

УДК 574.523-.524+574.622

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ СИГОВЫХ И ОКУНЕВЫХ РЫБ СЕВЕРНЫХ ОЗЕР

Н. А. Березина^{1*}, П. М. Терентьев², Е. М. Зубова²

¹ Зоологический институт РАН (Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, Россия, 199034), *nadezhda.berezina@zin.ru

² Федеральный исследовательский центр «Кольский научный центр РАН» (ул. Ферсмана, 14, Апатиты, Мурманская область, Россия, 184209)

В субарктических озерах Имандра, Куэтсьярви и Кривое исследованы пищевые спектры и трофические позиции основных видов рыб. Для этого использовались два метода: анализ содержимого желудка (SCA) и анализ стабильных изотопов (SIA). По результатам анализа стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) установлено, что ряпушка (*Coregonus albula*) в большей степени питается пелагическими организмами (величина $\delta^{13}\text{C}$ от -27 до -25 ‰); окунь (*Perca fluviatilis*), сиг (*Coregonus lavaretus*, крупная малотычинковая форма), ерш (*Gymnocephalus cernua*) и другие виды рыб, напротив, больше зависят от бентосных и литоральных источников (их $\delta^{13}\text{C}$ ближе к -24 ‰). Самые высокие средние значения азота ($\delta^{15}\text{N}$) обнаружены у налима исследованных озер (около 14 ‰), а также у корюшки и ерша (14–16 ‰) оз. Имандра. По пищевым предпочтениям окунь и сиг определены как виды-генералисты во всех водоемах. Кроме того, их трофические позиции были схожими в случае оз. Имандра. Сходство их рационов (по индексу Мориситы – Хорна) составило 42–49 % в сосуществующих популяциях озер, что может говорить об умеренном сходстве их рационов, свидетельствующем об использовании одних и тех же ресурсов, но пищевая конкуренция пока не является критичной для этих видов. Водно-воздушные насекомые (в первую очередь ручейники Trichoptera) были наиболее часто встречающимися компонентами в питании обоих видов. Однако в будущем из-за потепления климата и расширения ареала окуня конкуренция между ним и сиговыми может усилиться и стать одной из причин снижения численности сига в северных регионах.

Ключевые слова: трофические связи; рацион; пищевая конкуренция рыб; изотопный анализ; содержимое пищеварительных трактов

Для цитирования: Березина Н. А., Терентьев П. М., Зубова Е. М. Трофические связи сиговых и окуневых рыб северных озер // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 9. С. 126–138. doi: 10.17076/lim2365

Финансирование. Исследование профинансировано Министерством науки и образования РФ в рамках государственных заданий № 125012800888-5 (Н. А. Березина), 1024081300010-8 (П. М. Терентьев) и 124020100060-8 (Е. М. Зубова).

N. A. Berezina^{1*}, P. M. Terentjev², E. M. Zubova². TROPHIC RELATIONSHIPS OF COREGONID AND PERCID FISHES IN NORTHERN LAKES

¹ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences (1 Universitetskaya Emb., 199034 St. Petersburg, Russia), *nadezhda.berezina@zin.ru

² Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences (14 Fersmana St., 184209 Apatity, Murmansk Region, Russia)

The food spectra and trophic positions of the main fish species were studied in the sub-arctic lakes Imandra, Kuetsjarvi and Krivoe. Two methods were used: stomach contents analysis and stable isotope analysis. The analysis of stable carbon isotopes ($\delta^{13}\text{C}$) showed that vendace (*Coregonus albula*) primarily consumed pelagic organisms ($\delta^{13}\text{C}$ values from -27 to -25 ‰), while European perch (*Perca fluviatilis*), European whitefish (*Coregonus lavaretus*, large sparsely rakered form), ruffe (*Gymnocephalus cernua*) and others were more dependent on benthic and littoral sources (their $\delta^{13}\text{C}$ was near -24 ‰). The highest average nitrogen values ($\delta^{15}\text{N}$) were found in burbot from lakes of the Murmansk Region (about 14 ‰), as well as in smelt and ruffe (14 – 16 ‰) in Lake Imandra. In terms of their food preferences, perch and whitefish in all reservoirs were generalists. In addition, their trophic positions in Lake Imandra were similar. The similarity of their diets (measured by the Morisita-Horn index) was 42 – 49 % in coinhabitant populations, interpreted as moderate similarity, indicating the use of the same resources, but with competition for food not yet critical for these species. Aquatic and aerial insects (primarily Trichoptera) were the most common components in the diet of both species. However, the possible future range expansion by perch due to climate warming may escalate competition with whitefish, entailing a decline in whitefish numbers in the northern regions.

Keywords: trophic relationships; diet; competition for food; isotope analysis; stomach and gut content

For citation: Berezina N. A., Terentjev P. M., Zubova E. M. Trophic relationships of coregonid and percid fishes in northern lakes. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 9. P. 126–138. doi: 10.17076/lim2365

Funding. This study was funded by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under state assignments No. 125012800888-5 (N. A. Berezina), 1024081300010-8 (P. M. Terentjev), and 124020100060-8 (E. M. Zubova).

Введение

Арктика нагревается быстрее, чем остальная планета, из-за явления «полярного усиления» [Филатов и др., 2012]. Для глобального потепления и связанных с ним явлений, таких как повышение температуры воды, количество осадков и объем стока органических веществ с водосбора (включая гумификацию вод), оказались наиболее уязвимы экосистемы субарктических озер, в том числе пострадали популяции холодолюбивых рыб [Reist et al., 2006]. Сиговые виды рыб в арктических и субарктических водоемах дают основную долю суммарной ихтиопродукции [Решетников, 1980]. Текущее повышение температуры воды зачастую ведет к ее значениям в водоемах, выходящим за пределы оптимального диапазона для сиговых рыб, что может повлечь локальное сокращение их популяций [Hayden et al., 2015; Smalas et al., 2023]. В Обь-Иртышском бассейне с потеплением климата существенно улучшились условия обитания частиковых рыб, что привело

к увеличению численности этой группы рыб и обострению конкурентных взаимоотношений с симами [Матковский, 2019]. В Северо-Западном регионе окуневые виды рыб расширяют ареал, распространяясь на север, увеличивая свою численность во многих водоемах [Георгиев, 2014]. В озерах Карелии речной окунь – один из самых распространенных видов рыб [Стерлигова и др., 2016], в Мурманской области он до недавнего времени был достаточно редок [Smalas et al., 2023]. В реальности в озерах этого региона происходит процесс реорганизации ихтиоценозов, известный как «бореализация» [von Biela et al., 2023], при котором сиговые виды рыб постепенно заменяются видами преимущественно бореального распространения (в том числе окуневыми) в ответ на потепление климата. В составе уловов начинают доминировать карповые рыбы, увеличивается доля налима и окуня. Кроме этого, численность сиговых рыб повсеместно сокращается из-за техногенной нагрузки и нелегального вылова [Новоселов, Лукин, 2013].

В таких условиях важно изучить трофические взаимодействия окуневых и сиговых рыб, чтобы понять, в какой степени перекрываются их трофические ниши и насколько высока пищевая конкуренция между ними. Сиг является видом, чувствительным к повышению температуры воды, и его популяции уже демонстрируют признаки сокращения в северных регионах [Георгиев, Назарова, 2012], поэтому усиление конкуренции с более адаптивным окунем может быть одной из причин уменьшения численности популяций сиговых рыб в субарктических водоемах. В предыдущих работах выявлены значительное пересечение трофических ниш и сильная ресурсная пищевая конкуренция между сигами и окунем за пищу в некоторых водоемах Карелии и Мурманской области [Лесонен и др., 2017; Berezina et al., 2025].

В рамках данной работы проведено сравнительное исследование структуры трофической сети и спектров питания окуневых и сиговых рыб в субарктических озерах (Кривое, Куэтсъярви и Имандра). Для решения поставленных задач использованы в комплексе два метода – анализ пищевых трактов рыб и стабильных изотопов углерода и азота в тканях рыб и их потенциальных пищевых объектов. На основе данных состава пищевого комка рыб рассчитан индекс общности пищевых спектров, а по данным изотопного анализа определена позиция рыб в трофической сети озер.

Материалы и методы

Изученные озера

Озеро Кривое – небольшой водоем (0,7 км²) ледникового происхождения с максимальной глубиной 32 м (средняя глубина 9 м). Оно расположено в Северной Карелии, в 30 км ниже полярного круга, в бассейне Белого моря (рис. 1). По уровню общего фосфора (12–20 мг/м³) и хлорофилла *a* (0,2–3,0 мг/м³) в воде относится к олиготрофным водоемам, прозрачность воды составляет 4,5–6 м [Berezina et al., 2024]. Из рыб в озере встречается окунь *Perca fluviatilis* L., 1758, ряпушка *Coregonus albula* (L., 1758) (три формы: мелкая, обычная и крупная) и девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* (L., 1758). Ранее также обитал сиг *Coregonus lavaretus* (L., 1758), в последний раз самка сига выловлена в августе 2003 г.

Озеро Имандра – крупнейшее озеро Мурманской области, расположено в западной части Кольского полуострова. Оно состоит из трех отдельных плесов (частей), связанных проливами: Большая Имандра (327,5 км², максимальная глубина 67 м), Йокостровская Имандра (361,9 км², 42 м) и Бабинская Имандра (191 км², 43,5 м). Северная часть Большой Имандры находится в эвтрофно-мезотрофном и наиболее загрязненном состоянии, что обусловлено влиянием предприятий горнопромышленной

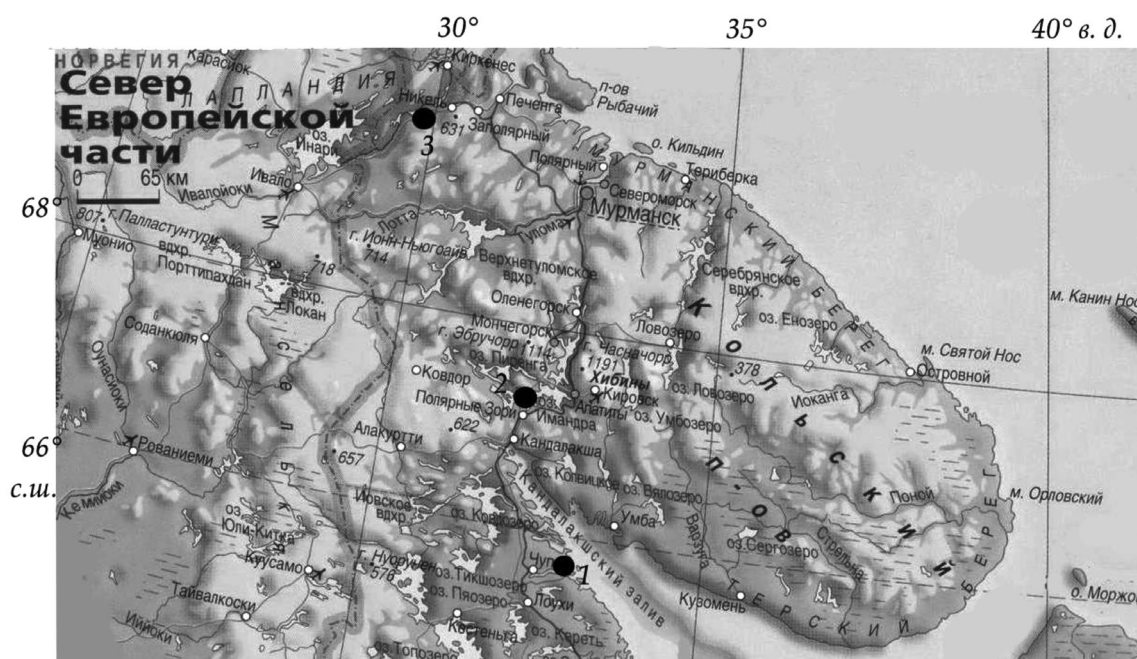


Рис. 1. Расположение изученных озер: 1 – оз. Кривое, 2 – оз. Имандра, 3 – оз. Куэтсъярви

Fig. 1. Location of the studied lakes: 1 – Lake Krivoje, 2 – Lake Imandra, 3 – Lake Kuetsjarvi

и металлургической отрасли, бытовыми сточными водами городов Мончегорск, Кировск и Апатиты. В данном исследовании мы сосредоточили внимание на остальных двух плесах озера (Йокостровской и Бабинской Имандре), где антропогенное загрязнение не так заметно. В этих районах Имандры доминирующими в уловах видами были окунь *P. fluviatilis*, сиг *C. lavaretus* и ерш *Gymnocephalus cernua* (L., 1758), на долю которых вместе приходилось до 90 % улова. Сиг был представлен в основном одной крупной формой с редкими жаберными тычинками числом от 16 до 27 (то есть малотычинковой). Более редки ряпушка, щука *Esox lucius* L., 1758, налим *Lota lota* (L., 1758), язь *Leuciscus idus* (L., 1758), кумжа *Salmo trutta* L., 1758, хариус *Thymallus thymallus* (L., 1758).

Озеро Куэтсъярви (площадь 17 км², максимальная глубина 37 м) расположено в Мурманской области, в северо-западной части Кольского полуострова (2–3 км от российско-норвежской границы). Оно относится к бассейну Баренцева моря. Оз. Куэтсъярви входит в придаточную систему р. Шуонийоки, впадающей в нижнее течение р. Пасвик, и является одним из наиболее загрязненных тяжелыми металлами природных водоемов Евро-Арктического региона из-за деятельности расположенных на его берегах плавильных цехов металлургического комбината «Печенганикель» [Кашулин и др., 2013]. В озере отмечено повышенное содержание меди и никеля из-за прошлых сбросов плавильного цеха медно-никелевого концентрата в пос. Никель (закрыт в 2020 г.).

Наибольшая концентрация общего фосфора в озере в летний период достигает 60 мкг/л, а общего азота – 390 мкг/л [Зубова и др., 2019]. Описано 9 видов рыб: сиг *C. lavaretus*, окунь, ряпушка, кумжа, хариус, щука, налим, голянь *Phoxinus phoxinus* L., 1758 и девятииглая колюшка [Зубова и др., 2019]. Сиг оз. Куэтсъярви представлен двумя основными формами: малотычинковой, обитающей преимущественно в мелководной и профундальной зонах, и среднетычинковой, обитающей в мелководной зоне и пелагиали [Решетников и др., 1999; Зубова и др., 2019]. Наиболее многочисленной является малотычинковая форма. Ранее в оз. Куэтсъярви был описан сиг, нерестящийся на первом-втором году жизни при длине 7–9 см [Лукин, Кашулин, 1991]. В последние годы доля сигов в уловах снизилась, а доля окуня, напротив, возросла [Зубова и др., 2019].

Методы отбора и обработки проб

Исследование рыб проводили в августе и сентябре 2019–2024 гг. Рыбу отлавливали стан-

дартными наборами ставных жаберных сетей из монофиламента. Использовались сети длиной 30 м, высотой 1,5 м и размером ячеи 10–60 мм. Отлов осуществляли в каждом озере на двух-трех станциях, расположенных в мелководной части озер (глубины от 3 до 18 м), что обеспечивало вылов рыбы длиной ≥ 8 см. Всего на анализ питания было собрано 248 экз. окуня (общей длиной тела 11–32,4 см), 82 сига (17,2–36 см), 68 экз. ряпушки (9–21 см) и 21 экз. ерша (9,2–12 см). Остальные рыбы, встреченные в уловах в небольшом количестве, взяты только для анализа стабильных изотопов (не менее трех для каждой станции). Обработку рыб проводили по стандартной методике [Правдин, 1966; Сандимиров и др., 2019]. Массу рыб определяли с точностью до 1 г. Общую длину (AB), длину по Смиту (AC) и промысловую длину рыб (AD) измеряли с точностью до 1 мм. После измерений и взвешивания тела рыб желудок удаляли из полости тела, его содержимое сразу анализировали под микроскопом. Наполненность желудка оценивалась по пятибалльной шкале. Анализировали только желудки с наполнением > 60 % (наполненность III–V). Содержимое желудка взвешивали, затем переносили в чашку Петри, все пищевые компоненты были разделены по таксономическим группам и идентифицированы (до рода или вида по возможности). Массовую долю (%) компонентов в пищевом комке определяли волюметрическим методом [Hyslop, 1980].

Общность пищевых спектров окуня и сигов оценивали по массовой доле i -го пищевого компонента у обоих видов с помощью расчета индекса Мориситы – Хорна [Horn, 1966]. Данный индекс принимает значения в интервале от 0 до 1. Равенство нулю означает отсутствие совпадений, единица – это полное перекрывание ниш. Значение индекса $> 0,6$ биологически означало перекрывание пищевых спектров [Wallace, 1981].

Анализ стабильных изотопов азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) в мышцах рыб проводили для определения места видов в пищевой сети, а углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) – для понимания источников питания рыб (пелагические или бентические). Кроме того, эти же стабильные изотопы определяли в тканях потенциальных пищевых объектов рыб. Образцы тканей у отловленных организмов немедленно брали в пробирки и замораживали при -20 °C, затем в лаборатории их высушивали 48 ч в термостате при температуре 60 °C. Образцы хранили при -20 °C до момента анализа стабильных изотопов.

Измерения стабильных изотопов проводили в непрерывном потоке на масс-спектрометре изотопного соотношения Thermo Finnigan

Delta V Plus (США) и элементном анализаторе Thermo Scientific Flash EA 1112 (США) в лаборатории Института экологии и эволюции им. А. Н. Северцова (Москва, Россия) по ранее описанному методу [Berezina et al., 2025]. Навески тканей (~300 мкг) заворачивали в оловянную фольгу и взвешивали на весах Mettler Toledo MX5 (США). В качестве потребителей первого порядка (базовых) были выбраны личинки хирономид с минимальными значениями изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}_b$). Трофическую позицию рыб (ТР) определяли по формуле: $\text{ТР}_c = (\delta^{15}\text{N}_c - \delta^{15}\text{N}_b) / \Delta^{15}\text{N} + \text{ТР}_b$, где $\delta^{15}\text{N}_c$ – изотопный состав азота потребителя; $\Delta^{15}\text{N} = 3,4\text{‰}$ – константа трофического обогащения и $\delta^{15}\text{N}_b$ – величина базового потребителя [Post, 2002].

Результаты и обсуждение

Анализ состава пищевого комка

Анализ спектров питания рыб в изученных озерах приведен в табл. 1. В летне-осенний период в озерах Имандра и Куэтсъярви в питании окуня (в возрасте 3–9 лет) доминировали рыбы (20–26 %) – ряпушка и колюшка, иногда ерш. В отличие от них в оз. Кривое окунь был скорее бентосоядным, а рыбы в его рационе составляли немногим более 10 %. В питании кривоозерского окуня доминировали амфиподы *Gammarus*, *Monoporeia* и *Gammaracanthus*, составляя вместе 63,5 % по массе. Из остальных представителей отмечены личинки хирономид *Sergentia* и личинки ручейников рода *Limnephilus* и *Phryganea*, поденок *Ephemera* и моллюски *Lymnaeidae* и *Sphaeriidae*. Зоопланктонные организмы (кладоцеры *Sida*, *Bosmina* и *Ceriodaphnia* и копеподы *Megacyclops* и *Cyclops*) составляли около 5 %. Гораздо большее значение имели планктонные рачки (крупные кладоцеры *Bythotrephes* и *Eurycercus* и копеподы *Acanthocyclops*) в питании окуня в озерах Имандра и Куэтсъярви. Личинки и куколки ручейников (*Phryganea*) были вторым по значимости источником пищи для окуня. Также обнаруживали мизид (*Mysis*), амфипод, хирономид и брюхоногих моллюсков. Для сравнения, основа питания окуня в Выгозерском водохранилище была сходной: крупные кладоцеры родов *Bythotrephes* и *Polyphemus*, а также другие ракообразные [Березина и др., 2013]. Из бентосных беспозвоночных окуни потребляли личинок и куколок ручейников.

У окуня из всех водоемов наблюдали характерное возрастное изменение состава рациона: переход от бентосоядного к рыбающему способу питания [Terentjev, Berezina, 2022].

Как правило, окунь длиной тела до 19 см в возрасте от 2 до 4 лет питался бентосными беспозвоночными. Рыба появилась в рационе окуня возраста 3+, когда его длина достигала 19 см, но даже при общей длине до 30 см примерно 40 % особей окуня в популяции изученных озер продолжали питаться донными беспозвоночными. Большинство же особей размером тела > 20 см питались рыбой (ряпушкой, колюшкой, ершом и молодь сеголетков). В других озерах Карелии основу питания взрослого окуня составляли ряпушка и корюшка, в меньшей степени – ерш, плотва и укля, а молодь сига, мелкий налим и колюшка были его редкой добычей [Стерлигова и др., 2016].

Во многих других водоемах основу питания окуня в возрасте 2+ и 3+ (при общей длине тела 7–14 см) составляют бентосные организмы, а к хищному питанию окунь переходит, достигая размеров 15 см [Попова, Ассман, 1993]. В малых озерах Финляндии при длине тела 10 см он становился бентосоядным, а достигая 15 см длины – рыбающим хищником [Naakana et al., 2007]. Кривоозерские окуни и окуни кольских озер в основной массе превосходили этот типичный для окуня «порог перехода» (то есть при длине 10–15 см) от бентосоядности к рыбаемости. В пределах одного водоема окунь может быть представлен двумя формами – медленно- и быстрорастущей, различающимися по темпу роста, поведению и характеру питания и месту обитания (прибрежный и глубоководный) [Дгебуадзе, 2001]. В уловах изученных озер в основном попадались прибрежные формы.

Сиги в оз. Имандра по питанию более приурочены к бентосу, потребляя широкий спектр донных организмов. В питании крупного малотычинкового сига доминировали амфиподы (*Monoporeia*) и моллюски (в основном *Sphaeriidae* и *Lymnaeidae*). Намечалась тенденция смены доминантов в питании сига с увеличением размера тела. В пище мелких сеголетков (менее 20 см) отмечены и планктонные организмы – крупные кладоцеры (*Bythotrephes*, *Chydoridae*), а также бентосные амфиподы (*Monoporeia*) и личинки хирономид, но они отсутствовали в питании крупных сеголетков. Зоопланктон был более важен в питании сеголетков оз. Куэтсъярви (32 %), а крупные личинки хирономид (р. *Chironomus*) были вторым избираемым сеголетками пищевым объектом. Важную долю по массе в питании сеголетков играли водно-воздушные насекомые (табл. 1). По мере увеличения размера сига возрастала доля бентосных организмов в пище, в основном сига питались моллюсками и личинками ручейников (*Phryganea*). У экземпляров общей длиной > 30 см в желудках были

Таблица 1. Массовая доля (%) объектов питания в пищевом комке окуня, сига, ряпушки и ерша в озерах
Table 1. Proportion by mass (%) in the food bolus of the main prey items of perch, whitefish, vendace, and ruff in lakes

Пищевой объект Food item	Имандра (Imandra)		Куэтсъярви (Kuetsjarvi)		Кривое (Krivoe)	
	X	SE	X	SE	X	SE
<i>Perca fluviatilis</i>						
Зоопланктон Zooplankton	25,4	12,7	12,9	9,0	4,5	2,0
Амфиподы Amphipods	11,1	8,9	0	0	63,5	11,0
Моллюски Mollusks	3,6	0,9	12,0	8,1	7,5	5,1
Хирономиды (личинки) Chironomids (larvae)	6,7	5,1	7,0	6,4	3,1	1,9
Воздушные насекомые Aerial insects	1,0	0,9	13,8	3,7	3,0	1,1
Ручейники (личинки) Trichopterans (larvae)	35,0	13,5	15,2	10,2	4,1	2,0
Поденки (личинки) Ephemeropterans (larvae)	0	0	4,7	4,0	6,1	4,3
Колюшка Stickleback	5,6	5,1	4,1	1,2	3,3	0,3
Ряпушка Smelt	11,6	4,3	22,7	16,4	7,9	1,7
<i>Coregonus lavaretus</i>						
Зоопланктон Zooplankton	10,4	9,9	32,2	11,7	-	-
Амфиподы Amphipods	28,8	6,3	0	0	-	-
Моллюски Mollusks	29,7	17,1	21,3	9,2	-	-
Хирономиды (личинки) Chironomids (larvae)	5,3	2,5	30,2	8,0	-	-
Воздушные насекомые Aerial insects	20,8	12,6	8,4	3,9	-	-
Ручейники (личинки) Trichopterans (larvae)	0	0	3,7	3,2	-	-
Донные водоросли Benthic algae	5,0	4,0	4,2	3,1	-	-
<i>Coregonus albula</i>						
Зоопланктон Zooplankton	7,9	5,6	-	-	31,5	7,0
Амфиподы Amphipods	0,3	0,2	-	-	14,0	9,2
Моллюски Mollusks	3,8	2,8	-	-	15,5	5,1
Хирономиды (личинки) Chironomids (larvae)	7,3	5,2	-	-	8,0	3,2
Воздушные насекомые Aerial insects	59,7	12,6	100	-	8,0	0
Ручейники (личинки) Trichopterans (larvae)	20,2	12,2	-	-	23,0	11,5
<i>Gymnocephalus cernua</i>						
Амфиподы Amphipods	-	-	32,0	15,2	0	0
Хирономиды (личинки) Chironomids (larvae)	-	-	62,9	15,1	86,7	7,1
Воздушные насекомые Aerial insects	-	-	2,0	2,0	10,0	0
Ручейники (личинки) Trichopterans (larvae)	-	-	3,1	2,0	3,3	2,0

Примечание. Приведены среднее значение (X) и стандартная ошибка (SE).
Note. Mean (X) and standard error (SE) are provided.

обнаружены только представители этих двух групп. Мелкие моллюски семейства Sphaeriidae и брюхоногие моллюски (Lymnaeidae) часто отмечены в питании сига как в изученных озерах, так и в других водоемах [Журавлев, Кузменкин, 2013; Zubova et al., 2024]. Ранее в тех же районах озера в желудках некоторых сига (длиной 20–30 см) обнаружены колюшки, а икра рыбы найдена у 50 % сига [Zubova et al., 2024].

Водно-воздушные насекомые были основой питания ряпушки в озерах Имандра и Куэтсъярви. Личинки ручейников *Phryganea* (около 20 %) в равной степени отмечены у ряпушки из озер Имандра и Кривое. Планктонные (*Sida*, *Bosmina*) и донные ракообразные (*Gammarus*, *Monoporeia*) составляли около 60 % рациона ряпушки (длина тела до 10 см). В желудках ряпушки более крупных размеров из оз. Имандра (длина тела до 20 см) обнаружены крупные кладоцеры рода *Bythotrephes*, личинки и куколки хирономид, имаго ручейников, а также брюхоногие моллюски (*Valvata*) и двустворчатые моллюски (Sphaeriidae). В оз. Куэтсъярви в уловах представленность ряпушки была мала, что не позволило нам провести полный анализ ее спектра питания (табл. 1). Возможно, это связано с тем, что в бассейне указанного озера она относится к видам-интродуцентам [Liso et al., 2011]. Выловлено всего 5 экз. ряпушки 2+ – 3+ (АС 11–11,2 см), в желудках этих рыб обнаружены куколки хирономид р. *Stictochironomus*.

Использование ряпушкой таких донных организмов, как личинки и куколки хирономид, амфиподы и мизиды, в качестве основной пищи в летний и осенний период отмечено для озер северной Карелии и Мурманской области [Berezina et al., 2018; Zubova и др., 2020] и других озер [Scharf et al., 2008; Боровской, Новоселов, 2020;

Strelnikova, Berezina, 2021]. В устье р. Оби 100 % содержимого желудка ряпушки *C. sardinella* составляли амфиподы *M. affinis*, до 600 экз. на одну рыбу [Strelnikova, Berezina, 2021]. В озерах бассейна Онежского озера ряпушка питалась в основном планктонными ветвистоусыми ракообразными [Ilmast, Kuchko, 2023]. Переключение ряпушки с питания зоопланктоном на воздушных насекомых (и зообентос) в качестве основной пищи может рассматриваться как адаптивное пищевое поведение из-за слабого запаса крупного кормового зоопланктона.

Личинки хирономид (Chironomidae) были доминирующим (> 60 %) компонентом питания ерша во всех озерах (табл. 1), а также ерши в оз. Имандра потребляли амфипод р. *Monoporeia*. В меньшей степени отмечены крупные личинки и имаго поденок (*Ephemera*) и ручейников (*Phryganea*). Количество особей других видов рыб (корюшки, колюшки и налима) в уловах было недостаточным (табл. 2) для детального анализа рациона, но, по предварительной оценке, основу питания корюшки (длина тела 11–15 см) составляли кладоцеры *Bosmina*, имаго ручейников и рыба (ряпушка и колюшка). Девятиглая колюшка во всех озерах питалась в основном личинками хирономид. В желудках налима отмечена только ряпушка, до семи особей в каждом желудке, реже ерш.

Индекс Мориситы – Хорна (0,42–0,49) указывал на умеренное сходство пищевых спектров окуня и сига в озерах Имандра и Куэтсъярви, а также сига и ряпушки в оз. Имандра (табл. 2). Значение индекса между составом пищи сига и окуня было наибольшим в оз. Куэтсъярви (0,49), свидетельствуя о том, что эти виды используют одни и те же ресурсы, но конкуренция пока не является критической.

Таблица 2. Индекс Мориситы – Хорна, рассчитанный по составу объектов питания в пищевом комке, для рыб из популяций разных озер

Table 2. Morisita-Horn index, calculated based on the composition of food items in the food bolus, between fish from populations of different lakes

Вид Species	Сиг (И) Whitefish (I)	Сиг (К) Whitefish (K)	Ряпушка (Кр) Smelt (Kr)	Окунь (К) Perch (K)	Окунь (И) Perch (I)	Ерш (И) Ruff (I)
Окунь (И) Perch (I)	0,42	-	-	0,82	-	0,21
Окунь (К) Perch (K)	-	0,49	-	-	-	-
Окунь (Кр) Perch (Kr)	-	-	0,37	0,17	0,12	-
Ряпушка (И) Smelt (I)	0,47	-	0,40	-	-	-
Сиг (И) Whitefish (I)	-	0,36	-	-	-	0,37

Примечание. И – Имандра, К – Куэтсъярви, Кр – Кривое.

Note. I – Imandra, K – Kuetsjarvi, Kr – Krivoe.

Окунь активно может конкурировать с сигом за пищу, потребляя бентос и личинок насекомых. В изученных озерах рационы окуня и сига частично совпадают, оба вида потребляют личинок и имаго вылетающих ручейников и других водных насекомых, что усиливает пищевую конкуренцию [Berezina et al., 2025].

Очень высоким был уровень сходства пищевых рационов у окуня из озер Имандра и Куэтсъярви (индекс Мориситы – Хорна = 0,82), основу их питания составляли ручейники и ряпушка (табл. 1). В то же время индекс указывает на слабое сходство рациона (на 12–17 %) окуня из карельского озера Кривое и озер Мурманской области (табл. 2).

Уровень перекрытия ниш между другими рыбами – ершом и окунем, окунем и ряпушкой, ершом и сигом – был невысок (0,21–0,37), свидетельствуя о значительных отличиях в их спектрах питания и отсутствии заметной пищевой конкуренции. В субарктической системе р. Пасвик ранее отмечена конкуренция за планктон между сигом и ряпушкой, имеющими идентичный рацион [Bøhn, Amundsen, 2001]. В оз. Имандра пищевая конкуренция между сигом и ряпушкой умеренная (индекс Мориситы – Хорна = 0,47). В других водоемах (р. Уса) получены низкие значения индексов пищевого сходства и незначительное перекрытие рационов сига-пыжьяна и печорской ряпушки [Боровской, Новоселов, 2020]. Сиг питался в основном личинками хирономид, а ряпушка – имаго насекомых, вылетающими из водоема и роящимися у его поверхности, и в меньшей степени – личинками водных насекомых со дна [Боровской, Новоселов, 2020].

Изотопный анализ

Окунь в большей степени был связан с бентосными и литоральными источниками углерода, в то время как ряпушка – с пелагическими цепями, поэтому ее изотопный состав отличается более низкими значениями содержания углерода (рис. 2).

Значения $\delta^{13}\text{C}$ ряпушки варьировали от –27 до –25 ‰ и были ближе к источникам планктонного сообщества ($\delta^{13}\text{C} = -27$ ‰). По значениям $\delta^{13}\text{C}$ окунь показал наибольшую изменчивость в озерах Имандра и Куэтсъярви по сравнению с ряпушкой и колюшкой. Его величины $\delta^{13}\text{C}$, как и других рыб (колюшки, налима и ерша), тоже были ближе к перифитонной и литоральной пищевой цепи, чем у ряпушки. Сиги по значениям $\delta^{13}\text{C}$ близки к окуню, ершу и колюшке в оз. Имандра, а в оз. Куэтсъярви – к налиму и колюшке.

Интересно, что в озерах Кривое и Куэтсъярви величины $\delta^{15}\text{N}$ ряпушки и окуня находятся примерно в одной области, полностью перекрываясь и не показывая статистических различий. Тут несколько причин, связанных с особенностями пищевой стратегии и образа питания ряпушки и окуня в северных низкотрофных озерах, то есть значительного вклада зообентоса в длительный период. Как отмечено выше, окунь переходит к хищничеству на более поздних стадиях, чем в озерах умеренных широт, а ряпушка (типичный планктофаг) питается не планктонными, а воздушными насекомыми и бентосными организмами. В оз. Имандра отличия в трофической позиции ряпушки и окуня были статистически значимыми (рис. 3). Окунь и щука занимали сходные позиции в оз. Куэтсъярви.

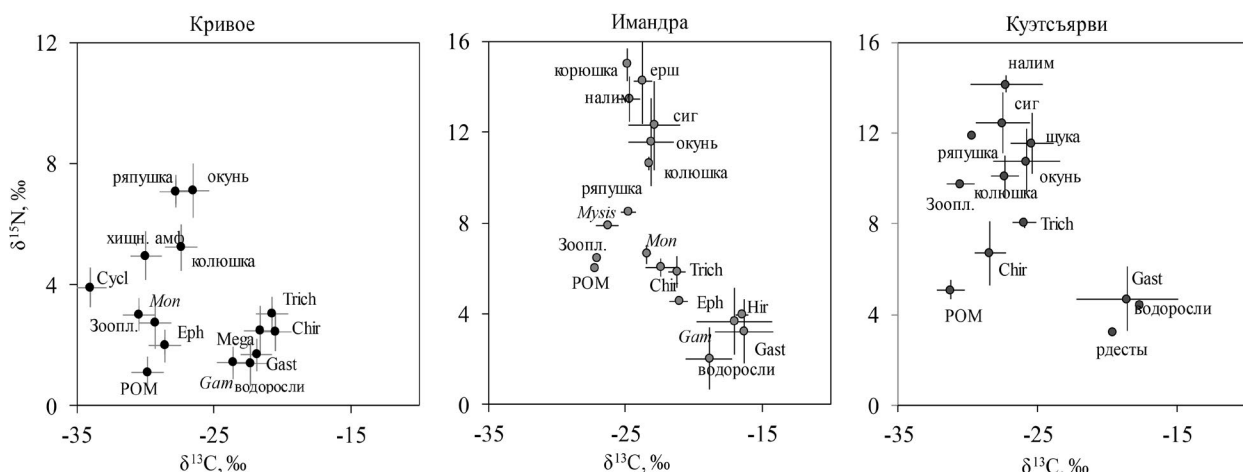


Рис. 2. Структура трофической сети в изученных озерах в конце августа – сентябре 2019–2024 гг.

Fig. 2. Food web structure in the studied lakes in late August–September of 2019–2024

К хищным амфиподам относятся / Predatory amphipods include *Gammaracanthus*, CycL – Cyclopoida, Mon – *Monoporeia*, Eph – Ephemeroptera, Gam – *Gammarus*, Mega – Megaloptera, Trich – Trichoptera, Chir – Chironomidae, Gast – Gastropoda, Hir – Hirudinea, POM – сестон

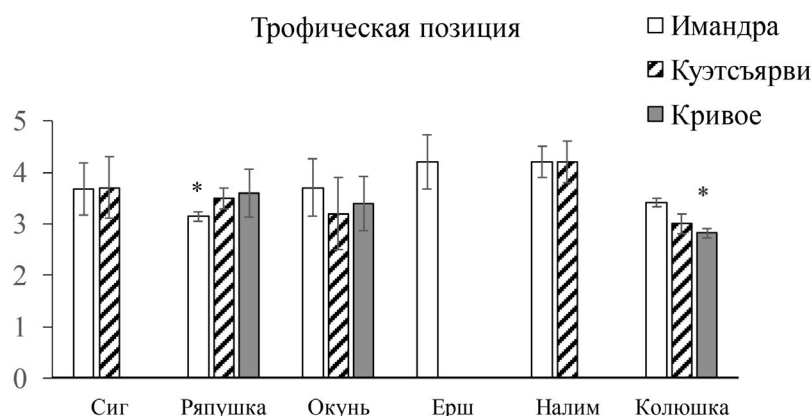


Рис. 3. Трофическая позиция рыб (окуня, ерша, сига и ряпушки) в изученных озерах

Fig. 3. Trophic position of fish such as perch, ruff, whitefish and vendace in the studied lakes

Несколько выше относительно остальных рыб была позиция ерша, однако из-за высокой дисперсии величин эти различия недостоверны ($p > 0,05$). Самую низкую по отношению к остальным видам трофическую позицию занимала колюшка, особенно в оз. Кривое (рис. 3). Трофические позиции сига и окуня во всех случаях сходны (3,4–3,7), они занимают позицию хищника 2-го порядка, то есть в их питании кроме зообентоса присутствуют мелкие рыбы (ряпушка) и их икра. Поедание икры характерно и для ерша и ряпушки [Решетников и др., 2020; Попов, 2023; Berezina et al., 2025].

В случае изученных озер мы не получили изотопных доказательств потребления сигом зоопланктона, хотя в желудках планктонные организмы встречались. Наше исследование сига относится к форме малотычинкового сига с редкими жаберными тычинками, которая, как отмечалось ранее, питается в основном зообентосом, в отличие, например, от формы с частыми жаберными тычинками (среднетычинкового сига), в рационе которого обычно преобладает зоопланктон [Amundsen et al., 2004]. Ряпушка частично питалась зообентосом и воздушными насекомыми (вылетающими имаго водных насекомых), компенсируя недостаток кормовых планктонных ракообразных.

Заключение

Использование комплексного подхода, включающего анализ состава пищевого комка в желудке рыб и применение метода стабильных изотопов, позволяет лучше понять организацию трофических связей в экосистемах северных озер. В ходе исследования обнаружено,

что все изученные виды рыб характеризуются высоким уровнем всеядности и смешанным характером питания. Отмечена высокая степень «бентосоядности» у всех изученных видов рыб. Даже такие типичные планктофаги, как ряпушка, потребляют бентос и воздушных насекомых. Однако, несмотря на то, что в желудках ряпушки отмечены преимущественно бентосные беспозвоночные, ее изотопный состав углерода наиболее близок к пелагическим источникам питания (зоопланктону), в отличие от других всеядных рыб, таких как окунь, ерш, налим и колюшка, которые имеют более тесные трофические связи с бентосной/литоральной пищевой цепью. Таким образом, широкие спектры питания рыб и высокую пищевую пластичность можно считать характерными чертами пищевых сетей изученных северных озер.

Авторы выражают признательность С. С. Сандимирову за помощь в отборе проб.

Литература

- Березина Н. А., Губелит Ю. И., Жакова Л. В., Ти макова Т. М., Петухов В. А., Шаров А. Н. Структурные характеристики биотических сообществ каменной литорали Выгозерского водохранилища // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 6. С. 52–62.
- Боровской А. В., Новоселов А. П. Пищевые отношения сиговых видов рыб в нижнем течении реки Уса в осенний период // Труды Карельского научного центра РАН. 2020. № 5. С. 44–58. doi: 10.17076/eco1196
- Георгиев А. П. Значение рыб семейства окуневых (Percidae) Выгозерского водохранилища в рыбохозяйственном отношении // Научные дискуссии. Т. 1. 2014. С. 17–21.

- Георгиев А. П., Назарова Л. Е. Воздействие изменчивости климата Карелии на ихтиофауну озер Выгозеро и Водлозеро // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Мат-лы IV Всерос. науч. конф. Апатиты, 2012. С. 162–166.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.
- Журавлев В. Б., Кузменкин Д. В. Роль пресноводных моллюсков в питании обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus) оз. Сорулуколь (Горный Алтай) // Известия Алтайского государственного университета. 2013. № 3-2(79). С. 76–79. doi: 10.14258/izvasu(2013)3.2-15
- Зубова Е. М., Кашулин Н. А., Терентьев П. М. Биотическая симпатрия сига *Coregonus lavaretus* (L.) оз. Куэтсъярви (система р. Пасвик, Мурманская область) // Принципы экологии. 2019. № 2. С. 29–51.
- Зубова Е. М., Кашулин Н. А., Терентьев П. М. Современные биологические характеристики сига *Coregonus lavaretus*, европейской ряпушки *C. albula* и европейской корюшки *Osmerus eperlanus* озера Имандра // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2020. № 3. С. 210–226. doi: 10.17072/1994-9952-2020-3-210-226
- Кашулин Н. А., Даувальтер В. А., Денисов Д. Б., Валькова С. А., Вандыш О. И., Терентьев П. М., Кашулин А. Н. Некоторые аспекты современного состояния пресноводных ресурсов Мурманской области // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2013. Т. 16, № 1. С. 98–107.
- Лесонен М. А., Горбач В. В., Шустов Ю. А. Пищевые взаимоотношения обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus*) и речного окуня (*Perca fluviatilis*) в малом лесном озере // Принципы экологии. 2017. № 4. С. 37–45.
- Лукин А. А., Кашулин Н. А. Состояние ихтиофауны водоемов в приграничной зоне СССР и Норвегии. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1991. 50 с.
- Матковский А. К. Причины сокращения запасов полупроходных сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна // Вестник рыбохозяйственной науки. 2019. Т. 6, № 1(21). С. 27–48.
- Новоселов А. П., Лукин А. А. Современное состояние сиговых рыб Европейского Северо-Востока России и разработка путей их рационального использования // Рыбное хозяйство. 2013. № 4. С. 16–21.
- Попов П. А. К экологии обыкновенного ерша из водоемов Сибири // Известия Алтайского отделения Русского географического общества. 2023. № 4(71). С. 80–96. doi: 10.24412/2410-1192-2023-17106
- Попова О. А., Ассман А. В. Питание молоди окуня и ерша в прибрежной зоне Сямозера // Биология речного окуня. М.: Наука, 1993. С. 113–124.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром., 1966. 376 с.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Кашулин Н. А., Лукин А. А., Амудсен П.-А., Сталдвик Ф. Оценка благополучия рыбной части водного сообщества по результатам морфологического анализа рыб // Успехи современной биологии. 1999. № 2. С. 165–177.
- Решетников Ю. С., Стерлигова О. П., Аникиева Л. В., Королева И. М. Проявление необычных свойств у рыб в новой ситуации на примере ряпушки *Coregonus albula* и корюшки *Osmerus eperlanus* // Вопросы ихтиологии. 2020. Т. 60, № 3. С. 352–363. doi: 10.31857/S0042875220030182
- Сандимиров С. С., Кудрявцева Л. П., Даувальтер В. А., Денисов Д. Б., Косова А. Л., Черепанов А. А., Вандыш О. И., Валькова С. А., Терентьев П. М., Королева И. М., Зубова Е. М., Кашулин Н. А. Методы экологических исследований водоемов Арктики. Мурманск: МГТУ, 2019. 180 с.
- Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С. Окунь *Perca fluviatilis* (Percidae) разнотипных водоемов Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 2(155). С. 57–62.
- Филатов Н. Н., Назарова Л. Е., Георгиев А. П., Семенов А. В., Анциферова А. Р., Ожигина В. В., Богдан М. И. Изменения и изменчивость климата Европейского Севера России и их влияние на водные объекты // Арктика: экология и экономика. 2012. № 2(6). С. 80–93.
- Amundsen P. A., Knudsen R., Klemetsen A., Kristoffersen R. Resource competition and interactive segregation between sympatric whitefish morphs // Ann. Zool. Fennici. 2004. Vol. 41. P. 301–307.
- Berezina N. A., Strelnikova A. P., Maximov A. A. The benthos as the basis of vendace *Coregonus albula* and perch *Perca fluviatilis* diet in an oligotrophic sub-Arctic lake // Polar Biol. 2018. Vol. 41. P. 1789–1799. doi: 10.1007/s00300-018-2319-0
- Berezina N. A., Terentjev P. M., Zubova E. M., Tsurikov S. M. Trophic relationships of coregonid and percid fishes evaluated by the stomach content and stable isotopes in subarctic Lake Imandra // Fishes. 2025. Vol. 10. Art. 644. doi: 10.3390/fishes10120644
- Bøhn T., Amundsen P. A. The competitive edge of an invading specialist // Ecology. 2001. Vol. 82. P. 2150–2163. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[2150:TCEO-AI]2.0.CO;2
- Haakana H., Huuskonen H., Karjalainen J. Predation of perch on vendace larvae: diet composition in an oligotrophic lake and digestion time of the larvae // J. Fish Biol. 2007. Vol. 70. P. 1171–1184. doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01383.x
- Hayden B., Harrod C., Sonninen E., Kahilainen K. Seasonal depletion of resources intensifies trophic interactions in subarctic freshwater fish communities // Freshwat. Biol. 2015. Vol. 60. P. 1000–1015. doi: 10.1111/fwb.12564
- Horn H. S. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies // Amer. Natur. 1966. Vol. 100. P. 419–424. doi: 10.1086/282436
- Hyslop E. J. Stomach contents analysis – a review of methods and their application // J. Fish Biol. 1980. Vol. 17. P. 411–429. doi: 10.1111/J.1095-8649.1980.TB02775.X
- Ilmast N. V., Kuchko Y. A. Zooplankton and feeding of vendace introduced to Lake Vashozero, Lake Onega Basin // Russian Journal of Biological Invasion. 2023. Vol. 14. P. 1–7. doi: 10.1134/S207511723010034
- Liso S., Gjelland K. O., Reshetnikov Y. S., Amundsen P. A. A planktivorous specialist turns rapacious:

piscivory in invading vendace *Coregonus albula* // J. Fish Biol. 2011. Vol. 78(1). P. 332–337. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02831.x

Post D. M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // Ecology. 2002. Vol. 83. P. 703–718. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2

Reist J. D., Wrona F. J., Prowse T. D., Power M., Dempson J. B., Beamish R. J., King J. R., Carmichael T. J., Sawatzky C. D. General effects of climate change on Arctic fishes and fish populations // AMBIO A J. Hum. Environ. 2006. Vol. 35. P. 370–380. doi: 10.1579/0044-7447(2006)35[370:GEOCCO]2.0.CO;2

Scharf J., Krappe M., Koschel R., Waterstraat A. Feeding of European cisco (*Coregonus albula* and *C. lucinensis*) on the glacial relict crustacean *Mysis relicta* in Lake Breiter Luzin (Germany) // Limnologica. 2008. Vol. 38. P. 147–158. doi: 10.1016/j.limno.2007.12.001

Smalas A., Primicerio R., Kahilainen K. K., Terent'ev P. M., Kashulin N. A., Zubova E. M., Amundsen P.-A. Increased importance of cool-water fish at high latitudes emerges from individual-level responses to warming // Ecol. Evol. 2023. Vol. 13. e10185. doi: 10.1002/ece3.10185

Strelnikova A. P., Berezina N. A. Diversity of food spectra of vendace in the water bodies of Eurasia // Ecosystem Transformation. 2021. Vol. 4. P. 42–56. doi: 10.23859/estr-210329

Terent'ev P. M., Berezina N. A. Ecological and morphological characteristics and feeding of perch (*Perca fluviatilis*) in the autumn–winter period in dystrophic and oligotrophic lakes of Northern Karelia (Russia) // Inland Water Biology. 2022. Vol. 15. P. 916–929. doi: 10.1134/S1995082922060177

von Biela V. R., Laske S. M., Stanek A. E., Brown R. J., Duntun K. H. Borealization of nearshore fishes on an interior Arctic shelf over multiple decades // Glob. Change Biol. 2023. Vol. 29. P. 1822–1838. doi: 10.1111/gcb.16576

Wallace R. K. An assessment of diet-overlap indexes // Trans. Am. Fish. Soc. 1981. Vol. 110. P. 2–76. doi: 10.1577/1548-8659(1981)110<72:AAODI>2.0.CO;2

Zubova E. M., Terent'ev 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. Vol. 2. P. 58–97. doi: 10.31951/2658-3518-2024-A-2-58

References

Amundsen P. A., Knudsen R., Klemetsen A., Kristoffersen R. Resource competition and interactive segregation between sympatric whitefish morphs. *Ann. Zool. Fennici*. 2004;41:301–307.

Berezina N. A., Gubelit Yu. I., Zhakova L. V., Timakova T. M., Petukhov V. A., Sharov A. N. Structural characteristics of biotic communities of the Vygozerskoe Reservoir littoral zone. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2013;6:52–62. (In Russ.)

Berezina N. A., Strelnikova A. P., Maximov A. A. The benthos as the basis of vendace *Coregonus albula* and perch *Perca fluviatilis* diet in an oligotrophic sub-Arctic lake. *Polar Biol.* 2018;41:1789–1799. doi: 10.1007/s00300-018-2319-0

Berezina N. A., Terent'ev P. M., Zubova E. M., Tsurikov S. M. Trophic relationships of coregonid and percid fishes evaluated by the stomach content and stable isotopes in subarctic Lake Imandra. *Fishes*. 2025;10:644. doi: 10.3390/fishes10120644

Bøhn T., Amundsen P. A. The competitive edge of an invading specialist. *Ecology*. 2001;82:2150–2163. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[2150:TCEOAI]2.0.CO;2

Borovskoy A. V., Novoselov A. P. Food relations between whitefish species in the lower course of the Usa River in the autumn period. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2020;5:44–58. (In Russ.). doi: 10.17076/eco1196

Dgebuadze Yu. Yu. Ecological patterns of fish growth variability. Moscow: Nauka; 2001. 276 p. (In Russ.)

Filatov N. N., Nazarova L. E., Georgiev A. P., Semenov A. V., Antsiferova A. R., Ozhigina V. V., Bogdan M. I. Changes and variability of the climate of the European North of Russia and their impact on water bodies. *Arktika: ehkologiya i ehkonomika = Arctic: Ecology and Economy*. 2012;2(6):80–93. (In Russ.)

Georgiev A. P. The importance of fish of the perch family (Percidae) of the Vygozero Reservoir in fisheries. *Nauchnye diskussii = Scientific Discussions*. 2014;1:17–21. (In Russ.)

Georgiev A. P., Nazarova L. E. Impact of climate variability in Karelia on the ichthyofauna of Lakes Vygozero and Vodlozero. *Ekologicheskie problemy severnykh regionov i puti ikh resheniya: Mat-ly IV Vseros. nauch. konf. = Ecological problems of the Northern regions and ways of their solution: Proceed. of the IV All-Russ. scientific conf. Apatity*; 2012. P. 162–166. (In Russ.)

Haakana H., Huuskonen H., Karjalainen J. Predation of perch on vendace larvae: diet composition in an oligotrophic lake and digestion time of the larvae. *J. Fish Biol.* 2007;70:1171–1184. doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01383.x

Hayden B., Harrod C., Sonninen E., Kahilainen K. Seasonal depletion of resources intensifies trophic interactions in subarctic freshwater fish communities. *Freshwat. Biol.* 2015;60:1000–1015. doi: 10.1111/fwb.12564

Horn H. S. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *Amer. Natur.* 1966;100:419–424. doi: 10.1086/282436

Hyslop E. J. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 1980;17:411–429. doi: 10.1111/J.1095-8649.1980.TB02775.X

Ilmast N. V., Kuchko Y. A. Zooplankton and feeding of vendace introduced to Lake Vashozero, Lake Onega Basin. *Russian Journal of Biological Invasion*. 2023;14:1–7. doi: 10.1134/S2075111723010034

Kashulin N. A., Dauval'ter V. A., Denisov D. B., Val'kova S. A., Vandysh O. I., Terent'ev P. M., Kashulin A. N. Some aspects of current state of freshwater resources of the Murmansk Region. *Vestnik MGU = Bulletin of Murmansk State Technical University*. 2013;16(1):98–107. (In Russ.)

- Lesonen M. A., Gorbach V. V., Shustov Yu. A. Food relationships of the common whitefish (*Coregonus lavaretus*) and river perch (*Perca fluviatilis*) in a small forest lake. *Printsipy ehkologii = Principles of Ecology*. 2017;4:37–45. (In Russ.)
- Liso S., Gjelland K. O., Reshetnikov Y. S., Amundsen P. A. A planktivorous specialist turns rapacious: piscivory in invading vendace *Coregonus albula*. *J. Fish Biol.* 2011;78:332–337. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02831.x
- Lukin A. A., Kashulin N. A. State of the ichthyofauna of reservoirs in the border zone of the USSR and Norway. Apatity: KSC RAS; 1991. 50 p. (In Russ.)
- Matkovsky A. K. Causes of semidiadromous whitefish population reduction in the Ob-Irtysh basin. *Vestnik rybokhozyaistvennoi nauki = Bulletin of Fishery Science*. 2019;6(1-21):27–48. (In Russ.)
- Novoselov A. P., Lukin A. A. Current status of whitefish in the European northeast of Russia and development of ways for their rational use. *Rybnoe khozyaistvo = Fisheries*. 2013;4:16–21. (In Russ.)
- Popov P. A. On the ecology of the common ruff from Siberian water bodies. *Izvestiya Altaiskogo otdeleniya RGO = Bulletin of the Altai Branch of the Russian Geographical Society*. 2023;4(71):80–96. (In Russ.). doi: 10.24412/2410-1192-2023-17106
- Popova O. A., Assman A. V. Feeding of juvenile perch and ruff in the coastal zone of Lake Syamozero. *Biologiya rechnogo okunya = Biology of River Perch*. Moscow: Nauka; 1993. P. 113–124. (In Russ.)
- Post D. M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. 2002;83:703–718. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2
- Pravdin I. F. Handbook of fish study. Moscow: Pishch. prom.; 1966. 376 p. (In Russ.)
- Reist J. D., Wrona F. J., Prowse T. D., Power M., Dempson J. B., Beamish R. J., King J. R., Carmichael T. J., Sawatzky C. D. General effects of climate change on Arctic fishes and fish populations. *AMBIO*. 2006;35:370–380. doi: 10.1579/0044-7447(2006)35[370:GEOCCO]2.0.CO;2
- Reshetnikov Yu. S. Ecology and taxonomy of whitefish. Moscow: Nauka; 1980. 301 p. (In Russ.)
- Reshetnikov Yu. S., Popova O. A., Kashulin N. A., Lukin A. A., Amundsen P.-A., Staldivik F. Assessment of the well-being of the fish part of the aquatic community based on the results of morphological analysis of fish. *Uspekhi sovremennoi biologii = Advances in Modern Biology*. 1999;2:165–177. (In Russ.)
- Reshetnikov Yu. S., Sterligova O. P., Anikieva L. V., Koroleva I. M. Manifestation of unusual features in fish exposed to a new environment by the example of vendace *Coregonus albula* and European smelt *Osmerus eperlanus*. *J. Ichthyol.* 2020;60(3):491–502. doi: 10.1134/S0032945220030145
- Sandimirov S. S., Kudryavtseva L. P., Dauval'ter V. A., Denisov D. B., Kosova A. L., Cherepanov A. A., Vandysh O. I., Val'kova S. A., Terent'ev P. M., Koroleva I. M., Zubova E. M., Kashulin N. A. Methods of environmental studies of Arctic water bodies. Murmansk: MGTU; 2019. 180 p. (In Russ.)
- Scharf J., Krappe M., Koschel R., Waterstraat A. Feeding of European cisco (*Coregonus albula* and *C. lucinensis*) on the glacial relict crustacean *Mysis relicta* in Lake Breiter Luzin (Germany). *Limnologia*. 2008;38:147–158. doi: 10.1016/j.limno.2007.12.001
- Smalas A., Primicerio R., Kahilainen K. K., Terentyev P. M., Kashulin N. A., Zubova E. M., Amundsen P.-A. Increased importance of cool-water fish at high latitudes emerges from individual-level responses to warming. *Ecol. Evol.* 2023;13:e10185. doi: 10.1002/ece3.10185
- Sterligova O. P., Il'mast N. V., Savosin D. S. Perch *Perca fluviatilis* (Percidae) in different types of Karelian water bodies. *Uchenye zapiski Petрозаводского gos. universiteta = Proceed. of Petrozavodsk State University*. 2016;2(155):57–62.
- Strelnikova A. P., Berezina N. A. Diversity of food spectra of vendace in the water bodies of Eurasia. *Ecosystem Transformation*. 2021;4:42–56. doi: 10.23859/estr-210329
- Terentyev P. M., Berezina N. A. Ecological and morphological characteristics and feeding of perch (*Perca fluviatilis*) in the autumn–winter period in dystrophic and oligotrophic lakes of Northern Karelia (Russia). *Inland Water Biology*. 2022;15:916–929 doi: 10.1134/S1995082922060177
- von Biela V. R., Laske S. M., Stanek A. E., Brown R. J., Dunton K. H. Borealization of nearshore fishes on an interior Arctic shelf over multiple decades. *Glob. Change Biol.* 2023;29:1822–1838. doi: 10.1111/gcb.16576
- Wallace R. K. An assessment of diet-overlap indexes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1981;110:2–76. doi: 10.1577/1548-8659(1981)110<72:AAODI>2.0.CO;2
- Zhuravlev V. B., Kuzmenkin D. V. The role of freshwater mollusks in feeding of humpback whitefish *Coregonus lavaretus* (Linnaeus) in Lake Sorulukol (Mountain Altai). *Izvestiya Altaiskogo gos. universiteta = Bulletin of Altai State University*. 2013;3-2(79):76–79. (In Russ.). doi: 10.14258/izvasu(2013)3.2-15
- Zubova E. M., Kashulin N. A., Terentyev P. M. Biotic sympatry of whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in Lake Kuetsjarvi (Pasvik River system, Murmansk Region). *Printsipy ehkologii = Principles of Ecology*. 2019;2:29–51. (In Russ.)
- Zubova E. M., Kashulin N. A., Terentyev P. M. Modern biological characteristics of whitefish *Coregonus lavaretus*, European vendace *C. albula*, and European smelt *Osmerus eperlanus* from Lake Imandra. *Vestnik Permskogo universiteta. Ser. Biologiya = Bulletin of Perm University. Biology Series*. 2020;3:210–226. (In Russ.). doi: 10.17072/1994-9952-2020-3-210-226
- 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: 58–97. doi: 10.31951/2658-3518-2024-A-2-58

Поступила в редакцию / received: 08.04.2026; принята к публикации / accepted: 19.06.2026.
 Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Березина Надежда Александровна

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник

e-mail: nadezhda.berezina@zin.ru

Терентьев Петр Михайлович

канд. биол. наук, заведующий лабораторией
водных экосистем

e-mail: p.terentjev@ksc.ru

Зубова Елена Михайловна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: seelewolf84@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Berezina, Nadezhda

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Terentjev, Pyotr

Cand. Sci. (Biol.), Head of Laboratory

Zubova, Elena

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher