

*На правах рукописи*

**СТЕПАНОВ**  
**Мераб Вахтангович**

**МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ТЮЛЬКИ *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ**

03.02.08 – экология (биология)

03.02.06 – ихтиология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Борок – 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской Академии Наук  
Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

**Научные руководители:** доктор биологических наук, профессор  
**Яковлев Владимир Николаевич**

кандидат биологических наук  
**Слынько Юрий Владиславович**

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук, профессор  
**Кудерский Леонид Александрович**

кандидат биологических наук  
**Изюмов Юрий Глебович**

**Ведущая организация:** Учреждение Российской Академии Наук  
Зоологический институт РАН

Защита диссертации состоится 1 ноября 2011 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Учреждении Российской Академии Наук Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, п. Борок Некоузского р-на Ярославской области  
Тел/факс (48547)24042

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждения Российской Академии Наук Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Автореферат разослан 30 сентября 2011 г.

Учёный секретарь диссертационного совета

доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** До второй половины 20-го века черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordman, 1840), обитавшая во внутренних морях Понто-Каспия не поднималась по большинству рек бассейна выше, чем на 100-150 км от устья. Только на Нижней Волге верхняя граница её распространения проходила в 1000 км. от дельты по 52°с.ш. (Световидов, 1952; Берг, 1948). После сооружения гидроузлов на Днепре, Дону, Волге и Каме тюлька активно расселилась по всем водохранилищам. В результате этой экспансии сформировалась гигантская система взаимосвязанных солоноватоводных и пресноводных Каспийских и Черноморских популяций. В Волго-Каспийском бассейне современный ареал *Clupeonella cultriventris* (Nordman, 1840) простирается с 36°с.ш. по 60°с.ш.

Изучение этой системы в процессе её развития представляет огромный интерес для эволюционной экологии. Особенно важным представляется изучение популяций северной периферии ареала тюльки – Рыбинского и Шекснинского водохранилищ. Граница вида по Э. Майру (1974) – «Линия за которой селективные факторы среды препятствуют успешному размножению. Большинство изолятов, появляющихся время от времени за этой границей, обречены на вымирание. Однако, именно в краевых условиях возможны генетические изменения, способные глубоко изменить экологические предпочтения и адаптации популяций».

В настоящее время северная граница ареала тюльки предположительно проходит между Рыбинским и Шекснинским водохранилищем. В Рыбинском водохранилище сформировалась мощная процветающая популяция, выходцы из которой в короткий срок заселили остальные водохранилища Верхней Волги и проникли в Шекснинское. Однако, тюлька, не смотря на отсутствие географических преград, не смогла заселить озеро Белое. В Шекснинском водохранилище скопления тюльки малочисленны и поддерживаются повторными миграциями из Рыбинского водохранилища. Особенности расселения тюльки (анадромные нерестовые миграции в близлежащие водохранилища) дают уникальную возможность изучить тренды, масштабы и скорость дивергенции краевых популяций. Комплексная оценка сходства и различия популяций всех волжских водохранилищ по морфологическим признакам до сих пор не проводилась, хотя такой анализ позволил бы выявить специфику краевых популяций, и представить новые аргументы для решения проблемы происхождения всей популяционной системы тюльки в бассейне Волги. По этому вопросу ранее предложены две основные гипотезы (Шаронов, 1971): 1). Недавнее происхождение от нерестового стада каспийской или же азово-донской тюльки, отрезанного при возведении плотины Волгоградской ГЭС. 2). Происхождение от жилой аборигенной популяции издавна существующей в затонах вблизи г. Саратова. Немаловажный интерес представляет изучение динамики численности и структуры краевых популяций в зависимости от изменения климатических и биотических факторов в новых местообитаниях. Экологический статус краевых популяций не устойчив по определению. В Рыбинском водохранилище самая северная популяция тюльки заняла место самой южной самопроизводящейся популяции корюшки, которая в течение двух

десятилетий была супердоминантом в сообществе рыб пелагиали. Огромная численность его популяции катастрофически снизилась еще до появления тюльки в результате климатических изменений. Бывший супердоминант стал редким видом. Не исключено, что при дальнейшем изменении климата тюльку ожидает та же участь. Динамика численности супердоминанта не безразлична для сообщества в целом и может серьёзно повлиять на его устойчивость. Поэтому контроль состояния и численности популяции тюльки на всех этапах жизненного цикла представляется весьма важным элементом природоохранных мероприятий. В настоящее время экологическая топография тюльки в Рыбинском водохранилище, да и во всём волжском каскаде, изучена недостаточно. В частности нет достоверных данных о местах нереста и зимовки по отдельным плёсам.

### **Цели и задачи исследования.**

Основная цель работы - изучение морфо-биологических особенностей самой северной краевой популяции черноморско-каспийской тюльки и определение ее экологической роли в экосистеме Рыбинского водохранилища. Согласно этой цели, задачами работы были:

- сравнительный анализ изменчивости счетных и пластических признаков внешней морфологии и осевого скелета популяций тюльки в каскаде волжских водохранилищ;
- морфологическая проверка гипотез происхождения волжских популяций тюльки;
- определение размерно-возрастной структуры популяции Рыбинского водохранилища;
- анализ пространственного распределения стад тюльки в нерестовый, нагульный и предзимовальный периоды;
- оценка особенностей воспроизводства тюльки в условиях Рыбинского водохранилища;
- оценка роли тюльки в питании хищных видов рыб Рыбинского водохранилища;
- многолетняя динамика численности тюльки и структура сообщества рыб пелагиали Рыбинского водохранилища;
- разработка способов мониторинга за численностью тюльки, как доминирующего вида сообщества пелагиали.

**Научная новизна.** Впервые проведены исследования морфологических признаков черноморско-каспийской тюльки во всех водохранилищах волжского каскада одновременно, то есть в один и тот же период времени. Были выявлены особенности морфологического строения тюльки на границе ареала обитания и дана оценка. Впервые определены места нерестилищ в Рыбинском водохранилище.

Сделан анализ зимовальных локализаций тюльки в Рыбинском водохранилище. Выявлены изменения в трофических цепях у рыб в Рыбинском водохранилище, вследствие вклинивания в пелагический комплекс тюльки. Предложен способ мониторинга численности тюльки для осуществления рационального пользования водными биологическими ресурсами.

**Практическая значимость.** Проведённые исследования помогут прогнозировать и контролировать негативные моменты, связанные с инвазией чужеродных видов в естественную среду обитания рыб.

Полученные данные могут быть использованы для оценки воздействия акклиматизированных рыб, разработки методов борьбы с биологическим загрязнением. Учитывая, что тюлька является промысловым видом в водоёмах естественного ареала, полученные данные могут быть использованы для оценки запаса и организации промысла рыбы.

**Личный вклад автора.** Автор лично (впервые) провёл исследования по обнаружению локализаций зимовальных скоплений тюльки в Рыбинском водохранилище. Впервые было описано нерестовое поведение тюльки и установлены места нерестилищ. Лично собран материал для исследования питания хищных видов рыб в зимний период. Дана оценка функциональной обусловленности морфологических признаков вследствие изменения условий среды обитания.

**Апробация работы.** Предварительные результаты исследований докладывались на X молодёжной научной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, 2003), международной научной конференции: «Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3» (Тольятти, 2003), Международной конференции «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах» (Борок, 2003), IV(XXVII) международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского севера» (Вологда, 2005), а также на межлабораторных заседаниях ИБВВ РАН и коллоквиумах лаборатории Эволюционной экологии ИБВВ РАН (2003-2010 гг.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 7 работ, из которых 3 в научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

**Структура и объём работы.** Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов и списка использованной литературы, включающего 122 наименований, в том числе 2 на иностранном языке. Содержание работы изложено на 129 страницах текста, включая 14 таблиц и 21 рисунок.

**Благодарности.** Выражаю глубокую и искреннюю благодарность моим научным руководителям д.б.н. В.Н. Яковлеву и к.б.н. Ю.В. Слынько за огромную и неоценимую помощь на всех этапах выполнения работы и анализа полученных результатов. Особую признательность выражаю д.б.н. В.Г. Терещенко, к.б.н. В.И. Кияшко, к.б.н. А.Н. Касьянову за ценные советы, наставления, моральную поддержку и помощь в анализе моих исследований. Хочется искренне поблагодарить за всестороннюю помощь при сборе материала и обработке данных своих коллег из лаборатории эволюционной экологии.

## ГЛАВА I. ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКАЯ ТЮЛЬКА В МАТЕРИНСКОМ И НОВОПРИОБРЕТЁННОМ АРЕАЛАХ.

**Внутривидовая структура черноморско-каспийской тюльки в нативной части ареала.** Черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) – промысловая рыба, включённая в красную книгу МСОБ по списку 5 категории DD, как вид с недостаточными данными (Аннотированный каталог..., 1998). Это широко эвригалинный, в основном солоноватоводный вид, имеющий солоноватоводные, полупроходные и пресноводные формы. Обитает в опреснённой части Чёрного моря, в Азовском, Каспийском морях и в водохранилищах Волги, Камы, Дона, Днестра, Днепра. Может переносить соленость от 0 до 35‰ и температуру от 2 до 28,5°C. В основном обитает при солености 12-16‰ (при 20‰ икра погибает) и температуре 8-12°C. (Берг, 1949).

Основными морфологическими чертами тюльки являются: хорошо выраженный киль, покрытый килевыми чешуйками, идущий от самого горла до анального отверстия; два последних луча в анальном плавнике удлинены; удлинённые чешуи у основания хвостового плавника отсутствуют (Никольский, 1950). В Каспийском море длина тюльки редко достигает 145 мм. (по Бергу, 1913г.), Бородин (1904г.) говорит, что она не достигает длины 120 мм., в Азово-Черноморском бассейне значительно мельче - около 90 мм. (Световидов, 1952).

**Состояние популяций тюльки в новых частях ареала.** Начиная с 30-х годов прошлого столетия на реках СССР происходит крупномасштабное гидротехническое строительство. Гидростроительство происходит на Волге, Дону, Днепре и многих других реках. В водохранилища проникают виды рыб, которые никогда раньше не находились в условиях замкнутого пресного водоёма. Среди этих рыб отмечается и черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840). В процессе создания водохранилищ началось изучение популяций тюльки – мигранта, как из Каспийского, так и из Чёрного и Азовского морей. Несмотря на то, что данной темой занимались многие учёные, систематизирующих данных об исследуемом виде не так уж и много. Практически в каждом водоёме тюлька имеет черты, отличные от других популяций. В некоторых водных резервуарах, в границах даже одной популяции, выявляются группы рыб, сильно отличающиеся от других. Владимиров В.И. (1951) при изучении дивергенции тюльки бассейна Днестра отмечает, что вся исследованная им тюлька, несомненно, относится к одному виду, но всё же по ряду признаков не имеет монолитности. При продвижении вверх по Днестру и постепенно приобретая оседлый образ жизни в пресных водоёмах, тюлька всё более отличается от исходной формы. Основным признаком различия является наибольшая высота тела. Смирнов А.И. (1967), исследуя тюльку, в бассейне Дуная установил, что пробы, взятые из разных лиманов, не выявляют обособленности тюльки по меристическим признакам. Однако, прослеживается значительная разница по пластическим признакам. Степень изменчивости тюльки связана с большей или меньшей изолированностью лиманов от Дуная и обменом с мигрирующим стадом «ходовой» тюльки. Смирнов А.И. предполагает, что эти две разновидности тюлек обитают независимо друг от друга,

хотя в общей массе улова встречаются вместе в разном соотношении. Таким образом, по его заключению тюлька из придунайских водоёмов обладает немалой степенью морфологической и биологической пластичности, в большей мере зависящей от степени изолированности лиманной тюльки от «ходовой».

**Расселение тюльки по бассейну Волги.** Особый интерес представляет процесс продвижения и освоения черноморско-каспийской тюлькой Волжских водохранилищ. Как указывает Казанчеев Е.Н. (1963): «Немногочисленные косяки тюльки входят в дельту Волги. Высоко по реке не поднимаются, за исключением некоторых малочисленных особей. Косячный ход заканчивается в нижних участках дельты». Световидов А.Н. (1952) отмечал, что тюлька по Волге поднимается до Вольска. В 1955 году образовалось Куйбышевское водохранилище и в него стали проникать новые биологические элементы – мигранты как северных, так и южных широт. Из южных вселенцев отмечается тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840), которая в зоне затопления Куйбышевского водохранилища до этого отсутствовала. Тюлька нашла здесь благоприятные условия для жизни и размножения. За три года она освоила всё водохранилище и её личинки встречались во всех плёсах водоёма. Цыплаков Э.П. (1974) объясняет вспышку численности и быстрый темп расселения замедленными скоростями течений, свободной экологической нишей (практически нет планктофагов), богатой кормовой базой и отсутствием влияния колебания уровня водохранилища на пелагическую икру вида. В Куйбышевском водохранилище наибольшая концентрация тюльки наблюдается в заливах, где нагуливается основная масса молоди промысловых видов рыб. На русловых участках, как правило, скопления тюльки незначительны (Цыплаков, 1974). Однако, Козловский С.В. (1987) утверждает, что скопления тюльки в водоёме приурочены к открытым участкам, а на мелководьях, в местах концентрации промысловых рыб и их молоди, практически не встречается. Согласно мнению С.В. Козловского (1987) по морфологическим признакам тюлька Куйбышевского водохранилища является пресноводной формой обыкновенной каспийской кильки. В дальнейшем тюлька стала интенсивно расселяться на север. В середине 60-х годов граница ареала тюльки на севере проходила у Чебоксар (р. Волга) и у Чистополя (р. Кама). В 1971 году тюлька была обнаружена в Воткинском водохранилище, а в 1975 году в Камском водохранилище (Пушкин, 1977). Как и в Волжских водохранилищах, тюлька здесь является пресноводной формой каспийской обыкновенной кильки. После образования Чебоксарского водохранилища тюлька проникла в Горьковское водохранилище, а затем в Рыбинское. Впервые черноморско-каспийская тюлька в Рыбинском водохранилище была обнаружена в 1994 году в единичных экземплярах. К 2000 году она смогла освоить всю акваторию водохранилища и одновременно нарастить свою численность. В настоящее время Рыбинское водохранилище является самым северным водохранилищем где натурализовалась тюлька.

**Гидрологические и климатические особенности Рыбинского водохранилища.** Рыбинское водохранилище является третьей ступенью Волжского каскада. Оно образовано в 1940 году вследствие перекрытия плотинами рек Волги и Шексны соответственно в районе Перебор и Рыбинска. Наполнение водоёма водой

до проектной отметки произошло лишь в 1947 году. Рыбинское водохранилище - водоём озёрного типа. Распологается в Молого-Шекснинской низине. Его длина 250 км., ширина 56 км, протяжённость береговой линии 2150 км. Площадь зеркала водохранилища составляет 4550 км<sup>2</sup>., средняя глубина 5,6 м. Акватория глубиной до 2 метров составляет 21%. Площадь водосбора составляет 15500 км<sup>2</sup>. Климат побережья водохранилища характеризуется умеренно тёплым летом и умеренно холодной зимой. Средняя температура самого холодного месяца – 10,8°-11,8°С. Самого тёплого + 16,9-17,8°С. Преобладают ветры юго-западного и западного направлений. Штилевая погода бывает редко. Образование ледового покрова в водохранилище наступает в ноябре, распаление льда происходит в апреле. Воды в Рыбинском водохранилище гидрокарбонатные, маломинерализованные. (Буторин и др., 1975; Волга и её жизнь, 1978; Рыбинское водохранилище, 1972; Литвинов, 2000).

## ГЛАВА II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.

**Материал.** Особенности морфологической изменчивости тюльки Рыбинского водохранилища анализировали с использованием в качестве материала сравнения выборок из популяций других водохранилищ Волжского каскада, р. Дон и Северного Каспия. Всего проанализировано 25 выборок (n=1185 экз), собранных в 2000-2003 г. в волжских водохранилищах: Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском, Чебоксарском, Горьковском, Рыбинском, Угличском, Иваньковском и Шекснинском и по одной выборке из двух локальностей в пределах естественного ареала – из Северного Каспия и устья р. Дон. Материал представлен в табл. 2.1.

Таблица 2.1

Материал для морфометрического анализа

Наименование станции	Кол-во исследованных особей (шт.)
р. Дон	50
Каспийское море	30
Волгоградское водохранилище	30
Саратовское водохранилище	30
Куйбышевское водохранилище (Тольятти)	50
Куйбышевское водохранилище (Черемшанский залив)	50
Куйбышевское водохранилище (Рыбная слобода)	50
Чебоксарское водохранилище (Васильсурск)	50
Горьковское водохранилище (Сокольское)	50
Горьковское водохранилище (Юрьевец)	31
Рыбинское водохранилище (Переборы)	142
Рыбинское водохранилище (Молога)	50
Рыбинское водохранилище (Противье)	50



Рыбинское водохранилище (Глебово)	38
Рыбинское водохранилище (Средний Двор)	47
Рыбинское водохранилище (Ваганиха)	26
Рыбинское водохранилище (Мякса)	50
Рыбинское водохранилище (Центральный мыс)	16
Рыбинское водохранилище (Брейтово)	120
Рыбинское водохранилище (Горькая соль)	70
Рыбинское водохранилище (Ягорба)	50
Рыбинское водохранилище (Первомайские острова)	50
Иваньковское водохранилище	16
Шекснинское водохранилище	9
р. Шексна (о. Селин)	30
ВСЕГО:	1185

Материал по питанию хищных рыб собирали в летне-зимний периоды с 2000 по 2003 годы по всей акватории Рыбинского водохранилища. Данные представлены в табл. 2.2.

Таблица 2.2

Характеристика собранного и обработанного материала по питанию хищных рыб

Вид хищника	Длина тела, мм	Масса тела, г	Кол-во исследованных рыб, экз.
Щука	$\frac{300-890}{501}$	$\frac{200-8000}{1615}$	75(31)
Окунь	$\frac{80-280}{180}$	$\frac{10-550}{216}$	116(76)
Судак	$\frac{240-760}{419}$	$\frac{200-1700}{1095}$	105(38)
Берш	$\frac{205-310}{232}$	$\frac{87-350}{230}$	10(0)
Налим	$\frac{210-420}{331}$	$\frac{220-400}{307}$	93(77)

Примечание - в числителе – min – max; в знаменателе – среднее; в скобках – количество рыб с пустыми желудками.

Материалом для анализа пространственного распределения тюльки в предзимовальный период послужили данные контрольных траловых обловов различных участков Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища с октября по ноябрь 2001 года. Всего проанализировано 52670 экземпляров тюльки, выловленной в этот период.

Материал для анализа трофических взаимоотношений тюльки и её положения в сообществе рыб пелагиали собирали в научно-исследовательских рейсах в июне–сентябре 2000-2002 гг. Район работ охватывал водохранилища Верхней и Средней Волги. Исследовано 1108 экземпляров тюльки.

Материал для анализа динамики численности популяции тюльки Рыбинского водохранилища собирался во время экспедиционных рейсов с 2000 по 2010 годы. Анализ данных проведён совместно с сотрудниками лаборатории эволюционной экологии ИБВВ РАН и под руководством к.б.н. Кияшко В.И. Данные получены из архива лаборатории эволюционной экологии.

**Методы сбора и обработки материала.** Лов тюльки в исследуемых водоёмах проводили мальковым тралом с горизонтальным раскрытием 12 метров и вертикальным раскрытием 2 метра. Анализ зимовальных скоплений тюльки производился на основании траловых съёмок в осенний период (октябрь-ноябрь). При помощи эхолота «Skipper - 607» выявлялись скопления рыбы в пелагиали. На основании показаний эхолота, в местах массового скопления рыбы, производили контрольный облов мальковым тралом. Расстояние от г. Череповца до каждого скопления тюльки определялось по судоходному атласу при помощи курвиметра. Лов осуществлялся пелагическим тралом (вертикальное раскрытие в нерабочем состоянии – 3,5 м., горизонтальное раскрытие в нерабочем состоянии- 20 метров, ячея в кутке 3 мм) с катера типа «Ярославец» при скорости траления 2-3 км/час в дневное время. Весь улов подвергался биологическому анализу для определения видовой и размерной структуры скоплений. Для каждой станции определялась плотность скоплений рыб в пелагиали (2.1) :

$$P = \frac{N}{V \cdot t \cdot S}, \quad (2.1)$$

где  $P$  – плотность рыб, шт/м<sup>3</sup>.;  $N$  – количество пойманной рыбы;  $V$  – скорость движения судна с тралом, км/ч.;  $t$  – время траления, мин.;  $S$  – площадь устья трала, м<sup>2</sup>.

Для исследования трофэкологии тюльки траления проводили с экспедиционного судна пелагическим тралом с вертикальным раскрытием 1.5 м и горизонтальным – 12 м. Размер ячея в кутке – 5 мм. Скорость траления не более 5 км/ч, время траления 15 мин. Большую часть тралений во всех исследованных водоёмах проводили в горизонтах 2-7 м, где по показаниям эхолота GPS – 168, отмечались наиболее плотные скопления рыб. Во всех обследованных водоёмах траления проводили в однотипных биотопах – пелагиаль над затопленными руслами рек и озер, общая глубина не менее 5 м.

Для исследования морфологической изменчивости тюльки использовали две группы признаков - счетные и пластические, с разной наследственной обусловленностью. Из счетных признаков изучалось: число ветвистых лучей в спинном (D), анальном (A) плавниках, число килевых чешуй ( $V_s$ ) и общее число позвонков ( $V_t$ ), а также число позвонков в туловищном ( $V_a$ ), переходном ( $V_i$ ) и хвостовом ( $V_c$ ) отделах. Первые четыре признака широко используются во внутривидовой систематике сельдевых *Clupeidae* (Световидов, 1952). Из

пластических признаков использовали длину головы (С), диаметр глаза (Do), наибольшую (Н) и наименьшую высоту тела (h), длину хвостового стебля (Pl), антедорсальное расстояние (AD), антеанальное расстояние (AA), антевентральное расстояние (AV), пекто-вентральное расстояние (PV), длину грудного плавника (IP), длину основания спинного плавника (ID) (Световидов, 1952). Пластические признаки представлены индексами. Диаметр глаза относили к длине головы, а значения промеров тела - к абсолютной длине рыбы (L). Измерения проводили на свежих рыбах штангенциркулем.

Позвонки подсчитывали на сухих остеологических препаратах, начало счета вели с двух уменьшенных туловищных позвонков, первый из которых был сросшимся с basioccipitale. За переходные позвонки принимали задние позвонки туловищного отдела, отличающиеся от типичных туловищных наличием развитых парапофизов, сращенных с телами позвонков. За последний позвонок переходного отдела принимали позвонок, расположенный впереди первого позвонка с гемальным отростком (Яковлев и др, 1981). Счет хвостовых позвонков у тюльки заканчивали тремя преуральными позвонками (Pu); уростиль в счет не включали. Сумма переходных и хвостовых позвонков ( $V_i+c$ ) использовалась как отдельный признак. В выявление связи между средними значениями (M) с географической широтой местности ( $^{\circ}N$ ) использовался ранговый коэффициент корреляции Спирмена ( $\rho$ )

Для оценки сходства и различия популяций применяли анализ главных компонент. Обработку данных проводили при помощи пакета программ Statistica 6.0 для Windows. Достоверность различий между выборками оценивали по t-критерию Стьюдента (Плохинский, 1970).

Для изучения возрастной изменчивости использовались те же самые пластические признаки, что и для основного морфологического анализа

Выловленную рыбу для анализа пищевых взаимоотношений измеряли, взвешивали, визуально определяли пол и стадию зрелости гонад. Состав пищевого комка рыб исследовали сразу после вылова. Обработку содержимого желудков проводили согласно Методическому пособию по изучению питания и пищевых отношениях рыб в естественных условиях. В пищевом комке просчитывали количество фрагментов заглоченных жертв, измеряли их, определяли по возможности до вида, визуально по пятибалльной шкале оценивали стадию переваривания пищевого комка.

### ГЛАВА III. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ТЮЛЬКИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.

**Размерно-возрастная и половая структура популяции.** В опытных летних уловах пелагического трала длина тела тюльки варьирует от 46 до 103 мм. В июне-июле 2000-2002 гг. распределение особей по размерам описывалось кривой с одним четко выраженным и вторым, менее выраженным пиками. В целом по водоему модальную группу первого пика, с некоторыми вариациями модальных классов в разные годы, составляли особи с длиной тела 60-80 мм. Второй пик был представлен особями более 80 мм, относительное количество которых в исследованные годы варьировало от 5 до 50 %.

Во второй половине августа в уловах тюльки появляются сеголетки, длина тела которых к этому времени варьирует от 20 до 50 мм. Кривая размерного состава уловов имеет четко выраженный двухвершинный характер. Первый пик представлен доминирующей группой 30 – 45 мм, второй - 70 – 80 мм.

В сентябре-октябре размерный состав уловов так же представлен двухвершинной кривой. В уловах увеличивается доля сеголетков, модальные размеры которых по сравнению с июнем сдвигаются на 2-3 размерных классов.

Осенью уловы тюльки в Рыбинском водохранилище представлены тремя возрастными группами – сеголетками, двухлетками и трехлетками. Если в июне-июле основой популяции были двухлетки, то осенью в уловах сеголетки составляли более 50 %.

Максимальная продолжительность жизни тюльки Рыбинского водохранилища составляет три года, впервые нерестится в возрасте 1+. Летом и осенью распределение особей по размерам описывалось кривой с двумя ярко выраженными пиками, летом они соответствуют двух- и трёхлеткам, осенью - сеголеткам и рыбам в возрасте 1+ и 2+.

### **Морфологическая изменчивость.**

**Изменчивость признаков внешней морфологии.** Пластические признаки у тюльки при вселении в волжские водохранилища изменились значительно, нежели меристические. Так из 11 признаков 8 обнаружили достоверную связь с широтой местности (L). Ранговый коэффициент корреляции ( $\rho$ ) этих признаков с L варьирует от 0,47 до 0,75. При этом значения только двух признаков - C и IP у тюльки уменьшились, а остальные 6 - увеличились. Таким образом, было установлено, что между новообразованными популяциями тюльки и популяцией из Северного Каспия по пластическим признакам зафиксировано намного больше достоверных различий чем по счетным.

Одной из задач изучения морфологии тюльки было исследование возрастной изменчивости пластических и остеологических признаков. С этой целью в Рыбинском водохранилище собран и обработан синхронный материал по взрослым особям и сеголеткам тюльки.

Сравнительный анализ пластических признаков между сеголетками и взрослыми особями показал, что C, H, PV и VA во всех исследованных популяциях тюльки с возрастом изменяются. При этом все признаки, кроме C, с возрастом достоверно увеличиваются. Обнаруженная возрастная изменчивость пластических признаков у тюльки, по-видимому, связана с аллометрией роста тела рыбы.

**Изменчивость признаков осевого скелета.** Средние значения Vs, Va, Vc и Vt в тех же популяциях, с продвижением на север, в более высокие широты увеличиваются. Свидетельством зависимости величины этих признаков от N могут служить достоверные значения коэффициентов корреляции  $\rho$ : Va = 0,51; и Vt = 0,84. Несмотря на небольшие и недостоверные значения  $\rho$  между Vs и Vc с L, больше всех достоверных отличий между новообразованными и нативной популяциями выявлено по Vs (18 из 19).

Наибольшие значения (M) Va характерны для верхневолжских (Угличское, Иваньковское) и северных (Рыбинское, Шекснинское в-ща) популяций. Оценки Vi

волжских популяций тюльки сходны. Зависимость изменения оценок  $V_{i+c}$  от широты местности не выявлена. Максимальные значения  $V_{i+c}$  (26.4) характерны для тюльки из Лаишево (Куйбышевское в-ще, № 5), Юрьевца (Горьковское в-ще №8), Перебор (Рыбинское в-ще, № 11) и Щекснинского в-ща (№20), т.е из озеровидных и приплотинных участков водохранилищ.

Значение  $V_t$  в зависимости от географической широты увеличивается ступенчато, но достоверно ( $\rho=0.83$ ), что соответствует, по терминологии Дж. Гексли (Huxley, 1939) прерывистой или «горизонтально-ступенчатой» клине (рис. 3.1).

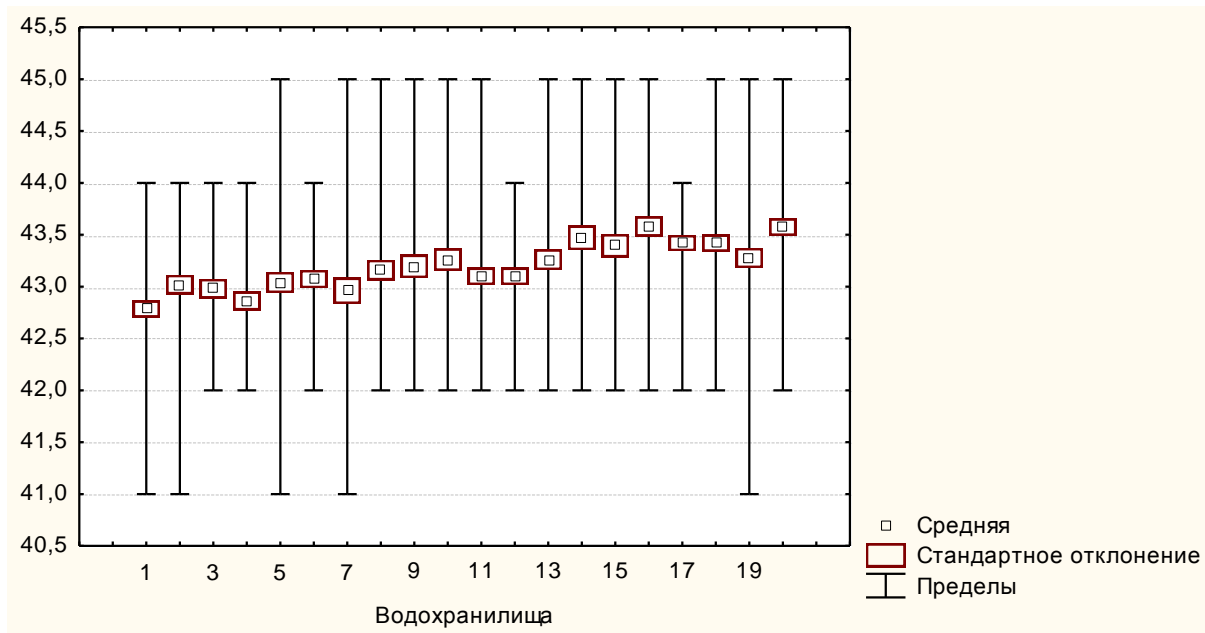


Рис. 3.1 - Значения числа позвонков ( $V_t$ ) у популяций тюльки Волжских водохранилищ.

Примечание к рис. 3.1: 1-Северный Каспий; 2- Волгоградское водохранилище; 3- Саратовское водохранилище; Куйбышевское водохранилище: 4- Тольятти, 5-Чермшанский залив, 6-Лаишево; 7-Чебоксарское водохранилище (Васильсурск); Горьковское водохранилище: 8- Сокольское, 9- Кинешма, 10- Юрьевец; Угличское водохранилище: 11- Река Нерль, 12- г. Дубна; 13- Ивановское водохранилище; Рыбинское водохранилище: 14- Переборы, 15- Глебово, 16 – Бабы горы, 17 – Противье, 18 – Мякса, 19 – Остров Селин; 20- Шекснинское водохранилище

При изучении возрастной изменчивости по остеологическим признакам почти во всех популяциях наблюдается четкая закономерность: у молодежи, в сравнении со старше-возрастной тюлькой, число позвонков ( $V_i$ ) меньше, а в хвостовом отделе – больше. Общее число позвонков с возрастом не меняется. Изменение числа позвонков ( $V_i$ ) и ( $V_c$ ) с возрастом, вероятно, можно объяснить отбором, который идет в период наступления половозрелости, когда взрослая тюлька начинает обитать в более глубоких слоях воды.

Таким образом, выявленную возрастную изменчивость многих морфологических признаков у тюльки необходимо учитывать при межпопуляционных морфологических сравнениях.

**Сравнительный морфологический анализ тюльки из водохранилищ Волги и других частей ареала.** На основе анализа совокупности признаков построена общая схема внутривидовой организации тюльки в пределах Волжского каскада водохранилищ (рис. 3.2).

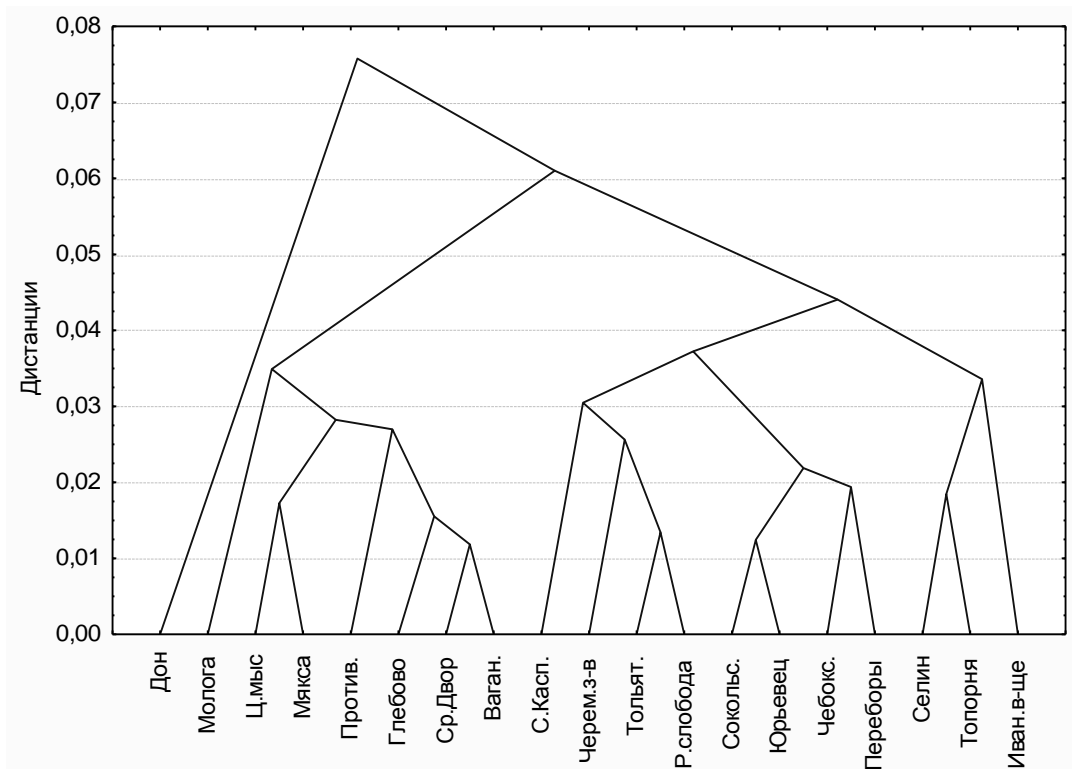


Рис. 3.2 - Сходство популяций тюльки по пластическим признакам

Примечание к рис. 3.2: – дистанции (Евклидовы расстояния)

Установлено, что по совокупности значений пластических признаков тюлька Рыбинского водохранилища формирует самостоятельный кластер, характеризующийся высокой степенью изменчивости, исключение составила только выборка из района Перебор, т.е. пришлозового участка водохранилища, которая вошла в общий волжский кластер, сформированный выборками из популяций Горьковского и Чебоксарского водохранилищ. Результаты исследований показывают, что при продвижении с юга на север у тюльки наблюдаются достоверные изменения пластических признаков. В частности, по мере удаления тюльки от Северного Каспия вверх по Волге происходит постепенное уменьшение длины головы (С). На всём пути расселения тюльки происходит уменьшение диаметра глаза и длины грудных плавников. Спинной, анальный и брюшные плавники смещаются в сторону хвостового. Наибольший интерес вызывает изменение показателя наибольшей высоты тела, так как наиболее связан с вязкостью воды, которая характеризуется минерализацией и температурой.

Для выявления популяционной структуры у тюльки в волжских водохранилищах использовали метод главных компонент по совокупности 4-х меристических признаков -  $V_s$ ,  $V_a$ ;  $V_c$ ,  $V_t$ , которые обнаружили географическую

изменчивость. Первые две главные компоненты в сумме связывали 74% всех дисперсий исследуемых признаков (рис. 3.3).

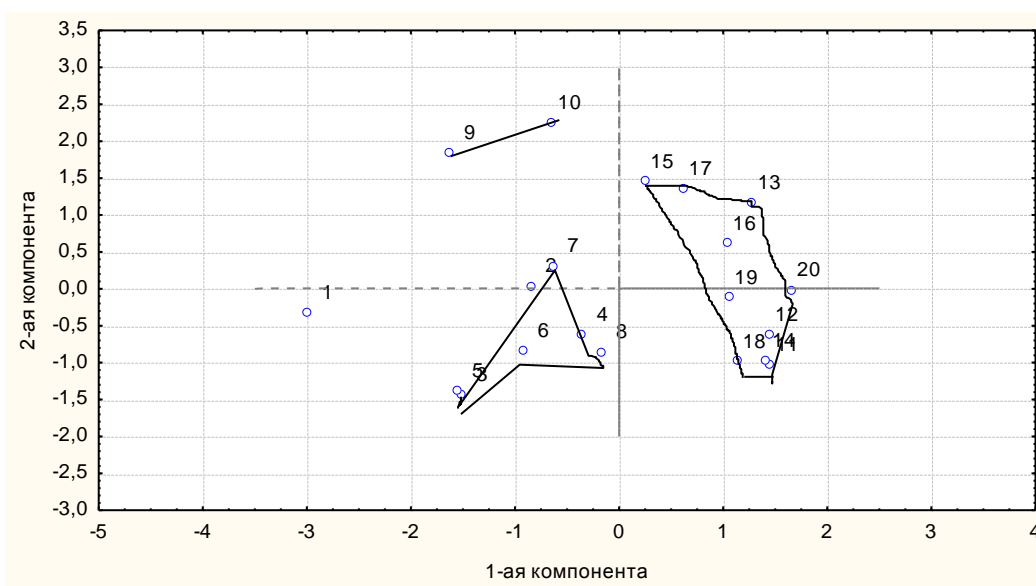


Рис. 3.3 - Дифференциация 20-ти популяций тюльки в Волжских водохранилищах в пространстве 1 и 2 компонент по 4-м морфологическим признакам (Vs; Va; Vc; Vt).

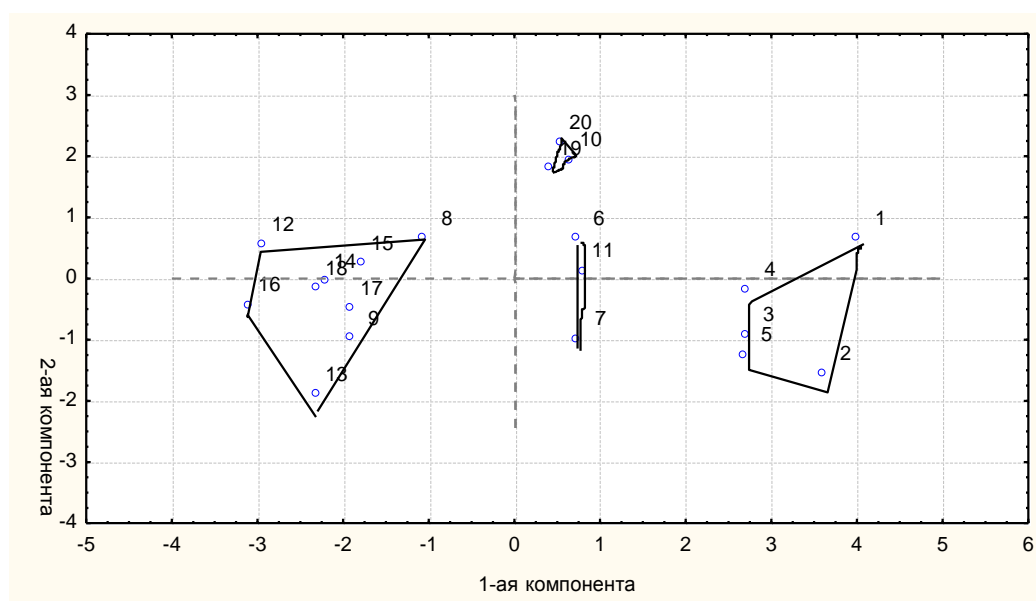


Рис. 3.4 - Дифференциация 20-ти популяций тюльки в Волжских водохранилищах в пространстве 1 и 2 компонент по 8-ми пластическим признакам C, H, h, AD, AA, AV, PV, IP

Обозначение: 1- Северный Каспий – **Нижне-средневожская группа** популяций: 2- Волгоградское в-ще, Куйбышевское в-ще: 3- Тольятти, 4-Чермшанский залив, 5-Лаишево, 6- Чебоксарское в-ще (Васильсурск), Горьковское в-ще: 7- Сокольское, 8- Юрьевец., II- **Верхневожская**: 9-Угличское в-ще, 10- Ивановское в-ще. III- **Рыбинско-Шекснинская**: Рыбинское в-ще: 11- Переборы, 12- Глебово, 13 – Бабы горы, 14– Средний двор, 15– Центральный мыс, 16 –Противье, 17-Мякса, 18 –Ваганиха, 19 – Остров Селин, 20- Шекснинское в-ще

Выявляемые три группы популяций тюльки (Нижне-Средневожская, Рыбинско-Шекснинская, Верхневожская) по счетным признакам отражают процесс адаптации популяций – вселенцев к новым условиям обитания. Подобная популяционная структура у тюльки выявлена и по пластическим признакам. По ним выделяются две большие группы популяций; Нижне-средневожская и Верхневожская (рис. 3.4). Обособление двух небольших групп популяций тюльки (1 - периферические популяции и 2 - популяции, обитающие в озеровидных участках в-щ) не было связано с географическим положением водоема и, возможно, обусловлены сходными условиями обитания. Как по счетным, так и по пластическим признакам, причем по первым в наибольшей степени отмечено обособление выборки из популяции Северного Каспия. Это может служить дополнительным свидетельством в пользу ранее обоснованной генетическими методами гипотезы о пресноводном происхождении волжских популяций тюльки из естественных популяций Саратовских пойменных водоемов, сформировавшихся в период раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря (Слынько и др., 2010).

**Экологические особенности морфологии тюльки в пресноводных экосистемах.** Полученные оценки морфологических признаков у тюльки, скорее всего, связаны с изменением ее конституции при адаптации к новым гидрологическим и биотическим условиям обитания при заселении Волжских водохранилищ. Так, увеличению антеанального и антедорзального расстояния характеризует смещение анального и спинного плавников в сторону хвостового, что способствует большей подвижности рыбы. Удаление анального и спинного плавника от центра тяжести увеличивает рулевую и локомоторную функцию рыбы, что особенно важно, при движении на более быстром течении в речных участках водохранилищ. Увеличение наибольшей высоты тела, вероятнее всего, связано с изменением вязкости среды обитания (Шулейкин, 1937; Медников, 1962;). Для улучшения стабилизационных свойств в менее вязкой пресной воде наилучшей формой тела является лещовый тип. Но ввиду того, что тюлька имеет, вероятно, значительную степень полиморфизма, могут присутствовать в популяциях как высокотелые (многочисленно), так и низкотелые (малочисленно) особи. Шаронов, Небольсина (1971) отмечали, что в Волгоградском водохранилище встречаются как высокотелая, так и низкотелая тюлька. На границе современного ареала обитания также наблюдаются флюктуации по значению наибольшей высоты тела (рис. 3.5).

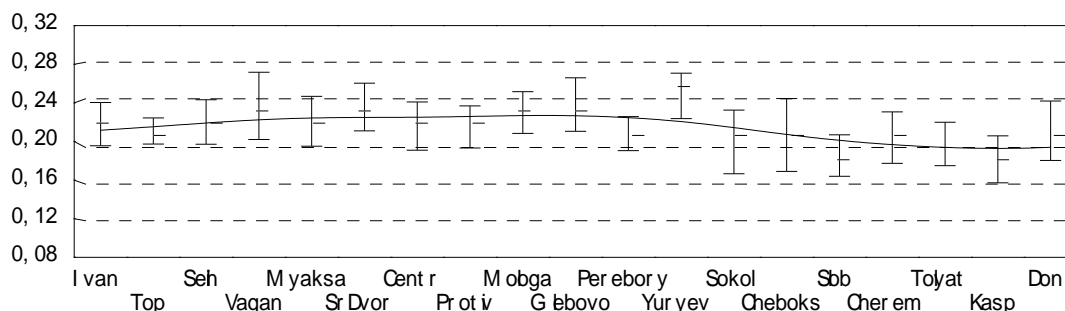


Рис. 3.5 - Изменение наибольшей высоты тела (H)



Уменьшение грудных плавников (IP), вероятно, связано с тем, что тюлька является активным мигрантом, а грудные плавники – это рули малого хода и при движении основной функции не осуществляют. Вышеперечисленные изменения в значениях частей тела у тюльки хорошо согласуются с данными по другим видам рыб и водным животным (Шулейкин и др, 1937; Амосов, 1962; Алеев, 1963).

#### ГЛАВА IV. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТЮЛЬКИ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ.

**Нерестовые участки и особенности воспроизводства тюльки в условиях Рыбинского водохранилища.** Анализ нерестовых участков выполнен на примере Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища, где к моменту начала нереста наблюдаются наибольшие концентрации тюльки в сравнении с другими участками акватории водохранилища (рис. 4.1). Нам удалось зафиксировать, что нерест у тюльки проходит массово и бурно, вследствие чего можно визуальнo находить нерестовые скопления. В мае нерест тюльки обнаружить не удалось. Нерестовые скопления зафиксированы в июне 2002 года. Скопления тюльки носили характер локальных группировок размерами от 5 до 20 м. в диаметре по поверхности воды. Нерест проходил в вечерние часы с 21 до 23 часов как на участках защищенных от ветров островами, так и на открытых участках плёса. Глубина на нерестовых участках составляла не менее 4 метров (затопленные русла рек, ручьёв, озёр). Температура воды +22°C. В июне 2003 года сроки и характер нереста тюльки были подтверждены. Таким образом, выявлено, что в Рыбинском водохранилище нерест тюльки начинается в первой декаде июня и продолжается до конца второй декады июля, с пиком в первой декаде июля. Соотношение самцов и самок в популяции на первом году жизни составляет 1:1. Тюлька Рыбинского водохранилища нереститься порционно и имеет минимум две порции икры.



Рис. 4.1 - Места обнаружения нерестилищ тюльки на Шекснинском плёсе в июне 2002 г.

**Распределение в нагульный период.** Тюлька по своим трофэкологическим характеристикам, так же как и снеток, является типичным планктофагом (Кияшко, Слынько, 2003). В летний период большая часть популяции тюльки сосредоточена в верховьях речных плесов, а так же на участках Главного плеса, которые мало подвержены ветровым волнениям (рис. 4.2).

Таким образом нагул тюльки летом в Рыбинском водохранилище происходит на периферии водоёма в речных плёсах.

В осенний период года, при возрастании численности вследствие нереста, тюлька расселяется по всей акватории водохранилища.

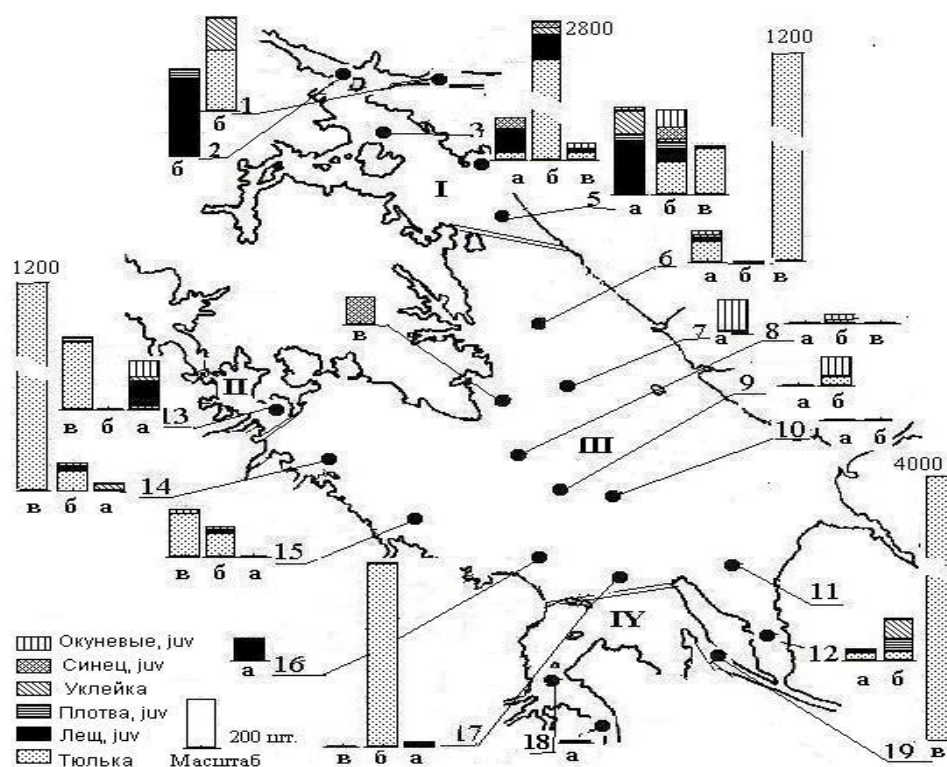


Рис. 4.2 - Карта-схема распределения тюльки в Рыбинском водохранилище летом 2000 (а), 2001 (б) и 2002 (в) года. Высота столбика – величина улова пелагического трала (шт. за 15 мин. траления), 1-19 – номера станций.

**Анализ зимовальных скоплений тюльки.** Результаты исследования показали доминирование в пелагиали Шекснинского плеса в осенний период 2001 года тюльки, составляющей по численности от 95 до 100% улова. Судя по показаниям эхолота, на большинстве участков пелагиали скоплений рыбы зафиксировано не было. Наибольшая концентрация скоплений выявлена в самой северной части плеса, где отмечаются наибольшие скорости стоковых течений (Поддубный, 1971). Таким образом, частота встречаемости скоплений возрастала от центральных районов Шекснинского плеса к северу. Всего в Шекснинском плесе обнаружено 10 скоплений пелагических рыб, из которых основная часть (8 скоплений) отмечены на участках затопленного русла реки Шексна с глубинами от 8 до 14 метров и 2 скопления (№9, 10) на участках мелководий (рис. 4.3).



Рис. 4.3 - Станции тралений на Шекснинском плёсе Рыбинского водохранилища в октябре-ноябре 2001 года

Примечание: 1-10 – номера станций траления.

На русловых участках тюлька держалась непосредственно в бывшем русле реки и у подводных возвышенностей. На всех станциях рыбы располагались в средних слоях воды. Количество вылавливаемой тюльки варьировало от 500 до 13000 экземпляров, в среднем 2000 экземпляров за 5 минут траления. Почти на всех обследованных участках скопления тюльки состояли из представителей разных размерных групп. Выявлен бимодальный характер размерной структуры тюльки (рис. 4.4). Наибольшее ее количество имело длину тела от 40 до 50 мм и от 60 до 70 мм. На основании исследований можно утверждать, что тюлька на зимовку перемещается в северную часть плёса. Такой же характер распределения рыб отмечен у снетка в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища при исследованиях в 1967-1968 годах (Иванова, 1970).

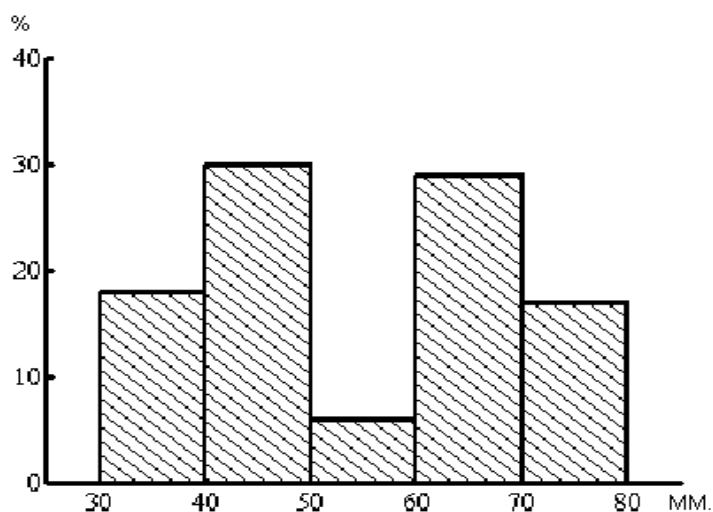


Рис. 4.4 - Размерная структура тюльки в зимовальных скоплениях

## ГЛАВА V. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ТЮЛЬКИ В ЭКОСИСТЕМЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.

### Численность и положение тюльки в рыбной части сообщества пелагиали.

В Рыбинском водохранилище тюлька образовала скопления в пелагиали всех плесов, предпочитая средние горизонты. Анализ уловов пелагического трала выявил неравномерность в пространственном распределении тюльки. Наиболее часто тюлька ловилась в высокопродуктивных зонах речных плесов и в пограничных участках Главного плеса, прилегающих к Моложскому и Шекснинскому плесам. Размерно-возрастная структура тюльки в скоплениях меняется в течение летне-осеннего периода (рис.7). Питается тюлька в Рыбинском водохранилище довольно однообразно. Как правило, пища состоит из планктонных рачков, среди которых доминируют *Daphnia*, *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Heteroscope* и *Bosmina*. Значительных различий в составе пищи у тюльки из разных плесов не наблюдается (Кияшко, Осипов, 2008). На первом этапе ее расселения (1995-2000 гг.) тюлька входила в состав скоплений совместно с молодь карповых, в основном леща и плотвы, а также окуневых – окуня и судака. Средние траловые уловы по водоему составляли 11 экз. за 15 мин траления (2000 г.). При этом доля ее в уловах в среднем составляла 16%. В течение следующих 2-х лет (2001-2002 гг.) уловы тюльки в летний период увеличились в среднем в 50 раз, а суммарные уловы прочих видов сократились в 3 раза. Тюлька перешла из субдоминанта пелагиали в доминирующий вид и в уловах пелагического трала составляла уже в среднем 86-98%.

Таким образом, с 2000 по 2003 гг. происходил постоянный рост численности тюльки в Рыбинском водохранилище. С 2003 г. и по настоящее время происходят периодические колебания численности с увеличивающимися амплитудами (Кияшко, 2010).

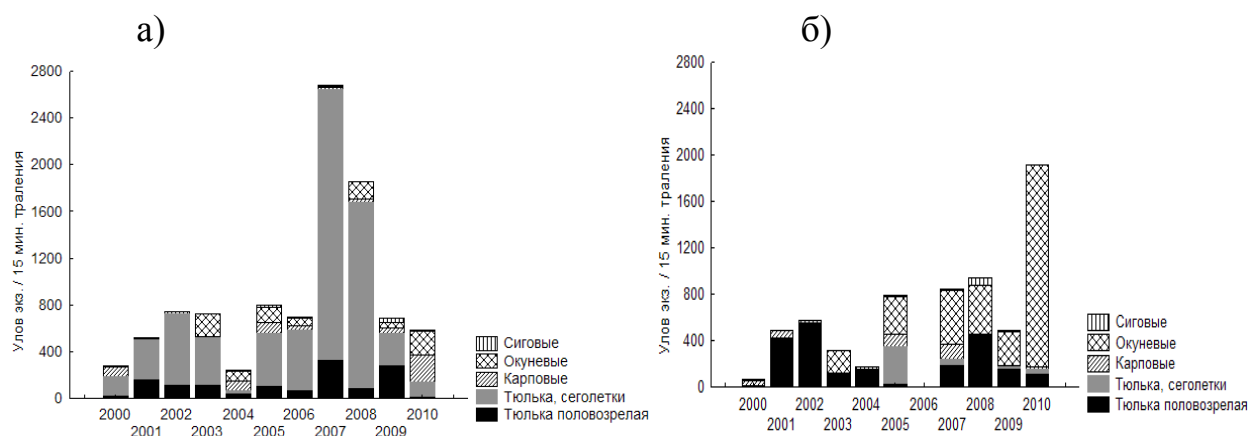


Рис. 5.1 - Величина и состав уловов пелагического трала в Рыбинском водохранилище в летний (а) и осенний (б) периоды.

**Роль тюльки в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища.** В составе пищи хищников Рыбинского водохранилища обнаружено 10 видов рыб – тюлька, лещ, плотва, чехонь, уклейка, синец, ерш, окунь, судак, снеток. Наиболее разнообразна пища у судака – 8 видов, самый узкий спектр питания – 3 вида у налима. По осредненным данным за период 2000 – 2003 гг., основная пища у судака состояла из тюльки и ерша, у окуня – из тюльки и плотвы, щука питалась

плотвой и тюлькой, налима - ершом и тюлькой, у берша также обнаружена в желудках тюлька. Тюлька обнаружена в пище всех исследованных хищников - судака, берша, окуня, щуки, налима, различающихся по биологии питания, местам и срокам нагула, способам охоты, сезонным ритмам откорма и т.д. (рис. 5.2).

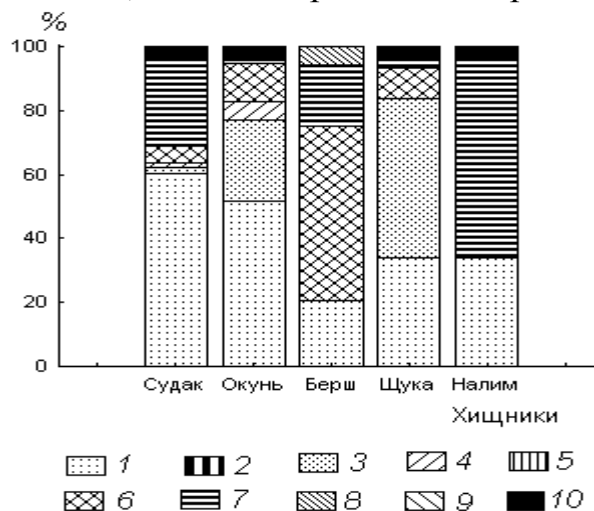


Рис. 5.2 - Состав пищи хищных рыб Рыбинского водохранилища. Среднее за 2000-2003 гг.

Примечание - По оси ординат % по количеству экземпляров. 1- тюлька 2 – лещ 3 – плотва 4 – уклейка 5 – чехонь 6 – окунь 7 – ерш 8 – судак (молодь) 9 – корюшка 10 – прочие.

Таким образом, видоспецифические особенности откорма каждого хищника и расселение тюльки по всем зонам водоема обусловили ее потребление хищными видами в течение всего года. Тюлька в период размножения и нагула встречается в пелагических зонах профундали, сублиторали, а иногда и в заливах литорали. В пелагиали открытых плесов она стала объектом питания судака и берша, в сублиторали и в мелководных заливах - щуки и окуня. Зимой тюлька образует плотные скопления и становится доступной не только для хищников, питающихся в толще воды, но и для налима, контролирующего придонные участки водохранилища. Поэтому, несмотря на то, что численность тюльки, в урожайные годы, судя по уловам пелагических тралов, значительно ниже, чем численность урожайных поколений корюшки в 70-е – 80-е гг., она более часто и в большем количестве, чем корюшка, присутствует в желудках хищников. Однако, в связи с большими межгодовыми флюктуациями ее численности, тюлька, также как и корюшка, не может быть постоянным компонентом основной пищи хищных рыб.

**Способы мониторинга за численностью тюльки Рыбинского водохранилища.** Основными факторами, лимитирующими численность тюльки в новоприобретённых условиях, являются факторы внешней среды и взаимоотношения с хищниками. Наиболее существенное влияние на популяцию на краю ареала своего обитания оказывают абиотические факторы. В условиях длинного периода зимы и короткого вегетационного периода существенное влияние на рыб оказывает температура окружающей среды. В зимний период у тюльки наблюдается большой процент смертности (Козловский, 1987). Определение величины отхода во время зимовки даёт возможность точно спрогнозировать ситуацию в нерестовый период и в период нагула тюльки. Эти данные необходимы

для определения величины запаса и рационального использования водных биологических ресурсов.

Научные данные показали, что тюлька, как короткоцикловый многочисленный вид с порционным нерестом способна оказывать значительное влияние на биоценоз всего водоёма, особенно в направлениях конкуренции в питании и взаимоотношениях с хищниками. В первом случае, она при своей массовости способна стать конкурентом в питании для молоди основных промысловых видов рыб аборигенов, во втором случае она также вследствие своей многочисленности, может стать основным пищевым компонентом в питании хищных видов рыб. Однако, в связи с большими межгодовыми флуктуациями численности тюльки её роль в трофических связях будет постоянно варьировать.

Как показали наши исследования по зимовальным скоплениям тюльки в Рыбинском водохранилище, она локализуется плотными группами, довольно компактно, что способствует в определении её численности в этот период. В течение зимы тюлька с мест зимовки не уходит, а остаётся здесь до весны, что характерно для морей и других водохранилищ. Таким образом, в период распаления ледового покрова, необходимо произвести обловы мальковым тралом в местах зимовки для определения процента смертности тюльки за период зимовки. Необходимо усилить работу в направлении обнаружения мест зимовки тюльки по всему водоёму. Выявление таких мест и определение её численности здесь позволит с большой долей точности определить процент смертности за зимний период года. Полученные данные помогут «замкнуть» цикл годового исследования популяции тюльки, что будет не мало важным для изучения, контроля и рационального использования рыбных запасов Рыбинского водохранилища.

## ВЫВОДЫ

1. Выявлено, что по 10 из 19 изученных морфологических признаков в популяциях тюльки по каскаду волжских водохранилищ выявлены достоверные различия значений, связанные с широтой местности (L). Из 8 счетных признаков значения с L оказались достоверными только по  $V_s$  и  $V_t$ , а из 11-ти пластических признаков значения связи с L – были значимыми по 8-ми признакам: C, H, h, AD, AA, AV, PV, IP.
2. Установлено, что наибольшие уровни морфологической изменчивости присущи самым молодым в каскаде популяциям тюльки – Рыбинского, Угличского и Ивановского водохранилищ.
3. Морфологические особенности тюльки волжских водохранилищ характеризуются высоким уровнем приспособленности к обитанию в пресных водоемах, что подтверждает гипотезу пресноводного происхождения волжских популяций.
4. Установлено, что основными нерестовыми участками для тюльки Рыбинского водохранилища являются защищенные мелководные районы пелагиали. Наибольшая концентрация нерестовых скоплений отмечена в заливах восточного побережья Шекснинского плеса. Часть тюльки активно мигрирует в нерестовый период в Угличское и Шекснинское водохранилища.

5. С 2000 по 2003 гг. происходил постоянный рост численности тюльки в Рыбинском водохранилище. С 2003 г. и по настоящее время наблюдаются межгодовые колебания численности с увеличивающимися амплитудами. Установлено, что основная смертность тюльки происходит в зимний период и определяется условиями зимовки.
6. Тюлька в условиях Рыбинского водохранилища вошла в рацион всех хищных видов рыб и стала основным кормовым объектом хищных видов рыб пелагиали – судака и окуня на протяжении всех сезонов года.
7. В зимовальных скоплениях тюльки доминируют две размерные группы – 40-50 мм и 60-70 мм. Наиболее плотные скопления тюльки отмечались в северных районах Шекснинского плёса на глубинах не мене 5 метров.
8. Предложен способ мониторинга и прогнозирования численности популяции тюльки на основе определения процента смертности в зимовальный период.

#### СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ.

1. Слынько Ю.В., Степанов М.В., Касьянов А.Н. Популяционно-морфологическая характеристика тюльки (*Clupeonella cultriventris* Nordman) в бассейне Волги. // «Экологические проблемы бассейнов крупных рек-3». Тез. докл. межд. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С.285.
2. Степанов М.В. Функциональная обусловленность изменения пластических признаков тела тюльки водохранилищ Средней и Верхней Волги // «Актуальные проблемы биологии и экологии». Материалы докладов десятой молодёжной научной конференции. Сыктывкар: КомиНЦ РАН, 2003.С.206-207.
3. Кияшко В.И., Степанов М.В. Изменения в трофических цепях Рыбинского водохранилища, вызванные вселением черноморско-каспийской тюльки // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Мат-лы междунар. конф. 28-31 октября. Борок, 2003.С. 54-55
4. Степанов М.В. Объячаивающие дели в стационарных орудиях лова, как фактор промысловой смертности рыб // «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера». Материалы IV(XXVII) международной конференции. Вологда, 2005.С.155-157.
5. Степанов М.В., Касьянов А.Н. Географическая изменчивость морфологических признаков у черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (*Clupeidae*) после заселения волжских водохранилищ // Естественные и технические науки. №3(35). 2008.С.103-110.
6. Степанов М.В., Кияшко В.И. Роль тюльки (*Clupeonella cultriventris* Nordmann)) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. № 4. 2008.С.86-89.
7. Степанов М.В., Терещенко В.Г. Пространственное распределение тюльки в предзимовальный период в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод. № 1. 2009.С.86-90.