

НИКОЛАЙ ВИКТОРОВИЧ ИЛЬМАСТ

доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»; профессор кафедры зоотехнии, рыбоводства и агрономии Института биологии, экологии и агротехнологий, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
ilmast@karelia.ru

ОЛЬГА ПАВЛОВНА СТЕРЛИГОВА

доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук» (Петрозаводск, Российская Федерация)
o.sterligova@yandex.ru

НИКОЛАЙ ПЕТРОВИЧ МИЛЯНЧУК

стажер-исследователь лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных Института биологии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук» (Петрозаводск, Российская Федерация)
milyanchuk90@mail.ru

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СИГОВЫХ ВИДОВ РЫБ ОЗЕРА ТУЛОС (западная Карелия)*

В северных пресноводных экосистемах сиговые рыбы являются ценными промысловыми видами. Актуальность работы определяется снижением их запасов в результате хозяйственной деятельности человека. Целью исследования являлись изучение биологии сиговых видов рыб оз. Тулос (Республика Карелия) и оценка водоема с точки зрения его рыбохозяйственного использования. Проанализировано состояние экосистемы озера. Показано, что водоем относится к альфа-олиготрофному типу. Рыбное население озера представлено 14 видами. Рыбы семейства Coregonidae представлены европейской ряпушкой *Coregonus albula* и сигом обыкновенным *C. lavaretus*. Ряпушка озера Тулос относится к мелкой форме, темп роста которой близок к аналогичным показателям для мелкой ряпушки из других озер Карелии. В водоеме по числу жаберных тычинок обитают 2 экологические формы сига: среднетычинковая (ж. т. 29–37) и многотычинковая (ж. т. 47–60). Рыбы значительно отличаются по всем биологическим показателям. Отмечено, что сложность ихтиофауны северных экосистем достигается не только числом видов, но и обилием различных экологических форм. Для сохранения видового разнообразия рыбного населения данного водоема целесообразно ввести на нем регламентированное рыболовство.

Ключевые слова: пресноводные экосистемы, биологическое разнообразие, ихтиофауна, сиговые виды рыб, экологическая форма

ВВЕДЕНИЕ

Проблема сохранения биологического разнообразия в настоящее время является одной из наиболее значимых, поскольку в результате хозяйственной деятельности происходят резкие изменения природных экосистем. Установлено, что наиболее чувствительным к негативному воздействию человека (нерациональный промысел, гидростроительство, интродукция новых видов, техногенное загрязнение и др.) является рыбное население [3], [6], [8]. В условиях наметившихся тенденций ускоренной трансформации водоемов Карелии под влиянием естественных и антропогенных факторов изучение структуры и состояния

ихтиофауны озерных экосистем имеет важное значение. При этом резкое снижение численности ценных сиговых и лососевых видов рыб в северных водоемах способствует разработке мероприятий по их охране и восстановлению запасов.

Целью исследования являлись изучение биологии сиговых видов рыб оз. Тулос и оценка водоема с точки зрения рыбохозяйственного использования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для написания статьи послужили результаты ихтиологических исследований в 2015–2018 годах на озере Тулос (Республика

Карелия). Оно ($63^{\circ}30'$ с. ш., $30^{\circ}80'$ в. д.) расположено в западной части Карелии в приграничной зоне. Водоем принадлежит к бассейну Ладожского озера. Площадь водосбора составляет 832 км^2 , общая площадь озера – $109,2 \text{ км}^2$. Высота расположения водоема над уровнем моря – 157 м . Максимальная глубина – 40 м , средняя – 13 м . Через озеро протекает река Тула. До 1960-х годов на водоеме проводился сплав леса [9]. Воды озера имеют низкую минерализацию (10 мг/л), относятся к смешанному сульфатно-гидрокарбонатному классу группы Na. По ионному составу вода близка к атмосферным осадкам. Активная реакция среды слабокислая, значение pH колеблется в пределах $6,2\text{--}6,6$ [2]. Оз. Тулос характеризуется относительно низким содержанием органического вещества (цветность 40 град. , перманганатная окисляемость $8,7\text{--}8,9 \text{ мгO}_2/\text{л}$). Данный водоем относится к олиготрофному типу с чертами альфа-олиготрофного [5]. Антропогенное влияние на оз. Тулос практически не улавливается. Единственное, что может быть отмечено, это слабое закисление водоема за счет атмосферных осадков, обусловленное главным образом трансграничным переносом воздушных масс.

В фитопланктоне озера Тулос выявлено 20 видов водорослей. Наиболее разнообразно представлены диатомовые, золотистые и зеленые водоросли. Суммарная численность фитопланктона оз. Тулос составила 478 тыс. кл/л , биомасса – $0,46 \text{ г/м}^3$. В зоопланктоне пелагиали водоема отмечено 24 вида с невысокой общей численностью $1,0 \text{ тыс. экз./м}^3$ и биомассой $0,02 \text{ г/м}^3$, в литорали – соответственно $1,3$ и $0,06$. В составе донных биоценозов выявлено 17 таксонов. Численность и биомасса макрозообентоса незначительны и составляют в литорали 2086 экз./м^2 и $1,2 \text{ г/м}^2$, в профундали 290 экз./м^2 и $0,21 \text{ г/м}^2$ соответственно [2].

Основой работы послужили как собственные сборы авторов в летне-осенний период, так и данные литературы. Опытный лов рыбы проводили стандартным набором жилковых сетей (длина 30 м , высота $1,5\text{--}3,0 \text{ м}$, ячея $14\text{--}60 \text{ мм}$). Сетные порядки выставлялись в разных участках озера (литораль, пелагиаль) и на различных глубинах. Камеральную обработку ихтиологического материала проводили по общепринятым методикам [4], [12]. Анализировались следующие показатели: длина и масса тела, пол, степень зрелости гонад, плодовитость. Возраст рыб определяли по чешуе. У всех выловленных сигаев подсчитывались жаберные тычинки на 1-й жаберной дуге.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

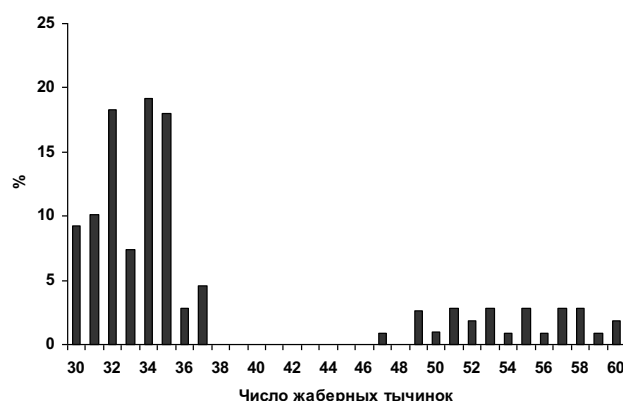
Рыбное население озера Тулос представлено 14 видами рыб (8 семейств). По сравнению с ранее полученными данными², в состав ихтиофауны водоема следует включить налима, уклейку и подкаменщика. Наиболее многочисленные виды в озере – окунь и сиг, реже встреча-

ются щука, елец, ерш и единично уклейка, подкаменщик. Все выловленные рыбы относятся, по Г. В. Никольскому [7], к 4 фаунистическим комплексам. По числу видов доминировали рыбы бореального равнинного комплекса (окунь, ерш, плотва, щука, язь, елец) – 43% , на арктический пресноводный комплекс (ряпушка, сиг, налим) приходилось 21% , на понтический пресноводный (лещ, уклейка) – 15% , бореальный предгорный (лосось, хариус, подкаменщик) – 21% . Оз. Тулос можно отнести к водоемам сигово-ряпушкового типа, где значительную роль играют рыбы арктического пресноводного комплекса. Особая ценность оз. Тулос заключается в том, что в водоеме обитают разные экологические формы сига. Эти популяции крайне уязвимы и при возрастающем антропогенном воздействии легко могут исчезнуть, что уже отмечено для некоторых озер Карелии и ряда стран Западной Европы [16], [18].

С давних пор при разделении видов и внутривидовых форм у сига используется число жаберных тычинок. Схемы деления представителей рода *Coregonus* разными авторами по числу жаберных тычинок на видовые группы подробно описаны Химберг [17], однако, как ни велика их таксономическая значимость, нельзя построить систему сигаев только по одному этому признаку, на что также указывали многие исследователи [12], [13], [19]. Следует отметить, что в водоемах стран Балтийского и Северного морей обитает два вида сиговых рыб: европейская ряпушка *Coregonus albula* (L.) и сиг *Coregonus lavaretus* (L.) [12]. В настоящее время в некоторых водоемах данного региона из сиговых рыб встречаются также пелядь *Coregonus peled* (Gmel.), омуль *Coregonus autumnalis* (Pall.), чир *Coregonus nasus* (Pall.), муксун *Coregonus muksun* (Pall.) и нельма *Stenodus leucichthys* (Güld.), ареал которых значительно расширился за счет акклиматизационных работ [14].

Сиг. В оз. Тулос по числу жаберных тычинок обитают 2 формы сига *Coregonus lavaretus* (L.): среднетычинковая (ж. т. $29\text{--}37$) и многотычинковая (ж. т. $47\text{--}60$) (рисунок). Рыбы значительно отличаются по всем биологическим показателям. Основу уловов (80%) составляли среднетычинковые сиги с числом жаберных тычинок от 29 до 37 (в среднем 34). Размеры сига колебались от $13,5$ до 21 см , в среднем $17,0 \text{ см}$, масса от 25 до 120 г , в среднем 52 г . Возрастной состав уловов представлен особями от $1+$ до $5+$ лет. Доминировали рыбы в возрасте $2+\dots 3+$ (86%). Соотношение полов близко к $1:1$, при этом неполовозрелые особи составили около 6% . Данные по линейно-весовому росту сига представлены в табл. 1. В условиях озера Тулос двухлетки имеют длину тела 14 см и массу 30 г , трехлетки – 16 см и 43 г , четырехлетки – 19 см и 66 г , пятилетки – 20 см и 87 г . Сиги этой формы созревают в массе в возрасте $2+$ лет,

единично в 1+. Самая маленькая половозрелая самка сига в возрасте 1+ имела длину 13,5 см, массу 25 г, абсолютную плодовитость 994, относительную 40. Самая крупная половозрелая самка среднетычинкового сига в оз. Тулос имела возраст 4+ лет, абсолютную плодовитость 2760 икринок, относительную – 31 (табл. 2). Многотычинковых сигов с числом жаберных тычинок от 47 до 60, в среднем 54, в опытных уловах выловлено 20 %. Длина (ас) сигов варьировала от 18,8 до 39,2 см, масса – от 73 до 800 г. Рыбы имели возраст от 2+ до 8+ лет (табл. 3). Обнаружены половозрелые самцы в возрасте 5+...6+ лет и самки 7+ лет. Абсолютная плодовитость самки в возрасте 7+ лет составила 16040 икринок, относительная – 27, в возрасте 8+ лет – 17600 и 24 соответственно. По сравнению с многотычинковыми сигами оз. Лексозеро, оз. Нюк и оз. Сямозеро темп роста сига оз. Тулос несколько выше (см. табл. 3) [1], [10].



Гистограмма распределения числа жаберных тычинок у сига оз. Тулос

Таблица 1

Линейно-весовой рост среднетычинкового сига оз. Тулос

Возраст	Длина (ас), см		Масса, г		Число рыб, шт.
	колебания	среднее	колебания	среднее	
1+	13,5–14,8	14,2	25–34	30	10
2+	14,8–17,6	16,1	33–63	43	96
3+	16,6–19,6	18,5	50–80	66	39
4+	19,6–21,0	20,4	82–94	87	10
5+	–	23,0	–	120	2

Таблица 2

Абсолютная (АП) и относительная (ОП) плодовитость среднетычинкового сига оз. Тулос

Возраст	Длина (ас), см	Масса, г	АП		ОП		Число рыб, шт.
			колебания	среднее	колебания	среднее	
1+	13,5	25,0	–	994	–	40	2
2+	16,0	42,0	747–2360	1300	20–46	30	23
3+	18,4	64,4	1573–1900	1740	24–31	27	7
4+	20,5	88,0	2731–2780	2756	30–32	31	3

Таблица 3

Сравнительные данные по росту многотычинкового сига в некоторых водоемах Карелии

Водоем	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	N	Источник
Длина (ас), см									
Тулос	19,4	20,0	28,2	29,0	32,6	34,9	38,6	41	наши данные
Сямозеро	22,7	24,8	26,1	27,3	28,6	29,7	32,7	2175	наши данные
Нюк	20,6	24,9	26,0	28,0	29,4	30,3	31,2	235	[10]
Лексозеро	–	18,5	23,8	27,0	30,0	31,4	32,6	–	[1]
Масса, г									
Тулос	83	–	248	307	450	563	725	41	наши данные
Сямозеро	135	178	207	243	277	324	418	2175	наши данные
Нюк	92	168	190	250	310	336	360	235	[10]
Лексозеро	–	74	150	250	321	370	439	–	[1]

Ряпушка. Ареал европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) охватывает бассейны Балтийского и Северного морей, она встречается на Кольском полуострове в бассейнах Баренцева и Белого морей. На восток ареал ряпушки простирается до Печоры. К настоящему времени зарегистрировано около 1000 озер, населенных естественными популяциями европейской ряпушки в ее исходном ареале [15]. В подавляющем большинстве ряпушка – типичный планктофаг, образует озерно-речные и типично озерные формы, которые обычно преобладают. Ряпушке, как и всей группе лососевидных, свойственна высокая пластичность. Во многих водоемах встречается две формы ряпушки: мелкая и круп-

ная. Подобное деление в пределах одного вида сиговых и лососевых рыб наблюдается довольно часто. Подавляющее большинство естественных популяций представлено мелкой ряпушкой. Ряпушка оз. Тулос относится к мелкой форме. Размеры ее колебались от 8,4 до 14,5 см, масса – от 6 до 25 г. Возрастной состав представлен от 1+ до 4+. Нерестится ряпушка в возрасте 1+, что типично для популяций мелкой ряпушки Карелии. Наименьшая абсолютная плодовитость, 330 икринок, отмечена у особей в возрасте 1+ при длине тела 8,4, массе 6 г (табл. 4). Темп роста ряпушки оз. Тулос близок к аналогичным показателям для мелкой ряпушки из других озер Карелии [15].

Таблица 4

Абсолютная (АП) и относительная (ОП) плодовитость ряпушки в некоторых водоемах Карелии

Возраст	Длина (ас), см	Масса, г	АП		ОП		Число рыб, шт.
			колебания	среднее	колебания	среднее	
Оз. Юля-Толвоярви							
1+	17,2	54,0	4000–7900	5300	70–135	100	11
2+	19,0	78,0	5500–8300	6700	65–100	85	24
3+	21,3	117,0	–	8700	–	75	2
Оз. Ала-Толвоярви							
2+	18,8	81,0	5200–9500	6700	60–100	81	15
3+	20,2	107,0	7600–10000	8700	70–90	80	8
4+	22,4	153,0	–	12000	–	75	2
Оз. Сариярви							
2+	18,8	80,0	5400–7500	6600	80–100	85	8
3+	20,4	107,0	6000–9000	7000	60–100	70	5
Оз. Тулос							
1 +	8,4	6,0	–	330	–	54	3
2+	11,3	14,0	850–990	920	61–71	65	7
3+	12,0	17,0	730–1630	1160	49–90	68	12
4+	13,8	22,0	1380–1550	1450	64–70	67	3
Оз. Инари							
3+	18,5	52,0	3830–6050	5220	83–136	100	11
4+	20,5	60,0	6450–8100	7300	108–139	120	4
Оз. Онежское							
1+	10,8	9,0	486–1256	900	54–140	100	36
2+	12,5	16,0	870–2670	1200	62–133	75	38
3+	13,2	20,0	973–2850	1670	65–142	83	37
4+	14,8	26,0	1050–3120	1900	52–120	73	44
Оз. Сямозеро							
1+	14,8	38,6	3900–6800	5450	105–175	141	31
2+	17,6	60,4	7800–9650	8000	95–170	127	30
3+	20,8	100,0	9800–11500	10230	80–120	102	11

На оз. Тулос ранее лов рыбы проводился круглый год³. В настоящее время водоем облавливаются только рыбаками-любителями. Как показали наши исследования, улов на единицу усилия колебался в августе – сентябре (2015–2018 годы) в пределах 234–967 г, составляя в среднем для северной части озера 563 г на сеть в сутки. Для сравнения на озерах ландшафтного заказника «Толвоярвский» (озера всегда облавливались только рыбаками-любителями) улов составил для Толвоярви – 670 г, Ала-Толвоярви – 374 г, Сариярви – 586 г, Юля-Толвоярви – 766 г на сеть в сутки, то есть данные очень близки.

Используя показатели зависимости ихтиомассы от лимнологических характеристик озер и расчеты с использованием *P/B*-коэффициента для рыб зоны тайги [5], делаем вывод, что величина рыбопродукции в оз. Тулос составляет 10 кг/га, что согласуется со средними значениями для данной природной зоны. Установлено, что уровень антропогенного воздействия на живую природу особенно возрос в последнее десятилетие. В настоящее время четко прослеживается тенденция дальнейшего усиления этого процесса. Поэтому изучение и сохранение биологического разнообразия всего комплекса природных объектов, видов и популяций животных и растений представляется весьма актуальным. Применительно к рыбам сохранение разнообразия этой группы животных возможно только при условии охраны всей водной экосистемы. Рыбы, находясь на верхнем трофическом уровне, отражают все

изменения водных экосистем. Следует отметить, что сложность северных сообществ достигается не столько числом видов, сколько обилием различных экологических форм, которые в биоэнергетическом отношении эквивалентны видам. Поэтому большое разнообразие форм у сиговых рыб можно рассматривать как результат развития северных экосистем по пути усложнения связей [12], [13]. Наличие нескольких подвидов сигов, обитающих в одном водоеме, является характерным для арктических и субарктических пресноводных экосистем [10], [11], [12], [19].

ВЫВОДЫ

Исследования показали, что рыбы семейства Coregonidae в озере представлены европейской ряпушкой и сигом обыкновенным. Ряпушка озера Тулос относится к мелкой форме. По числу жаберных тычинок в водоеме обитают среднетычинковая и многотычинковая формы сига. Рыбы значительно отличаются по всем биологическим показателям. Для сохранения видового разнообразия исследуемого водоема целесообразно ввести на нем регламентированное рыболовство. Доказано, что запрет на лов рыбы приводит к увеличению рыб старшего возраста и возрастанию конкуренции внутри рыбной части сообщества. Неконтролируемый лов способен быстро обловить водоем, а на восстановление сиговых популяций потребуется десятилетие, так как растут рыбы в северных водоемах крайне медленно.

* Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2017-0045, Программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России» проект № 0221-2018-0002; проекта РФФИ № 18-04-00163а.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. Л.: Гидрометеоиздат, 1965. 700 с.

² Естественные и экономические условия рыболовного промысла в Олонецкой губернии. Петрозаводск, 1915. 303 с.

³ Там же.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров Б. М., Покровский В. В., Смирнов А. Ф., Урбан В. В. Озеро Лексозеро // Озера Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство. Петрозаводск, 1959. С. 434–445.
2. Власова Л. И., Ильмаст Н. В., Карпечко В. А. и др. Гидрологические, гидрохимические, гидробиологические и ихтиологические особенности территории планируемого национального парка «Тулос» // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 143–154.
3. Дгебуадзе Ю. Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.
4. Дгебуадзе Ю. Ю., Чернова О. Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 315 с.
5. Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.
6. Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А. Обеспеченность ресурсами и ее роль в развитии инвазионных процессов // Общая биология. 2010. Т. 71. № 5. С. 436–451.
7. Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая промышленность, 1980. 182 с.
8. Новоселов А. П. Биологическое разнообразие и хозяйственное значение ихтиофауны континентальных водоемов Архангельской области // Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI: Сб. науч. тр. Вып. 337. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 270–285.
9. Озера Карелии: Справочник. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.
10. Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.
11. Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л., 1954. 324 с.
12. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

13. Решетников Ю. С. Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 2. С. 156–174.
14. Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В. Виды-вселенцы в водных экосистемах Карелии // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 3. С. 372–379.
15. Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 224 с.
16. Eckmann R. A review of the population dynamics of coregonids in European alpine lakes // Advances of Limnology 64. Biology and management of coregonid fishes – 2011. 2013. P. 3–24
17. Himberg K. J. A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids // Biology of Coregonid Fishes. Winnipeg, 1970. P. 219–250.
18. Sandlund O. T., Hesthagen T., Brabrand A. Coregonid introductions in Norway: well-intended and successful, but destructive // Advances of Limnology 64. Biology and management of coregonid fishes – 2011. 2013. P. 345–362.
19. Svärdson G. Speciation of Scandinavian Coregonus // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1979. № 57. P. 1–95.

Ilmast N. V., Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

Sterligova O. P., Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

Milyanchuk N. P., Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Petrozavodsk, Russian Federation)

BIOLOGICAL INDICATORS OF COREGONID FISH SPECIES IN LAKE TULOS (Western Karelia)*

Coregonid fish are valuable commercial species in northern freshwater ecosystems. The relevance of the work is determined by the decrease in their stocks as a result of human activities. The aim of the study was to study the biology of coregonid species in Lake Tulos (Republic of Karelia) and assess the lake in terms of its fisheries management. The assessment of the lake ecosystem is given. It is shown that the reservoir belongs to the alpha-oligotrophic type. The fish population of the lake is represented by 14 species. The paper presents the data on the state of coregonid species in the water body. The fish of the family Coregonidae in Lake Tulos are represented by European vendace *Coregonus albula* and whitefish *C. lavaretus*. The vendace of Lake Tulos belongs to the small form, with the growth rate close to that of the small forms from other lakes in Karelia. In terms of the number of gill rakers, two ecological forms of whitefish inhabit the lake: a medium-rakered form (29–37 rakers) and a densely rakered form (47–60 rakers). The fishes differ significantly by all biological indicators. It is noted that the complexity of the ichthyofauna of northern ecosystems is achieved not only by the number of species, but also by the abundance of various ecological forms. To preserve the species diversity of this water body fish population it is advisable to introduce regulated fishing on it.

Key words: freshwater ecosystems, biological diversity, ichthyofauna, coregonid species, ecological form

* The research was carried out with the financial support from the federal budget as part of the Program of the Russian Academy of Sciences Presidium “Biodiversity of Natural Systems and Biological Resources of Russia” (state assignment No 0221-2017-0045, project No 0221-2018-0002) and the Russian Foundation for Basic Research project No 18-04-00163a.

REFERENCES

1. Aleksandrov B. M., Pokrovsky V. V., Smirnov A. F., Urban V. V. Lake Leksozero. *Ozera Karelii. Priroda, ryby i rybnoe khozyaystvo*. Petrozavodsk, 1959. P. 434–445. (In Russ.)
2. Vlasova L. I., Ilmast N. V., Karpechko V. A. et al. Hydrological, hydrochemical, hydrobiological and ichthyological features of the territory of the planned national park Tulos. *Inventarizatsiya i izucheniye biologicheskogo raznoobraziya v prigranichnykh s Finlyandiyey rayonakh Respubliki Kareliya*. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 1998. P. 143–154. (In Russ.)
3. Dgebuadze Yu. Yu. Alien Species in the Holarctic: some results and prospects for research. *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2014. No 1. P. 2–8. (In Russ.)
4. Dgebuadze Yu. Yu., Chernova O. F. Bony fish scales as diagnostic and recording structure. Moscow, *Tovari-shchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.*, 2009. 315 p. (In Russ.)
5. Kitaev S. P. Basics of limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2007. 395 p. (In Russ.)
6. Kriksunov E. A., Bobyrev A. E., Burmenskiy V. A. Resource availability and its role in the development of invasive processes. *General biology*. 2010. Vol. 71. No 5. P. 436–451. (In Russ.)
7. Nikolsky G. V. Species structure and patterns of fish variability. Moscow, *Pishchevaya promyshlennost' Publ.*, 1980. 182 p. (In Russ.)
8. Novoselov A. P. Biological diversity and economic significance of the continental waters ichthyofauna in the Arkhangelsk region. *Issledovaniya po ikhtiologii i smezhnym distsiplinam na vnutrennikh vodoemakh v nachale XXI veka: Sbornik nauchnykh trudov*. Issue 337. St. Petersburg, Moscow, *Tovari-shchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.*, 2007. P. 270–285. (In Russ.)
9. Lakes of Karelia: reference book. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2013. 464 p. (In Russ.)
10. Pervozvansky V. Ya. Fish from the reservoirs of Kostomuksha iron ore deposit area (ecology, reproduction and use). Petrozavodsk, Karelia Publ., 1986. 216 p. (In Russ.)
11. Pravdin I. F. Whitefish in the water bodies of the Karelo-Finnish SSR. Moscow, Leningrad, 1954. 324 p. (In Russ.)
12. Reshetnikov Yu. S. Ecology and systematics of whitefish. Moscow, Nauka Publ., 1980. 301 p. (In Russ.)
13. Reshetnikov Yu. S. Current problems of studying whitefish. *Voprosy ikhtiologii*. 1995. Vol. 35. No 2. P. 156–174. (In Russ.)
14. Sterligova O. P., Ilmast N. V. Invasive species in the aquatic ecosystems of Karelia. *Voprosy ikhtiologii*. 2009. Vol. 49. No 3. P. 372–379. (In Russ.)
15. Sterligova O. P., Ilmast N. V., Savosin D. S. Cyclostomata and fish of Karelia's freshwaters. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2016. 224 p. (In Russ.)
16. Eckmann R. A review of the population dynamics of coregonids in European alpine lakes. *Advances of Limnology 64. Biology and management of coregonid fishes – 2011*. 2013. P. 3–24.
17. Himberg K. J. A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids. *Biology of Coregonid Fishes*. Winnipeg, 1970. P. 219–250.
18. Sandlund O. T., Hesthagen T., Brabrand A. Coregonid introductions in Norway: well-intended and successful, but destructive. *Advances of Limnology 64. Biology and management of coregonid fishes – 2011*. 2013. P. 345–362.
19. Svärdson G. Speciation of Scandinavian Coregonus. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*. 1979. No 57. P. 1–95.

Поступила в редакцию 16.10.2018