

## МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИБИРСКОЙ РЯПУШКИ *COREGONUS SARDINELLA* (Val.) БАСЕЙНА РЕКИ ЕНИСЕЙ

---

**Никулина Ю.С.**

Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, [julianikulina0506@gmail.com](mailto:julianikulina0506@gmail.com)

Ряпушка, обладая высокой экологической пластичностью, встречается в пределах обширного ареала – от Англии до Северной Америки включительно, образуя многочисленные локальные стада с характерными для них признаками. Высокая экологическая и морфологическая пластичность послужила основой выделения различных экологических форм. Крупные и мелкие формы характерны и для сибирской ряпушки, которая широко распространена почти во всех реках бассейнов Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского морей. Также она известна и на Камчатке (Куренков, Остроумов, 1965), у берегов Северной Аляски до р. Маккензи (Берг, 1948).

Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* (Val.) в бассейне реки Енисей образует две экологические формы. Эти формы различаются местами зимовки и нагула в Енисейском заливе численностью популяций, временем начала нерестовой миграции в р. Енисей, расположением и характером мест нереста, плодовитостью (Устюгов, 1973).

Согласно работе Бобровой Н.Н. (1958) в Енисейском заливе и в р. Енисей имеют экологическую разнокачественность ряпушки, названные «карской» и «туруханской» формами. Эти формы являются проходными (Подлесный, 1958), так как большую часть своей жизни они проводят в солоноватых водах Енисейского залива, а для нереста заходят в пресную воду р. Енисей.

Сбор материала по одной из экологических форм сибирской ряпушки «туруханской» бассейна р. Енисей проводился в августе 2016 г. в придельтовом районе (Левинские пески). Лабораторная обработка материала проведена по общепринятой в ихтиологии методике (Правдин, 1966). В дальнейшем для статистического анализа использовали не абсолютные значения признаков, а относительные индексы (к длине по Смитту или к длине головы). Возраст определяли по чешуе и отолитам (Чугунова, 1959). Всего для морфологического анализа исследовано 86 экз. рыб (исследовались пластические и меристические признаки), для биологического анализа – 193 экз., для определения плодовитости (ИАП, ИОП) отобраны пробы у 42 экз.

Туруханская форма ряпушки из р.Енисей, по нашим данным, характеризуется следующими меристическими признаками: лучей в спинном плавнике D III–IV 8–11 ( $9,23 \pm 0,07$ ), ветвистых лучей в грудном плавнике P 12–15 ( $13,66 \pm 0,10$ ), ветвистых лучей в брюшном плавнике V 8–11 ( $9,90 \pm 0,07$ ), лучей в анальном плавнике A III–IV 10–14 ( $12,26 \pm 0,08$ ), жаберных тычинок на первой жаберной дуге Sp.br. 37–53 ( $44,23 \pm 0,28$ ), чешуй в боковой линии L.l. 59–89 ( $69,34 \pm 0,63$ ), число позвонков vt 56–60 ( $58,10 \pm 0,11$ ).

В таблице 1 для сравнения приведены значения меристических признаков ряпушки из ряда водоемов: р. Енисей (район нерестилищ: д. Бахта – д. Лебедь, 1415–1459 км от устья), р. Пясины, р. Обь, р. Хатанга и р. Лена.

Из 28 морфологических признаков туруханской формы ряпушки в сравнении с данными А.Ф. Устюгова (1976), различия по критерию Стьюдента достоверны для 14, на уровне значимости  $p \leq 0,01$ . Это связано с тем, что спустя 40 лет туруханская форма ряпушки стала более подвижной, что обусловлено уменьшением высоты спинного плавника и увеличением длин грудного и брюшного плавников. Также уменьшение значений показателей, измеряемых на брюшной стороне тела рыб (антеанальное, антевентральное, пектровентральное, вентроанальное расстояния), и наибольшая высота тела зависят от места и времени сбора материала. В 2016 г. рыбы были отловлены во время нагула, далеко от района нерестилищ, тогда как в работе А.Ф. Устюгова (1973) указано, что лов производился во время нереста, когда рыба характеризуется зрелыми половыми продуктами, что влияет на ряд внешнеморфологических параметров.

Таблица 1. Меристические признаки ряпушек рек Сибири

Признаки	Водоем					
	р. Енисей (н.д.) n=86 экз.	р. Енисей (Устюгов, 1973) n=100 экз.	р. Обь (Есипов, 1941) n=113 экз.	р. Пясины (Ольшанская, 1967) n=100 экз.	р. Хатанга (Лукьянчиков, 1963) n=220 экз.	р. Лена (Кириллов, 1972) n=34-81 экз.
vt	58,10±0,11	57,96±0,11	61,72±0,03	–	–	61,11±0,11
L.l.	69,34±0,63	75,84±0,23	81,81±0,43	88,13±0,49	85,92±0,13	87,00±0,74
Sp.br.	44,23±0,28	44,49±0,17	42,04±0,20	45,51±0,18	44,35±0,15	45,58±0,24
D <sub>н</sub>	3,01±0,05	3,57±0,05	3,22±0,04	3,40±0,04	–	–
D <sub>в</sub>	9,23±0,07	9,20±0,05	10,02±0,07	9,65±0,06	9,77±0,08	9,78±0,08
A <sub>н</sub>	3,10±0,05	3,19±0,05	3,34±0,05	3,11±0,04	–	–
A <sub>в</sub>	12,26±0,08	12,36±0,08	12,47±0,08	12,78±0,08	13,60±0,03	12,61±0,09
P	13,66±0,10	13,80±0,07	14,73±0,07	13,65±0,15	–	–
V	9,90±0,07	10,01±0,04	12,20±0,05	10,19±0,05	–	–

Ряпушка из р. Енисей отличается от других сибирских ряпушек (рис.). Рассчитанное по меристическим признакам (L.l., Sp.br., число ветвистых лучей в D и A) евклидово расстояние изменялось в пределах от 12,7 (р. Обь) до 18,8 (р. Пясины). Популяции ряпушек из рек Пясины, Лена и Хатанга составляют довольно тесную группу в соответствии с их географическим расположением. Однако енисейская популяция оказалась ближе к обской, чем к пясинской. Этот факт может быть связан как с расселением по территории Сибири, так и с локальными особенностями.

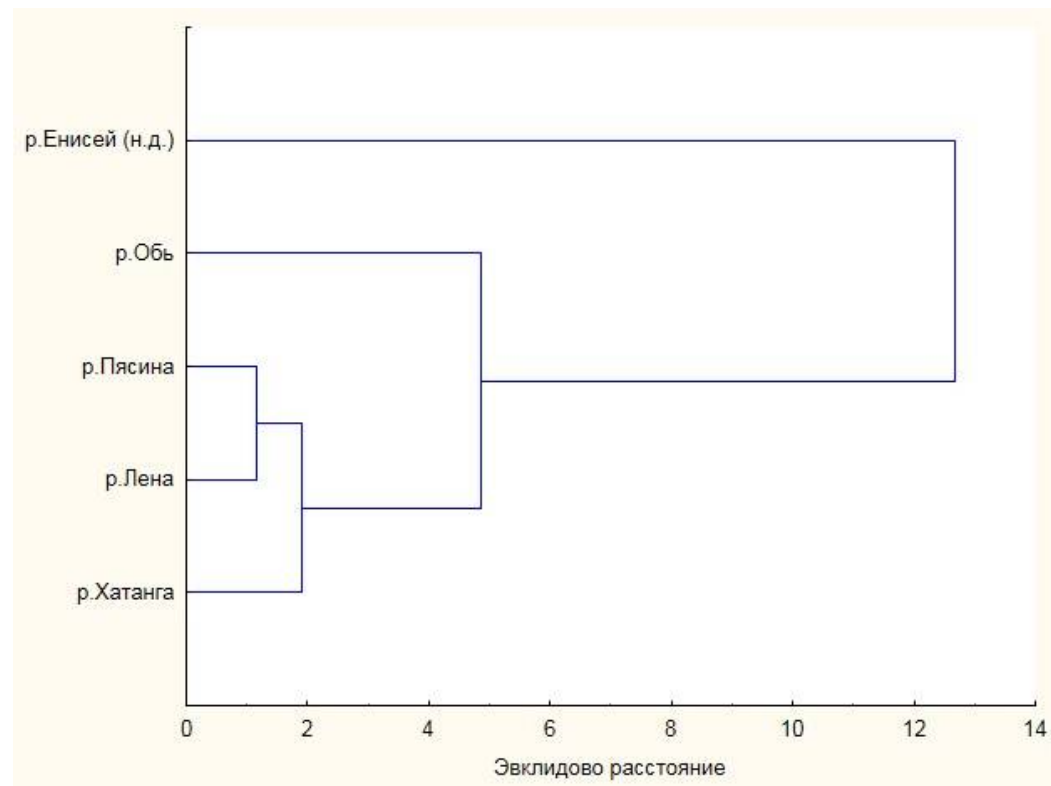


Рисунок. Кладограмма, классифицирующая популяции ряпушки сибирских водоемов по меристическим признакам

Оценка полового диморфизма у ряпушек из р. Енисей (табл. 2) выявила некоторые отличия по пяти пластическим признакам. У самцов достоверно больше наибольшая толщина тела, длина рыла, ширина лба.

Таблица 2. Пластические признаки ряпушки р. Енисей

Признаки	Самцы		$t_{st}$	Самки		Оба пола			
	$\bar{x}$	$\pm m$		$\bar{x}$	$\pm m$	min	max	$\bar{x}$	$\pm m$
$St$ , мм	189,55	1,40		188,90	1,21	162	214	189,47	0,94
$Q$ , г	60,78	1,71		59,61	1,25	34	92	60,30	1,04
<i>В % от длины по Смитту</i>									
$C$	18,34	0,11	–	18,43	0,12	16,58	20,99	18,39	0,08
$H$	17,85	0,14	<b>2,41</b>	18,33	0,14	15,38	20,10	18,10	0,10
$B$	9,08	0,07	<b>2,20</b>	8,83	0,09	7,16	10,53	8,95	0,06
$pA$	12,02	0,13	–	12,01	0,14	10,24	14,45	12,04	0,10
$h$	6,49	0,05	–	6,35	0,05	5,56	7,41	6,41	0,04
$aA$	67,90	0,18	–	67,97	0,15	66,11	70,62	67,92	0,12
$aV$	42,77	0,18	–	43,06	0,17	40,28	45,30	42,89	0,13
$aD$	40,57	0,18	–	40,95	0,14	38,67	43,16	40,75	0,11
$aP$	17,61	0,12	–	17,78	0,13	15,87	19,44	17,70	0,09
$PA$	51,32	0,20	<b>2,14</b>	51,90	0,19	49,18	55,37	51,61	0,14
$PV$	25,55	0,22	–	25,82	0,16	22,10	28,42	25,68	0,14
$VA$	26,06	0,19	–	26,21	0,23	21,28	29,02	26,14	0,15
$ID$	10,07	0,11	–	9,82	0,12	8,24	11,58	9,94	0,08
$hD$	15,07	0,14	–	15,11	0,12	13,50	17,77	15,07	0,09
$IA$	11,99	0,11	–	12,06	0,11	10,22	14,20	12,04	0,08
$hA$	11,08	0,14	–	11,24	0,13	8,53	13,20	11,13	0,10
$IP$	15,85	0,13	–	15,96	0,14	13,92	17,71	15,90	0,09
$IV$	17,06	0,18	–	16,73	0,12	14,69	21,67	16,86	0,11
<i>В % от длины головы</i>									
$aO$	21,85	0,28	<b>4,36</b>	20,21	0,25	16,67	26,47	21,00	0,20
$O$	28,60	0,29	–	28,55	0,30	23,53	32,43	28,55	0,21
$pO$	49,63	0,47	–	50,08	0,38	43,24	59,38	49,87	0,30
$Ch1$	50,28	0,39	–	49,28	0,40	44,44	56,25	49,73	0,28
$Ch2$	64,75	0,62	–	66,03	0,47	57,58	75,00	65,42	0,38
$f$	24,12	0,31	<b>3,28</b>	22,79	0,26	18,18	28,13	23,41	0,21

*Примечание.*  $St$  – длина тела по Смитту;  $Q$  – масса рыбы с внутренностями;  $C$  – длина головы;  $H$  – наибольшая высота тела;  $B$  – наибольшая толщина тела;  $h$  – наименьшая высота тела;  $aD$  – антедорсальное расстояние;  $aV$  – антевентральное расстояние;  $aA$  – антеанальное расстояние;  $aP$  – антепектральное расстояние;  $VA$  – вентроанальное расстояние;  $PV$  – пектровентральное расстояние;  $pA$  – длина хвостового стебля;  $ID$  – длина основания спинного плавника;  $hD$  – наибольшая высота спинного плавника;  $IA$  – длина основания анального плавника;  $hA$  – наибольшая высота анального плавника;  $IP$  – длина грудного плавника;  $IV$  – длина брюшного плавника;  $aO$  – длина рыла;  $O$  – диаметр глаза;  $pO$  – заглазничное расстояние;  $Ch_1$  – высота головы на уровне глаза;  $Ch_2$  – высота головы у затылка;  $f$  – ширина лба. Жирным выделены показатели  $t_{st}$  – критерия на уровне значимости ( $p \leq 0,05$ ).

Возраст сибирской ряпушки в р. Енисей изменялся от 3+ до 7+, масса – от 34 до 105 г, длина тела по Смитту – от 161 до 223 мм. В уловах преобладали 4–5-летки (табл. 3).

Таблица 3. Средние значения длины по Смитту (Sm) и массы тела (Q) ряпушки бассейна р. Енисей по возрастным группам

Возраст, лет	Левинские пески (наши данные)			Левинские пески (Боброва, 1958)			Енисей, район нерестилищ (Устюгов, 1973)		
	Sm	Q	n	Sm	Q	n	Sm	Q	n
3+	18,5	57,0	59	17,0	37,0	48	14,3	36,5	124
4+	18,7	59,5	103	18,5	50,0	202	15,2	41,6	921
5+	19,2	64,4	26	20,3	67,0	97	16,8	50,4	313
6+	19,8	66,0	3	21,7	71,0	10	17,9	59,2	92
7+	18,8	56	2	23,0	93,0	5	18,9	67,5	4
8+	–	–	–	–	–	–	19,4	89,1	1
9+	–	–	–	–	–	–	21,8	152,0	1

Созревание особей в генерациях туруханской формы ряпушки происходит не одновременно, оно растянуто в пределах трех лет (Устюгов, 1973). Она впервые становится половозрелой в 4-летнем возрасте (3+). Это в основном самцы, как правило, такие особи составляют не более 10% популяции. Массовая половозрелость наступает на 5-м году (4+) и составляет уже более 60 % особей. Кроме того, известны случаи наступления половозрелости и на 6-м году жизни (5+). Соотношение полов в уловах – самки 28 %, самцы 71 % и одна особь была неполовозрелой (1%). Заметной разницы у самцов и самок в росте не наблюдается. Наибольшие приросты массы тела зарегистрированы у ряпушки в возрасте 5+ лет.

Численное преобладание самцов наблюдается в возрасте четырех (3+) и пяти лет (4+), в остальных возрастных группах преобладают самки. Такое соотношение в возрастных группах можно объяснить большей продолжительностью жизни самок по сравнению с самцами.

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) туруханской формы ряпушки (табл. 4) варьирует в пределах 1729–8477 икринок (в среднем 3872), индивидуальная относительная (ИОП) – от 24,70–88,62 икринок/г массы тела с внутренностями (в среднем 58,98). С возрастом плодовитость увеличивается, но колебания в каждой возрастной группе большие, она сильно варьирует у ряпушек одного и того же размера.

Таблица 4. Плодовитость ряпушки р. Енисей, 2016 г.

Возраст, лет	ИАП, икринок (шт)		ИОП, икринок/г		n
	Lim	$\bar{x} \pm m$	Lim	$\bar{x} \pm m$	
3+	2657–4760	3738±179	45,01–73,23	59,81±2,47	14
4+	2775–8477	3950±277	42,27–80,73	58,53±2,05	20
5+	1728–6824	4066±711	24,70–88,64	59,62±8,99	6
6+	–	3180	–	48,19	1
7+	–	3703	–	63,85	1

Таким образом, особенности морфологии и экологии сибирской ряпушки из р. Енисей позволяют оценить современное состояние популяции, сопоставив эти данные с литературными. В целом для этой популяции характерны отличия от других популяций *Coregonus sardinella* по четырем меристическим признакам: число ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, жаберных тычинок на первой жаберной дуге и чешуй в боковой линии. Выявлены достоверные различия по 14 морфологическим признакам от ряпушки из работы А.Ф. Устюгова (1976), связанные как с изменением динамичности, характера движения рыб (изменения показателей в плавниках), так и с переходом на более мелкие организмы питания (уменьшение длины рыла и увеличение диаметра глаза). Кроме того, для популяции характерен половой диморфизм по пяти пластическим признакам. Возрастной состав имеет некоторые расхождения между нашими данными и литературными (Боброва, 1958), само число групп осталось неизменным (отмечено пять возрастных групп – 3+–7+), однако особи стали крупнее, благодаря быстрому росту. Соотношение полов типично для всех сибирских ряпушек и не отличается от других популяций. У енисейской ряпушки средние значения ИАП – 3872 икринок и ИОП – 58,98 икринок/г., что в целом ниже по сравнению с другими ряпушками Сибири.

Автор выражает благодарность сотрудникам ФГБНУ «НИИЭРВ» (г. Красноярск) за помощь в сборе материала. Работа выполнена при финансовой поддержке Гранта РФФИ № 17-304-50012.

#### Литература

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. / Л.С. Берг. – М-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 466 с.
- Боброва Н.Н. Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* Valenciennes // Изв. ВНИОРХ, 1958. Т. 44. – С. 179-189.
- Есинов В.К. Ряпушка северной части Обской губы и Гыданского залива // Тр. Ин-та поляр. земледелия, животноводства и промыс. хоз-ва, 1941. Вып. 15. – С. 7-36.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии / Ф.Н. Кириллов. – М.: Наука, 1972. – 360 с.
- Куренков И.И., Остроумов А.Г. Нахождение ряпушки *Coregonus sardinella* Val. на Камчатке // Вопросы ихтиологии, 1965. Т. 5, вып. 3 (36). – С. 558-560.
- Лукьянчиков Ф.В. Рыбы системы реки Хатанги / Ф.В. Лукьянчиков // Труды Красноярского отд. ВНИОРХ, 1967. – Т. 9. – С. 11-93.
- Ольшанская О.Л. Ряпушка системы реки Пясины / О.Л. Ольшанская // Труды Красноярского отд. СибНИИРХ, 1967. – Т. 9. – С. 94-213.
- Подлесный А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Изв. ВНИОРХ, 1958. Т. 44. – С. 97-178.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин – М.: Пищепромиздат, 1966. – 376 с.
- Устюгов А.Ф. Экологические формы ряпушки реки Енисей // Проблемы экологии, 1973. Т. 3. – С. 187-191.
- 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.
- Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – 162 с.