ВОПРОСЫ ИХТИОЛОГИИ, 2016, том 56, № 4, с. 463–473

УДК 597.553.2.574.3

ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ МАЛОТЫЧИНКОВОГО СИГА *COREGONUS LAVARETUS* (COREGONIDAE) ОЗЕРА ИМАНДРА (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2016 г. Е. М. Зубова, Н. А. Кашулин, П. М. Терентьев, Д. Б. Денисов, С. А. Валькова

Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН – ИППЭС, Апатиты

E-mail: zubova@inep.ksc.ru

Поступила в редакцию 26.08.2015 г.

Исследованы особенности линейного роста малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* в плёсах крупного субарктического оз. Имандра, характеризующихся разнообразием условий обитания и уровней антропогенной нагрузки. На основе особенностей роста, трофического статуса и интенсивности антропогенной нагрузки выделены приуроченные к отдельным плёсам озера группировки малотычинкового сига. Установлена прямая связь темпа линейного роста сига с возрастом полового созревания и с уровнем трофности мест его обитания.

Ключевые слова: малотычинковый сиг *Coregonus lavaretus*, линейный рост, уровень трофности, антропогенное загрязнение, оз. Имандра.

DOI: 10.7868/S0042875216040214

Познание механизмов регуляции роста рыб и выявление факторов, определяющих его темп, позволяет использовать параметры роста в биоиндикации состояния окружающей среды, даёт возможность прогнозировать рыбопродуктивность водоёмов (Никольский, 1974; Кузнецова, 2003), служит основой при разработке принципов рационального использования и охраны рыбных ресурсов, в частности сиговых рыб (Coregonidae). Широко распространённый в водоёмах Мурманской области сиг *Coregonus lavaretus* в силу своих биологических особенностей многие годы используется как тест-объект ихтиологического мониторинга (Моисеенко, 1983, 1991, 1997, 2000, 2002; Лукин, 1995; Кашулин и др., 1999; Моисеенко, Лукин, 1999; Кашулин, 2004).

На водосборной территории оз. Имандра сосредоточены крупные промышленные предприятия региона (горно-перерабатывающие, металлургические, энергетические и др.), оказывающие негативное воздействие на состояние водной среды. При этом данный водоём остаётся важным для рыбного промысла (Лукин и др., 2006; Решетников и др., 2011). Ранее в условиях интенсивной техногенной нагрузки (1983–1992 гг.) у сига оз. Имандра были зарегистрированы две альтернативные жизненные стратегии: первая характеризовалась замедлением роста с первых лет жизни, запаздыванием созревания и частыми пропусками нереста; вторая – ранним созреванием при малых размерах и сокращением продолжительности жизни (Моисеенко, 1997, 2002; Антропогенные модификации ..., 2002). В современных быстро меняющихся условиях среды обитания зависимость изменений параметров роста сигов Северной Фенноскандии от факторов окружающей среды изучена недостаточно.

Цель работы – исследовать линейный рост сига оз. Имандра в зависимости от гидрохимических и гидробиологических факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение роста сига проводили в рамках комплексных исследований крупного водоёма Мурманской области (бассейн Белого моря) – оз. Имандра (880 км^2). Озеро состоит из трёх в значительной мере самостоятельных плёсов – Большая, Йокостровская и Бабинская Имандра, соединяющихся между собой узкими проливами и расположенных по градиенту нагрузки от источников загрязнения (рис. 1). Северный плёс Большая Имандра – наиболее загрязняемая часть озера, сюда поступают стоки комбинатов горно-металлургического комплекса “Олкон”, “Североникель”, “Апатит” и хозяйственно-бытовые стоки городов Мончегорск, Кировск и Апатиты. Южный плёс Бабинская Имандра – наиболее удалённый от источников загрязнения район озера. В плёсе Йокостровская Имандра смешиваются воды двух первых плёсов и происходит сток из озера через р. Нива (Антропогенные модификации..., 2002).

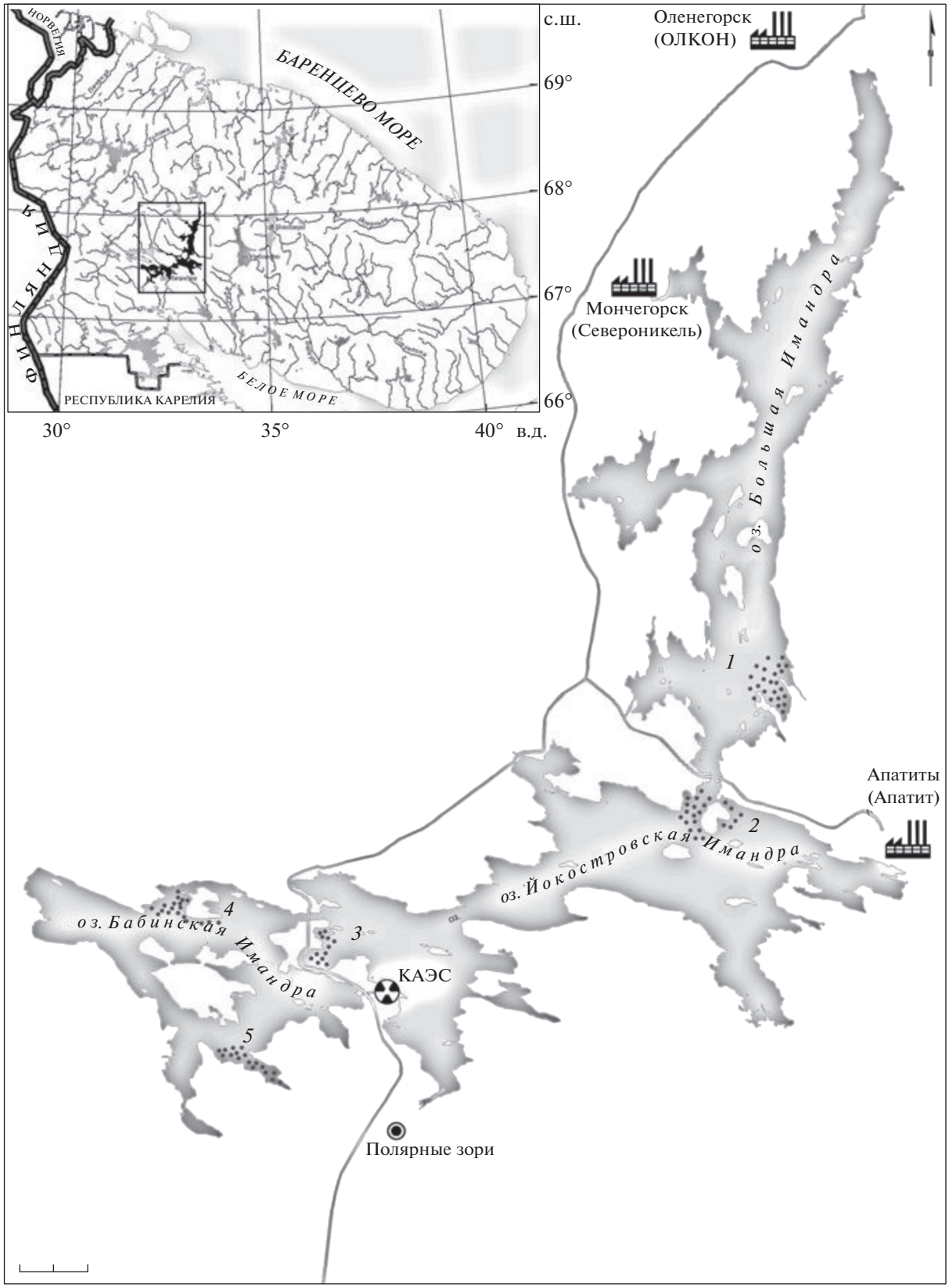

Рис. 1. Карта-схема оз. Имандра и места сбора выборок (●) в 2011–2013 гг.: *1* – губа Белая и район о-ва Могильный, *2* – пролив между м. Кукисньярк и о-вом Большой Йокостровский, *3* – прол. Узкая Салма, *4* – район о-ва Хорт, *5* – губа Кунчаст. Масштаб: 5 км.

Таблица 1. Характеристика использованного материала

Район	Период исследований	Число рыб, экз.
Плёс Большая Имандра (губа Белая, о. Могильный)	Сентябрь–октябрь 2012–2013 гг.	46
Плёс Йокостровская Имандра (прол. Узкая Салма, о. Большой Йокостровский)	Август–сентябрь, 2011 г., ежемесячно с июля по апрель 2012–2013 гг.	463
Плёс Бабинская Имандра (губа Кунчаст, о. Хорт)	Август–сентябрь 2011 г.	140

Рыб отлавливали стандартными наборами ставных жаберных сетей из нейлонового монофиламента длиной 25 м, высотой 1.5 м и размером ячеи 10–60 мм, что обеспечивало вылов особей длиной ⩾5 см. В литоральной зоне (на глубине 1.5–3.0 м) устанавливали по одной–две сети перпендикулярно берегу в местах с песчано-гравийными отмелями и крупными валунными отложениями. В профундальной зоне с глубинами более 18 м использовали до десяти разноячеистых сетей в один порядок. В пелагической зоне водоёма применяли плавные мультиразмерные сети высотой 3 м. Всего за период 2011–2013 гг. изучено 649 экз. сига, выловленных в разных районах оз. Имандра (табл. 1). Гидрохимические и гидробиологические пробы отбирали в период гидробиологического лета (июль–август) в местах сбора ихтиологических проб (рис. 1).

Биологический анализ проводили по стандартной методике (Правдин, 1966; Сидоров, Решетников, 2014). Массу рыб определяли с точностью до 1 г, длину по Смитту (*FL*) измеряли с точностью до 1 мм. Для выделения внутривидовых форм у исследуемых сигов подсчитывали тычинки на 1-й жаберной дуге (Решетников, 1980; Siwertsson et al., 2008). Для определения возраста и темпа линейного роста исследовали чешую 636 экз. сига (2011–2013 гг.). Чешую всегда брали с одного и того же участка – под передней частью спинного плавника (Зиновьев, Мандрица, 2003); все измерения выполнял один оператор.

Темп роста расчисляли с использованием формулы Ли по переднему диагональному радиусу чешуи (Брюзгин, 1969; Мина, 1973, 1981; Зубова, 2015). Для характеристики темпа роста использовали как абсолютные приросты, так и удельную скорость роста, рассчитанную по формуле Шмальгаузена–Броди (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001; Сметанин, 2003).

Гидрохимические параметры определяли 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 спектрофотомерии определяли валовые концентрации тяжёлых металлов и алюминия, являющихся приоритетными загрязняющими элементами Кольского региона (Антропогенные модификации..., 2002). Отбор, камеральную обработку и анализ проб фито-, зоопланктона и макрозообентоса проводили согласно общепринятым стандартным методам (Руководство..., 1992; Денисов, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

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). После снижения антропогенной нагрузки на оз. Имандра в 1993–2000 гг. (Антропогенные модификации..., 2002) по сегодняшний день происходит некоторое уменьшение в воде концентраций основных загрязняющих веществ, таких как медь и никель, по сравнению с периодом максимального загрязнения озера (рис. 2). В то же время содержание этих элементов в поверхностном слое донных отложений (0–1 см) в настоящее время увеличилось (рис. 3). Современные концентрации меди, никеля и стронция в воде и в поверхностном слое донных отложений всех плёсов оз. Имандра превышают фоновые значения (табл. 2), что говорит о сохраняющемся высоком уровне техногенной нагрузки на водоём. 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 гиперэфтрофного; только воды плёса Бабинская Имандра близки к природному состоянию и соответствуют олиготрофному трофическому статусу.

Внутривидовые формы и состав уловов сига. В исследованиях, которые проводили в период максимального загрязнения оз. Имандра, внутривидовые формы сига не выделяли. В наших уловах в Бабинской Имандре встречалась только одна форма сига – малотычинковая (бентофаг); в Йокостровской и Большой Имандре – две формы – мало- и среднетычинковая (табл. 3). Последняя форма (планктофаг) в этих двух плёсах составля-

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

Показатель	Бабинская Имандра	Йокостровская Имандра	Большая Имандра
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
Концентрация металла* в воде, мкг/л/в поверхностном слое (0–1 см) донных отложений, мкг/г сухой массы:			
Cu (1, <3)/(–, 36)	3.4/121	4.1/253	3.8/370
Ni (10, <2)/(–, 33)	2.7/245	6.8/900	5.6/1860
Zn (10, <5)/(–, 91)	0.9/115	0.2/93	0.5/131
Mn (5.6, –)/(–, –)	2.0/–	29.2/–	18.5/–
Sr (26, –)/(–, –)	49.6/72	64.4/1747	108.1/3909
Pb (100, <0.5)/(–, 3.8)	0.1/25.0	0.3/15.6	<0.3/11.0
Co (–, –)/(–, 14)	–/24.0	–/23.4	–/43.1
Cd (5, <0.2)/(–, 0.8)	0.04/0.59	0.04/0.54	0.02/0.83
Hg (–, –)/(–, 0.04)	–/0.096	–/0.212	0.02/0.242
Al (30, –)/(–, –)	23.3/24061	46.7/42294	224.7/52941
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^2	1.2	44.1	36.3
Трофический статус**	α-олиготрофный	гиперэвтрофный	β-эвтрофный

* В скобках: первое значение – предельно допустимая концентрация и ориентировочный безопасный уровень воздействия вредных веществ для вод рыбохозяйственных водоёмов, второе – фоновое значение в воде 400 озёр восточной части Мурманской области (по: Кашулин и др., 2013г.); ** по: Китаев, 1984.

Таблица 3. Число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге у разных форм сига *Coregonus lavaretus* в плёсах оз. Имандра

Плёс	Малотычинковая форма	Среднетычинковая форма
Бабинская Имандра	$\frac{22.4 \pm 0.2}{16–28\,(140)}$	–
Йокостровская Имандра	$\frac{23.3 \pm 0.1}{17–31\,(458)}$	$\frac{36.2 \pm 2.2}{31–43\,(5)}$
Большая Имандра	$\frac{24.0 \pm 0.4}{20–28\,(33)}$	$\frac{38.8 \pm 0.6}{36–42\,(13)}$

Примечание. Здесь и в табл. 4, 5: над чертой – среднее значение и его ошибка, под чертой – пределы варьирования показателя, в скобках – число рыб, экз.

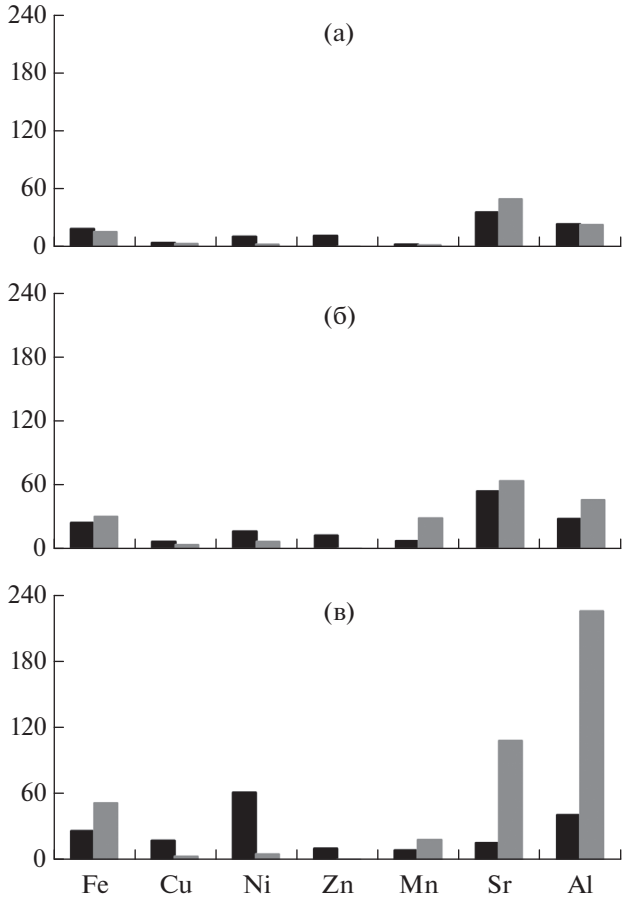

Рис. 2. Концентрации тяжёлых металлов и алюминия в воде плёсов оз. Имандра в разные годы, мкг/л: а – Бабинская Имандра, б – Йокостровская Имандра, в – Большая Имандра; (■) – 1983–1992 гг. (по: Антропогенные модификации ..., 2002 г.), (■) – 2011–2013 гг.

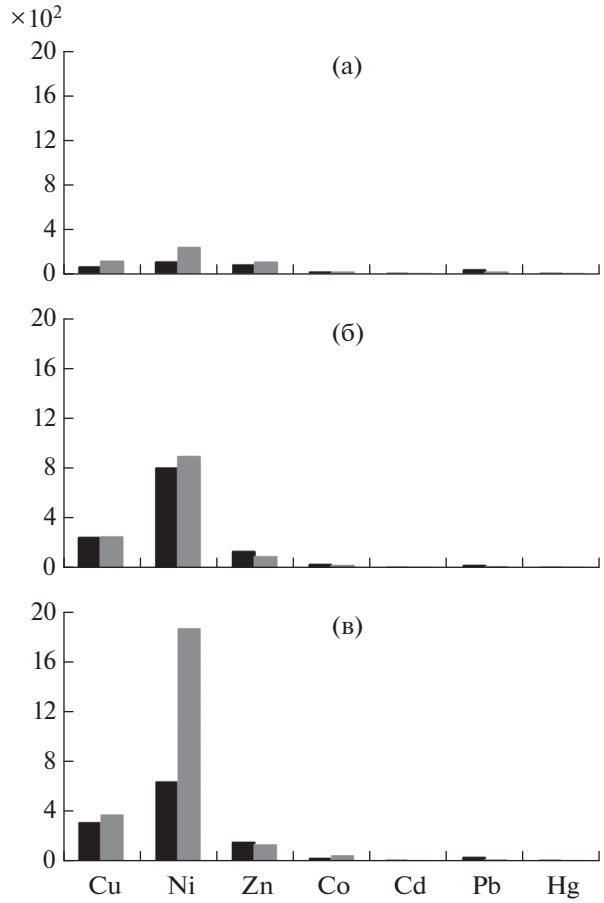

Рис. 3. Концентрации тяжёлых металлов в поверхностном слое (0–1 см) донных отложений в плёсах оз. Имандра в разные годы, мкг/г сухой массы: а – Бабинская Имандра, б – Йокостровская Имандра, в – Большая Имандра; обозначения см. на рис. 2.

ла соответственно 1 и 30% уловов сига. Присутствие среднетычинкового сига в Йокостровской и Большой Имандре обусловлено высокой трофностью этих плёсов и большой биомассой зоопланктона (табл. 2) (Зубова, Кашулин, 2014). Учитывая малочисленность среднетычинкового сига, в работе приводятся данные только по малотычинковому сигу разных плёсов оз. Имандра.

В целом малотычинковый сиг был представлен десятью возрастными группами – 0+–9+, однако возрастная структура уловов в разных плёсах различалась: в Бабинской Имандре отмечены особи в возрасте 1+–7+, в Йокостровской Имандре – 0+–9+, в Большой Имандре – 2+–7+. В Бабинской и Йокостровской Имандре преобладали сиги возраста 3+–5+, в Большой – 4+–5+. Рыбы старше 5+ в Бабинской и Большой Имандре составляли примерно 19% выборки, в Йокостровской – 12%. В Йокостровской Имандре сиги старше 7+ встречались единично (самки).

Доля особей сига, готовящихся к нересту (III–IV стадии развития гонад), в Бабинской Имандре составила примерно 19%, в Йокостровской Имандре – 17%, а в Большой Имандре – всего 9%. По данным Решетникова и Богданова (2011), для природных незагрязнённых водоёмов этот показатель существенно выше (50–60%). В Бабинской Имандре возраст впервые нерестящихся самцов (4+) и самок (5+) соответствовал природному; в Йокостровской Имандре и самки, и самцы созревали раньше – в возрасте 3+, массово – в возрасте 4+. В Большой Имандре выловлено всего 3 особи с гонадами III–IV стадии: 2 самца (4+ и 7+) и самка (6+). Учитывая неравномерность вступления в нерестовое стадо, нерегулярность нереста и общую продолжительность жизни сига оз. Имандра, большая часть особей, вероятно, участвует в нересте лишь один раз в течение жизни.

Большинство впервые нерестящихся особей сига оз. Имандра в наших уловах достигли линейных размеров, характерных для созревающего малоты-

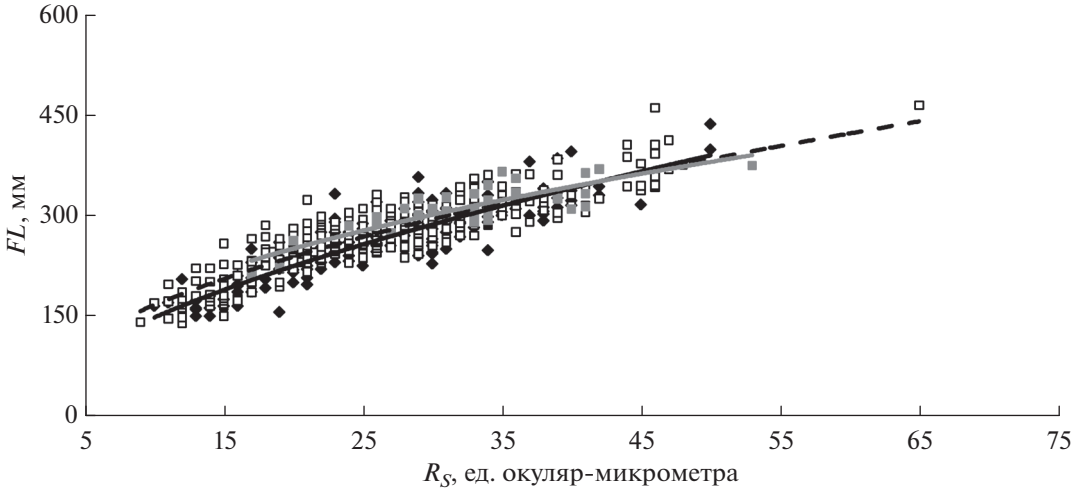

Рис. 4. Зависимость длины тела (*FL*) от длины переднего диагонального радиуса чешуи (R_s, 1 ед. окуляр-микрометра = = 0.1 мм) малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* в плёсах оз. Имандра: (–◆–) – Бабинская Имандра, $FL = 37.00 R_s^{0.60}$, $R^2 = 0.78$; (- □ -) – Йокостровская Имандра, $FL = 50.15 R_s^{0.52}$, $R^2 = 0.77$; (–■–) – Большая Имандра, $FL = 64.33 R_s^{0.45}$, $R^2 = 0.74$.

чинкового сига из чистых водоёмов: самцы – 27–30 см, самки – 28–30 см (Решетников, Богданов, 2011). Выборка из Большой Имандры представлена особями *FL* 212–374 (310.7 ± 6.3) мм и массой 109–940 (437.7 ± 30.3) г., из Йокостровской Имандры – соответственно 113–464 (273.9 ± 2.1) мм и 15–1660 (261.9 ± 7.5) г; из Бабинской Имандры – 150–436 (266.3 ± 4.8) мм и 29–1350 (249.3 ± 16.2) г.

Средние значения длины и массы сига в Йокостровской Имандре выше ($p < 0.001$), чем в Бабинской Имандре до возраста 4+ (табл. 4). В Большой Имандре по сравнению с остальными плёсами размерно-весовые показатели особей больше ($p < 0.001$) до возраста 5+. Начиная с возраста 6+ размерно-весовые показатели сига в разных плёсах оз. Имандра значимо не различаются.

Таким образом, разные условия в трёх плесах оз. Имандра сопряжены с достоверными различиями в линейно-весовых показателях, возрасте начала и возрасте созревания. Это даёт повод для более подробного сравнительного исследования показателей роста малотычинкового сига на протяжении жизни из Бабинской, Йокостровской и Большой Имандры. Длина особи – более стабильный и удобный показатель, нежели масса (Мина, Клевезаль, 1976), а обратные расчисления длины необходимы в первую очередь для того, чтобы уменьшить ошибку, связанную с различиями сезонных приростов последнего года (Зиновьев, Мандрица, 2003).

Темп линейного роста. Зависимость между размерами тела (*FL*) и чешуи (*Rs*) сигов из трёх плесов оз. Имандра хорошо описывается уравнением степенной регрессии (рис. 4). В логарифмических координатах линия регрессии (прямая) не проходит через начало координат, поэтому предпочтительнее использовать для обратных расчислений длины формулу Ли (Брюзгин, 1969; Мина, 1973, 1981). Формулы для обратного расчисления длины рыб: Бабинской Имандры – $\ln L_i = \ln 37.00 + (\ln L_n - \ln 37.00) \times (\ln R_i/\ln R_n)$; Йокостровской Имандры – $\ln L_i = \ln 50.15 + (\ln L_n - \ln 50.15) \times (\ln R_i/\ln R_n)$; Большой Имандры – $\ln L_i = \ln 64.33 + (\ln L_n - \ln 64.33) \times (\ln R_i/\ln R_n)$. В результатах обратных расчислений длины по регрессионному методу “феномен” Ли не проявляется. Половые различия в темпе роста не выявлены. Средние значения расчисленной длины приведены в табл. 5.

У сигов Северной Фенноскандии период активного роста продолжается с конца мая до конца сентября или начала октября (Решетников, 1980; Toivonen, 1999). Выборки сига в плёсах Бабинская и Большая Имандра собирали с августа по октябрь, т.е. у особей данных плёсов на чешуе имелся почти полный прирост текущего года, поэтому мы сравнивали средние наблюдённые оценки их длины со средними расчисленными на момент формирования кольца текущего года, а не с расчисленными на момент формирования предыдущего (рис. 5). У сига Бабинской Имандры наблюдённая оценка длины хорошо соответствует расчисленной (рис. 5а), тогда как у сига из Большой Имандры (рис. 5в) соответствие этих показателей выражено в меньшей степени, что, возможно, объясняется бóльшим приростом длины в текущем году, нежели в предыдущем. В Йокостровской Имандре сига отлавливали с июня по май (примерно 50% рыб в период активного

Таблица 4. Наблюдённые длина и масса малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* в плёсах оз. Имандра

Плёс	Возраст, лет									
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
	Длина (*FL*), мм									
Бабинская Имандра	–	165 / (1)	183 ± 5.8 / 150–240 (19)	225 ± 6.2 / 150–272 (26)	270 ± 4.5 / 205–312 (39)	293 ± 5.9 / 240–343 (28)	323 ± 9.0 / 250–395 (18)	346 ± 14.7 / 305–436 (9)	–	–
Йокостровская Имандра	116 ± 2.5 / 113–118 (2)	166 ± 4.3 / 139–210 (18)	204 ± 6.3 / 168–263 (22)	258 ± 2.3 / 200–321 (107)	277 ± 1.8 / 195–360 (156)	301 ± 3.5 / 229–460 (100)	317 ± 7.0 / 253–464 (39)	326 ± 13.0 / 263–387 (11)	334 ± 10.5 / 323–344 (2)	361 / (1)
Большая Имандра	–	–	247 ± 18.1 / 212–290 ((4)	310 ± 11.9 / 393–345 (4)	311 ± 6.5 / 273–355 (12)	342 ± 12.6 / 290–374 (7)	314 ± 6.9 / 300–327 (4)	319 ± 13.5 / 305–322 (2)	–	–
	Масса, г									
Бабинская Имандра	–	50 / (1)	63 ± 6.6 / 29–144 (19)	122 ± 9.9 / 29–219 (26)	221 ± 12.1 / 87–362 (39)	299 ± 19.6 / 150–521 (28)	438 ± 47.0 / 241–830 (18)	583 ± 115.4 / 311–1350 (9)	–	–
Йокостровская Имандра	16 ± 0.6 / 15–16 (2)	47 ± 4.4 / 26–108 (18)	97 ± 10.2 / 49–211 (22)	205 ± 6.8 / 80–478 (107)	246 ± 5.5 / 67–581 (156)	367 ± 18.7 / 118–1660 (100)	438 ± 27.2 / 390–515 (39)	496 ± 81.3 / 186–958 (11)	433 ± 83.0 / 350–516 (2)	630 / (1)
Большая Имандра	–	–	186 ± 43.4 / 109–295 (4)	444 ± 41.4 / 373–560 (4)	404 ± 33.9 / 238–601 (12)	624 ± 75.4 / 333–940 (7)	419 ± 36.4 / 171–1295 (4)	477 ± 68.0 / 409–545 (2)	–	–

Таблица 5. Значения расчисленной длины, абсолютных годовых приростов и удельной скорости роста малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* в плёсах оз. Имандра

Место лова, плёс	Возраст, годы								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Расчисленная длина (*FL*), мм								
Бабинская Имандра	118 ± 1.4 / 69–161 (140)	164 ± 1.7 / 102–214 (139)	208 ± 2.4 / 132–282 (120)	246 ± 3.0 / 172–316 (94)	276 ± 4.2 / 203–348 (55)	304 ± 6.7 / 250–379 (27)	332 ± 14.4 / 288–408 (9)	–	–
Йокостровская Имандра	138 ± 0.6 / 103–176 (456)	186 ± 0.9 / 132–259 (438)	224 ± 1.2 / 160–352 (416)	254 ± 1.6 / 183–393 (309)	279 ± 3.0 / 210–448 (153)	294 ± 5.8 / 232–449 (53)	307 ± 9.8 / 253–368 (14)	325 ± 6.1 / 312–332 (3)	346 / (1)
Большая Имандра	154 ± 2.4 / 132–187 (33)	200 ± 3.4 / 162–238 (33)	236 ± 5.6 / 187–315 (29)	262 ± 5.2 / 208–306 (25)	282 ± 10.1 / 239–358 (13)	273 ± 5.9 / 249–285 (6)	283 ± 18.5 / 265–302 (2)	–	–
	Абсолютные годовые приросты, мм								
Бабинская Имандра	118	46	44	38	30	28	28	–	–
Йокостровская Имандра	138	48	38	30	25	15	13	18	21
Большая Имандра	154	46	36	26	20	–9	10	–	–
	Удельная скорость роста								
Бабинская Имандра	–	0.33	0.24	0.17	0.12	0.10	0.09	–	–
Йокостровская Имандра	–	0.30	0.19	0.13	0.09	0.05	0.04	0.06	0.06
Большая Имандра	–	0.26	0.17	0.10	0.07	–0.03	0.04	–	–

роста и 50% – в период отсутствия роста). По нашим результатам, наблюдённая оценка длины лучше соответствует расчисленной на момент формирования годового кольца в текущем году (рис. 5б).

Расчётные значения длины сига, как и наблюдённые, до 5-годовалого возраста увеличиваются ($p < 0.001$) в ряду Бабинская < Йокостровская < < Большая Имандра (табл. 5). Разница в длине рыб определяется абсолютным приростом в первый год жизни: самым большим у сига из Большой Имандры, меньшим у сига из Йокостровской Имандры и наименьшим у сига из Бабинской Имандры. Начиная с 3-годовалого возраста, наибольшие значения приростов характерны уже для медленнорастущего в первый год жизни сига Бабинской Имандры. У сига из Большой Имандры самые низкие приросты наблюдаются с 3-го по 7-й год жизни. Средние годовые приросты сига из Йокостровской Имандры с 3-годовалого возраста и до конца жизни занимают промежуточное положение. Описанная закономерность в изменении абсолютных приростов сига приводит к схождению кривых роста в 5-годовалом возрасте, после чего они снова расходятся.

Сравнивая удельную скорость роста сига разных плёсов Имандры со 2-го года жизни (для первого года жизни данный показатель рассчитать невозможно (Мина, Клевезаль, 1976)), мы видим такую же закономерность в изменении её показателей, как и у абсолютных приростов с 3-годовалого возраста (табл. 5).

Из полученных результатов следует, что более высокие уровни техногенной нагрузки не приводят к снижению линейного роста рыб в первые годы жизни, как это регистрировалось ранее (Моисеенко, 1997, 2002; Антропогенные модификации ..., 2002). Напротив, в загрязнённых плёсах Йокостровская и Большая Имандра сиг в первый год жизни растёт сравнительно быстрее сига из условно-фонового района Бабинская Имандра. По нашим данным, абсолютный темп линейного роста сига в первый год жизни тесно связан с количественными показателями биомассы зоопланктона: чем больше биомасса зоопланктона, тем выше линейный прирост (рис. 6). Зоопланктон является основным видом корма для малотычинкового сига в первые два года жизни (Решетников, 1980). По нашим данным, самая большая биомасса зоопланктона характерна для Большой Имандры (табл. 2), что определяет самый большой прирост длины в первый год жизни у рыб в этом плёсе (табл. 5). Наименьшему показателю биомассы зоопланктона в Бабинской Имандре соответствует самый низкий линейный прирост в первый год жизни у сига данного плёса. Таким же образом можно объяснить промежуточные значения темпа роста в этом же возрасте у сига из Йокостровской Имандры. Со 2-го года жизни у сига исследуемых плёсов абсолютные линейные при-

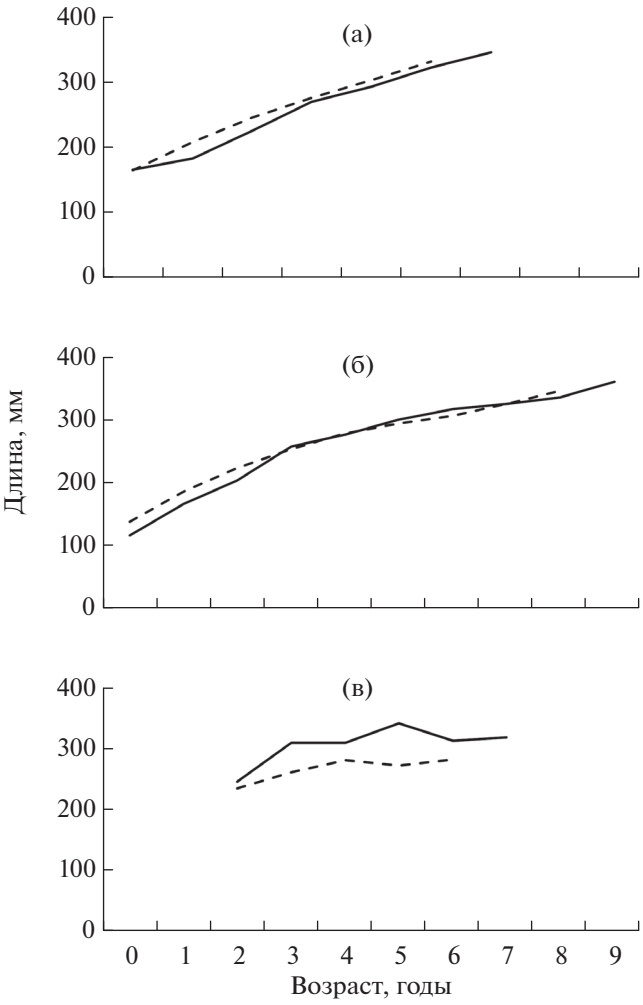

Рис. 5. Наблюдённая (—) и расчисленная (- - -) длина (*FL*) малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* в плёсах оз. Имандра: а – Бабинская Имандра, б – Йокостровская Имандра, в – Большая Имандра.

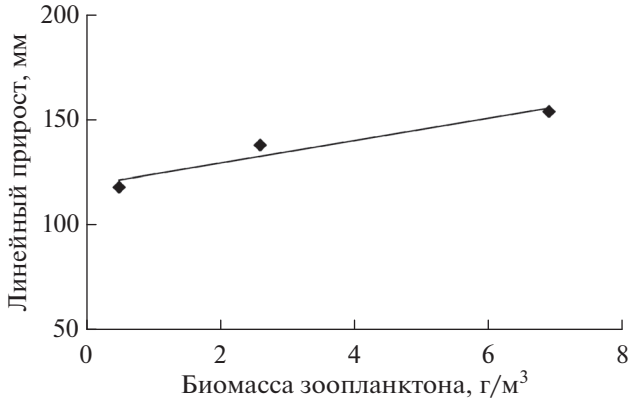

Рис. 6. Зависимость абсолютного линейного прироста малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* в первый год жизни от биомассы зоопланктона в плёсах оз. Имандра: $y = 5.34x + 118.86$, $R^2 = 0.93$.

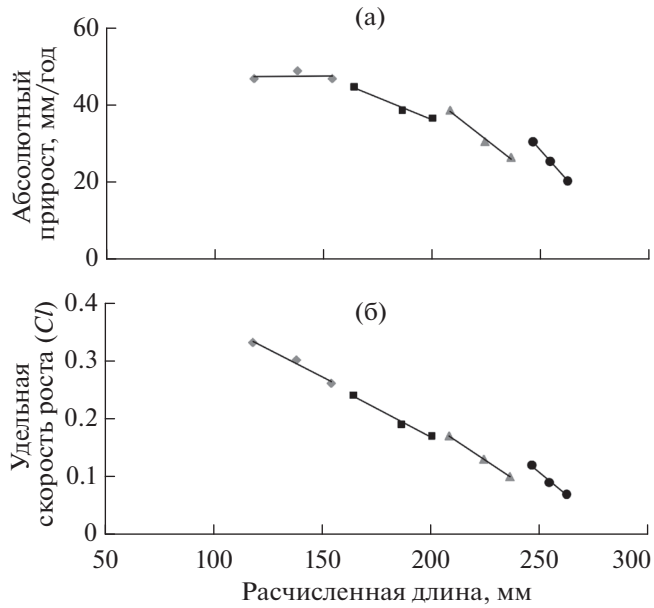

Рис. 7. Зависимость абсолютных годовых (а) и относительных (б) приростов от расчисленной длины в разные годы жизни малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* в плёсах оз. Имандра: (◆) – 2-й год (а – $y = 0.004x + 46.11$, $R^2 = 0.004$; б – $y = -0.002x + 0.56$, $R^2 = 0.98$); (■) – 3-й год (а – $y = -0.23x + 80.90$, $R^2 = 0.98$; б – $y = -0.002x + 0.56$, $R^2 = 0.99$); (▲) – 4-й год (а – $y = -0.43x + 127.62$, $R^2 = 0.99$; б – $y = -0.003x + 0.69$, $R^2 = 1$); (●) – 5-й год (а – $y = -0.63x + 183.75$, $R^2 = 1$; б – $y = -0.003x + 0.89$, $R^2 = 0.99$).

росты резко падают и уже не зависят от обилия зоопланктона.

В 3-годовалом возрасте малотычинковые сиги переходят в основном на бентосный тип питания (Решетников, 1980). Однако более высокая биомасса бентоса в Йокостровской и Большой Имандре по сравнению с таковой в Бабинской Имандре (табл. 2) не приводят к бóльшим линейным приростам сига этих плёсов с 3-годовалого возраста и до конца жизни (табл. 5). У быстрорастущих на первом году жизни сигов Йокостровской и Большой Имандры, возможно, раньше начинают развиваться половые продукты и, соответственно, уменьшается прирост соматической массы. При этом надо иметь в виду, что траты на развитие гонад могут возрастать не непосредственно перед размножением, а раньше (Никольский, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001), в частности, по нашим данным (по значениям удельной скорости роста), – с двухгодовалого возраста. В итоге это приводит к вступлению сига Йокостровской и Большой Имандры в нерестовое стадо в возрасте 3+–4+ против 4+–5+ в Бабинской Имандре. Длина впервые нерестящегося сига во всех плёсах оз. Имандра соответствует длине, наблюдаемой в незагрязнённых водоёмах – 27–30 см (Решетников, 1966, 1980; Решетников, Богданов, 2011). Таким образом, исследование внутрипопуляционных группировок сига из разных плёсов оз. Имандра показывает: чем выше темп роста рыб (в нашем случае в первый год жизни), тем в более раннем возрасте они созревают. Описываемая зависимость – одна из форм связи между темпом роста и скоростью полового созревания, отмеченная у разных видов рыб в природных условиях (Замахаев, 1964; Земская, 1964; Кошелев, 1971; Никольский, 1974; Решетников, 1980; Trudel et al., 2000).

Между средней длиной сига из разных плёсов оз. Имандра в определённом возрасте и средним как абсолютным, так и относительным приростом в последующий год наблюдается высокая отрицательная связь: чем больше длина, тем меньше линейный прирост (рис. 7; табл. 5). В итоге это приводит к выравниванию длины у сига из трёх плёсов оз. Имандра в 5-годовалом возрасте. После 5-годовалого возраста мы снова видим расхождение в длине сига трёх плёсов, что приводит к самым большим конечным размерам сига в Бабинской Имандре, а наименьшим – в Большой Имандре, конечные размеры сига Йокостровской Имандры имеют промежуточное значение. Как правило, рыбы, раньше достигающие половой зрелости, замедляют свой рост и обычно имеют меньшие конечные размеры, чем поздно созревающие (Дгебуадзе, 2001), что подтверждается нашими данными.

Как известно, длительное воздействие сублетальных доз тяжёлых металлов приводит к дополнительным тратам энергии на жизнедеятельность и выживание рыб в условиях загрязнения (Кашулин, 1994; Кашулин и др., 1999; Моисеенко, Лукин, 1999; Моисеенко, 2000, 2002; Антропогенные модификации ..., 2002). С возрастом в условиях загрязнения развиваются патологии и дисфункции, которые вызывают преждевременную гибель рыб. Этим можно объяснить сокращение продолжительности жизни сига плёса Большая Имандра до 7+ вместо 12+–13+. Такое же число возрастных групп наблюдается и у сига в условно фоновом плёсе Бабинская Имандра, что, возможно, объясняется высоким содержанием некоторых тяжёлых металлов в воде и донных отложениях и этого плёса оз. Имандра.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам лаборатории водных экосистем ИППЭС КНЦ РАН за помощь в проведении экспедиционных работ и за консультации при подготовке статьи. Особую благодарность автор выражает М.В. Мине (ИБР РАН) за ценные замечания, высказанные при обсуждении результатов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. 2002. М.: Наука, 403 с.

Брюзгин В.Л. 1969. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев: Наук. думка, 188 с.

Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.

Денисов Д.Б. 2011. Проблемы современной биоиндикации состояния субарктических водных экосистем на основе водорослевых сообществ // Матер. Междунар. конф. “Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем”. СПб.: Любавичи. С. 68–73.

Замахаев Д.Ф. 1964. К вопросу о влиянии роста первых лет жизни рыбы на последующий ее рост // Тр. ВНИРО. Т. 50. С. 109–141.

Земская К.А. 1964. Методика изучения биологических свойств популяций рыб и их изменений // Там же. Т. 50. С. 39–44.

Зиновьев Е.А., Мандрица С.А. 2003. Методы исследования пресноводных рыб: учебное пособие. Пермь: ПермГУ, 113 с.

Зубова Е.М. 2015. Линейный рост европейского сига *Coregonus lavaretus* (L.) в антропогенно-модифицированных водоемах европейской субарктики (на примере Мурманской области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь: ПГНИУ, 28 с.

Зубова Е.М., Кашулин Н.А. 2014. Современные данные о росте малотычинкового сига *Coregonus lavaretus lavaretus* (Coregonidae) оз. Имандра // Матер. регион. конф. “Современные проблемы экологии и природопользования”. Мурманск: Изд-во МурманГТУ. С. 188–192.

Кашулин Н.А. 1994. Реакция сиговых рыб на загрязнение субарктических водоемов тяжелыми металлами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ПетрГУ, 20 с.

Кашулин Н.А. 2004. Рыбы малых озер Северной Фенноскандии в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 130 с.

Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.А. 1999. Рыбы пресноводных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 142 с.

Кашулин Н.А., Даувальтер В.А., Денисов Д.Б. и др. 2013. Некоторые аспекты современного состояния пресноводных ресурсов Мурманской области // Вестн. МГТУ. Т. 16. № 1. С. 98–107.

Китаев С.П. 1984. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 207 с.

Кошелев Б.В. 1971. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икрометания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука. С. 186–218.

Кузнецова Е.Н. 2003. Рост рыб и стратегии их жизненных циклов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО, 49 с.

Лукин А.А. 1995. Патологии рыб как индикатор качества вод Кольского Севера // Проблемы химического и биологического мониторинга экологичского состояния водных объектов Кольского Севера. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 105–119.

Лукин А.А., Шарова Ю.Н., Прищепа Б.Ф. 2006. Влияние промысла на состояние популяций сига *Coregonus lavaretus* (L.) в оз. Имандра // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 5. С. 383–391.

Мина М.В. 1973. Рост рыб (методы исследования в природных популяциях) // Рост животных. Зоология позвоночных. Т. 4. М.: ВИНИТИ. С. 68–115.

Мина М.В. 1981. Задачи и методы изучения рыб в природных условиях // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука. С. 177–195.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.

Моисеенко Т.И. 1983. Влияние на рыб загрязнения субарктического водоема (на примере оз. Имандра): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 29 с.

Моисеенко Т.И. 1991. Закисление и загрязнение тяжелыми металлами поверхностных вод Кольского Севера. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 47 с.

Моисеенко Т.И. 1997. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. Апатиты: КНЦ РАН, 261 с.

Моисеенко Т.И. 2000. Морфофизиологические перестройки организма рыб под влиянием загрязнения (в свете теории Шварца) // Экология. № 6. С. 463–472.

Моисеенко Т.И. 2002. Изменение стратегии жизненного цикла рыб под воздействием хронического загрязнения вод // Там же. № 1. С. 50–60.

Моисеенко Т.И., Лукин А.А. 1999. Патологии рыб в загрязняемых водоемах Субарктики и их диагностика // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 535–547.

Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.

Решетников Ю.С. 1966. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука. С. 93–155.

Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 301 с.

Решетников Ю.С., Богданов В.Д. 2011. Особенности воспроизводства сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 4. С. 502–525.

Решетников Ю.С., Терещенко В.Г., Лукин А.А. 2011. Динамика рыбной части сообщества в изменяющихся условиях обитания (на примере оз. Имандра) // Рыб. хоз-во. № 6. С. 48–51.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосиситем. 1992. СПб.: Гидрометиздат, 318 с.

Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.

Сметанин М.М. 2003. Статистические методы в экологии рыб. Борок: Изд-во ИБВВ РАН, 200 с.

Шмальгаузен И.И. 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.; Л.: Биомедгиз. С. 8–60.

Siwertsson A., Knudsen R., Amundsen P.-A. 2008. Temporal stability in gill raker numbers of subarctic European whitefish populations // Adv. Limnol. № 63. P. 229–240.

Toivonen J. 1999. Application of a bioenergetics model for analysis of growth and food consumption of subarctic whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Kilpisjarvi, Finnish Lapland // Hydrobiologia. № 390. P. 153–169.

Trudel M., Tremblay A., Schetagne R., Rasmussen J.B. 2000. Estimating food consumption rates of fish using a mercury mass balance model // Can. J. Fish. Aquat. Sci. № 57. P. 414–428.