

# Европейский сиг *Coregonus lavaretus* Нижнетуломского водохранилища (бассейн реки Тулома, Мурманская область) и условия его обитания

Зубова Е.М.<sup>1\*</sup>, Терентьев П.М.<sup>1</sup>, Кашулин Н.А.<sup>1</sup>, Бочкарев Н.А.<sup>2</sup>, Денисов Д.Б.<sup>1</sup>, Валькова С.А.<sup>1</sup>, Черепанов А.А.<sup>1</sup>, Постнова С.В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем промышленной экологии Севера, Федеральный исследовательский центр Кольский научный центр Российской академии наук, Академгородок, 14а, Мурманская область, Апатиты, 184209, Россия

<sup>2</sup> Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского Отделения Российской Академии наук, ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091, Россия

**АННОТАЦИЯ.** Исследовались современные биологические характеристики наиболее распространенного в Северной Европе полиморфного вида европейского сига *Coregonus lavaretus* (L.) (далее сиг) в условиях его обитания в старейшем в Мурманской области водохранилище руслового типа. Выявлены ряд особенностей функционирования экосистемы Нижнетуломского водохранилища (НТВ), включая эвтрофирование водоема, сопровождающееся развитием цианопрокариот в составе сообществ фитопланктона, в том числе и потенциально токсичных видов. В результате интродукции полвека назад онежской корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) в систему р. Тулома происходит трансформация структуры рыбной части НТВ из сигово-лососевой в сигово-корюшковую. Сиг в НТВ представлен полиморфной популяцией и по линейно-весовым характеристикам относится к группе средних сигов водоемов Мурманской области с ранним созреванием. По типу питания его можно отнести к бентофагам с широким спектром потребления кормовых организмов. Содержимое желудков сига в летне-осенний период хорошо коррелирует с сезонностью развития водных беспозвоночных. Большое значение в питании сига НТВ в настоящее время имеют искусственные корма, используемые форелевыми хозяйствами водохранилища. Понимание механизмов структурно-функциональной дифференциации популяций сига имеет, как фундаментальное значение при раскрытии механизмов и направленности микроэволюции и адаптации рыб в изменяющихся условиях окружающей среды, так и принципиальное практическое значение при осуществлении охраны и рационального промысла рыб, их искусственном воспроизводстве.

**Ключевые слова:** европейский сиг *Coregonus lavaretus*, биологические характеристики, Нижнетуломское водохранилище

**Для цитирования:** Зубова Е.М., Терентьев П.М., Кашулин Н.А., Бочкарев Н.А., Денисов Д.Б., Валькова С.А., Черепанов А.А., Постнова С.В. Европейский сиг *Coregonus lavaretus* Нижнетуломского водохранилища (бассейн реки Тулома, Мурманская область) и условия его обитания // Limnology and Freshwater Biology. 2024. - № 2. - С. 58-97. DOI: 10.31951/2658-3518-2024-A-2-58

## 1. Введение

Мурманская область относится к числу районов с высоким уровнем потребления электрической энергии, которое определяется большой энергоемкостью горно-обогатительных предприятий и цветной металлургии, потребление которых составляет около 2/3 от суммарного потребления электрической энергии в регионе (Кузнецов и др., 2020). Создание и развитие электроэнергетической системы на Кольском полуострове на первом

этапе основывалось на строительстве гидроэлектрических станций (ГЭС) (Кузнецова и Коновалова, 2021). В результате зарегулирования отдельных крупных озер и рек в Мурманской области с 1930 по 1972 гг. было создано около 20 водохранилищ. Водохранилища можно отнести к природно-техногенным геосистемам, развитие которых происходит под действием внутренних (естественные процессы) и внешних (различные виды антропогенных и природных воздействий) факторов (Двинских и

\*Автор для переписки.

Адрес e-mail: [seelewolf84@yandex.ru](mailto:seelewolf84@yandex.ru) (Е.М. Зубова)

**Поступила:** 12 марта 2024; **Принята:** 09 апреля 2024;

**Опубликована online:** 27 апреля 2024

© Автор(ы) 2024. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



Китаев, 2008; 2014). Искусственно созданные экосистемы водохранилищ, совмещающие элементы лотических и лентических систем, характеризуются неустойчивым равновесием экологических взаимодействий ее четырех основных компонентов: атмосферой, гидросферой, литосферой и биосферой. Оно определяется регулируемым гидрологическим режимом, как правило, отличающимся от природного (Двинских и Китаев, 2014). Это, особенно в условиях Крайнего Севера, приводит к нарушениям биогеохимических циклов, сезонности биотических процессов и в конечном итоге к снижению биологического разнообразия и трансформации структуры гидробиоценозов.

Тулума является одной из крупнейших речных систем Мурманской области (Каталог..., 1962). После реконструкции территорий с помощью плотин ГЭС, большая часть реки Тулома принадлежит водохранилищам руслового типа: Верхнетуломской и Нижнетуломской. В результате, естественные условия бассейна реки претерпели существенные изменения. При этом исследование состояния экосистемы после зарегулирования стока реки изучалось только в более молодом Верхнетуломском водохранилище (ВТВ) (Рыбохозяйственные..., 1985). В то время как состояние экосистемы одного из самых старых русловых водохранилищ Мурманской области – Нижнетуломского - практически не исследовалось. Имеются отдельные работы по моллюскам литоральной зоны НТВ (Нехаев, 2006; Фролов, 2009) и по уровню зараженности рыб водохранилища паразитическими червями (Карасев и др., 2020; Иваницкая и др., 2022). Также изучены некоторые популяционные характеристики молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. НТВ (Самохвалов и др., 2014) – на водохранилище имеется эффективный действующий лестничный рыболод (Коновалова и Кузнецов, 2020).

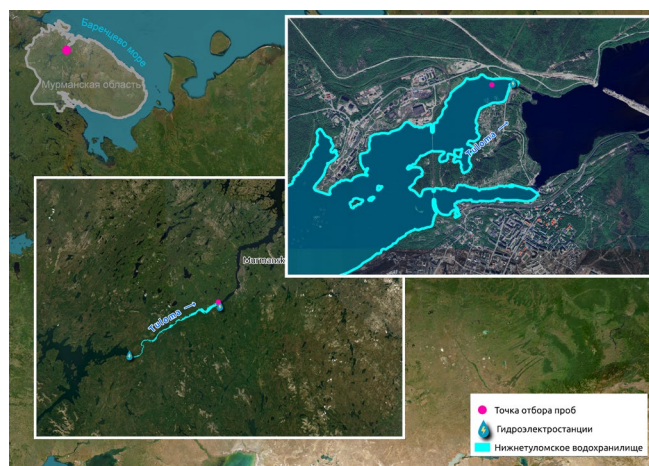
В данной работе представлены результаты исследований биологических характеристик сига *Coregonus lavaretus* (L.) НТВ и условий его обитания. Это наиболее распространенный вид пресноводных рыб Северной Европы. В зависимости от условий обитания, сиг образует множество как аллопатрических, так и симпатрических форм и популяций, различающихся морфологией, стратегиями жизненного цикла, экологическими нишами (Решетников, 1980; Kahilainen et al., 2004; 2007; 2009; 2014; Østbye et al., 2005; Kahilainen and Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2008; 2010; Harrod et al., 2010; Præbel et al., 2013 и др.). Считается, что образование симпатрических форм в условиях низкого видового разнообразия северных водоемов позволяет рыбной части населения более эффективно использовать доступные ресурсы и обеспечивает стабильность экосистемы (Решетников, 1980; Моисеенко, 1983; Кашулин и др., 1999; Amundsen et al., 2004a; Kahilainen and Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2008; 2010; Harrod et al., 2010; Laske et al., 2019; Skulason et al., 2019 и др.). Понимание механизмов структурно-функциональной дифференциации популяций сига имеет как фундаментальное значение при раскрытии

механизмов и направленности микроэволюции и адаптации рыб в изменяющихся условиях окружающей среды, так и принципиальное практическое значение при осуществлении охраны и рационального промысла рыб, их искусственном воспроизводстве (Мина, 1986; Алтухов, 2004).

## 2. Материал и методы

### 2.1. Общая характеристика района исследования

Бассейн р. Тулома находится на северо-западе Мурманской области (Рис. 1). Река до зарегулирования брала начало из оз. Нотозеро (с 1962 г. – часть ВТВ площадью 745 км<sup>2</sup>). Тулома впадает в Кольский залив Баренцева моря (Рис. 1). После зарегулирования плотинами Нижнетуломской и Верхнетуломской ГЭС большая часть реки является НТВ (Рис. 1). Длина реки составляет 59,8 км, площадь водосборного бассейна – 18231,5 км<sup>2</sup> (Каталог..., 1962). Водосборный бассейн р. Тулома представлен сложными и протяженными озерно-речными системами, дренирующими территорию западной части Мурманской области, на которой находятся многочисленные возвышенности и тундры. Сальные Тундры являются частью водораздела между бассейнами Баренцева и Белого морей. На склонах возвышенностей и на прилегающих заболоченных равнинах формируется сток основных притоков р. Тулома – рек Нота и Лотта, берущих свое начало на территории Финляндии. На водосборе Туломы находится более 5 тыс. озер. Падение реки 48 м, средний уклон 0,3%. На горном участке река находится в узком и глубоком ущелье (глубина врезания 200-300 м) и формирует врезанные излучины. На реке много порогов. В низовье реки (ниже пос. Мурмаши) сказывается влияние морских приливов. На Туломе две гидроэлектростанции: Верхнетуломская ГЭС (с 1965 г.) и Нижнетуломская ГЭС (с 1937 г.), образующие соответственно ВТВ и НТВ (Каталог..., 1962; Ресурсы..., 1969).



**Рис.1.** Точки отбора гидрохимических, гидробиологических и ихтиологических проб в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома) в 2018-2022 гг.

Нижнетуломское водохранилище руслового типа заполнено в 1934-1936 гг. При создании водохранилища было затоплено 170 га сельхозугодий. Площадь водного зеркала 38 км<sup>2</sup>, объем 0.39 км<sup>3</sup> (из него полезный – 0.037 км<sup>3</sup>), длина около 16 км, наибольшая ширина 1.6 км, средняя глубина 12 м, максимальная глубина 20 м. Уровень верхнего бьефа водохранилища составляет: форсированный – 18.5 м, нормальный – 18.0 м, минимальный – 17.0 м; напор: максимальный – 20.3 м, минимальный – 17.0 м; средний многолетний расход – 234.0 м<sup>3</sup>/с. С севера впадают реки Пяйве и Шолгоч, с юга – Керча (Каталог..., 1962; Ресурсы..., 1969). На акватории НТВ расположены рыбные хозяйства по выращиванию радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum).

Осенние ледовые явления на реке начинаются в первой декаде октября. Река покрывается льдом в конце декабря. На плесовых участках он устанавливается в середине ноября, на порожи-стых участках – гораздо позже. Вскрывается река в начале мая, ледоход – до начала июня. В нижнем бьефе Нижнетуломской ГЭС и далее до устья р. Тулома подвержена мощному приливно-отливному циклу под влиянием Кольского залива. Кроме того, в данной части река не замерзает зимой (Каталог..., 1962; Ресурсы..., 1969).

В бассейне р. Тулома исследование сига и условий его обитания проводилось в НТВ (Рис. 1).

Программа исследования включала изучение продуктивности водохранилища (содержание общего фосфора (мкг/л), общего азота (мкг/л), содержание хлорофилла «а» (мг/м<sup>3</sup>), биомассы фитопланктона (г/м<sup>3</sup>)), доступности кормовых организмов для рыб (разнообразие, численность и биомасса зоопланктона (экз/м<sup>3</sup> и г/м<sup>3</sup>) и макрозо-обентоса (экз/м<sup>2</sup> и г/м<sup>2</sup>), ключевых характеристик для рыбного сообщества (видовой состав, %) и био-логических характеристик сига (внутривидовой состав, морфология, половой и размерно-весовой состав, темпы роста, питание и созревание).

2.2. Гидрохимические исследования

Пробы воды с поверхностного слоя (1 м от поверхности) и придонного слоя (1 м от дна) НТВ отбирались пластиковым батометром объемом 2.0 л. Отобранные пробы воды транспортировались в пластиковых бутылках объемом 1.0 л. Химический состав воды определяли в центре коллективного пользования ИППЭС Кольского НЦ РАН по единым методикам (Standard..., 1999; Антропогенные..., 2002; Сандимиров и др., 2019). Периоды отбора гидрохимических проб и их количество приведены в Таблице 1.

2.3. Гидробиологические исследования

Подробная информация о сроках сбора и объ-еме гидробиологического материала представлена в Таблице 1. Количественные пробы фитопланктона отбирались батометром Руттнера объемом 2.2 л в интервале глубин 0-5 м с последующей concentra-цией с помощью планктонной сети Джели. Каждая полученная проба фиксировалась раствором Люголя, в лаборатории дополнительно концентри-ровалась отстойным методом (Руководство..., 1992; Сандимиров и др., 2019). Биомасса фитопланктона подсчитывалась счетно-объемным методом на основе определения индивидуального объема кле-ток (или плотных колоний) каждого вида, рассчи-танного по формулам объема сходных геометриче-ских фигур (Гусева, 1959; Кузьмин, 1984; Tikkanen, 1986). Подсчет численности и таксономическая идентификация водорослей и цианопрокариот осу-ществлялась в камере Нажотта объемом 0.1 мл на световом микроскопе «Motic BA300» с иммерсион-ным объективом. Использовались увеличения от 400 до 1000 раз. Названия таксонов приведены в соответствии с международной альгологической базой данных (Guiry and Guiry, 2024).

Для оценки физиологического состояния и фотосинтетической активности водорослей и циа-

Таблица 1. Характеристики использованного гидрохимического, гидробиологического и ихтиологического матери-ала в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

| Период отбора ГХП                                                                                  | Период отбора ГБП                                                                                                                    |                                          | Количество проб |      |    | Период отбора ИП                                                                                           | n1  | n2  | n3 | n4  |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------|-----------------|------|----|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|-----|----|-----|
|                                                                                                    | Ф, З                                                                                                                                 | М                                        | ГХ              | Ф, З | М  |                                                                                                            |     |     |    |     |
| IV, V, VII, X 2019 г.,<br>I-II, V, VII, IX, XII<br>2020 г.,<br>VI 2021 г.,<br>II, VIII, XI 2022 г. | VII 2018 г.,<br>ежемесячно<br>с I по X 2019 г.,<br>I-III, V-XI 2020 г.,<br>I-III, V-XII 2021 г.,<br>ежемесячно<br>с I по XII 2022 г. | ежемесячно<br>с V по XI<br>2019-2022 гг. | 16              | 176  | 46 | XII 2018 г.,<br>ежемесячно<br>с V по XII<br>2019-2020 гг.,<br>V, VIII-XII 2021 г.,<br>III, VII-XII 2022 г. | 408 | 379 | 55 | 107 |

Примечание: ГХП – гидрохимические пробы, ГБП – гидробиологические пробы, ИП – ихтиологические пробы, Ф – фитопланктон, З – зоопланктон, М – макрозообентос, n1 – количество рыб с обследованными длиной, массой, возрастом, стадией развития половых продуктов, темпом линейного роста, n2 – с обследованной жаберной дугой, n3 – с обследован-ной морфологией тела, n4 – с обследованным желудком.

нопрокариот было проанализировано содержание хлорофилла *a* в планктоне; отбор проб осуществлялся ежемесячно. Пробы воды объемом 600 мл фильтровались через мембранный фильтр с диаметром пор 0.47 мкм с помощью шприца Millipore фильтровальной насадкой. Фильтрация производилась непосредственно на водоеме чтобы избежать изменений содержания фотосинтетических пигментов при транспортировке проб воды. Экстракция хлорофиллов проводилась раствором ацетона (90% ЧДА), оптическая плотность экстрактов измерялась на спектрофотометре «ПЭ-5400УФ». Концентрации фотосинтетических хлорофилла *a* рассчитывались стандартными общепринятыми в мировой и отечественной практике методами (Determination..., 1966; Минеева, 2004; Денисов и Кашулин, 2013). Трофический статус вод оценивали по содержанию хлорофилла *a* согласно классификации, предложенной С.П. Китаевым (2007).

Количественные пробы зоопланктона отбирали батометром Рутнера объемом 2.2 л на глубинах 2 м, 2-5 м, 5-10 м, 10-дно, количественные – сетью Апштейна (диаметр 38 см, размер ячейки 30 мкм). Вертикальное траление дает более полные данные о планктонном населении изучаемого водоема. Натяжение планктонной сети снизу вверх – со дна водоема на поверхность. Фиксатор – раствор Люголя (Руководство..., 1992; Сандимиров, 2019).

Количественные и качественные пробы литорального макрозообентоса в НТВ отбирались на каменисто-галечных и каменисто-валунных грунтах на глубинах от 0.3 м до 0.5 м с помощью гидробиологического сачка-скребка, оснащенного рамой 25x25 см, а также выбирались животные с отдельных камней. Собранные пробы хранились в пластиковых банках. Собранные пробы макрозообентоса фиксировали 4% раствором формалина или 70% раствором этанола.

Образцы зоопланктона и макрозообентоса были доставлены в лабораторию и идентифицированы под микроскопом (преимущественно до рода) (Merritt and Cummins, 1984; Определитель..., 2000; 2001; 2016), отсортированы, подсчитаны (тыс. экз./м<sup>3</sup> и экз./м<sup>2</sup> соответственно) и взвешены (г/м<sup>3</sup> и г/м<sup>2</sup> соответственно) (Руководство..., 1992). Для подсчета зоопланктона в пробе используется камера Богорова. Данная камера представляет собой толстую пластину из стекла или оргстекла с насечкой в виде лабиринта. Оценку трофического статуса по биомассе зоопланктона и макрозообентоса проводили по шкале, предложенной С.П. Китаевым (2007).

## 2.4. Ихтиологические исследования

Подробная информация об объеме материала и времени лова рыб представлена в Таблице 1. Изучение состава ихтиофауны исследованных водоемов проводилось с применением методов облова при помощи ставных жаберных сетей. Обловы осуществлялись стандартным набором сетей длиной 25 м и высотой 1.5 м с ячейей 10, 12, 16, 18, 20, 30,

35, 40, 45, 50, 55 и 60 мм. Сети устанавливались в литоральной зоне, в пелагиали и профундальной зоне. Сети ставили ночью (около 24 ч). Рыба, изъятая из сетей на следующее утро (около 6-10 ч), немедленно умерщвлялась прокалыванием мозга. Все рыбы были идентифицированы в лабораторных условиях до вида (Fricke et al., 2024). Всего было выловлено 408 экземпляров сига. Все отобранные особи сига были измерены (длина по Смиту (далее *FL*)  $\pm 1$  мм) и взвешены (общая масса (*W*)  $\pm 1$  г). Пятьдесят пять особей сига были сфотографированы цифровым фотоаппаратом Nikon d610 с объективом 60 mm f/2.8G ED AF-S Micro-Nikkor (Бочкарев и др., 2013; Мелехин и др., 2021). Выделение форм сига проводилось на основе числа тычинок на 1-ой жаберной дуге (далее *sp.br.*): малотычинковая – 16-30, среднетычинковая – 31-42, многотычинковая – 43-65 (Правдин, 1954; Решетников, 1980). Также на основе числа прободенных чешуй в боковой линии (*ll*) были выделены малочешуйчатые – 76-83, среднечешуйчатые – 83-86 и многочешуйчатые – 86-98 сига (Бочкарев, 2022). Подсчет *sp.br.* производили под микроскопом при увеличении  $\times 10$ . Для выявления особенностей строения 1-ой жаберной дуги сигов также измеряли длину ( $\pm 0.1$  мм) центральной жаберной тычинки (*lsp.br.*) (Правдин, 1966). Расстояние ( $\pm 0.1$  мм) между жаберными тычинками (*ssp.br.*) вычислялось по методике К. Kahilainen и К. Østbye (2006). По полученным изображениям рыб проводились просчеты *ll* в боковой линии сигов и с помощью программы *ImageJ* измерения ( $\pm 0.1$  мм) пластических признаков тела рыб (30 признаков) по Н.А. Бочкареву и Е.И. Зуйковой (2010) с небольшими изменениями: *H* – наибольшая высота тела, *h* – высота хвостового стебля, *aA*, *aV*, *aD*, *aP* – антеанальное, антевентральное, антедорсальное, антепектральное расстояния соответственно, *DC*, *VC*, *AC* – дорсокаудальное, вентрокаудальное и анальнокаудальное расстояния соответственно, *PA*, *PV*, *VA* – пектроанальное, пектровентральное, вентроанальное расстояния соответственно, *pA* – длина хвостового стебля, *pD* – постдорсальное расстояние, *lD*, *lA*, *lV*, *lP* – длина спинного, анального, брюшного и грудного плавников соответственно, *hD*, *hA* – длина оснований спинного и анального плавников соответственно, *C* – длина головы, *r* – длина рыла, *o* – диаметр глаза, *b* – диаметр зрачка, *po* – заглазничное расстояние, *Ch1* и *Ch2* – высота головы на уровне глаза и затылка соответственно, *lmax* и *hmax* – длина и высота верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти. При анализе морфологических данных (*lsp.br.*, *ssp.br.* и пластические признаки тела) использовали преобразованные десятичные логарифмы промеров, пересчитанные по уравнению аллометрической зависимости для рыб средней длины (Thorpe, 1975):  $X_i = 10^{Y_i}$ , где  $X_i$  – значение признака с поправкой на размер,  $Y_i = \log_{10} M_i - b(\log_{10} L_i - \log_{10} L_{tot})$  где  $\hat{Y}_i$  и  $Y_i$  – соответственно преобразованное и исходное значение признака у *i*-той особи.  $FL_i$  – длина *i*-той особи (мм),  $FL_{tot}$  – средняя длина особей в выборке, *b* – аллометрический коэффициент (тан-

генс угла наклона линии регрессии логарифма промера по логарифму длины). Такое преобразование считается одним из наиболее адекватных методов устранения влияния размера тела. Меристические подсчеты исследовали как необработанные данные. Для признаков рассчитывали среднее значение ( $M$ ), стандартную ошибку ( $m$ ), минимальное и максимальное значение, стандартную девиацию ( $S$ ) и коэффициент вариации ( $cv$ ). (Нормальное распределение признаков проверяли в программе *Statistica 10* (асимметрия и эксцесс, тесты Колмогорова-Смирнова, Шапиро-Уилка, два графика нормальной вероятности). Так как визуальный анализ внешнего строения сигов при вылове и обработке материала, а также полученных изображений рыб изученных районов выявил некоторые различия в морфологии головы и тела отдельных особей малотычинковой формы сига, пластические (скорректированные по размеру) измерения подвергались многомерному анализу (метод главных компонент) в программе *Statistica 10*. Сравнение данных проводили с помощью  $t$ -критерия Стьюдента. Различия считали статистически значимыми при  $p \leq 0.05$ .

Рыбы были отнесены к половозрелым (к нерестящимся в этом году, отнерестившимся в этом году), если их гонады имели стадию развития III-IV, V, VI, VI-II (Правдин, 1966; Решетников и Богданов, 2011). Возраст рыб определялся по чешуе первым автором по известным методикам (Van Oosten, 1929; Решетников, 1966). Исследование темпов линейного роста сига по чешуе проводилось согласно методике Зубовой и др. (2016). Для выборок сига определяли процент особей с пустыми желудками и желудками, содержащими пищевые компоненты с мая по декабрь. Для анализа качественного и количественного питания сигов с мая по декабрь просмотрели содержание желудков 107 экземпляров рыб (Таблица 1), согласно руководствам (Руководство..., 1961; Методическое..., 1974). Желудки рыб извлекали и фиксировали в 70%-ном растворе этилового спирта не позднее 2-3 ч после поимки. Материал обрабатывали в лабораторных условиях с использованием микроскопа. Пищевые объекты в желудках идентифицировали по возможности до рода или семейства (Определитель..., 2000; 2001; 2016) и измеряли сырую массу ( $\pm 0.1$  г) каждой категории. Для характеристики спектра питания использовали  $IR$  – индекс относительной значимости:  $IR = (Fi Pi / \sum Fi Pi) \times 100\%$ , где:  $Fi$  – частота встречаемости каждого компонента пищи,  $Pi$  – доля по массе; значение  $i$  изменяется от 1 до  $n$  ( $n$  – количество видов пищевых компонентов во всем содержимом желудка) (Попова и Решетников, 2011).

### 3. Результаты

#### 3.1. Гидрохимические и гидробиологические характеристики

По значительному содержанию биогенных элементов (общего фосфора и азота) НТВ можно отнести к мезотрофным водоемам с признаками эвтрофикации (Таблица 2). При этом средние коли-

чественные показатели (численность, экз/м<sup>3</sup> и биомасса, г/м<sup>3</sup>) планктонных сообществ и хлорофилла  $a$  (мг/м<sup>3</sup>) соответствуют  $\alpha$ -олиготрофному трофическому статусу (Таблица 2). Количественные показатели отличаются резкими изменениями в течение года, процессы вегетации фитопланктона продолжаются и в подледный период. Наблюдалось срав-

**Таблица 2.** Средние гидрохимические и гидробиологические показатели в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

| Показатели                                                         |                                       |
|--------------------------------------------------------------------|---------------------------------------|
| Общий фосфор, мкг/л                                                | 13.3 $\pm$ 1.45                       |
| Общий азот, мкг/л                                                  | 228.5 $\pm$ 18.49                     |
| Трофический статус*                                                | мезотрофный с признаками эвтрофикации |
| Биомасса фитопланктона, г/м <sup>3</sup>                           | 0.65                                  |
| Содержание хлорофилла «a», мг/м <sup>3</sup>                       | 1.42                                  |
| Трофический статус**                                               | $\alpha$ -олиготрофный                |
| Численность зоопланктона, %                                        |                                       |
| коловратки                                                         | 84.1                                  |
| ракообразные                                                       | 15.9                                  |
| Биомасса зоопланктона, %                                           |                                       |
| коловратки                                                         | 53.3                                  |
| ракообразные                                                       | 46.7                                  |
| Общая численность зоопланктона, экз/м <sup>3</sup>                 | 143.1                                 |
| Общая биомасса зоопланктона, г/м <sup>3</sup>                      | 0.4                                   |
| Трофический статус**                                               | $\alpha$ -олиготрофный                |
| Численность литорального макрозообентоса, %                        |                                       |
| хинономиды                                                         | 72                                    |
| ручейники                                                          | 2                                     |
| двустворчатые моллюски                                             | 4                                     |
| брюхоногие моллюски                                                | 3                                     |
| олигохеты                                                          | 11                                    |
| другие группы организмов                                           | 7                                     |
| Биомасса литорального макрозообентоса, %                           |                                       |
| хинономиды                                                         | 60                                    |
| ручейники                                                          | 4                                     |
| двустворчатые моллюски                                             | 2                                     |
| брюхоногие моллюски                                                | 14                                    |
| олигохеты                                                          | 10                                    |
| другие группы организмов                                           | 10                                    |
| Общая численность литорального макрозообентоса, экз/м <sup>2</sup> | 3642                                  |
| Общая биомасса литорального макрозообентоса, г/м <sup>2</sup>      | 16.0                                  |
| Трофический статус**                                               | эвтрофный                             |

**Примечание:** \* – по: Likens, 1975, \*\* – по: Китаев, 2007.

нительно длительные, практически до ледостава, периоды осенней вегетации, поддерживающие биомассу зоопланктона на уровне летних значений.

Сообщества фитопланктона характеризовались видовым составом с доминированием диатомовых и золотистых, а также присутствием представителей харовых (десмидиевых) водорослей. По экологическим характеристикам основную массу составили представители фитопланктона, характерные для субарктических водоемов зоны северной тайги, а также космополиты с широкой биогеографией: *Aulacoseira islandica* (O.Müll.) Simons., *Asterionella formosa* Hass., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Dinobryon divergens* Imh. Также наблюдается развитие цианопрокариот в составе сообществ (до 85%), преимущественно в осенний период, включая потенциально токсичные виды, способные вызывать цветение вод: (*Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Born. & Flah., *Dolichospermum lemmermannii* (Rich.) Wack., L.Hoff. & Komár. и *Planktothrix gardhii* (Gom.) Anag. & Komár.).

Сообщества зоопланктона водохранилища характеризовались доминированием эврибионтных видов, характерных для субарктических водоемов. В исследуемом водном объекте таксономический состав оказался сравнительно беден (18-19 видов). По численности преобладали коловратки: *Keratella cochlearis* Gosse, *Polyarthra vulgaris* Carlin, *Synchaeta pectinata* Ehrb, доля ракообразных – *Eudiaptomus gracilis* Sars, *Bosmina obtusirostris* Sars, *Daphnia* sp. – была ниже (Таблица 2). По экологическим характеристикам зоопланктонное сообщество соответствовало ротарно-кладоцерному и ротарно-копеподному типу в зависимости от периода наблюдений.

Макрозообентос литорали исследованных районов НТВ типично пресноводный. За период исследования зарегистрированы беспозвоночные, принадлежащие к 13 систематическим группам: плоские черви (*Turbellaria*), круглые черви (*Nematoda*), олигохеты (*Oligochaeta*), пиявки (*Hirudinea*), двустворчатые моллюски (*Bivalvia*), брюхоногие моллюски (*Gastropoda*), водные клещи (*Hydracarina*), хирономиды (*Chironomidae*), двукрылые (*Diptera*), полужесткокрылые (*Hemiptera*), ручейники (*Trichoptera*), поденки (*Ephemeroptera*), вислокрылки (*Megaloptera*). Макрозообентос литорали НТВ характеризовался относительно высокой численностью и биомассой – эвтрофный трофический статаус (Таблица 2). Структуру сообщества по численности формировали хирономиды (доминировали *Cricotopus* и *Diamesa*) и олигохеты, суммарная доля которых достигала 83% (Таблица 2). Структура макрозообентоса по биомассе также характеризовалась преобладанием хирономид и олигохет (Таблица 2). Доминирующий комплекс дополняли обитатели каменистой литорали – брюхоногие моллюски (*Lymanea* sp., *Valvata* sp.), ручейники (*Polycentropus flavomaculatus* Pict., 1834, *Oxyethira* sp., *Limnephilidae*), пиявки *Glossiphonia complanata* L., 1758, единично отмечены клопы, вислокрылки и поденки (Таблица 2).

### 3.2. Видовой состав рыб

В ходе работ, проводимых нами в течение 2018-2022 гг., в составе ихтиофауны НТВ было выявлено десять видов рыб: радужная форель, кумжа *Salmo trutta* Linnaeus, сиг, европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus), европейская корюшка, европейский хариус *Thymallus thymallus* (Linnaeus), европейский окунь *Perca fluviatilis* Linnaeus, налим *Lota lota* (Linnaeus) и северная щука *Esox lucius* Linnaeus. В желудках налима и радужной форели, а также в прибрежной зоне водоема была отмечена девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* Linnaeus.

К числу доминирующих видов НТВ относится сиг, доля которого в уловах варьирует от 43 до 53% в зависимости от сезона (Рис. 2а, б). Так, в летне-осенний период численность сига в выборке достигала более 80%. В летне-осенний период 52% сигов были выловлены в профундальной зоне водоема и 48% – в литоральной.

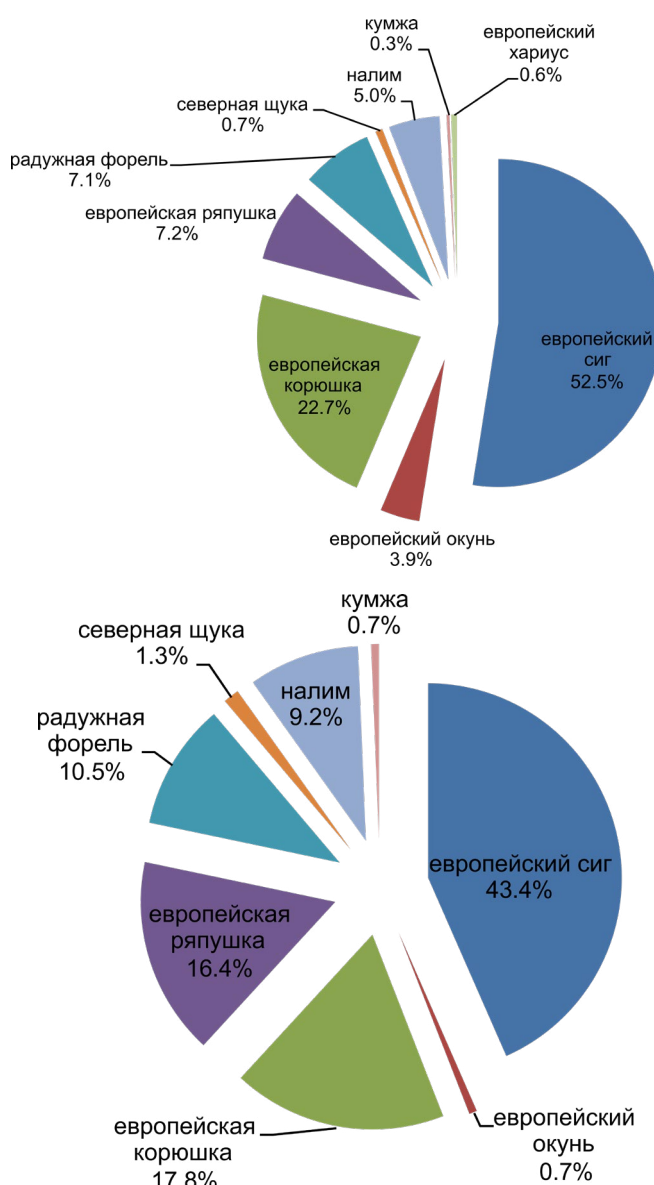


Рис.2. Состав уловов из Нижнетуломского водохранилища (бассейн р. Тулома) в период открытой воды (а) и подледный период (б), 2018-2022 гг.

Численность европейской корюшки (далее корюшка) в целом за весь период исследований достигала 18-23% (субдоминантный вид) (Рис. 2а, б). Менее многочисленными в уловах были представлены европейская ряпушка (ряпушка) и радужная форель, периодически сбегаящая из садков по ее выращиванию. Доля таких рыб составляет от 7 до 16% (Рис. 2а, б). Европейский окунь (окунь) и налим встречаются реже. Численность окуня достигала практически 4% в период открытой воды (Рис. 2а), тогда как для налима закономерно более высокая встречаемость в уловах (9%) характерна для зимнего периода (Рис. 2б). Остальные виды рыб встречались единично.

### 3.3. Особенности распределения внутривидовых форм сига и их морфологическая характеристика

В уловах из НТВ в основном присутствовала малотычинковая форма сига (далее *sr*) с числом *sp.br.* от 16 до 28 ( $20.7 \pm 0.10$ ) (Рис. 3). На протяжении всего периода исследования было выловлено только две особи сига с числом *sp.br.* 32 и 39, которых можно отнести к среднетычинковой форме (*mr*) (Рис. 3). Визуальный анализ внешнего строения сигов из НТВ при вылове и обработке материала, а также изучение полученных изображений рыб выборок выявил некоторые различия в морфологии головы и тела отдельных особей *sr* формы сига. Так в НТВ встречались:

1. сига с головой сложной формы и с заметным горбом за затылком с полунижним-конечным ртом (Рис. 4а, б) (далее «горбатый» морфотип);
2. ширококелые сига с маленькой головой, тупым рылом и полунижним-конечным ртом (Рис. 4в) («ширококелый» морфотип);
3. высокотелые сига с более острым рылом и конечным ртом (Рис. 4г) («высокотелый» морфотип);
4. низкотелые сига с более острым рылом, большим глазом и конечным ртом (Рис. 4д) («низкотелый» морфотип);
5. «дельфинорылые» сига («дельфинорылый» морфотип) (Рис. 4е);
6. особи сига, которых было трудно отнести по внешним характеристикам к вышеописанным группировкам или морфотипам («неопределенный» морфотип).

Наличие выделенных морфотипов *sr* сига в НТВ также было подтверждено исследователями сиговых рыб СО РАН и КНЦ РАН при изучении изображений сигов выборок (неопубликованные данные).

Наиболее подробно морфологические признаки были изучены у 55 особей *sr* формы сига из НТВ. Сиги малотычинковой формы были отнесены к одному из вышеописанных шести морфотипов. У пяти морфотипов (кроме морфотипа «неопре-

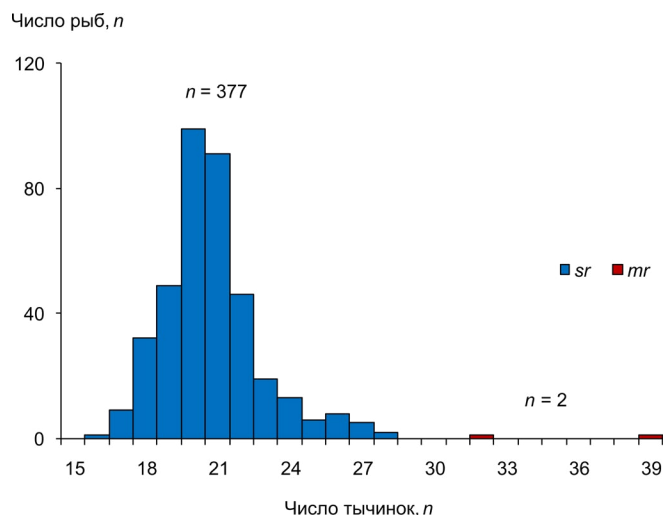


Рис.3. Распределение европейского сига по числу тычинок на первой жаберной дуге, *n* в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг. *Sr* – малотычинковая форма сига, *mr* – среднетычинковая форма сига.

деленный») были проанализированы и сравнены меристические и пластические признаки (Таблица 3). Так число *sp.br.* и *ll* выделенных группировок в основном перекрывалось (Таблица 3). Достоверные различия в среднем числе *sp.br.* ( $p = 0.05-0.001$ ) и *ll* ( $p = 0.05$ ) были выявлены только у «высокотелых» сигов по сравнению с другими морфотипами (Таблица 3): 26 тычинок против 20-22 тычинок и 91 чешуя против 86-88 чешуй соответственно.

При исследовании морфологии головы у выделенных морфотипов сига значения преобразованных признаков перекрывались (Таблица 3). Наиболее близкие показатели параметров головы были характерны для «горбатых» и «низкотелых» сигов. Они имели достоверно ( $p = 0.05-0.001$ ) большую длину головы, рыла, глаза и зрачка, верхней и нижней челюстей (Таблица 3). Высота головы на уровне глаза и затылка была большей ( $p = 0.05-0.001$ ) у «ширококелых» и «дельфинорылых» сигов. Для «высокотелых» сигов были характерны наименьшие ( $p = 0.05-0.001$ ) значения признаков головы (Таблица 3). Таким образом, крайние значения признаков головы в основном были характерны для «горбатых» и «низкотелых» сигов (наибольшие значения) и «высокотелых» сигов (наименьшие значения) (Таблица 3).

Средняя длина по выборке у «высокотелых» сигов была больше ( $p = 0.05-0.001$ ), чем у остальных морфотипов сига (Таблица 3). При исследовании морфологии тела у выделенных группировок сига значения преобразованных признаков перекрывались (Таблица 3). Различия в строении тела были незначительными и в основном наблюдались только у «горбатых» сигов. Они имели наименьшие значения ( $p = 0.05-0.001$ ) признаков *aA*, *aV* и *PA* по сравнению с остальными морфотипами (Таблица 3).

Таким образом, мы можем говорить о наличии разнообразия по некоторым меристическим признакам и пластическим признакам головы у *sr* формы сига в НТВ при отсутствии хиатуса. В ряду

**Таблица 3.** Некоторые меристические и преобразованные пластические характеристики морфотипов малотычинковой формы сига из Нижнетуломского водохранилища (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

| Признаки                 | Морфотипы <i>sg</i> формы сига       |                                     |                                      |                                     |                                     |
|--------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
|                          | «горбатый»                           | «низкотелый»                        | «широкотелый»                        | «дельфинорылый»                     | «высокотелый»                       |
| <i>FL</i> , мм           | $226 \pm 12.7$<br>161 – 293 (10)     | $206 \pm 2.4$<br>196–213 (6)        | $222 \pm 13.1$<br>133–299 (12)       | $234 \pm 13.7$<br>177 – 263 (6)     | $286 \pm 14.4$<br>239 – 338 (7)     |
| <i>sp.br.</i> , <i>n</i> | $20.2 \pm 0.32$<br>18–21 (10)        | $19.8 \pm 0.66$<br>18 – 22 (6)      | $20.5 \pm 0.69$<br>17 – 24 (12)      | $22.0 \pm 0.89$<br>20 – 26 (6)      | $26.2 \pm 0.87$<br>22 – 28 (7)      |
| <i>ll</i> , <i>n</i>     | $86.0 \pm 1.21$<br>80–92 (10)        | $88.2 \pm 2.26$<br>83 – 98 (6)      | $87.8 \pm 1.23$<br>82 – 93 (12)      | $87.0 \pm 1.37$<br>84 – 93 (6)      | $91.0 \pm 1.46$<br>86 – 97 (7)      |
| <i>CXi</i> , мм          | $45.9 \pm 0.46$<br>42.4–47.5 (10)    | $45.9 \pm 0.38$<br>44.4 – 47.2 (6)  | $43.5 \pm 0.40$<br>41.2 – 45.9 (12)  | $45.6 \pm 0.62$<br>44.0 – 47.5 (6)  | $43.4 \pm 0.66$<br>40.7 – 45.5 (7)  |
| <i>rXi</i> , мм          | $11.2 \pm 0.18$<br>10.0–12.0 (10)    | $11.6 \pm 0.28$<br>10.6 – 12.4 (6)  | $10.5 \pm 0.18$<br>8.8 – 11.2 (12)   | $11.4 \pm 0.37$<br>10.1 – 12.3 (6)  | $10.6 \pm 0.45$<br>8.7 – 12.1 (7)   |
| <i>oXi</i> , мм          | $11.8 \pm 0.28$<br>10.5 – 13.0 (10)  | $12.3 \pm 0.28$<br>11.2 – 13.1 (6)  | $11.5 \pm 0.26$<br>9.5 – 12.6 (12)   | $11.7 \pm 0.32$<br>11.0 – 12.9 (6)  | $10.8 \pm 0.35$<br>9.8 – 12.3 (7)   |
| <i>bXi</i> , мм          | $5.5 \pm 0.19$<br>4.6 – 6.5 (10)     | $5.6 \pm 0.19$<br>4.8 – 6.2 (6)     | $5.0 \pm 0.14$<br>4.3 – 5.7 (12)     | $5.1 \pm 0.16$<br>4.7 – 5.8 (6)     | $4.8 \pm 0.14$<br>4.4 – 5.4 (7)     |
| <i>poXi</i> , мм         | $23.0 \pm 0.50$<br>20.9 – 26.2 (10)  | $22.8 \pm 0.30$<br>22.0 – 23.8 (6)  | $22.2 \pm 0.29$<br>20.4 – 23.9 (12)  | $23.0 \pm 0.30$<br>21.8 – 23.8 (6)  | $22.6 \pm 0.23$<br>21.9 – 23.7 (7)  |
| <i>ChXi1</i> , мм        | $21.4 \pm 0.27$<br>20.2 – 22.6 (10)  | $21.3 \pm 0.26$<br>20.6 – 22.2 (6)  | $22.1 \pm 0.49$<br>18.9 – 25.2 (12)  | $21.8 \pm 0.38$<br>21.0 – 23.6 (6)  | $21.0 \pm 0.49$<br>17.7 – 21.8 (7)  |
| <i>Ch2Xi</i> , мм        | $32.1 \pm 0.36$<br>30.2 – 33.5 (10)  | $32.0 \pm 0.58$<br>30.1 – 33.7 (6)  | $32.9 \pm 0.59$<br>29.8 – 36.1 (12)  | $34.5 \pm 0.66$<br>32.1 – 36.5 (6)  | $30.8 \pm 0.48$<br>29.0 – 32.3 (7)  |
| <i>lmaxXi</i> , мм       | $13.0 \pm 0.29$<br>11.9 – 14.8 (10)  | $13.6 \pm 0.29$<br>13.9 – 14.7 (6)  | $13.4 \pm 0.39$<br>10.9 – 15.3 (12)  | $13.2 \pm 0.32$<br>12.1 – 14.5 (6)  | $12.5 \pm 0.63$<br>10.1 – 15.4 (7)  |
| <i>lmdXi</i> , мм        | $18.5 \pm 0.52$<br>16.0 – 21.0 (10)  | $17.7 \pm 0.72$<br>15.6 – 20.1 (6)  | $18.1 \pm 0.30$<br>16.5 – 19.7 (12)  | $17.9 \pm 0.38$<br>16.4 – 19.1 (6)  | $16.8 \pm 0.32$<br>15.7 – 18.3 (7)  |
| <i>HXi</i> , мм          | $55.1 \pm 1.12$<br>48.6–59.4 (10)    | $50.2 \pm 1.61$<br>45.1–55.4 (6)    | $54.9 \pm 1.46$<br>48.6–67.4 (12)    | $57.6 \pm 1.35$<br>52.5–61.8 (6)    | $53.2 \pm 1.66$<br>46.2–60.4 (7)    |
| <i>hXi</i> , мм          | $16.2 \pm 0.21$<br>15.2–17.4 (10)    | $15.7 \pm 0.14$<br>15.4–16.2 (6)    | $16.4 \pm 0.25$<br>15.3–17.6 (12)    | $17.0 \pm 0.34$<br>16.1–18.4 (6)    | $16.3 \pm 0.33$<br>15.4–17.6 (7)    |
| <i>aAXi</i> , мм         | $163.7 \pm 0.67$<br>160.0–166.8 (10) | $165.6 \pm 0.78$<br>163.4–168.2 (6) | $166.7 \pm 0.76$<br>162.0–170.3 (12) | $166.7 \pm 0.76$<br>162.0–170.3 (6) | $166.7 \pm 0.69$<br>163.8–169.0 (7) |
| <i>aVXi</i> , мм         | $109.5 \pm 0.53$<br>106.2–112.7 (10) | $113.4 \pm 1.51$<br>106.9–118.1 (6) | $113.2 \pm 0.87$<br>109.1–119.2 (12) | $112.5 \pm 1.33$<br>107.9–116.1 (6) | $111.9 \pm 1.33$<br>108.8–120.6 (7) |
| <i>aDXi</i> , мм         | $105.7 \pm 0.72$<br>102.0–108.5 (10) | $105.5 \pm 1.10$<br>102.2–108.9 (6) | $104.0 \pm 0.89$<br>99.1–107.3 (12)  | $103.4 \pm 0.83$<br>101.1–105.9 (6) | $103.4 \pm 0.76$<br>100.8–105.9 (7) |
| <i>aPXi</i> , мм         | $43.9 \pm 0.43$<br>41.6–45.4 (10)    | $47.2 \pm 0.54$<br>45.5–49.2 (6)    | $44.4 \pm 0.48$<br>42.2–47.4 (12)    | $44.1 \pm 0.74$<br>41.9–46.4 (6)    | $44.1 \pm 0.85$<br>41.0–46.8 (7)    |
| <i>DCXi</i> , мм         | $121.5 \pm 0.59$<br>117.9–124.2 (10) | $118.3 \pm 0.62$<br>116.8–120.6 (6) | $119.9 \pm 1.24$<br>114.3–129.5 (12) | $120.6 \pm 1.27$<br>116.4–124.6 (6) | $122.1 \pm 1.45$<br>115.5–125.7 (7) |
| <i>ACXi</i> , мм         | $57.3 \pm 0.63$<br>54.0–60.0 (10)    | $57.0 \pm 0.71$<br>55.3–60.0 (6)    | $55.4 \pm 0.47$<br>53.7–58.5 (12)    | $56.8 \pm 0.68$<br>55.1–59.1 (6)    | $56.3 \pm 1.03$<br>51.9–59.8 (7)    |
| <i>PAXi</i> , мм         | $120.4 \pm 0.85$<br>116.2–123.8 (10) | $119.6 \pm 0.71$<br>117.3–122.1 (6) | $124.4 \pm 0.66$<br>121.6–128.6 (12) | $123.4 \pm 0.90$<br>120.9–126.7 (6) | $123.4 \pm 0.80$<br>120.8–127.3 (7) |
| <i>PVXi</i> , мм         | $65.8 \pm 0.60$<br>61.3–67.9 (10)    | $66.4 \pm 0.96$<br>62.3–69.6 (6)    | $69.8 \pm 0.89$<br>67.1–76.9 (12)    | $68.6 \pm 1.36$<br>65.3–73.5 (6)    | $67.7 \pm 1.31$<br>64.9–75.0 (7)    |

| Признаки         | Морфотипы <i>sr</i> формы сига    |                                  |                                   |                                  |                                  |
|------------------|-----------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
|                  | «горбатый»                        | «низкотелый»                     | «широкотелый»                     | «дельфинорылый»                  | «высокотелый»                    |
| <i>VAXi</i> , мм | $56.2 \pm 0.77$<br>50.6–59.2 (10) | $54.9 \pm 1.15$<br>51.3–58.1 (6) | $56.3 \pm 0.58$<br>52.8–60.5 (12) | $57.8 \pm 0.97$<br>54.2–61.1 (6) | $57.3 \pm 0.48$<br>56.0–60.0 (7) |
| <i>pAXi</i> , мм | $29.2 \pm 0.73$<br>25.4–33.2 (10) | $28.9 \pm 0.60$<br>27.0–30.8 (6) | $27.7 \pm 0.54$<br>25.4–31.3 (12) | $28.6 \pm 0.93$<br>24.7–31.4 (6) | $28.9 \pm 0.81$<br>26.6–32.1 (7) |
| <i>pDXi</i> , мм | $90.4 \pm 1.02$<br>85.3–94.8 (10) | $90.3 \pm 1.10$<br>85.3–92.6 (6) | $89.3 \pm 0.64$<br>86.0–92.6 (12) | $91.5 \pm 1.32$<br>88.4–96.0 (6) | $91.3 \pm 1.39$<br>86.0–96.1 (7) |
| <i>lDXi</i> , мм | $37.6 \pm 0.84$<br>32.2–42.5 (10) | $36.6 \pm 0.58$<br>34.7–38.1 (6) | $38.0 \pm 0.69$<br>34.5–41.5 (12) | $39.2 \pm 0.90$<br>35.3–41.4 (6) | $39.2 \pm 0.59$<br>36.7–41.0 (7) |
| <i>lAXi</i> , мм | $23.1 \pm 0.39$<br>21.1–25.0 (10) | $23.3 \pm 0.56$<br>21.9–25.9 (6) | $22.6 \pm 0.41$<br>20.5–26.1 (12) | $23.4 \pm 0.76$<br>20.4–25.7 (6) | $22.8 \pm 0.29$<br>21.7–23.9 (7) |
| <i>lVXi</i> , мм | $30.9 \pm 0.35$<br>29.3–32.7 (10) | $30.6 \pm 0.82$<br>27.2–32.6 (6) | $30.8 \pm 0.69$<br>27.3–35.2 (12) | $31.3 \pm 0.52$<br>29.7–32.7 (6) | $31.4 \pm 0.42$<br>29.7–32.7 (7) |
| <i>lPXi</i> , мм | $34.5 \pm 0.85$<br>29.5–38.8 (10) | $35.2 \pm 0.90$<br>33.0–38.8 (6) | $33.3 \pm 0.81$<br>29.3–40.3 (12) | $35.2 \pm 1.04$<br>30.9–38.6 (6) | $33.9 \pm 0.66$<br>32.3–37.5 (7) |
| <i>hDXi</i> , мм | $27.7 \pm 0.84$<br>24.4–32.0 (10) | $25.9 \pm 0.76$<br>23.4–28.9 (6) | $27.9 \pm 0.97$<br>23.6–32.7 (12) | $27.0 \pm 0.86$<br>23.2–29.2 (6) | $27.6 \pm 0.77$<br>25.4–30.4 (7) |
| <i>hAXi</i> , мм | $26.7 \pm 0.81$<br>22.7–30.6 (10) | $26.3 \pm 0.84$<br>24.3–29.4 (6) | $26.7 \pm 0.41$<br>24.5–28.4 (12) | $25.7 \pm 1.11$<br>22.8–28.6 (6) | $25.5 \pm 0.78$<br>23.2–28.6 (7) |

**Примечание:** *Sr* – малотычинковая форма сига, *FL* – длина рыбы по Смиуту, *sp.br.* – число тычинок на первой жаберной дуге, *ll* – число прободенных чешуй в боковой линии, *H* – наибольшая высота тела, *h* – высота хвостового стебля, *aA*, *aV*, *aD*, *aP* – антеанальное, антевентральное, антедорсальное, антепектральное расстояния соответственно, *DC*, *VC*, *AC* – дорсокаудальное, вентрокаудальное и анальнокаудальное расстояния соответственно, *PA*, *PV*, *VA* – пектроанальное, пектровентральное, вентроанальное расстояния соответственно, *pA* – длина хвостового стебля, *pD* – постдорсальное расстояние, *lD*, *lA*, *lV*, *lP* – длина спинного, анального, брюшного и грудного плавников соответственно, *hD*, *hA* – длина оснований спинного и анального плавников соответственно, *C* – длина головы, *r* – длина рыла, *o* – диаметр глаза, *b* – диаметр зрачка, *po* – заглазничное расстояние, *Ch1* и *Ch2* – высота головы на уровне глаза и затылка соответственно, *lmax* и *hmax* – длина и высота верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти, *Xi* – значение признака с поправкой на размер. Над чертой представлено среднее значение признака и его ошибка, под чертой – минимальное и максимальное значение признака. В скобках представлено число экземпляров сига, *n*.

изменений пластических признаков головы и меристических признаков пяти выделенных морфотипов крайние средние значения характерны для «горбых» – «низкотелых» сигов (наибольшие значения признаков головы и наименьшие значения меристических признаков) и «высокотелых» сигов (наименьшие значения признаков головы и наибольшие значения меристических признаков). Значения для этих признаков у «широкотелых» и «дельфинорылых» сигов чаще носят промежуточный характер.

По результатам анализа вклада преобразованных пластических признаков в главные компоненты (ГК), рассматривать стоит только график ГК2 против ГК1, ГК3 и ГК4 имеют низкие факториальные нагрузки (Таблица 4). На Рисунке 5 четко выделяется группировка «высокотелых» сигов, наиболее близко к нему стоят сиги, относящиеся к морфотипу «дельфинорылые», наиболее далеко от них находятся «горбых» и «низкотелых» сиги, промежуточное положение занимают «широкотелые» сиги. Основной положительный вклад в первую главную компоненту внесли признаки формы тела (наибольшая (*H*) и наименьшая (*h*) высоты тела, длина спинного (*lD*) и анального (*lA*) плавников), а основной отрицательный вклад – признаки формы

головы (поперечный диаметр глаза (*o*) и зрачка (*b*), и длина верхней челюсти (*lmax*)) (Таблица 4). Во вторую главную компоненту основной положительный вклад внес признак тела (длина хвостового стебля (*pA*)), основной отрицательный вклад внес признак головы – высота верхней челюсти (*hmax*) (Таблица 4).

Резюмируя вышесказанное, можно говорить о наличии отдельных особей *sr* формы сига в НТВ с такими морфотипами, как «горбатый», «низкотелый», «широкотелый», «дельфинорылый», «высокотелый», то есть о наличии полиморфной популяции *sr* формы сига в НТВ, для которой далее будут приводиться обобщенные биологические характеристики.

Ниже представлена обобщенная таблица с меристическими и преобразованными пластическими признаками *sr* формы сига из НТВ (Таблица 5).

Длина центральной жаберной тычинки у *sr* формы варьировала от 1.7 до 4.6 ( $2.9 \pm 0.03$ ) мм, в то время как у *mr* сигов она составила 2.5 и 3.8 мм (Таблица 5). Расстояние между тычинками у *sr* сига варьировало от 0.6 до 2.1 ( $1.2 \pm 0.01$ ), у *mr* – от 0.5 до 0.7 мм (Таблица 5).

Распределение *sr* формы сига из НТВ по *ll*

образуется гетерогенными группами (Рис. 6) (статистический анализ показал значимое отличие этого распределения от нормального по 3 тестам из 6). Учитывая диапазон  $ll$  у  $sr$  сига водохранилища (Таблица 5), он включал как мало-, средне-, так и многочешуйчатых сегов.

### 3.4. Возрастной и половой состав сига

По нашим данным, в НТВ  $sr$  форма сига представлена 10 (от 0+ до 9+ лет) возрастными группами (Таблица 6), преобладали рыбы в возрасте 3+, 4+ и 5+ лет (63% от выборки сига) (Таблица 6). Среднетычинковая форма сига в НТВ была представлена особями в возрасте 2+ лет. Соотношение полов у  $sr$  формы сига в НТВ соответствовало в среднем 1:1 (Таблица 6).

### 3.5. Линейно-весовые характеристики сига

Распределение сига из НТВ по длине и массе представлено на Рисунках 7а, б. По длине у  $sr$  сегов наблюдается нормальное распределение, наиболее часто встречаются особи длиной от 181 до 240 мм (Рис. 7а). Распределение  $sr$  формы сига из НТВ по массе образуется гетерогенными группами (Рис. 7б).

У сига из НТВ наблюдаемые длина и масса самцов и самок в различных возрастах достоверно не различались (Таблица 7), поэтому далее будут приводиться обобщенные линейно-весовые характеристики рыб (Таблица 7). Мы обнаружили большие различия в наблюдаемой длине и особенно массе рыб одного возраста (мин.-макс. значения), иногда они достигали тринадцатикратного размера (масса 46-615 г, возраст 4+ лет) (Таблица 7). Среднетычинковая форма сига в возрасте 2+ лет имела длину 178-183 мм, массу – 40-42 г. Темпы линейного роста были рассчитаны по методу обратного расчисления по чешуе только для  $sr$  сегов из НТВ в силу большого размера выборки. Зависимость между наблюдаемой длиной сегов и их передним диагональным радиусом чешуи представлена на Рисунке 8 и хорошо описывается как формулой линейной регрессии, так и степенной. Линия регрессии не проходит через начало координат, отсюда находим формулу для обратного расчисления длины для  $sr$  сига из НТВ:  $\ln L_i = \ln 37.53 + \ln R_i / \ln R_n \times (\ln L_n - \ln 37.53)$  (Рис. 8). По обобщенным результатам в обратных расчислениях

**Рис.4.** Внешний вид малотычинковой формы сига (а –  $FL = 161$  мм, 2+ лет,  $sp.br. = 20$ ,  $ll = 81$ ; б –  $FL = 249$  мм, 5+ лет,  $sp.br. = 20$ ,  $ll = 89$ ; в –  $FL = 229$  мм, 6+ лет,  $sp.br. = 21$ ,  $ll = 89$ ; д –  $FL = 296$  мм, 3+ лет,  $sp.br. = 27$ ,  $ll = 92$ ; е –  $FL = 203$  мм, 4+ лет,  $sp.br. = 18$ ,  $ll = 87$ ; ф –  $FL = 257$  мм, 4+ лет,  $sp.br. = 22$ ,  $ll = 93$ ) из Нижнетуломского водохранилища (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.  $Sp.br.$  – число тычинок на первой жаберной дуге,  $n$ ,  $ll$  – число прободенных чешуй в боковой линии,  $n$ .



длины «феномен» Розы Ли отсутствует, что говорит о верности выбранной нами методики (Чугунова, 1959; Брюзгин, 1969; Мина, 1981; Хуршут, 2000; 2003). Малотычинковые сиги из НТВ вылавливались на протяжении всего года, но 83% рыб выборки были выловлены в летне-осенне-зимний период (август-декабрь), то есть у рыб был практически завершен полный прирост текущего года. Поэтому лучшее соответствие наблюдаемой и расчисленной длины дает сравнение средних наблюдаемых оценок длины сигов со средними расчисленными длинами на момент формирования текущего годового кольца (Рис. 9). Изменчивость расчисленной длины *sr* сига на основе анализа значений коэффициента вариации (*cv*) постепенно растет с первого по шестой год жизни и достигает максимального значения - 13.5% (средняя), после чего снова постепенно снижается (Таблица 8). Абсолютные линейные приросты *sr* сигов в первый год жизни максимальные, затем они постепенно уменьшаются до семигодовалого возраста (Таблица 8). С восьмигодовалого возраста происходит чередование больших и меньших приростов (Таблица 8). Начиная со второго года жизни, оценки расчисленной длины, сделанные на основе относительных приростов, в целом аналогичны оценкам, сделанным на основе абсолютных приростов (Таблица 8).

### 3.6. Питание сига

Доля питающихся особей *sr* формы сига НТВ в разные месяцы составляла от 80 до 100% (Таблица 9). Наибольшая степень наполнения желудка у сигов наблюдалась в весенне-летние месяцы (май-август) и составляла в среднем 2.9-3.4 балла (по шкале 0-4 балла), в осенне-зимние месяцы – она постепенно снижалась и доходила в среднем до 1.9-2.1 баллов.

У 31 особи *sr* сига (33% от выборки *sr* сига с исследованными желудками) длиной от 207 до 318 мм обнаруживались только гранулированные корма, используемые для кормления радужной форели на рыбоводных предприятиях этого водоема. У остальных 62 сигов (67%) длиной от 130 до 333 мм в желудках были обнаружены только естественные корма, которые состояли из представителей 6 таксономических групп беспозвоночных животных и икры рыб (Таблица 10). Бóльшее значение в естественном питании *sr* сига НТВ играют двустворчатые моллюски родов *Euglesa* и *Sphaerium* (*IR* = 59.7%) (Таблица 10). Брюхоногие моллюски родов *Limnea* и *Valvata* в составе пищевого комка встречались реже в отличие от двустворчатых – 8.6%. Второе место по значимости в питании *sr* сигов (до 16.7% *IR*) принадлежит личинкам хирономид (*Chironomus*, *Procladius*, *Prodiamesa*, *Psectrocladius*, *Sergentia*) (Таблица 10). Для зоопланктонных организмов этот индекс составил всего 3.9% (Таблица 10). Зоопланктон был представлен крупными хищными ветвистоусыми и веслоногими рачками, относящимися к родам *Acanthocyclops* и *Eurycercus*. Желудки двух *mr* сигов, выловленных в НТВ, были пустыми.

**Таблица 4.** Вклады пластических признаков в главные компоненты (ГК) 1-4 у морфотипов малотычинковой формы сига из Нижнетуломского водохранилища (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

| Признаки                | ГК           |              |        |       |
|-------------------------|--------------|--------------|--------|-------|
|                         | 1            | 2            | 3      | 4     |
| FL                      | 0.02         | 0.08         | -0.04  | 0.07  |
| H                       | <b>0.25</b>  | -0.08        | -0.27  | -0.33 |
| h                       | <b>0.18</b>  | 0.02         | -0.03  | -0.06 |
| aA                      | 0.05         | 0.02         | -0.09  | 0.003 |
| aV                      | 0.03         | -0.04        | -0.07  | 0.03  |
| aD                      | -0.02        | 0.07         | -0.07  | -0.02 |
| aP                      | -0.16        | 0.01         | 0.02   | -0.02 |
| DC                      | 0.08         | 0.17         | -0.09  | 0.09  |
| VC                      | 0.07         | 0.09         | -0.05  | -0.01 |
| AC                      | 0.05         | 0.10         | 0.09   | 0.05  |
| PA                      | 0.12         | 0.02         | -0.12  | -0.01 |
| PV                      | 0.13         | -0.07        | -0.13  | 0.08  |
| VA                      | 0.11         | 0.08         | -0.18  | -0.12 |
| pA                      | 0.03         | <b>0.38</b>  | 0.06   | 0.12  |
| pD                      | 0.05         | 0.15         | 0.04   | -0.02 |
| lD                      | 0.11         | 0.09         | 0.17   | 0.17  |
| lA                      | <b>0.22</b>  | -0.01        | 0.42   | 0.02  |
| lV                      | 0.11         | -0.06        | 0.27   | 0.18  |
| lP                      | 0.10         | -0.03        | 0.56   | 0.07  |
| hD                      | <b>0.20</b>  | 0.06         | -0.30  | 0.42  |
| hA                      | 0.07         | -0.17        | 0.07   | 0.12  |
| C                       | -0.15        | 0.07         | -0.02  | -0.09 |
| r                       | -0.07        | 0.09         | 0.10   | -0.46 |
| o                       | <b>-0.47</b> | 0.01         | -0.003 | 0.09  |
| b                       | <b>-0.62</b> | 0.12         | -0.01  | 0.24  |
| po                      | -0.04        | 0.09         | -0.17  | 0.02  |
| Ch1                     | -0.11        | -0.13        | -0.16  | -0.12 |
| Ch2                     | 0.03         | -0.17        | -0.15  | -0.06 |
| lmax                    | <b>-0.18</b> | -0.10        | 0.19   | -0.44 |
| hmax                    | -0.06        | <b>-0.79</b> | -0.01  | 0.18  |
| lmd                     | -0.04        | -0.01        | 0.002  | -0.21 |
| Собственное значение, % | 37.46        | 13.28        | 7.60   | 6.57  |

**Примечание:** Жирным шрифтом выделены максимальные вклады признаков. Длина собственного вектора равна 1. FL – длина рыбы по Смиту, *sp.br.* – число тычинок на первой жаберной дуге, *ll* – число прободенных чешуй в боковой линии, *H* – наибольшая высота тела, *h* – высота хвостового стебля, *aA*, *aV*, *aD*, *aP* – антеанальное, антевентральное, антедорсальное, антепектральное расстояния соответственно, *DC*, *VC*, *AC* – дорскокаудальное, вентрокаудальное и анально-каудальное расстояния соответственно, *PA*, *PV*, *VA* – пектроанальное, пектровентральное, вентроанальное расстояния соответственно, *pA* – длина хвостового стебля, *pD* – постдорсальное расстояние, *lD*, *lA*, *lV*, *lP* – длина спинного, анального, брюшного и грудного плавников соответственно, *hD*, *hA* – длина оснований спинного и анального плавников соответственно, *C* – длина головы, *r* – длина рыла, *o* – диаметр глаза, *b* – диаметр зрачка, *po* – заглазничное расстояние, *Ch1* и *Ch2* – высота головы на уровне глаза и затылка соответственно, *lmax* и *hmax* – длина и высота верхней челюсти, *lmd* – длина нижней челюсти.

**Таблица 5.** Некоторые меристические и преобразованные пластические характеристики малотычинковой формы сига из Нижнетуломского водохранилища (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

| Признаки      | $M \pm m$             | S    | cv    | min-max       |
|---------------|-----------------------|------|-------|---------------|
| FL, мм        | 231 $\pm$ 5.5 (55)    | 40.9 | 17.7  | 133 – 338     |
| sp.br., n     | 20.7 $\pm$ 0.10 (377) | 2.01 | 9.71  | 16 – 28       |
| lsp.br.Xi, мм | 2.9 $\pm$ 0.03 (201)  | 0.45 | 15.65 | 1.7 – 4.6     |
| ssp.br.Xi, мм | 1.2 $\pm$ 0.02 (201)  | 0.14 | 12.14 | 0.6 – 2.1     |
| ll, n         | 87.6 $\pm$ 0.58 (50)  | 4.12 | 4.70  | 80 – 98       |
| CXi, мм       | 44.9 $\pm$ 0.26 (55)  | 1.89 | 4.22  | 40.7 – 49.9   |
| rXi, мм       | 11.0 $\pm$ 0.13 (55)  | 0.94 | 8.51  | 8.7 – 13.0    |
| oXi, мм       | 11.7 $\pm$ 0.13 (55)  | 0.93 | 7.98  | 9.5 – 13.1    |
| bXi, мм       | 5.3 $\pm$ 0.08 (55)   | 0.59 | 11.20 | 4.3 – 6.5     |
| poXi, мм      | 23.0 $\pm$ 0.08 (55)  | 1.21 | 5.29  | 20.4 – 26.2   |
| Ch1Xi, мм     | 21.6 $\pm$ 0.19 (55)  | 1.38 | 6.41  | 17.7 – 25.3   |
| Ch2Xi, мм     | 32.7 $\pm$ 0.25 (55)  | 1.88 | 5.74  | 29.0 – 36.6   |
| lmaxXi, мм    | 13.2 $\pm$ 0.14 (55)  | 1.07 | 8.11  | 10.1 – 15.4   |
| lmdXi, мм     | 18.0 $\pm$ 0.18 (55)  | 1.31 | 7.31  | 15.6 – 21.0   |
| HXi, мм       | 54.1 $\pm$ 0.58 (55)  | 4.34 | 8.01  | 45.1 – 67.4   |
| hXi, мм       | 16.3 $\pm$ 0.12 (55)  | 0.88 | 5.40  | 14.0 – 18.4   |
| aAXi, мм      | 166.1 $\pm$ 0.37 (55) | 2.74 | 1.65  | 160.0 – 173.0 |
| aVXi, мм      | 112.5 $\pm$ 0.42 (55) | 3.15 | 2.80  | 106.2 – 120.6 |
| aDXi, мм      | 104.0 $\pm$ 0.35 (55) | 2.56 | 2.47  | 99.1 – 108.9  |
| aPXi, мм      | 44.9 $\pm$ 0.27 (55)  | 2.02 | 4.52  | 41.0 – 49.5   |
| DCXi, мм      | 120.1 $\pm$ 0.43 (55) | 3.18 | 2.64  | 114.3 – 129.5 |
| VCXi, мм      | 112.2 $\pm$ 0.34 (55) | 2.49 | 2.22  | 107.0 – 117.3 |
| ACXi, мм      | 56.3 $\pm$ 0.28 (55)  | 2.11 | 3.74  | 51.9 – 60.7   |
| PAXi, мм      | 122.6 $\pm$ 0.45 (55) | 3.35 | 2.74  | 114.7 – 132.0 |
| PVXi, мм      | 67.9 $\pm$ 0.40 (55)  | 2.97 | 4.37  | 61.3 – 76.9   |
| VAXi, мм      | 56.6 $\pm$ 0.34 (55)  | 2.54 | 4.48  | 50.6 – 62.9   |
| pAXi, мм      | 28.2 $\pm$ 0.29 (55)  | 2.17 | 7.70  | 24.1 – 33.2   |
| pDXi, мм      | 90.4 $\pm$ 0.38 (55)  | 2.84 | 3.15  | 85.3 – 96.5   |
| lDXi, мм      | 38.1 $\pm$ 0.30 (55)  | 2.24 | 5.90  | 32.2 – 43.6   |
| lAXi, мм      | 23.0 $\pm$ 0.18 (55)  | 1.36 | 5.90  | 20.4 – 26.6   |
| lVXi, мм      | 31.1 $\pm$ 0.22 (55)  | 1.66 | 5.35  | 27.2 – 35.2   |
| lPXi, мм      | 34.6 $\pm$ 0.32 (55)  | 2.38 | 6.89  | 29.3 – 40.3   |
| hDXi, мм      | 27.2 $\pm$ 0.31 (55)  | 2.28 | 8.39  | 23.1 – 32.7   |
| hAXi, мм      | 26.4 $\pm$ 0.25 (55)  | 1.83 | 6.93  | 22.7 – 30.6   |

**Примечание:**  $M \pm m$  – среднее значение и стандартная ошибка, S – стандартная девиация, cv – коэффициент вариации, min-max – минимальное и максимальное значение признака, FL – длина рыбы по Смитту, sp.br. – число тычинок на первой жаберной дуге, lsp.br. – длина центральной жаберной тычинки, ssp.br. – расстояние между жаберными тычинками, ll – число прободенных чешуй в боковой линии, H – наибольшая высота тела, h – высота хвостового стебля, aA, aV, aD, aP – антеанальное, антевентральное, антедорсальное, антепектральное расстояния соответственно, DC, VC, AC – дорсокаудальное, вентрокаудальное и анальнокаудальное расстояния соответственно, PA, PV, VA – пектроанальное, пектровентральное, вентроанальное расстояния соответственно, pA – длина хвостового стебля, pD – постдорсальное расстояние, lD, lA, lV, lP – длина спинного, анального, брюшного и грудного плавников соответственно, hD, hA – длина оснований спинного и анального плавников соответственно, C – длина головы, r – длина рыла, o – диаметр глаза, b – диаметр зрачка, po – заглазничное расстояние, Ch1 и Ch2 – высота головы на уровне глаза и затылка соответственно, lmax и hmax – длина и высота верхней челюсти, lmd – длина нижней челюсти, Xi – значение признака с поправкой на размер.

Таблица 6. Возрастной и половой состав малотычинкового сига в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

| Возраст, лет                                                                  |                        |                          |                          |                          |                          |                          |                        |                       |                       | В целом для выборки<br>juv/ самцы/ самки, n |
|-------------------------------------------------------------------------------|------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|------------------------|-----------------------|-----------------------|---------------------------------------------|
| 0 +                                                                           | 1 +                    | 2 +                      | 3 +                      | 4 +                      | 5 +                      | 6 +                      | 7 +                    | 8 +                   | 9 +                   |                                             |
| juv/ самцы/ самки, n (доля возрастной группы от общей численности выборки, %) |                        |                          |                          |                          |                          |                          |                        |                       |                       |                                             |
| <u>1/0/0</u><br>(0.2)                                                         | <u>5/4/14</u><br>(5.7) | <u>4/19/22</u><br>(11.2) | <u>0/41/44</u><br>(21.1) | <u>0/43/47</u><br>(22.3) | <u>0/31/48</u><br>(19.6) | <u>0/32/21</u><br>(13.2) | <u>0/9/10</u><br>(4.7) | <u>0/3/3</u><br>(1.5) | <u>0/1/1</u><br>(0.5) | <u>10/183/210</u>                           |

Таблица 7. Наблюденная длина (FL), мм и масса (W), г у малотычинковой формы сига в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома) в разных возрастах, 2018-2022 гг.

| Пол                | Возраст, лет |           |           |            |            |            |            |            |            |           |
|--------------------|--------------|-----------|-----------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|-----------|
|                    | 0 +          | 1 +       | 2 +       | 3 +        | 4 +        | 5 +        | 6 +        | 7 +        | 8 +        | 9 +       |
| FL                 |              |           |           |            |            |            |            |            |            |           |
| самцы <sup>1</sup> | -            | 138 ± 6.7 | 181 ± 7.7 | 205 ± 4.8  | 215 ± 5.4  | 235 ± 4.2  | 252 ± 7.0  | 239 ± 9.0  | 247 ± 0.9  | 270       |
|                    | -            | 128–157   | 142–253   | 162–277    | 162–335    | 196–272    | 192–333    | 201–286    | 245–248    |           |
|                    |              | (4)       | (19)      | (41)       | (43)       | (31)       | (32)       | (9)        | (3)        | (1)       |
| самки <sup>2</sup> | -            | 148 ± 3.1 | 176 ± 6.1 | 205 ± 3.5  | 224 ± 4.5  | 240 ± 4.9  | 237 ± 7.2  | 252 ± 13.2 | 279 ± 15.0 | 256       |
|                    | -            | 133–177   | 135–250   | 148–293    | 170–280    | 182–293    | 189–318    | 197–320    | 253–305    |           |
|                    |              | (14)      | (22)      | (44)       | (47)       | (48)       | (21)       | (10)       | (3)        | (1)       |
| t1-2               | -            | 1.60      | 0.58      | 0.00       | 1.37       | 0.67       | 1.37       | 0.78       | 2.17       | -         |
| общее              | 104          | 145 ± 2.3 | 176 ± 4.4 | 205 ± 3.5  | 220 ± 3.5  | 238 ± 3.4  | 246 ± 5.1  | 246 ± 8.1  | 263 ± 9.9  | 263 ± 7.0 |
|                    |              | 128–177   | 135–253   | 148–293    | 162–335    | 182–293    | 189–333    | 197–320    | 245–305    | 256–270   |
|                    | (1)          | (23)      | (45)      | (85)       | (90)       | (79)       | (53)       | (19)       | (6)        | (2)       |
| W                  |              |           |           |            |            |            |            |            |            |           |
| самцы <sup>1</sup> | -            | 30 ± 4.4  | 82 ± 12.6 | 112 ± 9.3  | 137 ± 15.4 | 172 ± 12.4 | 226 ± 20.3 | 157 ± 22.7 | 193 ± 14.6 | 230       |
|                    | -            | 25–43     | 20–199    | 48–271     | 46–615     | 74–336     | 80–405     | 74–306     | 166–216    |           |
|                    |              | (4)       | (19)      | (41)       | (43)       | (31)       | (32)       | (9)        | (3)        | (1)       |
| самки <sup>2</sup> | -            | 38 ± 4.4  | 67 ± 9.1  | 125 ± 10.1 | 155 ± 11.2 | 201 ± 14.1 | 192 ± 24.5 | 228 ± 38.6 | 348 ± 79.2 | 245       |
|                    | -            | 24–59     | 24–188    | 30–277     | 59–364     | 62–401     | 78–492     | 80–408     | 251–505    |           |
|                    |              | (14)      | (22)      | (44)       | (47)       | (48)       | (21)       | (10)       | (3)        | (1)       |
| t1-2               | -            | 1.46      | 0.97      | 0.94       | 0.97       | 1.42       | 1.06       | 1.54       | 1.92       | -         |
| общее              | 9            | 34 ± 1.9  | 69 ± 6.8  | 118 ± 6.9  | 147 ± 9.4  | 189 ± 9.9  | 213 ± 15.7 | 195 ± 23.9 | 271 ± 49.9 | 238 ± 7.5 |
|                    |              | 22–59     | 20–199    | 30–277     | 46–615     | 62–401     | 78–492     | 74–408     | 166–505    | 230–245   |
|                    | (1)          | (23)      | (45)      | (85)       | (90)       | (79)       | (53)       | (19)       | (6)        | (2)       |

Примечание: t-критерий Стьюдента. Различия считали статистически значимыми при p ≤ 0.05.

Таблица 8. Расчисленная длина (FL), мм и абсолютные приросты, мм/ удельная скорость роста по Шмальгаузену-Броди у малотычинковой формы сига в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

| Возраст, годы                                 |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                   |
|-----------------------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------|
| 1                                             | 2                  | 3                  | 4                  | 5                  | 6                  | 7                  | 8                  | 9                 |
| Расчисленная длина (FL), мм                   |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                   |
| 105 ± 0.6;<br>11.1                            | 140 ± 0.8;<br>11.0 | 171 ± 1.2;<br>12.8 | 191 ± 1.5;<br>12.3 | 209 ± 2.0;<br>13.2 | 221 ± 3.3;<br>13.5 | 228 ± 5.0;<br>11.7 | 240 ± 8.1;<br>10.1 | 244 ± 7.8;<br>4.5 |
| 72–159<br>(404)                               | 104–230<br>(384)   | 125–294<br>(343)   | 145–278<br>(253)   | 152–299<br>(159)   | 170–295<br>(80)    | 188–290<br>(28)    | 208–292<br>(9)     | 236–252<br>(2)    |
| Абсолютные приросты, мм                       |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                   |
| 105                                           | 35                 | 31                 | 20                 | 18                 | 12                 | 7                  | 12                 | 4                 |
| Удельная скорость роста по Шмальгаузену-Броди |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                    |                   |
| -                                             | 0.43               | 0.50               | 0.39               | 0.41               | 0.31               | 0.20               | 0.38               | 0.14              |

Примечание: Над чертой представлено среднее значение признака, его ошибка и коэффициент вариации, %, под чертой – минимальное и максимальное значение признака. В скобках представлено число экземпляров малотычинкового сига, n.

**Таблица 9.** Доля питающейся малотычинковой формы сига в разные месяцы, % в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

| Дата отлова (месяц, год) |               |                 |                     |                      |            |                             |                               |                              |                             |                                   |
|--------------------------|---------------|-----------------|---------------------|----------------------|------------|-----------------------------|-------------------------------|------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------|
| Январь, 2021             | Февраль, 2021 | Март, 2019 2022 | Май, 2019 2020 2021 | Июнь, 2019 2020 2021 | Июль, 2022 | Август, 2019 2020 2021 2022 | Сентябрь, 2019 2020 2021 2022 | Октябрь, 2019 2020 2021 2022 | Ноябрь, 2019 2020 2021 2022 | Декабрь, 2018 2019 2020 2021 2022 |
| -                        | -             | -               | 100 (24)            | 91 (11)              | 80 (25)    | 97 (103)                    | 99 (67)                       | 81 (72)                      | 91 (35)                     | 94 (17)                           |

**Примечание:** «-» – отсутствие в выборке, в скобках представлено число исследованных рыб.

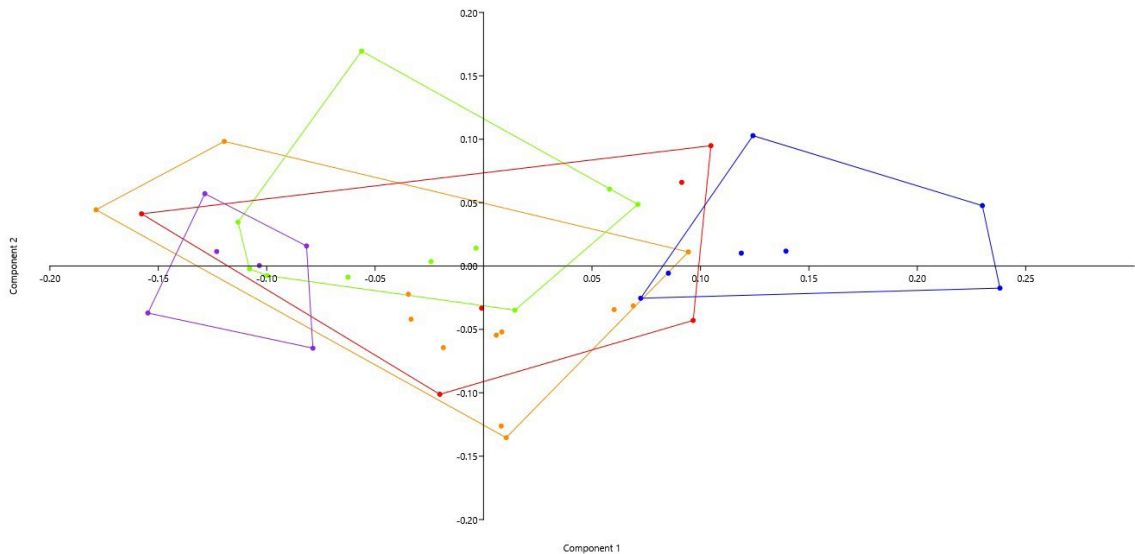
3.7. Созревание сига

Малотычинковые сиги с ювенольной стадией развития гонад (со слабо развитыми половыми железами) в НТВ встречались в группах 0 + -2 + лет (Таблица 6). Половозрелые самцы и самки *sr* формы сига встречались в возрасте от 2 + лет до 9 + лет (Таблица 11). Модальный возраст созревания у обоих полов составил 4 + -5 + лет (в среднем 50-60 % от выборки половозрелых сигов разного возраста) (Таблица 11). Средние наблюдаемые линейно-весовые характеристики половозрелых самцов и самок *sr* сига в разном возрасте значимо не различались (Таблица 11); рыбы начинали созревать при длине 162-173 мм и массе 45-56 г, средняя длина половозрелых рыб составила – 225-226 мм, масса – 158-165 г. Единственная половозрелая самка *mr* формы сига из НТВ в возрасте 2 + лет имела линейно-весовые характеристики 168 мм и 40 г.

Сиги с текучими половыми продуктами (V стадией развития гонад) в НТВ начинали встречаться в уловах в первой декаде октября и обнаруживались до середины ноября.

**Таблица 10.** Питание согласно индексу относительной значимости (*IR*), % малотычинковой формы сига в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

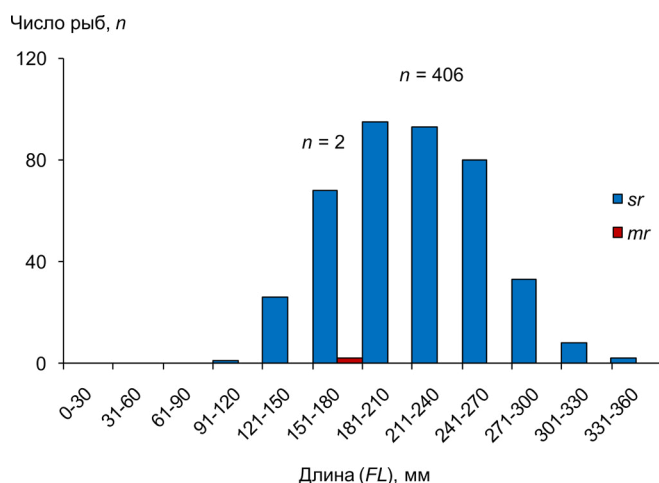
| Характеристики                                                    | <i>IR</i> , % |
|-------------------------------------------------------------------|---------------|
| Мин.-макс. длина ( <i>FL</i> ), мм сигов с исследованным желудком | 130-333       |
| Зоопланктон                                                       | 3.9           |
| Макрозообентос:                                                   | 87.6          |
| хирономиды                                                        | 16.7          |
| ручейники                                                         | 2.2           |
| вислокрылки                                                       | 0.4           |
| двустворчатые моллюски                                            | 59.7          |
| брюхоногие моллюски                                               | 8.6           |
| Икра рыб                                                          | 0.2           |
| Аморфная масса                                                    | 8.3           |
| Число рыб с исследованным желудком, <i>n</i>                      | 62            |



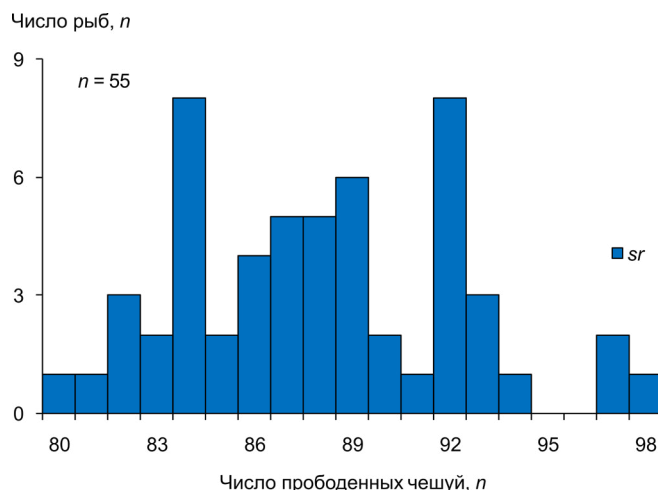
**Рис.5.** Расположение особей малотычинковой формы сига в пространстве 1-2 главных компонент по пластическим признакам из Нижнетуломского водохранилища (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.: – “горбатый” морфотип сига, – “низкотелый” морфотип сига, – “широкотелый” морфотип сига, – “дельфинорылый” морфотип сига, – “высокотелый” морфотип сига.

#### 4. Обсуждение

Наши исследования позволили выявить особенности функционирования экосистемы НТВ. В настоящее время мы наблюдаем процесс эвтрофирования водоема. В воде фиксируются высокие концентрации общего фосфора и азота, источниками которых являются садковые хозяйства по выращиванию радужной форели. Считается, что садковые хозяйства по негативному воздействию на окружающую среду значительно превосходят все остальные виды аквакультуры (Дуктов и Лавушев, 2022). Кроме того, на водосборе водохранилища располагаются значительные по площади территории сельскохозяйственного назначения предприятия «Тулума», крупные населенные пункты (Тулума, Мурмаши, Причалное) и интенсивно развивающиеся дачные и коттеджные поселки, которые также вносят существенный вклад в процессы антропогенного эвтрофирования. Помимо загрязнения водоемов биогенными и органическими соединениями, одним из факторов отрицательного воздействия садковой аквакультуры является поступление в экосистему в больших количествах нового типа пищи для автохтонных гидробионтов. Несмотря на высокое содержание биогенных элементов в воде НТВ средние количественные показатели планктонных сообществ и хлорофилла *a* соответствуют олиготрофному трофическому статусу. Помимо развития процессов эвтрофирования, регуляция режима стока на водосборе Нижнетуломской ГЭС (водохранилище остается лотической системой, где сохранено течение и происходит снос планктонных организмов), а также температурные условия являются наиболее значимыми факторами, определяющими сезонную динамику планктона. По экологическим характеристикам основную массу сообществ фито- и зоопланктона составили представители, характерные для субарктических водоемов зоны северной тайги, а также космополиты с широкой биогеографией. Последствия антропогенной эвтрофикации вод НТВ проявляются в развитии цианопрокариот в составе сообществ фитопланктона, преимущественно, в осенний период (до 85%), включая потенциально токсичные виды, способные вызывать цветение вод.



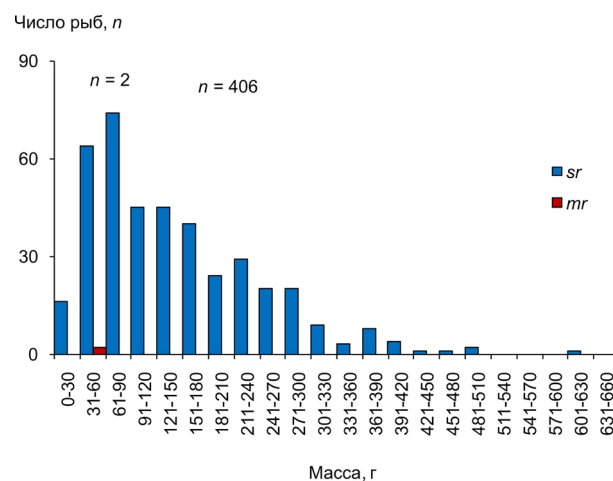
**Рис.7.** Распределение различных форм сига по наблюдаемой длине (FL), мм (а) и массе, г (б) в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.



**Рис.6.** Распределение малотычинкового сига по числу прободенных чешуй в боковой линии, *n* в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг. *Sr* – малотычинковая форма сига.

Макрозообентос литорали НТВ представлен группами, типичными и широко распространенными в пресноводных водоемах Мурманской области (Яковлев, 2005; Валькова, 2020). Высокие количественные показатели (численность и биомасса) макрозообентоса с доминированием ограниченного числа видов в макрозообентосе литорали является возможной реакцией зооценоза на эвтрофирование вод водохранилища (Яковлев, 2005; Кашулин и др., 2012; 2018; Валькова, 2020; Lukin et al., 2003; Mousavi et al., 2003; Denisov et al., 2020; Zubova et al., 2020). Сезонная динамика численности и биомассы зообентоса находилась в тесной связи с жизненным циклом хирономид, которые были доминирующей группой донной фауны на протяжении всего периода наблюдений. Максимальная средняя численность и биомасса макрозообентоса литорали наблюдались летом, минимальная – в осенний период.

Известно, что в бассейне р. Тулома обитает 17 видов рыб (Берг и Правдин, 1948; Галкин и др., 1966; Неличик, 2005): арктическая минога *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius), атлантический лосось (семга), кумжа, арктический голец *Salvelinus alpinus*



(Linnaeus), европейская ряпушка, европейский сиг, европейский хариус, северная щука, обыкновенный гольян *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus), налим, европейский окунь, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, девятииглая колюшка, четырехрогая рогатка-керчак *Myoxocephalus quadricornis* (Linnaeus)\*, европейская камбала *Platichthys flesus* (Linnaeus)\* (\* – виды, обитающие только в эстуарной зоне реки).

До постройки плотин гидроэлектростанции р. Тулома характеризовалась доминированием лососевых рыб в составе ихтиофауны. С 1960 г. в рыбоход Нижнетуломской ГЭС стала заходить горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), акклиматизируемая в морях Севера. С целью репродуктивного кормовой базы для лососевидных хищников, в ВТВ (бассейн р. Тулома) в период с 1979 по 1985 гг. было выпущено 258.8 млн. личинок мелкой европейской корюшки из Онежского озера. В водохранилище корюшка хорошо адаптировалась (дала многочисленное потомство) и по темпу роста значительно превзошла свою родственницу из Онежского озера (Неличик, 1998; Митенев и др., 2007). В настоящее время она распространена по всей системе р. Тулома.

Учитывая представленные литературные и современные данные, в настоящее время структура рыбной части НТВ также претерпевает существенные изменения. В результате интродукции корюшки в систему р. Тулома примерно за полвека вместо сегово-лососевого водоема развился сегово-корюшковый водоем. Короткий жизненный цикл корюшки, низкая численность хищных рыб (северная щука, налим) в водохранилище, малоэффективное промысловое изъятие, успешное воспроизводство в придаточных реках делают корюшку успешным видом

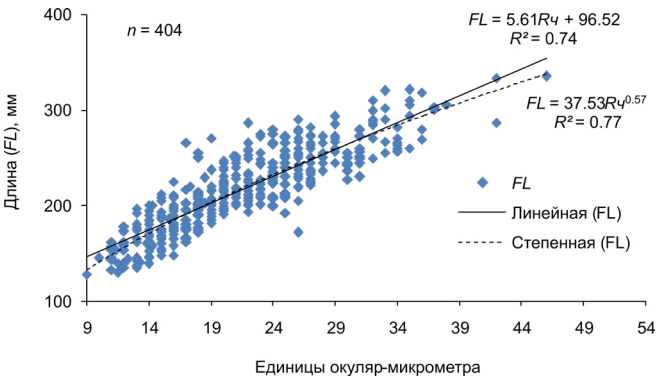


Рис.8. Соотношение наблюдаемой длины (FL), мм и переднего диагонального радиуса чешуи (Rч), ед. ок.-микро. у малотычинковой формы сига в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

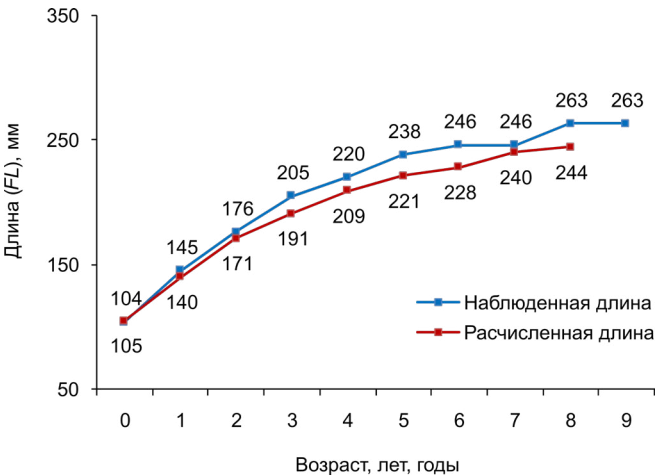


Рис.9. Сравнение наблюдаемой длины (FL), мм с рассчитанной длиной (FL), мм у малотычинковой формы сига в разном возрасте в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

Таблица 11. Наблюденная длина (FL), мм и масса (W), г у половозрелых самцов и самок малотычинковой формы сига в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

| Пол   | Возраст, лет |     |                    |                     |                     |                     |                     |                    |                     |               | В целом для выборки |
|-------|--------------|-----|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|--------------------|---------------------|---------------|---------------------|
|       | 0 +          | 1 + | 2 +                | 3 +                 | 4 +                 | 5 +                 | 6 +                 | 7 +                | 8 +                 | 9 +           |                     |
| FL    |              |     |                    |                     |                     |                     |                     |                    |                     |               |                     |
| самцы | -            | -   | 200 ± 26.7         | 204 ± 7.1           | 211 ± 6.3           | 238 ± 4.7           | 248 ± 7.8           | 235 ± 12.2         | 247 ± 1.5           | 270           | 225 ± 3.5           |
|       | -            | -   | 173–253<br>(3; 16) | 165–266<br>(18; 43) | 162–335<br>(32; 68) | 197–271<br>(22; 65) | 200–333<br>(22; 69) | 201–286<br>(6; 78) | 245–248<br>(2; 67)  | -<br>(1;100)  | 162–335<br>(107)    |
| самки | -            | -   | 180 ± 11.7         | 212 ± 7.7           | 218 ± 5.3           | 236 ± 5.6           | 228 ± 5.4           | 242 ± 10.3         | 279 ± 15.0          | 256           | 226 ± 3.0           |
|       | -            | -   | 162–202<br>(3; 14) | 158–265<br>(14; 30) | 170–280<br>(33; 69) | 182–290<br>(34; 71) | 189–260<br>(16; 73) | 200–273<br>(7; 64) | 253–305<br>(3; 100) | -<br>(1; 100) | 158–305<br>(112)    |
| W     |              |     |                    |                     |                     |                     |                     |                    |                     |               |                     |
| самцы | -            | -   | 104 ± 47.3         | 116 ± 16.3          | 131 ± 19.5          | 177 ± 14.1          | 212 ± 23.2          | 157 ± 33.5         | 191 ± 25.0          | 230           | 158 ± 9.7           |
|       | -            | -   | 56–199             | 48–271              | 46–615              | 74–319              | 82–435              | 74–306             | 166–216             | -             | 46–615              |
| самки | -            | -   | 66 ± 14.7          | 138 ± 137.7         | 142 ± 14.0          | 188 ± 16.9          | 155 ± 14.9          | 196 ± 32.5         | 348 ± 79.2          | 245           | 165 ± 8.6           |
|       | -            | -   | 45–94              | 46–239              | 59–364              | 62–401              | 78–271              | 80–296             | 251–505             | -             | 45–505              |

Примечание: Над чертой представлено среднее значение признака и его ошибка, под чертой – минимальное и максимальное значение признака. В скобках представлено число экземпляров сига, n и % половозрелых особей внутри возрастной группировки.

в НТВ. На протяжении жизни корюшка может занимать разные экологические ниши, таким образом, создавая дополнительную пищевую конкуренцию остальным видам рыб водохранилища (Кашулин и др., 2012). В водоемах Мурманской области корюшка, не достигшая длины 100 мм, является типичным планктонофагом, а более крупные особи питаются как бентосными организмами, так и рыбой (в основном ряпушкой и девятииглой колюшкой) (Зубова и др., 2020a; b). Непосредственно в НТВ корюшка питается как искусственными гранулированными кормами, поступающими из рыбоводных садков, так и естественными. У особей корюшки длиной 150-222 мм большее значение в естественном питании имела рыба – девятииглая колюшка и ряпушка. Также в желудках корюшки длиной 150-188 мм были обнаружены двустворчатые моллюски, хирономиды и ветвистоусые рачки (собственные неопубликованные данные). Таким образом, в условиях интенсификации процессов эвтрофикации вод, региональных и климатических изменений, включая аномальные отклонения температуры на фоне тренда на потепление, преимущества получают «универсальные виды» рыб, лучше адаптированные к высокой температуре такие, например, как окунь и корюшка, имеющие мультиканальное питание и способные образовывать внутривидовые группировки внутри водоема (Зубова и др., 2020b; Кашулин и Беккелунд, 2022; Polyakov et al., 2002; McBean et al., 2005; ACIA, 2005; Ylikörkkö et al., 2015; Sañchez-Hernández et al., 2021; Smalås et al., 2023).

В настоящее время сиг остается доминантным видом в уловах из НТВ. По Ю.С. Решетникову (1980) в бассейне р. Тулома в основном обитает *sr* форма сига с *sp.br.* 20-30 (в среднем 24-25) (по 58 экз.). Также автором здесь был описан единственный *mr* сиг с *sp.br.* 33. Б.И. Шустер (1985) в своей работе по основным районам ВТВ, р. Ноте и подтопленному оз. Кацким указывает на «полиmodalность в количестве жаберных тычинок» у сига и возможность обитания здесь нескольких его экологических форм. По указанным районам среднее число *sp.br.* у сигов по Б.И. Шустеру составило  $24.8 \pm 0.06$  (18-34) (по 1576 экз.). В более поздних работах по ихтиофауне ВТВ и НТВ (Ильмаст и др., 2018; Ilmast et al., 2019) также описывается только *sr* форма сига, но с меньшим ( $p = 0.001$ ) средним числом *sp.br.* –  $23.3 \pm 0.45$  (по 35 экз.). В наших уловах из НТВ сиг имел более широкий диапазон крайних значений числа *sp.br.*, нежели это указано в литературных источниках: 16-39 вместо 18-34. В основном также присутствовал *sr* сиг (99.5% от выборки сига) с числом *sp.br.* от 16 до 28 ( $20.7 \pm 0.10$ ), остальной процент (0.5%) составляли *mr* сиги с числом *sp.br.* 32 и 39. Учитывая современные литературные данные о строении первой жаберной дуги сигов из пяти крупных озерно-речных систем Мурманской области (бассейны рек Пасвик, Тулома, Нива и Умба), в НТВ обитает *sr* форма сига с наименьшим средним числом *sp.br.* ( $p = 0.05$ ) (Zubova et al., 2022; 2023): 21 тычинка против 22-26 тычинок. Среди *sr* формы сига НТВ по строению головы и тела выделяются до 5 морфотипов дополнительно, о

причинах различий которых мы не можем знать на основе имеющихся данных. Также, учитывая диапазон числа *ll* (80-98) у *sr* сига водохранилища, он состоит как из мало-, средне-, так и многочешуйчатых дополнительных форм сигов (Бочкарев, 2022). Сосуществование различных форм сига по числу *ll* в боковой линии наблюдалось нами и в других изученных водоемах Мурманской области, причем разделение на мало-, средне- и многочешуйчатые формы было характерно как для *sr* сигов, так и для *mr* сигов (Зубова и др., 2019; Zubova et al., 2022). Считается, что число *ll* эволюционно более нейтральный признак, чем число *sp.br.*, так как прямой связи между числом *ll* и морфологическими признаками и экологическими предпочтениями сигов пока не обнаружено (Бочкарев, 2022). Таким образом, число *ll* может отражать филогенетические связи в большей степени, чем число *sp.br.* (Бочкарев, 2022).

Таким образом, сиг в НТВ представлен полиморфной популяцией, что может быть результатом «смешения» в р. Тулома озерных и озерно-речных сигов из многочисленных придаточных речных систем бассейна и проходного («морского») сига из Баренцева моря. Оценка происхождения полиморфизма сига НТВ невозможна без современных генетических методов исследования.

Анализ современного возрастного состава *sr* формы сига НТВ, его линейно-весовых характеристик и полового созревания относительно литературных данных по сигу ВТВ за 1966-1984 гг. выявил ряд изменений (Шустер, 1985). У *sr* сига НТВ происходит уменьшение числа возрастных групп почти в два раза – от 20+ лет до 9+ лет, уменьшаются темпы линейного и весового роста, половое созревание наступает раньше – в возрасте 2+ лет вместо 3-4+ лет – при меньших линейно-весовых характеристиках рыб. Время нереста рыб (первая декада октября – середина ноября) соответствует литературным данным (Шустер, 1985). Массовые нерестилища сигов НТВ нами не обнаружены. Возможными местами нереста сигов НТВ могут рассматриваться притоки (реки Пяйве, Шолгоч, Керча и др.), а также их предустьевые участки в самом водохранилище, где меньшее заиливание дна и более благоприятный кислородный и гидрологический режимы для развития икры.

Учитывая современные данные о биологических характеристиках внутривидовых группировок сига из водоемов различных бассейнов рек Мурманской области (Пасвик, Нива, Умба), *sr* сигов из НТВ по линейно-весовым характеристикам можно отнести к группе средних сигов с ранним созреванием (Zubova et al., 2022; Zubova et al., 2023). Малотычинковые сиги с близкими биологическими характеристиками также встречаются в относительно чистых (оз. Виртуовошъяур) и сильно загрязненных (оз. Куэтсьярви) водоемах бассейна р. Пасвик (Zubova et al., 2022).

Малотычинковых сигов НТВ по типу питания можно отнести к бентофагам с широким спектром потребления кормовых организмов. Содержимое желудков сига в летне-осенний период в водоемах Мурманской области обычно хорошо коррелирует

с гидробиологическими особенностями местообитаний рыб (Решетников, 1980; Zubova et al., 2023). Высокое содержание двустворчатых моллюсков в желудках *sr* формы сига из НТВ, вероятно, свидетельствует о том, что они потреблялись из профундальной зоны водоема, поскольку в литоральном макрозообентосе их численность и биомасса были незначительными. Вторые по значимости пищевые организмы – хирономиды – могли потребляться как из литоральной, так и профундальной зоны водохранилища.

Большое значение в питании *sr* сигов НТВ в настоящее время имеют дополнительные искусственные корма, поступающие из многочисленных садков форелевых хозяйств водоема. Искусственные гранулированные корма обнаруживались также в желудках корюшки. Возможно, это является основной причиной больших различий в минимальных-максимальных значениях наблюдаемой длины и особенно массы *sr* сигов одного возраста НТВ.

## 5. Благодарности

Работа выполнена в рамках двух тем НИР FMEZ-2022-0008 «Научные основы оценки качества арктических водных ресурсов в зонах интенсивного антропогенного воздействия» и FMEZ-2024-0014 «Мониторинг природных объектов в условиях изменения климата, специфических природных геохимических ландшафтов, урбанизации и промышленного освоения Арктики».

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## Список литературы

Алтухов Ю.П. 2004. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях. Вавиловский журнал генетики и селекции 8 (2): 40–59

Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. 2002. Под ред.: Моисеенко Т.И. Москва: Наука

Берг Л.С., Правдин И.Ф. 1948. Рыбы Кольского полуострова. Ленинград: Известия ВНИОРХ

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

Бочкарев Н.А. 2022. Сиги комплекса *Coregonus lavaretus* (Pisces:Coregonidae) из водоемов Сибири: филогеография и филогения. Автореф. дис. ... докт. биол. наук, Новосибирск: ФБГУН Институт систематики и экологии животных СО РАН

Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. 2010. Сравнительная характеристика сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) из оз. Каракуль и р. Большой Абакан – к вопросу о вторичной интерградации сигов в бассейне верхнего и среднего течения р. Енисей. Труды ИСНЭЖ СО РАН 46: 198–224

Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Политов Д.В. 2013. Дополнительные возможности сбора и регистрации морфологических данных у рыб. Сборник материалов международной конференции «Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб». Тюмень: ФГУП «Госрыбцентр»: 32–36

Валькова С.А. 2020. Таксономический состав и структура макрозообентоса разнотипных водоемов Зеленого пояса Фенноскандии в пределах Мурманской области. Труды Карельского научного центра РАН. Биогеография 1: 56–70. DOI:[10.17076/bg1091](https://doi.org/10.17076/bg1091)

Галкин Г.Г., Колышев А.А., Покровский В.В. 1966. Ихтиофауна водохранилищ и озер Мурманской области. Рыбы Мурманской области. Условия обитания, жизнь и промысел. Мурманск: ПИНРО: 177–193

Гусева К.А. 1959. К методике учета фитопланктона. Труды института биологии водохранилищ. Т.2. Ленинград: 44–51

Двинских С.А., Китаев А.Б. 2008. Гидрология камских водохранилищ. Пермь: Пермский университет

Двинских С.А., Китаев А.Б. 2014. Особенности функционирования водохранилища как природно-техногенного объекта. Географический вестник. Гидрология 2 (29): 34–40

Денисов Д.Б., Кашулин Н.А. 2013. Современное состояние водорослевых сообществ планктона в зоне влияния Кольской АЭС (оз. Имандра). Труды Кольского научного центра РАН. Прикладная экология Севера 3 (16): 70–96

Дуктов А.П., Лавушев В.И. 2022. Экология аквакультуры. Курс лекций: учебно-методическое пособие. Под ред.: Красочко П.А. Горки: БГСХА

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. 2016. К методике расчисления темпа роста сига *Coregonus lavaretus* (L.) водоемов Северной Фенноскандии. Труды Карельского научного центра РАН 9: 78–89. DOI:[10.17076/lim387](https://doi.org/10.17076/lim387)

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. 2019. Биотическая симпатрия сига *Coregonus lavaretus* (L.) оз. Куэтъярви (система р. Пасвик, Мурманская область). Принципы экологии 2: 29–51. DOI:[10.15393/jl.art.2019.8502](https://doi.org/10.15393/jl.art.2019.8502)

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. 2020. Новые данные по питанию доминантных видов рыб в горных озерах Большой и Малый Вудъявр (Хибины, Мурманская область). Труды Ферсмановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. 17: 207–212. DOI:[10.31241/FNS.2020.17.038](https://doi.org/10.31241/FNS.2020.17.038)

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. 2020. Современные биологические характеристики сига *Coregonus lavaretus*, европейской ряпушки *C. albula* и европейской корюшки *Osmerus eperlanus* оз. Имандра. Вестник Пермского университета. Биология. 3: 210–226. DOI:[10.17072/1994-9952-2020-3-210-226](https://doi.org/10.17072/1994-9952-2020-3-210-226)

Иваницкая О.А., Тюкина О.С., Приймак П.Г. и др. 2022. Зараженность радужной форели на рыбоводных хозяйствах в водоемах бассейна реки Тулома моногенами рода Gyrodactylus. Сборник материалов XIII национальной (всероссийской) научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование». Петропавловск-Камчатский: ФГБОУ ВО КамчатГТУ: 72–76

Ильмаст Н.В., Алексеев М.Ю., Сендек Д.С. и др. 2018. Морфология и филогения малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* р. Тулома (басс. Баренцева моря). Материалы международной конференции «Экологические проблемы бассейнов крупных рек–6». Тольятти: Анна: 118–120

Карасев А.Б., Алексеев М.Ю., Потуткин А.Г. 2020. О заражении обыкновенного сига плероцеркоидами *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) в Нижнетуломском водохранилище (Мурманская область). Труды Карельского научного центра РАН 12: 86–92. DOI:[10.17076/eco1337](https://doi.org/10.17076/eco1337)

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

Кашулин Н.А., Денисов Д.Б., Валькова С.А. и др. 2012. Современные тенденции изменений пресноводных экоси-

стем Евро-арктического региона. Труды Кольского научного центра РАН. Биологические науки 1: 6–53

Кашулин Н.А., Даувальтер В.А., Денисов Д.Б. и др. 2018. Комплексные исследования пресноводных экосистем Фенноскандии. Труды Кольского научного центра РАН. Науки о Земле и смежные экологические науки 9: 34–86. DOI:[10.25702/KSC.2307-5252.2018.9.9.34-86](https://doi.org/10.25702/KSC.2307-5252.2018.9.9.34-86)

Кашулин Н.А., Беккелунд А.К. 2022. Изменения климата и цветение арктического озера Имандра. Биосфера. Природа 14 (2): 98–125. DOI:[10.24855/biosfera.v14i2.673](https://doi.org/10.24855/biosfera.v14i2.673)

Каталог рек Мурманской области. 1962. Под ред.: Быдина Ф.И. Москва-Ленинград: АН СССР

Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН

Коновалова О.Е., Кузнецов Н.М. 2020. История строительства и эксплуатации Нижне-туломской гидроэлектростанции на Кольском полуострове. Труды Кольского научного центра РАН. Энергетика и рациональное природопользование 7 (11): 19–32. DOI:[10.37614/2307-5252.2020.7.19.003](https://doi.org/10.37614/2307-5252.2020.7.19.003)

Кузнецов Н.М., Минин В.А., Селиванов В.Н. 2020. Развитие Кольской энергосистемы в интересах горнопромышленного комплекса Мурманской области. Горный журнал 9: 96–100. DOI:[10.17580/gzh.2020.09.14](https://doi.org/10.17580/gzh.2020.09.14)

Кузнецова Н.М., Коновалова О.Е. 2021. Развитие распределенной энергетики в Мурманской области. Фундаментальные исследования. Экономические науки 5: 122–127. DOI:[10.17513/fr.43049](https://doi.org/10.17513/fr.43049)

Кузьмин Г.В. 1984. Таблицы для вычисления биомассы водорослей. Магадан

Мелехин А.В., Бочкарев Н.А., Кашулин Н.А. и др. 2021. Фотодокументация морфологических данных у рыб. Вестник Кольского научного центра РАН. 2: 30–36. DOI:[10.37614/2307-5228.2021.13.1.003](https://doi.org/10.37614/2307-5228.2021.13.1.003)

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. Москва: Наука

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

Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. Москва: Наука

Минеева Н. М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука

Митенев В.К., Карасев А.Б., Пономарев С.В. 2007. Экологические особенности паразитофауны онежского вселенца – корюшки *Osmerus eperlanus* – в Верхнетуломском водохранилище (Кольский регион). Рыбоводство и рыбное хозяйство 1: 22–24

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

Неличик В.А. 1998. Биологические особенности корюшки (*Osmerus eperlanus eperlanus natio petrovi n. Smirnova*) интродуцированной в Верхнетуломское водохранилище. Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна. Мурманск: ПИНРО: 127–132

Неличик В.А. 2005. Рыбохозяйственная характеристика водохранилищ реки Тулома. Биология, воспроизводство и состояние запасов анадромных и пресноводных рыб Кольского полуострова. Мурманск: ПИНРО: 235–258

Нехаев О.И. 2006. Особенности распределения пресноводных моллюсков семейства *Planorbidae* (*Gastropoda*, *Pulmonata*), обитающих в прибрежной части водоемов северо-запада Кольского полуострова. Вестник Мурманского государственного технического университета 9 (5): 793–796

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2000. Т. 4. Двукрылые насе-

комые. Под ред.: Цалолыхина С.Я.. Санкт-Петербург: Наука

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2001. Т.5. Высшие насекомые. Под ред.: Цалолыхина С.Я.. Санкт-Петербург: Наука

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т.2. Зообентос. Под ред.: Алексеева В.Р., Цалолыхина С.Я. Москва; Санкт-Петербург: КМК

Попова О.А., Решетников Ю.С. 2011. О комплексных индексах при изучении питания. Вопросы ихтиологии 51 (5): 712–717

Правдин И.Ф. 1954. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. Москва; Ленинград: АН СССР

Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. Москва: Пищевая промышленность

Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 1. Кольский полуостров. 1969. Под ред.: Елшина Ю.А. Ленинград: Гидрометеиздат

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

Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. Москва: Наука

Решетников Ю.С., Богданов В.Д. 2011. Особенности воспроизводства сиговых рыб. Вопросы ихтиологии. 51 (4): 502–525

Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. Москва: АН СССР

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1992. Под ред.: Абакумова В.А. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат

Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области. 1985. Под ред.: Колышева А.И. Мурманск: ПИНРО

Сандимиров С.С., Кудрявцева Л.П., Даувальтер В.А. и др. 2019. Методы экологических исследований водоемов Арктики. Под ред.: Раткина Н.Е. Мурманск: МГТУ

Самохвалов И.В., Долотов С.И., Алексеев М.Ю. 2014. Некоторые популяционные характеристики молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) р. Тулома в условиях зарегулированного стока. Фундаментальные исследования. Биологические науки 6: 72–77

Фролов А.А. 2009. Видовой состав и особенности распределения моллюсков надсемейства *Pisidioidea* (Mollusca, Bivalvia) в прибрежье Нижнетуломского водохранилища и эстуария р. Тулома (Кольский полуостров, Россия). Биология внутренних вод 4: 73–80

Хуршут Э.Э. 2000. К методике обратного вычисления темпа роста рыб с использованием регрессионной зависимости между размерами тела и чешуи. Сохранение биоразнообразия на особо охраняемых территориях Узбекистана. Ташкент: 122–124

Хуршут Э.Э. 2003. Морфология чешуи и рост корейской востробрюшки (*Hemiculter leucisculus Basilewsky*) в водоемах среднего течения реки Сырдарья. Selevinia. Казахстанский зоологический ежегодник. Алматы: С. 29–34

Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Москва: АН СССР

Шустер Б.И. 1985. Сиг *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) Верхнетуломского водохранилища. Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области. Мурманск: ПИНРО: 58–71

Яковлев В.А. 2005. Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Ч.1. Апатиты: КНЦ РАН

- Amundsen P.-A., Bøhn T., Våga G. 2004a. Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus*) morphs. *Annales zoologici Fennici* 41: 291–300
- Arctic Climate Impact Assessment. 2005. ACIA Overview report. Cambridge University Press
- Denisov D.B., Kosova A.L., Slukovskii Z.I. et al. 2020. Diatom analysis of the Euro-Arctic urban lakes sediments. *Limnology and freshwater biology* 4: 509–510. DOI:[10.31951/2658-3518-2020-A-4-509](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-509)
- Determination of photosynthetic pigments in sea water: monography. 1966. Rep. of SCOP-UNESCO Working Group 17. Paris, UNESCO: 9–18
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. 2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. URL: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2024. World-wide electronic publication. National University of Ireland. Galway. AlgaeBase. URL: <http://www.algaebase.org>
- Harrod C., Mallela L., Kahilainen K. 2010. Phenotype-environment correlations in a putative whitefish adaptive radiation. *Journal of animal ecology* 79: 1057–1068. DOI:[10.1111/j.1365-2656.2010.01702.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01702.x)
- Ilmast N.V., Alekseev M.Y., Bochkarev N.A. et al. 2019. Ecological state of aquatic biocenoses in the streams of the Kola basin, Barents Sea. Materials of 4th International Scientific Conference «Arctic: History and Modernity». St. Petersburg: IOP Publishing: 1–8
- Kahilainen K., Malinen T., Tuomaala A. et al. 2004. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake. *Journal of fish biology* 64: 418–434. DOI:[10.1111/j.0022-1112.2004.00307.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00307.x)
- Kahilainen K.K., Østbye K. 2006. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake. *Journal of fish biology* 68: 63–79
- Kahilainen K., Malinen T., Tuomaala A. et al. 2007. Empirical evaluation of phenotype–environment correlation and trait utility with allopatric and sympatric whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), populations in subarctic lakes. *Biological journal of the Linnean Society* 92: 561–572. DOI:[10.1111/j.1095-8312.2007.00856.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00856.x)
- Kahilainen K.K., Malinen T., Lentonen H. 2009. Polar light regime and piscivory govern diel vertical migrations of planktivorous fish and zooplankton in a subarctic lake. *Ecology freshwater fish* 18: 481–490. DOI:[10.1111/j.1600-0633.2009.00363.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2009.00363.x)
- Kahilainen K., Patterson W., Sonninen E. et al. 2014. Adaptive Radiation along a Thermal gradient: preliminary results of habitat use and respiration rate divergence among whitefish morphs. *PloS ONE* 11: 1–12. DOI:[10.1371/journal.pone.0112085](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112085)
- Laske S.M., Rosenberg A., Wipfli M. et al. 2019. Surface water connectivity controls fish food web structure and complexity across local- and meta-food webs in Arctic Coastal Plain lakes. *Food Webs* 21: 1–13. DOI:[10.1016/j.fooweb.2019.e00123](https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2019.e00123)
- Lukin A.A., Dauvalter V.A., Kashulin N.A. et al. 2003. Assessment of copper-nickel industry impact on a subarctic lake ecosystem. *Science of the total environment* 306: 73–83. DOI:[10.1016/S0048-9697\(02\)00485-0](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(02)00485-0)
- Mcbean G.A., Alekseev G., Chen D. et al. 2005. Arctic climate: past and present. Arctic Climate Impacts Assessment (ACIA). Cambridge: Cambridge University Press: 21–60
- Østbye K., Naesje T.-F., Bernatchez L. et al. 2005. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Femud, Norway. *Journal evolutionary biology* 18: 683–702. DOI:[10.1111/j.1420-9101.2004.00844.x](https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00844.x)
- Polyakov I.V., Akasofu S.-I., Bhatt U. et al. 2002. Long-term trends and variations of the arctic climate system. *Eos Transactions American Geophysical Union* 83(47): 547–548. DOI:[10.1029/2002EO000379](https://doi.org/10.1029/2002EO000379)
- Präbel K., Knudsen R., Siwertsson A. et al. 2013. Ecological speciation in postglacial European whitefish: rapid adaptive radiations into the littoral, pelagic, and profundal lake habitats. *Ecology and evolution research* 15: 4970–4986. DOI:[10.1002/ece3.867](https://doi.org/10.1002/ece3.867)
- Sánchez-Hernández J., Hayden B., Harrod C. et al. 2021. Population niche breadth and individual trophic specialisation of fish along a climate-productivity gradient. *Reviews in fish biology and fisheries* 31: 1025–1043. DOI:[10.1007/s11160-021-09687-3](https://doi.org/10.1007/s11160-021-09687-3)
- Siwertsson A., Knudsen R., Amundsen P.-A. 2008. Temporal stability in gill raker numbers of subarctic European whitefish populations. *Advances in limnology* 63: 229–240. DOI:[10.1127/advlim/63/2012/229](https://doi.org/10.1127/advlim/63/2012/229)
- Siwertsson A., Knudsen R., Kahilainen K. et al. 2010. Sympatric diversification as influenced by ecological opportunity and historical contingency in a young species lineage of whitefish. *Evolutionary ecology research* 12: 929–947
- Skulason S., Parsons K., Svanbäck R. et al. 2019. A way forward with eco evo devo: an extended theory of recourse polymorphism with postglacial fishes as model system. *Biological reviews* 94: 1786–1808. DOI:[10.1111/brv.12534](https://doi.org/10.1111/brv.12534)
- Smalås A., Primicerio R., Kahilainen K. et al. 2023. Increased importance of cool-water fish at high latitudes emerges from individual-level responses to warming. *Ecology and evolution* 13 (6): e10185. DOI:[10.1002/ece3.10185](https://doi.org/10.1002/ece3.10185)
- Standard method for examination for water and wastewater. 1999. 20-th Edition; American Public Health Association USA
- Thorpe R.S. 1975. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the Ringed Snake, *Matrix matrix* (L.). *Biological journal of the Linnean Society* 7: 27–43
- Tikkanen T. 1986. Kasviplanktonopas. Forssankirjapaino Oy, Forssa
- Van Oosten J. 1929. Life history of the lake herring (*Leucichthys artedii* Le Sueur) of Lake Huron as revealed by its scales, with a critique of the scale method. *USA Bureau of fisheries bulletin*. 44: 265–428
- Ylikörkkö J., Christensen G.N., Kashulin N.A. et al. 2015. Environmental Challenges in the Joint Border Area. Reports 41. Centre for Economic Development, Transport and the Environment for Lapland. Kokkola: Juvenes Print
- Zubova E.M., Kashulin N.A., Dauvalter V.A. et al. 2020. Long-term environmental monitoring in an arctic lake polluted by metals under climate change. *Environments* 7 (34): 1–24. DOI:[10.3390/environments7050034](https://doi.org/10.3390/environments7050034)