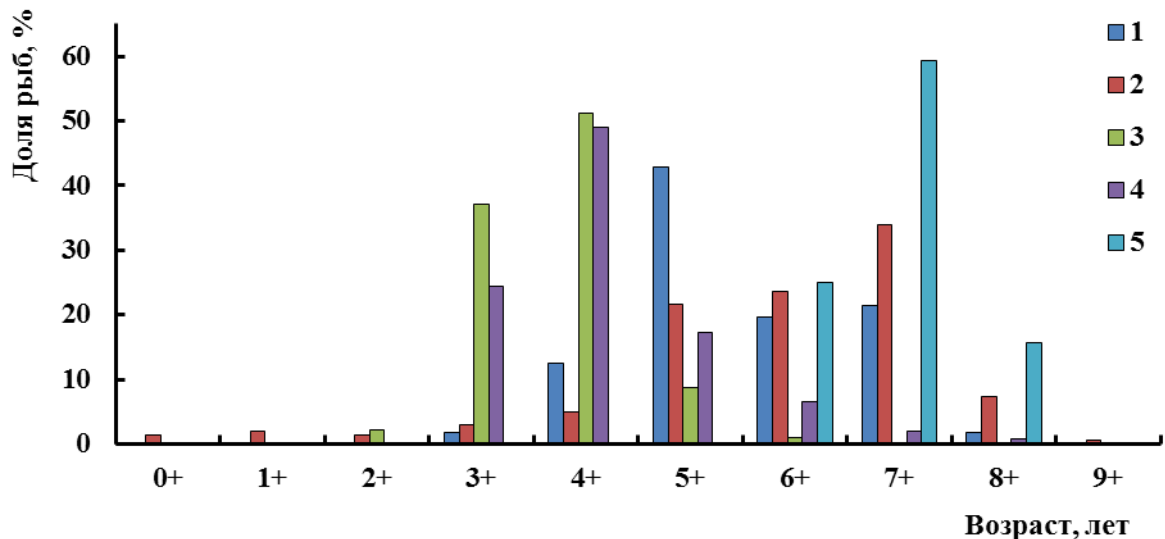


Рис. 13. Возрастная структура популяций ряпушки исследованных водоемов
(1 – оз. Лама, 2 – оз. Собачье, 3 – оз. Кутарамакан, 4 – р. Енисей, 5 – р. Хатанга)

Особенности роста ряпушки исследованных популяций. Наиболее медленным ростом из рассматриваемых нами популяций отличается ряпушка из оз. Кутарамакан (рис. 14). Ряпушка оз. Ламы и туруханская ряпушка р. Енисей занимают промежуточное положение по показателям линейного и весового роста. Популяцию ряпушки оз. Собачье справедливо можно отнести к крупным формам: действительно, она не только обладает большими размерами и массой тела, но и по линейному росту не уступает хатангской ряпушке.

Сравнение линейного и весового роста одновозрастных самцов и самок в каждой из исследованных популяций ряпушки показало, что в возрасте 3+–5+ особи разного пола енисейской ряпушки значительно отличаются друг от друга по длине и массе тела. Средние же показатели этих характеристик у старшевозрастных групп (6+–8+) очень близки по своим значениям (табл. 9). Различия в росте между полами в популяциях ряпушки оз. Лама и оз. Кутарамакан впервые появляются в 7+ и 4+ лет, соответственно; в остальных возрастных категориях достоверные отличия не выявлены. Ряпушка оз. Собачьего имеет достоверные различия между полами в четырехлетнем и девятилетнем возрастах.

Половой состав исследованных популяций ряпушки. Соотношение полов в исследованных выборках ряпушки значительно отличается от соотношения 1 : 1, хотя направление смещения этого соотношения в сторону того или иного пола в речных и озерных популяциях оказалось разным (рис. 15).

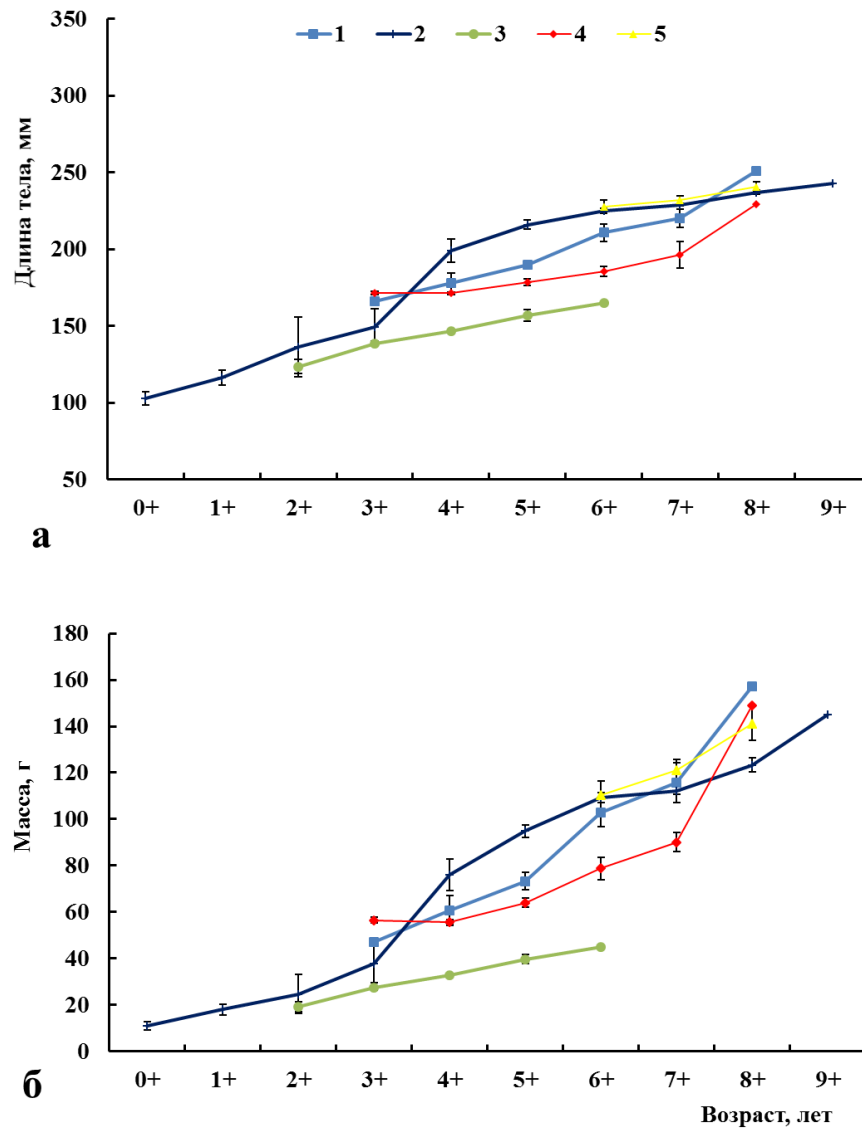


Рис. 14. Линейный (а) и весовой (б) рост популяций ряпушки из исследованных водоемов.

(1 – оз. Лама, 2 – оз. Собачье, 3 – оз. Кутарамакан, 4 – р. Енисей, 5 – р. Хатанга)

Так, во всех озерных популяциях доминирующим полом были самки. В уловах из оз. Лама соотношение полов составило 1,0 : 2,5 (28,6 % самцов и 71,4 % самок) и достоверно отличалось от соотношения 1 : 1 ($\chi^2 = 10,28$, $df = 1$, $p \leq 0,001$).

В оз. Собачье самки менее значительно, но все же преобладали над самцами по численности: 1,0 : 1,4 (40,3 % самцов и 59,7 % самок) ($\chi^2 = 9,20$, $df = 1$, $p \leq 0,001$). В оз. Кутарамакан наблюдается картина примерно одинаковая с популяцией оз. Собачье: 1,0 : 1,5 (40,2 % самцов и 59,8 % самок). В речных же популяциях ряпушки доминируют самцы. В популяции енисейской ряпушки соотношение полов 2,3 : 1,0 (69,4 % самцов и 30,6 % самок) ($\chi^2 = 37,77$, $df = 1$, $p \leq 0,001$). В р. Хатанга доля самцов была максимальна 31,3 : 1,0 (96,9 % самцов и 3,1 % самок) (рис. 15).

Таблица 9. Линейный и весовой рост ряпушки исследованных водоемов

Возраст	Пол	Водоем									
		оз. Лама		оз. Собачье		оз. Кутарамакан		р. Енисей		р. Хатанга	
		Sm	Q	Sm	Q	Sm	Q	Sm	Q	Sm	Q
0+	♂	–	–	120	15	–	–	–	–	–	–
	♀	–	–	113	12	–	–	–	–	–	–
	juv	–	–	98; 105	7,2; 9,3	–	–	–	–	–	–
1+	♂	–	–	128; 138	18; 24	–	–	–	–	–	–
	♀	–	–	134	24,5	–	–	–	–	–	–
	juv	–	–	<u>102–122</u> 114±6,11	<u>9,4–17,0</u> 13,8±2,28	–	–	–	–	–	–
2+	♂	–	–	–	–	135	21,3	–	–	–	–
	♀	–	–	<u>120–162</u> 143,8±10,31	<u>14,7–33,0</u> 24,7±4,19	126	17,1	–	–	–	–
3+	♂	177	47	<u>123–204</u> 182,0±15,09	<u>16,5–72,0</u> 53,5±10,21	<u>134–159</u> 146,3±2,35	<u>18,4–36,6</u> 26,0±1,43	<u>159–200</u> 183,1±1,35	<u>32–72</u> 54,5±1,41	–	–
	♀	–	–	<u>125–130</u> 127,0±1,08	<u>16–20</u> 18,0±0,85	<u>127–160</u> 148,1±1,94	<u>17,8–33,8</u> 28,2±1,08	<u>161–204</u> 187,6±2,15	<u>34–82</u> 60,9±2,36	–	–
4+	♂	178; 185	45; 48	<u>206–245</u> 220,4±4,21	<u>63–123</u> 83,3±6,41	<u>132–166</u> 152,8±2,08	<u>19–38</u> 30,0±1,22	<u>155–203</u> 183,1±0,97	<u>33–74</u> 54,2±0,87	–	–
	♀	<u>165–214</u> 192,0±8,63	<u>42–85</u> 66,2±7,79	<u>124–235</u> 197,0±15,57	<u>18–111</u> 67,9±12,70	<u>150–166</u> 157,5±0,93	<u>28,7–43,8</u> 34,9±0,75	<u>160–206</u> 188,7±1,97	<u>38–88</u> 61,2±2,22	–	–
5+	♂	<u>175–232</u> 206,6±6,34	<u>47–113</u> 75,8±8,06	<u>142–250</u> 228,6±3,54	<u>22–126</u> 96,1±3,24	169	39,6	<u>170–219</u> 189,1±2,28	<u>41–92</u> 61,7±2,31	–	–
	♀	<u>174–223</u> 198,0±3,00	<u>43–109</u> 71,9±4,12	<u>126–250</u> 226,5±4,49	<u>18–134</u> 93,7±4,14	<u>146–179</u> 164,9±4,23	<u>30,3–46,5</u> 39,7±2,22	<u>181–223</u> 198,3±3,75	<u>51–105</u> 68,9±3,73	–	–

Возраст	Пол	Водоем									
		оз. Лама		оз. Собацье		оз. Кутарамакан		р. Енисей		р. Хатанга	
		Sm	Q	Sm	Q	Sm	Q	Sm	Q	Sm	Q
6+	♂	223;242	99;104	$\frac{224-248}{234,7\pm1,43}$	$\frac{74-131}{104,7\pm2,83}$	–	–	$\frac{178-200}{189,8\pm4,33}$	$\frac{56-73}{65,6\pm3,23}$	$\frac{226-261}{241,5\pm4,81}$	$\frac{90-142}{110,5\pm5,96}$
	♀	$\frac{180-244}{220,9\pm6,88}$	$\frac{70-136}{103,0\pm7,37}$	$\frac{145-260}{238,5\pm2,45}$	$\frac{22-140}{112,1\pm2,96}$	176	45	$\frac{190-226}{204,0\pm4,31}$	$\frac{64-127}{84,7\pm6,32}$	–	–
7+	♂	$\frac{185-267}{241,2\pm5,38}$	$\frac{59-113}{86,7\pm15,60}$	$\frac{215-254}{238,3\pm1,28}$	$\frac{71-135}{108,0\pm2,39}$	–	–	$\frac{186-232}{212,3\pm13,69}$	$\frac{54-117}{91,7\pm19,20}$	$\frac{232-271}{245,7\pm3,00}$	$\frac{96-152}{119,0\pm4,13}$
	♀	$\frac{216-267}{241,2\pm5,38}$	$\frac{90-164}{125,2\pm8,14}$	$\frac{226-266}{244,3\pm0,97}$	$\frac{88-161}{115,6\pm2,06}$	–	–	191; 232	58; 117	262	160
8+	♂	–	–	$\frac{234-255}{244,7\pm3,06}$	$\frac{95-142}{117,0\pm7,22}$	–	–	–	–	$\frac{246-265}{255,2\pm3,43}$	$\frac{118-162}{141,2\pm7,34}$
	♀	266	157	$\frac{234-260}{247,9\pm1,60}$	$\frac{106-148}{125,7\pm3,06}$	–	–	–	–	–	–
9+	♀	–	–	253; 258	141; 148	–	–	–	–	–	–

Примечание. juv – неполовозрелые особи; Sm – длина по Смитту, мм; Q – масса, г; приведены пределы варьирования показателя и среднее значение ± стандартная ошибка. Если в группе две особи, то данные о длине и массе даны через точку с запятой

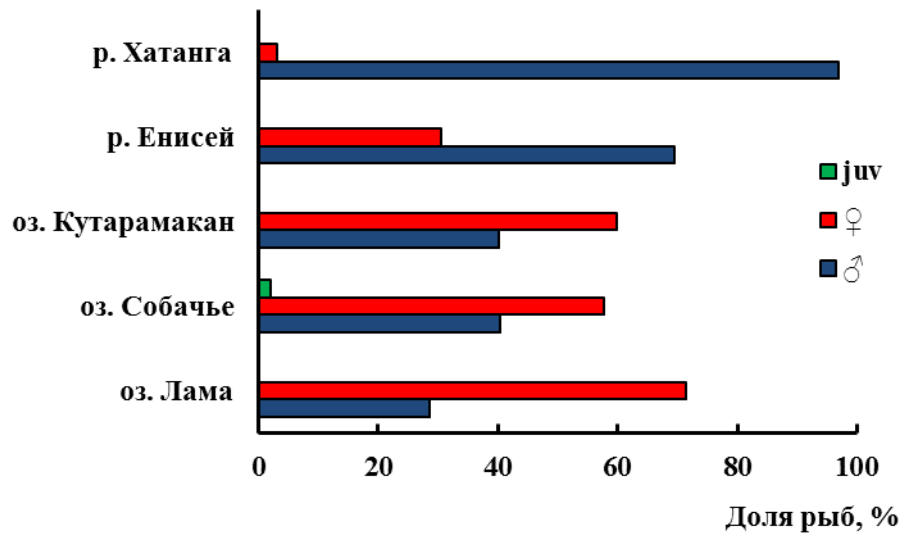


Рис. 15. Соотношение полов популяций ряпушки в исследованных водоемах

Примечание. juv– неполовозрелые особи

Возрастной состав самцов и самок исследованных популяций представлен на рисунке 16. Следует отметить, что у озерных ряпушек численность самок преобладает над численностью самцов как в младших возрастных группах, так и в старших. Лишь у ряпушки оз. Собачье в младших возрастах преобладают самцы, что более характерно для ряпушки из рек.

В заключение следует отметить, что стадия зрелости гонад рыб из исследовательских уловов была оценена нами как II–III, III–IV и IV. Только в оз. Собачье 2 % особей оказались неполовозрелыми.

Плодовитость ряпушки исследованных популяций. Анализ показателей плодовитости сибирской ряпушки из исследованных нами популяций выявил их относительно низкие значения (табл. 10). Действительно, согласно литературе, индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) проходной ряпушки р. Пясины достигает 51,5 тыс. икринок в возрасте 12+ лет, а индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) – 71,4 икринок/г (Ольшанская, 1967).

Показатели же ИАП и ИОП для ряпушки рассматриваемых нами водоемов сравнимы с показателями плодовитости мелкой ряпушки *C. albula* оз. Ладожское (табл. 10). Так, ИАП туруханской ряпушки из уловов нижнего течения р. Енисей («Левинские пески») изменяется в пределах от 1729 до 8477 икринок. При этом минимальная абсолютная плодовитость отмечена у особи в возрасте 4+ лет, а максимальная – 5+ лет.

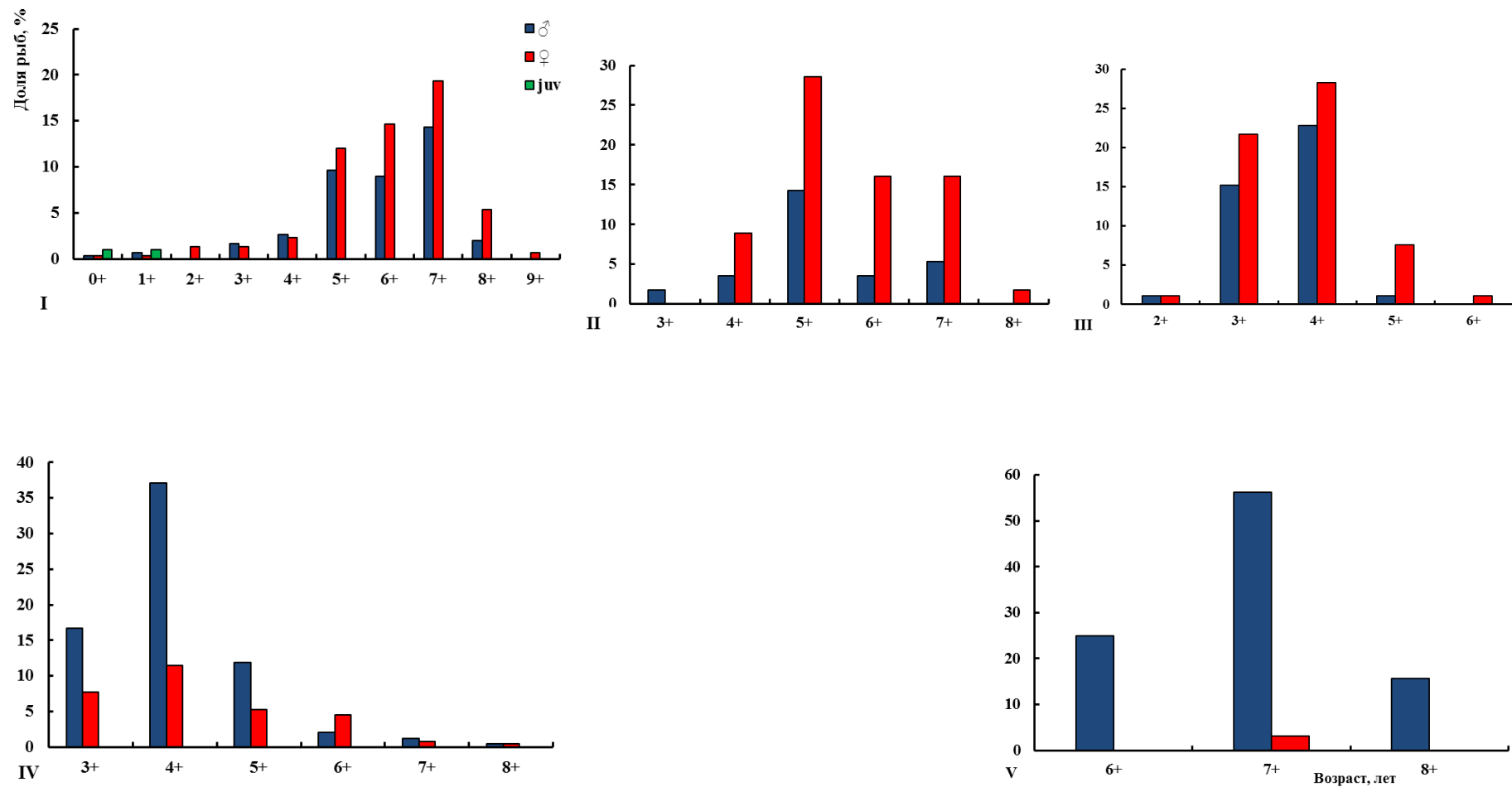


Рис. 16. Возрастной состав самцов и самок ряпушек из исследованных водоемов.

I – оз. Собачье, II – оз. Лама, III – оз. Кутарамакан, IV – р. Енисей, V – р. Хатанга; juv– неполовозрелые особи

Таблица 10. Плодовитость ряпушки исследованных водоемов

Водоем		Возраст								М	Lim	N
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	11+			
р. Енисей, туруханская форма (1)		–	–	<u>2,7</u> 58	<u>3,7</u> 57	<u>4,9</u> 66	–	–	–	<u>3,9</u> 59	<u>1,7–8,5</u> 25–89	42
Озерная	Лама (1)	–	–	–	<u>4,3</u> 54	<u>3,9</u> 54	<u>3,6</u> 40	–	–	<u>4,0</u> 52	<u>2,4–5,7</u> 28–69	8
	Кутарамакан (1)	–	–	<u>1,8</u> 58	<u>1,7</u> 48	<u>1,6</u> 41	–	–	–	<u>1,7</u> 51	<u>0,6–2,7</u> 19–76	34
	Томмот (2)	–	–	<u>1,5</u> 70	<u>2,1</u> 74	<u>2,8</u> 77	<u>3,1</u> 67	<u>5,5</u> 76	<u>15,0</u> 81	<u>5,0</u> 74	<u>1,3–15,0</u> 45–126	42
С. albula, оз. Ладожское	мелкая форма (3)	<u>0,7</u> 95	<u>1,0</u> 98	<u>1,3</u> 78	<u>2,2</u> 90	<u>3,4</u> 97	<u>6,2</u> 104	<u>8,0</u> 129	–	<u>3,3</u> 99	<u>0,7–8,0</u> 78–129	130
	крупная форма (рипус) (3)	–	–	<u>7,3</u> 48	<u>10,0</u> 51	<u>12,4</u> 53	<u>29,8</u> 81	–	–	<u>16,0</u> 58	<u>6,0–33,8</u> 33–90	27

Примечание. Над чертой – абсолютная плодовитость (тыс. шт.), под чертой – относительная плодовитость; М – среднее значение, Lim – пределы варьирования, N – число проанализированных рыб; в скобках указан источник: 1 – наши данные; 2 – Романов, 2000; 3 – Дятлов, 2002. Значения, выделенные **жирным шрифтом**, рассчитаны на основании опубликованных материалов авторов. Данные о плодовитости *C. albula* приведены для сравнения.

Среднее значение ИАП ряпушки из р. Енисей составляет 3872 икринки. ИОП в исследуемой выборке из р. Енисей имела значения от 24,7 до 88,6 икринок/г (в среднем 59,0 икринок/г). Следует отметить, что для ряпушки из р. Хатанга Лукьянчиковым (1967) указано аналогичное значение ИОП – 59 икринок/г.

Анализ показателей плодовитости ряпушки из озер плато Путорана – Лама и Кутарамакан, выявил заметное их снижение по сравнению с данными прошлого века ($p \leq 0,001$). Так, например, ранее для ряпушки озер этого региона ИОП составляла более 100 икринок/г (Ольшанская, 1967; Романов, 2000). У ряпушки наших сборов максимальная ИОП равна 76 икринок/г (оз. Кутарамакан). Среднее значение ИОП самок из озер Лама и Кутарамакан составило 52 икринки/г, что также ниже значений, описанных ранее другими исследователями.

Плодовитость ряпушки разных популяций в зависимости от возраста, размера и веса рыб приведена в таблице 11. В литературе есть указания, что с возрастом в связи с

изменением длины и массы самок изменяются и соответствующие показатели их плодовитости (Боброва, 1958; Дятлов, 2002). Корреляционный анализ этих показателей для енисейской ряпушки действительно выявил наличие положительных связей абсолютной плодовитости с длиной по Смитту ($r = +0,63$), массой тела ($r = +0,67$) и возрастом рыб ($r = +0,47$). У ряпушки же оз. Кутарамакан в слабой отрицательной зависимости ($r = -0,37$) от возраста рыбы находится относительная плодовитость. В популяции ряпушки оз. Лама корреляционных связей выявлено не было, в связи с недостаточным для получения статистически значимого результата числа рыб, хотя из данных таблицы также следует снижение показателей плодовитости с возрастом.

Таблица 11. Зависимость абсолютной (ИАП) и относительной (ИОП) плодовитости популяций ряпушки от возраста и размера самок у ряпушки разных водоемов

Водоем	Возраст, лет	Показатель					
		Длина по Смитту, мм	Масса тела, г	ИАП, икринок (шт.)	ИОП, икринок/г	d, мм	N
р. Енисей	3+	183	56	$\frac{2657-3914}{3261 \pm 224}$	$\frac{46-68}{58 \pm 3,4}$	1,14	6 (14,3)
	4+	192	65	$\frac{1729-4760}{3667 \pm 126}$	$\frac{25-73}{57 \pm 2,0}$	1,11	27 (64,3)
	5+	201	73	$\frac{3181-8477}{4895 \pm 601}$	$\frac{48-89}{66 \pm 4,6}$	1,12	9 (21,4)
оз. Лама	4+	204	78	$\frac{2863-5707}{4282 \pm 821}$	$\frac{40-67}{54 \pm 7,9}$	1,01	3 (37,5)
	5+	202	74	$\frac{2350-5166}{3905 \pm 593}$	$\frac{28-69}{54 \pm 9,0}$	0,93	4 (50,0)
	6+	180	89	3586	40	0,90	1 (12,5)
оз. Кутарамакан	3+	152	31	$\frac{640-2360}{1818 \pm 140}$	$\frac{21-76}{58 \pm 4,4}$	1,50	11 (32,4)
	4+	157	36	$\frac{723-2725}{1720 \pm 140}$	$\frac{19-73}{48 \pm 3,8}$	1,51	18 (52,9)
	5+	208	41	$\frac{836-2229}{1628 \pm 243}$	$\frac{21-58}{41 \pm 6,8}$	1,53	5 (14,7)

Примечание. Над чертой – пределы варьирования признака, под чертой – среднее значение $\pm$ стандартная ошибка; d – средний диаметр икры; N – число рыб каждого возраста, в скобках – в % от общего числа проанализированных рыб

Размеры зрелых неоплодотворенных икринок енисейской ряпушки варьируют от 0,90 до 1,30 мм при среднем значении 1,12 мм, что несколько меньше средних размеров икры ряпушки оз. Кутарамакан (табл. 11). Важно отметить, что ранее икра енисейской ряпушки была крупнее: по данным Устюгова (1972) во второй половине прошлого века размеры неоплодотворенной икры составляли в среднем 1,39 мм. Анализ литературы

показал, что по размерам икра современной ряпушки р. Енисей более близка икре мелкой формы европейской ряпушки Ладожского озера (Дятлов, 2002). Самая мелкая икра отмечена у ряпушки оз. Лама: размеры икринок варьировали от 0,80 до 1,12 мм. Анализ корреляции диаметра икры с такими параметрами, как длина по Смитту, масса и возраст самки, не выявил соответствующих зависимостей ни в одной из изучаемых выборок.

ГЛАВА IV. ОСОБЕННОСТИ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА ПОПУЛЯЦИЙ РЯПУШКИ ОЗЕР ПЛАТО ПУТОРАНА И РЕК ЗАПАДНОЙ И ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

Все исследованные нами последовательности депонированы в международную базу данных (NCBI: <https://ncbi.nlm.nih.gov/>) под номерами: *C. sardinella* – KU760906–KU760907, KU760909–KU760914, MT321281–MT321284, MT943155–MT943195, MT948113–MT948142, MT951293–MT951304, MT976153–MT976155, MT977036–MT977037, MT977042–MT977045, MT977038–MT977041, MT977046–MT977047, MT977031–MT977035, MT976147–MT976150, MT980805–MT980807, MT980824–MT980828, MT981354–MT981356, MT981391–MT981393, MT981394–MT981398; *C. peled* – MT992063–MT992064, MT993563. Ряпушка из р. Печора, видовая принадлежность и статус которой являются дискуссионными (Решетников, 1980; Sendek, 2002): MT951280–MT951292, MT985146–MT985148, MT985149–MT985153.

4.1 Внутрипопуляционное разнообразие ряпушки озер плато Путорана и рек Западной и Восточной Сибири

4.1.1 Полиморфизм нуклеотидной последовательности фрагмента гена первой субъединицы цитохром оксидазы (COI) митохондриальной ДНК (мтДНК)

Проведен анализ последовательностей участка гена COI мтДНК длиной 480 п. н. для 115 особей ряпушки из 16 популяций. Нуклеотидный состав (%) изученных последовательностей COI: аденин (20,8), тимин (30,6), цитозин (31,4) и гуанин (17,1).

Всего выявлено 34 варианта нуклеотидной последовательности, или гаплотипа. Наиболее частым оказался гаплотип C1: его частота для всей исследованной выборки в целом составила 58,3 %. Согласно литературным (Боровикова и др., 2016; Боровикова, 2017) и собственным данным этот вариант широко распространен у *C. albula* водоемов Европы и *C. sardinella* Сибири и Северной Америки. Почти все остальные обнаруженные нами гаплотипы происходят от него путем одной–двух нуклеотидных замен, вследствие чего сеть гаплотипов COI имеет звездообразную структуру с одним вариантом в центре и расположенным вокруг него множеством производных вариантов (рис. 17). Поэтому, хотя участок гена COI и применяется для видовой идентификации организмов (штрихкодирование) (Hebert et al., 2003), в случае европейской и сибирской ряпушек использование этого маркера не позволяет четко установить видовую принадлежность каждой конкретной особи.

Гаплотипы C2–C9 менее распространены в изученных популяциях ряпушки: как правило, каждый из них отмечен не более чем в двух выборках за исключением варианта

C2 – он присутствует в пяти (табл. 12). В ряде популяций обнаружены уникальные гаплотипы, то есть гаплотипы нигде, кроме конкретного водоема более не выявленные. Всего описано 25 таких вариантов: H1, S1, S2, M1–M4, NE1, Y1–Y4, Kur1, Sob1–Sob3, A1, A2, LN1, LN2, YA1, YA2, Ind1, Kol1 и Kol2. Важно, что уникальные гаплотипы встречаются не во всех популяциях. Так, они отмечены для саурея и зельди р. Печора, в выборках из рек Мессояха, Нейтаяха, Енисей, Анабар, Лена, Яна, Индигирка, Колыма, а также из озера Собачье и Курейского водохранилища. Не обнаружено уникальных гаплотипов COI у ряпушки из озер Лама и Кутарамакан и рек Пясины и Хатанга.

В большинстве случаев в выборке встречается 1–2 уникальных варианта, хотя есть и исключения. Например, у ряпушки р. Мессояха обнаружено четыре уникальных гаплотипа, частота которых составила 57,1 %. У ряпушки Курейского водохранилища все четыре взятые в анализ особи оказались носителями одного специфичного варианта Kur1, и частота его, соответственно, равна 100 %. Четыре уникальных варианта выявлено у ряпушки р. Енисей и три – у ряпушки оз. Собачье (табл. 12).

Основные показатели полиморфизма COI исследованных в работе выборок ряпушки приведены в таблице 13. Условно все проанализированные выборки можно разделить на три группы. **Первая группа** – выборки с достаточно высоким уровнем разнообразия последовательности COI: нуклеотидное разнообразие (π) варьирует от 0,00313 до 0,00694; **вторая** – со средним уровнем: π от 0,00119 до 0,00288; и **третья** – с низким уровнем: π от 0,0 до 0,00104.

Самый высокий уровень полиморфизма COI отмечен для ряпушки р. Мессояха (впадает в Тазовскую губу): значение нуклеотидного разнообразия здесь равно 0,00694, а гаплотипического (H) – 0,86 (табл. 13). Всего в выборке из семи особей описано пять гаплотипов – C1 и M1–M4, из которых первый имеет наибольшую частоту – 42,9 %. Варианты M1, M2 и M4 отличаются от гаплотипа C1 одной–двумя нуклеотидными заменами (p -дистанция 0,21–0,41 %), в то время как дифференциация C1 с гаплотипом M3 составила семь замен (p -дистанция 1,52 %). Следует отметить, что для последовательностей этой выборки выявлено и самое большое число переменных сайтов – 11, причем только в одном из них замена нуклеотида является синонимичной, остальные приводят к несинонимичным заменам аминокислот.

В целом дифференциация гаплотипов COI ряпушки р. Мессояха достаточно высока – 0,99 %, что позволяет предполагать сложное происхождение этой популяции, связанное с проникновением в водоем вселенцев из других регионов. Поскольку вариант M3 наиболее дифференцирован от остальных, выявленных здесь гаплотипов (p -дистанция варьирует от 1,51 до 1,95 %), то очевидно именно носители гаплотипа M3 и проникли

сюда из другого региона, в то время как гаплотипы M1, M2 и M4 имеют местное происхождение от распространенного C1.

К **первой** группе с высоким генетическим разнообразием, кроме популяции р. Мессояха, можно отнести также популяции рек Нейтаяха (впадает в Гыданскую губу) и Колыма и саурея из р. Печора (табл. 13). Например, в выборке из р. Колыма все четыре особи оказались носителями разных гаплотипов (гаплотипическое разнообразие $H = 1,0$). Так, одна особь ряпушки из этой реки характеризовалась наличием распространённого варианта C1. Кроме того, здесь выявлен гаплотип C9, который ранее был описан для европейской ряпушки оз. Горелое, Соловецкие острова (номер NCBI KX457957). Два гаплотипа – Kol1 и Kol2 являются уникальными. Среднее значение p -дистанции для четырех гаплотипов ряпушки р. Колыма составило 0,32 %; нуклеотидное разнообразие – самое низкое среди всех выборок первой группы: $\pi = 0,00313$.

Три последовательности COI фрагмента ряпушки р. Нейтаяха отнесены к двум гаплотипам – C1 и NE1, причем уникальный гаплотип NE1 отличается от распространенного C1 тремя нуклеотидными заменами (p -дистанция 0,64 %).

Высокий уровень разнообразия оказался и в выборке ряпушки формы саурей из р. Печора: для шести особей описано три гаплотипа – C3, S1 и S2. Следует отметить, что это единственная выборка, где распространенный вариант C1 не обнаружен. Наиболее частым здесь является гаплотип C3: частота его достигает 66,7 %. Интересно, что идентичную гаплотипу C3 саурея нуклеотидную последовательность имеет европейская ряпушка из Германии (номер NCBI KM286544) (рис. 17). Этот факт подтверждает бóльшую близость саурея ряпушке Европы, в то время как зельдь р. Печора считается более близкой ряпушке сибирской (Соловкина, 1974; Решетников, 1980; Сендек, 1998). Дифференциация гаплотипов, описанных для саурея, варьирует от 0,43 до 0,86 %, в среднем – 0,72 %.

Во **вторую** выделенную нами по уровню полиморфизма COI группу отнесены зельдь из р. Печора, а также выборки из рек Анабар, Енисей, Лена, Индигирка, Яна и двух озер плато Путорана – Собачье и Лама. Несмотря на то, что выборка ряпушки из р. Енисей является самой многочисленной в нашем исследовании – она представлена 20 особями, уровень полиморфизма COI в ней оказался ниже, чем в малочисленных выборках из рек Мессояха, Нейтаяха, Колыма и выборке саурея Печоры. Данный факт позволяет сделать предположение, что уровень генетического разнообразия, фиксируемый нами, в меньшей степени связан с объемом анализируемой выборки, а обусловлен иными причинами, в частности, особенностями происхождения рассматриваемых популяций.

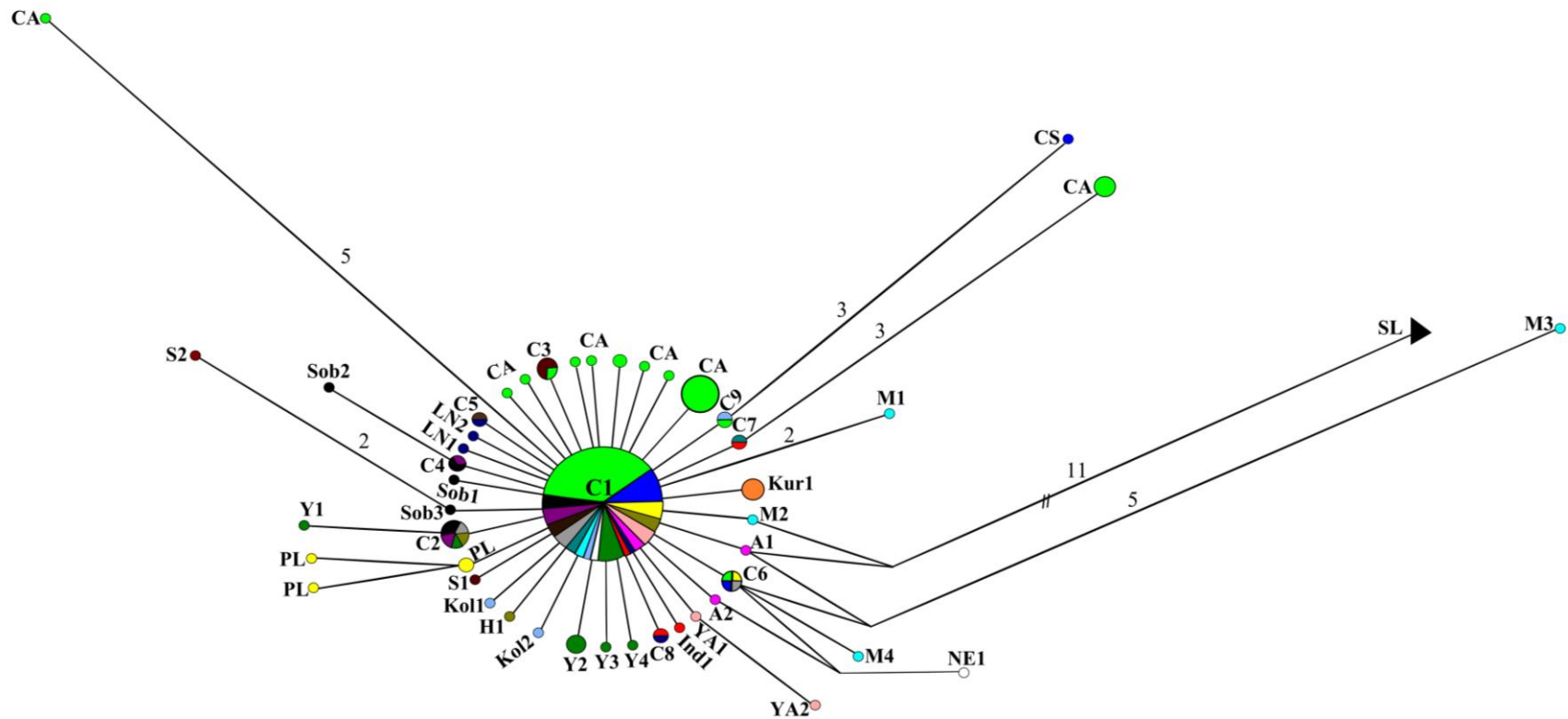


Рис. 17. Сеть гаплотипов COI фрагмента, выявленных в исследованных популяциях ряпушки

Диаметр круга соответствует частоте гаплотипа. Длина отрезков, соединяющих гаплотипы, соответствует одной нуклеотидной замене. Если число нуклеотидных замен больше 1, то их число указано рядом с отрезком, соединяющим гаплотипы. Цветом обозначены популяции: оливковый – р. Печора («зельдь»), бордовый – р. Печора («саурей»), бирюзовый – р. Мессояха, белый – р. Нейтаяха, оранжевый – Курейское водохранилище, зеленый – р. Енисей, серый – р. Пясина, темно-бирюзовый – р. Хатанга, розовый – р. Анабар, темно-синий – р. Лена, светло-розовый – р. Яна, красный – р. Индигирка, голубой – р. Колыма, черный – оз. Собачье, фиолетовый – оз. Лама, коричневый – оз. Кутарамакан; материал из Генбанка (NCBI): синий (CS) – сибирская ряпушка *C. sardinella*; салатовый (CA) – европейская ряпушка *C. albula*; желтый (PL) – пелядь *C. peled*; треугольник (SL) – нельма *Stenodus leucichthys*.

Таблица 12. Частоты гаплотипов (%) COI и мтДНК в исследованных популяциях ряпушки

Г	Популяции															
	PC		MS	NCH	KV	L	SOB	KUT	YE	PS	KH	AN	LN	YA	IN	KL
	PCz	PCs														
COI																
C1	71,4	0	42,9	66,7	0	66,6	46,7	83,3	65,0	75,0	75,0	71,4	33,3	66,7	40,0	25,0
C2	14,3	0	0	0	0	16,7	20,0	0	5,0	12,5	0	0	0	0	0	0
C3	0	66,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C4	0	0	0	0	0	16,7	13,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C5	0	0	0	0	0	0	0	16,7	0	0	0	0	16,7	0	0	0
C6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12,5	0	0	0	0	0	0
C7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25,0	0	0	0	20,0	0
C8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16,7	0	20,0	0
C9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25,0
УГ, абс.ч.	1	2	4	1	1	0	3	0	4	0	0	2	2	2	1	2
УГ, частота в %	14,3	33,3	57,1	33,3	100	0	20,0	0	30,0	0	0	28,6	33,3	33,3	20,0	50,0
N	7	6	7	3	5	6	15	6	20	8	4	7	6	6	5	4

Примечание. Г – гаплотипы, УГ – уникальные гаплотипы, абс. ч. – абсолютное число, N – объем выборки; PCz – зельдь, р. Печора; PCs – саурей, р. Печора; MS – р. Мессояха, NCH – р. Нейтаяха, KV – Курейское водохранилище, L – оз. Лама, SOB – оз. Собачье, KUT – оз. Кутарамакан, YE – р. Енисей, PS – р. Пясины, KH – р. Хатанга, AN – р. Анабар, LN – р. Лена, YA – р. Яна, IN – р. Индигирка, KL – р. Колыма; для табл. 12 и 14.

Таблица 13. Показатели полиморфизма COI мтДНК исследованных выборок ряпушки

Водоем	N	h	S	H _d	π	k
р. Печора, зельдь	7	3	2	0,52	0,00119	0,571
р. Печора, саурей	6	3	5 (1)	0,60	0,00389	1,867
р. Мессояха	7	5	11 (1)	0,86	0,00694	3,333
р. Нейтаяха	3	2	3	0,67	0,00417	2,000
Курейское вдхр.	5	1	0	0,0	0,0	0,0
оз. Собачье	15	6	5 (2)	0,76	0,00226	1,086
оз. Лама	6	3	2	0,60	0,00139	0,667
оз. Кутарамакан	6	2	1	0,33	0,00069	0,333
р. Енисей	20	6	5 (2)	0,57	0,00158	0,758
р. Пяси́на	8	3	2	0,46	0,00104	0,500
р. Хатанга	4	2	1	0,50	0,00104	0,500
р. Анабар	7	3	2	0,52	0,00119	0,571
р. Лена	6	5	4	0,93	0,00278	1,333
р. Я́на	6	3	2 (1)	0,60	0,00181	0,867
р. Индигирка	5	4	3	0,90	0,00250	1,200
р. Колы́ма	4	4	3	1,00	0,00313	1,500

Примечание. N — число проанализированных последовательностей; h — число гаплотипов; S — число полиморфных сайтов, в скобках указано число парсимоничных сайтов; H_d — гаплотипическое разнообразие; π — нуклеотидное разнообразие; k — среднее число нуклеотидных различий (на сайт); для табл. 13 и 15.

Для ряпушки р. Енисей описано шесть гаплотипов, из которых C1 и C2 отмечены в других выборках, а Y1, Y2, Y3 и Y4 являются уникальными. Наиболее частым, как и в большинстве других исследованных нами популяций, оказался гаплотип C1 – частота его составила 65,0 % (табл. 12). Второй по частоте здесь гаплотип Y2: он обнаружен у трех особей (15,0 %). Гаплотипы C2, Y1, Y3 и Y4 встречены единично. Гаплотип C2 кроме енисейской ряпушки обнаружен также у печорской зельди, у ряпушки реки Пяси́на и озер Собачье и Лама. Число замен между распространенным гаплотипом C1 и другими гаплотипами енисейской ряпушки равно одной–двум (*p*-дистанция варьирует от 0,21–0,43 %). В целом, дифференциация гаплотипов ряпушки р. Енисей невелика и изменяется в пределах от 0,21 до 0,64 %, в среднем составляя 0,40 %.

Секвенирование COI фрагмента 15 образцов ряпушки из оз. Собачье (Норило-

Пясинская гидросистема), как и в случае енисейской ряпушки, выявило шесть гаплотипов: C1, C2, C4 и Sob1–Sob3. Варианты C1 и C2 являются общими для выборки из этого озера и из р. Енисей. Наиболее частым является гаплотип C1: носителями его оказались семь особей (46,7 %). Однако если в выборке из р. Енисей вариант C2 был единичным, то здесь частота его достигает 42,9 % (три особи). Гаплотип C4 помимо двух экземпляров ряпушки из оз. Собачье обнаружен у особи из оз. Лама. Остальные три уникальных гаплотипа единичны и отличаются от варианта C1 одной–двумя нуклеотидными заменами. Среднее значение *p*-дистанции между гаплотипами COI ряпушки данной выборки составило 0,40 %.

Несмотря на то, что озера Собачье и Лама находятся в одной гидросистеме, уровень нуклеотидного разнообразия первого превышает этот параметр для выборки из второго водоема более чем в 1,5 раза – 0,00226 и 0,00139, соответственно (табл. 13). Шесть особей из оз. Лама оказались носителями трех гаплотипов – C1, C2 и C4, которые отмечены нами и в других выборках (табл. 12); уникальных гаплотипов здесь не выявлено. Большая часть особей этой популяции являются носителями гаплотипа C1 (66,7 %), варианты C2 и C4 единичны. Значения *p*-дистанции между гаплотипами этой выборки варьируют от 0,21 до 0,43 %, в среднем 0,28 %.

Можно предположить, что уровень разнообразия в выборке ряпушки из оз. Лама ниже, чем в оз. Собачье вследствие разницы объемов выборок из этих водоемов. Однако, хотя объем выборок из рек Лена и Индигирка равен таковому выборки из оз. Лама, показатели нуклеотидного полиморфизма для них сопоставимы с показателями для ряпушки оз. Собачье (табл. 13). Так, для шести особей из р. Лена описано пять гаплотипов COI: отмеченные в других выборках C1, C5 и C8 и уникальные LN1 и LN2. С наибольшей частотой встречается гаплотип C1 (табл. 12). Гаплотип C8, кроме ленской ряпушки оказался характерен для ряпушки из р. Индигирка, а вариант C5 обнаружен у особи из оз. Кутарамакан (плато Путорана). Дифференциация гаплотипов ряпушки этой реки невысока: показатели *p*-дистанции варьируют от 0,21 до 0,43 %, в среднем – 0,34 %.

Последовательности COI ряпушки р. Индигирка отнесены к четырем гаплотипам: C1, C7, C8 и Ind1. С наибольшей частотой отмечен гаплотип C1 – 40,0 % (табл. 12). Варианты C7 и C8 встречаются также у ряпушки рек Хатанга и Лена, соответственно; гаплотип Ind1 – уникальный. Дифференциация гаплотипов согласно значениям *p*-дистанции небольшая – от 0,21 до 0,42 %, в среднем 0,32 %. Шесть последовательностей COI фрагмента ряпушки р. Яна принадлежат трем гаплотипам: C1, YA1 и YA2. Наиболее частый – гаплотип C1: носителями его являются 66,7 % особей. Гаплотипы YA1 и YA2 уникальны для данной выборки и отличаются от массового одной–двумя нуклеотидными

заменами: p -дистанция 0,21–0,41 %, в среднем – 0,28 %.

Семь проанализированных последовательностей COI зельди оказались отнесены к трем гаплотипам – C1, C2 и H1 (рис. 17). Доля особей – носителей распространенного гаплотипа C1 составила 71,4 %. Частота гаплотипа C2 равна 14,3 %, что сопоставимо с частотами этого гаплотипа в других выборках (табл. 12). Гаплотип H1 уникален для зельди. Значение p -дистанции между гаплотипами составляет 0,21–0,41 %, в среднем – 0,28 %.

В случае выборки из р. Анабар семь последовательностей COI относятся к трем вариантам, из которых C1 имеет наибольшую частоту – 71,4 %, а гаплотипы A1 и A2 типичны только для этой популяции. Дифференциация последних с C1 невелика и составляет 0,21 % (один нуклеотид). Максимальная дистанция отмечена между A1 и A2 и равна 0,43 %.

Третью группу с низким уровнем полиморфизма COI фрагмента мтДНК образуют выборки ряпушки из рек Хатанга и Пясины, озера Кутарамакан и Курейского водохранилища. Для ряпушки из р. Пясины выявлено три варианта: C1, C2 и C6. Число особей, имеющих распространенный гаплотип C1, равно 75,0 % (табл. 12). Гаплотипы C2 и C6 отличаются от гаплотипа C1 одной нуклеотидной заменой каждый (p -дистанция 0,21 %). Вариант C2, по-видимому, является типичным для водоемов полуострова Таймыр и прилегающих территорий: как уже указывалось выше, этот гаплотип выявлен у ряпушки озер Собачье и Кутарамакан, а также реки Енисей. Частота его в р. Пясины составляет 12,5 % (табл. 12). Следует отметить, что интересным является факт обнаружения варианта C2 у ряпушки р. Печора, что может свидетельствовать, с одной стороны, о потоке генов между регионами (бассейн Карского моря и полуостров Таймыр), или с другой – об общности происхождения рассматриваемых популяций.

Гаплотип C6 кроме пясинской ряпушки ранее был описан для популяции европейской ряпушки *C. albula* из оз. Плещеево (номер NCBI KT254047), сибирской ряпушки (*C. sardinella*) из Северной Америки (MH807251) и пеляди (*C. peled*) из Чехии (HQ960662).

Для ряпушки р. Хатанга описано два гаплотипа – C1 и C7, из которых наиболее массовым является опять же вариант C1 (75,0 %). Вариант C7 кроме хатангской выборки выявлен у ряпушки из р. Индигирка. Значение p -дистанции внутри данной группы составило 0,21 %. Два гаплотипа также обнаружено и в оз. Кутарамакан (Хантайская гидросистема). С частотой 83,3 % здесь встречается вариант C1, гаплотип C5 помимо ряпушки этого озера выявлен у одной особи из р. Лена. Дифференциация C1 и C5 составила 0,21 %.

Отсутствует полиморфизм в выборке из Курейского водохранилища (басс. р. Енисей). Все взятые в анализ особи из этого водоема (5 экз.) оказались носителями одного, характерного только для данной выборки гаплотипа Kur1. От распространенного гаплотипа C1 этот вариант отличается лишь одной нуклеотидной заменой (*p*-дистанция 0,21 %). Также все четыре последовательности COI фрагмента пеляди оз. Кутарамакан, взятые для сравнения, оказались отнесены к распространенному гаплотипу C1.

Таким образом, дифференциация между распространенным вариантом C1 и остальными описанными нами гаплотипами в подавляющем большинстве случаев не превышает одной–двух нуклеотидных замен (*p*-дистанция 0,21–0,43 %). Максимальное значение *p*-дистанции, равное 1,52 %, отмечено между гаплотипом C1 и вариантом M3, выявленным в р. Мессояха. В целом же максимальная дифференциация наблюдается между вариантами M3 (р. Мессояха) и S2 (саурей) – 2,19 %. (прил. 7).

4.1.2. Полиморфизм нуклеотидной последовательности гена *nd1* мтДНК

Полученные сиквенсы ND1 фрагмента ряпушки варьировали по длине от 1867 п. н. до 2046 п. н. Последовательность включала в себя ген первой субъединицы НАДН-дегидрогеназного комплекса (*nd1*) и прилегающие к нему участки, кодирующие молекулы рибосомальной и транспортных РНК (16S рРНК, тРНК аминокислоты лейцина на 5'-конце фрагмента и аминокислот изолейцина и глутамина на 3'-конце). Однако при построении сети гаплотипов мы использовали только белок-кодирующий участок ND1 фрагмента длиной 975 п. н. (*nd1* ген), о чем было сказано выше (см. Главу II «Материалы и методы исследования»).

В ходе работы нами определено 105 нуклеотидных последовательностей *nd1* гена, которые оказались объединены в 76 гаплотипов. Таким образом, можно сказать, что этот участок мтДНК характеризуется в два раза более высоким уровнем разнообразия, чем COI фрагмент.

Девять вариантов – N1–N9 были отмечены более, чем в одной выборке, из них наибольшее число раз – гаплотип N1. Носителями этого варианта оказались шесть особей из пяти популяций: зельдь р. Печора, а также ряпушка рек Хатанга, Яна, Индигирка и Колыма. Частота встречаемости варианта N1, таким образом, составила 5,7 % (табл. 14). Остальные гаплотипы уступают по своей встречаемости N1. Например, носителями N2 и N3 являются 4,8 % и 3,8 % особей, соответственно. Отметим, что помимо своей низкой частоты эти варианты отличаются еще и тем, что встречаются в довольно ограниченном районе – водоемах плато Путорана; озерах Собачье, Лама и Кутарамакан.

Для *nd1* гена мтДНК ряпушки выявлена высокая доля уникальных гаплотипов: их

общая частота в проанализированной выборке составила 61,9 % (65 гаплотипов). Наибольшее число уникальных гаплотипов – 15, или 23,1 % от общего их числа, обнаружено в популяции ряпушки р. Енисей, которая является самой многочисленной выборкой (17 особей). В выборках ряпушки из рек Печора (саурей), Мессояха, Нейтаяха, Анабар и Курейского водохранилища присутствовали только уникальные гаплотипы. Ряпушка из оз. Кутарамакан оказалась мономорфной по уникальному гаплотипу Kut.

Анализ сети гаплотипов *nd1* был проведен с использованием данных NCBI о 38 последовательностях европейской и сибирской ряпушек и пеляди (номера их указаны в Главе II). Таким образом, в целом совместно с нашими последовательностями проанализированы филогенетические отношения 143 гаплотипов трех видов рода *Coregonus* (рис. 18). На сети хорошо выделяются две большие гаплогруппы, или филогенетические линии, с центральными гаплотипами N1 и CA1, от которых происходят выявленные нами варианты последовательностей. При этом в группу CA1 оказались отнесены варианты европейской ряпушки из NCBI.

Важно отметить, что все гаплотипы, обнаруженные в выборках из рек Хатанга, Анабар, Лена, Яна, Индигирка и Колыма принадлежат только гаплогруппе N1. В этой же группе оказались и последовательности сибирской ряпушки из бухты Тикси (море Лаптевых) (KT267306), рек Енисей (KX151808–KX151811) и Курейка (JN629025–JN629029), взятые из GenBank.

В выборках же ряпушки из рек Печора (саурей и зельдь), Мессояха, Нейтаяха, Енисей, Пясины выявлены варианты как кластера N1, так и кластера CA1, что свидетельствует о сложном формировании популяций этих водоемов, предполагающем проникновение в них представителей разных филогенетических линий, неоднократное заселение этих водоемов в разное историческое время. В этих популяциях наблюдается смешение филогенетической линии N1, очевидно типичной для сибирской (восточносибирской) ряпушки, и линии, происхождение которой связано с западными, европейскими, регионами (линия CA1). Однако важно отметить, что дифференциация между этими кластерами невелика и не превышает внутривидового уровня (*p*-дистанция равна 0,81 %).

Как и в ходе анализа полиморфизма COI, в случае *nd1*, мы также разделили все проанализированные выборки на три группы в зависимости от уровня полиморфизма последовательностей. В **первой группе** показатели нуклеотидного разнообразия (π) довольно высоки: от 0,00469 до 0,00889; **вторая группа** отличается средним уровнем полиморфизма: $\pi = 0,00377–0,00440$; и **третья группа** характеризуется низким уровнем разнообразия: $\pi = 0,0–0,00287$.

Таблица 14. Частоты гаплотипов (%) *nd1* мтДНК в исследованных популяциях ряпушки

Г	Популяции															
	PC		MS	NCH	KV	L	SOB	KUT	YE	PS	KH	AN	LN	YA	IN	KL
	PCz	PCs														
N1	14,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33,3	0	0	33,3	16,7	25,0
N2	0	0	0	0	0	12,5	9,1	75,0	0	0	0	0	0	0	0	0
N3	0	0	0	0	0	12,5	27,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N4	0	0	0	0	0	12,5	18,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N5	0	0	0	0	0	0	18,2	0	0	14,3	0	0	0	0	0	0
N6	0	0	0	0	0	0	0	0	5,9	0	0	0	16,7	0	0	0
N7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16,7	0	0	25,0
N8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16,7	25,0
N9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16,7	16,7	0
УГ, абс. ч.	5	6	6	3	4	5	3	1	14	4	2	1	4	3	3	1
УГ, %	85,7	100	100	100	100	62,5	27,2	25,0	94,1	85,7	66,7	100	66,6	50,0	50,1	25,0
N	7	7	6	3	5	8	11	4	17	7	3	1	6	6	6	4

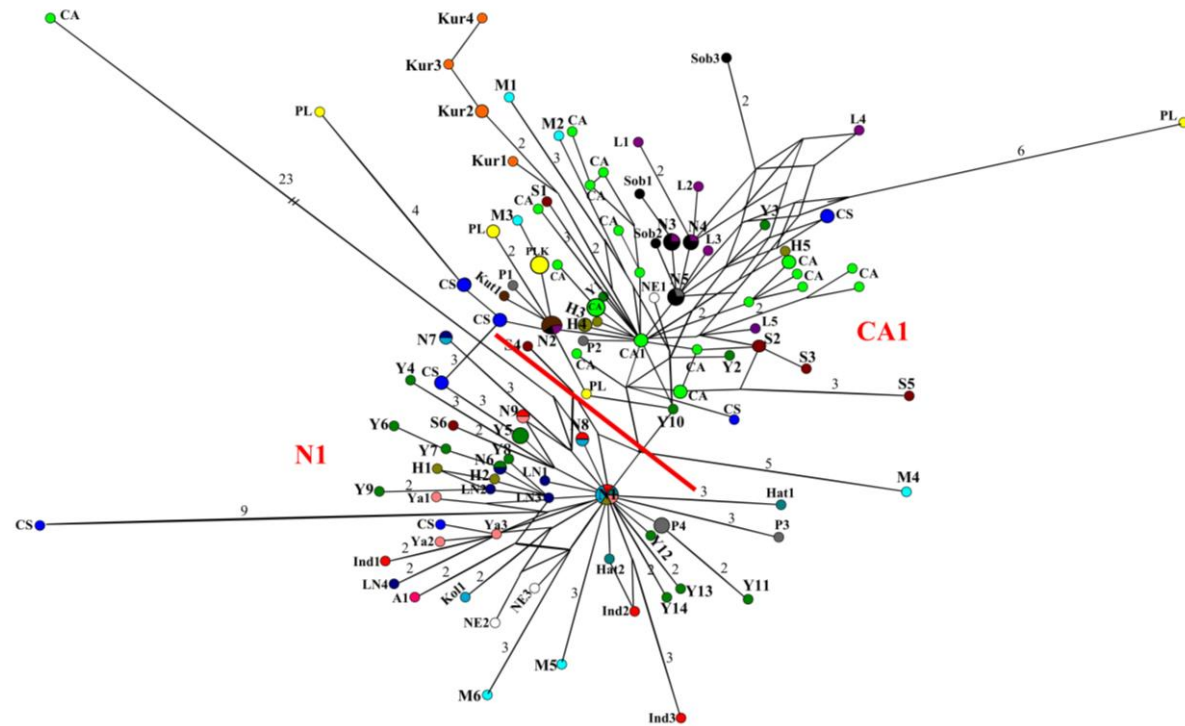


Рис. 18. Сеть гаплотипов *nd1*, выявленных в исследованных популяциях ряпушки

Диаметр круга соответствует частоте гаплотипа. Длина отрезков, соединяющих гаплотипы, соответствует одной нуклеотидной замене. Если число нуклеотидных замен больше 1, то их число указано рядом с отрезком, соединяющим гаплотипы. Цветом обозначены популяции: оливковый – р. Печора («зельдь»), бордовый – р. Печора («саурей»), бирюзовый – р. Мессояха, белый – р. Нейтаяха, оранжевый – Курейское водохранилище, зеленый – р. Енисей, серый – р. Пясины, темно-бирюзовый – р. Хатанга, розовый – р. Анабар, темно-синий – р. Лена, светло-розовый – р. Яна, красный – р. Индигирка, голубой – р. Колыма, черный – оз. Собачье, фиолетовый – оз. Лама, коричневый – оз. Кутармакан; желтый – пелядь из оз. Кутармакан. Материал из Генбанка (NCBI): синий (CS) – сибирская ряпушка *C. sardinella*; салатовый (CA) – европейская ряпушка *C. albula*; желтый (PL) – пелядь *C. peled*

Самый высокий уровень генетического разнообразия был опять же выявлен для ряпушки из р. Мессояха: нуклеотидное разнообразие $\pi = 0,00889$ и среднее число нуклеотидных различий (на сайт) $k = 8,667$ оказались максимальными среди всех исследованных выборок ряпушки (табл. 15). Все шесть гаплотипов М1–М6 ряпушки этой популяции являются уникальными; среднее значение p -дистанции между ними составило 0,91 %. Максимальная дифференциация 1,27 % характерна для гаплотипов М1 и М6, первый из которых принадлежит гаплогруппе СА1, а второй – к гаплогруппе N1. К кластеру СА1 также относятся варианты М2 и М3, а к кластеру N1 – М5. Принадлежность гаплотипа М4 к какой-либо гаплогруппе установить сложно, так как он в сети занимает промежуточную позицию между ними.

К **первой группе** с высокими показателями полиморфизма помимо ряпушки из р. Мессояха можно отнести также зельдь и саурей из Печоры и ряпушку р. Енисей (табл. 15). Анализ последовательностей *nd1* гена зельди выявил шесть гаплотипов – N1 и Н1–Н5 (рис. 18). Следует отметить, что три особи, характеризовались гаплотипами, принадлежащими кластеру N1 (гаплотипы N1, Н1 и Н2), в то время как остальные четыре – являлись носителями гаплотипов кластера СА1 (гаплотипы Н3–Н5). Число переменных сайтов в последовательности равно 11, причем пять из них несинонимичны, то есть приводят к изменению последовательности аминокислот в кодируемом белке (табл. 15). Значения p -дистанции между гаплотипами *nd1* варьируют от 0,10 до 0,94 %, в среднем – 0,51 %. Большая часть обнаруженных вариантов (S1–S5) саурея относится к гаплогруппе СА1 (рис. 18), что сближает эту форму с европейской ряпушкой. Лишь вариант S6 принадлежит к группе N1. Среднее значение p -дистанции между вариантами последовательностей *nd1* для саурея составляет 0,68 % при вариациях от 0,10 до 1,05 %.

Анализ полиморфизма 17 нуклеотидных последовательностей *nd1* гена ряпушки р. Енисей выявил 15 гаплотипов: N6 и Y1–Y14. Гаплотип N6 кроме енисейской ряпушки обнаружен у ряпушки из р. Лена; остальные 14 гаплотипов являются уникальными. Наиболее распространен из перечисленных гаплотип Y5 – его частота составила 17,6 % (табл. 14). Этот вариант принадлежит кластеру N1, как и большая часть гаплотипов этой выборки. Однако к группе СА1 принадлежат Y1–Y3 и Y10 (рис. 18). Показатели p -дистанции между гаплотипами ряпушки р. Енисей варьируют от 0,10 до 1,05 %, составляя в среднем 0,58 %. Максимальное значение этой характеристики отмечено между вариантами Y6, Y9 и Y3, минимальное – между Y6 и Y7.

Вторая группа со средним уровнем полиморфизма последовательностей *nd1* включает ряпушку из рек Нейтаяха, Пяпина, Лена, Индигирка, Колыма и озера Лама. У ряпушки из р. Пяпина обнаружены пять вариантов *nd1* последовательности: N5 и P1–P4.

Таблица 15. Показатели полиморфизма *nd1* мтДНК исследованных выборок ряпушки

Водоем	N	h	S	H _d	π	k
р. Печора, зельдь	7	6	11 (6)	0,95	0,00469	4,571
р. Печора, саурей	7	6	16 (4)	0,95	0,00591	5,762
р. Мессояха	6	6	23 (4)	1,00	0,00889	8,667
р. Нейтаяха	3	3	6	1,00	0,00410	4,000
Курейское вдхр.	5	4	5 (1)	0,90	0,00226	2,200
оз. Собачье	11	7	9 (2)	0,91	0,00228	2,218
оз. Лама	8	8	12 (3)	1,00	0,00377	3,679
оз. Кутарамакан	4	2	1	0,50	0,00051	0,500
р. Енисей	17	15	30 (10)	0,98	0,00569	5,544
р. Пяси́на	7	5	11 (4)	0,86	0,00440	4,286
р. Хатанга	3	3	4	1,00	0,00274	2,667
р. Анабар	1	1	0	–	–	–
р. Лена	6	6	12 (1)	1,00	0,00438	4,267
р. Яна	6	5	7 (2)	0,93	0,00287	2,800
р. Индигирка	6	6	12 (1)	1,00	0,00431	4,200
р. Колыма	4	4	8	1,00	0,00410	4,000

Примечание. «–» – показатель не может быть рассчитан по одной последовательности.

Наиболее частый вариант Р4 выявлен у трех особей из семи взятых в анализ (частота 42,9 %, табл. 14). Дифференциация гаплотипов ряпушки р. Пяси́на варьирует от 0,21 до 0,84 %, а в среднем составляет 0,52 % (*p*-дистанция). Три особи из этой выборки принадлежат гаплогруппе СА1 (носители гаплотипов Р1, Р2 и N5), что сближает пясинскую ряпушку с ряпушкой европейской. У остальных особей выявлены гаплотипы группы N1 – Р3 и Р4.

В выборках из рек Нейтаяха, Индигирка, Лена, Колыма и озера Лама все особи оказались носителями разных гаплотипов *nd1*. Так, для ряпушки р. Нейтаяха выявлено три уникальных гаплотипа – NE1–NE3. При этом NE1 принадлежит кластеру СА1, а NE2 и NE3 – кластеру N1. Среднее значение *p*-дистанции между гаплотипами этой выборки составило 0,41 %.

Анализ внутрипопуляционной изменчивости ряпушки озера Лама (Норило-Пясинская гидросистема) выявил восемь гаплотипов для восьми особей ряпушки: N2–N4 и L1–L5. Все обнаруженные гаплотипы принадлежат гаплогруппе СА1 (рис. 18). Варианты N2, N3, N4 характерны для других водоемов плато Путорана. Так, гаплотип N2 выявлен у ряпушки всех озер плато, откуда нами был проанализирован материал, а N3 и

N4 – только у ряпушки оз. Собачье. Варианты L1–L5 являются уникальными. Дифференциация определенных нами гаплотипов изменяется от 0,10 до 0,62 % (в среднем 0,38 %).

Особенностью выборок ряпушки из рек Восточной Сибири – Лены, Индигирки и Колымы является отсутствие в них вариантов последовательностей *nd1* гаплогруппы CA1. Так, для р. Лена у шести особей обнаружено четыре уникальных варианта – LN1–LN4, и два варианта – N6 и N7, отмечаемых и в других сибирских популяциях; все они принадлежат кластеру N1. Дифференциация гаплотипов в среднем составила 0,44 % при вариациях от 0,10 до 0,83 %. Значительнее всех отличаются друг от друга варианты N7 и LN4 – они разнятся заменами восьми нуклеотидов (*p*-дистанция = 0,83 %) (рис. 18).

Достаточно высоким оказался уровень полиморфизма *nd1* гена и ряпушки р. Индигирка: все шесть особей, взятых в анализ, являются носителями разных гаплотипов: N1, N8, N9 и Ind1–Ind3. Варианты N8 и N9 помимо ряпушки из р. Индигирки отмечены у ряпушки рек Колыма и Яна, соответственно. Показатели *p*-дистанции между гаплотипами этой выборки изменяются от 0,10 до 0,83 %, в среднем составляя 0,44 %. Четыре последовательности *nd1* в выборке из р. Колыма представлены четырьмя разными гаплотипами: N1, N7, N8 и Kol1. Показатели *p*-дистанции между выявленными гаплотипами варьируют от низких до довольно высоких: 0,10–0,73 %, в среднем – 0,41 %.

Третью группу с низкими показателями внутривидового полиморфизма образуют жилые ряпушки озер плато Путорана (Собачье и Кутарамакан), ряпушка Курейского водохранилища и ряпушка из рек Хатанга и Яна. Так, популяция озера Кутарамакан характеризуется самыми низкими показателями разнообразия, что было выявлено и при анализе полиморфизма COI фрагмента (табл. 13). Для этой выборки из четырех особей описано два гаплотипа N2 и Kut1, которые отличаются друг от друга одной нуклеотидной заменой (*p*-дистанция 0,10 %); оба варианта принадлежат кластеру CA1.

Для 11 особей ряпушки оз. Собачье выявлено семь гаплотипов: N2–N5 и Sob1–Sob3. Вариант N2 является общим с ряпушкой из двух других озер плато Путорана – Лама и Кутарамакан, что свидетельствует об их филогенетической близости. Гаплотипы N3 и N4 кроме ряпушки оз. Собачье, обнаружены у ряпушки из оз. Лама, а гаплотип N5 – у ряпушки из р. Пясины. Все выявленные в оз. Собачье варианты последовательностей *nd1* принадлежат кластеру CA1, который включает как гаплотипы ряпушки сибирских водоемов, так и европейских.

Следует отметить, что ПЦР-ПДРФ анализ с рестриктазой *RsaI* выявил в этой выборке оз. Собачье особь с сибирским гаплотипом V. Поскольку качественный сиквенс

последовательности *nd1* этого экземпляра нам получить не удалось, в сети гаплотипов он отсутствует. Однако, учитывая данные ПЦР-ПДРФ анализа, мы можем предполагать присутствие в этом водоеме двух филогенетических линий – типичной сибирской N1 и линии CA1, общей с европейской ряпушкой. Интересно, что согласно результатам анализа последовательности COI, для особи с гаплотипом V по рестриктазе *RsaI* характерен уникальный гаплотип Sob3, отличающийся от распространенного в популяции C1 варианта одной несинонимичной нуклеотидной заменой (рис. 17). Значения *p*-дистанции между гаплотипами ряпушки внутри рассматриваемого озера изменялись от 0,10 до 0,63 %; средняя оценка этого показателя равна 0,31 %.

Анализ последовательностей *nd1* гена ряпушки Курейского водохранилища выявил четыре гаплотипа: Kur1–Kur4. Вариант Kur2 отмечен у двух особей ряпушки из пяти, взятых в анализ; остальные варианты единичны. Гаплотипы *nd1*, описанные для данной популяции, образуют отдельную ветвь на медианной сети (рис. 18). Возможно, к формированию специфического полиморфизма этой популяции ряпушки привела ее изоляция после образования водохранилища. О близости вариантов Kur1–Kur4 в их происхождении свидетельствуют и низкие показатели *p*-дистанции, варьирующие от 0,10 до 0,52 % при среднем значении 0,27 %.

В выборке из р. Хатанга выявлено три гаплотипа: N1 и уникальные Hat1 и Hat2, дифференциация между которыми в среднем равна 0,27 % при вариациях от 0,10 до 0,41 %. В р. Хатанга присутствуют только представители филогенетической линии N1. Для *nd1* ряпушки р. Яна описано пять гаплотипов: N1, N9 – общий с ряпушкой из р. Индигирка, и уникальные YA1–YA3. Дифференциация гаплотипов янской ряпушки невысока: показатели *p*-дистанции изменяются в пределах от 0,10 до 0,52 %, в среднем – 0,33 %. Все выявленные гаплотипы принадлежат филогенетической линии N1. Для ряпушки из р. Анабар нам удалось получить лишь один качественный сиквенс *nd1* гена. Последовательность оказалась уникальной и обозначена нами как гаплотип A1. Этот вариант принадлежит группе гаплотипов N1. Анализ четырех последовательностей *nd1* гена пеляди оз. Кутарамакан выявил только один гаплотип PLK.

В целом, дифференциация гаплотипов *nd1* гена по показателям *p*-дистанции для исследованных популяций ряпушки варьировала от 0,10 до 1,49 %, в среднем – 0,69 %. Максимальное значение *p*-дистанции обнаружено между гаплотипом M6 ряпушки из р. Мессояха и вариантом Kur4, выявленным в выборке из Курейского водохранилища. Минимальные показатели *p*-дистанции характерны для уникальных гаплотипов одного водоема – из рек Енисей, Лена, Яна, Курейского водохранилища, у зельди и саурея р. Печора. Кроме того, есть случаи, когда минимальна дифференциация между одним из

распространенных вариантов и производного (или производных) от него уникальных гаплотипов. Такие случаи отмечены для р. Енисей (варианты N6 и Y4), р. Лена (варианты N6 и LN3), р. Хатанга (варианты N1 и Hat2), озер Лама (варианты N4 и L2) и Собачье (варианты N3 и Sob1, и N5 и Sob2). Среди распространённых вариантов наименьшие значения p -дистанции выявлены для N1 и N8 в реках Индигирка и Колыма; для N3 и N5, и N4 и N5 в оз. Собачье.

4.2 Межпопуляционное разнообразие ряпушки озёр плато Путорана и рек Западной и Восточной Сибири

Кроме внутривидового полиморфизма для исследованных выборок оценивали уровень их дивергенции между собой. Для фрагмента COI характерен низкий уровень межпопуляционной дифференциации, поскольку, как было показано выше, в большинстве выборок наиболее частым оказался вариант C1 (табл. 12). Межпопуляционная p -дистанция по COI варьирует от 0,09 % между выборками оз. Кутарамакан и рек Пясины и Хатанга до 0,66 % между ряпушкой р. Мессояха и сауреем р. Печора, в среднем составляя 0,27 % (табл. 16). Наиболее дифференцированной от остальных оказалась выборка из р. Мессояха – средняя p -дистанция для нее с другими выборками составила 0,48 %. Кроме того, специфичен полиморфизм COI саурея (средняя p -дистанция с другими выборками = 0,41 %), ряпушки р. Нейтаяха (средняя p -дистанция = 0,34 %) и Курейского водохранилища (средняя p -дистанция = 0,34 %). Дифференциация остальных выборок друг с другом не превышает 0,30 %. По данным о полиморфизме COI фрагмента наиболее близки друг другу популяции ряпушки из озёр плато Путорана, рек Пясины и Хатанга, бассейны которых лежат в пределах полуострова Таймыр, а также ряпушки р. Анабар, бассейн которой граничит с этим полуостровом.

Сравнение уровня различий COI исследованных популяций сибирской ряпушки между собой и с ряпушкой европейской показал, что внутри вида *C. sardinella* между разными популяциями уровень полиморфизма выше, чем с последовательностями *C. albula*: 0,27 % и 0,25 %, соответственно. Дифференциация последовательностей сибирской ряпушки с последовательностями пеляди *C. peled* оз. Кутарамакан оказалась также равна 0,27 %. Для сравнения – между сибирской ряпушкой и сигом *C. lavaretus* значение p -дистанции составило 2,1 %.

По последовательности *nd1* гена средний уровень межпопуляционных различий ряпушки исследованных нами водоемов составил 0,64 %. Максимальное значение p -дистанции выявлено между выборками из р. Анабар и Курейского водохранилища – 1,10 %, а минимальное – 0,31 % – между выборками озёр Собачье и Лама и рек Яны и Хатанга (табл. 17). Наиболее отличной от остальных выборок оказалась ряпушка из

Курейского водохранилища: в среднем дифференциация последовательностей *nd1* гена особей из этого водоема с последовательностями из других популяций равна 0,87 %. Также довольно значительно отличаются от остальных по полиморфизму *nd1* и ряпушка из р. Мессояха, р. Анабар, саурей из р. Печора и ряпушка оз. Лама. При этом с последовательностями европейской ряпушки дифференциация составила в среднем 0,82 % при вариациях показателя *p*-дистанции от 0,56 до 1,10 %. Уровень дифференциации между ряпушкой и сигом по *nd1* составил 2,20 %. Наименьшие значения межвидовой дифференциации отмечены между сибирской ряпушкой и пелядью – 0,77 %.

Анализ межпопуляционных значений дифференциации показал, что выборки, исследованные нами, можно разделить на две группы, внутри которых показатели *p*-дистанции будут иметь наименьшие значения. Первая группа объединяет популяции зельди и саурей из р. Печора, ряпушку из р. Мессояха, Курейского водохранилища, озер Лама, Собачье, Кутарамакан. Ко второй группе относится ряпушка из рек Нейтаяха, Енисей, Хатанга, Анабар, Лена, Яна, Индигирка и Колыма. Интересно, что последовательности *nd1* ряпушки из р. Пясины по уровню дифференциации занимают промежуточное положение между этими группами. Так, несомненно, ряпушка реки Пясины близка ряпушке других водоемов плато Путорана – озер и водохранилища. В тоже время сравнительно низкими оказались значения *p*-дистанции между пясинской ряпушкой и ряпушкой из рек Хатанга и Яна (табл. 17).

Несколько слов следует сказать и об уровне различий двух форм ряпушки р. Печора. По последовательностям COI значения *p*-дистанции между зельдью и сауреем равны 0,34 %, а по *nd1* – 0,62 %, что не превышает внутривидового уровня различий и сопоставимо с данными для других популяций ряпушки, изученных в работе. Следует отметить, однако, что форма саурей, которая по морфо-экологическим признакам считается более близкой европейской ряпушке, имеет последовательности COI, дифференцированные от последовательностей *C. albula* на 0,40 %. В то же время, последовательности этого участка мтДНК зельди отличаются от последовательностей *C. albula* меньше – *p*-дистанция равна 0,18 %. Аналогичная ситуация наблюдается и для последовательностей *nd1*: уровень отличий саурей и европейской ряпушки по ним 0,77 %, а зельди – 0,69 %.

Если говорить об уровне различий форм печорской ряпушки с ряпушкой других водоемов, то зельдь наиболее близка из всех исследованных выборок ряпушке р. Хатанга, а саурей – ряпушке оз. Собачье. Максимальная дифференциация для саурей отмечена с ряпушкой р. Анабар (*p*-дистанция = 0,90 %); значительно обе формы отличаются от ряпушки р. Мессояха и Курейского водохранилища (табл. 17).

Таблица 16. Оценки внутри- и межпопуляционной дифференциации (p -дистанция, %) ряпушки исследованного региона по COI мтДНК

Вод оём	PCHz	PCHs	MS	NCH	YE	K V	PS	L	SOB	KUT	KH	AN	LN	YA	IN	KL	CA	CP
PCH z	0,12± 0,08	0,16	0,12	0,14	0,07	0, 21	0,07	0,07	0,09	0,06	0,07	0,06	0,08	0,09	0,09	0,10	0,06	0,09
PCH s	0,34	0,40± 0,19	0,20	0,21	0,16	0, 25	0,16	0,16	0,17	0,16	0,16	0,16	0,17	0,18	0,17	0,18	0,16	0,18
MS	0,43	0,66	0,72± 0,22	0,17	0,12	0, 24	0,13	0,13	0,14	0,12	0,13	0,13	0,14	0,14	0,14	0,15	0,12	0,15
NCH	0,27	0,49	0,54	0,43± 0,26	0,14	0, 24	0,14	0,14	0,14	0,13	0,14	0,14	0,15	0,15	0,14	0,16	0,13	0,16
YE	0,14	0,37	0,45	0,30	0,16± 0,08	0, 21	0,06	0,07	0,08	0,05	0,07	0,06	0,09	0,09	0,09	0,10	0,06	0,09
KV	0,27	0,50	0,58	0,43	0,30	0, 0	0,21	0,21	0,22	0,21	0,21	0,21	0,22	0,22	0,22	0,23	0,21	0,22
PS	0,11	0,34	0,41	0,25	0,13	0, 27	0,11± 0,08	0,07	0,08	0,05	0,07	0,06	0,08	0,09	0,08	0,10	0,06	0,10
L	0,12	0,36	0,44	0,28	0,15	0, 28	0,12	0,14± 0,10	0,10	0,06	0,07	0,07	0,09	0,10	0,09	0,11	0,06	0,10
SOB	0,18	0,41	0,50	0,34	0,20	0, 34	0,17	0,17	0,23± 0,11	0,07	0,08	0,09	0,10	0,11	0,10	0,11	0,08	0,11
KUT	0,10	0,32	0,40	0,25	0,12	0, 25	0,09	0,11	0,16	0,07± 0,07	0,07	0,06	0,09	0,09	0,08	0,10	0,05	0,09
KH	0,11	0,34	0,42	0,27	0,14	0, 27	0,11	0,12	0,18	0,09	0,11± 0,11	0,07	0,09	0,10	0,10	0,11	0,07	0,10

AN	0,12	0,34	0,42	0,25	0,15	0, 27	0,11	0,13	0,19	0,10	0,11	0,12± 0,09	0,08	0,10	0,09	0,10	0,06	0,09
LN	0,20	0,43	0,51	0,36	0,23	0, 35	0,19	0,21	0,27	0,17	0,19	0,20	0,28± 0,14	0,11	0,11	0,12	0,08	0,11
YA	0,17	0,39	0,48	0,32	0,19	0, 32	0,16	0,18	0,23	0,14	0,16	0,17	0,25	0,18± 0,14	0,11	0,12	0,09	0,11
IN	0,19	0,41	0,50	0,34	0,21	0, 34	0,18	0,20	0,26	0,16	0,16	0,19	0,26	0,23	0,25± 0,14	0,12	0,09	0,11
KL	0,22	0,44	0,53	0,37	0,24	0, 37	0,21	0,23	0,29	0,19	0,21	0,22	0,30	0,27	0,29	0,32± 0,18	0,10	0,12
CA	0,18	0,40	0,49	0,33	0,20	0, 33	0,17	0,19	0,25	0,15	0,17	0,18	0,26	0,22	0,24	0,28	0,22± 0,07	0,09
CP	0,20	0,43	0,50	0,34	0,23	0, 36	0,19	0,21	0,27	0,18	0,20	0,20	0,28	0,25	0,27	0,30	0,26	0,25± 0,14

Примечание. Под диагональю – межпопуляционная дифференциация – значения *p*-дистанции, над диагональю – ошибки этих значений, по диагонали – оценки внутрипопуляционной дифференциации нуклеотидных последовательностей COI и их ошибки. PCz – зельдь, р. Печора; PCs – саурей р. Печора; MS – р. Мессояха; NCH – р. Нейтаяха; YE – р. Енисей; KV – Курейское водохранилище; PS – р. Пясины; L – оз. Лама; SOB – оз. Собачье; KUT – оз. Кутарамакан; KH – р. Хатанга; AN – р. Анабар; LN – р. Лена; YA – р. Яна; IN – р. Индигирка; KL – р. Колыма; CA – *C. albula*; CP – *C. peled*; для табл. 16 и 17.

Таблица 17. Оценки внутри- и межпопуляционной дифференциации (*p*-дистанция, %) ряпушки исследованного региона по *nd1* гену мтДНК

<i>Вод оём</i>	PCHz	PCHs	MS	NCH	YE	KV	PS	L	SOB	KUT	KH	A N	LN	YA	IN	KL	CA	CP
PC Hz	0,48± 0,16	0,16	0,15	0,17	0,14	0,23	0,13	0,15	0,15	0,15	0,14	0, 22	0,15	0,15	0,14	0,15	0,13	0,16
PC Hs	0,62	0,60± 0,17	0,19	0,20	0,18	0,25	0,17	0,17	0,18	0,18	0,19	0, 27	0,19	0,19	0,19	0,19	0,15	0,18
MS	0,72	0,86	0,91± 0,20	0,14	0,15	0,25	0,15	0,18	0,18	0,17	0,16	0, 22	0,16	0,16	0,16	0,16	0,16	0,17
NC H	0,57	0,74	0,66	0,41± 0,18	0,15	0,27	0,16	0,22	0,22	0,22	0,15	0, 19	0,15	0,15	0,15	0,15	0,20	0,20
YE	0,57	0,75	0,81	0,60	0,58± 0,12	0,25	0,12	0,20	0,19	0,19	0,10	0, 20	0,10	0,11	0,10	0,10	0,18	0,20
KV	0,76	0,93	1,02	0,92	0,92	0,23± 0,10	0,23	0,25	0,25	0,25	0,26	0, 32	0,26	0,27	0,26	0,26	0,23	0,25
PS	0,47	0,62	0,70	0,53	0,54	0,78	0,45± 0,15	0,16	0,16	0,16	0,12	0, 23	0,12	0,13	0,12	0,12	0,14	0,17
L	0,57	0,64	0,82	0,76	0,77	0,84	0,57	0,38± 0,12	0,09	0,14	0,23	0, 30	0,23	0,23	0,23	0,23	0,13	0,15
SO B	0,51	0,61	0,77	0,69	0,70	0,78	0,50	0,31	0,23± 0,09	0,15	0,22	0, 30	0,23	0,23	0,22	0,22	0,14	0,16
KU T	0,43	0,53	0,66	0,62	0,60	0,69	0,43	0,38	0,33	0,05± 0,05	0,23	0, 30	0,23	0,23	0,23	0,23	0,14	0,08
KH	0,48	0,66	0,70	0,45	0,45	0,81	0,42	0,73	0,65	0,58	0,28± 0,14	0, 21	0,10	0,10	0,10	0,10	0,20	0,23
AN	0,70	0,94	0,84	0,52	0,67	1,10	0,70	1,01	0,93	0,86	0,55	–	0,19	0,20	0,21	0,21	0,27	0,29

Окончание таблицы 17

LN	0,55	0,73	0,80	0,54	0,52	0,89	0,53	0,82	0,76	0,69	0,38	0, 55	0,44± 0,13	0,11	0,10	0,11	0,21	0,23
YA	0,50	0,65	0,73	0,46	0,47	0,85	0,45	0,75	0,68	0,62	0,31	0, 55	0,36	0,29± 0,11	0,10	0,10	0,21	0,23
IN	0,57	0,71	0,78	0,51	0,53	0,89	0,51	0,80	0,74	0,67	0,35	0, 64	0,45	0,36	0,44± 0,13	0,10	0,20	0,23
KL	0,55	0,69	0,77	0,48	0,52	0,88	0,49	0,78	0,72	0,65	0,34	0, 62	0,41	0,35	0,41	0,41± 0,15	0,20	0,23
CA	0,69	0,77	0,95	0,86	0,88	0,95	0,71	0,69	0,64	0,56	0,81	1, 10	0,91	0,84	0,89	0,87	0,79± 0,13	0,15
CP	0,66	0,76	0,84	0,76	0,84	0,95	0,67	0,59	0,55	0,33	0,82	1, 01	0,92	0,85	0,90	0,88	0,80	0,55± 0,14

Примечание. «—» – показатель не может быть рассчитан по одной последовательности

ГЛАВА V. ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКОГО И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ РЯПУШКИ ОЗЕР ПЛАТО ПУТОРАНА И РЕК СУБАРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЫ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

5.1 Пластичность морфо-биологических признаков сибирской ряпушки в зависимости от типа водных объектов

Ряпушка, как и большинство представителей семейства сиговых рыб (Coregonidae), характеризуется высокой морфо-экологической пластичностью (Svärdson, 1950; Ольшанская, 1964, 1967; Лукьянчиков, 1967; Канеп, 1976; Скрябин, 1979; Решетников, 1980; Попов, Сендек, 2003; Боровикова, Махров, 2012). Изменение экосистем с течением времени, в том числе и в результате антропогенного воздействия, приводит к изменению особенностей биологии этих рыб, увеличивая или уменьшая разнообразие популяций (Sandlund, 1992; Todd, 1998; Vonlanthen et al., 2009, 2012; Bittner et al., 2010; Fiszler et al., 2012 и многие другие). Так, например, показано, что у сига (*C. lavaretus*) из озера Тюн (Швейцария) за 36 лет – с 1948 по 1984 годы, число тычинок сначала возросло примерно на 7, а затем, к 2004 году, уменьшилось примерно на 4. Как оказалось, эти изменения коррелируют с уровнем эвтрофикации озера (Bittner et al., 2010). У разных форм сига из другого швейцарского озера, Невшаталь, отмечен постепенный рост числа тычинок в зависимости от того, на какой глубине эта форма обитает (Vonlanthen et al., 2009). А в 2012 году появилась публикация этих же авторов об исчезновении ряда форм сига в данном озере, что они также связывают с эвтрофикацией водоема (Vonlanthen et al., 2012).

Для европейской ряпушки *C. albula* изменчивость морфологических признаков и экологии в связи с изменением условий обитания также обсуждается во многих работах (Sandlund, 1992; Oreha, Škute, 2009; Fiszler et al., 2012 и другие). Например, после вселения ее в одно из озер Норвегии через 80 лет отмечено достоверное уменьшение числа жаберных тычинок в интродуцированной популяции, которая обитала в более холодной воде, чем исходная (Sandlund, 1992). Через 50 лет после вселения ряпушки в ряд озер Латвии у вселенцев также уменьшилось число жаберных тычинок, а в озере Алукснес еще и увеличилось число чешуй в боковой линии (Oreha, Škute, 2009). Авторы работы (Fiszler et al., 2012) выявили значительную вариабельность ряда морфологических признаков ряпушки из озер Польши, что они связывают с трофическим статусом конкретного водоема, обуславливающим особенности питания рыбы.

Такие черты биологии ряпушки как длительность жизненного цикла, скорость роста, время полового созревания, время и место нереста, плодовитость, спектр питания также изменяются в зависимости от условий обитания. Например, ряпушка из популяции,

нерестившейся в притоке норвежского озера Мьёса, после вселения ее в озеро Осенсьёен стала нереститься прямо в озере, поскольку подходящих притоков для нереста здесь не было (Sandlund, 1992).

В случае сибирской ряпушки (*C. sardinella*) работы, где рассматривалась бы пластичность ее морфологии и экологии, практически отсутствуют. С этой целью в рамках настоящего исследования нами был проведен сравнительный анализ собственных данных об особенностях биологии туруханской ряпушки р. Енисей с данными из публикаций второй половины прошлого столетия (Боброва, 1958; Устюгов, 1972).

Анализ **половой структуры** как современной популяции туруханской ряпушки, так и данных XX века показал, что соотношение полов в ней сдвинуто в сторону преобладания самцов (рис. 15). В нерестовом стаде соотношение полов меняется от значительного преобладания самцов в начале хода до небольшого превышения числа самок в конце хода (Устюгов, 1973). В отдельные годы, однако, отмечалось значительное преобладание самцов по численности. Например, в конце 50-х годов XX века согласно данным Бобровой (1958) соотношение полов оценивалось как 3,5 (самцы) : 1 (самки). Наряду с этим, в более поздней публикации (Устюгов, 1972) рассматривалось нерестовое стадо туруханской ряпушки, в котором преобладали самки (58 %).

Ранее было отмечено, что **созревание** туруханской ряпушки р. Енисей происходит неединовременно у всех рыб на определенном году жизни (Устюгов, 1972). Впервые рыбы становились половозрелыми в 4-летнем возрасте (3+): как правило, это были самцы, составляющие не более 10 % популяции. Массовая половозрелость наступала на 5-м году (4+) и доля готовых к размножению особей в популяции увеличивалась до 60 % и более. Известны случаи наступления половозрелости и на 6-м (5+) году жизни.

Согласно нашим данным 2016–2018 гг., время массового полового созревания у туруханской ряпушки не изменилось и отмечено в возрасте 3+–4+ лет. Раннее созревание особей *C. sardinella* в возрасте 2+ были выявлены лишь в р. Обь, хотя и здесь чаще половое созревание начинается с 3+–4+ лет (Москаленко, 1971). Для ряпушки р. Пясины возраст наступления половозрелости – 4+–6+ лет (Ольшанская, 1967); для хатангской ряпушки – 5+–7+ лет (Лукьянчиков, 1967); для ряпушки рек Якутии – преимущественно 5+–7+ лет (Кириллов, 1972).

Следует отметить изменение **размерно-возрастных характеристик** туруханской ряпушки за прошедшие 60 лет. Оказалось, что половозрелые особи в возрасте 4+ современной популяции превосходят по показателям длины и массы особей такого же возраста из сборов прошлого века ($p \leq 0,001$) (табл. 18). Как видно из таблицы 18 наименьшие линейно-весовые показатели оказались у ряпушки с нерестилищ (данные

работы Устюгов, 1972). Очевидно, это связано с временем и местом сбора выборок для анализа: как правило в начале нерестовой миграции (конец июля–август) основную часть стада ряпушки образуют значительно более крупные самки, чем в более поздних уловах (сентябрь) (Устюгов, 1972).

Кроме различий в линейно-весовых показателях, сравнение морфологических признаков самцов и самок туруханской ряпушки, проведенное нами, выявило достоверные их различия еще по 11 параметрам. Так, самки характеризуются более длинным хвостовым стеблем; длинными основаниями спинного, анального и грудного плавников; длинной, высокой (у затылка) и толстой головой; высоким телом и высоким спинным плавником. Самцы же отличаются бóльшим антепектральным расстоянием и шириной лба.

Таблица 18. Линейно-весовые показатели особей современной популяции туруханской ряпушки р. Енисей и особей из сборов XX века

Место и время отлова	Возраст	Длина по Смитту (Sm), мм	Масса тела (Q), г	Число проанализированных особей	Источник
Придельтовый район «Левинские пески», 310 км от устья; август–сентябрь 2016–2018 гг.	3+	$\frac{182-185}{183,0 \pm 0,42}$	$\frac{51-61}{56,0 \pm 1,58}$	6	наши данные
	4+	$\frac{183-223}{192,0 \pm 1,59}$	$\frac{52-88}{65,0 \pm 1,60}$	27	
	5+	$\frac{189-223}{201,0 \pm 3,54}$	$\frac{58-105}{73,0 \pm 4,82}$	9	
Горло реки и Енисейский залив, июль–сентябрь 1943 г.	3+	170	37	48	Боброва, 1958
	4+	185	50	202	
	5+	203	67	97	
	6+	217	71	10	
	7+	230	93	5	
Район нерестилищ, 1415–1459 км от устья, 1963–1971 гг.	3+	143	36,5	124	Устюгов, 1972
	4+	152	41,6	921	
	5+	168	50,4	313	
	6+	179	59,2	92	
	7+	189	67,5	4	
	8+	194	89,1	1	
	9+	218	152	1	

Примечание. Над чертой – пределы варьирования показателя, под чертой – среднее значение $\pm$ стандартная ошибка

Отметим, что 11 достоверно различающихся параметров – это достаточно много, поскольку, например, для самок и самцов ряпушки из оз. Собачьего выявлено лишь шесть признаков, по которым наблюдается их дифференциация (табл. 6). Интересно, что длина

анального плавника является признаком, по которому различаются самки и самцы как р. Енисей, так и оз. Собачье. Важно, однако, что все указанные выше различия заключаются в десятых долях процента, и могут быть выявлены лишь при работе со статистически значимыми выборками.

Ряд авторов связывают появление полового диморфизма по внешним признакам у сибирской ряпушки с более высоким темпом роста самок (Есипов, 1941; Пирожников, 1955; Боброва, 1958; Новиков, 1966; Устюгов, 1972, 1976). В целом же считается, что для ряпушки *C. sardinella* половой диморфизм не характерен (Решетников, 1980; 2002).

В уловах туруханской ряпушки за 2016–2018 гг. отмечено шесть **возрастных групп** при максимальном возрасте 8+ лет. Однако в середине прошлого столетия согласно данным А.Ф. Устюгова (1972) максимальный возраст ряпушки в районе нерестилищ составлял 9+, что является по-видимому, пределом для этой формы. Всего данным автором было отмечено семь возрастных групп.

Соотношение возрастных групп по численности в популяции туруханской ряпушки изменчиво (Боброва, 1958; Подлесный, 1966; Устюгов, 1972). В настоящее время основу уловов, как правило, образуют пятилетки (рис. 7), тогда как в прошлом столетии это были особи как 3+, так и 4+ (Боброва, 1958). Таким образом, за прошедшие десятилетия возрастная структура популяции туруханской ряпушки значительно не изменилась. Уменьшился на один год лишь фиксируемый максимальный возраст рыб, что можно объяснить в том числе случайными причинами: низкой частотой рыб старших возрастов и недостаточностью объема наших выборок для их обнаружения.

Изучение **плодовитости** рыб имеет важное практическое значение. Количество икринок, которое откладывается самками рыб, отражает начало развития поколения и способствует пониманию причин, обуславливающих динамику плодовитости, позволяет прогнозировать возможную величину будущего поколения (Анохина, 1969). Согласно, Иоганзену (1955), явление плодовитости имеет два аспекта: физиологический и экологический, взаимосвязанные и предопределяющие друг друга. Физиологический аспект обусловлен результатом конкретного состояния организма, так как именно от состояния самки, её индивидуальных качеств зависит число икринок, которое она воспроизводит. Экологический аспект связан с фактором, влияющим на численность будущего поколения и опосредован определенной выживаемостью данного организма.

Анализ **индивидуальной абсолютной (ИАП) и относительной (ИОП) плодовитости** современной ряпушки из р. Енисей показал, что с возрастом ИАП увеличивается, но размах колебаний показателя в каждой возрастной группе достаточно велик (табл. 11). Такое увеличение ИАП очевидно обусловлено ростом линейных

размеров самок, что также ранее было выявлено и для ряпушки из других рек Сибири – Юрибея, Хатанги, Лены (Пирожников, 1955; Лукьянчиков, 1967; Вышегородцев, 1971). Важно отметить, что по сравнению с данными прошлого столетия, плодовитость современной туруханской ряпушки снизилась: так, если в середине XX века ИАП достигала 30 тысяч икринок, то в настоящее время не превышает 9 тысяч (табл. 19). Более того, в настоящее время ряпушка р. Енисей и озер плато Путорана характеризуется наименьшими значениями плодовитости среди ряпушек других сибирских водоемов.

Таблица 19. Индивидуальная абсолютная (ИАП) и относительная (ИОП) плодовитости сибирской и европейской (для сравнения) ряпушек

Водоем	ИАП (тыс. шт. икринок)	ИОП (икринок/г)	N	Источник
оз. Лама	<u>2,4–5,7*</u> 4,0	<u>28–69</u> 52	8	наши данные
оз. Кутарамакан	<u>0,6–2,7</u> 1,7	<u>19–76</u> 50	34	
оз. Томмот	<u>1,3–15,0</u> 5,0	<u>45–126</u> 74	42	Романов, 20002
оз. Маковское	<u>7,9–12,1</u> 10,5	<u>113,9–141,2</u> 131,97	21	Мальков, 1977
оз. Малое Морское	<u>0,6–3,7</u> 1,8	<u>26,4–89,5</u> 46,4	17	Кириллов, 1972
р. Енисей, туруханская форма	<u>1,7–8,5</u> 3,9	<u>25–89</u> 59	42	наши данные
	<u>2,4–23,6</u> 7,6	–	110	Боброва, 1958
	<u>4,5–32,1</u> 15,9	–	116	Устюгов, 1972
р. Мессояха	<u>7,1–29,6</u> 15,7	–	42	Кижеватов, 2007
р. Пясины	7,2–51,5	–	56	Ольшанская, 1967
р. Хатанга	<u>4,0–30,0</u> 12,3	59	164	Лукьянчиков, 1967
р. Лена	<u>9,5–24,6</u> 17,1	–	–	Пирожников, 1955
р. Яна	<u>12,6–44,4</u> 26,8	<u>73,4–92,4</u> 86,3	38	Михин, 1955
р. Индигирка	<u>9,7–68,8</u> 28,35	–	133	Кириллов, 1972
р. Колыма	<u>7,6–50,3</u> 18,8	–	73	Новиков, 1966
р. Анадырь	<u>5,0–29,7</u> 15,5	<u>62–116</u> 89	60	Шестаков, 2014

Примечание. «*» – Даны границы варьирования признака и средняя величина; N – число проанализированных особей; «–» – данные отсутствуют

Сравнение воспроизводительной способности (по ИАП) самок ряпушки из р. Енисей за разные периоды исследования показало, что ряпушка из уловов 2016–2018 гг. по средним показателям абсолютной плодовитости уступает ряпушке, исследованной Бобровой и Устюговым (Боброва, 1958; Устюгов, 1972). В работе Подлесного и Сесягина

(1966) указаны только пределы варьирования плодовитости, без указания средних значений, только пределы изменчивости – от 2 500 до 14 000 икринок для туруханской ряпушки и от 8 600 до 18 900 – для карской.

В целом же на основе полученных данных можно говорить о снижении плодовитости туруханской ряпушки р. Енисей в период наших сборов. Низкие показатели воспроизводительной способности самок ряпушки за 2016–2018 гг. демонстрируют не только вероятное ухудшение условий обитания этой популяции в нижнем течении р. Енисей, а возможно и в пределах всего нерестового хода ряпушек (эти исследования не проводились с конца 60-х годов прошлого века), а также интенсивным ростом промыслового использования ряпушки в системе р. Енисей. Хотя, следует отметить, резкие колебания годовых уловов ряпушки, связанные как с гидрометеорологическими, так и с биологическими (урожайность, короткий жизненный цикл) условиями (Подлесный, Сесягин, 1966).

Результаты *ретроспективного анализа морфометрических данных* для исследуемых популяций ряпушки показали, что за период с последних исследований во второй половине прошлого столетия по настоящее время произошли изменения более чем половины анализируемых нами характеристик (табл. 20). Так, для ряпушки р. Енисей из наших сборов по сравнению с данными для туруханской ряпушки Устюгова (1976) отмечены различия по 18 признакам из 30 сравниваемых на уровнях значимости $p \leq 0,01$ и $p \leq 0,001$. Например, за прошедшие десятилетия у особей из этой популяции увеличились длины грудного и брюшного плавников и уменьшилась высота спинного плавника. В работах Ю.Г. Алеева (1957) показано, что длинные грудной и брюшной плавники и одновременно низкий спинной плавник облегчают движение рыбы в потоке воды, повышают способность к совершению длительных миграций. Кроме того, изменения коснулись и параметров головы: уменьшились длина рыла и диаметр глаза, а ширина лба (межглазничное расстояние) увеличилась.

Наши данные по ряпушке р. Хатанга мы сравнивали с данными Лукьянчикова (1967). Это сравнение выявило достоверные различия по 15-ти из 19-ти параметров; большая часть различий характеризовалась высокими уровнями значимости – $p \leq 0,01$ и $p \leq 0,001$ (табл. 20). Оказалось, что за прошедшие со второй половины прошлого века несколько десятилетий у хатангской ряпушки уменьшились длины и размеры всех плавников, а также расстояния между плавниками.

Таблица 20. Значимость различий значений морфометрических показателей современных популяций сибирской ряпушки оз. Соба́чье, р. Енисей и р. Хатанга в сравнении с данными 60–70 гг. XX века

Признак		оз. Соба́чье	р. Енисей	р. Хатанга
В % длины по Смитцу	Длина головы, C	2,41*	0,40	0,88
	Максимальная высота тела, H	-24,69***	-0,93	-0,95
	Пектроанальное расстояние, pA	7,49***	2,19*	–
	Минимальная высота тела, h	-6,26***	2,95**	-30,70***
	Антедорсальное расстояние, aD	-3,22**	-2,83**	3,74**
	Антеанальное расстояние, aA	-1,21	-9,90***	4,83***
	Антевентральное расстояние, aV	-2,39*	-6,16***	-9,59***
	Пектровентральное расстояние, PV	-9,01***	-2,74**	-7,50***
	Вентроанальное расстояние, VA	-9,81***	-8,41***	-3,28**
	Длина спинного плавника, ID	-4,04***	1,12	-3,16**
	Высота спинного плавника, hD	-7,54***	-14,38***	-0,49
	Длина анального плавника, IA	-1,16	0,52	-2,73*
	Высота анального плавника, hA	-7,66***	1,65	3,54**
	Длина грудного плавника, IP	-0,61	6,58***	–
	Длина брюшного плавника, IV	-1,32	13,76***	–
Вентроанальное расстояние (VA) в % от антедорсального (aD)		-6,23***	1,49	–
В % длины головы	Длина рыла, aO	-7,74***	-21,08***	12,14***
	Горизонтальный диаметр глаза, O	17,21***	7,14***	-0,06
	Высота головы у затылка, Ch_1	3,06**	–	–
	Высота головы через середину глаза, Ch_2	-4,87***	3,70***	–
	Толщина головы, f	1,22	9,15***	-2,28*
Число неветвистых лучей в спинном плавнике, D_n		13,31***	-7,51***	–
Число ветвистых лучей в спинном плавнике, D_e		0,73	0,70	-2,11*
Число лучей в грудном плавнике, P		2,88**	-0,62	–
Число лучей в брюшном плавнике, V		-0,11	-1,01	–
Число неветвистых лучей в анальном плавнике, A_n		13,20***	-5,99***	–
Число ветвистых лучей в анальном плавнике, A_e		-0,57	-0,28	-5,53***
Число чешуй в боковой линии, $L.l.$		-0,50	-6,42***	-2,60**
Число жаберных тычинок, $Sp.br.$		2,19*	3,09**	-3,88**
Число позвонков, $Vert.$		–	-0,36	–

Примечание. Сравнение наших данных проводилось с данными Ольшанской (1967) для оз. Соба́чье; с данными Устюгова (1976) для р. Енисей; с данными Лукьянчикова (1967) для р. Хатанга. * – различия на уровне значимости $p \leq 0,05$; ** – различия на уровне значимости $p \leq 0,01$; *** – различия на уровне значимости $p \leq 0,001$; «–» – сравнение не проводилось.

Кроме того, отмечены изменения признаков головы: в частности, увеличилась длина рыла и диаметр глаза, уменьшилась ширина лба, что может быть связано с изменением спектра

питания. Так, согласно литературным данным, ранее ряпушка р. Хатанга питалась преимущественно бентосными организмами (Лукьянчиков, 1967). Возможно, в спектре питания современной популяции увеличилась доля воздушных насекомых, что и привело к сдвигу глаз назад и вверх. Переход на энергетически менее ценные пищевые объекты мог стать одной из причин уменьшения размеров рыбы: современная популяция и популяция 70-х годов XX века значительно различаются по длине тела до конца чешуйного покрова (прил. 4).

Тенденции в изменении внешней морфологии, подобные отмеченным для популяции ряпушки р. Хатанга, прослеживаются и для ряпушки оз. Собачье: при сравнении современных данных с данными Ольшанской (1967) из 29 признаков 20 оказалось достоверно различными (табл. 20). Как и в случае хатангской ряпушки, у ряпушки оз. Собачье сходным образом изменились размеры и положение плавников, а также параметры головы.

Таким образом, результаты сравнения наших данных по современной морфологии и экологии сибирской ряпушки рассматриваемого региона с данными середины прошлого века выявили ряд направлений изменения морфо-биологических признаков: например, снижение плодовитости, увеличение размерно-весовых характеристик рыб, изменения размеров и положения плавников, размеров головы и др. Это свидетельствует о значительной пластичности *C. sardinella*, связанной, очевидно, с изменениями условий среды ее обитания.

5.2 Особенности морфологического разнообразия ряпушки в водных объектах разного типа плато Путорана и сопредельных территорий

Анализ морфологических признаков ряпушки рек Енисей и Хатанга и озер плато Путорана выявил высокую степень изменчивости этих характеристик (прил. 3 и 4). Несомненно, одна из причин такого разнообразия – это разнообразие экосистем, которые населяет ряпушка. Так, еще в работах Световидова (1952) и Алеева (1957, 1963) показано, что целый комплекс морфологических особенностей той или иной группы рыб функционально связан с их биологическими особенностями и экологией. Например, Алеев (1957) многие признаки внешнего строения рыбы связывает с особенностями ее движения в водной среде: активностью рыбы, характером и скоростью ее движения, способностью преодолевать течение и совершать миграции.

Неоднородность ряпушки рассматриваемого региона по морфологическим и экологическим признакам послужила основой для выделения множества ее экологических форм: полупроходной и жилой, крупной и мелкой, малопозвонковой, многопозвонковой,

карской и туруханской и ряда других (Боброва, 1958; Подлесный, Сесягин, 1966; Лукьянчиков, 1967; Ольшанская, 1967; Устюгов, 1972, 1976; Романов, 2004).

Крупная и мелкая формы ряпушки отмечены рядом исследователей (Ольшанская, 1967; Сиделев, 1981) в озерах плато Путорана (прил. 5). К крупной форме относят ряпушку из озер Глубокое, Собачье, Аян, Виви, Някшингда. Обитает крупная ряпушка наряду с мелкой формой и в оз. Кета. Особенности морфологии и экологии ряпушки оз. Лама – малая численность, короткий жизненный цикл, более раннее, чем у крупных форм, половое созревание, а также сроки нереста, сближают ее с мелкими формами из озер Мелкого и Кета.

Одним из признаков, отличающих крупную и мелкую ряпушку, является скорость роста: считается, что крупная форма растет быстрее обыкновенной мелкой ряпушки (Потапова, 1978). Анализ линейного и весового роста ряпушки из водоемов Сибири показал, что большей скоростью роста характеризуется ряпушка, обитающая в реках – Индигирке, Пясине, Юрибее, Хатанге и Хантайском водохранилище на р. Хантайка (рис. 19; прил. 6).

Из озерных популяций, которые относят к крупной форме, на рисунке 19 сравнимый с речными ряпушками рост имеет лишь ряпушка оз. Собачье, причем не современная популяция, а согласно данным О.Л. Ольшанской (1967). Ряпушка оз. Виви, хотя и относится к крупной форме, имеет рост все же меньший, чем у представителей, перечисленных выше, речных и собачинской популяций. Популяция оз. Собачье, исследованная нами в 2014–2016 гг., растет медленнее и достигает меньших размеров, чем это было ранее, в прошлом столетии. Кроме того, в этом озере нами не было отмечено особей в возрасте старше 9+ лет, хотя согласно литературным данным (Ольшанская, 1967) в XX веке ряпушка из этой популяции характеризовалась наибольшей продолжительностью жизни среди других популяций данного региона, достигая возраста 11+ лет.

За прошедшие 50–60 лет замедлился, хотя и ненамного, и рост ряпушки оз. Лама (рис. 19). Отметим, что Ольшанская (1967) рассматривает эту популяцию как занимающую промежуточное положение между медленно- и быстрорастущими формами.

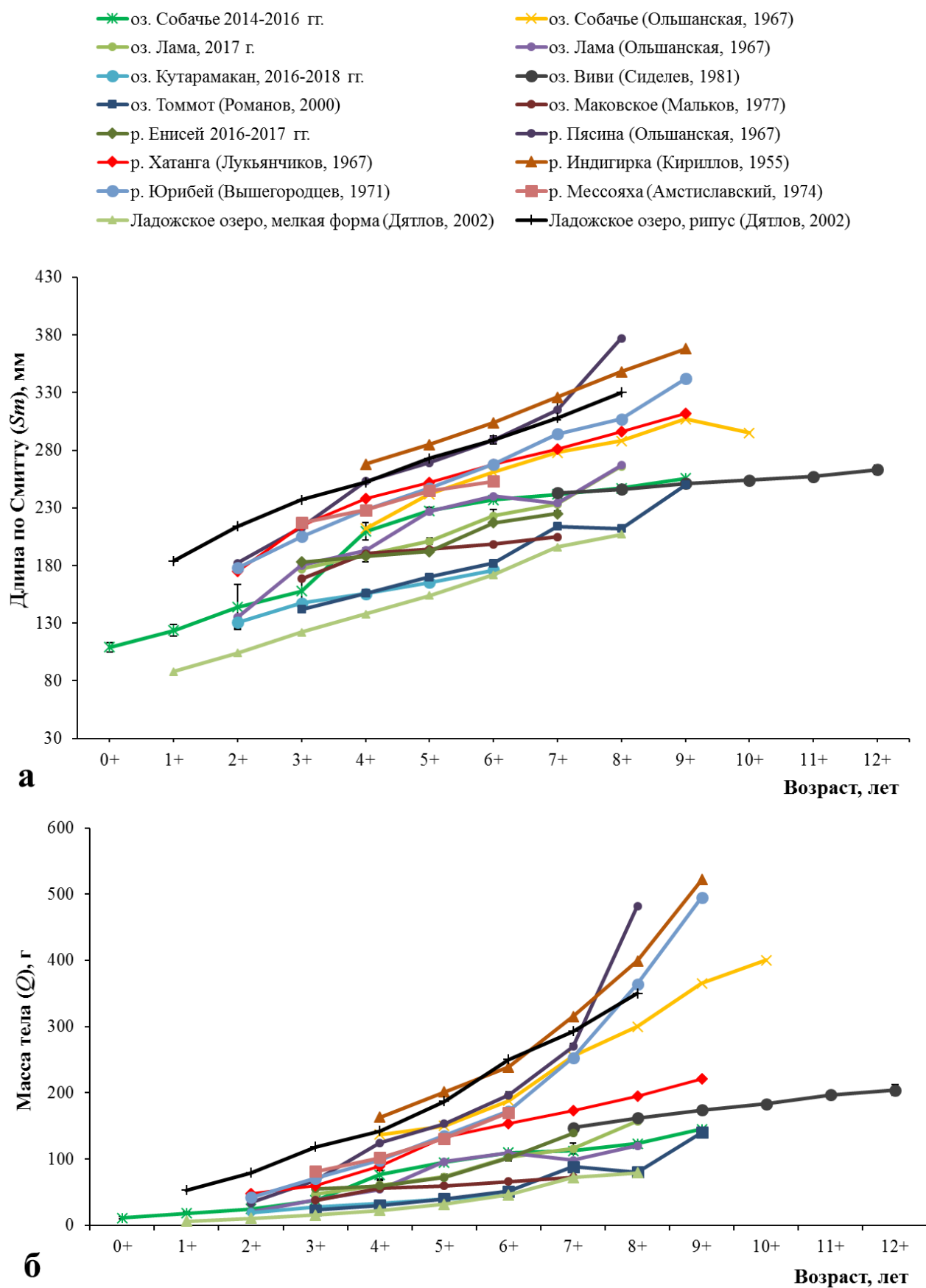


Рис. 19. Линейный (а) и весовой (б) рост сибирской ряпушки *C. sardinella* из водоемов плато Путорана и сопредельных территорий (для сравнения приведены данные по росту европейской ряпушки *C. albula* из оз. Ладожское)

Замедление роста ряпушки отдельных популяций может быть связано с целым рядом факторов. Так, например, на изменение ростовых процессов могло оказать влияние глобальное потепление климата, что показано, например, для ряпушки *C. albula* оз. Сякюлян Пюхьярви (Lake Säkylän Puhjärvi) в Финляндии (Jeppesen et al., 2012). Кроме того, еще в прошлом столетии отмечен такой факт, что в среднеглубоких хорошо прогреваемых озерах Латвии после первого нереста темп роста ряпушки резко снижается, что ведет к уменьшению ее средних размеров (Никаноров, 1960). Для эвтрофных хорошо прогреваемых озер Белоруссии показано, что летом, когда вода нагревается, несмотря на благоприятные кормовые условия, ряпушка прекращает питаться (Штейнфельд, 1964; Жуков, 1965; цит. по: Потапова, 1978).

Причиной снижения показателей роста, и как следствие, уменьшения размеров рыбы могут быть гидрологические особенности водоема, в частности стратификация вод озера, устанавливающаяся в летний период (Malin et al., 2014; Малин и др., 2018). Прогревание водной толщи сверху и одновременное снижение концентрации кислорода в придонных глубоких участках озера, которые предпочитает ряпушка, по-видимому создает для нее неблагоприятные условия, что ведет к снижению интенсивности питания и опять же замедлению роста, ухудшению условий для созревания и снижению плодовитости.

Также одна из причин изменения роста рыб в связи с климатическими трансформациями – это изменение спектра кормовых ресурсов водоема. Конкретно для озер Собачье и Лама, где мы отметили снижение темпа роста (рис. 19), подробные исследования динамики кормности не проводились. Однако подобные работы выполнены, например, для каскада волжских водохранилищ, где показаны изменения в структуре зоопланктона в условиях повышения температуры воздушной и водной сред и обсуждается влияние этих изменений на состояние ихтиоценоза (Лазарева, Соколова, 2013; Герасимов, 2015; Герасимов и др., 2018 и другие).

С другой стороны, измельчание может быть связано с увеличением численности популяции ряпушки. Так, в условиях снижения антропогенного пресса в виде прежде всего уменьшения объемов как промышленного, так и браконьерского лова, обусловленных особенностями современного социально-экономического состояния России, может отмечаться рост численности популяции рыбы. Этот рост, как правило, сопровождается усилением внутривидовой конкуренции за кормовые и другие ресурсы, следствием чего и является снижение линейно-весовых показателей рыб (Лебедев, 1961; Bohn et al., 2004; Боровикова, Малин, 2020).

Следует отметить, что неожиданным для нас оказался тот факт, что среди других

речных популяций ряпушка р. Енисей характеризуется наименьшими показателями роста и, более того, уступает в этих показателях ряпушке из ряда озер, в том числе и из оз. Лама, где обитает мелкая форма. Вероятно, это связано с особенностями происхождения популяции р. Енисей, о чем будет сказано ниже.

Присутствовали в наших сборах, кроме представителей крупной и мелкой формы, популяции *полупроходной ряпушки* – из рек Енисей и Хатанга и *озерной жилой формы* – из озер плато Путорана. Сравнение морфометрических показателей особей из этих популяций показало, что озерная ряпушка отличается от полупроходной сдвинутыми назад брюшными и спинным плавником, о чем свидетельствуют большие антевентральное (aV), антедорсальное (aD) и вентроанальное (VA) расстояния. Кроме того, для этой формы типичен низкий анальный плавник (hA) (прил. 3). Эти особенности характеризуют озерных ряпушек как менее способных к длительным миграциям. Полупроходные речные формы ряпушки, совершающие подобные миграции, отличаются плавниками, сдвинутыми к переднему краю тела, а также высокими и длинными спинным и анальным плавниками, что, очевидно, позволяет стабилизировать тело рыбы в потоке воды (Алеев, 1957, 1963; Покровский, 1967). Зависимость пропорций тела и положения плавников рыб от скорости течения в водоеме, где содержатся рыбы, обсуждается и в работе (Pakkasmaa, Piironen, 2001).

Помимо различий по морфометрическим параметрам, сравнение регрессионных моделей роста озерной и речной ряпушки с использованием дисперсионного анализа ANOVA, показало значимую дифференциацию между сравниваемыми группами ($p \leq 0,001$) (рис. 20).

Интересен феномен присутствия в сибирских водоемах *многопозвонковых* и *малопозвонковых* форм ряпушки. Число позвонков считается одним из видоспецифичных признаков, дифференцирующих европейский *C. albula* и сибирский *C. sardinella* виды ряпушки (Решетников, 1980; Атлас..., 2002). Так, для первого вида характерно число позвонков в среднем обычно менее 58, в то время как для второго – более 60 (Атлас..., 2002).

Многопозвонковые ряпушки с числом позвонков свыше 60 считаются «типично сибирскими»: это прежде всего полупроходные и проходные формы (Решетников, 1980; Романов, 2004). Малопозвонковая ряпушка имеет меньшее число позвонков – 58–59 и, как правило, обитает в озерах. Таким образом, обычно районы обитания мало- и многопозвонковой ряпушки не пересекаются. Лишь в бассейнах рек Пясины, Хатанги и Хантайки исследователями отмечается возможность их симпатричного обитания, и здесь же встречаются популяции с промежуточными между формами средними значениями

числа позвонков (Романов, 2000, 2004). Так, в публикациях прошлого столетия можно встретить указания на возможность контакта озерной (малопозвонковой) и полупроходной (многопозвонковой) ряпушек в озерах Лама, Мелкое и Глубокое. В этих водоемах полупроходная ряпушка, как правило, появлялась в период преднерестовых миграций в основные нерестовые реки, о чем и упоминали исследователи бассейна р. Пясины (Остроумов, 1937; Логашев, 1940; Ольшанская, 1967). В отдельные периоды, обычно осенью, эти формы даже могли встречаться вместе в составе одного стада.

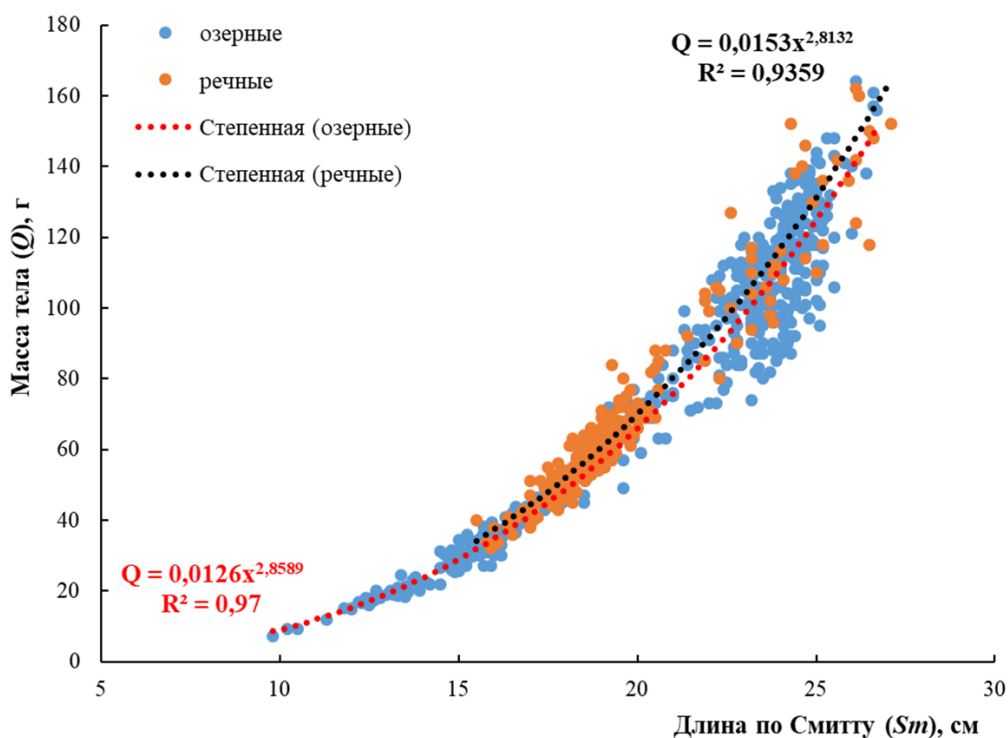


Рис. 20. Зависимость длина-масса озерной и речной ряпушки

$$F=174,79; R^2=0,9641; p \leq 0,001$$

Важно отметить, что если применить признак «число позвонков» в качестве видоспецифичного, то среди выборок, для которых морфологический анализ был проведен нами в рамках данной работы, к виду *C. sardinella* можно отнести лишь ряпушку из р. Хатанга: среднее число позвонков у нее равно 60 при интервале варьирования 59–64 (прил. 3). Ряпушка из озер Лама и Собачье и реки Енисей по средним значениям данного параметра оказалась ближе к европейскому виду. В частности, для ряпушки из оз. Собачье внутрипопуляционная дифференциация по данному признаку оказалась значительной – превысила уровень подвидового различия по Э. Майру (CD), равный 1,28, составив 2,40.

Так, для ряпушки оз. Лама среднее число позвонков равно 58 (при вариациях 56–60); для ряпушки оз. Собачье – 57 (53–59); для ряпушки р. Енисей – 58 (56–61). Выявленные различия достоверны на высоком уровне значимости $p \leq 0,001$ (табл. 7).

В случае с ряпушкой р. Енисей, мы, очевидно, имеем дело с туруханской формой. Согласно литературным данным эта форма по морфологическим признакам действительно более близка европейской ряпушке, в отличие от карской ряпушки р. Енисей, которую многие исследователи считают типичным представителем сибирской ряпушки (Боброва, 1958; Устюгов, 1972, 1976). Использование многомерных методов статистики при анализе наших данных по морфологическим характеристикам ряпушки р. Енисей подтвердило данные литературы: ряпушка р. Енисей из наших сборов имеет большее сходство с европейской ряпушкой (рис. 7, 8).

В случае озер, очевидно, мы имеем дело с наблюдением, отмечаемым еще Скрыбиным (1979) и Романовым (2000), когда по мере увеличения степени изолированности озерной формы от проходной в конкретном речном бассейне среднее число позвонков у первой уменьшается (табл. 3). Действительно, ряпушка оз. Собачье по сравнению с ряпушкой из оз. Лама, например, в настоящее время наиболее изолирована от возможного контакта с проходной (или полупроходной) формой, что, вероятно, и привело к наименьшим значениям числа позвонков у нее и большей близости ее по этому признаку к европейскому виду.

В то же время, из литературы известно, что число позвонков – признак, зависимый от температуры воды во время эмбриогенеза рыб (Lindsey, 1988). Очевидно, с этим связано увеличение числа позвонков у многих пресноводных рыб, в том числе и сиговых, в пределах ареала с юга на север (Кожара и др., 1996; Borovikova et al., 2013). Можно предположить, что эмбриогенез малопозвонковой ряпушки протекает при более высоких температурах среды, чем многопозвонковой. Действительно, нерест туруханской ряпушки р. Енисей происходит при температуре $+3,2$ – $+1,8^{\circ}\text{C}$, в то время как карской – при температуре $+1,8$ – $+1,4^{\circ}\text{C}$ (Устюгов, 1972). В Баунтовских озерах Забайкалья, где также обитает малопозвонковая ряпушка с числом позвонков от 51 до 55 (в среднем 53), температура воды в осенний период даже у дна не опускается ниже $+3,5^{\circ}\text{C}$ (Скрябин, 1977). Однако температура воды, при которой происходит нерест озерных ряпушек Норило-Пясинской гидросистемы не превышает $+1,2$ – $+1,4^{\circ}\text{C}$ (Ольшанская, 1967). Поэтому можно предположить, что есть еще и иные причины, обуславливающие малое число позвонков у ряпушки рассматриваемого региона. В частности, такой причиной может быть их происхождение, о чем подробнее будет сказано ниже.

Важно отметить, что согласно средним значениям другого видового признака для *C. sardinella* и *C. albula*, а именно отношению (индексу) вентроанального расстояния к антедорсальному (Атлас..., 2002), исследованные нами популяции ряпушки принадлежат к виду *C. sardinella*. Однако, в рассматриваемых выборках из озер плато Путорана и

р. Енисей были зарегистрированы отдельные особи со значениями этого признака, характерными для *C. albula*.

В целом, рассматривая особенности морфологических признаков разных форм ряпушки из сибирских водоемов, мы столкнулись с проблемой отсутствия четкого хиатуса по видоспецифичным признакам между *C. sardinella* и *C. albula*. Данный факт обсуждался ихтиологами еще в прошлом веке. Так, Дрягин с соавторами (1969) высказывали точку зрения, согласно которой в евразийских водоемах обитает один вид ряпушки – *Coregonus albula*. Результаты, полученные в настоящем исследовании, скорее подтверждают точку зрения этих авторов, чем опровергают ее. Однако для однозначных выводов по этой проблеме необходимы исследования морфологии и генетического полиморфизма карской ряпушки р. Енисей, которая согласно работам (Кириллов, 1972; Устюгов, 1972; Сидоров, Решетников, 2014), считается типичным представителем вида *C. sardinella*.

Отсутствие четкого хиатуса по диагностическим для *C. albula* и *C. sardinella* признакам ставит под сомнение возможность их использования в качестве таковых, что обсуждалось в более ранних работах (Дрягин и др., 1969; Пирожников и др., 1975; Боровикова, Махров, 2013; Borovikova et al., 2013; Borovikova, Artamonova, 2018).

5.3 Особенности происхождения популяций ряпушки рассматриваемого региона и уровень их морфо-биологического разнообразия

Связь морфологии и биологии особей той или иной популяции не только ряпушки, но и других представителей сиговых с их происхождением обсуждается в работах многих авторов (Правдин, 1954; Svårdson, 1979, 1998; Douglas et al., 1999; Douglas, Brunner, 2002; Østbye et al., 2006; Schulz et al., 2006; Решетников, 2010 и другие). При этом часть исследователей высказывает мнение, что морфо-экология рыб обусловлена происхождением популяций или экологических форм (Himberg, 1970; Шапошникова, 1977; Schulz et al., 2006). Другие же авторы придерживаются точки зрения о том, что все разнообразие морфо-экологических форм связано с особенностями среды обитания (Østbye et al., 2006).

Представление об особенностях происхождения популяций конкретного вида позволяет получить корректный анализ внутри- и межпопуляционного полиморфизма (Hudson et al., 2007). Например, анализ показателей полиморфизма ядерных и митохондриальных маркеров для четырех морфо-экологических форм сига (*C. lavaretus*) норвежского озера Фемунд (Lake Femund) убедительно показал происхождение этих морф в результате экологической радиации в пределах данного водоема. Кроме того, анализ ядерных маркеров для одной из четырех форм выявил следы интрогрессии в результате

вселения в озеро сига из другого водоема, принадлежащего, однако, филогенетической линии, близкородственной той, что обитает в озере (Næsje et al., 2004; Østbye et al., 2005a, 2005b; Hudson et al., 2007).

Нами предпринят анализ дифференциации исследованных популяций ряпушки по морфо-биологическим параметрам и сравнение полученных результатов с их дифференциацией по генетическим маркерам мтДНК, которые являются признанным инструментом филогеографических исследований (Avice, 2000). Отметим, что при построении дендрограмм мы использовали не только свои собственные данные по морфологии ряпушки, но и данные литературы. Результаты других авторов были включены в наш анализ не только с целью увеличения числа выборок. К сожалению, мы не имели возможности проанализировать морфологические признаки всех популяций, для которых был изучен генетический полиморфизм; чтобы получить представление об их дифференциации по морфологии, мы и использовали данные литературы.

Как оказалось, по пяти меристическим признакам (число чешуй в боковой линии, число жаберных тычинок, число позвонков, число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках) ряпушка рассматриваемых нами популяций делится на три группы (рис. 21-22). В первой группе преимущественно объединены популяции многопозвонковой речной ряпушки; исключением в этой группе является лишь ряпушка из оз. Малое Морское (басс. Восточно-Сибирского моря, Якутия). Вторая группа образована только малопозвонковой ряпушкой из озер Лама, Собачье, Томмот и Маковское. В третью группу объединены зельдь и саурей р. Печора, а также туруханская ряпушка р. Енисей.

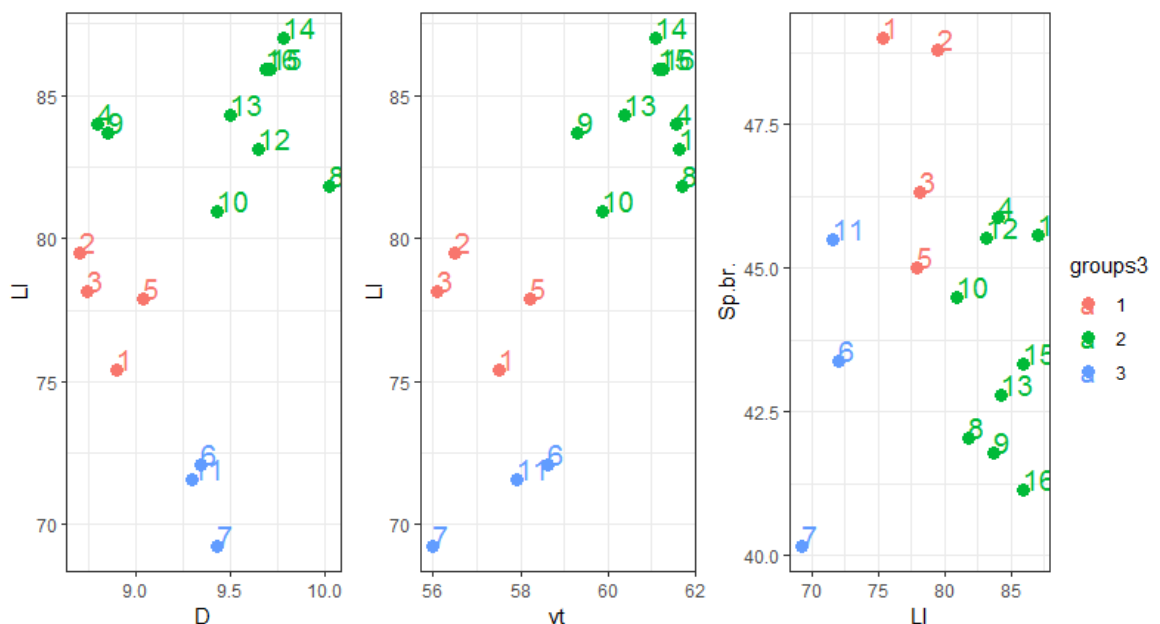


Рис. 21. Распределение основных меристических признаков по кластерам

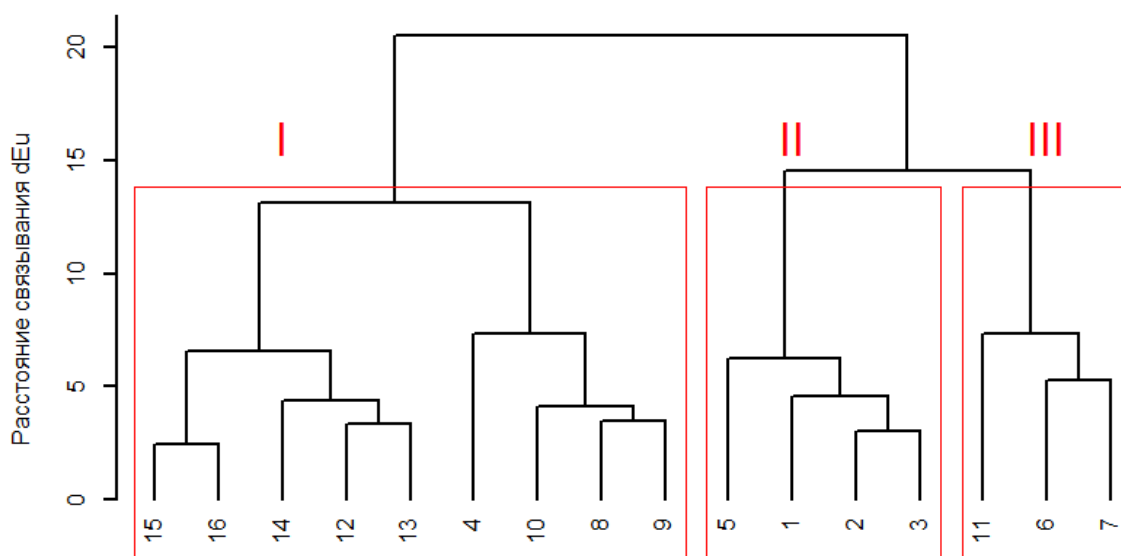


Рис. 22. Дендрограмма сходства популяций сибирской и европейской ряпушки из водоемов Западной и Восточной Сибири по меристическим признакам.

I группа: 4 – оз. Малое Морское (Кириллов, 1972); 8 – Обь (Есипов, 1941), 9 – р. Мессояха (Амстиславский, 1974), 10 – карская ряпушка р. Енисей (Устюгов, 1976), 12 – р. Пясины (Ольшанская, 1967), 13 – р. Хатанга (н.д.), 14 – р. Лена (Кириллов, 1972), 15 – р. Индигирка (Кириллов, 1955), 16 – р. Колыма (Новиков, 1966);

II группа: 1 – оз. Лама (н.д.), 2 – оз. Собачье (н.д.), 3 – оз. Маковское (Мальков, 1977), 5 – оз. Томмот (Романов, 2000);

III группа: 6 – зельдь, р. Печора (Туманов, 2010), 7 – саурей, р. Печора (Соловкина, 1974; Сиделев, Решетников, 2014); 11 – туруханская ряпушка р. Енисей (н.д.);

н.д. – наши данные

Кластерный анализ дифференциации тех же популяций ряпушки с использованием восьми пластических признаков (длина головы, максимальная высота тела, антедорсальное и антевентральное расстояния, длина и высота спинного и анального плавников) выявил две группы (рис. 23). Первая группа образована ряпушкой только речных популяций. Вторая группа объединяет всех озерных ряпушек, а также ряпушку р. Печора (зельдь и саурей) и туруханскую ряпушку р. Енисей.

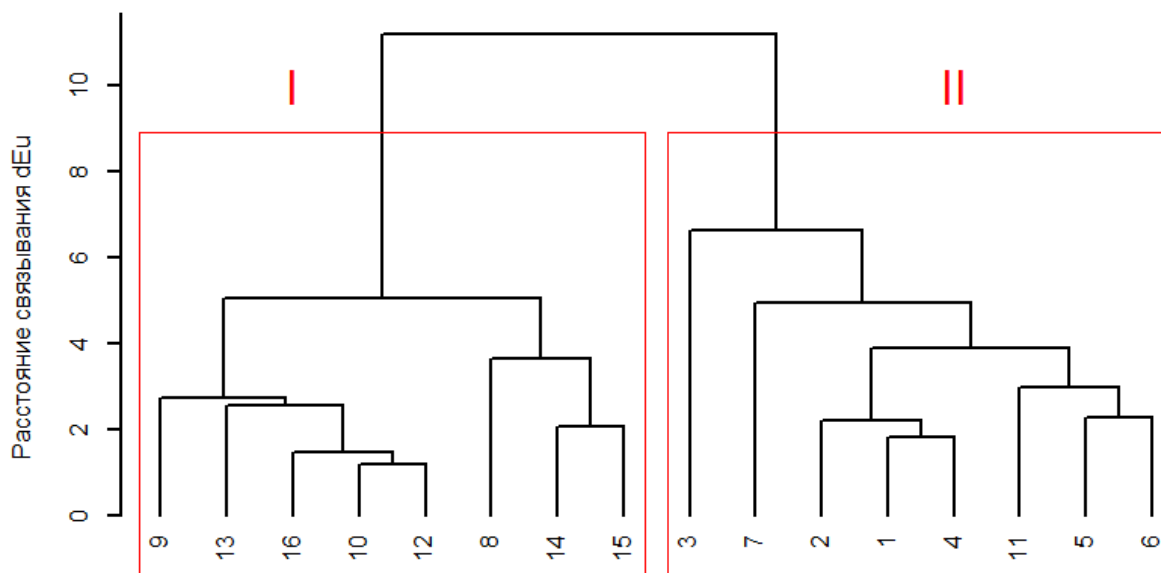


Рис. 23. Дендрограмма сходства популяций сибирской и европейской ряпушек из водоемов Западной и Восточной Сибири по пластическим признакам

I группа: 8 – р. Обь (Есипов, 1941); 9 – р. Мессояха (Амстиславский, 1974), 10 – карская ряпушка р. Енисей (Устюгов, 1976), 12 – р. Пясины (Ольшанская, 1967), 13 – р. Хатанга (н.д.), 14 – р. Лена (Кириллов, 1972), 15 – р. Индигирка (Кириллов, 1955), 16 – р. Колыма (Новиков, 1966);

II группа: 1 – оз. Лама (н.д.), 2 – оз. Собачье (н.д.), 3 – оз. Маковское (Мальков, 1977), 4 – оз. Томмот (Романов, 2000), 5 – оз. Малое Морское (Кириллов, 1972), 6 – зельдь, р. Печора (Туманов, 2010), 7 – саурей, р. Печора (Соловкина, 1974; Сиделев, Решетников, 2014), 11 – туруханская ряпушка р. Енисей (н.д.); н. д. – наши данные

Таким образом, дифференциация по морфологическим признакам и данным роста позволяет говорить о наличии двух больших групп ряпушки рассматриваемого региона – озерной и речной. Очевидно, именно обитание в озере или реке оказывает наибольшее влияние на особенности морфо-экологии ряпушки. Исключением является ряпушка р. Печоры и туруханская ряпушка р. Енисей: морфологические признаки их оказались более сходными с признаками озерной ряпушки, а не речной, как следовало бы ожидать. Кроме того, обращает на себя внимание тот факт, что эти популяции оказались сходными по морфологии несмотря на достаточную удаленность друг от друга.

Насколько коррелируют полученные нами данные по морфологии с результатами генетического анализа? Как было сказано ранее, на сети гаплотипов ряпушки мы также выделили два больших кластера – CA1 и N1 (рис. 18). Однако деление популяций на разные кластеры никак не связано с их морфо-биологическими особенностями: в каждом кластере присутствуют гаплотипы как озерных, так и речных популяций. Более того,

разные экологические формы – зельдь и саурей, являются носителями гаплотипов, принадлежащих разным кластерам. Таким образом, сходство популяций ряпушки по морфологии не связано с их общим происхождением, а обусловлено обитанием в сходных условиях среды.

Какие выводы о происхождении рассматриваемых популяций мы можем сделать, учитывая данные генетического анализа? Так, самый низкий уровень межпопуляционного полиморфизма, о чем свидетельствует такой показатель как генетическая дифференциация (p -дистанция), отмечен между выборками ряпушки из озер Собачье, Лама и Кутарамакан (0,31–0,38 %). Также минимальны показатели дифференциации и между ряпушкой из рек Хатанга и Яна – 0,31 % (табл. 17). Данный факт позволяет предполагать общность в происхождении ряпушки озер плато Путорана, с одной стороны, и хатангской и янской ряпушек – с другой. Принадлежность гаплотипов *nd1* гена, выявленных в данных выборках, к одной гаплогруппе – СА1 для путоранских популяций и N1 для речных (рис. 18), и низкие показатели внутривидового полиморфизма (p -дистанция = 0–0,63 %; нуклеотидное разнообразие π = 0,0–0,00287) (табл. 13, 15) позволяют сделать вывод о происхождении каждой из этих групп от одной предковой филогенетической линии и об отсутствии инвазии в эти водоемы представителей других линий из других регионов.

Общее происхождение также можно предположить и для ряпушки из рек Лена, Индигирка и Колыма, поскольку все гаплотипы, обнаруженные в выборках из этих популяций принадлежат одному кластеру гаплотипов – N1 (рис. 18). Для этих выборок также характерен средний уровень внутривидового полиморфизма: p -дистанция внутри популяций варьирует от 0,10 до 0,83 %, в среднем 0,43 %; π = 0,00377–0,00440 (табл. 15, 17).

Интересно положение ряпушки из Курейского водохранилища на р. Курейка, которая является правым притоком р. Енисей. Несмотря на самые низкие значения показателя внутривидового полиморфизма (средняя p -дистанция = 0,27 %), генетическая дифференциация этой выборки с другими популяциями оказалась самой высокой (p -дистанция 0,69–1,10 %, в среднем 0,87 %) (табл. 17). При этом важно отметить, что минимальное значение p -дистанции, равное 0,69 %, отмечено между этой выборкой и ряпушкой оз. Кутарамакан, а не р. Енисей, как следовало бы ожидать. Также ряпушка Курейского водохранилища более близка, чем енисейской, зельди из р. Печора, ряпушке оз. Собачье и р. Пясины (табл. 17). Все гаплотипы, выявленные в водохранилище, принадлежат группе СА1. Полученные данные показывают, что в своем происхождении ряпушка Курейского водохранилища, скорее всего, не связана с енисейской ряпушкой, а

происходит от популяций, населяющих реку (и/или водоемы ее бассейна) выше водохранилища.

Значительно отличается и ряпушка р. Мессояха (п-ов Ямал): *p*-дистанция ее с другими выборками варьирует от 0,66 до 1,02 %, в среднем составляя 0,78 % (табл. 17). Для этой же выборки характерно самое высокое внутривидовое разнообразие (*p*-дистанция 0,91 %, $\pi = 0,00889$) (табл. 15, 17); гаплотипы, выявленные у ряпушки р. Мессояха, принадлежат как кластеру CA1, так и кластеру N1. Подобный высокий уровень внутривидового полиморфизма характерен также для ряпушки из рек Нейтаяха, Енисей, Пясина и Печора. Во всех перечисленных водоемах присутствуют носители гаплотипов из разных гаплогрупп, выявленных нами – N1 и CA1. Эти результаты позволяют предполагать сложное происхождение данных популяций за счет смешения в них разных филогенетических линий (аллопатричное формо- или видообразование с последующим вторичным контактом) (Hudson et al., 2007).

Тот факт, что гаплогруппа CA1 включает в себя варианты последовательностей *nd1* гена ряпушки из европейских водоемов и при этом гаплотипы этой группы с высокими частотами встречаются в ряде водоемов Сибири, может рассматриваться как свидетельство того, что в прошлом носители этих гаплотипов проникли в исследуемый регион с запада. Район инвазии линии CA1 в Сибири можно ограничить следующим образом: водоемы п-ова Ямал, бассейн Енисея (низовья), водоемы западной части п-ова Таймыр. Очевидно, именно этим и обусловлено высокое сходство как генетическое, так и морфологическое ряпушки рек Печора и Енисей.

Водоемы восточной части Таймырского полуострова, как и все рассматриваемые нами реки, расположенные восточнее, заселены представителями линии N1, берущей свое начало из другого центра происхождения, располагавшегося на востоке Сибири. Для представителей линии N1 также характерно было постепенное расселение, но в западном направлении: носители гаплотипов этой группы достигли бассейна р. Печора, что и обусловило смешение в ряде водоемов представителей разных линий.

Интересно, что полученные нами данные отчасти согласуются с точкой зрения Устюгова (1976) на расселение ряпушки в сибирских водоемах. В своих работах этот автор высказывал предположение о существовании двух древних центров возникновения *C. sardinella* в пределах современного ареала этого вида. Первым центром, по его мнению, был бассейн реки Лены, откуда восточносибирская филогенетическая линия *C. sardinella* вторично расселилась в водоемы бассейна моря Лаптевых, а затем в реки Хатангу, Енисей (карская форма), Пясину и Обь, прошла в Тазовскую губу и Гыданский залив Карского моря.

Однако критически на наш взгляд стоит подойти к утверждению Устюгова о том, что вторым центром происхождения сибирской ряпушки является бассейн р. Енисей, где, по его мнению, сформировалась туруханская форма. Согласно нашим данным, туруханская ряпушка имеет смешанное происхождение: как отмечено выше, среди этой формы есть носители гаплотипов, близких как европейской ряпушке (группа CA1), так и ряпушке из районов Восточной Сибири (группа N1).

Таким образом, значительное морфо-экологическое разнообразие ряпушки рассматриваемого региона наряду с разнообразием экосистем, которые она населяет, обусловлено и сложной историей формирования ее популяций. Хорошо известно, что на расселение сиговых рыб, в том числе и сибирской ряпушки, большое влияние оказали события плейстоцена, связанные с масштабными оледенениями (Подлесный, 1958; Дрягин и др., 1969; Behnke, 1972; Mangerud et al., 2004; Svendsen et al., 2004; Sendek et al., 2013). Наступление ледников разрушало экосистемы, где обитала эта группа рыб, и фрагментировало популяции, а отступление, наоборот, создавало новые водоемы, которые служили в том числе и путями расселения для рыб (Pielou, 1991; Sendek et al., 2013). Расселение рыб происходило из приледниковых рефугиумов, где они переживали неблагоприятные условия оледенения, и где за время изоляции мог формироваться специфичный генетический полиморфизм и появляться гаплотипы, которые в настоящее время являются маркерами расселения ряпушки.

Палеогеографические реконструкции подтверждают наши выводы, сделанные на основе анализа генетического полиморфизма. Так, показано, что уже 60 тыс. лет назад все территории, где расположено большинство рассматриваемых нами сибирских водоемов полностью были свободны ото льда и более ледяным щитом уже не покрывались. Поэтому действительно там популяции ряпушки могли существовать длительное время, что и привело к формированию специфичного полиморфизма. Ледяным щитом был покрыт лишь район плато Путорана: лед покрывал его как 60 тыс. лет назад, так и в последнее оледенение, 20 тыс. лет назад (Большаинов, 2004; Mangerud et al., 2004; Svendsen et al., 2004). Это указывает на молодость популяций путоранских озер, о чем свидетельствует и низкий уровень их генетического полиморфизма (табл. 15, 17).

Палеогеографические реконструкции также показывают, что сток из приледниковых водоемов в разное время мог быть направлен или на запад, или на восток. Так, 60 тыс. лет назад из приледникового водоема, расположенного в Восточной Европе, воды вдоль края ледника двигались на восток, а около 19 тыс. лет назад в западном направлении существовал сток из р. Пясины (Mangerud et al., 2004). Таким образом, по приледниковым водоемам в Сибирь могла легко проникнуть ряпушка из европейских

водоемов и наоборот. Как было сказано выше, смешение этих потоков активно происходило, по всей видимости, на обширной территории, включающей р. Печора, п-ов Ямал, нижнюю часть бассейна р. Енисей и западную часть п-ов Таймыр. Поэтому именно здесь нами и были выявлены популяции с высокими показателями внутривидового полиморфизма (табл. 15, 17).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* является достаточно пластичным видом в плане морфо-биологии, образуя многочисленные локальные стада на всем своем ареале. Еще в работах исследователей прошлого столетия указывалось, что изменчивость для вида имеет приспособительное значение и является поставщиком генетического материала для действия естественного отбора (Никольский, 1953; Иогансен, Кафанова, 1968). Таким образом локальные стада сибирской ряпушки, имеющие широкий диапазон изменчивости, обладают возможностью сохранять свою численность в пространстве и времени. Очевидно, разнообразие этих стад обусловлено как историческими условиями формирования ихтиофауны водоемов, так и специфичным сочетанием факторов среды обитания.

Следует отметить, что вопрос о первостепенности влияния происхождения или особенностей условий обитания на формирование морфо-биологического разнообразия сиговых рыб, в том числе и ряпушки, обсуждается многими авторами, которые склоняются в ту или иную сторону (Himberg, 1970; Шапошникова, 1977; Østbye et al., 2006; Schulz et al., 2006). Результаты настоящей работы позволяют говорить о важности для формирования внешнего облика ряпушки и ее поведения в первую очередь именно экологических факторов среды, экологической ниши, которую конкретная популяция занимает.

Анализ собственных данных и данных литературных источников дает возможность предполагать какие именно изменения в среде обитания могут обуславливать современный облик популяций ряпушки водоемов плато Путорана и сопредельных территорий. Во-первых, это глобальное потепление климата, которое влияет на гидрологические особенности водоема, в частности вызывая стратификацию вод озера в летний период. Кроме того, в связи с климатическими трансформациями происходит изменение спектра кормовых ресурсов водоемов. Эти изменения в среде обитания влияют на темп роста рыбы, максимальные размеры особей, скорость созревания, плодовитость, возрастной состав, а также на внешний облик рыбы, особенности морфологии.

Анализ генетического полиморфизма сибирской ряпушки водоемов Ледовитоморского бассейна выявил наличие двух клад, или филогенетических линий митохондриальной ДНК (мтДНК) – N1 и CA1, при чем первая линия типична для популяций ряпушки Восточной Сибири, а вторая объединяет варианты мтДНК как сибирской, так и европейской ряпушек. Часть исследованных нами популяций являлись носителями только гаплотипов линии N1 или CA1, а часть – как той, так и другой линии.

Однако корреляция между морфологическими показателями и особенностями молекулярно-генетического полиморфизма для исследованных нами выборок отсутствует, что согласуется и с данными литературы (Bernatchez, Dodson, 1994; Østbye et al., 2005). Несмотря на значительное морфо-биологическое разнообразие ряпушки исследованного региона, генетическая дифференциация гаплотипов мтДНК внутри и между популяциями низкая: показатели *p*-дистанции не превышают внутривидового уровня.

ВЫВОДЫ

1. В исследованных водоемах плато Путорана, а также в р. Енисей обитает малопозвонковая форма ряпушки по морфологическим признакам более сходная с европейской ряпушкой *C. albula*. Лишь многопозвонковая ряпушка р. Хатанга по морфологическим характеристикам может быть отнесена к виду *C. sardinella*. В целом, морфо-биологические признаки ряпушки рассматриваемого региона очень пластичны и изменчивы во времени: сравнение собственных данных с результатами литературы XX века выявило достоверные изменения в размерно-весовых характеристиках ряпушки, а также ее плодовитости, произошедшие за 60 лет.

2. Исследование морфологических признаков ряпушки плато Путорана и сопредельных территорий показало высокую степень изменчивости этих характеристик в зависимости от типа водного объекта, в котором она обитает, а именно полупроходная это форма или озерная жилая.

3. Исследование полиморфизма двух участков митохондриальной ДНК (мтДНК) – фрагмента COI и *nd1* гена выявило у сибирской ряпушки Ледовитоморского бассейна наличие двух клад, или филогенетических линий мтДНК – N1 и CA1, первая из которых типична для популяций ряпушки Восточной Сибири, а вторая объединяет варианты мтДНК как сибирской, так и европейской ряпушек. Однако уровень дифференциации между этими группами не превышает внутривидового уровня (*p*-дистанция 0,81 %).

4. Рассматриваемые нами популяции сибирской ряпушки имеют разное происхождение: часть из них происходит только от линии N1, другая часть – от линии CA1, а ряд популяций п-ова Ямал, низовьев Енисея и западной части п-ова Таймыр имеют смешанное происхождение, объединяя носителей обеих линий. Однако морфо-биологические особенности популяций ряпушки слабо связаны с их происхождением: ведущую роль в их формировании играет тип водного объекта – река или озеро, в котором обитает конкретная популяция.

ПРИЛОЖЕНИЯ

К диссертационной работе Ю.С. Никулиной по теме: «МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СИБИРСКОЙ РЯПУШКИ *COREGONUS SARDINELLA VALENCIENNES* ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ РАЗНОГО ТИПА ПЛАТО ПУТОРАНА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ»

Приложение 1. Пластические признаки озерных и речных популяций сибирской ряпушки

Популяции	Признак																		
	В % длины тела													В % длины головы					В % aD
	C	h	H	aD	pD	aV	aA	PV	ID	hD	lA	hA	pA	aO	O	pO	Ch ₂	f	VA
Озерные:																			
Хасейнто (Есипов, 1941)	<u>16,9</u> 0,12	<u>7,3</u> 0,08	<u>19,6</u> 0,22	<u>39,8</u> 0,21	<u>42,3</u> 0,28	<u>42,6</u> 0,25	<u>68,1</u> 0,21	–	<u>10,5</u> 0,14	<u>18,2</u> 0,24	<u>12,5</u> 0,16	<u>11,4</u> 0,17	–	<u>18,7</u> 0,24	<u>24,0</u> 0,23	<u>54,8</u> 0,29	<u>69,6</u> 0,55	<u>23,4</u> 0,23	<u>66,9</u> 0,62
Кета (Ольшанска я, 1967)	<u>19,5</u> 0,10	<u>6,67</u> 0,04	<u>22,9</u> 0,26	<u>45,4</u> 0,12	<u>42,1</u> 0,13	<u>46,6</u> 0,17	<u>70,1</u> 0,15	<u>29,2</u> 0,23	<u>9,6</u> 0,03	<u>15,7</u> 0,22	<u>12,0</u> 0,12	<u>10,5</u> 0,16	<u>14,3</u> 0,10	<u>27,5</u> 0,16	<u>23,9</u> 0,14	–	<u>60,0</u> 0,51	<u>20,3</u> 0,17	<u>56,0</u> 0,31
Собачье (Романов и др., 2016)	<u>18,5</u> 0,08	<u>6,3</u> 0,05	<u>16,5</u> 0,13	<u>41,8</u> 0,10	–	<u>44,6</u> 0,14	<u>68,3</u> 0,14	<u>27,0</u> 0,14	<u>8,9</u> 0,07	<u>14,1</u> 0,11	<u>11,2</u> 0,11	<u>9,8</u> 0,09	<u>15,4</u> 0,10	<u>24,4</u> 0,21	<u>24,8</u> 0,18	<u>50,7</u> 0,31	<u>60,7</u> 0,36	<u>21,9</u> 0,22	59,5
Маковское (Мальков, 1977)	<u>20,9</u> 0,13	<u>6,2</u> 0,09	<u>17,5</u> 0,15	<u>44,6</u> 0,17	–	<u>46,3</u> 0,17	<u>69,9</u> 0,18	<u>27,1</u> 0,16	<u>8,8</u> 0,08	<u>14,4</u> 0,11	<u>11,3</u> 0,12	<u>8,9</u> 0,09	<u>13,6</u> 0,13	<u>26,2</u> 0,18	<u>27,3</u> 0,18	–	–	<u>19,9</u> 0,26	–
Томмот (Романов, 2000)	<u>19,0</u> 0,09	<u>6,2</u> 0,04	<u>17,4</u> 0,16	<u>43,0</u> 0,13	<u>43,5</u> 0,17	<u>44,6</u> 0,13	<u>69,1</u> 0,12	<u>25,9</u> 0,12	<u>9,6</u> 0,10	<u>15,3</u> 0,14	<u>11,7</u> 0,10	<u>9,2</u> 0,09	<u>14,6</u> 0,13	<u>22,0</u> 0,19	<u>24,9</u> 0,19	<u>49,4</u> 0,25	<u>58,2</u> 0,36	<u>20,2</u> 0,21	<u>58,4</u> 0,42
Баунт (Скрябин, 1977)	<u>23,2</u> 0,11	<u>5,9</u> 0,05	<u>17,3</u> 0,17	<u>45,0</u> 0,19	<u>41,0</u> 0,23	<u>48,0</u> 0,19	<u>68,3</u> 0,29	<u>26,6</u> 0,24	<u>9,2</u> 0,13	<u>15,3</u> 0,18	<u>12,7</u> 0,13	<u>10,1</u> 0,11	<u>14,3</u> 0,17	<u>25,7</u> 0,26	<u>28,3</u> 0,28	<u>45,9</u> 0,27	<u>58,0</u> 0,48	<u>21,4</u> 0,26	<u>47,8</u> 0,44
Малое Морское (Кириллов, 1972)	<u>19,6</u> 0,11	<u>6,83</u> 0,08	<u>17,3</u> 0,21	<u>41,1</u> 0,38	–	<u>44,4</u> 0,38	<u>68,3</u> 0,29	<u>26,1</u> 0,35	<u>10,2</u> 0,14	<u>16,0</u> 0,13	<u>11,0</u> 0,21	<u>9,8</u> 0,14	–	<u>22,0</u> 0,68	<u>26,9</u> 0,31	<u>50,4</u> 0,80	<u>57,8</u> 0,66	<u>22,9</u> 0,34	62,6

Продолжение приложения 1

Популяции	Признаки																		
	В % длины тела													В % длины головы					В % aD
	C	h	H	aD	pD	aV	aA	PV	lD	hD	lA	hA	pA	aO	O	pO	Ch ₂	f	VA
Тхуклу (Куренков, Остроумов, 1965)	20,5	6,95	19,7	45,2	–	46,7	65,7	24,5	8,9	14,4	13,7	7,6	15,9	18,5	23,7	–	–	30,2	44,0
Полупроходные:																			
р. Печора (Туманов, 2010)	<u>19,3</u> 0,16	<u>7,0</u> 0,10	<u>18,1</u> 0,25	<u>41,2</u> 0,17	<u>44,2</u> 0,24	<u>44,9</u> 0,25	<u>68,6</u> 0,30	<u>26,9</u> 0,25	<u>10,7</u> 0,15	<u>15,7</u> 0,17	<u>12,5</u> 0,12	<u>11,1</u> 0,17	<u>13,7</u> 0,14	<u>24,0</u> 0,11	<u>26,1</u> 0,16	<u>49,4</u> 0,27	<u>60,8</u> 0,28	<u>26,0</u> 0,22	–
Обь (Есипов, 1941)	<u>16,2</u> 0,11	<u>7,6</u> 0,08	<u>21,4</u> 0,21	<u>39,5</u> 0,21	<u>43,1</u> 0,21	<u>42,1</u> 0,22	<u>68,9</u> 0,26	–	<u>11,5</u> 0,14	<u>19,4</u> 0,19	<u>12,2</u> 0,15	<u>12,2</u> 0,15	–	<u>18,1</u> 0,21	<u>26,4</u> 0,38	–	<u>73,5</u> 0,70	<u>25,3</u> 0,26	<u>71,8</u> 0,68
Юрибей (Вышегород цев, 1975)	<u>16,4</u> 0,12	–	<u>19,6</u> 0,26	<u>40,4</u> 0,21	–	<u>42,3</u> 0,21	<u>68,9</u> 0,21	–	<u>10,0</u> 0,12	<u>16,9</u> 0,18	<u>12,1</u> 0,17	<u>11,5</u> 0,15	–	<u>24,4</u> 0,25	<u>24,4</u> 0,33	–	–	–	–
Енисей (Устюгов, 1972)	<u>18,5</u> 0,08	<u>6,3</u> 0,06	<u>18,5</u> 0,14	<u>41,0</u> 0,12	<u>43,3</u> 0,11	<u>43,7</u> 0,09	<u>69,3</u> 0,10	<u>26,1</u> 0,11	<u>10,1</u> 0,08	<u>17,3</u> 0,11	<u>12,2</u> 0,08	<u>10,9</u> 0,07	<u>11,9</u> 0,09	<u>25,9</u> 0,14	<u>26,8</u> 0,16	<u>46,7</u> 0,16	<u>64,5</u> 0,16	<u>20,0</u> 0,15	66,6
	<u>17,5</u> 0,07	<u>6,3</u> 0,05	<u>18,9</u> 0,16	<u>40,7</u> 0,26	<u>43,9</u> 0,11	<u>43,0</u> 0,11	<u>68,6</u> 0,12	<u>26,1</u> 0,09	<u>10,2</u> 0,07	<u>16,6</u> 0,12	<u>12,4</u> 0,08	<u>11,1</u> 0,10	<u>12,7</u> 0,14	<u>25,0</u> 0,14	<u>25,9</u> 0,15	<u>48,1</u> 0,16	<u>64,1</u> 0,11	<u>19,8</u> 0,17	–
Пяси́на (Ольшанска я, 1967)	<u>17,1</u> 0,05	<u>6,7</u> 0,05	<u>18,8</u> 0,11	<u>40,0</u> 0,13	<u>45,1</u> 0,11	<u>42,8</u> 0,11	<u>68,6</u> 0,13	<u>24,4</u> 0,14	<u>10,2</u> 0,07	<u>16,3</u> 0,10	<u>12,5</u> 0,09	<u>11,9</u> 0,08	<u>13,3</u> 0,09	<u>24,8</u> 0,19	<u>23,6</u> 0,18	–	<u>63,3</u> 0,40	<u>22,5</u> 0,18	<u>59,6</u> 0,33
Хатанга (Лукьянчи́ко в, 1967)	<u>16,1</u> 0,06	<u>7,7</u> 0,09	<u>17,3</u> 0,07	<u>38,7</u> 0,13	–	<u>44,7</u> 0,15	<u>66,6</u> 0,27	<u>28,3</u> 0,16	<u>10,8</u> 0,06	<u>17,8</u> 0,11	<u>13,5</u> 0,07	<u>10,3</u> 0,07	<u>14,1</u> 0,07	<u>17,9</u> 0,10	<u>26,7</u> 0,11	–	–	<u>23,6</u> 0,14	–
Лена (Кирил лов, 1972)	<u>16,3</u> 0,16	<u>6,6</u> 0,06	<u>20,1</u> 0,23	<u>39,2</u> 0,23	<u>46,8</u> 0,22	<u>40,5</u> 0,23	<u>69,4</u> 0,25	<u>26,1</u> 0,20	<u>10,6</u> 0,10	<u>18,5</u> 0,14	<u>12,6</u> 0,12	<u>11,5</u> 0,11	<u>14,5</u> 0,15	<u>19,3</u> 0,22	<u>23,2</u> 0,22	–	–	<u>23,9</u> 0,18	–

Окончание приложения I

Популяции	Признаки																		
	В % длины тела													В % длины головы					В % aD
	C	h	H	aD	pD	aV	aA	PV	lD	hD	lA	hA	pA	aO	O	pO	Ch ₂	f	VA
Оленек (Кириллов, 1972)	<u>17,0</u> 0,05	–	<u>19,1</u> 0,10	<u>38,4</u> 0,12	–	<u>42,0</u> 0,12	<u>68,0</u> 0,12	–	<u>10,6</u> 0,08	<u>16,5</u> 0,11	<u>12,1</u> 0,08	<u>10,0</u> 0,07	<u>20,0</u> 0,16	–	–	–	–	–	–
Яна (Кириллов, 1972)	<u>16,0</u> 0,05	–	<u>19,0</u> 0,10	<u>38,3</u> 0,08	–	<u>41,0</u> 0,09	<u>67,3</u> 0,12	–	<u>10,6</u> 0,07	<u>18,2</u> 0,10	<u>12,0</u> 0,08	<u>11,7</u> 0,07	–	<u>20,7</u> 0,13	<u>22,9</u> 0,09	<u>51,2</u> 0,08	<u>65,2</u> 0,35	<u>22,8</u> 0,13	–
Индиголка (Кириллов, 1955)	<u>16,2</u> 0,07	–	<u>18,2</u> 0,16	<u>38,9</u> 0,15	–	<u>40,9</u> 0,13	<u>69,1</u> 0,18	–	<u>10,9</u> 0,10	<u>18,5</u> 0,12	<u>12,1</u> 0,11	<u>11,8</u> 0,18	–	<u>19,0</u> 0,19	–	–	–	–	–
Колыма (Кириллов, 1972)	<u>17,1</u> 0,07	–	<u>18,0</u> 0,11	<u>40,1</u> 0,15	<u>45,8</u> 0,08	<u>42,8</u> 0,14	<u>69,6</u> 0,27	–	<u>10,3</u> 0,07	<u>17,2</u> 0,15	<u>11,9</u> 0,06	<u>11,3</u> 0,11	–	<u>24,4</u> 0,16	<u>24,6</u> 0,17	<u>50,1</u> 0,22	<u>61,6</u> 0,37	<u>21,7</u> 0,19	–

Примечание. Над чертой – среднее значение, под чертой – стандартная ошибка.

Приложение 2. Характеристика исследованных популяций ряпушек. **Условные обозначения:** М – морфологический анализ, ПБА – полный биологический анализ, ОНП – определение нуклеотидной последовательности участка мтДНК.

№ выб орк и	Место отлова, форма	Координат ы места отлова	Дата отлова	Кем собран	Численность, экз.				
					М	ПБА	Плодовитость	ПДРФ мтДНК	ОНП мтДНК
Coregonus sardinella									
1	Озеро Собачье, Норило-Пясинская гидросистема	69°05' с.ш., 91°34' в.д.	2014 2015	Заделёнов В.А. Романов В.И. Никулина Ю.С.	60	300	–	26	26
2	Озеро Лама, Норило- Пясинская гидросистема	69°45' с.ш., 91°40' в.д.	2017	Никулина Ю.С.	56	56	8	18	14
3	Река Пяси́на, Усть- Тарей	73°25' с.ш., 90°87' в.д.	2016	Заделёнов В.А.	–	–	–	15	15
4	Озеро Кутарамакан, Хантайская гидросистема	68°76' с.ш., 91°80' в.д.	2017 2018	Романов В.И.	–	92	34	10	10
5	Река Енисей, «Левинские пески»	69°48' с.ш., 86°02' в.д.	2016 2018	Никулина Ю.С.	118	245	42	35	37
6	Река Хатанга	72°01' с.ш., 102°54' в.д.	2016	Будин Ю.В.	28	32	–	15	7
7	Река Мессояха (Тазовская губа)	67°99' с.ш., 78°63' в.д.	2017	Горчаковский А.А.	–	–	–	11	13
8	Река Нейтаяха (Гыданская губа),	70°96' с.ш., 75°04' в.д.	2017	Горчаковский А.А.	–	–	–	10	6
9	Курейское водохранилище	67°05' с.ш., 89°12' в.д.	2018	Лукьянов В.	–	–	–	22	10
10	Река Анабар	70°46' с.ш., 113°19' в.д.	2014	Бочкарев Н.А.	–	–	–	10	8

Окончание приложения 2

№ выб орк и	Место отлова, форма	Координат ы места отлова	Дата отлова	Кем собран	Численность, экз.				
					М	ПБА	Плодовитость	ПДРФ мтДНК	ОП мтДНК
11	Река Колыма Нижнеколымский район, рыболовный участок "Ермолово"	68°29' с.ш., 160°29' в.д.	2018	Бурмистров Е.	–	–	–	18	8
12	Река Лена, Булунский район, о. Тит-Ары	72°00' с.ш., 127°00' в.д.	2018	Бурмистров Е.	–	–	–	25	12
13	Река Индигирка, Аллаиховский район, с. Русское- Устье	71°07' с.ш., 149°18' в.д.	2018	Бурмистров Е.	–	–	–	25	11
14	Река Яна, Усть- Янский район, с. Усть-Янск	70°54' с.ш., 136°26' в.д.	2018	Бурмистров Е.	–	–	–	24	12
<i>Coregonus albula x Coregonus sardinella</i>									
15	Река Печора, «зельдь»	66°78' с.ш., 52°34' в.д.	2018	Боровской А.В.	–	–	–	31	14
16	Река Печора, «саурей»	67°90' с.ш., 52°71' в.д.	2018	Боровской А.В.	–	–	–	38	13
<i>Coregonus peled</i>									
23	Озеро Кутарамакан, Хантайская гидросистема	68°76' с.ш., 91°80' в.д.	2018	Романов В.И.	–	–	–	–	8
Всего:					262	725	84	333	224

Приложение 3 – Морфологические признаки ряпушки изученных популяций*

Признаки	Водоем			
	оз. Лама 56 экз.	оз. Собачье 60 экз.	р. Енисей туруханская форма 118 экз.	р. Хатанга** 28 экз.
Sm, мм	165–267 211,2±0,32 24,69 11,7	226–264 242,2±1,04 8,05 3,3	155–232 189,0±1,19 12,96 6,92	226–271 246,7±2,27 12,84 5,2
l, мм	154–252 199,4±0,31 23,46 11,8	217–250 230,4±1,00 7,66 3,3	145–213 175,7±1,11 12,03 6,94	214–255 232,3±2,17 12,25 5,3
Q, г	42–164 87,5±4,10 30,61 35,0	153–180 165,3±0,71 5,5 3,3	34–127 61,8±1,42 15,38 24,79	90–162 121,6±3,59 20,31 16,7
Меристические признаки:				
Vert.	56–60 57,5±0,11 0,81 1,4	53–59 56,5±0,14 1,10 1,9	56–61 57,9±0,10 1,06 1,8	59–64 60,4±0,24 1,37 2,3
Sp.br.	40–58 49,0±0,50 3,72 7,6	45–54 48,8±0,23 1,77 3,6	37–53 45,5±0,29 3,17 7,0	39–47 42,8±0,37 2,15 5,0
L.l.	63–90 75,4±0,83 6,19 8,2	74–87 79,5±0,38 2,94 3,7	59–90 71,6±0,63 6,81 9,5	76–90 84,3±0,61 3,52 4,2
DH	3–4 3,3±0,06 0,48 14,3	4–5 4,0±0,02 0,13 3,2	2–4 3,1±0,04 0,44 14,4	3–4 3,2±0,07 0,42 13,13
DB	7–11 8,9±0,09 0,66 7,4	7–10 8,7±0,07 0,57 6,6	8–11 9,3±0,06 0,64 6,9	8–10 9,5±0,10 0,56 6,0
PB	12–15 13,5±0,11 0,83 6,2	12–15 13,7±0,09 0,73 5,3	12–15 13,7±0,08 0,88 6,4	12–15 14,1±0,16 0,90 6,4
VB	10–12 10,2±0,66 0,43 4,2	9–11 10,2±0,06 0,46 4,5	8–11 9,9±0,06 0,60 6,1	9–11 10,1±0,07 0,42 4,1
AH	2–4 3,0±0,04 0,30 10,1	3–4 4,0±0,02 0,13 3,2	2–4 2,8±0,04 0,44 15,6	–
AB	10–14 12,0±0,12 0,93 7,8	10–13 11,6±0,11 0,87 7,4	10–14 12,3±0,07 0,74 6,0	10–14 12,7±0,17 0,98 7,7

Признаки	оз. Лама 56 экз.	оз. Собачье 60 экз.	р. Енисей туруханская форма 118 экз.	р. Хатанга** 28 экз.
Пластические признаки:				
<i>В % длины по Смитту</i>				
C	13,5–23,1 18,5±0,17 1,28 6,9	17,0–20,2 18,5±0,08 0,64 3,5	16,6–21,0 18,6±0,07 0,81 0,07	15,6–19,3 17,3±0,18 0,94 5,4
CC	74,2–92,2 77,5±0,31 2,30 3,0	76,8–80,6 78,7±0,10 0,81 1,0	72,6–78,9 75,8±0,11 1,19 1,6	75,0–83,2 78,3±0,29 1,55 2,0
H	13,5–21,9 17,7±0,18 1,35 7,6	14,7–18,8 16,5±0,13 0,98 6,0	15,4–21,8 18,4±0,11 1,18 0,11	16,0–21,9 17,1±0,22 1,19 0,7
B	8,0–11,7 9,8±0,09 0,71 7,2	7,8–10,5 9,2±0,07 0,57 6,1	7,2–11,1 9,1±0,06 0,63 0,06	–
pA	12,2–18,3 14,7±0,15 1,09 7,4	13,3–17,2 15,4±0,10 0,79 5,1	10,2–14,9 12,2±0,09 0,98 0,09	13,6–16,7 12,0±0,10 0,75 5,0
h	5,8–8,3 6,6±0,06 0,47 7,1	4,9–7,7 6,3±0,05 0,42 6,6	5,5–7,5 6,5±0,04 0,39 0,03	5,6–7,1 6,4±0,04 0,37 5,8
aA	64,8–81,7 68,2±0,32 2,36 3,5	65,9–70,9 68,3±0,14 1,06 1,6	64,3–70,6 67,8±0,11 1,23 0,11	66,4–88,0 69,4±0,75 3,97 5,7
aV	42,2–53,9 44,5±0,26 1,92 4,3	41,6–47,9 44,6±0,14 1,06 2,4	40,3–45,3 42,8±0,11 1,15 2,7	40,1–44,5 42,3±0,21 1,09 2,6
aD	39,0–50,6 41,8±0,21 1,60 3,8	40,0–44,2 41,8±0,10 0,77 1,8	35,9–43,2 40,5±0,11 1,24 3,1	38,0–41,2 39,5±0,16 0,82 2,1
aP	15,5–23,7 18,5±0,16 1,21 6,6	17,3–20,3 18,8±0,09 0,68 3,6	15,9–20,0 17,8±0,08 0,86 4,9	–
pV	23,7–32,8 27,4±0,21 1,57 5,7	24,2–29,5 27,0±0,14 1,07 4,0	22,1–30,0 25,6±0,12 1,35 5,3	24,3–28,4 26,5±0,20 1,05 4,0
VA	21,4–34,1 24,8±0,27 1,99 8,0	22,2–27,4 24,9±0,13 1,03 4,2	20,1–29,0 25,9±0,14 1,51 5,9	24,5–30,1 27,4±0,24 1,28 4,7

Признаки	оз. Лама 56 экз.	оз. Собачье 60 экз.	р. Енисей туруханская форма 118 экз.	р. Хатанга** 28 экз.
lD	7,6–21,0 9,4±0,24 1,76 18,6	7,8–10,0 8,9±0,07 0,52 5,8	8,2–16,4 10,3±0,10 1,07 10,5	8,2–12,1 10,3±0,16 0,86 8,4
hD	12,1–17,3 14,9±0,15 1,11 7,4	12,2–16,0 14,1±0,11 0,84 6,0	13,5–18,3 15,2±0,09 0,95 6,2	14,1–19,9 17,7±0,24 1,26 7,1
lA	10,3–15,2 12,3±0,14 1,02 8,3	9,1–14,1 11,2±0,11 0,83 7,4	10,2–16,8 12,2±0,08 0,89 7,3	11,0–16,5 12,8±0,25 1,33 10,4
hA	7,6–12,2 10,2±0,12 0,92 9,0	8,5–11,6 9,8±0,09 0,72 7,4	8,5–13,5 11,1±0,08 0,92 8,3	9,0–15,3 11,1±0,23 1,22 10,9
lP	15,2–21,7 17,4±0,15 1,10 6,3	14,1–18,0 16,3±0,11 0,83 5,1	13,9–18,6 16,2±0,09 0,98 6,0	14,5–18,7 16,1±0,17 0,92 5,7
lV	15,5–20,6 17,0±0,13 0,96 5,7	13,7–17,2 15,3±0,11 0,84 5,5	14,7–21,7 16,9±0,09 0,97 5,7	14,4–18,9 16,3±0,19 1,03 6,3
<i>В % длины головы</i>				
aO	18,6–29,6 21,8±0,30 2,24 10,2	21,3–29,2 24,4±0,21 1,62 6,6	16,7–26,5 20,9±0,19 2,02 9,7	19,0–28,4 24,1±0,50 2,64 10,9
O	22,5–37,0 26,6±0,29 2,18 8,2	21,3–27,3 24,8±0,18 1,36 5,5	23,5–32,4 28,5±0,17 1,88 6,6	23,6–29,8 26,7±0,31 1,62 6,1
pO	46,7–70,4 51,2±0,49 3,69 7,2	43,6–57,6 50,7±0,31 2,37 4,7	43,2–59,4 49,6±0,24 2,66 5,4	46,0–54,2 50,4±0,34 1,82 3,6
bC	34,4–67,1 40,9±0,62 4,66 11,4	32,7–44,0 38,8±0,27 2,06 5,3	35,1–46,9 39,7±0,20 2,19 5,5	–
Ch ₁	45,9–66,7 50,1±0,43 3,24 6,5	39,4–53,5 45,7±0,37 2,90 6,3	42,9–56,3 49,8±0,25 2,71 5,4	–
Ch ₂	58,5–88,9 65,6±0,66 4,93 7,5	55,1–68,9 60,7±0,36 2,81 4,6	57,6–78,0 65,9±0,33 3,62 5,5	54,9–65,9 60,8±0,55 2,92 4,8

Признаки	оз. Лама 56 экз.	оз. Собачье 60 экз.	р. Енисей туруханская форма 118 экз.	р. Хатанга** 28 экз.
f	18,9–29,6 22,3±0,28 2,10 9,4	18,4–26,7 21,9±0,22 1,74 7,9	17,6–28,1 22,5±0,23 2,47 11,0	18,2–27,7 22,7±0,36 1,93 8,5
<i>В % длины тела:</i>				
C	14,4–24,7 19,6±0,18 1,36 7,0	18,0–21,3 19,4±0,09 0,69 3,5	17,9–22,7 20,0±0,08 0,88 4,4	16,5–20,9 18,4±0,20 1,05 5,7
<i>В % антедорсального расстояния:</i>				
VA	50,6–82,7 59,4±0,62 4,63 7,8	53,7–64,2 59,5±0,35 2,71 4,5	51,3–71,8 64,0±0,37 4,05 6,3	62,0–77,6 69,5±0,69 3,67 5,3

Примечание. «*» – показатели приведены в следующем порядке: пределы варьирования признака; среднее значение признака и ошибка средней; стандартное отклонение; коэффициент вариации признака в %. «**» – признаки: Sm, l, Q ряпушки из р. Хатанги проанализированы для 32 экземпляров. Обозначение признаков, указанных в таблице см. Главу II. «Материалы и методы исследования». **Жирным шрифтом** выделены признаки, используемые при диагностике двух видов ряпушек.

Приложение 4. Уровни значимости t-критерия Стьюдента при попарном сравнении
пластических признаков популяций ряпушки

Признак	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
$Sm, мм$	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
$l, мм$	0,000	0,000	0,000	0,351	0,000	0,000
$Q, э$	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Пластические признаки</i>						
В % длины тела по Смитту:						
C	0,000	0,521	0,573	0,000	0,000	0,945
CC	0,000	0,000	0,000	0,167	0,081	0,000
H	0,015	0,000	0,003	0,000	0,019	0,000
B	–	0,190	0,000	–	–	0,000
pA	0,000	0,000	0,000	0,024	0,154	0,000
h	0,111	0,001	0,082	0,424	0,017	0,000
aA	0,016	0,009	0,134	0,916	0,857	0,800
aV	0,692	0,000	0,000	0,005	0,019	0,892
aD	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,822
aP	–	0,000	0,000	–	–	0,082
PA	0,000	0,301	0,209	–	–	0,089
PV	0,002	0,000	0,000	0,061	0,007	0,079
VA	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,839
ID	0,862	0,000	0,000	0,000	0,020	0,016
hD	0,000	0,000	0,070	0,000	0,000	0,000
IA	0,013	0,000	0,627	0,000	0,092	0,000
hA	0,875	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003
IP	0,761	0,330	0,000	0,300	0,000	0,000
IV	0,006	0,000	0,597	0,000	0,005	0,000
В % длины головы						
aO	0,000	0,000	0,010	0,491	0,000	0,000
O	0,000	0,000	0,000	0,000	0,869	0,000
pO	0,128	0,007	0,001	0,545	0,287	0,397
bC	–	0,005	0,021	–	–	0,001

Признак	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
Ch_1	–	0,000	0,498	–	–	0,000
Ch_2	0,000	0,000	0,598	0,881	0,000	0,000
f	0,676	0,111	0,664	0,061	0,429	0,257
В % антедорсального расстояния:						
VA	0,000	0,000	0,000	0,0000	0,0001	0,455
В % длины тела:						
C	0,000	0,000	0,084	0,0000	0,0000	0,932
кол-во признаков, имеющих различия (при $p \leq 0,05$)	20 (74,1%)	26 (83,9%)	20 (64,5%)	16 (61,5%)	19 (73,1%)	19 (61,3%)

Примечание. 1 – р. Енисей (Левинские пески); 2 – р. Хатанга; 3 – оз. Собачье; 4 – оз. Лама. Обозначение признаков, указанных в таблице см. Главу II. «Материалы и методы исследования»

Приложение 5. Линейные и весовые размеры популяций ряпушки в озерах плато Путорана

<i>Возраст, лет</i>	<i>Экологическая форма ряпушки:</i>																	
	Мелкая										Крупная							
	<i>Лама</i>		Кета		Мелкое		<i>Кутарамакан</i>		Хантайское		Кета		Глубокое		<i>Собачье</i>		Маковское	
	Sm, мм	Q, г	Sm, мм	Q, г	Sm, мм	Q, г	Sm, мм	Q, г	Sm, мм	Q, г	Sm, мм	Q, г	Sm, мм	Q, г	Sm, мм	Q, г	Sm, мм	Q, г
0+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	109,0	10,9	–	–
1+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	128	9	123,7	18,0	–	–
2+	–	–	–	–	145	25	130,5	19,2	–	–	–	–	146	26	143,8	24,7	–	–
3+	177	47,0	160	27	173	45	147,3	27,3	–	–	–	–	186	53	157,6	37,8	168,5	37,8
4+	189,0	60,6	168	33	174	50	155,4	32,7	156	33	200	74	223	83	209,5	76,1	190,2	55,8
5+	200,9	73,2	195	64	197	61	165,4	39,7	176	47	214	98	244	118	227,5	94,8	193,9	59,3
6+	223,0	102,7	211	80	–	–	176,0	45,0	203	74	229	158	256	147	237,0	109,3	198,4	65,7
7+	233,3	115,6	220	105	–	–	–	–	219	91	255	191	–	–	241,8	112,3	204,9	72,2
8+	266,0	157,0	–	–	–	–	–	–	224	100	267	241	–	–	247,0	123,3	–	–
9+	–	–	–	–	–	–	–	–	229	112	294	282	–	–	255,5	145,0	–	–
10+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	300	339	–	–	–	–	–	–
11+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	312	290	–	–	–	–	–	–

Примечание. Данные по росту популяций ряпушки (средние значения) из озер Кета, Мелкое, Глубокое – взяты из работы О.Л. Олышанской (1967); из озера Хантайское у В.И. Романова (2005); по озеру Маковское – у В.А. Малькова (1977); наши материалы – выделены курсивом.

Приложение 6. Сравнительная характеристика линейного и весового роста сибирских ряпушек

Водоем	Источник	Признак	Возраст, лет											Кол- во, экз.
			1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	
Обская, р. Мессо ¹	Москаленко, 1958	Sm, мм	–	–	211– 245	227– 263	256– 280	270– 300	303– 310	–	–	–	–	3033
р. Щучья (Нижняя Обь)	Кижеватов, Кижеватова, 2016	Sm, мм	–	–	206,0	214,0	220,0	–	–	–	–	–	–	52
		Q, г	–	–	71,3	83,5	98,0	–	–	–	–	–	–	
Р. Енисей, туруханская форма	Устюгов, 1972	Sm, мм	–	–	148,0	162,0	168,0	179,0	189,0	19,4	218,0	–	–	1456
		Q, г	–	–	36,5	48,6	50,4	59,2	67,5	89,1	134,0	–	–	
Р. Енисей, карская форма		Sm, мм	–	–	181,0	211,0	227,0	242,0	254,0	276,0	293,0	306,0	326,0	938
		Q, г	–	–	66,1	84,8	98,1	129,6	157,2	183,6	211,4	231,1	321,5	
Р. Енисей, туруханская форма	наши данные	Sm, мм	–	–	184,5	184,4	192,0	199,6	212,0	245,0	–	–	–	245
		Q, г	–	–	56,5	55,6	64,0	78,8	90,0	149,0	–	–	–	
р. Пясины	Ольшанская, 1967	Sm, мм	165,0	182,0	213,0	253,0	269,0	286,0	315,0	377,0	–	–	–	503
		Q, г	27,0	34,0	68,2	124,0	152,5	196,2	270,0	482,0	–	–	–	

Окончание приложения 6

Водоем	Источник	Признак	Возраст, лет											Кол-во, экз.
			1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	
р. Хатанга	Лукьянчиков, 1967	Sm, мм	–	–	–	245,0	260,0	270,0	285,0	295,0	310,0	310,0	370,0	2068
		Q, г	–	–	–	100,0	128,0	153,0	171,0	196	222,0	297	300,0	
р. Лена	Пирожников, 1955	Sm, мм	129,0	166,0	208,0	231	252	278	320	340	–	–	–	453
р. Индигирка	Кириллов, 1955	Sm, мм	101,0	217,0	–	268,0	285,0	304,0	326,0	348,0	368,0	385,0	408,0	1149
		Q, г	8,0	98,0	–	163,0	201,0	239,0	315,0	399,0	522,0	652,0	882,0	
р. Анадырь ²	Шестаков, 2014	Sm, мм	111,0	150,0	190,0	197,0	206,0	218,0	228,0	240,0	–	–	–	120
		Q, г	12,6	36,8	68,0	69	81,0	95	110,0	126	–	–	–	
р. Омоллой	Кириллов, 2002	Sm, мм	–	177,0	–	242,0	280,0	289,5	–	317,5	339,0	–	–	26
		Q, г	–	43,2	–	115,0	189,0	217,5	–	280,0	307,0	–	–	
р. Яна ³	Михин, 1955	Sm, мм	–	–	252	282	295	305	326	331	395	–	–	159
		Q, г	–	–	139	189	230	265	290	393	308	–	–	
р. Колыма ⁴	Дрягин, 1933	Sm, мм	–	–	–	261	296	303	317	337	–	–	–	?

Примечание. Sm – длина тела по Смитту; Q – масса тела;

¹ – для ряпушки из р. Мессо приведены пределы варьирования признака;

^{2, 3, 4} – использованы данные, характеризующие самцов.

Приложение 7. Дифференциация (*p*-дистанции, %) между гаплотипами COI мтДНК в исследованных выборках ряпушек

<i>Г</i>	<i>C</i> <i>1</i>	<i>C</i> <i>2</i>	<i>C</i> <i>3</i>	<i>C</i> <i>4</i>	<i>C</i> <i>5</i>	<i>C</i> <i>6</i>	<i>C</i> <i>7</i>	<i>C</i> <i>8</i>	<i>C</i> <i>9</i>	<i>H</i> <i>1</i>	<i>S</i> <i>1</i>	<i>S</i> <i>2</i>	<i>M</i> <i>1</i>	<i>M</i> <i>2</i>	<i>M</i> <i>3</i>	<i>M</i> <i>4</i>	<i>N</i> <i>E</i>	<i>Y</i> <i>1</i>	<i>Y</i> <i>2</i>	<i>Y</i> <i>3</i>	<i>Y</i> <i>4</i>	<i>Ku</i> <i>r1</i>	<i>So</i> <i>b1</i>	<i>So</i> <i>b2</i>	<i>So</i> <i>b3</i>	<i>A</i> <i>1</i>	<i>A</i> <i>2</i>	<i>L</i> <i>N1</i>	<i>L</i> <i>N2</i>	<i>Y</i> <i>A1</i>	<i>Y</i> <i>A2</i>	<i>In</i> <i>d1</i>	<i>Ko</i> <i>l1</i>	<i>Ko</i> <i>l2</i>
C1		0, 22	0, 22	0,2 3%	0, 21	0, 21	0, 22	0, 23	0, 21	0, 22	0, 21	0, 35	0, 31	0, 31	0, 57	0, 21	0, 37	0, 30	0, 22	0, 21	0, 23	0,2 1	0,2 1	0,3 0	0,2 1	0, 22	0, 20	0,2 2	0,2 1	0,2 1	0,3 1	0,2 1	0,2 1	0,2 2
C2	0, 21		0, 30	0,3 2	0, 30	0, 31	0, 31	0, 32	0, 31	0, 32	0, 31	0, 42	0, 38	0, 38	0, 62	0, 30	0, 43	0, 21	0, 31	0, 30	0, 32	0,2 9	0,3 0	0,3 8	0,3 0	0, 30	0, 30	0,3 0	0,3 1	0,3 1	0,3 8	0,3 0	0,3 0	0,3 1
C3	0, 21	0, 43		0,3 2	0, 31	0, 30	0, 30	0, 31	0, 30	0, 30	0, 31	0, 41	0, 37	0, 38	0, 61	0, 30	0, 42	0, 37	0, 31	0, 30	0, 32	0,3 0	0,3 0	0,3 8	0,3 0	0, 31	0, 30	0,3 1	0,3 1	0,3 1	0,3 9	0,3 0	0,3 0	0,3 2
C4	0, 21	0, 43	0, 43		0, 32	0, 32	0, 32	0, 32	0, 31	0, 32	0, 32	0, 42	0, 39	0, 39	0, 63	0, 30	0, 43	0, 39	0, 31	0, 32	0, 32	0,3 0	0,3 1	0,2 0	0,3 1	0, 31	0, 30	0,3 2	0,3 2	0,3 2	0,3 9	0,3 2	0,3 1	0,3 3
C5	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3		0, 30	0, 30	0, 31	0, 30	0, 30	0, 31	0, 41	0, 37	0, 37	0, 62	0, 30	0, 43	0, 37	0, 31	0, 29	0, 31	0,2 9	0,2 9	0,3 8	0,2 9	0, 31	0, 30	0,3 0	0,3 0	0,2 9	0,3 6	0,3 0	0,3 0	0,3 0
C6	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43		0, 31	0, 31	0, 29	0, 31	0, 31	0, 41	0, 39	0, 22	0, 53	0, 30	0, 30	0, 38	0, 31	0, 30	0, 31	0,2 9	0,3 0	0,3 7	0,3 0	0, 31	0, 29	0,3 0	0,3 1	0,3 1	0,3 8	0,3 0	0,3 0	0,3 0
C7	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43		0, 31	0, 30	0, 31	0, 31	0, 42	0, 37	0, 39	0, 62	0, 31	0, 44	0, 37	0, 32	0, 31	0, 31	0,3 0	0,3 1	0,3 7	0,3 1	0, 32	0, 29	0,3 2	0,3 1	0,3 1	0,3 7	0,3 2	0,3 0	0,3 1
C8	0, 21	0, 42	0, 42	0,4 2	0, 42	0, 42	0, 42		0, 30	0, 32	0, 32	0, 43	0, 38	0, 38	0, 62	0, 30	0, 44	0, 39	0, 32	0, 31	0, 23	0,3 1	0,3 1	0,3 8	0,3 1	0, 32	0, 31	0,3 0	0,3 1	0,3 1	0,3 8	0,3 1	0,3 1	0,3 2
C9	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42		0, 30	0, 30	0, 42	0, 36	0, 37	0, 60	0, 29	0, 42	0, 38	0, 30	0, 30	0, 31	0,2 9	0,3 0	0,3 6	0,2 9	0, 31	0, 29	0,3 1	0,3 0	0,3 0	0,3 8	0,3 0	0,3 0	0,3 0
H1	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 43		0, 31	0, 41	0, 39	0, 38	0, 62	0, 30	0, 43	0, 39	0, 32	0, 30	0, 32	0,3 0	0,3 0	0,3 8	0,3 0	0, 32	0, 31	0,3 1	0,3 1	0,3 0	0,3 8	0,3 1	0,3 2	0,3 1
S1	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 43	0, 43		0, 43	0, 39	0, 38	0, 61	0, 30	0, 43	0, 38	0, 30	0, 30	0, 32	0,2 9	0,3 1	0,3 7	0,3 0	0, 31	0, 30	0,3 0	0,3 0	0,3 0	0,3 7	0,3 0	0,3 1	0,3 1
S2	0, 64	0, 86	0, 86	0,8 6	0, 86	0, 86	0, 86	0, 85	0, 86	0, 86	0, 86		0, 47	0, 47	0, 70	0, 42	0, 47	0, 47	0, 41	0, 41	0, 43	0,4 1	0,2 9	0,4 7	0,4 1	0, 42	0, 41	0,4 2	0,4 3	0,4 2	0,4 7	0,4 2	0,4 1	0,4 2
M1	0, 42	0, 64	0, 64	0,6 4	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	1, 07		0, 45	0, 66	0, 37	0, 49	0, 44	0, 37	0, 37	0, 38	0,3 7	0,3 7	0,4 3	0,3 7	0, 38	0, 37	0,3 8	0,3 7	0,3 8	0,4 5	0,3 7	0,3 8	0,3 8
M2	0, 42	0, 64	0, 64	0,6 4	0, 64	0, 21	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	1, 07	0, 85		0, 58	0, 38	0, 37	0, 44	0, 39	0, 38	0, 38	0,3 8	0,3 8	0,4 3	0,3 7	0, 39	0, 37	0,3 8	0,3 8	0,3 9	0,4 5	0,3 8	0,3 8	0,3 7

Продолжение приложения 7

<i>Г</i>	<i>C 1</i>	<i>C 2</i>	<i>C 3</i>	<i>C4</i>	<i>C 5</i>	<i>C 6</i>	<i>C 7</i>	<i>C 8</i>	<i>C 9</i>	<i>H 1</i>	<i>S 1</i>	<i>S 2</i>	<i>M 1</i>	<i>M 2</i>	<i>M 3</i>	<i>M 4</i>	<i>N E</i>	<i>Y 1</i>	<i>Y 2</i>	<i>Y 3</i>	<i>Y 4</i>	<i>Ku r1</i>	<i>So b1</i>	<i>So b2</i>	<i>So b3</i>	<i>A 1</i>	<i>A 2</i>	<i>L N1</i>	<i>L N2</i>	<i>Y A1</i>	<i>Y A2</i>	<i>In d1</i>	<i>Ko l1</i>	<i>Ko l2</i>
M3	1, 52	1, 74	1, 74	1,7 4	1, 74	1, 29	1, 74	1, 73	1, 74	1, 74	1, 74	2, 19	1, 95	1, 51		0, 62	0, 64	0, 67	0, 61	0, 62	0, 63	0,6 1	0,6 1	0,6 3	0,6 2	0, 63	0, 53	0,6 2	0,6 2	0,6 3	0,6 6	0,6 2	0,6 2	0,6 3
M4	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 43	0, 43	0, 43	0, 86	0, 64	0, 64	1, 74		0, 43	0, 37	0, 30	0, 30	0, 30	0,3 0	0,3 0	0,3 7	0,3 0	0, 30	0, 30	0,3 0	0,3 0	0,2 9	0,3 7	0,3 0	0,2 9	0,3 0
NE	0, 64	0, 86	0, 86	0,8 6	0, 86	0, 42	0, 86	0, 85	0, 86	0, 86	0, 86	1, 07	1, 07	0, 64	1, 73	0, 86		0, 49	0, 44	0, 42	0, 44	0,4 3	0,4 2	0,4 7	0,4 2	0, 29	0, 42	0,4 4	0,4 4	0,4 4	0,4 9	0,4 3	0,4 3	0,4 2
Y1	0, 43	0, 21	0, 64	0,6 4	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	1, 07	0, 85	0, 86	1, 97	0, 64	1, 07		0, 38	0, 37	0, 39	0,3 6	0,3 7	0,4 4	0,3 6	0, 37	0, 38	0,3 7	0,3 7	0,3 8	0,4 4	0,3 7	0,3 7	0,3 8
Y2	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 43	0, 43	0, 43	0, 86	0, 64	0, 64	1, 74	0, 43	0, 86	0, 64		0, 30	0, 32	0,3 0	0,3 1	0,3 7	0,3 0	0, 32	0, 30	0,3 1	0,3 1	0,3 1	0,3 8	0,3 0	0,3 1	0,3 1
Y3	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 43	0, 43	0, 43	0, 86	0, 64	0, 64	1, 74	0, 43	0, 86	0, 64	0, 43		0, 31	%	0,2 9	0,3 7	0,3 0	0, 30	0, 29	0,2 9	0,3 0	0,3 0	0,3 8	0,3 0	0,2 9	0,3 0
Y4	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 21	0, 43	0, 43	0, 43	0, 86	0, 64	0, 64	1, 74	0, 43	0, 86	0, 64	0, 43	0, 43		0,3 1	0,3 1	0,3 9	0,3 1	0, 32	0, 31	0,3 1	0,3 1	0,3 2	0,3 9	0,3 1	0,3 1	0,3 2
Ku r1	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 43	0, 43	0, 43	0, 86	0, 64	0, 64	1, 74	0, 43	0, 86	0, 64	0, 43	0, 43	0, 43		0,3 0	0,3 7	0,3 0	0, 31	0, 29	0,3 1	0,3 1	0,3 0	0,3 8	0,2 9	0,3 0	0,3 0
So b1	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 64	0, 64	1, 74	0, 43	0, 86	0, 64	0, 43	0, 43	0, 43	0,4 3		0,3 7	0,3 0	0, 31	0, 30	0,3 1	0,3 0	0,3 0	0,3 7	0,3 1	0,3 0	0,3 1
So b2	0, 42	0, 64	0, 64	0,2 1	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	0, 64	1, 07	0, 85	0, 85	1, 73	0, 64	1, 07	0, 86	0, 64	0, 64	0, 64	0,6 4	0,6 4		0,3 7	0, 37	0, 30	0,3 7	0,3 7	0,3 8	0,4 4	0,3 7	0,3 7	0,3 9
So b3	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 43	0, 43	0, 43	0, 86	0, 64	0, 64	1, 74	0, 43	0, 86	0, 64	0, 43	0, 43	0, 43	0,4 3	0,4 3	0,6 4		0, 30	0, 29	0,3 0	0,3 0	0,3 1	0,3 7	0,3 0	0,3 0	0,3 0
A1	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 43	0, 43	0, 43	0, 86	0, 64	0, 64	1, 74	0, 43	0, 42	0, 64	0, 43	0, 43	0, 43	0,4 3	0,4 3	0,6 4	0,4 3		0, 30	0,3 3	0,3 2	0,3 2	0,4 0	0,3 1	0,3 1	0,3 1
A2	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 43	0, 43	0, 43	0, 86	0, 64	0, 64	1, 29	0, 43	0, 86	0, 64	0, 43	0, 43	0, 43	0,4 3	0,4 3	0,4 2	0,4 3	0, 43		0,3 0	0,3 0	0,3 0	0,3 7	0,2 9	0,3 0	0,3 1
LN 1	0, 21	0, 43	0, 43	0,4 3	0, 43	0, 43	0, 43	0, 42	0, 43	0, 43	0, 43	0, 86	0, 64	0, 64	1, 74	0, 43	0, 86	0, 64	0, 43	0, 43	0, 43	0,4 3	0,4 3	0,6 4	0,4 3	0, 43		0,3 0	0,3 1	0,3 8	0,3 1	0,3 1	0,3 2	

<i>Г</i>	<i>C 1</i>	<i>C 2</i>	<i>C 3</i>	<i>C4</i>	<i>C 5</i>	<i>C 6</i>	<i>C 7</i>	<i>C 8</i>	<i>C 9</i>	<i>H 1</i>	<i>S 1</i>	<i>S 2</i>	<i>M 1</i>	<i>M 2</i>	<i>M 3</i>	<i>M 4</i>	<i>N E</i>	<i>Y 1</i>	<i>Y 2</i>	<i>Y 3</i>	<i>Y 4</i>	<i>Ku r1</i>	<i>So b1</i>	<i>So b2</i>	<i>So b3</i>	<i>A 1</i>	<i>A 2</i>	<i>L N1</i>	<i>L N2</i>	<i>Y A1</i>	<i>Y A2</i>	<i>In d1</i>	<i>Ko l1</i>	<i>Ko l2</i>
L N2	0,21	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,42	0,43	0,43	0,43	0,86	0,64	0,64	1,74	0,43	0,86	0,64	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,64	0,43	0,43	0,43		0,30	0,37	0,31	0,29	0,31
Y A1	0,21	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,42	0,43	0,43	0,43	0,86	0,64	0,64	1,74	0,43	0,86	0,64	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,64	0,43	0,43	0,43	0,43		0,22	0,29	0,30	0,30
Y A2	0,43	0,64	0,64	0,64	0,64	0,64	0,64	0,64	0,64	0,64	0,64	1,07	0,85	0,86	1,97	0,64	1,07	0,86	0,64	0,64	0,64	0,64	0,64	0,64	0,86	0,64	0,64	0,64	0,64	0,21		0,37	0,37	0,37
In d1	0,21	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,42	0,43	0,43	0,43	0,86	0,64	0,64	1,74	0,43	0,86	0,64	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,64	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,64		0,31	0,31
Ko l1	0,21	0,42	0,42	0,42	0,42	0,42	0,42	0,42	0,42	0,42	0,42	0,85	0,64	0,64	1,73	0,42	0,85	0,64	0,42	0,42	0,42	0,42	0,42	0,42	0,64	0,42	0,42	0,42	0,42	0,42	0,64	0,42		0,30
Ko l2	0,21	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,42	0,43	0,43	0,43	0,86	0,64	0,64	1,74	0,43	0,86	0,64	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,64	0,43	0,43	0,43	0,43	0,43	0,64	0,43	0,42	

Примечание. Выше диагонали – стандартная ошибка; ниже – значения *p*-дистанции. *Г* – гаплотипы; *C1-C9* – общие гаплотипы; уникальные гаплотипы: *H1* – р. Печора (зельдь), *S1-S2* – р. Печора (саурей), *M1-M4* – р. Мессояха, *NE* – р. Нейтаяха, *Y1-Y4* – р. Енисей, *Kur1* – Курейское вдх., *Sob1-Sob3* – оз. Собачье, *A1-A2* – р. Анабар, *LN1-LN2* – р. Лена, *YA1-YA2* – р. Яна, *Ind1* – р. Индигирка, *Kol1-Kol2* – р. Колыма.

Приложение 8. Образцы ряпушек, использованные в работе, с указанием мест сбора, генетических данных

Вид	Водоем	Бассейн	Specimen ID	ND1		COI	
				Гаплотип	Номер NCBI	Гаплотип	Номер NCBI
CS	Курейское вдхр.	р. Курейка	CS_Kur1	Kur2	MT321281	Kur1	MT977046
CS	Курейское вдхр.	р. Курейка	CS_Kur5	Kur4	MT321282	Kur1	MT977046
CS	Курейское вдхр.	р. Курейка	CS_Kur12	Kur3	MT321283	Kur1	MT977046
CS	Курейское вдхр.	р. Курейка	CS_Kur18	Kur2	MT321281	Kur1	MT977046
CS	Курейское вдхр.	р. Курейка	CS_Kur29	Kur1	MT321284	Kur1	MT977047
CS	р. Мессояха	Тазовская губа	CS_Mes1	M2	MT948128	M1	MT980824
CS	р. Мессояха	Тазовская губа	CS_Mes2	M1	MT948129	C1	MT980825
CS	р. Мессояха	Тазовская губа	CS_Mes3	M6	MT948130	M4	MT980826
CS	р. Мессояха	Тазовская губа	CS_Mes6	M3	MT948131	M3	MT980827
CS	р. Мессояха	Тазовская губа	CS_Mes9	M5	MT948132	C1	MT980825
CS	р. Мессояха	Тазовская губа	CS_Mes10	M4	MT948133	M2	MT980828
CS	р. Нейтаяха	Гыданская губа	CS_Nes3	NE3	MT948134	C1	MT981354
CS	р. Нейтаяха	Гыданская губа	CS_Nes4	NE1	MT948135	C1	MT981355
CS	р. Нейтаяха	Гыданская губа	CS_Nes5	NE2	MT948136	NE1	MT981356
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei1	Y13	MT948124	C1	MT951297
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei2	Y6	MT948125	Y2	MT951297
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei3	Y9	MT948126	C1	MT951297
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei4	Y7	MT948127	Y2	MT951298
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei5	Y5	MT948113	C1	MT951300
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei6	–	–	C1	MT951297
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei7	–	–	C1	MT951300
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei8	–	–	Y4	MT951297
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei9	Y3	MT948114	Y1	MT951300
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei14	Y4	MT948115	C1	MT951297
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei17	Y12	MT948116	C1	MT951301
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei18	Y1	MT948117	C1	MT951297
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei23	N6	MT948118	Y2	MT951303
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei25	Y5	MT948113	C1	MT951302
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei28	Y2	MT948119	C2	MT951297

Продолжение приложения 8

Вид	Водоем	Бассейн	Specimen ID	ND1		COI	
				Гаплотип	Номер NCBI	Гаплотип	Номер NCBI
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei33	Y10	MT948120	C1	MT951297
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei40	Y11	MT948121	Y3	MT951304
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei63	Y14	MT948122	C1	MT951299
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei65	Y8	MT948123	C1	MT951297
CS	р. Енисей	Карское море	CS_Yenisei1B	Y5	MT948113	C1	MT951297
CS	оз. Лама	р. Пяси́на	CS_Lama11	N3	MT943164	C2	MT981391
CS	оз. Лама	р. Пяси́на	CS_Lama13	L4	MT943165	C1	MT981392
CS	оз. Лама	р. Пяси́на	CS_Lama14	L2	MT943166	C4	MT981393
CS	оз. Лама	р. Пяси́на	CS_Lama15	N2	MT943167	C1	MT981392
CS	оз. Лама	р. Пяси́на	CS_Lama18	N4	MT943168	–	–
CS	оз. Лама	р. Пяси́на	CS_Lama19	L1	MT943169	–	–
CS	оз. Лама	р. Пяси́на	CS_Lama21	L3	MT943170	C1	MT981392
CS	оз. Лама	р. Пяси́на	CS_Lama41	L5	MT943171	C1	MT981392
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_Sob2	Sob3	KU760906	C1	MT981394
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_Sob3	N5	KU760907	C1	MT981394
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_Sob6	–	–	C4	KU760909
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_Sob86	N5	MT948138	C1	MT981394
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_Sob87	N3	MT948139	–	–
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_Sob92	Sob2	MT948140	Sob3	MT981395
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_Sob95	N2	MT948137	C1	MT981394
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_Sob96	N4	MT948141	Sob2	KU760911
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_Sob97	Sob1	KU760914	C2	KU760912
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_Sob98	N4	MT948142	C1	MT981394
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_93	N3	KU760910	C2	MT981396
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_94	–	–	C1	MT981397
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_96	–	–	Sob1	MT981398
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_97	N4	MT948141	C4	MT981396
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_99	N3	MT948139	C2	KU760912
CS	оз. Собачье	р. Пяси́на	CS_101	–	–	C1	MT981394
CS	р. Пяси́на	Карское море	CS_Pyasina1	P2	MT943191	C1	MT977038

Продолжение приложения 8

Вид	Водоем	Бассейн	Specimen ID	ND1		COI	
				Гаплотип	Номер NCBI	Гаплотип	Номер NCBI
CS	р. Пясина	Карское море	CS_Pyasina4	P1	MT943192	C1	MT977038
CS	р. Пясина	Карское море	CS_Pyasina6	N5	MT943193	C2	MT977039
CS	р. Пясина	Карское море	CS_Pyasina7	P4	MT943194	C1	MT977040
CS	р. Пясина	Карское море	CS_Pyasina9	P3	MT943195	C1	MT977038
CS	р. Пясина	Карское море	CS_Pyasina68	–	–	C6	MT977041
CS	р. Пясина	Карское море	CS_Pyasina74	P4	MT943194	C1	MT977038
CS	р. Пясина	Карское море	CS_Pyasina75	P4	MT943194	C1	MT977038
CS	оз. Кутарамакан	р. Хантайка	CS_Kut1	N2	MT943157	C1	MT977036
CS	оз. Кутарамакан	р. Хантайка	CS_Kut2	N2	MT943155	C1	MT977036
CS	оз. Кутарамакан	р. Хантайка	CS_Kut3	Kut1	MT943156	C1	MT977036
CS	оз. Кутарамакан	р. Хантайка	CS_Kut4	N2	MT943157	C1	MT977036
CS	оз. Кутарамакан	р. Хантайка	CS_Kut5	N2	MT943157	C1	MT977036
CS	оз. Кутарамакан	р. Хантайка	CS_Kut6	–	–	C5	MT977037
CS	р. Хатанга	море Лаптевых	CS_Kh1	Hat2	MT943188	C7	MT976153
CS	р. Хатанга	море Лаптевых	CS_Kh4	–	–	C1	MT976154
CS	р. Хатанга	море Лаптевых	CS_Kh5	N1	MT943189	C1	MT976155
CS	р. Хатанга	море Лаптевых	CS_Kh10	Hat1	MT943190	C1	MT976155
CS	р. Анабар	море Лаптевых	CS_Anб1	A1	MT943172	C1	MT951293
CS	р. Анабар	море Лаптевых	CS_Anб2	–	–	C1	MT951293
CS	р. Анабар	море Лаптевых	CS_Anб6	–	–	C1	MT951293
CS	р. Анабар	море Лаптевых	CS_Anб7	–	–	A1	MT951294
CS	р. Анабар	море Лаптевых	CS_Anб8	–	–	C1	MT951295
CS	р. Анабар	море Лаптевых	CS_Anб9	–	–	A2	MT951296
CS	р. Анабар	море Лаптевых	CS_Anб10	–	–	C1	MT951295
CS	р. Лена	море Лаптевых	CS_Ln1	N7	MT943182	LN1	MT977031
CS	р. Лена	море Лаптевых	CS_Ln2	LN4	MT943183	C8	MT977032
CS	р. Лена	море Лаптевых	CS_Ln3	LN2	MT943184	C1	MT977033
CS	р. Лена	море Лаптевых	CS_Ln14	LN3	MT943185	LN2	MT977034
CS	р. Лена	море Лаптевых	CS_Ln15	N6	MT943186	C1	MT977033
CS	р. Лена	море Лаптевых	CS_Ln22	LN1	MT943187	C5	MT977035

Продолжение приложения 8

Вид	Водоем	Бассейн	Specimen ID	ND1		COI	
				Гаплотип	Номер NCBI	Гаплотип	Номер NCBI
CS	р. Яна	море Лаптевых	CS_Ya1	N9	MT943173	C1	MT980805
CS	р. Яна	море Лаптевых	CS_Ya3	N1	MT943174	C1	MT980805
CS	р. Яна	море Лаптевых	CS_Ya5	Ya3	MT943175	YA1	MT980806
CS	р. Яна	море Лаптевых	CS_Ya6	N1	MT943174	C1	MT980805
CS	р. Яна	море Лаптевых	CS_Ya12	Ya2	MT943176	YA2	MT980807
CS	р. Яна	море Лаптевых	CS_Ya24	Ya1	MT943177	C1	MT980805
CS	р. Индигирка	Восточно-Сибирское море	CS_Ind2	Ind1	MT943158	C8	MT976147
CS	р. Индигирка	Восточно-Сибирское море	CS_Ind4	N1	MT943159	C7	MT976148
CS	р. Индигирка	Восточно-Сибирское море	CS_Ind5	N9	MT943160	C1	MT976149
CS	р. Индигирка	Восточно-Сибирское море	CS_Ind6	Ind2	MT943161	C1	MT976149
CS	р. Индигирка	Восточно-Сибирское море	CS_Ind15	Ind3	MT943162	Ind1	MT976150
CS	р. Индигирка	Восточно-Сибирское море	CS_Ind20	N8	MT943163	–	–
CS	р. Колыма	Восточно-Сибирское море	CS_Kol3	N8	MT943178	C9	MT977042
CS	р. Колыма	Восточно-Сибирское море	CS_Kol5	N7	MT943179	Kol2	MT977043
CS	р. Колыма	Восточно-Сибирское море	CS_Kol18	N1	MT943180	C1	MT977044
CS	р. Колыма	Восточно-Сибирское море	CS_Kol22	Kol1	MT943181	Kol1	MT977045
C.sp.	р. Печора «зельдь»	Баренцево море	CSp_P2	H4	MT951285	C1	MT985149
C.sp.	р. Печора «зельдь»	Баренцево море	CSp_P4	H3	MT951280	C1	MT985149
C.sp.	р. Печора «зельдь»	Баренцево море	CSp_P6	N1	MT951281	C1	MT985150

Окончание приложения 8

Вид	Водоем	Бассейн	Specimen ID	ND1		COI	
				Гаплотип	Номер NCBI	Гаплотип	Номер NCBI
C.sp.	р. Печора «зельдь»	Баренцево море	CSp_P7	H5	MT951282	C2	MT985151
C.sp.	р. Печора «зельдь»	Баренцево море	CSp_P15	H1	MT951283	H1	MT985152
C.sp.	р. Печора «зельдь»	Баренцево море	CSp_P34	H2	MT951284	C1	MT985153
C.sp.	р. Печора «зельдь»	Баренцево море	CSp_P38	H4	MT951285	C1	MT985149
C.sp.	р. Печора «саурей»	Баренцево море	CSp_P1	S2	MT951286	C3	MT985146
C.sp.	р. Печора «саурей»	Баренцево море	CSp_P5	S2	MT951287	C3	MT985146
C.sp.	р. Печора «саурей»	Баренцево море	CSp_P9	S3	MT951288	C3	MT985146
C.sp.	р. Печора «саурей»	Баренцево море	CSp_P10	S6	MT951289	–	–
C.sp.	р. Печора «саурей»	Баренцево море	CSp_P11	S4	MT951290	S1	MT985147
C.sp.	р. Печора «саурей»	Баренцево море	CSp_P12	S5	MT951291	C3	MT985146
C.sp.	р. Печора «саурей»	Баренцево море	CSp_P35	S1	MT951292	S2	MT985148
CP	Оз. Кутармакан	р. Хантайка	CP_Kut1	PLK	MT992063	C1	MT993563
CP	Оз. Кутармакан	р. Хантайка	CP_Kut2	PLK	MT992063	C1	MT993563
CP	Оз. Кутармакан	р. Хантайка	CP_Kut3	PLK	MT992063	C1	MT993563
CP	Оз. Кутармакан	р. Хантайка	CP_Kut4	PLK	MT992064	C1	MT993563

Примечание: CS – *Coregonus sardinella*; C.sp. – *Coregonus* sp.; CP – *Coregonus peled*

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверинцев С.В. Рыбный промысел низовьев и дельты р. Лена: его современное состояние и пути к его развитию // Труды Якутской научной рыбохозяйственной станции: ВНИОРХ. 1932. Вып. 2. С. 209–257.
2. Агапов И.Д. Рыбы и рыбный промысел Анадырского лимана // Труды Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. 1941. Вып. 16. С. 73–113.
3. Алеев Ю.Г. Характеристика и топография функций плавников рыб // Вопросы ихтиологии. 1957. Вып. 8. С. 55–76.
4. Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Издательство АН СССР, 1963. 248 с.
5. Алексеева Я.И., Махров А.А. О происхождении ряпушки на Соловецких островах // Природа. 2017. № 7. С. 37–46.
6. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 431 с.
7. Амстиславский А.З. Морфо-биологический анализ двух форм сибирской ряпушки из рр. Мессо и Хадутта (бассейн Тазовской губы) // Экология, 1974. № 5. С. 49–53.
8. Андриенко Е.К. Влияние заморных явлений на рыб в Обской губе // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Рыбы и нерпа. Иркутск, 1981а. С. 3–5.
9. Андриенко Е.К. Биологическая характеристика, промысел и состояние запасов новопортовского стада ряпушки в Обской губе // II Всесоюзное совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981б. С. 111–113.
10. Андриенко Е.К. Сезонное распределение ряпушки в Обской губе // III Всесоюзное совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Тюмень, 1985. С. 182–185.
11. Андриенко Е.К. Особенности сезонного распределения и степени локальности различных популяций ряпушки в бассейне Обской и Тазовской губ // Сборник трудов НИОРХ. Л., 1987. Вып. 271. С. 87–94.
12. Андриенко Е.К., Куклин А.А. Структура нерестовых стад и плодовитость сиговых Енисея // Сборник научных трудов ГосНИОРХ, 1989. Вып. 296. С. 93–99.
13. Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск, 2004. Т. 1: Озеро Байкал, кн. 2. С. 1023–1050.
14. Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука. 1969. 291 с.

15. Аракчаа Л.К. Шацких Н.Д. Рыбы Тувы: Определитель-справочник. Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2003. 110 с.
16. Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с.
17. Бахтин Н.П. Река Енисей. Л.: Гидрометиздат, 1961. 121 с.
18. Башмаков В.Н. Акклиматизация сига в озерах Большом и Инголе Красноярского края // Труды Томского государственного университета имени В.В. Куйбышева. Серия биологическая. Томск, 1953. Т. 125: Развитие рыбной промышленности Западной Сибири и проблемы гидробиологии. С. 167–182.
19. Белых Ф.И. Озеро Лама и его рыбохозяйственное использование // Труды Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, 1940. Вып. 11. С. 73–100.
20. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Л.: ВНИОРХ. 1932. Ч. 1. 543 с.
21. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: Издательство АН СССР. 1948. Ч. 2. 466 с.
22. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: Издательство АН СССР. 1949. Ч. 3. С. 469–929.
23. Берг Л.С., Правдин И.Ф. Рыбы Кольского полуострова // Известия ВНИОРХ. 1948. Т. 24. Вып. 2. 267 с.
24. Березовский А.И. Гидробиологические исследования реки Енисей // Труды Сибирской ихтиологической лаборатории. Красноярск, 1925. 24 с.
25. Бессчетнов Б.В. Отчет наблюдателя-ихтиолога Пясинской экспедиции // Фонды Красноярского отделения СибНИИРХ. 1929. Т. 58. 64 с.
26. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. СПб. 2004. С. 172–175.
27. Боброва Н.Н. Сибирская ряпушка – *Coregonus sardinella* Valenciennes // Известия ВНИОРХ, 1958. Т. 44. С. 179–189.
28. Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А., Мельниченко И.П. Ретроспектива ихтиологических и гидробиологических исследований на Ямале. Екатеринбург, 2000. 88 с.
29. Богданов Н.А., Богданова Г.И. К биологии сиговых озера Таймыр // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 82.
30. Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.:

Товарищество научных изданий КМК, 2004. 389 с.

31. Большианов Д.Ю., Сосновский А.В., Николаев В.И. Новый взгляд на палеогеографию севера Западной Сибири в сартанское время // Изотопно-геохимические и палеогеографические исследования на Севере России. М.: ИГРАН, 2004. С. 41–81.
32. Борисов П.Г. Рыбы реки Лены // Труды комиссии по изучению Якутской АССР. 1928. 203 с.
33. Боровикова Е.А. Филогеография ряпушек *Coregonus albula* (L.) и *C. sardinella* Valenciennes Европейского Севера России. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 28 с.
34. Боровикова Е.А. Особенности генетической структуры и происхождения популяции ряпушки *Coregonus albula* озера Плещеево // Известия РАН. Серия Биологическая. 2017. № 3. С. 228–233.
35. Боровикова Е.А., Махров А.А. Обнаружение гаплотипа митохондриальной ДНК, характерного для сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848), в популяции европейской ряпушки *C. albula* (Linnaeus, 1758) Водлозера (бассейн Балтийского моря) // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 1. С. 95–99.
36. Боровикова Е.А. Махров А.А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2013. Т. 1. № 4. С. 5–20.
37. Боровикова Е.А., Романов В.И., Никулина Ю.С. Морфологические и генетические особенности ряпушки (*Coregonidae*: *Coregonus* sp.) озера Собачье (плато Путорана) // Экологическая генетика. 2016. Т. 14. № 3. С. 47–55.
38. Боровикова Е.А., Карабанов Д.П., Комарова А.С., Малина Ю.И., Малин М.И. Популяции ряпушки (*Coregonus albula* (L.)) реки Волга и водоемов Волжского бассейна // Волга и ее жизнь: сборник тезисов докладов Всероссийской конференции. Ярославль: Филигрань. 2018. С. 11.
39. Боровикова Е.А., Малин М.И. Морфо-экологические особенности популяции переславской ряпушки (*Coregonus albula*) в начале XXI века // Труды ИБВВ РАН. 2020. Вып. 2. С. 66–90.
40. Брусынина И.Н. Биология и промысел ряпушки в Обской и Тазовской губах // Труды Салехардского стационара УФАН СССР. Свердловск. 1963. Вып. 3. С. 18–30.
41. Бурмакин Е.В. Рыбы островов Советской Арктики // Труды Арктического института. 1957. Т. 205. С. 127–151.

42. Бурмакин Е.В. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // Известия Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства. Л. 1963. Т. 53. 317 с.
43. Вершинин Н.В. Норильские озера и их донная фауна // Труды Всесоюзного географического общества. 1963. Т. 13. С. 63–72.
44. Вершинин Н.В., Сычева А.В. Пищевые взаимоотношения рыб Норильской озерно-речной системы // Труды Красноярского отделения СИБНИИРХ. Красноярск. 1964. Т. 8: Рыбное хозяйство Восточной Сибири. С.120–156.
45. Войтович В.В. Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Таловки, Рекинники (Пенжинского района) и Кехты (Соболевского района). Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 21021237. 1980. 99 с.
46. Войтович В.В. Обследование р. Энычаям. Петропавловск-Камчатский: ГАКО № 21021253. 1981. 31 с.
47. Вышегородцев А.А. Материалы к биологии некоторых видов рыб реки Юрибей // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск. 1972. С. 227.
48. Вышегородцев А.А. Сиговые бассейна реки Юрибей (Гыданский полуостров). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 1973. 21 с.
49. Вышегородцев А.А. Сиговые рыбы реки Юрибей // Биология и биофизика. Томск. 1974. С. 16–21.
50. Вышегородцев А.А. Морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) р. Юрибей (бассейн Гыданского залива) // Вопросы ихтиологии. 1975. Т.15. Вып. 1 (90). С. 32–42.
51. Вышегородцев А.А. Сибирская ряпушка *Coregonus albula* (Valenciennes) реки Юрибей (бассейн Гыданского залива) // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17. Вып. 1 (102). С. 17–26.
52. Герасимов И.П., Марков К.К. Четвертичная геология. М.: Учпедгиз. 1939. 364 с.
53. Герасимов Ю.В. Популяционная динамика рыб Рыбинского водохранилища за период его существования: роль естественных и антропогенных факторов // Труды ВНИРО. 2015. Т. 156. С. 67–90.
54. Герасимов Ю.В., Малин М.И., Соломатин Ю.И., Косолапов Д.Б., Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А., Перова С.Н., Пряничникова К.Г., Соколова А.С., Томилина И.И., Ложкина Р.А., Цветков А.И., Корнева Л.Г. Итоги комплексного исследования структуры и функционирования экосистем каскада волжских водохранилищ в 2017 г. // Экспедиционные исследования на научно-исследовательских судах ФАНО России и архипелаге Шпицберген в 2017 г.

- Федеральное агентство научных организаций, Совет по гидросфере Земли. 2018. С. 178–187.
55. Головки В.И. Особенности биологии рыб и вопросы рационального рыболовства в бассейне реки Турухан // Рациональное использование и охрана живой природы Сибири. Томск, 1971. С. 132–133.
56. Головки В.И. Рыбы реки Турухан // Проблемы экологии. Томск, 1973. Т. 3. С. 219–228.
57. Головки В.И., Попов П.А. Состояние рыбных запасов озера Маковского и меры их рационального использования // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, 1973. С. 26–27.
58. Гордеева Л.Н. Зоопланктон Норильских озер // Вопросы гидробиологии водоемов Карелии. Петрозаводск, 1963. Т. 15. С. 104–116.
59. Грезе В.Н. Продукционно-биологический очерк реки Енисей // Труды Барабинского отделения ВНИОРХ. 1953. Т. 6. Вып. 1. С. 103–136.
60. Грезе В.Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование // Известия ВНИОРХ. М.: Пищепромиздат. 1957. Т. 41. 226 с.
61. Демин А.И. Рыбы и биологические основы интенсификации рыбного хозяйства Еравнинских озер (Бурятская АССР). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 1973. 20 с.
62. Демин А.И. Интродукция новых видов флоры и фауны в бассейн Байкала: последствия и уроки // Волна. 2001. № 3. С. 10–14.
63. Дрягин П.А. Белозерская ряпушка и вопрос акклиматизации сиговых в Белом озере // Известия ВНИОРХ. 1933. Т. 16. С. 22–39.
64. Дрягин П.А., Пирожников П.Л., Покровский В.В. Полиморфизм сиговых рыб (Coregoninae) и его биологическое и рыбохозяйственное значение // Вопросы ихтиологии. 1969. Т. 9. Вып. 1. С. 14–25.
65. Дормидонтов А.С. Регулирование промысла полупроходных рыб в водоемах Якутии // Природа Якутии и ее охрана. Якутск: Якутское отделение ГОСНИОРХ. 1965. С. 77.
66. Дормидонтов А.С. Лососевые рыбы в будущих водохранилищах Якутии // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М.: Наука. 1969. С. 208–212.
67. Дятлов М.А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2002. 281 с.
68. Егоров А.Г. Рыбы водоемов юга Восточной Сибири. Иркутск. 1985. 361 с.
69. Есипов В.К. Ряпушка северной части Обской губы и Гыданского залива // Тр.

- Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. 1941. Вып. 15. С. 7–36.
70. Жуков П.И. Рыбы Белоруссии. Минск: Наука и техника. 1965. 416 с.
 71. Заделенов В.А., Матасов В.В., Шадрин Е.Н. Ихтиофауна заповедников Таймыра // Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования. Керчь, 2017. С. 155–160.
 72. Злотник Д.В. Чужеродные виды в ихтиофауне бассейна реки Чулым (Средняя Обь). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: Издательство Томского государственного университета. 2020. 24 с.
 73. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ. 2003. 304 с.
 74. Иванчинов В.Г. Река Щучья. Биология и промысел обской сельди (*Coregonus sardinella* Val.). Тобольск: Работы Обско-Тазовской научной рыбохозяйственной станции. 1935. Т. 1. Вып. 2. 160 с.
 75. Иоганзен Б.Г. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы // Вопросы ихтиологии. 1955. Вып. 3. С. 57–68.
 76. Иоганзен Б.Г., Петкевич А.Н. Акклиматизация рыб в Западной Сибири. Новосибирск: Издание Главсибрыбпрома. 1951. 204 с.
 77. Иоганзен Б.Г., Петкевич А.Н. Акклиматизация и разведение ценных рыб в естественных водоемах и водохранилищах Сибири и Урала. Свердловск: Средне-Уральское книжное издательство. 1972. 286 с.
 78. Иоганзен Б.Г., Малолетко А.М., Долгин В.Н., Земцов А.А. Природа Хантайской гидросистемы. Томск: Издательство Томского университета. 1988. 335 с.
 79. Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В. Изучение закономерностей морфологической изменчивости рыб // Итоги исследований по биологии, 1917–1967. Томск. 1968. С. 113–126.
 80. Кагановский А.Г. Промысловые рыбы реки Анадыря и Анадырского лимана // Дальневосточный филиал АН СССР. 1933. № 1. С. 137–139.
 81. Калашников Ю.Е. Рыбы бассейна реки Витим. Новосибирск. 1978. 190 с.
 82. Канеп С.В. Анализ изменчивости пластических, меристических и интерьерных признаков сиговых рыб (семейство Coregonidae) // Вопросы ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 4. С. 610–623.
 83. Карасев Г.Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука: Сибирское отделение. 1987. 294 с.
 84. Кафанова В.В. Методы определения возраста и роста рыб. Томск: Издательство

- Томского государственного университета. 1984. 56 с.
85. Кесслер К.Ф. Описание рыб, которые встречаются в водах Санкт-Петербургской губернии // Санкт-Петербург: Издательство Русского Энтомологического общества. 1864. 240 с.
 86. Кижеватов Я.А. К биологии и распространению ряпушки сибирской (*Coregonus sardinella*, Valenciennes, 1848) в некоторых реках ЯНАО // Научный вестник ЯНАО. 2007. Вып. 2 (46). С. 54–60.
 87. Кижеватов Я.А., Кижеватова А.А. Население и биология рыб реки Щучья (Ямало-Ненецкий автономный округ) // Фауна Урала и Сибири. 2016. №1. С. 114–133.
 88. Кириллов Ф.Н. Рыбы реки Индигирки // Известия ВНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 141–167.
 89. Кириллов Ф.Н. Сибирская ряпушка – *Coregonus sardinella* Valenciennes // Материалы IV Республиканского совещания по охране природы Якутии. 1967. С. 188–195.
 90. Кириллов М.В. География Красноярского края и история развития его природы. Красноярск: Издательство КГПИ. 1970. 210 с.
 91. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука. 1972. 360 с.
 92. Кириллов Ф.Н., Дормидонтов А.С. Якутская озерная ряпушка // Материалы IV Республиканского совещания по охране природы Якутии. 1967. С. 198–203.
 93. Кириллов А.Ф. Промысловые рыбы Якутии. М.: Наука. 2002. 193 с.
 94. Киселевич К.А. Инструкция для биологических наблюдений на наблюдательных пунктах Астраханской ихтиологической лаборатории // Известия АН СССР. Серия биологическая. 1923. № 3. С. 34.
 95. Коваль М.В., Есин Е.В., Бугаев А.В., Карась В.А., Горин С.Л., Шатило И.В., Погодаев Е.Г., Шубкин С.В., Заварина Л.О., Фролов О.В., Жаравин М.В., Коптев С.В. Пресноводная ихтиофауна рек Пенжина и Таловка (Северо-Западная Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2015. Вып. 37. С. 53–145.
 96. Кожара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 2. С. 179–194.
 97. Коломин Ю.М. Рыбы бассейна реки Надым. Автореф. дис... канд. биол. наук. Томск. 1974а. 18 с.
 98. Коломин Ю.М. Сиговые рыбы озер бассейна реки Надым // Труды НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета. 1974б. С. 133–139.

99. Крыжановский С.Г. Экологические группы рыб и закономерности их развития // Известия ТИНРО. 1948. Т. 27. С. 3–114.
100. Куренков И.И., Остроумов А.Г. Нахождение ряпушки (*Coregonus sardinella* Val.) на Камчатке // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 3. С. 558–560.
101. Лазарева В.И., Соколова Е.А. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 6. С. 564–574.
102. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа. 1990. 352 с.
103. Лебедев В.Д. Воздействие промысла на биологические показатели рыб (по археологическим материалам) // Труды совещаний Ихтиологической комиссии АН СССР. 1961. Вып. 13. С. 173–179.
104. Лепешкин Д.А. Морфо-биологическая характеристика ряпушки р. Яны // Научные сообщения Якутского филиала СО АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 97–102.
105. Лепешкин Д.А. Основные промысловые рыбы реки Оленек и их охрана // Материалы IV Республиканского совещания по охране природы Якутии. 1967. С. 17–18.
106. Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука. 1972. 548 с.
107. Логашев М.В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование // Труды Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. 1940. Вып. 11. С. 7–72.
108. Лукьянчиков Ф.В. Сиговые рыбы бассейна р. Хатанги (систематика, биология, промысел, состояние и перспективы воспроизводства сырьевой базы). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 1963. 20 с.
109. Лукьянчиков Ф.В. Рыбы системы реки Хатанги // Труды Красноярского отделения ВНИОРХ. 1967. Т. 9. С. 11–93.
110. Максимов С.В., Савваитова К.А., Пичугин М.Ю. Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* из водоемов Норило-Пясинской водной системы // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. Вып. 4. С. 445–454.
111. Малин М.И., Борисенко Э.С., Герасимов Ю.В., Цветков А.И. Проблема придонной гипоксии озера Плещеево и вертикальное распределение ряпушки в этот период // Особо охраняемые природные территории: состояние, проблемы и перспективы развития. Материалы Всероссийской научно-практической конференции. Ярославль: Филигрань. 2018. С. 124–128.
112. Мальков В.А. К биологии сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Val.

- оз. Маковского (бассейн реки Турухан) // Вопросы биологии. Томск: Издательство Томского государственного университета. 1977. С. 48–51.
113. Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 1984. 480 с.
 114. Москаленко Б.К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна // Тюменское книжное издательство. 1958. 251 с.
 115. Москаленко Б.К. Сиговые рыбы Сибири. М.: Издательство «Пищевая промышленность». 1971. 183 с.
 116. Михин В.С. Ряпушка реки Яны // Известия ВНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 129–140.
 117. Неретина Т.В., Мюге Н.С. ДНК-штрихкодирование организмов // Природа. №2 (1170). С. 73–75.
 118. Нестеренко Н.А., Кассихина Н.М. Итоги и перспективы выращивания сиговых рыб в озере Сартлан // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск. 1972. С. 260–261.
 119. Никаноров Ю.И. Внутривидовая биологическая неоднородность локальных стад европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) в озерах Латвийской ССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 1960. 25 с.
 120. Николаев И.И. О лимнологической специфике Больших озер умеренной зоны // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Иркутск. 1973. Ч. 1. С. 3–6.
 121. Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа. 1963. 368 с.
 122. Носков А.С. Ряпушка Рыбинского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский технический институт рыбной промышленности и хозяйства им. А.И. Микояна. 1956. 21 с.
 123. Новиков А.С. Рыбы реки Колымы. М.: Наука. 1966. 136 с.
 124. Ольшанская О.Л. Ряпушка бассейна реки Пясины // Труды Красноярского отделения ГосНИОРХ. Красноярск. 1964. Т. 8. С. 157–159.
 125. Ольшанская О.Л. Обзор ихтиофауны бассейна реки Пясины // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 2. С. 262–278.
 126. Ольшанская О.Л. Ряпушка системы реки Пясины // Труды Красноярского отделения СибНИИРХ. 1967. Т. 9. С. 94–213.
 127. Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // Труды Полярной комиссии. 1937. Вып. 30. С. 3–115.
 128. Очерки по гидрографии рек СССР. М.: АН СССР. 1953. 324 с.
 129. Перелыгин А.А. Популяционно-генетический анализ белков европейской

- (*Coregonus albula*) и сибирской *Coregonus sardinella* ряпушек. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. Новосибирск: Институт цитологии и генетики СО РАН. 1988. 16 с.
130. Пирожников П.Л. Река Пяси́на и ее рыбные ресурсы // За индустриализацию Советского Востока. 1933. Кн. 3. С. 166–209.
 131. Пирожников П.Л. Полупроходные рыбы и речной сток // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО). 1949. Т. 29. С. 79–98.
 132. Пирожников П.Л. Материалы по биологии промысловых рыб реки Лены // Известия Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и рыбного хозяйства. 1955. Т. 35. С. 61–128.
 133. Пирожников П.Л. Проходные рыбы Восточной Сибири. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: Зоологический институт АН СССР. 1966. 44 с.
 134. Пирожников П.Л. О формообразовании у сиговых рыб (Coregonidae, Pisces) в связи с особенностями их расселения // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1973. С. 132–142.
 135. Пирожников П.Л., Дрягин П.А., Покровский В.В. О таксономическом ранге и филогении сиговых (Coregonidae, Pisces) // Известия ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 5–17.
 136. Пирожников П.Л. Особенности расселения сиговых в реках Сибири и их происхождение // Сборник Биология сиговых рыб. М.: Наука. 1988. С. 28–31.
 137. Попов П.А. Морфо-экологическая и промысловая характеристика рыб бассейна Тана́мы как типичной реки Субарктики Сибири. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10. Томск, 1978. 16 с.
 138. Попов П.А. Состав ихтиофауны реки Нижняя Тунгуска на участке будущего водохранилища // Материалы Региональной научно-практической конференции «Молодые ученые и специалисты в развитии производительных сил Томской области». Томск. 1980. С. 44–45.
 139. Попов П.А. Анализ ихтиофауны левобережных притоков Нижнего Енисея // Известия СО АН СССР, Серия: Биологические науки. 1986. № 1. С. 62–66.
 140. Попов П.А. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов: монография. Новосибирск: Издательство Новосибирского государственного университета. 2007. 526 с.
 141. Попов И.Ю., Сендек Д.С. Квинтэссенция эволюции // Эволюционная биология: история и теория. Спб. 2003. Вып. 2. С. 172–189.

142. Покровский В.В. Ряпушка озер Карело-Финской АССР. Петрозаводск: Государственное издательство Карело-Финской ССР. 1953. 105 с.
143. Покровский В.В. Основные факторы среды, определяющие численность ряпушки // Труды совещания по динамике численности рыб. М. 1961. С. 228–234.
144. Покровский В.В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg // Известия ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 100–114.
145. Подлесный А.В. Рыбные богатства Красноярского края. Красноярск: Красноярское книжное издательство. 1955. 67 с.
146. Подлесный А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использование. Известия ВНИОРХ. 1958. Т. 44. С. 97–178.
147. Подлесный А.В., Лобовикова А.А. Рыбы Таймырского озера // Вопросы географии Сибири. Томск: Издательство Томского университета. 1951. № 2. С. 269–292.
148. Подлесный А.В., Сесягин С.М. Енисейская ряпушка *Coregonus sardinella* Val. // Вопросы ихтиологии. 1966. Т.6. Вып. 1 (38). С. 165–168.
149. Потапова О.И. Стерлигова О.П., Бушман Л.Г. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. в озерах Карелии // Лососевидные рыбы (морфология, систематика, экология). 1976. С. 90–91.
150. Потапова О.И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука. 1978. 133 с.
151. Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.-Л.: Издательство АН СССР. 1954. 324 с.
152. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат. 1966. 376 с.
153. Пробатов А.Н. Материалы по научно-промысловому обследованию Карской губы и р. Кары. М.: Издательство ВНИРО. 1936. Т. 140. С. 1–140.
154. Пробатов А.Н. Рыбы нижнего течения Колымы // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М.: Наука. 1969. С. 153–162.
155. Простантинов В.Е., Новиков А.С., Штундюк Ю.В. Состояние нерестового стада и особенности размножения ряпушки р. Анадырь // Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1975. С. 287–302.
156. Раковская Э.М., Давыдова М.И. Физическая география России. М.: ВЛАДОС. 2001. 285 с.
157. Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Ангаро-Енисейский район. Вып. 1. Енисей / Под ред. Г.С. Карабаева. Л.: Гидрометеиздат. 1967. Т. 16. Вып. 1: Енисей. 823 с.

158. Решетников Ю.С. О связи сиговых рыб Сибири и Северной Америки // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука. 1979. С. 48–73.
159. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 1980. 301 с.
160. Решетников Ю.С. Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 2. С. 156–164.
161. Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов В.И., Цепкий Е.А., Сиделева В.Г., Дорофеева Е.А., Черешнев И.А., Москалькова К.И., Дгебуадзе Ю.Ю., Рубан Г.И., Королев В.В. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука. 2002. Т. 1. 379 с.
162. Решетников Ю.С. О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. С. 62–87.
163. Романов В.И. Ихтиофауна Хантайской гидросистемы и условия ее формирования // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск. 1980. С. 76–97.
164. Романов В.И. К биологии сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период формирования его ихтиофауны // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск. 1981. С. 58–65.
165. Романов В.И. Ихтиофауна Хантайской гидросистемы // Природа Хантайской гидросистемы. Томск. 1988. С. 199–236.
166. Романов В.И. К биологии ряпушек бассейна реки Хатанга // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск. 1997. С. 145–147.
167. Романов В.И. Морфо-экологическая характеристика ряпушки из оз. Томмот (бассейн р. Хатанги) и некоторые дискуссионные вопросы систематики евразийских ряпушек // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7. № 3. С. 293–304.
168. Романов В.И. Ихтиофауна плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М. 2004. С. 29–89.
169. Романов В.И. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем Южного Таймыра. Автореф. дис... д-ра биол. наук. Томск. 2005. 42 с.
170. Романов В.И., Карманова О.Г. Экология массовых видов сиговых рыб в условиях разнотипных водоемов бассейна реки Хантайка // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск. 1998. С. 160–162.
171. Романов В.И., Карманова О.Г. Экология сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период стабилизации его уровня режима // Проблемы

- гидробиологии Сибири. Томск. 2005. С. 212–222.
172. Романов В.И., Петлина А.П., Бабкина И.Б. Методы исследования пресноводных рыб Сибири. Томск: Издательство Томского государственного университета. 2012. 252 с.
 173. Романов В.И., Заделёнов В.А., Никулина Ю.С., Поляева К.В. Морфология и паразитология ряпушки озера Собачьего (плато Путорана) // Вестник НГАУ. 2016. Т. 38. № 1. С. 69–77.
 174. Романов Н.С., Тюльпанов М.А. Ихтиофауна озер полуострова Таймыр // Вопросы хозяйственного рыбопользования. Л.: Наука. 1985. С. 139–183.
 175. Ростовцев А.А., Трифонова О.В., Егоров Е.В. Рыбы водохранилищ и крупных озер региона // Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М. 2006. С. 234–251.
 176. Рутилевский Г.Л. Животный мир // Советская Арктика (моря и острова Северного Ледовитого океана). М.: Наука. 1970. 274–314.
 177. Световидов А.Н. Сельдевые (Clupeidae). М.-Л.: Фауна СССР. 1952. Т. 2. Вып. 1. 333 с.
 178. Сендек Д.С. О видовой принадлежности ряпушки, обитающей в реке Печоре // Сборник трудов ГосНИОРХ. 1998. Т. 323. С. 191–198.
 179. Сендек Д.С., Новоселов А.П., Студенов И.И., Гуричев П.А. Филогенетические связи популяций обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus*, L.) из водоемов бассейна Белого моря // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск. 2005. С. 135–147.
 180. Сендек Д.С., Иванов Е.В., Федорова Е.А. Генетическая дифференциация сибирской ряпушки четырех крупных рек Якутии // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2013. № 8. С. 165–168.
 181. Сиделев Г.Н. Ихтиофауна крупных озер // Озера северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск: Наука. 1981. С. 151–171.
 182. Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 346 с.
 183. Скрыбин А.Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. Новосибирск: Наука. 1977. 230 с.
 184. Скрыбин А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука. 1979. 231 с.
 185. Соколов А.А. Гидрография СССР. Л.: Гидрометеиздат. 1964. 287 с.
 186. Сокольников Н.П. Река Анадырь, её рыбы и рыболовство // Русское судоходство. СПб. 1911. № 1. С. 89–113.
 187. Соловкина Л.Н. Ряпушка *Coregonus albula sardinella* (Val) бассейна Печоры // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 5. С. 769–781.

188. Туманов М.Д. Особенности морфологии, темпа роста и возрастной структуры полупроходной и речной форм ряпушки *Coregonus albula* (L.) бассейна реки Печора // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Труды Коми НЦ РАН. 2002. № 170. С. 137–144.
189. Туманов М.Д. Морфо-экологическая характеристика рыб нижнего течения р. Усы в условиях техногенного загрязнения. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: Томский государственный университет. 2010. 24 с.
190. Устюгов А.Ф. Эколо-морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Valenciennes) бассейна реки Енисей // Вопросы ихтиологии. 1972. Т. 12. Вып. 5 (76). С. 811–825.
191. Устюгов А.Ф. Экологические формы ряпушки реки Енисей // Проблемы экологии. 1973. Т.3. С. 187–191.
192. Устюгов А.Ф. О происхождении двух экологических форм сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей // Вопросы ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 5 (100). С. 773–783.
193. Царик В.В., Мушегов А.Н., Гаврилов А.И. Отчет экспедиции Камчатрыбвода по рыбохозяйственному обследованию рек Пенжина (Тигильского района) и Сайчик (Соболевского района) в 1975 г. Петропавловск-Камчатский: Гидрометфонд РФ. 1975. Инв. № 186. 122 с.
194. Челноков Ф.Г. Ихтиологическое обследование водоемов в районе Аметистового месторождения в 1989 г. и предварительная оценка возможного ущерба рыбному хозяйству от его детальной разведки // Отчет о научно-исследовательской работе по хоздоговору № 1307-ОП «Разработка рыбоводно-биологического обоснования возможности строительства и эксплуатации объектов горнорудной промышленности на базе Аметистового месторождения Камчатской области». Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. 1990. Инв. № 5288. Номер гос. регистрации 01890027894. 57 с.
195. Черешнев И.А. Популяционная структура чира и обыкновенного валька северо-востока Азии // Биологические проблемы Севера. Современные проблемы сиговых рыб. Владивосток: ДВО АН СССР. 1991. Ч. 1. С. 38–49
196. Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 1996. 197 с.
197. Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б., Коротаев Ю.А., Макоедов А.Н. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука. 2001. 336 с.

198. Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 2002. 496 с.
199. Черешнев И.А. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2008. 324 с.
200. Чугунова Н.И. Методика изучения возраста и роста рыб. М.: Советская наука, 1952. 116 с.
201. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Издательство АН СССР. 1959. 162 с.
202. Шапошникова Г.Х. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза // Морфология низших позвоночных животных. Труды ЗИН АН СССР. Л.: Наука. 1968. Т. 46. С. 207–256.
203. Шапошникова Г.Х. История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (L.) и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л. 1977. С. 78–86.
204. Шевелева Н.С., Хомичевская Л.С. Геокриологические условия Енисейского севера. М.: Наука. 1967. 128 с.
205. Шестаков А.В. Биология молоди сиговых рыб бассейна реки Анадырь. Владивосток: Дальнаука. 1998. 114 с.
206. Шестаков А.В. Новые данные по биологии сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Coregonidae) р. Анадырь // Известия ТИНРО. 2014. Т.179. С. 55–64.
207. Штейнфельд А.Л. Запасы ряпушки в озерах БССР и перспективы их увеличения // Труды X конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Минск. 1964. С. 49–55.
208. Штундюк Ю.В. Биологическая разнокачественность сибирской ряпушки в бассейне р. Анадырь // Четвертое Всесоюзное совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Л.: Издательство ГосНИОРХ. 1990. С. 77–78.
209. Штундюк Ю.В. Материалы по биологии озерно-речной и озерной форм сибирской ряпушки бассейна реки Анадырь // Современные проблемы сиговых рыб. Владивосток: ДВО АН СССР. 1991. Ч. 2. С. 249–263.
210. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 596 с.
211. Юсупов Р.Р. Особенности биологии и роста сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* реки Анадырь // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1987. С. 101–111.
212. Avise J.C. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge,

- Massachusetts. London, England. Harvard University Press. 2000. 447 p.
213. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16 (1). P. 37–48.
 214. Behnke R.J. The systematic of salmonid fishes of recently deglaciated lakes // *Journal Fisheries Research Board of Canada*. 1972. V. 29(6). P. 639–671.
 215. Bittner D., Excoffier L., Largiadèr C.R. Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus* spp.) in a Swiss lake: a role for eutrophication? // *Molec. Ecol.* 2010. V. 19. P. 2152–2167.
 216. Bøhn T., Sandlund O.T., Amundsen P.A., Primicerio R. Rapidly changing life history during invasion. *OIKOS*. 2004. № 106. P. 138–150.
 217. Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A., Katokhin A.V., Matveev A.A., Samusenok V.P., Baldina S.N. Gordon N.Yu. Politov D.V. Morphological, ecological and mtDNA sequence variation in coregonid fish from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // *Advanc. Limnol.* 2011. V. 64. P. 257–277.
 218. Borovikova E.A., Alekseeva Ya.I., Schreider M.J., Artamonova V.S., Makhrov A.A. Morphology and genetics of the ciscoes (Actinopterygii: Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus*) from the Solovetsky Archipelago (White Sea) as a key to determination of the taxonomic position of the ciscoes in Northeastern Europe // *Acta Ichthyol. Piscat.* 2013. V. 43 (3). P. 183–194.
 219. Borovikova E.A., Romanov V.I., Nikulina J.S. Morphological and Genetic Features of Cisco (Coregonidae: *Coregonus* sp.) from Lake Sobachye (Putorana Plateau) // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2018. V. 8(1). P. 47–55. doi: 10.1134/S2079059718010033
 220. Borovikova E.A., Artamonova V.S. Morphological specificities of vendace (Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus albula*) population in Lake Pleshcheyevo (the Volga River basin): relationships of two phylogenetic lineages in a new zone of secondary contact // *Organism Diversity and Evolution*. 2018. V. 18. P. 355–366.
 221. Borovikova E.A., Artamonova V.S. Vendace (*Coregonus albula*) and least cisco (*Coregonus sardinella*) are conspecific according to data of mitochondrial and nuclear DNA polymorphism // XVI European Congress of Ichthyology. 2–6 September 2019, Lausanne, Switzerland. P. 35–37. URL: https://www.frontiersin.org/Community/AbstractDetails.aspx?ABS_DOI=10.3389/conf.fmars.2019.07.00101&eid=6837&sname=XVI_European_Congress_of_Ichthyology
 222. Douglas M.R., Brunner P.C., Bernatchez L. Do assemblages of *Coregonus* (Teleostei:

- Salmoniformes) in the Central Alpine region of Europe represent species flocks? // Mol. Ecol. 1999. V. 8. P. 589–603.
223. Douglas M.R., Brunner P.C. Biodiversity of Central Alpine Coregonids (Salmoniformes): impact of one-hundred years of management // Ecol. Appl. 2002. V. 12. P. 154–172.
224. Fiszer M., Przybył A., Andrzejewski W., Mazurkiewicz J., Golski J., Przybylska K., Runowski S. Effect of eutrophication on vendace, *Coregonus albula* (L.). III. Seasonal morphological variability of vendace from selected lakes in Wielkopolska // Arch. Pol. Fish. 2012. V. 20. P. 109–122.
225. Fox J., Weisberg S. An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. 2011. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
226. Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations // Appl. Ichthyol. 2006. V. 22. № 4. P. 241–253. doi: 10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x
227. Hart J.L. The growth of the whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill) // Contributions to Canadian Biology and Fisheries. 1931. Vol. 6 (1). P. 427–444. doi: 10.1139/f31-020
228. Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., de Waard J.R. Biological identifications through DNA barcodes // Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences. 2003. V. 270. P. 313–321.
229. Himberg K.-J.M. A systematic and zoogeographic study of some north European coregonids // Biology of Coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press. 1970. P. 219–250.
230. Hudson A.G., Vonlanthen P., Müller R., Seehausen O. Review: The geography of speciation and adaptive radiation in coregonines // Advanced in Limnology. 2007. V. 60. P. 111–146.
231. Ivanova N.V., Zemlak T.S., Hanner R.H., Hebert P.D.N. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding // Mol. Ecol. Not. 2007. V. 7. P. 544–548.
232. Jeppesen E., Mehner T., Winfield I.J., Kangur K., Sarvala J., Gerdeaux D., Rask M., Malmquist H.J., Holmgren K., Volta P., Romo S., Eckmann R., Sandström A., Blanco S., Kangur A., Stablo H.R., Tarvainen M., Ventelä A.-M., Søndergaard M., Lauridsen T.L., Meerhoff M. Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in 24 European lakes // Hydrobiologia. 2012. V. 694. P. 1–39.
233. Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin. Germany. 2007. 646 p.
234. Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions

- through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. 1980. V. 16. P. 111–120.
235. Lea E. On the method used in the herring investigations // Publications de Circonstance. 1910. № 53. P. 7–174.
236. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. Bioinformatics. 2009. V. 25 (11). P. 1451–1452. doi:10.1093/bioinformatics/btp187
237. Lindsey C.C. Factors controlling meristic variation // Fish physiology. 1988. Vol. 9. P. 197–274.
238. Malin M.I., Zhdanova S.M., Bazarov M.I., Borisenko E.S., Malina Y.I., Tsvetkov A.I. Vertical distribution and migration of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Pleshcheyevo // Abstracts 12th International symposium on the biology and management of coregonid fishes 25–30 August, 2014. Irkutsk. P. 48.
239. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G.K.C., Henriksen M., Hjort C., Krinner G., Lunkka J-P, Moller P., Murray A., Nikolskaya O., Saarnisto M., Svendsen J.I. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quaternary Science Reviews. 2004. V. 23. № 11–13. P. 1313–1332.
240. Nei M. Molecular evolutionary genetics. New York: Columbia University Press. 1987. 512 p.
241. Næsje T.F., Vuorinen J.A., Sandlund O.T. Genetic and morphometric differentiation among sympatric spawning stocks of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway // Journal of Limnology. 2004. V. 63. P. 233–243.
242. Oreha J., Škute N. Morphological characteristics of local populations of European vendace *Coregonus albula* (L.) of some lakes of Latvia during 50 years // Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. 2009. V. 63. P. 271–278.
243. Pakkasmaa S., Piironen J. Water velocity shapes juvenile salmonids // Evolutionary Ecology. 2001. V. 14. P. 721–730.
244. Pielou E.C. After the ice age: the return of life to glaciated North America. Chicago: University of Chicago Press. 1991. 376 p.
245. Politov D.V., Afanasiev K.I., Altukhov Yu.P., Bickham J.W. Identification of palearctic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers // J. of Fish Biology. 2000. V. 57. Supplement A. P. 51–71.
246. Politov D.V., Bickham, J.W., Patton, J.C. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes // Ann. Zool. Fenniki. 2004. V. 41. P. 13–23.

247. Østbye K., Næsje T.F., Bernatchez L., Sandlund O.T., Hindar K. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in lake Femund, Norway // Journal of Evolutionary Biology, 2005a. V. 18. P. 683–702.
248. Østbye K., Bernatchez L., Næsje T.F., Himberg M.K.-J., Hindar K. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Molecular Ecology, 2005b. V. 14. P. 4371–4387.
249. Østbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L., Klemetsen A., Knudsen R., Kristoffersen R., Næsje T.F., Hindar K. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times // Mol. Ecol., 2006. V. 15. P. 3983–4001.
250. Sandlund O.T. Differences in the ecology of two vendace populations separated in 1895 // Nordic J. Fresh. Res. 1992. V. 67. P. 52–60.
251. Sendek D.S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // Advances in Limnology. 2002. V. 57. P. 35–55.
252. Sendek D.S. The origin of sympatric forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in North-West Russia // Ann. Zool. Fennici. 2004. V. 41. P. 25–39.
253. Sendek D.S., Novoselov A.P., Boznak E.I. Genetic differentiation of coregonid fishes in Pechora river // Contemporary Problems of Ecology. 2016. V. 9. № 2. P. 166–171.
254. Schulz M., Bernatchez L., Freyhof J., Garont D., Rogers S., Saint-Laurent R., Østbye K., Mehner T. Genetic evidence for parallel evolution of sympatric forms of *Coregonus albula* (L.) in two lakes of the Baltic lake area (Germany) // Coregonid International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes. 2002. P. 38.
255. Schulz M., Freyhof J., Saint-Laurent R., Østbye K., Mehner T., Bernatchez L. Evidence for independent origin of two spring-spawning ciscoes (Salmoniformes: Coregonidae) in Germany // J. Fish Biol. 2006. V. 68. P. 119–135.
256. Smith S.H. Evolution and distribution of coregonids // J. Fish. Res. Board. 1957. V. 14. № 4. P. 599–604.
257. Svärdson G. The coregonid problem. II. Morphology of two coregonid species in different environments // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1950. V. 31. P. 151–162.
258. Svärdson G. The coregonid problem. VI. The palearctic species and their intergrades // Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. 1957. V. 38. P. 267–356.

259. Svärdson G. Significance of introgression in coregonid evolution // *Biology of Coregonid Fishes* (eds C.C. Lindsey & C.S. Woods). University of Manitoba Press. 1970. P. 33–59.
260. Svärdson G. Speciation of Scandinavian Coregonus // *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*. 1979. V. 57. P. 1–95.
261. Svärdson G. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic coregonids // *Nordic J. Fresh. Res.* 1998. V. 74. P. 3–32.
262. Svendsen J.I., Alexanderson H., Astakhov V.I., Demidov I., Dowdeswell J.A., Funder S., Gataullin V., Henriksen M., Hjort C., Houmark-Nielsen M., Hubberten H.W., Ingolfsson O., Jakobsson M., Kjar K.H., Larsen E., Lokrantz H., Lunkka J.P., Lysa A., Stein R. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // *Quaternary Science Reviews*. 2004. V. 23. № 11–13. – P. 1229–1271.
263. Tamura K., Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Mol. Biol. Evol.* 1993. V. 10. P. 512–526.
264. Tamura K., Stecher G., Peterson D., Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // *Mol. Biol. Evol.* 2013. V. 30. P. 2725–2729. doi: 10.1093/molbev/mst197
265. Todd T.N. Environmental modification of gill raker number in coregonine fishes // *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 1998. V. 50. P. 305–315.
266. Vonlanthen P., Roy D., Hudson A.G., Largiadèr C.R., Bittner D., Seehausen O. Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.) // *J. Evol. Biol.* 2009. V. 22. P. 498–514.
267. Vonlanthen P., Bittner D., Hudson A.G., Young K.A., Müller R., Lundsgaard-Hansen B., Roy D., Di Piazza S., Largiadèr C.R., Seehausen O. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations // *Nature*. 2012. V. 482. P. 357–363.
268. Ward R.D., Zemlak T.S., Innes B.H., Last P.R., Hebert P.D.N. DNA barcoding Australia's fish species // *Philos Trans R Soc Lond. B Biol Sci.* 2005. V. 360 (1462). P. 1847–1857. doi: 10.1098/rstb.2005.1716