

УДК 597.553.2.574.3

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РЯПУШКИ *COREGONUS ALBULA* (SALMONIDAE: COREGONINAE) СЯМОЗЕРА В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

© 2024 г. О. П. Стерлигова¹, Н. В. Ильмаст^{1, *}, Л. В. Аникиева¹

¹Институт биологии Карельского научного центр РАН – ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

*E-mail: ilmast@mail.ru

Поступила в редакцию 11.08.2023 г.

После доработки 22.09.2023 г.

Принята к публикации 05.10.2023 г.

Представлены результаты многолетних исследований динамики популяционных показателей европейской ряпушки *Coregonus albula* оз. Сямозеро в периоды с разными условиями обитания. Ряпушка – самый многочисленный вид рыб водоёма – на протяжении 39 лет (1932–1970) являлась здесь основным объектом промысла (60% общего вылова рыбы). С 1971 по 2000 г. в водоём существенно увеличился приток биогенов, вызванный усилением хозяйственной деятельности человека на водосборе. Это привело к изменению гидрохимического и гидробиологического режима озера. В результате сложились благоприятные условия для нагула ряпушки. Биомасса зоопланктона, её основного корма, с 1950 по 2000 г. увеличилась в пять раз (с 0.4 до 2.1 г/м³). Однако значительно ухудшились условия воспроизводства ряпушки вследствие заиливания нерестилищ, это приводило к гибели икры при длительном периоде её эмбриогенеза (6–7 мес.). Снижению численности ряпушки в 1971–2000 гг. способствовало также случайное проникновение в водоём нового вида – европейской корюшки *Osmerus eperlanus*. На протяжении длительного времени (около 15 лет) ряпушка не встречалась ни в уловах, ни в питании хищных видов рыб озера. В последние годы с уменьшением влияния деятельности человека на озеро и исчезновением в 2015 г. корюшки вследствие её заражения паразитом ряпушка начала восстанавливать свою численность.

Ключевые слова: ряпушка *Coregonus albula*, жизненный цикл, мониторинг, эвтрофирование, биологическая инвазия, Сямозеро.

DOI: 10.31857/S0042875224040023 EDN: EYIWTX

Среди основных проблем лимнологии центральное место занимают вопросы эвтрофирования многих озёр. Изучение реакции водных сообществ на этот процесс является одной из актуальных задач современных экологических исследований (Одум, 1975; Россолимо, 1977; Решетников и др., 1982, 2020; Amundsen et al., 1999; Дгебуадзе, 2000, 2014; Inderjit et al., 2005; Криксунов и др., 2010; Алимов и др., 2013; Фрумин, Гильдеева, 2013). Изменения в пресноводных экосистемах происходят как под влиянием климата (температура, водность), так и при активной деятельности человека. Обычно эвтрофирование водоёмов начинается с увеличения притока биогенов (азот, фосфор). Затем наблюдается снижение прозрачности воды, отмечается дефицит кислорода, происходит усиленное образование детрита и заиливание грунтов. Всё это влияет на состояние всей экосистемы, где отмечаются су-

щественные изменения численности и биомассы, начиная с первых звеньев трофической цепи (фито- и зоопланктон, зообентос) и заканчивая рыбным населением (Решетников и др., 1982; Алимов, 1989; Чекрыжева, 1990; Бушман и др., 1991; Стерлигова и др., 2002; Павловский, 2014; Кучко, Савосин, 2020). В целом эвтрофирование приводит к неблагоприятным последствиям водопользования и водопотребления.

В отношении оз. Сямозеро за длительный период наблюдений (> 80 лет) проанализирована динамика популяционных показателей европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.), самой многочисленной рыбы водоёма. Необходимо отметить, что столь длительные наблюдения за состоянием рыбного населения пресноводных экосистем проводили и проводят лишь на немногих водоёмах Карелии и России в целом.

Сведения о образе жизни ряпушки содержатся в многочисленных научных работах (Смирнов, 1939; Труды ..., 1959, 1962; Сямозеро и перспективы ..., 1977; Решетников др., 1982; Стерлигова и др., 2002, 2016). Имеется незначительное число обобщающих работ по изучению состояния рыбного населения озёрных экосистем в изменяющихся условиях обитания и этот пробел необходимо восполнить.

Цель нашей работы — на основе результатов мониторинговых исследований проанализировать состояние популяции ряпушки Сямозера в естественном состоянии экосистемы и при антропогенном эвтрофировании.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сямозеро принадлежит к бассейну Балтийского моря. Площадь водоёма составляет 256 км², максимальная глубина 24.0 м, средняя — 6.0 м; грунты представлены илом, глиной, песком и рудой (рис. 1, 2; табл. 1).

По генезису озёрной котловины водоём относится к тектонико-ледниковому типу, по термическому режиму — к умеренному типу (Литинский, 1959; Озера Карелии, 2013). По цветности воды Сямозеро (41 мг платины/л) ближе к ме-

зогуозному классу, по содержанию фосфора — к мезотрофному типу (Китаев, 2007).

Сбор ихтиологического материала в Сямозере проводили с 1932 г., авторами — с 1970 г. (с незначительными перерывами). Рыб для анализа отбирали из уловов мерёж, ставных и тягловых неводов до 2000 г. (в период существования промыслового лова). Опытные (контрольные) ловы с 2001 г. осуществляли однотипным набором сетей (с ячейей от 14 до 60 мм), устанавливаемых на разных участках и глубинах. Камеральную обработку материала проводили по общепринятым методикам (Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Дгебуадзе, Чернова, 2009). Анализировали следующие показатели: длина рыбы по Смитту (*FL*), масса тела, пол, стадия зрелости гонад, плодовитость. Возраст ряпушки определяли по чешуе. Для изучения питания фиксировали желудочно-кишечные тракты 4%-ным формалином, содержимое которых исследовали согласно методическому пособию (Методическое пособие ..., 1974). Общий объём собранного и обработанного материала составил 12390 экз. ряпушки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ряпушку Сямозера относят к мелкой форме (Потапова, 1978). Её популяция характеризуется коротким жизненным циклом, насчитываю-

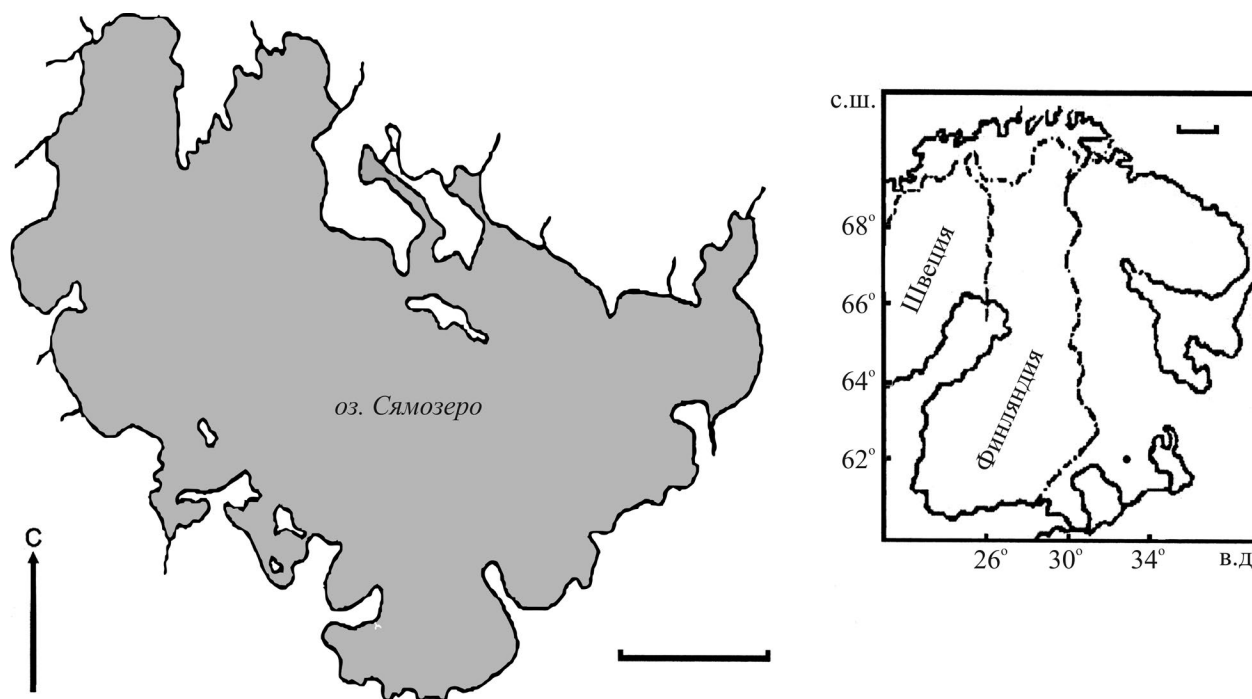


Рис. 1. Карта-схема оз. Сямозеро (•). Масштаб, км: основная карта — 200, выноска — 5.

Таблица 1. Лимнологические показатели оз. Сямозеро (61°55' с.ш., 33°11' в.д.) в разные годы

Показатель	1950-е ^а	1970-е ^б	1990–2000 ^в	2015–2020 ^г
Площадь водосбора, км ²	1610			
Площадь озера, км ²	266	256	256	256
Наибольшая длина, км	24.6			
Наибольшая ширина, км	15.1			
Максимальная глубина, м	24.5	24.0	24.0	24.0
Средняя глубина, м	6.7	6.0	6.0	6.0
Прозрачность, м	2.6–4.6	0.7–3.0	0.5–3.5	0.7–3.0
Цветность, мг платины/л	32	30	41	34
рН	6.2–7.4	6.0–7.0	6.4–7.3	6.4–7.4
Содержание О ₂ (поверхность/дно), мг/л	9.7/6.3	8.4/4.0	8.5/4.0	9.0/3.8
Свободный СО ₂ (поверхность/дно), мг/л	1.3/4.4	1.5/8.5	1.4/7.0	1.3/4.8
Суммарный азот, мг/л	0.07–0.28	0.40–0.86	0.20–0.72	0.08–0.42
Минеральный фосфор, мг/л:	Следы	0.004	0.002 (0.14)*	0.002 (0.09)*
Биомасса фитопланктона, г/м ³		2.8	3.8	2.8
Биомасса зоопланктона, г/м ³	0.4	1.7–2.4	1.6–2.1	1.5–2.0
Биомасса бентоса, г/м ²	2.1	2.0–3.8	1.0–4.0	1.2–3.5
Общий вылов рыбы, кг/га	4.2	7.5	5.2	—

Примечание. *В скобках приведено значение показателя в заливах озера, “—” — нет данных. Источники информации: ^а Труды ..., 1959; ^б Решетников и др., 1982; ^в Современное состояние ..., 1998; ^г наши данные.

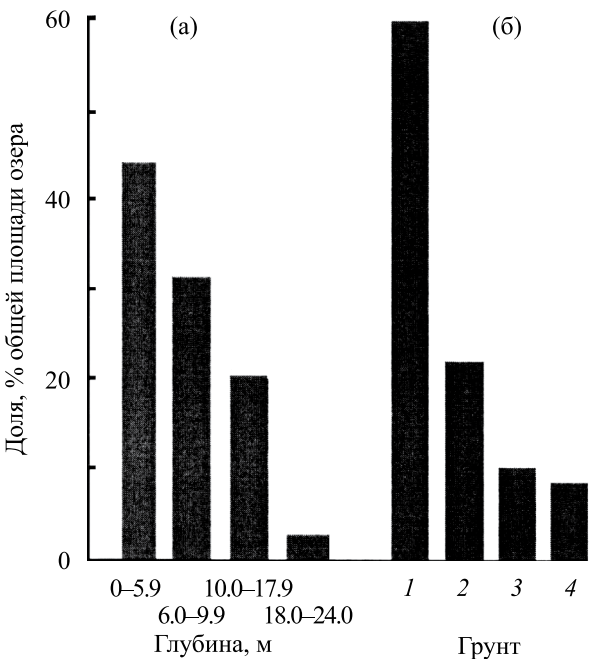


Рис. 2. Распределение площадей озера по глубинам (а) и по типу грунта (б): 1 — ил, 2 — руда, 3 — глина, 4 — глина и песок.

щим восемь возрастных групп, с преобладанием двухлеток (1+) и трёхлеток (2+). На протяжении многих лет ряпушка была основным промысловым видом рыб водоёма. Наибольший её промысловый вылов (105 т) был отмечен в 1970 г. С 1971 г. численность вида значительно снизилась, следовательно уменьшился и его вылов (рис. 3). При падении численности ряпушки увеличивались её средние размер и масса. В периоды высокой своей численности и низкой биомассы зоопланктона (0.3–0.5 мг/м³) в 1932–1936, 1954–1962 и 1969–1972 гг. ряпушка была мелче; при малой своей численности и богатой кормовой базе (биомасса зоопланктона 2.4 мг/м³) в 1973–1975 и 1984–1986 гг. — крупнее (табл. 2).

Нерестится ряпушка в Сямозере во второй половине октября при температуре воды 2.5°С на глубинах 2–6 м, на песчаных, песчано-каменистых грунтах. Эмбриональный период продолжается 6–7 мес. при температуре воды близкой к 0°С. Вылупление личинок по срокам

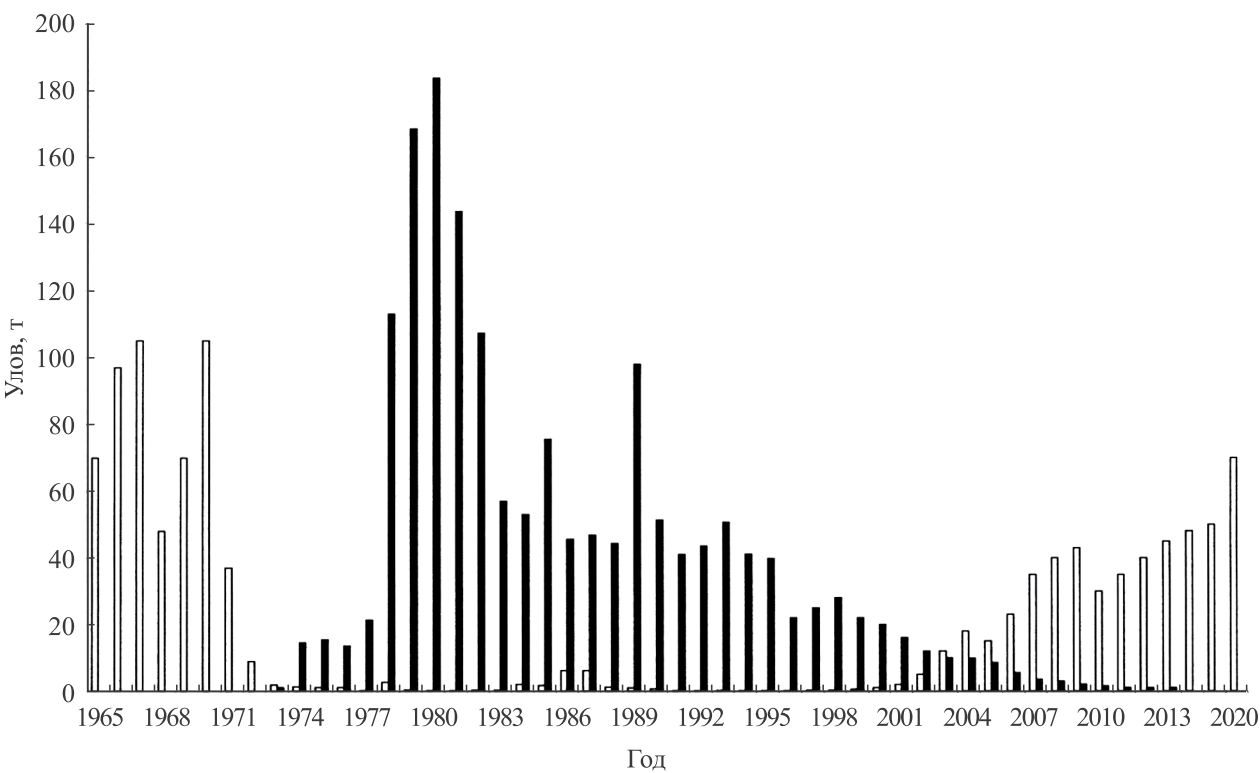


Рис. 3. Динамика годовых уловов при промысле ряпушки *Coregonus albula* (□) и корюшки *Osmerus eperlanus* (■) в оз. Сямозеро.

Таблица 2. Длина и масса ряпушки *Coregonus albula* оз. Сямозеро в разные годы

Годы	Возраст, лет							Число рыб, экз.
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
FL, см								
1932–1936 ^a	8.0	11.0	12.0	13.0	15.0	17.0		520
1954–1962 ^б	8.6	12.2	13.8	15.4	16.7	17.0	18.1	900
1969–1972 ^в	10.1	13.0	14.6	16.2	17.6	19.0		610
1973–1975 ^в	9.4	15.0	17.3	18.8	19.5	20.5	21.5	150
1984–1986 ^г	11.1	15.4	17.2	19.4	21.6	22.0	22.5	60
2015–2022 ^г	9.0	13.2	15.8	16.5	17.3	18.8	20.5	560
Масса, г								
1932–1936 ^a	8	10	14	22	32	45		520
1954–1962 ^б	9	19	27	38	46	48		900
1969–1972 ^в	10	24	37	46	58			610
1973–1975 ^в	9	12	34	56	80	95	110	150
1984–1986 ^г	11	38	56	80	100	120	120	60
2015–2020 ^г	10	24	40	52	60		300	560

Примечание. Источники информации: ^а Смирнов, 1939; ^б Вебер и др., 1962; ^в Титова, Стерлигова, 1977; ^г наши данные. Здесь и в табл. 3: FL – длина тела по Смитту.

Таблица 3. Плодовитость ряпушки *Coregonus albula* оз. Сямозеро в разные годы

Возраст, лет	Плодовитость		FL, см*	Масса, г*	Число рыб, экз.
	абсолютная, шт.	относительная, шт/г массы тела			
1954 ^а					
1+	2500	113	12.3	20	25
2+	3280	108	13.5	28	20
3+	4100	102	14.7	40	10
1973–1975 ^б					
4+	13350	153	19.3	88	20
5+	16360	146	20.5	110	43
6+	17300	144	21.5	120	10
7+	20000	142	22.6	130	3
1984–1986 ^в					
1+	7100	178	15.2	40	10
2+	9600	148	17.0	65	15
3+	12700	144	19.0	88	13
4+	13500	137	21.0	97	6
2015–2020 ^в					
1+	3100	130	13.7	24	36
2+	4600	124	16.0	37	24
3+	6800	117	17.6	58	6

Примечание. * Приведены средние значения. Источники информации: ^а Вебер и др., 1962; ^б Титова, Стерлигова, 1977; ^в наши данные.

совпадает со временем распада льда. Личиночная стадия продолжается 40–42 сут (Стерлигова и др., 2002).

Как самцы, так и самки в массе созревали в возрасте 1+. Исключение составляли 1959, 1979 и 1988–1989 гг., когда в нерестовом стаде ряпушки были отмечены половозрелые самцы в возрасте 0+. Это явление объяснимо высоким темпом роста сеголеток в указанные годы (Титова, Стерлигова, 1977; Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002). Среди самок такие особи не встречались. Сходную картину отмечали и ранее у ряпушки из оз. Белое и Рыбинского водохранилища (Носков, 1956).

Средняя абсолютная плодовитость ряпушки зависит в большей степени от массы тела, чем от возраста (табл. 3). В 1950-х гг. абсолютная плодовитость особей самых многочисленных первых возрастных групп (1+, 2+ и 3+) составляла соответственно 2500, 3280 и 4100 икринок. В 1973–1975 и 1984–1989 гг. при значительном увеличении среднего размера и массы особей

(вероятно, вселённая крупная ряпушка) плодовитость возросла в 2.5 раза.

За длительный период исследований питание ряпушки Сямозера существенных изменений не претерпело. Основным видом корма ряпушки являлся зоопланктон, преобладающими видами *Bosmina coregoni*, *Holopedium gibberum*, *Eudiaptomus gracilis*. При этом ряпушка активно выбирает и таких крупных рачков, как *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes cederstroemii*, и лишь в короткие периоды вылета насекомых ряпушка переходит на питание ими (Смирнов, 1939; Соколова, Филимонова, 1962; Бушман, 1982; Кучко, Ильмаст, 2018).

Личинки на первых этапах смешанного питания питаются коловратками, молодью ветвистоусых (Cladocera) и веслоногих (Copepoda) ракообразных. В мае молодь начинает интенсивно питаться. Основу пищи летом и осенью на втором и третьем году жизни ряпушки составляют ветвистоусые ракообразные, из которых в желудках преобладают *B. coregoni*, *Daphnia longispina*, *D. cristata*, *B. longimanus*, *L. kindtii*. Летние температуры воды и почти круглосуточное

питание в условиях северного лета создают наилучшие условия для откорма ряпушки. Отметим, что практически все три первые возрастные группы ряпушки питались исключительно планктонными организмами. В течение всего вегетационного периода ряпушка наиболее активно питалась при сравнительно низкой температуре воды: 16–17°C, с прогревом же поверхностного слоя воды до 22°C отмечалось снижение потребления пищи.

ОБСУЖДЕНИЕ

Относительно стабильной экосистема Сямозера была с 1932 (первые данные) по 1970 г. (табл. 1). С 1971 г. в водоём существенно увеличился приток биогенов (азот и фосфор), вызванный интенсификацией сельскохозяйственных работ, осушением болот и заболоченных лесов на водосборе, рубкой лесов, использованием береговой зоны под базы отдыха, садоводческие кооперативы и развитием рыбоводства (выращиванием радужной форели *Oncorhynchus mykiss* в садках). Это всё привело к ухудшению кислородного режима, возрастанию в воде концентраций углекислого газа, сероводорода, аммиака, закисного железа и сокращению видового разнообразия гидробионтов.

На этом фоне в Сямозере повышалась продукция организмов первых звеньев трофической цепи. Значительно увеличилась с 1971 по 2000 г. биомасса фитопланктона (с 2.8 до 3.8 мг/л), зоопланктона (с 1.7 до 2.1 г/м³) и бентоса (с 2.0 до 4.0 г/м²). В составе зоопланктона появились коловратки (Rotifera) – *Synchaeta stylata*, *S. pectinata*, *Polyarthra luminosa*, принадлежащие к группе индикаторов повышенной трофности. В структуре зоопланктона произошла замена длинноцикловых и крупных форм на короткоцикловые и мелкие (Бушман и др., 1991; Стерлигова и др., 2002; Кучко, Ильмаст, 2018).

Незначительное увеличение биомассы бентоса в озере происходило за счёт хирономид (Chironomidae), олигохет (Oligochaeta), моллюсков (Mollusca), менее чувствительных к антропогенному воздействию (Павловский, 2014). Трофический статус озера с 1970-х гг. приближается к мезотрофному типу, некоторые заливы оказались уже близки к эвтрофному типу (Сямозеро и перспективы ..., 1977; Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002, 2016; Китаев, 2007).

Изменения в экосистеме озера отразились и на состоянии рыбного населения, которое до 1960-х гг. было представлено 21 видом рыб (Смирнов, 1939; Вебер и др., 1962). В 1970-х гг. оно пополнилось ещё тремя видами, которые появились в озере в результате рыбоводных работ (пелядь *Coregonus peled*, угорь *Anguilla anguilla*) и при случайном заносе (корюшка *Osmerus eperlanus*) (Осипова, 1972; Стерлигова, 1979). В настоящее время в озере обитает 19 видов рыб, не отмечены рыбы-вселенцы (пелядь, угорь и корюшка), а также обитавшие ранее голавль *Squalius* (= *Leuciscus*) *cephalus* и обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* (Стерлигова и др., 2016).

Одной из причин депрессии популяции ряпушки явилось ухудшение условий нереста из-за значительного заиления её нерестилищ вследствие эвтрофирования водоёма. Слой осадконакопления достигал 11 мм ежегодно, это приводило к гибели икры при длительном периоде её эмбриогенеза (6–7 мес.). Также опытным путём было доказано выедание икры ряпушки ершом *Gymnocephalus cernua* и беспозвоночными (Стерлигова, Павловский, 1984).

Несомненно, сильное влияние оказал и случайный занос в водоём европейской корюшки (1968 г.). В озере корюшка прижилась, заняла экологическую нишу ряпушки, сформировав промысловую численность благодаря богатой кормовой базе (биомасса зоопланктона > 2.0 г/м³), а также значительным площадям для нагула и нереста. Известно, что при инвазиях важную роль приобретает фактор времени, определяющий конкретный момент вселения или проникновения нового вида в экосистему (Криксунов и др., 2010). После вселения нового вида экосистема проходит ряд фаз, и, по мнению Решетникова (2020. С. 301): "... сама может справиться с пришельцем".

Уловы корюшки значительно выросли с 0.02 т в 1970 г. до 182 т в 1980 г. (ранее такой объём составлял годовой вылов всех видов рыб на озере), а ряпушки уменьшились (рис. 3). Изучая питание корюшки в летний период, мы обнаруживали до 40 личинок ряпушки в одном её желудке. Подтверждено мнение многих учёных о том, что новые виды, вступая в контакты с аборигенными, могут значительно преобразовывать структуру биоценов, и их появление имеет экологические и экономические последствия (Одум, 1975; Правдин, 1977; Николаев

1979; Решетников и др., 1982; Williamson, 1996; Дгебуадзе, 2014).

Таким образом, выедание молоди на ранних стадиях развития и низкий уровень воспроизводства не позволили ряпушке увеличить свою численность несмотря на рыбоводные работы, проводимые на озере с 1976 по 1989 г. За этот период в водоём было выпущено 176 млн экз. личинок крупной ряпушки. При этом с 1984 по 1986 г. она лишь изредка попадала в сети летом. Затем на протяжении 15 лет (с 1987 по 2002 г.) ряпушка в уловах и в питании хищных рыб не встречалась.

С 1981 и по 1988 г. происходило снижение численности и падение уловов корюшки, что, вероятно, было связано с заражением особей вида микроспоридией *Glugea hertwigi* Weissenberg, 1921 (Малахова, Иешко, 1977). В 1980 г. (через 12 лет после появления корюшки в озере) паразит был выявлен только у одной из 200 обследованных рыб. На следующий год с мая по октябрь этот паразит дал резкий подъём экстенсивности заражения вида — с 60 до 90%. В 1982 г. экстенсивность заражения составила 100% (Иешко, Малахова, 1982). В начальный период эпизоотии было обнаружено поражение внутренних органов — почек, стенок желудка и кишечника. Но особенно уязвимым органом для поражения оказались гонады, причём заражённость самок корюшки была в 2.5 раза выше, чем самцов (индекс обилия 19.7 против 7.8 экз.).

Наши наблюдения показали, что если масса гонад составляла 210 мг, то масса цист — 240 мг. Число цист на гонадах самок варьировало от 1 до 1000 экз., т.е. самым поражаемым являются репродуктивные органы самок корюшки, это повлекло за собой паразитарную кастрацию рыб. Заражение микроспоридией явилось причиной массовой гибели корюшки и привело к снижению её численности и уловов. С 1989 по 2002 г. заражённость корюшки снизилась и уловы стабилизировались на уровне 50 т в год. Однако с 2002 и по 2009 г. в водоёме вновь было зафиксировано 100%-ное заражение корюшки этим же паразитом. Подтвердилось мнение паразитологов, которые предупреждали, что повторение заражения корюшки очень опасно для популяции в целом (Иешко и др., 2000; Аникиева и др., 2021), что и произошло в Сямозере. В эти годы резко сократилась её численность, что привело к падению уловов до 0.5 т в год. В 2013–2014 гг. корюшка как в водоёме, так и в питании хищных рыб (1.0%) отмечалась

крайне редко. С 2015 г. и по настоящее время корюшка в водоёме не зафиксирована (рис. 3).

Микроспоридия *G. hertwigi* была отмечена и у корюшки Великих Американских озёр и других водоёмов Канады и Северной Америки. Наиболее массовое заражение было зарегистрировано в озёрах Эри и Онтарио (Colby et al., 1972). Через 10 лет после появления корюшки в этих водоёмах она исчезла, и причина была та же самая — заражение рыб микроспоридией.

Практически одновременно с исчезновением из водоёма корюшки на водосборе оз. Сямозера значительно сократились масштабы деятельности человека (прекращены мелиоративные и сельскохозяйственные работы), в результате уменьшилось количество поступающих в озеро биогенов, а нерестилища ряпушки заиливались в меньших объёмах. С 2003 г. ряпушку вновь стали отлавливать сетями, в 2005 г. её вылов составил более 10 т, в 2009 г. — 42 т, в 2015 г. — 50 т, в 2020 г. — 70 т (рис. 3).

Сама ряпушка является важным объектом питания всех хищных рыб водоёма. В Сямозере до 1970 г. как в самом водоёме, так и в пище хищных рыб доминировала ряпушка, в 1980–1990-е гг. — корюшка. Работами ряда авторов показано, что при снижении численности основного кормового объекта хищники легко переключаются на другой более доступный объект, что и было отмечено в озере (Балагурова, 1963; Попова, 1979, 1982; Стерлигова и др., 2002, 2016). С 2010 г. значительную долю в пище хищников стала составлять ряпушка, это свидетельствует об увеличении её численности. На рис. 4 представлены спектры питания хищных видов рыб. По судаку *Sander lucioperca*, налиму *Lota lota* и окуню *Perca fluviatilis* в связи с их максимальным пищевым сходством данные по питанию объединены. У щуки *Esox lucius*, предпочитающей в основном прибрежные зарослевые участки озера, спектр питания существенно отличается.

В водоёме произошли существенные перестройки в структуре сообщества гидробионтов, соответственно и в трофических связях рыб, в которых основной поток вещества и энергии шёл по планктонному пути. Но если в 1940–1970-е гг. большая доля рыбопродукции приходилась на ряпушку, то 1980–1990-е гг. — на корюшку. С 2015 г. основной поток веществ и энергии в водоёме был направлен также по планктонному пути, но теперь, как и прежде (до появления корюшки в водоёме), с доминированием ряпушки.

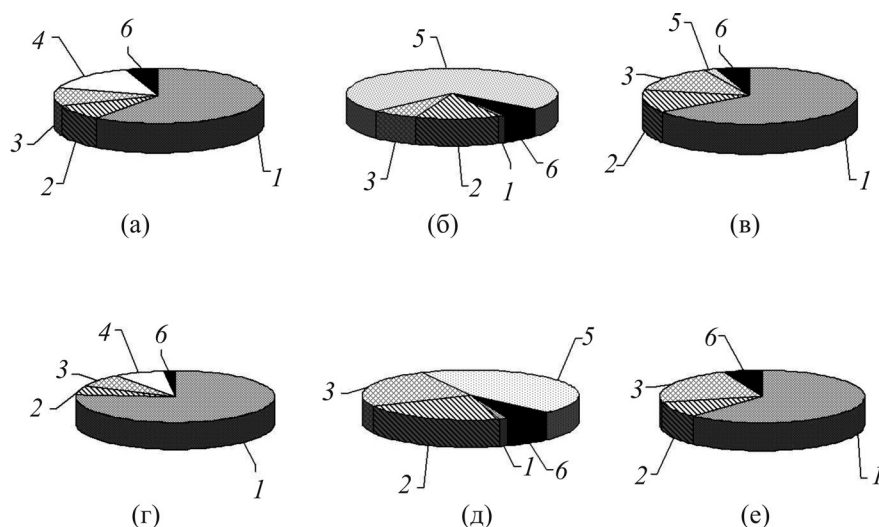


Рис. 4. Спектр питания (%) судака *Sander lucioperca*, окуня *Perca fluviatilis*, налима *Lota lota* и щуки *Esox lucius* в оз. Сямозеро в 1954–1956 (а, г), 1976–1980 (б, д) и 2015–2020 (в, е) гг.: а–в – объединённые данные по судаку, окуню и налиму; г–е – щука. Кормовые объекты: 1 – ряпушка *Coregonus albula*, 2 – ёрш *Gymnocephalus cernua*, 3 – окунь, 4 – плотва *Rutilus rutilus*, 5 – корюшка *Osmerus eperlanus*, 6 – прочее. Источники информации: 1960–е гг. – Балагурова, 1963; 1980–е гг. – Попова, 1982; 2015–2020 гг. – наши данные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние исследования экосистемы оз. Сямозеро позволили детально проанализировать её состояние: практически в естественных условиях (1932–1970 гг.), при значительном антропогенном воздействии (1971–2005 гг.) и последующем его снижении (с 2010 г. по настоящее время). На биологические показатели ряпушки Сямозера значительно повлияли изменения в экосистеме и случайное проникновение в водоём корюшки. В озере для нагула ряпушки сложились благоприятные условия с высокими показателями численности зоопланктона (более 2.0 г/м³) и плохие условия для её нереста в результате заиления её нерестилищ. Последнее, учитывая длительный период эмбрионального развития (6–7 мес.), привело к снижению численности вида.

В 1940–1950-е гг. водоём соответствовал олиготрофному типу. В 1960-е гг. были отмечены незначительные признаки его эвтрофирования. С 1970-х гг. и по настоящее время Сямозеро оказалось ближе к мезотрофному типу, а некоторые его заливы – к эвтрофному. Наши исследования ещё раз подтвердили постулат о том, что естественное эвтрофирование водоёмов протекает за тысячу лет и более, однако антропогенное эвтрофирование может происходить во много раз быстрее.

В настоящее время в связи со снижением процессов антропогенного эвтрофирования намечился незначительный возврат экосистемы

Сямозера в прежнее состояние. Этот процесс Решетников (2004) назвал реолиготрофированием. Ряпушка, с более коротким жизненным циклом и ранним созреванием (на первом–втором году жизни), быстрее начала восстанавливать утраченную численность.

Исследования за состоянием водоёма и его обитателей целесообразно продолжить. Приоритетными являются наблюдения, направленные на сохранение водных экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 151с.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука, 343 с.
- Аникиева Л.В., Иешко Е.П., Стерлигова О.П., Решетников Ю.С. 2021. Биологические инвазии: европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (L.) и микроспоридия *Glugea hertwigi* Weissenberg, 1911 // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 14. № 4. С. 2–14. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-4-2-14>
- Балагурова М.В. 1963. Биологические основы организации рационального рыбного хозяйства на Сямозерской группе озёр Карельской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 88 с.
- Бушман Л.Г. 1982. Изменения в структуре и продукции зоопланктона // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. С. 34–62.

- Бушман Л.Г., Павловский С.А., Стерлигова О.П. 1991. Реакция гидробиоценозов на усиление антропогенной нагрузки на Сямозеро // Биологические ресурсы внутренних водоемов и их использование. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 46–60.
- Вебер Д.Г., Кожина Е.С., Потапова О.И., Титова В.Ф. 1962. Материалы по биологии основных промысловых рыб Сямозера // Труды Сямозерской комплексной экспедиции. Т. 2. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР. С. 82–113.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2000. Экология инвазий и популяционных контактов животных // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 35–50.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2014. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 7. № 1. С. 2–8.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 315 с.
- Иешко Е.П., Малахова Р.П. 1982. Паразитологическая характеристика зараженности рыб как показатель экологических изменений в водоеме // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. С. 161–176.
- Иешко Е.П., Евсеева Н.В., Стерлигова О.П. 2000. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразитов корюшки (*Osmerus eperlanus*) // Паразитология. Т. 34. Вып. 2. С. 118–124.
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 395 с.
- Криксунов Е.А., Бобырев А.Е., Бурменский В.А. 2010. Обеспеченность ресурсами и ее роль в развитии инвазионных процессов // Журн. общ. биол. Т. 71. № 5. С. 436–451.
- Кучко Я.А., Ильмаст Н.В., Кучко Т.Ю. 2018. Характеристика зоопланктона Сямозера (Южная Карелия) по результатам многолетнего мониторинга // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 557–564. <https://doi.org/10.1134/S0002332918050090>
- Кучко Я.А., Савосин Е.С. 2020. Оценка состояния сообществ зоопланктона и макрозообентоса экосистемы Маслозера в зоне размещения форелевого хозяйства // Рыбоводство и рыб. хоз-во. № 5 (172). С. 10–19.
- Литинский Ю.Б. 1959. Геоморфология Сямозера // Тр. Сямозерской комплексной экспедиции. Т. 1. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР. С. 74–95.
- Малахова Р.П., Иешко Е.П. 1977. Изменение паразитофауны Сямозера за последние 20 лет // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР. С. 185–198.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Николаев И.И. 1979. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры // Экологическое прогнозирование. М.: Наука. С. 76–93.
- Носков Е.Д. 1956. Ряпушка Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 24 с.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир, 740 с.
- Озера Карелии. Справочник. 2013. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 464 с.
- Осинова В.К. 1972. Материалы по биологии корюшки Сямозера // Матер. отчет. сессии СевНИИРХ за 1971 г. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. С. 84–85.
- Павловский С.А. 2014. Сравнительная характеристика и многолетняя динамика макрозообентоса и основных биотопов озера Сямозеро // Тр. КарНЦ РАН. № 2. С. 140–146.
- Попова О.А. 1979. Роль хищных рыб в экосистемах // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука. С. 13–47.
- Попова О.А. 1982. Питание хищных рыб Сямозера после вселения корюшки // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. С. 106–145.
- Потапова О.И. 1978. Крупная ряпушка *Coregonus albula*. Л.: Наука, 132 с.
- Правдин А.М. 1977. Опыт экономической оценки мероприятий по рациональному использованию запасов Сямозера // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР. С. 208–232.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 376 с.
- Решетников Ю.С. 2004. Проблема ре-олиготрофирования водоемов // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 5. С. 709–711.
- Решетников Ю.С. 2020. О фазах вселения нового вида в пресноводные экосистемы // Успехи соврем. биологии. Т. 140. № 3. С. 294–305. <https://doi.org/10.31857/S0042132420030084>
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 248 с.
- Решетников Ю.С., Стерлигова О.П., Аникиева Л.В., Королева И.М. 2020. Проявление необычных свойств у рыб в новой ситуации на примере ряпушки *Coregonus albula* и корюшки *Osmerus eperlanus* // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 352–363. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030182>
- Россолимо Л.Л. 1977. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. Л.: Наука, 143 с.
- Смирнов А.Ф. 1939. Рыболовство на Сямозере // Тр. КГПИ. Т. 1. С. 127–168.
- Современное состояние водных объектов Республики Карелия. По результатам мониторинга 1992–1997 гг. 1998. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 188 с.

- Соколова В.А., Филимонова З.И. 1962. Кормовые ресурсы бентоса Сямозера // Труды Сямозерской комплексной экспедиции. Т. 2. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР. С. 37–55.
- Стерлигова О.П. 1979. Корюшка *Osmerus eperlanus* и ее роль в ихтиофауне Сямозера // Вопр. ихтиологии. Т. 19. Вып. 5. С. 793–800.
- Стерлигова О.П., Павловский С.А. 1984. Экспериментальное изучение выедания икры сиговых ершом и донными беспозвоночными // Там же. Т. 24. Вып. 6. С. 1036–1039.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В. и др. 2002. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 198 с.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С. 2016. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 224 с.
- Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. 1977. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР, 267 с.
- Титова В.Ф., Стерлигова О.П. 1977. Ихтиофауна // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР. С. 199–206.
- Труды Сямозерской комплексной экспедиции. 1959. Т. 1. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 270 с.
- Труды Сямозерской комплексной экспедиции. 1962. Т. 2. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 238 с.
- Фрумин Г.Т., Гильдеева И.М. 2013. Эвтрофирование водоемов — глобальная экологическая проблема // Экол. химия. Т. 22. № 4. С. 191–197.
- Чекрыжева Т.А. 1990. Видовой состав фитоперифитона некоторых озер и рек Карелии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 39 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Наука, 162 с.
- Amundsen P.-A., Staldivik F.J., Reshetnikov Yu.S. et al. 1999. Invasion of vendace *Coregonus albula* in a subarctic watercourse // Biol. Conserv. № 88. № 3. P. 405–413.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00110-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00110-4)
- Colby P.J., Spangler G.R., Hurley D.A., McCombie A.M. 1972. Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes // J. Fish. Res. Board Can. V. 29. № 6. P. 975–983.
<https://doi.org/10.1139/f72-141>
- Inderjit T.V., Cadotte M.W., Colautti R.I. 2005. The ecology of biological invasions: past, present and future // Invasive plants: ecological and agricultural aspects. Basel: Birkhäuser Verlag. P. 19–43.
https://doi.org/10.1007/3-7643-7380-6_2
- Williamson M. 1996. Biological invasions. London: Chapman and Hall, 220 p.

COMPARATIVE ANALYSIS OF POPULATION PARAMETERS OF THE VENDACE *COREGONUS ALBULA* (SALMONIDAE, COREGONINAE) IN LAKE SAMOZERO IN DIFFERENT HABITAT CONDITIONS

O. P. Sterligova¹, N. V. Ilmast^{1, *}, and L. V. Anikieva¹

¹Institute of Biology, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

*E-mail: ilmast@mail.ru

The results of long-term studies of the dynamics of population parameters of the vendace *Coregonus albula* in Lake Syamozero in periods with different habitat conditions are presented. The vendace is the most abundant fish species in the lake and was the main object of commercial fishing for 39 years (1932–1970) (60% of the total catch). From 1971 until 2000, the input of nutrients into the lake increased significantly due to high human economic activity in the catchment area. This led to a change in the hydrochemical and hydrobiological regimes of the lake. As a result, favorable conditions were created for vendace feeding. The biomass of zooplankton which is the main component of its diet, increased fivefold from 1950 to 2000 (from 0.4 to 2.1 g/m³). However, the conditions of reproduction of vendace significantly worsened due to siltation of spawning grounds, which led to the mortality of eggs during a long period of its embryogenesis (6–7 months). The decrease in the vendace abundance in 1971–2000 was also caused by the accidental penetration of a new species, the European smelt *Osmerus eperlanus* into the lake. For a long time (about 15 years) vendace was not found either in catches or in the diet of predatory fish species of the lake. In recent years, as a result of a decrease in the impact of human activity on the lake and the disappearance of the smelt in 2015 due to its infection with the parasite, the vendace population has begun to recover.

Keywords: vendace *Coregonus albula*, life cycle, monitoring, eutrophication, biological invasion, Syamozero.