

УДК 597.553.2.574.3

Е.М. Зубова, Н.А. Кашулин

## Морфология чешуи и рост сига *Coregonus lavaretus* (*Coregonidae*) Йокостровской Иmandры

E.M. Zubova, N.A. Kashulin

## Scale morphology and growth of whitefish *Coregonus lavaretus* (*Coregonidae*) of the Yokostrovskaya Imandra

**Аннотация.** Рассмотрены размерно-возрастные особенности морфологического строения чешуи сига *Coregonus lavaretus* L. Йокостровской Иmandры, заполярного интенсивно загрязняемого водоема. Показана неравномерность относительной скорости роста различных секторов данной минерализованной структуры в течение жизни при постоянстве ее формы. Для обратных расчислений длины рекомендуется использовать передний диагональный радиус чешуи с применением регрессионного метода. Анализ динамики темпов роста сига показал, что самый высокий темп характерен для первого года жизни, затем идет снижение значений как средних годовых приростов, так и удельной скорости роста рыб. Описано влияние цикла полового созревания у сига на темп его роста.

**Abstract.** The paper considers age-length features of scale morphology of whitefish *Coregonus lavaretus* L. captured in the Yokostrovskaya Imandra – an arctic lake, heavily polluted by industrial and domestic sewages. The irregularity of relative growth of different scale sectors throughout the life of the fish at constant scale form has been shown. The anterior diagonal radius of the scale and use of the regression method have been recommended for back calculations of fish body length. The highest growth rate is typical for the first year of whitefish life, then there is some decline in values of average annual growth and the specific growth rate of fish. The impact of the whitefish puberty onset on its rate growth has been described.

**Ключевые слова:** сиг, оз. Иmandра, морфология чешуи, обратные расчисления, темп роста

**Key words:** whitefish, the Lake Imandra, scale morphology, back calculations, growth rate

### 1. Введение

Исследования изменения рыбной части сообщества оз. Иmandра, испытывающего многофакторное антропогенное влияние, проводятся уже более 70 лет (Крогиус, 1931; Галкин и др., 1966; Беляева и др., 1972; Решетников, 1980; Моисеенко, 1983; 1997; 2000; 2002; Моисеенко, Яковлев, 1990; Моисеенко, Лукин, 1999; Антропогенные..., 2002; Лукин и др., 2006; Решетников и др., 2011; Решетников, Попова, 2012; Терентьев, Кашулин, 2012 и др.). Основное внимание в исследованиях уделяется ее доминирующему комплексу – сиговым рыбам, в частности сигу *Coregonus lavaretus*, который рекомендован как тест-объект ихтиологического мониторинга (Моисеенко, 1991).

При описании популяционных характеристик сига озера большое внимание всегда уделялось изменению ростовых характеристик рыб, которые касались не только наблюдаемых размерно-весовых параметров, но и расчисленной длины, что позволяло реконструировать особенности ростовых характеристик изучаемых рыб за период их жизни (Крогиус, 1931; Владимирская, 1956; Решетников, 1966; Беляева и др., 1972; Моисеенко, 2002; Зубова, 2013; Зубова, Кашулин, 2013). Однако в представленных работах методические особенности обратных расчислений длины сигов оз. Иmandра приводились только Ю.С. Решетниковым (1966; 1980). Вместе с тем данная процедура имеет ряд особенностей, которые, во-первых, заключаются в выборе регистрирующей структуры, объективно отражающей начало и конец периода роста (Дгебуадзе, 1979), во-вторых, в выборе оптимального участка или сектора данной структуры, что достигается подробным изучением ее морфологии и размерно-возрастной изменчивости (Вовк, 1956; Брюзгин, 1969; Casselman, 1990; Хуриут, 2003). Также исследование темпа роста рыб требует более точного выбора метода обратных расчислений и дальнейшей его характеристики (Шмальгаузен, 1935; Чугунова, 1959; Брюзгин, 1969; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебуадзе, 1979; 2001; Хуриут, 2000; 2003).

Для сиговых рыб умеренной и субарктической зоны северного полушария наиболее часто используемой структурой для обратных расчислений является чешуя (Van Oosten, 1923; Решетников, 1966; 1980; Черешнев, Скопец, 1992; Смирнов, Смирнова-Залуни, 1993). Особенности закладки годового кольца на чешуе у сигов бассейна оз. Иmandра были подробно описаны Ю.С. Решетниковым (1966;

1980), но морфологические особенности чешуи не приводились. Есть неаргументированные указания на то, что темпы роста рассчитались по переднему радиусу чешуи (Решетников, 1966; 1980).

Вместе с тем чешуя как регистрирующая структура может отражать не только особенности роста рыб, но и особенности условий их обитания. Интенсивное загрязнение водоема в последние десятилетия сказывается на нарушениях развития и строения внутренних органов и структур костного и кожного скелета, в том числе и чешуи, что затрудняет ее использование для определения возраста и исследования темпов роста. Это обуславливает необходимость уточнения морфологии чешуи и методик ее использования в размерно-возрастных расчетах.

В работах по темпу роста сига оз. Имандра реконструкция длины проводилась по методу Э. Леа. При этом в полученных результатах всегда проявлялся "феномен" Розы Ли, что затрудняет сравнение разновозрастных группировок сига (Мина, 1981). Также нельзя оценить статистическую значимость различий между данными из различных источников, так как авторы не приводили оценок статистической точности расчетов.

В вышеуказанных работах по темпу роста сига, в основном, приводятся абсолютные количественные показатели роста рыб, в то время как более удачным при сравнительных исследованиях роста оказывается применение относительных показателей (Шмальгаузен, 1935; Чугунова, 1959; Мина, Клевезаль, 1976; Дзедуадзе, 1979; 2001).

Для решения этих проблем в рамках комплексного обследования оз. Имандра в 2011-12 гг. нами были исследованы преднерестовые скопления сига одного из плесов данного водоема – Йокостровской Имандры. Цель данной работы – уточнение методов реконструкции и характеристики роста сигов оз. Имандра за период их жизни с учетом современных условий обитания. В ходе работы решались следующие задачи: исследование современных особенностей морфологического строения чешуи сигов с выбором наиболее оптимального сектора чешуи для обратных расчетов длины; выбор оптимальной методики обратного расчета длины для исследуемых сигов.

## 2. Материал и методы

Материал в 2011-12 гг. собран в летне-осенний период в проливе между мысом Кукисьярк и островом Нурксуол (Большой Йокостровский), проливе Узкая Салма и районе губы Глубокая плеса Йокостровская Имандра (рис. 1).



Рис. 1. Карта-схема сбора материала в плесе Йокостровская Имандра, 2011-12 гг.:  
1 – пролив между мысом Кукисьярк и островом Нурксуол (Большой Йокостровский),  
2 – пролив Узкая Салма, 3 – р-н губы Глубокая

Рыбу отлавливали ставными жаберными донными сетями из нейлонового монофиламента стандартной длиной 25 м, высотой 1.5 м и размером ячеи 10, 12.5, 16, 22, 25, 30, 35, 38 и 45 мм, что обеспечивало вылов рыбы длиной от 5 см и более. Обработка материала проводилась по стандартной методике (Правдин, 1966). Для выделения внутривидовых форм у исследуемых сигов производился подсчет количества тычинок на первой жаберной дуге (Правдин, 1966; Решетников, 1980; Siwertsson et al., 2008).

В выборке было 243 экземпляра сига. Чешуя для исследования всегда бралась с одного и того же участка – с середины тела, под передней частью спинного плавника. Для определения возраста просматривалось под биноклем 4-6 чешуй от каждого сига (Галкин, 1958; Чугунова, 1959; Зиновьев, Мандрица, 2003; Чернова, Дгебугдзе, 2008). У 173 рыб выборки исследованы морфологические особенности чешуи с дальнейшим выбором оптимального сектора чешуи для обратных расчислений длины. Для этого с помощью окуляр-микрометра проводились дополнительные измерения ее продольного и поперечного диаметров, а также радиусов: переднего (базального) и переднего диагонального. Боковой и задний (каудальный) радиусы не измерялись; их находили путем деления значения поперечного диаметра на 2 и вычитания из значения продольного диаметра значения переднего радиуса соответственно (рис. 2). На основе этих измерений были определены:

$J$  – относительный размер чешуи, равный продольному диаметру ( $ab$ ) в процентах от длины тела ( $AC$ );

$B$  – отношение продольного диаметра ( $ab$ ) к поперечному ( $cd$ ) – характеризует форму (ширину) чешуи;

$br$  – передний радиус ( $bo$ ), выраженный в процентах от продольного диаметра чешуи ( $ab$ ), – показывает положение ядра чешуи (рис. 2) (Галкин, 1958; Чернова, Дгебугдзе, 2008).

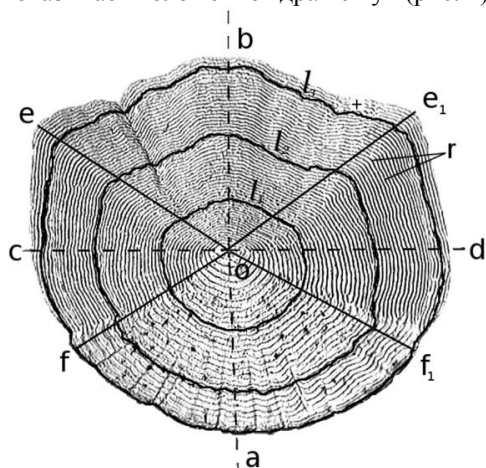


Рис. 2. Схема структуры чешуи трехгодовалого (четырёхлетнего) сига *Coregonus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра, 2011-12 гг. (по Галкину, 1958, с изменениями):  $o$  – центр,  $ab$  – продольный диаметр,  $cd$  – поперечный диаметр,  $bo$  – передний (базальный) радиус,  $eo$  и  $e_1o$  – передние диагональные радиусы,  $co$  и  $do$  – боковые радиусы,  $fo$  и  $f_1o$  – задние диагональные радиусы,  $oa$  – задний (каудальный) радиус,  $eo$  и  $e_1o$  – передний сектор,  $ecf$  и  $ecf_1$  – боковые сектора,  $fof_1$  – задний сектор,  $r$  – склериты,  $l_1, l_2, l_3$  – годовые зоны роста (по Смирнову, Смирновой-Залуми, 1993), + – незаконченный прирост

Для описания изменения секторов чешуи (переднего, бокового и заднего) относительно высоты тела рыбы с возрастом измеряли наибольшую высоту тела сигов ( $qh$ ), мм (Вовк, 1956; Чугунова, 1959). Подсчет склеритов каждого годового кольца и незаконченного прироста у исследуемых рыб выборки проводили по переднему радиусу чешуи.

Обратные расчисления были сделаны для 243 рыб. Расчисления велись по формуле Розы Ли (Чугунова, 1959; Брюзгин, 1969):

$$L_i = L_c(S_i/S_c) + a(1 - S_i/S_c), \quad (1)$$

где  $S_c$  – радиус чешуи данной рыбы в момент ее поимки;  $S_i$  – радиус чешуи этой особи в возрасте  $i$  лет;  $L_c$  – длина рыбы в момент поимки;  $L_i$  – длина рыбы в возрасте  $i$  лет;  $a$  – постоянная величина. Для характеристики темпов роста использована формула удельной скорости роста Шмальгаузена-Броди, учитывающая нарастание длины по сложным процентам (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клевезаль, 1976; Дгебугдзе, 2001):

$$C_i = \frac{\lg l_2 - \lg l_1}{0.4343(t_2 - t_1)}, \quad (2)$$

где  $C_i$  – удельная скорость роста;  $l_1, l_2$  – значения удельной скорости роста; 0,4343 – модуль перехода от натуральных логарифмов к десятичным;  $t_1, t_2$  – показатели времени от начала роста рыбы (от выхода из икры) до начала и конца отрезка времени, за который вычисляется удельная скорость роста. Описание периодов роста проводилось по формуле константы роста И.И. Шмальгаузена, предполагающей, что произведение удельной скорости роста на время, протекшее с начала роста, является постоянной величиной для отдельных периодов роста, на которые распадается развитие всякого живого (Шмальгаузен, 1935; Чугунова, 1959; Мина, Клевезаль, 1976):

$$C_{it} = \frac{\lg l_2 - \lg l_1}{0.4343(t_2 - t_1)} \times \frac{t_2 + t_1}{2}, \quad (3)$$

где  $C_{it}$  – константа роста;  $l_1, l_2, 0,4343, t_1, t_2$  – как к формуле (2).

### 3. Результаты и обсуждение

В наших уловах сига в основном были представлены одной формой – малотычинковой: с числом жаберных тычинок на первой дуге от 15 до 31 (в среднем  $23.1 \pm 0.2$ ), длина наибольшей тычинки в среднем составила  $10.3 \pm 0.2$  % от длины жаберной дуги (Решетников, 1980; Siwertsson et al., 2008). Преднерестовые скопления сига были представлены особями в возрасте от 1+ до 7+ лет, длиной 161-460 (в среднем  $263.8 \pm 3.6$ ) мм и массой 44-1660 ( $249.2 \pm 12.5$ ) г.

#### 3.1. Морфологические особенности чешуи

Чешуя малотычинкового сига циклоидная. По нашим наблюдениям, центральный склерит имеет овальную форму, чаще незамкнут; область центра содержит включения, которые напоминают участки разрушенного склерита (рис. 3а). Склериты имеются на всей поверхности чешуи, у исследуемых рыб они образуют чередующиеся комплексы из "концентрических" и следующих за ними "выклинивающих" ("срезанных") склеритов, которые формируют годовые зоны роста (рис. 3а) (Решетников, 1980; Смирнов, Смирнова-Залуми, 1993). Выклинивание склеритов начинается на границе бокового и заднего секторов чешуи и заканчивается на переднем секторе, поэтому здесь их большее число (рис. 3а). Это говорит о закладке и более интенсивном их росте в базальной части с вершины чешуи (Галкин, 1958). Также в переднем секторе чешуи наблюдается удвоение склеритов (рис. 3а, б). В переднем секторе склериты слабо волнистые (Галкин, 1958; Чернова, Дгебуадзе, 2008). Вдоль боковых секторов чешуи в результате утери склеритов расстояние между ними незначительно больше. Гораздо большие расстояния между склеритами наблюдаются на заднем секторе (рис. 3а), что, в первую очередь, объясняется дополнительной потерей некоторых склеритов на границе бокового и заднего секторов чешуи, они как бы "обрываются" (рис. 3а, в). Также боковой и задний радиусы чешуи у исследуемых рыб в первые два года имеют большие относительные размеры, по сравнению с передним радиусом (табл. 1).

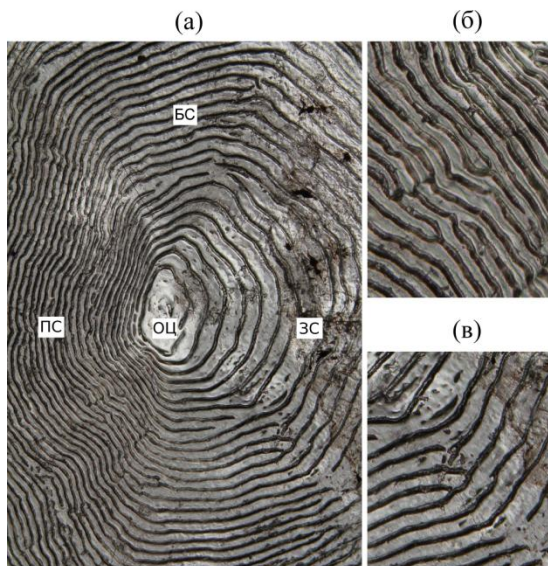


Рис. 3. Морфологические особенности чешуи (а), удвоение склеритов на переднем секторе чешуи (б) и "обрывание" склеритов на границе бокового и заднего секторов чешуи (в) малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра, в возрасте 3+ ( $AC = 265.0$  мм), 2012 г. ОЦ – область центра, ПС – передний сектор, БС – боковой сектор, ЗС – задний сектор. Увеличение: а – ок.  $10 \times$ , об.  $5 \times$ , б, в – ок.  $10 \times$ , об.  $20 \times$

Учитывая все вышеописанные особенности в распределении склеритов на чешуе малотычинкового сига Йокостровской Имандры, их подсчет правильнее вести по переднему радиусу.

У 98 % исследуемых рыб во взятой пробе чешуи встречалась чешуя с разрушенной центральной областью (рис. 4), она составляла от 50 до 70 % от пробы. Такой картины не наблюдалось у малотычинкового сига из условно-фоновых районов оз. Имандра – Бабинской Имандры и других водоемов фоновой зоны региона. Это, возможно, говорит о более неблагоприятных экологических условиях плеса Йокостровская Имандра.

В данном плесе также у 15 % выловленных сегов наблюдалось ерошение чешуи (рис. 5). Как известно, ерошение чешуи является основным симптомом при таких бактериальных заболеваниях рыб, как аэромоноз, лепидортоз и т.д. (Чернова, Дгебуадзе, 2008) и, возможно, свидетельствует о неблагоприятном бактериологическом режиме воды исследуемого плеса и ослабленном иммунитете рыб.



Рис. 4. Чешуя с разрушенной центральной областью малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра в возрасте 2+ ( $AC = 232.0$  мм), 2011-12 гг.  
Увеличение: ок.  $10\times$ , об.  $1.8\times$



Рис. 5. Ерошение чешуи на теле малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра (фотография П.М. Терентьева, 2012 г.)

### 3.2. Размерно-возрастные изменения морфологии чешуи

Относительный размер чешуи исследуемых рыб достоверно увеличивается с возрастом, при этом центр чешуи сдвигается к заднему (каудальному) краю ( $P > 0.95$ ) (табл. 1). Эти изменения происходят из-за различного роста переднего и заднего секторов чешуи сига в разном возрасте. Так, передний сектор чешуи, включающий передний и передний диагональный радиусы как относительно наибольшей высоты ( $qh$ ), так и длины тела ( $AC$ ), с возрастом увеличивается, при этом задний сектор, включающий, в нашем случае, измерения заднего радиуса – уменьшается ( $P > 0.95$ ) (табл. 2). Такие изменения заднего сектора чешуи с возрастом наиболее очевидны относительно наибольшей высоты тела исследуемых рыб.

Таблица 1. Относительный размер чешуи ( $J$ ), %, форма чешуи ( $B$ ) и относительное положение ядра чешуи ( $br$ ), % малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра, 2011-12 гг.

Возраст, лет	$J$	$br$	$B$
1+	$1.38 \pm 0.06$ (12)	$43.4 \pm 1.0$ (12)	$0.96 \pm 0.01$ (12)
2+	$1.46 \pm 0.07$ (9)	$47.3 \pm 1.4$ (9)	$0.95 \pm 0.03$ (9)
3+	$1.60 \pm 0.03$ (51)	$51.4 \pm 0.6$ (51)	$0.97 \pm 0.01$ (51)
4+	$1.65 \pm 0.03$ (39)	$54.9 \pm 1.4$ (39)	$0.99 \pm 0.03$ (39)
5+	$1.68 \pm 0.03$ (49)	$52.7 \pm 0.6$ (49)	$0.99 \pm 0.02$ (49)
6+	$1.81 \pm 0.04$ (9)	$57.1 \pm 0.9$ (9)	$0.98 \pm 0.03$ (9)
7+	$1.78 \pm 0.15$ (4)	$59.9 \pm 2.9$ (4)	$1.0 \pm 0.08$ (4)

Примечание. В таблице представлено среднее значение, его ошибка и число рыб (в скобках).

Что же касается бокового сектора чешуи сига, включающего боковой радиус, его размеры относительно наибольшей высоты тела увеличиваются до возраста 4+, затем начинают уменьшаться, относительно длины тела – они увеличиваются до возраста 6+ (табл. 1).

В результате роста рыбы увеличивается поверхность, которую надо покрыть чешуей. Естественно, что увеличивается передний сектор чешуи, который располагается внутри чешуйного кармана. В нашем случае, это можно отнести и к боковому сектору, который у исследуемых сегов располагается также внутри чешуйного кармана (рис. 6). Рост разных частей чешуи может также зависеть от эпидермиса вне чешуйного кармана, который бывает сильно развит (Чернова, Дгебуадзе, 2008).



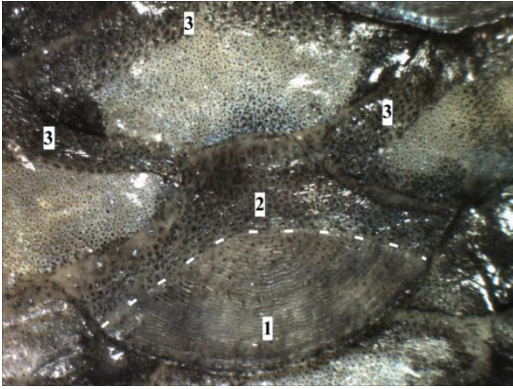


Рис. 6. Расположение чешуи в чешуйном кармане малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра в возрасте 6+ ( $AC = 464.0$  мм), 2012 г. 1 – задний (каудальный) сектор чешуи, 2 – чешуйный карман, 3 – чешуйные карманы прилегающих чешуй.  
Увеличение: а, б – ок.  $10 \times$ , об.  $1 \times$

Несмотря на описанные изменения роста секторов чешуи, форма чешуи ( $B$ ) исследуемых сигов остается постоянной на протяжении всей жизни рыб, т.е. пропорции продольного диаметра чешуи к поперечному диаметру с возрастом практически не меняются (табл. 1).

В основе обратных расчислений длины лежит утверждение о наличии связи между длиной тела и размерами чешуи. Мы определили корреляцию размеров чешуи по рассматриваемым радиусам с длиной ( $AC$ ) малотычинкового сига. Из табл. 3 видно, что наиболее сильно связаны с длиной тела размеры чешуи по переднему и переднему диагональному радиусу. У исследуемых сигов во всех возрастах по переднему и переднему диагональному радиусу чешуи число годовых колец одно и то же, поэтому мы выбираем тот радиус для обратных расчислений, по которому связь "длина рыбы – размер чешуи" самая высокая. В нашем случае, это передний диагональный радиус ( $r = 0.91$ ). Также анализ исследованной нами чешуи показал, что на переднем диагональном радиусе чешуи возможно более четкое фиксирование годовых зон у исследуемых рыб (рис. 7).

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между длиной ( $AC$ ), мм тела и размерами чешуи по различным радиусам малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра, 2011-12 гг.

Радиусы	$r$	$n$
Передний	0.90	173
Передний диагональный	0.91	173
Боковой	0.83	173
Задний	0.89	173



Рис. 7. Годовые зоны роста ( $l_1, l_2, l_3$ ) в районе переднего диагонального радиуса чешуи малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра, в возрасте 3+ ( $AC = 265.0$  мм), 2012 г. Увеличение: ок.  $10 \times$ , об.  $5 \times$

### 3.3. Рост

Зависимость между размерами тела ( $AC$ ) и чешуи малотычинкового сига лучше описывается уравнением линейной регрессии  $L_n = 111.60 + 5.92R_n$  ( $n = 243$ ) (рис. 8). Линия регрессии не проходит через начало координат, поэтому предпочтительнее использовать для обратных расчислений длины формулу Р. Ли (метод регрессии) (Брюзгин, 1969). Отсюда находим формулу для обратного расчисления длины рыб:  $L_i = 111.60 + (L_n - 111.60) \times (R_i/R_n)$ . Результаты обратных расчислений длины по регрессионному методу приведены в табл. 4, где "феномен" Розы Ли не проявляется.

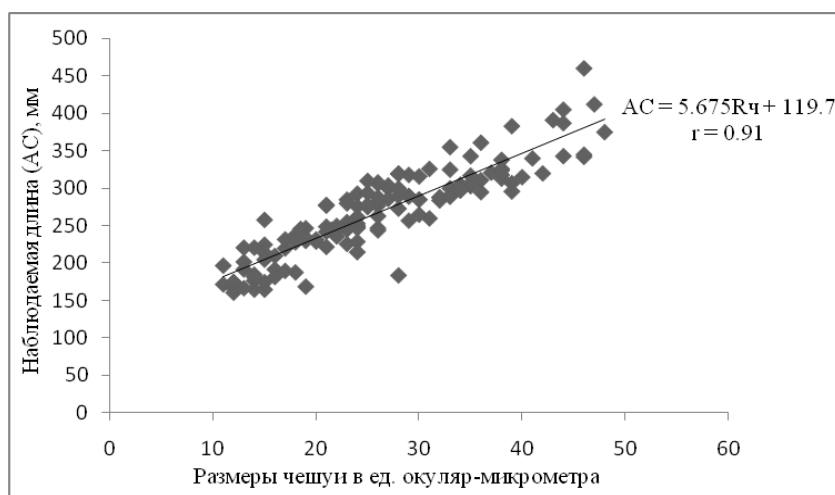


Рис. 8. Линейная зависимость длины тела (АС) малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра от размеров переднего диагонального радиуса чешуи, 2011-12 гг.

По нашим данным, у исследуемых сига с 1 по 5 год отсутствует компенсаторный рост, так как изменчивость в длине тела рыб с возрастом увеличивается (табл. 5), что, возможно, приводит к неодновременному наступлению созревания рыб. Значения коэффициента вариации снижаются на 6 и 7-й год жизни – после массового нереста сига (см. ниже).

Самый высокий темп роста был характерен для первого года жизни сига (табл. 4). Начиная со второго года, идет снижение значений как средних годовых приростов, так и удельной скорости роста рыб. То же самое можно сказать и о количестве сформированных склеритов в каждом годовом кольце у исследуемых сига (табл. 6).

У изученных нами сига половые различия в темпе роста не наблюдались (табл. 7). Значения константы роста по Шмальгаузену ( $Cl$ ) у обоих полов увеличиваются с 1 по 5-й год (табл. 7), что, возможно, соответствует периоду быстрого роста сига (Шмальгаузен, 1935; Чугунова, 1959). Затем происходит постепенное снижение значений константы роста (период медленного роста). При этом созревающие самцы сига наблюдались в выборке в возрасте от 3+ и до 6+, самки – от 4+ до 7+, массовый нерест происходил в возрасте 4+ и 5+ соответственно.

Таким образом, выявить влияние наступления полового созревания на темпы линейного роста малотычинковых сига Йокостровской Имандры при сравнении усредненных показателей сложно из-за неодновременного растянутого созревания и неежегодности нереста (Решетников, 1966; 1980; Решетников, Богданов, 2011; Шарова, Лукин, 2000). Поэтому мы проанализировали отдельно особенности роста самцов сига в возрасте 3+, 4+ и самок сига в возрасте 4+ и 5+, готовящихся к нересту в текущем году, подразумевая, что они созревают впервые, и пропускающих его (табл. 8).

Готовящиеся к нересту самцы в возрасте 3+ росли достоверно быстрее не нерестящихся на протяжении всей жизни. В итоге особи, готовящиеся к нересту, имели большие наблюдаемые длины по сравнению с не нерестящимися (табл. 8). В возрасте 4+ рост участвующих и не участвующих в нересте сига в основном достоверно не отличался (табл. 8), что также характерно и для самок сига в возрасте 5+. Среднее количество склеритов текущего года у впервые нерестящихся сига во всех возрастах достоверно не отличалось от количества склеритов у не нерестящихся рыб (табл. 8).

Таким образом, прямых данных о замедлении темпов роста в связи с созреванием гонад у сига из исследуемых выборок нет, что также отмечалось Ю.С. Решетниковым (1966) для сига малокормных озер Лапландского заповедника. Он указывал на наличие у самцов и самок сига, после массового их созревания, чередования годов быстрого и медленного роста. У сига плеса Йокостровская Имандра 2011-12 гг. чередования годов быстрого и медленного роста не наблюдается. Это, возможно, связано с тем, что большая часть участвующих в нересте (III-IV стадия развития гонад) экземпляров были впервые нерестящимися, и в условиях эвтрофирования озера обеспеченность пищей достаточна для быстрого восполнения энергетических затрат.

При исследовании впервые нерестящихся сига была выявлена закономерность: чем выше темпы роста рыб, тем в более раннем возрасте они созревают (табл. 8). Описываемая зависимость является одной из форм связи между темпом роста и скоростью полового созревания, описанная у рыб в природных условиях (Никольский, 1956; Земская, 1964; Кошелев, 1971; Решетников, 1980; Trudel et al., 2000).

Вышеописанные особенности и закономерности темпов линейного роста сига Йокостровской Имандры близки к таковым малотычинкового сига из условно-фоновых районов оз. Имандра – Бабинской Имандры (Зубова, Кашулин, 2013).

Таблица 5. Значения коэффициента корреляции расчисленной длины ( $AC$ ) малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра в разном возрасте, 2011-12 гг.

–	$l_1$	$l_2$	$l_3$	$l_4$	$l_5$	$l_6$	$l_7$
$C_v$	6.45	9.54	11.52	11.96	14.16	12.32	12.02

Таблица 6. Среднее количество склеритов в каждом годовом кольце малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра, 2011-12 гг.

Возраст, годы	1	2	3	4	5	6	7
–	$13.9 \pm 0.2$	$13.8 \pm 0.3$	$13.0 \pm 0.3$	$13.0 \pm 0.4$	$12.4 \pm 0.5$	$12.2 \pm 1.0$	$12.9 \pm 2.0$

Примечание. Как к табл. 4.

Таблица 7. Средние значения расчисленной длины ( $AC$ ), мм, удельной скорости роста ( $C_l$ ) и константы роста по Шмальгаузену ( $C_{ll}$ ) малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра, 2011-12 гг.

Возраст, годы	1	2	3	4	5	6	7	$n$
Самцы								
Среднее	153.7	187.6	220.1	249.0	281.2	308.6	–	106
Прирост	32.9	32.5	28.9	32.2	27.4	–		
$C_l$	0.20	0.16	0.12	0.12	0.09	–		
$C_{ll}$	0.30	0.40	0.43	0.55	0.51	–		
Самки								
Среднее	154.5	189.9	224.4	256.9	286.5	307.4	325.1	133
Прирост	35.4	34.5	32.5	29.6	20.9	17.7		
$C_l$	0.21	0.17	0.14	0.11	0.07	0.06		
$C_{ll}$	0.31	0.42	0.47	0.49	0.39	0.36		

#### 4. Заключение

При исследовании морфологических особенностей чешуи малотычинкового сига Йокостровской Имандры было выявлено, что различные сектора данной минерализованной структуры в течение жизни относительно высоты и длины тела растут неодинаково: передний и боковой сектора чешуи увеличиваются с возрастом, задний сектор – уменьшается. При этом форма чешуи остается постоянной. Подсчет склеритов на чешуе правильнее вести по переднему (базальному) радиусу, так как здесь их максимальное число. Размеры годовых колец рекомендуется снимать с переднего диагонального радиуса чешуи.

По нашим данным, зависимость между размерами тела и чешуи малотычинкового сига описывается уравнением линейной регрессии. Регрессионный метод обратных расчислений длины ( $AC$ ) может быть рекомендован как оптимальный при исследованиях линейного темпа роста сига Йокостровской Имандры.

Вариабельность в длине тела сигов увеличивается с возрастом и достигает максимальных значений на 5-й год жизни, что, возможно, приводит к неодновременному наступлению созревания сигов. Компенсаторный рост наблюдается на 6 и 7-й годы жизни – после массового созревания самцов и самок.

Самые высокие значения скорости роста характерны для первого года жизни сигов, что также характерно и для количества сформированных склеритов в этот год. Период снижения темпа роста рыб наступает после массового их нереста. Для впервые нерестящихся сигов за исследуемый период более высокие темпы роста приводят к более раннему возрасту вступления в нерестовое стадо.



Таблица 2. Изменение величины переднего, переднего диагонального, бокового и заднего радиусов чешуи относительно максимальной высоты ( $qh$ ) и длины ( $AC$ ) тела, % с возрастом малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра, 2011-12 гг.

–	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
относительно $qh$							
Передний	3.15 ± 0.24 (12)	3.40 ± 0.25 (9)	3.77 ± 0.12 (51)	4.02 ± 0.11 (39)	3.94 ± 0.10 (49)	4.12 ± 0.18 (9)	4.39 ± 0.53 (4)
Передний диагональный	3.92 ± 0.22 (12)	4.02 ± 0.22 (9)	4.26 ± 0.11 (51)	4.43 ± 0.10 (39)	4.35 ± 0.09 (49)	4.51 ± 0.18 (9)	4.87 ± 0.39 (4)
Боковой	3.76 ± 0.20 (12)	3.86 ± 0.18 (9)	3.87 ± 0.09 (51)	3.89 ± 0.15 (39)	3.77 ± 0.09 (49)	3.66 ± 0.15 (9)	3.68 ± 0.25 (4)
Задний	4.04 ± 0.13 (12)	3.73 ± 0.13 (9)	3.51 ± 0.08 (51)	3.50 ± 0.08 (39)	3.48 ± 0.07 (49)	3.03 ± 0.08 (9)	2.94 ± 0.36 (4)
относительно $AC$							
Передний	0.60 ± 0.04 (12)	0.70 ± 0.05 (9)	0.83 ± 0.02 (51)	0.90 ± 0.02 (39)	0.89 ± 0.02 (49)	1.04 ± 0.03 (9)	1.08 ± 0.13 (4)
Передний диагональный	0.75 ± 0.03 (12)	0.81 ± 0.05 (9)	0.93 ± 0.02 (51)	0.99 ± 0.02 (39)	0.98 ± 0.02 (49)	1.13 ± 0.03 (9)	1.18 ± 0.08 (4)
Боковой	0.72 ± 0.03 (12)	0.77 ± 0.03 (9)	0.83 ± 0.01 (51)	0.86 ± 0.03 (39)	0.86 ± 0.02 (49)	0.92 ± 0.02 (9)	0.89 ± 0.02 (4)
Задний	0.78 ± 0.02 (12)	0.76 ± 0.03 (9)	0.77 ± 0.01 (51)	0.75 ± 0.02 (39)	0.79 ± 0.01 (49)	0.77 ± 0.02 (9)	0.71 ± 0.04 (4)

Примечание. Как к табл. 1.

Таблица 4. Результаты обратного расчисления длины ( $AC$ ) по методу регрессии, значения удельной скорости роста ( $C_l$ ) малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра, 2011-12 гг.

Возраст, лет	$l_1$	$l_2$	$l_3$	$l_4$	$l_5$	$l_6$	$l_7$	$n$
1+	154.6 ± 2.2	–	–	–	–	–	–	12
2+	149.8 ± 1.9	180.0 ± 3.0	–	–	–	–	–	35
3+	158.3 ± 1.3	196.4 ± 2.2	230.7 ± 3.2	–	–	–	–	69
4+	151.8 ± 1.2	186.9 ± 2.2	219.3 ± 3.1	254.6 ± 3.7	–	–	–	58
5+	155.0 ± 1.1	187.4 ± 2.3	220.4 ± 3.7	256.6 ± 4.6	289.0 ± 5.8	–	–	51
6+	155.3 ± 1.7	181.7 ± 3.6	211.3 ± 4.7	254.6 ± 8.9	289.8 ± 11.0	319.5 ± 11.8	–	11
7+	147.3 ± 1.2	171.7 ± 1.9	198.2 ± 5.0	223.3 ± 7.0	252.7 ± 7.5	289.1 ± 11.0	325.1 ± 15.5	7
Среднее	154.0 ± 0.6	188.1 ± 1.2	222.4 ± 1.8	253.7 ± 2.7	285.5 ± 4.8	307.7 ± 8.9	325.1 ± 15.5	243
Прирост		34.1	34.3	31.3	31.8	22.2	17.4	
$C_l$		0.20	0.17	0.13	0.12	0.07	0.06	

Примечание. В таблицах представлено среднее значение и его ошибка.

Таблица 8. Сравнение темпа линейного роста нерестящихся (III, IV стадия зрелости) и не нерестящихся (II, II-III стадия зрелости) особей малотычинкового сига *C. lavaretus lavaretus* плеса Йокостровская Имандра в разном возрасте, 2011-12 гг.

–	Стадия зрелости	Расчисленная длина рыб (AC), мм						Наблюдаемая длина (AC), мм	n
		$l_1$	$l_2$	$l_3$	$l_4$	$l_5$	$l_6$		
Возраст		3+							
Самцы	II	155.8 ± 1.6	189.8 ± 2.5	222.4 ± 3.7	<b>8.2 ± 0.7</b>	–	–	242.8 ± 5.4	34
	III, IV	169.4 ± 3.1	224.4 ± 1.7	273.0 ± 6.4	<b>11.2 ± 0.9</b>	–	–	301.4 ± 5.4	5
	<i>t</i>	<u>3.09</u>	<u>5.19</u>	<u>4.99</u>	1.57	–	–	<u>4.87</u>	–
Возраст		4+							
Самцы	II	149.4 ± 2.3	178.5 ± 3.2	208.8 ± 4.9	242.6 ± 6.7	<b>9.4 ± 0.9</b>	–	265.4 ± 7.3	21
	III, IV	155.2 ± 2.8	194.4 ± 4.3	230.3 ± 6.8	268.8 ± 5.6	<b>8.4 ± 1.3</b>	–	284.3 ± 8.5	6
	<i>t</i>	1.27	<u>2.48</u>	<u>2.15</u>	2.01	0.50	–	1.15	–
Самки	II	151.9 ± 1.6	190.2 ± 2.9	224.2 ± 4.2	260.5 ± 4.7	<b>8.1 ± 0.8</b>	–	278.2 ± 5.1	29
	III, IV	172.7	227.8	252.3	276.8	<b>6.0</b>	–	289.0	1
	<i>t</i>	–	–	–	–	–	–	–	–
Возраст		5+							
Самки	II	154.1 ± 1.4	186.3 ± 3.8	220.2 ± 4.5	256.8 ± 6.5	287.5 ± 7.6	<b>7.0 ± 0.9</b>	304.4 ± 8.9	21
	III, IV	159.4 ± 1.9	197.1 ± 6.2	233.8 ± 12.3	272.1 ± 12.2	305.8 ± 16.3	<b>6.4 ± 1.1</b>	321.6 ± 16.5	10
	<i>t</i>	<u>2.20</u>	1.56	1.28	1.22	1.16	0.40	1.00	–

Примечание. В таблице представлено среднее значение и его ошибка, жирным выделено среднее количество склеритов, которое образовалось в текущем году, *t* – коэффициент Стьюдента, линиями подчеркнуты достоверные различия (одной –  $P > 0.5$ , двумя –  $P > 0.9$ , пунктиром –  $P > 0.99$ ).

Литература

- Casselmann J.M. Growth and relative size of calcified structures of fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, N 119, p. 673-688, 1990.
- Trudel M., Tremblay A., Schetagne R., Rasmussen J.B. Estimating food consumption rates of fish using a mercury mass balance model. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Sciences*, № 57, p. 414-428, 2000.
- Siwertsson A., Knudsen R., Amundsen P.-A. Temporal stability in gill raker numbers of subarctic European whitefish populations. *Advanc. Limnol.*, N 63, p. 229-240, 2008.
- Van Oosten J. The whitefishes (*Coregonus clupeaformis*). A study of the scales of whitefishes of known ages. *Zoologica*, II, N 17, p. 381-412, 1923.
- Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. Под ред. Т.И. Моисеенко. М., Наука, 403 с., 2002.
- Брюзгин В.Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев, Наукова думка, 188 с., 1969.
- Беляева Г.В., Чижиков В.В., Воробьева Д.Г., Дольник Т.В., Косинова Т.Р. Комплексное изучение и охрана оз. Имандра. *Науч.-исслед. отчет. Фонды КНЦ РАН. Апатиты*, 339 с., 1972.
- Владимирская М.И. Сиги бассейна оз. Имандра. *Вопросы ихтиологии*, № 6, с. 136-148, 1956.
- Вовк Ф.И. О методике реконструкции рыб по чешуе. *Труды биол. ст. "Борок" АН СССР*, вып. 2, с. 351-392, 1956.
- Галкин Г.Г. Атлас чешуи пресноводных костистых рыб. *Изв. Всес. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*, т. 46, 105 с., 1958.
- Галкин Г.Г., Колюшев А.А., Покровский В.В. Ихтиофауна водохранилищ и озер Мурманской области. *Рыбы Мурманской области. Условия обитания, жизнь и промысел*. Мурманск, ПИПРО, с. 177-193, 1966.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Рост леща в водоемах разных широт. *Изменчивость рыб пресноводных экосистем*. М., Наука, с. 74-92, 1979.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М., Наука, 276 с., 2001.
- Земская К.А. Методика изучения биологических свойств популяций рыб и их изменений. *Труды ВНИРО*, т. 50, с. 39-44, 1964.
- Зиновьев Е.А., Мандрица С.А. Методы исследования пресноводных рыб. Учеб. пособие. Пермь, Пермский гос. ун-т, 113 с., 2003.
- Зубова Е.М., Кашулин Н.А. Особенности и закономерности темпа роста сига Бабинской Имандры в различных условиях антропогенной нагрузки. *Тр. междунар. науч.-практ. конф. "Современные проблемы водохранилищ и их водосборов"*. Пермь, Перм. гос. нац. исслед. ун-т, т. 3, с. 109-114, 2013.
- Зубова Е.М. Рост сига губы Молочная плеса Бабинская Имандра. *Мат. I науч. школы молодых ученых и специалистов по рыб. хоз-ву и экологии, посвященной 100-летию проф. П.А. Моисеева "Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов"*. М., ВНИРО, с. 365, 2013.
- Кошелев Б.В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания у рыб. *Закономерности роста и созревания рыб*. М., Наука, с. 186-218, 1971.
- Крогиус Ф.В. Предварительный отчет о работе экспедиции на Умбозере и оз. Имандра летом 1930 г. *Тр. Ленингр. науч.-исслед. ихтиол. ин-та*, с. 13-25, 1931.
- Лукин А.А., Шарова Ю.Н., Прищепа Б.Ф. Влияние промысла на состояние популяций сига *Coregonus lavaretus* L. в оз. Имандра. *Вопросы ихтиологии*, т. 46, № 5, с. 383-391, 2006.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М., Наука, 291 с., 1976.
- Мина М.В. Задачи и методы изучения рыб в природных условиях. В кн.: *Современные проблемы ихтиологии*. М., Наука, с. 177-195, 1981.
- Моисеенко Т.И. Влияние на рыб загрязнения субарктического водоема (на примере оз. Имандра) Дис. ...канд. биол. наук. Л., ГосНИОРХ, 228 с., 1983.
- Моисеенко Т.И. Закисление и загрязнение тяжелыми металлами поверхностных вод Кольского Севера. *Апатиты, КНЦ РАН*, 47 с., 1991.
- Моисеенко Т.И. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. *Апатиты, КНЦ РАН*, 261 с., 1997.
- Моисеенко Т.И. Морфофизиологические перестройки организма рыб под влиянием загрязнения (в свете теории Шварца). *Экология*, № 6, с. 463-313, 2000.
- Моисеенко Т.И. Изменение стратегии жизненного цикла рыб под воздействием хронического загрязнения вод. *Экология*, № 1, с. 50-60, 2002.

- Моисеенко Т.И., Лукин А.А.** Патологии рыб в загрязняемых водоемах Субарктики и их диагностики. *Вопросы ихтиологии*, т. 39, № 4, с. 535-547, 1999.
- Моисеенко Т.И., Яковлев В.А.** Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. *Л., Наука*, 219 с., 1990.
- Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб. *М., Наука*, 380 с., 1956.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. *М., Пищ. пром-ть*, 376 с., 1966.
- Решетников Ю.С.** Особенности роста и созревания сегов в водоемах Севера. *Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М., Наука*, с. 93-155, 1966.
- Решетников Ю.С.** Экология и систематика сеговых рыб. *М., Наука*, 301 с., 1980.
- Решетников Ю.С., Богданов В.Д.** Особенности воспроизводства сеговых рыб. *Вопросы ихтиологии*, т. 51, № 4, с. 502-525, 2011.
- Решетников Ю.С., Терещенко В.Г., Лукин А.А.** Динамика рыбной части сообщества в изменяющихся условиях обитания (на примере оз. Имандра). *Рыбное хоз-во*, № 6, с. 48-51, 2011.
- Решетников Ю.С., Попова О.А.** Функционирование и восстановление северных экосистем. *Сб. науч. ст. "Экологические проблемы северных регионов и пути их решения". Апатиты, КНЦ РАН*, ч. 1, с. 219-224, 2012.
- Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С.** Формирование годовых зон роста на чешуе байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius*. *Вопросы ихтиологии*, т. 33, № 1, с. 121-129, 1993.
- Терентьев П.М., Кашулин Н.А.** Современное состояние ихтиофауны Бабинской Имандры. *Сб. науч. ст. "Экологические проблемы северных регионов и пути их решения". Апатиты, КНЦ РАН*, ч. 1, с. 235-239, 2012.
- Хуршут Э.Э.** К методике обратного вычисления темпа роста рыб с использованием регрессионной зависимости между размерами тела и чешуи. *Сохранение биоразнообразия на особо охраняемых территориях Узбекистана. Ташкент*, с. 122-124, 2000.
- Хуршут Э.Э.** Морфология чешуи и рост корейской востробрюшки (*Hemiculter leucisculus* Basilewsky) в водоемах среднего течения реки Сырдарья. *Selevinia, Казахстанский зоологический ежегодник, Алматы*, с. 29-34, 2003.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б.** Новые данные по биологии омуля *Coregonus subautumnalis* бассейна реки Пенжины. *Вопросы ихтиологии*, т. 32, № 2, с. 42-52, 1992.
- Чернова О.Ф., Дгебуадзе Ю.Ю.** Архитектоника чешуи костистых рыб и ее диагностическое значение. *М., Наука*, 136 с., 2008.
- Чугунова Н.И.** Руководство по изучению возраста и роста рыб. *М., АН СССР*, 164 с., 1959.
- Шарова Ю.Г., Лукин А.А.** Система воспроизводства сига *Coregonus lavaretus* в условиях многофакторного загрязнения. *Вопросы ихтиологии*, т. 40, № 3, с. 425-428, 2000.
- Шмальгаузен И.И.** Определение основных понятий и методика исследования роста. *Рост животных. М.-Л.*, с. 8-60, 1935.

## References

- Casselman J.M.** Growth and relative size of calcified structures of fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, N 119, p. 673-688, 1990.
- Trudel M., Tremblay A., Schetagne R., Rasmussen J.B.** Estimating food consumption rates of fish using a mercury mass balance model. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Sciences*, № 57, p. 414-428, 2000.
- Siwertsson A., Knudsen R., Amundsen P.-A.** Temporal stability in gill raker numbers of subarctic European whitefish populations. *Advanc. Limnol.*, N 63, p. 229-240, 2008.
- Van Oosten J.** The whitefishes (*Coregonus clupeaformis*). A study of the scales of whitefishes of known ages. *Zoologica*, II, N 17, p. 381-412, 1923.
- Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра [Anthropogenic modifications of the Lake Imandra ecosystem]. Под ред. Т.И. Моисеенко. *М., Наука*, 403 с., 2002.
- Bryuzgin V.L.** Metody izucheniya rosta ryib po cheshue, kostyam i otolitam [Methods of fish growth study based on scales, bones and otoliths]. *Kiev, Naukova dumka*, 188 p., 1969.
- Belyaeva G.V., Chizhikov V.V., Vorob'eva D.G., Dolnik T.V., Kosinova T.R.** Kompleksnoe izuchenie i ohrana oz. Imandra [Integrated study and protection of the Lake Imandra]. *Nauch.-issled. otchet. Fondyi KNTs RAN. Apatity*, 339 p., 1972.
- Vladimirskaaya M.I.** Cigi basseyna oz. Imandra [Whitefish of the Lake Imandra basin]. *Vopr. ihtologii*, N 6, p. 136-148, 1956.
- Vovk F.I.** O metodike rekonstruktsii ryib po cheshue [On the scale-based reconstruction of fish]. *Trudy biol. st. "Borok" AN SSSR*, iss. 2, p. 351-392, 1956.

- Galkin G.G.** Atlas cheshui presnovodnykh kostistykh ryib [Atlas of scales of freshwater bony fishes]. Izv. Vses. NII ozer. i rech. ryib. hoz-va, v. 46, 105 p., 1958.
- Galkin G.G., Kolyushev A.A., Pokrovskiy V.V.** Ihtiofauna vodohranilish i ozer Murmanskoy oblasti [Ichthyofauna of lakes and reservoirs of the Murmansk region]. Ryiby Murmanskoy oblasti. Usloviya obitaniya, zhizn i promysel. Murmansk, PINRO, p. 177-193, 1966.
- Dgebuadze Yu.Yu.** Rost lescha v vodoemah raznykh shirot. Izmenchivost ryib presnovodnykh ekosistem [Growth of bream in water bodies at various latitudes]. M., Nauka, p. 74-92, 1979.
- Dgebuadze Yu.Yu.** Ekologicheskie zakonomernosti izmenchivosti rosta ryib [Environmental regularities of variability patterns of fish growth]. M., Nauka, 276 p., 2001.
- Zemskaya K.A.** Metodika izucheniya biologicheskikh svoystv populyatsiy ryib i ih izmeneniy [The method for studying the biological properties of fish populations and their changes]. Trudy VNIRO, v. 50, p. 39-44, 1964.
- Zinov'ev E.A., Mandritsa S.A.** Metody issledovaniya presnovodnykh ryib [Methods of study of freshwater fish]. Ucheb. posobie. Perm, Permskiy gos. un-t, 113 p., 2003.
- Zubova E.M., Kashulin N.A.** Osobennosti i zakonomernosti tempa rosta siga Babinskoy Imandry v razlichnykh usloviyakh antropogennoy nagruzki [Features and patterns of growth rate of whitefish of the Lake Babinskaya Imandra under conditions of various anthropogenic loads]. Tr. mezhdunar. nauch.-prakt. konf. "Sovremennyye problemy vodohranilish i ih vodosborov". Perm, Perm. gos. nats. issled. un-t, v. 3, p. 109-114, 2013.
- Zubova E.M.** Rost siga guby Molochnaya plesa Babinskaya Imandra [Growth of whitefish of Molochnaya Bay of the Lake Babinskaya Imandra]. Mat. Pervoy nauch. shkoly molodykh uchenykh i spetsialistov po ryib. hoz-vu i ekologii, posvyaschennoy 100-letiyu prof. P.A. Moiseeva "Aktualnyye voprosy ratsionalnogo ispolzovaniya vodnykh biologicheskikh resursov". M., VNIRO, p. 365, 2013.
- Koshelev B.V.** Nekotorye zakonomernosti rosta i vremeni nastupleniya pervogo ikrometaniya u ryib [Some regularities of growth and the time of occurrence of the first spawning fish]. Zakonomernosti rosta i sozrevaniya ryib. M., Nauka, p. 186-218, 1971.
- Krogus F.V.** Predvaritelnyy otchet o rabote ekspeditsii na Umbozere i oz. Imandra letom 1930 g [Draft report on expedition to the Lake Umbozero and Lake Imandra in summer 1930]. Tr. Leningr. nauch.-issled. ihtiolog. in-ta, p. 13-25, 1931.
- Lukin A.A., Sharova Yu.N., Prischepa B.F.** Vliyaniye promysla na sostoyaniye populyatsiy siga *Coregonus lavaretus* L. v oz. Imandra [Impact of fishery on population of whitefish *Coregonus lavaretus* L. in the Lake Imandra]. Voprosy ihtiologii, v. 46, N 5, p. 383-391, 2006.
- Mina M.V., Klevezal G.A.** Rost zhivotnykh [Animal growth]. M., Nauka, 291 p., 1976.
- Mina M.V.** Zadachi i metody izucheniya ryib v prirodnykh usloviyakh [Tasks and methods of studying fish in natural environment]. V kn.: Sovremennyye problemy ihtiologii. M., Nauka, p. 177-195, 1981.
- Moiseenko T.I.** Vliyaniye na ryib zagryazneniya subarkticheskogo vodoema (na primere oz. Imandra) [Effects of pollution on fish of a subarctic water body (by the example of the Lake Imandra)]. Dis. ... kand. biol. nauk. L., GosNIORH, 228 p., 1983.
- Moiseenko T.I.** Zakisleniye i zagryazneniye tyazhelyimi metallami poverhnostnykh vod Kolskogo Severa [Acidification and heavy metal contamination of surface waters in the Kola North]. Apatity, KNTs RAN, 47 p., 1991.
- Moiseenko T.I.** Teoreticheskie osnovy normirovaniya antropogennykh nagruzok na vodoemy Subarktiki [Theoretical basis for standards of anthropogenic loads on water bodies of the Subarctic]. Apatity, KNTs RAN, 261 p., 1997.
- Moiseenko T.I.** Morfofiziologicheskie perestroyki organizma ryib pod vliyaniem zagryazneniya (v svete teorii Shvartsa) [Morpho-physiological changes in fish under conditions of pollution (after Schwarz theory)]. Ekologiya, N 6, p. 463-313, 2000.
- Moiseenko T.I.** Izmeneniye strategii zhiznennogo tsikla ryib pod vozdeystviem hronicheskogo zagryazneniya vod [Change of lifecycle strategy of fish under conditions of chronic water pollution]. Ekologiya, N 1, p. 50-60, 2002.
- Moiseenko T.I., Lukin A.A.** Patologii ryib v zagryaznyaemykh vodoemah Subarktiki i ih diagnostiki [Fish pathologies in polluted water bodies of the Subarctic and their diagnostics]. Voprosy ihtiologii, v. 39, N 4, p. 535-547, 1999.
- Moiseenko T.I., Yakovlev V.A.** Antropogennyye preobrazovaniya vodnykh ekosistem Kolskogo Severa [Anthropogenic changes in water ecosystems of the Kola North]. L., Nauka, 219 p., 1990.
- Nikolskiy G.V.** Teoriya dinamiki stada ryib [The theory of herd fish dynamics]. M., Nauka, 380 p., 1956.
- Pravdin I.F.** Rukovodstvo po izucheniyu ryib [Guidelines for fish studies]. M., Pisch. prom-t, 376 p., 1966.



- Reshetnikov Yu.S.** Osobennosti rosta i sozrevaniya sigov v vodoemah Severa. Zakonomernosti dinamiki chislennosti ryib Belogo morya i ego basseyna [Features of growth and maturation of whitefish in water bodies of the North. Laws of fish population dynamics in the White Sea and its basin]. М., Nauka, p. 93-155, 1966.
- Reshetnikov Yu.S.** Ekologiya i sistematika sigovyih ryib [Ecology and systematics of whitefishes]. М., Nauka, 301 p., 1980.
- Reshetnikov Yu.S., Bogdanov V.D.** Osobennosti vosproizvodstva sigovyih ryib [Features reproduction of whitefish]. Voprosy ihtiologii, v. 51, N 4, p. 502-525, 2011.
- Reshetnikov Yu.S., Tereschenko V.G., Lukin A.A.** Dinamika ryibnoy chasti soobschestva v izmenyayuschih usloviyah obitaniya (na primere oz. Imandra) [Dynamics of fish community under changing environment (by example of the Lake Imandra)]. Ryibnoe hoz-vo, N 6, p. 48-51, 2011.
- Reshetnikov Yu.S., Popova O.A.** Funktsionirovanie i vosstanovlenie severnyih ekosistem [Functioning and restoration of northern ecosystems]. Sb. nauch. st. "Ekologicheskie problemy severnyih regionov i puti ih resheniya". Apatityi, KNTs RAN, ch. 1, p. 219-224, 2012.
- Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S.** Formirovanie godovyih zon rosta na cheshue baykalskogo omulya *Coregonus autumnalis migratorius* [Forming of annual growth areas on scales of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius*]. Voprosy ihtiologii, v. 33, N 1, p. 121-129, 1993.
- Terent'ev P.M., Kashulin N.A.** Sovremennoe sostoyanie ihtiofauny Babinskoy Imandryi [Current state of ichthyofauna of the Lake Babinskaya Imandra]. Sb. nauch. st. "Ekologicheskie problemy severnyih regionov i puti ih resheniya". Apatityi, KNTs RAN, ch. 1, p. 235-239, 2012.
- Hurshut E.E.** K metodike obratnogo vyichisleniya tempa rosta ryib s ispolzovaniem regressionnoy zavisimosti mezhdru razmerami tela i cheshui [The method of back calculations the growth rate of the fish using a regression relationship between body size and scale]. Cokhranenie bioraznoobraziya na osobo ohranyaemyih territoriyah Uzbekistana. Tashkent, p. 122-124, 2000.
- Hurshut E.E.** Morfologiya cheshui i rost koreyskoy vostrobryushki (*Hemiculter leucisculus Basilewsky*) v vodoemah srednego techeniya reki Syirdarya [Scale morphology and growth of sawbelly (*Hemiculter leucisculus Basilewsky*) in water bodies of the Middle Syr-Darya]. Selevinia, Kazahstanskiy zoologicheskii ezhegodnik, Almaty, p. 29-34, 2003.
- Chereshnev I.A., Skopets M.B.** Novyie dannye po biologii omulya *Coregonus subautumnalis* basseyna reki Penzhiny [New data on biology of omul *Coregonus subautumnalis* of the Penzhina river basin]. Voprosy ihtiologii, v. 32, N 2, p. 42-52, 1992.
- Chernova O.F., Dgebuadze Yu.Yu.** Arhitektonika cheshui kostistyih ryib i ee diagnosticheskoe znachenie [Architectonics of scale of bony fishes and its diagnostic importance]. М., Nauka, 136 p., 2008.
- Chugunova N.I.** Rukovodstvo po izucheniyu vozrasta i rosta ryib [Guidelines for studies of fish ages and growth]. М., AN SSSR, 164 p., 1959.
- Sharova Yu.G., Lukin A.A.** Sistema vosproizvodstva siga *Coregonus lavaretus* v usloviyah mnogofaktornogo zagryazneniya [The reproduction system whitefish *Coregonus lavaretus* in multivariate pollution]. Voprosy ihtiologii, v. 40, N 3, p. 425-428, 2000.
- Shmalgauzen I.I.** Opredelenie osnovnyih ponyatiy i metodika issledovaniya rosta [Definition of basic concepts and methods of research growth]. Rost zhivotnyih. М.-Л., p. 8-60, 1935.

#### Информация об авторах

**Зубова Елена Михайловна** – Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, лаборатория водных экосистем, аспирант, мл. науч. сотрудник, e-mail: zubova@inep.ksc.ru

**Zubova E.A.** – Institute of North Industrial Ecology Problems KSC RAS, Laboratory of Aquatic Ecosystems, Ph.D. Student, Junior Researcher, e-mail: zubova@inep.ksc.ru

**Кашулин Николай Александрович** – Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, докт. биол. наук, заместитель директора по науке, зав. лабораторией водных экосистем, профессор, e-mail: nikolay@inep.ksc.ru

**Kashulin N.A.** – Institute of North Industrial Ecology Problems KSC RAS, Deputy Director, Head of Laboratory of Aquatic Ecosystems, Dr of Biol. Sci., e-mail: nikolay@inep.ksc.ru