

УДК 597.555.51.591.4.591.5

## ДАННЫЕ МОРФОМЕТРИИ И ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ КИЛЬДИНСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MORHUA KILDINENSIS* (GADIDAE) ИЗ ОЗЕРА МОГИЛЬНОЕ (О. КИЛЬДИН, БАРЕНЦЕВО МОРЕ)

© 2023 г. А. Н. Строганов<sup>1, \*</sup>, П. П. Стрелков<sup>2, 3</sup>, Н. В. Мухина<sup>4</sup>, И. А. Стогов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Москва, Россия

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

<sup>3</sup>Мурманский арктический государственный университет, Мурманск, Россия

<sup>4</sup>Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ПИНРО, Мурманск, Россия

\*E-mail: andrei\_str@mail.ru

Поступила в редакцию 14.02.2022 г.

После доработки 24.03.2022 г.

Принята к публикации 24.03.2022 г.

Кильдинская треска *Gadus morhua kildinensis* — занесённый в Красную книгу экстремально малочисленный подвид атлантической трески, освоивший воды небольшого меромиктического озера на о-ве Кильдин (Баренцево море). Впервые проведены сравнительные исследования морфобиологических характеристик и питания кильдинской трески в ювенильный период. Сравнение выборок половозрелой кильдинской трески и сеголеток на основе многомерного дисперсионного анализа демонстрирует высокую степень различий по комплексу пластических признаков. Пищевой рацион в проанализированной выборке сеголеток кильдинской трески состоял из остракод (Ostracoda), личинок полихет (Polychaeta), кладоцер (Cladocera), гаммарусов (Gammaridae). Обсуждаются особенности изменений питания кильдинской трески в раннем онтогенезе.

**Ключевые слова:** кильдинская треска *Gadus morhua kildinensis*, морфометрия, питание, Красная книга, оз. Могильное.

**DOI:** 10.31857/S0042875223020261, **EDN:** FAGRJX

Кильдинская треска *Gadus morhua kildinensis* Derjugin, 1920, населяющая оз. Могильное на о. Кильдин (Баренцево море), представляет собой изолированную самовоспроизводящуюся экстремально малочисленную популяцию. Подвид занесён в Красную Книгу РФ (Шилин, Строганов, 2021). Его описания были представлены в целом ряде работ, посвящённых исследованиям оз. Могильное — небольшого реликтового меромиктического водоёма, образовавшегося ~1.5 тыс. лет назад в результате “отшнуровывания” каменисто-галечниковой косой (барьером) морского залива от акватории Кильдинской салмы в ходе комплексного воздействия ряда факторов (поднятия морского дна, ледниковой аккумуляции, абразионно-аккумулятивной деятельности моря и др.) (Фаусек, 1891; Шмидт, 1891; Риппас, 1915; Дерюгин, 1925; Гуревич, Лийва, 1975; Тарасов, 1975; Коцубко, Кравченко, 2002). Хотя информация об оз. Могильное на о-ве Кильдин встречается на мореходных картах английских и голландских путешественников с середины XVI века (Титов и др., 2002), первое описание озёрной трески выполнил лишь в начале

XIX в. Озерецковский (1804). За более чем 200-летний период были проведены исследования биологии, морфологии, паразитофауны, генетики и других характеристик кильдинской трески (Дерюгин, 1920, 1925; Есипов, 1930; Догель, 1936; Цееб, 1975; Цееб, Астафьева, 1975; Анциферов, Трофимов, 2002; Карасев, 2002; Мухина и др., 2002; Zhivotovsky et al., 2016; Строганов и др., 2017). Проанализированы механизмы её адаптации к специфическим условиям озера. Показано, что процесс обособления подвида от материнской формы проходил на фоне сохранения одних биологических характеристик (каннибализм, высокая плодовитость) и изменения других в виде сокращения разнообразия признаков и их специализации (только один тип окраски из спектра разных у исходной формы, укрупнение и расширение головы, переход половозрелых особей преимущественно к территориальному поведению и так далее) (Строганов и др., 2017). Исследования проводили преимущественно на половозрелых особях. При этом изучению особенностей морфобиологических характеристик и питания молоди кильдинской трески

уделяли недостаточно внимания, в том числе по причине трудностей получения материала. Так, например, в исследованиях Мурманского морского биологического института (ММБИ) 1966–1969 гг. из 160 проанализированных особей кильдинской трески было только три сеголетки (Цееб, 1975).

Цель работы – получить и проанализировать данные по морфометрии и питанию кильдинской трески в ювенильный период. Исследование значительно расширяет имеющиеся сведения по молодому подвиду. Особый интерес к исследованию спектра питания молодежи кильдинской трески связан также с тем, что в озере на различных глубинах с различающимися значениями солёности обитают представители и солоноватоводного, и морского зоопланктона (Strelkov et al., 2019).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал получен из экспедиционных сборов на оз. Могильное кафедры ихтиологии МГУ (2011, 2012 гг.), кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ (2016) и ПИНРО (1997–2000). Отлов особей трески в оз. Могильное проводили по принципу поймал–отпусти (в соответствии с разрешениями Министерства природных ресурсов и экологии РФ) крючковыми и сетными снастями. У выловленных рыб определяли длину, массу, производили фотографирование с номером особи и линейкой в кадре, после чего треску возвращали в озеро.

Морфометрию выполняли по фотографиям (в ракурсах сбоку, сверху, снизу). Основу для морфометрических исследований составили промеры, выполненные на выборке сеголеток перед переходом их от пелагического образа жизни к придонному (так называемое оседание). Более поздняя молодь кильдинской трески (двухлетки), обитающая в районе перемычки (Строганов и др., 2022), была доступна для промеров в единичных экземплярах из-за скрытного образа жизни, связанного в том числе с каннибализмом – молодь занимает значительную долю в спектре питания крупной трески (Мухина и др., 2002). Результаты промеров пластических признаков молодежи сравнивали с промерами крупной трески, выполненными также по фотографиям.

В ходе морфометрического анализа выполняли измерение 12 пластических признаков:  $TL$  – общая длина,  $SL$  – стандартная длина (до конца чешуйного покрова),  $c$  – длина головы,  $cH$  – высота головы,  $ao$  – длина рыла,  $cir$  – длина подбородочного усика,  $io$  – межглазничное расстояние,  $o$  – диаметр глаза,  $H$  – наибольшая высота тела,  $h$  – наименьшая высота тела,  $aD$  – антедорсальное расстояние,  $pD$  – постдорсальное расстояние (рис. 1). Промеры проводили с точностью до 1 мм, признаки были выражены в индексах (отношение к

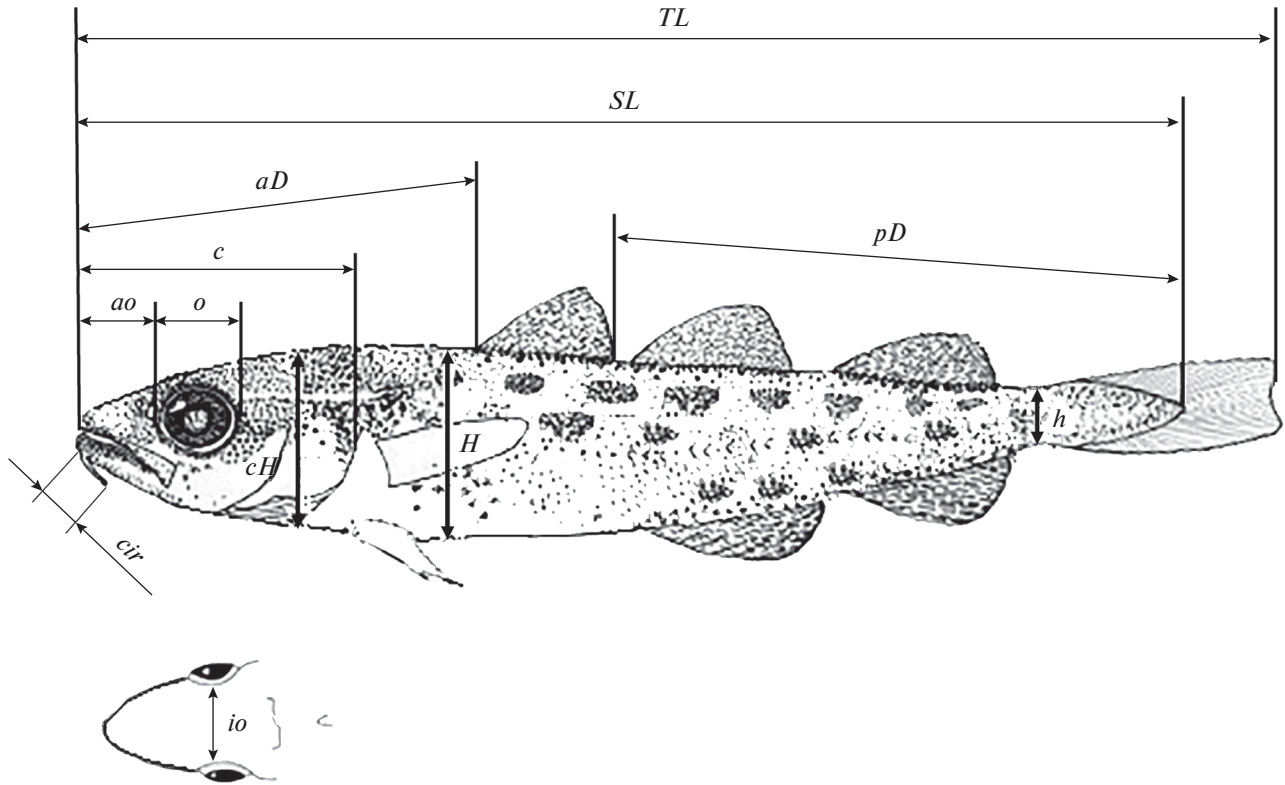
общей и стандартной длине тела и к длине головы) (Алеев, 1963). Статистический анализ проводили по стандартным методикам (Рокицкий, 1967; Ивантер, Коросов, 2003). Уровень и достоверность различий морфометрических индексов оценивали в программных пакетах Excel, STATISTICA на основе однофакторного (one-way ANOVA) и многомерного дисперсионных анализов. Также нужно отметить, что по условиям применения программного пакета было выполнено произвольное разделение выборки сеголеток на две части.

Для исследования особенностей питания использовали сеголеток трески из коллекции ПИНРО. Определяли общую длину сеголеток с точностью до 1 мм; массу особи, содержимого желудка и каждого компонента пищи (с точностью до 0.001 г). Рассчитывали долю компонентов пищи по массе (%), частоту встречаемости каждого компонента (%) (Жарникова, 2013), определяли коэффициент упитанности по Фультону (Локшина, Шатуновский, 1978). Анализировали интенсивность питания, количественным выражением которого являются индексы наполнения желудка: общий индекс наполнения (отношение массы всего пищевого комка к массе рыбы, умноженное на 10000) и частный индекс наполнения (отношение массы одного компонента пищи к массе рыбы, умноженное на 10000), выраженные в промилле (‰) (Котляр, 2004; Рыжков и др., 2013). Также определяли индекс относительной значимости (%), учитывающий и частоту встречаемости, и массовую долю каждого компонента пищи (Попова, Решетников, 2011) по формуле:  $IR = (F_i P_i / \sum F_i P_i) \times 100$ , где  $F_i$  – частота встречаемости каждого вида корма,  $P_i$  – его доля по массе, а сама величина  $i$  меняется от 1 до  $n$  ( $n$  – число видов кормовых организмов). Так как индекс нормирован, то варьирует в пределах 0–100% независимо от числа кормовых организмов, и в результате получается значение каждого пищевого объекта по массе в составе пищевого комка с поправкой на частоту встречаемости.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате анализа пластических признаков выявлено, что голова у сеголеток кильдинской трески достаточно крупная, её длина составляла 0.27–0.30  $SL$ , но относительно неширокая – индекс  $io/c$  составлял 0.15–0.25. Индексы других признаков в %  $SL$ :  $aD$  0.29–0.37,  $pD$  0.51–0.58,  $H$  0.15–0.20; в %  $c$ :  $ao$  0.19–0.36,  $o$  0.28–0.33,  $cir$  0.12–0.18.

Сравнение сеголеток кильдинской трески и крупных (половозрелых) особей по 11 индексам пластических признаков на основе многомерного дисперсионного анализа представлено на рис. 2. Степень наложения полей рассеяния (на уровне 95%) в рамках 1-й и 2-й дискриминантных функ-



**Рис. 1.** Схема промеров *Gadus* sp. (по: Расс, 1946; Воскобойникова и др., 2012, с изменениями). *TL* – общая длина, *SL* – стандартная длина (до конца чешуйного покрова), *c* – длина головы, *cH* – высота головы, *ao* – длина рыла, *cir* – длина подбородочного усика, *io* – межглазничное расстояние, *o* – диаметр глаза, *H* – наибольшая высота тела, *h* – наименьшая высота тела, *aD* – антедорсальное расстояние, *pD* – постдорсальное расстояние.

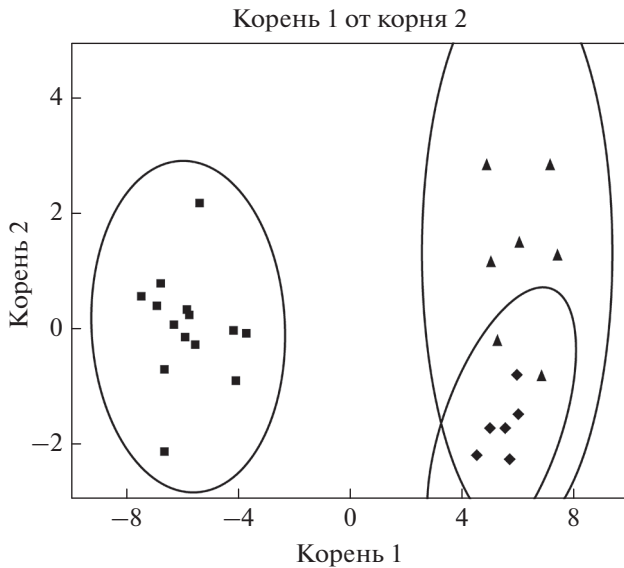
ций иллюстрирует высокую степень различий по комплексу признаков.

Результаты проведённого однофакторного дисперсионного анализа, позволяющего определить уровень различий по отдельным пластическим признакам, показали, что различия между выборками крупной кильдинской трески и сеголеток по всем исследованным характеристикам достоверны, за исключением  $h/SL$ ,  $aD/SL$ ,  $cir/c$  (табл. 1). С возрастом относительные средние значения длины головы рыб снижались, максимальной высоты тела и длины задней части тела ( $pD$ ) – увеличивались. Снижение с возрастом среднего значения индекса  $SL/TL$  опосредованно отражает относительное увеличение длины хвостового плавника. Параметры головы, отнесённые к её длине, с возрастом также изменялись: увеличивались высота и ширина (межглазничное расстояние) головы, длина рыла; при этом относительный диаметр глаза уменьшался. Недостаточное количество двухлеток не позволяло включать их промеры в статистический анализ, тем не менее можно отметить, что значения индексов для кильдинской трески возраста 1+, соответствуя тенденциям аллометрического роста, занимали промежуточное положение

по значениям  $H/SL$ ,  $ao/c$ ,  $io/c$  между соответствующими индексами у сеголеток и крупной трески.

Пищевой спектр сеголеток кильдинской трески включал остракод (*Ostracoda*) (13.05%), личинок полихет (*Polychaeta*) (17.05%), клadoцер (*Cladocera*) (23.54%), молодь гаммарусов (*Gammaridae*) (38.74%). По частоте встречаемости также лидировали гаммарусы (36.48%) (табл. 2, 3).

Несмотря на то что изменчивость сеголеток по длине была невысокой ( $CV = 5.3$ ), интенсивность питания сильно варьировала. Индекс наполнения желудков сеголеток у различных особей составлял 5.423–578.069‰, что, видимо, объясняется различиями в режиме питания отдельных особей. В пользу этого довода свидетельствуют их сходные размерные характеристики: в выборке не было откровенно медленно растущих рыб, не было также и переростков. Это может свидетельствовать о хорошей обеспеченности молоди трески необходимыми и доступными кормами в оз. Могильное, что подтверждают и рассчитанные показатели коэффициента упитанности, который у различных особей в выборке варьировал в небольших пределах ( $CV = 8.3$ ). Средние значения



**Рис. 2.** Диаграмма рассеяния выборок кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis* оз. Могильное в пространстве наиболее значимых канонических корней для канонических значений (95%-ный уровень) по 11 индексам пластических признаков. По условиям применения программного пакета STATISTICA было выполнено произвольное разделение выборки сеголеток на две части (Sm и Sm1). (■) – половозрелые особи, (▲) – сеголетки Sm, (◆) – сеголетки Sm1.

частного индекса наполнения демонстрировали приоритет гаммарусов (108.976‰). Для кладоцер и личинок полихет частные индексы наполнения желудка имели близкие значения (соответственно 88.395 и 89.808‰). Наиболее низкие значения получены для остракод (61.014‰).

Индекс относительной значимости наиболее высокие значения продемонстрировал для гаммарусов (52.5%) и последовательно снижался для кладоцер, полихет и остракод (соответственно 24.3, 12.4 и 10.7%).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведения сравнительного анализа изменчивости ряда основных пластических признаков в возрастных группах кильдинской трески вполне согласуются с полученными разными исследователями в разное время данными, свидетельствующими об изменениях пропорций различных частей тела у рыб в процессе развития, что связано с последовательной сменой морфо-экологических адаптаций организменного уровня (Алеев, 1958, 1986; Абдурахманов, 1962; Дорофеева, 1978). Полученные нами данные демонстрируют достоверные различия по большинству рассматриваемых характеристик между выборками сеголеток и половозрелых крупных особей кильдинской трески. У сеголеток относительно более

крупная голова, больший размер глаза, более низкое тело, что соответствует общим для многих рыб изменениям в ходе индивидуального развития (Решетников, Попова, 2015). Для сеголеток также отмечены более низкие значения индексов длины рыла и межглазничного расстояния, что, видимо, связано с питанием мелкими объектами и необходимостью снижения лобового сопротивления при обитании в пелагиали (Алеев, 1963). При этом необходимо отметить сходство значений индекса длины подбородочного усика у сеголеток и крупных особей, что отражает пропорциональное увеличение подбородочного усика по мере роста рыбы. Хорошее развитие этого полисенсорного органа, несущего на себе массу разного рода чувствительных клеток (Девятина, 1997), имеет для кильдинской трески особое значение при обеспечении эффективности питания крупных особей у дна среди прибрежных камней, в том числе в опреснённой части озера (Цееб, Астафьева, 1975; Мухина и др., 2002).

Размерные характеристики кильдинской трески в онтогенезе меняются в огромных пределах. Например, масса увеличивается в 128000 раз: от 0.030 г у личинок до 3840 г у 12-летней особи (Цееб, Поздняков, 1975; Строганов и др., 2015). Соответственно меняются видовой состав и размеры объектов питания. Так как до сих пор отсутствует описание последовательных изменений питания кильдинской трески по этапам индивидуального развития начиная с перехода личинок на экзогенное питание, то, опираясь на собственные данные и сведения из источников литературы, мы подготовили такое обобщение.

Раннее развитие кильдинской трески как представителя экологической группы пелагофилов проходит в толще воды. Переход личинок трески на экзогенное питание зоопланктоном – самый ответственный период, определяющий их выживаемость и дальнейшее формирование численности популяции. Исследования ММБИ показали, что в оз. Могильное, имеющем сложную структуру вод, которые различаются в том числе уровнем солёности и плотности, икра и личинки трески в плавучем состоянии развиваются в узком слое воды на глубине 6.7–7.3 м, где солёность составляет 26–28‰ (Цееб, Поздняков, 1975). Для обеспечения выживаемости и активного роста мелких (TL 4–5 мм) малоактивных личинок трески в период смешанного питания требуются значительные концентрации морского зоопланктона соответствующего размера (Puvanendran et al., 2002). В оз. Могильное, где зоопланктон обилен (численность на порядок выше, чем в Баренцевом море), на соответствующих глубинах личинкам доступны следующие объекты. Во-первых, массовая во всей толще аэрированных вод озера мелкая (размером 0.3 мм) беспанцирная коловратка *Synchaeta* sp. Во-вторых, науплиальные формы массовых видов озёр-

**Таблица 1.** Морфометрические характеристики кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis* из разных выборок

Индекс	Крупные особи <i>W</i> 980–2850 г, <i>TL</i> 48.2–74.0 см; июль 2011 г.				Сеголетки <i>W</i> 0.564–1.453 г, <i>TL</i> 4.8–6.4 см; август 2016 г.				Двухлетки, по 1 экз.	
	<i>M</i>	$\sigma$	<i>CV</i>	<i>n</i>	<i>M</i>	$\sigma$	<i>CV</i>	<i>n</i>	<i>TL</i> 14.5 см, 05.07.2011 г.	<i>W</i> 15 г, <i>TL</i> 12.5 см; 27.07.2012 г.
<i>SL/TL</i>	0.92**	0.02	1.85	27	0.94	0.010	1.95	29	0.91	0.93
<i>c/SL</i>	0.24***	0.02	8.02	27	0.27	0.010	4.06	29	0.20	0.23
<i>H/SL</i>	0.20***	0.01	6.31	27	0.18	0.010	4.78	29	0.18	0.19
<i>h/SL</i>	0.05	0	9.25	27	0.05	0.002	5.43	29	0.05	0.05
<i>aD/SL</i>	0.32	0.03	9.22	26	0.33	0.010	5.47	29	0.33	0.32
<i>pD/SL</i>	0.56*	0.02	4.03	24	0.55	0.020	3.63	29	0.56	0.55
<i>cH/c</i>	0.67***	0.05	7.83	27	0.61	0.030	5.53	29	0.81	0.68
<i>ao/c</i>	0.32***	0.03	9.85	27	0.26	0.030	12.17	29	–	0.29
<i>o/c</i>	0.14***	0.02	13.73	24	0.31	0.010	4.02	29	0.33	0.31
<i>io/c</i>	0.32***	0.04	11.76	27	0.20	0.020	13.51	29	0.29	0.25
<i>cir/c</i>	0.15	0.02	12.06	15	0.15	0.010	10.83	14	–	–

**Примечание.** *TL* – общая длина, *SL* – стандартная длина, *c* – длина головы, *H* – наибольшая высота тела, *h* – наименьшая высота тела, *aD* – антедорсальное расстояние, *pD* – постдорсальное расстояние, *cH* – высота головы, *ao* – длина рыла, *o* – диаметр глаза, *io* – межглазничное расстояние, *cir* – длина подбородочного усика, *W* – масса тела, *n* – число особей, экз., “–” – нет данных. Отличие от среднего значения индекса для сеголеток достоверно при: \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ . Здесь и в табл. 2: *M* – среднее значение,  $\sigma$  – среднеквадратическое отклонение; *CV* – коэффициент вариации.

**Таблица 2.** Некоторые характеристики сеголеток кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis*

Показатель	<i>M</i>	min	max	$\sigma$	<i>CV</i>
Длина ( <i>TL</i> ), см	5.3	4.8	6.4	0.284	5.3
Масса тела, г	0.814	0.564	0.691	0.145	17.8
Коэффициент упитанности	0.540	0.432	0.691	0.045	8.3
Масса пищи, г	0.008	0.001	0.049	0.007	87.5
Индекс наполнения желудка, ‰	104.532	5.423	578.069	88.351	84.5

**Примечание.** min, max – минимальное и максимальное значения.

**Таблица 3.** Характеристика спектра питания сеголеток кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis*

Показатель	Компонент пищи			
	клагоцеры	остракоды	гаммарусы	личинки полихет
Доля по массе, %	23.54	13.05	38.74	17.05
Частота встречаемости, %	27.84	22.08	36.48	19.68
Индекс относительной значимости, %	24.3	10.7	52.4	12.4
Частный индекс наполнения желудка, ‰	8.272–400.000	6.053–145.000	6.342–535.161	4.596–268.551
	88.395(75.622)	61.014(37.264)	108.976(98.433)	89.808(60.340)

**Примечание.** Над чертой – пределы варьирования показателя; под чертой: перед скобками – среднее значение, в скобках – среднеквадратическое отклонение.

ных копепод: *Pseudocalanus acuspes*, *Centropages hamatus* и *Tisbe furcata*. В-третьих, личинки полихет семейства Spionidae (размером от 0.1 мм), периодически имеющие огромную численность (более 60% общей численности планктона). Наконец, большую роль в питании личинок трески при переходе на смешанное питание может играть дру-

гая массовая коловратка *Keratella* sp. (0.3 мм), которая создаёт значительные скопления в самом верхнем (0–3 м) опреснённом слое, но встречается и глубже (Strelkov et al., 2014).

В условиях повышенной температуры в морском слое оз. Могильное личинки трески по мере роста могут достаточно быстро перейти на пита-

ние более крупным зоопланктоном: старшими копепоидными и взрослыми стадиями копепод *C. hamatus*, *Tachidius* sp., *P. acuspes* и *T. furcata* (размером до 1.8 мм), кладоцерами *Pleopis (Podon) polyphemoides*, *Podon leuckarti* (0.5–0.6 мм), крупными личинками полихет, что, собственно, и характерно для раннего онтогенеза атлантической трески (Grauman et al., 1989).

Прохождение стадии метаморфоза и переход в мальковое состояние трески сопровождается формированием мускулатуры, плавников, плавательного пузыря, что не только способствует повышению двигательной активности, но и даёт возможность расширения зоны питания на опреснённые горизонты в оз. Могильное с расширением спектра питания, в том числе за счёт *Keratella* sp. и кладоцеры *Bosmina* sp. (размером 0.5 мм) (Дробышева, 2002; Мухина и др., 2002; Strelkov et al., 2019; Строганов и др., 2022).

Особенность трески оз. Могильное состоит в том, что её пелагическая молодь подходит в прибрежную зону и потребляет в дополнение к зоопланктону бентосные кормовые организмы. Так, в нашей работе показано, что доля остракод и гаммарид по массе в сумме составляла >51%.

Другая особенность питания молоди озёрной трески в том, что если сеголетки атлантической трески в Баренцевом море переходят к придонному образу жизни (оседание) в конце августа–сентябре с соответствующим изменением спектра питания, то в оз. Могильное молодь трески продолжает потреблять зоопланктон до трёх лет. При этом первые два года жизни кильдинская треска демонстрирует высокий темп роста, что обусловлено хорошей обеспеченностью пищей, а также более благоприятным температурным режимом в зоне обитания (Щеб, 1975; Анциферов, Трофимов, 2002; Мухина и др., 2002; Бойцов и др., 2003; Строганов и др., 2022).

В ходе экспедиций ПИНРО на оз. Могильное в 1997–2000 гг. были проведены исследования особенностей питания половозрелых особей кильдинской трески. Показано, что по сравнению с атлантической треской Баренцева моря, осваивающей более трёхсот объектов питания, спектр пищевых объектов кильдинской трески гораздо уже. При этом на ещё двух представителей костистых рыб, обитающих в озере, маслюка *Pholis gunnellus* и трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, а также червей, кишечнорастных и личинок насекомых приходится менее 10% спектра питания трески. Основу питания половозрелой кильдинской трески составляют гаммарусы и собственная молодь, причём доля их в спектре питания, по данным исследователей, сильно варьирует (соответственно 10–80 и 16–69%) в различные сезоны и при различных значениях факторов среды (Щеб, 1975; Мухина и др., 2002).

Таким образом, выявлено, что обитающая в специфических условиях оз. Могильное с небольшой акваторией, обеднёнными биотопами и ограниченными для взрослых особей пищевыми ресурсами кильдинская треска демонстрирует возрастные изменения пропорций тела (онтогенетическую аллометрию – по: Мина, Клевезаль, 1976). Как и для молоди многих видов рыб (Решетников, 1980), для сеголеток трески характерны большая голова, большой размер глаза, более низкое тело по сравнению с половозрелыми особями. Особенности питания кильдинской трески в разные периоды онтогенеза в значительной степени различаются. Начиная с перехода личинок на смешанное питание треска имеет возможности расширять пищевой спектр: от мелких коловраток, науплиусов копепод и личинок полихет к копеподам копепоидных и взрослых стадий. Переход в мальковое состояние позволяет молоди трески (в пелагическую фазу и после оседания) осваивать не только зоопланктон морской зоны, но и зоопланктон опреснённого слоя, а также зообентос. Хорошая обеспеченность кормом в период раннего развития кильдинской трески на фоне более высоких температур вод оз. Могильное способствует высокому темпу роста в первые два года жизни. Основу питания рекрутов и половозрелых особей вида составляют гаммарусы и собственная молодь. Дефицит крупных кормовых организмов в озере является причиной снижения темпа роста крупной трески (Мухина и др., 2002).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Ю.А. 1962. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АЗССР, 407 с.
- Алеев Ю.Г. 1958. Об изменении относительной величины плавников у рыб в онтогенезе и филогенезе // Докл. АН СССР. Т. 120. № 1. С. 204–207.
- Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыб. М.: Изд-во АН СССР, 247 с.
- Алеев Ю.Г. 1986. Экоморфология. М.: Изд-во АН СССР, 424 с.
- Анциферов М.Ю., Трофимов А.Г. 2002. Гидрологические условия // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 20–33.
- Бойцов В.Д., Лебедь Н.И., Пономаренко В.П. и др. 2003. Треска Баренцева моря: биология и промысел. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 296 с.
- Воскобойникова О.С., Назаркин М.В., Голубова Е.Ю. 2012. Ранние стадии развития рыб северной части Охотского моря // Исследования фауны морей. Т. 68 (76). 108 с.
- Грауман Г.Б., Лисивенко Л.Н., Сидревиц Л.Л. 1989. Некоторые аспекты питания балтийских рыб // Fischerei-Forschung. V. 27. № 2. P. 7–13.
- Гуревич В.И., Лийва А.А. 1975. Возраст оз. Могильного // Реликтовое озеро Могильное. Л.: Наука. С. 102–104.
- Девигина Г.В. 1997. К вопросу о хемосенсорно-тактильном обеспечении пищевого поведения тресковых



- рыб Белого моря // Вопр. ихтиологии. Т. 37. № 1. С. 94–100.
- Дерюгин К.М. 1920. Новая форма трески из озера Могильного // Тр. Пертергоф. о-ва естествоиспыт. Т. 51. Вып. 1. С. 26–28.
- Дерюгин К.М. 1925. Реликтовое озеро Могильное // Тр. Пертергоф. естеств.-науч. ин-та. № 2. 98 с.
- Догель В.А. 1936. Паразиты трески из озера Могильного // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. Вып. 3. № 7. С. 123–133.
- Дорофеева Е.А. 1978. Сравнительно-морфологические основы классификации эндемичных форелей горных озер // Морфология и систематика рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 31–39.
- Дробышева С.С. 2002. Сезонное состояние зоопланктона // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 70–77.
- Есинов В.К. 1930. Треска озера Могильного на острове Кильдине в Баренцевом море // Гидробиол. журн. СССР. Т. 9. № 4–6. С. 131–137.
- Жарникова В.Д. 2013. Питание трески *Gadus macrocephalus* (Tilesius) в Тауйской губе Охотского моря в весенний период // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 30. С. 44–50.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2003. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 304 с.
- Карасев А.Б. 2002. Паразитофауна рыб // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 81–87.
- Котляр О.А. 2004. Методы рыбохозяйственных исследований (ихтиология). Рыбное: Изд-во ДФ АГТУ, 180 с.
- Коцубко Е.В., Кравченко А.С. 2002. Характеристика водосборной площади // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 17–19.
- Локишина Н.Е., Шатуновский М.И. 1978. О зависимости массы тела от длины салаки Вислинского залива // Тр. ВНИРО. Т. 83. С. 78–80.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Мухина Н.В., Лепесевич Н.А., Филина Е.А. 2002. Биологическое состояние кильдинской трески // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 88–109.
- Озерецковский Н.Я. 1804. Описание Колы и Астрахани. СПб.: Изд-е Императ. АН, 82 с.
- Попова О.А., Решетников Ю.С. 2011. О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 5. С. 712–717.
- Расс Т.С. 1946. Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei) // Зоол. журн. Т. 25. № 2. С. 137–148.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сига-вых рыб. М.: Наука, 300 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А. 2015. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности полученных результатов // Тр. ВНИРО. Т. 156. С. 114–131.
- Pinnac B.A. 1915. На Кольском полуострове: отчет о поездке летом 1894 г. для осмотра местности по линии предполагаемой С.-Петербург-Мурманской железной дороги. Петроград: Тип. Мин. путей сообщения (Т-ва И.Н. Кушнерев и К<sup>о</sup>), 84 с.
- Рокицкий Б.Ф. 1967. Биологическая статистика. Минск: Высш. шк., 356 с.
- Рыжков Л.П., Дзюбук И.М., Кучко Т.Ю. 2013. Ихтиологические исследования на водоемах: учебное пособие для студентов эколого-биологического и агротехнического факультетов. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 72 с.
- Строганов А.Н., Криксунов Е.А., Зуйкова Н.В. и др. 2015. Особенности биологии кильдинской трески *Gadus morhua kildinensis* Derjugin, 1920 (Gadidae) // Биология моря. Т. 41. № 6. С. 395–402.
- Строганов А.Н., Афанасьев К.И., Бурменский В.А. и др. 2017. Механизмы адаптации кильдинской трески *G. morhua kildinensis* к специфическим условиям озера Могильное // Биология моря. Т. 43. № 2. С. 102–109.
- Строганов А.Н., Стрелков П.П., Шилин Н.И. и др. 2022. Новые данные по биологии кильдинской трески из озера Могильное (о. Кильдин, Баренцево море) по результатам эхометрирования и фотосъёмки // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 4. С. 413–420. <https://doi.org/10.31857/S0042875222030225>
- Тарасов Г.А. 1975. Литология донных отложений // Реликтовое озеро Могильное. Л.: Наука. С. 95–101.
- Титов О.В., Серебров Л.И., Карасев А.Б. 2002. Введение // Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 3–17.
- Фаусек В.А. 1891. На далеком севере: из поездки на Белое море и на океан // Вестн. Европы. № 8. С. 665–714.
- Цеев Р.Я. 1975. Возраст и рост // Реликтовое озеро Могильное. Л.: Наука. С. 247–250.
- Цеев Р.Я., Астафьева А.В. 1975. Морфология кильдинской трески // Реликтовое озеро Могильное. Л.: Наука. С. 259–276.
- Цеев Р.Я., Поздняков Ю.С. 1975. Размножение // Реликтовое озеро Могильное. Л.: Наука. С. 227–247.
- Шилин Н.И., Строганов А.Н. 2021. Кильдинская треска *Gadus morhua kildinensis* Derjugin, 1920 // Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Изд-во ВНИИ экология. С. 382–383.
- Шмидт К.Э.Г. 1891. Пресноводное озеро на острове Кильдине; Теплые источники Саниба; Серная вода Сморгана и Барковчины; Железная вода Барковчины. СПб: Тип. Винке, 14 с.
- Puvanendran V., Leader L.L., Brown J.A. 2002. Foraging behaviour of Atlantic cod (*Gadus morhua*) larvae in relation to prey concentration // Can. J. Zool. V. 80. № 4. P. 689–699 <https://doi.org/10.1139/z02-045>
- Strelkov P., Shunatova N., Fokin M. et al. 2014. Marine Lake Mogilnoe (Kildin Island, the Barents Sea): one hundred years of solitude // Polar Biol. V. 37. № 3. P. 297–310 <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1431-4>
- Strelkov P., Stogov I., Krasnova E. et al. 2019. Rapid unpredicted changes in the stratification of marine lake Mogilnoe (Kildin Island, the Barents Sea) through the early 21st century // Polar Res. V. 38. Article 3394. <https://doi.org/10.33265/polar.v38.3394>
- Zhivotovsky L.A., Teterina A.A., Mukhina N.V. et al. 2016. Effects of genetic drift in a small population of Atlantic cod (*Gadus morhua kildinensis* Derjugin) landlocked in a meromictic lake: Genetic variation and conservation measures // Conserv. Genet. V. 17. № 1. P. 229–238. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0774-5>