

МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ПЕРЕСЛАВСКОЙ РЯПУШКИ (*COREGONUS ALBULA*) В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Е. А. Боровикова, М. И. Малин

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: elena.ibiw@gmail.com

Поступила в редакцию: 27.02.2020

За период 2013–2017 гг. проведен анализ морфо-экологических характеристик переславской ряпушки – эндемичной популяции европейской ряпушки, населяющей оз. Плещеево. Проанализированы особенности размерно-возрастной и половой структур популяции, плодовитость и темп роста. Показано, что основными тенденциями в современной популяции переславской ряпушки являются уменьшение размеров рыб, снижение темпа роста и плодовитости самок. Эти изменения вызваны снятием с нее промысловой нагрузки в конце прошлого века, в результате чего произошло увеличение численности переславской ряпушки. Замедление темпов роста и уменьшение линейных размеров являются результатами усилившейся внутривидовой конкуренции, наиболее остро проявляющейся в период формирования в озере летней придонной гипоксии.

В работе обсуждаются результаты сравнения морфологических признаков двух филогенетических линий ряпушки (E и ALBP2), в настоящее время обитающих в оз. Плещеево совместно, но имеющих разное происхождение. При выраженной генетической дифференциации линий, достигающей межвидового уровня, морфологически популяция однородна. Представители обеих линий принадлежат одному виду – *Coregonus albula*.

Ключевые слова: переславская ряпушка, оз. Плещеево, морфологические признаки, структура популяции, филогенетическая линия.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10013

ВВЕДЕНИЕ

Переславская ряпушка, или переславская “сельдь”, как называли эту рыбу в прошлом – локальная форма европейской ряпушки (*Coregonus albula*, Coregoninae), населяющая оз. Плещеево (Ярославская обл.). Ряд особенностей этой популяции выделяют ее среди ряпушки других водоемов Европейской территории России, делая уникальной. Так, ряпушка оз. Плещеево является крупной формой *C. albula*, которой ихтиологи первой половины XX столетия присваивали отдельный таксономический ранг, подобно кильцу оз. Онежское и рипусу оз. Ладожское. Впервые как отдельная форма *C. albula* L. *natio nova pereslavicus* переславская ряпушка была описана П.Г. Борисовым [Борисов, 1924 (Borisov, 1924)]. Л.С. Берг рассматривал ряпушку оз. Плещеево уже в ранге подвида *C. albula pereslavicus* [Берг, 1948 (Berg, 1948)]. В настоящее время, однако, в отдельную систематическую единицу эта популяция не выносятся [Решетников, 2010 (Reshetnikov, 2010)].

Еще одна особенность переславской ряпушки заключается в том, что это самая южная, периферическая, популяция в пределах первичного ареала вида *C. albula* на Европейской территории России [Решетников, 2003 (Reshetnikov, 2003)]. Периферические популяции, играют значительную роль в формировании специфичного внутривидового разнообразия, микроэволюционных процессах [Ивантер, 2012 (Ivanter, 2012);

Maug, 1963; Lesica, Allendorf, 1995]. Они могут существенно отличаться от популяций центральной части ареала по ряду качественных и количественных показателей морфо-экологического и генетического полиморфизма. Действительно, изучение молекулярно-генетического полиморфизма ряпушки оз. Плещеево выявило значительное внутривидовое разнообразие, что оказалось свидетельством сосуществования в озере двух филогенетических линий, маркируемых митохондриальной ДНК [Borovikova, 2017].

Исторически популяция переславской ряпушки активно эксплуатировалась промыслом. Очевидно, лов ее был хорошо развит еще до XV века, когда были зафиксированы первые летописные упоминания о ее добыче [Стрельников, Пермитин, 1983 (Strelnikov, Permitin, 1983)]. Превышение допустимой промысловой нагрузки минимум дважды приводило к перелову ряпушки и установлению запретов (с 1674 по 1676 гг. [Коврайский, 1893 (Kovrayskiy, 1893)] и с 1943 по 1945 гг. [Борисов, 1953 (Borisov, 1953)]), после которых добыча возобновлялась.

В связи со значительным снижением численности популяции с 1975 г. промысел переславской ряпушки прекращен и в дальнейшем она была занесена в Красную книгу России [2001 (Krasnaya kniga, 2001)], а ее местообитание, оз. Плещеево, находится

в настоящее время на территории национального парка “Плещеево озеро”.

Работы по изучению переславской ряпушки ведутся уже более ста лет. Натуралисты XIX столетия затрагивали в основном вопросы промысла и запасов этой рыбы в озере [Свирилин, 1863 (Svirelin, 1963); Гримм, 1889 (Grimm, 1889); Коврайский, 1893 (Kovrajskiy, 1893)]. Систематическое исследование особенностей ее экологии и морфологии было начато лишь в 20-х годах прошлого столетия [Борисов, 1924 (Borisov, 1924); Веселов, Ласточкин, 1933 (Vesolov, Lastochkin, 1933); Борисов, Крыжановский, 1955 (Borisov, Kryzhanovskiy, 1955)]. Со второй половины XX века популяции ряпушки оз. Плещеево регулярно уделяется внимание в рамках комплексных работ по изучению экосистемы озера, проводимых Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) [Функционирование ..., 1983 (Funktsionirovanie..., 1983); Столбун, 2007 (Stolbunov, 2007)]. Описаны некоторые особен-

ности жизнедеятельности переславской ряпушки в неблагоприятный для нее период формирования в озере летней придонной гипоксии, когда жизненное пространство, доступное для популяции, многократно уменьшается, что ведет к усилению внутривидовой конкуренции [Малин и др., 2018 (Malin et al., 2018)].

В настоящей работе приведены данные об особенностях морфологии и биологии ряпушки оз. Плещеево в начале XXI века, полученные в ходе исследований ИБВВ РАН в 2013–2017 гг., дана характеристика динамики отдельных популяционных показателей (размерно-возрастной состав, соотношение полов), проведено сравнение с аналогичными данными исследований предыдущих лет, когда активно велся промысел переславской ряпушки. Прекращение воздействия на популяцию такого мощного фактора, как промысел, несомненно вызвало изменение некоторых ее характеристик, описание которых является целью данной работы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отлов переславской ряпушки проводили в 2013–17 гг. по разрешениям на добычу объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации. Материал собирали в разные сезоны года: весной (конец апреля–первая половина мая), летом (июль–август) и осенью (вторая половина октября–начало ноября). Рыб ловили набором ставных

сетей высотой 5 м и размером ячеи 18, 20, 22 и 25 мм. Сети ставили на поверхности (облавливаемый горизонт 0–5 м) и на дно, глубина в местах постановок составляла 18 и 24 м (облавливаемые горизонты 13–18 м и 19–24 м соответственно). Добыты и проанализированы 1523 экз. переславской ряпушки (табл. 1).

Таблица 1. Численность выборок переславской ряпушки для разных видов анализа ее популяции

Table 1. The number of samples of the vendace of Lake Pleshcheyevo for different types of population analysis

Вид анализа Analysis	Год исследования Years of investigation				
	2013	2014	2015	2016	2017
Общий биологический анализ Biological	37	571	340	142	433
Морфологический анализ Morphological	37	181	30	–	120
Анализ возрастной структуры популяции Analysis of age structure of population	37	565	339	142	178
Анализ темпа роста Analysis of growth rate	–	209	81	85	65
Оценка плодовитости Analysis of fecundity	–	–	45	19	40
Всего за год Overall of year	37	571	340	142	433

У добытой ряпушки проводили биологический анализ: измеряли общую длину (TL), длину по Смитту (FL), длину до конца чешуйного покрова (SL), вес (Q), после чего анализируемый экземпляр замораживали для дальнейшего морфологического анализа и вскрытия в лаборатории, по окончании которого измеряли вес без внутренностей (q).

Согласно данным молекулярно-генетического анализа известно, что в озере обитают две филогенетические линии ряпушки E и ALBP2 [Borovikova, 2017]. Поскольку численность представителей линии ALBP2 невелика (около 10%), для проведения морфологического анализа в 2015 и 2017 гг. предварительно определяли принадлежность добытой особи

к той или иной линии. Для этого в процессе биологического анализа в 96%-ном этаноле фиксировали пробу ткани для генетического исследования, после чего анализируемый экземпляр этикетировали и замораживали. Затем в условиях генетической лаборатории выполняли ПДРФ (полиморфизм длин рестриктных фрагментов) анализ с использованием трех ферментов рестрикции (*Dpn* II, *Msp* I и *Rsa* I). Оценивали изменчивость указанных рестриктаз по сайтам узнавания и определяли принадлежность каждой особи к одной из филогенетических линий, в результате чего принимали решение о проведении морфологического исследования данного экземпляра.

Морфологический анализ проводили согласно общепринятой схеме измерений сиговых рыб [Правдин, 1966 (Pravdin, 1966); Smitt, 1886]. Анализ включает оценку меристических (счетных) и пластических признаков (линейные промеры тела). Для корректного сравнения рыб разного возраста и пола использовали индексы – процентные отношения промеров тела, плавников и т.д. к длине по Смитту. В случае промеров, относящихся к голове, длины выражали в процентах длины головы от конца рыла до заднего края жаберной крышки.

При определении стадии созревания половых продуктов пользовались универсальной шкалой [Киселевич, 1923 (Kiselevich, 1923); Никольский, 1963 (Nikolsky, 1963)]. Для характеристики накопления полостного жира использовали пятибалльную шкалу, разработанную М.Л. Прозоровской [1952 (Prozorovskaya, 1952)]. При сборе материала для дальнейшего определения возраста ряпушки принимали во внимание методические рекомендации, приведенные в работах [Чугунова, 1952 (Chugunova, 1952); Дгебуадзе, Чернова, 2009 (Dgebuadze, Chernova, 2009)]. Возраст рыбы определяли по чешуе, руководствуясь методическими рекомендациями И.Ф. Правдина [1966 (Pravdin, 1966)]. Первоначально чешую отмывали от слизи в 4%-ном растворе нашатырного спирта, затем фотографировали камерой TOUPCAM™ под стереомикроскопом Micromed MC-2-ZOOM (var. CR) с увеличением 10x или 20x. 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 Н.И. Чугуновой [1952 (Chugunova, 1952)]. При оценке темпов роста пользовались методикой обратных расчислений по чешуе [Lea, 1910, цит. по: Чугунова, 1952 (Chugunova, 1952)]. Расчет удельной скорости

роста и константы роста проводили согласно работе [Чугунова, 1952 (Chugunova, 1952)].

У ряпушки определяли абсолютную (АП) и относительную (ОП) (в пересчете на 1 г веса) плодовитость [Никольский, 1963 (Nikolsky, 1963); Правдин, 1966 (Pravdin, 1966)]. Яичник извлекали в ходе проведения стандартного биологического анализа. После извлечения целый яичник взвешивали с точностью до 0.001 г, затем из его передней, средней и задней частей брались навески, общая масса которых составляла 0.2–0.3 г. Навески помещались в модифицированный раствор Гилсона ($H_2O * C_2H_5OH * HCl * HNO_3 * CH_3COOH * ZnCl_2$). Образцы икры в растворе периодически встряхивали для облегчения проникания раствора в ткани яичника и лучшего отделения от них икринок. После двух-четырех суток экспозиции в растворе под биноклем подсчитывали количество икринок в навесках. Для вычисления абсолютной плодовитости пересчитывали количество икринок в навеске на общий вес гонады. Относительную плодовитость вычисляли по формуле: $f = F/W$, где f – относительная плодовитость, F – абсолютная плодовитость, W – вес рыбы. Кроме того, с помощью окуляр-микрометра бинокля измеряли диаметр икринок рыб разного возраста и размера. Для того чтобы свести к минимуму изменчивость размеров отдельных икринок, выстраивали в ряд несколько икринок вдоль шкалы окуляр-микрометра, считали их количество и определяли средний диаметр икринки у данной особи.

В ходе анализа морфологических данных вычисляли среднее значение признака (M), стандартное отклонение ($\pm\sigma$), определяли пределы варьирования показателей (lim). Сравнение средних значений счетных признаков проводили с использованием непараметрического критерия значимости – U критерия Манна-Уитни. Полученные ряды показателей для пластических параметров проверяли на соответствие закону нормального распределения. В случае если распределение значений не отклонялось от такового, значимость различий средних для конкретного признака оценивали с помощью t -критерия Стьюдента (t_{st}). Если наблюдалось значимое отклонение от нормального распределения, использовали непараметрический критерий Манна-Уитни (U). Значимость различий частотных данных оценивали с использованием критерия χ^2 .

Кроме того, для оценки дифференциации филогенетических линий по пластическим признакам, а также выявления различий перелазской ряпушки с ряпушкой других водоемов Европейской территории России, исполь-

зовали дискриминантный анализ. В анализ брали 24 пластических признака: антедорсальное, постдорсальное, антепектральное, пектровоентральное, вентроанальное, антеанальное расстояния, длины оснований и высоты спинного и анального плавников, длины грудного и брюшного плавников, максимальную и минимальную высоты тела, длину хвостового стебля, длину головы, длину рыла, заглазничное расстояние, высоты головы у затылка и через середину глаза, горизонтальный диаметр глаза, ширину лба, длины верхней и нижней челюсти. Перед проведением анализа первичные

измерения для удаления эффектов аллометрии были преобразованы согласно рекомендациям работы [Vochkarev et al., 2013]. Полученные после преобразования значения были нормализованы путем логарифмирования. Информация о ряпушке водоемов Европейской территории России взята из собственных фондов. Все измерения выполнены одним оператором.

При статистической обработке данных использовали руководство [Ивантер, Коросов, 2003 (Ivanter, Korosov, 2003)]. Все расчеты проводили в программах Excel (Microsoft Office 2007) и STATISTICA 10.0 [StatSoft Inc., 2011].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры и вес. Средние значения размера и веса переславской ряпушки не выходят за пределы, типичные для крупной ее формы. Так, согласно О.И. Потаповой [1978 (Potapova, 1978)] в большинстве популяций европейской ряпушки преобладают особи длиной 150–200 мм и весом 35–75 (100) г, максимальные достигают 250–290 мм и 200–280 г. Размеры переславской ряпушки претерпели изменения за последние более чем 100 лет. В конце XIX в. сообщали о ряпушке длиной до 315 мм и весом до 400 г. [Коврайский, 1893 (Kovrajskiy, 1893)]. П.Г. Борисов по результатам исследований 1917–1920 гг. отмечал, что максимальное значение общей длины (TL) ряпушки оз. Плещеево достигало 340 мм, а массы (Q) – 305 г [Борисов, 1924 (Borisov, 1924)]. В 1952 г. П.Г. Борисов повторно проанализировал размерный состав популяции переславской ряпушки. В начале сентября (конец нагульного периода) среднее

значение длины по Смитту (FL) составляло 260 мм (максимальное – 277 мм), а среднее значение массы тела (Q) – 171 г (максимальное – 225 г) [Борисов, 1953 (Borisov, 1953)]. Оценки размерного состава переславской ряпушки, выполненные непосредственно после запрета ее промысла, проведены ИБВВ АН СССР в 1979–82 гг. Для отлова применялся разноглубинный трал, а не ставные сети, как в более ранних исследованиях. В 1979 г. средняя длина тела (SL) ряпушки составляла 226 мм (максимальная – 265 мм), а средняя масса – 102 г [Стрельников, Пермитин, 1983 (Strelnikov, Permitin, 1983)]. В настоящее время, спустя 35 лет с момента снятия промысловой нагрузки с популяции переславской ряпушки, ее размеры заметно уменьшились: среднее значение общей длины (TL) и массы (Q) составляют 202 мм и 55 г, средняя длина по Смитту (FL) – 185 мм (табл. 2).

Таблица 2. Размерные характеристики ряпушки оз. Плещеево за 2013–2017 гг. (среднее значение (M) ± стандартное отклонение (σ), интервал варьирования признака (lim))

Table 2. Size characteristics of vendace of Lake Pleshcheyevo for 2013–2017 (mean value (M) ± standard deviation (σ), variation range for trait (lim))

Год Year	Пол Sex	Общая длина (TL), мм Total length (TL), mm	Длина по Смитту (FL), мм Fork length (FL), mm	Длина тела (SL), мм Standard length (SL), mm	Вес, г Weight, g
2013	♂	189±21.7	175±20.5	166±19.6	52.8±17.01
		157–221	146–204	137–194	28.9–79.7
	♀	199±21.9	185±21.7	175±21.	65.9±22.56
		164–228	149–213	139–203	33.0–104.5
	♂♀	194±22.0	179±21.3	170±20.5	58.5±20.40
	157–228	146–213	137–203	29.0–105.0	
2014	♂	196±13.2	178±11.6	169±11.0	54.2±9.67
		165–234	153–224	143–212	30.8–96.8
	♀	207±20.0	186±17.7	177±17.0	65.0±16.29
		167–245	152–228	144–220	31.3–112.7
	♂♀	200±17.4	182±15.3	172±14.7	59.0±14.10
	165–245	152–228	143–220	30.8–112.7	
2015	♂	198±9.6	183±8.9	174±8.3	49.8±8.06
		175–218	163–218	156–207	35.3–89.0
	♀	203±12.6	187±11.6	178±10.9	56.9±14.98
		177–250	162–237	150–225	36.7–127.0
	♂♀	200±11.5	185±10.6	176±9.9	53.4±12.54

Год Year	Пол Sex	Общая длина (TL), мм Total length (TL), mm	Длина по Смитту (FL), мм Fork length (FL), mm	Длина тела (SL), мм Standard length (SL), mm	Вес, г Weight, g
2016	♂	175–250	162–237	150–225	35.3–127.0
		200±10.0	184±8.3	175±8.0	48.6±6.13
	♀	181–227	165–200	158–192	36.2–66.9
		202±12.1	186±10.4	177±10.0	51.1±7.82
2017	♂	177–240	163–219	155–209	39.2–82.9
		201±10.9	185±9.2	176±8.8	49.6±6.93
	♀	177–240	163–219	155–209	36.2–82.9
		203±10.3	188±9.8	178±9.8	50.9±6.59
Среднее за 2013– 2017 гг. Mean for 2013– 2017	♂	173–240	160–223	150–212	28.1–72.4
		208±15.0	191±13.5	182±13.0	56.0±9.28
	♀	176–274	161–232	152–221	28.2–84.7
		205±12.8	189±11.7	180±11.4	53.0±8.20
Mean for 2013– 2017	♂	173–274	160–232	150–221	28.1–84.7
		199±11.9	182±11.3	173±10.9	51.8±8.7
	♀	157–240	146–224	137–212	28.1–96.8
		205±16.2	188±15.0	179±14.5	59.5±14.81
Mean for 2013– 2017	♂♀	164–274	149–237	139–225	28.2–127
		202±14.4	185±13.4	176±12.9	55.2±12.42
		157–274	146–237	137–225	28.1–127

В качестве косвенного доказательства уменьшения переславской ряпушки следует отметить, что в 1952 г. научный лов ее велся ставными сетями с размером ячеи 28–30 мм [Борисов, 1953 (Borisov, 1953)], в то время как одна из используемых нами сеть с наибольшим размером ячеи (25 мм) за весь период данного исследования (2013–2017 гг.) улова так и не принесла.

Сравнение размеров тела самцов и самок переславской ряпушки внутри возрастных групп показало, что самки, как правило, крупнее сам-

цов. Эти результаты позволяют сделать вывод о втором типе размерно-половых соотношений в рассматриваемой популяции согласно Д.Ф. Замахаяеву [1959 (Zamakhaev, 1959)]. Для данного типа соотношения полов характерно увеличение относительного количества самок от нуля (при наименьших размерах) до 100% в группах самых крупных особей. Действительно в осенних уловах, характеризующих преднерестовый период, в группах с максимальными длинами тела (210–240 мм) во все годы исследований преобладают самки (табл. 3).

Таблица 3. Относительное количество (%) самок в различных размерных группах переславской ряпушки в преднерестовый период в разные годы. “0” – в группе присутствовали только самцы; “–” – размерная группа в уловах отсутствовала

Table 3. Number of females (%) in different size groups of the vendace of Lake Pleshcheyevo in the prespawning periods of different years. “0” – only males were present in the group; “–” – the size group in the catches was not presented

Год Years	Размерные группы; длина по Смитту, мм Size groups; fork length, mm									
	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240
2013	40	50	0	40	50	41.7	100	–	–	–
2014	0	44.4	21.7	31.9	38.1	47.5	70	87.5	100	100
2015	–	–	0	55.6	59.4	53.8	85.7	66.7	100	100
2016	–	100	40.9	22.2	30.8	25	–	100	–	–
2017	–	60	64.7	45.8	71.4	100	100	–	–	–

Соотношение полов и размерно-возрастная структура популяции. Соотношение полов в популяции переславской ряпушки за весь период исследований значимо отличается от соотношения 1 : 1 – в уловах преобладают самцы ($\chi^2 = 10.455$, $df = 1$, $\alpha < 0.01$). Достоверное увеличение численности самцов зарегистрировано в преднерестовый период в 2014 и 2016 гг. ($\chi^2 = 19.786$ и $\chi^2 = 7.474$, соответственно при $df = 1$, $\alpha < 0.01$) (табл. 4).

Во время нагула отношение числа самок и самцов в уловах не отличается значимо от теоретически ожидаемого 1 : 1. Г.В. Никольский [1965 (Nikolsky, 1965)] связывал соотношение численности самцов и самок с кормностью водоема в нагульный период. Поэтому, с одной стороны, повышение доли самцов можно объяснить ухудшением условий откорма в предшествующие годы (2013–2015 гг.).

Таблица 4. Соотношение численности самцов и самок (%) и возрастной состав переславской ряпушки в нагульный и преднерестовый периоды. М – среднее значение, m – ошибка средней, σ – стандартное отклонение, N – число рыб. *Возрастные группы определены согласно работе [Чугунова, 1952]

Table 4. Males and females ratio (%) and the age composition of the vendace of Lake Pleshcheyevo in the feeding and prespawning periods. M – the mean value, m – the mean's error, σ – standard deviation, N – number of specimens. *Age groups are defined according to [Chugunova, 1952]

Год вылова Years	Пол Sex	Возрастные группы* Age groups						Средний возраст Mean age M±m	σ	N
		I	II	III	IV	V	VI			
Нагульный период / Feeding period										
2014	♂	–	2.2	45.5	2.8	0.3	–	3.2±0.03	0.52	317
	♀	–	1.9	35.1	9.1	3.1	–			
2015	♂	2.7	40.3	10.0	0.4	–	–	2.1±0.04	0.58	259
	♀	6.6	28.3	10.9	0.8	–	–			
2016	♂	–	20.8	33.8	1.3	1.3	–	2.6±0.07	0.62	77
	♀	2.6	12.9	27.3	–	–	–			
2017	♂	1.4	13.4	25.4	11.9	1.4	–	3.2±0.07	0.85	142
	♀	1.4	4.3	20.4	17.6	2.8	–			
Среднее за 2014–2017 Mean for 2014–2017		4.1	29.7	52.6	11.2	2.4	–	2.8±0.02	0.79	795
Преднерестовый период / Prespawning period										
2013	♂	11.1	25.0	13.9	5.6	–	–	2.4±0.17	1.02	31
	♀	8.3	16.6	11.1	5.6	2.8	–			
2014	♂	–	1.9	54.8	6.6	0.4	–	3.2±0.04	0.63	259
	♀	–	1.2	22.8	7.7	3.1	1.5			
2015	♂	–	18.2	19.5	–	1.3	–	2.8±0.09	0.82	77
	♀	–	20.7	31.2	5.2	2.6	1.3			
2016	♂	–	49.2	18.6	–	–	–	2.3±0.06	0.49	59
	♀	–	25.4	5.1	1.7	–	–			
2017	♂	–	–	8.1	27.0	6.8	1.4	4.0±0.08	0.70	74
	♀	–	–	14.8	28.4	13.5	–			
Среднее за 2013–2017 Mean for 2013–2017		1.4	17.6	56.5	17.6	5.7	1.2	3.1±0.04	0.86	500

В то же время, ухудшение условий питания можно обоснованно предполагать лишь для ряпушки из уловов 2016 г.: больше половины особей в уловах имели оценку содержания жира “0” согласно шкале М.Л. Прозоровской [1952 (Prozorovskaya, 1952)] (рис. 1).

В летний период 2014 г. рыбы имели высокие показатели содержания жира в полости тела. Об уровне жиронакопления в предшествующие годы для этого поколения мы, к сожалению, данными не располагаем. Нет сведений и о состоянии родительского стада для этого поколения, нерестовавшего двумя-тремя годами ранее, в 2010–2011 гг.

В то же время, сведения о родительском стаде могут быть важны для анализа полученных данных и выяснения причин значительного отклонения в соотношении полов от теоретического ожидаемого. Так, большая часть готовых к нересту особей в 2016 г. – потомки ряпушки, нерестившейся в 2013 г. На рисунке 3 видно, что в осенних уловах 2013 г. многочисленна группа мелких рыб – двухлеток и трехлеток. Вероятно,

эти особи, преимущественно самцы, и составили основную массу нерестящихся рыб в 2016 г., что отразилось на размерно-возрастной и половой структурах нерестового стада этого года.

Очевидно потомки 2013 г. присутствовали и в преднерестовых скоплениях 2017 г. Однако в 2017 г. в большинстве своем это, по-видимому, самки, созревание которых произошло на год позднее самцов. Подобная закономерность была отмечена для малотычинок-бентофагов из озер Карелии: самки этих сигов становятся половозрелыми позднее самцов на один год [Решетников, 1980 (Reshetnikov, 1980)].

Следует отметить, что в разные годы, сезоны года, в разных возрастных и размерных группах доли самцов и самок могут варьировать при сохранении в популяции в целом соотношения, близкого 1 : 1. Так, в 2015 и 2017 гг. перед нерестом в уловах численность самок несколько превышала число самцов, хотя весной и летом ситуация была обратной (отклонения от соотношения 1 : 1 не значимы).

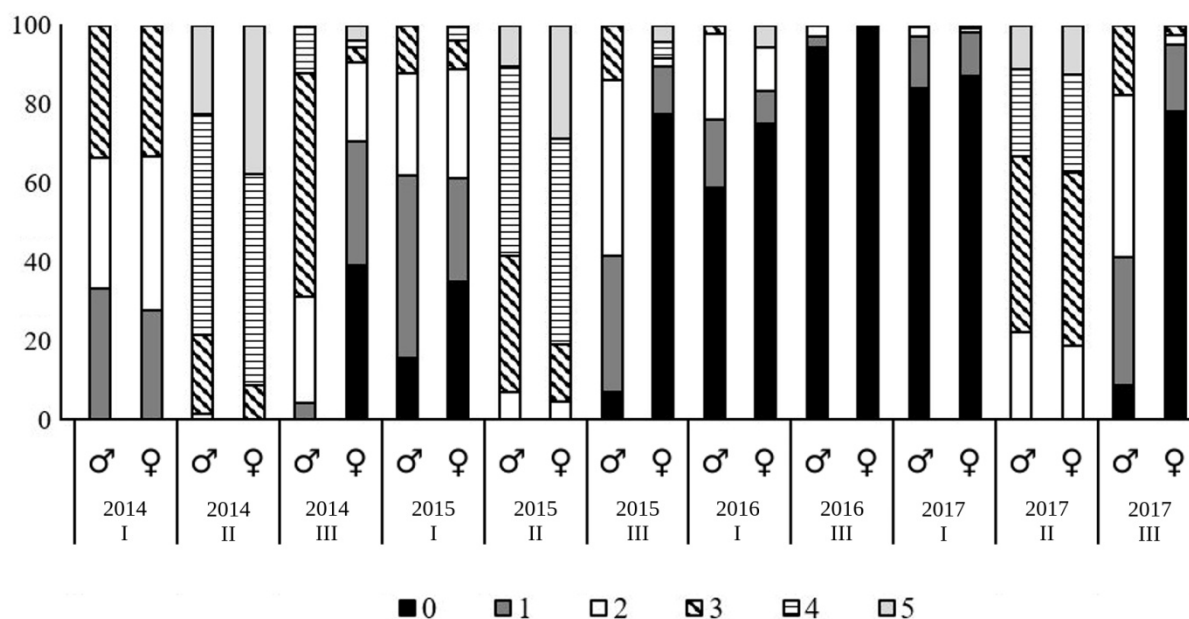


Рис. 1. Изменение содержания полостного жира у ряпушки оз. Пleshчево разного пола в разные годы и сезоны года. Цветом и штриховкой обозначены баллы шкалы Прозоровской. Буквенные сокращения у года указывают сезон лова: I – весна; II – лето; III – осень. Шкала по оси ординат приведена в %.

Fig. 1. The dynamics of intracavity fat for vendace of Lake Pleshcheyevo in relation to sex in different years and seasons. The color and hatchwork denote the balls of the fat content scale according to Prozorovskaya. Letter abbreviations indicate the season of fishing: I – spring; II – summer; III – autumn. The scale on the y-axis is given in %.

2014 г. характеризовался значительными колебаниями в соотношении полов в течение всех сезонов (значимые отклонения от соотношения 1:1 наблюдались только в преднерестовый период, см. выше). Как и в подавляющем большинстве популяций *C. albula*, число самок переславской ряпушки повышается в старших возрастных группах и в группах с наибольшими размерами тела (табл. 3, 4).

В уловах переславской ряпушки за 2013–2017 гг. отмечено шесть возрастных групп при максимальном возрасте 6+. В начале прошлого столетия согласно данным П.Г. Борисова [1924 (Borisov, 1924)] максимальный возраст ряпушки составлял 8+, что является по-видимому, пределом для крупной ее формы [Потапова, 1978 (Potapova, 1978); Дятлов, 2002 (Dyatlov, 2002)].

Соотношение возрастных групп в уловах меняется по годам. Различия в соотношении сводятся к изменению численности трехлеток и четырехлеток, хотя основу уловов все же, как правило, образуют четырехлетки (табл. 4).

Также в уловах подвержена колебаниям численность рыб разных возрастов и по сезонам года – в весенне-летних (нагульный период) и осенних уловах (преднерестовый период). В нагульный период доминирующей группой во все годы, за исключением 2015 г., являлись четырехлетки; в 2015 г. преобладали особи 2+. В преднерестовый период вариации в численности

возрастных групп выражены значительно. Так, рыбы возрастной группы II составляли основу осенних уловов в 2013 и 2016 гг.; в 2014 г. преобладали четырехлетки, а в 2017 г. – доминировала ряпушка в возрасте 4+. В целом за пять лет соотношение особей разного возраста в уловах в нагульный и преднерестовый период отличаются достоверно ($\chi^2 = 60.210$, $df = 5$, $\alpha < 0.01$).

Обращает на себя внимание различие по численности двухлеток (1+), наблюдаемое между весенне-летними и осенними уловами. Эта группа встречалась в преднерестовый период лишь в 2013 г., составляя 19.4% от числа отловленных рыб. В то же время в нагульный период особи 1+ регистрировались в уловах каждый год, за исключением 2014 г. По-видимому, на современном этапе существования переславская ряпушка может приступать к икрометанию уже на втором (1+) году жизни. Однако массовое созревание происходит в возрасте 2+, что отмечал еще П.Г. Борисов [1924, (Borisov, 1924)].

Численность группы 2+ в уловах может значительно изменяться как в нагульный, так и в преднерестовый период. Минимальным было количество этой группы в 2014 г., а в осенних уловах 2017 г. она отсутствовала. В среднем за 2013–2017 гг. в нагульный период численность особей 2+ в уловах составила почти 30%, тогда как в преднерестовый почти в два раза меньше.

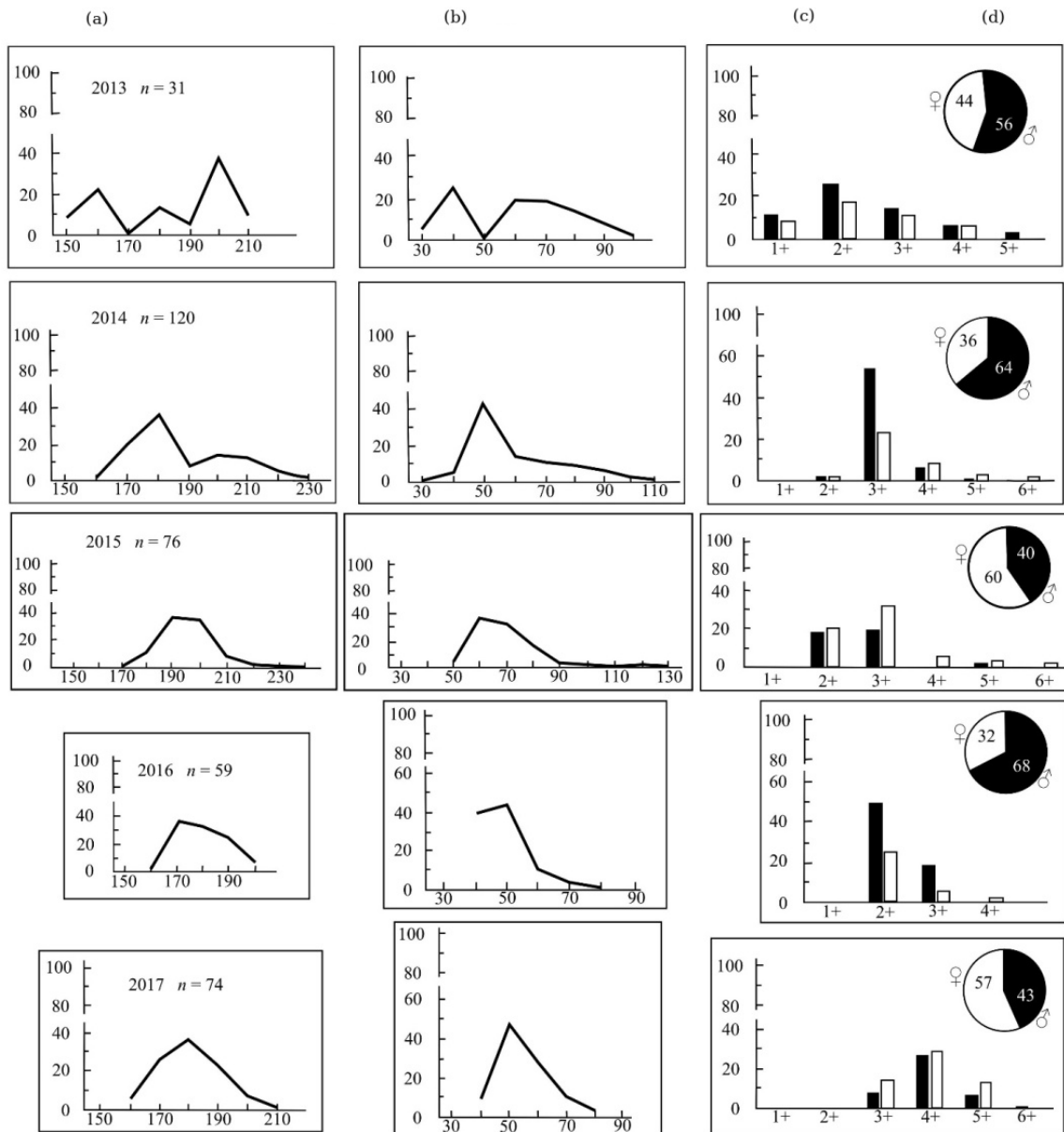


Рис. 2. Структура уловов переславской ряпушки в преднерестовый период 2013–2017 гг. (а) – размерный состав; (б) – весовой состав; (с) – возрастной состав; (д) – соотношение полов, %. По оси ординат – относительное количество рыб, %; по оси абсцисс на (а) – длина по Смитту, мм; на (б) – вес, г; на (с) – возраст, черный цвет – самцы, белый – самки.

Fig. 2. The Pereslavl vendace catches structure during the prespawning period in 2013–2017. (a) – size structure; (b) – weight structure; (c) – age structure; (d) – sex ratio, %. The y-axis is the relative number of fish, %; the x-axis is on (a) – fork length, mm; on (b) – weight, g; on (c) – age, black color denotes males, white – females.

Основу уловов в преднерестовый и нагульный периоды составляют четырехлетки (3+). Пятилетки чаще встречаются в уловах в преднерестовый период; шести и семилетки встречаются очень редко.

Анализ динамики размерно-возрастной структуры и соотношения полов в популяции ряпушки оз. Плещеево в преднерестовый период предполагает цикличность в численности ее поколений (рис. 2). За периодом с достаточным пополнением стада (2013, 2015, 2016 гг.) следует, по крайней мере, один год с минимальными его значениями (2014, 2017 гг.).

Созревание и нерест. Плодовитость переславской ряпушки. Состояние половых продуктов переславской ряпушки закономерно изменяется в течение года. В весенних уловах гонады как самок, так и самцов находятся в стадии зрелости II. Во второй половине лета представители всех возрастных групп характеризуются переходной стадией созревания II–III. Большая часть особей из осенних уловов (октябрь–начало ноября) имеют гонады четвертой стадии зрелости.

В то же время, в осенних уловах могут присутствовать рыбы с незрелыми половыми

продуктами (стадия II). Численность их колеблется от 1.3 (в 2017 г.) до 16.0% (в 2013 г.), в среднем за пять лет исследований – 3.8%. Как правило, группа рыб с незрелыми гонадами представлена самками, лишь в 2013 г. основу ее составили самцы. В семидесяти процентах случаев эти рыбы – трехлетки; 20% – четырехлетки, остальные – в возрасте 1+. Полученные данные свидетельствуют, что не все особи в популяции являются зрелыми уже в возрасте 2+. Присутствие же в осенних уловах четырехлеток с незрелыми гонадами можно объяснить пропуском ими нереста, что отмечается для сиговых [Решетников, 1980 (Reshetnikov, 1980)]. Ряпушка с неготовыми к нересту половыми продуктами характеризовалась максимальными для осенних уловов показателями накопления жира в полости тела (4–5 баллов). По-видимому, в разных поколениях скорость созревания отдельных возрастных групп переславской ряпушки может варьировать в зави-

симости от условий нагула, что отмечено и для популяций *C. albula* из других водоемов [Потапова, 1978 (Potapova, 1978)].

Сравнение плодовитости переславской ряпушки с плодовитостью *C. albula* ряда водоемов Европейской территории России показало, что, несмотря на довольно широкий разброс значений, ряпушка оз. Плещеево более близка по этому признаку крупной ряпушке (табл. 5). Следует отметить, что средняя относительная плодовитость (ОП) переславской ряпушки выше по сравнению с относительной плодовитостью ряпушки других популяций. Плодовитость ряпушки в зависимости от возраста, размера и веса рыбы приведена в таблице 6. За трехлетний период (2015–2017 гг.) средняя абсолютная плодовитость (АП) рассматриваемой популяции изменялась в широких пределах – от 3424 до 21324 икринок, относительная – от 45 до 237 икринок.

Таблица 5. Плодовитость ряпушки оз. Плещеево в сравнении с плодовитостью ряпушки ряда водоемов Европейской территории России. Над чертой – абсолютная плодовитость (в тыс. штук), под чертой – относительная плодовитость; М – среднее значение; N – число проанализированных рыб; И – литературные источники: 1 – наши данные; 2 – Потапова, 1978; 3 – Беляева, Покровский, 1958; 4 – Дятлов, 2002; 5 – Гуляева, Покровский, 1984; 6 – Дворянкин и др., 2007

Table 5. Fecundity of the Lake Pleshcheyevo vendace in comparison with this parameter of the *C. albula* of waterbodies of the European part of Russia. Above the line is absolute fecundity (in thousand), below the line is relative fecundity; M is the mean value; N is the sample size; S is literary sources: 1 – our data; 2 – Potapova, 1978; 3 – Belyaeva, Pokrovskiy, 1958; 4 – Dyatlov, 2002; 5 – Gulyaeva, Pokrovskiy, 1984; 6 – Dvoryankin et al., 2007

Водоем Waterbody		Возраст Age								M	lim	N	И S
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	9+				
крупная форма ряпушки large form of vendace	оз. Плещеево (2015–2017 гг.) Lake Pleshcheyevo (2015–2017)	–	<u>9.5</u> 171	<u>10.7</u> 165	<u>9.7</u> 145	<u>10.4</u> 128	<u>18.1</u> 157	–	–	<u>10.4</u> 160	<u>3.4–21.3</u> 45–237	104	1
	оз. Урос Lake Uros	<u>13.1</u> 127	<u>17.9</u> 123	<u>22.9</u> 120	<u>24.6</u> 116	<u>29.8</u> 127	–	–	–	<u>17.3</u> 119	<u>7.2–29.8</u> 41–277	333	2
	оз. Вендюрское (1964 г.) Lake Vendyurskoe (1964)	<u>10.1</u> 141	<u>11.1</u> 145	<u>12.8</u> 109	<u>12.5</u> 106	–	–	–	–	<u>11.6</u> 137	<u>7.4–24.6</u> 42–249	61	
	Чужмозеро Lake Chuzhmozero	<u>2.2</u> 54	<u>3.3</u> 55	<u>5.1</u> 68	<u>6.9</u> 59	<u>13.1</u> 71	<u>5.0</u> 62	–	–	<u>5.1</u> 62	<u>1.2–17.5</u> 27–90	94	3
	оз. Ладожское (север), рипус Lake Ladoga (northern part), ripus	–	–	<u>8.9</u> 53	<u>16.4</u> 64	<u>33.4</u> 73	<u>34.8</u> 71	<u>38.4</u> 71	<u>83.8</u> 90	<u>36.07</u> 0	<u>6.0–87.0</u> 33–100	85	4
	оз. Ладожское Lake Ladoga	<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	
мелкая форма ряпушки small form of vendace	оз. Онежское Lake Onega	<u>1.0</u> 83	<u>1.4</u> 78	<u>2.1</u> 86	<u>3.0</u> 83	–	–	–	–	<u>1.9</u> 83	<u>1.0–3.0</u> 78–86	–	5
	Лекшмозеро Lake Lekshmozero	<u>1.9</u> 106	<u>2.7</u> 96	<u>4.6</u> 74	–	–	–	–	–	<u>2.7</u> 96	<u>1.6–4.8</u> 65–122	50	6

Таблица 6. Зависимость абсолютной (АП) и относительной (ОП) плодовитости переславской ряпушки от возраста и размера особей. N – абсолютное число рыб и в % в скобках; M – среднее значение; *lim* – предел варьирования; *d* – средний диаметр икры

Table 6. Dependence the absolute (AF) and relative (RF) fecundity of the vendace of Lake Pleshcheyevo from age and size of specimens. N is the absolute number of fish and as % in parentheses; M is the mean value; *lim* is the interval of variation; *d* is the average diameter of the eggs

Год Year	Возраст Age	N	Длина по Смитту, мм Fork length, mm	Вес, г Weight, g	АП AF		ОП RF		<i>d</i> , мм mm
					M	<i>lim</i>	M	<i>lim</i>	
2015	2+	15 (33.3)	189	64	11165	6857–17090	175	104–237	1.20
	3+	22 (48.9)	196	73	13853	10470–15921	191	149–227	1.19
	4+	5 (11.2)	211	89	15707	11060–21324	174	132–213	1.23
	5+	2 (4.4)	229	122	19025	17335–20716	156	149–163	1.17
	6+	1 (2.2)	225	116	18131	–	157	–	1.30
	2016	2+	15 (78.9)	173	47	7790	6046–10441	166	120–214
3+		3 (15.8)	194	69	9551	9331–9941	140	134–146	1.20
4+		1 (5.3)	219	83	13796	–	166	–	1.19
2017	3+	11 (27.5)	173	52	7399	4822–9096	142	102–175	1.01
	4+	21 (52.5)	181	59	8037	5710–11126	137	99–199	1.00
	5+	8 (20.0)	196	69	8246	3424–11338	121	45–163	1.03

Плодовитость ряпушки в зависимости от возраста, размера и веса рыбы приведена в таблице 6. За трехлетний период (2015–2017 гг.) средняя абсолютная плодовитость (АП) рассматриваемой популяции изменялась в широких пределах – от 3424 до 21324 икринок, относительная – от 45 до 237 икринок. Корреляционный анализ позволяет говорить о высокой положительной связи абсолютной плодовитости с длиной по Смитту ($r = +0.70$, $m = 0.074$) и весом ($r = +0.76$, $m = 0.067$). С возрастом самки корреляции абсолютной плодовитости не обнаружено. В то же время, от возраста рыбы в слабой отрицательной зависимости ($r = -0.38$, $m = 0.096$) находится относительная плодовитость. Вероятно, низкая плодовитость старых крупных самок связана с понижением их способности к воспроизводству.

В литературе имеются указания, что показатели АП и ОП рыб одной популяции могут изменяться по годам в зависимости от размерно-веса и возрастного состава самок в конкретный нерестовый сезон [Потапова, 1978 (Potapova, 1978); Решетников, 1980 (Reshetnikov, 1980); Дятлов, 2002 (Dyatlov, 2002)]. Действи-

тельно, показатели абсолютной и относительной плодовитости переславской ряпушки варьируют в разные годы; все значения, кроме АП 2016 и 2017 гг. отличаются значимо. Наименьшее среднее значение АП выявлено в 2016 г., а наибольшее – в 2015 г.: 8384 и 13488 икринок, соответственно. Интересно, что минимальные значения ОП – 135 икринок на 1 г веса рыбы, зарегистрированы не в 2016 г., а в 2017 г.

Из данных таблицы 6 можно предполагать, что показатели плодовитости самок одного возраста в разные годы меняются. Однако оценить достоверность этих различия невозможно в силу недостаточного для получения статистически значимого результата числа рыб в возрастных группах.

Размеры зрелых не оплодотворенных икринок переславской ряпушки варьируют от 0.77 до 1.36 мм при среднем значении 1.12 мм, что несколько меньше средних размеров икры крупной ряпушки из других водоемов. Так, О.В. Потапова [1978 (Potapova, 1978)] указывает следующие пределы варьирования диаметра икры для этой формы – от 1 до 2.4 мм, в среднем 1.3–1.6 мм. Анализ

литературы показал, что по размерам икра современной ряпушки оз. Плещеево более близка икре мелкой формы ряпушки Ладожского озера [Дятлов, 2002 (Dyatlov, 2001)].

Важно отметить, что ранее икра переславской ряпушки была крупнее: по данным П.Г. Борисова и С.Г. Крыжановского [1955 (Borisov, Kryzhanovskij, 1955)] в первой половине прошлого века размеры неоплодотворенной икры составляли 1.37–1.43 мм. Сравнение диаметра икры за 2015–2017 гг. выявило достоверное его уменьшение в 2017 г. ($p = 0.0000$). Кроме того, оказалось, что у одной самки в гонадах размеры икринок могут варьировать в широких пределах. Так, часто наряду с достаточно крупной икрой диаметром 1.2–1.3 мм в анализируемой пробе обнаруживались икринки размерами 0.7–0.9 мм причем у особей разных возрастных групп. Известно, что величина икринок зависит не только от возраста самок, но и обеспеченности их пищей в период созревания гонад. Особенно влияют на размер икры условия нагула в два первых лета, предшествующих нересту [Потапова, 1978 (Potapova, 1978); Дятлов, 2002 (Dyatlov, 2002)]. Вариабельность размеров икры также увеличивается в неблагоприятные в кормовом отношении годы [Мейен, 1940 (Meijen, 1940); Потапова, 1978 (Potapova, 1978)]. Эти результаты наряду с данными о снижении плодovitости свидетельствуют о неблагоприятной ситуации с воспроизведением популяции переславской ряпушки.

Анализ корреляции диаметра икры с такими параметрами, как длина по Смитту, вес и возраст самки, выявил слабые положительные зависимости в случае длины и веса (коэффициент корреляции равен +0.37 ($m = 0.096$) и +0.34 ($m = 0.098$), соответственно) и слабую отрицательную связь с возрастом ($r = -0.34$, $m = 0.098$).

Рост переславской ряпушки. В разные годы длина и вес одновозрастной ряпушки различаются (табл. 7; рис. 3). Анализ материалов таблицы 7 позволяет сделать вывод, что максимальными показатели линейного и весового роста были в 2015 г, минимальными – в 2017 г.

На рисунке 4 также хорошо видно, что в период 2014–2015 гг. ряпушка росла довольно интенсивно, а далее скорость роста ее снижается. Это справедливо для особей как поколения 2011 года, так и 2012-го. В первом случае повышенной скоростью роста характеризовались рыбы в возрасте 3+, во втором же – 2+. Вероятно, в этот период для ряпушки в озере сложились наиболее благоприятные условия, что и отразилось на ускорении ее ростовых процессов.

Оценить достоверность различий между средними показателями длины и веса рыб раз-

ных поколений, но одного возраста, удалось не во всех случаях, поскольку крайние возрастные группы были малочисленными. Сравнение размерных показателей между поколениями проводили для рыб в возрастах 2+, 3+ и 4+. Оказалось, что первоначально ряпушка 2011 года вывода росла довольно интенсивно, что отразилось в достоверном различии длины и веса рыб 2+ в 2013 и 2014 гг. ($p < 0.0000$). Далее за счет благоприятного периода в 2015 г. особи 3+ 2012 года рождения значительно увеличили свои размеры, что привело к существенному превышению последних ($p < 0.0000$) по сравнению с рыбами 3+ 2011 года выклева. Рыбы 4+ обоих поколений отличаются по длине и весу не значимо.

Таким образом, можно сделать вывод, что ростовые процессы переславской ряпушки довольно лабильны и находятся в тесной связи с условиями обитания в водоеме (обеспеченностью пищей, температурным и кислородным режимом и др. факторами). В литературе есть примеры, когда всего один неблагоприятный нагульный или нерестовый период может поставить под угрозу существование всей популяции [Потапова, 1978 (Potapova, 1978)]. В то же время, отметим, что и улучшение условий жизни в водоеме может привести популяцию в стабильное состояние в течение одного поколения.

Вес переславской ряпушки увеличивается по мере роста рыбы более постепенно, чем ее длина. Интересно, что для ряпушки оз. Урос отмечено обратное: линейный рост характеризуется незначительными изменениями в разные годы, в то время как весовой рост варьирует в несколько больших пределах [Потапова, 1978 (Potapova, 1978)].

Приросты ряпушки в разные годы жизни существенно различаются (табл. 8). Наиболее интенсивно растет ряпушка в первый год после выклева. Затем рост значительно замедляется, так что рыбы старших возрастов увеличиваются в длину за год менее чем на 1 см. По-видимому, замедление роста в старших возрастах следует считать особенностью современной популяции переславской ряпушки, поскольку для других популяций крупной и мелкой формы *S. albula* это не характерно. Судя по данным из литературы, рост ряпушки наиболее интенсивен в первые годы жизни и в дальнейшем замедляется, но до определенного уровня, который с незначительными колебаниями и поддерживается в течение жизни рыбы [Потапова, 1978 (Potapova, 1978); Дятлов, 1983, 2002 (Dyatlov, 1983, 2002)]. У ряпушки же оз. Плещеево тенденция к снижению темпа роста сохраняется на протяжении всей жизни (табл. 8, рис. 4).

Таблица 7. Линейный и весовой рост переславской ряпушки в 2013–2017 гг. (октябрь). FL – длина по Смитту, мм; Q – вес, г; приведены пределы варьирования показателя и среднее значение \pm стандартное отклонение, в скобках – число особей. Если в группе две особи, то данные о длине и весе даны через точку с запятой

Table 7. Linear and weight growth of the vendace of Lake Pleshcheyevo in 2013–2017 (October). FL – fork length, mm; Q – weight, g; for each parameter the limit of variation and the mean value \pm standard deviation are given; in parentheses – the number of individuals. If there are two individuals in a group, the data on length and weight are given through a semicolon

Год Year	Пол Sex	1+		2+		3+		4+		5+		6+	
		FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q
2013	♂	146–158	128.9–39.8	149–201	30.7–76.9	167–202	46.7–79.7	195; 204	63.4; 73.9	–	–	–	–
		151.5 (4)	33.5 (4)	174 (9)	51.4 (9)	192 (5)	67.3 (5)						
	♀	157–177	37.3–56.7	149–196	33.0–71.3	201–209	83.4–89.0	201 (2)	74.7; 78.1	213	104.5	–	–
		163 (4)	43.5 (4)	171 (6)	52.6 (6)	204 (4)	86.7 (4)						
♂♀	146–177	28.9–56.7	149–201	30.7–76.9	167–209	46.7–89.0	195–204	63.4–78.1	213	104.5	–	–	
	157.3 \pm 9.51 (8)	38.5 \pm 8.67 (8)	173 \pm 16.95 (15)	51.8 \pm 15.41 (15)	197 \pm 12.18 (9)	75.9 \pm 13.67 (9)	200 (4)	72.5 (4)					
2014	♂	–	–	153–171	30.8–49.0	161–207	34.9–80.7	196–224	64.1–96.8	204	74.9	–	–
				166 (8)	44.4 (8)	179.5 \pm 9.67 (138)	53.9 \pm 9.32 (141)	206 \pm 7.91 (14)	76.9 \pm 8.39 (14)				
	♀	–	–	156–170	31.3–50.7	164–217	47.1–99.1	197–217	72.2–99.7	206–225	77.4–100.5	215–228	88.6–112.7
				164 (6)	40.6 (6)	184 \pm 11.76 (63)	63.6 \pm 12.77 (62)	207 \pm 5.52 (21)	86.7 \pm 7.52 (22)	213 (8)	91.4 (8)	220 (4)	100.6 (4)
♂♀	–	–	153–171	30.8–50.7	161–217	34.9–99.1	196–224	64.1–99.7	204–225	74.9–100.5	215–228	88.6–112.7	
			165 \pm 5.75 (14)	42.5 \pm 6.53 (14)	181 \pm 10.52 (201)	56.8 \pm 11.30 (203)	207 \pm 6.49 (35)	82.9 \pm 9.13 (36)	212 \pm 6.60 (9)	89.6 \pm 9.50 (9)	220 (4)	100.6 (4)	
2015	♂	–	–	174–205	48.2–69.6	188–203	54.7–66.7	–	–	218	89	–	–
				190.5 \pm 8.28 (14)	59.4 \pm 6.12 (14)	196 \pm 4.90 (16)	62.1 \pm 3.73 (16)						
♀	–	–	178–201	50.4–75.4	187–205	64.7–83.6	209–216	83.2–99.9	222; 237	116; 127	225	115.5	
			189 \pm 5.93 (16)	61.7 \pm 6.29 (16)	196 \pm 4.81 (23)	72.6 \pm 5.29 (23)	211 (5)	89.2 (5)					

Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, вып. 90(93), 2020 г.

Год Year	Пол Sex	1+		2+		3+		4+		5+		6+	
		FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q
2016	♂♀	–	–	174–205 189.5±7.06 (30)	48.2–75.4 60.6±6.22 (30)	187–205 196±4.80 (39)	54.7–83.6 68.3±7.02 (39)	209–216 211 (5)	83.2–99.9 89.2 (5)	218–237 226 (3)	89–127 111 (3)	225	115.5
	♂	–	–	165–197 178±8.39 (29)	36.2–62.6 44.8±6.25 (29)	177–196 187±6.20 (11)	44.0–59.2 51.5±4.68 (11)	–	–	–	–	–	–
	♀	–	–	163–185 173±5.93 (16)	39.2–55.0 46.5±4.56 (16)	192–197 194 (3)	64.3–71.4 68.5 (3)	219	82.9	–	–	–	–
2017	♂♀	–	–	163–197 176±7.92 (45)	36.2–62.6 45.4±5.72 (45)	177–197 188±6.43 (14)	44.0–71.4 55.2±8.42 (14)	219	82.9	–	–	–	–
	♂	–	–	–	–	161–187.5 173 (6)	37.7–57.2 45.7 (6)	165–189 176±6.61 (15)	41.6–64.8 49.1±4.86 (20)	178.5–183 186 (3)	46.5–55.6 46.8 (7)	188	60.3
	♀	–	–	–	–	161–191 172.5±8.64 (12)	38.5–62.4 50.9±6.43 (12)	161–197 181±10.59 (21)	44.5–79.0 9.2±8.78 (21)	188.5–206 196 (7)	58.0–80.4 69.1 (8)	–	–
	♂♀	–	–	–	–	161–191 173±9.41 (18)	37.8–62.4 49.2±6.84 (18)	161–197 179±9.39 (36)	41.6–79.0 54.3±8.72 (41)	178.5–206 192±9.02 (10)	46.5–80.4 61.3±10.36 (15)	188	60.3

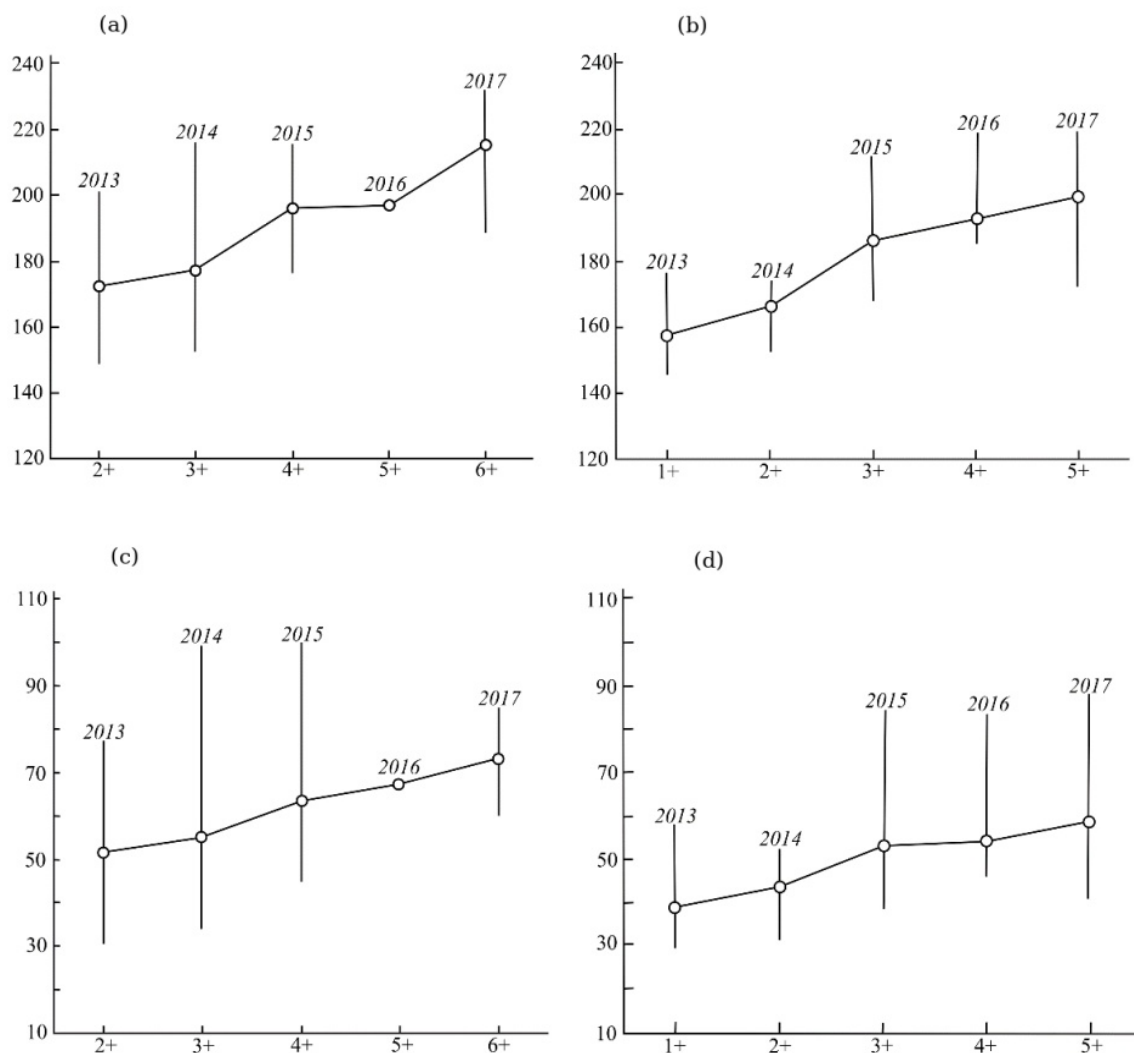


Рис. 3. Линейный (а, б) и весовой (с, д) рост ряпушки оз. Пleshчево. (а, с) – поколение 2011 г. рождения, (б, д) – поколение 2012 г. рождения. Вертикальные линии – интервалы варьирования; цифры у линий – годы; кружки на линиях – средние. По оси абсцисс – возраст; по оси ординат на (а, б) – длина по Смитту, мм; на (с, д) – вес, г.

Fig. 3. Linear (а, б) and weight (с, д) growth of the vendace of Lake Pleshcheyevo. (а, с) – the generation of 2011, (б, д) – the generation of 2012. Vertical lines – the intervals of variation; numbers on the lines are years; the circles on the lines are the mean values. On the x-axis is age; on the y-axis for (а, б) – the fork length, mm; for (с, д) – weight, g.

Таблица 8. Приросты переславской ряпушки (мм) по годам жизни, рассчитанные способом обратного расчисления [Lea, 1910]. М – среднее значение; min – минимальное значение; max – максимальное значение. “*” – возрастные группы определены согласно рекомендациям Н.И. Чугуновой [1952]

Table 8. Amount of growth (mm) of the vendace of Lake Pleshcheyevo by the years of life, calculated by the method of growth reconstruction [Lea, 1910]. M is the mean value; min – the minimum value; max – the maximum value. “*” – age groups are defined according to the recommendations of N.I. Chugunova [1952]

Возрастная группа, год Age group*, year	Год жизни Years of life						
	1	2	3	4	5	6	7
II, 2014	84	31	50	–	–	–	–
II, 2015	132	41	17	–	–	–	–
II, 2016	128	33	14	–	–	–	–
III, 2014	87	35	31	25	–	–	–
III, 2015	127	35	27	8	–	–	–
III, 2016	119	31	29	12	–	–	–
III, 2017	83	40	31	18	–	–	–
IV, 2014	100	38	32	19	14	–	–

Возрастная группа, год Age group*, year	Год жизни Years of life						
	1	2	3	4	5	6	7
IV, 2015	136	37	17	11	9	–	–
IV, 2016	122	43	23	16	15	–	–
IV, 2017	81	33	28	25	12	–	–
V, 2014	96	35	35	18	12	15	–
V, 2015	124	41	21	21	14	9	–
V, 2017	74	37	27	22	17	11	–
VI, 2015	112	31	23	15	13	9	9
VI, 2017	73	42	24	15	17	10	7
M	105	36	27	17	14	11	8
min	73	31	14	8	9	9	7
max	136	43	50	25	17	15	9

Специфичность роста ряпушки оз. Плещеево отражена на рисунке 5, где для сравнения приведены кривые роста крупной и мелкой ряпушки ряда водоемов Европейской территории России. Современная популяция ряпушки оз. Плещеево по ростовым характеристикам отличается от типичной крупной ряпушки, занимая промежуточное положение между нею и мелкой формой *C. albula*. Следует отметить, что в начале прошлого столетия интенсивность роста переславской ряпушки была значительно выше, превосходя даже темп роста кильца Онежского озера и рипуса оз. Ладожское.

Специфичность роста ряпушки оз. Плещеево отражена на рисунке 5, где для сравнения приведены кривые роста крупной и мелкой ряпушки ряда водоемов Европейской территории России. Современная популяция ряпушки оз. Плещеево по ростовым характеристикам отличается от типичной крупной ряпушки, занимая промежуточное положение между нею и мелкой формой *C. albula*. Следует отметить, что в начале прошлого столетия интенсивность роста переславской ряпушки была значительно выше, превосходя даже темп роста кильца Онежского озера и рипуса оз. Ладожское.

В разные годы величина прироста рыб варьирует (табл. 9). Максимальным был рост ряпушки первого года жизни в 2011 г., достигая у некоторых особей 136 мм. Также значительными – более 100 мм, были приросты рыбы и в 2012–2014 гг. Самые низкие значения этого параметра (менее 10 мм), оказались в 2015 г. у рыб возраста 3+ и старше. В целом начиная с 2015 г. по 2017 г. приросты ряпушки не превышают 45 мм, что, однако, может быть связано отсутствием двухлеток и трехлеток в уловах 2017 г.

Сравнение линейного и весового роста одновозрастных самцов и самок в каждый

из годов исследования показало, что в младших возрастах (2+) особи разного пола не значительно различаются друг от друга по длине и весу тела. Средние показатели этих характеристик очень близки по своим значениям (табл. 7). Различия между полами впервые появляются у четырехлеток, увеличиваясь с возрастом: самки становятся крупнее самцов. Выявлены различия между самцами и самками и по темпу роста: самки растут интенсивнее самцов (табл. 9, рис. 4).

Таким образом, на современном этапе существования популяции переславской ряпушки можно отметить тенденцию к снижению интенсивности роста, что обуславливает уменьшение средних размеров тела, измельчание рыбы. Наблюдаемое может быть связано с несколькими причинами. С одной стороны, это может быть снижение кормности водоема в нагульный период. Однако известно, что в менее кормных глубоких водоемах продолжительность жизни ряпушки больше и она крупнее [Потапова, 1978 (Potapova, 1978)].

Еще одной причиной снижения темпа 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 (Malin et al., 2018)]. Так, в среднеглубоких хорошо прогреваемых озерах Латвии после первого нереста темп роста ряпушки резко снижается, что ведет к уменьшению ее средних размеров [Никаноров, 1960 (Nikanorov, 1960)]. Для эвтрофных хорошо прогреваемых озер Белоруссии показано, что летом, когда вода нагревается, несмотря на благоприятные кормовые условия, ряпушка прекращает питаться [Штейнфельд, 1964 (Shtejnfel'd, 1964); Жуков, 1965 (Zhukov, 1965); цит. по: Потапова, 1978 (Potapova, 1978)]. Учитывая вышесказанное, крупная ряпушка пре-

имущественно будет обитать в мезотрофных водоемах, хотя и в эвтрофных, но глубоких озерах она также должна характеризоваться высоким темпом роста, а значит и большими размерами [Потапова, 1978 (Potapova, 1978)]. 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, замедлению роста, ухудшению условий для созревания и снижению плодовитости.

Однако, наиболее вероятная причина изменений, наблюдаемых в популяции переславской ряпушки, это значительное увеличение ее численности, которое произошло после установленного в конце XX века запрета на промысел.

По результатам современных оценок гидроакустическим методом в озере насчитывается

3–4 млн. экз. ряпушки, в то время как непосредственно после прекращения промысла численность этой популяции была на порядок ниже и составляла 220–300 тыс. экз. [Малинин, Линник, 1983 (Malinin, Linnik, 1983)]. Известно, что европейская ряпушка способна быстро наращивать численность при возникновении благоприятных условий для ее существования, к примеру, в результате вселения в новые водоемы. В результате возрастания плотности популяции наблюдаются снижение темпа роста, плодовитости и размеров впервые созревающих особей [Vøhn et al., 2004]. Указанные признаки в настоящий момент характерны и для переславской ряпушки, однако возрастание плотности ее популяции произошло не в результате освоения новых ресурсов, а за счет увеличения численности в замкнутом водоеме по причине прекращения вылова.

Таблица 9. Приросты (мм) ряпушки оз. Плещеево рассчитанные методом обратного расчисления [Lea, 1910] для периода 2009–2017 гг. N – число особей

Table 9. Amount of growth (mm) of the vendace of Lake Pleshcheyevo by the years of feeding 2009–2017, calculated by the method of growth reconstruction [Lea, 1910]. N – the number of specimens

Возрастная группа Age group	Год отлова Year of sample	Пол, зрелость Sex, maturity	Год нагула Year of feeding									N	
			2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017		
II	2014	♂ IV	–	–	–	83	31	50	–	–	–	9	
		♀ IV	–	–	–	85	30	50	–	–	–	8	
	2015	♂ IV	–	–	–	–	131	43	17	–	–	15	
		♀ II	–	–	–	–	131	37	20	–	–	3	
	2016	♂ IV	–	–	–	–	132	42	15	–	–	15	
		♀ IV	–	–	–	–	–	127	32	13	–	30	
III	2014	♂ IV	–	–	–	–	–	128	35	15	–	14	
		♀ IV	–	–	–	–	–	–	128	35	15	–	
	2015	♂ IV	–	–	87	35	30	23	–	–	–	95	
		♀ IV	–	–	87	35	31	27	–	–	–	59	
	2016	♂ IV	–	–	–	128	34	25	8	–	–	22	
		♀ IV	–	–	–	125	36	28	7	–	–	16	
	2017	♂ IV	–	–	–	–	117	28	30	12	–	11	
		♀ IV	–	–	–	–	121	34	27	12	–	3	
	IV	2014	♂ IV	–	–	–	–	–	83	41	32	17	12
			♀ IV	–	–	–	–	–	83	41	32	17	12
2015		♂ IV	–	100	38	30	16	13	–	–	–	12	
		♀ IV	–	100	37	33	21	14	–	–	–	13	
2016		♂ IV	–	–	136	37	17	11	9	–	–	5	
		♀ IV	–	–	–	122	43	23	16	15	–	1	
V	2014	♂ IV	–	–	–	–	79	33	26	25	13	14	
		♀ IV	–	–	–	–	83	33	30	25	11	21	
	2015	♂ IV	92	33	37	18	11	12	–	–	–	2	
		♀ IV	99	37	32	18	13	17	–	–	–	11	
	2017	♂ IV	–	124	41	21	21	14	9	–	–	2	
		♀ IV	–	–	–	71	33	29	22	16	11	3	
VI	2015	♂ IV	–	–	–	77	41	26	23	19	10	7	
		♀ IV	108	31	21	15	13	10	9	–	–	1	
	2017	♂ IV	115	31	25	14	12	8	8	–	–	2	
	2017	♂ IV	–	–	73	42	24	15	17	10	7	1	

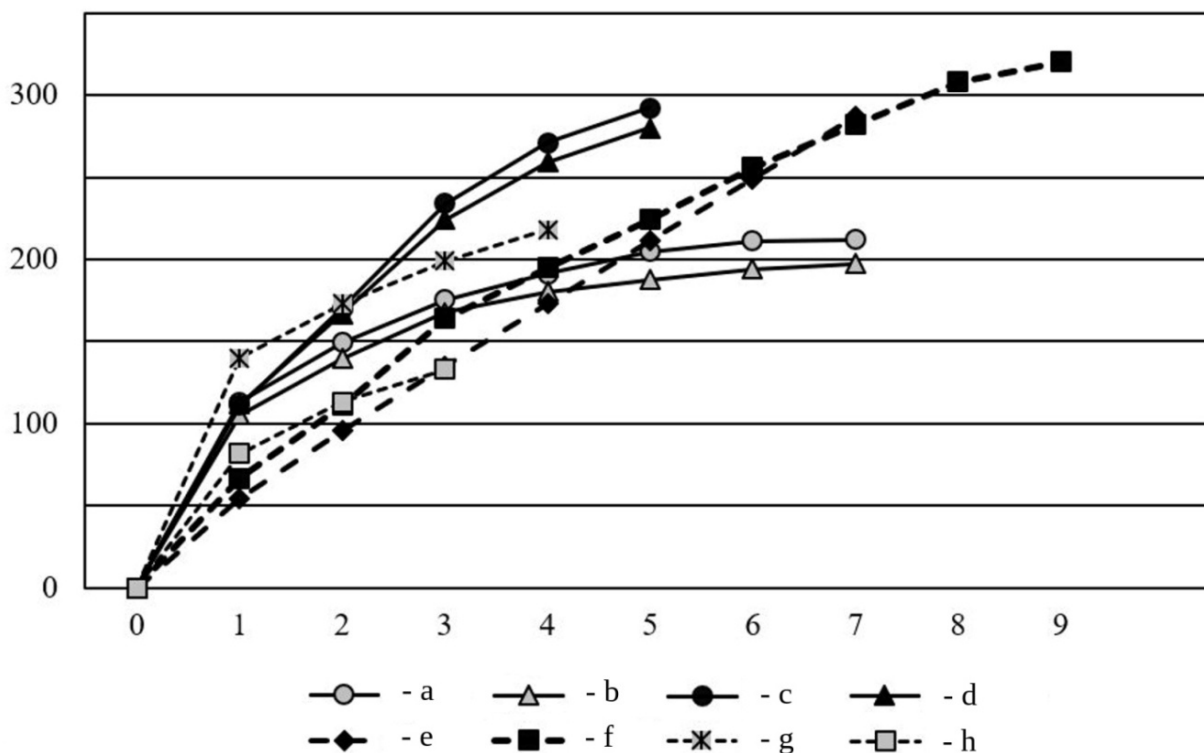


Рис. 4. Линейный рост переславской ряпушки в сравнении с ростом *C. albula* других водоемов Европейской территории России (по результатам обратного расчисления). По оси ординат длина по Смитту, мм; по оси абсцисс – годы жизни. а – самки 2014–2017 гг. (наши данные); б – самцы 2014–2015 гг. (наши данные); с – самки 1918–1919 гг. (по: Борисов, 1924); д – самцы 1918–1919 гг. (по: Борисов, 1924); е – килец (по: Стерлигова, 1972); ф – рипус (по: Стерлигова, 1972); г – крупная ряпушка, оз. Насоновское (по: Стерлигова, 1972); х – мелкая ряпушка, оз. Онежское (по: Стерлигова, 1972).

Fig. 4. Linear growth of the vendace of Lake Pleshcheyevo in comparison with *C. albula* of other waterbodies of the European territory of Russia (according to the method of growth reconstruction [Lea, 1910]). On the y-axis is the fork length, mm; on the x-axis – years of life. a – females 2014–2017 (our data); b – males 2014–2015. (our data); c – females 1918–1919. (source: Borisov, 1924); d – males 1918–1919 (source: Borisov, 1924); e – kiletz (source: Sterligova, 1972); f – ripus (source: Sterligova, 1972); g – large form of vendace, Lake Nasonovskoe (source: Sterligova, 1972); h – small form of vendace, Lake Onega (source: Sterligova, 1972).

Возросшая численность привела к усилению внутривидовой конкуренции переславской ряпушки прежде всего за кормовые ресурсы (о чем свидетельствуют выявленные приспособления к питанию более мелкими объектами, о которых сказано ниже), и по всей видимости эта конкуренция усиливается в период формирования летней придонной гипоксии, наблюдаемой ежегодно [Малин и др., 2018 (Malin et al., 2018)].

Внутрипопуляционный полиморфизм морфологических признаков ряпушки оз. Плещеево. При рассмотрении полиморфизма популяции переславской ряпушки внимание уделялось сравнению морфологических признаков у самцов и самок с целью получить представление о степени дифференциации полов, наличии полового диморфизма.

Сравнение самок и самцов переславской ряпушки проводили, объединив выборки из уловов в нагульный период 2014–2017 гг.

отдельно от выборок, полученных в преднерестовый период 2013–2017 гг. Для морфологического анализа использовали 37 морфологических признаков, восемь из которых – счетные и 29 – пластические. По счетным признакам достоверных различий между самцами и самками выявлено не было.

Среди пластических признаков отмечено три параметра, средние значения которых достоверно различались у самцов и самок в нагульный период. Так, у самок оказались большими значения антедорсального и антеанального расстояний в % от длины по Смитту, в то время как самцы характеризовались более длинным рылом. У самок и самцов в преднерестовый период значимыми оказались различия по 12 пластическим характеристикам. Самки обладают большими, чем самцы значениями пектровентрального и вентроанального расстояний, более высокой головой у затылка, высоким телом, что ожидаемо в связи с большими

размерами их зрелых гонад. Самцы же отличаются более крупными плавниками: длины оснований и высоты спинного, анального, брюшного и грудного плавников несколько превосходят таковые самок, так же, как и среднее значение антепектрального расстояния.

Следует отметить, однако, что все вышеперечисленные различия заключаются в десятых долях процента и могут быть выявлены лишь при работе со статистически значимыми выборками. Таким образом, различия между полами переславской ряпушки по средним значениям используемых в анализе признаков выражены очень слабо, несколько усиливаясь лишь в преднерестовый период. В целом же считается, что у ряпушки *C. albula* половой диморфизм не выражен [Решетников, 1980 (Reshetnikov, 1980)].

Вторым направлением в исследовании внутривидового полиморфизма ряпушки оз. Плещеево является работа по анализу морфологических особенностей представителей двух филогенетических линий митохондриальной ДНК (мтДНК), различающихся происхождением и временем (возрастом) существования: линия ALBP2 отличается значительной древностью [Borovikova, 2017]. Эта задача является актуальной, поскольку уровень генетической дифференциации между линиями ряпушки оз. Плещеево значителен: превышает показатели типичной внутри- и межпопуляционной изменчивости *C. albula*, приближаясь к значениям, характерным для видового уровня.

Информация о счетных (меристических) признаках двух линий ряпушки оз. Плещеево в сравнении с таковыми ряпушки других популяций Европейской территории России, а также данными для популяции переславской ряпушки начала прошлого столетия, приведена в таблице 10. Представители линии ALBP2 имеют большее число неветвящихся лучей в спинном плавнике и число жаберных тычинок. Интересно, что различие в последнем показателе, по всей вероятности, не связано с различиями в питании представителей линий E и ALBP2: проведенный изотопный анализ значимой дифференциации в величинах C/N, а также $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для них не выявил.

Следует отметить, что число жаберных тычинок – признак, по которому отличается современная популяция переславской ряпушки от обитавшей в озере в начале прошлого столетия: за более чем полвека произошло увеличение этого показателя, что может свидетельствовать о приспособлении к питанию более мелкими объектами (табл. 10). Кроме того, изменилось

число позвонков, число ветвящихся лучей в анальном плавнике и неветвящихся лучей в спинном.

Анализ пластических признаков показал, что, хотя две линии ряпушки имеют некоторые отличия (табл. 11), степень их дифференциации не выходит за пределы внутривидового полиморфизма. Сравнение средних показателей морфологических признаков двух линий выявило существенную дифференциацию между ними по девяти из 34 параметров. Значимы отличия следующих параметров: длина туловища и вес тела, длина основания спинного плавника, наименьшая и наибольшая высоты тела, постдорсальное и антепектральное расстояния, ширина лба, вентроанальное расстояние в % антедорсального. Ряпушка линии ALBP2 имеет сдвинутые назад спинной и грудной плавники, высокое тело и низкий хвостовой стебель, близко посаженные глаза. Сдвиг плавников назад и высокое тело характеризует линию ALBP2 как худшего пловца. Плавники, сдвинутые вперед, и обтекаемая форма тела типична для рыб, совершающих миграции [Алеев, 1957 (Aleyev, 1957); Покровский, 1967 (Pokrovskiy, 1967); Никулина и др., 2018 (Nikulina et al., 2018)]. Уменьшение же ширины лба ведет к сдвигу глаз вверх, что отражается на способности к ориентации рыбы в пространстве.

Следует отметить, однако, что, как и в случае результатов сравнения пластических признаков самцов и самок, достоверными для двух линий являются различия в долях процента, поэтому становятся они заметны лишь при анализе статистически значимых выборок.

При сравнении морфологических параметров современной ряпушки оз. Плещеево с данными о ее морфологии начала прошлого столетия оказалось, что различия лишь двух показателей (диаметр глаза и высота спинного плавника) из 26 были недостоверны. Кроме того, дифференциация между сравниваемыми группами оказалась выражена более значительно, достигая 10% (например, в случае признака “длина нижней челюсти в % длины головы”).

Результаты, полученные при сравнении средних показателей, подтверждаются и данными дискриминантного анализа (рис. 5). На рисунке хорошо видно, что облака распределения представителей двух линий почти полностью перекрываются. Признаками, дискриминирующими линии, являются максимальная высота тела и длина хвостового стебля. Особи, данные о которых взяты из работы П.Г. Борисова [1924 (Borisov, 1924)], образуют отдельное облако распределения в пространстве координат дискриминирующих функций.

Таблица 10. Счетные (меристические) признаки ряпушки оз. Плещеево в сравнении с признаками ряпушки (*C. albula*) других популяций Европейской территории России. *sp.br.* – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге слева; *vert.* – число позвонков; *D, A* – число неветвящихся лучей в спинном и анальном плавниках, соответственно; *Db, Ab, Pb, Vb* – число ветвящихся лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках. Для каждого признака указано значение медианы и пределы варьирования

Table 10. Meristic traits of the vendace of Lake Pleshcheyevo in comparison with the traits of *C. albula* of other populations of the European part of Russia. *sp.br.* – the number of gill rakers on the first gill arch on the left; *vert.* – number of vertebrae; *D, A* is the number of unbranched rays in the dorsal and anal fins, respectively; *Db, Ab, Pb, Vb* – the number of branched rays in the dorsal, anal, pectoral and ventral fins. For each feature, the median value and the intervals of variation are indicated

Признак Feature	оз. Плещеево Lake Pleshcheyevo			оз. Горелое Lake Goreloye	оз. Белое Lake Be- loye	Рыбинское водохран. Rybinsk reservoir	оз. Виштынец- кое Lake Vištýtis	Водлозеро Lake Vod- lozero
	Борисов, 1924 Borisov, 1924	линия E lineage E	линия ALBP2 lineage ALBP2					
<i>sp.br.</i>	48 42–54	49 43–55	52 46–56	–	–	–	–	–
<i>vert.</i>	55 52–58	56 51–58	56 53–58	57 56–59	55 53–57	56 53–58	56 53–59	55 52–56
<i>D</i>	4 3–4	4 2–5	3 2–4	3 3–4	3 3–4	3 2–4	4 3–5	3 1–4
<i>Db</i>	9 7–10	9 7–11	9 7–10	9 9–10	10 9–11	10 8–14	9 8–11	9 8–11
<i>A</i>	3 3–4	4 2–4	3 2–4	4 3–4	4 3–4	4 3–5	4 3–5	3 1–4
<i>Ab</i>	11 10–13	12 9–14	12 10–15	12 11–14	13 12–14	14 11–15	12 10–15	13 11–15
<i>Pb</i>	–	14 11–16	14 12–15	14 13–14	13 12–15	14 10–15	14 12–15	13 10–17
<i>Vb</i>	–	10 9–12	10 9–11	10 9–10	10 9–10	10 9–11	10 9–10	10 7–11

Таблица 11. Пластические признаки двух филогенетических линий ряпушки оз. Плещеево. N – число рыб, для которых данных признаков проанализирован; $M \pm \sigma$ – среднее значение и стандартное отклонение; lim – пределы варьирования признака

Table 11. Plastic traits of two phylogenetic lineages of the vendace of Lake. Pleshcheyevo. N is the number of fish for which the characteristic was analyzed; $M \pm \sigma$ – mean value and standard deviation; lim – interval of variation of the trait

Признаки Features	Борисов, 1924 Borisov, 1924		Линия E Lineage E		Линия ALBP2 Lineage ALBP2	
	N	$M \pm \sigma$ lim	N	$M \pm \sigma$ lim	N	$M \pm \sigma$ lim
Длина тела, мм Total length, mm	33	236±15.1 214–271	177	201±19.8 157–250	25	194±16.9 170–233
Длина по Смитту, мм Fork length, mm	33	205±14.8 180–235	278	185±16.5 146–230	52	181±14.0 157–215
Длина до конца чешуйного покрова, мм Standard length, mm	–	–	278	176±15.7 137–218	52	172±13.2 149–204
Длина туловища, мм Trunk length, mm	–	–	278	140±12.6 108–191	52	136±10.9 117–161
Вес тела, г Weight, g	33	108±24.5 69–167	243	60±15.4 29–127	30	51±12.9 37–84
Вентроанальное расстояние в % антедорсального Ventroanal distance as the % of the antedorsal distance	33	56.1±3.14 46.9–61.2	278	52.9±3.32 41.3–62.9	52	51.9±2.66 47.2–57.3
Расстояния в % длины по Смитту Distances as % of the fork length						
Антедорсальное Antedorsal	33	46.5±1.26 44.1–49.0	278	44.6±1.38 39.4–50.0	52	44.8±1.01 43.1–47.8
Антевентральное Anteventral	33	50.2±1.31 48.0–54.2	278	47.7±1.47 43.5–52.1	52	47.8±1.51 44.3–52.0

Признаки Features	Борисов, 1924 Borisov, 1924		Линия E Lineage E		Линия ALBP2 Lineage ALBP2	
	N	M±σ lim	N	M±σ lim	N	M±σ lim
Антеанальное Anteanal	33	74.6±1.40 72.4–78.5	278	69.9±1.33 65.4–73.9	52	69.8±1.36 67.4–73.1
Пектровентральное Pectroventral	33	31.4±3.93 27.9–44.9	278	27.9±1.53 23.4–33.2	52	27.7±1.54 23.4–31.6
Вентроанальное Ventroanal	33	26.0±1.22 22.1–27.9	278	23.6±1.18 19.9–26.9	52	23.3±1.08 21.1–25.7
Постдорсальное Postdorsal	33	44.2±1.41 41.5–48.9	278	41.9±1.37 38.3–46.7	52	41.5±1.31 38.9–44.5
Антепектральное Antepetral	–	–	278	20.6±0.86 17.4–23.0	52	20.9±0.85 19.1–22.8
Высота спинного плавника Dorsal fin depth	32	15.7±2.11 11.0–19.3	278	15.9±0.79 13.3–18.1	52	15.9±0.98 14.0–17.8
Длина основания спинного плавника Dorsal fin base length	33	10.9±0.94 9.1–13.5	278	10.2±1.26 7.6–13.8	51	11.4±1.46 8.4–13.9
Высота анального плавника Anal fin depth	30	10.5±1.34 6.8–13.0	278	10.8±0.71 8.6–14.0	52	10.9±0.76 9.2–12.4
Длина основания анального плавника Anal fin base length	33	13.2±1.11 11.4–16.7	278	12.2±0.98 9.3–15.6	52	12.1±0.91 10.5–13.9
Длина грудного плавника Pectoral fin length	33	16.4±1.25 13.5–18.3	278	15.5±0.89 12.3–18.5	52	15.6±0.92 13.3–18.1
Основание грудного плавника Pectoral fin base length	–	–	278	3.3±0.34 2.5–4.4	51	3.3±0.34 2.7–4.1
Длина брюшного плавника Pelvic fin length	32	15.7±0.87 14.1–17.0	278	14.4±0.84 11.2–16.6	52	14.6±0.74 12.9–16.1
Основание брюшного плавника Pelvic fin base length	–	–	278	3.5±0.35 2.6–4.6	52	3.5±0.32 2.9–4.2
Наибольшая высота тела Maximal body depth	33	21.5±0.98 19.9–24.2	278	19.7±1.75 13.6–24.6	50	18.6±1.64 15.4–23.1
Наименьшая высота тела Minimal body depth	33	7.2±0.41 6.5–8.33	278	6.1±0.46 4.7–8.3	52	5.9±0.42 5.1–6.9
Длина хвостового стебля Caudal peduncle length	33	10.0±0.93 8.4–11.7	278	14.3±1.03 11.7–18.8	52	14.4±1.01 11.7–16.1
Длина головы Head length	33	20.8±0.62 19.6–22.0	278	21.2±0.77 17.7–23.7	52	21.3±0.92 17.9–23.3
В % длины головы As % of the head length						
Длина рыла Snout length	33	20.9±2.01 16.5–29.2	278	25.7±1.76 20.8–31.4	52	25.9±1.80 21.6–31.8
Горизонтальный диаметр глаза Horizontal diameter of eye	33	25.9±1.78 22.6–30.9	278	25.6±1.38 22.2–30.2	52	25.7±1.19 22.9–27.7
Заглазничное расстояние Postorbital distance	–	–	278	51.4±2.19 44.7–68.3	52	51.3±2.07 45.9–55.6
Высота головы у затылка Head depth (at nape)	–	–	278	63.1±4.2 51.3–81.0	52	63.1±4.07 54.5–75.8
Высота головы через середину глаза Head depth through the eye	–	–	278	45.4±2.83 34.1–58.3	52	45.5±4.72 39.8–71.1
Ширина лба Interorbital width	33	27.5±1.66 24.6–32.7	278	22.1±1.70 17.6–26.7	52	21.1±1.76 17.5–27.3
Длина верхней челюсти Upper jaw (maxilla) length	33	30.9±1.47 27.9–33.6	278	33.5±1.74 28.8–41.3	52	33.8±1.92 28.8–38.2
Длина нижней челюсти Lower jaw (mandible) length	33	35.3±1.93 30.6–40.0	278	45.6±2.83 34.1–58.3	52	45.6±1.91 42.9–51.5
Ширина верхней челюсти Upper jaw (maxilla) width	33	10.9±0.95 9.4–13.4	278	10.4±1.11 6.4–14.3	52	10.0±0.99 7.9–12.1

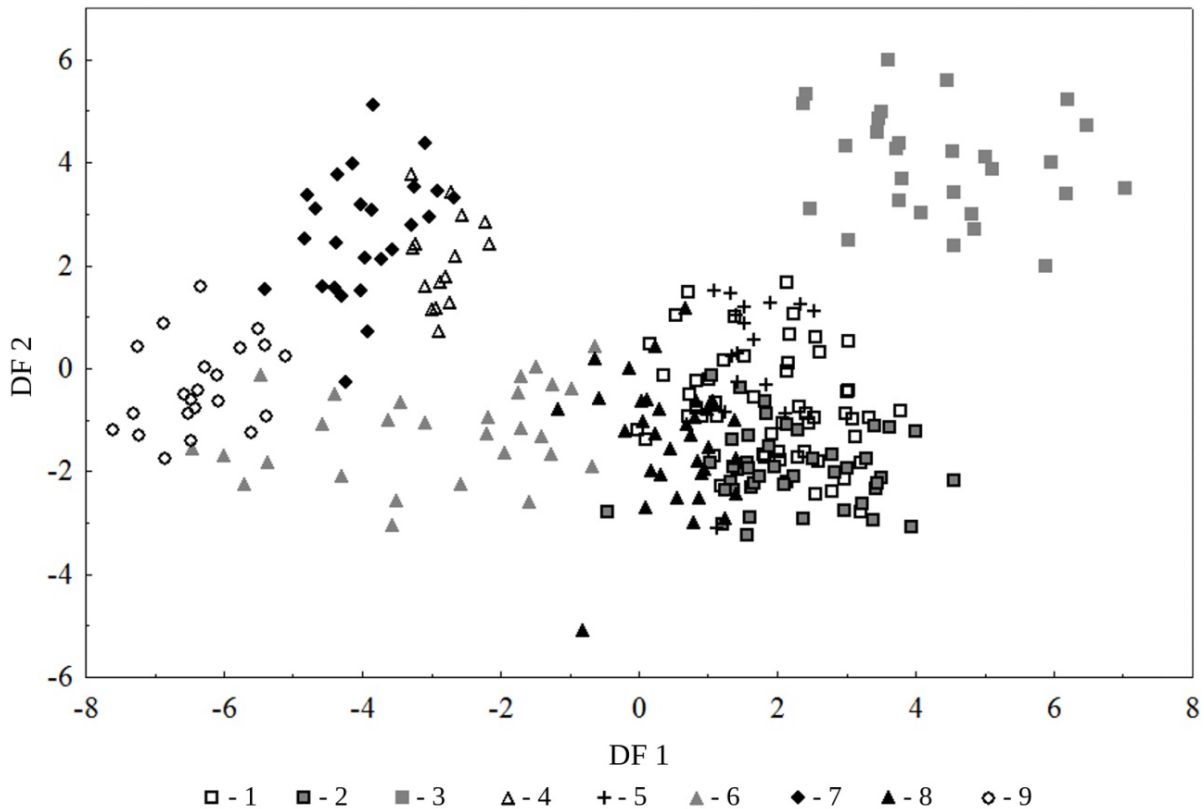


Рис. 5. Результаты дискриминантного анализа для ряпушки оз. Пleshчеёво и других водоемов Европейской территории России. Лямбда Уилкса 0.00504; $F_{(48,1253)} = 50.419$; $p < 0.00000$. 1 – оз. Пleshчеёво, линия E; 2 – оз. Пleshчеёво, линия ALBP2; 3 – оз. Пleshчеёво, по: Борисов, 1924; 4 – оз. Белое; 5 – оз. Горелое; 6 – оз. Большое Красное; 7 – Рыбинское водохранилище.

Fig. 5. The results of discriminant analysis for vendace of Lake Pleshcheyevo and *C. albula* from other waterbodies of the European part of Russia. Wilks's lambda 0.00504; $F_{(48,1253)} = 50.419$; $p < 0.00000$. 1 – Lake Pleshcheyevo, lineage E; 2 – Lake Pleshcheyevo, lineage ALBP2; 3 – Lake Pleshcheyevo, source: Borisov, 1924; 4 – Lake Beloe; 5 – Lake Goreloe; 6 – Lake Bolshoye Krasnoe; 7 – Rybinsk reservoir.

Параметром, обусловившим дифференциацию выборок, собранных в разное время, является длина нижней челюсти. Средние показатели признака свидетельствуют, что с течением времени нижняя челюсть у ряпушки стала длиннее. Эти изменения привели к более верхнему положению рта, что может быть связано с появлением в рационе новых объектов питания.

С другой стороны, нельзя оставить без внимания тот факт, что полученная значительная дифференциация выборок разных лет может быть результатом выполнения морфологического анализа разными операторами. В работе [Mina et al., 2005] показано, что необходимо с осторожностью относиться к сравнению результатов морфометрического анализа, полученных разными авторами. Так, даже при условии согласования схемы измерений различия между средними, полученными на одном и том же материале разными операторами, сравнимы по величинам с приводными в литературе межпопуляционными различиями.

Морфологические признаки переславской ряпушки в сравнении с признаками *C. albula* водоемов Европейской территории России. Сравнение счетных показателей ряпушки разных популяций Европейской территории России свидетельствует о том, что значения этих признаков переславской ряпушки лежат в пределах, характерных для вида *C. albula* (табл. 10).

Если говорить о популяциях *C. albula*, которым ряпушка оз. Пleshчеёво наиболее близка по внешним морфологическим признакам, то ими оказались популяции озер Соловецкого Архипелага (озера Горелое и Большое Красное) (рис. 5). Данный факт интересен тем, что оз. Пleshчеёво и озера Соловецких островов располагаются на противоположных границах ареала *C. albula* (южной и северной). Однако, несмотря на это они, по-видимому, испытывают такое действие экологических факторов, которое ведет к наибольшему сходству их морфологических характеристик.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяция ряпушки оз. Плещеево обладает рядом своеобразных морфо-экологических черт. Однако по-настоящему уникальной ее делает совместное существование в пределах одного водоема двух филогенетических линий разного происхождения, одна из которых характеризуется значительной древностью. При выраженной генетической дифференциации линий, достигающей межвидового уровня, морфологически популяция однородна. Представители обеих линий принадлежат одному виду – *Coregonus albula*.

Следует отметить, что с течением времени во внешней морфологии, размерно-возрастной структуре, характеристиках роста, плодовитости переславской ряпушки происходят изменения. Многолетний период исследований (2013–2017 гг.) позволил выявить ряд тенденций. Так, уменьшаются размеры и вес рыб, замедляется темп роста, что особенно заметно в старших возрастных группах;

с уменьшением размерных характеристик уменьшается плодовитость самок. На современном этапе существования переславская ряпушка может приступать к икрометанию уже на втором (1+) году жизни. Наиболее вероятно, что причиной наблюдаемых изменений является возрастание плотности популяции за счет увеличения численности в следствие прекращения вылова. Возросшая численность привела к усилению внутривидовой конкуренции переславской ряпушки прежде всего за кормовые ресурсы, о чем свидетельствуют выявленные приспособления к питанию более мелкими объектами. Эта конкуренция усиливается в период формирования летней придонной гипоксии, наблюдаемой ежегодно.

Приведенные выше данные подтверждают необходимость дальнейшего мониторинга популяции переславской ряпушки и условий ее существования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках с государственного задания (тема № АААА-А18-118012690102-9) при финансовой поддержке Национального парка “Плещеево озеро” (тема НИР “Современное состояние популяции переславской ряпушки”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. Характеристика и топография функций плавников рыб // Вопросы ихтиологии. 1957. Вып. 8. С. 55–76.
- Беляева К.И., Покровский В.В. Крупная ряпушка озер Карелии как объект искусственного разведения // Рыбное хозяйство Карелии. 1958, Вып. 7. С. 25–67.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Часть 1. 466 с.
- Борисов П.Г. Ряпушка озера Переславского // Труды научного института рыбного хозяйства. 1924. Т. 1. С. 53–127.
- Борисов П.Г. О рыболовстве и состоянии рыбных запасов в Переславском озере // Рыбное хозяйство, 1953. № 7. С. 36–38.
- Борисов П.Г., Крыжановский С.Г. Развитие икры и личинок переславской ряпушки // Труды Моск. рыбвтуз. 1955. Вып. 7. С. 25–35.
- Веселов Е.А., Ласточкин Д.А. Переяславское (Плещеево) озеро // Рыбное хозяйство ИПО и его перспективы. ОГИЗ: Москва–Иваново, 1933. С. 7–9.
- Гримм О.А. Улов ряпушки в Переяславльском озере // Вестник рыбопромышленности. 1889. № 3. С. 121.
- Гуляева А.М., Покровский В.В. Современный состав ихтиофауны и промысловых уловов рыбы в Онежском озере // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1984. Л.: Промрыбвод. С.4-11.
- Дворянкин Г.А., Козьмин А.К., Кулида С.В. Биология и промысел ряпушки Лекшмозеро // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Материалы X Межд. конф., 18–20 сентября 2007 г., Архангельск. Архангельск: Изд-во СГМУ, 2007. С. 113–116.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 315 с.
- Дятлов М.А. Ряпушка *Coregonus albula* (L.) Вахвярви // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск. 1983. С. 117–126.
- Дятлов М.А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
- Жуков П.И. Рыбы Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1965. 416 с.
- Замахаяев Д.Ф. О типах размерно-половых соотношений у рыб // Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промышленности и хозяйства. 1959. Вып. 2. С. 183–209.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 304 с.
- Ивантер Э.В. Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 72–76. doi:10.15393/j1.art.2012.861
- Киселевич К.А. Инструкция для биологических наблюдений на наблюдательных пунктах Астраханской ихтиологической лаборатории // Известия АН СССР. Серия биологическая. 1923. № 3. С. 34.
- Коврайский Ф.Ф. Переславское озеро // Вестник Владимирского губернского земства. 1893. № 15. С. 865–869.
- 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.
- Малинин Л. К., Линник В. Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Труды ИБВВ АН СССР, вып. 51 (54). Рыбинск, 1983. С. 125–159.
- Мейен В.А. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб // Доклады АН. 1940. Т. 28, № 7. С. 654–659.
- Никаноров Ю.И. Внутривидовая неоднородность локальных стад европейской ряпушки (*Coregonus albula* L.) в озерах Латвийской ССР. Автореф. канд. дисс. Л., 1960.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1963. 368 с.
- Никулина Ю.С., Боровикова Е.А., Будин Ю.В. Морфологическая дифференциация речных и озерных популяций ряпушек (р. *Coregonus*) бассейнов морей Карского и Лаптевых // Ученые записки РГГМУ. 2018. № 51. С. 162–175.
- 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.
- Потапова О.И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука, 1978. 133 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. 4-е издание. Под ред. проф. П.А. Дрягина и канд. биол. наук В.В. Покровского. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Прозоровская М.Л. К методике определения жирности воблы по количеству жира на кишечнике // Доклады ВНИРО. 1952. Вып. 1. С. 75–78.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Решетников Ю.С. *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) – европейская ряпушка // Атлас пресноводных рыб России. Под ред. Решетникова Ю.С. В 2-х томах. Т. 1. М.: Наука, 2003. 379 с.
- Решетников Ю.С. *Coregonus albula* // Рыбы в заповедниках России. В 2 томах / Под ред. Решетникова Ю.С. Т. 1. Пресноводные рыбы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 628 с.
- Свирелин А. (свящ.) Переславское озеро, Рыбная слобода и рыбная ловля на озере // Архив исторических и практических сведений относящихся до России издаваемый Н. Качаловым. Книга 5. СПб: Типография Юлия Андреевича Бокраша, 1863. 37 с.
- Стерлигова О.П. О кильце *Coregonus albula kiletz* Michailowsky Онежского озера // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Вып. 1. Петрозаводск: Институт биологии Карельского филиала АН СССР, 1972. С. 70–73.
- Столбунов И.А. Особенности морфологии и роста европейской ряпушки верхневолжских водоемов // Ихтиологические исследования на внутренних водоемах. Материалы международной научной конференции. Саранск, Мордовский государственный университет. 2007. С. 159–162.
- Стрельников А.С., Пермитин И.Е. Ихтиофауна оз. Плещеево и состояние рыболовства // Функционирование озерных экосистем. Труды ИБВВ АН СССР, 1983. Вып. 51 (54). С. 97–112.
- Чугунова Н.И. Методика изучения возраста и роста рыб. М.: Советская наука, 1952. 116 с.
- Штейнфельд А.Л. Запасы ряпушки в озерах БССР и перспективы их увеличения // Тр. X конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Минск, 1964. С. 49–55.
- Vochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A., Katokhin A.V., Matveev A.A., Samusenok V.P., Baldina S.N., Gordon N.Y., Politov D.V. Morphological, ecological and mtDNA sequence variation in coregonid fish from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Advanc. Limnol. 2013. Vol. 64. P. 257–277.
- Vøhn T., Sandlund O.T., Amundsen P.A., Primicerio R. Rapidly changing life history during invasion. OIKOS, 2004. № 106. P. 138–150.
- Borovikova E.A. Special traits of the genetic structure and origin of the population of vendace *Coregonus albula* of Pleshcheyevo Lake // Biology Bulletin. 2017. Vol. 44(3). 245–250. doi:10.1134/S1062359017030037
- Lea E. On the method used in the herring investigations // Publications de Circonstance. 1910. № 53. P. 7–174.
- Lesica P., Allendorf F.W. When are peripheral populations valuable for conservation? // Conservation Biology. 1995. Vol. 9(4). P. 753–760. doi:10.1046/j.1523-1739.1995.09040753.x
- 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: Asprint, 2014. P. 48.
- Mayr E. Animal species and evolution. Harvard University Press, Cambridge, 1963. 797 p.
- Mina M.V., Levin B.A., Mironovsky A.N. On the possibility of using character estimated obtained by different operators in morphometric studies of fish // Journal of Ichthyology. 2005. Vol. 45, № 4. P. 284–294.
- Smitt F.A. Kritisk förteckning öfver de i Riksmuseum befintliga salmonider. Kongl. Sv. Vet. Akademiens Handlingar. Stockholm: P.A. Norstedt & Söner, 1886. Band. 21. № 8. P. 1–290.
- STATISTICA (data analysis software system), version 10. StatSoft, Inc. 2011. www.statsoft.com

REFERENCES

- Aleev Yu.G. Charakteristika i topografiya funkciy plavnikov ryb [Characteristics and topography of functions of fish fins]. *Journal of Ichthyology*, 1957, vol. 8, pp. 55–76 (In Russian)
- Belyaeva K.I., Pokrovskiy V.V. Krupnaya ryapushka ozer Karelii kak ob'ekt iskusstvennogo razvedeniya [Large form of vendace of Karelia as the object of fish-rearing]. *Karelian fisheries*, 1958, iss. 7, pp. 25–67. (In Russian)
- Berg L.S. *Ryby presnykh vod SSSR i sopredelnykh stran* [Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries]. Moscow-Leningrad: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, 1948, part 1, 493 p. (In Russian)

- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A., Katokhin A.V., Matveev A.A., Samusenok V.P., Baldina S.N., Gordon N.Y., Politov D.V. Morphological, ecological and mtDNA sequence variation in coregonid fish from the Baunt Lake system (the Vitim River basin). *Advanc. Limnol.*, 2013, vol. 64, pp. 257–277.
- Böhn T., Sandlund O.T., Amundsen P.A., Primicerio R. Rapidly changing life history during invasion. *OIKOS*, 2004, no. 106, pp. 138–150.
- Borisov P.G. Ryapushka ozera Pereslavskogo [Vendace of Lake Pereslavskoye]. *Reports of Scientific Institution of Fisheries*, 1924, vol. 1, pp. 53–127. (In Russian)
- Borisov P.G. O rybolovstve i sostoyanii rybnih zapasov v Pereslavskom ozere [On fishing and fish stocking of Lake Pereslavskoye]. *Fisheries*, 1953, no. 7, pp. 36–38. (In Russian)
- Borisov P.G., Kryzhanovskij S.G. Razvitie ikry i lichinok pereslavskoj ryapushki [Development of eggs and larvae of Pereslavl vendace]. *Proceedings of the Moscow Technical Institute of Fish Industry and Fisheries (Mosrybvtuz)*. 1955, Iss. 7, pp. 25–35. (In Russian)
- Borovikova E.A. Special traits of the genetic structure and origin of the population of vendace *Coregonus albula* of Pleshcheyevo Lake. *Biology Bulletin*, 2017, vol. 44(3), pp. 245–250. doi:10.1134/S1062359017030037
- Chugunova N.I. *Metodika izucheniya vozrasta i rosta ryb* [Methods of studying the age and growth of fish]. Moscow: Soviet Science, 1952, 116 p. (In Russian)
- Dgebuadze Yu.Yu., Chernova O.F. *Cheshuya kostistyh ryb kak diagnosticheskaya i registriruyushchaya struktura* [Scales of Teleostei as a diagnostic and recording structure]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2009, 315 p. (In Russian)
- Dvoryankin G.A., Koz'min A.K., Kulida S.V. Biologiya i promysel ryapushki Lekshmozero [Biology and catch of Lekshmozero Lake vendace]. *Problems of study, rational use and protection of natural resources of the White Sea. Materials of X International conference, 18–20 September 2007, Arkhangelsk*. Arkhangelsk: Publishing house of Northern State Medical University. 2007, pp. 113–116. (In Russian)
- Dyatlov M.A. Ryapushka *Coregonus albula* (L.) Vahvayarvi [Vendace *Coregonus albula* (L.) of Lake Vakhvayarvi]. *Salmonid fish (Salmonidae) of Karelia*. Petrozavodsk, 1983, P. 117–126. (In Russian)
- Dyatlov M.A. *Ryby Ladozhskogo ozera* [Fish of Lake Ladoga]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2002, 281 p. (In Russian)
- Grimm O.A. Ulov ryapushki v Pereyaslav'skom ozere [The catches of vendace in Lake Pereyaslav'skoye]. *Proceedings of Fish Industry*, 1889, no. 3, p. 121. (In Russian)
- Gulyaeva A.M., Pokrovskiy V.V. Sovremennyy sostav ihtiofauny i promyslovyh ulovov ryby v Onezhskom ozere [The current structure of ichthyofauna and industry catches of fish of Lake Onega]. *Proceedings of the State Research Institute of Lake and River Fisheries*. Leningrad: Promrybvod, 1984, pp. 4–11. (In Russian)
- Ivanter E.V., Korosov A.V. *Vvedenie v kolichestvennyu biologiyu* [Introduction to quantitative biology]. Petrozavodsk: PetrSU, 2003, 304 p. (In Russian)
- Ivanter E.V. Perifericheskie populyacii politipicheskogo vida i ih rol' v evolyucionnom processe [Peripheral populations of polytypic species and its role in the evolutionary process]. *Principy ekologii*, 2012, no. 2, pp. 72–76. doi:10.15393/j1.art.2012.861 (In Russian)
- Kiselevich K.A. Instrukciya dlya biologicheskikh nablyudenij na nablyudatel'nyh punktah Astrahanskoj ihtologicheskoy laboratorii [Instructions for biological observations at observing stations of the Astrakhan Ichthyological Laboratory]. *Bulletin of the USSR Academy of Sciences. Biological series*, 1923, no. 3, p. 34. (In Russian)
- Kovraskiy F.F. Pereslav'skoe ozero. *Vestnik Vladimirskogo gubernskogo zemstva*, 1893, no. 15, pp. 865–869. (In Russian)
- Lea E. On the method used in the herring investigations // *Publications de Circonstance*, 1910, no. 53, pp. 7–174.
- Lesica P., Allendorf F.W. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, 1995, vol. 9(4), pp. 753–760. doi:10.1046/j.1523-1739.1995.09040753.x
- Malin M.I., Borisenko E.S., Gerasimov Yu.V., Tsvetkov A.I. Problema pridonnoy gipoksii ozera Pleshcheyevo i vertikalnoe raspredelenie ryapushki v etot period [The problem of bottom hypoxia in Lake Pleshcheyevo and vertical distribution of vendace during this period]. *Osobo okhranyaemye prirodnye territorii sostoyanie problemy i perspektivy razvitiya. Materialy Vserossiyskoy nauchno prakticheskoy konferentsii*. Yaroslavl: Filigran, 2018, pp. 124–128 (In Russian)
- 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: Asprint, 2014, p. 48.
- Malinin L.K., Linnik V.D. Plotnost i prostranstvennoe raspredelenie massovykh vidov ryb v oz. Pleshcheyevo / Funktsionirovanie ozernykh ekosistem [Density and spatial distribution of common fish species in Lake Pleshcheyevo]. *Trudy IBVV AN SSSR*, 1983, vol. 51 (54), pp. 125–159. (In Russian)
- Mayr E. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, 1963, 797 p.
- Mejen V.A. O prichinah kolebaniya razmerov ikrinok kostistyh ryb [On the causes of fluctuations in the size of eggs of Teleostei]. *Reports of Academy of Sciences*. 1940, vol. 28, no. 7, pp. 654–659. (In Russian)
- Mina M.V., Levin B.A., Mironovsky A.N. On the possibility of using character estimated obtained by different operators in morphometric studies of fish. *Journal of Ichthyology*, 2005, vol. 45, no. 4, pp. 284–294.
- Nikanorov Yu.I. 1960. Vnutrividovaya biologicheskaya neodnorodnost' lokal'nyh stad evropejskoj ryapushki (*Coregonus albula* L.) v ozerah Latvijskoj SSR [Intraspecific biological heterogeneity of local stocks of vendace (*Coregonus albula* L.) in the lakes of the Latvian SSR]. PhD thesis. Leningrad. 25 p. (In Russian)
- Nikol'skij G.V. *Ekologiya ryb* [Fish ecology]. Moscow: High School, 1963, 368 p. (In Russian)
- Nikulina Yu.S., Borovikova E.A., Budin Yu.V. Morfoloicheskaya differenciatsiya rechnyh i ozernyh populyacij ryapushek (r. *Coregonus*) bassejnov morej Karskogo i Laptevnyh [Morphological differentiation of river and lake popu-

- lations of cisco (*Coregonus* sp.) from the basins of the Kara and Laptev seas]. *Proceedings of the Russian State Hydrometeorological University. A theoretical research journal*, 2018, no. 51, pp. 162–175. (In Russian)
- Pokrovskiy V.V. O morfolozhicheskikh osobennostyakh, proiskhozhdenii i geograficheskom rasprostranenii belomorskoy ryapushki *Coregonus sardinella maris-albi* Berg [On the morphological features, origin, and geographical distribution of vendace of the White Sea *Coregonus sardinella maris-albi* Berg]. *Proceedings of the State Research Institute of Lake and River Fisheries*, 1967, vol. 62, pp. 100–114. (In Russian)
- Potapova O.I. *Krupnaya ryapushka Coregonus albula* L. [Large form of vendace *Coregonus albula* L.]. Leningrad: Nauka, 1978, 133 p. (In Russian)
- Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Manual to study of fish]. Moscow: Food Industry, 1966, 376 p. (In Russian)
- Prozorovskaya M.L. K metodike opredeleniya zhirnosti vobly po kolichestvu zhira na kishechnike [On the methodology for determining of fattiness of Caspian roach by the amount of visceral fat of the intestines]. *Reports of All-Union Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO)*, 1952, Iss. 1, pp. 75–78. (In Russian)
- Reshetnikov Yu.S. *Ekologiya i sistematika sigovykh ryb* [Ecology and systematics of coregonid fish]. Moscow: Nauka, 1980, 300 p. (In Russian)
- Reshetnikov Yu.S. *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) – evropejskaya ryapushka [Vendace *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758)]. *Atlas of Russian freshwater fishes. Vol. 1*. Moscow: Nauka, 2003, 379 p. (In Russian)
- Reshetnikov Yu.S. *Coregonus albula* [*Coregonus albula*]. *Fish in the reserves of Russia. Vol. 1. Freshwater fish*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 2010, 628 p. (In Russian)
- Shteynfeld A.L. Zapasy ryapushki v ozerakh BSSR i perspektivy ikh uvelicheniya [Vendace stock in Belarussian lakes and perspectives of its increasing]. *Tr. 10 konferentsii po izucheniyu vnutrennikh vodoemov Pribaltiki*. Minsk, 1964, pp. 49–55.
- Smitt F.A. *Kritisk förteckning öfver de i Riksmuseum befintliga salmonider. Kongl. Sv. Vet. Akademiens Handlingar*. Stockholm: P.A. Norstedt & Söner. Band. 21, 1886, no. 8, pp. 1–290.
- STATISTICA (data analysis software system), version 10. StatSoft, Inc. 2011. www.statsoft.com
- Sterligova O.P. O kil'ce *Coregonus albula* kiletz Michailowsky Onezhskogo ozera [About kiletz *Coregonus albula* kiletz Michailowsky of Lake Onega]. *Salmonid fish (Salmonidae) of Karelia. Iss. 1*. Petrozavodsk: Institute of Biology, Karelian Branch of the USSR Academy of Sciences, 1972, pp. 70–73. (In Russian)
- Stolbunov I.A. Osobennosti morfologii i rosta evropejskoj ryapushki verhnevolzhskikh vodoemov [Features of morphology and growth of vendace of Upper Volga water bodies]. *Ichthyological studies of inland water bodies. Materials of International scientific conference*. Saransk: Mordovian State University, 2007, P. 159–162. (In Russian)
- Strelnikov A.S., Permitin I.E. Ikhtiofauna oz. Pleshcheevo i sostoyanie rybolovstva [Ikhtiofauna and state of fisheries in Lake Pleshcheyevo] *Funktsionirovanie ozernykh ekosistem. Trudy IBVV AN SSSR*, 1983, vol. 51 (54), pp. 97–112. (In Russian)
- Svirelin A. Pereslavskoe ozero, Rybnaya sloboda i rybnaya lovlya na ozere [Lake Pereslavskoye, Rybnaya Sloboda and fish catching on the lake]. *Archive of historical and practical data about Russia, which is publishing by N. Kachalov. Book 5*. St. Petersburg: Julius Andreyevich Bokrash Publishers, 1863, 37 p. (In Russian)
- Veselov E.A., Lastochkin D.A. Pereyaslavskoe (Pleshcheevo) ozero [Lake Pereyaslavskoye (Pleshcheyevo)]. *Fisheries of Ivanovo industrial region and its prospects*. Ivanovo branch of the All-Union Research Institute of Lake and River Fisheries. Moscow–Ivanovo: Association of State Book and Magazine Publishers. 1933, pp. 7–9. (In Russian)
- Zamahaev D.F. O tipah razmerno-polovykh sootnoshenij u ryb [On the types of ratios of body size and sex in fish]. *Proceedings of the Moscow Technical Institute of Fish Industry and Fisheries (Mosrybvtuz)*, 1959, Iss. 2, pp. 183–209. (In Russian)
- Zhukov P.I. *Ryby Belorussii* [Fish of Belorussia]. Minsk: Science and technology, 1965, 416 p. (In Russian)

MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL FEATURES OF PERESLAVL VENDACE (*COREGONUS ALBULA*) POPULATION AT THE BEGINNING OF XXI CENTURY

E. A. Borovikova, M. I. Malin

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia, e-mail: elena.ibiw@gmail.com*

The morphological and ecological features of the Pereslavl vendace – an endemic population of *Coregonus albula*, that inhabits Lake Pleshcheyevo, were studied. Characteristics of growth rate of fish and fecundity of females as well as of size, age and sexual structures of the population were analysed for the period 2013–2017. It was shown that the decreasing of size and growth rate and fecundity is the main trend for the contemporary population of vendace of this lake. We suppose these changes are the result of increasing of number of population after the Pereslavl vendace fishing was forbidden at the end of last century. The rise of intraspecific competition especially during summer bottom hypoxia leads to decreasing of growth rate and size of vendace in Lake Pleshcheyevo.

In addition, the results of comparing of morphological parameters of two sympatric phylogenetical lineages of vendace of Lake Pleshcheyevo (E and ALBP2) are discussed. It is important that in spite of high genetic differentiation and different origin of these lineages, morphological diversification of their representatives is very small, and all specimens belong to the same species *Coregonus albula*.

Keywords: Pereslavl vendace, Lake Pleshcheyevo, morphological features, population structure, phylogenetic line