

ЗООЛОГИЯ

УДК 597.553.2.574.3

DOI: 10.17072/1994-9952-2020-3-210-226.

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

Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦКНЦ РАН, Апатиты, Россия

СОВРЕМЕННЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СИГА *COREGONUS LAVARETUS*, ЕВРОПЕЙСКОЙ РЯПУШКИ *C. ALBULA* И ЕВРОПЕЙСКОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS EPERLANUS* ОЗЕРА ИМАНДРА

Исследованы современные биологические характеристики многочисленных видов рыб плёсов оз. Имандра – сига, европейской ряпушки и европейской корюшки. Показано, что в условиях продолжающегося негативного изменения гидрологического и гидрохимического режимов озера за последние 20 лет, произошли разнонаправленные изменения в структурах популяций этих видов. Если у короткоцикловых видов (корюшка, ряпушка) наблюдается положительная динамика ряда показателей, то у сига эти изменения носят негативный характер. Эврифагия корюшки оз. Имандра, включая переход на хищничество при достижении длины 150 мм, в сочетании с эффективной стратегией размножения и практическим отсутствием пресса хищников, обеспечивают ей высокую численность и успешную конкуренцию с другими видами.

Ключевые слова: сиг; европейская ряпушка; европейская корюшка; биологические характеристики; оз. Имандра.

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

Institute of North Industrial Ecology Problems of KSC RAS, Apatity, Russian Federation

MODERN BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF WHITEFISH *COREGONUS LAVARETUS*, EUROPEAN VENDACE *C. ALBULA* AND EUROPEAN SMELT *OSMERUS EPERLANUS* FROM THE IMANDRA LAKE

The modern biological characteristics of numerous fish species from the Imandra Lake reaches – whitefish, european vendace and european smelt was investigated. It was shown that under the conditions of the ongoing negative change in the hydrological and hydrochemical regimes of the lake over the past 20 years, there have been multidirectional changes in the population's structures of these species. If in short-cycle species (smelt, vendace) there is a positive dynamics of a number of indicators, then in whitefish these changes are negative. Euryphagia of smelt from the Imandra Lake, including the transition to predation when reaching a length of 150 mm, combined with an effective breeding strategy and the virtual absence of a predator press, provide him high numbers and successful competition with other species.

Key words: whitefish; european vendace; european smelt; biological characteristics; Lake Imandra.

Введение

Антропогенные сукцессии крупных арктических водоемов мало изучены в силу специфики условий, многолетней динамики глобальных и региональных факторов окружающей среды, относительной продолжительностью процесса и, как следствие, отсутствием полноценных рядов наблюдений, выполненных по единым методикам и позволяющие накапливать единообразные и сравнимые данные по всем компонентам экосистемы. Существуют генерализированные пред-

ставления о направленности тех или иных изменений как ответ на различные виды воздействий, но они часто модифицируются совокупностью факторов различной природы и не могут служить надёжной основой для прогноза. Попытки решить возникающие методологические проблемы с помощью математического моделирования [Решетников, Терещенко, Лукин, 2011], к сожалению, не могут учесть все биотические и абиотические компоненты даже самых простых природных экосистем, а тем более, крупных водоемов. Все это требует проведения новых исследований, расширяю-

ших наши представления об особенностях функционирования экосистем в современных условиях.

Озеро Имандра – один из крупнейших водоемов арктической зоны РФ, испытывающий на протяжении многих десятков лет мощное многофакторное воздействие, включающее изменения гидрологического и гидрохимического режимов, структурно-функциональной организации биотической составляющей [Чижиков, 1980; Моисеенко, Яковлев, 1990; Антропогенные ..., 2002; Кашулин и др., 2013; Даувальтер, Кашулин, 2015а, б; Daualter, Kashulin 2018]. Последние десятилетия среди модифицирующих факторов на первое место выходит эвтрофирование водоема [Денисов, Кашулин, 2016; Терентьева, Кашулин, Денисов, 2017]. Значительные изменения затронули все структурные компоненты биоты водоема, начиная от первичных продуцентов, заканчивая рыбной частью сообщества, что привело к снижению его рыбопромыслового значения [Решетников, Терещенко, Лукин, 2011; Вандыш, 2012; Валькова и др., 2012; Кашулин и др., 2013; Даувальтер, Терентьев, 2018]. Изменилась и структура ихтиофауны: практически исчезли лососёвые виды, сократилась доля сига, в то время как численность европейской корюшки резко увеличилась, и она расселяется по придаточным озерно-речным системам [Терентьев, Кашулин, Зубова, 2017]. Корюшка, благодаря короткому циклу развития, пищевой пластичности, отсутствию прессы хищников и выгодной стратегии размножения (весенний нерест в притоках), становится доминирующим видом. Рыбы, занимающие верхние трофические уровни арктических водоемов, интегрируют все изменения, происходящие в экосистеме, и являются надежными показателями долговременных трендов [Кашулин, 2004].

Цель работы – анализ современного состояния популяций наиболее многочисленных видов рыб оз. Имандра – сига, европейской ряпушки и европейской корюшки.

Материал и методы исследования

Изучение популяционной структуры сига, ряпушки и корюшки оз. Имандра проводилось в рамках комплексных исследований озера в 2011–2016 гг. Районы исследований – три плёса озера (Большая, Йокостровская и Бабинская Имандры), расположенные по градиенту нагрузки от источников загрязнения [Антропогенные..., 2002; Зубова и др., 2018]. Северный плёс Большая Имандра (далее БоИ) – наиболее загрязняемая часть озера. Сюда поступают стоки комбинатов горно-металлургического комплекса «Олкон», «Североникель», «Апатит» и хозяйственно-бытовые стоки г. Мончегорска, Кировска и Апатит (рисунок). Южный плёс Бабинская Имандра (далее БаИ) –

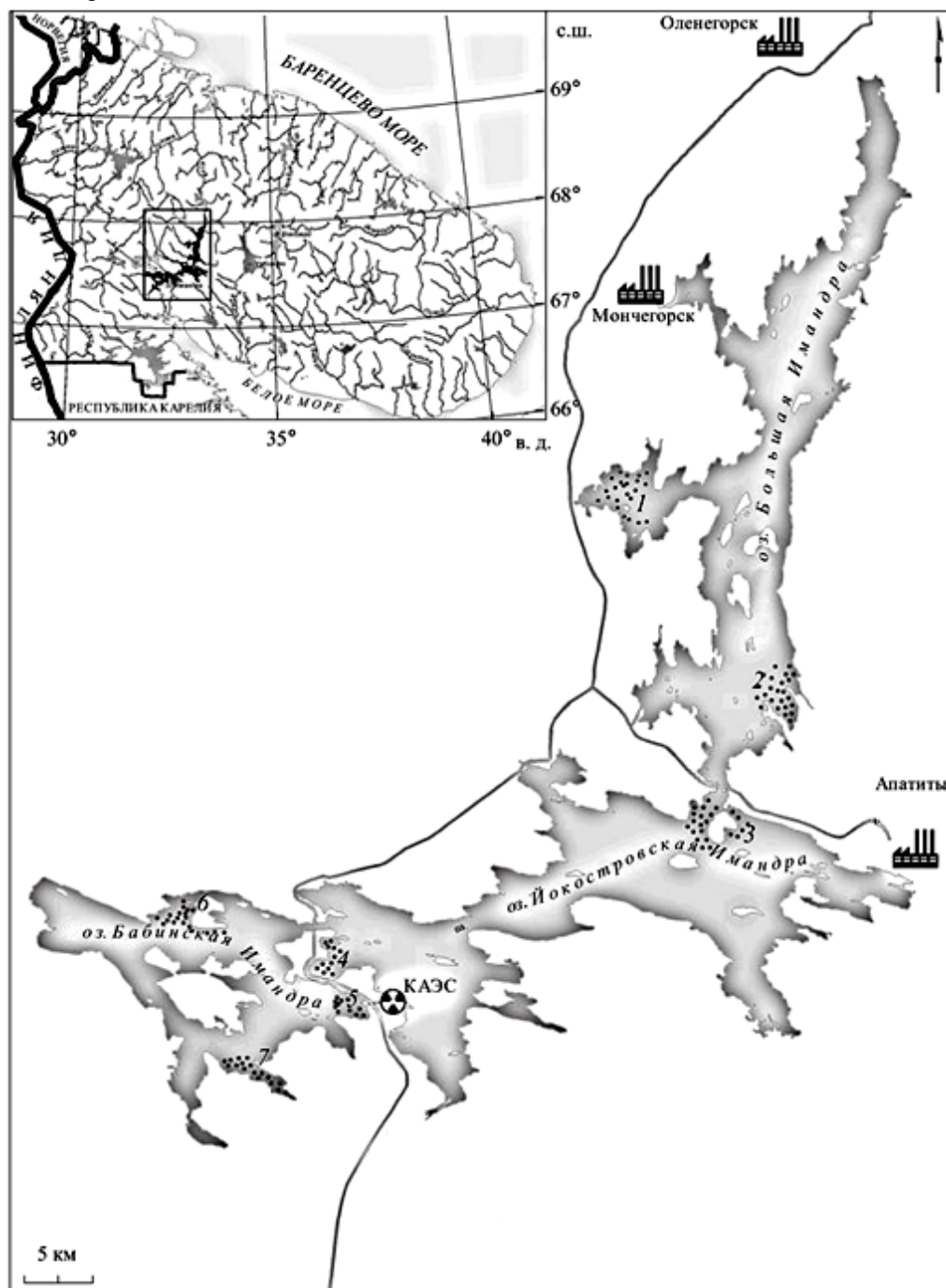
удаленный от источников загрязнения район озера, однако губа Молочная испытывает влияние подогретых сбросных вод Кольской АЭС. В плёсе Йокостровская Имандра (далее ЙИ) смешиваются воды плёсов Большая и Бабинская Имандра, и происходит сток из озера через р. Ниву [Антропогенные..., 2002].

Отбор гидрохимического и гидробиологического материалов в исследуемых водоёмах производился в период гидробиологического лета (июль-август) и соответствовал местам сбора ихтиологических проб (рис. 1). Определение гидрохимических параметров проводилось в стационарных условиях в лаборатории Центра коллективного пользования Института проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН (ИППЭС КНЦ РАН). Отбор, камеральная обработка и анализ проб фито-, зоопланктона и макрозообентоса проводились согласно общепринятым стандартным методам, описанным ранее [Руководство ..., 1992; Денисов, 2011]. Во всех исследуемых р-нах оз. Имандра рыбу отлавливали стандартными наборами ставных жаберных сетей из нейлонового монофиламент. В литоральной зоне (на глубине 1.5–3 м) устанавливались сети длиной 25 м, высотой 1.5 м и размером ячеи 10–60 мм (что обеспечивало вылов рыбы длиной ≥ 5 см). Сети устанавливались порядками по 1–2 сети перпендикулярно берегу, в местах с песчано-гравийными отмелями и крупными валунными отложениями. В профундальной зоне с глубинами более 18 м использовалось до 10 разноячеистых сетей в один ряд. В пелагической зоне водоема для отбора ихтиологического материала применялись плавные мультиразмерные сети высотой 3 м. За период с 2011 по 2016 гг. изучено 2 637 экземпляров трёх видов рыб. Подробная информация об объёме материала, местах и времени лова рыб представлена в табл. 1. Обработка материала проводилась по методике Г.П. Сидорова и Ю.С. Решетникова [2014]. Массу рыб определяли с точностью до 1 г, длину по Смиуту (АС) измеряли с точностью до 1 мм. Для выделения внутривидовых форм у исследуемых сига подсчитывали тычинки на первой жаберной дуге. Возраст исследуемых видов рыб определялся по чешуе первым автором по известным методикам [Van Oosten, 1929; McKenzie, 1957; Решетников, 1966; Заварзина, 2005]. Рыбы были отнесены нами к принимающим участие в нересте, если их гонады достигли стадии половой зрелости: у сига и ряпушки – III–IV [Решетников, Богданов, 2011], у корюшки – II–III (из осенних уловов) и III–IV.

Для качественного и количественного анализа питания сига, корюшки и ряпушки в летне-осенний период было исследовано содержание желудков 304 особей (табл. 1) согласно известным руковод-

ствам [Руководство..., 1961; Методическое..., 1974]. Желудки рыб извлекались и фиксировались в 70%-ном растворе этилового спирта не позднее, чем через 2–3 ч. после поимки. Материал обрабатывался в лабораторных условиях с использованием микроскопа. Пищевой комок каждого желудка взвешивался, просчитывалось число компонентов по группам, которые затем взвешивались и измерялись. Объекты питания определялись до семейства или рода [Определитель..., 2016]. Для характеристики спектра питания использовали такие по-

казатели, как частота встречаемости (F , %), доля каждого компонента пищи по массе (P , %) и общий индекс наполнения (I_n , ‰) – отношение массы всего содержимого желудка к общему весу рыбы. Для оценки питания исследуемых видов рыб из различных районов озера были выделены 4 размерные группировки: для сига – 100–199 мм, 200–299 мм, 300–399 мм и 400–499 мм, для ряпушки и корюшки – 0–100, 101–150, 151–200 и 201–250 мм.



Карта-схема оз. Имандра и места сбора выборок (●) в 2011–2016 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

Таблица 1

Характеристика использованного материала

оз. Имандра, плёс	Район исследования	Период исследований	n_1	n_2	n_3
Большая Имандра	Губа Вите	Октябрь 2013 Г.	Сиг 45 Ряпушка 93 Корюшка 6	44	Сиг 14 Ряпушка 22 Корюшка 0
	Губа Белая, остров Могильный	Август-сентябрь 2012 Г., Октябрь 2013 Г.	Сиг 46 Ряпушка 256 Корюшка 186	50	
Йокостровская Имандра	Остров Большой Йокостровский	Август 2011 г. Ежемесячно с июля 2012 г. по май 2013 г., Июль-сентябрь 2013 г., Октябрь 2014 г., Ноябрь – декабрь 2015 г., Август 2016 г.	Сиг 496 Ряпушка 322 Корюшка 463	411	Сиг 76 Ряпушка 42 Корюшка 26
		Пролив Узкая Салма, губа Глубокая	Август-сентябрь 2011 г., Июнь 2012 Г., Ноябрь 2015 г.	Сиг 72 Ряпушка 53 Корюшка 173	24
Бабинская Имандра	Губа Молочная	Октябрь 2011 г.	Сиг 50 Ряпушка 102 Корюшка 14	50	Сиг 112 Ряпушка 2 Корюшка 10
	Остров Хорт	Август-сентябрь 2011 г.	Сиг 59 Ряпушка 1 Корюшка 28	59	
	Губа Кунчаст	Сентябрь 2011 г.	Сиг 84 Ряпушка 5 Корюшка 83	84	

Примечание. n_1 – количество исследованных рыб каждого вида, n_2 – количество сигов с обследованной жаберной дугой, n_3 – количество рыб каждого вида с обследованным желудком в трех плесах.

Результаты

Гидрохимические и гидробиологические показатели трёх плесов оз. Имандра различаются, отражая уровни антропогенной нагрузки (табл. 2). Значительному содержанию биогенных элементов (общего фосфора и азота) в плесах ЙИ и БоИ соот-

ветствуют высокие показатели первичной продукции, зоопланктона и макрозообентоса. Трофический статус этих плесов определяется от мезотрофного до эвтрофного; только воды плеса БаИ близки к природному состоянию и соответствуют олиготрофному трофическому статусу (табл. 2).

Таблица 2

Средние величины гидрохимических и гидробиологических показателей в трех плесах оз. Имандра, 2011 – 2013 гг.

Показатели	Плёс		
	БоИ	ЙИ	БаИ
S , км ²	311.6	352.2	148.7
Наибольшая глубина, м	67.0	42.0	43.5
Средняя глубина, м	14.7	10.9	16.3
O ₂ , мг/л	9.37	8.98	7.39
pH	7.78	7.42	7.33
Общая минерализация, мг/л	91.3	70.8	39.9
P общ, мкг/л	55	19	6
N общ, мкг/л	396	183	147
Биомасса фитопланктона, г/м ³	2.98	1.57	0.46
Содержание хлорофилла «а», мг/м ³	6.12	3.68	1.41
Трофический статус*	β -мезотрофный	α -мезотрофный	α -олиготрофный
Численность зоопланктона, экз/м ³	1825.5	706.5	276.5

Окончание табл. 2

Показатели	Плёс		
	БоИ	ЙИ	БаИ
Биомасса зоопланктона, г/м ³	4.3	2.1	0.6
Трофический статус*	α -эвтрофный	β -мезотрофный	α -олиготрофный
Численность зообентоса, экз/м ²	4211	588	398
Биомасса зообентоса, г/м ³	20.1	3.9	1.7
Трофический статус*	β -эвтрофный	α -мезотрофный	β -олиготрофный

Примечание.* – цит. по: Китаев, 2007.

Видовой состав уловов. Уловы из трех плёсов оз. Имандра в 2011–2016 гг. включали десять видов рыб (табл. 3). Наиболее многочисленными в них были сиг, ряпушка, корюшка и окунь (от 12 до 48%). Одним из важных аспектов функционирования современной экосистемы оз. Имандра является значительное усиление роли европейской корюшки

в структуре рыбной части сообщества. В настоящее время ее доля в составе уловов озера может варьировать от 30 до 36% (табл. 3). Относительно высокая доля сига при этом (до 30%) сохраняется лишь в акватории БаИ. Критически снижена численность арктического гольца.

Таблица 3

Долговременные изменения соотношения различных видов рыб в уловах оз. Имандра

Период исследований	Виды рыб										
	сиг	голец	кумжа	хариус	окунь	щука	налим	форель	ерш	корюшка	ряпушка
Большая Имандра											
1960	67.0	19.0	2.6	3.0	0.9	2.6	4.0	-	-	1.7	-
1965 – 1968	60.7	13.7	0.5	0.7	2.1	1.7	0.5	-	-	0.9	18.2
1990-е	80.0	11.5	0.4	-	-	0.4	4.0	-	3.2	-	0.5
2010-е	12.0	0.3	-	2.0	3.5	0.7	-	-	24.0	36.0	21.5
Йокостровская Имандра											
1972 – 1973	50.9	4.5	0.6	0.9	37.6	3.1	2.4	-	-	-	-
1990-е	75.6	2.8	0.5	2.6	2.3	-	-	-	1.6	13.9	0.7
2010-е	19.0	-	0.3	2.0	3.0	0.3	-	-	6.0	30.0	40.0
Бабинская Имандра											
1972 – 1973	42.8	42.0	3.0	7.4	1.1	0.9	2.8	-	-	-	-
1978 – 1979	37.9	50.5	-	-	-	6.5	-	5.1	-	-	-
1990-е	86.0	6.6	0.7	2.9	0.7	-	2.9	-	-	0.3	-
2010-е	31.0	3.0	-	5.0	11.0	2.0	2.0	-	12.0	32.0	2.0

Примечание. Доминантные виды составляют $\geq 20\%$ от улова, субдоминантные – 8–20% – по: Решетников и др., 2011. Здесь и в табл. 4 – 7 «-» – отсутствие в выборке.

Внутривидовые формы сига. Сиг в уловах из оз. Имандра представлен двумя формами: малотычинковой и среднетычинковой. У малотычинкового сига число тычинок варьирует от 15 до 30 (в среднем для озера 23.2 ± 0.1); у среднетычинкового – от 32 до 43 (38.3 ± 0.7). Малотычинковый сиг распространен по всему озеру, среднетычинковый – малочислен, и его распределение по озеру крайне неравномерное. Большая часть среднетычинкового сига поймана в плёсе БоИ (15% от уловов сига), в ЙИ его доля составила 1%, в БаИ – 0%. Особи среднетычинкового сига из ЙИ и БоИ при рассмотрении были объединены и описывались как среднетычинковый сиг оз. Имандра.

Возрастной состав. В целом малотычинковый сиг и корюшка в оз. Имандра были представлены

десятью возрастными группами: от 0+ до 9+ и от 1+ до 10+ лет соответственно, ряпушка – семью возрастными группами: от 0+ до 6+, среднетычинковый сиг – шестью: от 2+ до 7+ (табл. 4).

Однако возрастная структура уловов рыб в трех плёсах различалась. Особи всех возрастов у исследуемых видов встречались только в уловах из ЙИ. В БоИ и ЙИ преобладали малотычинковые сиви в возрасте 3+, 4+ и 5+ (в среднем 76–82%), в БаИ – в возрасте 4+–6+ (82%) (табл. 4). В ЙИ малотычинковые сиви старше 7+ встречались единично и в основном были представлены самками. В уловах среднетычинкового сига наиболее часто встречались особи двух возрастов – 3+–4+ (75%). У ряпушки в БоИ и ЙИ преобладали рыбы в возрасте 2+–3+ (от 63 до 71%), в то время как в БаИ – меньшего возраста: 1+–2+ (82%) (табл. 4). Ряпуш-

ки максимального возраста (6+) встречались в уловах из плёсов БаИ и ЙИ в единичных экземплярах и были представлены самками. У корюшки в ЙИ и БоИ преобладали рыбы в возрасте от 4+ до

7+ (от 73 до 85% соответственно), в БаИ – в возрасте 4+ и 5+ (80%) (табл. 4). Корюшки старше 8+ лет в ЙИ и БаИ были представлены главным образом самками и встречались единично (1–3%).

Таблица 4

Возрастной и половой состав у малотычинкового (мт.с.) и среднетычинкового (ст.с.) сига *Coregonus lavaretus*, европейской ряпушки *C. albula* и европейской корюшки *Osmerus eperlanus* в плёсах оз. Имандра, 2011 – 2016 гг.

Место лова, плёс	Виды рыб	Возраст, лет											В целом для выборки <i>juv/самцы/самки, п</i>
		0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	
		<i>juv/самцы/самки, п</i> (доля возрастной группы от общей численности выборки, %)											
БоИ	мт.с.	-	0/0/1 (1.3)	0/1/4 (6.5)	0/8/1 (11.7)	0/26/13 (50.6)	0/10/5 (19.5)	0/3/3 (7.8)	0/1/1 (2.6)	-	-	-	0/49/28
	ряпушка	2/0/0 (0.6)	3/9/12 (7.2)	1/58/79 (41.3)	1/44/54 (29.6)	0/7/46 (15.9)	0/2/16 (5.4)	-	-	-	-	-	7/120/207
	корюшка	-	-	1/2/2 (3.3)	0/4/13 (11.1)	0/6/19 (16.3)	0/7/19 (17.0)	0/5/33 (24.9)	0/1/22 (15.0)	0/1/14 (9.8)	0/0/4 (2.6)	-	1/26/126
ЙИ	мт.с.	0/0/2 (0.5)	4/2/12 (2.9)	6/18/25 (9.0)	0/66/60 (22.8)	0/76/108 (33.3)	0/37/72 (19.7)	0/17/29 (8.3)	0/2/12 (2.5)	0/0/2 (0.5)	0/1/1 (0.5)	-	10/219/323
	ряпушка	21/1/5 (8.7)	8/14/23 (14.4)	4/48/75 (40.7)	0/16/53 (22.2)	0/5/27 (10.2)	0/0/11 (3.5)	0/0/1 (0.3)	-	-	-	-	33/84/195
	корюшка	-	0/0/1 (0.3)	3/2/4 (2.3)	4/5/21 (7.8)	3/14/43 (15.6)	0/24/72 (24.9)	0/20/107 (33.0)	0/2/44 (11.9)	0/0/12 (3.1)	0/0/3 (0.8)	0/0/1 (0.3)	10/67/308
БаИ	мт.с.	-	0/0/1 (0.5)	1/5/13 (10.0)	1/14/14 (15.3)	0/20/26 (24.2)	0/22/28 (26.3)	0/8/23 (16.3)	0/4/10 (7.4)	-	-	-	2/73/115
	ряпушка	0/0/1 (1.1)	0/17/6 (24.3)	0/40/15 (57.9)	0/12/1 (13.7)	0/1/1 (2.0)	-	0/0/1 (1.0)	-	-	-	-	0/70/25
	корюшка	-	-	1/0/0 (1.2)	0/0/4 (4.8)	0/4/24 (33.3)	0/4/35 (46.4)	0/0/8 (9.5)	0/0/2 (2.4)	0/0/2 (2.4)	-	-	1/8/75
Оз. Имандра	ст.с.	-	-	0/1/0 (5.0)	0/2/2 (20.0)	0/5/6 (55.0)	0/0/3 (15.0)	0/1/0 (5.0)	-	-	-	0/9/11	

Половой состав. В половой структуре малотычинкового сига из БаИ и ЙИ доминировали самки (табл. 4). Соотношение самцов и самок в обоих плесах составило в среднем 1:1.5. В уловах из БоИ самцов малотычинкового сига было больше – 2:1. У среднетычинкового сига количество самцов и самок в выборках было почти одинаковым (1:1). В уловах ряпушки из плёса БаИ преобладали самцы, соотношение самцов и самок составило 3:1, в то время как в ЙИ и БоИ – самок: 1:2. В половой структуре корюшки Имандры доминировали самки. Соотношение полов в БаИ составило 1:9, в ЙИ и БоИ – 1:5.

Особенности линейно-весовых показателей. У малотычинкового и среднетычинкового сига оз. Имандра средние наблюдаемые длина и масса самцов и самок в течение жизни значимо не различались. У

ряпушки и корюшки различия в этих показателях были незначительные. Далее приведены обобщенные размерно-весовые характеристики исследуемых видов рыб плёсов БоИ, ЙИ и БаИ.

Выборка малотычинкового сига из БоИ была представлена особями длиной 212–422 (334 ± 4.8) мм и массой 109–1285 (535 ± 24.7) г., из ЙИ – соответственно 113–500 (272 ± 2.1) мм и 15–1660 (255 ± 7.0) г.; из БаИ – 150–436 (277 ± 4.1) мм и 29–1350 (282 ± 13.8) г. Средние величины длины и массы малотычинкового сига разных возрастных групп ЙИ и БаИ различались незначительно (в возрасте 3+, $p < 0.001$). Линейно-весовые показатели малотычинкового сига в БоИ были выше ($p < 0.001$), чем в ЙИ и БаИ до возраста 5+ (табл. 5). Начиная с возраста 6+, размерно-весовые показатели малотычинкового сига в разных плесах оз. Имандра значимо не различались.

Таблица 5

Средние наблюдаемые длина (AC), мм и масса (W), г у малотычинкового (мт.с.) и среднетычинкового (ст.с.) сига *Coregonus lavaretus*, европейской ряпушки *C. albula* и европейской корюшки *Osmerus eperlanus* в плёсах оз. Имандра, 2011 – 2016 гг.

Виды рыб	Возраст, лет											
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	
<i>AC</i>												
плёс Большая Имандра												
мт.с.	-	220	248 ± 14.1	313 ± 8.8	344 ± 5.0	358 ± 7.4	338 ± 18.3	319 ± 13.5	-	-	-	-
ряпушка	99 ± 1.5	100 ± 1.5	112 ± 0.7	123 ± 1.5	149 ± 1.5	162 ± 2.7	-	-	-	-	-	-
корюшка	-	-	117 ± 3.5	131 ± 2.6	145 ± 2.0	155 ± 3.0	165 ± 2.8	175 ± 4.0	180 ± 6.3	196 ± 1.0	-	-
плёс Йокостровская Имандра												
мт.с.	116 ± 2.5	166 ± 4.3	198 ± 4.2	257 ± 2.5	276 ± 1.9	302 ± 3.5	318 ± 6.5	329 ± 11.2	334 ± 10.5	380 ± 18.5	-	-
ряпушка	81 ± 1.9	103 ± 1.3	111 ± 2.8	119 ± 1.8	149 ± 4.1	180 ± 6.7	208	-	-	-	-	-
корюшка	-	94	104 ± 3.1	123 ± 2.7	143 ± 2.9	157 ± 2.3	178 ± 2.2	187 ± 3.3	200 ± 7.2	231 ± 1.5	216	-

Окончание табл. 5

Виды рыб	Возраст, лет										
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
плёс Бабинская Имандра											
мт.с.	-	165	185±5.7	224±5.6	269±4.6	301±4.1	322±5.8	345±11.6	-	-	-
ряпушка	99	107±1.6	110±2.5	102±2.3	197±1.8	-	160	-	-	-	-
корюшка	-	-	91	123±10.1	173±5.1	180±2.7	207±8.8	193±12.5	218±7.5	-	-
Оз. Имандра											
ст.с	-	-	308	290±17.1	289±9.9	336±23.0	-	337	-	-	-
W											
плёс Большая Имандра											
мт.с.	-	131	184±33.6	437±36.9	556±27.8	662±51.0	611±139.4	477±68.0	-	-	-
ряпушка	7±0.3	9±0.4	12±0.3	17±0.8	32±1.1	42±2.1	-	-	-	-	-
корюшка	-	-	11±1.7	17±1.2	22±1.2	27±2.0	31±2.0	38±2.7	45±5.3	53±12.2	-
I.плёс Йокостровская Имандра											
мт.с.	16±0.6	47±4.4	86±6.6	202±7.7	247±6.5	342±17.4	409±34.5	502±66.3	433±83.0	715±85.0	-
ряпушка	4±0.5	9±0.4	11±0.4	15±0.9	31±2.6	58±5.8	81	-	-	-	-
корюшка	-	6	8±0.9	12±0.9	19±1.6	26±1.4	43±2.2	51±2.9	56±5.1	112±22.5	91
плёс Бабинская Имандра											
мт.с.	-	50	63±6.6	119±9.0	223±14.6	335±16.2	428±29.8	560±76.9	-	-	-
ряпушка	6	8±0.3	11±1.4	9±0.5	72±12.5	-	35	-	-	-	-
корюшка	-	-	4	11±3.6	39±3.3	43±2.1	65±8.3	54±11.0	74±11.0	-	-
Оз. Имандра											
ст.с	-	-	315	339±52.8	327±36.7	579±117.5	-	529	-	-	-

Среднетычинковые сиги в уловах из оз. Имандра встречались длиной 250–382 (299 ± 9.1) мм и массой 186–784 (377 ± 34,3) г. Линейно-весовые показатели среднетычинкового сига в разных возрастах наиболее близки к показателям малотычинкового из плёса БоИ (табл. 5).

Ряпушка из БоИ в целом по выборке была представлена особями длиной: 86–180 (123 ± 1.1) мм и массой 5–51 (18 ± 0.6) г, из ЙИ и БаИ – соответственно длиной 58–208 (114 ± 1.2) мм и 89–214 (110 ± 2.0) мм и массой 2–86 (14 ± 0.7) г и 6–84 (11 ± 1.1) г. Различия средних значений длины и массы ряпушки в разных возрастах из трех плесов были незначительны (табл. 5): в возрасте 3+ рыбы из БаИ имели меньшие характеристики, нежели из ЙИ и БоИ ($p < 0.01$ и $p < 0.001$ соответственно).

Выборка корюшки из плёса БаИ в целом была представлена особями значимо большей ($p < 0.01$) длины: 91–240 (180 ± 2.4) мм и массы: 4–97 (43 ± 1.6) г по сравнению с корюшкой из плёсов ЙИ и БоИ, где рыбы имели соответственно длину 92–255 (163 ± 1.3) мм и 110–225 (159 ± 1.7) мм, и массу 5–201 (34 ± 0.9) г и 6–84 (30 ± 1.1) г. Это связано с тем, что, в возрастах 4+–6+ корюшки из БаИ росли быстрее ($p < 0.01$) по сравнению с корюшкой из других плесов озера (табл. 5). Начиная с возраста 6+ лет, у корюшки из плёса ЙИ наблюдаются большие ($p < 0.05$) линейно-весовые показатели по сравнению с корюшками из БоИ.

Созревание. Доля особей малотычинкового сига, готовящихся к нересту, в БоИ составила 43%, в ЙИ и БаИ – соответственно 17 и 16%. В БоИ половозрелые самцы встречались в возрасте от 3+ до 7+, самки – от 4+ до 6+. Модальный возраст созревания у первых соответствовал 4+, у вторых – 4+–5+. В ЙИ самцы и самки малотычинкового сига вступали в нерест соответственно в возрасте 3+–

9+ и 3+–8+, модальный возраст у обоих полов соответствовал 4+–5+. В БаИ половозрелые самцы малотычинкового сига встречались в возрасте от 4+ до 7+, самки – от 5+ до 7+, модальный возраст созревания у первых 5+, у вторых – 6+. В среднем линейно-весовые характеристики у половозрелых особей малотычинкового сига из БоИ были самыми большими по сравнению с теми же характеристиками в остальных плёсах и составили у самок 392 ± 12.1 (345–422) мм и 931 ± 109.8 (536–1285) г, у самцов – 356 ± 4.0 (302–395) мм и 600 ± 27.6 (248–900). В ЙИ половозрелые самцы малотычинкового сига в среднем имели длину 321 ± 8.2 (260–464) мм и массу 440 ± 46.1 (192–1295) г, самки – 302 ± 5.0 (228–460) мм и 358 ± 30.1 (114–1660) г. В БаИ половозрелые самцы и самки имели длину соответственно 342 ± 11.6 (275–436) и 298 ± 9.9 (245–395) мм и массу 568 ± 8.1 (241–1350) и 332 ± 42.4 (151–830) г.

В полученных выборках среднетычинкового сига оз. Имандры все особи имели II стадию зрелости гонад.

Доля половозрелых ряпушек в выборках из плёса БоИ составила 71%, в ЙИ и БаИ – соответственно 38 и 74%. Во всех плесах оз. Имандра половозрелые самцы ряпушки встречались в возрасте от 1+ до 4+, половозрелые самки – в ЙИ и БаИ – в возрасте 1+–6+, в БоИ – в возрасте 1+–5+. Модальный возраст созревания у самцов соответствовал 2+–3+, у самок – 2+–4+. В среднем длина и масса половозрелых самцов составляла: в БоИ – 111 ± 0.9 (93–139) мм и 12 ± 0.3 (7–22) г, в ЙИ – 115 ± 2.4 (100–153) мм и 13 ± 1.3 (7–40) г, в БаИ – 106 ± 1.6 (89–179) мм и 9.5 ± 0.9 (6–59) г. Средняя длина и масса половозрелых самок составляла: в БоИ – 132 ± 1.7 (88–180) мм и 23 ± 1.0 (5–51) г, в ЙИ – 125 ± 2.5 (100–208) мм и 19 ± 1.5 (6–86) г, в

БаИ – 111 ± 5.2 (90–214) мм и 13 ± 3.3 (6–84) г.

Доля половозрелой корюшки в разных плёсах составила: в БоИ – 68%, в ЙИ и БаИ – 48%. В плёсе БоИ самцы корюшки созревали в возрасте от 2+ до 8+, в ЙИ – от 2+ до +7+, в БаИ – от 4+ до 5+. Модальный возраст созревания у самцов во всех плёсах 4+–6+. Самки корюшки созревали в возрасте: в БоИ – 3+–9+, в ЙИ – 2+–10+, БаИ – 4+–8+. Модальный возраст созревания самок, как и у самцов, наблюдался в 4–7+. В БоИ и ЙИ самцы корюшки созревали при близкой длине и массе, а именно 145–147 (105–192) мм и 23–24 г (5–58) г. В БаИ эти показатели были выше: 171 ± 5.4 (135–192) мм и 38 ± 3.7 (14–52) г. В БоИ самки корюшки при созревании имели среднюю длину 165 ± 2.4 (113–225) мм и 35 ± 1.6 (10–84) г, в ЙИ – 182 ± 1.6 (101–255) мм и 48 ± 1.6 (6–201) г, в БаИ – 190 ± 3.3 (117–240) мм и 38 ± 3.7 (14–52) г.

Питание. Сиг. В плёсе БоИ у малотычинковых сегов длиной 200–399 мм (10 экз.) в 88–100% случаев в содержимом желудков обнаруживались моллюски *Euglesa*, *Limnaea*, *Sphaerium* ($P = 27$ и 94%) (табл. 6), кроме того, олигохеты, личинки хирономид (*Ablabesmyia*, *Cricotopus*) и ручейников (*Phryganea*). У 1

экз. сига на долю высшей водной растительности приходилось ~73% от массы пищевого комка.

В плёсе ЙИ содержимое желудков малотычинкового сига включало относительно широкий спектр беспозвоночных животных, рыбу и её икру (табл. 6). Рыбы длиной >200 мм питались как зоопланктонными (крупные ракообразные *Acanthocyclops* и *Bythotrephes*), так и бентосными (хирономиды рода *Chironomus*, *Procladius* sp., *Prodiamesa* и моллюски рода *Euglesa*, *Valvata*) организмами (табл. 6). По частоте встречаемости и процентному содержанию по массе они имели в среднем близкие значения: соответственно $F = 56$ и 67%, $P = 54$ и 40%. С увеличением размеров сига в плёсе в содержимом желудков возрастала роль бентосных организмов в основном за счет моллюсков (*Euglesa*, *Limnaea*, *Sphaerium*, *Valvata*) и личинок ручейников (*Athripsodes*, *Molana*, *Oxyethira*, *Phryganea*) (табл. 6). У особей размером >30 мм в содержимом желудков обнаружены представители только этих двух групп. Следует отметить, что у сига второй размерной группировки (200–299 мм) плёса ЙИ в содержимом желудков присутствовала рыба (девятииглая колюшка *Pungitius pungitius*), большую долю по массе занимала её икра ($P = 50$ %) (табл. 6).

Таблица 6

Питание малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* в летне-осенний период из различных плёсов оз. Имандра, 2011 – 2016 гг.

Компоненты	Плёт Большая Имандра		Плёт Йокословская Имандра				Плёт Бабинская Имандра		
	Размерные группы, длина по Смигу (АС), мм		Размерные группы, длина по Смигу (АС), мм				Размерные группы, длина по Смигу (АС), мм		
	200-299	300-399	100-199	200-299	300-399	400-499	100-199	200-299	300-399
-	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %
Зоопланктон	-	3.5 / 12.5	53.8 / 55.6	13.3 / 41.5	1.2 / 8.7	-	20.1 / 25.0	0.2 / 8.9	0.05 / 1.7
Бентос:	100 / 100	96.5 / 87.5	40.0 / 66.7	32.6 / 95.1	70.2 / 87.0	100 / 100	62.0 / 87.5	95.0 / 96.0	98.1 / 100
поденки (лич.)	-	-	-	-	-	-	-	-	0.05 / 1.7
веснянки (лич.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ручейники (лич.)	-	0.3 / 12.5	-	14.5 / 7.3	8.5 / 21.7	66.8 / 50.0	-	29.7 / 31.1	67.0 / 55.9
хирономиды (лич.)	-	0.1 / 25.0	18.1 / 44.4	1.8 / 31.7	17.9 / 34.8	-	38.4 / 75.0	1.1 / 26.7	0.3 / 6.8
перепончатокрылые (имаго)	-	-	-	0.2 / 9.8	-	-	9.0 / 12.5	0.5 / 2.0	0.2 / 1.7
жуки (имаго)	-	-	-	-	-	-	-	0.1 / 2.0	0.1 / 3.4
водные клещи (имаго)	-	-	-	0.1 / 7.3	-	-	-	0.1 / 2.0	-
бокоглады (имаго)	-	-	-	-	-	-	-	-	1.5 / 1.7
моллюски	26.9 / 100	93.8 / 87.5	21.9 / 44.4	16.2 / 63.4	43.7 / 73.9	33.2 / 100	14.6 / 25.0	63.5 / 84.4	29.5 / 78.0
олигохеты	-	2.3 / 12.5	-	-	-	-	-	-	-
Рыба	-	-	-	2.1 / 2.4	-	-	-	0.6 / 2.2	0.8 / 1.7
Икра рыб	-	-	-	50.0 / 26.8	28.6 / 17.4	-	-	-	-
Остатки растений	73.1 / 50.0	-	-	-	-	-	-	-	-
Аморфная масса	-	-	6.2 / 11.1	-	-	-	17.9 / 12.5	4.2 / 13.3	-
Непищевые компоненты (галыки, домики ручейников)	-	-	-	-	-	-	-	-	0.5 / 1.7
Средний размер кормовых организмов, мм	-	7.3	5.0	6.6	7.4	12.1	5.2	5.8	6.9
Средняя масса пищевого комка, мг	80.0	2062.4	176.3	1772.1	2314.6	2570.0	203.6	999.1	2979.0
Средний Ин, ‰	3.3	48.3	24.4	79.0	63.9	69.3	25.4	47.5	67.4
Количество экз.	2	8	9	41	23	2	8	45	59

Примечания: Здесь и в табл. 7: F , % – частота встречаемости компонента; P , % – доля компонента пищи по массе; зоопланктон – *Acanthocyclops* sp., *Bythotrephes* sp., *Cyclops* sp., *Eurycerus* sp.; бентос – поденки: *Centroptilum* sp.; ручейники: *Agraylea* sp., *Athripsodes* sp., *Molana* sp., *Oxyethira* sp., *Phryganea* sp.; хирономиды: *Ablabesmyia* sp., *Chironomus* sp., *Cricotopus* sp., *Endochironomus* sp., *Hyptotendipes* sp., *Macropelopia* sp., *Mallochohelea* sp., *Micropsectra* sp.; *Polipedium* sp., *Procladius* sp., *Prodiamesa* sp.; жуки: *Platambus* sp.; двустворчатые моллюски: *Euglesa* sp., *Sphaerium* sp.; брюхоногие моллюски: *Limnaea* sp., *Valvata* sp.; рыба: *Pungitius pungitius*.

Спектр питания малотычинкового сига плёса Бай включал также относительно широкий набор объектов (табл. 6). В желудках рыб первой размерной группы (100–199 мм) наиболее часто встречались личинки хирономид (*Ablabesmyia*, *Polypedilum*, *Procladius*) (F – 75%), в меньшем количестве – зоопланктонные организмы (ракообразные *Acanthocyclops*, *Cyclops*, *Eurycerus*), моллюски (*Euglesa*, *Valvata*) и имаго перепончатокрылых (от 13 до 25%). Личинки хирономид составляли 38% массы содержимого желудка, зоопланктонные организмы – 20%, моллюски и перепончатокрылые – соответственно 15 и 9%. С увеличением размеров (200–399 мм) рыб в рационе малотычинкового сига исследуемых районов плеса возрастала роль моллюсков (*Euglesa*, *Sphaerium*, *Valvata*, *Limnaea*) и личинок ручейников (*Athripsodes*, *Molanna*) (табл. 6). Частота встречаемости последних достигала 96%, масса от содержимого желудков – 93%.

Во всех исследуемых плёсах Имандры с увеличением размеров малотычинкового сига средние размеры объектов его питания росли (табл. 6), увеличивались показатели относительного веса пищи I_n .

В желудках крупного среднетычинкового сига оз. Имандра (от 300 до 400 мм) (4 экз.) встречались как зоопланктонные организмы рода *Bythotrephes*, так и брюхоногие моллюски рода *Limnaea*. По частоте встречаемости и процентному содержанию по массе в желудках они составили ~ по 50%.

Ряпушка. У 67% особей ряпушки плёса Бай длиной 101–150 мм в желудках встречаются бентосные

организмы и только у 25% – зоопланктонные (табл. 7). Первые составляют до 53% от массы пищевого комка, вторые – 18%. Большая частота встречаемости и масса среди бентосных организмов принадлежит хирономидам (личинки и куколки родов *Centroptilum*, *Cricotopus*, *Diamesa*, *Prodiamesa*, *Psectrocladius*, *Strictochironomus*), а также представителям отряда жесткокрылые (личинки рода *Dytiscus*) (табл. 7). Также среди бентосных организмов пищевой комок состоял из ручейников (*Rhyacophila*), круглых червей, бокоплавов (*Gammarus*) и двустворчатых моллюсков (*Euglesa*). Зоопланктонные организмы были представлены ракообразными (ветвистоусые – *Bosmina*, *Daphnia*, веслоногие – *Acanthocyclops*) (табл. 7). С увеличением размеров ряпушки плёса от 151 до 200 мм частота встречаемости и масса бентосных организмов увеличивается соответственно до 100 и 87%, в то время как эти параметры у зоопланктонных организмов уменьшаются до 20 и 11%. Наиболее часто и в большем количестве содержимое желудков также составляют личинки и куколки хирономид (*Ablabesmyia*, *Prodiamesa*, *Psectrocladius*, *Centroptilum*, *Cricotopus*, *Cryptochironomus*). Также у 10–20% рыб в желудках обнаруживались веснянки, ручейники (*Limnephillidae*), жесткокрылые (*Dytiscus*), пиявки и брюхоногие моллюски (*Valvata*), которые составляли 1–17% от массы пищевого комка. С увеличением линейных характеристик у рыб Бай происходит уменьшение показателей относительного веса пищи, средние размеры объектов питания растут (табл. 7).

Таблица 7

Питание европейской ряпушки *Coregonus albula* в летне-осенний период из различных плёсов оз. Имандра, 2011 – 2016 гг.

Компоненты	Плёт Большая Имандра		Плёт Иокостровская Имандра				Плёт Бабинская Имандра	
	Размерные группы, длина по Смигу (АС), мм		Размерные группы, длина по Смигу (АС), мм				Размерные группы, длина по Смигу (АС), мм	
	101-150	151-200	0-100	101-150	151-200	201-250	0-100	101-150
-	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %	P, % / F, %
Зоопланктон	18.3 / 25.0	11.2 / 20.0	34.2 / 63.6	59.8 / 47.8	5.3 / 25.0	90.1 / 50.0	100 / 100	100 / 100
Ветвистоус. рачки	6.5 / 16.7	11.2 / 20.0	34.2 / 63.6	52.6 / 52.6	5.3 / 25.0	90.1 / 50.0	100 / 100	100 / 100
веслоногие рачки	11.8 / 8.3	-	-	7.2 / 13.0	-	-	-	-
Бентос:	53.0 / 66.7	87.1 / 100	64.4 / 36.4	37.9 / 43.5	94.7 / 75.0	9.9 / 50.0	-	-
поденки	-	-	-	-	1.2 / 12.5	-	-	-
веснянки (имаго)	-	0.6 / 20.0	-	-	-	-	-	-
ручейники (кук.)	0.8 / 8.3	17.1 / 20.0	-	5.4 / 8.7	44.2 / 37.5	-	-	-
двукрылые (лич., кук.)	13.4 / 41.7	42.9 / 70.0	64.4 / 36.4	32.5 / 39.1	49.3 / 37.5	-	-	-
моллюски	0.3 / 8.3	0.9 / 10.0	-	-	-	9.9 / 50.0	-	-
жесткокрылые (лич.)	22.4 / 16.7	11.8 / 20.0	-	-	-	-	-	-
клопы (имаго)	-	1.3 / 10.0	-	-	-	-	-	-
пиявки	4.7 / 16.7	12.5 / 10.0	-	-	-	-	-	-
круглые черви	1.6 / 8.3	-	-	-	-	-	-	-
бокоплав	9.8 / 8.3	-	-	-	-	-	-	-
Аморфная масса	28.7 / 25.0	1.7 / 20.0	1.4 / 9.1	2.3 / 4.3	-	-	-	-
Средний размер кормовых организмов, мм	7.2	8.2	3.1	4.7	10.1	3.6	0.5	0.5
Средняя масса пищевого комка, мг	110.8	135.5	17.5	43.0	313.4	199.0	25.0	9.0
Средний I_n , ‰	47.5	34.6	41.2	32.5	58.1	23.1	41.7	10.0
Количество экз.	12	10	11	23	8	2	1	1

Примечание. Зоопланктон – ветвистоусые рачки: *Bosmina* sp., *Bythotrephes* sp., *Daphnia* sp., веслоногие рачки – *Acanthocyclops* sp., *Cyclops* sp.; бентос – хирономиды: *Ablabesmyia* sp., *Centroptilum* sp., *Cricotopus* sp., *Diamesa* sp., *Endochironomus* sp., *Luttipelopia* sp., *Prodiamesa* sp., *Psectrocladius* sp., *Strictochironomus* sp.; ручейники: *Rhyacophila* sp., *Limnephillidae*, *Leptoceridae*, *Phryganeidae*; моллюски: двустворчатые – *Euglesa* sp., брюхоногие – *Valvata* sp., жесткокрылые: *Dytiscus* sp., клопы: *Corixidae*, бокоплав: *Gammarus* sp.

В желудках особей ряпушки первой размерной группы (0–100 мм) плёса ЙИ отмечены только зоопланктонные организмы (ветвистоусые ракообразные *Bosmina*, *Daphnia*) (табл. 7). При этом зоопланктонные организмы составляли меньший процент от веса содержимого желудка, нежели бентосные – до 34 и 64% соответственно. С увеличением размеров от 101 до 150 мм в рационе ряпушки плёса особых изменений не наблюдалось – наиболее часто в желудках встречались зоопланктонные ракообразные, но большего размера (ветвистоусые – *Bosmina*, *Bythotrephes* и веслоногие – *Cyclops*) и куколки хирономид (*Ablabesmyia*, *Chironomus*, *Cryptochironomus*, *Endochironomus*, *Luttipelopia*) (табл. 7). Частота встречаемости последних достигала 66 и 39%, по массе – 60 и 33%. Также в желудке одной ряпушки плёса данной размерной группировки было обнаружено имаго ручейника семейства *Leptoceridae*. У ряпушки ЙИ третьей размерной группировки (длиной от 151 до 200 мм) в рационе резко начинают преобладать бентосные организмы – куколки хирономид (*Chironomus*, *Prodiamesa*, *Luttipelopia*) и имаго ручейников (*Leptoceridae*, *Phryganeidae*): *F* до 74% и *P* до 94%. Также в состав пищевого комка в небольшом количестве входили такие бентосные организмы, как поденки (*Caenidae*). Зоопланктонные организмы встречались лишь у 25% рыб и составляли до 5% от массы пищевого комка (табл. 7). В желудках крупных ряпушек (201–205 мм) ЙИ отмечены как зоопланктонные (крупные ветвистоусые ракообразные *Bythotrephes*), так и бентосные организмы (брюхоногие моллюски *Valvata*) (табл. 7). Первые по массе составили 90%, последние – 10%. С увеличением линейных характеристик ряпушки из ЙИ и БоИ происходит уменьшение показателей относительного веса пищи, средние размеры объектов питания растут (табл. 7).

В плёсе БаИ желудки на питание были рассмотрены только у двух экземпляров ряпушки (0–100 и 101–150 мм) (табл. 7). У обеих особей пищевой комок полностью состоял из зоопланктонных организмов (ветвистоусые ракообразные рода *Bosmina*), средний размер объектов питания составил 0.5 мм.

Корюшка. Спектр питания корюшки в оз. Имандра был представлен довольно узко. У корюшки из плёса ЙИ длиной 0–100 мм (1 экз.) присутствовали зоопланктонные организмы рода *Bosmina* sp. (до одной тыс. экз.). У особи длиной 100–150 мм (4 экз.) в желудках обнаруживали только рыбу, в частности ряпушки. У корюшки из БаИ сходной размерной группировки (1 экз.) в желудке находили бентосные организмы: куколки ручейников семейства *Leptoceridae* и поденки рода *Ephemera*. У рыб большей длины (от 150 до 250

мм) (30 экз.) в обоих плёсах содержимое желудков включало в основном только рыбу: ряпушку и девятиглаую колюшку. С увеличением размеров корюшки средние размеры объектов питания увеличиваются (от 0.5 до 68.3 мм), показатель относительного веса пищи в желудках растет у рыб длиной до 200 мм (от 17.9 до 185.1⁰/₀₀₀ в ЙИ и от 47 до 1006.8⁰/₀₀₀ в БаИ), затем – уменьшается.

Обсуждение

Основу рыбной части сообщества оз. Имандра в середине прошлого столетия составляли ряпушка и сиг (см. табл. 3). В уловах повсеместно встречался арктический голец и кумжа [Галкин, Колюшев, Покровский, 1966; Беляева, Чижиков, Долнин, 1969]. В БоИ в 1960-х гг. в уловах численность сига составляла от 40 до 73%, арктического гольца – 19–31%. На долю корюшки (сеток) в этот период приходилось около 0.5% [Беляева, Чижиков, Долнин, 1969]. В начале 1970-х гг. в БаИ сиг в уловах по численности составлял 37.8–56.5%, голец – 33.7–44.6%. Для ЙИ в указанный период встречаемость сига в уловах соответствовала 44.7% [Чижиков и др., 1976]. Интенсификация процессов промышленного загрязнения на протяжении последующих десятилетий в совокупности с неблагоприятным гидрологическим режимом (зимняя сработка воды до 3–4 м) и климатом, прекращение искусственного воспроизводства сига в 90-е гг. прошлого века, браконьерский вылов сига и гольца на нерестилищах, неразумные меры регулирования промыслом (временный запрет на вылов корюшки) привели к серьезным нарушениям типичной структуры рыбной части сообщества оз. Имандры. В настоящее время произошло снижение численности сига, критически сократилась доля лососевых видов [Антропогенные..., 2002; Моисеенко и Яковлев, 1990; Решетников, Терещенко, Лукин, 2011]. Численность хищных видов рыб также крайне низка (см. табл. 3). При этом успешная стратегия воспроизводства в реках, исключая негативное влияние флуктуаций гидрологического и гидрохимического режимов оз. Имандры, достаточная обеспеченность кормовыми ресурсами, обеспечивают европейской корюшке доминирование в структуре сообщества. Следует отметить, что численность вида стабильно растет, несмотря на ее практически неограниченный вылов в период нереста. Кроме того, для корюшки в последние годы отмечено активное саморасселение в крупных речных системах бассейна оз. Имандры [Терентьев, Кашулин, Зубова, 2017].

В целом, современное «рыбное ядро» оз. Имандры формируют три вида: сиг, ряпушка и корюшка. При наблюдаемых сукцессионных перестройках обнаруживается ряд изменений в их биологических ха-

рактических. Сравнение полученных данных с литературными указывает на увеличение числа возрастных групп у корюшки и ряпушки оз. Имандры [Галкин, Колушев, Покровский, 1966; Смирнов, 1977; Моисеенко, Яковлев, 1990; Антропогенные..., 2002], в то время как тенденция к омоложению стада малотычинкового сига сохраняется во всех плесах озера и в настоящем [Крогиус, 1926а; Решетников, 1966, 1980; Галкин и др., 1966; Комплексное..., 1969; Моисеенко, Яковлев, 1990; Антропогенные..., 2002; Зубова, 2015].

Наиболее существенная разница в возрасте отмечается у корюшки: вместо диапазона 0+–4+ с доминированием рыб в возрасте 1+–2+, наблюдаемого ранее, сейчас в озере присутствуют рыбы в возрасте 1+–10+ с преобладанием особей возраста 4+–7+. У малотычинкового сига вместо рыб 11+–13+ с преобладанием особей в возрасте 7+, 8+, 9+ (около 51% от выборки), сейчас присутствуют сиги в возрасте 0+–9+ с преобладанием особей 3+, 4+ и 5+, у ряпушки вместо 0+–5+ (1+–2+) – 0+–6+ (1+–3+), то есть у короткоциклового вида (корюшка, ряпушка) наблюдается изменение стратегии жизненного цикла – его удлинение. Данные по основным биологическим характеристикам среднетычинкового сига оз. Имандра ранее не приводились. Его возрастная структура близка к таковой малотычинкового сига озера. Большая разница в полученных результатах по корюшке может быть объяснена несколькими причинами. Во-первых, возможно разное использование методик определения возраста корюшки. Во-вторых, наши исследования охватывали все три плеса оз. Имандра, где объемы выборок корюшки были значительно больше по сравнению с исследованиями 1982 и 1996–1997 гг. [Антропогенные..., 2002] и могли включать особей большего числа возрастных групп. Также причиной увеличения возраста корюшки в оз. Имандре могло стать снижение в озере численности хищных рыб (арктического гольца, кумжи, щуки) [Антропогенные..., 2002; Решетников, Терещенко, Лукин, 2011]. Особенно это касается щуки, пищевой рацион которой включает как молодь, так и взрослых особей корюшки, в то время как в желудках окуня, налима, кумжи и крупного гольца присутствуют в основном сиговые рыбы и девятииглая колюшка [Антропогенные..., 2002].

Таковыми же причинами можно объяснить и незначительное увеличение возраста у ряпушки. Омоложение популяции такого олиготоксобного вида, как сиг, связано, в первую очередь, с длительным негативным воздействием на озеро горно-промышленного комплекса [Моисеенко, Яковлев, 1990; Антропогенные..., 2002; Зубова, 2015]. Тем более, современные концентрации меди, никеля и стронция в воде и в поверхностном слое донных отложений всех плесов оз. Имандра превышают

фоновые значения, что говорит о сохраняющемся высоком уровне техногенной нагрузки на водоем [Зубова, Кашулин, Терентьев, 2015; Даувальтер, Кашулин, 2016].

Современное соотношение самцов и самок (далее полов) у малотычинкового сига в ЙИ и БаИ (1:1.5), а также у ряпушки в БоИ и ЙИ (1:2) характерно для преднерестовых группировок этих видов в оз. Имандра [Комплексное..., 1969]. Преобладание самцов над самками у малотычинкового сига в БоИ и у ряпушки в БаИ, выловленных в сентябре-октябре, может указывать на то, что вылов рыб производился в нерестовом стаде. Половая структура корюшки оз. Имандра также сильно изменилась за последние 60 лет, как и возрастная. Так, если в период с 1982 по 1997 гг. соотношение полов в ЙИ составляло в среднем 1:2 [Антропогенные..., 2002], то современное их соотношение в плесах БоИ и ЙИ составляет в среднем 1:5, а в БаИ – 1:9. Таким образом, мы наблюдаем увеличение числа самок в популяции корюшки Имандры, что, возможно, говорит о большей выживаемости данного пола в современных условиях озера и большом потенциале популяции к увеличению численности. Также описываемую разницу возможно объяснить тем, что применялись разные способы сбора материала. Соотношение у среднетычинкового сига в оз. Имандра (1:1), возможно, соответствует его природному состоянию.

Общие линейно-весовые показатели выборки малотычинкового сига озера на сегодняшний день имеют наименьшие значения, начиная с 1930 г.: так, средняя длина рыб в возрасте от 3+ до 8+ уменьшилась в среднем от 379 до 280 мм, масса – от 720 до 290 г, что связано с омоложением популяции малотычинкового сига и доминированием особей более раннего возраста [Крогиус, 1926а; Галкин, Колушев, Покровский, 1966; Антропогенные..., 2002]. Как было показано ранее, большие показатели линейных характеристик у малотычинкового сига плеса БоИ до возраста 5+ объясняются более высокими их темпами роста в первый год жизни в этом плесе и связаны здесь с более высокой биомассой как зоопланктонных, так и зообентосных организмов, входящих в состав пищи рыб [Зубова, 2015; Зубова, Кашулин, Терентьев, 2015]. Средние линейно-весовые показатели среднетычинкового сига наиболее близки к показателям малотычинкового сига плеса БоИ, где он в основном и обитает.

Средняя длина и масса выборок корюшки и ряпушки в разных плесах оз. Имандра за последние годы сильно не изменились, при этом увеличились максимальные значения этих характеристик [Галкин, Колушев, Покровский, 1966; Антропогенные..., 2002]. У ряпушки максимальные значения длины и массы выросли от 165 до 214 мм и от 40

до 86 г соответственно, у корюшки от 245 до 255 мм и от 110 до 201 г соответственно. Рост линейно-весовых характеристик ряпушки и корюшки можно объяснить тем, что эти виды рыб начали доживать до более старших возрастных групп, нежели ранее. Наблюдаемая разница в линейно-весовых характеристиках корюшки из разных плесов оз. Имандры в некоторых возрастах требует более детального изучения их темпов роста в дальнейшем.

Доля половозрелых рыб у малотычинкового сига увеличивается от чистых вод БаИ к загрязненным водам БоИ. В плесе БаИ самцы и самки малотычинкового сига начинают созревать в возрасте 4+ и 5+ соответственно. В БоИ и ЙИ, как самцы, так самки, созревают раньше – в возрасте 3+–4+. Учитывая неравномерность вступления в нерестовое стадо, нерегулярность нереста и общую продолжительность жизни малотычинкового сига оз. Имандра, большая их часть успевает лишь один раз участвовать в нересте. Большинство особей впервые нерестящегося малотычинкового сига оз. Имандра в наших уловах достигали линейных и весовых размеров, которые характерны для созревающего сига из чистых водоемов: самцы – 27–30 см и 200–350 г, самки – 28–30 см и 230–400 г [Решетников, 1966, 1980; Решетников, Богданов, 2011], несмотря на снижение возраста начала созревания самцов и самок в БоИ и ЙИ по сравнению с теми же характеристиками в БаИ. Связано это с более высокими темпами роста малотычинкового сига в первых двух плесах в первый год жизни [Зубова, 2015; Зубова, Кашулин, Терентьев, 2015]. Таким образом, снижения размерных характеристик впервые нерестящихся малотычинковых сегов в более загрязненных водах ЙИ и БоИ, по сравнению с чистыми водами БаИ, не происходит. Здесь не встречались особи (в частности, самки), нерестящиеся в текущем году при длине 20 см, что, например, можно было наблюдать у малотычинкового сига в период максимального загрязнения оз. Имандра с 1982 по 1992 гг. [Моисеенко, 1997, 2002]. Следует учитывать ухудшающиеся условия воспроизводства сига. Значительные зимние сработки воды в сочетании с высокими уровнями загрязнения делают малопригодными озерные нерестовые участки. Воспроизводство сига до 90-х гг. прошлого века шло в основном за счет деятельности рыболовного завода «Имандра», размножения озерно-речных форм и мигрантов из придаточных водоемов. Закрытие рыболовного завода, агрессивная «оккупация» пригодных для нереста рек корюшкой и расширяющаяся ее экспансия на придаточные системы, ухудшение структуры популяции сига делают перспективы его выживания весьма пессимистическими. Если не будут предприняты меры по исправлению ситуа-

ции, сига оз. Имандры в ближайшие годы ждет судьба арктического гольца.

Возраст начала и массового созревания особей ряпушки в оз. Имандра согласуется с природными: соответственно 1+–2+ и 2+–4+. Нами не обнаружены рыбы, готовые к нересту на первом году жизни (0+), как это наблюдалось в период интенсивной техногенной нагрузки на озеро (1982–1984 гг.) [Антропогенные..., 2002]. Линейно-весовые характеристики половозрелых ряпушек оз. Имандры ранее не описывались и, возможно, приведенные нами современные их показатели также соответствуют природным: средняя длина 11–13 см и масса 10–23 г.

По литературным данным [Антропогенные..., 2002], в период с начала и до середины 1990-х гг. популяция корюшки оз. Имандры приобретает структуру, свойственную сетковому типу (мелкой форме европейской корюшки): в уловах появляются половозрелые особи в возрасте 1+ длиной 108–115 мм. В настоящее время корюшка в оз. Имандра начинает созревать в возрасте 2+ лет, массово – в возрасте 4+–5+ лет. Половозрелые самцы в возрасте от 2+ до 5+ лет имели длину от 110 до 196 (в среднем 151) мм и массу от 8 до 53 г (29 г), половозрелые самки того же возрастного интервала имели длину от 117 до 208 (165) мм и массу – от 21 до 70 г (34) г. Созревание корюшки различных плесов различалось и в более эвтрофной БоИ начиналось в возрасте 2+ (50% особей), в то время как в БаИ первые половозрелые особи встречались только в возрасте 4+. При этом крупные особи, как правило, все были половозрелыми, что, вероятно, связано с переходом на хищничество. Таким образом, минимальные размеры впервые созревающих корюшек, начиная с 1990-х гг. по 2015 г., не изменились и, возможно, соответствуют сетковому типу, при этом средние размеры созревающих рыб соответствуют размерам крупной формы европейской корюшки (или просто корюшки) [Иванова, 1968; Антропогенные..., 2002]. В подразделении форм на крупную (корюшку) и мелкую (сеток) основным критерием различия являются их размеры и особенности созревания [Иванова, 1982]. Считается, что длина тела сетка не превышает 10 см, тогда как корюшка становится половозрелой при длине 15 см. В то же время В.В. Петров (1940) указывал, что «резкой границы между корюшками и сетками не существует» [цит. по: Антропогенные..., 2002, стр. 297], а их биологические особенности в основном зависят от места обитания рыб. Мы считаем, что при разделении корюшки на мелкую и крупную формы необходимо учитывать комплекс таких биологических характеристик рыб, как возрастной состав и размеры, а также особенности их полового созревания. На основе выше описанных биологических характеристик корюш-

ки, европейскую корюшку оз. Имандры в настоящее время нельзя относить к сетку с коротким циклом развития. Присутствие в популяции возрастных групп 8+ – 10+, неоднократно участвующих в нересте, свидетельствует о длинноцикловой стратегии развития.

Исследование питания «ядра» рыбной части сообщества оз. Имандра показало, что европейская корюшка, не достигшая длины 100 мм, является типичным планктонофагом, а более крупные особи – типичные хищники, питающиеся в основном ряпушкой и девятиглай колюшкой, в то время как малотычинковый сиг и европейская ряпушка питаются как макрозообентофаги. Содержимое желудков малотычинкового сига длиной 200 и более мм в среднем на 95% состоит из представителей литорального макрозообентоса – брюхоногих моллюсков и личинок ручейников, у ряпушки, длиной более 150 мм, в среднем на 75% – из представителей литорального и профундального макрозообентоса: личинок-куколок хирономид и куколок ручейников. Питание крупного среднетычинкового сига (300–400 мм) можно охарактеризовать как смешанное. По литературным данным, представленные особенности питания характерны только для сига [Решетников, 1980]. Хищный образ жизни у корюшки наблюдается только у крупных особей [Атлас ..., 2003], в основном для нее характерен бентосный тип питания. Ряпушка является типичным планктонофагом в бореальных озерах [Northcote, Hammar 2006], в олиготрофных субарктических озерах с низкими количественными показателями зоопланктона ряпушка переходит на бентосное питание [Berezina, Strelnikova, Maximov, 2018]. Озеро Имандра является субарктическим водоемом, где олиготрофный статус вод по количественным показателям зоопланктона характерен только для плёса БаИ, тогда как для вод плёсов ЙИ и БоИ, этот статус меняется от мезотрофного к эвтрофному (см. табл. 2). Несмотря на высокую численность и биомассу зоопланктона в этих плёсах, агрессивная пищевая конкуренция со стороны корюшки, сочетающаяся с прессом хищничества корюшки старших возрастных групп, ряпушка вынуждена питаться макрозообентосными организмами. Так же следует учитывать, что в составе зоопланктона оз. Имандра преобладают коловратки, а не ракообразные [Зубова и др., 2018], которые являются основными объектами питания ряпушки в бореальных водоемах [Northcote, Hammar, 2006]. Таким образом, ряпушка становится конкурентом сига за пищевые ресурсы, что в сочетании с ухудшающимися условиями воспроизводства еще больше усугубляют его положение.

Среди первоочередных мер по стабилизации ситуации необходимо восстановить деятельность рыбоводного завода, возобновив искусственное

воспроизводство не только сига, но и гольца и кумжи. Учитывая, что нерест корюшки происходит в относительно короткий период в небольшом количестве рек, возможна организация эффективного регулирования ее численности. Но главной проблемой озера продолжают оставаться его загрязнение, эвтрофирование и неразумный водный режим. Решение всех этих проблем лежит целиком в области администрирования и управления природными ресурсами.

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории водных экосистем ИППЭС КНЦ РАН за помощь в проведении экспедиционных работ, за консультации при подготовке статьи. Также авторы выражают благодарность Н.А. Бочкареву (ИС-иЭЖ СО РАН) и Н.К. Заварзиной (СахНИРО) за ценные замечания, высказанные при обсуждении возраста ряпушки и корюшки.

Работа выполнена в рамках темы НИР № 0226-2019-0045 и частично при поддержке гранта РФФИ 18-05-60125 Арктика и гранта РНФ № 19-77-10007. Интерпретация результатов по гидрохимическим и гидробиологическим показателям выполнена при поддержке гранта РНФ № 19-77-10007; интерпретация результатов по ихтиологическим показателям – гранта РФФИ 18-05-60125 Арктика.

Библиографический список

- Антропогенные модификации экосистемы оз. Имандра / под ред. Т.И. Моисеенко. М.: Наука, 2002. 403 с.
- Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю.С. Решетникова: в 2 т. М.: Наука, 2003. Т. 1. 379 с.
- Беляева Г.В., Чижиков В.В., Долгин Т.В. Комплексное изучение и охрана оз. Большая Имандра. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра, 1969. 133 с.
- Валькова, С.А. и др. Структура и динамика сообществ зообентоса оз. Имандра в зоне влияния медно-никелевого комбината // Труды Кольского научного центра РАН. 2012. № 1(2). С. 23–40.
- Вандыш О.И. Особенности зоопланктонного сообщества субарктического оз. Имандра в зонах техногенного воздействия (губы Монче, Белая, Молочная) // Экология. 2012. № 5. С. 366–366.
- Галкин Г.Г., Колюшев А.А., Покровский В.В. Ихтиофауна водохранилищ и озер Мурманской области // Рыбы Мурманской области. Условия обитания, жизнь и промысел. Мурманск, 1966. С. 177–193.
- Даувальтер В.А., Кашулин Н.А. Изменение концентраций никеля и меди в поверхностных слоях донных отложений оз. Имандра за последние полвека // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2015а. Т. 18, №. 2. С. 307–321.

- Даувальтер В.А., Кашулин Н.А. Влияние деятельности горно-металлургических предприятий на химический состав донных отложений оз. Имандра, Мурманская область // Биосфера. 2015б. Т. 7, № 3. С. 295–314.
- Даувальтер В.А., Кашулин Н.А. Реконструкция накопления элементов в оз. Имандра как отражение динамики качества воды // Труды Ферсмановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. 2016. № 13. С. 218–221.
- Даувальтер В.А., Терентьев П.М. Аккумуляция тяжелых металлов в донных отложениях и органах, и тканях сига (*Coregonus lavaretus*) оз. Имандра // Труды Ферсмановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. 2018. № 15. С. 445–448.
- Денисов Д.Б. Проблемы современной биоиндикации состояния субарктических водных экосистем на основе водорослевых сообществ // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: материалы междунар. конф. СПб., 2011. С. 68–73.
- Денисов Д.Б., Кашулин Н.А. Цианопрокариоты в составе планктона оз. Имандра (Кольский полуостров) // Труды Кольского научного центра РАН. 2016. № 7 (41). С. 40–57.
- Заварзина Н.К. О методике определения возраста и размерно-возрастных особенностях малоротых корюшек рода *Nurmesus* острова Сахалин // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2005. № 3. С. 585–593.
- 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.
- Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. Линейный рост малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* (*Coregonidae*) оз. Имандра (Мурманская область) // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 56, № 4. С. 463–473.
- Зубова Е.М. и др. Новые данные по морфологическим особенностям жаберного аппарата мало- и среднетычинковой форм сига *Coregonus lavaretus* (L.) из крупнейшего субарктического озера // Биология внутренних вод. 2018. № 4. С. 63–74.
- Иванова М.Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек // Труды Института биологии внутренних вод. 1968. Вып. 15 (53). 145 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / Е.В. Боруцкий [и др.]. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Моисеенко Т.И. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. Апатиты, 1997. 261 с.
- Моисеенко Т.И. Изменение стратегии жизненного цикла рыб под воздействием хронического загрязнения вод // Экология. 2002. № 1. С. 50–60.
- Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Л.: Наука, 1990. 219 с.
- Кашулин Н.А. Рыбы малых озер Северной Фенноскандии в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. 130 с.
- Кашулин Н.А. и др. Некоторые аспекты современного состояния пресноводных ресурсов Мурманской области // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2013. Т. 16, № 1. С. 98–107.
- Комплексное изучение и охрана оз. Большая Имандра: отчет о НИР. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 1969. 145 с.
- Крогиус Ф.В. Ихтиологические работы на оз. Имандра // Работы Мурманской биологической станции. 1926а. Т. 2. С. 150–152.
- Крогиус Ф.В. Материалы по возрасту и темпу роста сига оз. Имандра // Работы Мурманской биологической станции. 1926б. Т. 2. С. 77–87.
- Крючков В.В., Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Экология водоемов-охладителей в условиях Заполярья. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1985. 131 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / под ред. В.Р. Алексеева. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. Т. 2. Зообентос. 457 с.
- 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.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю.С., Богданов В.Д. Особенности воспроизводства сиговых рыб // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51, № 4. С. 502–525.
- Решетников Ю.С., Терещенко В.Г., Лукин А.А. Динамика рыбной части сообщества в изменяющихся условиях обитания (на примере оз. Имандра) // Рыбное хозяйство. 2011. № 6. С. 48–51.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях / Карпевич А.Ф. [и др.]. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 262 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометиздат, 1992. 318 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 346 с.
- Смирнов А.Ф. Рыбы озера Имандра // Рыбы озер Кольского полуострова: сб. науч. тр. Петрозаводск: Наука, 1977. С. 56–76.
- Терентьев П.М., Кашулин Н.А., Зубова Е.М. Роль европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (Linnaeus) в структуре ихтиофауны бассейна оз. Имандра (Мурманская область) // Труды Зоологического института РАН. 2017. Т. 321, № 2. С. 228–243.
- Терентьева И.А., Кашулин Н.А., Денисов Д.Б. 2017. Оценка трофического статуса субарктического оз. Имандра // Вестник Мурманского гос-

- ударственного технического университета. 2017. Т. 20, № 1/2. С. 197–204.
- Чижиков В.В. и др. Окончательный отчет по теме «Комплексное изучение Йокостровской и Бабинской Иmandры и разработка рекомендаций по рациональному использованию водоема» № 11 – 72 – 16 в соответствии с планом научно-исследовательских работ на 1971 – 1976 гг.: в 2 т. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1976. Т. 1. 276 с.
- Чижиков В.В. Гидрохимия и донные отложения оз. Иmandра // Экосистема оз. Иmandра под влиянием техногенного загрязнения: сб. науч. тр. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1980. С. 24–67.
- Berezina N.A., Strelnikova A.P., Maximov A.A. The benthos as the basis of vendace, *Coregonus albula*, and perch, *Perca fluviatilis*, diets in an oligotrophic sub-Arctic lake // *Polar Biology*. 2018. № 41. pp. 1789–1799.
- Czarkowski T.K. et al. Feeding ecology of vendace, *Coregonus albula* (L.), in Lake Wigry (northeastern Poland) // *Arch. Pol. Fish.* 2007. № 15. P. 117–128.
- Dauvalter V.A., Kashulin N.A. Mercury Pollution of Lake Imandra Sediments, the Murmansk Region, Russia // *International Journal of Environmental Research*. 2018. V. 12, №. 6. P. 939–953.
- McKenzie R.A. Age and growth of smelt, *Osmerus mordax* (Mitchill), of the Miramichi River, New Brunswick // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1957. № 15. P. 1313–1327.
- Northcote T.G., Hammar J. Feeding ecology of *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus* in the limnetic waters of Lake Malaren, Sweden // *Boreal Env. Res.* 2006. № 11. P. 229–246.
- Van Oosten J. Life history of the lake herring (*Leucichthys artedi* Le Sueur) of Lake Huron as revealed by its scales, with a critique of the scale method // *USA Bureau of Fisheries Bulletin*. 1929. № 44. P. 265–428.
- Vander Zanden M.J., Vadeboncoeur Y. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes // *Ecology*. 2002. № 83. P. 2152–2161.
- References**
- Moiseenko T.I., ed. *Antropogennye modifikacii ekosistemy oz. Imandra* [Anthropogenic modifications of the ecosystem of Imandra Lake]. Moscow, Nauka Publ., 2002. 403 p. (In Russ.).
- Reshetnikov Yu.S., ed. *Atlas presnovodnykh ryb Rossii* [Atlas of freshwater fish from Russia]. Moscow, Nauka Publ., 2003. V. 1. 379 p. (In Russ.).
- Belyaeva G.V., Chizhikov V.V., Dolnin T.V. *Kompleksnoe izučenie i ochrana oz. Bol'shaja Imandra* [Comprehensive study and protection of the Bolshaya Imandra Lake]. Apatity, 1969. 133 p. (In Russ.).
- Valkova S.A., Kashulin N.A., Dauvalter V.A., Sandimirov S.S. [The structure and dynamics of zoobenthos communities from Imandra Lake in the influence zone of the copper-nickel plant]. *Trudy Kol'skogo naučnogo centra RAN*. N 1(2) (2012): pp. 23–40. (In Russ.).
- Vandysh O.I. [Features of the zooplankton community from the subarctic Imandra Lake in areas of technogenic impact (Monche Bay, Belaya, Molochnaya)]. *Ėcologija*. N 5 (2012): pp. 366–366. (In Russ.).
- Galkin G.G., Kolyushev A.A., Pokrovsky V.V. [Ichthyofauna of reservoirs and lakes of the Murmansk region]. *Ryby Murmanskoy oblasti* [Fishes of the Murmansk region. Living conditions, life and fishing]. Murmansk, 1966, pp. 177–193. (In Russ.).
- Dauvalter V.A., Kashulin N.A. [Changes in the concentrations of nickel and copper in the surface layers of bottom sediments from the Imandra Lake over the past half century]. *Vestnik MSTU*. V. 18, N 2 (2015a): pp. 307–321. (In Russ.).
- Dauvalter V.A., Kashulin N.A. [The effect of mining and metallurgical enterprises on the chemical composition of bottom sediments from the Imandra Lake, Murmansk Region]. *Biosfera*. V. 7, N 3 (2015b): pp. 295–314. (In Russ.).
- Dauvalter V.A., Kashulin N.A. [Reconstruction of the accumulation of elements from the Imandra Lake as a reflection of the dynamics of water quality]. *Trudy Fersmanovskoy naučnoj sessii GI KNC RAN*. N 13 (2016): pp. 218–221. (In Russ.).
- Dauvalter V.A., Terentyev P.M. [Accumulation of heavy metals in bottom sediments and organs and tissues of whitefish (*Coregonus lavaretus*) from the Imandra Lake]. *Trudy Fersmanovskoy naučnoj sessii GI KNC RAN*. N 15 (2018): pp. 445–448. (In Russ.).
- Denisov D.B. [Problems of modern bioindication of the state of subarctic aquatic ecosystems based on algal communities]. *Bioindikacija v monitoringe presnovodnykh èkosistem* [Bioindication in the monitoring of freshwater ecosystems: proceedings of the international conference]. St-Peterburg, 2011, pp. 68–73. (In Russ.).
- Denisov D.B., Kashulin N.A. [Cyanoprokaryotes in the plankton from the Imandra Lake (Kola Peninsula)]. *Trudy Kol'skogo naučnogo centra RAN*. N 7(41) (2016): pp. 40–57. (In Russ.).
- Zavarzina N.K. [On the method of determining the age and size-age features of small-mouthed smelt of the genus *Hypomesus* on Sakhalin island]. *čtenija pamjati V.Ja. Levanidova*. N 3 (2005): pp. 585–593. (In Russ.).
- Zubova E.M. *Linejnij rost malotyčinkovogo siga *Coregonus lavaretus* (L.) v antropogенно-modificirovannykh vodoemach evropejskoj subarktiki*. Avtoref. kand. diss. [Linear growth of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in anthropogenically modified reservoirs of the European subarctic (on the example of the Murmansk region). Abstract cand. diss.]. Perm, 2015. 28 p. (In Russ.).
- Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentyev P.M. [Linear growth of the sparsely rakered whitefish *Coregonus lavaretus* (*Coregonidae*) from the Imandra Lake

- (Murmansk region)]. *Voprosy ichtiologii*. V. 56, N 4 (2015): pp. 463-473. (In Russ.).
- Zubova E.M. et al. [New data on morphological features of the branchial apparatus of sparsely raked and medium raked morphs of whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) from the largest subarctic lake]. *Biologija vnutrennich vod*. N 4 (2018): pp. 63-74. (In Russ.).
- Ivanova M.N. [Population variability of freshwater smelt]. *Trudy Instituta biologii vutrennich vod*. Iss. 15(53) (1968): pp. 3-145. (In Russ.).
- Borutsky E.V. et al. *Metodičeskoe posobie po izučeniju pitanija i piščevykh otnošenij ryb v estestvennykh uslovijach* [Methodological manual for the study of nutrition and nutritional relationships of fish in vivo]. Moscow, Nauka Publ., 1974. 254 p. (In Russ.).
- Moiseenko T.I. *Teoretičeskie osnovy normirovanija antropogennykh nagruzok na vodoemy Subarktiki* [Theoretical foundations of the regulation of anthropogenic pressures on the water bodies of the Subarctic]. Apatity, 1997. 261 p. (In Russ.).
- Moiseenko T.I. [Changing the strategy of the fish life cycle under the influence of chronic water pollution]. *Ėkologija*. N 1 (2002): p. 50-60. (In Russ.).
- Moiseenko T.I., Yakovlev V.A. *Antropogennye preobrazovanija vodnykh ėkosistem Kol'skogo Severa* [Anthropogenic transformations of water ecosystems of the Kola North]. Leningrad, Nauka Publ., 1990. 219 p. (In Russ.).
- Kashulin N.A. *Ryby malych ozer Severnoj Fennoskandii v uslovijach aěrotehnogenogo zagryznenija* [Fishes of small lakes of Northern Fennoscandia in conditions of aerotechnogenic pollution]. Apatity, 2004. 130 p. (In Russ.).
- Kashulin N.A. et al. [Some aspects of the current state of freshwater resources in the Murmansk region]. *Vestnik MSTU*. V. 16, N 1 (2013): pp. 98-107. (In Russ.).
- Kompleksnoe izučenie i ochrana oz. Bol'shaja Imandra* [Integrated study and conservation of Bolshaya Imandra Lake: a report about research]. Apatity, 1969. 145 p. (In Russ.).
- Krogius F.V. [Ichthyological work on the Imandra Lake]. *Raboty Murmanskoy biologičeskoj stancii*. V. 2 (1926a): pp. 150-152. (In Russ.).
- Krogius F.V. [Materials on the age and growth rate of whitefish from the Imandra Lake]. *Raboty Murmanskoy biologičeskoj stancii*. V. 2 (1926b): pp. 77-87. (In Russ.).
- Kryuchkov V.V., Moiseenko T.I., Yakovlev V.A. *Ėkologija vodoemov-ochladitelej v uslovijach Zapoljar'ja* [Ecology of cooling ponds in the Arctic]. Apatity, 1985. 131 p. (In Russ.).
- Alekseev V.R., ed. *Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropejskoj Rossii* [The determinant of zooplankton and zoobenthos of fresh water in European Russia]. Moscow, St-Petersburg, KMK Publ., 2016. V. 2. Zoobenthos. 457 p. (In Russ.).
- Reshetnikov Yu.S. [Features of the growth and maturation of whitefish in the water bodies of the North]. *Zakonomernosti dinamiki čislennosti ryb Belogo morja i ego bassejna* [Patterns of the dynamics of the abundance of fish in the White Sea and its basin]. Moscow, Nauka publ., 1966, pp. 93-155. (In Russ.).
- Reshetnikov Yu.S. *Ėkologija i sistematika sigovykh ryb* [Ecology and systematics of whitefish]. Moscow, Nauka publ., 1980. 301 p. (In Russ.).
- Reshetnikov Yu.S., Bogdanov V.D. [Features of reproduction of whitefish]. *Voprosy ichtiologii*. V. 51, N 4 (2011): pp. 502-525. (In Russ.).
- Reshetnikov Yu.S., Tereshchenko V.G., Lukin A.A. [The dynamics of the fish portion of the community in changing habitat conditions (for example, the Imandra Lake)]. *Rybnoe chozjajstvo*. N 6 (2011): pp. 48-51. (In Russ.).
- Karpevich A.F. et al. *Rukovodstvo po izučeniju pitanija ryb v estestvennykh uslovijach* [Guide to the study of fish nutrition in natural conditions]. Moscow, AN SSSR Publ., 1961. 262 p. (In Russ.).
- Rukovodstvo po gidrobiologičeskomu monitoringu presnovodnykh ėkosistem* [Guidelines for the hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]. St-Petersburg, Gidrometizdat Publ., 1992. 318 p. (In Russ.).
- Sidorov G.P., Reshetnikov Yu.S. *Lososeobraznye ryby vodoemov evropejskogo severo-vostoka* [Salmon-like fish in the European northeast]. Moscow, KMK Publ., 2014. 346 p. (In Russ.).
- Smirnov A.F. [Fishes of the Imandra Lake]. *Ryby ozer Kol'skogo poluostrova* [Fish of the lakes of the Kola Peninsula: a collection of scientific papers]. Petrozavodsk, 1977, pp. 56-76. (In Russ.).
- Terentyev P.M., Kashulin N.A., Zubova E.M. [The role of the european smelt *Osmerus eperlanus* (Linnaeus) in the structure of the ichthyofauna from the basin. Imandra Lake (Murmansk region)]. *Trudy Zoologičeskogo instituta RAN*. V. 321, N 2 (2017): pp. 228-243. (In Russ.).
- Terentyeva I.A., Kashulin N.A., Denisov D.B. [Assessment of the trophic status of subarctic the Imandra Lake]. *Vestnik MSTU*. V. 20, N 1/2 (2017): pp. 197-204. (In Russ.).
- Chizhikov V.V., Vorobyova D.G., Moiseenko T.I., Stepanov I.R. *Okončatel'nyj otčet po teme "Kompleksnoe izučenie Jokostrovskoj I Babinskoj Imandry I razrabotka rekomendacij po racional'nomu ispol'zovaniju vodoema"* [Final report on the topic "Comprehensive study of the Yokostrovskaya and Babinskaya Imandra and development of recommendations for the rational use of the reservoir" № 11 - 72 - 16 in accordance with the plan of scientific research for 1971-1976.]. Apatity, 1976. V. 1. 276 p. (In Russ.).
- Chizhikov V.V. [Hydrochemistry and bottom sediments of the Lake Imandra Lake]. *Ėkosistema oz. Imandra pod vlijaniem tehnogenogo zagryznenija* [Ecosystem of Lake Imandra under the influence of technogenic pollution: a collection of scientific papers]. Apatity, 1980, pp. 24-67. (In Russ.).
- Berezina N.A., Strelnikova A.P., Maximov A.A. The benthos as the basis of vendace, *Coregonus albus*, and perch, *Perca fluviatilis*, diets in an oligo-

- trophic sub-Arctic lake. *Polar Biology*. N 41 (2018): pp. 1789-1799.
- Czarkowski T.K. et al. Feeding ecology of vendace, *Coregonus albula* (L.), in Lake Wigry (northeastern Poland). *Arch. Pol. Fish.* N 15 (2007): pp. 117-128.
- Dauvalter V.A., Kashulin N.A. Mercury Pollution of Lake Imandra Sediments, the Murmansk Region, Russia. *International Journal of Environmental Research*. V. 12, N 6 (2028): pp. 939-953.
- McKenzie R.A. Age and growth of smelt, *Osmerus mordax* (Mitchill), of the Miramichi River, New Brunswick. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. N 15 (1957): pp. 1313-1327.
- Northcote T.G., Hammar J. Feeding ecology of *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus* in the limnetic waters of Lake Malaren, Sweden. *Boreal Env. Res.* N 11 (2006): pp. 229-246.
- Van Oosten J. Life history of the lake herring (*Leucichthys artedi* Le Sueur) of Lake Huron as revealed by its scales, with a critique of the scale method. *USA Bureau of Fisheries Bulletin*. N 44 (1929): pp. 265-428.
- Vander Zanden M.J., Vadeboncoeur Y. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology*. N 83 (2002): pp. 2152-2161.

Поступила в редакцию 18.06.2020

Об авторах

Зубова Елена Михайловна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории Водных экосистем
Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН
ORCID: 0000-0002-2544-7568
184209, Мурманская обл., г. Апатиты, Академгородок, 14а; seelewolf84@yandex.ru;
8-9009374880

Кашулин Николай Александрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории Водных экосистем
Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН
ORCID: 0000-0001-7943-7325
184209, Мурманская обл., г. Апатиты, Академгородок 14а; kashulin@mail.ru; +7 81555 79774

Терентьев Петр Михайлович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории Водных экосистем
Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН
ORCID: 0000-0002-6810-1823
184209, Мурманская обл., г. Апатиты, Академгородок 14а; pterentjev@mail.ru; +7 81555 79774

Информация для цитирования:

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. Современные биологические характеристики сига *Coregonus lavaretus*, европейской ряпушки *C. albula* и европейской корюшки *Osmerus eperlanus* озера Имандра // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2020. Вып. 3. С. 210–226. DOI: 10.17072/1994-9952-2020-3-210-226.

Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentyev P.M. [Modern biological characteristics of whitefish *Coregonus lavaretus*, european vendace *C. albula* and european smelt *Osmerus eperlanus* from the Imandra lake]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 3 (2020): pp. 210-226. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2020-3-210-226.

About the authors

Zubova Elena Michaylovna, candidate of biology, Senior Scientific Researcher of the Laboratory of Aquatic Ecosystems
Institute of North Industrial Ecology Problems
Kola Science Centre of RAS.
ORCID: 0000-0002-2544-7568
184209, Russia, Murmansk region, Apatity, Akademgorodok, 14a; seelewolf84@yandex.ru;
8-9009374880

Kashulin Nikolay Aleksandrovich, doctor of biological sciences, professor, Chief Researcher of the Laboratory of Aquatic Ecosystems
Institute of North Industrial Ecology Problems
Kola Science Centre of RAS.
ORCID: 0000-0001-7943-7325
184209, Russia, Murmansk region, Apatity, Akademgorodok 14a; kashulin@mail.ru; +7 81555 79774

Terentyev Petr Michaylovich, candidate of biology, Senior Scientific Researcher of the Laboratory of Aquatic Ecosystems
Institute of North Industrial Ecology Problems Kola Science Centre of RAS.
ORCID: 0000-0002-6810-1823
184209, Russia, Murmansk region, Apatity, Akademgorodok 14a; pterentjev@mail.ru; +7 8155579774

