

# ВОДНЫЕ БИОРЕСУРСЫ И ИХ РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

УДК 597.552.5  
ББК 28.693.32

*А. Ф. Коновалов, Н. Л. Болотова*

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГИБРИДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЯПУШКИ В ВОДОЕМАХ НА ВОДОРАЗДЕЛЕ БЕЛОГО, КАСПИЙСКОГО И БАЛТИЙСКОГО МОРЕЙ

*A. F. Konovalov, N. L. Bolotova*

## MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF HYBRID POPULATIONS OF VENDACE IN THE RESERVOIRS OF WATERSHED WHITE, CASPIAN AND BALTIC SEAS

Приводятся результаты сравнительного анализа морфологических признаков популяций ряпушки, обитающих в озерах на водоразделе Белого, Каспийского и Балтийского морей. Выявлено, что по совокупности морфометрических признаков данные популяции близки к гибридным формам ряпушки из бассейна р. Печоры. У представителей гибридных популяций сочетаются признаки европейской (*Coregonus albula*) и сибирской (*C. sardinella*) ряпушек при наличии ряда специфических особенностей. По наиболее значимым для оценки таксономического статуса сиговых рыб признакам – числу позвонков, антедорсальному и вентроанальному расстояниям – подтверждена принадлежность рассматриваемых выборок гибридной ряпушки к виду *C. albula*.

**Ключевые слова:** гибридные популяции, ряпушка, морфологические признаки.

The results of the comparative analysis of morphological characteristics of vendace populations inhabiting lakes in the watershed of the White, Caspian and Baltic Seas are given. It is shown that these populations are similar with the hybrid forms of vendace in the Pechora basin onset of the morphometric features. The morphological characteristics of both vendace species *Coregonus albula* and *C. sardinella* are combined in the hybrid populations, at the same time they have specific features. Hybrid populations of vendace belong to the species *C. albula* due to the most significant morphological characteristics used for assessment of the taxonomic status of whitefish (number of vertebrae; distance from end of snout to the insertion of the dorsal fin; distance from the insertion of the ventral fin to the insertion of the anal fin).

**Key words:** hybrid populations, vendace, morphological characteristics.

### Введение

Изучение специфики морфологических признаков как важнейшего критерия при оценке таксономического статуса жилых форм сиговых рыб актуально в связи с их высоким полиморфизмом и вероятностью гибридизации видов, обитающих на границе ареалов и водоразделов. Подтверждением этого являются дискуссии о происхождении, родственных связях и таксономическом статусе популяций ряпушки, обитающих в озерах на водоразделе Белого, Каспийского и Балтийского морей, которые ведутся в течение многих десятилетий.

Достаточно противоречивые результаты были получены при изучении популяций ряпушки из рыбопромысловых водоемов, расположенных на северо-западе России. Это крупные озера –

Белое (бассейн Каспийского моря), Водлозеро (бассейн Балтийского моря), Воже (бассейн Белого моря), а также соседние малые водоемы на территории водораздела трех морей. Согласно последним сводкам, все эти популяции принадлежат к виду европейская ряпушка [1–3]. Однако результаты генетических исследований с высокой вероятностью свидетельствуют о происхождении рассматриваемых популяций в результате гибридизации между европейской – *Coregonus albula* (Linnaeus) и сибирской – *C. sardinella* Valenciennes ряпушками [4–10].

Необходимо отметить, что статус печорской ряпушки, как гибридной между сибирским и европейским видами, у исследователей особых сомнений не вызывает [11, 12 и др.]. В то же время изучение видовой принадлежности популяций ряпушки, обитающих на водоразделе Белого, Каспийского и Балтийского морей, с использованием морфологического критерия, приводило исследователей к неодинаковым и часто противоположным результатам. Эти популяции либо относили к одному из двух видов ряпушки, либо обосновывался их статус как отдельных подвидов или даже видов.

С одной стороны, противоположные точки зрения на таксономический статус рассматриваемых популяций, построенные на анализе морфологических особенностей, свидетельствуют об отсутствии четких признаков, различающих два вида ряпушек. С другой стороны, это косвенно подтверждает сочетание признаков двух видов у рассматриваемых популяций и, наряду с результатами генетических исследований, отражает их гибридное происхождение. В предлагаемой работе делается попытка проанализировать своеобразие озерных популяций ряпушки, обитающих на водоразделе Белого, Каспийского и Балтийского морей, по совокупности основных морфологических признаков. Это вносит вклад в исследование вопросов о расселении, гибридизации сиговых рыб и образовании их жилых форм.

#### **Материал и методика исследований**

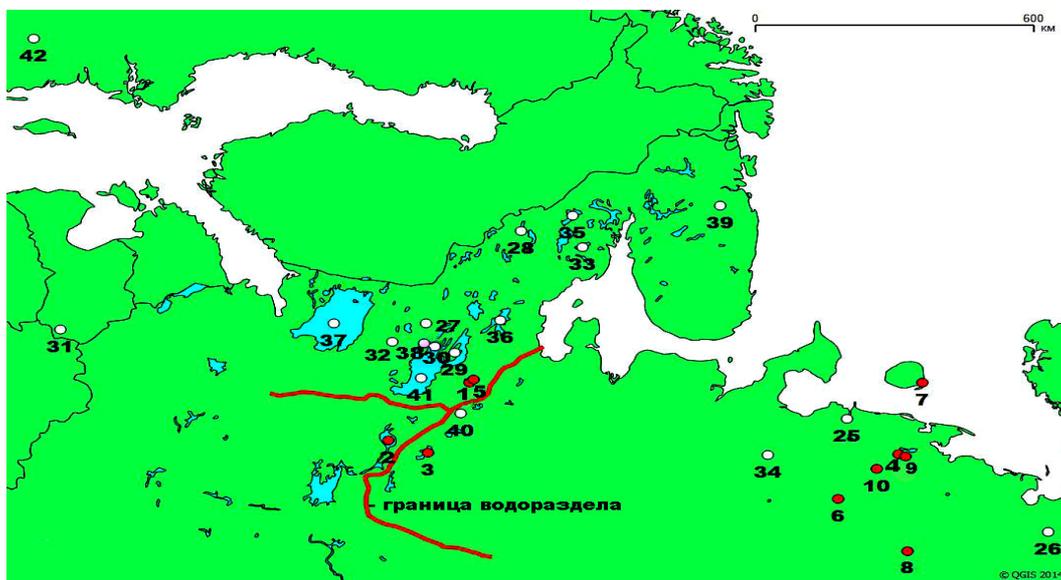
Для оценки своеобразия популяций ряпушки, обитающих на водоразделе Белого, Каспийского и Балтийского морей, сравнивались их основные морфометрические показатели с типичными признаками двух исходных видов европейской и сибирской ряпушек, а также форм гибридного происхождения из Печорского бассейна. Спецификой подходов к обработке материала в нашем исследовании стало использование методов кластерного анализа, позволяющих провести сравнение большого массива разнокачественных выборок ряпушки по комплексу произвольно выбранных морфологических признаков.

*Морфологические признаки.* По литературным материалам были выделены морфологические особенности, позволяющие различить европейский и сибирский виды. Подчеркнем, что сибирская ряпушка отличается от европейской большим числом чешуй в боковой линии и позвонков [3], а также количеством ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках [13]. Больше, чем у европейской ряпушки число лучей в плавниках сибирской ряпушки, по-видимому, коррелирует с более широким основанием и большей высотой спинного и анального плавников. Кроме того, у сибирской ряпушки спинной и брюшной плавники расположены ближе к переднему концу тела, чем у европейского вида [13], и поэтому у сибирской ряпушки относительно длины тела меньше антедорсальное и антевентральное и больше величина вентроанального расстояний (расстояние V–A).

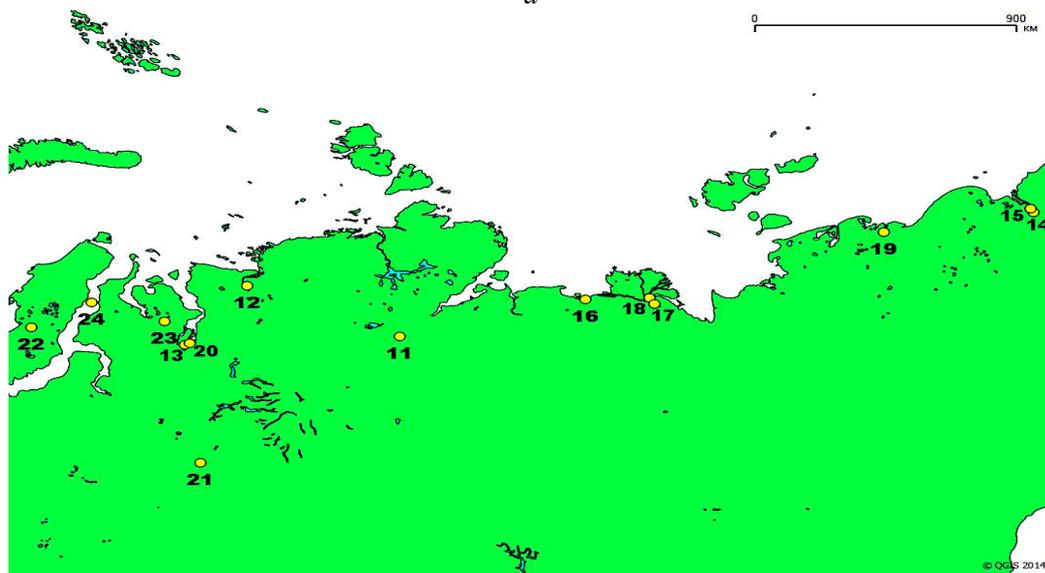
Учитывая высокую степень полиморфизма сиговых рыб, для анализа отличий видов и внутривидовых форм ряпушки было выбрано 12 морфологических признаков, по которым разделение видов *C. albula* и *C. sardinella* происходит наиболее четко. Из меристических признаков использовалось количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге, число позвонков, ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, а также чешуй в боковой линии. Для изучения пластических признаков рассматривались индексы, выраженные в % от длины тела по Смитту: антедорсальное и антевентральное расстояния, длина основания и высота спинного и анального плавников. Дополнительно использовалась величина вентроанального расстояния (V–A) в % от антедорсального.

*Выборки ряпушки.* Для сравнительного анализа изменчивости морфологических признаков из литературных источников были взяты 42 выборки ряпушки, отобранные из водоемов, расположенных от озер Швеции на западе до р. Колыма на востоке (рис. 1). В частности, использованы материалы по морфометрии 14 выборок типичной европейской ряпушки, распро-

страненной в водоемах к северу и к западу от Онежского озера [13 и др.] и 14 выборок типичной сибирской ряпушки, обитающей в реках Сибири к востоку от р. Юрибей [14]. Поскольку гибридная ряпушка была первоначально описана в бассейне р. Печора как подвид беломорская ряпушка – *C. sardinella maris-albi* [15], то для анализа было взято 6 выборок из рек Печора и Уса, а также связанных с ними водоемов и оз. Песчаного на о. Колгуев [13]. С территории водораздела трех морей для анализа были использованы 5 выборок из популяций ряпушки озер Белого [16], Водлозеро [13, 17], Воже [18] и Лекшмозеро [13].



а



б

Рис. 1. Выборки: а – европейской и гибридной ряпушки; б – сибирской ряпушки:  
 1 – оз. Водлозеро [17]; 2 – оз. Белое [16]; 3 – оз. Воже [18]; 4 – оз. Пустозерское [13]; 5 – оз. Водлозеро [13];  
 6 – оз. Большое Мыльское [13]; 7 – оз. Песчаное [13]; 8 – р. Уса [13]; 9 – р. Печора [13]; 10 – р. Печора [13];  
 11 – р. Хатанга-Хета [14]; 12 – р. Пясины [14]; 13 – р. Енисей: карская ряпушка [14]; 14 – р. Колыма [14];  
 15 – р. Колыма [14]; 16 – р. Оленек [14]; 17 – р. Лена [14]; 18 – р. Лена [14]; 19 – р. Индигирка [14];  
 20 – р. Енисей [14]; 21 – р. Енисей: туруханская ряпушка [14]; 22 – р. Юрибей [14]; 23 – оз. Хасейнто [14];  
 24 – Обская губа [13]; 25 – р. Индига [13]; 26 – озера Большеземельской тундры [13]; 27 – оз. Насоновское [19];  
 28 – оз. Верхнее Куйто [13]; 29 – оз. Чужмозеро [20]; 30 – оз. Вашозеро [20]; 31 – оз. Сиверс [14];  
 32 – оз. Топозеро [21]; 33 – оз. Керетьозеро [13]; 34 – оз. Варша и Бормат [13]; 35 – оз. Пяозеро [13];  
 36 – оз. Выгозеро [13]; 37 – оз. Ладожское [20, 21]; 38 – оз. Кончезеро [22]; 39 – оз. Канентъявр [23];  
 40 – оз. Лекшмозеро [13]; 41 – оз. Онежское [13]; 42 – озера Швеции [13]

Выборки популяций ряпушки, обитающих на территории от р. Мезень до водораздела Белого, Балтийского и Каспийского морей, не включались нами в анализ, поскольку в этих популяциях отмечается широкая морфологическая изменчивость при сочетании и комбинировании признаков как европейской, так и сибирской ряпушек [13]. Однако были использованы материалы по 3 выборкам из озер Большеземельской тундры, озер Варша и Бормат и р. Индига, которые В. В. Покровский считал популяциями беломорской ряпушки [13].

*Методы обработки данных.* Учитывая высокий уровень морфологической изменчивости и нечеткие различия между популяциями ряпушки по отдельным признакам, мы отказались от традиционного для ихтиологических исследований попарного сравнения выборок по средним арифметическим с применением *t*-критерия Стьюдента. Была выполнена классификация 42 выборок при одновременном учете их различий по средним арифметическим 12 основных морфологических признаков с применением методов кластерного анализа и использованием евклидовой метрики как меры сходства объектов. До проведения кластерного анализа выполнялась процедура стандартизации, чтобы обеспечить сопоставимость изменчивости выборок по каждому из 12 признаков. Опытным путем опробовались различные способы иерархического объединения кластеров, включая метод полной связи (Complete linkage), невзвешенный и взвешенный методы средней связи (Unweighted and Weighted pair group average) и метод Уорда (Ward method), которые дали сравнимые между собой результаты кластеризации. Однако наиболее четкое разделение выборок на группы кластеров обеспечили методы Уорда и полной связи. Все расчеты и построение деревьев классификации осуществлялись в программе STATISTICA 6.0. Для того чтобы учесть влияние на итоги кластеризации неизбежных ошибок измерений при использовании результатов, полученных разными операторами, в анализ включались выборки из одних и тех же водоемов, но обработанные различными исследователями в разные годы (на рис. 1 выборки 1 и 5; 9 и 10; 13, 20 и 21; 14 и 15; 17 и 18). Картографический материал был подготовлен в программе Quantum GIS 1.7.4.

### Результаты исследований и их обсуждение

Попытки оценить специфику морфологии озерных популяций ряпушки с территории водораздела трех морей путем сопоставления с отдельными выборками типичной европейской и сибирской ряпушек по значимым признакам приводило исследователей к разным выводам относительно их таксономического статуса. Так, ряпушка оз. Белое первоначально была отнесена к виду *C. albula* [24, 25]. Однако П. А. Дрягин, по результатам исследования комплекса морфологических признаков, заключил, что белозерская ряпушка ближе к виду *C. sardinella* [16]. Отметим, что ряпушка из оз. Белое была им выделена в особый подвид – *C. sardinella vessicus* на основании отличий от типичных представителей данного вида по числу ветвистых лучей в анальном плавнике, количеству позвонков и чешуй в боковой линии [16]. Позднее Ю. С. Решетников [11] отнес белозерскую ряпушку к виду *C. albula* по количеству позвонков, величинам антедорсального и вентроанального расстояний и подтвердил этот статус в последующих работах [1, 3]. В обзоре М. Коттла и Дж. Фрейхофа на территории Европы указывается 9 видов ряпушек, а белозерская форма выделяется в качестве самостоятельного вида *C. vessicus* [26].

Аналогичная картина наблюдается со статусом популяции ряпушки оз. Водлозеро, которая первоначально была описана Б. С. Лукашом как подвид европейской ряпушки – *C. albula vodlosericus* [27]. Позднее В. В. Покровский [13] рассматривал ее как представителя подвида *C. sardinella maris-albi*, а Ю. С. Решетников относил к виду *C. albula* [11]. В последних работах допускается присутствие в популяции водлозерской ряпушки некоторого числа особей с признаками гибридизации европейского и сибирского видов [17]. Популяцию ряпушки оз. Воже по совокупности морфологических признаков относили к подвиду *C. sardinella maris-albi* [16, 28]. Л. А. Жаков по биометрическим показателям считал вожезерскую ряпушку промежуточной между европейской и сибирской формами [18]. Затем ее причисляли к видам *C. albula* [29] или *C. sardinella* [30].

Более поздними генетическими исследованиями в озерных популяциях на водоразделе Белого, Каспийского и Балтийского морей были обнаружены варианты генов, характерных как для европейской, так и для сибирской ряпушки. Так, в популяции из оз. Белое были выявлены высокие частоты аллели креатинкиназы *СК-А1,2\*116*, характерной для сибирской ряпушки *C. sardinella*, ранее установленные у гибридной формы в бассейне р. Печора [4–6]. Аналогич-

ные аллели были обнаружены в популяциях ряпушки из оз. Водлозеро [7] и некоторых водоемов, расположенных неподалеку в западной части Архангельской области [8]. Кроме того, у ряпушки из оз. Водлозеро при анализе ND-1 фрагмента митохондриальной ДНК был найден гаплотип, ранее встречавшийся только в сибирских популяциях [9]. В целом результаты этих исследований в значительной степени подтверждают сходство, а возможно и родство озерных популяций ряпушки на водоразделе трех морей с гибридными формами, обитающими в бассейне р. Печора [10].

Для оценки своеобразия озерных популяций ряпушки с территории водораздела Белого, Каспийского и Балтийского морей по комплексу морфологических признаков нами был проведен кластерный анализ. По его результатам 42 выборки ряпушки объединились в три достаточно четко обособленные друг от друга группы кластеров (рис. 2). Первую из них составили выборки гибридных популяций ряпушки из крупных озер с территории водораздела Белого, Каспийского и Балтийского морей и из бассейна р. Печора (выборки № 1–10). Вторую (выборки № 11–24) и третью группы (выборки № 25–42) составили популяции типичной сибирской и европейской ряпушек. Таким образом, подтвердилось сходство озерных популяций ряпушки с территории водораздела трех морей с гибридной формой из бассейна р. Печора. Примечательно, что выборки ряпушки из озер Лекшмозеро, Варша и Бормат, а также из озер Большеземельской тундры и р. Индига, которые В. В. Покровский [13] относил к беломорской ряпушке, оказались в группе кластеров с популяциями типичной *C. albula*.

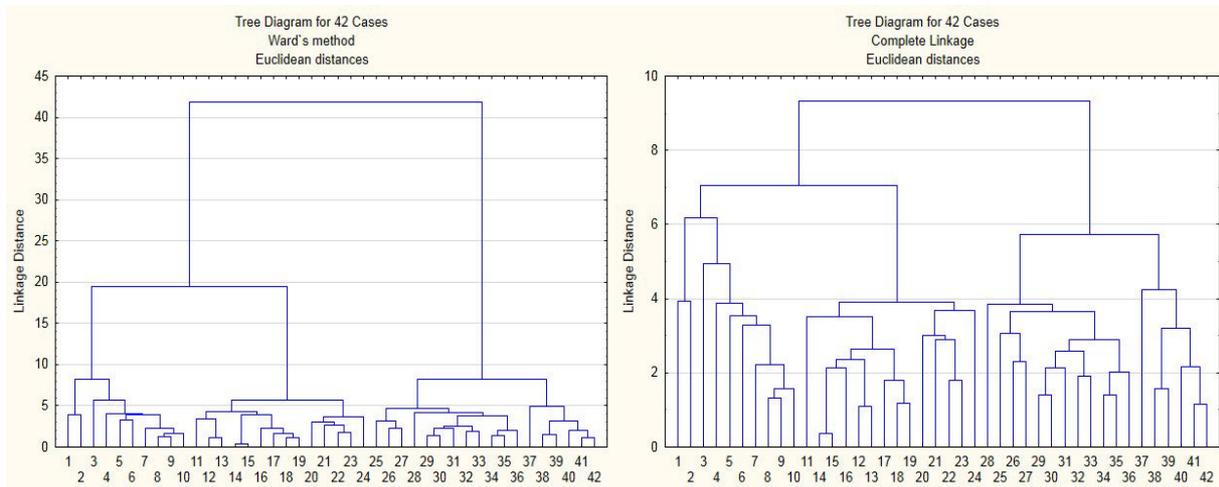


Рис. 2. Результаты кластерного анализа 42-х выборок ряпушки методами Уорда и полной связи (номера выборок ряпушки соответствуют таковым на рис. 1)

Для изучения особенностей морфологии гибридных популяций ряпушки производилось сравнение трех групп кластеров по интервалу колебания средних значений морфометрических признаков для составляющих их выборок. Оказалось, что гибридная ряпушка сочетает морфологические признаки, характерные для обоих видов. В частности, диапазон колебания средних значений в рассматриваемых выборках у гибридной и европейской ряпушек более чем на половину совпадал для следующих признаков: число позвонков, антедорсальное и антевентральное расстояния, а также вентроанальное расстояние в % от антедорсального (рис. 3).

В то же время по количеству лучей и размерам спинного и анального плавников выборки гибридной ряпушки ближе к таковым типично сибирского вида (рис. 4). Так, количество ветвистых лучей в этих плавниках у сибирской и гибридной ряпушек в среднем почти на 1 луч превышает соответствующий показатель для популяций европейского вида. Кроме того, у сибирской и гибридной ряпушек, в сравнении с европейской формой, более крупные относительные размеры спинного и анального плавников. Отметим, что по большинству признаков гибридная ряпушка занимает скорее промежуточное положение между двумя видами.

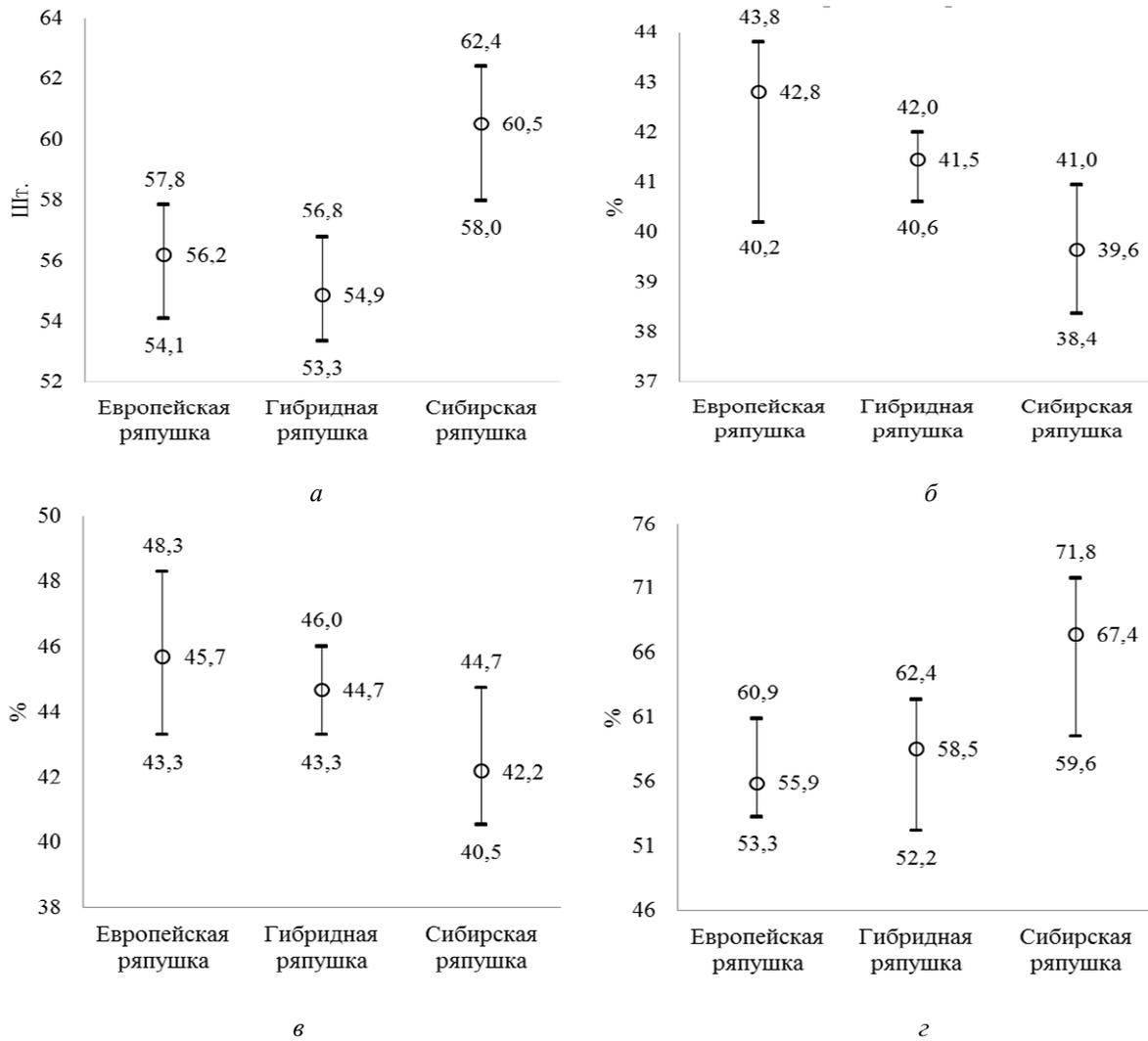


Рис. 3. Диапазоны колебания средних величин признаков, сближающих выборки гибридной и европейской ряпушек (кружком обозначены средние взвешенные): *а* – число позвонков; *б* – антедорсальное расстояние; *в* – антевентральное расстояние; *г* – расстояние V–А в % от антедорсального

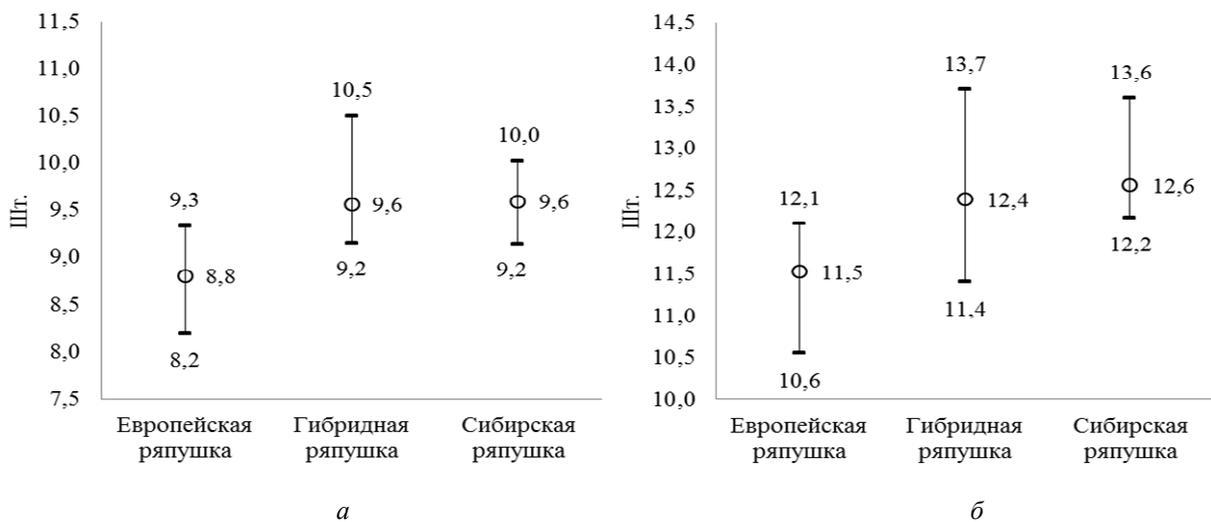


Рис. 4. Диапазоны колебания средних величин признаков, сближающих выборки гибридной и сибирской ряпушек (кружком обозначены средние взвешенные): *а* – число ветвистых лучей в спинном плавнике; *б* – число ветвистых лучей в анальном плавнике

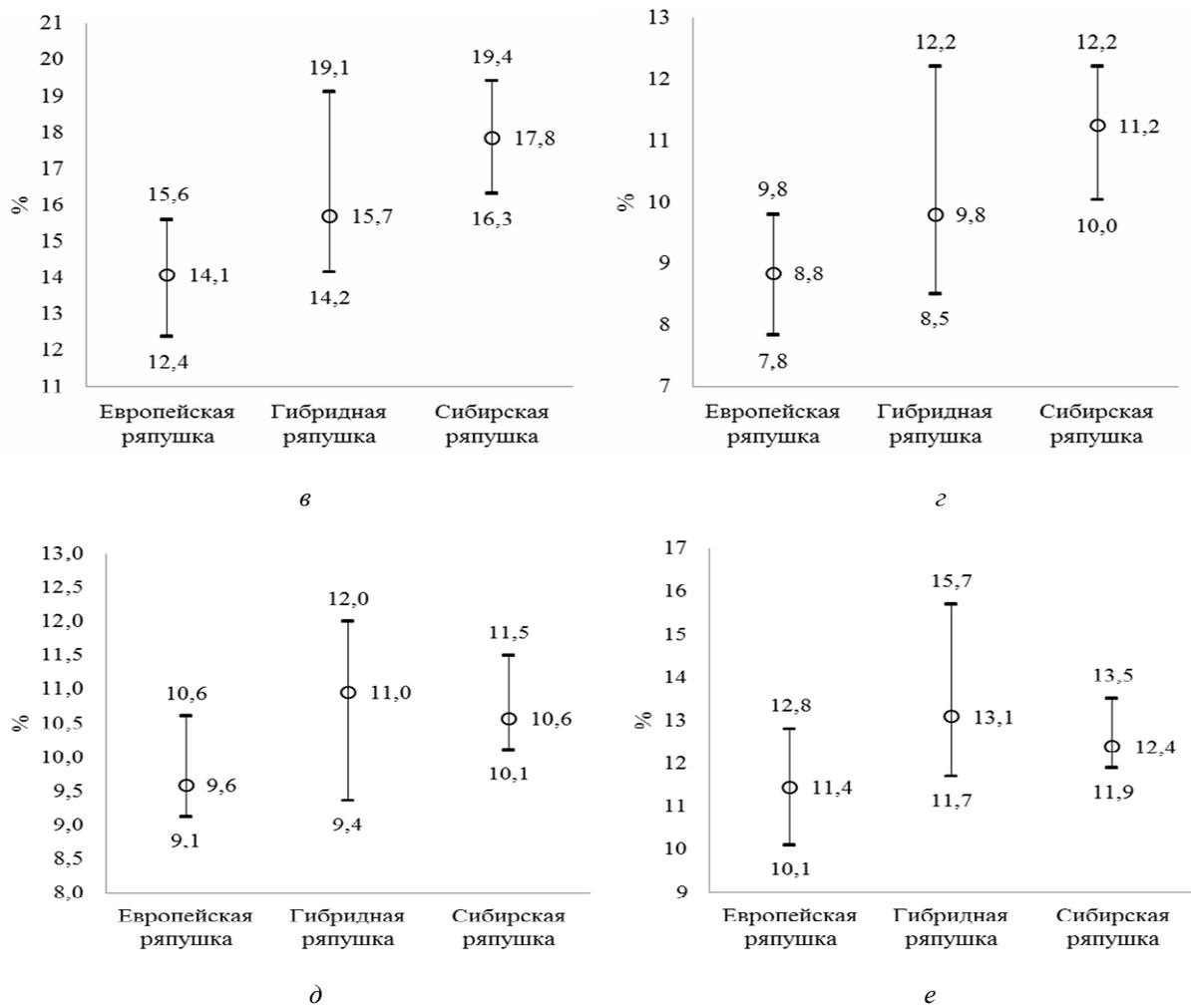


Рис. 4. Диапазоны колебания средних величин признаков, сближающих выборки гибридной и сибирской ряпушек (кружком обозначены средние взвешенные): *в* – высота спинного плавника; *z* – высота анального плавника; *д* – длина основания спинного плавника; *е* – длина основания анального плавника

Необходимо отметить, что выборки гибридной ряпушки довольно четко отличаются от таковых сибирского и европейского видов меньшим числом чешуй в боковой линии (рис. 5).

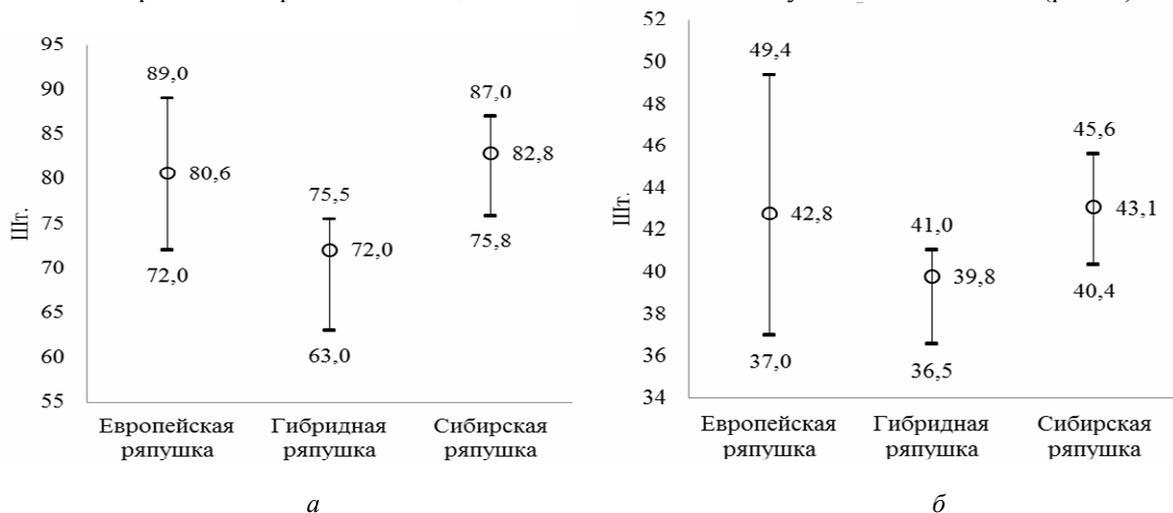


Рис. 5. Диапазоны колебания средних величин признаков, по которым гибридная ряпушка отличается от европейского и сибирского видов (кружком обозначены средние взвешенные): *а* – число чешуй в боковой линии; *б* – число жаберных тычинок

Одновременно у гибридной ряпушки меньшее количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге, чем у большинства выборок сибирского вида. Отметим, что изменчивость средних показателей по данному признаку у гибридной формы и сибирской ряпушки оказалась в пределах диапазона колебаний выборок европейского вида.

В целом гибридные популяции ряпушки по результатам кластерного анализа оказались ближе к выборкам, принадлежащим к виду *C. sardinella* (см. рис. 2). Однако отличия гибридной ряпушки от европейского вида по признакам, сближающим ее с сибирским видом, проявляются менее четко, чем по признакам, отличающим европейскую и гибридную формы от сибирской. Кроме того, значимость отдельных морфологических признаков для таксономических целей у сиговых рыб неодинакова. Для решения вопроса о видовой принадлежности ряпушек особую ценность имеют число позвонков, антедорсальное и вентроанальное расстояния [1, 11]. По этим признакам гибридные популяции ряпушки относятся к виду *C. albula*.

### Заключение и выводы

Таким образом, результаты выполненного анализа морфологических признаков, с учетом материалов генетических исследований, подтвердили близость популяций ряпушки, обитающих в крупных озерах Белом, Водлозеро и Воже, к гибридным формам из бассейна р. Печора. Особенностью морфологии гибридных популяций является сочетание признаков двух видов ряпушки при наличии ряда специфических характеристик.

При сравнении специфики морфологических признаков в 42 выборках ряпушки в направлении с востока на запад проявляется постепенное уменьшение числа позвонков, а также лучей в спинном и анальном плавниках при снижении их относительных размеров. Одновременно просматривается тенденция к смещению к переднему концу тела места прикрепления к туловищу спинного и брюшного плавников при все более «озерном» образе жизни западных популяций в сравнении с восточными. Это подтверждает установленные В. В. Покровским закономерности географической изменчивости ряпушки при рассмотрении популяций в направлении с востока на запад, отражающие изменение морфологии при видообразовании европейской ряпушки от сибирского вида [13].

По результатам выполненного исследования можно сделать следующие выводы.

1. Установлено, что с популяциями типичной европейской ряпушки рассмотренные выборки гибридных популяций сближают меньшее, чем у сибирской формы число позвонков, а также признаки, обусловленные положением на теле спинного и брюшного плавников. Это значения антедорсального и антевентрального расстояний, вентроанального расстояния в % от антедорсального. Кроме того, диапазон колебания среднего числа жаберных тычинок у гибридной ряпушки не выходит за пределы изменчивости средних показателей у европейской ряпушки.

2. Показано, что с выборками типичной сибирской ряпушки исследованные популяции гибридной формы сближаются большим, чем у европейского вида количеством ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, а также более крупными относительными размерами этих плавников. К специфическим признакам гибридной ряпушки, отличающим ее от обоих видов, относится заметно меньшее число чешуй в боковой линии.

3. Выявлено, что по результатам кластерного анализа по совокупности выбранных морфологических признаков гибридные популяции ряпушки оказались ближе к выборкам, относящимся к виду *C. sardinella*. Однако с учетом особой значимости ряда признаков для оценки таксономического статуса сиговых рыб (число позвонков, антедорсальное и вентроанальное расстояния) рассматриваемые выборки гибридной ряпушки ближе к виду *C. albula*.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2003. Т. 1. 379 с.
2. Богуцкая Н. Г. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями / Н. Г. Богуцкая, А. М. Насека. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2004. 389 с.
3. Рыбы в заповедниках России. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2010. Т. 1. 627 с.
4. Konovalov A. F. Genetic and morphological study of *Coregonus* species from lakes of Vologda region in north European Russia / A. F. Konovalov, D. V. Politov, N. Yu. Gordon, A. A. Makhrov, N. L. Bolotova // VIII International Symposium on the biology and management of Coregonid fishes. Finland, Rovaniemi, 2002. P. 25.

5. Махров А. А. Гибридные популяции европейской (*Coregonus albula*) и сибирской (*C. sardinella*) ряпушек в верховьях Волги / А. А. Махров, Д. В. Политов, А. Ф. Коновалов, Н. Л. Болотова, Н. В. Думнич // III (XXVI) Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера»: тез. докл. Сыктывкар, 2003. С. 56–57.
6. Коновалов А. Ф. Жилые формы ряпушки на Европейском Севере России // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения / А. Ф. Коновалов, Н. Л. Болотова // Материалы Междунар. конф. Апатиты, 2004. Ч. 2. С. 59–61.
7. Боровикова Е. А. Филогеография ряпушек *Coregonus albula* (L.) и *C. sardinella* (Valenciennes) Европейского Севера России / Е. А. Боровикова: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 24 с.
8. Гордеева Н. В. О происхождении соловецкой ряпушки *Coregonus albula* и корюшки *Osmerus eperlanus* Сямозера / Н. В. Гордеева, О. Н. Холод, Г. А. Дворянкин, Д. С. Сендек, О. П. Стерлигова // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49, № 1. С. 28–36.
9. Боровикова Е. А. Обнаружение гаплотипа митохондриальной ДНК, характерного для сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848), в популяции европейской ряпушки *C. albula* (Linnaeus, 1758) Водлозера (бассейн Балтийского моря) / Е. А. Боровикова, А. А. Махров // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 1. С. 95–99.
10. Боровикова Е. А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании / Е. А. Боровикова, А. А. Махров // Принципы экологии. 2012. Т. 1, № 4. С. 5–20.
11. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб / Ю. С. Решетников. М.: Наука, 1980. 300 с.
12. Сендек Д. С. О видовой принадлежности ряпушки, обитающей в реке Печоре / Д. С. Сендек // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1998. Вып. 323. С. 191–198.
13. Покровский В. В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg / В. В. Покровский // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 100–114.
14. Скрябин А. Г. Сиговые рыбы юга Сибири / А. Г. Скрябин. Новосибирск: Наука, 1979. 229 с.
15. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л. С. Берг. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Ч. 1. 466 с.
16. Дрягин П. А. Белозерская ряпушка и вопрос акклиматизации сиговых в Белом озере / П. А. Дрягин // Изв. ВНИОРХ. 1933. Т. XVI. С. 22–39.
17. Петрова Л. П. Водлозеро: природа, рыбы, рыбный промысел / Л. П. Петрова, Л. А. Кудерский. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 196 с.
18. Жаков Л. А. Ихтиоценоз оз. Воже и его использование / Л. А. Жаков // Гидробиология озер Воже и Лача. (В связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 179–195.
19. Арендаренко Г. А. О крупной ряпушке озера Насоновского / Г. А. Арендаренко // Тр. Карел. отд-ния ГосНИОРХ. 1966. Т. IV, вып. 1. С. 123–129.
20. Беляева К. И. Изменчивость ряпушки Онежского озера, акклиматизированной в Вашозере / К. И. Беляева // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 115–120.
21. Беляева К. И. Ряпушка (*Coregonus albula* L.) Топозера / К. И. Беляева // Тр. Карело-Фин. отд-ния ВНИОРХ. 1951. Т. III. С. 69–88.
22. Смирнова А. Ф. О результатах акклиматизации ряпушки – *Coregonus albula* L. – в Кончезере / А. Ф. Смирнова // Рыбы озер Кольского полуострова. Петрозаводск: ПетрГУ, 1977. С. 77–83.
23. Смирнова А. Ф. Успешная акклиматизация Мунозерской ряпушки в озере Канентъявр / А. Ф. Смирнова, О. Н. Ермакова // Рыбы озер Кольского полуострова. Петрозаводск: ПетрГУ, 1977. С. 22–30.
24. Кучин И. В. Рыболовство на Белоозере, Чарондском и других озерах Белозерского и Кирилловского уездов / И. В. Кучин. Отчет Новгородскому губернскому земству. СПб., 1902. 176 с.
25. Кучин Л. А. Рыбное хозяйство / Л. А. Кучин // Череповецкий округ. Краеведческая справочная книга для учительства. Череповец: ОКРОНО, 1929. С. 210–221.
26. Kottelat M. Handbook of European freshwater fishes / M. Kottelat, J. Freyhof. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany, 2007. 646 p.
27. Лукаш Б. С. Рекогносцировочное рыбохозяйственное исследование Водлозера / Б. С. Лукаш // Рыбное хозяйство Карелии. 1939. Вып. 5. С. 121–148.
28. Кучин Л. А. Имущественная дифференциация рыбацких хозяйств Чарондского рыболовного района / Л. А. Кучин. Череповец: Череповецкое окружное бюро краеведения, 1930. 53 с.
29. Зуянова О. В. Ряпушка озер Белое и Воже (Вологодская область) / О. В. Зуянова, Ю. С. Решетников, Н. Л. Болотова, Е. А. Зуянов // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Материалы V Всерос. совещ. СПб.: ГосНИОРХ, 1994. С. 62–64.
30. Болотова Н. Л. Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848) / Н. Л. Болотова // Красная книга Вологодской области. Т. 3. Животные. Вологда: ВГПУ, 2010. С. 102.

## REFERENCES

1. *Atlas presnovodnykh ryb Rossii* [Atlas of fresh water fish in Russia]. Moscow, Nauka Publ., 2003. Vol. 1. 379 p.
2. Bogutskaya N. G., Naseka A. M. *Katalog bescheljustnykh i ryb presnykh i solonovatykh vod Rossii s nomenklaturnymi i taksonomicheskimi kommentariami* [Catalogue of agnathous and freshwater and saline water fish in Russia with nomenclature and taxonomic comments]. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2004. 389 p.
3. *Ryby v zapovednikakh Rossii* [Fish in Russian reserve zones]. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010. Vol. 1. 627 p.
4. Konovalov A. F., Politov D. V., Gordon N. Yu., Makhrov A. A., Bolotova N. L. Genetic and morphological study of *Coregonus* species from lakes of Vologda region in north European Russia. *VIII International Symposium on the biology and management of Coregonid fishes*. Finland, Rovaniemi, 2002. P. 25.
5. Makhrov A. A., Politov D. V., Konovalov A. F., Bolotova N. L., Dumnich N. V. Gibridnye populiatsii evropeiskoi (*Coregonus albula*) i sibirskoi (*C. sardinella*) riapushek v verkhov'iyakh Volgi [Hybrid populations of European and Siberian vendace in the upper areas of the Volga River]. *III (XXVI) Mezhdunarodnaya konferentsiya «Biologicheskie resursy Belogo moria i vnutrennikh vodoemov Evropeiskogo Severa»*. Tezisy dokladov. Syktyvkar, 2003, pp. 56–57.
6. Konovalov A. F., Bolotova N. L. Zhilye formy riapushki na Evropeiskom Severe Rossii [Living forms of vendace on the European North of Russia]. *Ekologicheskie problemy severnykh regionov i puti ikh resheniya. Materialy Mezhdunarodnoi konferentsii*. Apatity, 2004. Part. 2, pp. 59–61.
7. Borovikova E. A. *Filogeografiya riapushek Coregonus albula (L.) i C. sardinella (Valenciennes) Evropeiskogo Severa Rossii*. Avtoreferat dis. kand. biol. nauk [Phylogeography of vendace *Coregonus albula* (L.) and *C. sardinella* (Valenciennes) of the European North of Russia. Abstract of dis. cand. biol. sci.]. Moscow, 2009. 24 p.
8. Gordeeva N. V., Kholod O. N., Dvoriankin G. A., Sendek D. S., Sterligova O. P. O proiskhozhdenii solovetskoj riapushki *Coregonus albula* i koriushki *Osmerus eperlanus* Siamozera [On the origin of Solovetsk vendace *Coregonus albula* and smelt *Osmerus eperlanus*]. *Voprosy ikhtiologii*, 2009, vol. 49, no. 1, pp. 28–36.
9. Borovikova E. A., Makhrov A. A. Obnaruzhenie gaplotipa mitokhondrial'noi DNK, kharakternogo dlia sibirskoi riapushki *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848), v populiatsii evropeiskoi riapushki *C. albula* (Linnaeus, 1758) Vodlozera (bassein Baltiiskogo moria) [Determination of the haplotype of mitochondrial DNA typical for Siberian vendace *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848), in population of European vendace *C. albula* (Linnaeus, 1758) Vodlozer (Baltic Sea basin)]. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya biologicheskaya*, 2009, no. 1, pp. 95–99.
10. Borovikova E. A., Makhrov A. A. Izuchenie populiatsii perekhodnoi zony mezhdu evropeiskoi i sibirskoi riapushkami (*Coregonus*): rol' srede obitaniya v vidoobrazovanii [Study of populations of transient zone between European and Siberian vendace: the role of the habitat in species formations]. *Printsipy ekologii*, 2012, vol. 1, no. 4, pp. 5–20.
11. Reshetnikov Iu. S. *Ekologiya i sistematika sigovykh ryb* [Ecology and the systematics of whitefishes]. Moscow, Nauka Publ., 1980. 300 p.
12. Sendek D. S. O vidovoi prinadlezhnosti riapushki, obitaiushchei v reke Pechore [On species attachment of vendace inhabiting the river Pechora]. *Sbornik nauchnykh trudov GosNIORKh*, 1998, iss. 323, pp. 191–198.
13. Pokrovskii V. V. O morfologicheskikh osobennostiakh, proiskhozhdenii i geograficheskom rasprostraneni belomorskoi riapushki *Coregonus sardinella maris-albi* Berg [On morphological peculiarities, origin and geographical distribution of White Sea vendace *Coregonus sardinella maris-albi* Berg]. *Izvestiya GosNIORKh*, 1967, vol. 62, pp. 100–114.
14. Skriabin A. G. *Sigovye ryby iuga Sibiri* [Whitefishes of the South of Siberia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1979. 229 p.
15. Berg L. S. *Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran* [Freshwater fishes in the USSR and joint countries]. Moscow, Leningrad, Izd-vo AN SSSR, 1948. Part 1. 466 p.
16. Driagin P. A. Belozerskaya riapushka i vopros akklimatizatsii sigovykh v Belom ozere [Belozher vendace and the problem of acclimation of whitefish in the White Lake]. *Izvestiya VNIORKh*, 1933, vol. XVI, pp. 22–39.
17. Petrova L. P., Kuderskii L. A. *Vodlozero: priroda, ryby, rybnyi promysel* [Vodlozero: nature, fish, fishery]. Petrozavodsk, KarNTs RAN, 2006. 196 p.
18. Zhakov L. A. Ikhtotsenoz oz. Vozhe i ego ispol'zovanie [Ichthyocenosis of the Lake Vozhe and its use]. *Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha*. (V svyazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvaemykh na iug). Leningrad, Nauka Publ., 1978, pp. 179–195.
19. Arendarenko G. A. *O krupnoi riapushke ozera Nasonovskogo* [On large vendace of the Lake Nasonovskiy]. *Trudy Karelskogo otdeleniya GosNIORKh*, 1966, vol. IV, iss. 1, pp. 123–129.
20. Beliaeva K. I. Izmenchivost' riapushki Onezhskogo ozera, akklimatizirovannoi v Vashozere [Variability of the vendace of the Onezhskoe Lake, acclimatized in the Vashozher]. *Izvestiya GosNIORKh*, 1967, vol. 62, pp. 115–120.
21. Beliaeva K. I. Riapushka (*Coregonus albula* L.) Topozera [Vendace (*Coregonus albula* L.) of Topozher]. *Trudy Karelo-Finskogo otdeleniya VNIORKh*, 1951, vol. III, pp. 69–88.

22. Smirnova A. F. O rezultatakh akklimatizatsii riapushki – Coregonus albula L. – v Konchezere [On the results of acclimatization of vendace – Coregonus albula L. – in Konchezer]. *Ryby ozer Kol'skogo poluostrova*. Petrozavodsk, PetrGU, 1977, pp. 77–83.
23. Smirnova A. F., Ermakova O. N. Uspeshnaia akklimatizatsiia Munozerskoi riapushki v ozere Kanent'iavr [Successful acclimatization of Munozer vendace in the Lake Kanentiaver]. *Ryby ozer Kol'skogo poluostrova*. Petrozavodsk, PetrGU, 1977, pp. 22–30.
24. Kuchin I. V. *Rybolovstvo na Beloozere, Charondskom i drugikh ozerakh Belozerskogo i Kirillovskogo uezdov. Otchet Novgorodskomu gubernskomu zemstvu* [Fishing in the Belozer, Charond and other Lakes of Belozer and Kirilovskiy regions. Report to Novgorod governing area]. Saint Petersburg, 1902. 176 p.
25. Kuchin L. A. Rybnoe khoziaistvo [Fishery]. *Cherepovetskii okrug. Kraevedcheskaia spravochnaia kniga dlia uchitel'stva*. Cherepovets, OKRONO, 1929, pp. 210–221.
26. Kottelat M., Freyhof J. *Handbook of European freshwater fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany. 2007. 646 p.
27. Lukash B. S. Rekognostsirovochnoe rybokhoziaistvennoe issledovanie Vodlozera [Recognizing fishery research of Vodlozer]. *Rybnoe khoziaistvo Karelii*, 1939, iss. 5, pp. 121–148.
28. Kuchin L. A. *Imushchestvennaia differentsiatsiia rybatskikh khoziaistv Charondskogo rybolovnogo raiona* [Property differentiation of fishing farms of Charond fishing area]. Cherepovets, Cherepovetskoe okruzhnoe biuro kraevedeniia, 1930. 53 p.
29. Zuianova O. V., Reshetnikov Iu. S., Bolotova N. L., Zuianov E. A. Riapushka ozer Beloe i Vozhe (Vologodskaia oblast') [Vendace of the White and Vozhe Lakes (Vologda region)]. *Biologiya i biotekhnika razvedeniia sigovykh ryb. Materialy V Vserossiiskogo soveshchaniia*. Saint Petersburg, GosNIORKh, 1994, pp. 62–64.
30. Bolotova N. L. Sibirskaia riapushka Coregonus sardinella (Valenciennes, 1848) [Siberian vendace Coregonus sardinella (Valenciennes, 1848)]. *Krasnaia kniga Vologodskoi oblasti. Vol. 3. Zhivotnye*. Vologda, VGPU, 2010, p. 102.

Статья поступила в редакцию 6.02.2014

### **ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ**

**Коновалов Александр Фёдорович** – Вологодская лаборатория – филиал ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства»; канд. биол. наук, доцент; заместитель директора; alexander-konovalov@yandex.ru.

**Konovalov Alexander Fedorovich** – Vologda laboratory – Branch of State Research Institute on Lake and River Fisheries; Candidate of Biology, Assistant Professor; Deputy Director; alexander-konovalov@yandex.ru.

**Болотова Наталья Львовна** – Вологодский государственный педагогический университет; д-р биол. наук; профессор; зав. кафедрой «Зоология и экология»; bolotova@vologda.ru.

**Bolotova Natalia Lvovna** – Vologda State Pedagogical University; Doctor of Biology, Professor; Head of the Department "Zoology and Ecology"; bolotova@vologda.ru.