

# European whitefish *Coregonus lavaretus* of the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin, Murmansk region) and its habitat conditions

Zubova E.M.<sup>1,\*</sup>, Terentyev P.M.<sup>1</sup>, Kashulin N.A.<sup>1</sup>, Bochkarev N.A.<sup>2</sup>, Denisov D.B.<sup>1</sup>, Valkova S.A.<sup>1</sup>, Cherepanov A.A.<sup>1</sup>, Postnova S.V.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Industrial Ecology of the North, Kola Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, 14a, Apatity, Murmansk region, 184209, Russia

<sup>2</sup>Institute of Systematics and Ecology of Animals Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Frunze Str., 11, Novosibirsk, 630091, Russia

**ABSTRACT.** The modern biological characteristics of the most common polymorphic species of European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in Northern Europe were studied in the conditions of its habitat in the oldest riverbed reservoir in the Murmansk region. A number of features of the functioning of the ecosystem of the Nizhnetulomskoye Reservoir (hereinafter NTR) have been identified, including eutrophication of the reservoir, accompanied by the development of cyanoprokaryotes in phytoplankton communities, including potentially toxic species. The introduction of the Onega smelt *Osmerus eperlanus* (L.) into the Tuloma River system half a century ago led to the transformation of the structure of the NTR fish community from whitefish-salmon to whitefish-smelt. Whitefish (hereinafter, this species name is only used in regard to the European whitefish) in the NTR are represented by a polymorphic population and, according to length-weight characteristics, belong to the group of medium-sized whitefish of the Murmansk region watercourses with early maturation. Based on the type of feeding, it can be classified as a benthophage with a wide range of consumption of food organisms. The stomach contents of whitefish in the summer-autumn period correlate well with the seasonality of the development of aquatic invertebrates. Artificial feeds used by the farms of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) in the reservoir are currently of great importance in the feeding of the NTR whitefish. Understanding the mechanisms of structural and functional differentiation of whitefish populations is both of fundamental importance in revealing the mechanisms and direction of microevolution and adaptation of fish in changing environmental conditions and of fundamental practical importance in the implementation of protection and rational fishing, their artificial reproduction.

**Keywords:** European whitefish *Coregonus lavaretus*, biological characteristics, Nizhnetulomskoe Reservoir

**For citation:** Zubova E.M., Terentyev P.M., Kashulin N.A., Bochkarev N.A., Denisov D.B., Valkova S.A., Cherepanov A.A., Postnova S.V. European whitefish *Coregonus lavaretus* of the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin, Murmansk region) and its habitat conditions // Limnology and Freshwater Biology. 2024. - № 2. - P. 58-97. DOI: 10.31951/2658-3518-2024-A-2-58

## 1. Introduction

The Murmansk region is one of the areas with a high level of electrical energy consumption, which is determined by the high energy intensity of mining and processing enterprises and non-ferrous metallurgy. Around two-thirds of the total electrical energy consumption in the region is accounted for by these sectors (Kuznetsov et al., 2020). The creation and development of the electric power system on the Kola Peninsula in the initial stage were primarily reliant on the construction of hydroelectric dams (Kuznetsova and Konovalova,

2021). Between 1930 and 1972, the construction of dams on certain large lakes and rivers in the Murmansk region, resulted in the creation of approximately 20 reservoirs. Reservoirs can be classified as natural-technogenic geosystems, the development of which occurs under the influence of internal (natural processes) and external (various types of anthropogenic and natural influences) factors (Dvinskikh and Kitaev, 2008; 2014). Artificially created ecosystems of reservoirs, combining elements of lotic and lentic systems are characterized by an unstable balance of ecological interactions among their four main components: the atmosphere, hydro-

\*Corresponding author.

E-mail address: [seelewolf84@yandex.ru](mailto:seelewolf84@yandex.ru) (E.M. Zubova)

**Received:** March 12, 2024; **Accepted:** April 09, 2024;

**Available online:** April 27, 2024

© Author(s) 2024. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



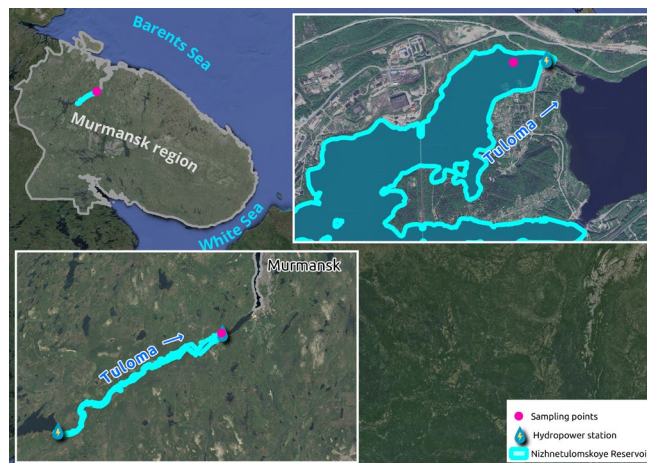
sphere, lithosphere and biosphere. It is determined by a regulated hydrological regime, usually different from the natural one (Dvinskikh and Kitaev, 2014). Especially in the conditions of the Extreme North, this leads to disruptions in biogeochemical cycles, the seasonality of biotic processes, and, ultimately, a decrease in biological diversity and the transformation of the hydrobiotic community structure.

The Tuloma is one of the largest river systems in the Murmansk region (Catalogue..., 1962). Following the reconstruction of the Tuloma River territories, the majority of the river now belongs to the Verkhnetulomskoye and Nizhnetulomskoye riverbed reservoirs. At the same time, the state of the ecosystem after the river damming was studied only in the younger Verkhnetulomskoye Reservoir (VTR) (Fishery..., 1985). However, the state of the ecosystem in one of the oldest riverbed reservoirs in the Murmansk region, the Nizhnetulomskoye, has not been extensively studied. There are some papers on mollusks in the littoral zone of the NTR (Nekhaev, 2006; Frolov, 2009) and on the level of parasitic worm infections in fish in the reservoir (Karasev et al., 2020; Ivanitskaya et al., 2022). Some population characteristics of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. of the NTR have also been studied (Samokhvalov et al., 2014), there is an efficient operating fish ladder in the reservoir (Konovalova and Kuznetsov, 2020). This paper presents the results of biological characteristics studies of the whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) of the NTR and its habitat conditions. Whitefish is the most common freshwater fish species in Northern Europe. Depending on habitat conditions, whitefish forms a variety of both allopatric and sympatric morphs and populations, differing in morphology, life cycle strategies, and ecological niches (Reshetnikov, 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; Prábel et al., 2013, etc.). It is considered that the formation of sympatric morphs in conditions of low species diversity in northern watercourses allows the fish species to use efficiently available resources and determines the stability of water ecosystems as a whole (Reshetnikov, 1980; Moiseenko, 1983; Kashulin et al., 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, etc.). Understanding the mechanisms of structural and functional differentiation of whitefish populations is both of fundamental importance in revealing the mechanisms and direction of microevolution and adaptation of fish in changing environmental conditions and of fundamental practical importance in the implementation of protection and rational fishing, their artificial reproduction (Mina, 1986; Altukhov, 2004).

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study area

The Tuloma River basin is located in the northwest of the Murmansk region (Fig. 1). Before damming, the Tuloma River originated from Notozero Lake



**Fig.1.** Hydrochemical, hydrobiological and ichthyological sampling points in the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022.

(since 1962 is a part of the VTR with an area of 745 km<sup>2</sup>). The river flows into the Kola Bay of the Barents Sea (Fig. 1). After the Tuloma River regulation by the dams of hydropower stations (hereinafter HPP) Nizhnetulomskaya and Verkhnetulomskaya, the majority of the river is the NTR (Fig. 1). The length of the Tuloma River is 59.8 km, and the catchment area is 18231.5 km<sup>2</sup> (Catalogue..., 1962). The catchment area of the river is represented by complex and extensive lake-river systems draining the territory of the western part of the Murmansk region, where there are numerous hills and tundra. The Salnye Tundry are located in the watershed between the Barents and White Seas. The flow of the main tributaries of the Tuloma River, the Nota and Lotta rivers, which originate in Finland, is formed on the slopes of the hills and adjacent swampy plains. There are more than 5 thousand lakes in the Tuloma River catchment area. The river fall is 48 m, the average slope is 0.3%. In the mountainous section, the river is located in a narrow and deep gorge (incision depth is 200-300 m) and forms incised bends. There are many rapids on the river. In the lower reaches of the river (below the village of Murmashi), the influence of sea tides are felt. There are two HPP on the Tuloma River: Verkhnetulomskaya (since 1965) and Nizhnetulomskaya (since 1937), forming the VTR and NTR, respectively (Catalogue..., 1962; Surface..., 1969).

The NTR was filled in 1934-1936. When creating the reservoir, 170 ha of farmland were flooded. The area of the reservoir water surface is 38 km<sup>2</sup>, the volume is 0.39 km<sup>3</sup> (0.037 km<sup>3</sup> of which is useful), the length is about 16 km, the greatest width is 1.6 km, the average depth is 12 m, and the maximum depth is 20 m. The level of the upper pool of the reservoir is: forced – 18.5 m, normal – 18.0 m, minimum – 17.0 m; pressure: maximum – 20.3 m, minimum – 17.0 m; the average long-term flow rate is 234.0 m<sup>3</sup>/s. The rivers Pyaive and Sholgoch flow in the reservoir from the north, and – the Kercha River from the south (Catalogue..., 1962; Surface..., 1969). In the NTR water area, there are fish farms for growing rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum).

The autumn ice phenomena on the Tuloma River begin in the first ten days of October. The river is covered with ice at the end of December. Ice sets in mid-November in the stretch areas of the river, and much later in rapid areas.. The river opens at the beginning of May, ice drifts until the beginning of June. In the downstream of the Nizhnetulomskaya HPP and further to the mouth, the Tuloma River is subject to a powerful tidal cycle under the influence of the Kola Bay. In addition, the river does not freeze in this part during winter (Catalogue..., 1962; Surface..., 1969).

In the Tuloma River basin, a study of whitefish and its habitat conditions was carried out in the NTR (Fig. 1).

The sampling program included measurements of the reservoir productivity (total nitrogen ( $\mu\text{g/L}$ ), total phosphorus ( $\mu\text{g/L}$ ), chlorophyll *a* content ( $\mu\text{g/m}^3$ ) and phytoplankton biomass ( $\text{g/m}^3$ )), prey availability (diversity, total abundance, and biomass of zooplankton (thousand individuals/ $\text{m}^3$  and  $\text{g/m}^3$ ) and macrozoobenthos (individuals/ $\text{m}^2$  and  $\text{g/m}^2$ )), putative prey for much of the fish community, key characteristics of the fish community (species composition (%)), and biological characteristics of whitefish (intraspecific composition, morphology, sex and length-weight composition, growth rate, diet, and maturation).

## 2.2. Hydrochemical research

Water samples from the surface layer (1 m from the surface) and bottom layer (1 m from the bottom) of the NTR were taken with a 2.0 L plastic bathometer. The collected water samples were transported in 1.0 L plastic bottles. The chemical composition of water was determined at the center for collective use of the INEP of the Kola Scientific Center RAS using uniform methods (Standard..., 1999; Anthropogenic..., 2002; Sandimirov et al., 2019). The periods for collecting hydrochemical samples and their quantities are given in Table 1.

## 2.3. Hydrobiological research

Detailed information on the hydrobiological sample sizes and their collection time is presented in Table 1. Quantitative phytoplankton samples were taken with a 2.2 L Rüttner bathometer at a depth interval of 0-5 m, and qualitative phytoplankton samples were taken with a Juday net. Each sample obtained was fixed with Lugol solution, and concentrated in the laboratory by settling method (Guide..., 1992; Sandimirov et al., 2019). Phytoplankton biomass was calculated using the counting-volume method based on determining the individual volume of cells (or dense colonies) of each species, calculated using formulas for the volume of similar geometric figures (Guseva, 1959; Kuzmin, 1984; Tikkanen, 1986). Counting the abundance and taxonomic identification of algae and cyanoprokaryotes was carried out in a 0.1 ml Nageotte Chamber on a Motic BA300 light microscope with an immersion lens. Magnifications ranging from 400 to 1000 times were used. The names of taxa are given in accordance with the international algological database (Guiry and Guiry, 2024).

To assess the physiological state and photosynthetic activity of algae and cyanoprokaryotes, the content of chlorophyll *a* in plankton was analyzed; sampling was carried out monthly. Water samples with a volume of 600 ml were filtered through a membrane filter with a pore diameter of 0.47  $\mu\text{m}$  using a Millipore syringe with a filter attachment. Filtration was carried out directly on the reservoir to avoid changes in the content of photosynthetic pigments during the transportation of water samples. Extraction of chlorophylls was carried out with an acetone solution (90% analytical grade), the optical density of the extracts was measured with a PE-5400UF spectrophotometer. Concentrations of photosynthetic chlorophyll *a* were calculated using standard methods generally accepted in international and domestic practices (Determination..., 1966; Mineeva, 2004; Denisov and Kashulin, 2013). The tro-

**Table 1.** Characteristics of the used hydrochemical, hydrobiological and ichthyological material from the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022

Research period of GCS	Research period of GBS		Number of samples			Research period of IS	n1	n2	n3	n4
	P, Z	M	GC	P, Z	M					
IV, V, VII, X 2019,	VII 2018,	monthly	16	176	46	XII 2018,	431	379	55	107
I-II, V, VII, IX, XII 2020,	monthly	from V to XI 2019-2022				monthly				
VI 2021,	from I to X 2019,					from V to XII 2019-2020				
II, VIII, XI 2022	I-III, V-XI 2020,					V, VIII-XII 2021				
	I-III, V-XII 2021,					III, VII-XII 2022				
	monthly									
	from I to XII 2022									

**Note:** GCS – hydrochemical samples, GBS – hydrobiological samples, IS – ichthyological samples, P – phytoplankton, Z – zooplankton, M – macrozoobenthos, n1 – the whitefish number with studied length, weight, age, stage of development of reproductive products and linear growth rate, n2 – with studied branchial arch, n3 – with studied body morphology, n4 – with studied stomach contents.

phic status of waters was assessed by the content of chlorophyll *a* according to the classification proposed by Kitaev (2007).

Quantitative zooplankton samples were taken with a 2.2 L Rüttner bathometer at the depths of 0-2, 2-5, 5-10, 10-20 m, and qualitative zooplankton samples were taken with an Apstein net (38 cm diameter, 30 µm mesh size). Vertical trawling provides more complete data on the plankton population of the studied reservoir. Stretching the plankton net from the bottom up – from the bottom of the reservoir to the surface. The fixative is Lugol solution (Guide..., 1992; Sandimirov et al., 2019).

Quantitative and qualitative macrozoobenthos samples from littoral zones (<1 m depth) were collected using a net scraper fitted with a 25x25 cm frame, and the animals were selected from stones. The collected samples were stored in plastic buckets (Guide..., 1992; Sandimirov et al., 2019). Collected macrozoobenthos samples were fixed with 4% formalin solution or 70% ethanol solution.

Zooplankton and macrozoobenthos samples were transported to a field laboratory, identified using a microscope (mostly to genus level) (Merritt and Cummins, 1984; Key..., 2000; 2001; 2016), sorted, counted (thousand individuals/m<sup>3</sup> and individuals/m<sup>2</sup> respectively) and weighed (g/m<sup>3</sup> and g/m<sup>2</sup> respectively) (Guide..., 1992). The Bogorov Chamber is used to count the zooplankton organisms in the sample. It is a thick plate of glass or plexiglass with a notch in the form of a labyrinth. Trophic status was assessed by zooplankton and macrozoobenthos biomass using the scale proposed by Kitaev (2007).

## 2.4. Ichthyological research

Detailed information on the samples sizes and catch times of fish presented in Table 1. The fish were collected using gill nets in all three sampled habitats of the NTR (littoral, pelagic, and profundal). In the NTR, catches were made with a standard set of nets 25-m-long and 1.5 m high with a mesh size of 10, 12, 16, 18, 20, 30, 35, 40, 45, 50, 55, and 60 mm. The nets are set overnight (c. 12h). Fish taken from the nets next morning (soak time c. 6-10 h.), were immediately killed with cerebral conclusion. All fish were identified in the laboratory or field to species (Fricke et al., 2024). A total of 408 whitefish were caught. All sampled whitefish were measured (Smith length (*FL*) ± 1 mm) and weighed (total weight (*W*) ± 1 g). Fifty-five whitefish were photographed using a Nikon d610 digital camera with a 60 mm f/2.8G ED AF-S Micro-Nikkor lens (Bochkarev et al., 2013; Melekhin et al., 2021). Whitefish morphs were identified based on the number of rakers on the first branchial arch (hereinafter *sp.br.*): 16 to 30 in sparsely rakered whitefish, 31 to 42 in medium rakered whitefish, 43 to 65 in densely rakered whitefish (Pravdin, 1954; Reshetnikov, 1980). Also, based on the number of perforated scales in the lateral line (*ll*), small scaled whitefish (76-83), medium scaled (83-86) and multi scaled whitefish (86-98) were identified (Bochkarev, 2022). *Sp.br.* were counted

under a microscope at magnification of ×10. To identify the structural features of the first branchial arch of whitefish, the length (± 0.1 mm) of the central gill raker (hereinafter *lsp.br.*) was also measured (Pravdin, 1966). The distance (± 0.1 mm) between the gill rakers (*ssp.br.*) was calculated according to the method of Kahilainen and Østbye (2006). Based on the obtained images of the fish, *ll* numbers in the lateral line of the whitefish were counted and, using the *ImageJ* program, measurements of morphometric whitefish body features (30 features) were made (± 0.1 mm) according to Bochkarev and Zuikova (2010) with minor changes: *H* – highest body height, *h* – caudal peduncle height, *aA*, *aV*, *aD*, *aP* – anteanal, anteventral, antedorsal, antepetral distances, respectively, *DC*, *VC*, *AC* – dorsocaudal, ventrocaudal and analcaudal distances, respectively, *PA*, *PV*, *VA* – pectroanal, pectroventral, ventroanal distances, respectively, *pA* – caudal peduncle length, *pD* – postdorsal distance, *ID*, *IA*, *IV*, *IP* – the length of the dorsal, anal, ventral and pectoral fins, respectively, *hD*, *hA* – length of the bases of the dorsal and anal fins, respectively, *C* – head length, *r* – snout length, *o* – eye diameter, *b* – pupil diameter, *po* – postorbital distance, *Ch1* and *Ch2* – head height at the level of the eye and the back of the head, respectively, *lmax* and *hmax* – length and height of the upper jaw respectively, *lmd* – lower jaw length.

Morphologic data (*lsp.br.*, *ssp.br.*, and morphometric body features) were first  $\log_{10}$ -transformed to reduce heterogeneity in variance and size-adjusted to the average length of the NTR whitefish samples using an allometric formula (Thorpe, 1975);  $X_i = 10^{Y_i}$ , where  $X_i$  is the size-adjusted morphologic measurement.  $Y_i$  is the logarithm of the adjusted morphologic measurement with the following relationship:  $Y_i = \log_{10} M_i - b(\log_{10} L_i - \log_{10} L_{tot})$ , where  $b$  is the pooled regression coefficient of  $\log_{10} M_i$  against  $\log_{10} L_i$ ,  $M_i$  is the morphologic measurement of *i*th whitefish,  $L_i$  is the total length of *i*th whitefish,  $L_{tot}$  is the average total length of all whitefish samples. Meristic counts were examined as raw data. For every trait, the mean (*M*) and standard error (*m*) were calculated. The normal distribution of the traits was tested in *Statistica 10* program (asymmetry and kurtosis, Kolmogorov-Smirnov, Shapiro-Wilk tests, two normal probability plots). Since visual analysis of the external structure of the NTR whitefish during catching and processing of the material, as well as evaluation of images of fish revealed some differences in the morphology of the head and body of individual sparsely rakered whitefish morph, morphometric (size-corrected) measurements were subjected to multivariate analysis (principal component analysis) in the *Statistica 10* program. The data obtained were compared, and the significance of differences in the traits demonstrating normal and non-normal (samples were large-volume) distribution was checked using Student's t-test. The differences were considered statistically significant at  $p \leq 0.05$ .

We assigned fish to those taking part in spawning if their gonads were in sexual maturity stages III-IV, V, VI, VI-II (Reshetnikov and Bogdanov, 2011). The age of the fish was determined by scales using commonly

accepted methods (Van Oosten, 1929; Reshetnikov, 1966). The study of the back-calculated whitefish length on scales was conducted according to the method of Zubova et al. (2016). The percentage of whitefish individuals with empty stomachs and stomachs containing food components was determined from May to December. To analyze qualitative and quantitative features of whitefish feeding from May to December, 107 stomach contents were evaluated (Table 1) according to the known guides (Guide..., 1961; Methodological..., 1974). The stomachs were removed and fixed in 70% ethanol solution in less than 2-3 h after collection of nets from the lake. The treatment of the material was conducted in a laboratory using a microscope. Food items in stomachs were identified as far as possible to genus or family level (Key..., 2000; 2001; 2016), and the wet mass ( $\pm 0.1$  g) of each category was measured. To characterize the feeding spectrum, the IR (index of relative significance) was used:  $IR = (F_i P_i / \sum F_i P_i) \times 100\%$ , where  $F_i$  is frequency of occurrence of each component of food,  $P_i$  is share by mass; value  $i$  changes from 1 to  $n$  ( $n$  is the number of food components in the whole stomach contents) (Popova and Reshetnikov, 2011).

### 3. Results

#### 3.1. Hydrochemical and hydrobiological characteristics

In terms of the content of total phosphorus and nitrogen in the water, the NTR can be classified as mesotrophic water bodies with signs of eutrophication (Table 2). At the same time, the average quantitative parameters (abundance, individuals/m<sup>3</sup>, and biomass, g/m<sup>3</sup>) of planktonic communities and chlorophyll a (mg/m<sup>3</sup>) correspond to the  $\alpha$ -oligotrophic trophic status (Table 2). Quantitative parameters are characterized by sharp changes throughout the year; phytoplankton vegetation processes continue during the subglacial period. Relatively long periods of autumn vegetation, almost until freeze-up, were observed, maintaining the zooplankton biomass at the level of summer values.

Phytoplankton communities were characterized by a species composition dominated by diatoms and golden algae, as well as the presence of representatives of charophyte (desmidia) algae. According to ecological characteristics, the bulk were made up of representatives of phytoplankton, characteristic of subarctic reservoirs of the northern taiga zone, as well as cosmopolitans with a wide biogeography: *Aulacoseira islandica* (O.Müll.) Simons., *Asterionella formosa* Hass., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Dinobryon divergens* Imh. The development of cyanoprokaryotes in communities is also observed (up to 85%), mainly in the autumn, including potentially toxic species that can cause algal blooms (*Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Born. & Flah., *Dolichospermum lemmermannii* (Rich.) Wack., L.Hoff. & Komár., and *Planktothrix gardhii* (Gom.) Anag. & Komár.).

The zooplankton communities of the studied reservoir were characterized by the dominance of eurybiont species typical of subarctic water bodies. In the studied water body, the taxonomic composition turned out to

be relatively poor (18-19 species). Rotifers dominated in abundance: *Keratella cochlearis* Gosse, *Polyarthra vulgaris* Carlin, *Synchaeta pectinata* Ehrb, the share of crustaceans was lower: *Eudiaptomus gracilis* Sars, *Bosmina obtusirostris* Sars, *Daphniasp.* (Table 2). According to the ecological characteristics, the zooplankton community corresponded to the rotary-cladoceran and rotary-copepod type, depending on the observation period.

**Table 2.** Average hydrochemical and hydrobiological parameters from the Nizhnetuloma Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022

Parameters	Values of parameters
Total phosphorus content, $\mu\text{g/L}$	$13.3 \pm 1.45$
Total nitrogen, $\mu\text{g/L}$	$228.5 \pm 18.49$
Trophic status*	mesotrophic with signs of eutrophicity
Phytoplankton biomass, $\text{g/m}^3$	0.65
Chlorophyll $\alpha$ content, $\mu\text{g/m}^3$	1.42
Trophic status**	$\alpha$ -oligotrophic
Zooplankton abundance, %	
rotifers	84.1
crustaceans	15.9
Zooplankton biomass, %	
rotifers	53.3
crustaceans	46.7
Total abundance of zooplankton, thousand individuals/m <sup>3</sup>	143.1
Total biomass of zooplankton, $\text{g/m}^3$	0.4
Trophic status**	$\alpha$ -oligotrophic
Littoral macrozoobenthos abundance, %	
chironomids	72
caddisflies	2
bivalve mollusks	4
gastropod mollusks	3
oligochaetes	11
other groups of organisms	7
Littoral macrozoobenthos biomass, %	
chironomids	60
caddisflies	4
bivalve mollusks	2
gastropod mollusks	14
oligochaetes	10
other groups of organisms	10
Total abundance of littoral macrozoobenthos, individuals/m <sup>2</sup>	3642
Total biomass of littoral macrozoobenthos, $\text{g/m}^2$	16.0
Trophic status**	eutrophic

Note: \* – along Likens, 1975, \*\* – along Kitaev, 2007.

The macrozoobenthos of the littoral zone of the NTR studied areas is typically freshwater. During the study period, invertebrates belonging to 13 systematic groups were recorded: flatworms (*Turbellaria*), nematodes (*Nematoda*), oligochaeta (*Oligochaeta*), leeches (*Hirudinea*), bivalves (*Bivalvia*), gastropods (*Gastropoda*), water mites (*Hydracarina*), chironomids (*Chironomidae*), flies (*Diptera*), true bugs (*Hemiptera*), caddisflies (*Trichoptera*), mayflies (*Ephemeroptera*), and alderflies (*Megaloptera*). The macrozoobenthos of the NTR littoral zone was characterized by a relatively high abundance and biomass – eutrophic trophic status (Table 2). The dominant complex was supplemented by inhabitants of the rocky littoral zone: gastropods (*Lymnaea* sp., *Valvata* sp.), caddisflies (*Polycentropus flavomaculatus* Pict., 1834, *Oxyethira* sp., *Limnephilidae*), leeches (*Glossiphonia complanata* L., 1758), heteropterans, mayflies, and alderflies were observed sporadically (Table 2).

### 3.2. Fish species composition

During our work from 2018 to 2022, ten species of fish were identified as part of the NTR ichthyofauna: rainbow trout, brown trout *Salmo trutta* Linnaeus, whitefish, European vendace *Coregonus albula* (Linnaeus), European smelt, European grayling *Thymallus thymallus* (Linnaeus), European perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, burbot *Lota lota* (Linnaeus), and northern pike *Esox lucius* Linnaeus. The nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* Linnaeus was observed in the stomachs of burbot and rainbow trout, as well as in the coastal zone of the reservoir. The dominant NTR species include whitefish, whose share in catches varies from 43 to 53% depending on the season (Fig. 2a, b). Thus, in the summer-autumn period, the number of whitefish in the sample reached more than 80%. In the summer-autumn period, 52% of whitefish were caught in the profundal zone of the reservoir and 48% in the littoral zone.

The abundance of European smelt (hereinafter smelt) in general during the entire study period reached 18-23% (subdominant species) (Fig. 2a, b). Less numerous in the catches were European vendace (vendace) and rainbow trout, which periodically escape from their rearing cages. The share of such fish ranges from 7 to 16% (Fig. 2a, b). European perch (perch) and burbot are less common. The number of perch reached almost 4% during the period of open water (Fig. 2a), while for burbot, a naturally higher occurrence in catches (9%) is typical for the winter period (Fig. 2b). Other fish species were encountered only sporadically.

### 3.3. Features of the distribution of intraspecific morphs of whitefish and their morphological characteristics

The catches from the NTR mainly contained the sparsely rakered (hereinafter *sr*) whitefish morph with the number of *sp.br.* from 16 to 28 ( $20.7 \pm 0.10$ ) (Fig. 3). Throughout the entire study period, only two whitefish individuals were caught with the number of *sp.br.* 32 and 39, which can be classified as the medium raker-

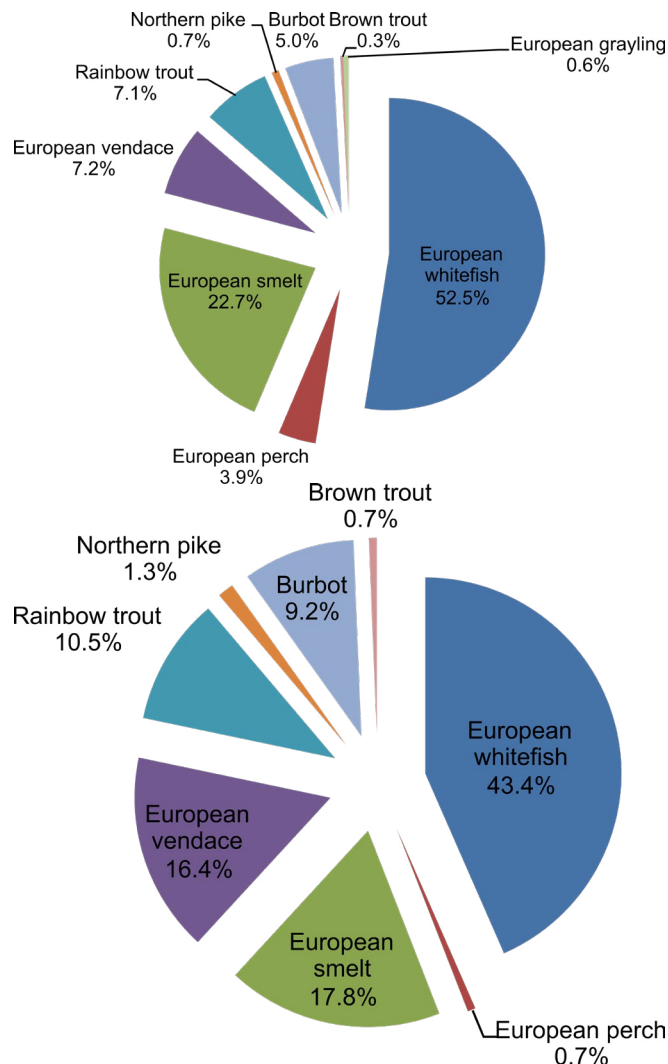


Fig. 2. Composition of catches from the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin) during the open water period (a) and the ice-covered period (b), 2018-2022.

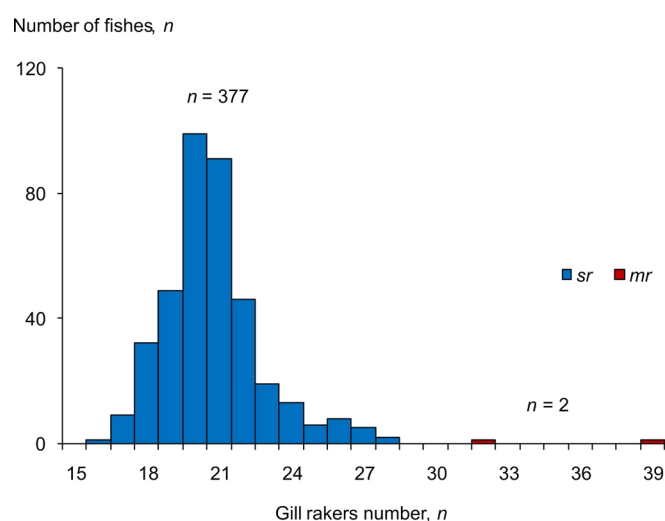


Fig. 3. The European whitefish distribution by the number of gill rakers on the first branchial arch, *n* in the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022. *Sr* – sparsely rakered whitefish morph, *mr* – medium rakered whitefish morph.

ered (*mr*) whitefish morph (Fig. 3). Visual analysis of the external structure of whitefish from the NTR during catching and processing of the material, as well as the study of the resulting images of fish samples, revealed some differences in the morphology of the head and body of individual specimens of the *sr* whitefish morph. Thus, the NTR met:

1. whitefish with a complex-shaped head and a noticeable hump behind the head and a subterminal or terminal mouth (Fig. 4a, b) (hereinafter referred to as the “humpbacked” morphotype);
2. wide-bodied whitefish with a small head, a blunt snout and a subterminal or terminal mouth (Fig. 4c) (“wide-bodied” morphotype);
3. high-bodied whitefish with a sharper snout and terminal mouth (Fig. 4d) (“high-bodied” morphotype);
4. low-bodied whitefish with a sharper snout, a large eye and a terminal mouth (Fig. 4e) (“low-bodied” morphotype);
5. “dolphin-snouted” whitefish (“dolphin-snouted” morphotype) (Fig. 4f);
6. whitefish individuals that were difficult to classify by external characteristics into the above-described groups or morphotypes (“uncertain” morphotype).

The presence of the identified of *sr* whitefish morphotypes in the NTR was also confirmed by researchers of whitefish of the SB RAS and KSC RAS when studying images of the NTR whitefish (unpublished data).

The most detailed morphological characteristics were studied in 55 individuals of the *sr* whitefish morph from the NTR. The *sr* whitefish individuals were assigned to one of the six morphotypes described above. In five morphotypes (except for the “uncertain” morphotype), meristic and morphometric characteristics were analyzed and compared (Table 3). Thus, the number of *sp.br.* and *ll* of the identified morphotypes mostly overlapped (Table 3). Significant differences in the average number of *sp.br.* ( $p = 0.05-0.001$ ) and *ll* ( $p = 0.05$ ) have been found only in “high-bodied” whitefish compared to other morphotypes (Table 3): 26 *sp.br.* against 20-22 *sp.br.* and 91 *ll* against 86-88 *ll*, respectively.

When studying the head morphology of the identified whitefish morphotypes, the values of the size-adjusted parameters overlapped (Table 3). The closest indicators of head parameters were characteristic of “humpbacked” and “low-bodied” whitefish. They had significantly ( $p = 0.05-0.001$ ) greater length of the head, snout, eye and pupil, and upper and lower jaws (Table 3). The head height at the level of the eye and

**Table 3.** Some meristic and size-adjusted plastic characteristics of the sparsely rakered whitefish morphotypes from the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022

Parameters	<i>sr</i> whitefish morphotypes				
	«humpbacked»	«low-bodied»	«wide-bodied»	«dolphin-snouted»	«high-bodied»
<i>FL</i> , mm	$226 \pm 12.7$ 161 – 293 (10)	$206 \pm 2.4$ 196–213 (6)	$222 \pm 13.1$ 133–299 (12)	$234 \pm 13.7$ 177 – 263 (6)	$286 \pm 14.4$ 239 – 338 (7)
<i>sp.br.</i> , <i>n</i>	$20.2 \pm 0.32$ 18–21 (10)	$19.8 \pm 0.66$ 18 – 22 (6)	$20.5 \pm 0.69$ 17 – 24 (12)	$22.0 \pm 0.89$ 20 – 26 (6)	$26.2 \pm 0.87$ 22 – 28 (7)
<i>ll</i> , <i>n</i>	$86.0 \pm 1.21$ 80–92 (10)	$88.2 \pm 2.26$ 83 – 98 (6)	$87.8 \pm 1.23$ 82 – 93 (12)	$87.0 \pm 1.37$ 84 – 93 (6)	$91.0 \pm 1.46$ 86 – 97 (7)
<i>CXi</i> , mm	$45.9 \pm 0.46$ 42.4–47.5 (10)	$45.9 \pm 0.38$ 44.4 – 47.2 (6)	$43.5 \pm 0.40$ 41.2 – 45.9 (12)	$45.6 \pm 0.62$ 44.0 – 47.5 (6)	$43.4 \pm 0.66$ 40.7 – 45.5 (7)
<i>rXi</i> , mm	$11.2 \pm 0.18$ 10.0–12.0 (10)	$11.6 \pm 0.28$ 10.6 – 12.4 (6)	$10.5 \pm 0.18$ 8.8 – 11.2 (12)	$11.4 \pm 0.37$ 10.1 – 12.3 (6)	$10.6 \pm 0.45$ 8.7 – 12.1 (7)
<i>oXi</i> , mm	$11.8 \pm 0.28$ 10.5 – 13.0 (10)	$12.3 \pm 0.28$ 11.2 – 13.1 (6)	$11.5 \pm 0.26$ 9.5 – 12.6 (12)	$11.7 \pm 0.32$ 11.0 – 12.9 (6)	$10.8 \pm 0.35$ 9.8 – 12.3 (7)
<i>bXi</i> , mm	$5.5 \pm 0.19$ 4.6 – 6.5 (10)	$5.6 \pm 0.19$ 4.8 – 6.2 (6)	$5.0 \pm 0.14$ 4.3 – 5.7 (12)	$5.1 \pm 0.16$ 4.7 – 5.8 (6)	$4.8 \pm 0.14$ 4.4 – 5.4 (7)
<i>poXi</i> , mm	$23.0 \pm 0.50$ 20.9 – 26.2 (10)	$22.8 \pm 0.30$ 22.0 – 23.8 (6)	$22.2 \pm 0.29$ 20.4 – 23.9 (12)	$23.0 \pm 0.30$ 21.8 – 23.8 (6)	$22.6 \pm 0.23$ 21.9 – 23.7 (7)
<i>ChXi1</i> , mm	$21.4 \pm 0.27$ 20.2 – 22.6 (10)	$21.3 \pm 0.26$ 20.6 – 22.2 (6)	$22.1 \pm 0.49$ 18.9 – 25.2 (12)	$21.8 \pm 0.38$ 21.0 – 23.6 (6)	$21.0 \pm 0.49$ 17.7 – 21.8 (7)
<i>Ch2Xi</i> , mm	$32.1 \pm 0.36$ 30.2 – 33.5 (10)	$32.0 \pm 0.58$ 30.1 – 33.7 (6)	$32.9 \pm 0.59$ 29.8 – 36.1 (12)	$34.5 \pm 0.66$ 32.1 – 36.5 (6)	$30.8 \pm 0.48$ 29.0 – 32.3 (7)
<i>lmaxXi</i> , mm	$13.0 \pm 0.29$ 11.9 – 14.8 (10)	$13.6 \pm 0.29$ 13.9 – 14.7 (6)	$13.4 \pm 0.39$ 10.9 – 15.3 (12)	$13.2 \pm 0.32$ 12.1 – 14.5 (6)	$12.5 \pm 0.63$ 10.1 – 15.4 (7)
<i>lmdXi</i> , mm	$18.5 \pm 0.52$ 16.0 – 21.0 (10)	$17.7 \pm 0.72$ 15.6 – 20.1 (6)	$18.1 \pm 0.30$ 16.5 – 19.7 (12)	$17.9 \pm 0.38$ 16.4 – 19.1 (6)	$16.8 \pm 0.32$ 15.7 – 18.3 (7)

Parameters	sr whitefish morphotypes				
	«humpbacked»	«low-bodied»	«wide-bodied»	«dolphin-snouted»	«high-bodied»
HXi, mm	<u>55.1 ± 1.12</u> 48.6–59.4 (10)	<u>50.2 ± 1.61</u> 45.1–55.4 (6)	<u>54.9 ± 1.46</u> 48.6–67.4 (12)	<u>57.6 ± 1.35</u> 52.5–61.8 (6)	<u>53.2 ± 1.66</u> 46.2–60.4 (7)
hXi, mm	<u>16.2 ± 0.21</u> 15.2–17.4 (10)	<u>15.7 ± 0.14</u> 15.4–16.2 (6)	<u>16.4 ± 0.25</u> 15.3–17.6 (12)	<u>17.0 ± 0.34</u> 16.1–18.4 (6)	<u>16.3 ± 0.33</u> 15.4–17.6 (7)
aAXi, mm	<u>163.7 ± 0.67</u> 160.0–166.8 (10)	<u>165.6 ± 0.78</u> 163.4–168.2 (6)	<u>166.7 ± 0.76</u> 162.0–170.3 (12)	<u>166.7 ± 0.76</u> 162.0–170.3 (6)	<u>166.7 ± 0.69</u> 163.8–169.0 (7)
aVXi, mm	<u>109.5 ± 0.53</u> 106.2–112.7 (10)	<u>113.4 ± 1.51</u> 106.9–118.1 (6)	<u>113.2 ± 0.87</u> 109.1–119.2 (12)	<u>112.5 ± 1.33</u> 107.9–116.1 (6)	<u>111.9 ± 1.33</u> 108.8–120.6 (7)
aDXi, mm	<u>105.7 ± 0.72</u> 102.0–108.5 (10)	<u>105.5 ± 1.10</u> 102.2–108.9 (6)	<u>104.0 ± 0.89</u> 99.1–107.3 (12)	<u>103.4 ± 0.83</u> 101.1–105.9 (6)	<u>103.4 ± 0.76</u> 100.8–105.9 (7)
aPXi, mm	<u>43.9 ± 0.43</u> 41.6–45.4 (10)	<u>47.2 ± 0.54</u> 45.5–49.2 (6)	<u>44.4 ± 0.48</u> 42.2–47.4 (12)	<u>44.1 ± 0.74</u> 41.9–46.4 (6)	<u>44.1 ± 0.85</u> 41.0–46.8 (7)
DCXi, mm	<u>121.5 ± 0.59</u> 117.9–124.2 (10)	<u>118.3 ± 0.62</u> 116.8–120.6 (6)	<u>119.9 ± 1.24</u> 114.3–129.5 (12)	<u>120.6 ± 1.27</u> 116.4–124.6 (6)	<u>122.1 ± 1.45</u> 115.5–125.7 (7)
ACXi, mm	<u>57.3 ± 0.63</u> 54.0–60.0 (10)	<u>57.0 ± 0.71</u> 55.3–60.0 (6)	<u>55.4 ± 0.47</u> 53.7–58.5 (12)	<u>56.8 ± 0.68</u> 55.1–59.1 (6)	<u>56.3 ± 1.03</u> 51.9–59.8 (7)
PAXi, mm	<u>120.4 ± 0.85</u> 116.2–123.8 (10)	<u>119.6 ± 0.71</u> 117.3–122.1 (6)	<u>124.4 ± 0.66</u> 121.6–128.6 (12)	<u>123.4 ± 0.90</u> 120.9–126.7 (6)	<u>123.4 ± 0.80</u> 120.8–127.3 (7)
PVXi, mm	<u>65.8 ± 0.60</u> 61.3–67.9 (10)	<u>66.4 ± 0.96</u> 62.3–69.6 (6)	<u>69.8 ± 0.89</u> 67.1–76.9 (12)	<u>68.6 ± 1.36</u> 65.3–73.5 (6)	<u>67.7 ± 1.31</u> 64.9–75.0 (7)
VAXi, mm	<u>56.2 ± 0.77</u> 50.6–59.2 (10)	<u>54.9 ± 1.15</u> 51.3–58.1 (6)	<u>56.3 ± 0.58</u> 52.8–60.5 (12)	<u>57.8 ± 0.97</u> 54.2–61.1 (6)	<u>57.3 ± 0.48</u> 56.0–60.0 (7)
pAXi, mm	<u>29.2 ± 0.73</u> 25.4–33.2 (10)	<u>28.9 ± 0.60</u> 27.0–30.8 (6)	<u>27.7 ± 0.54</u> 25.4–31.3 (12)	<u>28.6 ± 0.93</u> 24.7–31.4 (6)	<u>28.9 ± 0.81</u> 26.6–32.1 (7)
pDXi, mm	<u>90.4 ± 1.02</u> 85.3–94.8 (10)	<u>90.3 ± 1.10</u> 85.3–92.6 (6)	<u>89.3 ± 0.64</u> 86.0–92.6 (12)	<u>91.5 ± 1.32</u> 88.4–96.0 (6)	<u>91.3 ± 1.39</u> 86.0–96.1 (7)
IDXi, mm	<u>37.6 ± 0.84</u> 32.2–42.5 (10)	<u>36.6 ± 0.58</u> 34.7–38.1 (6)	<u>38.0 ± 0.69</u> 34.5–41.5 (12)	<u>39.2 ± 0.90</u> 35.3–41.4 (6)	<u>39.2 ± 0.59</u> 36.7–41.0 (7)
IAXi, mm	<u>23.1 ± 0.39</u> 21.1–25.0 (10)	<u>23.3 ± 0.56</u> 21.9–25.9 (6)	<u>22.6 ± 0.41</u> 20.5–26.1 (12)	<u>23.4 ± 0.76</u> 20.4–25.7 (6)	<u>22.8 ± 0.29</u> 21.7–23.9 (7)
IVXi, mm	<u>30.9 ± 0.35</u> 29.3–32.7 (10)	<u>30.6 ± 0.82</u> 27.2–32.6 (6)	<u>30.8 ± 0.69</u> 27.3–35.2 (12)	<u>31.3 ± 0.52</u> 29.7–32.7 (6)	<u>31.4 ± 0.42</u> 29.7–32.7 (7)
IPXi, mm	<u>34.5 ± 0.85</u> 29.5–38.8 (10)	<u>35.2 ± 0.90</u> 33.0–38.8 (6)	<u>33.3 ± 0.81</u> 29.3–40.3 (12)	<u>35.2 ± 1.04</u> 30.9–38.6 (6)	<u>33.9 ± 0.66</u> 32.3–37.5 (7)
hDXi, mm	<u>27.7 ± 0.84</u> 24.4–32.0 (10)	<u>25.9 ± 0.76</u> 23.4–28.9 (6)	<u>27.9 ± 0.97</u> 23.6–32.7 (12)	<u>27.0 ± 0.86</u> 23.2–29.2 (6)	<u>27.6 ± 0.77</u> 25.4–30.4 (7)
hAXi, mm	<u>26.7 ± 0.81</u> 22.7–30.6 (10)	<u>26.3 ± 0.84</u> 24.3–29.4 (6)	<u>26.7 ± 0.41</u> 24.5–28.4 (12)	<u>25.7 ± 1.11</u> 22.8–28.6 (6)	<u>25.5 ± 0.78</u> 23.2–28.6 (7)

**Note:** *Sr* – sparsely rakered whitefish morph, *FL* – Smith length, *sp.br.* – number of rakers on the first branchial arch, *ll* – number of perforated scales in the lateral line, *H* – highest body height, *h* – caudal peduncle height, *aA*, *aV*, *aD*, *aP* – anteanal, anteventral, antedorsal, antepectral distances, respectively, *DC*, *VC*, *AC* – dorsocaudal, ventrocaudal and analcaudal distances, respectively, *PA*, *PV*, *VA* – pectroanal, pectroventral, ventroanal distances, respectively, *pA* – caudal peduncle length, *pD* – post-dorsal distance, *ID*, *IA*, *IV*, *IP* – the length of the dorsal, anal, ventral and pectoral fins, respectively, *hD*, *hA* – length of the bases of the dorsal and anal fins, respectively, *C* – head length, *r* – snout length, *o* – eye diameter, *b* – pupil diameter, *po* – postorbital distance, *Ch1* and *Ch2* – head height at the level of the eye and the back of the head, respectively, *lmax* and *hmax* – length and height of the upper jaw respectively, *lmd* – lower jaw length, *Xi* – is the size-adjusted plastic measurement. Above the line is the average value of the characteristics and its error, below the line is the minimum and maximum value of the characteristics. The number of whitefish specimens is shown in parentheses, *n*.



the back of the head was greater ( $p = 0.05-0.001$ ) in “wide-bodied” and “dolphin-snouted” whitefish morphotypes. The “high-bodied” whitefish morphotype were characterized by the lowest ( $p = 0.05-0.001$ ) values of head parameters (Table 3). Thus, extreme values of head parameters were mainly characteristic of “humpbacked” and “low-bodied” whitefish morphotypes (highest values) and “high-bodied” whitefish morphotype (lowest values) (Table 3).

The average length in the sample for the “high-bodied” whitefish morphotype was greater ( $p = 0.05-0.001$ ) than for other whitefish morphotypes (Table 3). When studying the body morphology of the identified groups of whitefish, the values of the size-adjusted parameters overlapped (Table 3). Differences in body structure were minor and were mainly observed only in “humpback” whitefish. They had the lowest values ( $p = 0.05-0.001$ ) of the traits  $aA$ ,  $aV$ , and  $PA$  compared to the other morphotypes (Table 3).

Thus, we can observe diversity in some meristic traits and morphometric head characteristics in the *sr* whitefish morph from the NTR in the absence of hiatus. In a series of changes in the head morphometric and meristic characteristics of the five identified whitefish morphotypes, the extreme average values are typical for “humpbacked” and “short-bodied” whitefish (highest values of head parameters and lowest values of meristic parameters) and for “high-bodied” whitefish (the lowest values of head parameters and the highest values of meristic parameters). The values for these parameters in “wide-bodied” and “dolphin-snouted” whitefish are often intermediate.

Based on the analysis results of the contribution of the size-adjusted morphometric characteristics to the principal components (PCs), only the graph of  $PC2$  against  $PC1$  is worth considering;  $PC3$  and  $PC4$  have low factorial loadings (Table 4). Figure 5 clearly distinguishes the group of “high-bodied” whitefish. The whitefish closest to the “high-bodied” whitefish morphotype are those belonging to the “dolphin-snouted” morphotype, the furthest from them are the “humpbacked” and “low-bodied” whitefish, and the intermediate position is occupied by the “wide-bodied” whitefish morphotype. The main positive contribution to  $PC1$  was made by body shape parameters (the greatest ( $H$ ) and smallest ( $h$ ) body heights, the length of the dorsal ( $LD$ ) and anal ( $LA$ ) fins), and the main negative contribution was made by head shape parameters (the eye diameter ( $o$ ) and pupil diameter ( $b$ ), and the length of the upper jaw ( $lmax$ )) (Table 4). In the  $PC2$ , the main positive contribution was made by the body parameter



**Fig.4.** The appearance of sparsely rakered whitefish morph (a –  $FL = 161$  mm, aged 2+,  $sp.br. = 20$ ,  $ll = 81$ ; b –  $FL = 249$  mm, aged 5+,  $sp.br. = 20$ ,  $ll = 89$ ; c –  $FL = 229$  mm, aged 6+,  $sp.br. = 21$ ,  $ll = 89$ ; d –  $FL = 296$  mm, aged 3+,  $sp.br. = 27$ ,  $ll = 92$ ; e –  $FL = 203$  mm, aged 4+,  $sp.br. = 18$ ,  $ll = 87$ ; f –  $FL = 257$  mm, aged 4+,  $sp.br. = 22$ ,  $ll = 93$ ) in the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022.  $Sp.br.$  – the number of gill rakers on the first branchial arch,  $n$ ,  $ll$  – the number of perforated scales in the lateral line,  $n$ .

(caudal peduncle length ( $pA$ )), the main negative contribution was made by the head parameter – the upper jaw height ( $hmax$ ) (Table 4).

Summarizing the above, we can talk about the presence of individuals of the  $sr$  whitefish morph in the NTR with such morphotypes as “humpbacked”, “low-bodied”, “wide-bodied”, “dolphin-snouted”, “high-bodied”, that is, the presence of a polymorphic population of the  $sr$  whitefish morph in the NTR, for which generalized biological characteristics will be given below.

The generalized table with meristic and the size-adjusted morphometric characteristics of the  $sr$  whitefish morph from the NTR is presented in Table 5.

The  $lsp.br.$  in the  $sr$  whitefish morph varied from 1.7 to 4.6 ( $2.9 \pm 0.03$ ) mm, while in  $mr$  whitefish morph it was 2.5 and 3.8 mm (Table 5). The  $ssp.br.$  in  $sr$  whitefish varied from 0.6 to 2.1 ( $1.2 \pm 0.01$ ), in  $mr$  – from 0.5 to 0.7 mm (Table 5). The distribution of the  $sr$  whitefish morph from NTR according to the  $ll$  is formed by heterogeneous groups (Fig. 6) (statistical analysis showed a significant difference in this distribution from the normal one in 3 out of 6 tests). Given the range of numbers of  $ll$  in  $sr$  whitefish in the reservoir (Table 5), it included both small scaled, medium scaled and multi scaled whitefish.

### 3.4. Age and sex composition of whitefish

According to our data, in the NTR the  $sr$  whitefish morph is represented by 10 (from 0+ to 9+ years) age groups (Table 6), fish aged 3+, 4+ and 5+ years predominated (63% of the whitefish sample) (Table 6). The  $mr$  whitefish morph in the NTR were represented by individuals aged 2+ years. The sex ratio of the  $sr$  whitefish in the NTR corresponded to an average of 1:1 (Table 6).

### 3.5. Length-weight characteristics of whitefish

The distribution of whitefish from the NTR by length and weight is presented in Figures 7a, b. In terms of length,  $sr$  whitefish morph have a normal distribution; the most common are individuals with a length from 181 to 240 mm (Fig. 7a). The weight distribution of the  $sr$  whitefish is formed by heterogeneous groups (Fig. 7b).

In whitefish from the NTR, the measured length and weight of males and females at different ages did not differ significantly (Table 7); therefore, below we will present generalized length-weight characteristics of fish (Table 7). We observed significant differences in the measured length and especially the weight of fish of the same age (min.-max. values), with some fish being up to thirteen times larger than others (weight 46-615 g, age 4+ years) (Table 7). The  $mr$  whitefish morph at the age of 2+ years had a length of 178-183 mm and a weight of 40-42 g. Linear growth rates were calculated using the scale back-calculation method only for  $sr$  whitefish morph from the NTR due to the large sample size. The relationship between the measured length of

**Table 4.** Contributions of plastic characteristics to principal components (PCs) 1-4 in the morphotypes of sparsely rakered whitefish from the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022

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

**Note:** The maximum contributions of parameters are highlighted in bold. The length of the eigenvector is 1. *FL* – Smith length, *sp.br.* – number of rakers on the first branchial arch, *ll* – number of perforated scales in the lateral line, *H* – highest body height, *h* – caudal peduncle height, *aA*, *aV*, *aD*, *aP* – anteanal, anteventral, antedorsal, antepectral distances, respectively, *DC*, *VC*, *AC* – dorsocaudal, ventrocaudal and analcaudal distances, respectively, *PA*, *PV*, *VA* – pectroanal, pectroventral, ventroanal distances, respectively, *pA* – caudal peduncle length, *pD* – post-dorsal distance, *ID*, *IA*, *IV*, *IP* – the length of the dorsal, anal, ventral and pectoral fins, respectively, *hD*, *hA* – length of the bases of the dorsal and anal fins, respectively, *C* – head length, *r* – snout length, *o* – eye diameter, *b* – pupil diameter, *po* – postorbital distance, *Ch1* and *Ch2* – head height at the level of the eye and the back of the head, respectively, *lmax* and *hmax* – length and height of the upper jaw respectively, *lmd* – lower jaw length.

**Table 5.** Some meristic and size-adjusted plastic characteristics of the sparsely rakered whitefish morph from the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022

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

**Note:**  $M \pm m$  – mean value and standard error,  $S$  – standard deviation,  $cv$  – coefficient of variation,  $min-max$  – minimum and maximum value of the characteristic,  $FL$  – Smith length,  $sp.br.$  – number of rakers on the first branchial arch,  $lsp.br.$  – central gill raker length,  $ssp.br.$  – distance between the gill rakers,  $ll$  – number of perforated scales in the lateral line,  $H$  – highest body height,  $h$  – caudal peduncle height,  $aA$ ,  $aV$ ,  $aD$ ,  $aP$  – anteanal, anteventral, antedorsal, antepetral distances, respectively,  $DC$ ,  $VC$ ,  $AC$  – dorsocaudal, ventrocaudal and analcaudal distances, respectively,  $PA$ ,  $PV$ ,  $VA$  – pectroanal, pectroventral, ventroanal distances, respectively,  $pA$  – caudal peduncle length,  $pD$  – postdorsal distance,  $lD$ ,  $lA$ ,  $lV$ ,  $lP$  – the length of the dorsal, anal, ventral and pectoral fins, respectively,  $hD$ ,  $hA$  – length of the bases of the dorsal and anal fins, respectively,  $C$  – head length,  $r$  – snout length,  $o$  – eye diameter,  $b$  – pupil diameter,  $po$  – postorbital distance,  $Ch1$  and  $Ch2$  – head height at the level of the eye and the back of the head, respectively,  $lmax$  and  $hmax$  – length and height of the upper jaw respectively,  $lmd$  – lower jaw length,  $Xi$  – is the size-adjusted plastic measurement. Above the line is the average value of the characteristics and its error, below the line is the minimum and maximum value of the characteristics. The number of whitefish specimens is shown in parentheses,  $n$ .

*sr* whitefish and their anterior diagonal radius of scales is presented in Figure 8 and is well described by both the linear regression formula and the power regression formula. The regression line does not pass through the origin, hence, we find the formula for back-calculation length for *sr* whitefish from the NTR:  $\ln L_i = \ln 37.53 + \ln R_i / \ln R_n \times (\ln L_n - \ln 37.53)$  (Fig. 8). Based on the generalized results, the Rosa Lee “phenomenon” is absent in reverse growth calculations, which indicates the correctness of our chosen methodology (Chugunova, 1959; Bryuzgin, 1969; Mina, 1981; Khurshut, 2000; 2003). The *sr* whitefish morph from the NTR were caught

throughout the year, but 83% of the fish in the sample were caught in the summer-autumn-winter period (August-December), that is, the fish had almost completed their full growth of the current year. Therefore, the best agreement between the measured and back-calculated lengths is obtained by comparing the average measured length estimates of whitefish with the average back-calculated lengths at the time of the current annual ring formation (Fig. 9). The variability of the back-calculated length of *sr* whitefish, based on the analysis of the values of the coefficient of variation (cv), gradually increases from the first to the sixth year

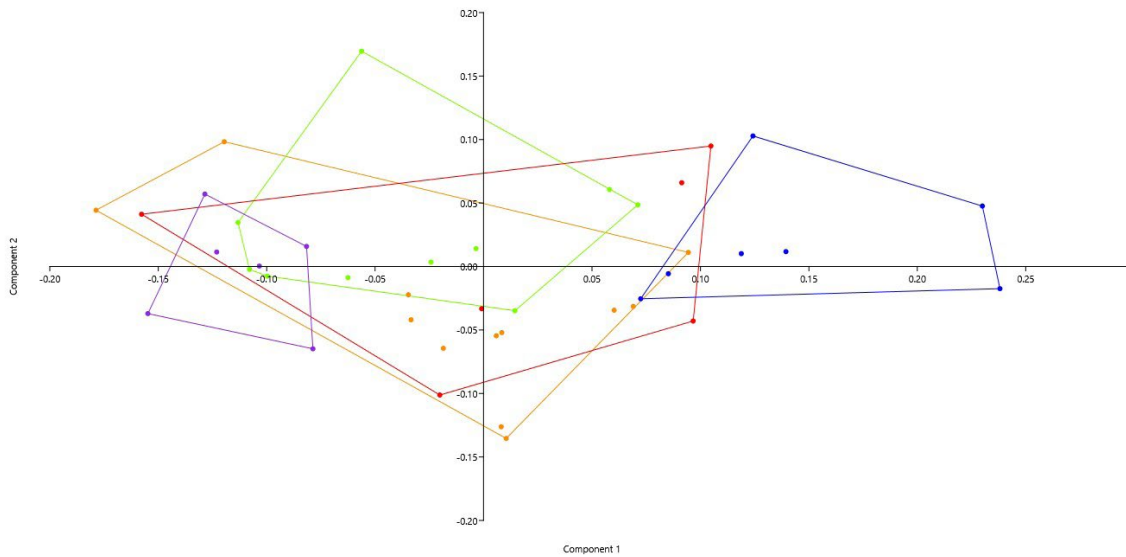
**Table 6.** Age and sex composition of the sparsely rakered whitefish morph in the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022

Age										In whole for the sample <i>juv</i> / males / females, n
0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
<i>juv</i> / males / females, n (share of age group from the whole sample size, %)										
<u>1/0/0</u> (0.2)	<u>5/4/14</u> (5.7)	<u>4/19/22</u> (11.2)	<u>0/41/44</u> (21.1)	<u>0/43/47</u> (22.3)	<u>0/31/48</u> (19.6)	<u>0/32/21</u> (13.2)	<u>0/9/10</u> (4.7)	<u>0/3/3</u> (1.5)	<u>0/1/1</u> (0.5)	<u>10/183/210</u>

**Table 7.** Length (*FL*), mm and weight (*W*), g of the sparsely rakered whitefish morph the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin) at different ages, 2018-2022

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

**Note:** Student’s *t*-test. Differences were considered statistically significant at  $p \leq 0.05$ .

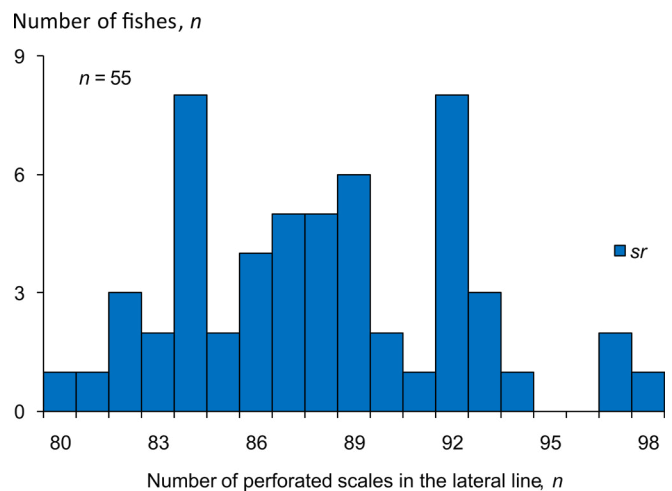


**Fig.5.** Arrangement of individuals of sparsely rakered whitefish morph in the space of 1-2 main components according to morphometric characteristics in the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022: – “humpbacked” whitefish morphotype, – “low-bodied” whitefish morphotype, – “wide-bodied” whitefish morphotype, – “dolphin-snouted” whitefish morphotype, – “high-bodied” whitefish morphotype.

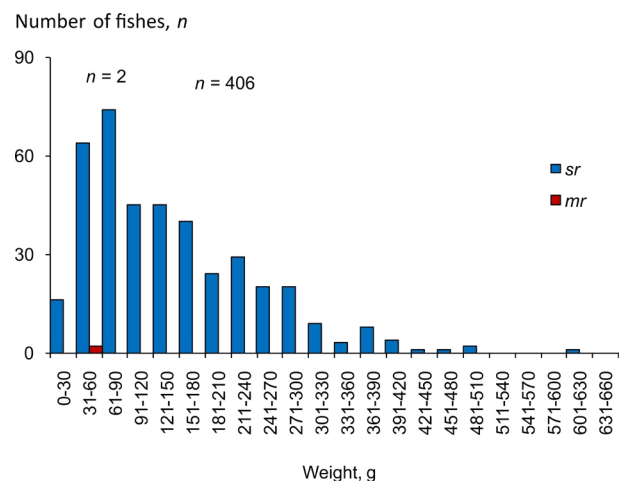
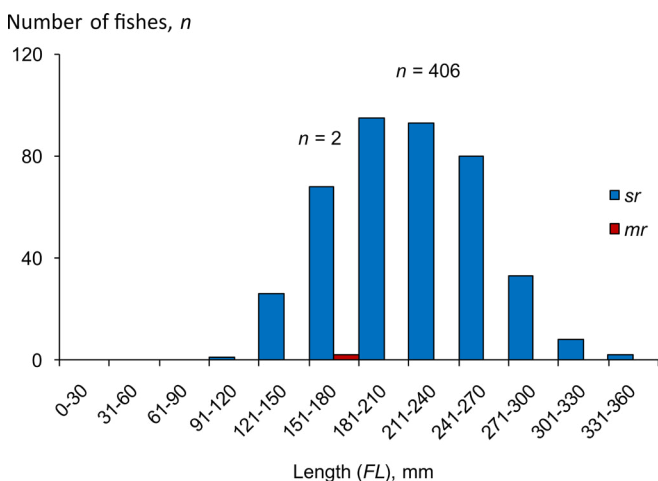
of life and reaches a maximum value of 13.5% (average), after which it gradually decreases again (Table 8). The absolute linear increments in *sr* whitefish morph in the first year of life are maximum, then, they gradually decrease until the age of seven years (Table 8). From the age of eight, there is an alternation of larger and smaller increments (Table 8). Starting from the second year of life, estimates of back-calculated lengths made on the basis of relative increments are generally similar to estimates made on the basis of absolute increments (Table 8).

### 3.6. Feeding of whitefish

The share of feeding individuals of the *sr* whitefish morph from the NTR in different months ranged from 80 to 100% (Table 9). The highest degree of stomach fullness in whitefish was observed in the spring-summer months (May-August) and averaged 2.9-3.4 points



**Fig.6.** The sparse rakered whitefish distribution by the number of perforated scales in the lateral line in the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022. *Sr* – sparsely rakered whitefish morph.



**Fig.7.** The European whitefish distribution by the measured length (a), mm and weight (b), g in the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022. *Sr* – sparsely rakered whitefish morph, *mr* – medium rakered whitefish morph.

**Table 8.** Back-calculated length (*FL*), mm and absolute increments, mm/ relative growth rate according to Schmalhausen-Brody of the sparsely rakered whitefish morph in the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022

Age								
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Back-calculated length ( <i>FL</i> ), mm								
105 ± 0.6; 11.1	140 ± 0.8; 11.0	171 ± 1.2; 12.8	191 ± 1.5; 12.3	209 ± 2.0; 13.2	221 ± 3.3; 13.5	228 ± 5.0; 11.7	240 ± 8.1; 10.1	244 ± 7.8; 4.5
72-159	104-230	125-294	145-278	152-299	170-295	188-290	208-292	236-252
(404)	(384)	(343)	(253)	(159)	(80)	(28)	(9)	(2)
Absolute increments, mm								
105	35	31	20	18	12	7	12	4
Relative growth rate according to Schmalhausen-Brody								
-	0.43	0.50	0.39	0.41	0.31	0.20	0.38	0.14

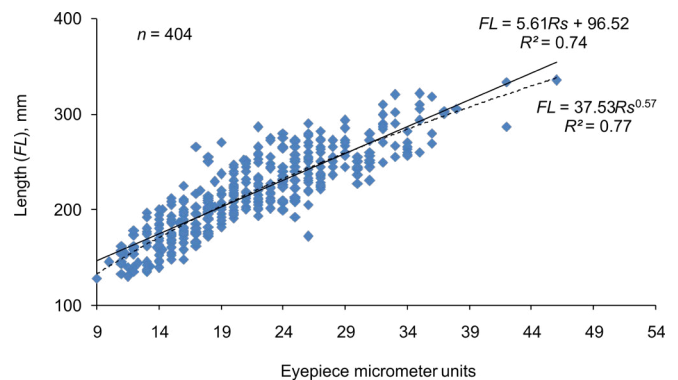
**Note:** Above the line is the average value of the characteristic, its error and coefficient of variation, %, below the line is the minimum and maximum value of the characteristic. The number of specimens of the whitefish, *n*, is presented in parentheses.

(on a scale of 0-4 points); in the autumn-winter months, it gradually decreased and reached an average of 1.9-2.1 points.

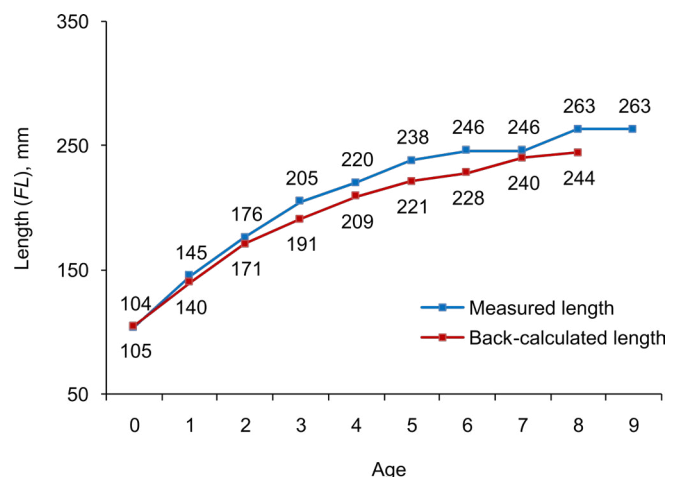
In 31 individuals of *sr* whitefish morph (33% of the sample of *sr* whitefish with examined stomachs) ranging from 207 to 318 mm in length; only pelleted feeds were found, which were used to feed rainbow trout at fish hatcheries in this reservoir. In the remaining 62 whitefish (67%) with a length of 130 to 333 mm, only natural food was found in the stomachs, which consisted of representatives of 6 invertebrate animals' taxonomic groups and fish eggs (Table 10). Bivalve mollusks of the genera *Euglesa* and *Sphaerium* play a greater role (*IR* = 59.7%) in the natural diet of the NTR whitefish (Table 10). Gastropods of the genera *Limnea* and *Valvata* were less common in the food bolus, in contrast to bivalves (8.6%). Chironomid larvae (*Chironomus*, *Procladius*, *Prodiamesa*, *Psectrocladius*, *Sergentia*) (Table 10) are the second most important in the diet of *sr* whitefish morph (up to 16.7% *IR*). For zooplankton organisms, this index was only 3.9% (Table 10). Zooplankton was represented by large predatory cladocerans and copepods belonging to the genera *Acanthocyclops* and *Eurycercus*. The stomachs of two *mr* whitefish morph, caught in the NTR were empty.

### 3.7. Maturation of whitefish

The *sr* whitefish morph with a juvenile stage of gonad development (with poorly developed gonads) in the NTR was found in age groups of 0+ -2+ years (Table 6). Sexually mature males and females of the *sr* whitefish were found at ages from 2+ years to 9+ years (Table 11). The modal age of maturation in both sexes was 4+ -5+ years (on average, 50-60% of the sample of sexually mature whitefish of different ages) (Table 11). The average observed length-weight characteristics of mature males and females of *sr* whitefish morph at different ages did not differ significantly (Table 11): fish began to mature at a length of 162-173 mm and a weight of 45-56 g, the average length of



**Fig.8.** The ratio of the measured length (*FL*), mm and the anterior diagonal radius of the scales (*Rs*), eyepiece micrometer units of sparsely rakered whitefish morph in the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022.



**Fig.9.** Comparison of the measured length (*FL*), mm with the back-calculated length (*FL*), mm of sparsely rakered whitefish morph in the different ages in the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022.

**Table 9.** The share of the feeding sparsely rakered whitefish morph in different months, % from the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022

Date of catching (month, year)										
January, 2021	February, 2021	March, 2019 2022	May, 2019 2020 2021	June, 2019 2020 2021	July, 2022	August, 2019 2020 2021 2022	September, 2019 2020 2021 2022	October, 2019 2020 2021 2022	November, 2019 2020 2021 2022	December, 2018 2019 2020 2021 2022
-	-	-	100 (24)	91 (11)	80 (25)	97 (103)	99 (67)	81 (72)	91 (35)	94 (17)

Note: “-” – absence from the sample; the number of studied fish is presented in parentheses.

mature fish was 225-226 mm, weight was 158-165 g. The only sexually mature female *mr* whitefish morph from the NTR at the age of 2+ years had length-weight characteristics of 168 mm and 40 g.

Whitefish with flowing reproductive products (stage V of gonad development) in the NTR began to be found in catches in the first ten days of October and were found until mid-November.

#### 4. Discussion

Our research enabled to identify the peculiarities of the functioning of the NTR ecosystem. Currently, we observe the process of eutrophication in the reservoir. High concentrations of total phosphorus and nitrogen are recorded in the water, the sources of which are cage farms for growing rainbow trout. It is considered that cage farming significantly exceeds all other types of aquaculture in terms of negative impact on the environment (Duktov and Lavushev, 2022). Besides, in the reservoir's catchment area, there are large agricultural areas of the “Tuloma” enterprise, large settlements (Tuloma, Murmashi, Prichalnoe), and intensively developing dacha and villa communities, which also make a significant contribution to the processes of anthropogenic eutrophication. In addition to the pollution of water bodies with biogenic and organic compounds, one of the factors contributing to the negative impact of cage aquaculture is the entry into the ecosystem in large quantities of a new type of food for autochthonous aquatic organisms. Despite the high content of biogenic elements in the NTR water, the average quantitative parameters of planktonic communities and chlorophyll *a* correspond to the oligotrophic status. In addition to the development of eutrophication processes, regulation of the flow regime at the spillway of the Nizhnetulomskaya HPP (the reservoir remains a lotic system, where the flow is maintained and planktonic organisms are carried away), as well as temperature conditions are the most significant factors determining the seasonal dynamics of plankton. According to ecological characteristics, the bulk of phyto- and zooplankton communities were representatives typical of subarctic reservoirs of the northern taiga zone, as well as cosmopolitans with a wide biogeography. The consequences of anthropogenic eutrophication of the NTR waters are manifested in the development of cyanoprokaryotes in phytoplankton communities, mainly in the autumn (up to 85%), including potentially toxic species that can cause water blooms.

Macrozoobenthos of the NTR littoral zone is represented by groups that are typical and widespread in freshwater bodies of the Murmansk region (Yakovlev, 2005; Valkova, 2020). High quantitative parameters (abundance and biomass) of macrozoobenthos with the dominance of a limited number of species in the macrozoobenthos of the littoral zone are possible response of the community to reservoir water eutrophication (Yakovlev, 2005; Kashulin et al., 2012; 2018; Valkova, 2020; Lukin et al., 2003; Mousavi et al., 2003; Denisov et al., 2020; Zubova et al., 2020a). The seasonal dynamics of zoobenthos abundance and biomass were closely related to the life cycle of chironomids, which were the dominant group of benthic fauna throughout the entire observation period. The maximum average abundance and biomass of macrozoobenthos in the littoral zone was observed in summer, and the minimum – in autumn.

It is known that 17 species of fish live in the Tuloma River basin (Berg and Pravdin, 1948; Galkin et al., 1966; Nelichik, 2005): Arctic lamprey *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius), Atlantic salmon (salmon), brown trout, Arctic char *Salvelinus alpinus* (Linnaeus), European vendace, European whitefish, European grayling, northern pike, common minnow *Phoxinus phoxi-*

**Table 10.** Feeding according to the index of relative importance (*IR*), % of the sparsely rakered whitefish morph in the Nizhnetuloma Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022

Characteristics	<i>IR</i> , %
Min.-max. length ( <i>FL</i> ), mm of whitefish with an examined stomach	130-333
Zooplankton	3.9
Macrozoobenthos:	87.6
chironomids	16.7
caddisflies	2.2
alderflies	0.4
bivalves	59.7
gastropods	8.6
Fish caviar	0.2
Uncertain mass	8.3
Number of fish with examined stomach, <i>n</i>	62

**Table 11.** Measured length (FL), mm and weight (W), g in mature males and females of sparsely rakered whitefish morph from the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin), 2018-2022

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

**Note:** Above the line is the average value of the parameter and its error, below the line is the minimum and maximum value of the parameter. The number of whitefish specimens, n and % of sexually mature individuals within the age group are presented in parentheses.

*nus* (Linnaeus), burbot, European perch, three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, nine-spined stickleback, fourhorn sculpin *Myoxocephalus quadricornis* (Linnaeus) \*, European flounder *Platichthys flesus* (Linnaeus)\* (\* – species that live only in the estuarine zone of the river).

Before the construction of hydroelectric dams, the Tuloma River was characterized by the dominance of salmonids in the ichthyofauna. Since 1960, pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) acclimatized in the seas of the North, began to enter the fish passage of the Nizhnetulomskaya HPP. From 1979 to 1985, 258.8 million larvae of small European smelt were released from Lake Onega in order to reproduce the food supply for salmon predators in the VTR (Tuloma River basin). In the reservoir, smelt adapted well (gave numerous offspring) and in terms of growth rate significantly surpassed its relative from Lake Onega (Nelichik, 1998; Mitenev et al., 2007). It is currently distributed throughout the Tuloma River system.

Taking into account the presented literature and modern data, the structure of the fish community in the NTR is currently also undergoing significant changes. Smelt introduction into the Tuloma River system resulted in the development of a reservoir containing whitefish and salmon instead of a reservoir containing only whitefish and smelt within about half a century. The short life cycle of smelt, low abundance of predatory fish (northern pike, burbot) in the reservoir, inefficient commercial removals, and successful reproduction in tributary rivers make smelt a successful species in the NTR. Smelt can occupy different ecological niches throughout its life cycle leading to increased food competition with other fish species in the reservoir (Kashulin et al., 2012). In the water bodies of the Murmansk region, smelt under 100 mm in length is a typical planktonophages, while larger individuals feed on both benthic organisms and fish (mainly

vendace and nine-spined stickleback) (Zubova et al., 2020b; 2020c). Directly in the NTR, smelt feed on both artificial pelleted feed from fish nurseries and natural food. In smelt specimens 150-222 mm long, fish such as nine-spined stickleback and vendace had greater importance in their natural diet. Also, bivalves, chironomids, and cladocerans were found in the stomachs of smelt 150-188 mm long (own unpublished data). Thus, in conditions of intensification of water eutrophication processes and regional and climatic changes, including abnormal temperature deviations against the backdrop of a warming trend, advantages are gained by “universal species” of fish that are better adapted to high temperatures, such as perch and smelt, which have multichannel feeding and are capable of forming intraspecific groups within a reservoir (Zubova et al., 2020c; Kashulin and Bekkelund, 2022; Polyakov et al., 2002; McBean et al., 2005; ACIA, 2005; Ylikörkkö et al., 2015; Sa´nchez- Herna´ndez et al., 2021; Smalås et al., 2023).

Currently, whitefish remain the dominant species in the catches from the NTR. According to Reshetnikov (1980), the Tuloma River basin is mainly inhabited by the *sr* whitefish morph with the number of *sr.br.* 20-30 (on average 24-25) (58 specimens each). The author also described here the only *mr* whitefish morph with the number of *sr.br.* 33. In his work on the main areas of the VTR, the Note River, and the flooded Lake Katskim, Shuster (1985) notes the presence of multiple ecological morphs of whitefish and their “polymodality in the *sr.br.* number”. For the indicated areas, the average number of whitefish *sr.br.*, according to Shuster, was  $24.8 \pm 0.06$  (18-34) (1576 specimens each). In more recent works on the ichthyofauna of the VTR and NTR (Ilmast et al., 2018; 2019), only the *sr* whitefish morph is also described, but with a lower ( $p = 0.001$ ) average number of *sr.br.* –  $23.3 \pm 0.45$  (35 specimens each). In our catches from the NTR, whitefish had a wider range



of extreme values of *sr.br.* than indicated in the literature: 16-39 instead of 18-34. Mostly *sr* whitefish morph were also present (99.5% of the whitefish sample) with the *sr.br.* number from 16 to 28 ( $20.7 \pm 0.10$ ), the remaining percentage (0.5%) was *mr* whitefish morph with the *sr.br.* number 32 and 39. Taking into account the current literature data on the structure of the first whitefish gill arch from five large lake-river systems of the Murmansk region (basins of the Pasvik, Tuloma, Niva and Umba rivers), the *sr* whitefish morph with the lowest average *sr.br.* number inhabits the NTR ( $p = 0.05$ ) (Zubova et al., 2022; 2023): 21 gill rakers against 22-26 gill rakers. Among the *sr* whitefish morph of the NTR based on the structure of the head and body, up to 5 additional morphotypes are visually distinguished, the reasons for the differences of which we cannot know and are based on the available data. Also, given the range of the *ll* number (80-98) in the *sr* whitefish of the reservoir, it consists of both small-, medium- and multi scaled additional morphs of whitefish (Bochkarev, 2022). The coexistence of different whitefish morphs according to the *ll* number was observed by us in other studied water bodies of the Murmansk region, and the division into small, medium, and multi scaled morphs was characteristic of both *sr* whitefish and *mr* whitefish morphs (Zubova et al., 2019; 2022). It is believed that the *ll* number is an evolutionarily more neutral trait than *sr.br.* number, since a direct connection between the *ll* and the morphological characters and ecological preferences of whitefish has not yet been found (Bochkarev, 2022). Thus, the *ll* number may reflect phylogenetic relationships to a greater extent than the *sr.br.* number (Bochkarev, 2022).

Thus, the whitefish in the NTR is represented by a polymorphic population, which may be the result of a “mixing” in the Tuloma River of lake and lake-river whitefish from numerous subsidiary river systems of the basin and anadromous (“sea”) whitefish from the Barents Sea. Assessment of the origin of whitefish of the NTR polymorphism is impossible without modern genetic research methods.

Analysis of the modern age composition of the *sr* whitefish morph from the NTR, its length-weight characteristics, and sexual maturation relative to the literature data on the VTR whitefish for 1966-1984 revealed a number of changes (Shuster, 1985). In the NTR *sr* whitefish, the number of age groups decreases almost by half from 20+ years to 9+ years, the rate of linear and weight growth decreases, and maturation occurs earlier, at the age of 2+ years instead of 3-4+ years at lower length-weight characteristics of fish. The time of fish spawning (the first ten days of October to mid-November) corresponds to literature data (Shuster, 1985). We have not discovered mass spawning sites for the NTR whitefish. Possible spawning sites for the NTR whitefish can be considered tributaries (the rivers Pyaive, Sholgoch, Kercha, etc.), as well as their pre-estuary areas in the reservoir itself, where there is less siltation of the bottom and more favorable oxygen and hydrological regimes for the development of eggs.

Taking into account modern data on the biological characteristics of intraspecific groups of whitefish

from reservoirs of various river basins of the Murmansk region (Pasvik, Niva, Umba), *sr* whitefish morph from the NTR, according to length-weight characteristics, can be classified as a group of medium-sized whitefish with early maturation (Zubova et al., 2022; 2023). The *sr* whitefish morph with similar biological characteristics are also found in relatively clean (Lake Virtuovoshjaur) and heavily polluted (Lake Kuetsjarvi) water bodies of the Pasvik River basin (Zubova et al., 2022).

Based on the type of feeding, the *sr* whitefish morph from the NTR can be classified as benthophages with a wide range of consumption of food organisms. The stomach contents of *sr* whitefish morph in the summer-autumn period in water bodies of the Murmansk region usually correlate well with the hydrobiological characteristics of fish habitats (Reshetnikov, 1980; Zubova et al., 2023). The high content of bivalves in the stomachs of the *sr* whitefish from the NTR probably indicates that they were consumed from the profundal zone of the reservoir, since their numbers and biomass were insignificant in the littoral macrozoobenthos. The second most important food organisms, chironomids, could be consumed from both the littoral and profundal zones of the reservoir.

Additional artificial feed from numerous nurseries of trout farms in the reservoir is currently of great importance in the feeding of the NTR *sr* whitefish. Artificial pelleted feed was also found in the stomachs of smelt. Perhaps this is the main reason for the large differences in the minimum-maximum values of the measured length and especially the mass of the NTR *sr* whitefish morph of the same age.

## 5. Acknowledgments

The work was carried out within two research topics: FMEZ-2022-0008 “Scientific basis for assessing the quality of the Arctic water resources in the zones of intense anthropogenic impact” and FMEZ-2024-0014 “Monitoring of natural objects under conditions of climate change, specific natural geochemical landscapes, urbanization and industrial development of the Arctic”.

## Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

## References

- Altukhov Yu.P. 2004. Dynamics of gene pools under anthropogenic influences. *Vavilov journal of genetics and breeding* 8 (2): 40–59
- Amundsen P.-A., Bøhn T., Våga G. 2004. Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus*) morphs. *Annales zoologici Fennici* 41: 291–300
- Anthropogenic modifications of the ecosystem of Lake Imandra. 2002. In: Moiseenko T.I. (ed.), Moscow. Nauka. (in Russian)
- Arctic Climate Impact Assessment. 2005. ACIA Overview report. Cambridge University Press
- Berg L.S., Pravdin I.F. 1948. Fishes of the Kola Peninsula. Leningrad. Izvestia VNIORKH

- Bochkarev N.A. 2022. *Coregonus lavaretus* complex (Pisces: Coregonidae) from water bodies of Siberia: phylogeography and phylogeny. Dr. Sc. Dissertation, Institute of systematics and ecology of animals of SB RAS, Novosibirsk, Russia. (in Russian)
- Bochkarev N.A., Zuikova E.I. 2010. Comparative characteristics of whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) from Lake Karakul and the Bolshoi Abakan River – on the issue of secondary intergradation of whitefish in the basin of the upper and middle reaches of the Yenisei River. Trudy ISiEZH SO RAN [Proceedings of the Institute of systematics and animal ecology of SB RAS] 46: 198–224. (in Russian)
- Bochkarev N.A., Zuikova E.I., Politov D.V. 2013. Additional opportunities for collecting and recording morphological data in fish. Sbornik materialov mezhdunarodnoj konferencii “Biologiya, biotekhnika razvedeniya i sostoyanie zapasov sigovyh ryb” [Proc. Int. conf. Biology, biotechnology of breeding and the state of whitefish stocks] Tyumen: “Gosrybtsentr”: 32–36. (in Russian)
- Bryuzgin V.L. 1969. Methods for studying fish growth from scales, bones and otoliths. Kyiv: Naukova dumka
- Catalog of rivers of the Murmansk region. 1962. In: Bydin F.I. (ed.), Moscow-Leningrad: USSR Academy of Sciences. (in Russian)
- Chugunova N.I. 1959. A manual for the study of age and growth of fish. Moscow: USSR Academy of Sciences. (in Russian)
- Fishery research of the Verkhnetulomskoye and Serebryanskoye reservoirs of the Murmansk region. 1985. In: Kolyusheva A.I. (ed.), Murmansk: PINRO. (in Russian)
- 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>
- Frolov A.A. 2009. Species composition and distribution features of mollusks of the superfamily Pisidioidea (Mollusca, Bivalvia) in the coastal zone of the Nizhnetulomskoye Reservoir and the estuary of the Tuloma River (Kola Peninsula, Russia). Inland water biology 4: 73–80
- Denisov D.B., Kashulin N.A. 2013. Current state of algal plankton communities in the zone of influence of the Kola Nuclear Power Plant (Lake Imandra). Trudy Kol’skogo nauchnogo centra RAN [Proceedings of the Kola Scientific Center of the RAS] Applied Northern ecology 3(16): 70–96. (in Russian)
- 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. 1966. Rep. of SCOP-UNESCO Working Group 17. Monograph, Paris, UNESCO: 9–18
- Duktov A.P., Lavushev V.I. 2022. Ecology of Aquaculture. Course of lectures: educational and methodological manual. In: Krasochko P.A. (ed.), Gorki: BSAA. (in Russian)
- Dvinskikh S.A., Kitaev A.B. 2008. Hydrology of the Kama reservoirs. Perm, Perm University
- Dvinskikh S.A., Kitaev A.B. 2014. Features of the functioning of a reservoir as a natural-technogenic object. Geographical bulletin. Hydrology 2(29): 34–40
- Galkin G.G., Kolyushev A.A., Pokrovsky V.V. 1966. Ichthyofauna of reservoirs and lakes of the Murmansk region. Fishes of the Murmansk region. Habitat conditions, life and fishing. Murmansk, PINRO: 177–193
- Guide to studying fish feeding in natural conditions. 1961. Moscow, USSR Academy of Sciences
- Guide to methods of hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments. 1992. In: Abakumova V.A. (ed.) St. Petersburg, Gidrometeoizdat
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2024. World-wide electronic publication. National University of Ireland. Galway. AlgaeBase. URL: <http://www.algaebase.org>
- Guseva K.A. 1959. Towards a method for accounting phytoplankton. Trudy instituta biologii vodohranilishch [Proceedings of the Institute of Reservoir Biology] Leningrad, 2: 44–51
- 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.Yu., Sendek D.S. et al. 2018. Morphology and phylogeny of the whitefish *Coregonus lavaretus* of Tuloma River (Barents Sea basin). Materialy mezhdunarodnoj konferencii “Ekologicheskie problemy bassejnov krupnyh rek-6” [Proceedings of the international conference “Ecological problems of large river basins – 6”]. Togliatti, Anna: 118–120
- 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. In: 4th International Scientific Conference “Arctic: History and Modernity”, pp.1–8
- Ivanitskaya O.A., Tyukina O.S., Priymak P.G. et al. 2022. Infestation of rainbow trout in fish farms in the reservoirs of the Tuloma River basin by monogeneans of the genus *Gyrodactylus*. In: XIII national (Russian) scientific and practical conference “Natural resources, their current state, protection, commercial and technical use”, pp. 72–76
- 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)
- Karasev A.B., Alekseev M.Yu., Potutkin A.G. 2020. On the infection of common whitefish by plerocercoids *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) in the Nizhnetulomskoye Reservoir (Murmansk region). Trudy Karel’skogo nauchnogo centra RAN [Proceedings of the Karelian Scientific Center RAS] 12: 86–92. DOI: [10.17076/eco1337](https://doi.org/10.17076/eco1337)
- Kashulin N.A., Lukin A.A., Amundsen P.-A. 1999. Fish species of the freshwater water bodies of the Subarctic zone as bioindicators of industrial pollution. Kola Research Center RAS, Apatity. (in Russian)
- Kashulin N.A., Denisov D.B., Valkova S.A. et al. 2012. Current trends in changes in freshwater ecosystems of the Euro-Arctic region. Trudy Kol’skogo nauchnogo centra RAN [Proceedings of the Kola Scientific Center of the RAS] Biological sciences 1: 6–53
- Kashulin N.A., Dauwalter V.A., Denisov D.B. et al. 2018. Comprehensive studies of freshwater ecosystems in

- Fennoscandia. Trudy Kol'skogo nauchnogo centra RAN [Proceedings of the Kola Scientific Center of the RAS] Geosciences and allied environmental sciences 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)
- Kashulin N.A., Bekkelund A.K. 2022. Climate change and the bloom of Arctic Lake Imandra. *Biosphere*. *Nature* 14(2):98–125. DOI:[10.24855/biosfera.v14i2.673](https://doi.org/10.24855/biosfera.v14i2.673)
- Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. 2000. Diptera insects. In: Tsalolikhina S.Ya. (ed.), St. Petersburg, Nauka. (in Russian)
- Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. 2001. Higher insects. In: Tsalolikhina S.Ya. (ed.), St. Petersburg, Nauka. (in Russian)
- Key to zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. 2016. Zoobenthos. In: Alekseeva V.R., Tsalolikhina S.Ya. (ed.), Moscow, St. Petersburg: KMK. (in Russian)
- Khurshut E.E. 2000. Towards a method of back-calculation of the fish growth rate using a regression relationship between body and scale sizes. Conservation of biodiversity in specially protected areas of Uzbekistan. Tashkent, 122–124
- Khurshut E.E. 2003. Scales morphology and growth of the sharpbelly (*Hemiculter leucisculus Basilewsky*) in water bodies of the middle reaches of the Syrdarya River. *Selevinia*. Kazakhstan zoological yearbook. Almaty, 29–34
- Kitaev S.P. 2007. Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Karelian Research Center RAS, Petrozavodsk
- Konovalova O.E., Kuznetsov N.M. 2020. History of the construction and operation of the Nizhne-Tulomskaya hydroelectric power station on the Kola Peninsula. Proceedings of the Kola Scientific Center of the RAS. Energy and environmental management 7 (11): 19–32. DOI:[10.37614/2307-5252.2020.7.19.003](https://doi.org/10.37614/2307-5252.2020.7.19.003)
- Kuzmin G.V. 1984. Tables for calculating algal biomass. Magadan
- Kuznetsov N.M., Minin V.A., Selivanov V.N. 2020. Development of the Kola energy system in the interests of the mining complex of the Murmansk region. *Gornyi zhurnal* 9:96–100. DOI:[10.17580/gzh.2020.09.14](https://doi.org/10.17580/gzh.2020.09.14)
- Kuznetsova N.M., Konovalova O.E. 2021. Development of distributed energy in the Murmansk region. Basic research. *Economic sciences* 5: 122–127. DOI:[10.17513/fr.43049](https://doi.org/10.17513/fr.43049)
- 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
- Melekhin A.V., Bochkarev N.A., Kashulin N.A. et al. 2021. Photo documentation of morphological data in fish. *Bulletin of the Kola Scientific Center of the RAS* 2:30–36. DOI:[10.37614/2307-5228.2021.13.1.003](https://doi.org/10.37614/2307-5228.2021.13.1.003)
- Methodological manual for studying feeding and food relationships of fish in natural conditions. 1974. Moscow: Nauka. (in Russian)
- Mina M.V. 1981. Objectives and methods of studying fish in natural conditions. Modern problems of ichthyology. Moscow: Nauka
- Mina M.V. 1986. Microevolution of fishes: evolutionary aspects of phenetic diversity. Moscow: Nauka. (in Russian)
- Mineeva N.M. 2004. Plant pigments in the water of Volga reservoirs. Moscow: Nauka. (in Russian)
- Mitenev V.K., Karasev A.B., Ponomarev S.V. 2007. Ecological features of the parasitic fauna of the Onega invader – smelt *Osmerus eperlanus* – in the Verkhnetulomskoye Reservoir (Kola region). *Fish and fisheries science* 1: 22–24
- Moiseenko T.I. 1983. The effect of pollution of a subarctic reservoir on fish (using the example of Lake Imandra). Dr. Sc. Dissertation, Leningrad, Russia. (in Russian)
- Nekhaev O.I. 2006. Features of the distribution of freshwater mollusks of the family *Planorbidae* (*Gastropoda*, *Pulmonata*) living in the coastal part of water bodies in the north-west of the Kola Peninsula. *Bulletin of Murmansk State Technical University* 9 (5): 793–796
- Nelichik V.A. 1998. Biological characteristics of smelt (*Osmerus eperlanus eperlanus natio petrovi n. Smirnova*) introduced into the Verkhnetulomskoe Reservoir. Parasites and diseases of marine and freshwater fish of the Northern basin. Murmansk: PINRO: 127–132
- Nelichik V.A. 2005. Fishery characteristics of the reservoirs of the Tuloma River. Biology, reproduction and state of stocks of anadromous and freshwater fish of the Kola Peninsula. Murmansk: PINRO: 235–258
- 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)
- Popova O.A., Reshetnikov Yu.S. 2011. On complex indices in studying fish diet. *Journal of Ichthyology* 51: 712–717
- Pravdin I.F. 1954. Whitefish in the water bodies of the Karelo-Finnish SSR. USSR Academy of Sciences, Moscow, Leningrad. (in Russian)
- Pravdin I.F. 1966. Manual for the study of fishes. Moscow: Pishchevaya promyshlennost'. (in Russian)
- Præbel 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)
- Reshetnikov Yu.S. 1966. Peculiarities of growth and maturation of whitefish in northern water bodies. Patterns of fish population dynamics in the White Sea and its basin. Moscow: Nauka: 93–155
- Reshetnikov Yu.S. 1980. Ecology and systematics of whitefishes. Moscow: Nauka. (in Russian)
- Reshetnikov Yu.S., Bogdanov V.D. 2011. Peculiarities of whitefish reproduction. *Journal of ichthyology* 51(4):502–525
- Samokhvalov I.V., Dolotov S.I., Alekseev M.Yu. 2014. Some population characteristics of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from Tuloma River under regulated flow conditions. Basic research. *Biological sciences* 6: 72–77
- Sandimirov S.S., Kudryavtseva L.P., Dauwalter V.A. et al. 2019. Methods for environmental studies of Arctic water bodies. In: Ratkina N.E. (ed.), Murmansk: MSTU. (in Russian)
- Sánchez-Hernaández 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)
- Shuster B.I. 1985. Whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) of the Verkhnetulomskoye Reservoir. Fishery research of the Verkhnetulomskoye and Serebryanskoye reservoirs of the Murmansk region. Murmansk: PINRO: 58–71
- 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. In: 20-th Edition; American Public Health Association, USA
- Surface water resources of the USSR: Hydrological knowledge. Kola Peninsula. 1969. In: Elshina Yu.A. (ed.) Leningrad: Gidrometeoizdat. (in Russian)
- Thorpe R.S. 1975. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the Ringed Snake, *Natrix natrix* (L.). *Biological journal of the Linnean Society* 7: 27–43
- Tikkanen T. 1986. Kasviplanktonopas. Forssankirjapaino Oy, Forssa
- Valkova S.A. 2020. Taxonomic composition and structure of macrozoobenthos of different types of water bodies of the Green Belt of Fennoscandia within the Murmansk region. *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN [Proceedings of the Karelian Scientific Center of the RAS]* Biogeography 1: 56–70. DOI:[10.17076/bg1091](https://doi.org/10.17076/bg1091)
- Van Oosten J. 1929. Life history of the lake herring (*Leucichthys artedi* Le Sueur) of Lake Huron as revealed by its scales, with a critique of the scale method. *USA Bureau of Fisheries Bulletin* 44: 265–428
- Yakovlev V.A. 2005. Freshwater zoobenthos of Northern Fennoscandia (diversity, structure and anthropogenic dynamics). Part 1. Kola Research Center RAS, Apatity. (in Russian)
- Ylikörkkö J. 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., Terentyev P.M. 2016. On a method for calculating the growth rate of whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in water bodies of Northern Fennoscandia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN [Proceedings of the Karelian Scientific Center of the RAS]* 9: 78–89. DOI:[10.17076/lim387](https://doi.org/10.17076/lim387)
- Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentyev P.M. 2019. Biotic sympatry in the whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Kuetsjärvi (the Pasvik River basin, Murmansk Region). *Principles of ecology* 2: 3–20. DOI:[10.15393/j1.art.2019.8502](https://doi.org/10.15393/j1.art.2019.8502)
- 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)
- Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentyev P.M. 2020. New data on the finding of dominant fish species in the mountain lakes Bolshoy and Maly Vudyavr (Khibiny, Murmansk region). *Trudy Fersmanovskoj nauchnoj sessii GI KNC RAN [Proceedings of the Fersman scientific session of the Mining Institute of the Kola Scientific Center of RAS]* 17: 207–212. DOI:[10.31241/FNS.2020.17.038](https://doi.org/10.31241/FNS.2020.17.038)
- Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentiev P.M. 2020. Modern biological characteristics of whitefish *Coregonus lavaretus*, European vendace *C. albula* and European smelt *Osmerus eperlanus* from the Imandra Lake. *Bulletin of Perm University. Biology* 3: 210–226. DOI:[10.17072/1994-9952-2020-3-210-226](https://doi.org/10.17072/1994-9952-2020-3-210-226)
- Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentjev P.M. et al. 2022. Diversity and distribution of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) in watercourse of northwestern Russia. *Polish Polar research* 43 (1): 69–99. DOI:[10.24425/ppr.2021.138589](https://doi.org/10.24425/ppr.2021.138589)
- Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentjev P.M. et al. 2023. Foraging morphology and diet divergence of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) in water courses of Murmansk region. *Limnologica* 99: 126053. DOI:[10.1016/j.limno.2023.126053](https://doi.org/10.1016/j.limno.2023.126053)

# 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 цианобактерий 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.

Тулома 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 рыбеход (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; Prábel 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 макрозообентоса (экз/м<sup>2</sup> и г/м<sup>2</sup>), ключевых характеристик для рыбного сообщества (видовой состав, %) и биологических характеристик сига (внутривидовой состав, морфология, половой и размерно-весовой состав, темпы роста, питание и созревание).

**Таблица 1.** Характеристики использованного гидрохимического, гидробиологического и ихтиологического материала 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., I-II, V, VII, IX, XII 2020 г., VI 2021 г., II, VIII, XI 2022 г.	VII 2018 г., ежемесячно с I по X 2019 г., I-III, V-XI 2020 г., I-III, V-XII 2021 г., ежемесячно с I по XII 2022 г.	М ежемесячно с V по XI 2019-2022 гг.	16	176	46	XII 2018 г., ежемесячно с V по XII 2019-2020 гг., V, VIII-XII 2021 г., 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 обследованной морфологией тела, n4 – с обследованным желудком.

## 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 объеме гидробиологического материала представлена в Таблице 1. Количественные пробы фитопланктона отбирались батометром Рутнера объемом 2.2 л в интервале глубин 0-5 м с последующей концентрацией с помощью планктонной сети Джеди. Каждая полученная проба фиксировалась раствором Люголя, в лаборатории дополнительно концентрировалась отстойным методом (Руководство..., 1992; Сандимиров и др., 2019). Биомасса фитопланктона подсчитывалась счетно-объемным методом на основе определения индивидуального объема клеток (или плотных колоний) каждого вида, рассчитанного по формулам объема сходных геометрических фигур (Гусева, 1959; Кузьмин, 1984; Tikkanen, 1986). Подсчет численности и таксономическая идентификация водорослей и цианопрокариот осуществлялась в камере Нажотта объемом 0.1 мл на световом микроскопе «Motic VA300» с иммерсионным 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-

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 Смиуту (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 многочиселуйчатые – 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 просматривали 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 «а», 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, %	
хириномиды	72
ручейники	2
двустворчатые моллюски	4
брюхоногие моллюски	3
олигохеты	11
другие группы организмов	7
Биомасса литорального макрозообентоса, %	
хириномиды	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-клагоцерному 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 (*Lymnaea 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.

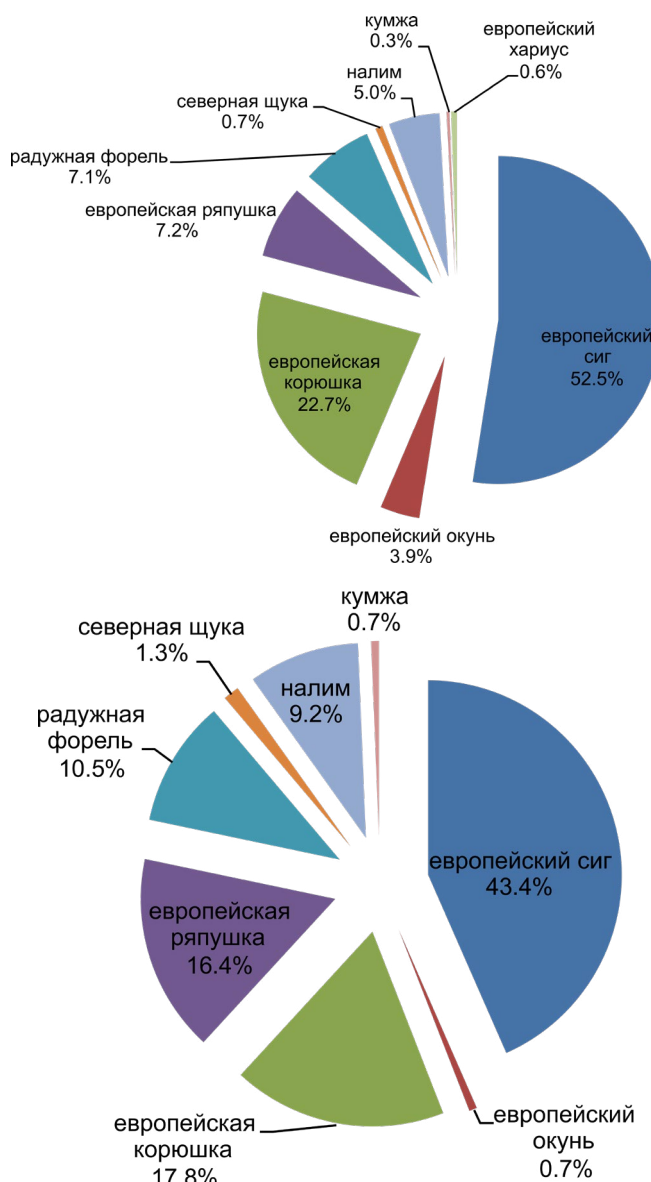


Рис.2. Состав уловов из Нижнетуломского водохранилища (бассейн р. Тулома) в период открытой воды (а) и подледный период (б), 2018-2022 гг.

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. ширококотелые сига с маленькой головой, тупым рылом и полунижним-конечным ртом (Рис. 4в) («ширококотелый» 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. Сига малотычинковой формы были отнесены к одному из вышеописанных шести морфотипов. У пяти морфотипов (кроме морфотипа «неопре-

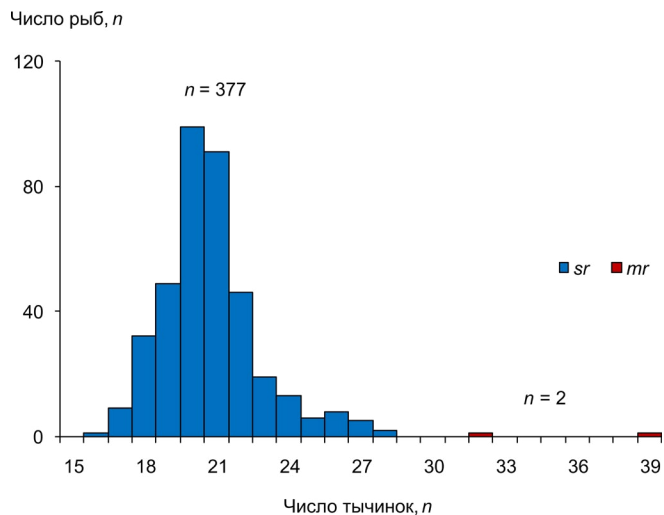


Рис.3. Распределение европейского сига по числу тычинок на первой жаберной дуге, *n* в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг. *Sr* – малотычинковая форма сига, *mr* – среднетычинковая форма сига.

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

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

### 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  $sr$  сигов 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  $sr$  сигов из НТВ в силу большого размера выборки. Зависимость между наблюдаемой длиной сигов 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
ID	0.11	0.09	0.17	0.17
IA	<b>0.22</b>	-0.01	0.42	0.02
IV	0.11	-0.06	0.27	0.18
IP	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 Смитту,  $sp.br.$  – 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, ID, IA, IV, IP – 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 ± 5.5 (55)	40.9	17.7	133 – 338
sp.br., n	20.7 ± 0.10 (377)	2.01	9.71	16 – 28
lsp.br.Xi, мм	2.9 ± 0.03 (201)	0.45	15.65	1.7 – 4.6
ssp.br.Xi, мм	1.2 ± 0.02 (201)	0.14	12.14	0.6 – 2.1
ll, n	87.6 ± 0.58 (50)	4.12	4.70	80 – 98
CXi, мм	44.9 ± 0.26 (55)	1.89	4.22	40.7 – 49.9
rXi, мм	11.0 ± 0.13 (55)	0.94	8.51	8.7 – 13.0
oXi, мм	11.7 ± 0.13 (55)	0.93	7.98	9.5 – 13.1
bXi, мм	5.3 ± 0.08 (55)	0.59	11.20	4.3 – 6.5
poXi, мм	23.0 ± 0.08 (55)	1.21	5.29	20.4 – 26.2
Ch1Xi, мм	21.6 ± 0.19 (55)	1.38	6.41	17.7 – 25.3
Ch2Xi, мм	32.7 ± 0.25 (55)	1.88	5.74	29.0 – 36.6
lmaxXi, мм	13.2 ± 0.14 (55)	1.07	8.11	10.1 – 15.4
lmdXi, мм	18.0 ± 0.18 (55)	1.31	7.31	15.6 – 21.0
HXi, мм	54.1 ± 0.58 (55)	4.34	8.01	45.1 – 67.4
hXi, мм	16.3 ± 0.12 (55)	0.88	5.40	14.0 – 18.4
aAXi, мм	166.1 ± 0.37 (55)	2.74	1.65	160.0 – 173.0
aVXi, мм	112.5 ± 0.42 (55)	3.15	2.80	106.2 – 120.6
aDXi, мм	104.0 ± 0.35 (55)	2.56	2.47	99.1 – 108.9
aPXi, мм	44.9 ± 0.27 (55)	2.02	4.52	41.0 – 49.5
DCXi, мм	120.1 ± 0.43 (55)	3.18	2.64	114.3 – 129.5
VCXi, мм	112.2 ± 0.34 (55)	2.49	2.22	107.0 – 117.3
ACXi, мм	56.3 ± 0.28 (55)	2.11	3.74	51.9 – 60.7
PAXi, мм	122.6 ± 0.45 (55)	3.35	2.74	114.7 – 132.0
PVXi, мм	67.9 ± 0.40 (55)	2.97	4.37	61.3 – 76.9
VAXi, мм	56.6 ± 0.34 (55)	2.54	4.48	50.6 – 62.9
pAXi, мм	28.2 ± 0.29 (55)	2.17	7.70	24.1 – 33.2
pDXi, мм	90.4 ± 0.38 (55)	2.84	3.15	85.3 – 96.5
lDXi, мм	38.1 ± 0.30 (55)	2.24	5.90	32.2 – 43.6
lAXi, мм	23.0 ± 0.18 (55)	1.36	5.90	20.4 – 26.6
lVXi, мм	31.1 ± 0.22 (55)	1.66	5.35	27.2 – 35.2
lPXi, мм	34.6 ± 0.32 (55)	2.38	6.89	29.3 – 40.3
hDXi, мм	27.2 ± 0.31 (55)	2.28	8.39	23.1 – 32.7
hAXi, мм	26.4 ± 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 малотычинковой формы сига в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.

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

**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+
<i>FL</i>										
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 (4)	142-253 (19)	162-277 (41)	162-335 (43)	196-272 (31)	192-333 (32)	201-286 (9)	245-248 (3)	270 (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 (14)	135-250 (22)	148-293 (44)	170-280 (47)	182-293 (48)	189-318 (21)	197-320 (10)	253-305 (3)	256 (1)
t1-2	-	1.60	0.58	0.00	1.37	0.67	1.37	0.78	2.17	-
общее	104 (1)	145 ± 2.3 (23)	176 ± 4.4 (45)	205 ± 3.5 (85)	220 ± 3.5 (90)	238 ± 3.4 (79)	246 ± 5.1 (53)	246 ± 8.1 (19)	263 ± 9.9 (6)	263 ± 7.0 (2)
<i>W</i>										
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 (4)	20-199 (19)	48-271 (41)	46-615 (43)	74-336 (31)	80-405 (32)	74-306 (9)	166-216 (3)	230 (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 (14)	24-188 (22)	30-277 (44)	59-364 (47)	62-401 (48)	78-492 (21)	80-408 (10)	251-505 (3)	245 (1)
t1-2	-	1.46	0.97	0.94	0.97	1.42	1.06	1.54	1.92	-
общее	9 (1)	34 ± 1.9 (23)	69 ± 6.8 (45)	118 ± 6.9 (85)	147 ± 9.4 (90)	189 ± 9.9 (79)	213 ± 15.7 (53)	195 ± 23.9 (19)	271 ± 49.9 (6)	238 ± 7.5 (2)

**Примечание:** *t*-критерий Стьюдента. Различия считали статистически значимыми при  $p \leq 0.05$ .

**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 ( <i>FL</i> ), мм								
105 ± 0.6; 11.1	140 ± 0.8; 11.0	171 ± 1.2; 12.8	191 ± 1.5; 12.3	209 ± 2.0; 13.2	221 ± 3.3; 13.5	228 ± 5.0; 11.7	240 ± 8.1; 10.1	244 ± 7.8; 4.5
72-159 (404)	104-230 (384)	125-294 (343)	145-278 (253)	152-299 (159)	170-295 (80)	188-290 (28)	208-292 (9)	236-252 (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, п.

**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.

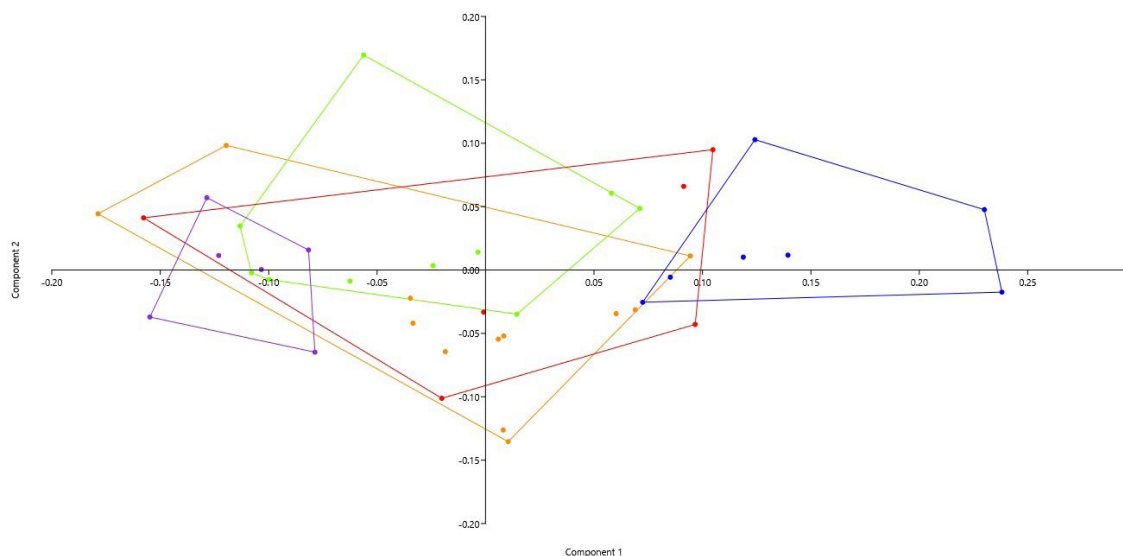
### 3.7. Созревание сига

Малотычинковые сиги с ювенальной 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 *tr* 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.

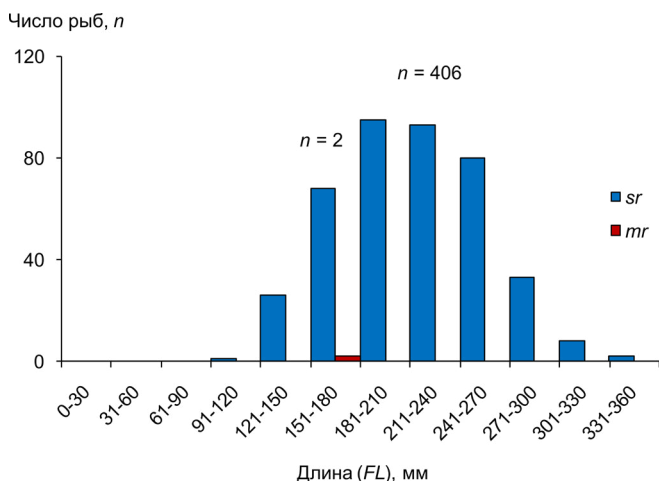
Характеристики	<i>IR</i> , %
Мин.-макс. длина ( <i>FL</i> ), мм сигов с исследованным желудком	130-333
Зоопланктон	3.9
Макрозообентос:	87.6
хирономиды	16.7
ручейники	2.2
вислокрылки	0.4
двустворчатые моллюски	59.7
брюхоногие моллюски	8.6
Икра рыб	0.2
Аморфная масса	8.3
Число рыб с исследованным желудком,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



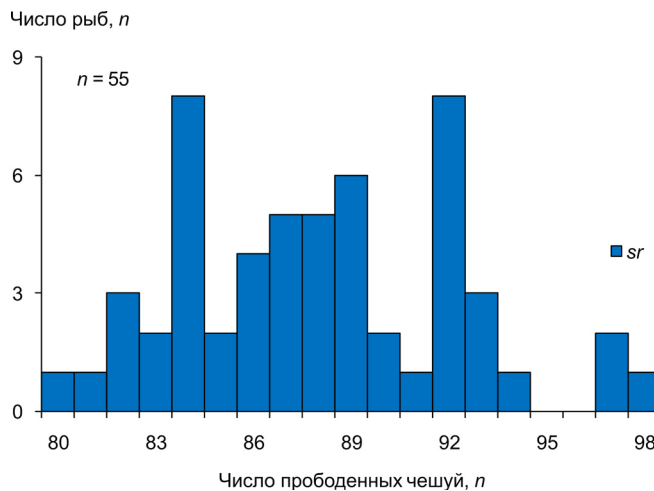
**Рис.5.** Расположение особей малотычинковой формы сига в пространстве 1-2 главных компонент по пластическим признакам из Нижнетуломского водохранилища (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.: – “горбатый” морфотип сига, – “низкотельный” морфотип сига, – “широкотельный” морфотип сига, – “дельфинорылый” морфотип сига, – “высокотельный” 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 сельхозназначения предприятия «Тулома», крупные населенные пункты (Тулома, 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.



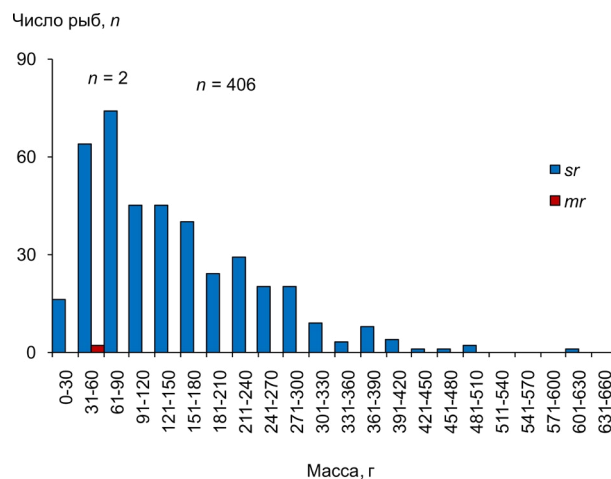
**Рис.7.** Распределение различных форм сига по наблюдаемой длине (*FL*), мм (а) и массе, г (б) в Нижнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома), 2018-2022 гг.



**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.

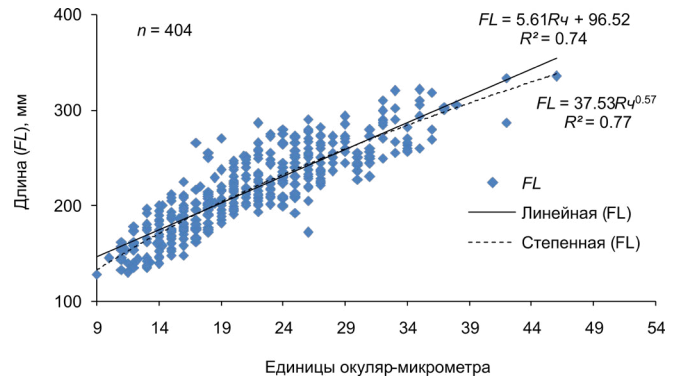
Известно, что в бассейне р. Тулома обитает 17 видов рыб (Берг и Правдин, 1948; Галкин и др., 1966; Неличик, 2005): арктическая минога *Lethenteron camtschaticum* (Tilesius), атлантический лосось (семга), кумжа, арктический голец *Salvelinus alpinus*



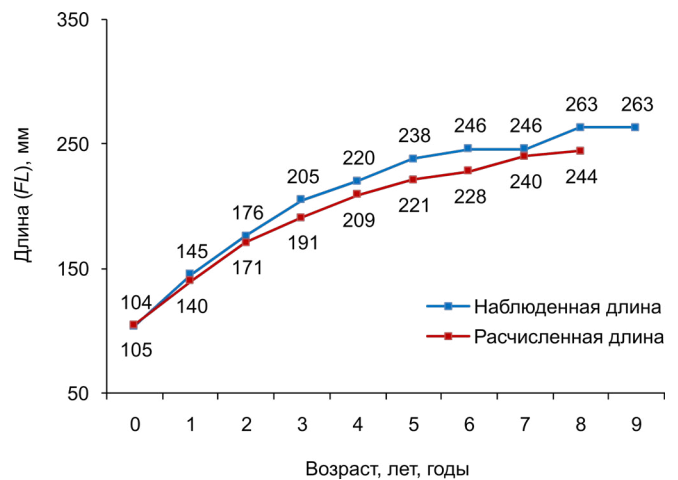
(Linnaeus), европейская ряпушка, европейский сиг, европейский хариус, северная щука, обыкновенный голяк *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus), налим, европейский окунь, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, девятииглая колюшка, четырехрогая рогатка-керчак *Myoxocephalus quadricornis* (Linnaeus)\*, 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 промышленное 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.** Наблюдённая 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 (3; 16)	165–266 (18; 43)	162–335 (32; 68)	197–271 (22; 65)	200–333 (22; 69)	201–286 (6; 78)	245–248 (2; 67)	-	162–335 (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 (3; 14)	158–265 (14; 30)	170–280 (33; 69)	182–290 (34; 71)	189–260 (16; 73)	200–273 (7; 64)	253–305 (3; 100)	-	158–305 (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 *tr* 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 *tr* 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 многочиселушчатых 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 многочиселушчатые формы было характерно как для *sr* сигов, так и для *tr* 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 двусторчатых 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 ИСиЭЖ 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., Колушев 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/j1.art.2019.8502](https://doi.org/10.15393/j1.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 *S. albulus* 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/ecco1337](https://doi.org/10.17076/ecco1337)

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.: Колюшева 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)
- Prábel 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 arcti 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)