

Динамика популяции европейской ряпушки *Coregonus albula* Сямозера (Республика Карелия)

О. П. СТЕРЛИГОВА, Н. В. ИЛЬМАСТ

Институт биологии КарНЦ РАН
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
E-mail: ilmast@karelia.ru

Статья поступила 25.05.2015

Принята к печати 24.07.2015

АННОТАЦИЯ

В работе на основе многолетних данных (более 75 лет) прослеживается динамика популяции ряпушки Сямозера и дается оценка ее современного состояния. Проанализированы основные биологические показатели (длина и масса тела, пол, стадия зрелости, плодовитость), рассматриваются причины изменения численности ряпушки в разные годы.

Ключевые слова: европейская ряпушка, пресноводные экосистемы, эвтрофирование, биологические инвазии.

Европейская ряпушка *Coregonus albula* (L.) – широко распространенный вид в озерах и водохранилищах европейской части России, относящийся к бассейнам Балтийского, Белого и Баренцева морей. На востоке ареала (бассейн р. Печора) встречается совместно с сибирской ряпушкой *Coregonus sardinella* Val., где образует гибридные формы [Берг, 1948; Решетников, 1980; Рыбы..., 2010].

В Республике Карелия европейская ряпушка отмечена в 332 из 800 обследованных озер. Северной границей ее распространения в Карелии является Иовское водохранилище, в России – оз. Имандра (Мурманская обл.). По современным представлениям, подвидов нет [Решетников, 1980], но выделяют мелкую и крупную ее формы [Покровский, 1953; Потапова, 1978]. В водоемах Карелии мелкая форма выявлена в 272, крупная – в 60 озерах. В некоторых водоемах (Онежское, Ладожское,

Топозеро, Венер, Умбозеро, Нюкозеро и Толвоярви) отмечено совместное обитание двух форм ряпушки. Однако в большинстве водоемов с крупной ряпушкой мелкая форма не встречается. Самыми крупными формами ряпушки являются рипус – эндемик Ладожского озера и килец – эндемик Онежского озера [Дятлов, 2002; Бабий, Сергеева, 2003]. Две формы ряпушек значительно отличаются по размерам, срокам созревания, плодовитости и продолжительности жизни.

Цель работы – оценить современное состояние и динамику популяции ряпушки Сямозера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала по ряпушке проводился непрерывно, начиная с 1970 г. Рыбу для анализа до 2000 г. брали из промысловых ору-

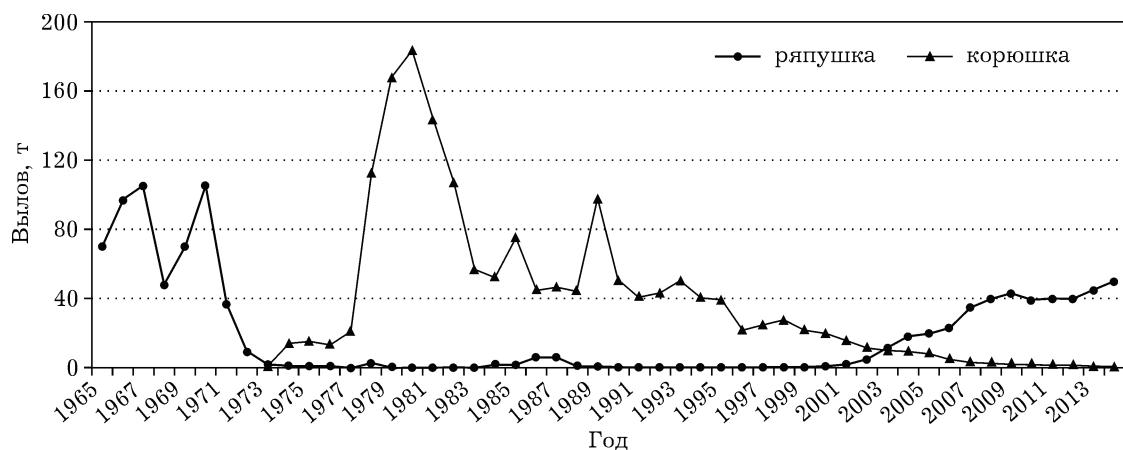
дий лова – мереж, неводов, с 2001 г. – из опытных сетных уловов. Общий объем собранного и обработанного материала составил 5780 экз. Анализировались следующие показатели ряпушки: длина по Смиту (ас), масса, пол, стадия зрелости, плодовитость. Возраст определялся по чешуе. При камеральной обработке материала использовали общепринятые методики [Чугунова, 1959; Правдин, 1966]. Рост рыб анализировался по данным прямых наблюдений. Для сравнительного анализа состояния ряпушки Сямозера с более ранними исследованиями использованы литературные данные.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сямозеро – крупный рыбопромысловый водоем, расположенный в южной части Карелии ($61^{\circ}55'$ с. ш., $33^{\circ}11'$ в. д.). Площадь водосбора – 1610 км², зеркала – 266 км², наибольшая длина – 24,6 км, ширина – 15,1 км, средняя глубина – 6 м, максимальная – 24 м [Озера..., 1959]. Анализ многолетних исследований (более 75 лет) свидетельствует, что водоем за этот период претерпел значительные изменения в гидрологическом, гидрохимическом, гидробиологическом режимах в связи с антропогенным воздействием [Смирнов, 1939; Труды..., 1959, 1962; Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002].

В Сямозере обитает 20 видов рыб, и до 1970 г. ряпушка являлась основной промысловой рыбой. Ее учтенные уловы с 1932 по 1990 г. колебались от 0,05 (1992 г.) до 105 т

(1970 г.) (см. рисунок). В 1945–1946 гг. ряпушки в уловах практически не оказалось. Поколение 1947–1948 гг. стало урожайным и обеспечило повышение уловов. Затем в 1959 и 1962 гг. вылов ее значительно снизился в связи с реорганизацией рыбной промышленности, в 1964–1970 гг. снова наблюдалось повышение уловов ряпушки, а с 1971 по 2002 г. отмечалось резкое падение ее уловов. Последняя депрессия связана с изменением экологических условий: нарушение естественного воспроизводства в результате эвтрофирования и случайное проникновение в водоем (1968 г.) нового вида – корюшки [Стерлигова и др., 2002]. Уловы корюшки за эти годы значительно выросли (в 1980 г. – 180 т), она практически вытеснила ряпушку (через выедание ее молоди) из водоема. Начиная с 2003 г. отмечается устойчивое увеличение численности в водоеме ряпушки, в 2014 г. ее вылов составил 50 т. Это происходит на фоне резкого снижения вылова корюшки с 30 т в 2004 г. до 0,5 т в 2012 г. В уловах 2013–2014 гг. она встречалась крайне редко. Одной из причин снижения численности корюшки является 100 % заражение паразитом рода *Glugea*. Являясь внутриклеточными организмами, они вызывают гипертрофию клеток слизистой кишечника и приводят к уменьшению всасывающей и секретирующей поверхности [Сафрыгина, 1979]. Анализ наших наблюдений свидетельствует о том, что паразит рода *Glugea* способен вызвать и паразитарную кастрацию. Исследования, проводимые за состоянием гонад корюшки, показали, что более



Динамика промысловых уловов корюшки и ряпушки Сямозера

Таблица 1
Возрастной состав ряпушки Сямозера

Годы	Возраст рыб								Число рыб	
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+		
1954–1962	—	39,5	45,8	13,5	1,0	0,2	—	—	—	3336
1969–1972	—	30,7	13,2	53,1	2,0	1,0	—	—	—	1200
1973–1975	—	4,1	8,1	9,6	15,7	50,0	10,5	1,8	0,2	500
1976–1985	—	56,5	19,7	13,2	3,7	1,1	3,3	2,4	0,1	400
1986–1994	—	12,0	53,9	33,0	1,0	0,1	—	—	—	860
1995–2002	—	10,0	48,6	29,1	8,2	2,3	1,0	0,4	0,4	480
2003	4,2	62,5	14,2	18,3	0,8	—	—	—	—	320
2004	—	43,0	33,4	13,6	10,0	—	—	—	—	550
2005–2010	—	44,0	40,0	12,0	4,0	—	—	—	—	820
2011–2014	5,0	53,0	25,0	15,0	2,0	—	—	—	—	650

половины их веса приходилось на цисты. Вероятно, этот паразит и стал основным регулятором численности корюшки в Сямозере [Иешко, Малахова, 1982].

Места обитания ряпушки в озере меняются посезонно и связаны с температурными, газовыми и кормовыми условиями. Наибольшие скопления в водоеме наблюдаются в нерестовый период. Не обнаружена ряпушка в заливах Лахта и Чуйнавалок, где отмечается низкое содержание кислорода.

Ряпушка Сямозера относится к короткоцикловым рыбам, ее популяция представлена девятью возрастными группами от 0 до 8+, преобладают рыбы до 4 лет (табл. 1). Соотношение возрастных групп в нерестовом стаде изменяется по годам в зависимости от урожайности поколений. Как видно из данных таблицы, основу уловов с 1954 по 1962 г. составляла ряпушка 1–2+ (85 %), с 1969 по 1972 г. доминировали рыбы 3+ (53 %), с 1973 по 1975 г. – рыбы 4–6+ (76 %), с 1976 по настоящее время снова преобладают рыбы 1–3+.

Для ряпушки характерна значительная вариабельность роста. За многолетний период исследований длина ряпушки варьировала от 7 до 22 см, масса – от 3 до 126 г. Более мелкие размеры отмечены в 1932–1936 и 1954–1956 гг., а более крупные – с 1958 по 1962 г., с 1974 по 1997 г. и особенно в 2003–2004 гг. Установлено, что при падении численности ряпушки в озере отмечается заметное увеличение ее темпа роста и среднего размера.

Ряпушка Сямозера растет сравнительно быстро, достигая к концу первого года жизни 7–12 см длины и 3–13 г массы, второго – 11–16 см и 11–42 г, третьего – 11–21 см и 14–70 г (табл. 2). До 1970-х гг. сямозерская ряпушка относилась к группе мелких европейских форм. В настоящее время она ближе к крупной форме ряпушек водоемов Карелии (см. табл. 2, 3).

Ряпушка Сямозера нерестится во второй половине октября при температуре воды 2,5 °С. Нерест начинается при открытой воде и завершается подо льдом. Предпочитаемые грунты для нереста – песчаные, песчано-каменистые и песчаноилистые на глубине 2–6 м [Вебер, 1962]. Инкубационный период длится около полугода при температуре воды 1–2 °С. Вылупление личинок по срокам совпадает со временем распаления льда. Личиночная стадия продолжается 40–42 дня. Обычно созревание сямозерской ряпушки наступает в возрасте 1+ как у самцов, так и у самок, исключение составляют 1959, 1979, 1988–1989 гг., 2003–2004 гг., когда в нерестовом стаде отмечались половозрелые самцы в возрасте 0+, среди самок такого явления не наблюдалось [Вебер, 1962; Титова, Стерлигова, 1977; Стерлигова и др., 2002; Ильмист, Стерлигова, 2005].

У ряпушки Сямозера отмечаются резкие колебания в количестве продуцируемой икры в отдельные годы, что объясняется изменением длины, массы и возраста самок (см. табл. 3). Плодовитость ряпушки Сямозера в

Таблица 2

Линейно-весовой рост ряпушки Сямозера

Годы	Возраст рыб						
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+
Длина (ас), см							
1954–1962	8,6	12,2	13,8	15,4	16,7	17,0	18,1
1969–1972	10,1	13,0	15,5	16,2	17,6	19,0	—
1973–1979	9,4	15,0	17,3	18,8	19,5	20,5	21,5
1980–1983	10,6	13,1	16,3	17,9	22,0	—	—
1984–1990	11,1	15,4	17,2	19,4	21,6	22,0	—
1991–1994	10,3	13,3	16,5	18,7	19,6	22,5	—
1995–2002	10,5	14,2	17,0	19,6	20,4	22,0	23,0
2003	11,2	16,6	18,1	20,5	22,3	—	—
2004	—	14,5	18,0	19,6	21,0	—	—
2005–2010	—	13,8	16,7	18,0	19,2	—	—
2011–2014	10,8	14,8	17,3	18,7	19,5	—	—
Масса, г							
1954–1962	7,0	18,8	27,4	38,1	46,4	47,0	50,0
1969–1972	10,0	24,2	39,2	50,0	57,2	70,0	—
1973–1979	9,5	31,8	56,8	88,2	90,0	97,0	110,0
1980–1983	10,2	22,5	39,8	55,2	68,7	—	—
1984–1990	11,8	38,2	56,0	88,0	106,2	118,0	—
1991–1994	9,0	23,8	43,3	67,5	73,3	115,0	—
1995–2002	10,0	29,8	52,5	82,8	98,5	120,0	125,0
2003	11,0	50,0	70,0	95,0	123,0	—	—
2004	—	43,0	68,0	90,0	115,0	—	—
2005–2010	—	29,2	50,0	84,0	95,0	—	—
2011–2014	11,0	32,0	58,0	90,0	98,0	—	—

1950-е гг. для первых возрастных групп половозрелых рыб (1–3+) равнялась 2520, 3280 и 4100 икринок соответственно при относительной плодовитости 123–131 (в среднем 127). В 1975 г. в связи с доминированием рыб 4–7+ плодовитость колебалась от 13 350 до 20 000 икр. В 1985 г. при преобладании в уловах рыб 1–3+ она варьировала от 6120 до 11 000 икр. С 2000 г. по настоящее время плодовитость у рыб в возрасте 1–3+ колеблется в незначительных пределах (см. табл. 3). Диаметр икринок у впервые нерестящихся рыб равен 1,2 мм, у рыб старшего возраста – 1,5 мм.

Многочисленные данные по питанию ряпушки позволили охарактеризовать питание всех ее возрастных групп [Смирнов, 1939; Соколова, Филимонова, 1962; Бушман и др., 1990; Стерлигова и др., 2002]. Ведущими формами зоопланктона в питании ряпушки Ся-

мозера являются массовые формы: *Bosmina coregoni* (Baird), *B. obtusirostris* (Sars), *Holopedium gibberum* (Zaddach), *Eudiaptomus gracilis* (Sars). При этом ряпушка активно выбирает как ранее, так и сейчас таких крупных раков, как *Leptodora kindtii* (Focke), *Bythotrephes cederstroemii* (Schoeldler).

Выклев личинок ряпушки Сямозера происходит в мае. Личинки на первых этапах смешанного питания используют шесть видов кольвраток, молодь ветвистоусых (6 видов) и веслоногих (5 видов) ракообразных. Средний индекс потребления (рассчитан по восстановленному весу) для 274 личинок колебался от 3 до 2257, составляя в среднем 345 %.

В октябре сеголетки ряпушки питались ветвистоусыми (51,7 %) и веслоногими (48,3 %) ракообразными, среди которых доминировали *E. gracilis* (34,9 %), *B. coregoni* (24,9 %), *H.*

Т а б л и ц а 3

Абсолютная (АП) и относительная (ОП) плодовитость ряпушки Сямозера

Возраст	Длина (ас), см	Масса, г	АП, икр.	ОП, икр./г	N
1954 г.					
1+	12,3	19,0	2520	131	10
2+	13,5	26,0	3280	127	10
3+	14,7	33,5	4090	123	8
1975 г.					
4+	19,3	87,5	13 350	153	20
5+	20,5	109,0	16 360	146	43
6+	21,5	121,0	17 290	144	10
7+	21,6	127,0	20 000	142	3
1985 г.					
1+	15,5	36,0	6120	173	21
2+	17,2	55,0	8200	149	85
3+	18,8	82,0	11 000	134	52
2000 г.					
1+	14,0	28,8	4200	146	27
2+	16,7	51,0	7800	153	105
3+	19,1	80,5	12 000	149	82
4+	20,0	95,1	14 000	147	11
2003 г.					
1+	17,0	55,0	7600	145	65
2+	18,0	69,0	9800	142	40
3+	20,0	94,0	11 000	118	14
2004 г.					
1+	16,5	45,0	6600	145	54
2+	18,3	70,0	9000	135	40
3+	19,6	85,0	11 000	129	10
2013 г.					
1+	15,1	38	6000	158	65
2+	17,0	55,0	8100	147	25
3+	18,7	90	13 000	144	15

gibberum (12,5 %). Индекс наполнения желудков колебался от 6 до 160, составляя в среднем 55 %.

В марте индекс наполнения желудков снижается до 15 %, основной пищей в это время служат веслоногие ракообразные, среди которых первое место занимает *E. gracilis* (81,8 %). Повышение интенсивности питания у молоди начинается уже в апреле (индекс наполнения желудков увеличивается до 112 %).

Основу летнего и осеннего питания на втором и третьем годах жизни ряпушки составляют ветвистоусые ракообразные, из которых в желудках преобладают *B. coregoni*, *D. longispina*, *D. cristata*, *Bythotrephes longimanus* (Leydig), *L. kindtii*. Доля ветвистоусых ракообразных невелика в летние месяцы откорма (3,2 %) и возрастает осенью (31,7 %). Индексы наполнения желудков невелики, однако высокие летние температуры воды и по-

чи круглосуточное питание в условиях северного лета создают благоприятные условия для откорма ряпушки.

Основу рациона составляют ветвистоусые раки, доля веслоногих не превышает 10 %, в небольшом количестве встречаются коловратки и прочие организмы.

Отметим, что практически все три первые возрастные группы ряпушки питаются исключительно планктонными организмами. Только в короткие периоды вылета насекомых ряпушка переходит на питание ими, в это время воздушные насекомые составляют до 99 % от веса всего пищевого комка. В течение всего вегетационного периода ряпушка наиболее активно питается при сравнительно низкой температуре воды – 16–17 °C. С прогревом поверхностного слоя воды до 22 °C отмечалось частичное угнетение питания. В это время рыбы имели минимальные индексы наполнения желудков и держались на глубине. Ряпушка и сейчас является единственным видом рыб в Сямозере, у которого основным кормом является зоопланктон.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ исследований показал, что причинами низкой численности ряпушки (с 1970 по 2000 г.) являлось нарушение условий естественного воспроизводства в период длительной инкубации (6–7 мес.), вызванное заилиением нерестилищ в результате процессов эвтрофирования. Слой осадконакопления достигал 11 мм. Другая причина повышенной смертности ряпушки на ранних стадиях – это выедание ее икры беспозвоночными и рыбами – ершом и корюшкой [Стерлигова, Павловский, 1984; Стерлигова и др., 2002]. С повышением трофического статуса (вследствие эвтрофирования) в водоеме создались хорошие условия нагула и роста ряпушки, но дефицит растворенного в воде кислорода в период длительной инкубации вызывает повышенную гибель ее икры. Это явление наблюдается также и во многих водоемах европейской части ареала, где гибель сиговых рыб в природе достигает 90 % [Salojarvi, 1982; Selgeby, 1982; Zuromska, 1982]. Ухудшение условий воспроизводства привело к перестройкам в составе рыбного населения.

Предпочтение и наилучшие условия для выживания в Сямозере получили и получают рыбы с весенним и летним нерестом и коротким сроком инкубации (корюшка, окуневые и карповые).

В настоящее время в связи с замедлением темпов эвтрофирования, что связано с запретом мелиоративных работ вокруг озера, а также с уменьшением количества сельхозугодий и животноводческих ферм, водоем медленно, но возвращается в свое исходное состояние. Появление ряпушки и увеличение ее численности в водоеме это подтверждает.

Работа выполнена при финансовой поддержке программ ОБН РАН “Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий”, Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”, Минобрнауки РФ (НШ-1410.2014.4; Соглашение 8101), федерального бюджета на выполнение государственного задания темы № 0221-2014-0005, гранта РФФИ № 12-04-00022а.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабий А. А., Сергеева Т. И. Крупная ряпушка – кильц *Coregonus albula* Онежского озера // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 23, № 3. С. 345–351.
Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Наука, 1948. Т. 1. 466 с.
Бушман Л. Г., Стерлигова О. П., Павловский С. А. Экологические основы формирования кормовой базы промысловых водоемов Карелии // Биологические ресурсы внутренних водоемов и их использование. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1990. С. 46–60.
Вебер Д. Г. Некоторые данные о размножении ряпушки Сямозера // Мат-лы по ихтиологии и гидробиологии водоемов Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1962. С. 7–16.
Дятлов М. А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
Иешко Е. П., Малахова Р. П. Паразитологическая характеристика зараженности рыб как показатель экологических изменений в водоемах // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. С. 161–175.
Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. Оценка состояния популяции ряпушки Сямозера // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. С. 285–290.
Озера Карелии: природа, рыбы и рыбное хозяйство: справочник. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. 618 с.
Покровский В. В. Ряпушка озер Карело-Финской ССР. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1953. 107 с.

- Потапова О. И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука, 1978. 133 с.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П., Макарова Н. П., Малахова Р. П., Помазовская И. В., Смирнов Ю. А. Изменение структуры рыбного населения эвтрофицируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Рыбы в заповедниках России: в 2 т. / под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. Т. 1. 627 с.
- Сафыргина Т. В. Микроспоридиоз азовского судака // Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб. Л., 1979. С. 94–95.
- Смирнов А. Ф. Рыболовство на Сямозере // Тр. Карел. пед. ин-та. 1939. Т. 1. С. 127–168.
- Соколова В. А., Филимонова З. И. Питание рыб Сямозера // Тр. Сямозер. комплексн. экспедиции. Петрозаводск: Карелия 1962. Т. 2. С. 114–139.
- Стерлигова О. П., Павловский С. А. Экспериментальное изучение выедания икры сига *Coregonus lavaretus* L. (Salmonidae) ершом *Gymnocephalus cernua* (L.) и беспозвоночными // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 6. С. 1036–1039.
- Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А. Экосистема Сямозера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 120 с.
- Титова В. Ф., Стерлигова О. П. Ихтиофауна Сямозера // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. С. 125–185.
- Труды Сямозерской комплексной экспедиции. Петрозаводск: Карелия, 1959. Т. 1. 238 с.
- Труды Сямозерской комплексной экспедиции. Петрозаводск: Карелия, 1962. Т. 2. 270 с.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 162 с.
- Salojarvi K. Spawning ecology, larval food supplies and causes of larvae mortality in the whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) // Pol. Arch. Hydrobiol. 1982. N 29. P. 159–178.
- Selgeby J. H. Decline of lake herring (*Coregonus artedii*) in Lake Superior: an analyses of the Wisconsin herring fishery, 1936–1978 // Can. Journ. Fish. Aquat. Sci. 1982. N 39. P. 554–563.
- Zuromska H. Egg mortality and its causes in *Coregonus albula* L. and *Coregonus lavaretus* L. in two Masurian lakes // Pol. Arch. Hydrobiol. 1982. N 29 (1). P. 123–157.

Population Dynamics of the Vendace (*Coregonus albula*) of Lake Syamozero

O. P. STERLIGOVA, N. V. ILMAST

*Institute of Biology, Karelian Scientific Centre, RAS
185910, Petrozavodsk, Pushkinskaya str., 11
E-mail: ilmast@karelia.ru*

Dynamics of the vendace of Lake Syamozero was monitored on the basis of the data collected for more than 75 years, and the evaluation of the present condition of the fish was given. The main biological parameters of the fish (body length and mass, gender, maturity, fecundity) were analyzed. The causes of the variations in the vendace number from year to year were considered.

Key words: vendace, freshwater ecosystems, eutrophication, biological invasions.