

УДК 597.553.2.574.3

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА СИГА *COREGONUS LAVARETUS* (SALMONIDAE: COREGONINAE) В ОЗЁРНО-РЕЧНОЙ СИСТЕМЕ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

© 2023 г. Э. И. Бознак¹, *, В. И. Пономарев¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
РАН – ИБ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

*E-mail: boznak@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 24.01.2023 г.

После доработки 02.03.2023 г.

Принята к публикации 09.03.2023 г.

Впервые описана популяционная структура малотычинкового сига *Coregonus lavaretus*, обитающего в горной озёрно-речной системе бассейна среднего течения р. Малый Паток (приток II порядка р. Печора). Установлено, что сиг образовал здесь сложную систему локальных группировок, связанных с разнотипными малыми озёрами, которые расположены на водосборе данной реки. В одном из водоёмов сформировалась относительно изолированная озёрная группировка сига, отличающаяся характером динамики численности и быстрым линейным ростом особей. В малом бессточном озере существует временное скопление сига, пополняющееся только в годы с очень высоким уровнем воды в половодье. Результаты изучения линейного роста свидетельствуют о связи разных группировок пойменно-речного сига бассейна р. Малый Паток между собой.

Ключевые слова: обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus*, популяционная структура, численность, рост, озёрно-речная система, Приполярный Урал, бассейн р. Печора.

DOI: 10.31857/S004287522305003X, **EDN:** SHZEKR

Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) представляет собой полиморфный сложноклассовый вид, разные формы которого населяют водоёмы от Северной Атлантики до Аляски и Канады (Атлас ..., 2003). В водоёмах России встречается в реках, озёрах и эстуариях бассейна Северного Ледовитого океана от Белого и Баренцева морей до Чукотки, образуя в пределах ареала многочисленные аллопатрические и симпатрические группировки (Решетников, 1980; Рыбы ..., 2010). В бассейне р. Печора сиг обитает в большинстве водотоков и многих озёрах (Сидоров, 1974; Соловкина, 1975; Пономарев, Сидоров, 2002), включая горные участки уральских притоков Печоры (Никольский и др., 1947; Кучина, 1962; Сидоров, Решетников, 2014; Бознак, Пономарев, 2023). При этом в горных и предгорных озёрах западных склонов Урала распространение этого вида рыб имеет мозаичный характер (Пономарев, 2017).

Большинство известных нам публикаций посвящено структуре и взаимодействию разных симпатрических форм сига в пределах крупных речных бассейнов и озёрных систем Европы и Сибири (Решетников, 1980; Næsje, 2004; Østbye et al., 2006; Романов, Бочкарёв, 2009; Kahilainen et al., 2011; Ильмаст и др., 2016; Hudson et al., 2016; Vainikka et al.,

2017; Бочкарев и др., 2018, 2021; Zubova et al., 2022). Однако сведения о структуре группировок сига, обитающего в небольших горных озёрно-речных системах, в литературе отсутствуют.

Известно, что обыкновенный сиг в водных системах европейского северо-востока России может быть представлен анадромной, речной и озёрной формами (Атлас ..., 2003). Озёрно-речные группировки (обитающие в озёрах рыбы нерестятся в реке) встречаются здесь, по-видимому, значительно реже. Кроме того, в малых водотоках этот вид способен формировать неоднородную жилую форму, состоящую из речной и пойменно-речной группировок (Сидоров, Решетников, 2014).

Из всех озёрно-речных систем западных склонов Приполярного и Полярного Урала сиг наиболее распространён в водоёмах бассейна р. Малый Паток (уральский приток II порядка среднего течения р. Печора) (Пономарев, 2019). Этот речной бассейн целиком расположен на территории национального парка “Югыд ва”. Здесь отсутствуют населённые пункты, а сам район практически не затронут хозяйственной деятельностью (Бассейн ..., 2007). С этих позиций система малых озёр, в разной степени изолированных от русла р. Малый Паток, представляет собой прекрасную модель для изуче-

ния пространственно-экологической структуры такого широко распространённого и экологически пластичного вида рыб, как обыкновенный сиг.

Цель данной работы — на примере водоёмов бассейна среднего течения р. Малый Паток охарактеризовать структуру группировки сига, сформировавшуюся в практически ненарушенных условиях горной озёрно-речной системы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Река Малый Паток — правый приток р. Щугор (бассейн р. Печора), протекающий в горном и предгорном районах Исследовательского хребта на южной границе Приполярного Урала. В бассейне этой реки (длина 73 км, площадь водосбора 800 км²) насчитывается 45 озёр общей площадью 278 га (Ресурсы ..., 1972). Всего в водных объектах бассейна р. Малый Паток обитает 11 видов рыб: атлантический лосось (сёмга) *Salmo salar* Linnaeus, 1758, обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), европейский хариус *Thymallus thymallus* Linnaeus, 1758, обыкновенная щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758, обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), усатый голец *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758), налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758), обыкновенный ёрш *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), речной окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 и обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* Linnaeus, 1758. Большинство из них (за исключение сёмги, усатого гольца и налима) отмечены не только в водотоках, но и в озёрах, расположенных на данной территории (Пономарев, 2019).

В нашей работе использованы материалы, собранные в ходе изучения рыбного населения малых предгорных и горных озёр, расположенных на водосборе р. Малый Паток, а также в русле этой реки. В связи с тем что эти озёра не имеют географических названий, им присвоены условные обозначения 1–25 (рис. 1). Краткая характеристика водоёмов приведена нами ранее (Пономарев, 2019).

Рыб отлавливали в озёрах финскими ставными жаберными сетями длиной 30 м и ячеей 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мм, в русле реки — с ячеей 30–40 мм. В р. Малый Паток и ряде водоёмов (озёра 2–4, 7–9 и 15) рыб вылавливали в весенне-летний (июнь–июль) и осенний (сентябрь–октябрь) периоды, в озёрах 5, 10–14, 17 и 19 — в летний период (июнь–август), а в озёрах 3 и 7 дополнительно и в подлёдный период (апрель). Относительную численность сига оценивали значением величины улова на единицу рыболовного усилия в час (экз/усилие в ч), т.е. как среднее число особей, попавших в сеть длиной 30 м в течение 1 ч.

У свежевывловленных рыб измеряли длину тела по Смитту (*FL*) с точностью до 1 мм и массу тела с точностью до 1 г. Возраст рыб определяли по че-

шуре, собранной на боковой поверхности тела из первого—второго ряда над боковой линией под спинным плавником (Правдин, 1966; Сидоров, Решетников, 2014). Определение возраста и измерение чешуи (3–5 чешуй от каждой особи) проводили под бинокулярным микроскопом (увеличение 2×8). За годовое кольцо принимали внешнюю границу зоны выклинивающихся склеритов (Решетников, 1980; Дгебуадзе, Чернова, 2009). В случае нечётко выраженных границ зон склеритов и при определении возраста рыб старших возрастных групп (возраст $\geq 7+$) чешую окрашивали раствором ализаринового красного С (Якубовский, 1970). Анализ линейного роста рыб выполняли на основе метода обратного расчисления по формуле прямой пропорциональности Леа (Чугунова, 1959; Дгебуадзе, 2001). Определение возраста и оценку роста проводил один оператор. При наличии достаточного объёма данных рассчитывали параметры уравнения Берталанфи (Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 2001), описывающего линейный рост сига исследованных водоёмов. Всего в ходе работы проанализировали биологические показатели и линейный рост 867 экз. сига (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сиг, обитающий в бассейне р. Малый Паток, относится к малотычинковой форме: число тычинок на первой жаберной дуге (данные по 15 экз., отловленным в протоке, соединяющей оз. 3 с руслом реки) варьирует от 25 до 30 (27.2 ± 0.3), число прободённых чешуй в боковой линии — от 78 до 92 (87.3 ± 0.9).

Помимо магистрального русла сиг зарегистрирован во всех горных озёрах, имеющих рыбное население (озёра 2–5, 9–15 и 17), и в некоторых водоёмах, находящихся в предгорной области (озёра 7, 8 и 19). По крайней мере, в семи водоёмах (озёра 2–4, 7, 9, 10 и 13) сиг встречается на протяжении всего периода открытой воды, а в озёрах 3 и 7 он отмечен и в подлёдный период (апрель). Очевидно, сиг обитает круглогодично и в бессточном оз. 13, сообщаемом с рекой лишь в годы с очень высоким уровнем воды в весеннее половодье. Осенью сиг изредка встречается в проточных мелководных озёрах 8, 14, 15 и 17. В остальных озёрах, где встречался сиг, отловы проводили лишь в летний период.

Летом относительная численность сига в большинстве исследованных озёр заметно выше, чем в русле р. Малый Паток (рис. 2а). При этом более высокие средние значения численности характерны для относительно крупного оз. 3 (в 1.7–2.6 раза выше, чем в озёрах 4 и 7). В малых озёрах, связанных с рекой, численность в целом несколько ниже, однако максимальные показатели (в оз. 12) лишь незначительно отличаются от таковых в оз. 3. В озёрах 9 и 10 (доля сига в уловах 23–27%) вели-

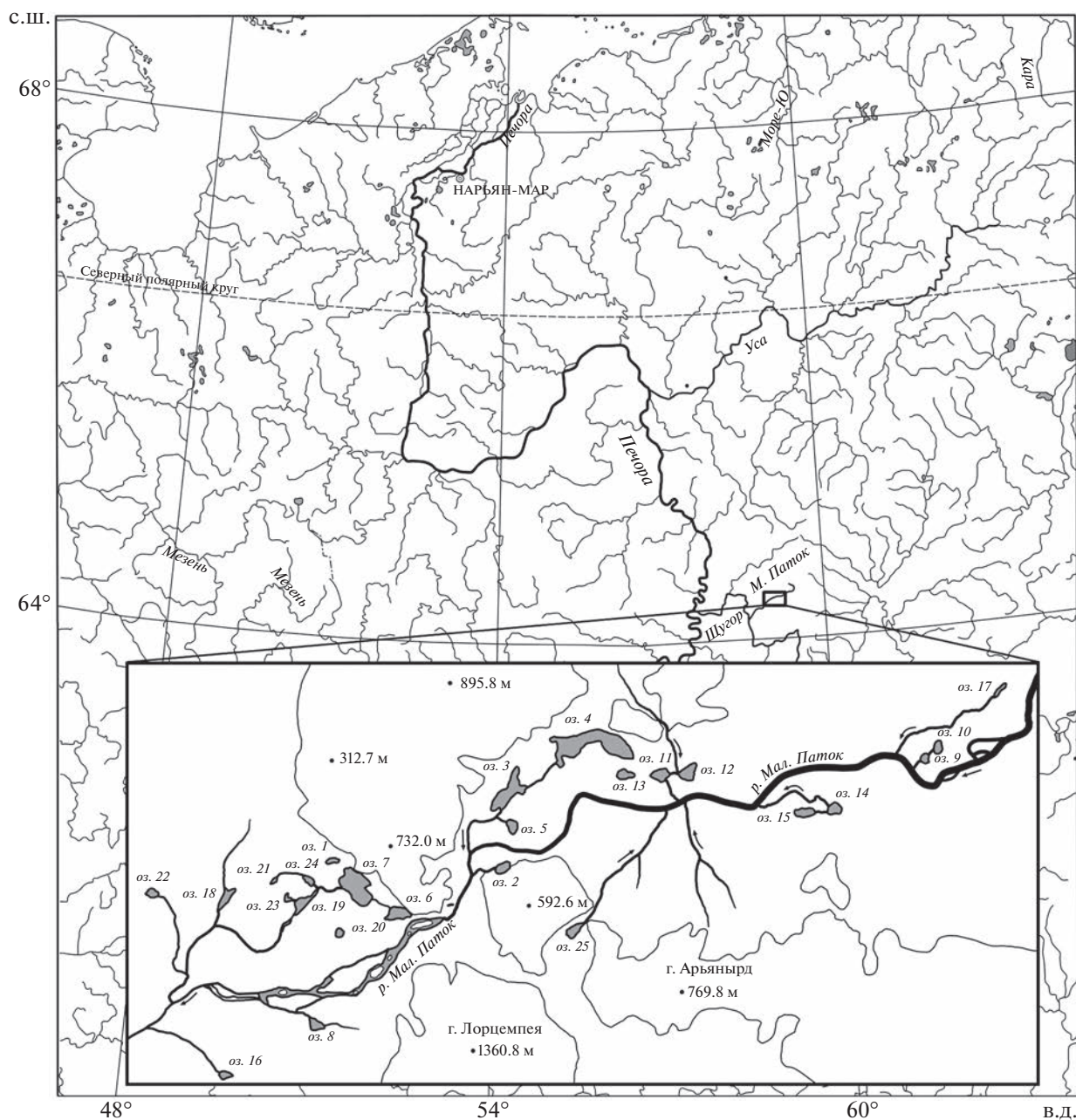


Рис. 1. Карта-схема озёрно-речной системы среднего течения р. Малый Паток в районе выхода из горной полосы: (•) — высота над уровнем моря.

чина этого показателя в 2–3 раза, а в озёрах 5, 11 и 12 (доля сига соответственно 25, 55 и 73%) в 8–11 раз выше, чем в оз. 2 (доля сига в среднем 9%, в уловах доминирует окунь — 79%). Отметим, что в водоёмах, связанных друг с другом протоками (озёра 9, 10 и 11, 12), значения численности различаются лишь в 1.4–2.0 раза. В оз. 13, большую часть времени изолированном от реки, средняя численность сига соответствует таковой в других малых глубоководных озёрах. В небольших мелководных озёрах величина этого параметра не превы-

шает 0.27 экз/усилие в ч, причём в разных водоёмах этот показатель может различаться в 27 раз (в озёрах 17 и 19 сиг единичен). Осенью численность сига в большинстве озёр значительно снижается (рис. 26), а в мелководных озёрах этот вид обычно в уловах отсутствует. Лишь в оз. 17 на фоне общей низкой численности единичные особи сига могут встречаться и в осенний период, однако в зимний период этот водоём промерзает до дна.

В оз. 7 в отличие от других исследованных водоёмов численность сига в разные сезоны года

Таблица 1. Характеристика водоёмов, период исследований и число изученных особей сига *Coregonus lavaretus*

Водоём	Площадь, га	Максимальная глубина, м	Связь с руслом реки	Период исследования, годы	Число рыб, экз.
Река Малый Паток (русло)				2001–2007	46
Озеро:					
2	3.3	15.0	Постоянная	2001–2005	26
3	9.0	9.0	То же	2001–2017	122
4	23.0	16.0	Постоянная, через оз. 3	То же	62
5	2.7	10.0	Постоянная, общая протока с оз. 3	2001–2005	19
7	14.4	10.7	Условно постоянная, через оз. 19	2002–2012	124
8	4.0	3.0	Постоянная	2017	2
9	1.5	7.5	То же	2004–2011	38
10	1.0	5.0	Постоянная, через оз. 9	2002–2011	58
11	3.3	23.0	Постоянная	2002–2014	99
12	5.5	17.0	Постоянная, через оз. 11	То же	70
13	2.0	8.7	Нерегулярная, в половодье	2002–2011	134
14	2.0	1.5	Постоянная	2002–2004	62
15	2.5	1.4	Постоянная, через оз. 14	2004–2006	
17	1.5	2.2	Постоянная	2004–2011	4
19	4.5	2.5	Постоянная, через длинную протоку	2012	1

меняется незначительно (рис. 2), что может свидетельствовать об отсутствии выраженных перемещений рыб между рекой и этим озером. Летом рыбы, обитающие в этом водоёме, фактически оказываются изолированными от русла реки в результате цветения воды, происходящего в оз. 9, которое связывает оз. 7 с р. Малый Паток.

За время наших наблюдений относительная численность сига в водоёмах среднего течения р. Малый Паток не оставалась постоянной (рис. 3). В оз. 3 произошло снижение этого показателя с 0.90 (2001 г.) до 0.53 экз/усилие в ч (2011). В оз. 4 такие изменения не столь существенны: после повышения в 2006 г. (0.61 экз/усилие в ч) численность сига в 2011 г. снизилась до уровня лишь несколько ниже первоначального (0.31 экз/усилие в ч). Напротив, в оз. 7 отмечено устойчивое более чем 20-кратное повышение численности обитающего здесь сига (рис. 3а). Устойчивое снижение численности наблюдалось и в большинстве малых глубоких озёр (рис. 3б). Лишь в оз. 2 величина этого показателя была невелика и менялась незначительно. В мелководных озёрах численность нагульных группировок сига в течение всего периода наблюдений оставалась низкой, а её изменения в разных озёрах разнонаправлены. В оз. 14 с 2002 по 2004 гг. наблюдали двукратное увеличение, а в оз. 15 – почти трёхкратное (2.9 раза) снижение величины этого показателя (рис. 3в).

Для возрастной структуры уловов сига (табл. 2) исследованных озёр характерно преобладание половозрелых особей. В ряде водоёмов встречаются рыбы старших возрастных групп (возраст 9+ и старше), а в озёрах 9 и 10 отмечены отдельные экземпляры в возрасте, близком к предельному для обыкновенного сига (18+ и старше). Молодь (1+–2+), как правило, отсутствует, а доля рыб в возрасте 3+ в большинстве случаев невелика. Четырёхлетние (3+) особи играют заметную роль лишь в сборах из озёр 3 и 4 – соответственно 23.5 и 19.4%. В бессточном оз. 13 преобладают неполовозрелые особи, однако молодь сига (1+) в этом водоёме не обнаружена, а рыбы в возрасте 2+ единичны. В мелководных озёрах сиг в заметных количествах встречается лишь в озёрах 14 и 15 (связаны между собой и с рекой общей протокой). В уловах здесь также преобладают половозрелые особи, молодь сига не отмечена. В отличие от большинства исследованных водоёмов, для сига оз. 7 характерна более полная возрастная структура: помимо половозрелых особей в сетных уловах встречается молодь сига (1+), а суммарная доля рыб в возрасте 1+–3+ достигает 50%.

Возрастная структура контрольных уловов сига исследованных озёр подвержена сезонным изменениям. Так, в оз. 3 летом преобладают неполовозрелые рыбы в возрасте 3+–5+. Осенью на фоне снижения численности здесь заметно воз-

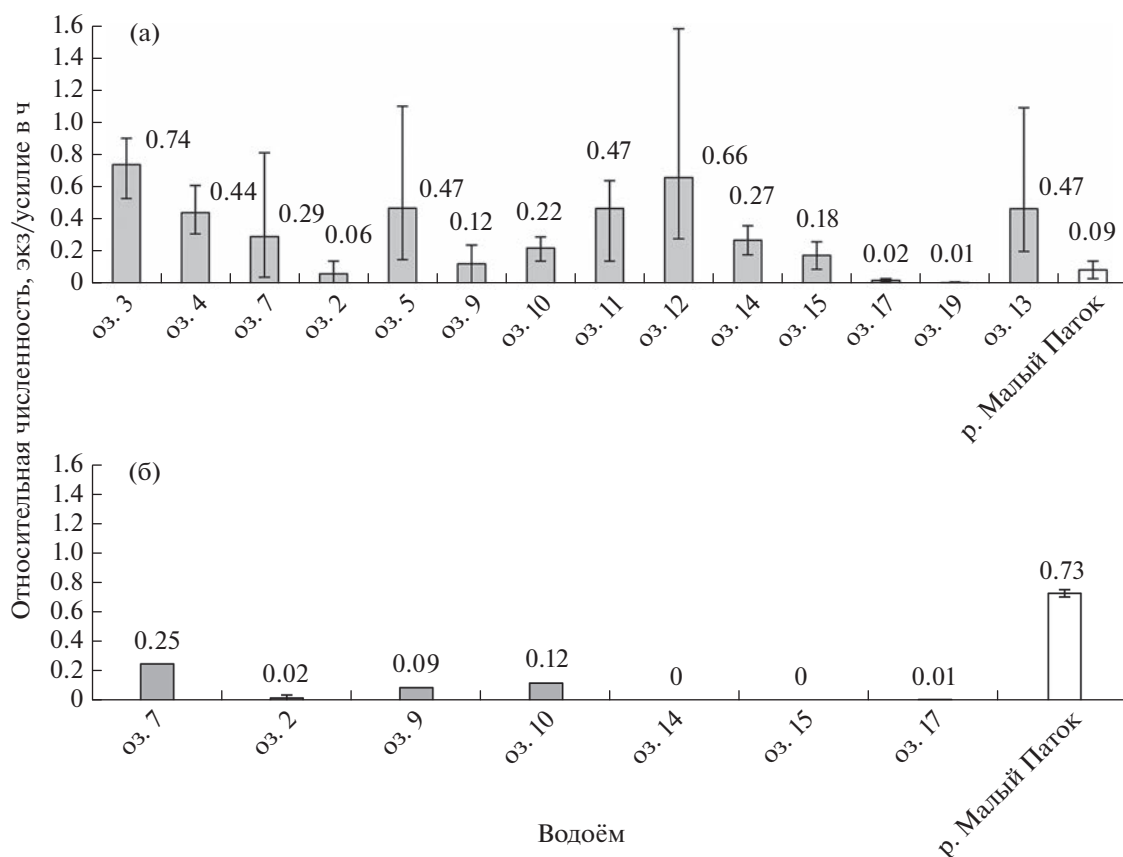


Рис. 2. Средняя относительная численность сига *Coregonus lavaretus* в летних (а) и осенних (б) уловах из исследованных водоёмов; (⊥) — пределы варьирования значений.

растает доля рыб старших возрастных групп. При этом, если в оз. 3 такое увеличение прослеживается довольно чётко, то в оз. 4 оно менее значительно (рис. 4). Эти изменения могут являться следствием сезонных и межгодовых вариаций пространственного распределения разновозрастного сига как в пределах этих, связанных между собой, водоёмов, так и между озёрами и руслом реки.

В оз. 7 и в летних, и в осенних сборах наряду со взрослыми рыбами в заметных количествах присутствует молодь сига. В октябре (период нереста сига в р. Малый Паток) здесь также возрастает доля старшевозрастных рыб (рис. 5). Однако если учесть, что осенью это озеро практически изолировано от русла реки, такое изменение возрастной структуры, по-видимому, отражает образование нерестового скопления.

Половое созревание сига в озёрно-речной системе р. Малый Паток сильно растянуто. Первые случаи наступления половозрелости сига в большинстве исследованных водоёмов отмечаются в возрасте 3+. Большая часть рыб созревает на шестом—седьмом году жизни (5+—6+), однако единичные неполовозрелые самцы (II стадия зрелости гонад) могут встречаться в возрастной группе 9+, а

самки — 10+. В оз. 7 созревание сига протекает несколько быстрее: минимальный возраст половозрелых самцов (IV стадия зрелости гонад) здесь составил 2+ (2 экз.), а массовое созревание завершается к возрасту 7+. Обычно половозрелыми становятся рыбы при достижении ими длины 270—280 мм и массы ~ 300 г, хотя отдельные экземпляры могут созревать и при меньших размерах (табл. 3). Половозрелые особи, по-видимому, участвуют в нересте не ежегодно. Так в уловах из русла р. Малый Паток признаки пропуска нереста обнаружены у двух рыб в возрасте 8+ (из восьми отловленных) и у одной особи в возрасте 9+ (из трёх отловленных). В осенних уловах из озёр 3 и 4, постоянно связанных с рекой протокой, из 35 особей массой >400 г лишь 10 имели гонады, состояние которых соответствовало IV стадии зрелости.

Сиг нерестится в русле р. Малый Паток в октябре: у рыб, отловленных в начале этого месяца, состояние гонад соответствовало IV и IV—V стадиям зрелости, в середине месяца — IV—V, V и в отдельных случаях VI стадиям. В большинстве озёр в этот период не обнаружены рыбы с текущими половыми продуктами, а доля особей с гонадами IV стадии зрелости в уловах разных лет силь-

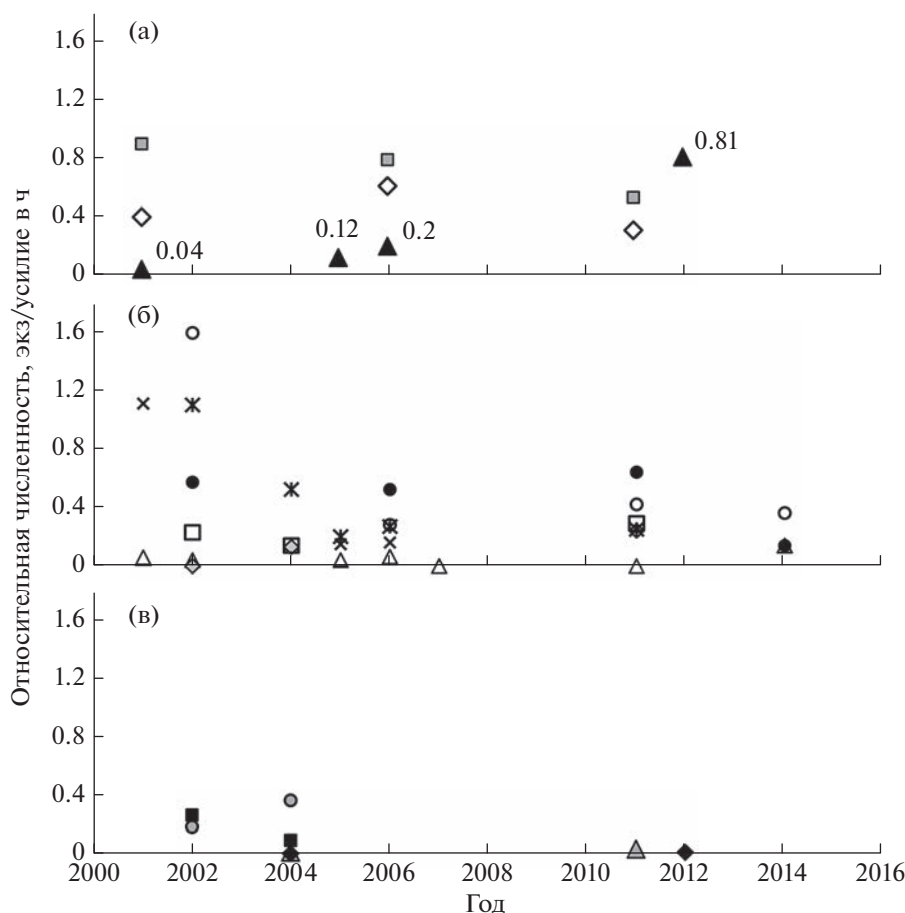


Рис. 3. Средняя относительная численность сига *Coregonus lavaretus* исследованных водоёмов по данным летних уловов разных лет. Озёра: а: (□) — 3, (◇) — 4, (▲) — 7; б: (△) — 2, (×) — 5, (◆) — 9, (□) — 10, (●) — 11, (○) — 12, (Ж) — 13; в: (●) — 14, (■) — 15, (▲) — 17, (◆) — 19.

но варьировала (в оз. 3 — от 15 до 81%). Отметим, что в ряде водоёмов (озёра 2, 8–10 и 13) отсутствуют субстраты, пригодные для нереста сига, а в озёрах 3, 4, 11 и 12, несмотря на наличие участков с песчаными и галечными грунтами, сиг, по-видимому, не размножается. За весь период наблюдений здесь ни разу не встречена молодь сига. Таким образом, сиг использует большинство озёр бассейна среднего течения р. Малый Паток для нагула и, возможно, зимовки (в глубоких озёрах), нерестясь при этом в русле реки. Икрометание сига, по-видимому, происходит лишь в оз. 7, где в середине октября встречаются нерестящиеся (V стадия зрелости гонад) и недавно отнерестившиеся (VI стадия) особи, а в летних уловах 2012 г. отмечена молодь сига (возраст 1+).

Сиг в исследованных водоёмах растёт с разной интенсивностью. Наиболее быстрый линейный рост характерен для рыб, отловленных в озёрах 2 и 7, которые в среднем на 20–25% опережают по расчисленным длинам одновозрастных особей из других озёр и рыб из р. Малый Паток. В ряде во-

доёмов (озёра 3, 4, 9 и 10) рост сига происходит медленнее, а в озёрах 11 и 12 он близок к таковому рыб из русла р. Малый Паток (рис. 6). Отметим, что у сига в оз. 7, отловленного в разные годы, наблюдается постепенное замедление линейного роста, совпадающее с повышением его численности в данном водоёме. Так, средняя длина рыб, расчисленная на момент закладки пятого годового кольца, в 2005 г. составила 344 мм, в 2007 г. — 319 мм, в 2012 г. — 254 мм. Относительная численность сига в оз. 7 за этот период возросла более чем в шесть раз. В других глубоких проточных озёрах темп роста сига либо оставался относительно стабильным (озёра 9 и 10), либо имел тенденцию к ускорению (озёра 3, 4, 11 и 12).

Групповой линейный рост сига в большинстве исследованных водоёмов хорошо описывается уравнением Бергаланфи. Результаты вычисления параметров этого уравнения также свидетельствуют о неоднородности сига, обитающего в озёрно-речной системе р. Малый Паток. Согласно расчётам теоретическая предельная длина тела

Таблица 2. Обобщённая возрастная структура сига *Coregonus lavaretus* из уловов в озёрах бассейна р. Малый Паток, %

Возраст, лет	Оз. 2 (26)	Оз. 3 (119)	Оз. 4 (62)	Оз. 5 (19)	Оз. 7 (123)	Оз. 9 (37)	Оз. 10 (58)	Оз. 11 (99)	Оз. 12 (66)	Оз. 13 (133)	Оз. 14 и 15 (62)
1+					10						
2+				5	16			1	2	1	
3+	12	24	19	11	24		2	10	6	15	2
4+	15	28	29	21	16	5	3	20	9	44	21
5+	12	18	13	37	17	11	9	14	12	22	32
6+	27	14	8	11	8	19	19	17	9	8	39
7+	23	12	16	11	3	11	12	16	24	6	5
8+	8	1	8	5	6	22	31	18	20	2	2
9+		2	3			16	14		17	2	
10+		2	2			8	3	3		2	
11+		1	2			3	3		2		
12+						3	2				
13+	4										
18+							2				
19+											
20+											
21+						3					

Примечание. В скобках — число рыб, экз.; в связи с малым объёмом выборки данные по озёрам 2, 5 и 9 носят иллюстративный характер.

(L_{∞}) сига, обитающего в озёрах 2, 3, 9 и 10, заметно выше ($p < 0.05$) этих показателей, характерных для рыб из озёр 7, 11, 12 и русла р. Малый Паток

(табл. 4). Сиги из озёр 4 и 13 по этому параметру занимают промежуточное положение. При этом скорость достижения предельной длины (константа k)

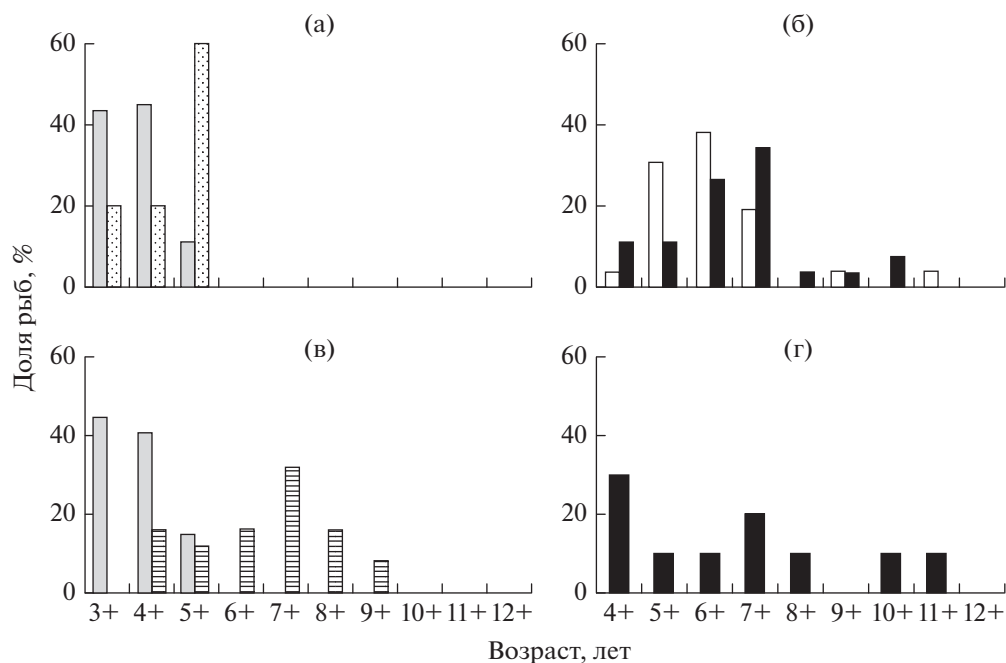


Рис 4. Возрастная структура летних (а, в) и осенних (б, г) уловов сига *Coregonus lavaretus* озёр 3 (а, б) и 4 (в, г) по данным разных лет исследований: (□) — 2001, (□) — 2003, (▨) — 2004, (▤) — 2011, (■) — 2017.

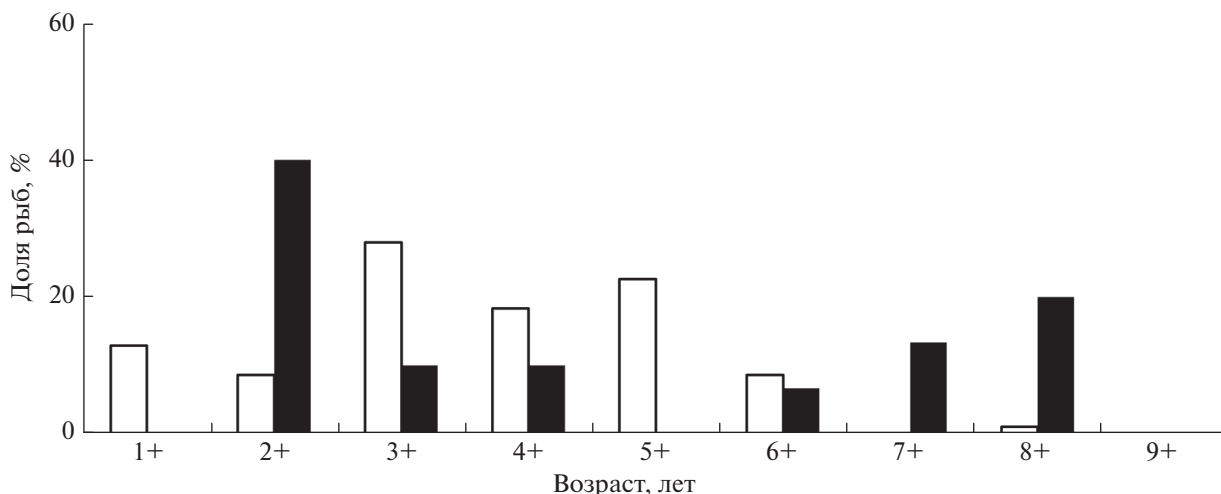


Рис. 5. Сезонные изменения возрастной структуры сига *Coregonus lavaretus* в оз. 7: (□) – весна–лето 2002–2012 гг., (■) – осень 2007 г.

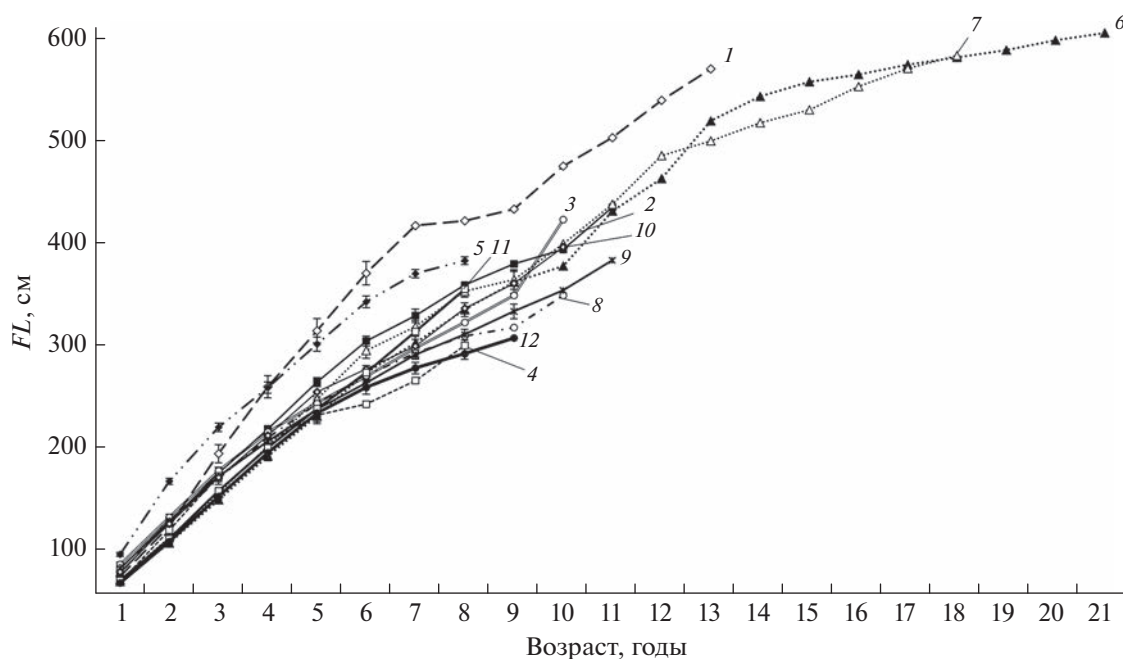


Рис. 6. Линейный рост сига *Coregonus lavaretus* бассейна р. Малый Паток (расчисленные длины тела по Смитту (FL)): 1 – оз. 2, 2 – оз. 3, 3 – оз. 4, 4 – оз. 5, 5 – оз. 7, 6 – оз. 9, 7 – оз. 10, 8 – оз. 11, 9 – оз. 12, 10 – оз. 13, 11 – оз. 14, 12 – р. Малый Паток, (⊥) – ошибка среднего значения.

у рыб из озёр первой группы обычно несколько ниже, чем в выборках из других водоёмов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сиг, обитающий в бассейне р. Малый Паток, представляет собой уникальную для европейского северо-востока России группировку, до настоящего времени сохранившуюся в близком к естественному состоянию. После включения в 1994 г.

водосбора этой реки в территорию национального парка “Югыд ва” здесь прекращён промышленный вылов рыб и запрещена любая хозяйственная деятельность (Бассейн ..., 2007). Наличие в наших сборах значительного количества рыб старших возрастных групп (10+ и старше) и отдельных экземпляров в возрасте, близком к предельному (18+ и 21+), позволяет говорить и об отсутствии заметного влияния любительского рыболовства, также запрещённого на территории парка.

Таблица 3. Длина (*FL*) и масса тела неполовозрелых и половозрелых особей разных возрастных групп сига *Coregonus lavaretus* озёрно-речной системы бассейна р. Малый Паток

Возраст, лет	<i>FL</i> , мм		Масса тела, г	
	неполовозрелые	половозрелые	неполовозрелые	половозрелые
Самцы				
2+	<u>186–265</u> 214 ± 8(10)	<u>242–250*</u> 246(2)	<u>61–199</u> 104 ± 16(10)	<u>159–165*</u> 162(2)
3+	<u>170–320</u> 218 ± 4(57)	<u>247–316</u> 285(6)	<u>49–381</u> 115 ± 9(57)	<u>169–375</u> 284(6)
4+	<u>193–320</u> 232 ± 4(66)	<u>232–328</u> 275 ± 9(13)	<u>72–394</u> 136 ± 9(66)	<u>133–426</u> 250 ± 98(13)
5+	<u>213–345</u> 263 ± 5(41)	<u>232–360</u> 300 ± 6(26)	<u>86–429</u> 198 ± 14(41)	<u>144–577</u> 324 ± 23(26)
6+	<u>225–308</u> 273 ± 5(19)	<u>263–415</u> 325 ± 8(32)	<u>93–375</u> 226 ± 17(19)	<u>178–812</u> 430 ± 35(32)
7+	<u>264–368</u> 304(9)	<u>294–425</u> 326 ± 5(32)	<u>197–932</u> 360(9)	<u>298–1019</u> 431 ± 30(32)
8+	<u>287–300</u> 293(4)	<u>282–434</u> 341 ± 6(35)	<u>257–324</u> 290(4)	<u>255–1174</u> 499 ± 35(35)
9+	<u>330–340</u> 335(2)	<u>311–407</u> 345(9)	<u>415–440</u> 428(2)	<u>314–750</u> 526(9)
10+		<u>361–410</u> 388(4)		<u>580–723</u> 659(4)
Самки				
2+	<u>151–261</u> 207 ± 9(12)		<u>59–211</u> 93 ± 13(12)	
3+	<u>150–287</u> 214 ± 4(55)	<u>206–302</u> 254(2)	<u>150–287</u> 214 ± 4(55)	<u>88–345</u> 217(2)
4+	<u>182–333</u> 233 ± 4(91)	<u>267–382</u> 322 ± 12(11)	<u>57–481</u> 137 ± 10(91)	<u>247–862</u> 474 ± 210(11)
5+	<u>214–333</u> 257 ± 4(50)	<u>269–380</u> 315 ± 5(37)	<u>87–420</u> 184 ± 10(50)	<u>211–644</u> 377 ± 19(37)
6+	<u>254–349</u> 294 ± 6(23)	<u>254–401</u> 332 ± 5(53)	<u>166–544</u> 292 ± 22(23)	<u>191–1077</u> 468 ± 27(53)
7+	<u>263–340</u> 297(9)	<u>290–454</u> 344 ± 6(52)	<u>193–422</u> 298(6)	<u>274–1471</u> 526 ± 35(52)
8+	<u>296–348</u> 323(4)	<u>287–440</u> 354 ± 5(43)	<u>279–514</u> 382(4)	<u>258–985</u> 535 ± 26(43)
9+	<u>324(1)</u>	<u>291–406</u> 353 ± 8(22)	<u>405(1)</u>	<u>257–845</u> 543 ± 39(22)
10+	<u>304(1)</u>	<u>310–491</u> 382(9)	<u>302(1)</u>	<u>326–146</u> 7724(9)

Примечание. Над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — среднее значение и ошибка средней (значения ошибки приведены при объёме выборки ≥ 10 экз.); в скобках — число рыб, экз.; *отмечены только в оз. 7.

Таблица 4. Параметры уравнения роста Берталанфи, описывающего линейный рост сига *Coregonus lavaretus* бассейна р. Малый Паток

Водоём	<i>n</i>	L_{∞} , мм	<i>k</i>	t_0	R^2
Озеро:					
2	26	758 ± 81	0.11 ± 0.02	0.21 ± 0.13	0.902
3	119	670 ± 56	0.09 ± 0.01	−0.30 ± 0.08	0.909
4	62	538 ± 59	0.11 ± 0.02	−0.64 ± 0.16	0.860
7	111	501 ± 34	0.18 ± 0.02	−0.21 ± 0.10	0.849
9	37	770 ± 104	0.07 ± 0.01	−0.31 ± 0.13	0.930
10	57	750 ± 99	0.08 ± 0.01	−0.20 ± 0.13	0.876
11	99	451 ± 28	0.14 ± 0.02	−0.39 ± 0.10	0.869
12	68	480 ± 36	0.12 ± 0.02	−0.54 ± 0.14	0.861
13	133	580 ± 67	0.10 ± 0.02	−0.40 ± 0.11	0.810
Река Малый Паток	46	431 ± 33	0.15 ± 0.02	−0.08 ± 0.11	0.893

Примечание. *n* — число рыб, экз.; L_{∞} — асимптотическая длина тела по Смитту (FL), *k* — константа скорости роста, t_0 — условный возраст, при котором длина рыбы равна 0; R^2 — достоверность аппроксимации.

Сиг в водоёмах озёрно-речной системы р. Малый Паток встречается на разных стадиях жизненного цикла в течение всего года и относится таким образом к жилой форме этого вида. Число жаберных тычинок у рыб из р. Малый Паток несколько выше, а число чешуй в боковой линии практически не отличается от данных, приводимых разными авторами для речного сига из других водотоков бассейна р. Печора (Кучина, 1962; Соловкина, 1962; Протопопов, 1983; Сидоров, Решетников, 2014).

Полученные в ходе работы данные свидетельствуют о неоднородности группировки сига, обитающего в озёрно-речной системе р. Малый Паток. При этом в её структурно-функциональной организации разные водоёмы играют различную роль. В озёрах, устойчиво соединённых протоками с руслом реки, сиг встречается в течение всего периода открытой воды. В некоторых из них он может оставаться и на зимовку. Горный характер и труднодоступность этой территории серьёзно ограничивают возможность проведения круглогодичных исследований, однако в подлёдный период сиг был отмечен в озёрах 4 и 7. Мелководные перемерзающие зимой озёра (14, 15 и 17) сиг использует исключительно для летнего нагула, а численность и возрастная структура таких временных группировок обусловлены количеством и возрастным составом рыб, заходящих сюда из реки.

Возрастная структура сига, обитающего в большинстве глубоких проточных озёр среднего течения р. Малый Паток, характеризуется большей или меньшей неполнотой. В уловах здесь отсутствует молодь (1+). Рыбы в возрасте 2+, как правило, единичны, а соотношение особей остальных возрастных групп в разных водоёмах сильно различается. Рыбы старших возрастов (≥10+) ча-

ще встречаются в озёрах, связанных с руслом слабо выраженными протоками (озёра 2, 9 и 10). Возраст отдельных экземпляров из озёр 9 и 10 (18+ и 21+) превосходит максимальные показатели, зарегистрированные для сига водоёмов европейского северо-востока России (Сидоров, Решетников, 2014), и близок к предельному для данного вида рыб (Атлас ..., 2003).

В большинстве исследованных озёр регулярно встречаются половозрелые особи, однако рыбы с текущими половыми продуктами здесь не обнаружены. Для размножения сиг, обитающий в этих водоёмах, по-видимому, выходит в русло р. Малый Паток. Действительно, осенью, когда относительная численность сига в большинстве озёр снижается (рис. 2), на русловых участках реки наблюдается её почти восьмикратное повышение. Всё это, а также согласованное изменение относительной численности сига в ряде озёр позволяет говорить о формировании в данном районе пойменно-речной группировки жилой формы сига, использующей систему придаточных водоёмов для нагула и частично зимовки, а для нереста — русло р. Малый Паток.

Сиг большинства исследованных озёр растёт заметно быстрее по сравнению с рыбами из русла р. Малый Паток (табл. 4, рис. 6). При этом в разных озёрах темп линейного роста рыб заметно различается: разница в средних расчисленных длинах тела у одновозрастного сига разных водоёмов на третьем—восьмом годах жизни составляет 35–47%. По-видимому, в пределах общей популяционной системы здесь могут формироваться локальные группы, нагул и, возможно, зимовка которых приурочены к разным водоёмам.

В предгорном оз. 7 в отличие от других водоёмов сиг нерестится, в летних уловах встречается

молодь, а осенью не наблюдается заметного снижения численности вида. В этом водоёме отмечено и значительное повышение численности сига в период исследований, в то время как в остальных исследованных озёрах наблюдается тенденция к её снижению. Повышение численности сига в оз. 7 сопровождается заметным замедлением скорости роста особей, тогда как в остальных озёрах темп роста рыб оставался стабильным или имел тенденцию к ускорению. Сиг, обитающий в оз. 7, характеризуется и более быстрым половым созреванием. На наш взгляд, всё это свидетельствует о формировании в этом водоёме группировки, относительно изолированной от сига остальной части рассматриваемой озёрно-речной системы.

Особое место занимает группировка сига, обитавшая в оз. 13. Как уже отмечено выше, данный водоём большую часть времени полностью изолирован, соединяясь с руслом р. Малый Паток только в годы с чрезвычайно высоким уровнем воды в половодье. В этом водоёме преобладают илистые и торфянистые грунты, непригодные для нереста сига. В результате особи, попавшие в это озеро, могут здесь обитать длительное время, однако пополнение этой группировки будет происходить лишь в период очередного мощного половодья, когда озеро сообщается с рекой. Так, в сборах 2002 г. в оз. 13 было обнаружено 13 экз. сига в возрасте 3+–6+, выделявшихся нехарактерно быстрым ростом. При относительно низкой расчётной средней асимптотической длине тела ($L_{\infty} = 435 \pm 22$) эти особи характеризовались чрезвычайно высокой скоростью достижения предельной длины ($k = 0.28 \pm 0.03$). Коэффициенты уравнения Бергаланфи ($L_{\infty} = 751 \pm 84$; $k = 0.07 \pm 0.01$; $t_0 = -0.52 \pm 0.08$), описывающего линейный рост остальных особей, практически не отличаются от результатов расчётов, проведённых для сига из озёр 2, 9 и 10. В материалах, собранных в другие годы, такие быстрорастущие рыбы в этом замкнутом водоёме не встречались. По-видимому, эти экземпляры могли проникнуть в оз. 13 благодаря высокому уровню воды в половодье 2001 или 2002 гг., причём, судя по скорости роста, до этого они обитали в высококормном водоёме или нижерасположенном участке реки. Действительно, близким темпом роста характеризуется сиг оз. 7. Отдельные быстрорастущие рыбы встречаются и в русле р. Малый Паток. Так, в октябре 2017 г. в протоке, соединяющей мелководное оз. 8 с руслом реки, было выловлено 2 экз. сига в возрасте 5+ и 9+, длина тела которых составила соответственно 443 и 529 мм, масса – 1482 и 2900 г. По темпу роста эти особи опережали не только рыб из других озёр бассейна р. Малый Паток, но и жилого сига из озёр бассейна р. Уса (Сидоров, Решетников, 2014). Экземпляры сига, расчётная длина которых к моменту закладки четвёртого го-

дового кольца превышала 300 мм (302–332 мм), мы отмечали и в среднем течении р. Шугор.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведённого анализа можно заключить, что группировка малотычинкового сига, обитающая в озёрно-речной системе бассейна р. Малый Паток, представляет систему субпопуляций (популяций?), связанных с разнотипными озёрами, расположенными в долине этой реки. Глубоководные озёра, сообщаемые протоками с руслом реки, сиг использует для нагула и зимовки. В мелководных быстро перемерзающих водоёмах сиг лишь нагуливается. В малом глубоководном озере, не связанном с руслом реки, образовалось небольшое временное скопление сига, пополняющееся за счёт особей, нерегулярно попадающих в этот водоём при высоком уровне воды в половодье. Выявленные различия в характере роста и возрастном составе сига из разных озёр свидетельствуют о существовании в рамках общей пойменно-речной группировки отдельных локальных групп, нагул и зимовка которых приурочены к разным водоёмам озёрно-речной системы среднего течения р. Малый Паток. В относительно крупном по масштабам рассматриваемой озёрно-речной системы оз. 7, слабо связанном с руслом реки, сформировалась небольшая по численности озёрная субпопуляция, отличающаяся от пойменно-речного сига р. Малый Паток быстрым ростом особей и собственным характером динамики численности. Сиг р. Малый Паток обладает высоким потенциалом линейного и весового роста. Появление в уловах рыб с нехарактерно быстрым (иногда аномально быстрым) ростом свидетельствует о связи разных группировок пойменно-речного сига р. Малый Паток между собой и с рыбами, обитающими в других участках водосбора р. Печора.

Озёрно-речная система бассейна р. Малый Паток, сохраняющая близкое к естественному состояние, представляет собой уникальную модель для изучения процессов, происходящих в экосистемах олиготрофных озёр Приполярного и Полярного Урала; выяснения механизмов устойчивости водных экосистем, вопросов популяционной генетики и микроэволюции, а также решения прикладных задач, связанных с деятельностью особо охраняемых природных территорий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания “Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения” (№ 122040600025-2).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны руководству ООО “Газпром-трансгаз Ухта” за транспортное обеспечение исследовательских работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. 2003. Т. 1. М.: Наука, 379 с.
- Бассейн реки Малый Паток: дикая природа. 2007. Сыктывкар: Парус, 216 с.
- Бознак Э.И., Пономарев В.И. 2023. Рост сига *Coregonus lavaretus* (Salmonidae: Coregoninae) уральских притоков реки Печора // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 1. С. 39–49. <https://doi.org/10.31857/S0042875223010022>
- Бочкарев Н.А., Пестрякова Л.А., Захаров Е.С. и др. 2018. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) р. Анабар: морфогенетическая структура популяций // Генетика. Т. 54. № 9. С. 1057–1067. <https://doi.org/10.1134/S0016675818090047>
- Бочкарев Н.А., Сендек Д.С., Зуйкова Е.И. и др. 2021. Популяционная структура и происхождение некоторых экологических форм *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Оленёк // Там же. 2021. Т. 57. № 7. С. 797–809. <https://doi.org/10.31857/S0016675821070043>
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 275 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 313 с.
- Ильмаст Н.В., Сендек Д.С., Титов С.Ф. и др. 2016. К вопросу о дифференциации экологических форм/подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменное // Уч. зап. ПетрГУ. № 4 (157). С. 42–53.
- Кучина Е.С. 1962. Ихтиофауна притоков р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 176–211.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 292 с.
- Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.И., ПикULEVA В.А. 1947. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: Изд-во МОИП, 224 с.
- Пономарев В.И. 2017. Рыбы озер западных склонов Приполярного и Полярного Урала // Изв. Коми НЦ УрО РАН. Вып. 2 (30). С. 16–29.
- Пономарев В.И. 2019. Фауна водоемов бассейна р. Малый Паток (Приполярный Урал). I. Рыбы // Биол. внутр. вод. № 4. Вып. 1. С. 14–24. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040302>
- Пономарев В.И., Сидоров Г.П. 2002. Обзор ихтиологических и рыбохозяйственных исследований в бассейне реки Печора // Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 170. С. 5–33.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Протопопов Н.К. 1983. Морфологическая характеристика и структура популяций сига-пыжьяна реки Печора // Биология и промысел рыб в разнотипных водоемах Северо-Запада. Л.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 103–127.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1972. Т. 3. Северный край. Л.: Гидрометеиздат, 664 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Романов В.И., Бочкарев Н.А. 2009. К вопросу о статусе экологических форм сига (*Coregonus lavaretus pidschian*) Таймырского озера // Вестн. ТГПУ. Вып. 11. С. 186–193.
- Рыбы в заповедниках России. 2010. Т. 1. Пресноводные рыбы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 627 с.
- Сидоров Г.П. 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 164 с.
- Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского северо-востока. М.: Т-во науч. изд. КМК, 346 с.
- Соловкина Л.Н. 1962. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 88–135.
- Соловкина Л.Н. 1975. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми книж. изд-во, 168 с.
- Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Якубовский М. 1970. Методы выявления и окраски системы каналов в боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. Т. 49. № 9. С. 1398–1402.
- Hudson A.G., Lundsgaard-Hansen B., Lucek K. et al. 2016. Managing cryptic biodiversity: Fine-scale intralacustrine speciation along a benthic gradient in Alpine whitefish (*Coregonus* spp.) // Evol. Appl. V. 10. № 3. P. 251–266. <https://doi.org/10.1111/eva.12446>
- Kahilainen K., Siwertsson A., Gjelland K.Ø. et al. 2011. The role of gill raker number variability in adaptive radiation of coregonid fish // Evol. Ecol. V. 25. № 3. P. 573–588. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9411-4>
- Østbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L. et al. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times // Mol. Ecol. V. 15. № 13. P. 3983–4001. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03062.x>
- Næsje T.F., Vuorinen J.A., Sandlund O.T. 2004. Genetic and morphometric differentiation among sympatric spawning stocks of whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Femund, Norway // J. Limnol. V. 63. № 2. P. 233–243. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2004.233>
- Vainikka A., Jakubavičiūtė E., Hyvärinen P. 2017. Synchronous decline of three morphologically distinct whitefish (*Coregonus lavaretus*) stocks in Lake Oulujärvi with concurrent changes in the fish community // Fish. Res. V. 196. P. 34–46. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.08.013>
- Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentjev P.M. et al. 2022. Diversity and distribution of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) in watercourses of Murmansk region // Pol. Polar Res. V. 43. № 1. P. 69–99. <https://doi.org/10.24425/ppr.2021.138589>