



Водные биологические ресурсы

Структура нерестового стада и состояние запасов сибирской ряпушки в реке Енисей

Н.О. Яблоков, Д.А. Криволицкий, А.В. Клундук

Красноярский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ»), ул. Парижской коммуны, д. 33, Красноярск, 660049
E-mail: noyablokov@mail.ru

Целью работы является оценка структурно-биологических параметров нерестового стада туруханской формы сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848) р. Енисей и состояния промыслового запаса данного вида рыб в период с 2014 по 2021 гг.

Методы исследования: в работе использован ихтиологический материал, собранный в период 2014–2021 гг. в низовьях р. Енисей (в районе г. Дудинка и пос. Левинские пески). Обработка ихтиологического материала выполнена по общепринятым методикам. Численность нерестового стада ряпушки рассчитана с использованием виртуально-популяционного анализа в модификации Галланда. Мгновенные коэффициенты естественной смертности по возрастным группам рассчитаны по методу Л.А. Зыкова.

Результаты: по данным контрольных уловов возраст нерестового стада туруханской формы сибирской ряпушки в р. Енисей составил 2+–9+ лет. В составе популяции преобладали рыбы в возрасте 4+ лет, в разные годы, формировавшие от 47 до 68% нерестового стада. Средний многолетний возраст нерестовой популяции в исследуемый период составил 4,2 года. В среднем, соотношение самок и самцов в нерестовом стаде было близко к 1:1. Индивидуальная абсолютная плодовитость ряпушки изменялась в диапазоне от 1,9 до 12,5 тыс. икринок, повышаясь с увеличением возраста и размера самок. Средняя абсолютная плодовитость составляла 2,6–5,3 тысяч икринок. Численность и биомасса нерестового стада, в разные годы варьировали от 11,0 до 30,5 тыс. экз. и от 630 до 1738 т соответственно.

Практическая значимость: полученные результаты по динамике и структуре нерестового стада полупроходной формы сибирской ряпушки р. Енисей за период 2014–2021 гг. будут использованы в целях разработки прогноза материалов, обосновывающих объёмы рекомендованного вылова водных биоресурсов в бассейне р. Енисей.

Заключение: результаты анализа возрастной, размерно-весовой, половой структуры и динамики численности полупроходной (туруханской) формы сибирской ряпушки р. Енисей показали, что состояние её запасов в настоящее время находится в удовлетворительном состоянии.

Ключевые слова: сибирская ряпушка, Енисей, виртуально-популяционный анализ, размерный состав, численность, плодовитость.

Structure of the spawning herd and stocks of the Siberian vendace of the Yenisei River

Nikita O. Yablokov, Dmitriy A. Krivolutskiy, Alexey V. Klunduk

Krasnoyarsk branch of the VNIRO («NIIEV»), 33, Parizhskoy kommuny st., Krasnoyarsk, 660049, Russia

The aim of the research is to evaluate the structural and biological parameters of the spawning stock of the turukhanskaya form of the Siberian vendace *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848) from the Yenisei River and the state of the commercial stock of this fish species in the period from 2014 to 2021.

Research methods: in the research used the ichthyological material collected in the period from 2014 to 2021 in the lower reaches of the Yenisei River (near the Dudinka town and the village of Levinsky Sands). Processing of ichthyological materials was carried out according to generally accepted methods. The number of spawning herds of Siberian vendace was calculated using a virtual population analysis in Galland's modification. Instant natural mortality rates by age groups were calculated using the method of L.A. Zykov.

Results: According to the control catches, the age of the spawning stock of the turukhanskaya form of Siberian vendace in the Yenisei River was 2+–9+ years. Fish aged 4+ years, which in different years constituted from 47 to 68% of the spawning stock, dominated in the population. The average long-term age of the spawning population in the study period was 4.2 years. The ratio of females and males in the spawning herd was close to 1:1 on average. Individual absolute fecundity of fishes varied in the range from 1.9 to 12.5 thousand eggs, increasing with increasing age and size of females. The average population fecundity is 2.6–5.3 thousand eggs. The number and biomass of the spawning herd in different years varied from 11.0 to 30.5 thousand individuals and from 630 to 1738 tons, respectively.

Practical significance: the obtained results about the dynamics and structure of the spawning stock of the semi-anadromous form of the Siberian vendace from Yenisei River for the period from 2014 to 2021 will be used for prognostic purposes in the preparation of materials substantiating the volumes of the recommended catch in the basin of the Yenisei River.

Conclusion: Based on the results of the analysis of the age, size-weight and sex structure, it was shown that the state of stocks of the semi-anadromous turukhanskaya form of the Siberian vendace in the Yenisei River is currently in a satisfactory condition.

Keywords: Siberian vendace, Yenisei, virtual population analysis, size composition, abundance, fecundity.

ВВЕДЕНИЕ

Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* (Valenciennes, 1848) — один из наиболее распространённых видов данного рода. Ареал на территории Российской Федерации простирается от Белого моря на западе до Берингова моря на востоке. Отдельные популяции известны в озёрах Камчатки и Забайкалья [Атлас..., 2003]. В Енисейском рыбохозяйственном районе сибирская ряпушка обитает в бассейнах рек Енисей, Пясины, Таймыра и Хатанга [Пресноводные рыбы..., 2016]. В бассейне р. Енисей распространена от северной границы Енисейского залива (о-ва Олений и Сибирикова) до устья р. Подкаменная Тунгуска. Известна в водных системах бассейнов правобережных притоков — Нижней Тунгуски, Хантайки, Курейки, в которых образует озерно-речные и озёрные формы. Обитает также в озёрах Маковское, Советские, Карасино, Сухое, Харлово, во многих озёрах дельты и побережья залива [Подлесный, 1958; Пресноводные рыбы..., 2016].

Непосредственно в р. Енисей сибирская ряпушка представлена двумя полупроходными формами — карской и туруханской [Боброва, 1958; Устюгов, 1972, 1976]. Указанные формы существенно отличаются по размерам, морфологическим признакам, местам зимовки и нагула, а также временем наступления половой зрелости. Нагульные площади карской ряпушки находятся в дельте, губе и Енисейском заливе, где она придерживается западной части, туруханская встречается преимущественно в восточной части залива. Нерест карской ряпушки протекает в реках Яре и Танаме [Боброва, 1958]. Туруханская ряпушка на нерест поднимается в р. Енисей. Основные нерестилища этой формы расположены в нижнем течении Енисея, на участке реки от устья Подкаменной Тунгуски (1557 км от устья) до устья Курейки (844 км от устья) [Подлесный, 1958].

В бассейне р. Енисей сибирская ряпушка является важным объектом промышленного, любительского и традиционного рыболовства [Вышегородцев, Заделенов, 2013]. Основное значение в промысле имеет более многочисленная туруханская ряпушка. Её промысел ведётся в период нерестовой миграции (в августе–сентябре) и основан на облове нерестового стада ставными и закидными неводами. Наибольший уровень промыслового изъятия ряпушки в р. Енисей приходится на 1940–1950-е гг., когда добыча колебалась от 130 т до 685 т (в среднем около 300 т в год). В последующие годы вылов постепенно снижался, и в 1980–2000-е гг. он не превышал 160 т [Вышегородцев, Заделенов, 2013]. В настоящее время, в условиях действующего с 2019 г. запрета на вылов аркти-

ческого омуля, нельмы и муксуна в р. Енисей, ряпушка стала одним из приоритетных объектов промышленного рыболовства. Объёмы её фактического изъятия в последние годы находятся в диапазоне от 200 до 400 т.

Начиная с 1960-х гг. в р. Енисей осуществляется ежегодный мониторинг структурно-биологических показателей и численности нерестового стада полупроходной сибирской ряпушки [Устюгов, 1972; Биологическое обоснование..., 2001¹; Пресноводные рыбы..., 2016]. Его актуальность обусловлена изменениями гидрологического режима р. Енисей вследствие создания Ангаро-Енисейского каскада ГЭС, а также интенсивной промысловой нагрузкой на нерестовую часть популяции в последние годы.

Целью настоящей работы являлась оценка структурно-биологических параметров нерестового стада сибирской ряпушки р. Енисей и состояния промыслового запаса данного вида рыб в период с 2014 по 2021 гг. В рамках данного исследования 2014 г. был выбран в качестве стартового как год, предшествующий интенсификации промысла ряпушки в бассейне р. Енисей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2014–2021 гг. в низовьях р. Енисей, в районе г. Дудинка и пос. Левинские пески (рис. 1).

Пробы отбирали во время нерестового хода (август–сентябрь) из ставных неводов с ячеей 22 мм в крыльях и — 14 мм в кутце. Обработка материала выполнена по общепринятым методикам [Правдин, 1966]. У отловленных экземпляров измеряли промысловую длину (*SL*) с точностью до 0,1 см и массу (*W*) до 1 г, определяли возраст, значения абсолютной и относительной индивидуальной плодовитости. В качестве регистрирующих структур для определения возраста использовали чешую. При подготовке публикации методом массовых промеров исследовано 15320 экземпляров, проведён полный биологический анализ 1916 экземпляров, определена плодовитость у 306 экземпляров.

Численность нерестового стада ряпушки рассчитана с использованием виртуально-популяционного анализа в модификации Галланда [Gulland, 1965; Schumacher, 1970]. Мгновенные коэффициенты естественной смертности (*M*) по возрастным группам рассчитаны по методу Л.А. Зыкова [1986].

При составлении уравнения зависимости коэффициента естественной смертности от возраста исполь-

¹ Андриенко А.И., Богданов Н.А., Богданова Г.И. Биологическое обоснование ОДУ рыбы в водоёмах Таймырского автономного округа на 2002 год. 2001. Красноярск: НИИЭРВНБ, 69 с.

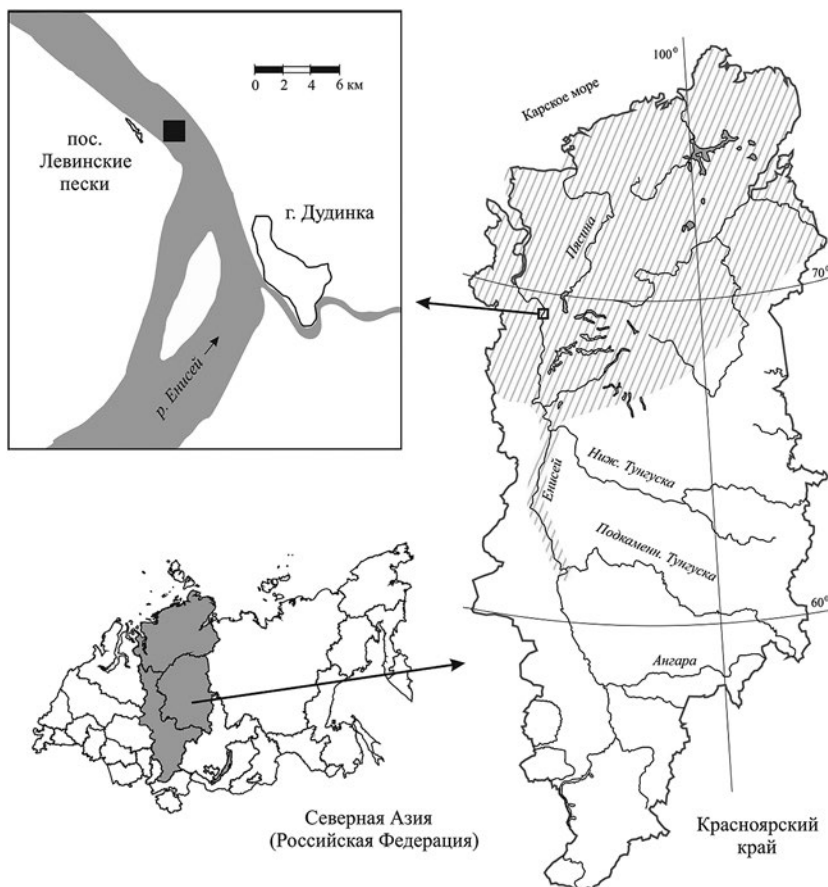


Рис. 1. Район проведения работ (штриховкой отмечен ареал ряпушки в границах Красноярского края)

Fig. 1. Work area (hatching indicates the range of Siberian vendace within the boundaries of the Krasnoyarsk Territory)

зованы эмпирические уравнения зависимости длины и массы рыб от возраста [Сечин, 1990]:

$$L = q t^k, \quad (1)$$

$$W = p t^c, \quad (2)$$

где L – промысловая длина; W – масса; t – возраст, годы; q, p, k, c – константы.

Минимальное значение коэффициента естественной смертности, приходящегося на возраст полового созревания:

$$M_{\min} = \frac{c}{t_n}; \quad (4)$$

$$t_n = \left(\frac{l_n}{q}\right)^{1/k}, \quad (5)$$

где t_n – возраст полового созревания, l_n – длина, при которой созревает 50% поколения.

Пересчёт действительного коэффициента естественной смертности в мгновенный выполнялся с использованием следующих уравнений:

$$\varphi Z = 1 - e^{-Z}, \quad (6)$$

$$\varphi M = (\varphi Z * M) / (Z), \quad (7)$$

где φZ – коэффициент общей годовой убыли, Z – коэффициент общей мгновенной смертности, M – мгновенный коэффициент естественной смертности, φM – действительный коэффициент естественной смертности.

Стартовые (самой старшей возрастной группы) мгновенные коэффициенты задавались на основании кривой общей мгновенной смертности (Z), дифференцированной по возрасту, после чего в процессе итерации задавалось усреднённое значение за все годы наблюдения.

Численность рыб полностью обловленных поколений определяли при найденном коэффициенте промысловой смертности по уравнению И.Ф. Баранова [Методические рекомендации ..., 1990]:

$$N_t = \frac{C_t (M_t + F_t)}{F_t \times [1 - \exp(-M_t + F_t)]}, \quad (8)$$

где N_t – численность рыб (экз.); C_t – численность возрастной группы t в улове (экз.); M_t – мгновенный коэффициент естественной смертности возрастной

группы t (1/год); F_t – мгновенный коэффициент промысловой смертности возрастной группы t (1/год).

Для тех возрастов, которые промыслом не облавливаются либо F слишком мало ($<0,025$), численность в младшей возрастной группе определяли по формуле:

$$N_{t-1} = \frac{N_t}{\exp(-M)}, \quad (9)$$

где N_{t-1} – численность рыб в возрасте $t-1$ лет (экз.); N_t – численность возрастной группы t (экз.); M – естественная смертность возрастной группы N_{t-1} .

При указании сведений об объёмах вылова использованы фондовые данные, а также материалы промысловой статистики, предоставленные Енисейским территориальным управлением Росрыболовства. Несмотря на то, что карская и туруханская формы ряпушки не разделяются рыбопромысловой статистикой, учитывая тот факт, что доля карской формы ряпушки в промысле малозначительна, в работе принимается допущение о том, что объёмы вылова ряпушки р. Енисей, фиксируемые официальной промысловой статистикой, соответствуют объёмам вылова туруханской формы.

Оценка состояния запасов ряпушки основана на структурно-биологических показателях нерестовой части популяции ряпушки, а также граничных

ориентирах управления по нерестовой биомассе ($B_{\text{lim}} = 0,2 \times B_{\text{max}}$, где B_{max} – максимальное значение биомассы промыслового запаса за всю историю наблюдений) и интенсивности промысла ($F_{\text{lim}} = k \cdot M$).

Для значений абсолютной длины, массы и плодовитости определяли среднее арифметическое и стандартную ошибку (далее – SE). Расчёты выполнены в пакетах программ Microsoft Office Excel 2007 (Microsoft, Вашингтон, США) и PAST 4.02 (Осло, Норвегия).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период 2014–2021 гг. нерестовое стадо проходной ряпушки в р. Енисей было представлено особями длиной от 14 до 27 см и массой от 32 до 292 г. Средние значения длины и массы ряпушки составляли около 17,5 см и 55 г соответственно и варьировали по годам незначительно (табл. 1–4). Ежегодный линейный прирост составлял в среднем 1 см у самцов и самок. Различия в длине тела у самок и самцов не обнаружены (табл. 3). Масса самок в среднем превышала массу самцов на 10% в связи с более высокой массой интенсивным развитием гонад (табл. 4).

Возраст рыб в уловах варьировал от 2+ до 9+ лет. В промысловых уловах преобладали рыбы в возрасте 4+ лет, составляющие в разные годы от 47 до 68%

Таблица 1. Размерный состав (%) нерестового стада ряпушки р. Енисей (оба пола)

Table 1. Size composition (%) of the spawning stock of the Siberian vendace in the Yenisei River (both sexes)

Длина, см	Годы							
	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
14	1,0	4,4	0,1	-	-	0,1	-	-
15	4,4	23,8	1,1	0,5	1,1	0,8	0,2	1,8
16	15,1	28,5	10,6	9,8	13,3	7,8	11,8	10,9
17	34,9	17,8	38,9	39,0	37,1	32,7	47,6	43,7
18	24,2	10,0	30,6	35,0	31,2	33,7	30,8	32,7
19	10,4	7,4	13,1	9,8	13,4	17,7	7,9	10,9
20	4,6	4,1	3,2	3,5	2,8	4,7	1,4	-
21	2,3	2,0	1,5	1,2	0,5	1,6	0,3	-
22	1,2	0,9	0,6	0,8	0,5	0,5	-	-
23	0,9	0,6	0,2	0,1	0,1	0,3	-	-
24	0,4	0,3	0,1	0,1	-	0,1	-	-
25	0,3	0,2	-	0,1	-	-	-	-
26	0,2	-	-	0,1	-	-	-	-
27	0,1	-	-	-	-	-	-	-
Средняя длина, см	17,7	16,7	17,6	17,7	17,6	17,8	17,4	17,4
Средняя масса, г	57	47	61	59	55	57	57	56
Число экз.	2522	1547	2309	2256	1910	1560	1576	1640

Таблица 2. Возрастной состав (%) нерестового стада ряпушки р. Енисей (оба пола)
Table 2. Age composition (%) of the spawning stock of the Siberian vendace in the Yenisei River (both sexes)

Возраст, лет	Годы							
	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
2+	-	0,5	-	-	0,5	-	-	1,8
3+	10,8	31,8	19,7	18,9	15,1	14,3	11,8	10,9
4+	67,0	51,3	64,3	71,0	47,3	53,3	68,9	21,8
5+	15,0	12,4	14,7	7,4	29,0	28,2	18,6	41,9
6+	5,9	3,4	1,0	2,0	6,9	4,1	0,7	21,8
7+	0,8	0,6	0,3	0,4	1,1	0,1	-	1,8
8+	0,5	-	-	0,2	0,1	-	-	-
9+	-	-	-	0,1	-	-	-	-
Средний возраст, лет	4,2	3,9	4,0	4,0	4,3	4,2	4,1	4,8
Число экз.	2522	1547	2309	2256	1910	1560	1576	1640

Таблица 3. Средняя длина ($\pm SE$ см) самок и самцов ряпушки р. Енисей по возрастным группам
Table 3. Standard length (cm) of females and males of Siberian vendace in the Yenisei River by age groups

Возраст, лет	Годы								
	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	
Самки									
3+	$\frac{16,5\pm 0,2}{16,3-16,6}$	$\frac{16,8\pm 1,2}{15,7-19,1}$	$\frac{17,4\pm 0,3}{16,1-18,4}$	$\frac{17,3\pm 0,4}{15,9-18,6}$	$\frac{16,3\pm 0,3}{14,9-18,3}$	$\frac{16,9\pm 0,2}{16,0-17,9}$	$\frac{17,3\pm 0,2}{17,0-17,5}$	-	
4+	$\frac{19,0\pm 0,3}{16,3-22,3}$	$\frac{18,4\pm 0,2}{16,1-20,5}$	$\frac{18,1\pm 0,1}{15,9-20,3}$	$\frac{18,2\pm 0,1}{16,3-19,4}$	$\frac{17,8\pm 0,2}{16,2-21,6}$	$\frac{17,3\pm 0,1}{16,0-19,3}$	$\frac{17,7\pm 0,1}{15,2-19,8}$	$\frac{16,8\pm 0,3}{16,4-17,3}$	
5+	$\frac{20,3\pm 0,3}{17,2-23,6}$	$\frac{19,3\pm 0,2}{17,0-22,9}$	$\frac{19,5\pm 0,3}{17,4-21,4}$	$\frac{20,3\pm 0,3}{17,8-22,7}$	$\frac{18,6\pm 0,1}{16,7-20,4}$	$\frac{18,4\pm 0,2}{16,5-20,6}$	$\frac{18,7\pm 0,2}{16,1-21,0}$	$\frac{17,7\pm 0,2}{16,6-17,3}$	
6+	$\frac{21,3\pm 0,3}{18,5-22,8}$	$\frac{21,4\pm 0,3}{19,9-23,6}$	$\frac{21,9\pm 0,9}{19,9-24,8}$	$\frac{21,7\pm 0,2}{20,5-23,6}$	$\frac{20,1\pm 0,2}{17,2-21,9}$	$\frac{19,7\pm 0,2}{19,4-19,9}$	$\frac{19,2\pm 1,0}{17,3-20,4}$	$\frac{18,2\pm 0,3}{17,1-19,3}$	
7+	$\frac{22,8\pm 0,2}{22,4-23,5}$	$\frac{22,9\pm 1,1}{20,9-24,7}$	22,4	$\frac{22,8\pm 0,5}{21,0-25,6}$	$\frac{20,6\pm 0,5}{17,7-23,4}$	22,0	-	19,4	
8+	$\frac{24,3\pm 0,6}{23,7-24,9}$	-	-	$\frac{24,7\pm 1,1}{21,6-27,0}$	$\frac{22,7\pm 0,3}{22,4-22,9}$	-	-	-	
9+	-	-	-	26,2	-	-	-	-	
Самцы									
2+	-	13,9	-	-	$\frac{15,3\pm 0,3}{14,8-16,0}$	-	-	15,0	
3+	$\frac{17,2\pm 0,3}{15,3-19,7}$	$\frac{15,6\pm 0,2}{13,6-18,3}$	$\frac{17,0\pm 0,1}{15,4-19,0}$	$\frac{17,1\pm 0,1}{15,4-18,6}$	$\frac{16,6\pm 0,1}{15,0-18,5}$	$\frac{16,4\pm 0,1}{15,2-17,7}$	$\frac{16,5\pm 0,1}{15,1-17,6}$	$\frac{16,6\pm 0,2}{16,1-17,2}$	
4+	$\frac{17,7\pm 0,1}{15,3-21,4}$	$\frac{17,3\pm 0,1}{14,7-21,3}$	$\frac{17,4\pm 0,1}{15,4-19,7}$	$\frac{17,4\pm 0,1}{15,6-19,4}$	$\frac{17,0\pm 0,1}{14,5-19,5}$	$\frac{17,0\pm 0,1}{15,9-19,2}$	$\frac{17,1\pm 0,1}{15,1-19,9}$	$\frac{16,8\pm 0,2}{16,0-18,4}$	
5+	$\frac{19,4\pm 0,2}{17,4-21,6}$	$\frac{18,8\pm 0,3}{15,7-21,6}$	$\frac{19,1\pm 0,2}{17,0-21,1}$	$\frac{19,5\pm 0,4}{16,5-21,0}$	$\frac{18,0\pm 0,2}{15,6-22,1}$	$\frac{17,9\pm 0,3}{16,1-21,0}$	$\frac{18,6\pm 0,3}{17,0-21,0}$	$\frac{17,5\pm 0,1}{17,1-18,2}$	
6+	$\frac{20,6\pm 0,4}{17,6-22,7}$	$\frac{20,4\pm 0,4}{18,9-23,1}$	20,3	$\frac{20,6\pm 1,3}{18,0-21,9}$	$\frac{19,4\pm 0,4}{18,0-22,9}$	-	-	$\frac{18,0\pm 0,3}{16,9-18,6}$	
7+	$\frac{22,8\pm 1,3}{20,6-25,1}$	20,0	-	22,4	$\frac{21,2\pm 0,6}{20,0-22,0}$	-	-	-	

Примечание: под чертой – минимальные и максимальные значения.

нерестового стада (табл. 2). Средний возраст нерестовой части популяции за период наблюдений составил 4,2 года. Размерный состав нерестового стада ряпушки характеризовался преобладанием рыб промысловой длиной 16–18 см, составляющих в разные годы от 60 до 90% от общего количества исследованных рыб (табл. 1).

Половая зрелость у ряпушки единично наступает в возрасте 2+ лет (самцы), а массовое созревание – на 1–2 года позднее. Соотношение полов в нерестовом стаде меняется от значительного преобладания самцов в начале нерестовой миграции до небольшого превышения числа самок в конце хода. В среднем за период исследований соотношение самок и самцов в стаде составляло 1:1,2. Индивидуальная абсолютная плодовитость ряпушки изменялась в диапазоне от 1,9 до 12,5 тыс. икринок, повышаясь с увеличением возраста ($r = 0,57, p < 0,005$) и размера рыб

($r = 0,75, p < 0,005$) (табл. 5–6). Средняя величина показателя абсолютной плодовитости в разные годы колебалась в пределах 2,6–5,3 тысяч икринок на одну самку.

Основываясь на полученных значениях структурно-биологических показателей рыб, а также данных официальной рыбопромысловой статистики, методом виртуально-популяционного анализа проведена оценка численности и биомассы промыслового запаса полупроходной ряпушки р. Енисей. Результаты расчёта приведены в табл. 7 и на рис. 2.

На основании полученных данных можно отметить, что в период 2014–2021 гг. наблюдается значительный межгодовой разброс значений численности и биомассы проходной формы сибирской ряпушки р. Енисей. Общая численность нерестовой части полупроходной ряпушки в р. Енисей находилась в пределах 11,0–30,5 млн экземпляров. Минимальная численность отмечена в 2014–2015 гг., максимальная –

Таблица 4. Средняя масса ($\pm SE$, г) ряпушки р. Енисей по возрастным группам
Table 4. Weight (W , g) of females and males of Siberian vendace in the Yenisei River by age groups

Возраст, лет	Годы							
	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
	Самки							
3+	$\frac{46\pm3,0}{43-49}$	$\frac{48\pm9,0}{37-66}$	$\frac{53\pm4,3}{39-68}$	$\frac{50\pm2,3}{44-58}$	$\frac{47\pm2,1}{38-62}$	$\frac{49\pm2,7}{35-64}$	$\frac{52\pm4,7}{45-61}$	-
4+	$\frac{72\pm4,3}{42-110}$	$\frac{63\pm1,2}{40-92}$	$\frac{61\pm1,6}{36-100}$	$\frac{59\pm1,1}{41-74}$	$\frac{59\pm1,9}{42-115}$	$\frac{53\pm0,9}{42-71}$	$\frac{61\pm1,1}{42-96}$	$\frac{48\pm0,6}{47-49}$
5+	$\frac{97\pm5,2}{54-148}$	$\frac{75\pm2,1}{52-119}$	$\frac{74\pm3,2}{57-100}$	$\frac{87\pm4,4}{58-131}$	$\frac{69\pm1,8}{49-99}$	$\frac{65\pm2,7}{46-95}$	$\frac{73\pm1,9}{50-104}$	$\frac{59\pm2,9}{48-82}$
6+	$\frac{110\pm6,1}{117-151}$	$\frac{105\pm5,1}{80-148}$	$\frac{105\pm14,2}{76-152}$	$\frac{111\pm4,0}{84-152}$	$\frac{92\pm3,8}{58-125}$	$\frac{85\pm7,4}{71-96}$	$\frac{87\pm16,3}{56-111}$	$\frac{68\pm2,6}{54-75}$
7+	$\frac{129\pm6,4}{117-151}$	$\frac{117\pm12,7}{96-140}$	139	$\frac{137\pm8,8}{111-200}$	$\frac{104\pm8,5}{70-155}$	124	-	75
8+	$\frac{144\pm25,0}{119-169}$	-	-	$\frac{191\pm38,6}{109-292}$	$\frac{145\pm7,0}{138-152}$	-	-	-
9+	-	-	-	198	-	-	-	-
	Самцы							
2+	-	23	-	-	$\frac{34\pm0,8}{32-36}$	-	-	37
3+	$\frac{49\pm3,6}{35-76}$	$\frac{36\pm1,3}{22-52}$	$\frac{48\pm1,3}{34-75}$	$\frac{47\pm1,2}{33-63}$	$\frac{45\pm1,1}{59-45}$	$\frac{44\pm0,6}{34-58}$	$\frac{48\pm1,1}{39-63}$	$\frac{49\pm1,8}{43-55}$
4+	$\frac{57\pm1,4}{36-99}$	$\frac{52\pm1,5}{29-92}$	$\frac{52\pm0,8}{32-75}$	$\frac{51\pm0,7}{36-72}$	$\frac{51\pm0,9}{34-84}$	$\frac{50\pm0,7}{33-74}$	$\frac{54\pm1,1}{39-96}$	$\frac{51\pm2,5}{41-69}$
5+	$\frac{80\pm2,7}{49-123}$	$\frac{70\pm3,4}{41-96}$	$\frac{72\pm2,2}{43-91}$	$\frac{76\pm4,4}{47-97}$	$\frac{61\pm2,2}{44-117}$	$\frac{62\pm3,0}{47-88}$	$\frac{71\pm3,4}{49-107}$	$\frac{57\pm4,4}{48-65}$
6+	$\frac{95\pm4,8}{51-131}$	$\frac{88\pm5,6}{69-127}$	87	$\frac{97\pm20,2}{58-126}$	$\frac{83\pm7,7}{53-146}$	-	-	$\frac{62\pm4,2}{49-75}$
7+	$\frac{137\pm24,0}{97-180}$	73	-	116	$\frac{97\pm7,7}{83-104}$	-	-	-

Примечание: под чертой – минимальные и максимальные значения.

Таблица 5. Средняя абсолютная плодовитость ($\pm SE$) ряпушки р. Енисей по размерным группам, тыс. икринок
Table 5. Average absolute fecundity ($\pm SE$) of the Siberian vendace in the Yenisei River by size groups, thousand eggs

Длина, см	Годы					
	2014	2015	2016	2018	2019	2020
16	$\frac{3,0 \pm 0,3}{2,5-3,4}$	$\frac{3,3 \pm 0,3}{3,0-3,5}$	$\frac{2,4 \pm 0,1}{2,2-2,6}$	$\frac{1,9 \pm 0,2}{1,1-2,6}$	$\frac{2,3 \pm 0,3}{1,3-3,5}$	$\frac{2,6 \pm 0,2}{1,8-3,4}$
17	$\frac{3,7 \pm 0,3}{2,7-4,1}$	$\frac{3,0 \pm 0,1}{2,8-3,3}$	$\frac{3,2 \pm 0,3}{2,4-4,0}$	$\frac{1,7 \pm 0,2}{1,3-2,4}$	$\frac{2,7 \pm 0,4}{1,0-8,0}$	$\frac{2,8 \pm 0,2}{1,9-3,5}$
18	$\frac{4,9 \pm 0,5}{3,1-5,9}$	$\frac{3,9 \pm 0,4}{2,6-7,3}$	$\frac{3,8 \pm 0,2}{2,4-5,1}$	$\frac{2,8 \pm 0,2}{2,0-2,7}$	$\frac{2,8 \pm 0,2}{1,7-4,7}$	$\frac{3,4 \pm 0,2}{2,3-4,5}$
19	$\frac{5,2 \pm 0,3}{3,7-6,9}$	$\frac{3,9 \pm 0,4}{2,1-7,0}$	$\frac{4,2 \pm 0,4}{2,5-5,7}$	$\frac{2,9 \pm 0,3}{1,0-3,8}$	$\frac{4,1 \pm 0,5}{2,8-5,6}$	$\frac{3,8 \pm 0,5}{2,5-5,1}$
20	$\frac{5,9 \pm 0,5}{4,4-8,9}$	$\frac{4,9 \pm 0,4}{3,3-7,1}$	$\frac{4,6 \pm 0,3}{3,9-5,5}$	$\frac{3,7 \pm 0,3}{2,3-5,4}$	$\frac{4,4 \pm 0,6}{2,8-6,0}$	$\frac{5,6 \pm 0,3}{4,0-8,2}$
21	$\frac{6,5 \pm 0,7}{4,1-9,5}$	$\frac{5,3 \pm 0,3}{3,6-6,2}$	-	$\frac{4,8 \pm 0,5}{2,4-7,7}$	4,2	5,9
22	$\frac{8,0 \pm 0,6}{4,8-9,6}$	5,9	$\frac{5,6 \pm 0,1}{5,5-5,7}$	$\frac{5,9 \pm 0,9}{4,1-7,0}$	4,6	-
23	$\frac{11,1 \pm 0,6}{10,2-12,2}$	$\frac{7,6 \pm 0,6}{5,9-9,4}$	9,6	7,0	-	-
24	$\frac{10,2 \pm 0,5}{9,7-10,7}$	-	-	-	-	-
25	11,4	7,4	10,3	-	-	-
Средняя	5,3	4,1	4,2	2,6	3,1	3,8
Число проб	52	54	35	57	58	50

Примечание: под чертой – минимальные и максимальные значения.

Таблица 6. Средняя абсолютная плодовитость ($\pm SE$) ряпушки р. Енисей по возрастным группам, тыс. икринок
Table 6. Average absolute fecundity of the Siberian vendace in the Yenisei River by age groups, thousand eggs

Возраст, лет	Годы					
	2014	2015	2016	2018	2019	2020
3+	$\frac{3,1 \pm 0,6}{2,5-3,8}$	3,5	$\frac{3,0 \pm 0,4}{2,3-4,0}$	$\frac{1,7 \pm 0,3}{1,1-2,3}$	$\frac{2,5 \pm 0,3}{1,3-4,2}$	2,4
4+	$\frac{4,6 \pm 0,2}{2,7-6,0}$	$\frac{3,9 \pm 0,3}{2,1-7,4}$	$\frac{3,7 \pm 0,2}{2,2-5,7}$	$\frac{2,5 \pm 0,2}{1,0-4,1}$	$\frac{2,7 \pm 0,2}{1,0-4,7}$	$\frac{3,2 \pm 0,2}{1,8-6,3}$
5+	$\frac{6,5 \pm 0,6}{3,7-12,2}$	$\frac{4,7 \pm 0,3}{2,7-7,6}$	$\frac{4,4 \pm 0,4}{2,5-5,6}$	$\frac{3,1 \pm 0,2}{2,0-4,0}$	$\frac{3,4 \pm 0,3}{1,7-8,1}$	$\frac{4,1 \pm 0,2}{2,5-5,9}$
6+	$\frac{7,0 \pm 0,6}{5,0-10,2}$	$\frac{6,6 \pm 0,6}{4,8-9,4}$	$\frac{7,4 \pm 1,5}{4,1-10,3}$	$\frac{4,8 \pm 0,4}{1,6-7,7}$	$\frac{5,1 \pm 0,7}{3,6-6,0}$	$\frac{5,7 \pm 1,9}{2,0-8,2}$
7+	$\frac{9,5 \pm 0,5}{8,8-11,0}$	$\frac{6,5 \pm 0,5}{5,9-7,5}$	5,5	$\frac{4,6 \pm 0,7}{2,8-7,0}$	4,6	-
8+	$\frac{11,1 \pm 0,4}{10,7-11,4}$	-	-	-	-	-
Число проб	52	54	35	57	58	50

Примечание: под чертой – минимальные и максимальные значения.



Рис. 2. Биомасса нерестового запаса и фактический вылов ряпушки р. Енисей в 2014–2021 гг, тонны
 Fig. 2. Spawning stock biomass and actual catch of Siberian vendace in the Yenisei River in 2014–2021, tons

Таблица 7. Расчёт промыслового запаса сибирской ряпушки р. Енисей методом виртуально-популяционного анализа
 Table 7. Calculation of the commercial stock of Siberian vendace in the Yenisei River by the method of virtual population analysis

Годы	Возраст, лет							Улов, тыс. экз.
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
	Мгновенные коэффициенты естественной смертности (M)							
	0,33	0,47	0,57	0,64	0,64	0,73	0,99	
	Мгновенные коэффициенты промысловой смертности (F)							
2014	0,058	1,090	0,825	1,443	0,770	0,780	-	2825
2015	0,149	0,625	1,100	0,935	0,770	-	-	3213
2016	0,057	0,740	0,620	0,385	0,350	-	-	3534
2017	0,0930	0,629	0,400	0,400	0,745	0,780	0,690	5356
2018	0,072	0,581	1,350	3,280	0,770	-	-	6857
2019	0,078	0,485	1,420	0,800	0,770	0,780	-	6825
2020	0,156	0,458	0,280	0,101	-	-	-	4491
2021	0,095	0,658	0,856	1,049	0,696	-	-	4464
	Численность поколений (N), тыс. шт.							
2014	6335	3429	952	275	41	27	-	11059
2015	8615	4339	745	232	35	-	-	13966
2016	14706	5295	1433	147	48	-	-	21629
2017	13326	9964	1548	431	53	21	13	25356
2018	17319	9059	3303	577	151	13	-	30422
2019	15211	11643	3124	504	13	-	-	30495
2020	4282	10370	4429	441	-	-	-	19522
2021	6596	2580	4092	1922	210	-	-	15400

в 2019 г. Биомасса промыслового запаса в исследуемые годы находилась в пределах 630–1738 т. Величина промыслового изъятия ряпушки в р. Енисей в период с 2014 по 2021 гг. составляла в среднем 24% (диапазон значений 18–30%) от общей численности нерестового стада.

Стоит отметить, что в расчёте не учтены объёмы вылова ряпушки коренными малочисленными народами Севера в рамках квот, выделяемых в целях обеспечения традиционного образа жизни и осуществления традиционной хозяйственной деятельности.

ОБСУЖДЕНИЕ

Нерестовое стадо туруханской формы сибирской ряпушки в р. Енисей в 2014–2021 гг. представлено особями в возрасте от 2+ до 9+ лет. Возраст самцов, впервые идущих на нерест, составлял 2+ лет. Самки созревали на год позже. Суммарная доля первонерестующих рыб в стаде не превышала 10%. Основная масса нерестового стада сибирской ряпушки в 2014–2021 гг. представлена преимущественно рыбами в возрасте 4+ лет, в среднем составляющими около 60% от общего числа исследованных особей. Существенную долю в нерестовой части популяции ряпушки в отдельные годы составляют особи в возрасте 3+ (2015 г.) и 5+ (2021 г.), что очевидно связано с различной урожайностью поколений. Данная закономерность в целом согласуется с данными рыбохозяйственных исследований второй половины прошлого столетия [Боброва, 1958; Устюгов, 1976; Биологическое обоснование..., 2001¹], когда основу нерестового стада формировали особи 4-х и 5-летнего возраста. Стоит отметить, что в сравнении с данными 1950-х –

1970-х гг. произошло снижение максимального возраста рыб в нерестовом стаде. По материалам сборов 2014–2021 гг. возраст составил 9+ лет, в то время как в прошлом веке в уловах отмечались особи в возрасте 11+ [Боброва, 1958; Устюгов, 1976].

Современные значения абсолютной плодовитости самок ряпушки р. Енисей по возрастным и размерным группам находятся на уровне 1980-х – 1990-х гг. [Биологическое обоснование..., 2001¹], однако по сравнению с данными Н.Н. Бобровой [1958] и А.Ф. Устюгова [1972] плодовитость ряпушки заметно снизилась. Если в середине XX века индивидуальная абсолютная плодовитость у рыб старших возрастов достигала 30 тыс. икринок, то в настоящее время величина данного показателя не превышает 12 тыс. икринок [Устюгов, 1976]. Заметно снизились и среднепопуляционные значения плодовитости. В настоящее время средняя величина абсолютной плодовитости в нерестовом стаде не превышает 5,3 тыс. икринок, в то время как в середине прошлого века она составляла свыше 7 тыс. икринок. Аналогичная тенденция отмечена и в работе Ю.С. Никулиной [2020] по материалам уловов 2016–2018 гг.

Поскольку для оценки линейного роста используются различные показатели: длина по Смитту [Боброва, 1958; Никулина, 2020] или промысловая длина [Устюгов, 1972; Биологическое обоснование..., 2001¹; Кириллов, 2002; Кривенко и др., 2015; Бурмистров, Кириллов, 2018], то рост ряпушки в р. Енисей и прилежащих водоёмах оценивали по данным о средней массе тела (рис. 3).

По результатам исследований 2014–2021 гг. средние значения промысловой длины и массы сибирской

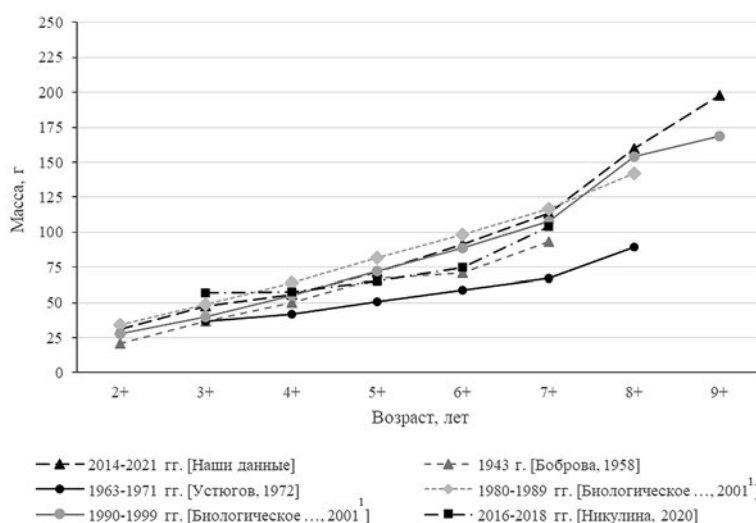


Рис. 3. Весовой рост (W, г) сибирской ряпушки в р. Енисей в разные годы

Fig. 3. Weight growth (W, g) of the Siberian vendace in the Yenisei River in different years

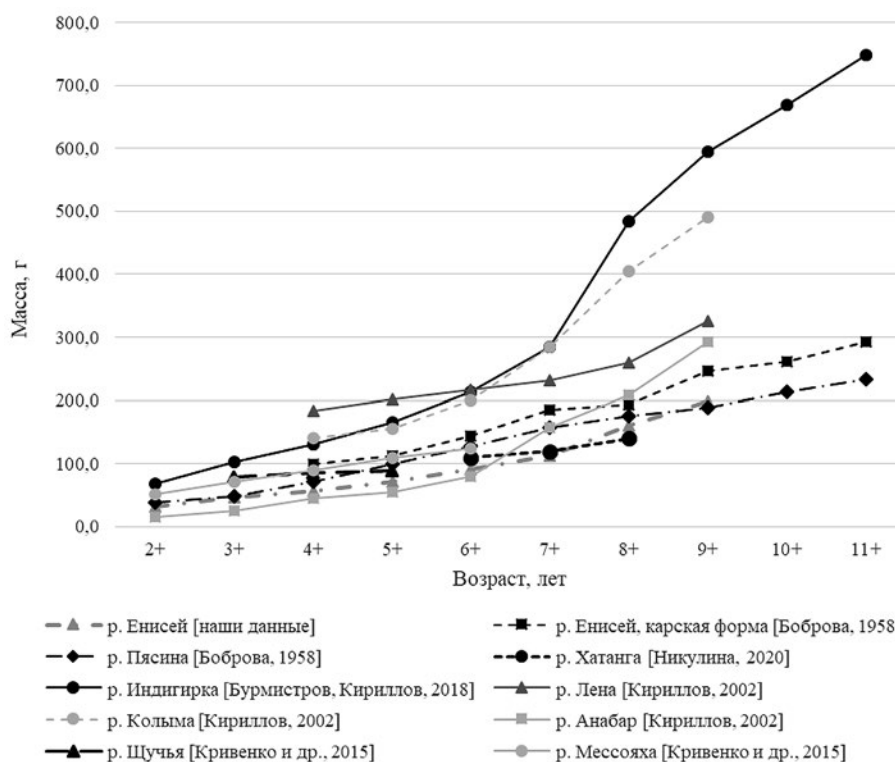


Рис. 4. Весовой рост (W , г) полупроходных форм сибирской ряпушки в различных частях ареала
 Fig. 4. Weight growth (W , g) of semi-anadromous forms of Siberian vendace in different parts of the range

ряпушки в нерестовом стаде составили 17,5 см и 56 г соответственно, что в целом соответствует средним размерно-весовым показателям туруханской формы ряпушки, регистрируемым за всё время исследований в Енисее [Боброва, 1958; Устюгов, 1976; Биологическое обоснование..., 2001¹; Никулина, 2020]. По данным из уловов 1963–1971 гг. темпы роста были ниже [Устюгов, 1972]. Различия могут быть связаны как с интенсивной эксплуатацией промысловых запасов в 1950-х гг., так и с перестройкой гидрологического режима р. Енисей после зарегулирования реки плотинной Красноярской ГЭС в 1967 г.

По темпам весового роста к ряпушке Енисея наиболее близки популяции бассейнов рек Пясины, Хатанги, Мессо-Яхи и Щучьей [Боброва, 1958; Кириллов, 2002; Никулина, 2020; Кривенко и др., 2015]. Заметно выше темпы роста у карской формы сибирской ряпушки р. Енисей [Боброва, 1958], а также — у ряпушек, заходящих на нерест в реки Лена, Анабар, Индигирка и Колыма [Кириллов, 2002; Бурмистров, Кириллов, 2018] (рис. 4).

Значительные различия между популяциями полупроходных форм ряпушки, обитающих в различных речных системах Сибири, наблюдаются в возрастной структуре нерестовых стад. Основу нерестовой части популяции туруханской формы ряпушки р. Енисей, а также популяций ряпушки из рек, впадающих в Об-

скую и Тазовскую губы, составляли особи в возрасте 3+ – 4+ [Кривенко и др., 2015]. В восточной части ареала (в бассейнах Хатанги, Анабара, Лены, Колымы) основу нерестового стада составляют рыбы в возрасте 6–8 лет [Кириллов, 2002; Бурмистров, Кириллов, 2018; Будин и др., 2021]. Популяции сибирской ряпушки, характеризующиеся преобладанием в нерестовом стаде рыб старших возрастов, закономерно имеют также более высокие среднепопуляционные значения абсолютной плодовитости.

Несмотря на стабильные многолетние значения структурно-биологических показателей, стоит отметить снижение численности нерестового запаса ряпушки в р. Енисей. Интенсификация добычи проходной ряпушки в 2018–2019 гг., превышающая рекомендованные объёмы вылова в соответствующие годы (освоение – 153–158%), повлекла за собой чрезмерную эксплуатацию промысловых запасов и привела к значительному снижению величины пополнения (возрастные группы 3+ – 4+ лет). Средние значения коэффициентов мгновенной промысловой смертности в 2018–2019 гг. достигали 0,7–1,2, при $F_{lim} = 0,41$. К 2021 г. биомасса нерестового запаса ряпушки в р. Енисей снизилась до 836 т (при значении $B_{lim} = 320$ т). Сохранение данной тенденции в последующие годы в конечном результате может привести к подрыву промысловых запасов енисейского стада ряпушки.

Также стоит отметить, что заметную роль в динамике численности енисейского стада ряпушки могут играть и естественные причины. Сибирская ряпушка, как и большинство короткоциклового вида рыб, характеризуется значительными межгодовыми колебаниями численности [Кривенко и др., 2015]. По мнению А.Ф. Устюгова [1972], колебания численности ряпушки в р. Енисей повторяются через временной интервал, равный возрасту массового созревания рыб. Данный тезис в целом подтверждают результаты настоящего исследования. Полученные расчётные значения численности нерестового стада демонстрируют его постепенный рост с 2015 по 2019 г., и снижение в 2020–2021 гг. Кроме того, значительное влияние на урожайность поколений оказывает гидрологический режим Енисея. В литературе неоднократно описана взаимосвязь величины расходов воды в низовьях Енисея в зимний период с численностью нерестовых стад. Установлено, что, повышенные расходы воды в зимний период отрицательно влияют на выживаемость икры на нерестилищах [Биологическое обоснование..., 2001¹]. Ещё одной причиной снижения численности нерестового стада ряпушки в последние годы могла стать смена гидрологического режима вследствие запуска в 2016 г. Богучанской ГЭС.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По материалам исследований, проведённых в 2014–2021 гг. в низовьях р. Енисей (район г. Дудинка), были оценены основные структурно-биологические показатели нерестовой части популяции полупроходной (туруханской) формы сибирской ряпушки р. Енисей.

Возраст нерестового стада ряпушки по данным контрольных уловов колебался в пределах 2+ – 9+ лет. В составе уловов преобладали рыбы в возрасте 4+ лет, составляющие в разные годы от 47 до 68% нерестового стада. Средний многолетний возраст нерестовой популяции в исследуемый период составил 4,2 года. Соотношение самок и самцов в нерестовом стаде в среднем составляло 1:1. Индивидуальная абсолютная плодовитость ряпушки изменялась в диапазоне от 1,9 до 12,5 тыс. икринок, повышаясь с увеличением возраста и размера самок. Средняя абсолютная плодовитость колебалась по годам в пределах 2,6–5,3 тысяч икринок. Численность и биомасса нерестового стада, в разные годы варьировали от 11,0 до 30,5 тыс. экз. и от 630 до 1738 т соответственно.

В настоящее время нерестовая часть популяции чрезмерно эксплуатируется промыслом. В 2020–2021 гг. отмечено значительное снижение численности пополнения в возрасте 3+ – 4+ лет. Одной из ос-

новных причин снижения запасов, вероятно, является несоблюдение рекомендованных объёмов добычи на фоне интенсификации промысла в 2018–2019 гг. Необходимы тщательный мониторинг и контроль над соблюдением допустимых объёмов добычи (вылова) ряпушки в р. Енисей в последующие годы.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Красноярского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («НИИЭРВ») по теме «Регулярные наблюдения за распределением, численностью, качеством и воспроизводством водных биоресурсов, являющихся объектами рыболовства, а также средой их обитания (во внутренних водах Российской Федерации, за исключением внутренних морских вод Российской Федерации)».

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас пресноводных рыб России. 2002 / ред. Ю.С. Решетников. В 2 т. Т. 1. М.: Наука. 379 с.
- Богданов Н.А., Богданова Г.И., Гадинов А.Н., Заделёнов В.А., Матасов В.В., Михалёв Ю.В., Шадрин Е.Н. 2016. Пресноводные рыбы Средней Сибири. Норильск: Изд-во «Апекс». 200 с.
- Боброва Н.Н. 1958. Сибирская ряпушка *Coregonus sardinella Valenciennes* // Известия ВНИОРХ (Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование). Т. 44. С. 179–189.
- Будин Ю.В., Заделёнов В.А., Фархутдинова С.Ф. 2021. Динамика популяционных показателей сибирской ряпушки *Coregonus sardinella Valenciennes*, 1848 бассейна реки Хатанги в начале 21 столетия // Ресурсы дичи и рыбы: использование и воспроизводство. Красноярск: КрасГАУ. С. 30–34.
- Бурмистров Е.В., Кириллов А.Ф. 2018. Анализ состояния нерестового стада и промысла сибирской ряпушки (*Coregonus sardinella*) в реке Индигирка (бассейн Восточно-Сибирского моря) // Наука сегодня: проблемы и пути решения. С. 111–113.
- Вышегородцев А.А., Заделёнов В.А. 2013. Промысловые рыбы Енисея. Красноярск: СФУ. 303 с.
- Зыков Л.А. 1986. Метод оценки коэффициентов естественной смертности, дифференцированных по возрасту рыб // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Вып. 243. С. 14–22.
- Кириллов А.Ф. 2002. Промысловые рыбы Якутии. М.: Научный мир. 194 с.
- Кривенко И.А., Крохалевский В.Р., Тунёв В.Е. 2015. Биологическая характеристика нерестовых стад ряпушки в реках

- Щучья и Мессо-Яха // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 2. Вып. 3. С. 25–34.
- Никулина Ю.С. 2020. Морфологические и молекулярно-генетические особенности сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* Valenciennes водных объектов разного типа плато Путорана и сопредельных территорий. Автореф. дисс ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ. 25 с.
- Подлесный А.В. 1958. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Известия ВНИОРХ. Т. 44. С. 97–179.
- Попов П.А. 2007. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск: НГУ. 526 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность. 376 с.
- Сечин Ю.Т. 1990. Методические рекомендации по использованию кадастровой информации для разработки прогноза уловов рыбы во внутренних водоёмах. Ч. 1. М.: ВНИРО. 58 с.
- Устюгов А.Ф. 1972. Эколого-морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Valenciennes) бассейна реки Енисей // Вопросы ихтиологии. Т. 12. № 5 (76). С. 811–825.
- Устюгов А.Ф. 1976. О происхождении двух экологических форм сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей // Вопросы ихтиологии. Т. 16. № 5 (100). С. 773–783.
- Gulland J.A. 1965. Estimation of mortality rates // Annex to Arctic fisheries working group report. ICES C.M. Vol. 3. 9 p.
- Schumacher A. 1970. Bestimmung der fischereilichen Sterblichkeit beim Kabeljaubestand vor Westgrönland // Berlin. Deutsch. Komm. Meeresforsch. Bd. 21 (1–4). P. 248–259.
- Vyshegorodtsev A.A., Zadelenov V.A. 2013. Commercial fish of the Yenisei. Krasnoyarsk: SFU. 303 p. (in Russ.).
- Zykov L.A. 1986. A method for estimating natural mortality rates differentiated by age of fish // Collection of scientific papers of GosNIORKh. No 243, P. 14–22. (in Russ.).
- Kirillov A.F. 2002. Commercial fish of Yakutia. Moscow: Nauchny mir. 194 p. (in Russ.).
- Krivenko I.A., Krokhalovsky V.R., Tunek V.E. 2015. Biological characteristics of vendace spawning stocks in the Shchuchya and Messo-Yakha rivers // Vestnik rybkhozyaystvennoi nauki. V. 2. No 3. P. 25–34. (in Russ.).
- Nikulina Yu..S. 2020. Morphological and molecular genetic features of the Siberian vendace *Coregonus sardinella* Valenciennes in different water bodies of the Putorana Plateau and adjacent territories. Ph.D. Dissertation. Tomsk: Tomsk State University. 25 p. (in Russ.).
- Podlesny A.V. 1958. Fishes of the Yenisei, conditions of their habitat and use // Izvestiya VNIORKh (Commercial fish of the Ob and Yenisei and their use). V. 44. P. 97–179. (in Russ.).
- Popov P.A. 2007. Fishes of Siberia: distribution, ecology, catch. Novosibirsk: NSU, 526 p. (in Russ.).
- Pravdin I.F. 1966. Guide to the study of fish (mainly freshwater). Moscow: Pischevaya promyshlennost. 376 p.
- Sechin Yu.T. 1990. Methodological recommendations for the proposal of cadastral information for the development of a forecast of fish catches in inland waters. P. 1. Moscow: VNIRO Publish. 58 p.
- Ustyugov A.F. 1972. Ecological and morphological characteristics of the Siberian vendace *Coregonus albula sardinella* (Valenciennes) in the Yenisei River basin // J. of ichthyology. V. 12. No 5 (76). P. 811–825. (in Russ.).
- Ustyugov A.F. 1976. On the origin of two ecological forms of the Siberian vendace *Coregonus albula sardinella* (Val.) in the Yenisei River basin // J. of ichthyology. Vol. 16. No 5 (100). P. 773–783. (in Russ.).
- Gulland J.A. 1965. Estimation of mortality rates // Annex to Arctic fisheries working group report. ICES C.M. Vol. 3. 9 p.
- Schumacher A. 1970. Bestimmung der fischereilichen Sterblichkeit beim Kabeljaubestand vor Westgrönland // Berlin. Deutsch. Komm. Meeresforsch. Bd. 21 (1–4). P. 248–259.
- Budin Yu.V., Zadelenov V.A., Farkhutdinova S.F. 2021. Population dynamics of the Siberian vendace *Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848 in the Khatanga River basin at the beginning of the 21st century // Wildfowl and fish resources: use and reproduction. Krasnoyarsk: KrasGAU. P. 30–34. (in Russ.).
- Burmistrov E.V., Kirillov A.F. 2018. Analysis of the state of the spawning stock and fishery of the Siberian vendace (*Coregonus sardinella*) in the Indigirka River (East Siberian Sea basin) // Science Today: Problems and Solutions. P. 111–113. (in Russ.).

REFERENCES

Поступила в редакцию 16.11.2022 г.
Принята после рецензии 27.02.2023 г.