

**НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ СИГА *COREGONUS LAVARETUS* (LINNAEUS, 1758)
В ОЗЕРЕ ИМАНДРА (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

Е.М. Зубова, Н.А. Кашулин, П.М. Терентьев

Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН, Апатиты, zubova@inep.ksc.ru

При изучении сига *Coregonus lavaretus* (L.) северных водоемов исследователи сталкиваются с проблемой сложной структурной организации его популяций, обусловленной высокой пластичностью вида. Как правило, в одном водоеме могут встречаться несколько экологических форм, занимающих различные экологические ниши. Внутриводоемная сегрегация форм в целом обусловлена разделением пищевых спектров, определяющих их поведенческие стратегии (Решетников, 1980; Amundsen et al., 2004; Bernatchez, 2004; Kahilainen et al., 2004; Kahilainen, Østbye, 2006; Сидоров, Решетников, 2014). В упрощенной форме сига можно разделить на планктоно- и бентофагов, различающихся морфологией ротового и цедильного аппаратов, а также преимущественными местами обитания. Для бентофагов характерно нижнее расположение рта и конечное – для планктонофагов. Однако этот признак не всегда очевиден (Кашулин и др., 1999). Поэтому как в начале XX в., так и сейчас при разделении внутривидовых форм у сига чаще используется число и строение тычинок на первой жаберной дуге (Решетников, 1980; Bernatchez, 2004; Kahilainen et al., 2004, 2014; Siwertsson et al., 2010; Сидоров, Решетников, 2014 и др.). Принято выделять малотычинковую (17-30 жаберных тычинок, тычинки короткие, утолщенные у основания, редко расположенные), среднетычинковую (31-42, тычинки длинные, тонкие с большим количеством боковых выростов, часто расположенные) и многотычинковую (43-56, морфология тычинок подобна среднетычинковой) формы сига. Для малотычинкового сига характерно преимущественно бентосное питание, для многотычинкового - зоопланктон, для среднетычинкового - смешанное питание, однако имеют место сезонные и возрастные вариации (Решетников, 1980; Сидоров, Решетников, 2014).

Озеро Имандра – крупнейший водоем Мурманской области (880 км²), имеющий сложную пространственную структуру. Озеро разделено на три относительно изолированных плеса: Бабинскую, Йокостровскую и Большую Имандру, различающихся условиями обитания и степенью антропогенной трансформации (Антропогенные модификации..., 2002). Сиг в настоящее время остается достаточно многочисленным видом в озере, хотя и утрачивает свое доминирующее и промысловое значение (Решетников и др., 2011). Несмотря на долгий период исследований озера (начиная с 1924 г. по сей день), подробное описание первой жаберной дуги сига оз. Имандра приводилось ранее только в работах Ф.В. Крогиус (1940) и Ю.С. Решетникова (1980), в частности, по плесу Большая Имандра и северной части плеса Йокостровская Имандра. В последней авторами был описан только малотычинковый сиг с числом

тычинок от 17 до 29. Что же касается Большой Имандры, то диапазон числа тычинок варьировал от 17 до 38, т. е. здесь присутствовали как малотычинковый, так и среднетычинковый сига.

Цель настоящей работы – исследование современного разнообразия экологических форм сига оз. Имандра.



Рисунок 1. Карта-схема оз. Имандра и места сбора материала (●) в 2011–2013 гг.:

1 – губа Вите, 2 – губа Белая, р-н о-ва Могильный, 3 – р-н о-ва Большой Йокостровский, 4 – прол. Узкая Салма, губа Глубокая, 5 – губа Молочная, 6 – р-н о-ва Хорт, 7 – губа Кунчаст

Материал и методы. Изучение экологических форм сига оз. Имандра проводилось в рамках комплексных исследований озера в 2011-2013 гг. Районы исследований – три плеса озера (Большая, Йокостровская и Бабинская Имандра), расположенные по градиенту нагрузки от источников загрязнения. Северный плес Большая Имандра – наиболее загрязняемая часть озера. Сюда поступают стоки комбинатов горно-металлургического комплекса «Олкон», «Североникель», «Апатит» и хозяйственно-бытовые стоки городов Мончегорска, Кировска и Апатиты (рис. 1). Южный плес Бабинская Имандра – удаленный от источников загрязнения район озера, однако губа Молочная испытывает влияние подогретых сбросных вод Кольской АЭС. В плесе Йокостровская Имандра смешиваются воды плесов Большая и Бабинская Имандра, и происходит сток из озера через р. Нива.

За период исследований изучено 814 экз. сига (табл. 1). Обработка материала проводилась по методике Г.П. Сидорова и Ю.С. Решетникова (2014). Для выделения внутривидовых форм у исследуемых сигов подсчитывали тычинки на первой жаберной дуге. Измерения наибольшей жаберной тычинки осуществлялись с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм одним оператором. Относительный размер наибольшей жаберной тычинки и расстояние между тычинками находились по известным методикам (Решетников, 1980; Kahilainen, Østbye, 2006). Для оценки размерной изменчивости строения жаберного аппарата сига из различных районов озера были выделены 4 размерные группировки: 100-199, 200-299, 300-399 и 400-499 мм.

Таблица 1. Характеристика использованного материала

Озеро Имандра, плес	Район исследования	Период исследований	Исследование жаберной дуги, число рыб, n
Большая Имандра	Губа Вите	Октябрь 2013 г.	45
	Губа Белая, остров Могильный	Сентябрь-октябрь 2012-2013 гг.	46
Йокостровская Имандра	Остров Большой Йокостровский	Ежемесячно с июля по апрель 2012-2013 гг.	463
	Пролив Узкая Салма, губа Глубокая	Август-сентябрь 2011 г.	70
Бабинская Имандра	Губа Молочная	Октябрь 2011 г.	50
	Остров Хорт	Август-сентябрь 2011 г.	59
	Губа Кунчаст	Сентябрь 2011 г.	84

Результаты. Гидрохимические и гидробиологические показатели трёх плёсов оз. Имандра различаются: наблюдается тенденция к увеличению их значений от условно фонового плёса Бабинская Имандра к загрязняемому плёсу Большая Имандра (табл. 2). Значительному содержанию биогенных элементов (общего фосфора и азота) в плёсах Йокостровская и Большая Имандра соответствуют высокие показатели первичной продукции, зоопланктона и макрозообентоса. Трофический статус этих плёсов определяется от мезотрофного до гиперэвтрофного; только воды плёса Бабинская Имандра близки к природному состоянию и соответствуют олиготрофному трофическому статусу.

Сиг в уловах из оз. Имандра представлен двумя формами: малотычинковой и среднетычинковой. Они хорошо различаются по строению тычинок на первой жаберной дуге. Для малотычинкового сига характерны короткие утолщенные у основания тычинки, для среднетычинкового – часто расположенные тонкие и длинные тычинки с большим количеством боковых выростов (рис. 2, а, б). Малотычинковый сиг распространен по всему озеру, в то время как среднетычинковый является малочисленным и его распределение по озеру крайне неравномерное (рис. 3, а-ж). Большая часть среднетычинкового сига была выловлена в плесе Большая Имандра. Редкая встречаемость данной формы сига в уловах из Йокостровской Имандры, приуроченная лишь к северной части плеса, позволяет предположить, что Йокостровская Имандра не является основным местом их обитания, а выловленные экземпляры были мигрантами из Большой Имандры.

Число тычинок у малотычинковой формы варьирует от 15 до 30 (см. рис. 3, а-ж) и составляет в среднем для озера 23.1 ± 0.1 , у среднетычинковой – от 31 до 43, 38.1 ± 3.4 ; относительная величина наибольшей тычинки у первой формы колеблется от 5.6 до 15.6%, в среднем – 10.3 ± 0.1 , у второй – от 14.1 до 20.2%, 17.1 ± 0.5 .

Таблица 2. Средние гидрохимические и гидробиологические показатели трёх плёсов оз. Имандра, 2011–2013 гг.

Показатели	Бабинская	Йокостровская	Большая
Площадь, км ²	148.7	352.2	311.6
Глубина, м			
максимальная	43.5	42.0	67.0
средняя	16.3	10.9	14.7
Содержание кислорода, мг/л	7.39	8.98	9.37
pH	7.33	7.42	7.78
Общая минерализация, мг/л	39.9	70.8	91.3
Общий фосфор, мкг/л	6	19	55
Общий азот, мкг/л	147	183	396
Биомасса фитопланктона, г/м ³	0.46	1.57	2.98
Содержание хлорофилла «a», мг/м ³	1.41	3.68	6.12
Трофический статус**	α-олиготрофный	α-мезотрофный	β-мезотрофный
Численность зоопланктона, экз/м ³	265.5	880.2	1301.3
Биомасса зоопланктона, г/м ³	0.5	2.6	6.9
Трофический статус**	переходящий от α- к β-олиготрофному типу	переходящий от α- к β-мезотрофному типу	переходящий от α- к β-эвтрофному типу
Численность зообентоса, экз/м ²	224	3900	7500
Биомасса зообентоса, г/м ³	1.2	44.1	36.3
Трофический статус**	α-олиготрофный	Гиперэвтрофный	β-эвтрофный

** – по: Китаев, 1984.

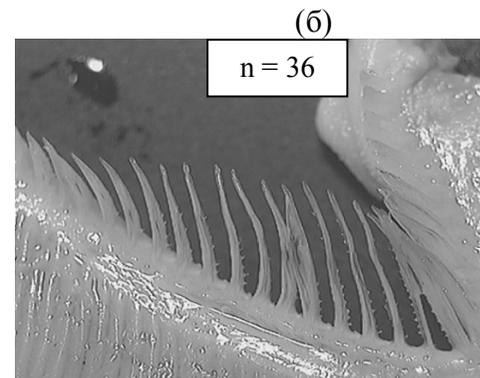
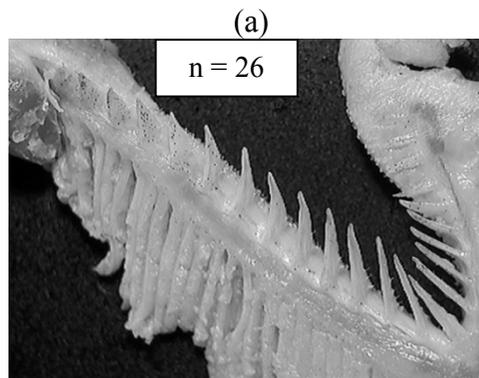
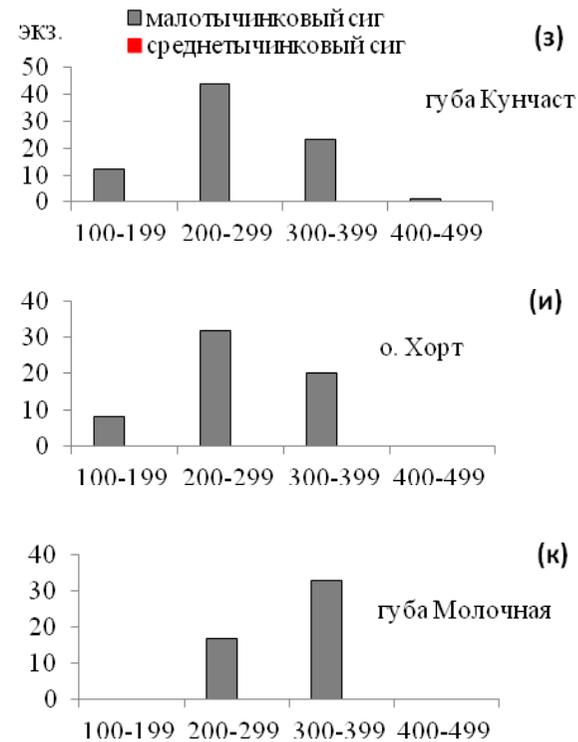
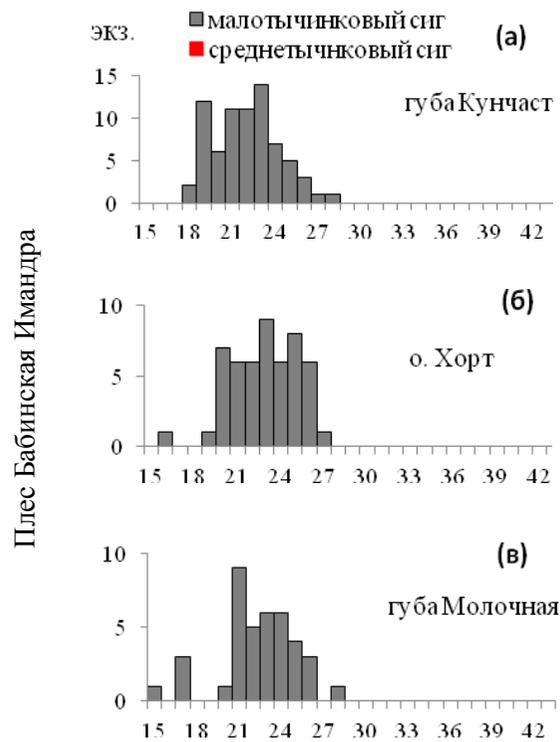


Рисунок 2. Внешний вид тычинок на первой жаберной дуге у малотычинкового (а) и среднетычинкового (б) сига в районе острова Большой Йокостровский плеса Йокостровская Имандра (фото автора), n – количество тычинок. Увеличение: а, б – ок. $\times 10,0$, об. $\times 1,0$



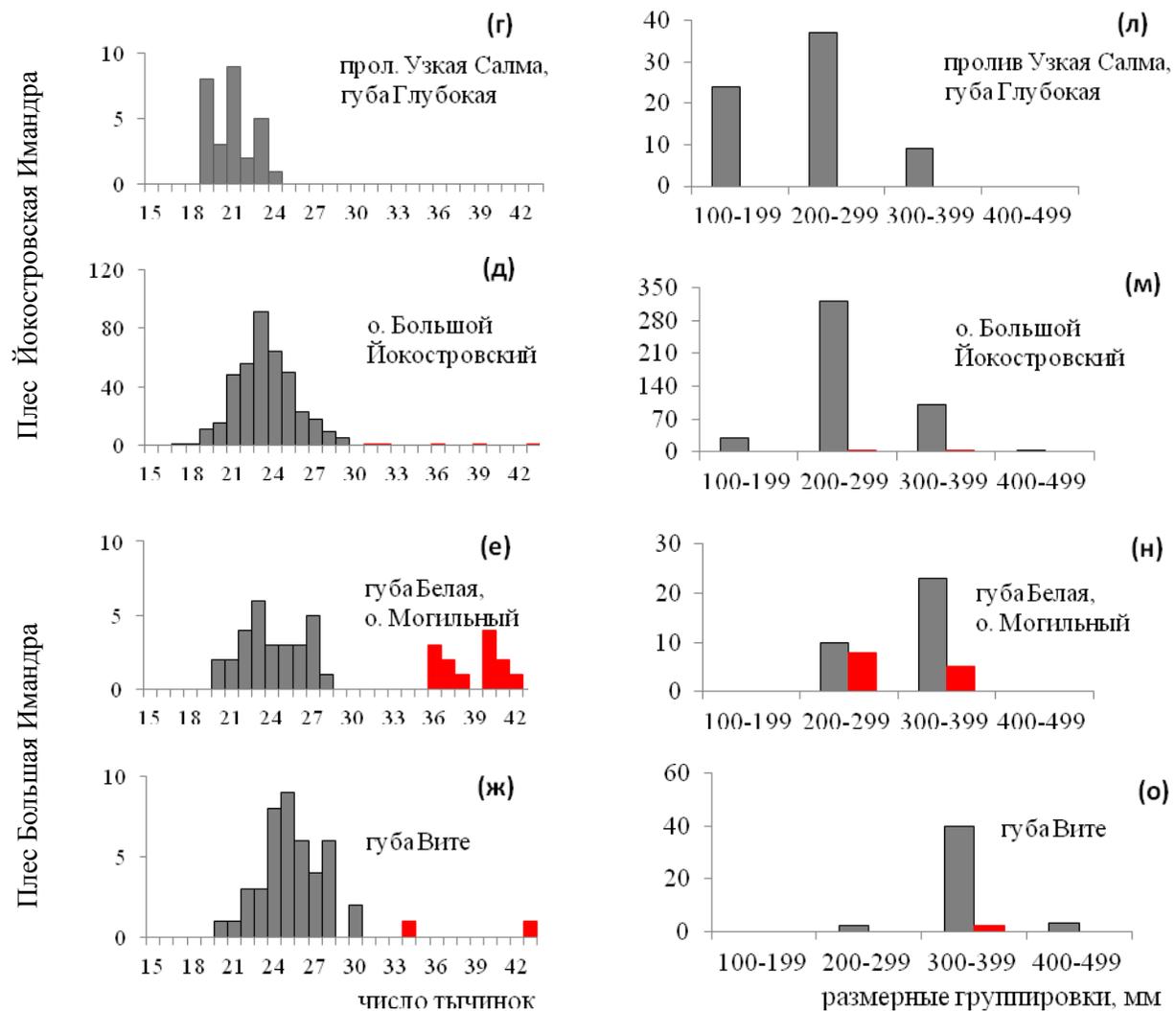


Рисунок 3. Распределение сига *Coregonus lavaretus* в уловах из р-нов исследований трех плесов оз. Имандра по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге и размерным группам (длина АС, мм), 2011-2013 гг.

Распределение четырех размерных группировок сига в исследуемых районах трех плесов Имандры показано на рис. 3, з-о. В уловах из плеса Большая Имандра встречаются особи большего размера, нежели из Бабинской и Йокостровской Имандры, что объясняется значимо большими темпами линейного роста малотычинкового и среднетычинкового сигов в первый год жизни в эвтрофированном плесе Большая Имандра (Зубова, 2015).

С линейным ростом расстояние между тычинками у обеих форм сига увеличивается ($p = 0,001$) (рис. 4). У среднетычинкового сига это расстояние было меньшим ($p = 0,001$), нежели у малотычинкового сига, внутри одной размерной группировки.

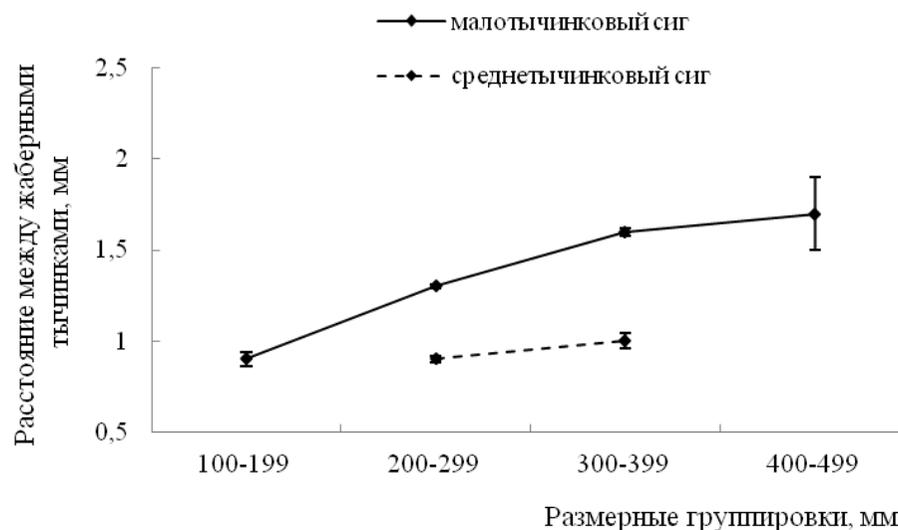


Рисунок 4. Зависимость расстояния между жаберными тычинками на первой жаберной дуге (мм) и линейными размерами малотычинкового и среднетычинкового сига *Coregonus lavaretus* оз. Имандра, 2011-2013 гг.

Заключение. Таким образом, сиг в оз. Имандра представлен двумя экологическими формами: малотычинковой, обитающей во всех плесах, и среднетычинковой – малочисленной и приуроченной лишь к северному плесу Большая Имандра. Современный диапазон тычинок у сига Йокостровская и Большая Имандра практически совпадает с данными Ф.В. Крогиус (1940) и Ю.С. Решетникова (1980), что свидетельствует об относительном постоянстве данного меристического признака у сига из различных плесов оз. Имандра. Среднетычинковая форма сига приурочена к пелагической зоне водоемов. В плесе Большая Имандра, по сравнению с остальными плесами, пелагическая зона наиболее выражена (Рихтер, 1927). Также в Йокостровской и Большой Имандре наблюдаются высокий трофический уровень и наибольшие для водоема биомассы зоопланктона (см. табл. 2), который играет важную роль в питании среднетычинкового сига. Сочетание этих факторов в плесе Большая Имандра создает наиболее благоприятные условия для обитания среднетычинкового сига и обуславливает его приуроченность к данному району.

Литература

- Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. - М.: Наука, 2002. - 403 с.
- Зубова Е.М. Линейный рост европейского сига *Coregonus lavaretus* (L.) в антропогенно-модифицированных водоемах европейской Субарктики (на примере Мурманской области). Автореф. канд. дис. - Пермь, 2015. - 28 с.
- 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.
- Крогиус Ф.В. Материалы по систематике и биологии некоторых рыб озер Имандры и Умбозера // Сб. трудов «Материалы к изучению вод Кольского полуострова». – Кольск. науч.-иссл. база АН СССР, 1940. - Т. 1. - С. 232–248.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. - М.: Наука, 1980. - 301 с.
- Решетников Ю.С., Терещенко В.Г., Лукин А.А. Динамика рыбной части сообщества в изменяющихся условиях обитания (на примере оз. Имандра) // Рыбное хоз-во. - 2011. - № 6. - С. 48–51.
- Рихтер Г.Д. Обзор работы Имандровской экспедиции за 1924-1926 гг. - Л.: Изд-во Мурман. ж. д., 1927. - 136 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. - М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. - 346 с.
- Amundsen P.-A., Bøhn T., Våga, G. Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus*) morphs // Ann. Zool. Fennici. - 2004. - № 41. - P. 291–300.
- Bernatchez L. Ecological theory of adaptive radiation // An empirical assessment from coregonine fishes (Salmoniformes). - New York: Oxford University Press, 2004. - P. 175–207.
- Kahilainen K., Malinen T., Tuomala A., Lentonen H. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake // Journal of Fish Biology. - 2004. - № 64. -P. 418–434.
- Kahilainen K., Østbye K. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake // Journal of Fish Biology. - 2006. - № 68. - P. 63–79.
- Kahilainen K., Patterson W., Sonninen E., Harrod C., Kiljunen M. Adaptive Radiation along a Thermal gradient: preliminary results of habitat use and respiration rate divergence among whitefish morphs // Plos One. - 2014. - Vol. 9. - № 11. - P. 1–12.
- Siwertsson A., Knudsen R., Kahilainen K.K., Præbel K., Primicerio R., Amundsen P.-A. Sympatric diversification as influenced by ecological opportunity and historical contingency in a young species lineage of whitefish // Evol. Ecol. Res. - 2010. - № 12. - P. 929–947.

SOME ASPECTS OF THE DISTRIBUTION OF ECOLOGICAL FORMS OF WHITEFISH *COREGONUS LAVARETUS* (LINNAEUS, 1758) IN LAKE IMANDRA (MURMANSK REGION)

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

Institute of the North Industrial Ecology Problems KSC RAS, 184209 Apatity, zubova@inep.ksc.ru

First have been presented data of the distribution ecological forms whitefish in the largest Subarctic Lake Imandra, which has a complex structure. Have been studied hydrochemical and hydrobiological characteristics areas of the reservoir, and also the morphological characteristics of the gill apparatus sparsely- and densely rakered forms of whitefish.