

УДК 597.553.2.574.3

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ОСОБЕННОСТЯМ ЖАБЕРНОГО АППАРАТА МАЛО- И СРЕДНЕТЫЧИНКОВОЙ ФОРМ СИГА *Coregonus lavaretus* (L.) ИЗ КРУПНЕЙШЕГО СУБАРКТИЧЕСКОГО ОЗЕРА

© 2018 г. Е. М. Зубова¹, *, Н. А. Кашулин¹, П. М. Терентьев¹, С. А. Валькова¹,
А. А. Черепанов¹, С. В. Постнова¹

¹Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН,
184209 Апатиты, Мурманская обл., Россия

*e-mail: zubova@inep.ksc.ru

Поступила в редакцию 17.12.2016 г.

Исследовано распределение и особенности питания экологических форм сига крупнейшего субарктического оз. Имандра. Получены данные по гидрохимическим и гидробиологическим характеристикам плесов водоема и морфологическим особенностям жаберного аппарата мало- и среднетычинковой форм сига. Выявлена связь пищевых предпочтений сегов с размерными характеристиками и уровнем трофности мест обитания.

Ключевые слова: сиг *Coregonus lavaretus* (L.), экологическая форма, особенности питания, оз. Имандра

DOI: 10.1134/S0320965218040150

ВВЕДЕНИЕ

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, поскольку отличаются преимущественными местами обитания, питанием, местами и сроками размножения и др. [26, 36, 40]. Пространственная сегрегация форм обусловлена разделением пищевых спектров, определяющих их поведенческие стратегии [18, 31, 34]. Образование симпатрических форм в условиях низкого видового разнообразия северных водоемов позволяет рыбной части населения более эффективно использовать доступные ресурсы и обеспечивает стабильность экосистемы [19]. В упрощенной форме сига можно разделить на планкто- и бентофагов, различающихся морфологией ротового и цедильного аппаратов и преимущественными местами обитания. Для бентофагов характерно нижнее расположение рта, для планктофагов — конечное. Однако этот признак не всегда очевиден [9, 33]. Поэтому при разделении внутривидовых форм у сига чаще используют число тычинок на первой жаберной дуге [14, 24, 25, 27, 29, 30, 34, 37, 38, 41, 43 и др.]. Принято выделять три экологические формы сига: малотычинковую (17–30 жаберных тычинок),

среднетычинковую (31–42), многотычинковую (43–56). У малотычинкового сига преобладает бентосное питание, у многотычинкового — зоопланктонное, у среднетычинкового — смешанное [26], однако имеют место сезонные и возрастные вариации [18]. Полагают, что особенности питания определяют различия в ростовых характеристиках симпатрических форм рыб [18, 34].

Оз. Имандра — крупнейший водоем Мурманской обл. (880 км²), имеющий сложную пространственную структуру. Озеро разделено на три относительно изолированных плеса (Большая (БоИ), Йокостровская (ЙИ) и Бабинская Имандра (БаИ)), различающихся условиями обитания и степенью антропогенной трансформации [1]. Сиг в настоящее время остается достаточно многочисленным видом в озере, хотя и утрачивает свое доминирующее и промысловое значение [20]. Подробное описание первой жаберной дуги сига в плесе БоИ и северной части ЙИ приведено в работах [12, 18]. Из плеса ЙИ авторами описана только малотычинковая форма с числом тычинок 17–29. У сига из БоИ диапазон числа тычинок был 17–38, т.е. здесь присутствовали мало- и среднетычинковый сига. По питанию сига в оз. Имандра [11] получены показатели питания для рыб из плесов ЙИ и БаИ. Однако данные по числу тычинок на жаберной дуге сига отсутствовали.

Таблица 1. Сроки и объем материала, собранного в плесах оз. Имандра в 2011–2013 гг.

Плес	Район исследования	Период отбора ГХП и ГБП	Количество проб				Период отбора ИП	n_1	n_2
			ГХ	Ф	З	М			
Большая Имандра	губ. Вите	VII 2013 г.	2	2	2	4	X 2013 г.	45	3
	губ. Белая, о. Могильный	VII 2013 г.	2	6	6	6	IX–X 2012–2013 гг.	46	11
Йокостровская Имандра	о. Большой Йокостровский	VII 2011 г.	2	2	2	3	Ежемесячно с VII по IV 2012–2013 гг.	463	53
	пр. Узкая Салма, губ. Глубокая	VII 2011 г.	2	6	6	3	VIII–IX 2011 г.	70	23
Бабинская Имандра	губ. Молочная	VII–VIII 2011 г.	2	2	2	6	X 2011 г.	50	42
	о. Хорт	VIII 2011 г.	2	2	2	3	VIII–IX 2011 г.	60	34
	губ. Кунчаст	VII 2011 г.	2	2	2	3	IX 2011 г.	80	36

Примечание. ГХП – гидрохимические пробы, ГБП – гидробиологические пробы, ИП – ихтиологические пробы, Ф – фито-планктон, З – зоопланктон, М – макрозообентос, n_1 – количество рыб с обследованной первой жаберной дугой, n_2 – с обследованным желудком.

Цель работы – исследование современного разнообразия экологических форм сига оз. Имандра и особенностей его питания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экологические формы сига оз. Имандра изучали в рамках комплексных исследований в 2011–2013 гг. Районы исследований – три плеса озера (БоИ, ЙИ и БаИ), расположенные по градиенту нагрузки от источников загрязнения. Северный плес БоИ – наиболее загрязняемая часть озера. Сюда поступают стоки комбинатов горно-металлургического комплекса “Олкон”, “Североникель”, “Апатит” и хозяйственно-бытовые стоки городов Мончегорск, Кировск и Апатиты (рис. 1). Южный плес БаИ – удаленный от источников загрязнения район озера, однако губа Молочная испытывает влияние подогретых сбросных вод Кольской АЭС. В плесе ЙИ смешиваются воды плесов БоИ и БаИ, стекающие из озера через р. Ниву [1].

Гидрохимический и гидробиологический материал в исследуемых плесах отбирали в период гидробиологического лета (июль–август) в местах сбора ихтиологических проб (табл. 1, рис. 1). Гидрохимические параметры определяли в стационарных условиях в лаборатории Центра коллективного пользования Института проблем промышленной экологии Севера Карельского научного центра РАН (аттестат аккредитации испытательной лаборатории (центра) № РОСС RU.0001.517126). Сбор, камеральную обработку и анализ проб фито-, зоопланктона и профундального макрозообентоса проводили согласно общепринятым стандартным методам [2, 4, 10, 14, 15, 22, 23] и по схеме в работе [5]. Количественные пробы фито- и зоопланктона отбирали батометром Рутнера емкостью 2.2 л и гидробиологическим батометром (6 л)

на глубинах 0–2, 2–5, 5–10, 10–20 м, качественные пробы зоопланктона – totallyно сетью Апштейна, а донные отложения – с помощью дночерпателя Экмана–Берджа с площадью захвата грунта 290 см².

Биомассу водорослей рассчитывали исходя из индивидуальных объемов клеток [13] и оценивали по содержанию хлорофилла *a*. Анализ содержания хлорофиллов *a*, *b* и *c* в планктоне проводили стандартными методами, адаптированными для условий Кольского Севера [4]. Индивидуальную массу планктонных коловраток и ракообразных рассчитывали по уравнениям зависимости между длиной и массой тела [2, 39], численность и биомассу – с использованием статистического пакета программ [28]. Численность беспозвоночных в пробах зообентоса определяли путем подсчета особей в пробе под биноклем, сырую биомассу – взвешиванием животных на аналитических весах.

Во всех исследуемых районах рыбу отлавливали стандартными наборами ставных жаберных сетей из нейлонового монофиламента. В литоральной зоне (глубина 1.5–3 м) устанавливали сети длиной 25 м, высотой 1.5 м и размером ячеи 5, 8, 10, 14, 18, 24, 30, 35, 40, 45, 50 и 60 мм, что обеспечивало вылов рыбы длиной ≥50 мм. Их располагали порядками по одной–две сети перпендикулярно берегу в местах с песчано-гравийными отмелями и крупными валунными отложениями. В профундальной зоне с глубинами >18 м использовали до 10 разноячеистых сетей с такой же длиной, высотой и размером ячеи в один порядок на глубине 0–3 м от дна. В пелагической зоне применяли плавные мультиразмерные сети высотой 3 м, состоящие из 12 секций (по 2.5 м каждая), с размерами ячеек: 5, 6.25, 8, 10, 12.5, 15.5, 19.5, 24,



Рис. 1. Карта-схема оз. Имандра и места сбора материала (1) в 2011–2013 гг.: 1 – губа Вите, 2 – губа Белая, район о. Могильный, 3 – район о. Большой Йокостровский, 4 – прол. Узкая Салма, губа Глубокая, 5 – губа Молочная, 6 – район о. Хорт, 7 – губа Кунчаст.

29, 35, 43 и 55 мм. С 2011 по 2013 гг. исследовано 814 экз. сига. Подробная информация об объеме материала, местах и времени лова рыб приведены в табл. 1. Обработку материала проводили по методике работы [26]. Массу рыб определяли с точно-

стью 1 г, длину по Смиту (АС) измеряли с точностью 1 мм. Для выделения внутривидовых форм у исследуемых сигов подсчитывали тычинки на первой жаберной дуге. Относительный размер наибольшей жаберной тычинки и среднее расстояние между ты-

Таблица 2. Морфометрические, гидрохимические и продукционные показатели плесов оз. Имандра в 2011–2013 гг.

Показатель	Плес		
	Бабинская Имандра	Йокостровская Имандра	Большая Имандра
S , км ²	148.7	352.2	311.6
Наибольшая глубина, м	43.5	42.0	67.0
Средняя глубина, м	16.3	10.9	14.7
O ₂ , 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
P _{общ} , мкг/л	6	19	55
N _{общ} , 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 (по [10])	α -олиготрофный	α -мезотрофный	β -мезотрофный

чинками измерял один оператор с помощью штангенциркуля (точность 0.1 мм) [17, 34].

Для всех выборок сига из районов исследования определяли процент особей с пустыми желудками и желудками, содержащими пищевые компоненты. Для анализа качественного и количественного питания сигов в летне-осенний период просмотрели содержание желудков 202 экз. (табл. 1), согласно руководствам [16, 22]. Желудки сигов извлекали и фиксировали в 70%-ном растворе этилового спирта не более 2–3 ч после поймки. Материал обрабатывали в лабораторных условиях с использованием микроскопа. Взвешивали пищевой комок каждого желудка, подсчитывали число компонентов по группам, которые затем взвешивали и измеряли. Объекты питания определяли по-возможности до семейства или рода. Для характеристики спектра питания использовали показатели: частота встречаемости компонента (F , %) , доля компонента пищи по массе (P , %) и общий индекс наполнения желудка (I_n , %) – отношение массы пищевого комка к общей массе рыбы.

Для оценки размерной изменчивости строения жаберного аппарата и питания сига из различных районов озера выделили четыре размерные группировки: 100–199, 200–299, 300–399 и 400–499 мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрохимические и гидробиологические характеристики. Гидрохимические и гидробиологические показатели трех плесов оз. Имандра различаются, отражая уровни антропогенной нагрузки. Значительное содержание биогенных элементов

(общего фосфора и азота) и высокие показатели первичной продукции (биомасса фитопланктона и содержание хлорофилла a) зарегистрированы в плесах ЙИ и БоИ (табл. 2). Их трофический статус определен как мезотрофный. По этим данным, плес БаИ, удаленный от источников загрязнения, соответствует олиготрофному трофическому статусу.

Количественные показатели зоопланктонных и бентосных сообществ представлены в табл. 3. Самые низкие численность и биомасса характерны для плеса БаИ (олиготрофный трофический статус), от ЙИ к БоИ трофический статус меняется от олиготрофного до эвтрофного.

Среди зоопланктонных организмов по численности преобладали коловратки, по биомассе – ракообразные, кроме районов о-ва Большой Йокостровский и губы Вите, где биомасса коловраток выше (табл. 3). Наибольшая средняя индивидуальная масса зоопланктона была в БаИ, наименьшая – в БоИ. Видовая структура профундального бентоса районов исследования существенно различалась. В БаИ доминировали (по численности) хирономиды и олигохеты, в ЙИ – хирономиды, двусторчатые моллюски и амфиподы, а в БоИ – олигохеты и двусторчатые моллюски (табл. 3). Высокая численность представленных групп организмов в основном определяла их большую биомассу.

Внутривидовые формы сига. 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 расположен-

Таблица 3. Средние данные по зоопланктону и профундальному бентосу в плесах оз. Имандра, 2011–2013 гг.

Показатель	Бабинская Имандра			Йокостровская Имандра		Большая Имандра	
	губа Кунчаст	о. Хорт	губа Молочная	пролив Узкая Салма, губа Глубокая	о. Большой Йокостровский	губа Белая, о. Мотильный	губа Вите
Зоопланктон							
Численность, %: коловратки ракообразные Биомасса, %: коловратки ракообразные Общая численность, тыс. экз./м³ Общая биомасса, г/м³ Средняя индивидуальная масса организмов, мг Трофический статус (по [10])	89.9	96.7	93.9	96.3	81.0	96.8	—
	10.1	3.3	6.1	3.7	19.0	3.2	99.7
	21.7	44.1	21.2	33.5	67.0	48.8	82.3
	78.3	55.9	78.8	66.5	33.0	51.2	17.7
	76.0	326.8	426.6	532.7	880.2	1301.3	2349.7
	0.4	0.7	0.7	1.6	2.6	6.9	1.7
	0.005	0.002	0.004	0.003	0.002	0.003	0.0007
	α-олиго-трофный	β-олиго-трофный	β-олиго-трофный	α-мезотроф-ный	β-мезотрофный	переходящий от α-к β-эвтрофному	α-мезо-трофный
	Бентос						
	56	36	31	43	11	8	15
0	0	0	0	8	0	0	
0	19	26	43	37	29	62	
22	0	13	0	37	19	15	
22	45	24	14	7	44	8	
0	0	6	0	0	0	0	
Биомасса, %: хирономиды ручейники двусторчатые моллюски амфиоды олигохеты водные клещи Общая численность, экз./м² Общая биомасса, г/м² Трофический статус (по [10])	56	33	23	39	6	22	5
	0	0	0	0	—	0	0
	0	16	37	48	65	23	79
	22	0	14	0	19	18	16
	20	51	20	13	10	37	—
	0	0	6	0	0	0	0
	311	381	502	242	934	7522	900
	1.6	1.7	1.7	1.1	6.7	36.0	4.1
	β-олиго-трофный	β-олиго-трофный	β-олиго-трофный	α-олиготроф-ный	β-мезотрофный	β-эвтрофный	α-мезо-трофный

Примечание. “—” не взвешивались.

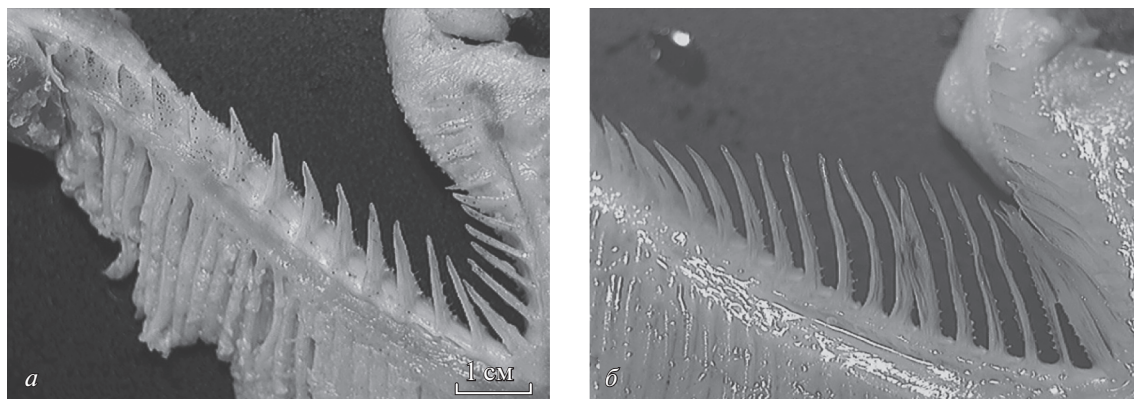


Рис. 2. Внешний вид тычинок на первой жаберной дуге у малотычинкового — 26 тычинок (а) и среднетычинкового — 36 тычинок (б) сига в районе о. Большой Йокостровский плеса Йокостровская Имандра (фото автора). Увеличение: ок. $\times 10.0$, об. $\times 1.0$.

ные тонкие и длинные тычинки с большим количеством боковых выростов (рис. 2а, 2б). Малотычинковый сиг распространен по всему озеру, среднетычинковый малочисленен и его распределение по озеру крайне неравномерно (рис. 3а–3ж). Большая часть среднетычинкового сига поймана в плесе БоИ. Редкая встречаемость данной формы сига в уловах из ЙИ, приуроченная лишь к северной части плеса, позволяет предположить, что ЙИ не является их основным местом обитания, а выловленные экземпляры были мигрантами из БоИ.

У малотычинковой формы число тычинок варьирует от 15 до 30 (в среднем для озера 23.1 ± 0.1); относительная величина наибольшей тычинки — от 5.6 до 15.6% ($10.3 \pm 0.1\%$), у среднетычинковой формы — от 31 до 43 (38.1 ± 3.4) и $14.1–20.2\%$ ($17.1 \pm 0.5\%$) соответственно (рис. 3а–3ж).

Распределение четырех размерных группировок сига в исследуемых районах дано на рис. 3. В уловах из плеса БоИ присутствуют особи большего размера, что объясняется значимо большими темпами линейного роста мало- и среднетычинкового сига в первый год жизни в эвтрофированном плесе [6].

С линейным ростом расстояние между тычинками у обеих форм сига увеличивается ($p = 0.001$) (рис. 4). Для одной размерной группировки у среднетычинковой формы оно меньше ($p = 0.001$), чем у малотычинковой.

Особенности питания двух форм сига. Процент питающихся рыб в БаИ в летне-осенний период составлял 70–90%. Спектр питания малотычинкового сига плеса включал относительно широкий набор объектов (табл. 4). В желудках малотычинкового сига первой размерной группы (100–199 мм) из губы Кунчаст и р-на о. Хорт наиболее часто встречались личинки хирономид (*Ablabesmyia*, *Polypedium*, *Procladius*) и зоопланктонные орга-

низмы (ракообразные *Acanthocyclops*, *Cyclops*, *Euryercus*), в меньшем количестве — моллюски (*Euglesa*, *Valvata*) и имаго перепончатокрылых. Личинки хирономид составляли $\leq 54\%$ массы содержимого желудка, зоопланктонные организмы — $\leq 38\%$, моллюски и перепончатокрылые — соответственно ≤ 26 и 19% . С увеличением размеров (200–399 мм) рыб в рационе малотычинкового сига всех исследуемых районов плеса возрастала роль моллюсков (двустворчатых *Euglesa*, *Sphaerium*, брюхоногих *Valvata*, *Limnaea*) и личинок ручейников (*Agraylea*, *Athripsodes*, *Molanna*, *Oecetis*, *Phryganea*) (табл. 4), частота встречаемости которых достигала 100 и 80%, соответственно, а масса содержимого желудков — 90 и 84%. При этом в губе Кунчаст и р-не о. Хорт в желудках рыб преобладали моллюски, в губе Молочная — личинки ручейников. В пище крупных особей сига губы Молочная (>260 мм) была обнаружена рыба (девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (L.)). Масса пищевого комка и I_n были значительно больше у сига из губы Молочная (табл. 4). В губе Кунчаст и р-не о. Хорт с линейным ростом сига I_n уменьшался, в губе Молочная — повышался, с ростом сига в плесе БаИ также увеличивались средние размеры объектов его питания (табл. 4).

В плесе ЙИ доля питающихся особей составила всего 56–57%. Высокий процент рыб с пустыми желудками в р-не о. Большой Йокостровский можно объяснить тем, что 32% особей выборки выловили в зимние месяцы (табл. 1), когда сики почти не питаются [18, 42]. Поскольку желудки среднетычинкового сига были пустыми, данные по составу пищи получены только у малотычинкового сига. Содержимое желудков включало относительно широкий спектр беспозвоночных животных, рыбу и ее икру (табл. 5). В проливе Узкая Салма и губе Глубокая малотычинковый сиг длиной ≤ 200 мм в основном питался зоопланктоном (ракообразные *Bythotrephes*): F — 83%, P — 77%. В

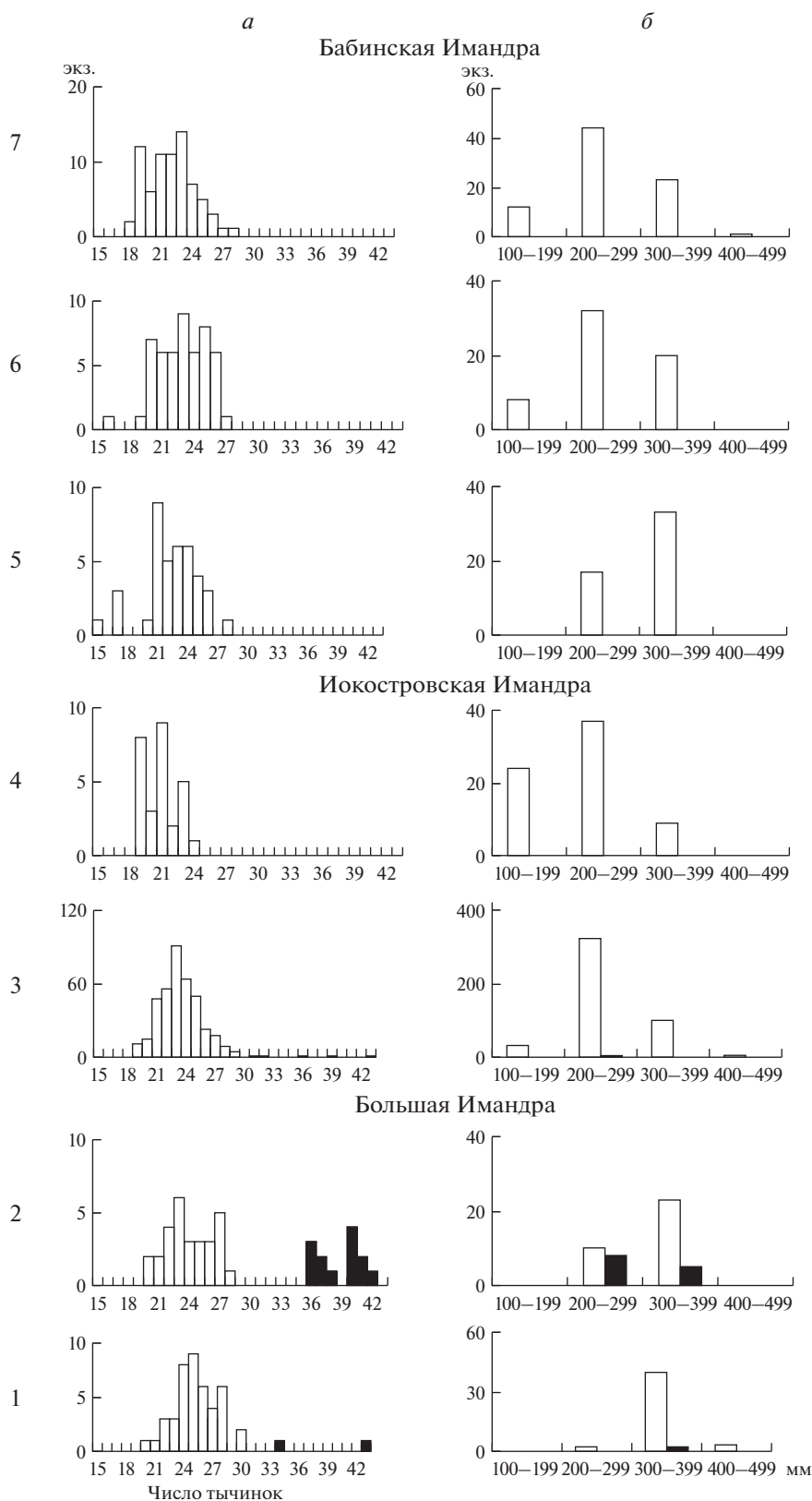


Рис. 3. Распределение сигов *Coregonus lavaretus* в уловах из районов исследований трех плесов оз. Имандра по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге (а) и размерным группам (б) в 2011–2013 гг. Белые столбики — малотычинковый сиг, черные столбики — среднетычинковый; 1–7 — места сбора ихтиологических проб соответствуют указанным на рис. 1.

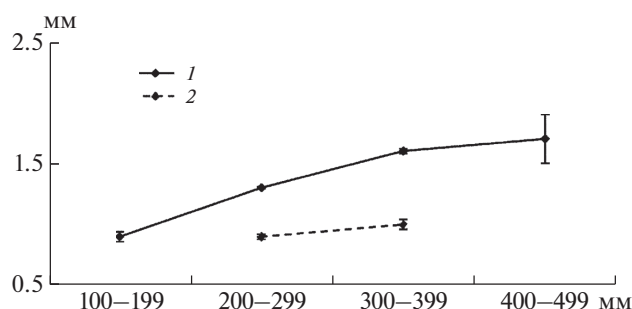


Рис. 4. Зависимость расстояния между жаберными тычинками на первой жаберной дуге (ось ординат) и линейными размерами малотычинкового (1) и среднетычинкового (2) сига *Coregonus lavaretus* (ось абсцисс).

значительно меньших количествах в желудках присутствовали моллюски (*Euglesa*, *Valvata*) и личинки хирономид (*Procladius*) ($P = 14.1\%$). Этот же набор организмов встречался в желудках малотычинкового сига первой размерной группировки в р-не о. Большой Йокостровский (табл. 5). Однако наибольшие величины F и P (соответственно 100 и 99.6%) были отмечены у бентосных организмов за счет личинок хирономид (*Chironomus*, *Procladius*) и моллюсков (*Euglesa*). С ростом сига в южной и северной частях плеса, как и в исследуемых участках плеса БаИ, в рационе малотычинкового сига возрастала роль моллюсков (*Euglesa*, *Limnaea*, *Sphaerium*, *Valvata*) и личинок ручейников (*Athripsodes*, *Molanna*, *Oxyethira*, *Phryganea*) (табл. 5). У особей размером >30 мм в желудках были обнаружены представители только этих двух групп. Следует отметить, что у сига второй возрастной группировки (200–299 мм) из северной части плеса ЙИ в желудках присутствовала рыба (девятииглая колюшка), большую долю по массе занимала ее икра. Средняя абсолютная масса пищевого комка у малотычинковых сегов разных размерных группировок из плеса ЙИ была в основном выше, чем из плеса БаИ (табл. 4 и 5). С увеличением линейных характеристик малотычинкового сига из плесов ЙИ и БаИ I_n уменьшался, а средние размеры пищевых объектов увеличивались (табл. 5).

В плесе БоИ (губа Белая и р-н о. Могильный) процент питающихся рыб достигал 74%. Малотычинковые сего длиной 299–400 мм (2 экз.) в 100% случаях содержали в желудках моллюсков *Euglesa*, *Limnaea*, *Sphaerium* ($P = 27$ и 97%). В желудках также встречались олигохеты, личинки хирономид (*Ablabesmyia*, *Cricotopus*) и ручейников (*Phryganea*) ($P = 2.8\%$). У 1 экз. сига на долю высшей водной растительности приходилось ~73% массы. Поскольку ихтиологические исследования в губе Вите проводили в период нереста, у 89% сегов желудки были пустыми. У единственного исследо-

ванного малотычинкового сига размером 330 мм в желудке были обнаружены только крупные зоопланктонные организмы (*Bythotrephes*).

В желудках среднетычинкового сига (300–399 мм) (2 экз.) из губы Белая и р-на о. Могильный были найдены только крупные брюхоногие моллюски (*Limnaea*), в губе Вите (2 экз.) — только зоопланктонные организмы (*Bythotrephes*).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сиг в оз. Имандра представлен двумя экологическими формами: малотычинковой, обитающей во всех плесах, и среднетычинковой — малочисленной и приуроченной лишь к северному плесу БоИ. Современный диапазон тычинок у сига ЙИ и БоИ почти совпадает с данными [12, 18], что говорит об относительном постоянстве данного меристического признака у сига из различных плесов оз. Имандра. Среднетычинковая форма сига была приурочена к пелагической зоне водоемов [31, 33, 34, 37, 40]. В плесе БоИ, по сравнению с остальными плесами, пелагическая зона была наиболее выражена [20]. Также в высокотрофных плесах ЙИ и БоИ были зарегистрированы наибольшие для водоема биомассы зоопланктона (табл. 2, 3) [3, 4, 7–9], которые играют важную роль в питании среднетычинкового сига [18, 26, 34–37]. Сочетание этих факторов в плесе БоИ создали наиболее благоприятные условия для обитания среднетычинкового сига и обусловили его приуроченность к данному району.

В летне-осенний период 70–90% желудков сегов оз. Имандра имели достаточно высокую степень наполнения, в отличие от рыб, выловленных в зимние месяцы и в период нереста. Такие особенности в питании сегов были описаны ранее и для других водоемов Северной Фенноскандии [18, 42].

Анализ спектра питания сегов из оз. Имандра показал, что он включает относительно широкий набор беспозвоночных животных, определенных до рода (26), отряда (2) и класса (1), а также рыбу и ее икру. Растительные объекты в составе пищи были встречены только в желудке одной крупной особи малотычинкового сига ($AC = 284$ мм) и, по-видимому, являются случайной пищей.

Наибольшее разнообразие в питании наблюдали у малотычинковых сегов различных районов оз. Имандра первой размерной группы (100–200 мм). Пищей сегов этого размера служили представители как донной фауны, так и пелагической. В плесе БаИ из р-на губы Кунчаст малотычинковый сиг в основном питался личинками хирономид, которые по частоте и биомассе здесь наиболее распространены и были самой разнообразной группой организмов в составе пищевого комка сегов оз. Имандра (10 родов). В р-не о. Большой Йокостровский плеса ЙИ основой

Таблица 4. Питание малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* на различных участках плеса Бабинская Имандра в летне-осенний период 2011 г.

Компонент	Губа Кунчаст			Район о-ва Хорт			Губа Молочная		
	P/F (%) в различных размерных группах (мм)								
	100—199	200—299	300—399	100—199	200—299	300—399	100—199	200—299	300—399
Зоопланктон	0.5/40.0	0.1/6.7	—	37.7/33.3	1.8/16.7	0.1/7.7	—	0.1/8.3	—
Бентос:	99.5/80.0	99.9/100	100/100	28.2/66.7	83.9/88.9	96.4/100	—	98.4/91.7	98.9/100
поденки	—	—	—	—	—	0.2/7.7	—	—	—
веснянки	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ручейники	—	6.9/33.3	19.5/43.8	—	15.9/11.1	9.7/23.1	—	59.1/41.7	85.2/80.0
хируномиды	54.4/80.0	0.09/13.3	—	23.9/66.7	2.5/50.0	0.2/7.7	—	0.9/16.7	0.3/6.7
перепончатокрылые	18.9/20.0	—	—	—	1.7/5.6	1.8/7.7	—	—	—
жуки	—	—	—	—	0.1/5.6	0.1/15.4	—	—	—
водные клещи	—	—	—	—	—	—	—	0.01/8.3	—
бокоплавы	—	—	—	—	—	11.5/7.7	—	—	—
моллюски	26.2/20.0	93.0/100	80.5/93.8	4.3/33.3	63.8/77.8	72.9/100	—	38.48/75.0	13.4/60.0
олигохеты	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Рыба	—	—	—	—	—	—	—	1.5/8.3	1.1/3.3
Икра рыб	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Остатки растений	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Аморфная масса	—	—	—	34.1/33.3	14.3/33.3	—	—	—	—
Непищевые компо- ненты (галька, домики ручейников)	—	—	—	—	—	3.5/7.7	—	—	—
Средний размер кормо- вых организмов, мм	5.2	6.4	6.6	5.3	5.6	6.8	—	5.6	7.2
Средняя масса пище- вого комка, мг	70.1	502.5	521.0	122.4	222.5	582.5	—	655.2	1890.9
Средний I _н , ‰	24.9	41.5	36.9	50.0	36.9	38.9	—	71.8	94.1
Количество экз.	5	15	16	3	18	13	—	12	30

Примечание. Здесь и в табл. 5: *F*, % — частота встречаемости компонента; *P*, % — доля компонента пищи по массе; зоопланктон — *Acanthocyclops* sp., *Bythotrephes* sp., *Cyclops* sp., *Euryercus* sp.; поденки — *Centropetium* sp.; ручейники — *Agraylea* sp., *Athripsodes* sp., *Molanna* sp., *Oecetis* sp., *Phryganea* sp.; хируномиды — *Ablabesmyia* sp., *Glyptotendipes* sp., *Macropelopia* sp., *Polypedilum* sp., *Procladius* sp., *Prodiamesa* sp.; жуки — *Platambus* sp.; моллюски — *Euglesa* sp., *Lymnaea* sp., *Sphaerium* sp., *Valvata* sp. “—” — отсутствие группы.

пищи малотычинкового сига служили моллюски, характеризующиеся высокими количественными показателями в профундали, в р-не о. Хорт БаИ и п-ова Узкая Салма ЙИ — зоопланктон (ракообразные). Несмотря на большую частоту встречаемости, а в ряде случаев и биомассу коловраток в зоопланктоне оз. Имандра, они не были отмечены в желудках сига, что, по-видимому, связано с очень мелкими размерами этих организмов (меньше расстояния между тычинками на жаберных дугах сига) или быстрой их перевариваемостью и невозможностью дальнейшего определения в пищевом комке.

С увеличением линейных размеров малотычинкового сига плесов БИ и ЙИ (200–400 мм) в

его питания начинали доминировать двустворчатые (2 рода) и брюхоногие (2 рода) моллюски и ручейники, несмотря на отсутствие их в составе профундального бентоса. Ручейники, представленные шестью родами, обычно входят в состав литорального бентоса. Данная группа в основном находилась в желудках сигов губы Молочная и р-на о. Большой Йокостровский. В этих районах наблюдаются выраженные литоральные участки, где сиг и питается. У формы сига размером >260 мм в желудках была обнаружена рыба, что соответствует данным работы [18]. В конце августа–сентябре спектр питания малотычинкового сига расширялся за счет икры осеннерестующих рыб, возможно ряпушки или самого сига.

Таблица 5. Питание малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* на различных участках плеса Йокостровская Имандра в летне-осенний период в 2011–2013 гг.

Компонент	Пр. Узкая Салма, губ. Глубокая			Район о. Большой Йокостровский			
	<i>P/F (%)</i> в разных размерных группах (мм)						
	100—199	200—299	300—399	100—199	200—299	300—399	400—499
Зоопланктон	77.1/83.3	51.5/63.6	12.0/40.0	0.4/33.3	7.6/33.3	1.9/11.8	100/100
Бентос:	14.1/50.0	48.5/72.7	88.0/80.0	99.6/100	30.3/83.3	66.2/94.1	
поденки	—	—	—	—	—	—	—
веснянки	—	—	—	—	—	—	—
ручейники	—	—	—	—	16.6/10.0	7.6/23.5	66.8/50.0
хиროномиды	0.3/16.7	0.5/36.4	—	40.7/100	1.97/33.3	19.8/41.2	—
перепончатокрылые	—	1.29/27.3	—	—	—	—	—
жуки	—	—	—	—	—	—	—
водные клещи	—	0.01/9.0	—	—	0.01/6.7	—	—
бокоплавы	—	—	—	—	—	—	—
моллюски	13.8/50.0	46.7/45.5	88.0/80.0	58.9/33.3	11.7/73.3	38.8/76.5	33.2/100
олигохеты	—	—	—	—	—	—	—
Рыба	—	—	—	—	2.4/3.3	—	—
Икра рыб	—	—	—	—	59.7/36.7	31.9/23.5	—
Остатки растений	—	—	—	—	—	—	—
Аморфная масса	8.8/16.7	—	—	—	—	—	—
Непищевые компоненты (галька, домики ручейников)	—	—	—	—	—	—	—
Средний размер кормовых организмов, мм	5.5	6.6	6.2	3.5	6.7	7.8	12.1
Средняя масса пищевого комка, мг	100.5	358.1	768.3	96.4	931.5	1447.8	2570.0
Средний I_n , ‰	25.0	45.7	25.7	23.2	90.5	98.2	69.3
Количество экз.	6	11	5	3	30	17	2

Крупные особи малотычинкового и среднетычинкового сига из различных районов плеса БоИ имели смешанное питание — бентосные организмы и крупный хищный зоопланктон. Такой тип питания характерен для второй формы сига [26]. Смешанное питание малотычинкового сига в этом плесе, возможно, связано с обилием зоопланктона, которое, однако, не исключает избирательности в питании исследуемых рыб. Несмотря на высокую биомассу олигохет в профундальном бентосе, они редко встречались в желудках рыб.

С характером питания сигов тесно связано строение пищеварительной системы. Максимальные размеры объектов питания зависят от ширины и высоты раскрытия зева, минимальные — от возможностей цедильного аппарата, т.е. высоты и густоты жаберных тычинок [18]. У мало- и среднетычинкового сига оз. Имандра расстояние

между тычинками у молодых рыб минимально, с увеличением линейных размеров рыб оно увеличивалось. Средние размеры пищевых компонентов в желудках исследуемых сигов с ростом рыб также увеличивались. Как и у некоторых лососеобразных рыб, в частности европейского хариуса [6], у малотычинкового сига оз. Имандра с увеличением линейных характеристик I_n уменьшался. Абсолютный показатель массы пищевого комка и I_n сигов увеличивались от условно-фоновому плеса БаИ к более трофным плесам ЙИ и БоИ, что можно объяснить их более высокой биопродуктивностью.

Выводы. Сиг в оз. Имандра представлен малотычинковой и среднетычинковой формами. Первая форма распространена по всему озеру, вторая — малочисленна и приурочена к северной эвтрофированной части озера с выраженной пелагиалью. В летне-осенний период процент питающихся си-

гов в озере достигает 70–90%. В южной и центральной частях озера основной пищей малотычинкового сига размером ≤ 200 мм служат представители как донной, так и пелагической фауны. С увеличением размеров сига доля зоопланктонных организмов в пищевом комке снижается, и в желудках рыб > 300 мм в основном присутствуют представители донной фауны (моллюски и ручейники) и рыба. В северном эвтрофированном плесе крупные особи мало- и среднетычинкового сига имеют смешанное питание (донные организмы и крупный зоопланктон). С характером питания сига связано строение их жаберного аппарата — с линейным ростом увеличиваются расстояние между жаберными тычинками и размеры пищевых компонентов в желудках рыб. Масса пищевого комка сига выше в более трофных участках озера. С увеличением линейных характеристик сига общий индекс наполнения желудка уменьшается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. М.: Наука, 2002. 403 с.
2. Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1979. С. 58–72.
3. Вандыш О.И. Особенности зоопланктонного сообщества субарктического озера Имандра в зонах техногенного воздействия (губы Монче, Белая, Молочная) // Экология. 2012. Вып. 5. С. 366–373.
4. Денисов Д.Б. Проблемы современной биоиндикации состояния субарктических водных экосистем на основе водорослевых сообществ // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Матер. Междунар. конф. СПб.: Любавич, 2011. Т. 2. С. 68–73.
5. Денисов Д.Б., Кашулин Н.А. Современное состояние водорослевых сообществ планктона в зоне влияния Кольской АЭС (оз. Имандра) // Тр. Кольск. науч. центра РАН: Прикладная экология Севера. 2013. № 3. С. 68–94.
6. Зиновьев Е.А. Экология хариусов Пермского Прикамья. Пермь: Изд-во Пермск. гос. нац. иссл. ун-та, 2012. 445 с.
7. Зубова Е.М., Кашулин Н.А. Современные данные о росте малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (Coregonidae) оз. Имандра // Современные проблемы экологии и природопользования: Матер. регион. конф. Мурманск: Изд-во Мурманск. гос. тех. ун-та, 2014. С. 188–192.
8. Зубова Е.М. Линейный рост европейского сига *Coregonus lavaretus* (L.) в антропогенно-модифицированных водоемах европейской Субарктики (на примере Мурманской области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2015. 28 с.
9. 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.
10. Кимаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.
11. Королева И.М., Терентьев П.М., Кашулин Н.А., Зубова Е.М. Питание малотычинковых сига *Coregonus lavaretus* (L.) в оз. Имандра // Матер. междунар. науч.-техн. конф. Мурманск: Изд-во Мурманск. гос. тех. ун-та, 2013. С. 249–252.
12. Крогуис Ф.В. Материалы по систематике и биологии некоторых рыб озер Имандры и Умбозера // Материалы к изучению вод Кольского полуострова. Кольск. науч.-иссл. база АН СССР, 1940. Т. 1. С. 232–248.
13. Кузьмин Г.В. Таблицы для вычисления биомассы водорослей. Магадан: Изд-во Ин-та биологии проблем Севера Дальневосточ. науч. центра АН СССР, 1984. 48 с.
14. Курицын А.Е. Морфо-экологическая характеристика сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) озерно-речных систем средней Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2011. 20 с.
15. Методическое руководство по биотестированию воды. РД 118-0290. М.: Госкомприрода, 1991. 48 с.
16. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
17. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
18. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
19. Решетников Ю.С. О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского). М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2010. С. 62–87.
20. 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.
21. Рихтер Г.Д. Обзор работы Имандровской экспедиции за 1924–1926 гг. Л.: Изд-во Мурман. жел. дороги, 1927. 136 с.
22. Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М.: АН СССР, 1961. 262 с.
23. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. 318 с.
24. Рыбы в заповедниках России. Пресноводные рыбы М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2010. Т. 1. 628 с.
25. Савосин Д.С. Многотычинковый сиг *Coregonus lavaretus* (L.) водоемов Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2010. 23 с.
26. Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2014. 346 с.
27. Стерлигова О.П., Савосин Д.С., Ильмаст Н.В. Сравнительная характеристика многотычинковых

- сигов *Coregonus lavaretus* (Coregonidae) Сямозера и Тумасозера (Карелия) // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 3. С. 427–432.
28. Сярки М.Т. Организация первичных гидробиологических данных (на примере базы данных по зоопланктону Онежского озера) // Крупные озера — Ладожское и Онежское: Матер. междунар. конф. Петрозаводск: Изд-во Карельск. науч. центра РАН, 1996. С. 159.
 29. Amundsen P.-A., Bohn T., Våga G. Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus*) morphs // Ann. Zool. Fenn. 2004. № 41. P. 291–300.
 30. Bernatchez L. Ecological theory of adaptive radiation // An empirical assessment from coregonine fishes (Salmoniformes). N.Y.: Oxford Univ. Press, 2004. P. 175–207.
 31. Harrod C., Mallela L., Kahilainen K. Phenotype-environment correlations in a putative whitefish adaptive radiation // J. Anim. Ecol. 2010. № 79. P. 1057–1068.
 32. Hayden B., Harrod C., Kahilainen K. et al. Seasonal resource use of subarctic whitefish. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. 2006. № 68. P. 63–79.
 33. 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 // J. Fish Biol. 2004. № 64. P. 418–434.
 34. Kahilainen K., Østbye K. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake // J. Fish Biol. 2006. № 68. P. 63–79.
 35. Kahilainen K., Malinen T., Tuomaala A. et al. Empirical evaluation of phenotype–environment correlation and trait utility with allopatric and sympatric whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), populations in subarctic lakes // Biol. J. Linn. Soc. 2007. № 92. P. 561–572.
 36. Kahilainen K., Malinen T., Lentonen H. Polar light regime and piscivory govern diel vertical migrations of planktivorous fish and zooplankton in a subarctic lake // Ecol. Freshwater Fish. 2009. № 18. P. 481–490.
 37. 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. V. 9. № 11. P. 1–12.
 38. Præbel K., Knudsen R., Siwertsson A. et al. Ecological speciation in postglacial European whitefish: rapid adaptive radiations into the littoral, pelagic, and profundal lake habitats // Ecology and evolution Res. 2013. V. 3. № 15. P. 4970–4986.
 39. Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 1977. № 8. P. 71–78.
 40. 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.
 41. Siwertsson A., Knudsen R., Kahilainen K.K. et al. 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.
 42. Toivonen J. Application of a bioenergetics model for analysis of growth and food consumption of subarctic whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Kilpisjärvi, Finnish Lapland // Hydrobiologia. 1999. № 390. P. 153–169.
 43. Østbye K., Næsje T.F., Bernatchez L. et al. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Femud, Norway // J. Evol. Biol. 2004. № 18. P. 683–702.
 44. Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentjev P.M. *Coregonus lavaretus lavaretus* (L.) (Coregonidae) in Babinskaya Imandra (Imandra Lake) // Inland Water Biol. 2015. V. 8. № 1. P. 75–86. <https://doi.org/10.1134/S1995082915010150>

New Data on Morphological Features of the Branchial Apparatus of Oligorakered and Mediumrakered Forms of Whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) from the Largest Subarctic Lake

E. M. Zubova^a, *, N. A. Kashulin^a, P. M. Terent'ev^a,
S. A. Val'kova^a, A. A. Cherepanov^a, and S. V. Postnova^a

^a*Institute of the North Industrial Ecology Problems, Kola Scientific Center
of the Russian Academy of Sciences, Apatity, 184209 Russia*

*e-mail: zubova@inep.ksc.ru

The distribution and feeding of the ecological forms of whitefish is studied in Lake Imandra, the largest subarctic water body. Data on the hydrochemical and hydrobiological characteristics of the reaches of the lake, as well as on the morphological features of the whitefish branchial apparatus with low and medium gill raker number, are obtained. A relationship between feeding preferences of whitefishes and size characteristics and trophic levels of the habitats is revealed.

Keywords: Lake Imandra, whitefish *Coregonus lavaretus* (L.), ecological forms, especially food