

УДК 597.553.2.574.3

РОСТ СИГА *COREGONUS LAVARETUS* (SALMONIDAE: COREGONINAE) УРАЛЬСКИХ ПРИТОКОВ РЕКИ ПЕЧОРА

© 2023 г. Э. И. Бознак¹ *, В. И. Пономарев¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
РАН – ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

*E-mail: boznak@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 22.12.2021 г.

После доработки 05.03.2022 г.

Принята к публикации 06.03.2022 г.

Впервые приведена сравнительная характеристика роста сига *Coregonus lavaretus* уральских притоков р. Печора, представленного, по-видимому, жилой формой. Темп роста сига в изученных реках значительно различается, что свидетельствует в пользу предположения о существовании в печорской речной системе локальных группировок, приуроченных к разным участкам этого речного бассейна. В реках Илыч, Косью и верховьях р. Печора (Северный Урал) расчисленные длины тела и показатели скорости линейного роста существенно не различаются. Близкие темпы роста отмечены у сига из равнинных притоков р. Печора (низовья рек Косью и Уса). В реках Приполярного Урала изменчивость показателей роста сига существенно выше. Удельная скорость роста сига в период, предшествующий половому созреванию, положительно коррелирует с биомассой бентоса в водотоке ($\rho_s = 0.57$ по Спирмену, $p = 0.04$), тогда как зависимость от климатических условий менее существенна.

Ключевые слова: речные экосистемы, обыкновенный сиг, линейно-весовой рост, биомасса бентоса, уральские притоки р. Печора.

DOI: 10.31857/S0042875223010022, **EDN:** CYTDLR

Рост животных как сложный процесс увеличения размеров тела представляет собой результат взаимодействия организма со всем комплексом факторов среды обитания. У многих видов рыб увеличение размеров тела не прекращается при достижении половой зрелости, а продолжается на протяжении всего периода индивидуального развития, замедляясь по мере приближения к предельным размерам (Мина, Клевезаль, 1976; Яржомбек, 2011). При этом изменчивость роста может влиять на вариации параметров жизненной стратегии рыб и во многих случаях связана с формообразованием (Дгебуадзе, 2001). Всё это позволяет рассматривать характер роста в качестве одного из важных индикаторов состояния популяций рыб, использовать его при оценке продуктивности водоёма (Никольский, 1974; Дгебуадзе, 2010; Яржомбек, 2011), учитывать при разработке мер, направленных на охрану и рациональное использование рыбных ресурсов.

Особый интерес представляют исследования процесса роста рыб, обитающих в водоёмах Европейского Севера в суровых климатических условиях (низкие температуры и короткий вегетационный период) и экстремальных условиях горных и полугорных водотоков с их выраженной вертикальной зональностью и низкой кормностью. Именно таким параметрам соответствуют уральские прито-

ки крупнейшей североευропейской р. Печора, водосборы которых занимают обширную область западных склонов Северного, Приполярного и Полярного Урала.

Одним из наиболее широко распространённых видов рыб европейского северо-востока России является обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758). В России ареал этого циркумполярного вида, распространённого от Северной Атлантики до Аляски и Канады, включает в себя водоёмы бассейна Северного Ледовитого океана, от Баренцева и Белого морей до Чукотки (Решетников, 1980; Атлас ..., 2002). В бассейне р. Печора сиг обитает практически повсеместно от устья до верхнего течения реки и её притоков (вплоть до полугорных и горных участков), встречается во многих озёрах и придаточных водоёмах (Сидоров, 1974; Соловкина, 1975; Сидоров, Решетников, 2014; Пономарев, 2017).

Печорский сиг относится к малотычинковой форме: число жаберных тычинок у рыб в разных частях бассейна не превышает 30 (17–30) (Сидоров, Решетников, 2014). Сообщение о том, что в оз. Косминское и верхнем течении р. Косма (бассейн р. Цильма, крупного левого притока нижнего течения р. Печора) может обитать среднеты-

Таблица 1. Характеристика водоёмов, период исследований и число изученных особей сига *Coregonus lavaretus*

Водоём (участок)	Порядок водотока по отношению к р. Печора и водоём, в который он впадает*	Период исследований, гг.	Число рыб, экз.
Северный Урал			
Р. Унья	1-й, р. Печора	Сентябрь 2013	12
Р. Печора (верхнее течение)	0-й, Баренцево море	2003–2012	25
Р. Илыч	1-й, р. Печора	2014–2015	50
Приполярный Урал			
Р. Малый Паток	2-й, р. Щугор	2001–2007	46
Р. Большой Паток	То же	1999–2016	17
Р. Щугор	1-й, р. Печора	1985–1989	157
Р. Вангыр	3-й, р. Косью	Июль 1993	12
Р. Кожим	То же	1993–1995	59
Полярный Урал			
Оз. Проточное	р. Малая Уса (приток р. Уса)	Август 1999	70
Оз. Кузьты	р. Большая Уса (приток р. Уса)	Август 2006	35
Печорская низменность			
Р. Косью (нижнее течение)	2-й, р. Уса	1993–1995	106
Р. Большая Сыня	То же	Июль 2002	34
Р. Уса (среднее течение)	1-й, р. Печора	1995–1997	155

Примечание. *Для озёр указаны реки, к бассейну которых относятся эти озёра.

цинковая форма сига (Рафиков, 2019) требует дополнительной проверки.

Рост сига на севере России исследован крайне неравномерно. Более подробно он изучен в водоёмах Карелии (Первозванский, 1986; Дятлов, 2002; Савосин и др., 2016; Стерлигова и др., 2016; Ильмаст и др., 2018), Кольского полуострова (Решетников, 1980; Моисеенко, 2002; Зубова и др., 2016) и запада Сибири (Следь и др., 1990; Экология ..., 2006; Попов, 2007; Мельниченко, Богданов, 2014). В то же время имеется лишь весьма ограниченная информация о росте печорского полупроходного сига (Протопопов, 1983; Козьмин, 2016), сига-пыжьяна в водоёмах Большеземельской тундры (Сидоров, 1974) и ряде притоков р. Печора (Кучина, 1962; Соловкина, 1962; Туманов и др., 2013; Сидоров, Решетников, 2014). Совершенно неизученными в этом отношении остаются группировки сига, обитающие в полугорных и горных водотоках, приуроченных к Уральскому хребту. Предмет настоящего исследования — особенности роста этого широко распространённого вида в условиях преимущественно низких температур и короткого вегетационного периода водотоков, принадлежащих к одному речному бассейну, но расположенных при этом в разных природно-климатических зонах Урала.

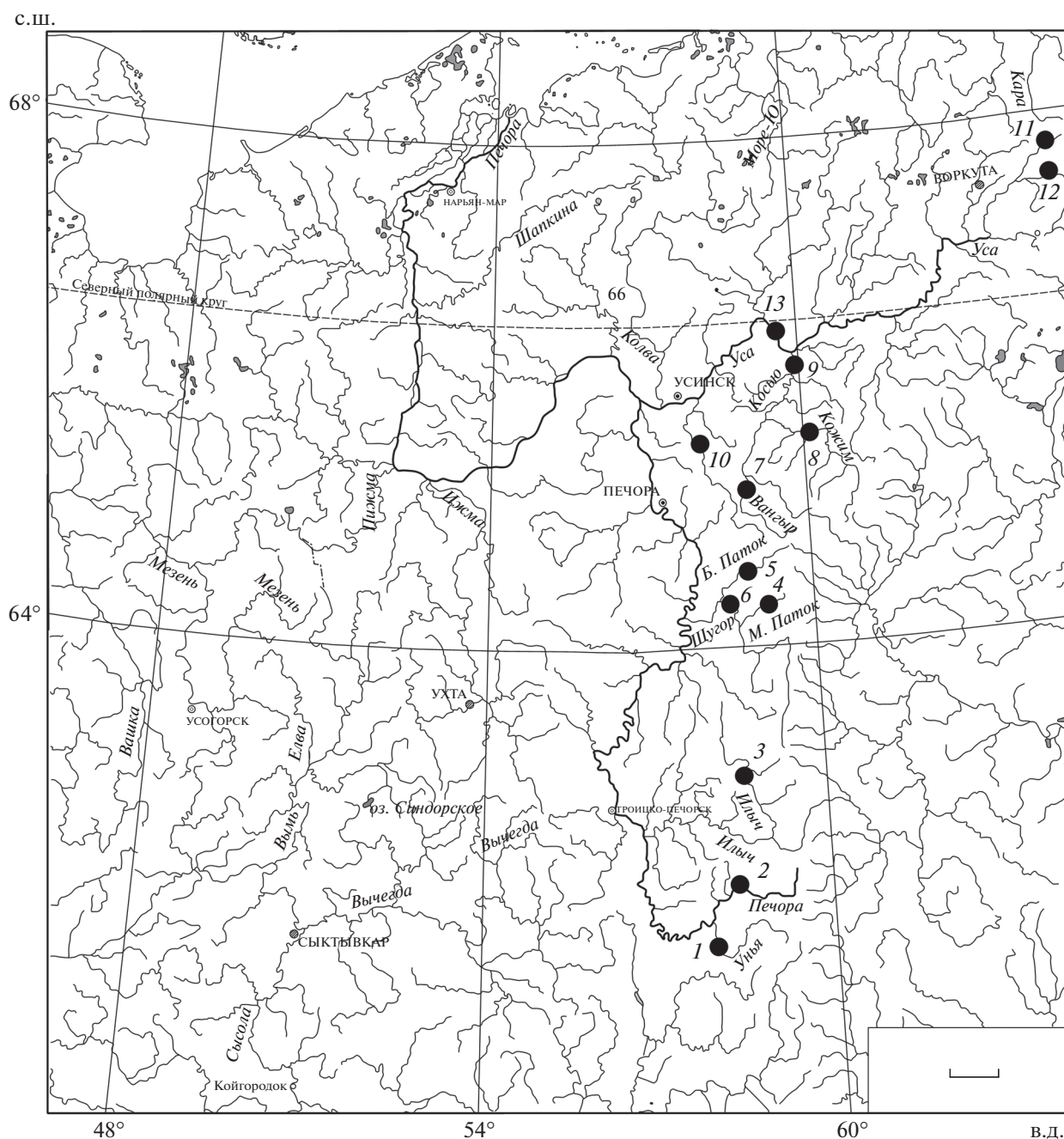
Цель работы — исследовать групповую изменчивость роста сига, населяющего печорские притоки западных склонов Северного, Приполярного и Полярного Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в период открытой воды с 1985 по 2016 гг. на уральских притоках р. Печора 1–3-го порядков: Унья, верховья Печоры, Илыч, Щугор, Малый Паток, Большой Паток, Вангыр, Косью, Кожим, Большая Сыня (рис. 1).

Для сравнения также использовали данные по росту сига из горных озёр бассейнов рек Большая и Малая Уса. Отлов сига проводили в большинстве случаев ставными жаберными сетями с ячейей 20–40 мм. Кроме того, в ряде случаев (реки Косью и Вангыр) использовали тягловые неводы длиной от 30 до 90 м с ячейей 40 мм. Всего в ходе работы изучили рост 778 экз. сига из разных водоёмов западного макросклона Урала (табл. 1).

Биологический анализ проводили на свежесобранном материале по стандартной методике (Правдин, 1966; Сидоров, Решетников, 2014). Массу тела рыб определяли с точностью до 1 г, длину тела по Смитту (*FL*) — с точностью до 1 мм. Чешую для определения возраста отбирали из первого—второго чешуйного ряда над боковой линией, под спинным плавником. Определение возраста и измерения чешуи осуществляли с применением бинокуляра (увеличение 2 × 8). Ретроспективный анализ роста рыб выполняли методом обратного расчисления по формуле прямой пропорциональности Леа (Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001). За годовое кольцо принимали внешнюю границу зоны выклинивающихся склеритов (Решетников,



1980; Дгебуадзе, Чернова, 2009). С целью снижения погрешностей при определении возраста и оценки роста все измерения проводил один оператор. Для каждой особи рассчитывали удельные скорости линейного роста по формуле Шмальгаузена—Броди, для некоторых выборок (длинный возрастной ряд и большой объем выборки)

ная структура и максимальные размеры отловленных рыб в разных водоёмах значительно различаются. Наибольшие размеры и возраст характерны для выборки сига, собранных на труднодоступных участках горных и полугорных рек Северного Урала (реки Илыч, Большой Паток и Шугор), в р. Уса и нижнем течении её притока — р. Большая Сыня. Однако в большинстве случаев доля таких особей невелика, а в уловах преобладают рыбы возраста 3+–5+, FL 250–300 мм и массой 200–300 г.

Размеры одновозрастных особей в разных водоёмах варьируют в широких пределах: различия средней длины тела — от 10 (в группе 3+) до 40% (в группе 7+), массы тела — от 90 до 260% (табл. 2). Сбор материала в разные годы и периоды годового цикла, а также различающаяся возрастная структура уловов осложняют методически строгое сопоставление размерно-весовых характеристик сига исследованных водоёмов Урала. Тем не менее, в возрасте 4+–5+, когда у сига в уральских притоках р. Печора отмечаются первые случаи полового созревания, самые крупные размеры имели особи, отловленные в оз. Проточное (бассейн р. Малая Уса) и в русле среднего течения р. Уса. Рыбы из рек Малый Паток, Вангыр, Большая Сыня и оз. Кузьты (бассейн р. Большая Уса) характеризуются, как правило, меньшими ($p < 0.05$) средними значениями длины и массы тела по сравнению с рыбами из других водоёмов. Начиная с возраста 5+ замедляется рост сига и в р. Кожим. Эта тенденция, хотя и не столь чётко, прослеживается и в старших возрастных группах. Наибольшими размерно-весовыми показателями обладают рыбы в реках Илыч, Шугор, Косью и Уса.

Для более детального сравнительного изучения роста сига проведены обратные расчисления длин тела. Данный подход позволяет не только восстановить размеры рыбы в предыдущие годы, но и снизить ошибку, связанную с различиями приростов текущего года при сравнении материалов, собранных в разное время (Чугунова, 1959).

Судя по результатам обратных расчислений, сиг из разных уральских водотоков различается и по характеру (форма кривой), и по скорости линейного роста (угол наклона кривой). В течение первых трёх–четырёх лет жизни кривая роста сига носит практически прямолинейный характер. Далее, по мере увеличения возраста, в большинстве водоёмов рост рыб постепенно замедляется. При этом снижение удельной скорости роста в различных водоёмах происходит с разной интенсивностью (табл. 3), что отражается на форме кривых, описывающих изменение средних длин тела (рис. 2). В итоге если средние расчисленные длины сига первого года жизни из разных водоёмов могут различаться на 30 мм (57–87 мм), то в возрасте четырёх лет эта разница составляет около 100 мм (195–296 мм), а к концу восьмого года разли-

чие расчисленных длин может достигать 150 мм. Замедленный рост характерен для рыб, отловленных в реках Малый Паток и Кожим. При этом замедление роста в первом водотоке отмечено со второго года жизни, в р. Кожим — с шестого.

В других изученных реках сиг растёт заметно быстрее. Сходным темп роста сига может быть в водотоках разных ландшафтных комплексов Урала: реках Илыч, Печора, Шугор и Большой Паток (водотоки Северного Урала), р. Вангыр (Приполярный Урал), р. Уса и нижнем течении р. Косью (Печорская низменность). Максимально быстрый линейный рост отмечен у сига р. Малая Уса, нагуливавшегося в оз. Проточное (Полярный Урал).

Использование показателя удельной скорости роста позволяет сравнить темп увеличения длины тела рыб на разных этапах жизни. В период, предшествующий половому созреванию (со второго по четвёртый годы жизни), наибольшей скоростью роста характеризуется сиг из бассейна р. Малая Уса. Минимальные значения этого показателя отмечены у рыб из р. Малый Паток и оз. Кузьты. В остальных исследованных водотоках показатели средней удельной скорости роста принимают промежуточные значения. Отметим, что удельная скорость роста одновозрастных половозрелых рыб (на 5–8-м годах жизни) в разных водоёмах существенно не различается (табл. 3).

Групповой линейный рост сига в выборках, включающих в себя особей старших возрастных групп, хорошо описывается уравнением роста Бергаланфи ($R^2 = 0.87–0.92$). Результаты расчётов, выполненных на основе данной модели, демонстрируют замедленный рост сига, обитающего в реках Малый Паток, Кожим и Большая Сыня (рис. 3). Рассчитанная асимптотическая предельная длина тела (L_∞) сига в этих водотоках (соответственно 432, 392 и 365 мм) значительно (в 1.2–1.9 раза) ниже, чем в других реках (537–692 мм). При этом скорость достижения предельной длины (константа K в уравнении Бергаланфи) у рыб из рек Кожим ($K = 0.234$) и Большая Сыня ($K = 0.254$) заметно выше, чем у сига из других уральских притоков р. Печора (0.103–0.181). Сиг р. Малый Паток при относительно небольшой L_∞ характеризуется низкой скоростью достижения дефинитивного размера ($K = 0.147$). Отметим, что в перечисленных водотоках, а также р. Илыч ($L_\infty = 537$ мм) значения асимптотической длины тела отличаются от максимальных зарегистрированных размеров рыб не более чем в 1.2 раза. В реках Шугор, Косью, Уса и верхнем течении р. Печора максимальные размеры отловленных рыб (табл. 2) в 1.4–2.0 раза ниже, чем рассчитанные значения L_∞ (соответственно 572, 692, 637 и 672 мм).

Таблица 2. Длина и масса разновозрастных особей сига *Coregonus lavaretus* в уральских водотоках и озёрах бассейна р. Печора

Водоём	Возраст, лет									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
	Длина (FL), мм									
Р. Унья	—	$\frac{230-259}{238(4)}$	$\frac{232-310}{267(7)}$	$\frac{295}{(1)}$	—	—	—	—	—	—
Р. Печора (верхнее течение)	—	$\frac{194-255}{231(6)}$	$\frac{239-280}{257(7)}$	$\frac{269-321}{292 \pm 7(10)}$	$\frac{281-340}{311(2)}$	—	—	—	—	—
Р. Илыч	—	$\frac{230-259}{247(6)}$	$\frac{236-326}{267 \pm 6(21)}$	$\frac{280-308}{298(8)}$	$\frac{376}{(1)}$	$\frac{410}{(1)}$	$\frac{385-459}{422(2)}$	$\frac{488}{(1)}$	—	—
Р. Малый Паток	—	—	—	$\frac{259}{(1)}$	$\frac{269-335}{295 \pm 7(13)}$	$\frac{282-384}{315(9)}$	$\frac{285-350}{316 \pm 6(11)}$	$\frac{291-350}{319(9)}$	$\frac{311-356}{327(3)}$	—
Р. Большой Паток	—	—	$\frac{213-288}{267(4)}$	$\frac{272-353}{303 \pm 7(10)}$	$\frac{342}{(1)}$	$\frac{323}{(1)}$	$\frac{451}{(1)}$	—	—	—
Р. Шугор	$\frac{204}{(1)}$	$\frac{183-248}{212 \pm 2(41)}$	$\frac{192-309}{253 \pm 3(54)}$	$\frac{258-362}{305 \pm 4(41)}$	$\frac{275-340}{324 \pm 5(13)}$	$\frac{342-368}{355(4)}$	$\frac{362-372}{367(2)}$	$\frac{408}{(1)}$	—	—
Р. Вангыр	—	—	$\frac{239-266}{249(4)}$	$\frac{253-281}{268(5)}$	$\frac{291-293}{292(2)}$	—	—	$\frac{384}{(1)}$	—	—
Р. Кожим	—	$\frac{183-229}{202 \pm 3(17)}$	$\frac{193-264}{237 \pm 5(17)}$	$\frac{255-318}{289(7)}$	$\frac{262-330}{300 \pm 5(14)}$	$\frac{303}{(1)}$	$\frac{335}{(1)}$	—	$\frac{352-377}{365(2)}$	—
Р. Косью	—	$\frac{199-222}{214(5)}$	$\frac{219-316}{257 \pm 7(17)}$	$\frac{237-358}{281 \pm 5(31)}$	$\frac{258-378}{322 \pm 7(26)}$	$\frac{308-412}{357 \pm 6(17)}$	$\frac{370-415}{392(8)}$	$\frac{359-429}{394(2)}$	—	—
Р. Большая Сыня	—	$\frac{218-224}{221(2)}$	$\frac{190-273}{237 \pm 4(20)}$	$\frac{215-259}{234(8)}$	$\frac{275-323}{301(4)}$	—	—	—	—	—
Р. Уса	$\frac{124-217}{157 \pm 8(13)}$	$\frac{169-286}{218 \pm 5(47)}$	$\frac{210-311}{271 \pm 5(27)}$	$\frac{270-385}{318 \pm 8(13)}$	$\frac{312-378}{340 \pm 4(24)}$	$\frac{318-372}{347 \pm 4(16)}$	$\frac{333-408}{371 \pm 7(11)}$	$\frac{382-424}{401(3)}$	$\frac{396}{(1)}$	—
Оз. Проточное	—	$\frac{181-215}{200(9)}$	$\frac{249-310}{268 \pm 3(22)}$	$\frac{301-388}{328 \pm 2(39)}$	—	—	—	—	—	—
Оз. Кузьмы	$\frac{105-151}{116 \pm 4(12)}$	$\frac{200-217}{206(3)}$	$\frac{220-284}{240(6)}$	$\frac{227-300}{268(8)}$	$\frac{238-329}{285(6)}$	—	—	—	—	—

Таблица 2. Окончание

Водоём	Возраст, лет									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
	Масса, г									
Р. Унья	—	$\frac{119-169}{136(4)}$	$\frac{108-293}{203(7)}$	$\frac{283}{(1)}$	—	—	—	—	—	—
Р. Печора	—	$\frac{63-180}{129(6)}$	$\frac{137-221}{176(7)}$	$\frac{207-407}{272 \pm 23(10)}$	$\frac{232-382}{307(2)}$	—	—	—	—	—
Р. Илыч	—	$\frac{113-172}{147(6)}$	$\frac{128-449}{207 \pm 20(21)}$	$\frac{250-312}{92(8)}$	$\frac{291-651}{439 \pm 39(10)}$	$\frac{535}{(1)}$	$\frac{767}{(1)}$	$\frac{602-1085}{844(2)}$	$\frac{1596}{(1)}$	—
Р. М. Паток	—	—	—	$\frac{186}{(1)}$	$\frac{213-424}{307 \pm 21(13)}$	$\frac{258-766}{369(9)}$	$\frac{228-455}{337 \pm 22(11)}$	$\frac{255-435}{350(9)}$	$\frac{314-501}{386(3)}$	—
Р. Б. Паток	—	—	$\frac{97-248}{204(4)}$	$\frac{232-400}{308 \pm 16(10)}$	$\frac{471}{(1)}$	$\frac{453}{(1)}$	$\frac{1205}{(1)}$	—	—	—
Р. Щугор	$\frac{81}{(1)}$	$\frac{60-155}{105 \pm 4(41)}$	$\frac{82-362}{176 \pm 7(54)}$	$\frac{179-570}{320 \pm 14(40)}$	$\frac{247-494}{391 \pm 20(12)}$	$\frac{384-675}{517(3)}$	$\frac{620}{(1)}$	$\frac{850}{(1)}$	—	—
Р. Вангыр	—	—	$\frac{149-226}{177(4)}$	$\frac{208-273}{237(5)}$	$\frac{283-293}{288(2)}$	—	—	$\frac{845}{(1)}$	—	—
Р. Кожим	—	$\frac{70-160}{100 \pm 6(17)}$	$\frac{90-260}{162 \pm 12(17)}$	$\frac{220-330}{281(7)}$	$\frac{230-520}{338 \pm 23(14)}$	$\frac{350}{(1)}$	$\frac{410}{(1)}$	—	$\frac{520-940}{730(2)}$	—
Р. Косью	—	$\frac{51-130}{100(5)}$	$\frac{100-370}{202 \pm 20(17)}$	$\frac{142-500}{269 \pm 18(31)}$	$\frac{191-710}{446 \pm 28(26)}$	$\frac{390-1100}{674 \pm 50(17)}$	$\frac{700-1070}{889(8)}$	$\frac{630-1100}{865(2)}$	—	—
Р. Большая Сыня	—	$\frac{112-125}{119(2)}$	$\frac{75-230}{143 \pm 8(20)}$	$\frac{97-205}{139(8)}$	$\frac{236-457}{330(4)}$	—	—	—	—	—
Р. Уса	$\frac{17-124}{43 \pm 10(12)}$	$\frac{40-300}{125 \pm 9(46)}$	$\frac{101-391}{265 \pm 18(26)}$	$\frac{225-730}{412 \pm 36(13)}$	$\frac{305-780}{471 \pm 26(24)}$	$\frac{386-580}{477 \pm 16(16)}$	$\frac{435-1010}{705 \pm 59(11)}$	$\frac{802-1020}{904(3)}$	$\frac{720}{(1)}$	—
Оз. Проточное	—	$\frac{67-123}{93(9)}$	$\frac{183-302}{235 \pm 7(18)}$	$\frac{377-568}{463 \pm 11(27)}$	—	—	—	—	—	—
Оз. Кузьты	$\frac{11-31}{15 \pm 2(12)}$	$\frac{74-90}{81(3)}$	$\frac{96-265}{144(6)}$	$\frac{116-260}{207(8)}$	$\frac{131-455}{270(6)}$	—	—	—	—	—

Примечание. Над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — среднее значение и его ошибка (значения ошибки приведены при объёме выборки ≥ 10 экз.); в скобках — число рыб. Здесь и в табл. 3: “—” — нет данных.

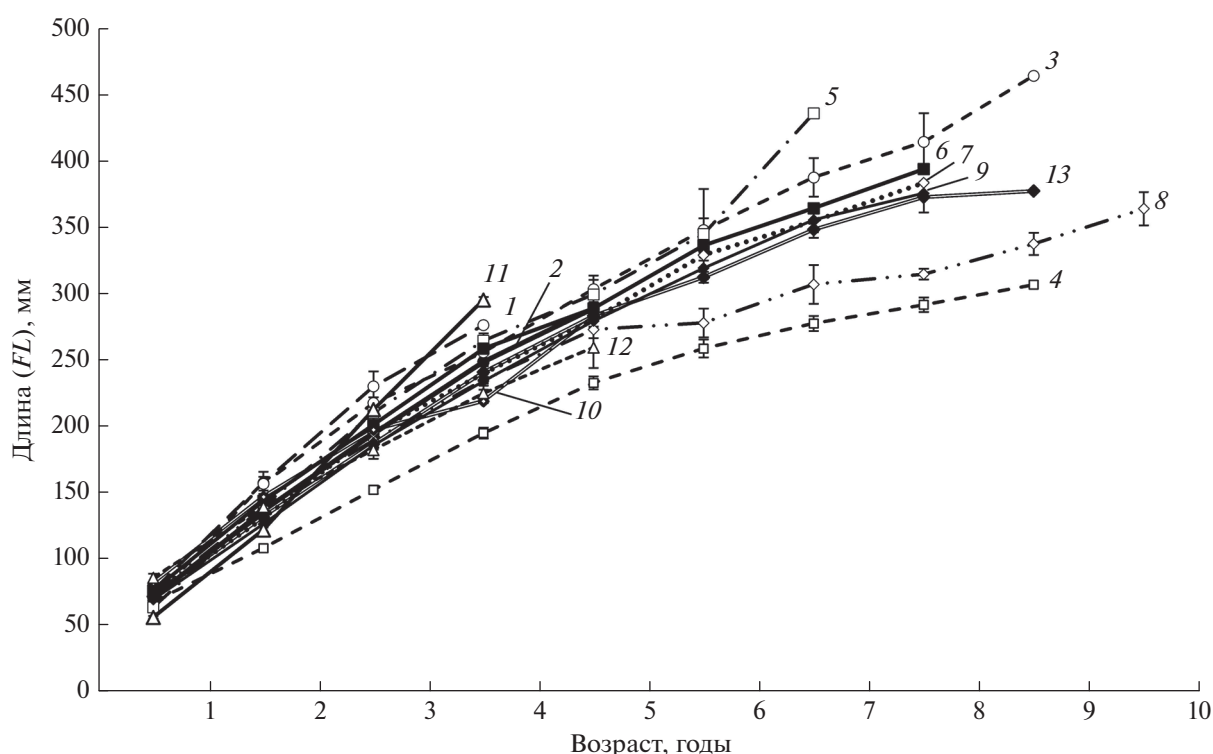
Таблица 3. Удельная скорость роста сига *Coregonus lavaretus* в разных уральских водотоках и озёрах бассейна р. Печора

Водоём	Возраст, годы									Со 2-го по 4-й годы жизни
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Р. Унья	0.73	0.45	0.28	—	—	—	—	—	—	0.47
Р. Печора (верхнее течение)	0.65	0.44	0.32	0.24	—	—	—	—	—	0.46
Р. Илыч	0.82	0.39	0.25	0.19	0.18	0.11	0.09	0.07	—	0.47
Р. Малый Паток	0.47	0.34	0.25	0.18	0.16	0.13	0.11	0.08	—	0.35
Р. Шугор	0.63	0.40	0.29	0.18	0.17	0.10	0.09	—	—	0.43
Р. Большой Паток	0.79	0.42	0.27	0.18	0.17	0.14	—	—	—	0.50
Р. Вангыр	0.58	0.41	0.26	0.20	0.11	0.07	0.08	—	—	0.39
Р. Большая Сыня	0.57	0.32	0.24	0.20	—	—	—	—	—	0.36
Р. Кожим	0.63	0.42	0.27	0.21	0.15	0.10	0.07	0.07	0.07	0.41
Р. Косью	0.60	0.39	0.27	0.21	0.17	0.14	0.12	—	—	0.40
Оз. Кузьты	0.45	0.31	0.28	0.15	—	—	—	—	—	0.34
Оз. Проточное	0.77	0.60	0.37	—	—	—	—	—	—	0.53
Р. Уса	0.62	0.40	0.29	0.20	0.17	0.13	0.08	0.09	—	0.43

ОБСУЖДЕНИЕ

Темп роста сига, обитающего в разных водотоках Урала, существенно различается. В реках Илыч, Косью и русле верховьев р. Печора (Северный Урал) расчисленные длины тела и показатели скорости линейного роста сига весьма сходны (табл. 3,

рис. 2). Близкие темпы роста отмечены у сига из разных равнинных притоков р. Печора (реки Косью и Уса). В то же время в реках Приполярного Урала изменчивость показателей роста сига существенно выше. Здесь различия по темпу роста отмечены не только при сравнении рыб из водото-

**Рис. 2.** Линейный рост сига *Coregonus lavaretus* в разных уральских притоках и озёрах бассейна р. Печора (расчисленные длины); (⊥) — ошибка среднего значения.

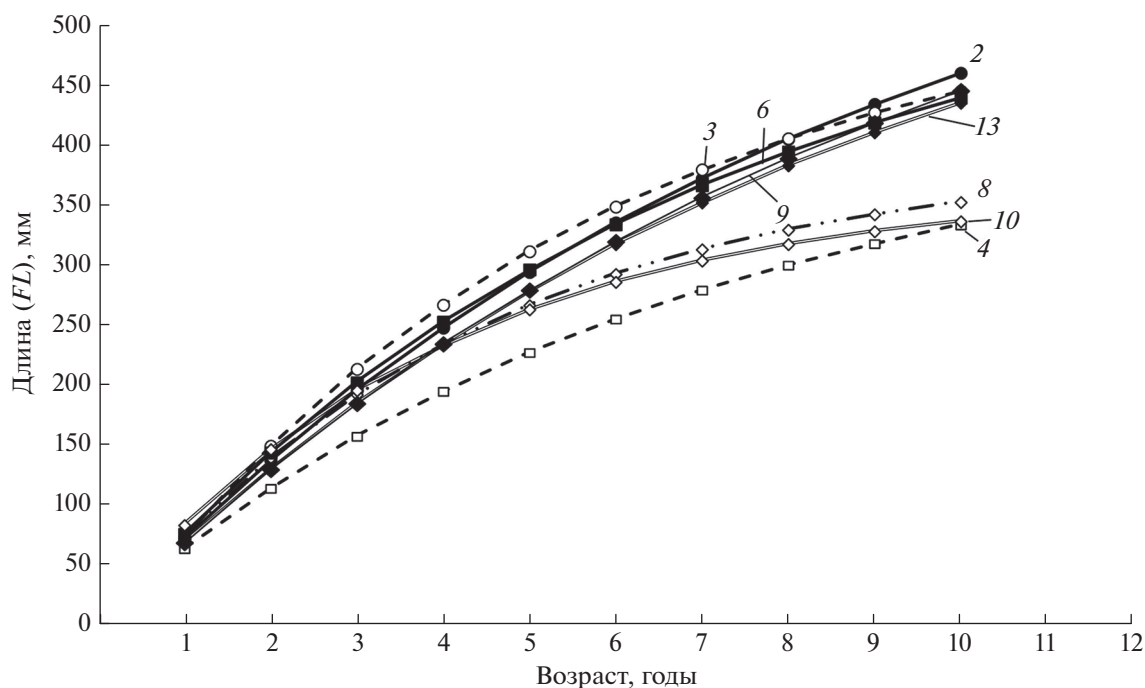


Рис. 3. Кривые линейного роста сига *Coregonus lavaretus* в разных уральских притоках и озёрах бассейна р. Печора, построенные на основе модели Бергаланфи.

ков, впадающих в разные притоки Печоры 1-го порядка, но и при сопоставлении роста сига, отловленного в притоках 2-го порядка одной реки. Так, в реках Шугор и Большой Паток сиг растёт значительно быстрее, чем в р. Малый Паток. В р. Кожим (приток р. Косью) сиг начиная с пятого года жизни заметно отстаёт по размерам от одновозрастных рыб из рек Косью и Вангыр. Ещё сильнее такая неоднородность проявляется в водоёмах Полярного Урала. Сиг р. Малая Уса, нагуливавшийся в оз. Проточное, по удельной скорости роста опережает рыб из оз. Кузьты в 1.3–1.9 раза (табл. 3). При этом близкая скорость роста может быть у сига, обитающего в водоёмах, относящихся к разным ландшафтным комплексам Урала.

Известно, что скорость роста рыб может зависеть от географического положения водоёма и климатических условий (Мина, Клевезаль, 1976; Решетников, 1980; Дгебуадзе, 2001), состояния кормовой базы и степени эвтрофирования (Thomas, Eckmann, 2007; Lorenz et al., 2019), уровня промысловой нагрузки и плотности популяции (Healey, 1980; Maug, 2001; Nusslé et al., 2008) или любой комбинации этих факторов (Heino et al., 2008). Наши материалы позволяют проследить тенденцию к ускорению роста сига в водоёмах Урала по мере увеличения обилия бентосных организмов, составляющих основу питания этого вида рыб в бассейне р. Печора (Шубина, 2006; Сидоров, Решетников, 2014; Боровской, Новоселов, 2020). Между биомассой бентоса (табл. 4) и средней скоростью роста

сига в период, предшествующий половому созреванию, отмечена значимая положительная корреляция (по Спирмену: $\rho_s = 0.57$, $p = 0.04$). Интересно, что у европейского хариуса, другого представителя лососеобразных, подобная корреляция не обнаружена (Пономарев, Захаров, 2021). По-видимому, это связано с большей по сравнению с сигом эврифагией хариуса (помимо донных животных в питании встречаются наземные беспозвоночные, воздушные насекомые, рыба и даже мелкие млекопитающие), что снижает его зависимость от продуктивности бентоса (Пономарев и др., 2000; Сидоров, Решетников, 2014).

Корреляции между удельной скоростью роста и географическим положением водоёма ($\rho_s = -0.22$, $p = 0.14$), а также удельной скоростью роста и длительностью бесснежного периода, определяющего продолжительность периода нагула ($\rho_s = 0.31$; $p = 0.31$), статистически не значимы.

Полученные результаты демонстрируют способность печорского сига к быстрому линейному и весовому росту при высокой обеспеченности пищей даже в суровых климатических условиях. Так, озёрно-речной сиг р. Малая Уса, нагуливавшийся в мелководном, богатом бентосом оз. Проточное (длительность залегания снежного покрова здесь более 250 сут в году, среднегодовая температура воздуха -5.8°C) в возрасте 4+ по длине тела превосходил рыб из других водоёмов европейского северо-востока России (Сидоров, Решет-

Таблица 4. Продолжительность бесснежного периода (по: <http://climate-ural.psu.ru>) и биомасса бентоса в разных уральских водотоках и озёрах бассейна р. Печора

Водоём	Длительность бесснежного периода, сут	Биомасса бентоса, г/м ²	Источник информации
Р. Унья	167	6.8	Шубина, 2006
Р. Печора (верхнее течение)	166	5.4	То же
Р. Илыч	166	6.5	“—”
Р. Малый Паток	146	6.7	Лоскутова, 2004
Р. Большой Паток	148	8.4	Пономарев, Лоскутова, 2002
Р. Щугор	156	3.8	Шубина, 2006
Р. Вангыр	146	6.5	Пономарев, Лоскутова, 2020
Р. Кожим	115	4.3	Шубина, 2006
Р. Косью	154	5.3	О.А. Лоскутова, личное сообщение
Р. Большая Сыня	151	6.2	Шубина, 2006
Р. Уса	154	0.05–11.8	Зверева, 1962
Оз. Проточное	112	9.3	О.А. Лоскутова, личное сообщение
Оз. Кузьты	115	2.5	Лоскутова, 2007

ников, 2014). Особи из этой группировки уступали по массе тела лишь полупроходному сигу из нижнего течения р. Печора (Остроумов, 1953) и рыбам из р. Колва (Кучина, 1962). Интересно, что при игнорировании этих данных корреляция между удельной скоростью роста и продолжительностью вегетационного периода становится достоверной ($r_s = 0.67$; $p = 0.02$).

Таким образом, кормовая база водоёмов, по-видимому, является основным фактором, определяющим рост сига в уральских водоёмах, а влияние климатических условий менее значимо.

В целом неоднородность роста сига в разных притоках одной и той же реки вполне ожидаема. Известно, что сиг в бассейне р. Печора помимо проходной формы может быть представлен комплексом речных и пойменно-речных группировок (Сидоров, Решетников, 2014), адаптированных к локальным условиям обитания. Так, в бассейне р. Уса сиг формирует самостоятельное стадо, нагул которого помимо нижнего течения этой реки проходит и на приусинском участке р. Печора (Соловкина, 1962; Кучина, 1962). Помимо этой группировки Протопопов (1983) на основании анализа морфологических особенностей выделял ещё минимум три группы полупроходного сига (нерестящегося в реках Сула, Ижма и Пижма). О неоднородности печорского сига-пыжьяна свидетельствует и значительная генетическая дифференциация между выборкой сига из верховьев р. Печора (район устья р. Унья) и рыбами из среднего и нижнего течений этой реки (Сендек и др., 2016).

Во всех исследованных нами водотоках сиг встречается и вне периода нереста (май–июль), т.е. использует эти реки не только для нереста, но

и для нагула. Кроме того, расстояние от устья р. Печора до пунктов сбора материала (900–1500 км) превышает длину нерестовой миграции полупроходной формы сига — 400–800 км (Козьмин, 2016). Следовательно, обитающий здесь сиг относится к жилой форме и совершает лишь локальные перемещения в пределах речной (или озёрно-речной) системы, что способствует формированию относительно обособленных группировок, приуроченных к отдельным участкам русла и притокам речного бассейна.

Интенсивная эксплуатация бассейна р. Печора и сопредельных арктических территорий в качестве сырьевой базы России сопровождается существенным ухудшением состояния рыбных ресурсов в целом и сигового комплекса в частности (Захаров и др., 2008; Сидоров, Решетников, 2014). В этой ситуации особую актуальность приобретают мероприятия, направленные на сохранение и восстановление печорских популяций сига. При их разработке необходимо учитывать данные, свидетельствующие о разнокачественности группировок сига, приуроченных к различным водотокам печорской речной системы. Кроме того, полученная нами информация может послужить основой при определении донорских популяций для искусственного воспроизводства и товарного выращивания сига в бассейне р. Печора.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате наших исследований существенно расширена информация о росте сига бассейна р. Печора. Основным фактором, определяющим скорость роста, является биомасса бентоса, тогда как влияние климатических условий менее суще-

ственно. Темп роста сига в разных уральских водотоках значительно различается, что свидетельствует в пользу предположения о существовании на данной территории локальных группировок, приуроченных к разным участкам речного бассейна. Сиг, обитающий в речных системах западных склонов Урала, по-видимому, представлен жилой формой. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости дальнейших, прежде всего популяционно-генетических, исследований печорского сига и механизмов адаптации этого вида рыб к условиям обитания как в пределах одного крупного речного бассейна, так и на обширных территориях европейского северо-востока России.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН № 1021051101423-9-1.6.12;1.6.13;1.6.14.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. 2002. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Боровской А.В., Новоселов А.П. 2020. Пищевые отношения сиговых видов рыб в нижнем течении реки Усы в осенний период // Тр. КарНЦ РАН. № 5. С. 44–58. <https://doi.org/10.17076/ecol1196>
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 275 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2010. Оценки возраста и роста в популяционных исследованиях рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 201–240.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 313 с.
- Дятлов М.А. 2002. Рыбы Ладожского озера (распространение, морфометрия, экология, промышленное использование). Петрозаводск: Изд-во ИБ КарНЦ РАН, 280 с.
- Захаров А.Б., Пономарев В.И., Таскаев А.И. 2008. Рыбные ресурсы крупных речных систем европейской части Арктики России и перспективы развития рыбного хозяйства // Север: арктический вектор социально-экологических исследований. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 329–349.
- Зверева О.С. 1962. Гидробиологическая изученность р. Усы и озер ее долины // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 38–87.
- Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. и др. 2016. Линейный рост малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* (Coregonidae) озера Имандра (Мурманская область) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 463–473. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040214>
- Ильмаст Н.В., Стерлигова О.П., Милянчук Н.П. 2018. Биологические показатели сиговых видов рыб озера Тулос (западная Карелия) // Уч. зап. ПетрГУ. № 8 (177). С. 27–32. <https://doi.org/10.15393/uchz.art.2018.246>
- Козьмин А.К. 2016. Биология и состояние запасов сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) (отряд — Лососеобразные, семейство — Сиговые) в р. Печора // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 3. № 2 (10). С. 27–38.
- Кучина Е.С. 1962. Ихтиофауна притоков р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 176–211.
- Лоскутова О.А. 2004. Зообентос малых рек национального парка “Югыд ва” // Матер. докл. науч.-практ. конф. “Проблемы особо охраняемых природных территорий европейского Севера”. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 89–92.
- Лоскутова О.А. 2007. Зообентос // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала. Сыктывкар: Изд-во ИБ Коми НЦ УрО РАН. С. 90–111.
- Мельниченко И.П., Богданов В.Д. 2014. Современное состояние сига-пыжьяна в бассейне реки Северной Сосьвы // Вестн. АГТУ. Сер. Рыбн. хоз-во. № 4. С. 16–22.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 292 с.
- Моисеенко Т.И. 2002. Изменение стратегии жизненного цикла рыб под воздействием хронического загрязнения вод // Экология. № 1. С. 50–60.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Остроумов Н.А. 1953. Рыбы // Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 61–117.
- Первозванский В.Я. 1986. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия, 216 с.
- Пономарев В.И. 2017. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Изв. Коми НЦ УрО РАН. № 2 (30). С. 16–29.
- Пономарев В.И., Захаров А.Б. 2021. Распространение и биологические особенности хариуса *Thymallus thymallus* (Thymallidae) на Европейском Северо-Востоке России // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 2. С. 153–166. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010136>
- Пономарев В.И., Лоскутова О.А. 2002. Мониторинг состояния рыбных ресурсов и водных беспозвоночных бассейна реки Большой Паток (Северный Урал) // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах Европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН. С. 90–113.
- Пономарев В.И., Лоскутова О.А. 2020. Влияние высотного градиента на структуру водных сообществ бассейна реки Вангыр (Приполярный Урал) // Экология. № 1. С. 62–71. <https://doi.org/10.31857/S0367059720010096>
- Пономарев В.И., Шубина В.Н., Серегина Е.Ю. 2000. Популяционные особенности питания хариуса *Thymallus thymallus* L. (на примере тиманских притоков р. Печора) // Биология внутр. вод. № 2. С. 116–124.
- Попов П.А. 2007. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирск: Изд-во НГУ, 526 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Протопопов Н.К. 1983. Морфологическая характеристика и структура популяций сига-пыжьяна реки Пе-

- чоры // Биология и промысел рыб в разнотипных водоемах Северо-Запада. Л.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 103–127.
- Рафигов Р.Р. 2019. Среднетычинковая форма сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) из бассейна реки Печоры // Тез. докл. XII съезда гидробиол. о-ва РАН. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. С. 398–399.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Савосин Д.С., Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В. 2016. Распространение и условия обитания многотычинкового сига *Coregonus lavaretus* (L.) водоемов Карелии // Тр. КарНЦ РАН. № 4. С. 48–58.
<https://doi.org/10.17076/eco209>
- Сендек Д.С., Новоселов А.П., Бознак Э.И. 2016. Генетическая дифференциация сиговых рыб в реке Печоре // Сиб. экол. журн. № 2. С. 194–201.
<https://doi.org/10.15372/SEJ20160203>
- Сидоров Г.П. 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 164 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Соловкина Л.Н. 1962. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 88–135.
- Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 168 с.
- Стерлигова О.П., Ильмаст Н.В., Савосин Д.С. 2016. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 224 с.
- Туманов М.Д., Воробьев Д.С., Мартынов В.Г. 2013. Сиговые рыбы нижнего течения реки Усы в условиях техногенного загрязнения. Томск: Изд-во ТГУ, 204 с.
- Следь Т.В., Михайличенко Л.В., Лугаськов А.В. и др. 1990. Характеристика ихтиофауны бассейна р. Северной Сосьвы // Характеристика экосистемы реки Северной Сосьвы. Свердловск: Изд-во УрО РАН СССР. С. 94–179.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шубина В.Н. 2006. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 401 с.
- Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. 2006. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 596 с.
- Яржомбек А.А. 2011. Закономерности роста промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 182 с.
- Healey M.C. 1980. Growth and recruitment in experimentally exploited lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) populations // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 2. P. 255–267.
<https://doi.org/10.1139/f80-033>
- Heino M., Baulier L., Boukal D.S. et al. 2008. Evolution of growth in Gulf of St. Lawrence cod? // Proc. R. Soc. B. Biol. Sci. V. 275. № 1639. P. 1111–1112.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1429>
- Lorenz P., Trommer G., Stibor H. 2019. Impacts of increasing nitrogen: phosphorus ratios on zooplankton community composition and whitefish (*Coregonus macrophthalmus*) growth in a pre-alpine lake // Freshwat. Biol. V. 64. № 6. P. 1210–1225.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13296>
- Mayr C. 2001. The influence of population density on growth of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in four prealpine lakes // Limnologia. V. 31. № 1. P. 53–60.
[https://doi.org/10.1016/S0075-9511\(01\)80049-9](https://doi.org/10.1016/S0075-9511(01)80049-9)
- Nusslé S., Bornand C.N., Wedekind C. 2008. Fishery-induced selection on an Alpine whitefish: quantifying genetic and environmental effects on individual growth rate // Evol. Appl. V. 2. № 2. P. 200–208.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00054.x>
- Thomas G., Eckmann R. 2007. The influence of eutrophication and population biomass on common whitefish (*Coregonus lavaretus*) growth – The Lake Constance example revisited // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 64. № 3. P. 402–410.
<https://doi.org/10.1139/f07-019>