

УДК 597.553.2.574.3

ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ МАЛОТЫЧИНКОВОГО СИГА *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.) (Coregonidae) БАБИНСКОЙ ИМАНДРЫ (оз. ИМАНДРА)

© 2015 г. Е. М. Зубова, Н. А. Кашулин, П. М. Терентьев

Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН,
184209 г. Апатиты, Мурманская обл., Академгородок, 14а,
e-mail: zubova@inep.ksc.ru

Поступила в редакцию 10.07.2013 г.

Исследовано изменение структуры уловов и темпа роста малотычинкового сига из фоновых участков оз. Имандра (Бабинской Имандры) в разные периоды трансформации водоема (1996–1997 и 2011 гг.). Установлено сокращение числа возрастных групп сига с достоверным увеличением его наблюдаемых размерно-массовых и расчетных характеристик длины по Смиту. Увеличение темпов роста привело к закономерно более раннему достижению оптимальных линейных размеров впервые нерестящихся рыб и более раннему возрасту вступления самцов и самок в нерестовую часть популяции. Влияния наступления полового созревания у сига на темп его роста не обнаружено.

Ключевые слова: фоновый район, оз. Имандра, малотычинковый сиг *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.), темп линейного роста.

DOI: 10.7868/S0320965215010155

ВВЕДЕНИЕ

Озеро Имандра — один из крупнейших запольных водоемов (площадь 880 км²), на водосборной территории которого расположены предприятия горно-перерабатывающей и металлургической промышленности, энергетики, транспорта и их инфраструктуры. Мощное многофакторное антропогенное воздействие на фоне меняющихся климатических условий обусловило изменения гидрохимических параметров водоема и трансформацию структурно-функциональной организации его экосистемы. Изменения затронули и рыбную часть населения водоема [1, 4, 14, 19–25, 31, 34]. Эти процессы имеют выраженную зональность, обусловленную сложной морфологией водоема и локализацией сточных вод, поступающих в оз. Имандра из различных источников [1]. С середины 1990-х годов происходит снижение интенсивности аэротехногенного загрязнения и объемов сбросов токсичных отходов в озеро, но в последнее 10-летие интенсифицируются процессы эвтрофикации.

Выявление техногенной составляющей в многофакторных процессах трансформации водоема возможно лишь сравнительными методами [11, 12], поэтому актуально изучение современного состояния ихтиофауны фоновых районов оз. Имандра, для которых характерны минимальные уровни антропогенных воздействий.

Плес Бабинская Имандра — наиболее удаленная от индустриальных центров и не испытывающая прямого химического загрязнения часть озера. Однако с 1973 г. в губу Молочная сбрасываются подогретые воды Кольской АЭС, работающей по прямоточной системе охлаждения. Зона устойчивого распространения подогретых вод ограничивается в основном акваторией губы (юго-восточная часть плеса Бабинская Имандра) [1, 15].

Состояние рыбной части сообщества плеса Бабинская Имандра исследовали в 1996–1997 гг. в восточной и западной (условно чистых) частях [1]. Основное внимание в этих исследованиях уделялось доминирующему ихтиокомплексу плеса — сиговым рыбам, в частности сигу *Coregonus lavaretus* (L.), который рекомендован для оз. Имандра как тест-объект ихтиологического мониторинга [1, 20]. Для корректной оценки современного состояния популяции сига плеса отобраны ихтиологические пробы в 2011 г. в тех же участках, как и в 1996 и 1997 гг. Подробно изучены особенности роста сига. Рост рыб — суммарное выражение многих сторон экологии особей и своеобразный индикатор состояния популяции в целом [5, 26].

Цель работы — сравнить линейный рост сига Бабинской Имандры в разные периоды антропогенной трансформации водоема (1996–1997 и 2011 гг.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Имандра состоит из трех в значительной мере самостоятельных озер (плесов) — Большой, Йокостровской и Бабинской Имандры, соединяющихся между собой узкими проливами. Плес Бабинская Имандра расположен в юго-западной части оз. Имандра и простирается в широтном направлении. Его акватория имеет сложную изрезанную форму. Основную площадь занимают глубины 10–15 (25.2%) и 15–20 м (20.4%), максимальная глубина в этом плесе 43.5 м [1, 25, 33].

Материал в 1996–1997 и в 2011 гг. отбирали в августе–сентябре в акватории плеса Бабинская Имандра в районе западной, южной и восточной оконечностей о. Хорт (67°51.355' с.ш., 32°12.668' в.д.) и губе Кунчаст (67°41.714' с.ш., 32°24.410' в.д.). Рыбу отлавливали ставными жаберными донными сетями из нейлонового монофиламента стандартной 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 (на глубине 1.5–3 м) устанавливали по 1–2 сети перпендикулярно берегу в местах с песчано-гравийными отмелями и крупными валунными отложениями. В профундальной зоне с глубинами >18 м использовали до 10 сетей. В пелагической зоне водоема для отбора ихтиологического материала применяли плавные сети высотой 3 м.

Материал обрабатывали по стандартной методике [27]. Массу рыб определяли с точностью до 1 г, общую длину (AB), длину по Смиру (AC) и промысловую длину (AD) измеряли с помощью ихтиологической линейки с точностью до 1 мм. Для выделения внутривидовых форм у исследуемых сегов в 2011 г. подсчитывали количество тычинок на первой жаберной дуге [27, 29, 38]. В 1996–1997 гг. внутривидовые формы не выделяли.

Для определения возраста и темпов линейного роста исследован чешуйный материал сига за 1996–1997 гг. (114 экз.) и 2011 г. (140 экз.) [2, 3, 8, 28, 35]. Исследованием чешуйного материала за разные годы занимался один оператор. Склериты каждого годового кольца подсчитывали по переднему радиусу чешуи [3].

Темп роста расчисляли с использованием формулы Розы Ли по переднему диагональному радиусу чешуи [2, 9, 35]:

$$L_i = L_c (S_i / S_c) + a(1 - S_i / S_c), \quad (1)$$

где S_c — радиус чешуи данной рыбы в момент ее поимки, S_i — радиус чешуи этой особи в возрасте i лет, L_c — длина рыбы в момент поимки, L_i — длина рыбы в возрасте i лет, a — постоянная величина. Для характеристики темпов роста использовали формулу удельной скорости Шмальгаузена—

Броди, учитывающую нарастание длины по сложным процентам [5, 17, 37]:

$$C_i = \frac{\lg l_2 - \lg l_1}{0.4343(t_2 - t_1)}, \quad (2)$$

где C_i — удельная скорость роста, l_1, l_2 — значения исследуемых длин, т.е. длины в начале и конце отрезка времени, за который вычисляется удельная скорость роста, 0.4343 — модуль перехода от натуральных логарифмов к десятичным, t_1, t_2 — показатели времени от начала роста рыбы (от выхода из икры) до начала и конца отрезка времени, за который вычисляется удельная скорость роста. Периоды роста описывали по формуле константы роста И.И. Шмальгаузена, предполагающей, что произведение удельной скорости роста на время, прошедшее с начала роста, — постоянная величина для отдельных периодов роста, на которые распадается развитие всякого живого [17, 35, 37]:

$$C_{ii} = \frac{\lg l_2 - \lg l_1}{0.4343(t_2 - t_1)} \frac{t_2 + t_1}{2}, \quad (3)$$

где C_{ii} — константа роста; $l_1, l_2, 0.4343, t_1, t_2$ — как в формуле (2).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Состав уловов сига. В уловах 2011 г. экземпляры сига представлены одной формой — с числом жаберных тычинок короткой утолщенной у основания формы на первой дуге от 16 до 28 (в среднем 22.4 ± 0.2), что позволяет отнести исследованных сегов к малотычинковым сигам *C. lavaretus lavaretus* (L.) с придонным и донным типами питания [29, 38]. Далее предполагается, что и в 1996–1997 гг. на этих участках обитал только малотычинковый сиг. В оз. Имандра обитает также среднетычинковый сиг (планктофаг) [29]. Но основная часть его популяции приурочена к северному плесу — Большой Имандре, что определяется высокой трофностью данного участка озера и большими значениями биомассы зоопланктона по сравнению с Бабинской Имандрой [10].

Сиги Бабинской Имандры в уловах 1996–1997 гг. представлены девятью возрастными группами: от 2+ до 10+, рыбы в возрасте $<5+$ лет составляли 32% выборки, старше 7+ встречались единично (преимущественно самки). В уловах 2011 г. отмечено семь возрастных групп: от 1+ до 7+, рыбы $<5+$ лет составляли 61%. Фотографии чешуи исследуемого сига разного возраста приведены на рис. 1. Соотношение полов в выборках близко (1:1). Доля особей, готовящихся к нересту (III–IV стадии развития гонад), в выборке 1996–1997 гг. составила 33%, в 2011 г. она была ниже — 19% (рис. 2).

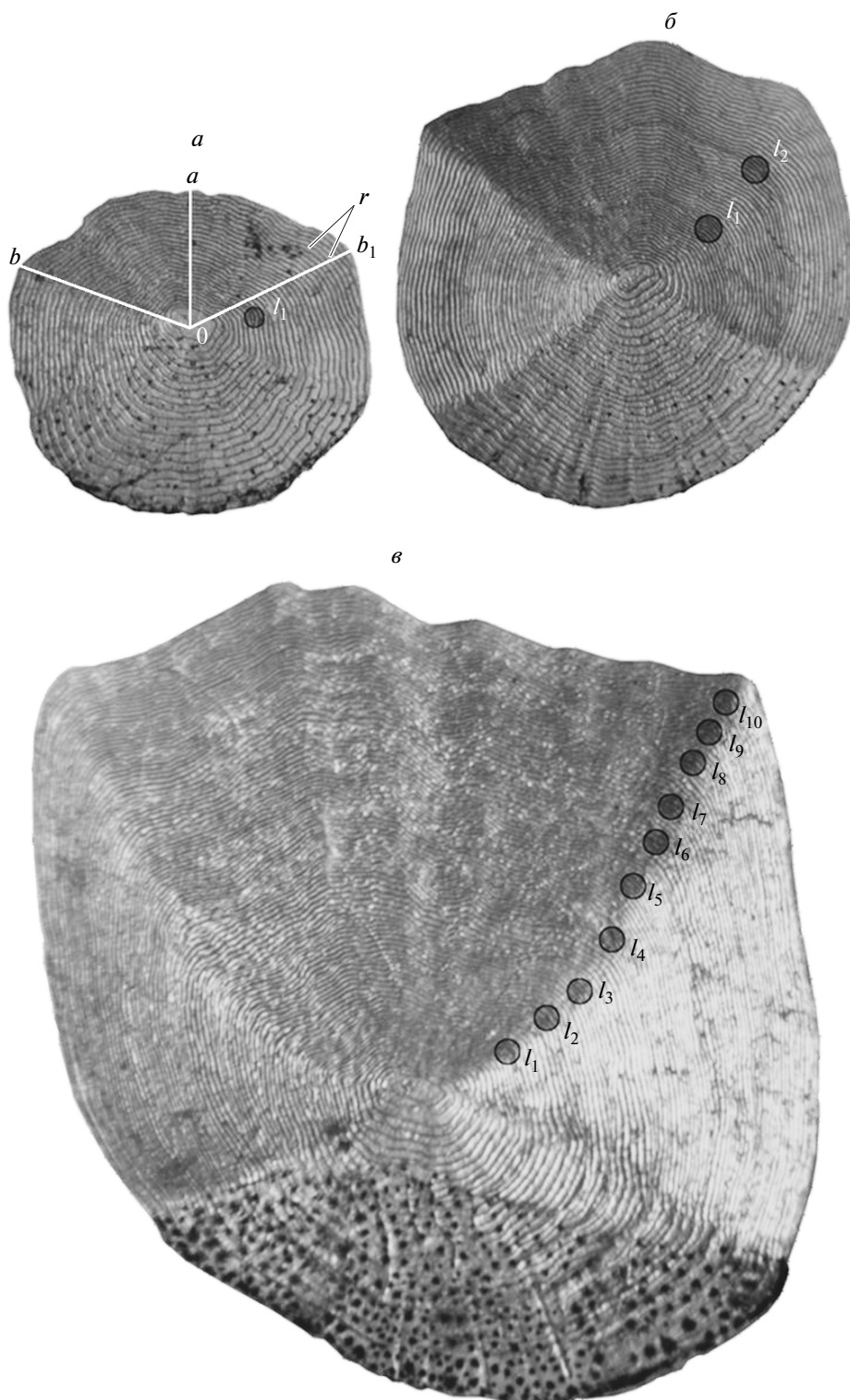


Рис. 1. Чешуя сига *Coregonus lavaretus lavaretus* в разном возрасте в выборках 1996–1997 и 2011 гг. (плес Бабинская Имандра): *a* – 1+, *б* – 2+, *в* – 10+ (*AC* = 165, 197 и 335 мм соответственно); *ao* – передний радиус чешуи, *bo*, *b1o* – передние диагональные радиусы чешуи, *l1*–*l10* – годовые зоны роста, *r* – склериты (по работе [3]). Увеличение окуляра $\times 10$, объектива $\times 1.0$.

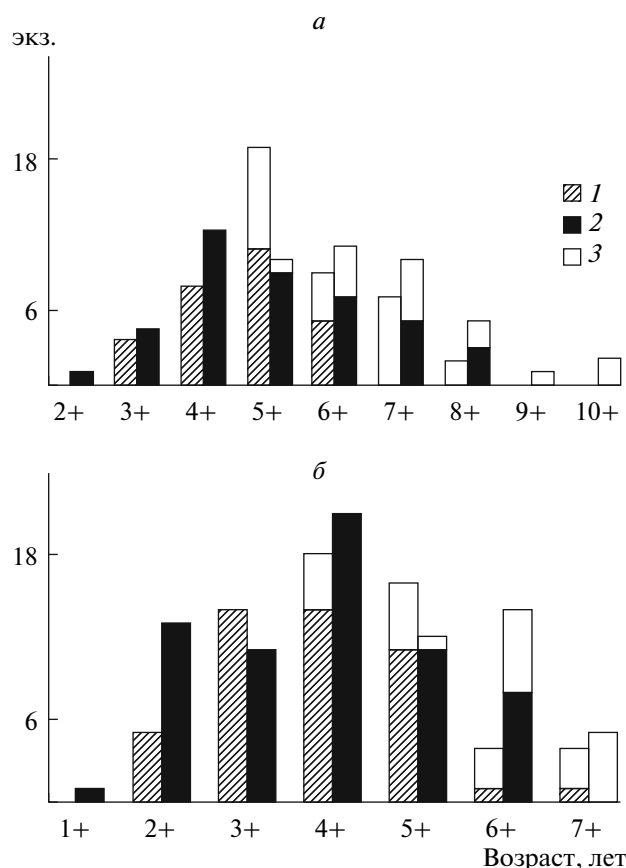


Рис. 2. Возрастной и половой состав малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* плеса Бабинская Имандра в выборках 1996–1997 (а) и 2011 гг. (б): 1 – самцы, 2 – самки, 3 – количество рыб с третьей и четвертой стадиями зрелости гонад. По оси ординат – количество рыб.

В 1996–1997 гг. наиболее раннее половое созревание самцов и самок сига наблюдалось в возрасте 5+. Доля половозрелых самцов в этом возрасте составляла 42%, самок – 10%. В более старших возрастных группах доля участвующих в нересте самцов увеличивалась и в возрасте 7+... 8+ достигала 100%. Самки (единичные экземпляры) старших возрастных групп (9+ и 10+) все участвовали в нересте. Доля готовящихся к нересту самок в возрастных группах 6+... 8+ составляла 36–50%. В 2011 г. впервые нерестящиеся самцы встречались в возрасте 4+ (22%), самки – 5+ (8%). Доля сегов, участвующих в нересте в возрасте 6+ и 7+, была у самцов соответственно 31 и 75%, у самок – 43 и 100% (рис. 2).

В уловах 1996–1997 гг. сига присутствовали длиной 135–353 (в среднем 267 ± 4.1) мм и массой 20–539 (212 ± 10.1) г, в 2011 г. – длиной 150–436 (266 ± 4.8) мм и массой 29–1350 (249 ± 16.2) г (рис. 3). Средние размерно-массовые показатели сегов по возрастным группам в 2011 г. были достоверно выше, чем в 1996 и 1997 гг. (табл. 1).

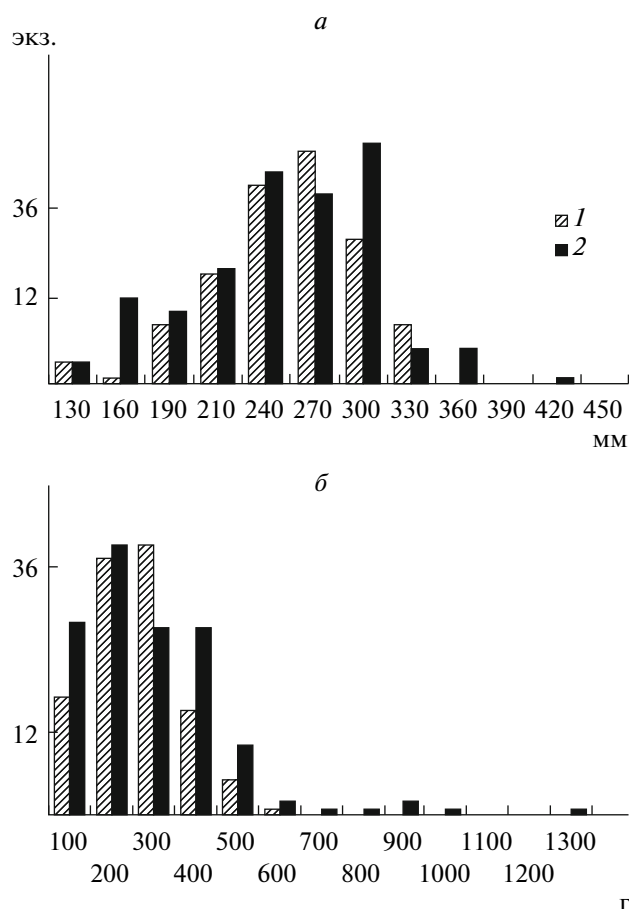


Рис. 3. Размерный (а) и массовый (б) составы малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* плеса Бабинская Имандра в выборках 1996–1997 (1) и 2011 гг. (2).

Темп роста. Зависимость между размерами тела (АС) и чешуи сегов как за 1996–1997 гг., так и за 2011 г. лучше описывается уравнением степенной регрессии (рис. 4). Линия регрессии не проходит через начало координат, поэтому предпочтительнее использовать для обратных расчислений длины формулу Ли [2]. Затем находим формулу для обратного расчисления длины рыб за 1996–1997 гг.: $\ln L_i = \ln 44.08 + (\ln L_n - \ln 44.08) \times (\ln R_i / \ln R_n)$ и за 2011 г.: $\ln L_i = \ln 36.97 + (\ln L_n - \ln 36.97) \times (\ln R_i / \ln R_n)$. Результаты обратных расчислений длины по регрессионному методу приведены в табл. 2, где “феномен” Ли не проявляется.

Сравнение расчетных значений длины тела по Смитсу показало, что сига из уловов 2011 г. на протяжении жизни имели большие, чем у особей выборки 1996–1997 гг., значения средних годовых приростов со второго по седьмой год жизни (табл. 2). При этом в выборке как 1996–1997 гг., так и 2011 г. самый высокий темп роста характерен для первого года жизни сегов.

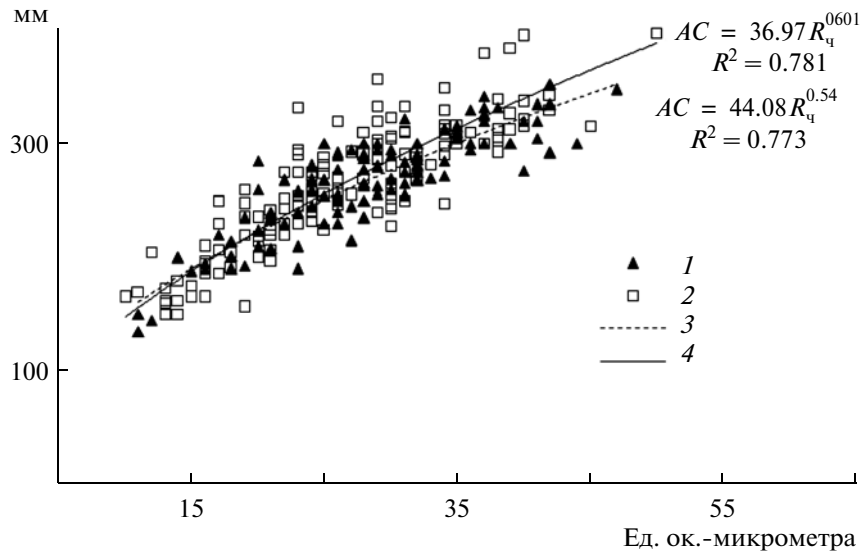


Рис. 4. Зависимость длины тела (мм) от длины переднего диагонального радиуса чешуи (ед. ок.-микромметра) малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* плеса Бабинская Имандра в 1996–1997 (1, 3) и 2011 гг. (2, 4).

Наибольшие значения удельной скорости роста (C_r) отмечены для сегов с первого по второй год жизни (табл. 2). Со второго по седьмой годы жизни удельная скорость роста была выше у сегов из уловов 2011 г. Таким образом, у сегов из уловов 2011 г. средняя расчисленная длина к семигодовалому возрасту составила 332 мм, в то время как из уловов 1996–1997 гг. особи в десятигодовалом возрасте имели среднюю длину 313 мм.

Количество склеритов, формирующихся за каждый год на чешуе у исследуемых сегов, связано с годовыми приростами рыб, максимальное их число формируется на первом году жизни (табл. 3). Как в 1996–1997, так и в 2011 гг. для обоих показателей характерны высокие значения коэффициента вариации (C_v), которые увеличиваются для первой выборки с первого по седьмой год жизни, для второй — с первого по шестой. У чешуи сига в возрасте 1+ в первом годовом кольце отмечено 9 склеритов, в возрасте 2+ — 20 (рис. 1). Большее количество склеритов характерно для сегов из уловов 2011 г. со второго по пятый год жизни, хотя достоверно эти различия наблюдались только у двух возрастных групп (три и четыре года). С увеличением возраста у сегов происходит снижение числа склеритов.

Половые различия в темпе роста не выявлены (табл. 4). Впервые созревающие самцы и самки сига в выборке 1996–1997 гг. встречались в возрасте 5+, массовый нерест у самцов происходил в возрасте 5+, у самок — 7+. При этом анализ темпов роста самцов и самок данной выборки показал, что период снижения роста наступает только у самок на восьмом году жизни. В выборке 2011 г. возраст впервые нерестящихся самцов составил

4+, самок — 5+, массовый их нерест происходил в возрасте 5+ и 6+ соответственно. Снижение темпов роста у самцов и самок здесь не отмечено.

Таким образом, как в 1996–1997, так и в 2011 гг. выявить связь наступления полового созревания и темпа линейного роста малотычинковых сегов Бабинской Имандры сложно из-за неодновременного растянутого созревания и не ежегодно проходящего нереста [28–30, 36]. Раздельно проанализированы особенности роста в течение жизни сегов в возрасте 4+, 5+ и 6+, готовящихся к нересту в текущем году при условии, что они созревают впервые, и пропускающих его [28] (табл. 5).

Готовящиеся к нересту самцы выборки 1996–1997 гг. возраста 5+ росли достоверно быстрее, чем не нерестящиеся, начиная со второго года жизни (табл. 5). У нерестящихся самок этого возраста были значительно большие приросты, начиная с трехгодовалого возраста. В итоге, в возрасте 5+ особи, готовящиеся к нересту, имели большую длину, чем не нерестящиеся. В возрасте 6+ рост участвующих и не участвующих в нересте сегов достоверно не различался, что также характерно и для сегов рассматриваемых возрастов современной популяции 2011 г. В обеих выборках среднее число склеритов текущего года у впервые нерестящихся сегов достоверно не отличалось от количества склеритов у не нерестящихся рыб (табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У малотычинкового сига плеса Бабинская Имандра в 2011 г. по сравнению с 1996–1997 гг. в результате снижения техногенной нагрузки на

Таблица 1. Длина (мм) и масса (г) малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.) плеса Бабинская Имандра в выборках 1996–1997 и 2011 гг.

Годы	Возраст, лет									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
Длина										
1996–1997	—	$\frac{155 \pm 11.6}{135-188(4)}$	$\frac{199 \pm 3.7}{190-220(9)}$	$\frac{244 \pm 4.6}{208-285(23)}$	$\frac{267 \pm 4.3}{215-322(30)}$	$\frac{281 \pm 3.7}{252-320(21)}$	$\frac{313 \pm 3.8}{295-348(17)}$	$\frac{319 \pm 11.4}{270-353(7)}$	$\frac{290.0}{-}$	$\frac{325 \pm 10.0}{315-335(2)}$
2011	$\frac{165}{-}$	$\frac{183 \pm 5.8}{150-240(19)}$	$\frac{225 \pm 6.2}{150-272(26)}$	$\frac{270 \pm 4.5}{205-312(39)}$	$\frac{293 \pm 5.8}{240-343(28)}$	$\frac{323 \pm 9.0}{275-395(18)}$	$\frac{346 \pm 14.7}{305-436(9)}$	—	—	—
<i>t</i>	—	$\frac{2.18}{-}$	$\frac{2.32}{-}$	$\frac{3.76}{-}$	$\frac{3.59}{-}$	$\frac{4.58}{-}$	$\frac{2.81}{-}$	—	—	—
Масса										
1996, 1997	—	$\frac{32 \pm 11.3}{20-66(4)}$	$\frac{70 \pm 2.5}{58-84(9)}$	$\frac{137 \pm 8.8}{79-224(23)}$	$\frac{200 \pm 10.7}{98-360(30)}$	$\frac{235 \pm 14.0}{144-430(21)}$	$\frac{342 \pm 15.4}{263-476(17)}$	$\frac{364 \pm 42.5}{240-549(7)}$	$\frac{282.0}{-}$	$\frac{352 \pm 35.5}{316-387(2)}$
2011	$\frac{50}{-}$	$\frac{63 \pm 6.6}{29-144(19)}$	$\frac{122 \pm 9.9}{29-219(26)}$	$\frac{221 \pm 12.1}{87-362(39)}$	$\frac{299 \pm 19.6}{150-521(28)}$	$\frac{438 \pm 47.0}{241-830(18)}$	$\frac{583 \pm 115.4}{311-1350(9)}$	—	—	—
<i>t</i>	—	2.02	$\frac{3.01}{-}$	$\frac{4.87}{-}$	$\frac{4.51}{-}$	$\frac{4.41}{-}$	$\frac{2.83}{-}$	—	—	—

Примечание. Здесь и в табл. 3: над чертой — среднее значение и его ошибка, под чертой — пределы колебаний, в скобках — количество рыб, экз.; здесь и в табл. 5: *t* — коэффициент Стьюдента, подчеркнуты достоверные различия при уровне значимости *p*: одной сплошной — 0.05, двумя — 0.01, пунктиром — 0.001.

Таблица 2. Результаты обратного расчисления длины (мм) и значения удельной скорости роста (C_l) малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.) плеса Бабинская Имандра в выборках 1996–1997 и 2011 гг.

Показатель	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	l_7	l_8	l_9	l_{10}	Количество рыб, экз.
1996–1997 гг.											
Возраст, лет											
2+	108 ± 4.8	134 ± 9.2	—	—	—	—	—	—	—	—	4
3+	123 ± 3.0	163 ± 6.2	184 ± 5.8	—	—	—	—	—	—	—	9
4+	122 ± 2.8	166 ± 3.2	195 ± 3.4	221 ± 4.7	—	—	—	—	—	—	23
5+	127 ± 2.6	168 ± 2.6	202 ± 3.1	228 ± 3.7	249 ± 4.1	—	—	—	—	—	30
6+	126 ± 2.8	170 ± 3.3	200 ± 2.9	225 ± 3.4	248 ± 3.2	268 ± 3.9	—	—	—	—	21
7+	130 ± 3.2	174 ± 3.6	205 ± 3.6	232 ± 3.8	257 ± 4.7	277 ± 4.4	295 ± 3.6	—	—	—	17
8+	118 ± 3.1	159 ± 3.6	192 ± 4.8	214 ± 6.8	238 ± 6.7	264 ± 6.3	288 ± 9.3	304 ± 11.3	—	—	7
9+	106	146	170	185	206	218	248	264	280	—	1
10+	128 ± 11.0	165 ± 9.6	181 ± 9.3	206 ± 19.2	235 ± 8.7	256 ± 0.0	275 ± 7.6	291 ± 6.8	303 ± 8.7	313 ± 8.2	2
Среднее	124 ± 1.2	166 ± 1.5	198 ± 1.6	225 ± 2.0	249 ± 2.3	269 ± 2.8	290 ± 3.8	298 ± 8.8	296 ± 9.3	313 ± 8.2	—
Прирост	—	42	32	27	24	20	21	8	–2	17	—
C_l	—	0.29	0.17	0.13	0.10	0.08	0.08	0.03	–0.01	0.06	—
2011 г.											
Возраст, лет											
1+	131	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
2+	118 ± 3.1	160 ± 4.7	—	—	—	—	—	—	—	—	19
3+	121 ± 4.3	165 ± 4.3	203 ± 5.5	—	—	—	—	—	—	—	26
4+	119 ± 2.6	168 ± 3.3	215 ± 3.9	251 ± 4.6	—	—	—	—	—	—	39
5+	115 ± 3.2	163 ± 3.9	206 ± 5.1	244 ± 5.7	276 ± 5.8	—	—	—	—	—	28
6+	119 ± 3.5	166 ± 3.7	205 ± 4.8	246 ± 6.4	278 ± 7.1	305 ± 7.9	—	—	—	—	18
7+	110 ± 3.7	156 ± 5.0	202 ± 10.7	236 ± 11.2	271 ± 12.4	302 ± 13.3	332 ± 14.4	—	—	—	9
Среднее	118 ± 1.4	164 ± 1.7	208 ± 2.4	246 ± 3.0	276 ± 4.2	304 ± 6.7	332 ± 14.4	—	—	—	—
Прирост	—	46	44	38	30	28	28	—	—	—	—
C_l	—	0.30	0.24	0.17	0.11	0.10	0.09	—	—	—	—
$t_{\text{расчисленная}}$ длина 1996–1997 и 2011 гг.	3.20	0.86	3.54	6.13	6.08	5.67	4.04	—	—	—	—

Примечание. Приведены средние значения и их ошибки.

Таблица 3. Количество склеритов в каждом годовом кольце и коэффициент вариации их числа и средних годовых приростов малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.) плеса Бабинская Имандра в выборках разных лет

Возраст, годы	Количество склеритов		<i>t</i>	Коэффициент вариации			
	1996–1997 гг.	2011 г.		склеритов	прироста	склеритов	прироста
				1996–1997 гг.		2011 г.	
1	$\frac{13 \pm 0.3}{7-19(114)}$	$\frac{14 \pm 0.3}{6-28(140)}$	0.47	21.75	20.67	25.01	25.54
2	$\frac{12 \pm 0.3}{6-22(114)}$	$\frac{13 \pm 0.3}{6-23(139)}$	0.95	24.15	27.00	27.51	24.61
3	$\frac{11 \pm 0.3}{5-18(110)}$	$\frac{12 \pm 0.4}{6-25(120)}$	<u>2.40</u>	27.46	29.51	32.45	27.46
4	$\frac{10 \pm 0.3}{5-20(101)}$	$\frac{12 \pm 0.4}{6-26(94)}$	<u><u>3.40</u></u>	29.82	31.58	31.56	27.79
5	$\frac{10 \pm 0.3}{5-16(78)}$	$\frac{11 \pm 0.4}{6-21(55)}$	1.20	27.28	31.02	30.31	27.72
6	$\frac{10 \pm 0.5}{5-19(48)}$	$\frac{9 \pm 0.7}{4-20(27)}$	0.93	34.81	34.01	39.61	33.54
7	$\frac{10 \pm 0.3}{6-17(27)}$	$\frac{9 \pm 0.8}{4-20(27)}$	1.40	31.62	41.26	23.14	22.89
8	$\frac{9 \pm 0.5}{7-12(10)}$	—	—	19.57	37.10	—	—
9	$\frac{9 \pm 0.6}{8-10(3)}$	—	—	11.11	19.00	—	—
10	$\frac{8 \pm 0.5}{7-8(2)}$	—	—	9.43	7.27	—	—

оз. Имандра и увеличения его трофности, наблюдается сокращение числа возрастных групп с достоверным увеличением наблюдаемых размерно-массовых характеристик. Сиги из уловов 2011 г. имели большие приросты длины со второго по седьмой год жизни, что могло быть причиной сокращения числа возрастных групп в преднерестовых скоплениях сига от 10+ до 7+ с преобладанием рыб моложе шести лет [5]. Сокращение числа возрастных групп, возможно, также связано с высокой промысловой нагрузкой на оз. Имандра и изъятием более крупных особей, что в свою очередь привело к изменению темпа роста сига [16, 26, 32].

Число склеритов, образующихся за каждый год жизни у сигов исследуемых выборок, тесно связано с их ростом (как и у многих видов рыб) [13, 18]. Большее число склеритов у сигов из уловов 2011 г. по сравнению с 1996–1997 гг. может быть следствием соответствующих различий в росте рыб обеих выборок.

В результате увеличения темпов роста у сигов в последнее десятилетие по сравнению с 1996–1997 гг. наблюдается смещение начала полового созревания самцов и самок на более ранний возраст. Впервые нерестящиеся сиги Бабинской Имандры как в 1996–1997 гг., так и в 2011 г. в основном достигали линейных размеров, которые характерны для впервые нерестящихся сигов из чистых водоемов: самцы – 27–28 см, самки – 28–30 см [28–30].

В выборке 1996–1997 гг. среди сигов в возрасте 6+ были две особи, которые созрели при меньших длинах: самец – 255 мм и самка – 256 мм (табл. 5), в выборке 2011 г. – самец в возрасте 4+ при длине 245 мм. Масса нерестящихся самцов в оба периода в среднем была 250 г, самок в 1996–1997 гг. – 260 г, в 2011 г. – 370 г.

Прямых данных о замедлении темпов роста в связи с созреванием гонад у сигов из исследуемых выборок нет, что также отмечено Ю.С. Решетниковым [28] для чунозерских сигов. Он указывал на возможность связи у не ежегодно проходящего

Таблица 4. Средние значения расчисленной длины, удельной скорости роста Шмалгаузена–Броди и константы роста по Шмалгаузену (C_H) самцов и самок малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.) плеса Бабинская Имандра в выборках 1996–1997 и 2011 гг.

Показатель	Возраст, годы										количество рыб, экз.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
АС, мм Прирост C_I C_{II}	Самцы 1996–1997 гг.										
	126 ± 1.8	170 ± 2.0	200 ± 2.3	229 ± 2.8	251 ± 3.4	272 ± 3.4	297 ± 3.8	321 ± 10.6	—	—	50
	—	44	30	29	22	21	25	24	—	—	
	—	0.30	0.16	0.13	0.09	0.08	0.09	0.08	—	—	
	—	0.44	0.41	0.46	0.41	0.45	0.57	0.58	—	—	
АС, мм Прирост C_I C_{II}	Самки 1996–1997 гг.										
	123 ± 1.7	165 ± 2.0	196 ± 2.2	221 ± 2.8	247 ± 3.2	268 ± 4.0	287 ± 5.2	292 ± 9.8	296 ± 9.3	313 ± 8.2	59
	—	42	31	25	26	21	19	5	4	17	
	—	0.29	0.17	0.12	0.11	0.08	0.07	0.02	0.01	0.06	
	—	0.44	0.42	0.43	0.50	0.44	0.45	0.13	0.11	0.55	
АС, мм Прирост C_I C_{II}	Самцы 2011 г.										
	117 ± 2.1	164 ± 2.4	206 ± 3.1	241 ± 4.4	264 ± 5.7	285 ± 12.8	310 ± 11.1	—	—	—	62
	—	47	42	35	23	21	25	—	—	—	
	—	0.33	0.23	0.16	0.09	0.08	0.08	—	—	—	
	—	0.50	0.58	0.55	0.41	0.42	0.54	—	—	—	
АС, мм Прирост C_I C_{II}	Самки 2011 г.										
	119 ± 2.0	166 ± 2.3	211 ± 3.4	251 ± 4.1	285 ± 5.6	312 ± 7.4	344 ± 20.8	—	—	—	76
	—	47	45	40	34	27	32	—	—	—	
	—	0.33	0.24	0.17	0.13	0.09	0.10	—	—	—	
	—	0.50	0.60	0.60	0.57	0.51	0.64	—	—	—	

Примечание. Приведены средние значения и их ошибки; жирным выделены значения, характеризующие период снижения роста.

Таблица 5. Сравнение темпов линейного роста нерестящихся (III, IV стадии зрелости) и не нерестящихся (II, III–IV стадия зрелости) особей малотельного сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.) плеса Бабинская Имандра в разном возрасте в выборках 1996–1997 и 2011 гг.

Пол, возраст	Стадия зрелости	Длина рыб, мм						Количество рыб, экз.	
		расчисленная							
		l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6		
Самцы, 5+	II	63 ± 4.7	108 ± 3.0	150 ± 2.2	187 ± 2.4	223 ± 2.9	—	253 ± 7.3	11
	III, IV	68 ± 3.1	121 ± 3.8	168 ± 4.5	216 ± 3.9	250 ± 2.4	—	286 ± 6.2	8
	t	0.72	<u>2.79</u>	<u>3.49</u>	<u>6.31</u>	<u>7.28</u>	—	<u>3.51</u>	—
	II	75 ± 4.5	117 ± 3.4	161 ± 4.0	199 ± 2.7	234 ± 1.2	—	264 ± 5.8	9
	III, IV	58	106	184	222	271	—	290	1
Самцы, 6+	t	—	—	—	—	—	—	—	—
	II	76 ± 3.5	119 ± 3.7	159 ± 3.8	197 ± 4.5	225 ± 3.6	258 ± 1.7	279 ± 5.6	4
	III, IV	63 ± 4.3	116 ± 4.2	162 ± 3.5	197 ± 2.5	235 ± 4.3	263 ± 2.2	286 ± 8.5	5
	t	2.27	0.39	0.50	0.04	1.74	1.65	0.78	—
	II	59 ± 2.6	108 ± 5.7	144 ± 3.5	174 ± 2.9	214 ± 5.1	245 ± 3.8	279 ± 5.7	7
Самки, 6+	III, IV	57 ± 6.0	104 ± 2.2	144 ± 2.3	191 ± 10.8	228 ± 6.0	265 ± 9.0	285 ± 13.3	4
	t	0.40	0.72	0.79	1.52	1.79	2.03	0.41	—
	1996—1997 гг.								
	2011 г.								
	II	65 ± 4.1	120 ± 3.9	183 ± 3.6	234 ± 3.5	—	—	270 ± 6.9	14
Самцы, 4+	III, IV	77 ± 4.7	131 ± 0.9	206 ± 10.9	265 ± 11.5	—	—	275 ± 11.7	4
	t	1.91	<u>2.28</u>	2.0	<u>2.63</u>	0.23	—	0.38	—
	II	58 ± 4.8	101 ± 2.6	152 ± 3.9	203 ± 4.3	252 ± 2.6	—	279 ± 8.2	11
	III, IV	63 ± 1.2	118 ± 5.3	161 ± 6.2	209 ± 4.6	257 ± 6.9	—	279 ± 12.4	5
	t	1.91	<u>2.81</u>	1.12	1.12	0.80	—	0.01	—
Самки, 5+	II	65 ± 5.6	115 ± 3.9	175 ± 4.6	232 ± 4.9	278 ± 4.3	—	304 ± 11.6	11
	III, IV	83	139	185	241	287	—	315	1
	t	—	—	—	—	—	—	—	—
	II	72 ± 8.3	120 ± 5.6	164 ± 1.9	219 ± 3.7	267 ± 3.1	313 ± 5.1	322	8
	III, IV	65 ± 7.1	113 ± 6.5	165 ± 5.4	213 ± 6.1	261 ± 4.9	298 ± 2.6	332 ± 16.2	6
Самки, 6+	t	0.70	0.77	0.28	0.98	0.98	<u>2.59</u>	0.49	—

Таблица 6. Сравнение среднего количества склеритов текущего незавершенного годового кольца нерестящихся (III, IV стадии зрелости) и не нерестящихся (II стадия зрелости) особей малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* (L.) плеса Бабинская Имандра в выборках 1996–1997 и 2011 гг.

Возраст	Самцы			Самки		
	II	III, IV	<i>t</i>	II	III, IV	<i>t</i>
4+	8 ± 2.1(14)	9 ± 1.3(4)	0.23	—	—	—
5+	9 ± 0.7(11)	10 ± 1.1(8)	0.61	8 ± 1.2(9)	10(1)	—
	7 ± 1.2(11)	8 ± 1.0(5)	0.74	6 ± 1.3(11)	7(1)	
6+	7 ± 0.9(4)	7 ± 0.5(5)	—	9 ± 1.2(4)	8 ± 0.6(7)	0.60
	—	—		6 ± 0.9(8)	8 ± 1.6(6)	0.65

Примечание. Над чертой — 1996–1997 гг., под чертой — 2011 г., в скобках — количество рыб.

нереста и чередования годов быстрого и медленного роста самцов и самок. Это можно проследить только на единичных экземплярах самок с восьмого по десятый год жизни в 1996–1997 гг. (табл. 4). У сига в 2011 г. чередования годов быстрого и медленного роста не наблюдали, что, возможно, связано со снижением продолжительности жизни сига и с тем, что большая часть участвующих в нересте (III–IV стадия развития гонад) экземпляров были впервые нерестящимися.

При исследовании впервые нерестящихся сига обеих выборок выявлена закономерность: чем выше темпы роста рыб, тем в более раннем возрасте они созревают (табл. 5). Описываемая зависимость — одна из форм связи между темпом роста и скоростью полового созревания, отмечаемой у рыб в природных условиях [6, 7, 14, 26, 29, 39].

Выводы. Для малотычинкового сига плеса Бабинская Имандра в последнее десятилетие отмечено увеличение темпов роста. Причиной выявленных особенностей может быть усиление процессов антропогенного эвтрофирования озера. Сокращение числа возрастных групп сига, вероятно, обусловлено как сохраняющейся на высоком уровне антропогенной нагрузкой на водоем, так и его неконтролируемым ловом с выраженной селективностью изъятия наиболее крупных особей. Увеличение темпов роста в свою очередь приводит к закономерно более раннему достижению оптимальных линейных размеров впервые нерестящихся рыб. Созревание и вступление в нерестовую часть популяции самок и самцов происходит в более раннем возрасте. Снижение темпов роста наблюдается только у самок сига после массового нереста с седьмого на восьмой год жизни, что может быть обусловлено высокими энергетическими затратами процесса воспроизводства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. М.: Наука, 2002. 403 с.
2. Брюзгин В.Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолидам. Киев: Наук. думка, 1969. 188 с.
3. Галкин Г.Г. Атлас чешуи пресноводных костистых рыб // Изв. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1958. Т. 46. 105 с.
4. Галкин Г.Г., Колышев А.А., Покровский В.В. Ихтиофауна водохранилищ и озер Мурманской области // Рыбы Мурманской области. Условия обитания, жизнь и промысел. Мурманск: Изд-во Поляр. НИИ рыб. хоз-ва и океаногр., 1966. С. 177–193.
5. Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
6. Замахев Д.Ф. К вопросу о влиянии роста первых лет жизни рыбы на последующий ее рост // Тр. Всерос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1964. Т. 50. С. 109–141.
7. Земская К.А. Методика изучения биологических свойств популяций рыб и их изменений // Тр. Всерос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1964. Т. 50. С. 39–44.
8. Зиновьев Е.А., Мандрица С.А. Методы исследования пресноводных рыб: уч. пособие. Пермь: Пермск. гос. ун-т, 2003. 113 с.
9. Зубова Е.М., Кашулин Н.А. Морфология чешуи и рост сига *Coregonus lavaretus* (Coregonidae) Йокостровской Имандры // Вестн. Мурманск. гос.-техн. ун-та. 2014. Т. 17. № 1. С. 139–152.
10. Зубова Е.М., Кашулин Н.А. Современные данные о росте малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (Coregonidae) оз. Имандра // Современные проблемы экологии и природопользования: Сб. науч. статей. Мурманск: Изд-во Мурманск. гос. техн. ун-та, 2014. С. 188–192.
11. Кашулин Н.А. Рыбы малых озер Северной Фенноскандии в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 2004. 130 с.
12. Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.А. Рыбы пресноводных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 1999. 142 с.
13. Коротаева С.Э. Эколого-популяционные особенности хариусов Приуралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2003. 23 с.
14. Кошелев Б.В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания у

- рыб // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971. С. 186–218.
15. Крючков В.В., Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Экология водоемов-охладителей в условиях Заполярья. Апатиты: Изд-во Кольск. фил. АН СССР, 1985. 132 с.
 16. Лукин А.А., Шарова Ю.Н., Прищепина Б.Ф. Влияние промысла на состояние популяций сига *Coregonus lavaretus* L. в оз. Имандра // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 5. С. 383–391.
 17. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
 18. Михеев П.Б. Рост и некоторые биологические показатели нижеамурского хариуса *Thymallus tugari-nae* (Thymallidae) из рек Кур и Нижняя Патха (Хабаровский край) // Пресноводные экосистемы р. Амур. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 268–279.
 19. Моисеенко Т.И. Влияние на рыб загрязнения субарктического водоема (на примере оз. Имандра): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 228 с.
 20. Моисеенко Т.И. Закисление и загрязнение тяжелыми металлами поверхностных вод Кольского Севера. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 1991. 47 с.
 21. Моисеенко Т.И. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 1997. 261 с.
 22. Моисеенко Т.И. Морфофизиологические перестройки организма рыб под влиянием загрязнения (в свете теории Шварца) // Экология. 2000. № 6. С. 463–472.
 23. Моисеенко Т.И. Изменение стратегии жизненного цикла рыб под воздействием хронического загрязнения вод // Экология. 2002. № 1. С. 50–60.
 24. Моисеенко Т.И., Лукин А.А. Патологии рыб в загрязняемых водоемах Субарктики и их диагностика // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 4. С. 535–547.
 25. Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Л.: Наука, 1990. 219 с.
 26. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 1965. 380 с.
 27. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
 28. Решетников Ю.С. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1966. С. 93–155.
 29. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
 30. Решетников Ю.С., Богданов В.Д. Особенности воспроизводства сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 4. С. 502–525.
 31. Решетников Ю.С., Попова О.А. Функционирование и восстановление северных экосистем // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 2012. Ч. 1. С. 219–224.
 32. Решетников Ю.С., Терещенко В.Г., Лукин А.А. Динамика рыбной части сообщества в изменяющихся условиях обитания (на примере оз. Имандра) // Рыб. хоз-во. 2011. № 6. С. 48–51.
 33. Рихтер Г.Д. Обзор работы Имандровской экспедиции за 1924–1926 гг. Л.: Изд-во управления Мурманск. ж.д., 1927. 136 с.
 34. Терентьев П.М., Кашулин Н.А. Современное состояние ихтиофауны Бабинской Имандры // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 2012. Ч. 1. С. 235–239.
 35. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 164 с.
 36. Шарова Ю.Г., Лукин А.А. Система воспроизводства сига *Coregonus lavaretus* в условиях многофакторного загрязнения // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. № 3. С. 425–428.
 37. Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1935. С. 8–60.
 38. Siwertsson A., Knudsen R., Amundsen P.A. Temporal stability in gill raker numbers of subarctic European whitefish populations // Adv. Limnol. 2008. № 63. P. 229–240.
 39. Trudel M., Tremblay A., Schetagne R., Rasmussen J.B. Estimating food consumption rates of fish using a mercury mass balance model // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2000. № 57. P. 414–428.

Linear Growth of Sparsely Rakered Whitefish *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.) (Coregonidae) in the Babinskaya Imandra (Imandra Lake)

E. M. Zubova, N. A. Kashulin, P. M. Terentjev

Institute of the North Industrial Ecology Problems KSC RAS, 184209 Apatity, Academgorodok, 14a, Russia

This study investigated changes in the structure of catches and growth rate of whitefish in the background regions of Lake Imandra (Babinskaya Imandra) in different periods of the Lake transformation (1996–1997 and 2011). A reduction in the number of age groups with a reliable increase in the observed size/weight characteristics and back-calculation of fish lengths (*TL*) have been found. The increase of growth rate, in turn, has led to the naturally earlier achievement of optimal linear dimensions of first spawning fish and to an earlier age of entry of males and females in the spawning population. No effect of whitefish puberty on its growth rate have been shown.

Keywords: background regions, Imandra Lake, sparsely rakered whitefish *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.), linear growth rate