

## ГИДРОБИОЛОГИЯ

УДК 597.08.591.5

П. А. Гуричев

**ИССЛЕДОВАНИЯ НАГУЛЬНОГО СТАДА  
СИГА *COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN* (GMELIN)  
ГУБЫ КЕРЕТЬ БЕЛОГО МОРЯ**

Изучение сига Белого моря *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) происходило на протяжении ряда лет. Так, к наиболее ранним работам, можно отнести труды И. Ф. Правдина [20] и Л. С. Берга [1], где представлены данные по морфологии и биологии проходного сига Белого моря. Позднее были опубликованы работы по паразитофауне [17], скату молоди [3], питанию [14], миграции и структуре популяции [8], экологии [7], росту и созреванию беломорского сига [4, 6]. В статье П. Н. Ершова и Д. К. Дирина [9] дан обзор сведений о биологии нескольких стад проходного сига Белого моря.

В настоящее время известно, что сиг нагуливается в прибрежных участках моря, питаясь бентосными организмами, с первой половины июня до конца августа и, по-видимому, не совершает дальних миграций. Начало миграции сига в р. Кереть наступает в разные сроки, но, как правило, миграция начинается в конце июня – начале июля и продолжается до конца сентября. В начале нерестовой миграции в реке ловятся крупные половозрелые сиги старших возрастных групп (преобладают особи 5–6 лет), затем во второй половине июля – начале августа начинает попадаться неполовозрелая молодь 2–4 лет, которая преобладает в конце захода. Основу нерестового стада керетской популяции сига представляют особи 3–6 лет.

Соотношение полов приблизительно 1:1. Отмечен большой разброс размеров рыб внутри одной возрастной группы. Созревание сигов, на основании визуальной оценки состояния гонад, происходит в возрасте 3–6 лет. Места нереста и зимовок неизвестны. В конце апреля – мае происходит миграция взрослых особей в море. Скаты личинок сига происходят в начале июля, затем личинки могут встречаться достаточно далеко от устьевых участков в различных бухтах [4, 6, 8, 9].

Несмотря на имеющиеся данные по нерестовой миграции сига, структура нагульного стада и ее динамика изучены недостаточно. Высокая изменчивость в росте сигов, изменение размерно-возрастного состава в разные годы и отмеченные тенденции к снижению запасов сига [4, 9] требуют многолетних мониторинговых исследований. Визуальное определение стадий зрелости гонад не дает возможности определенно оценить половозрелую часть нагульного стада (численность особей готовых к нересту в текущем году). Принимая во внимание высокую морфо-экологическую пластичность данного вида, открытым остается вопрос о возможной неоднородности нагульного сига губы Кереть Белого моря.

Исходя из вышесказанного, целью настоящей работы было уточнение основных черт биологии нагульного стада сига. Для этого были поставлены следующие задачи:

- изучить размерно-возрастную и половую структуру прибрежных стад сига на протяжении нагульного периода и в течение ряда лет;

- изучить особенности роста чешуи сига для выявления возможной неоднородности стада;

- определить возраст первого созревания особей.

**Материал и методы исследования.** Отлов сига производили ставными сетями с ячеей 27, 30, 33, 36 мм в прибрежных участках губы Кереть (у острова Малый Горелый, в бухте Лебяжья, в бухте Подпахта), а также в реке Кереть. Материал был собран в период с 1997 по 2002 год с конца мая и до конца августа. Всего проанализировано 832 сига.

Для анализа использовали такие показатели, как длина тела (по Смитту), возраст особей, стадия зрелости гонад [25], диаметр ооцитов.

Для определения возраста первого созревания проводилась фиксация среднего участка гонад самок в жидкости Буэна. Материал обрабатывали по общепринятой гистологической методике с проводкой через спирты возрастающей концентрации и последующей заливкой в парафин. Срезы толщиной 7 мк окрашивали азаном по Гейденгайну. Для определения стадий оогенеза и соответствующих им диаметров ооцитов были проанализированы препараты яичников 14 самок. Диаметры ооцитов остальных самок измерены под бинокляром с помощью окуляр-микрометра. Всего была проанализирована 51 самка.

Определение возраста производили по чешуе сига. Сравнительный анализ роста был проведен по структуре чешуи особей, взятых из разовой выборки, которая в данном случае представляла собой совокупность особей, пойманную за 10–15 дней во время массового подхода. Измерения ширины приростов производили под бинокляром с помощью окуляр-микрометра. Ширина приростов оценивалась как расстояние от центра чешуи до верхнего края зоны остановки сезонного роста. Построение кривых роста и оценка расстояний между ними для разовых выборок производили на основе методики, предложенной Н. В. Максимовичем [16], согласно которой в качестве модели роста использована линейная модификация уравнения Берталанфи:

$$L_{\tau} = L_{\infty} \left( 1 - e^{-k(\tau - \tau_0)} \right),$$

где  $L_{\infty}$ ,  $k$ ,  $\tau_0$  – параметры,  $\tau$  – возраст особей. На основе дисперсионного анализа с использованием критерия Фишера был проведен кластерный анализ и расчет достоверности различий возрастных рядов разовых выборок. Сущность метода заключается в сравнении величины остаточной дисперсии всего комплекса данных относительно общей кривой роста с остаточной дисперсией, рассчитанной при описании характера роста особей в выборке отдельными уравнениями. Отношение  $F / F_{кр}$  (критерия Фишера к его критическому значению) в данном случае является показателем сходства-различия между выборками. Это позволяет провести пошаговую кластеризацию, в результате которой в кластер последовательно объединяются группы, имеющие минимальное значение  $F / F_{кр}$ . Все кластеры, объединенные ниже значения  $F / F_{кр} = 1$ , достоверно различаются между собой.

**Результаты исследований и их обсуждение.** Первые сига с наполненными пищевой желудками начинают встречаться в уловах, как правило, в конце мая – начале июня. Максимальные уловы сига наблюдаются в первой половине июня. С конца июня происходит снижение числа особей в уловах. Возрастной состав сига за нагульный период представлен на рис. 1. Возраст исследованных сигов был от 2 до 10 лет, основу нагульного стада представляли особи 2–5 лет.

За период наблюдений была выявлена одна и та же закономерность, а именно: сига всех возрастов, или, по крайней мере, максимального числа возрастных классов, попадают только в начале сезона (от 2 до 10 лет). В подавляющем большинстве – это особи, имеющие гонады в III стадии зрелости. С июля количество особей старших возрастных групп (6+...10+) снижается, а в августе они исчезают практически полностью из уловов, при этом возрастает число неполовозрелых сигов младших возрастных групп (2+...4+, II стадия зрелости). Соотношение полов приблизительно 1:1, однако на протяжении нагульного периода оно изменяется (рис. 2). Так, в начале нагульного сезона преобладают самцы, а с июля – самки. Такая ситуация, возможно, объясняется тем, что относительно крупные и половозрелые сига примерно с середины июля начинают мигрировать в р. Кереть, при этом сначала в основном идут самцы [9]. Известно, что самки нуждаются в больших энергетических ре-

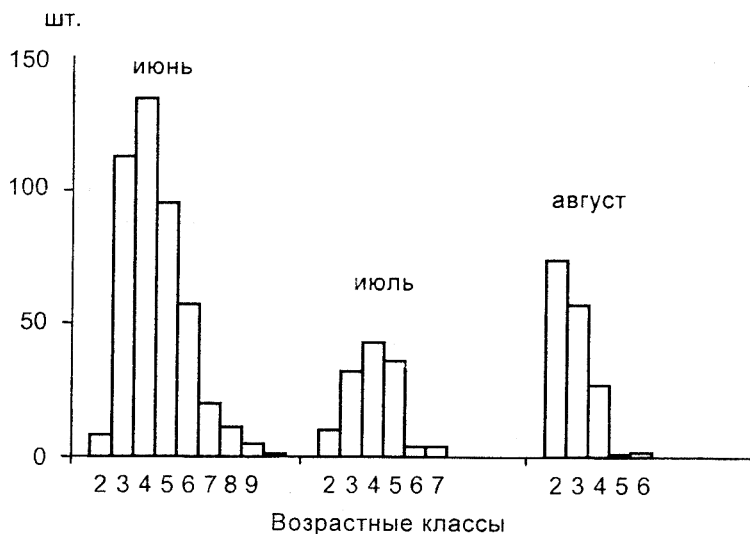


Рис. 1. Возрастная структура стада сига в период нагула суммарно за все годы наблюдений.

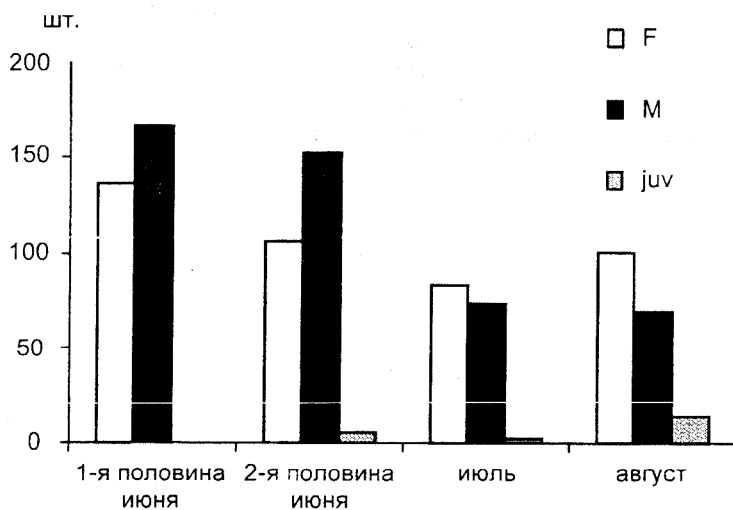


Рис. 2. Соотношения полов сига в период нагула (F – самки, M – самцы, juv – неполовозрелая молодежь).

сурсах, и, вероятно, поэтому период их нагула несколько более продолжительный. У сигов, не готовых к нересту в текущем году, нагул продолжается до осени, затем они также поднимаются в реки на зимовку [9]. Отсутствие в уловах особей младше двух лет объяснить трудно. Наиболее вероятным кажется то объяснение, что сиви в возрасте до двух лет нагуливаются в других участках бассейна губы Кереть. Это подтверждают данные Ю. С. Решетникова [24], согласно которым спектр питания молодежи сига отличается от такового у взрослых особей. Начиная с двух лет, малотычинковые сиви становятся типичными бентофагами и переходят на более крупные пищевые объекты. Места обитания годовиков (1+) пока не известны. Учитывая, то, что сеголетки сига (0+) были пойманы как в устье р. Кереть, так и довольно далеко от него (Медвежья губа), можно предполагать, что годовики обитают в море [9].

Некоторые биологические особенности отражает структура чешуи. В нашем случае можно выделить два основных типа чешуи по приростам: 1-й тип – чешуя с относительно небольшими приростами первых 2–3 лет и увеличение прироста на 3–4 году; 2-й тип – примерно одинаковые приросты чешуи в течение всей жизни особи. Эта особенность была отмечена ранее [7]. Данное наблюдение может свидетельствовать о наличии неоднородности внутри стада по характеру роста особей. Возможно, после вылупления какая-то часть молоди задерживается в реке на 2–3 года, а после скатывается в море, где гораздо интенсивнее начинает расти. С другой стороны, возможно, это связано с индивидуальными различиями. В начале жизни отдельные особи растут медленнее и какое-то время не способны перейти на более крупные и калорийные пищевые объекты, но при достижении определенных размеров сига резко меняют тип питания, что и отражается на увеличении темпа роста.

Известно, что одним из основных показателей внутривидовой биологической дифференциации рыб является изменение темпа роста [19, 24]. Данные по размерно-возрастному составу представлены на рис. 3. Особи наблюдаемого стада сильно отличаются друг от друга по длине тела внутри возрастной группы – различия могут достигать 20 см. Очевидно, что в выборке представлены как медленно-, так и быстрорастущие особи, что может являться причиной неоднородности внутри нагульного стада. Для выяснения этого вопроса мы провели анализ роста чешуи 8 разовых выборок. Выборки брали в течение сезона нагула в разные годы, одну из них представляли сига, пойманные в р. Кереть. При сравнении остаточной дисперсии всего комплекса данных относительно общей кривой роста с остаточной дисперсией, рассчитанной при описании характера роста чешуи отдельными уравнениями, различия в групповом росте оказались недостоверны (уровень кластеризации ниже значения  $F / F_{кр} = 1$ ). Таким образом, не наблюдаются различия в росте между выборками. Внутри каждой выборки особи характеризуются высокой пластичностью темпа роста.

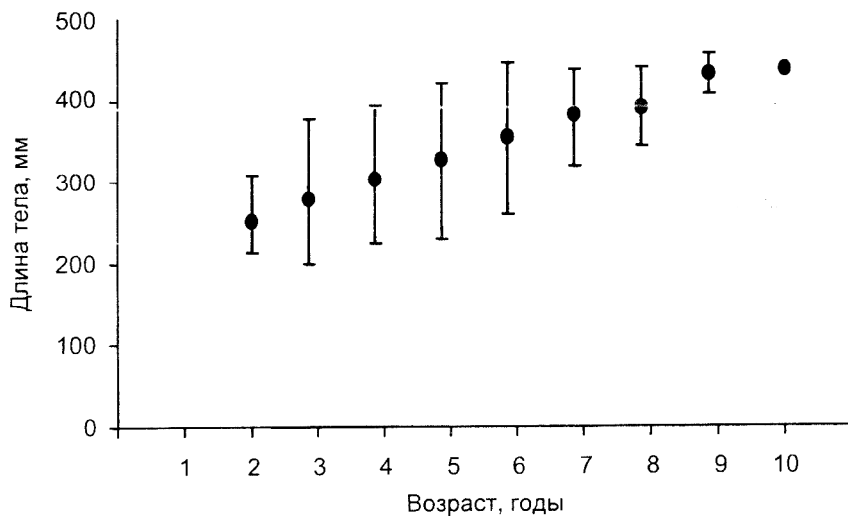


Рис. 3. Размерно-возрастной состав сига губы Кереть Белого моря.

У исследованных рыб гонады находились в I–III стадии зрелости. В начале вегетативного сезона подавляющее большинство сигов имели гонады в III стадии, а в конце – во II, II–III стадиях. В августе в выборках были особи, пол которых определить не удалось (I стадия зрелости). Известно, что у самок сига накопление основной массы желтка в ооцитах происходит осенью, примерно за месяц перед нерестом [13, 15, 23, 24]. Таким образом, ви-

зуальный анализ состояния гонад в период нагула не позволяет достаточно четко определить половозрелую часть стада. Очевидно, что не все самки, гонады которых летом находятся в III стадии зрелости, будут готовы к нересту в текущем году.

На основании гистологической обработки яичников самок, пойманных в июне – июле 1999 г., были выделены основные этапы оогенеза [15], а также определены диаметры (D) ооцитов старшей генерации:

- 1) период протоплазматического роста (II стадия зрелости): D – 20–200 мкм;
- 2) период трофоплазматического роста (III стадия зрелости):
  - фаза вакуолизации: D – 250–450 мкм;
  - фаза накопления мелкозернистого желтка: D – 500–750 мкм;
  - фаза накопления крупнозернистого желтка: D – 600–1400 мкм.

Известно, что у сиговых рыб III стадия зрелости может продолжаться от 1 до 3 лет [15, 5, 22], что связано со степенью развития ооцитов старшей генерации. У исследованного нами беломорского сига диаметр самых крупных ооцитов, относящихся к фазе накопления крупнозернистого желтка, был от 600 до 1400 мкм. Если учесть, что диаметр ооцитов перед выметом у сигов составляет от 1800 до 2900 мкм [10, 11, 15], и основное накопление питательных веществ происходит за месяц до нереста [23, 24], то с большой долей вероятности можно полагать, что самки из нагульного стада, имеющие такие ооциты, могли бы нереститься в текущем году.

По нашим данным, ооциты средним диаметром 600–1400 мкм наблюдаются у самок в возрасте 4+...6+ при длине тела не менее 30–32 см. Определить, является ли созревание самок старших возрастных групп (7+...9+) первым или повторным на данном этапе исследований, сложно. Никаких признаков, указывающих на прошедший нерест, у них обнаружено не было.

Имея данные многолетних наблюдений, мы можем оценить изменения возрастной и половой структуры. Так, в 1997 г. в уловах преобладали сиги в возрасте 2–4 лет, в 1998 – 3 и 4 лет, в 1999 – 3–6 лет, в 2000 – 2–5 лет, в 2001 г. доминировали особи от 3 до 7 лет (табл. 1). Нельзя также не отметить колебания численности отдельных возрастных групп в разные годы. Преобладание сигов в возрасте 2+, 3+ и 4+ в 1997 г. отразилось на преобладании 3-, 4- и 5-летних сигов в уловах в 1998 г., что, в свою очередь, привело к преобладанию 4-, 5- и 6-летних особей в 1999 г. В 2000 г. наблюдается появление новой волны – это доминирование 2–5-летних сигов. В 2001 г. происходит резкое снижение численности сигов всех возрастных групп в уловах.

Таблица 1. Возрастной состав сига в уловах (шт.) в разные годы наблюдений

Год	Возраст								
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
1997	56	77	71	18	17	4	3	–	–
1998	11	75	26	9	1	2	3	–	–
1999	1	16	22	40	20	9	6	3	1
2000	28	63	72	63	11	6	2	1	–
2001	2	12	12	9	18	7	1	–	–
2002	–	19	11	2	2	–	–	1	–

Преобладание определенных возрастных групп, по-видимому, связано с хорошими условиями размножения в отдельные годы. Так, большое число сигов 2+ в 1997 г. указывает

на то, что в 1995 г. произошло значительное пополнение стада сеголетками. Увеличение численности сигов 2+ в 2000 г. можно объяснить следующим образом: относительно большое количество сигов в 1997 г. дало относительно большое потомство в 1998 г. (сиги 0+). В 1999 г. это были особи в возрасте 1+, а в 2000 г. – 2+. Большое количество молоди в 2000 г., возможно, повлияло на появление относительно большого числа сигов в возрасте 2+ в 2003 г.

Половой состав с 1997 по 1999 г. менялся незначительно и в целом был близок к соотношению 1:1. Однако с 2000 г. наблюдается значительное, и, видимо, не случайное преобладание самцов (табл. 2). Известно, что изменение соотношения полов в сторону преобладания самцов говорит о неблагоприятном состоянии стада [12]. Связано ли снижение численности сига в уловах в 2001 и 2002 г. с промысловым изъятием или произошло в результате случайных причин – неизвестно.

Таблица 2. Соотношение полов сига в уловах в разные годы наблюдений

Год	♀♀	♂♂	JUV	♀♀ : ♂♂ : JUV
1997	135	102	10	1 : 0,75 : 0,07
1998	59	61	6	0,97 : 1 : 0,09
1999	59	56	2	1 : 0,95 : 0,03
2000	99	148	1	0,67 : 1 : 0,006
2001	23	37	1	0,62 : 1 : 0,03
2002	11	16	1	0,68 : 1 : 0,06
Всего	386	420	21	0,92 : 1 : 0,05

**Закключение.** На основании полученных результатов можно сделать заключение, что нагульное стадо сига губы Кереть Белого моря представляет собой довольно однородную совокупность особей, внутри которой не наблюдается выраженной дифференциации по основным биологическим показателям. Наибольшую пластичность сига проявляют в отношении темпов роста, что, однако, не приводит к обособлению каких-либо локальных группировок. То, что наступление половозрелости происходит в различном возрасте, очевидно, связано со значительными различиями в темпе роста. Так, длина тела особи 3 лет может составлять от 20 до 38 см (см. рис. 3). Это еще раз подтверждает тот факт, что созревание рыбы в большей степени зависит от размеров тела, а не от возраста [23]. С другой стороны, не было ни одной самки 2- или 3-летнего возраста с развитыми половыми продуктами.

Стадо сига характеризуется сменой размерно-возрастного и полового состава в течение периода нагула, что, по нашему мнению, связано с более ранним заходом особей старших возрастных групп, и преимущественно самцов, в р. Кереть. Неясным остается тот факт, что основу стада представляют впервые созревающие особи. Численность повторно созревающих сигов старших возрастных групп крайне незначительна. Таким образом, неизвестно, где обитает после нереста основная масса отнерестившихся сигов.

Ранее также было отмечено преобладание определенных возрастных групп в популяциях сига (как правило, от 3 до 6 лет), соответствующих возрасту первого созревания [18, 23, 26]. Отсутствие большинства повторно созревающих особей связывалось с возможной высокой естественной смертностью. При этом было отмечено, что чем медленнее растут сиги, тем раньше и при меньших размерах они созревают [23]. Таким образом, основу нерестового стада (3–6 лет) могут составлять впервые созревающие особи и созревающие повторно сиги с медленным темпом роста. Анализ структуры чешуи выявил некоторую закономерность, а именно: чем взрослее рыба, тем более узкие зоны летнего прироста чешуи, по

сравнению с особями младших возрастов. Таким образом, возможно, внутри популяции сига губы Кереть существует дифференциация по возрастам – исследуемое нагульное стадо в основе представлено впервые созревающей молодью и медленнорастущими особями. Отсутствие быстрорастущих сигов старших возрастных групп может быть связано с различиями в участках нагула, а, возможно, и с их высокой смертностью, так как в последние годы отмечено неблагоприятное состояние керетского стада сига. Это выражается в снижении численности особей в уловах, исчезновении ряда возрастных классов и преобладании самцов.

*Статья рекомендована проф. Л. С. Краюшкиной.*

## Summary

Guirichev P. A. Investigation of whitefish feeding stock *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the Keret gulf of the White sea.

The results of long-term monitoring research of whitefish in the Keret gulf of the White sea are given. The changes of size-age and sexual structure during the feeding period, and also for a number of years (1997–2002) are investigated. The age of sexual maturity approach of females is established and the comparative analysis of the group growth in single samples is made.

## Литература

1. Берг Л. С. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л., 1948.
2. Гуричев П. А., Анацкий С. Ю., Белоусов И. Ю. Нагульное стадо сига Керетской губы Белого моря // Материалы IV научной сессии МБС СПбГУ: Тез. докл. СПб., 2003. С. 27–28
3. Гирса И. И., Журавель В. Н., Латин Ю. Е. Соленость, предпочитаемая молодью сига *Coregonus lavaretus* (L.), ряпушки *Coregonus sardinella marisalbi* Berg и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) бассейна Белого моря // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 5. С. 854–857.
4. Дирин Д. К., Тарасова В. А., Мурина И. В. О биологии и промысле беломорского сига *Coregonus lavaretus pidschian natio pidschianoides* Pravdin // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л., 1985.
5. Дормидонтов А. С. Особенности гаметогенеза сигов в северных водоемах Якутии // Зоологические исследования Сибири и Д. Востока, Владивосток, 1974. С. 169–173.
6. Ершов П. Н. О различиях роста проходных сигов популяции р. Кереть // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. III регион. Конференция. Кандалакша, 1987. С. 298–300.
7. Ершов П. Н. Некоторые черты экологии проходного сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* в период нагула в Кандалакшском заливе Белого моря // Вопросы ихтиологии. 1989. Т. 29. Вып. 3. С. 406–416.
8. Ершов П. Н., Бугаев В. Ф. Миграции, структура популяции и рост проходного сига *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) реки Кереть // Труды зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 192. С. 105–112.
9. Ершов П. Н., Дирин Д. К. Сиг // Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 2 (Белое море). СПб., 1995. С. 88–103.
10. Кириллов А. Ф. Особенности размножения восточносибирского сига *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) в Вилюйском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1981. Т. 21. Вып. 5. С. 943–946.
11. Козьмин А. К. О коэффициенте зрелости печорского сига-пыжьяна в период нерестовой миграции и нереста // Биологические основы и пути повышения эффективности естественного размножения и искусственного разведения ценных промысловых рыб. Т. LXXXVI/VI. М., 1971. С. 131–138.
12. Коновалов С. М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л., 1980.
13. Кошелев Б. В. Закономерности гаметогенеза и половых циклов у рыб разных широт // Проблемы раннего онтогенеза рыб: Тез. докл. Калининград, 1983. С. 7–9.
14. Кудерский Л. А., Эрастова В. М. Материалы по питанию беломорского сига (*Coregonus lavaretus pidschian* u. *pidschianoides* Pravdin) // Вопросы ихтиологии. 1962. Т. 2. Вып. 3. С. 506–510.
15. Кузьмин А. Н. Некоторые закономерности развития воспроизводительной системы и периодизация гаметогенеза у сиговых // Биологические обоснования воспроизводства сиговых и их значение в повышении рыбопродуктивности водоемов. Известия ГосНИОРХ. Т. 104. Л., 1975. С. 17–28.
16. Максимович Н. В. Статистическая оценка различий между возрастными рядами // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1990. Вып. 316. С. 59–67.
17. Малахова Р. П. Паразитофауна семги *Salmo salar* L., кумжи *Salmo trutta* L., горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) и сига *Coregonus lavaretus pidschian* n. *pidschianoides* Pravdin в бассейне Белого моря //

Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Вып. 1. Петрозаводск, 1972. С. 36–42. **18.** Морозова П. Н. Малотычинковый сиг Финского залива // Научно-технический бюллетень ВНИОРХ. № 8. Л., 1959. С. 16–18. **19.** Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М., 1980. **20.** Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карельской АССР. М.; Л., 1954. **21.** Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966. **22.** Протопопов Н. К. Темп роста и половое созревание полупроходного сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidsian* (Gmelin) реки Печора // Вопросы ихтиологии. 1982. Т. 22. Вып. 3. С. 383–390. **23.** Решетников Ю. С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М., 1966. С. 93–155. **24.** Решетников Ю. С. Экология и систематика сигозых рыб. М., 1980. **25.** Сақун О. Ф., Буцкая Н. А. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск, 1968. **26.** Ikonen E. Migration of river-spawning whitefish in the Gulf of Finland // International Council for the Exploration of the sea. Helsinki, 1982. P. 1–11.

Статья поступила в редакцию 1 декабря 2005 г.