

На правах рукописи



ЗУБОВА ЕЛЕНА МИХАЙЛОВНА

**ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ ЕВРОПЕЙСКОГО СИГА *COREGONUS LAVARETUS* (L.)
В АНТРОПОГЕННО-МОДИФИЦИРОВАННЫХ ВОДОЕМАХ
ЕВРОПЕЙСКОЙ СУБАРКТИКИ (НА ПРИМЕРЕ МУРМАНСКОЙ ОБЛАТИ)**

03.02.08 – экология (биология)

**Автореферат
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Пермь – 2015

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
«Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра
Российской академии наук»

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор **Кашулин Николай Александрович**

Официальные оппоненты:

Мухачев Игорь Семенович – доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Тюменский государственный университет», профессор кафедры зоологии и эволюционной экологии животных

Силивров Сергей Павлович – кандидат биологических наук, Уральский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Государственный научно-производственный центр рыбного хозяйства» – «Уральский научно-исследовательский институт водных биоресурсов и аквакультуры», заведующий лабораторией озерного хозяйства и аквакультуры

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук», г. Петрозаводск

Защита состоится 27 апреля 2015 года в 13 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д. 212.189.02 при Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Пермский государственный национальный исследовательский университет», по адресу: 614990, г. Пермь, ул. Букирева, д. 15, зал заседания Ученого Совета

Адрес сайта: <http://www.psu.ru>

E-mail: shibanova7@mail.ru

Факс: 8(342) 237-16-11

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

Автореферат разослан 5 марта 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Шибанова Наталья Леонидовна

Актуальность исследования. В настоящей работе представлены результаты исследования линейного роста европейского сига *Coregonus lavaretus* (L.) оз. Имандра и озерно-речной системы Пасвик. Сиг является наиболее распространенным видом в водоемах Мурманской области и, в силу своих биологических особенностей, многие годы используется как тест-объект ихтиологического мониторинга (Моисеенко, 1983, 1991, 1997, 2000, 2002; Моисеенко, Лукин, 1999; Лукин, 1992, 1995; Кашулин и др., 1999; Кашулин, 2004 и др.). На водосборной территории оз. Имандра и системы р. Пасвик сосредоточены все крупные промышленные предприятия региона (горно-перерабатывающие, металлургические, энергетические и др.), оказывающие негативное воздействие на состояние водной среды. При этом исследуемые водоемы остаются важными объектами промысла рыбы (Лукин и др., 2006; Решетников и др., 2011).

Морфологические особенности изучаемых водных систем (большая акватория, неравномерность глубин, расчлененность на отдельные плесы, губы, водохранилища и др.) определяют образование относительно изолированных внутривидовых группировок сига, приуроченных к тем или иным участкам, испытывающих различные уровни техногенной нагрузки. Это, а также отсутствие достоверной информации о состоянии экосистем в «доиндустриальный» период и неопределенность понятия «норма» для биологических систем, определили использование сравнительного методологического подхода для оценки влияния загрязнения водоемов на изучаемый параметр. Помимо влияния загрязнения, необходимо отметить значительные изменения условий обитания рыб за последние годы, обусловленные изменением трофического статуса водоемов (Кашулин и др., 2012; Moiseenko et al., 2001), вселением новых видов рыб (Решетников и др., 2008; Amundsen et al., 1999; Præbel et al., 2013), нестабильностью гидрологических режимов (Антропогенные..., 2002; Кашулин и др., 2012).

Особенности и закономерности изменения роста рыб, происходящие всю их жизнь, определяются видовыми свойствами, а также зависят от многих абиотических и биотических факторов, определяющих состояние как самого организма, так и окружающей его среды, что затрудняет интерпретацию регистрируемых в природных водоемах ростовых характеристик (Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001). Раскрытие механизмов регуляции роста рыб и выявление факторов, определяющих темп роста, позволяют использовать ростовые характеристики как биоиндикаторы состояния окружающей среды, дают возможность прогнозировать и управлять рыбопродуктивностью водоемов (Никольский, 1974; Кузнецова, 2003).

Ранее было показано, что в условиях интенсивной техногенной нагрузки наблюдаемые крайние жизненные стратегии сига оз. Имандра и системы р. Пасвик приводят к возникновению двух симпатрических форм: первая характеризовалась замедлением роста, запаздыванием или блокировкой созревания и частыми пропусками нереста; вторая – ранним созреванием при малых размерах и сокращением продолжительности жизни (Моисеенко, 1997; Кашулин и др., 1999). Однако, в современных быстро меняющихся условиях среды обитания зависимость темпов роста и изменения ростовых характеристик на протяжении жизненного цикла сигов Северной Фенноскандии от факторов окружающей среды изучены недостаточно.

Цель работы – изучение особенностей и закономерностей темпа линейного роста европейского сига в антропогенно-модифицированных водоемах Кольского Севера.

Для достижения поставленной цели в ходе исследований решались следующие **задачи**:

1. описание внутривидовых форм и сравнительный анализ структуры популяции и внутривидовых группировок сига исследуемых водоемов в зависимости от факторов среды;
2. уточнение и оптимизация методики обратного расчисления линейного роста по чешуе сига исследуемых водоемов;
3. характеристика важнейших параметров линейного роста сига исследуемых водоемов и анализ факторов, определяющих их изменчивость.

Научная новизна и теоретическое значение. В данной работе впервые для европейской субарктики в сравнительном аспекте исследованы особенности и закономерности темпа линейного роста сига антропогенно-модифицируемых субарктических водоемов и проведен анализ факторов, определяющих их изменчивость. Описано взаимодействие симпатрических форм сига в изменяющихся условиях среды обитания крупных пресноводных систем Мурманской области. Впервые для различных экологических форм европейского сига крупных водоемов Мурманской области проведен под-

робный морфологический анализ регистрирующей минерализованной структуры (чешуи), уточнена и оптимизирована методика обратного расчисления длины рыб по чешуе.

Практическая значимость диссертационной работы заключается в возможности использования полученных результатов для оценки благополучия водной среды; прогнозирования и управления рыбным промыслом в водоемах региона.

Результаты работы были использованы при оценке влияния современного уровня воздействия АО «Апатит» на экосистему оз. Имандра, а также при оценке влияния выбросов ОАО «ГМК Печенганикель» на состояние озерно-речной системы Пасвик и приграничных территорий в рамках программ Российско-Финно-Норвежского сотрудничества в области экологии.

Апробация работы. Основные результаты и положения работы были представлены и обсуждались на 5 научных и научно-практических конференциях, в их числе 2 Международных: «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов» (г. Пермь, 2013 г.); «12th International symposium on the biology and management of Coregonid fishes» (г. Иркутск, 2014 г.); 1 Всероссийской конференции с международным участием: «Современное состояние биоресурсов внутренних вод» (Москва – Борок, 2014 г.); 1 Всероссийской «IV Всероссийская научно-практическая конференция молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 80-летию со дня основания ФГУП «Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии» (г. Москва, 2013 г.); 1 Региональной конференции: «Современные проблемы экологии и природопользования»: (г. Мурманск, 2013 г.); 1 школе «Первая научная школа молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 100-летию со дня рождения проф. П.А. Моисеева»: (г. Москва – Звенигород, 2013 г.) и 2 зарубежных семинарах: «Trilateral cooperation on Environmental Challenges in the Joint Border Area» (Тромсе, Норвегия, 2014 г.); «Trilateral cooperation on Environmental Challenges in the Joint Border Area» (Инари, Финляндия, 2014 г.). Диссертация обсуждалась на заседании кафедры зоологии позвоночных и экологии биологического факультета ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» и на заседании ученого совета ФГБУН «Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН».

Личный вклад автора. Автор принимала участие в комплексных полевых исследованиях, проводимых на водоемах Мурманской области и приграничных территорий России, Норвегии и Финляндии в 2011-2013 гг., где отвечала за сбор ихтиологического материала, выполняла их камеральную обработку, анализ и теоретическое обобщение полученных результатов. Подготовка публикаций выполнена автором или с участием автора.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 работ, из них 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 223 страницах машинописного текста, содержит 14 таблиц, 64 рисунка, 67 приложений. Список литературы включает 184 источника, в том числе 29 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю д.б.н., проф. Н.А. Кашулину; сотрудникам лаборатории водных экосистем Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН за помощь в проведении экспедиционных работ, за консультации при подготовке диссертации. Особую благодарность автор выражает д.б.н. М.В.Мине, д.б.н., проф. Ю.С. Решетникову и д.б.н., проф. Е.А. Зиновьеву за участие в обсуждении полученных автором результатов.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Обзор литературы

Рассмотрены в историческом аспекте работы, описывающие результаты ихтиологических исследований в рассматриваемых водоемах Мурманской области (Крогиус, 1926; Рихтер и др., 1926; Берг, Правдин, 1948; Беляева, 1975; Владимирская, 1966; Галкин и др., 1966; Решетников, 1966, 1980; Моисеенко, 1983, 1991, 1997, 2002 и др.; Крючков и др., 1985; Моисеенко, Яковлев, 1990; Лукин, Кашулин, 1992; Лукин, 1995, 1998; Кашулин и др., 1999; Моисеенко, Лукин, 1999; Антропогенные..., 2002; Кашулин, 2004; Лукин и др., 2006; Терентьев, Кашулин, 2012; Зубова, Кашулин, 2013 и др.). Уделено внимание современной внутривидовой структуре европейского сига (Решетников, 1980, 2002; Стерлигова и др., 2010; Курицын, 2011; Amundsen et al., 1999, 2002; Bernatchez, 2004, 2005;

Kotella et al., 2005; Siwertsson et al., 2008, 2010; Præbel et al., 2013 и др.). Рассмотрены работы, касающиеся исследований регистрирующих структур рыб, которые служат для определения возраста и роста рыб (Владимирская, 1973; Решетников, 1966, 1980; Смирнов, Смирнова-Залуми, 1993; Козьмин, 1994; Тягун, 2004; Чугунова, Дгебуадзе, 2008; Van Oosten, 1923, 1928; Mills, Beamish, 1980; Casselman, 1990; Mills et al., 2004 и др.), а также метода обратных расчислений длины по этим структурам и дальнейшей ее характеристики (Шмальгаузен, 1935; Чугунова, 1959; Брюзгин, 1969; Мина, Клевезаль, 1967; Дгебуадзе, 1979, 2001; Мина, 1981; Хуршут, 2003 и др.). Рассмотрены работы, анализирующие факторы, определяющие особенности и закономерности роста рыб (Шмальгаузен, 1932; Никольский, 1963, 1974; Поляков, 1971; Мина, Клевезаль, 1976; Бретт, Гроувс, 1983; Яржомбек, 1996; Дгебуадзе, 2001; Rice et al., 1983 и др.).

Краткий физико-географический очерк водоемов и характеристика их техногенного загрязнения

Исследования проводились на территории Мурманской области. Они сосредотачивались на водосборе самого крупного озера области – Имандры (880 км²) (бассейн Белого моря) и пограничной с Норвегией озерно-речной системы Пасвик (бассейн Баренцева моря). На водосборе исследуемых водоемов расположены все крупные промышленные предприятия Мурманской области, которые являются основными источниками их загрязнения. Районы исследований – три плеса оз. Имандра (плес Большая Имандра, плес Йокостровская Имандра и плес Бабинская Имандра) и водоемы различного типа системы р. Пасвик (оз. Виртуовошъяур, водохранилище в районе п. Раякоски, оз. Куэтсъярви) – расположены по градиенту нагрузки от источников загрязнения. В таблице 1 представлены некоторые характеристики, рассматриваемых водоемов. Плес Большая Имандра – наиболее загрязняемая часть оз. Имандра (стоки комбината «Североникель», ГОКа «Олкон» и «Апатит» и хозяйственно-бытовые стоки г. Кировск, г. Апатиты и г. Мончегорск). Бабинская Имандра – удаленный от источников загрязнения район озера. Для системы р. Пасвик оз. Куэтсъярви – самое загрязненное озеро (сточные воды ГМК «Печенганикель» и хозяйственно-бытовые стоки п. Никель); водохранилище в районе п. Раякоски и оз. Виртуовошъяур располагаются выше источника загрязнения и подвергаются различному уровню аэротехногенного загрязнения.

Материал и методы исследования

Изучение роста сига проводилось в рамках комплексных исследований внутренних водоемов Мурманской области в 2011-2013 гг., которые включали: а) изучение динамики гидрохимических показателей (гидрохимия, элементный состав донных отложений); б) изучение динамики гидробиологических показателей (качественные и количественные показатели фитопланктона, зоопланктона и макрозообентоса); в) ихтиологические исследования (размерно-возрастная структура популяций, содержание тяжелых металлов в органах рыб).

Отбор гидрохимического и гидробиологического материала в исследуемых водоемах производился в период гидробиологического лета (июль-август) и соответствовал местам отбора ихтиологических проб (табл. 2).

Определение гидрохимических параметров проводилось в стационарных условиях в лаборатории ЦКП ИППЭС КНЦ РАН (аттестат аккредитации испытательной лаборатории (центра) № РОСС RU.0001.517126). В пробах воды и образцах донных отложений методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии определяли валовые концентрации тяжелых металлов и Al, являющихся приоритетными загрязняющими элементами Кольского региона (Антропогенные..., 2002). Отбор, камеральная обработка и анализ проб фито-, зоопланктона и макрозообентоса проводились гидробиологической группой лаборатории водных экосистем ИППЭС КНЦ РАН согласно общепринятым стандартным методам, описанным ранее (Руководство..., 1992; Денисов, 2011 и др.). Результаты гидрохимических и гидробиологических исследований трех плесов оз. Имандра и водоемов системы р. Пасвик были представлены в таблице 1.

За период с 2011 по 2013 гг. изучено 1213 экземпляров сига (табл. 2).

Во всех исследуемых водоемах рыбу отлавливали ставными жаберными донными сетями из нейлонового монофиламента длиной 25 м, высотой 1,5 м и размером ячеи 10, 12,5, 16, 22, 25, 30, 35, 38 и 45 мм, что обеспечивало вылов рыбы длиной ≥ 5 см. В литоральной зоне

Таблица 1

Современные средние гидрохимические и гидробиологические показатели в плесах оз. Имандра и водоемах системы р. Пасвик

Показатель	Оз. Имандра, плес			Система р. Пасвик, водоем		
	Бабинская Имандра	Йокостровская Имандра	Большая Имандра	Оз. Виртуовошъяур	Водох-ще в районе п. Раякоски	Оз. Куэтсъярви
S , км ²	148,7	352,2	311,6	1,25	4,5	17,0
Наибольшая глубина, м	43,5	42,0	67,0	13,0	-	37,0
Средняя глубина, м	16,3	10,9	14,7	3,5	-	-
O ₂ , %	77,3	88,9	92,4	63,2	-	84,9
O ₂ , мг/л	7,39	8,98	9,37	5,86	-	8,82
pH	7,33	7,42	7,78	6,94	7,26	7,27
Общая минерализация, мг/л	39,9	70,8	91,3	17,5	20,7	69,5
P общ, мкг/л	6	19	55	9	7	20
N общ, мкг/л	147	183	396	217	166	291
Концентрация металла (мкг/л) в воде / концентрация металла (мкг/г сухого веса) в поверхностном слое (0-1 см) донных отложений						
Cu (1; < 3) / (-; 36)	3,4 / 121	4,1 / 253	3,8 / 370	0,8 / 23	1,2 / 32	14,8 / 1215
Ni (10; < 2) / (-; 33)	2,7 / 245	6,8 / 900	5,6 / 1860	0,9 / 25	0,6 / 37	124,2 / 2839
Zn (10; < 5) / (-; 91)	0,9 / 115	0,2 / 93	0,5 / 131	1,5 / 56	0,6 / 81	5,2 / 154
Mn (5,6; -) / (-; -)	2,0 / -	29,2 / -	18,5 / -	13,7 / -	2,8 / -	28 / -
Sr (26; -) / (-; -)	49,6 / 72	64,4 / 1747	108,1 / 3909	17,8 / -	0,2 / 50	68,6 / 64
Pb (100; < 0,5) / (-; 3,8)	0,1 / 25,0	0,3 / 15,6	< 0,3 / 11,0	< 0,3 / 26,9	< 0,3 / 48,0	< 0,3 / 26,5
Co (-; -) / (-; 14)	- / 24,0	- / 23,4	- / 43,1	- / 9,0	- / 15,0	- / 133,0
Cd (5; < 0,2) / (-; 0,8)	0,04 / 0,59	0,04 / 0,54	0,02 / 0,83	0,05 / 0,30	0,02 / 0,18	0,08 / 2,47
Hg (-; -) / (-; 0,04)	- / 0,096	- / 0,212	0,02 / 0,242	0,05 / 0,083	0,02 / 0,143	0,08 / 0,156
Al (30; -) / (-; -)	23,3 / 24061	46,7 / 42294	224,7 / 52941	44,3 / -	15,5 / -	59,4 / -
Гидробиологические показатели						
Биомасса фитопланктона, г/м ³	0,46	1,57	2,98	0,15	0,31	1,76
Содержание хлорофилла «a», мг/м ³	1,41	3,68	6,12	0,6	1,02	3,98
Трофический статус (по Китаеву, 1984 г.)	α -олиготрофный	α -мезотрофный	β -мезотрофный	α -олиготрофный	α -олиготрофный	α -мезотрофный
Численность зоопланктона, экз./м ³	265,5	880,2	1301,3	352,2	76,4	951,4
Биомасса зоопланктона, г/м ³	0,5	2,6	6,9	4,55	0,21	2,2
Трофический статус (по Китаеву, 1984 г.)	β -олиготрофный	β -мезотрофный	β -эвтрофный	α -эвтрофный	α -олиготрофный	α -мезотрофный
Численность зообентоса, экз./м ²	224	3900	7500	-	-	506,9
Биомасса зообентоса, г/м ³	1,2	44,1	36,3	-	-	2,1
Трофический статус (по Китаеву, 1984 г.)	α -олиготрофный	гиперэвтрофный	β -эвтрофный	-	-	α -олиготрофный

В скобках – предельно допустимые концентрации и ориентировочные безопасные уровни воздействия вредных веществ для вод рыбохозяйственных водоемов (первая цифра) и фоновые доиндустриальные значения в воде 400 озер восточной части Мурманской области (вторая цифра) (по Кашулин Н.А. и др., 2012 г.)

Размеры выборок сига в трех плесах оз. Имандра и водоемах системы р. Пасвик

Исследуемый водоем		Период исследований	Кол-во экз.
Оз. Имандра	Плес Большая Имандра (губа Белая, остров Могильный)	сентябрь-октябрь 2012-2013 гг.	47
	Плес Йокостровская Имандра (пролив Узкая Салма, остров Большой Йокостровский)	август-сентябрь, 2011 г., ежемесячно с июля по апрель 2012-2013 гг.	460
	Плес Бабинская Имандра (губа Кунчасть, остров Хорт)	август-сентябрь 2011 г.	140
Система р. Пасвик	Оз. Виртуовошъяур	август 2013 г.	101
	Водохранилище в п. Раякоски	сентябрь 2012 г.	61
	Оз. Куэтсъярви	июль-сентябрь 2012 г.	402

(на глубине 1,5-3 м) устанавливалось по 1-2 сети перпендикулярно берегу в местах с песчано-гравийными отмелями и крупными валунными отложениями. В профундальной зоне с глубинами более 18 м использовалось до 10 сетей в один ряд. В пелагической зоне водоема для отбора ихтиологического материала применялись плавные мультиразмерные сети высотой 3 м. Обработка материала проводилась по стандартной методике (Правдин, 1966). Массу рыб определяли с точностью до 1 г, общую длину (AB), длину по Смиуту (AC) и промысловую длину (AD) измеряли с точностью до 1 мм. Для выделения внутривидовых форм у исследуемых сегов подсчитывали количество тычинок на первой жаберной дуге (Решетников, 1980; Siwertsson et al., 2008). Чешуя для исследования всегда бралась с одного и того же участка – под передней частью спинного плавника (Зиновьев, Мандрица, 2003). У рыбы для определения возраста просматривалось под биноклем 4-6 чешуй (годовые кольца просматривались по всем секторам чешуи), после чего выбиралась чешуя наиболее правильной формы и исследовались ее морфологические особенности. Для этого проводились дополнительные измерения с помощью окуляр-микрометра ее продольного и поперечного диаметров, а также радиусов: переднего (базального) и переднего диагонального. Боковой и задний (каудальный) радиусы не измерялись; их находили путем деления значения поперечного диаметра на 2 и вычитания из значения продольного диаметра значения переднего радиуса соответственно. На основе этих измерений были определены: J – относительный размер чешуи, B – форма (ширина) чешуи и br – положение ядра чешуи (Чернова, Дгебуадзе, 2008). Для описания возрастных изменений секторов чешуи сига (переднего, бокового и заднего) использовались их значения в процентах от длины тела (AC) (Вовк, 1956). Подсчет склеритов каждого годового кольца и незаконченного прироста у исследуемых рыб выборки проводили по переднему радиусу чешуи (Галкин, 1958).

Для выбора оптимального сектора чешуи для обратных расчетов длины (AC) у 26 экземпляров сига разного возраста (от 1+ до 9+ лет) плеса Йокостровская Имандра оз. Имандра измерялись размеры годовых колец на переднем, переднем диагональном, боковом и заднем радиусах чешуи. Далее темп роста рассчитывали с использованием формулы Розы Ли по переднему диагональному радиусу чешуи (Брюзгин, 1969).

Для анализа темпов роста использовались как абсолютные линейные приросты, так и относительные приросты, характеризуя последние удельной скоростью роста Шмальгаузена-Броди, учитывающей нарастание длины по сложным процентам (Мина, Клевезаль, 1976).

Описание периодов роста проводилось по формуле константы роста И.И. Шмальгаузена, предполагающей, что произведение удельной скорости роста на время, протекшее с начала роста, является постоянной величиной для отдельных периодов роста, на которые распадается развитие всякого живого (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клевезаль, 1976).

Для анализа содержания металлов (Ni, Cu, Zn, Mn, Sr, Pb, Al, Hg) в организме рыб отбирали пробы мышц, печени, почек, жабр и скелета. Определение металлов в биологических пробах проводили методом атомно-абсорбционной спектроскопии (Антропогенные..., 2002). Каждая из выборок сига обеспечена достаточным объемом измерений (≥ 10).

Дальнейшее изложение результатов исследования будет проводиться в следующей последовательности (от условно-чистых вод в сторону загрязняемых): для оз. Имандра – с юга на север озера, плес Бабинская Имандра (далее БаИ) → плес Йокостровская Имандра (ЙИ) → плес Большая Имандра

ра (БоИ). Для системы р. Пасвик – от верхнего течения к нижнему, оз. Виртуовошъяур → водохранилище в районе п. Раякоски (далее Раякоски) → оз. Куэтсъярви.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Внутривидовые формы и структура уловов сига исследуемых водоемов

Оз. Имандра. Оз. Имандра имеет довольно сложную пространственную структуру и разделена на три относительно изолированных плеса: БаИ, ЙИ и БоИ, различающиеся условиями обитания (табл. 1). В них формируются относительно изолированные внутривидовые группировки сига, способные обмениваться особями. Учитывая сложные экологические условия в озере (колебания уровня воды, загрязнение, эвтрофирование), возможно, пополнение популяции сига идет за счет мигрантов из придаточных озерно-речных систем. Сиг оз. Имандра представлен двумя экологическими формами: малотычинковой (бентофагом) и среднетычинковой (планктофагом), которые хорошо различаются по строению первой жаберной дуги (Крогиус, 1940; Решетников, 1980).

Строение первой жаберной дуги. В наших уловах сиг из БаИ был представлен только одной формой – малотычинковой (табл. 3). В ЙИ и БоИ встречались две формы сига – малотычинковая (далее м.т.с.) и среднетычинковая (с.т.с.). Последняя форма составляла примерно 1% и 30% от уловов в этих плесах соответственно. Присутствие с.т.с. в уловах из плесов ЙИ и БоИ определяется их высокой трофностью и большой биомассой зоопланктона (табл. 1) (Зубова, Кашулин, 2014а). Относительная длина наибольшей тычинки (в % к длине жаберной дуги) у м.т.с. в плесе ЙИ варьировала в пределах 5,6-15,6 (в среднем $10,3 \pm 0,1\%$), в БоИ – 8,4-13,9 ($11,0 \pm 0,3\%$); у с.т.с. – соответственно 13,4-16,0 ($14,9 \pm 0,6\%$) и 14,1-20,2 ($17,1 \pm 0,6\%$). При дальнейшем рассмотрении особи с.т.с. из плесов ЙИ и БоИ были объединены и описывались как единая внутривидовая группировка сига оз. Имандра.

Таблица 3

Число тычинок на первой жаберной дуге у сига в плесах оз. Имандра
($M \pm m / \min - \max$ (кол-во экз.))

Оз. Имандра, плес	Малотычинковый	Среднетычинковый
Бабинская Имандра	$22,4 \pm 0,2 / 16 - 28$ (125)	-
Йокостровская Имандра	$23,3 \pm 0,1 / 17 - 31$ (393)	$37,5 \pm 2,3 / 32 - 43$ (4)
Большая Имандра	$24,0 \pm 0,4 / 20 - 28$ (29)	$38,8 \pm 0,6 / 36 - 42$ (13)

Возрастной состав. В доиндустриальный период популяция м.т.с. оз. Имандра была представлена рыбами до 11-13-летнего возраста с преобладанием особей в возрасте 7+-9+ лет (около 51% от выборки), что соответствовало природной структуре этого вида (Крогиус, 1926; Решетников, 1980). На сегодняшний день по возрастным группам м.т.с. озера был представлен: в плесе БаИ семью возрастными группами от 1+ до 7+ лет; в плесе ЙИ десятью – от 0+ до 9+ лет; в плесе БоИ – от 3+ до 7+ лет. Во всех плесах преобладали м.т.с. в возрасте от 3+ до 5+ лет (от 66 до 79%). С.т.с. был представлен особями от 3+ до 7+ лет, преобладали рыбы в возрасте 3+ и 4+ лет (82%).

Половой состав и созревание. В половой структуре м.т.с. плесов БаИ и ЙИ доминировали самки. Соотношение самцов и самок в обоих плесах составило примерно 1:1,5, что соответствует литературным данным (Беляева, 1969). В плесе БоИ у м.т.с. самцов было больше – 1,5:1. У с.т.с. озера соотношение самцов и самок составило примерно 1:1.

Доля особей м.т.с., готовящихся к нересту оз. Имандра (III-IV стадии развития гонад) в целом по выборке из плеса БаИ составила примерно 19% (вместо 50-60%), в ЙИ она была ниже – 17%, а в БоИ составила всего 9%. В плесе БаИ возраст впервые нерестящихся самцов и самок у м.т.с. соответствует природному: соответственно 4+ и 5+ лет (Решетников, Богданов, 2011). В ЙИ особи как женского, так и мужского пола созревают раньше – в возрасте 3+, массово в возрасте 4+ лет. В плесе БоИ на III-IV стадии развития гонад было выловлено всего три экземпляра м.т.с.: два самца в возрасте 4+ и 7+ лет и самка в возрасте 6+ лет. В уловах с.т.с. половозрелые особи отсутствовали. Учитывая неравномерность вступления в нерестовое стадо, нерегулярность нереста и общую продолжительность жизни м.т.с. оз. Имандра, большая их часть успевает лишь один раз участвовать в нересте. Большинство особей впервые нерестящегося сига оз. Имандра в наших уловах достигали линейных размеров, которые характерны для созревающего сига из чистых водоемов: самцы – 27-30 см, самки – 28-30 см (Решетников, Богданов, 2011).

Размерный состав. В доиндустриальный период сига оз. Имандра в возрасте от 3+ до 8+ имели среднюю длину (АС) 37,9 (33-43) см и массу 720,0 (520-975) г (Крогиус, 1926). В современных уловах м.т.с. в плесе БаИ присутствовали длиной 150-436 (в среднем $266,3 \pm 4,8$) мм и массой 29-1350 ($249,3 \pm 16,2$) г; в ЙИ – длиной 113-464 ($273,9 \pm 2,1$) мм и массой 15-1660 ($261,9 \pm 7,5$) г; в БоИ – длиной 212-374 ($310,7 \pm 6,3$) мм и массой 109-940 ($437,7 \pm 30,3$) г. У с.т.с. особи были представлены длиной 250-350 ($289,8 \pm 7,8$) мм и массой 186-630 ($342,8 \pm 30,1$) г. У м.т.с. и с.т.с. различных плесов оз. Имандра наблюдаемые длина и масса самцов и самок достоверно не различались. Вместе с тем, обобщенные средние линейно-весовые показатели м.т.с. были достоверно выше в плесе ЙИ по сравнению с БаИ до возраста 4+ лет (рис. 1а, б). В плесе БоИ особи м.т.с. имели достоверно большие размерно-весовые показатели по сравнению с остальными плесами до возраста 6+ лет. Начиная с возраста 6+ лет, линейно-весовые показатели м.т.с. трех плесов оз. Имандра достоверно не различались. Линейно-весовые показатели с.т.с. имели промежуточное положение между показателями м.т.с. плесов БоИ и ЙИ (рис. 1а, б).

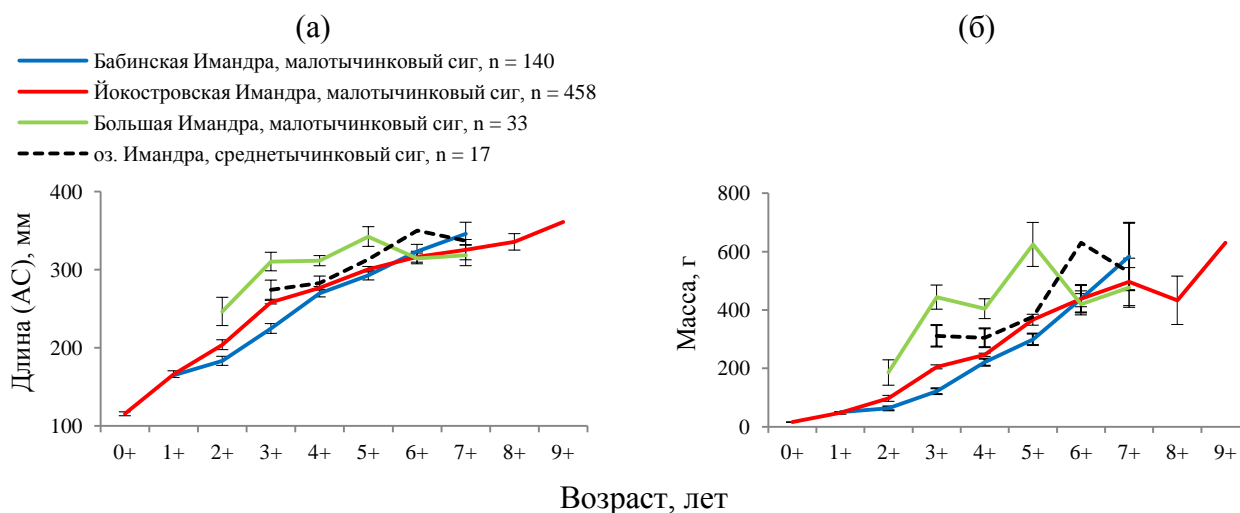


Рис. 1. Наблюденные длина (АС), мм (а) и масса, г (б) у сига оз. Имандра

У исследуемых современных внутривидовых группировок м.т.с. различных плесов оз. Имандра наблюдаются общие тенденции в изменении некоторых биологических показателей, несмотря на сильные различия гидрологических, гидрохимических и гидробиологических показателей плесов БаИ, ЙИ и БоИ. М.т.с. в трех плесах в основном представлен особями до 7+-9+ лет. При этом сохраняется тенденция к доминированию здесь особей в возрасте от 3+ до 5+ лет, что приводит к снижению современных средних линейно-весовых характеристик выборки. В то же время, различные условия в трех плесах оз. Имандра обуславливают достоверные различия линейно-весовых показателей и особенности созревания м.т.с. (возраст начала созревания и массового созревания). Современные достоверно большие линейно-весовые показатели м.т.с. плесов ЙИ и БоИ, по сравнению чистыми водами плеса БаИ, возможно, определяются высокой биопродуктивностью этих плесов (биомасса фито-, зоопланктона и бентоса (табл. 1). Таким образом, анализ размерно-возрастной структуры м.т.с. оз. Имандра позволяет выделить три внутривидовые группировки.

Водоемы системы р. Пасвик заметно различаются по гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим показателям (табл. 1). Это приводит к возникновению относительно локальных и сложно-структурированных популяций сига. По литературным данным, европейский сиг, обитающий в системе р. Пасвик, имеет от 16 до 40 жаберных тычинок, и распределение численности рыб по числу жаберных тычинок имеет два пика, что позволяет в совокупности с другими признаками выделить две формы: м.т.с. и с.т.с. (Кашулин и др., 1999; Siwertsson et al., 2008).

Строение первой жаберной дуги. Из исследуемых водоемов только в оз. Куэтсъярви обитает две выраженные формы европейского сига – м.т.с. и с.т.с., в остальных – популяция сига представлена гибридным сигом и/или м.т.с. (табл. 5).

Относительная величина наибольшей жаберной тычинки у м.т.с. оз. Куэтсъярви варьировала от 7,0 до 17,7 ($11,8 \pm 0,2$)%, у с.т.с. – от 14,0 до 28,4 ($17,9 \pm 0,2$)%. В наших уловах с.т.с. был более многочисленным по сравнению с м.т.с. Соотношение этих двух групп в пробах было в среднем 1,5:1. Та-

кая особенность в распределении форм связана с тем, что оз. Куэтсьярви находится в нижнем течении р. Пасвик и имеет более высокие природные показатели трофности (табл. 1), нежели остальные исследуемые водоемы, которые располагаются в среднем и верхнем течении реки. Дополнительно через р. Колосйоки в Куэтсьярви поступают неочищенные хозяйственно-бытовые стоки п. Никель. Высокие показатели трофности создают благоприятные условия для обитания нескольких форм сига, что было показано в ряде работ (Siwertsson et al., 2008).

Таблица 5

Число тычинок на первой жаберной дуге у сига в водоемах системы р. Пасвик
($M \pm m / \text{min} - \text{max}$ (кол-во экз.))

-	Малотычинковый	Сред нетычинковый	Гибридный
Оз. Виртуовошъяур	24,5 ± 0,2 / 19 – 30 (101)	-	-
Водохранилище в районе п. Раякоски	-	-	26,1 ± 3,5 / 20 – 34 (61)
Оз. Куэтсьярви	23,5 ± 0,3 / 14 – 31 (139)	33,2 ± 0,2 / 27 – 39 (261)	-

В оз. Виртуовошъяур популяция сига была представлена только одной формой – м.т.с. (табл. 5). Относительная длина наибольшей тычинки варьировала от 7,8 до 18,1 ($13,1 \pm 0,2$)%. Отсутствие с.т.с. в оз. Виртуовошъяур, вероятно, свидетельствует о приуроченности его к крупным водоемам с выраженной пелагиалью, чего мы не наблюдаем в этом небольшом озере.

Сиг водохранилища Раякоски в настоящее время представлен особями с числом тычинок от 20 до 34. Количественное распределение тычинок представлено на рисунке 2в, где видно бимодальное распределение: от 20 до 30 тычинок (м.т.с.) и от 27 до 34 тычинок (с.т.с.). При этом по внешнему виду тычинок на первой жаберной дуге нам было сложно отнести каждую особь к той или иной форме. Относительная длина наибольшей тычинки варьировала в таких же пределах, как и у м.т.с. оз. Виртуовошъяур: 8,9 – 17,9 ($13,3 \pm 0,3$)%. Исследования ихтиофауны в водохранилище Раякоски в 2002 и 2004 гг. показывали более широкий диапазон в распределении тычинок сига (рис. 2а, б), но по представленным диаграммам нельзя судить о бимодальности в их распределении. Данных об относительной длине наибольшей тычинки за эти годы исследований нет. Анализ результатов за 2002-2012 гг. показывает редукцию со временем крайних числовых вариантов в количестве тычинок и увеличение численности промежуточных значений (со средним числом тычинок $26,1 \pm 3,5$, табл. 5). Вероятно, это связано с усилением процесса гибридизации между м.т.с. и с.т.с., обусловленного изменением экологических условий вследствие вселения нового вида – европейской ряпушки. В водохранилище Раякоски наблюдается наибольшая плотность интродуцированной ряпушки, которая активно вытесняет с.т.с. из пелагиали в профундальную и литоральную зоны. Они вынуждены искать новые пищевые объекты и места обитания. Происходит перекрытие экологических ниш м.т.с. и с.т.с., что, вероятно, и способствует их гибридизации. В начале 2000-х годов пресс ряпушки, инвазия которой в р. Пасвик началась в первой половине 90-х годов, был значительно ниже, и сегрегация двух форм сига была более выражена.



Рис. 2. Распределение тычинок на первой жаберной дуге у сига водохранилища в районе п.Раякоски в 2002 (а), 2004 (б) и 2012 гг. (в)

Ряпушка в оз. Куэтсьярви представлена единичными экземплярами, и экологические ниши двух форм сига не пересекаются.

Необходимо отметить, что среди особей м.т.с. оз. Куэтсьярви, начиная с возраста 3+-4+ лет, по наблюдаемой длине и массе можно выделить быстрорастущих и медленнорастущих особей (рис. 3а, б), приуроченных, соответственно, к литоральной и профундальной зонам. Сосуществование трех экологических форм сига (быстрорастущего м.т.с., медленнорастущего м.т.с. и с.т.с.) было описано в нескольких озерах системы р. Пасвик ранее (Siwertson et al., 2008; Præbel et al., 2013). Численное соотношение двух форм м.т.с. составило примерно 7:1 соответственно. Число тычинок на первой жаберной дуге у быстрорастущего м.т.с. варьировало от 21 до 30, у медленнорастущего – от 14 до 33. В дальнейшем биологические показатели приводятся для трех экологических форм сига оз. Куэтсьярви раздельно.

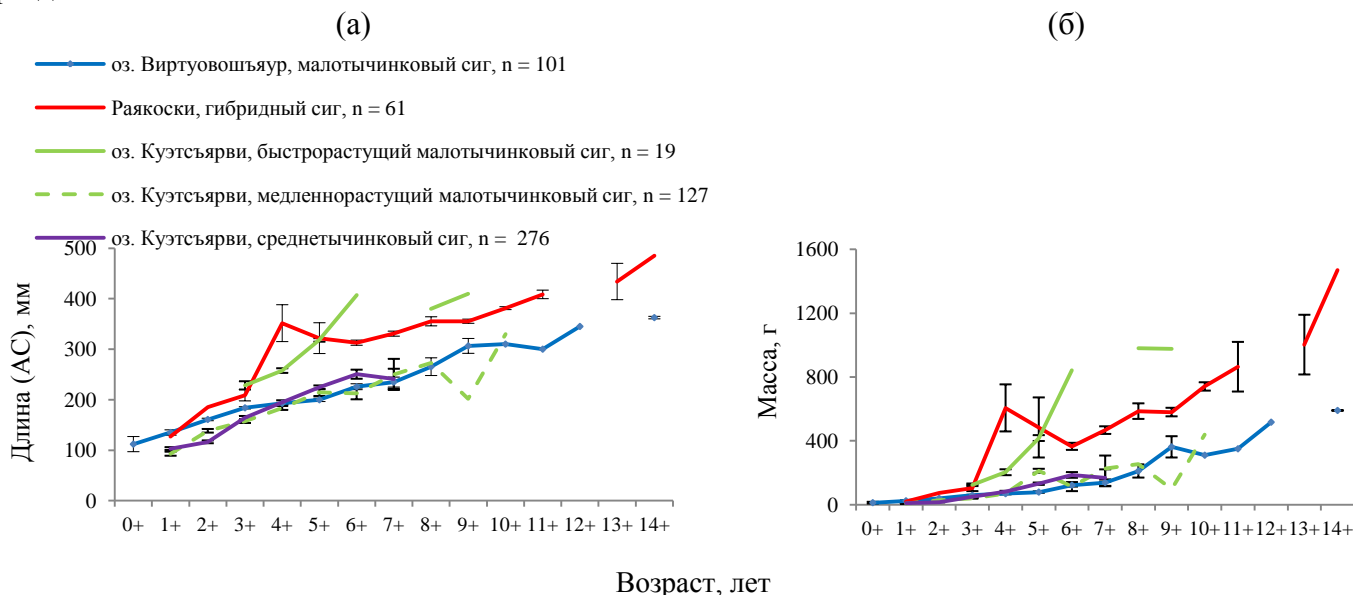


Рис. 3. Наблюденные длина (АС), мм (а) и масса, г (б) у сига водоемов системы р. Пасвик

Возрастной состав. В наших уловах м.т.с. оз. Виртуовошъяур был представлен пятнадцатью возрастными группами – от 0+ до 14+ лет, что характерно для природных водоемов данного района (Стерлигова и др., 1996). В уловах преобладали рыбы возраста – 3+-5+ лет. Такой же возрастной состав (от 1+ до 14+ лет) был характерен и для гибридного сига Раякоски. Но основную часть промыслового стада составляли особи старшего возраста: 6+-9+ лет (около 62%), рыбы старше 10+ лет были представлены единичными экземплярами. Быстрорастущий м.т.с. оз. Куэтсьярви в уловах был представлен семью возрастными группами: от 3+ до 9+ лет, и основу уловов (69%) составляли рыбы в возрасте 4+-5+ лет. Возрастные группы старше 5+ лет были малочисленны и встречаются единичными особями, в основном самками. Медленнорастущий м.т.с. был представлен большим количеством возрастных групп – десятью: 1+-10+ лет, основу уловов (59%) составляли рыбы в возрасте 3+-4+ лет, после 7+ лет возрастные группы были представлены в основном единичными самками. С.т.с. оз. Куэтсьярви характеризовался меньшим числом возрастных групп, чем м.т.с.: от 1+ до 7+, основу уловов (48%) составляли рыбы в возрасте 2+ и 3+ лет. Мы полагаем, что меньшее число возрастных групп у м.т.с. оз. Куэтсьярви связано с их повышенной смертностью в связи с высоким уровнем токсичной нагрузки (Кашулин и др., 1999). Это предположение можно отнести и к с.т.с. озера, который в наших уловах был представлен меньшим числом возрастных групп – семью (от 1+ до 7+ лет), нежели в природных условиях (0+-8+ лет) (Стерлигова, 1996).

Половой состав и созревание. Во всех исследуемых популяциях сига соотношение самцов и самок примерно одинаковое и составляет 1:1, что соответствует литературным данным (Кашулин, 1999). Доля половозрелых особей в выборке была близка к природным значениям 55-60% только в Раякоски (Решетников, 1980). В оз. Виртуовошъяур этот процент (25%) близок к сильнозагрязняемому водоему – оз. Куэтсьярви (от 27 до 34% у трех форм сига). Возраст впервые нерестящихся самцов и самок сига Раякоски соответствует природному: соответственно 4+ и 5+ лет (массово сига созревали в возрасте 7+-9+ лет). (Решетников, Богданов, 2011). Это можно отнести и к размерным показателям впервые созревающих особей водохранилища: примерно 31-33 см и 380-500 г. Начало созревания и размеры впервые нерестящихся особей быстрорастущего м.т.с. оз. Куэтсьярви

практически совпадают с таковыми в Раякоски. Самцы медленнорастущего м.т.с. начинали созревать уже в возрасте 2+ лет при длине 14-16 см и массе 20-37 г, самки – возрасте 3+ лет при длине 13-17 см и массе 23-50 г; самцы и самки с.т.с. начинали созревать еще раньше – на второй год жизни, то есть в возрасте 1+ лет (соответственно 23 и 17%), оба пола примерно при длине 10 см массе 7-9 г. У м.т.с. оз. Виртуовошъяур впервые созревающие особи встречаются также в возрасте 3+ лет и имеют немного большие размеры, чем у медленнорастущего м.т.с. оз. Куэтсьярви: 17-19 см и 50-70 г. Ранее для м.т.с. и с.т.с. оз. Куэтсьярви уже отмечался уникально ранний для вида срок созревания при минимальных размерах (в возрасте 1+ лет при длине 6-9 см, массе 10 г), что рассматривалось как одна из возможностей выжить в сильно загрязненных водах озера (Кашулин и др., 1999). В настоящее время такая тенденция сохраняется для медленнорастущего м.т.с. и с.т.с. озера.

Размерный состав. В целом, по выборке м.т.с. в оз. Виртуовошъяур в наших уловах имел длину 97-367 ($205,9 \pm 5,0$) мм и массу 7-674 ($112,1 \pm 12,2$) г. Гибридный сиг Раякоски был представлен длиной 127-485 ($366,8 \pm 8,1$) мм и массой 74-1470 ($535,7 \pm 34,1$) г. Быстрорастущий м.т.с. оз. Куэтсьярви имел длину 212-410 ($294,7 \pm 13,5$) мм и массу 109-981 ($373,8 \pm 63,5$) г; медленнорастущий м.т.с. в целом по выборке имел достоверно меньшие значения длины и массы по сравнению с быстрорастущим сигом: 84-330 ($178,4 \pm 3,8$) мм и 5 – 440 ($73,3 \pm 6,3$) г. Линейные и весовые показатели с.т.с. оз. Куэтсьярви были близки к показателям медленнорастущего м.т.с.: длина 77-275 ($160,0 \pm 3,1$) мм и масса 4-264 ($57,7 \pm 3,4$) г.

У сига водоемов системы р. Пасвик наблюдаемые длина и масса самцов и самок на протяжении жизни достоверно не различались. Обобщенные средние линейно-весовые показатели отдельных возрастных групп гибридного сига Раякоски и быстрорастущего м.т.с. оз. Куэтсьярви в разных возрастах достоверно не различались и были выше с 3+-летнего возраста, по сравнению с м.т.с. оз. Виртуовошъяур и медленнорастущим м.т.с. оз. Куэтсьярви (рис. 3а, б). Линейные и весовые показатели м.т.с. оз. Виртуовошъяур были достоверно выше, по сравнению с показателями медленнорастущего м.т.с. оз. Куэтсьярви до возраста 4+ лет, после чего они не различались. Таким образом, наблюдаемые линейно-весовые показатели быстрорастущего м.т.с. оз. Куэтсьярви близки к показателям гибридного сига чистого водоема Раякоски, в то время как, линейно-весовые показатели медленнорастущего м.т.с. близки к показателям м.т.с. оз. Виртуовошъяур, что также можно отнести и к с.т.с. оз. Куэтсьярви (рис. 3а, б).

Следовательно, описанные популяции сига водоемов системы р. Пасвик имеют ряд как общих, так и отличительных морфобиологических характеристик. Различия видны в строении жаберного аппарата сига каждого исследуемого водоема и внутри водоема (малотычинковый сиг, гибридный сиг, среднетычинковый сиг) и в возрасте массового созревания (от 2+ до 7+-9+ лет). Достоверные различия, так же как и в оз. Имандра, наблюдаются в линейно-весовых характеристиках сига, и не только в разных исследуемых водоемах, но и внутри одного водоема у разных экологических групп сига (оз. Куэтсьярви), что также требует детального исследования расчисленных линейных характеристик сига на протяжении жизни.

Особенности морфологии и роста чешуи и уточнение методики обратных расчислений длины по чешуе у сига исследуемых водоемов

Чешуя, как регистрирующая структура, выбранная нами для обратных расчислений длины, требует подробного изучения ее морфологии и размерно-возрастной изменчивости (Брюзгин, 1969; Casselman, 1990). Для исследования темпа линейного роста рыб необходим более точный выбор метода обратных расчислений по чешуе, объективно отражающий линейные показатели рыб каждой возрастной группировки (Брюзгин, 1969; Мина, 1981).

Особенности морфологии чешуи и ее размерно-возрастные изменения Морфология чешуи и ее размерно-возрастные изменения у различных форм сига исследуемых водоемов достоверно не различались. Относительный размер чешуи (J) у рыб достоверно увеличивается с возрастом, при этом центр чешуи (br) сдвигается к заднему краю. Эти изменения происходят из-за различного роста переднего и заднего секторов чешуи сига в разном возрасте: передний сектор чешуи, включающий передний и передний диагональный радиусы относительно длины тела, с возрастом увеличивается; задний сектор – у сига оз. Имандра уменьшается, у сига водоемов системы р. Пасвик – практически не изменяется. Боковой сектор чешуи сига оз. Имандра и системы р. Пасвик, включающий боковой

радиус, с возрастом относительно длины тела увеличивается. Форма чешуи (B) сига исследуемых водоемов остается постоянной.

Начиная с возраста 2+-3+, пробы чешуи сига исследуемых водоемов содержат регенерирующую чешую (10-15%). С возрастом частота встречаемости рыб с такой чешуей росла и с 7+ составляла до 100%. Количественное распределение данной аномалии чешуи у сига в основном не зависит от степени загрязнения исследуемого водоема или его части. Исключение составили воды ЙИ оз. Имандра, где эвтрофикация и неблагоприятный бактериологический режим приводят к снижению иммунитета у рыб и выраженным воспалительным заболеваниям их кожных покровов, что выражается ерошением чешуи, и, возможно, является причиной высокого процента рыб с регенерирующей чешуей (у 90% особей выборки). У с.т.с. исследуемых водоемов процент особей с регенерирующей чешуей всегда был ниже по сравнению с м.т.с. Для сига системы р. Пасвик, в частности для м.т.с. оз. Виртуовошъяур и медленнорастущего м.т.с. и с.т.с. оз. Куэтсъярви, характерна чешуя с двумя центрами и с выраженной ячеистой структурой с «плохими склеритами», что сильно затрудняет определение возраста и темпа роста сига.

Уточнение методики обратных расчислений длины. Для данной цели был подробно исследован чешуйный материал 26 экземпляров м.т.с. плеса ЙИ: измерялись радиусы каждого годового кольца по переднему, переднему диагональному, боковому заднему радиусам чешуи и затем проводились оценки расчисленной длины (AC) по четырем радиусам. В основе обратных расчислений длины лежит утверждение о наличии связи между длиной тела (L) и размерами чешуи (R) (Брюзгин, 1969; Мина, 1981 и др.). У м.т.с. ЙИ зависимость между длиной тела и различными радиусами чешуи лучше описывается уравнением степенной функции, нежели линейной, но при разных значениях параметров линии регрессии (коэффициентов регрессии a и b). Чтобы выяснить в какой мере различия линий регрессии влияют на оценки расчисленной длины, мы сравнили расчисленные по разным радиусам оценки для одних и тех же особей. Линии регрессии длины по четырем радиусам чешуи не проходят через начало координат, поэтому для обратных расчислений длины рыб предпочтительнее использовать формулу Розы Ли (Брюзгин, 1969; Мина, 1981 и др.). Для обратных расчислений длины м.т.с. плеса ЙИ мы логарифмировали уравнение степенной функции $L = a \times R^b$, получали: $\ln L = \ln a + b \times \ln R$. Расчисляли по Ли, но вместо абсолютных значений переменных брали их логарифмы: $\ln L_i = \ln a + \ln R_i / \ln R_n \times (\ln L_n - \ln a)$, где где R_n – радиус чешуи данной рыбы в момент ее поимки, R_i – радиус чешуи этой особи в возрасте i лет, L_n – длина рыбы в момент поимки, L_i – длина рыбы в возрасте i лет, a – постоянная величина.

Результаты показали, что любой радиус чешуи может быть выбран для обратных расчислений длины сига, так как расчисленные длины по четырем радиусам на протяжении жизни достоверно не различались (табл. 6). Также соответствие расчисленных оценок длины наблюдаемым одинаково хорошо соответствует по всем радиусам чешуи, но со смещением на 1 год, так как вылов исследуемых 26 экземпляров сига в ЙИ происходил с октября по март, когда новый прирост практически завершен, но еще не сформировалось новое годовое кольцо (Решетников, 1980). Из этого следует, что сравнивать наблюдаемые оценки их длины с расчисленными надо строго учитывая время лова рыбы.

У сига всех возрастов число годовых колец одно и то же по разным радиусам чешуи. Для обратных расчислений длины (AC) сига исследуемых водоемов рекомендуется снимать размер годовых колец с переднего диагонального радиуса чешуи. Анализ структуры чешуи показал, что по этому радиусу возможно более четкое фиксирование годовых зон у исследуемых рыб.

У различных экологических форм сига оз. Имандра зависимость между длиной тела (AC) и передним диагональным радиусом лучше описывается уравнением степенной функции (в среднем $R^2 = 0,70 \pm 0,03$), нежели уравнением линейной функции ($R^2 = 0,66 \pm 0,03$); у сига системы р. Пасвик – уравнениями линейной ($R^2 = 0,86 \pm 0,02$) (у м.т.с. оз. Виртуовошъяур и оз. Куэтсъярви) и степенной функции ($R^2 = 0,85 \pm 0,02$) (у гибридного сига Раякоски и с.т.с. оз. Куэтсъярви). На скаттере «длина рыбы против радиуса чешуи» точки для быстрорастущего м.т.с. и медленнорастущего м.т.с. оз. Куэтсъярви не разобщены, поэтому в дальнейшем для двух форм м.т.с. строилась общая линия регрессии. Так как линии регрессии «длина тела – размер чешуи» у сига исследуемых водоемов не проходят через начало координат, для обратных расчислений длины рыб использовали формулу Розы Ли.

Расчисленная длина (AC), мм по четырем радиусам чешуи и наблюдаемая длина (AC), мм у малотычинкового сига плеса Йокостровская Имандра оз. Имандра

Возраст, годы, лет	Расчисленная длина, мм по четырем радиусам чешуи $M \pm m$ (кол-во экз.)				Наблюденная длина, мм $M \pm m$ (кол-во экз.)	
	Передний	Передний диагональный	Боковой	Задний	-	Со смещением на 1 год
1	108 ± 2,5 (26)	115 ± 2,4 (26)	115 ± 2,4 (26)	105 ± 2,7 (26)	146 ± 1,9 (4)	116 ± 2,5 (2)
2	149 ± 4,4 (22)	154 ± 4,4 (22)	158 ± 3,9 (22)	156 ± 3,4 (22)	185 ± 3,3 (4)	146 ± 1,9 (4)
3	179 ± 7,1 (18)	185 ± 6,0 (18)	191 ± 5,5 (18)	194 ± 6,3 (18)	246 ± 7,8 (4)	185 ± 3,3 (4)
4	200 ± 6,3 (14)	206 ± 4,7(14)	211 ± 4,7 (14)	220 ± 5,9 (14)	256 ± 1,2 (3)	246 ± 7,8 (4)
5	233 ± 6,4 (11)	236 ± 5,1 (11)	242 ± 5,3 (11)	248 ± 6,5 (11)	275 ± 2,9 (3)	256 ± 1,2 (3)
6	262 ± 4,5 (8)	268 ± 5,3 (8)	270 ± 6,6 (8)	273 ± 7,7 (8)	280 ± 1,8 (4)	275 ± 2,9 (3)
7	295 ± 6,7 (4)	296 ± 6,7 (4)	302 ± 6,8 (4)	299 ± 8,9 (4)	316 ± 15,5 (2)	280 ± 1,8 (4)
8	308 ± 3,3 (2)	316 ± 4,4 (2)	326 ± 10,9 (2)	318 ± 16,1(2)	323 (1)	316 ± 15,5 (2)
9	330 (1)	338 (1)	353 (1)	347 (1)	361 (1)	323 (1)

В столбике «со смещением на 1 год» значение $116 \pm 2,5$ мм – это длина (AC) сеголетков сига (0+ лет), выловленных в плесе ЙИ в сентябре 2013 г.

Особенности и закономерности темпа линейного роста сига исследуемых водоемов

Несмотря на выраженные различия в условиях обитания сига в пределах трех плесов оз.Имандра и водоемах системы р. Пасвик, выделяется много общих черт в темпе их линейного роста. По нашим данным, у сига из исследуемых водоемов в обратных расчислениях длины феномен Розы Ли не проявляется, что говорит о верности выбранной нами методики (Брюзгин, 1969). У сига отсутствуют половые различия в темпе роста, что соответствует литературным данным (Решетников, 1980).

При сравнении наблюдаемой длины с расчисленной необходимо знать период активного роста рыб в течение года, то есть учитывать время вылова рыбы. У сига исследуемых водоемов наблюдаемая оценка длины хорошо соответствует расчисленной.

Изменчивость расчисленной длины (cv , %) м.т.с. трех плесов оз. Имандра и с.т.с. оз.Имандра в течение жизни может быть охарактеризована как незначительная и средняя. Компенсация роста у сига Имандры отсутствует. Декомпенсация роста наблюдается и у м.т.с. оз. Виртуовошъяур и оз. Куэтсъярви системы р. Пасвик. Значительная вариабельность в длине м.т.с. оз. Куэтсъярви послужили еще одной причиной подробного исследования его индивидуального расчисленного роста, то есть роста каждой особи. Результаты показали, что начиная с трех-четырёхгодовалого возраста и до конца жизни некоторые особи м.т.с. оз. Куэтсъярви имели большие показатели длины. Выделенные на этой основе быстрорастущие и медленно растущие м.т.с., полностью совпадают с таковыми, выделенными на основе наблюдаемых линейно-весовых характеристик.

Компенсация роста наблюдается у гибридного сига Раякоски и с.т.с. оз. Куэтсъярви соответственно после четырех- и двухгодовалого возраста. Наступление компенсации роста у гибридного и с.т.с. нельзя связывать с наступлением массового созревания сига.

По значениям абсолютных средних годовых приростов самый высокий темп линейного роста характерен для первого года жизни сига исследуемых водоемов (рис. 4б, е). С первого на второй год жизни идет резкое снижение величины абсолютного прироста. Затем у сига исследуемых водоемов наблюдается постепенное снижение величин абсолютных приростов. Исключение составил быстрорастущий м.т.с. оз. Куэтсъярви, у которого значения прироста растут со второго по пятый год жизни (рис. 4е). После пятигодовалого возраста у данного сига происходит чередование меньших и больших значений абсолютных приростов. Такие периоды чередования приростов были характерны для всех исследуемых сигов системы р. Пасвик. Оценки расчисленной длины, сделанные на основе относительных приростов по Шмальгаузену-Броди (CI) (Мина, 1967), аналогичны оценкам, сделанным на основе абсолютных приростов (рис. 4в, ж).

Закономерности изменения количества склеритов, формирующихся за каждый год на чешуе сигов исследуемых водоемов, в основном связаны с закономерностями изменения абсолютных приростов

тов рыб, что отмечалось и для других видов рыб ранее (Зиновьев, 2012). С возрастом их количество постепенно снижается (рис. 4г, з).

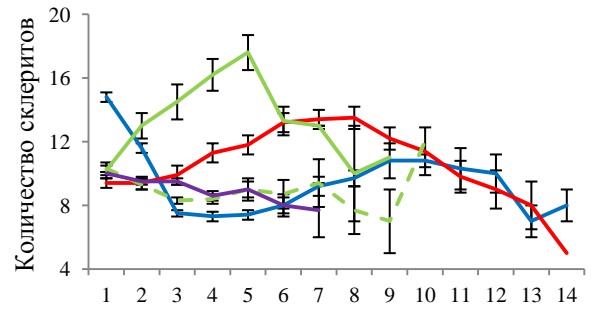
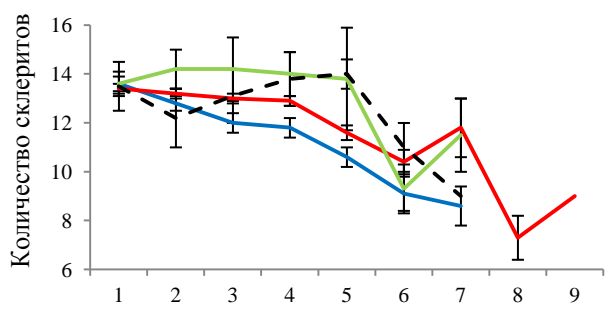
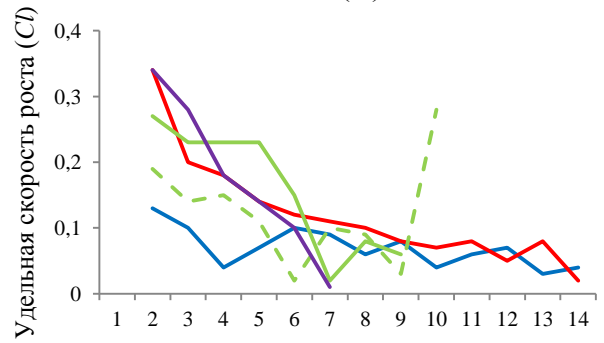
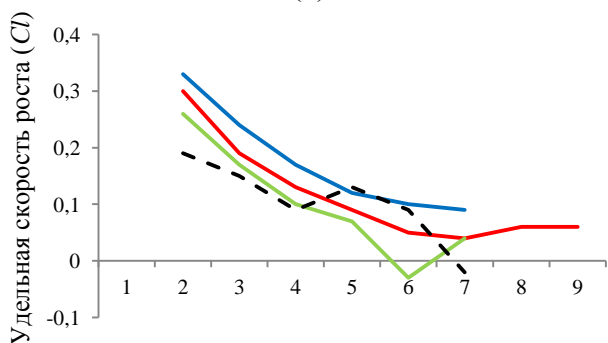
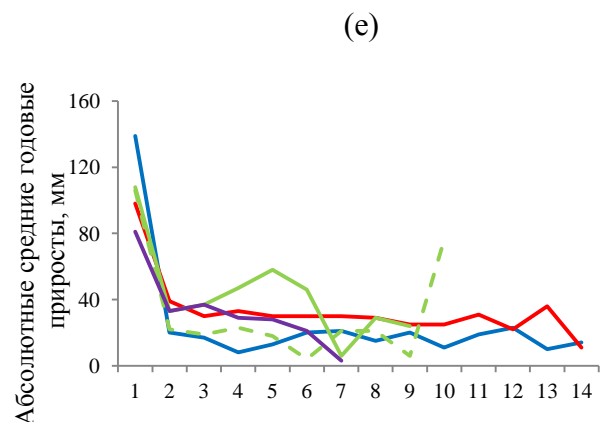
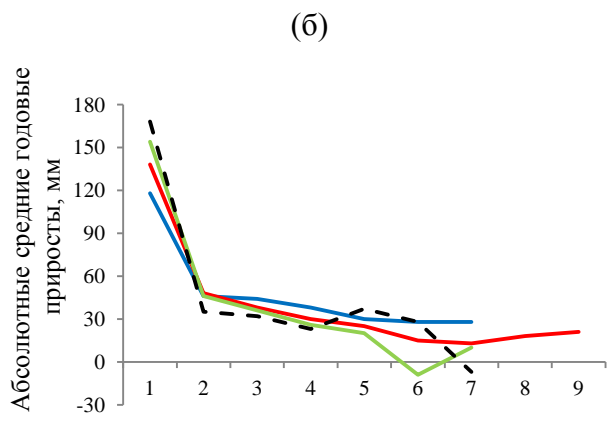
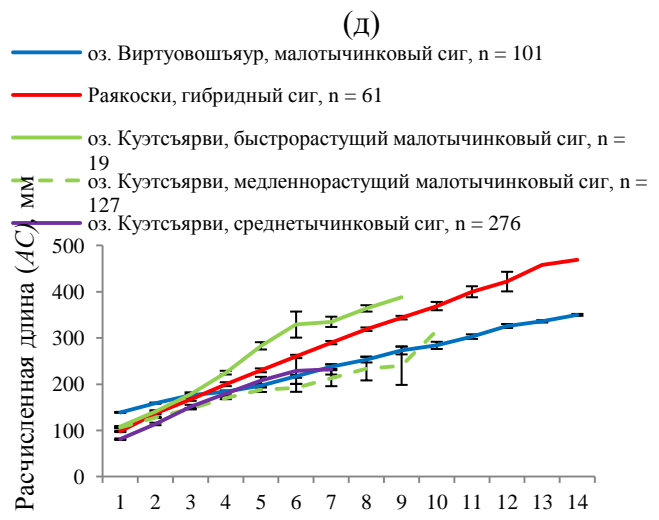
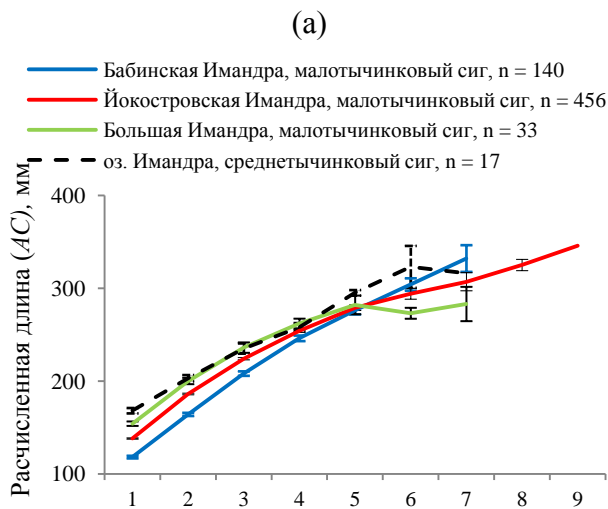
Прямых данных о замедлении темпов роста в связи с созреванием гонад у сига исследуемых выборок нет, что также отмечено для чунозерских сига Ю.С. Решетниковым (1966), который указывал на возможность связи у неежегодно проходящего нереста и чередования годов быстрого и медленного роста самцов и самок, что хорошо прослеживается в нашем случае у м.т.с. оз. Виртуовошъяур. Снижение темпов роста наблюдается у сига после массового нереста, что может быть обусловлено высокими энергозатратами процесса воспроизводства.

Сравнение расчисленной длины (АС) сига оз. Имандра и водоемов системы р. Пасвик на протяжении жизни

Оз. Имандра. При сравнении расчисленной длины м.т.с. оз. Имандра наблюдалось достоверное ее увеличение от БаИ к БоИ (рис. 4а). Описываемая разница в длине рыб определялась абсолютным приростом в первый год жизни (рис. 4б). Прирост был самым большим у м.т.с. из плеса БоИ, достоверно меньшим – у м.т.с. из плеса ЙИ и сравнительно наименьшим – у м.т.с. из плеса БаИ. Начиная с трехгодовалого возраста большие значения приростов были характерны уже для медленнорастущего в первый год жизни м.т.с. плеса БаИ. М.т.с. из плеса БоИ имел самые низкие приросты с третьей по седьмой год жизни. Средние годовые приросты м.т.с. из плеса ЙИ с трехгодовалого возраста и до конца жизни занимали промежуточное положение. Описанная выше закономерность в изменении абсолютных приростов м.т.с. в течение жизни приводит к схождению линейных характеристик в пятигодовалом возрасте (рис. 4а), после чего они снова расходятся. Сравнивая удельную скорость роста м.т.с. разных плесов Имандры со второго года жизни, находим такую же закономерность в изменении ее показателей, как и у абсолютных приростов (рис. 4в). Как было отмечено выше, количество склеритов, формирующихся за каждый год на чешуе сига оз. Имандра, связано с абсолютными приростами рыб. Количество склеритов у м.т.с. из трех плесов Имандры в первый год жизни достоверно не различалось, хотя именно в этом возрасте наблюдается большая разница в значениях абсолютных приростов (рис. 4г). Начиная со второго года жизни, количество склеритов м.т.с. БоИ достоверно больше по сравнению с количеством склеритов м.т.с. плесов БаИ и ЙИ соответственно до шести- и трехгодовалого возраста. М.т.с. плеса БоИ имел самые низкие приросты длины в этих возрастах.

С.т.с. больше в плесе БоИ, поэтому имеет смысл сравнивать его размерно-весовые характеристики с показателями м.т.с. данного плеса. С.т.с. оз. Имандра имеет достоверные различия в длине с м.т.с. из плеса БоИ в первый и шестой год жизни (рис. 4а). Начиная со второго по четвертый год жизни, м.т.с. БоИ имеет незначительно большие как абсолютные, так и относительные линейные приросты, что нивелирует разницу в длине м.т.с. и с.т.с. со второго по четвертый год жизни, возникшую за счет разницы в скорости роста в первый год (рис. 4б, в). В целом, темп роста с.т.с. оз. Имандра и м.т.с. плеса БоИ схож с первого по четвертый год жизни. В пяти- шестигодовом возрасте у с.т.с. снова наблюдаются большие абсолютные и относительные приросты длины, нежели у м.т.с. плеса БоИ. Сравнивая среднее количество склеритов в течение жизни у двух экологических форм сига, можно сказать о том, что они приводят к тем же закономерностям, которые были выявлены и на основе сравнения абсолютных и относительных приростов, кроме первого года жизни, где достоверные различия в длине не определяют различия в количестве склеритов, как и у м.т.с. трех плесов оз. Имандра (рис. 4г).

Система р. Пасвик. Сравнение расчисленной длины сига из оз. Виртуовошъяур, Раякоски и оз. Куэтсъярви показало, что картина линейного роста европейского сига в первые три года жизни в этих водоемах одна, а начиная с четырехгодовалого возраста – изменяется (рис. 4д). В первые два года жизни самые высокие линейные показатели характерны для м.т.с. оз. Виртуовошъяур, медленнее в эти годы растет быстрорастущий м.т.с. оз. Куэтсъярви, но уже на третий год жизни длина сига практически сравнивается. Гибридный сиг Раякоски по расчисленной длине в первые годы жизни стоит на третьем месте, затем идут медленнорастущий м.т.с. и с.т.с. оз. Куэтсъярви (рис. 4д). С четырехгодовалого возраста и на протяжении всей жизни достоверно наибольшие характеристики длины характерны уже для быстрорастущего м.т.с. оз. Куэтсъярви. В то время как м.т.с. оз. Виртуовошъяур вместе с медленнорастущим м.т.с. и с.т.с. Куэтсъярви, начиная с четырех-пятигодовалого возраста, имеют примерно одинаковую длину и образуют группу сравнительно медленнорастущих сига сис-



Возраст, годы

Рис. 4. Расчисленная длина (АС), мм (а, д), абсолютные средние годовые приросты, мм (б, е), удельная скорость роста (CI) (в, ж) и количество склеритов (г, з) у сига оз. Имандра и водоемов системы р.Пасвик

темы р. Пасвик. Гибридный сиг Раякоски занимает промежуточное положение.

Преимущество в длине в первые два года жизни у м.т.с. оз. Виртуовошъяур определяется самым большим абсолютным линейным приростом в первый год жизни (рис. 4е, ж). Со второго по пятый год жизни м.т.с. этого озера характерны уже наименьшие как абсолютные, так и относительные темпы роста, что приводит к резкому снижению темпа роста сига с третьего по пятый год жизни. Быстрорастущий и медленнорастущий м.т.с. оз. Куэтсъярви в первый год жизни имеют примерно одинаковый прирост – 11 см, который на 3 см меньше, чем у сига оз. Виртуовошъяур (рис. 4е, ж) и, возможно, доказывает существование двух нативных форм м.т.с. в оз. Куэтсъярви. С третьего по шестой год жизни быстрорастущий м.т.с. Куэтсъярви имеет наибольшие абсолютные и относительные приросты длины, что и определяет наибольшие значения длины данной формы сига с четвертого по девятый год жизни. Медленнорастущий м.т.с. оз. Куэтсъярви характеризуется незначительно большими линейными приростами со второго по третий год жизни по сравнению с м.т.с. оз. Виртуовошъяур (рис. 4е, ж). С четвертого по пятый год они достоверно больше, что практически сравнивает линейные показатели этих сигов с пятигодовалого возраста. Гибридный сиг Раякоски занимает третье место по величине первого абсолютного линейного прироста и с четырехгодовалого возраста у него наблюдаются вторые по величине линейные приросты, что определяет такое же положение гибридного сига по расчисленной длине. С.т.с. оз. Куэтсъярви имеет наименьший линейный прирост в первый год жизни. Но уже со второго по пятый год жизни темпы линейного роста примерно равны темпам роста гибридного сига Раякоски, а на третьем году даже выше этих показателей (рис. 4е, ж). Но в целом, из-за небольшого прироста в первый год жизни линейные показатели с.т.с. оз. Куэтсъярви в течение жизни ближе к медленнорастущему м.т.с. данного озера и м.т.с. оз. Виртуовошъяур.

Сравнительное изменение количества склеритов в течение жизни у исследуемых сигов водоемов Пасвика хорошо отражает изменение абсолютных и относительных приростов сига как внутри водоема, так и между водоемами (табл. 8), но, как и у различных форм сига оз. Имандра, так и в оз. Куэтсъярви у выделенных трех экологических форм сига количество склеритов в первый год жизни не различается (рис. 4з).

На основе сравнений расчисленной длины у исследуемого сига оз. Имандры и водоемов системы р. Пасвик наблюдаются достоверные различия в линейных размерах рыб, которые проявляются в течение жизни и приводят к разной конечной длине сига. Объяснение этих закономерностей требует дальнейшего анализа факторов, определяющих изменчивость темпа линейного роста сига (природные условия обитания, эндогенные факторы роста и межорганизменные взаимодействия (Дгебуадзе, 2001).

Анализ факторов, определяющих изменчивость темпа линейного роста сига исследуемых водоемов

Рост рыб – суммарное выражение многих сторон экологии особей и своеобразный индикатор состояния популяции в целом (Никольский, 1965; Дгебуадзе, 1979, 2001). Довольно сложно рассматривать комплекс факторов, одновременно влияющих на рост рыб, поэтому чаще всего выделяют один какой-либо фактор и пытаются определить его действие на рост рыб в их онтогенезе или на определенном его этапе (Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001 и др.). Но при отдельном рассмотрении факторов на рост необходимо учитывать, что рост рыб не изолированный процесс, а часть физиологического обмена, протекающего в соответствии с законом сохранения энергии (Бретт, Гровус, 1983). Ниже мы попытаемся проанализировать влияние отдельных абиотических и биотических факторов на темп линейного роста исследуемого сига оз. Имандра и водоемов системы р. Пасвик, придерживаясь деления факторов по Ю.Ю. Дгебуадзе (2001).

Абиотические факторы. *Оз. Имандра.* В период максимального развития производства (1983-1992 гг.) у сига были зарегистрированы две крайние жизненные формы, что связывали с высокими уровнями техногенной нагрузки (Антропогенные..., 2002; Моисеенко, 2002). На сегодняшний день концентрации основных загрязнителей (никель, медь, стронций и др.) в воде и в поверхностном слое донных отложений всех плесов оз. Имандра превышают фоновые значения (табл.1). В целом, суммарная концентрация тяжелых металлов и алюминия в воде и в донных отложениях как в период максимального загрязнения, так и в современный период резко растет в направлении от Бай к БоИ. В современный период эти показатели имеют сравнительно большие значения в водах ЙИ и БоИ, чем в

период с 1983 по 1992 гг. за счет увеличения содержания железа, марганца, стронция и алюминия (табл. 1).

Уровни тяжелых металлов и алюминия в окружающей среде являются одним из факторов, определяющим их содержание в органах и тканях рыб (Кашулин, 1999). В настоящее время наиболее высокое содержание ряда металлов регистрируется у м.т.с. в плесе Бай (кроме алюминия и стронция), испытывающего в то же время меньшую антропогенную нагрузку (табл.1 и 7). Содержание металлов в организме определяется сложным комплексом взаимосвязанных процессов поглощения, трансформации, распределения и выведения, в свою очередь зависящих от множества абиотических (температура, рН, формы металлов, их биодоступность, конкурентные взаимодействия на рецепторах и др.) и биотических (стадия онтогенеза, обменные процессы, питание и др.) факторов (Кашулин и др., 1999). Учитывая многофакторность антропогенных воздействий, многокомпонентность загрязнений и сложное их пространственное распределение, в настоящее время представляется затруднительным дать однозначное объяснение наблюдаемым эффектам. Ранее, на примере системы р. Пасвик было показано, что интенсивность накопления тяжелых металлов в организмах рыб в условиях градиентного уровня загрязнения определяется содержанием в среде никеля (Кашулин и др., 1999). Для рассматриваемых плесов эта закономерность также справедлива. Так, в северной части ЙИ в зоне транзита происходит смешение относительно чистых вод плеса с водами БоИ, что и обуславливает более высокие уровни накопления никеля в организмах м.т.с. этого плеса (табл. 7). В почках сига указанного района содержание металла составляет 7,7 мкг/г сухого веса. В плесе БоИ, несмотря на более высокие концентрации никеля в донных отложениях, характеризуется значительно более низкими его концентрациями в почках м.т.с., что может быть обусловлено высокой нагрузкой алюминия и стронция (табл. 1 и 7), влияние которых в данной части акватории водоема связано с деятельностью предприятия АО «Апатит». Хорошо известно, что кальций (и его аналог стронций) способен снижать токсичность тяжелых металлов за счет уменьшения их проникновения в организм через клеточные мембраны (Виноградов и др., 1991а). Коллоидные формы гидроокиси алюминия, образующиеся в слабощелочных средах, способны сорбировать тяжелые металлы, снижая их токсичность (Вредные..., 1989). Максимальные содержания алюминия в жабрах сига достигали 100,9, а стронция – 859,0 мкг/г сухого веса. В поверхностных слоях донных отложений эти показатели были еще выше (табл. 1). В целом, высокие уровни накопления металлов в организме рыб свидетельствуют о сохраняющемся высоком уровне техногенной нагрузки на водоем.

Таблица 7

Концентрации тяжелых металлов и Al, мкг/гсух в органах-мишенях сига в плесах оз. Имандра и водоемах системы р. Пасвик, 2011-2013 гг.

Показатель	Оз. Имандра, плес			Водоемы системы р. Пасвик			
	Бабинская Имандра, м.т.с.	Йокостровская Имандра, м.т.с.	Большая Имандра, м.т.с.	Оз. Виртуовошьяур, м.т.с.	Раякоски, гибридный сиг	Оз. Куэтсьярви, м.т.с.	Оз. Куэтсьярви, с.т.с.
Cu-печень	43,9±3,9	34,2±3,2	41,9±10,8	85,4±14,3	40,5±8,6	33,9±3,2	86,9 ± 31,8
Ni-почки	7,3±0,9	7,7±1,2	4,3±0,4	3,2±0,3	2,8±0,2	26,4±2,0	30,5±1,7
Sr-скелет	564,7±18,8	679,7±27,7	859,0±37,0	291,0 ± 26,9	301,4±10,8	289,4±10,8	261,7±6,6
Al-жабры	32,2±4,3	29,6±3,7	100,9±1,1	17,1±2,3	17,1±4,3	30,8±11,5	28,2±6,7
Mn-скелет	36,1±4,1	23,2±3,0	41,5±3,8	138,7±7,2	44,5±89,2	70,6 ± 4,4	67,8 ± 7,1
Zn-жабры	409,9±55,5	595,9±86,5	411,4±73,5	475,0±97,6	471,9±85,2	738,8±72,2	613,8±81,9
Hg-почки	0,57±0,05	0,36±0,04	0,27±0,02	1,49±0,17	1,18±0,14	0,17 ±0,14	0,19 ±0,01
Кол-во экз.	20	20	16	10	20	10	10

М.т.с. – малотычинковый сиг, с.т.с. – среднетычинковый сиг

На основе исследования темпов линейного роста внутривидовых группировок м.т.с. оз.Имандра мы можем утверждать о том, что более высокие уровни техногенной нагрузки (плесы ЙИ и БоИ) не приводят к снижению линейного роста рыб в первые годы жизни, как это регистрировалось ранее, напротив, в обоих плесах м.т.с. в первый год жизни растет сравнительно быстрее м.т.с. из фонового района – Бай, что, вероятно, связано с более высокими уровнями трофности и лучшей обеспеченностью пищей младших возрастных групп (планктон). Быстрый рост в первый год жизни,

возможно, приводит к более раннему созреванию м.т.с. в ЙИ и БоИ, чем в БаИ при оптимальных линейных размерах.

Как известно, длительное воздействие сублетальных доз тяжелых металлов приводит к «дополнительным тратам энергии» на жизнедеятельность и выживание рыб в условиях загрязнения. С возрастом в условиях загрязнения развиваются патологии и дисфункции, которые приводят к частичной гибели рыб (Моисеенко, 1997; Кашулин, 1999). Это приводит к снижению числа возрастных групп сигов оз. Имандра до 7+ вместо 11-13+ лет.

Система р. Пасвик. Для м.т.с. и с.т.с. оз. Куэтсьярви характерны самые низкие показатели линейного роста в исследуемых водоемах, относящихся к системе р. Пасвик. Также для этих двух форм отмечен уникально ранний для вида срок созревания при минимальных размерах (Кашулин и др., 1999). Такие особенности роста и созревания м.т.с. и с.т.с. оз. Куэтсьярви были объяснены мощным антропогенным воздействием на данный водоем ГМК «Печенганикель».

Современные концентрации металлов в воде оз. Куэтсьярви превышают условно-фоновые значения, в частности никеля и меди соответственно в 60 и 5 раз (табл. 1). Содержание никеля и меди в оз. Виртуовошъяур и Раякоски соответствует фоновым значениям. Суммарная концентрация металлов в воде является самой высокой в Куэтсьярви, сравнительно ниже – в оз. Виртуовошъяур и относительно низкая – в Раякоски (табл. 1). По донным отложениям наблюдается примерно такая же закономерность, но суммарная концентрация в данном случае выше в Раякоски, нежели в оз. Виртуовошъяур (табл. 1). Содержание никеля и меди в поверхностном слое донных отложений (0-1см) оз. Куэтсьярви в современный период превышает условно-фоновые значения соответственно в 34 и 86 раз.

Высокие концентрации никеля в оз. Куэтсьярви приводят к более высоким содержаниям никеля в почках у м.т.с. и с.т.с. сига озера, чем у м.т.с. оз. Виртуовошъяур и Раякоски соответственно в 9 и 10 раз (табл. 7). Причем они были выше у с.т.с. оз. Куэтсьярви, нежели у м.т.с., что не соответствует литературным данным (Кашулин и др., 1999). Высокие концентрации меди в печени с.т.с. оз. Куэтсьярви близки к содержанию меди в печени м.т.с. из чистого оз. Виртуовошъяур (табл. 7). Содержание данного элемента в печени из чистого Раякоски так же выше, чем у м.т.с. Куэтсьярви. Но в целом, медь у исследованных нами рыб содержится в значительно больших абсолютных количествах, чем никель, несмотря на то, что концентрация последнего в воде и донных отложениях выше (табл.1), и свидетельствует о более интенсивном метаболизме меди в организме рыб (Кашулин и др., 1999). По Кашулину (1999), концентрация меди отрицательно коррелирует с концентрацией никеля в почках, что наблюдается у м.т.с. и с.т.с. оз. Куэтсьярви. В целом, высокие содержания никеля и меди, а также алюминия и цинка в воде и донных отложениях оз. Куэтсьярви приводят к большим концентрациям этих элементов в органах рыб (табл. 1, 7).

Если сравнить данные по наблюдаемой длине и массе трех форм сига оз. Куэтсьярви, выделенных на основе кривых наблюдаемых линейно-весовых показателей и индивидуальной расчисленной длины (АС), с данными трех форм сига озера Ваггетема и Скрюккебухты системы р. Пасвик, выделенных на основе строения первой жаберной дуги (Præbel et al., 2013), обнаруживается, что линейные и весовые характеристики трех форм сига Куэтсьярви не уступают сигам из Ваггетема и Скрюккебухты. При этом содержание тяжелых металлов в поверхностном слое донных отложений в этих озерах значительно ниже, чем в оз. Куэтсьярви (табл. 8). Быстрорастущий м.т.с. здесь начинает созревать при длинах примерно 19-21 см, медленнорастущий м.т.с., как и в оз. Куэтсьярви при длинах 13-17 см, с.т.с. – при длинах 11-12 см (в оз. Куэтсьярви – при 10 см). Нельзя сравнить возрастные ряды сига трех указанных озер, так как отсутствуют эти данные по норвежским озерам.

Таблица 8

Современные средние концентрации тяжелых металлов и Al, мкг/гсух в поверхностных слоях (0-1 см) донных отложений трех озер системы р. Пасвик, 2012-2013 гг.

Исследуемый водоем	Cu (36)	Ni (33)	Zn (91)	Sr (-)	Pb (3,8)	Co (14)	Cd (0,8)	Hg (0,04)
Оз. Куэтсьярви	1215	2839	154	64	26,5	133	2,47	0,156
Оз. Ваггетем	75	87	122	19	15,6	28	0,11	0,042
Оз. Скрюккебухта	169	280	127	47	27,0	39	0,27	0,017

В скобках – фоновые доиндустриальные значения в воде 400 озер восточной части Мурманской области (по Кашулин Н.А. и др., 2012 г.)

Таким образом, довольно сложно выявить влияние загрязнения в виде тяжелых металлов на темп роста сига в сильно-загрязняемом оз. Куэтсьярви. Возможно, здесь, как и в оз. Имандра, можно говорить о том, что наиболее токсичные воды озера приводят к снижению возрастных группировок сига. В частности, в оз. Куэтсьярви м.т.с. доживает до возраста 9+-10+. В чистых водах Виртувошь-юра и Раякоски м.т.с. и гибридный сиг доживают до 14+ лет.

Небольшое число экземпляров крупного м.т.с. в Куэтсьярви, возможно, доказывает тот факт, что данная форма сига с его жизненным циклом менее приспособлена к выживанию в сильно загрязненных водах озера, нежели медленнорастущий м.т.с. и с.т.с., которые рано начинают созревать и способны оставлять потомство в достаточном количестве.

Биотические факторы. Представляется интересным анализ влияния на темп роста сига исследуемых водоемов некоторых эндогенных факторов, таких, как питание, характер хода гаметогенеза и размер рыб.

Приведенный выше анализ показал, что абсолютный темп линейного роста европейского сига исследуемых водоемов в первый год жизни тесно связан с количественными показателями биомассы зоопланктона: чем больше биомасса зоопланктона – тем выше линейный прирост (рис. 5). Зоопланктон является основным видом корма для м.т.с. в первые два года жизни, для с.т.с. – на протяжении всей жизни. С.т.с. оз. Имандра приурочен к плесу БоИ и растет быстрее м.т.с. данного плеса в первый год жизни, что соответствует литературным данным и объясняется более специализированным жаберным аппаратом (Решетников, 1980). Исключение составляет с.т.с. оз. Куэтсьярви, который растет в первый год жизни медленнее быстрорастущего и медленнорастущего м.т.с. озера. Со второго года жизни у описанных форм сига исследуемых водоемов абсолютный и относительный линейные приросты резко падают и уже не зависят от обилия зоопланктона. Снижение линейных приростов не связано с весовыми приростами рыб, которые начинают преобладать над линейными уже после второго года жизни. Темп роста на второй год жизни отрицательно коррелирует с размером рыб: чем больше размер в первый год жизни – тем меньше линейный прирост (как абсолютный, так и относительный).

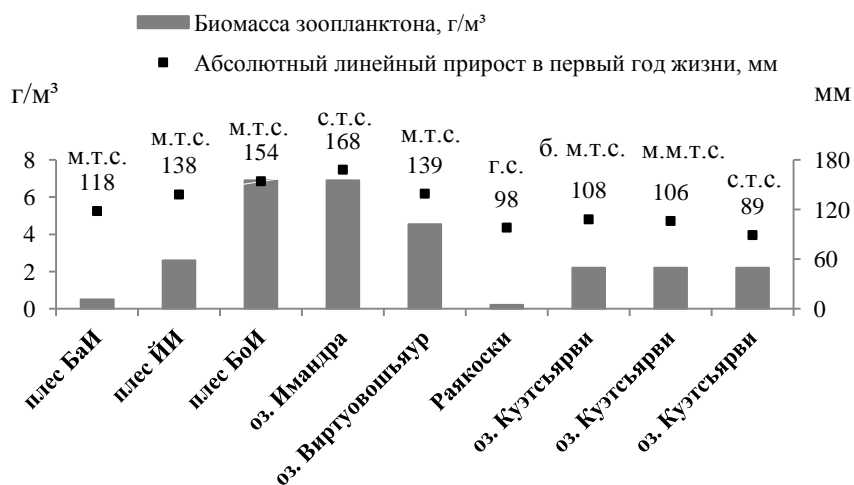


Рис. 5. Зависимость темпа линейного роста сига в первый год жизни, мм от биомассы зоопланктона, г/м³ в плесах оз. Имандра и водоемах системы р. Пасвик. М.т.с – малотычинковый сиг, с.т.с. – среднетычинковый сиг, г.с. – гибридный сиг, б.м.т.с., м.м.т.с. – быстрорастущий и медленнорастущий малотычинковый сиг

Начиная с третьего года жизни, м.т.с. исследуемых водоемов и гибридный сиг Раякоски должны переходить на бентосный тип питания. У м.т.с. из трех плесов оз. Имандра с трехгодовалого возраста не обнаружено связи между темпом их линейного роста и биомассой бентоса. Также сложно выявить положительную связь между количественными показателями бентоса и линейными приростами у м.т.с. и гибридного сига водоемов системы р. Пасвик. У с.т.с. оз.Имандра и оз. Куэтсьярви, начиная со второго года жизни, не выявлена положительная связь между темпом линейного роста и биомассой зоопланктона.

У быстрорастущих на первом году жизни м.т.с. ЙИ и БоИ (рис. 4б) раньше начинают развиваться половые продукты и, соответственно, раньше уменьшается прирост соматической массы (линейные приросты), нежели у м.т.с. БаИ со второго по седьмой год жизни (по относительным приростам) (рис. 4б, в). При исследовании внутривидовых группировок м.т.с. из разных плесов оз.Имандра выявлена закономерность: чем выше темпы роста рыб (в нашем случае в первый год жизни), тем в более раннем возрасте они созревают. Линейные размеры половозрелых рыб соответствуют оптимальным. М.т.с., созревающий раньше в ЙИ и БоИ имеет меньшие конечные размеры по сравнению с м.т.с. БаИ, которые начинают созревать позже.

Относительно самый большой линейный прирост м.т.с. оз. Виртуовошъяур является причиной более раннего созревания рыб, нежели гибридного сига Раякоски, который растет достоверно медленнее в первый год жизни сига Виртуовошъяура (рис. 4д, е). В оз. Куэтсъярви у различных форм сига наблюдается обратная зависимость между ростом в первые два года жизни и началом созревания: чем выше темпы роста рыб – тем в более позднем возрасте они созревают (рис. 4д, е).

Необходимо сказать, что у м.т.с. трех плесов оз. Имандра с третьего по пятый год жизни наблюдается высокая отрицательная зависимость между размером рыб и их абсолютными и относительными приростами, что приводит почти к одинаковой длине м.т.с. из трех плесов на пятый год жизни (рис. 4а). У сига исследуемых водоемов системы р. Пасвик между размерами рыб и их приростами на третий и четвертый год жизни связи не обнаружено. При этом в пяти- и шестигодовом возрасте наблюдается высокая положительная связь между длиной и приростами сигов: чем больше длина – тем больше прирост на следующий год.

Таким образом, начиная со второго года жизни довольно сложно вычленил какой-либо фактор, который бы определял темпы роста сига в том или ином возрасте.

Количество склеритов (анализ на примере м.т.с. оз. Имандра). Из литературных данных складывается мнение, что на количество склеритов в годовых зонах роста сильнее влияет кормовая обеспеченность, а на расстояние между склеритами – температура воды (Ваганов, 1978). Температурные показатели воды в разных плесах оз. Имандра в одно и то же время года достоверно не различаются. В нашем случае, прослеживается другая закономерность: чем больше абсолютный прирост длины, тем большее расстояние между склеритами на чешуе и тем меньше их количество в годовом кольце (рис. 4г). Что же касается первого года жизни, то отсутствие разницы в количестве склеритов можно объяснить тем, что м.т.с. оз. Имандра после «вылупления» из икринки не имеет на теле чешуи. Возможно, чешуя у м.т.с. закладывается строго в определенное время и не зависит от размера рыбы. Таким образом, до закладки чешуи м.т.с. БоИ и ЙИ успевают вырастать до больших размеров, нежели м.т.с. БаИ, что также можно отметить на графиках, построенных на основе зависимости длина тела – размер чешуи. В итоге, наши результаты также противоречат некоторым литературным данным, в которых говорится, что в естественных условиях чешуя начинает формироваться при достижении определенных средних размеров (Галкин, 1958).

Выводы

1. Образование внутривидовых узкоспециализированных экологических форм сига происходит в крупных озерах Мурманской области при достаточности доступных ресурсов, что обеспечивает более эффективное их использование. Специализация на определенном виде ресурсов обуславливает морфологические и поведенческие различия, пространственную дифференциацию и, в конечном итоге, различные экологические ниши этих форм.

2. В условиях усиления пищевой конкуренции внутри популяции и/или с видами-вселенцами возможно разнонаправленное развитие структуры популяции сига: а) образование новых симпатрических форм (малотычинковые быстрорастущие сиги литорали и медленнорастущие сиги профундали), б) гибридизация двух форм (среднетычинковые и малотычинковые сиги) вследствие перекрытия их экологических ниш.

3. Различия внутривидовых условий обитания (уровни нагрузки и трофности, изолированность плесов и губ, батиметрия и др.) обуславливают образование внутривидовых группировок сига, различающихся популяционными характеристиками (размерно-весовые, возраст полового созревания).

4. Не выявлено различий в морфологии и размерно-возрастных изменениях чешуи различных форм сига исследуемых водоемов. Показано, что в течение жизни у исследуемых рыб относительный рост различных секторов данной минерализованной структуры неодинаков: передний и боковой секторы чешуи увеличиваются с возрастом, задний сектор в оз. Имандра – уменьшается, в водоемах системы р. Пасвик – практически не меняется; форма чешуи остается постоянной.

5. Для обратных расчислений длины (АС) сига может быть использован любой радиус чешуи. Рекомендуется снимать размеры годовых колец с переднего диагонального радиуса чешуи. Предпочтительно использовать для обратных расчислений длины рыб формулу Розы Ли.

6. Несмотря на выраженные различия в условиях обитания сига исследуемых водоемов, выделяется много общих черт в темпе их линейного роста: половые различия не наблюдаются, самый высокий темп линейного роста характерен для первого года жизни сига, на второй год жизни идет резкое снижение величины абсолютного прироста. Оценки расчисленной длины, сделанные на основе относительных приростов, аналогичны оценкам, сделанных на основе абсолютных приростов. Количество склеритов, формирующихся за каждый год на чешуе, связано с абсолютными приростами рыб.

7. Прямых данных о замедлении темпов роста в связи с созреванием гонад у сигов исследуемых водоемов не получено. Снижение темпов роста наблюдается у сига после массового нереста, что может быть обусловлено высокими энергозатратами процесса воспроизводства.

8. Темп линейного роста сига изученных водоемов в большей степени определяется уровнем трофности мест их обитания и в меньшей степени – иными факторами (уровень токсичной нагрузки, морфология водоема и др.).

9. Более высокий темп линейного роста сига в первый год жизни почти во всех исследованных водоемах приводит к более раннему вступлению его в нерестовое стадо и определяет меньшие конечные размеры сига в этих водоемах. В оз. Куэтсьярви наблюдается обратная зависимость: чем медленнее растут сиги – тем раньше они созревают.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации из перечня рецензируемых научных журналов и изданий для опубликования основных научных результатов диссертаций

1. Зубова, Е.М. Морфология чешуи и рост сига *Coregonus lavaretus* (Coregonidae) Йокостровской Имандры / Е.М. Зубова, Н.А. Кашулин // Вестник МГТУ. Труды Мурманск. гос. техн. ун-та. – 2014. – Т. 17. – № 1. – С. 139–152.

2. Зубова, Е.М. Особенности роста и морфологии чешуи малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (Coregonidae) озера Имандра в условиях интенсивного техногенного загрязнения / Е.М. Зубова, Н.А. Кашулин // Труды Карельского научного центра. – 2014. – № 5. – С. 140–149.

3. Зубова, Е.М. Линейный рост малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.) (Coregonidae) Бабинской Имандры (оз. Имандра) / Е.М. Зубова, Н.А. Кашулин, П.М. Терентьев // Биология внутренних вод. – 2015. – № 1. – С. 81–92.

Другие публикации

4. Зубова, Е.М. Особенности и закономерности темпа роста сига Бабинской Имандры в различных условиях антропогенной нагрузки / Е.М. Зубова, Н.А. Кашулин // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: материалы междунар. науч.-практ. конф. Перм. гос. нац. исслед. ун-та. – Пермь, 2013. – С. 109–114.

5. Зубова, Е.М. Рост сига губы Молочная плеса Бабинская Имандра / Е.М. Зубова // Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов: материалы Первой научной школы молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 100-летию со дня рождения проф. П.А. Моисеева. – М.: Изд-во ВНИРО, 2013. – С. 365.

6. Зубова, Е.М. Морфология чешуи сига Экостровской Имандры / Е.М. Зубова, Н.А. Кашулин // «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса»: материалы IV Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 80-летию со дня основания ФГУП «Всероссийского

научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии». – М.: Изд-во ВНИРО, 2013. – С 56 – 62.

7. Зубова, Е.М. Сиг *Coregus lavaretus* (Coregonidae) Бабинской Имандры (Мурманская область, Россия) / Е.М. Зубова, П.М. Терентьев, Н.А. Кашулин // Труды Кольского научного центра РАН. Прикладная экология Севера. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2013. – Выпуск 1. – С. 139–152.

8. Зубова, Е.М. Современное состояние ихтиофауны Бабинской Имандры / П.М. Терентьев, Н.А. Кашулин, Е.М. Зубова, И.М. Королева // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: сб. тр. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2012. – С. 235–239.

9. Зубова, Е.М. Питание малотычинковых сегов *Coregus lavaretus* (L.) в оз. Имандра / Королева И.М., Терентьев П.М., Кашулин Н.А., Зубова Е.М. // Материалы междунар. науч.-техн. конф. – Мурманск: Изд-во Мурманск. гос. техн. ун-та, 2013. – С. 249 – 252.

10. Зубова, Е. М. Современные данные о росте малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (Coregonidae) оз. Имандра / Е. М. Зубова, Н. А. Кашулин // Современные проблемы экологии и природопользования: Сб. науч. статей. – Мурманск: Изд-во Мурманск. гос. техн. ун-та, 2014. – С. 188–192.

11. Зубова, Е.М. Современные особенности линейного роста сига *Coregonus lavaretus* (Coregonidae) оз. Куэтсъярви в условиях интенсивного техногенного загрязнения / Е. М. Зубова, Н.А., Кашулин, П.М. Терентьев // Материалы второй Всероссийской конференции с международным участием «Современное состояние биоресурсов внутренних вод». – Борок – Москва, 2014. – С. 195 – 203.

12. Zubova, E.M. Growth features of different ecological forms of whitefish *Coregonus lavaretus* in Kuetsjarvi Lake / E.M. Zubova, N.A. Kashulin, P.M. Terentjev // 12th international symposium on the biology and management of Coregonid fishes: abstracts. – Irkutsk, 2014. – P. 9.

13. Zubova, E.M. Whitefish populations of Murmansk region under long-term pollution / P.M. Terentjev, N.A. Kashulin, E.M. Zubova // 12th international symposium on the biology and management of Coregonid fishes: abstracts. – Irkutsk, 2014. – P. 81.