

Features of the ichthyofauna of freshwater bodies in 22 river basins of the northeastern Fennoscandia (Barents and White Sea basins, 1972-2024 studies)

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGYZubova E.M.^{1*}, Kashulin N.A.¹, Terentyev P.M.¹, Ivanchenko R.O.¹, Melekhin A.V.²¹ Institute of Industrial Ecology of the North, Kola Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, 14a, Apatity, Murmansk region, 184209, Russia² Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of N.A. Avrorin, Kola Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, 18a, Apatity, Murmansk region, 184209, Russia

ABSTRACT. The data on the distribution of fish species in 128 different types of freshwater bodies of northeastern Fennoscandia (Murmansk region, northern Karelia, northeastern Finland and Norway) (hereinafter referred NEF), belonging to 22 river basins (Barents and White Sea basins) for the time period from 1972 to 2024 are summarized. The factors determining the presence/ absence of fish species were analyzed. The trends of changes in the structure of fish communities of freshwater bodies under conditions of environmental changes were studied. The data are presented on the distribution and biological characteristics of the European whitefish *Coregonus lavaretus*, which remains a widespread species in various freshwater bodies of the NEF and often forms the "core" of their ichthyocenoses. In total, 20 species of fish live in the freshwater bodies of the study area, of which 16 are native and 4 are introduced. The basis of the native ichthyofauna of water bodies is the cold-water adapted group of fish. The number of fish species in a water bodies varies from 1 to 18. The distribution of fish species is determined by a number of factors, including geography, catchment area size, and water body morphometry. The number of species in the basins of medium-sized rivers of the Murmansk region increases in the direction from northwest to southeast due to taxa of higher rank (families and genera). The large and deep-water lakes and lake reservoirs of the White Sea basin are home to virtually the entire spectrum of species in this study area. The most common fish species are the Eurasian minnow, nine-spined stickleback, northern pike, burbot, European perch and European whitefish. It was established that in the studied water bodies the European whitefish is represented by various sympatric ecological morphs. The studied morphs of whitefish in the water bodies of 8 river basins of the NEF differ not only in the structure of the branchial apparatus and nutrition, but also in the age, growth and maturation of the fish. Differences in the structure of whitefish populations are observed both between water bodies of different river basins and within the basins of these rivers. In the studied water bodies of the NEF, a general tendency of transition of whitefish-salmon water bodies to whitefish-perch or whitefish-smelt water bodies is observed. These successional processes are associated with changes in fish habitat conditions under the influence of global and regional factors: climate change, hydropower, anthropogenic pollution, eutrophication, and invasive species.

Keywords: ichthyofauna, European whitefish *Coregonus lavaretus*, biological characteristics, successions, freshwater bodies, Fennoscandia

For citation: Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentyev P.M., Ivanchenko R.O., Melekhin A.V. Features of the ichthyofauna of freshwater bodies in 22 river basins of the northeastern Fennoscandia (Barents and White Sea basins, 1972-2024 studies) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 4. - P. 312-361. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-4-312

1. Introduction

Despite long-term and numerous ichthyological studies of the water bodies of the NEF, which began in the 20s of the XX century (Yakovlev and Kashulin,

2012), at present there is no clear idea of the distribution of species, factors and mechanisms of the structure of fish communities formation in the numerous and diverse water bodies of this Arctic region. The situation is aggravated by rapid restructuring of freshwater eco-

*Corresponding author.

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

Received: March 07, 2025; **Accepted:** June 16, 2025;

Available online: August 31, 2025

© Author(s) 2025. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



systems under the influence of both global and regional factors (Moiseenko and Yakovlev, 1990; Moiseenko, 1991; 2000; 2002; Nost et al., 1991; 1997; Moiseenko et al., 1994; Amundsen et al., 1997; 1999; Kashulin et al., 1999; 2005; 2007; 2009a; 2010; Sharova and Lukin, 2000; Kashulin, 2004; Terentyev, 2005; Lukin et al., 2006; Reshetnikov et al., 2011; 2020; Terentyev and Kashulin, 2012; Zubova et al., 2015; 2016; 2018; 2019; 2020b; c; Ylikörkkö et al., 2015; Terentyev et al., 2017; 2019; Denisov et al., 2020; Zubova et al., 2020a and others). Fishes, occupying the upper trophic levels, integrate all these changes (Moiseenko, 1991; Kashulin, 1994; 2000; 2004; Kashulin et al., 1999; 2006; Reshetnikov et al., 1999; Denisov et al., 2009; Ylikörkkö et al., 2015). Due to their biological characteristics, fish are convenient objects for studying the processes of transformation of water bodies, which makes it possible to establish the adverse effects of the entire complex of various impacts, including the impact on other components of the aquatic ecosystem (Moiseenko, 1991; Kashulin, 1994; 2000; 2004; Kashulin et al., 1999; 2006; Reshetnikov et al., 1999; Denisov et al., 2009; Ylikörkkö et al., 2015).

The ichthyofauna of the NEF's freshwater bodies is represented by a relatively small number of species, compensated by the diversity of their ecological morphs. This allows populations to make the most of available resources and ensures the sustainability of Arctic freshwater ecosystems as a whole (Reshetnikov, 1980).

In this work we analyzed the occurrence and presence of fish species in inland waters of the NEF. This is one of the most industrially developed and urbanized regions of the European North. In the Murmansk region alone there are 105 593 lakes with an area of more than 0.01 km² (of which 15 712 are wastewater) and about

20 large reservoirs. The area of the lakes is 9179 km². The NEF is characterized by an extreme diversity of natural conditions, determined by both natural and anthropogenic factors that modify living conditions (hydropower, anthropogenic pollution, eutrophication, invasive species, etc.) (Moiseenko and Yakovlev, 1990; Kashulin et al., 1999; 2007; 2009a; 2010; Moiseenko et al., 2002; Dauvalter et al., 2023). This causes differences in the microevolution of local populations of European whitefish (Zubova et al., 2022a).

The aim of this work is to generalize data on the distribution of fish species in inland waters of the NEF, and to analyze the factors determining their presence/absence. We also highlight key gaps in the data accumulated over the history of ichthyological research in the region in terms of European whitefish biology and environment. The study of the modern diversity, distribution and biological characteristics of fish species in different types of freshwater bodies of the NEF will allow us to trace the main directions of adaptive reactions of fish populations to the diversity of natural habitat conditions, as well as their changes under the influence of global and regional factors. The results obtained will serve as a scientific basis for assessing the current state of freshwater ecosystems in the Arctic and forecasting their changes under various scenarios of environmental change.

2. Materials and methods

2.1. Study area

In the NEF we included the entire Murmansk region, as well as data on those water bodies that belong to river basins located both in the Murmansk region and in the adjacent territories of the Republic of Karelia, Finland and Norway (Fig. 1).

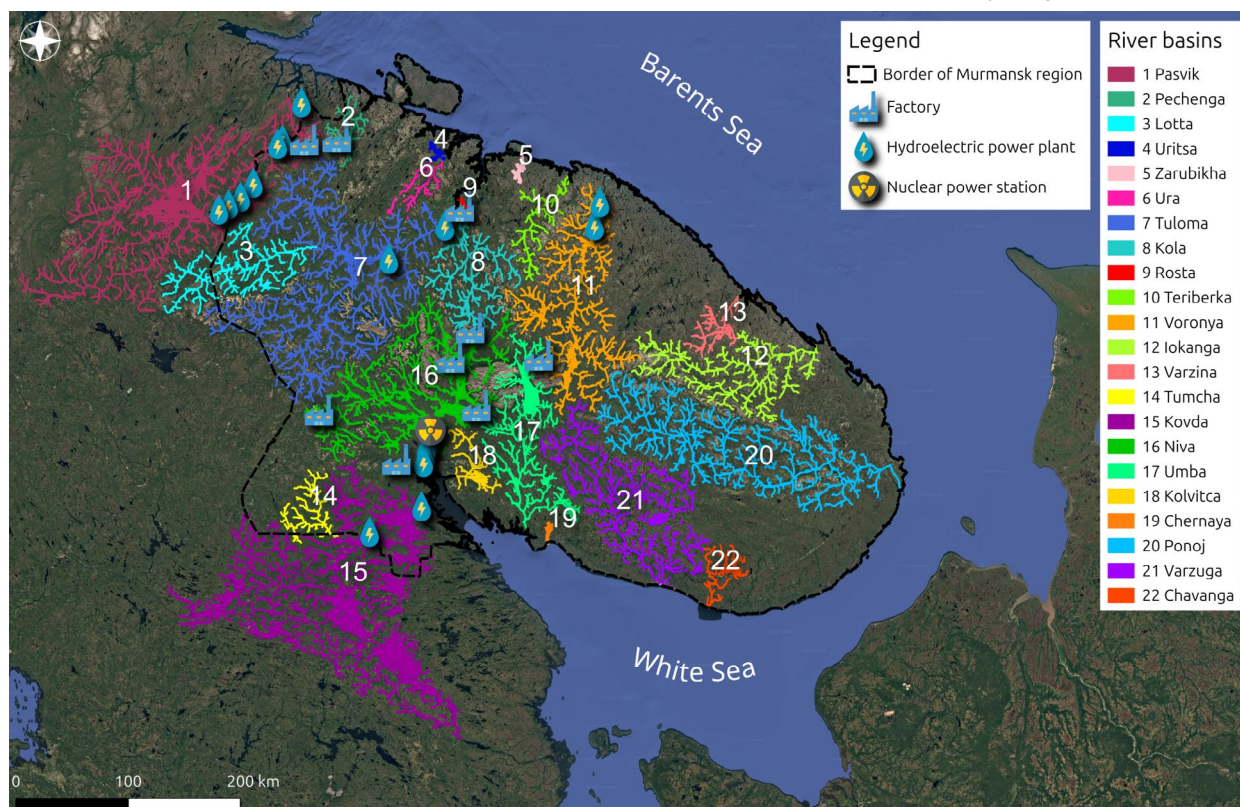


Fig.1. Map-scheme of river basins of the northeastern Fennoscandia with studied ichthyofauna, 1972-2024.

About 60% of the NEF is occupied by the Kola Peninsula (its area is 100 000 km²). Most of the study area is located beyond the Arctic Circle within the southern tundra, forest tundra and northern taiga. Permafrost rocks are widespread in the northeast of the Kola Peninsula. It is washed by the White and Barents Seas. The length is 720 km from west to east and 520 km from north to south (Fig. 1) (Kolskaya..., 2008).

In this work, 128 freshwater bodies of various origins and morphologies were analyzed, included in 22 lake-river systems of the NEF (Table 1, Fig. 1) and belonging to the basins of the Barents and White Seas. The water bodies of the Baltic Sea basin were not considered in this work.

In the Barents Sea basin, the ichthyofauna of 62 water bodies belonging to 13 river basins was studied (Table 1, Fig. 1): Pasvik ($S_{\text{catchment area}} = 18300 \text{ km}^2$), Pechenga ($S_{\text{catchment area}} = 1820 \text{ km}^2$), Lotta ($S_{\text{catchment area}} = 7980 \text{ km}^2$), Uritsa ($S_{\text{catchment area}} = 107 \text{ km}^2$), Zarubikha ($S_{\text{catchment area}} = 176 \text{ km}^2$), Ura ($S_{\text{catchment area}} = 176 \text{ km}^2$), Tuloma ($S_{\text{catchment area}} = 21500 \text{ km}^2$), Kola ($S_{\text{catchment area}} = 3850 \text{ km}^2$), Rosta, Teriberka ($S_{\text{catchment area}} = 2230 \text{ km}^2$), Voronya ($S_{\text{catchment area}} = 9940 \text{ km}^2$), Iokanga ($S_{\text{catchment area}} = 6020 \text{ km}^2$) and Varzina ($S_{\text{catchment area}} = 1450 \text{ km}^2$). The majority (77%) the studied water bodies in these river basins belong to natural very small, small and medium-sized lakes of glacial origin ($S_{\text{reservoir area}}$ varies from 0.01 to 94.4 km²) (Table 1) (Kitaev, 2007; Kashulin et al., 2008; Kashulin et al., 2009b; 2010; 2013). According to the content of total phosphorus and nitrogen in the water, among lakes there are both ultra-oligotrophic and mesotrophic water bodies with signs of eutrophication (Likens, 1975). The latter (Lake Kuetsjarvi in the Pasvik River system, Lake Haukilampi in the Pechenga River system, Lake Pulozero in the Kola River system and Lake Semenovskoe within the city of Murmansk) are anthropogenically modified water bodies exposed to the influence of industries (non-ferrous metallurgy – OJSC “Severonickel Plant”, thermal power plants) and/ or domestic wastewater (Kashulin et al., 2009b; Zubova et al., 2020a; Slukovskiy et al., 2023). The 23% of the remaining water bodies include the large Lake Lovozero and the lake reservoirs Inarijarvi and Verkhnetulomskoe ($S_{\text{reservoir area}}$ is 208.5-1040.3 km²), the medium and small ($S_{\text{reservoir area}}$ varies from 3.2 to 38.5 km²) channel reservoirs Nizhnetulomskoe, Kajtakoski, Yaniskoski, Rajakoski and the small ($S_{\text{catchment area}}$ is 509-1450 km²) rivers Kitsa, Tsaga, Yunka, Elvan, Varzina (Table 1) (Kitaev, 2007). Small channel reservoirs are classified as ultra-oligotrophic reservoirs in terms of biogenic elements (Zubova et al., 2021; 2023). In the Nizhnetulomskoye Reservoir, eutrophication processes are observed, accompanied by the development of cyanoprokaryotes in the phytoplankton communities, including potentially toxic species. The sources of biogenic elements here are cage farms for growing rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. In addition, in the reservoir's catchment area there are large agricultural areas of the “Tuloma” enterprise, large settlements (Tuloma, Murmashi, Prichalnoe) and intensively developing country and cottage settlements, which also make a significant contribution to

the processes of anthropogenic eutrophication (Zubova et al., 2024).

In the White Sea basin, the ichthyofauna of 66 water bodies belonging to 9 river basins was studied (Table 1, Fig. 1): Tumcha ($S_{\text{catchment area}} = 5240 \text{ km}^2$), Kovda ($S_{\text{catchment area}} = 26100 \text{ km}^2$), Niva ($S_{\text{catchment area}} = 12830 \text{ km}^2$), Umba ($S_{\text{catchment area}} = 1310 \text{ km}^2$), Kolvitca ($S_{\text{catchment area}} = 6250 \text{ km}^2$), Chernaya ($S_{\text{catchment area}} = 141 \text{ km}^2$), Ponoj ($S_{\text{catchment area}} = 15500 \text{ km}^2$), Varzuga ($S_{\text{catchment area}} = 9840 \text{ km}^2$) and Chavanga ($S_{\text{catchment area}} = 1210 \text{ km}^2$). 73% of these water bodies are very small, small and medium-sized lakes of glacial origin ($S_{\text{reservoir area}}$ varies from 0.01 to 98.6 km²) (Kitaev, 2007; Kashulin et al., 2012; 2013). Based on the content of biogenic elements in the water, among the lakes studied, there are both ultra-oligotrophic and mesotrophic-hypereutrophic reservoirs (Likens, 1975). Here we can highlight the lakes Nyudjavr (the most polluted reservoir in the NEF), Bolshoy Vudjavr and Kovdor in the Niva River basin, which are subject to anthropogenic influence from enterprises of the mining (JSC “Apatit”) and the metallurgical industry (non-ferrous metallurgy – OJSC “Severonickel Plant”, ferrous metallurgy – OJSC “Kovdorsky MPP”) (Kashulin et al., 2013; Dauvalter et al., 2023). In the basins of the Niva and Umba rivers, the largest lakes in the Murmansk region by area with a very large maximum depth (more than 50 m) were also studied – Imandra ($S_{\text{reservoir area}} = 876 \text{ km}^2$ with a maximum depth of 67.0 m) and Umbozero ($S_{\text{reservoir area}} = 319.4 \text{ km}^2$ with a maximum depth of 115.0 m) (Table 1, Fig. 1). These are reservoirs of tectonic-glacial origin (Moiseenko et al., 2002; Kitaev, 2007). Since 1934, Lake Imandra has been a large lake reservoir and is subject to various anthropogenic impacts (Moiseenko et al., 2002; Dauvalter et al., 2023). The main industries in the lake's catchment area include the following: mining industry (JSC “Apatit”); metallurgical industry (non-ferrous metallurgy – OJSC “Severonickel Plant”, ferrous metallurgy – OJSC “Olkon” and OJSC “Kovdorsky MPP”); energy complex (cascade of Nivskiy hydroelectric power plants, “Kola NPP”, Apatity TPP); municipal wastewater from the cities of Olenegorsk, Monchegorsk, Kirovsk and Apatity (Dauvalter et al., 2023). Lake Umbozero is also subject to anthropogenic influence, namely the north-eastern (mine waters and wastewater from the industrial site of the “Lovozersky MPP”) and south-western (mine waters from JSC “Apatit” and JSC “NWPC”, domestic wastewater from the village of Koashva) parts (Dauvalter and Kashulin, 2010). Small and medium rivers ($S_{\text{catchment area}}$ range is 254-4260 km²) (Kitaev, 2007) in the Niva River basin (Kuna, Kurenga, Pirenga – flow into Lake Imandra) and in the Umba River basin (Lovchorrjok – tributary of the Ajkuajvenjok River, Umbolka – flows into Lake Umbozero), the Ponoj River (Sakharnaya), and the Varzuga River (Pana) (Table 1) were also studied.

2.2. Ichthyological research

The summary of data on the distribution of fish species in inland waters of the NEF is based on data from the Laboratory of Aquatic Ecosystems of Institute

Table 1. Some morphometric parameters and characteristics of the ichthyofauna of the studied freshwater bodies of the northeastern Fennoscandia, 1972-2024

Name of the sea basin	Name of the river basin	Studied water body	Coordinates (WGS84)	Water body type*	Lakes				Rivers					Total fish species (n)	Dominant/ subdominant species**	Presence (+), absence (-) of whitefish/ whitefish morph ***	Study period (years)
					Elevation above sea level (m)	Reservoir area (km²)	Maximum depth (m)	Average depth (m)	Elevation above sea level (source/ mouth)(m)	Catchment area (km²)	Length (km)	Water consumption (m³/c)	Possibility of free fish migration				
Barents	Pasvik	-	-	-	-	-	-	-	118/ 0	18300	117	177.4	no	11	-	+ / sr, mr, sr-mr	-
		Toartesjaur Lake	68.830N, 28.865 E	Nat.	195	0.6	5.0	-	-	-	-	-	-	5	perch/ -	-/ -	2013
		Riuttikjaur Lake	68.712 N, 28.781 E	Nat.	190	0.9	-	-	-	-	-	-	-	6	perch/ whitefish	+ / sr	2013
		Virtuovoshjaur Lake	68.767 N, 28.812 E	Nat.	182	1.3	13.0	2.5	-	-	-	-	-	7	perch/ whitefish	+ / sr	2005, 2007, 2013
		Shuonijaur Lake	69.234 N, 29.982 E	Nat.	180	11.3	10.0	-	-	-	-	-	-	7	perch/ char	-/ -	2005, 2012, 2013, 2022, 2023, 2024
		Kantojarvi Lake	68.996 N, 28.656 E	Nat.	168	0.4	5.0	-	-	-	-	-	-	6	whitefish/ perch	+ / ?	2005
		Suovaselkjarvi Lake	68.951 N, 28.445 E	Nat.	168	0.4	2.7	-	-	-	-	-	-	6	perch/ whitefish	+ / ?	2006
		Keskimmäinen Aittojarvi Lake	69.426 N, 28.958 E	Nat.	164	0.6	5.0	-	-	-	-	-	-	7	whitefish/ perch	+ / ?	2005
		Ala-Nautsijarvi Lake	68.832 N, 28.988 E	Nat.	159	4.6	-	-	-	-	-	-	-	7	whitefish/ perch	+ / sr	2012
		Ilya-Nautsijarvi Lake	68.826 N, 29.107 E	Nat.	154	3.3	-	-	-	-	-	-	-	7	perch/ whitefish	+ / sr	2013
		Mellalompola Lake	69.318 N, 28.893 E	Nat.	150	2.3	12.5	-	-	-	-	-	-	8	whitefish/ grayling	+ / ?	2005
		Inarijarvi Lake	69.134 N, 22.835 E	Art.	118	1040.3	92.0	15.0	-	-	-	-	-	10	whitefish/ perch	+ / sr, mr	2004
		Kajtakoski Reservoir	68.927 N, 28.526 E	Art.	118	3.2	10.0	4.0	-	-	-	-	-	8	perch/ whitefish	+ / sr-mr	2019
		Yaniskoski Reservoir	68.969 N, 28.751 E	Art.	110	5.0	21.5	-	-	-	-	-	-	9	whitefish/ trout	+ / sr-mr	2002, 2019, 2021
		Rajakoski Reservoir	69.021 N, 28.956 E	Art.	90	8.0	20.0	-	-	-	-	-	-	9	whitefish/ perch	+ / sr-mr	2002, 2004, 2012, 2013, 2021
		Ryussyanjarvi Lake	69.545 N, 30.395E	Nat.	99	2.0	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-/ -	1998
		Porojarvi Lake	69.330 N, 29.788 E	Nat.	71	4.3	11.5	-	-	-	-	-	-	8	-	+ / ?	1989, 2004
		Hevoskoski Reservoir	69.092 N, 29.219 E	Art.	70	9.5	-	-	-	-	-	-	-	8	whitefish/ perch	+ / ?	2002
		Kaskamajarvi Lake	69.274 N, 29.431 E	Nat.	69	2.4	13	-	-	-	-	-	-	8	-	+ / ?	2002, 2004
		Vouvatusjarvi Lake	69.281 N, 29.276 E	Nat.	52	33.9	-	-	-	-	-	-	-	8	whitefish/ perch	+ / sr, mr	2002, 2003, 2004, 2005
		Kuetsjarvi Lake	69.439 N, 30.179 E	Nat.	21	17.0	37.0	-	-	-	-	-	-	9	whitefish/ perch	+ / sr, mr	1990, 1991, 1992, 1998, 2004, 2005, 2009, 2012, 2013, 2015, 2020, 2022, 2023, 2024
		Klistervatn Lake	69.554 N, 30.112 E	Art.	21	17.2	21.0	-	-	-	-	-	-	10	whitefish/ perch	+ / sr, mr	2002, 2003, 2004, 2005, 2008, 2012

Name of the river basin	Studied water body	Coordinates (WGS84)	Water body type*	Lakes				Rivers					Total fish species (n)	Dominant/ subdominant species**	Presence (+), absence (-) of whitefish/ whitefish morph ***	Study period (years)
				Elevation above sea level (m)	Reservoir area (km ²)	Maximum depth (m)	Average depth (m)	Elevation above sea level (source/ mouth)(m)	Catchment area (km ²)	Length (km)	Water consumption (m ³ /c)	Possibility of free fish migration				
Barents	Pechenga	-	-	-	-	-	-	118/ 0	1820	101	-	yes	11	-	+ / ?	-
		Sarijarvi Lake	69.632N, 31.153E	Nat.	318	0.1	2.0	-	-	-	-	-	3	-	- / -	2004, 2005
		Svetloe Lake	69.199 N, 30.163 E	Nat.	226	4.0	5.5	5.5	-	-	-	-	5	trout/ pike	- / -	2023
		Tajmenjarvi Lake	69.460N, 30.646E	Nat.	201	0.1	1.5	-	-	-	-	-	4	pike/ -	- / -	2022
		Pikku-Heinjajarvi Lake	69.390 N, 31.212 E	Nat.	191	0.3	11.0	-	-	-	-	-	4	trout/ -	- / -	2024
		Majarvi Lake	69.479 N, 30.612 E	Nat.	180	0.3	-	-	-	-	-	-	6	-	- / -	2002
		Palojarvi Lake	69.462N, 30.775E	Nat.	156	2.8	5.0	-	-	-	-	-	6	-	+ / ?	1990, 2007
		Haukilampi Lake	69.433 N, 30.785E	Nat.	150	0.3	2.0	2.0	-	-	-	-	3	pike/ -	- / -	2023, 2024
		Kyantejarvi Lake	69.662N, 31.350E	Nat.	66	0.4	15.5	-	-	-	-	-	5	-	- / -	2004
		Nyasyukkjarvi Lake	69.575N, 31.053E	Nat.	66	9.5	7.0	-	-	-	-	-	8	-	+ / ?	2004
Lotta	-	-	-	-	-	-	-	-	7980	235	-	yes	9	-	+ / sr	-
	Ala-Akkajarvi Lake	68.974 N, 30.104 E	Nat.	155	19.9	15.0	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	1995, 2007	
	Kochejaur Lake	68.595 N, 28.684 E	Nat.	133	3.2	8.0	3.5	-	-	-	-	-	9	whitefish/ perch	+ / sr	2002, 2005, 2007, 2009, 2010
Uritsa	-	-	-	-	-	-	-	118/ 0	107	18	-	yes	5	-	- / -	-
	Bolshoe Uragubskoe Lake	69.326 N, 32.669 E	Nat.	85	8.9	28.0	12.0	-	-	-	-	-	5	char/ -	- / -	2007
	Soltajarvi Lake	69.347 N, 32.807 E	Nat.	22	-	-	-	-	-	-	-	-	5	char/ trout	- / -	2007
Zarubikha	-	-	-	-	-	-	-	226.8/ 0	176	26	-	yes	5	-	- / -	-
	Dolgoe Lake	69.222 N, 34.218 E	Nat.	135	0.7	3.5	-	-	-	-	-	-	5	trout/ char	- / -	2008
Ura	-	-	-	-	-	-	-	- / 0	1030	36	-	yes	7	-	+ / ?	-
	Nyaljavr Lake	69.123 N, 32.211 E	Nat.	141	17.0	-	-	-	-	-	-	-	7	-	+ / ?	2024
Tuloma	-	-	-	-	-	-	-	- / 0	21500	64	241.0	no	14	-	+ / sr, mr	-
	Hutojavr Lake	68.927 N, 30.492 E	Nat.	154	21.7	-	-	-	-	-	-	-	7	perch/ whitefish	+ / sr, mr	2022, 2023
	Verkhnetulomskoe Reservoir	68.583 N, 31.184 E	Art.	80	745.0	-	15.0	-	-	-	-	-	11	-	+ / sr, mr	1985
	Nizhnetulomskoe Reservoir	68.807 N, 32.707 E	Art.	18	38.5	20.0	-	-	-	-	-	-	13	whitefish/ smelt	+ / sr, mr	2018, 2019, 2020, 2021, 2022
	Tuloma River	68.830 N, 32.820 E	Art.	-	-	-	-	- / 0	21500	64	241.0	-	11	whitefish/ smelt	+ / sr	2020, 2021, 2022

Name of the sea basin	Name of the river basin	Studied water body	Coordinates (WGS84)	Water body type*	Lakes				Rivers					Total fish species (n)	Dominant/ subdominant species**	Presence (+), absence (-) of whitefish/ whitefish morph ***	Study period (years)
					Elevation above sea level (m)	Reservoir area (km²)	Maximum depth (m)	Average depth (m)	Elevation above sea level (source/ mouth)(m)	Catchment area (km²)	Length (km)	Water consumption (m³/c)	Possibility of free fish migration				
Barents	Kola	-	-	-	-	-	-	-	140/ 0	3850	83	44.0	yes	12	-	+ / sr	-
		Kahozero Lake	68.164 N, 33.117 E	Nat.	164	12.2	-	-	-	-	-	-	-	10	whitefish/ perch	+ / ?	2010, 2018
		Kolozero Lake	68.254 N, 33.234 E	Nat.	141	66.3	29.0	-	-	-	-	-	-	11	whitefish/ smelt	+ / ?	2010, 2018
		Pulozero Lake	68.406 N, 33.324 E	Nat.	141	9.0	-	-	-	-	-	-	-	11	perch/ whitefish	+ / sr	2022, 2023
		Kitsa River	68.630 N, 33.842 E	Nat.	-	-	-	-	405/ 82	1160	16.3	-	-	7	whitefish/ trout	+ / ?	2008, 2017
	Rosta	-	-	-	-	-	-	-	115/ 0	-	12	-	no	6	-	- / -	-
		Bolshoe Lake	68.975 N, 33.160 E	Art.	62	1.3	-	-	-	-	-	-	-	6	trout/ vendace	- / -	2020, 2021
	lakes of Murmansk	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		Okunevoe Lake	68.950 N, 33.128 E	Nat.	99	0.1	5.6	2.3	-	-	-	-	-	4	perch/ -	- / -	2020
		Semenovskoe Lake	68.991 N, 33.089 E	Nat.	98	0.2	11.3	2.4	-	-	-	-	-	5	pike/ perch	- / -	2020
		Severnoe Lake	69.032 N, 33.118 E	Nat.	128	0.01	3.9	-	-	-	-	-	-	4	perch/ -	- / -	2021
		Srednee Lake	68.981 N, 33.121 E	Nat.	111	0.2	23.5	7.7	-	-	-	-	-	4	perch/ -	- / -	2021
	Teriberka	-	-	-	-	-	-	-	205.3/ 0	2230	127	-	yes	4	-	- / -	-
		Dolgoe Lake	69.131 N, 34.996 E	Nat.	54	-	-	-	-	-	-	-	-	4	char/ -	- / -	2008
	Voronya	-	-	-	-	-	-	-	153.5/ 0	9940	155	115.0	no	12	-	+ / sr, mr	-
		Sejdozero Lake	67.814 N, 34.848 E	Nat.	189	11.6	-	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	2007, 2018
		Lastjavr Lake	67.527 N, 35.152 E	Nat.	176	0.7	3.0	-	-	-	-	-	-	5	perch/ -	- / -	2007, 2021
		Sharjavr Lake	67.558 N, 35.134 E	Nat.	173	0.1	7.0	-	-	-	-	-	-	6	perch/ whitefish	+ / ?	2007
		Verhniy Cagajavr Lake	67.564 N, 35.123 E	Nat.	172	0.1	2.0	-	-	-	-	-	-	5	whitefish/ perch	+ / ?	2007
		Nizhniy Cagajavr Lake	67.577 N, 35.122 E	Nat.	171	0.8	2.0	-	-	-	-	-	-	7	whitefish/ pike	+ / sr, mr	2007, 2021
Iokanga		Lovozero Lake	67.842 N, 35.196 E	Nat.	153	208.5	35.0	5.7	-	-	-	-	-	12	whitefish/ -	+ / sr, mr	1984, 2010, 2023
		Tsaga River	67.612 N, 35.138 E	Nat.	-	-	-	-	629/ 153	509	45	5.7	-	8	whitefish/ grayling	+ / ?	2008, 2013
		-	-	-	-	-	-	-	0/ 153	6020	203	175.0	yes	8	-	+ / sr, mr	-
		Kolmozero Lake	67.969 N, 36.919 E	Nat.	216	13.9	5.0	-	-	-	-	-	-	8	whitefish/ pike	+ / sr, mr	2023
		Yunka River	67.973 N, 36.965 E	Nat.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	whitefish/ pike	+ / sr, mr	2023
		Elvan River	67.977 N, 37.183 E	Nat.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	- / -	2023

Name of the sea basin	Name of the river basin	Studied water body	Coordinates (WGS84)	Water body type*	Lakes				Rivers					Total fish species (n)	Dominant/ subdominant species**	Presence (+), absence (-) of whitefish/ whitefish morph ***	Study period (years)
					Elevation above sea level (m)	Reservoir area (km²)	Maximum depth (m)	Average depth (m)	Elevation above sea level (source/ mouth)(m)	Catchment area (km²)	Length (km)	Water consumption (m³/c)	Possibility of free fish migration				
Barents	Varzina	-	-	-	-	-	-	-	220.4/ 0	1450	32	-	yes	9	-	- / -	-
		Enozero Lake	68.101 N, 37.954 E	Nat.	220	94.4	36.0	-	-	-	-	-	-	9	-	- / -	1989
		Varzina River	68.279 N, 38.135 E	Nat.	-	-	-	-	220.4/ 0	1450	32	-	-	4	char/ trout	- / -	1991, 1992
White	Tumcha	-	-	-	-	-	-	-	- / 72	5240	16	50.0	yes	5	-	- / -	-
		Kutsajoki River	66.739 N, 30.168 E	Nat.	-	-	-	-	198/ -	1350	44	25.0	-	5	-	-	2019
		Kutujoki River	66.957 N, 30.411 E	Nat.	-	-	-	-	- / 132	209	27	-	-	5	-	-	2021
	Kovda	-	-	-	-	-	-	-	109.5/ 0	26100	233	276.0	yes	5	-	- / -	-
White		Verman River	67.022 N, 30.802 E	Nat.	-	-	-	-	-	291	-	0.7	-	5	-	- / -	2019, 2021
	Niva	-	-	-	-	-	-	-	127/ 0	12830	36	164.0	no	18	-	+ / sr, mr	-
		Malyy Vudjavr Lake	67.667 N, 33.621 E	Nat.	357	0.6	10.6	-	-	-	-	-	-	3	char/ -	- / -	2006, 2010, 2015, 2019, 2022
		Bolshoy Vudjavr Lake	67.632 N, 33.671 E	Nat.	313	3.5	38.6	-	-	-	-	-	-	4	smelt/ char	- / -	2005, 2006, 2007, 2014, 2015, 2018, 2019, 2021, 2022
		Kovdor Lake	67.553 N, 30.485 E	Nat.	211	0.5	24.1	-	-	-	-	-	-	7	vendace/ whitefish	+ / sr, mr	2001, 2003, 2004, 2008
		Pajkunjavr Lake	67.851 N, 33.671 E	Nat.	208	1.4	19.0	-	-	-	-	-	-	8	char/ -	+ / ?	2010
		Shchuchye Lake	67.838 N, 33.673 E	Nat.	208	0.3	2.0	-	-	-	-	-	-	7	perch/ trout, char	+ / ?	2010
		Uzkoe Lake	68.110 N, 33.131 E	Nat.	195	-	-	-	-	-	-	-	-	2	pike/ -	- / -	2018, 2020, 2024
		Kumuzhye Lake	67.825 N, 32.569 E	Nat.	187	0.3	-	-	-	-	-	-	-	3	trout/ burbot	- / -	2016
		Staroe Lake	68.042 N, 33.170 E	Nat.	181	-	-	-	-	-	-	-	-	1	whitefish/ -	+ / ?	2010
White		Travyanoe Lake	67.904 N, 33.621 E	Nat.	179	0.7	1.5	-	-	-	-	-	-	8	-	+ / sr	2010
		Zayachye Lake	68.082 N, 33.443 E	Nat.	175	0.01	10.0	5.5	-	-	-	-	-	6	whitefish/ pike, burbot	+ / sr, mr	2020, 2022, 2024
		Eljavr Lake	67.671 N, 32.652 E	Nat.	162	1.2	20.0	-	-	-	-	-	-	6	-	- / -	2001
		Pechozero Lake	68.365 N, 37.710 E	Nat.	149	5.8	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	2018
		Pernusozero Lake	68.166 N, 33.357 E	Nat.	142	24.2	12.5	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	2010
		Verhnyaya Pirenga Lake	67.612 N, E 31.821	Art.	137	88.8	-	-	-	-	-	-	-	12	-	+ / ?	1982
White		Nizhnyaya Pirenga Lake	67.643 N, 32.111 E	Art.	137	72.2	-	-	-	-	-	-	-	12	whitefish/ char	+ / ?	1981, 1982, 1983, 2004

Name of the sea basin	Name of the river basin	Studied water body	Coordinates (WGS84)	Water body type*	Lakes				Rivers					Total fish species (n)	Dominant/ subdominant species**	Presence (+), absence (-) of whitefish/ whitefish morph ***	Study period (years)
					Elevation above sea level (m)	Reservoir area (km ²)	Maximum depth (m)	Average depth (m)	Elevation above sea level (m)	Catchment area (km ²)	Length (km)	Water consumption (m ³ /c)	Possibility of free fish migration				
White		Nizhneye Chalmozero Lake	67.657 N, 31.463 E	Nat.	137	20.3	19.0	-	-	-	-	-	-	10	whitefish/ grayling	+ / ?	2008
		Ohtozero Lake	67.681 N, 32.252 E	Nat.	137	10.5	45.0	-	-	-	-	-	-	11	-	+ / ?	2000
		Ostrovskoe Lake	67.815 N, 32.691 E	Nat.	132	1.6	3.5	-	-	-	-	-	-	4	whitefish/ grayling	+ / sr	2022
		Moncheozero Lake	68.022 N, 32.780 E	Nat.	131	38.6	-	-	-	-	-	-	-	7	perch/ whitefish	+ / sr, mr	2022, 2023
		Krugloe Lake	68.096 N, 33.304 E	Nat.	131	1.4	7.0	-	-	-	-	-	-	4	whitefish/ perch	+ / sr	2010
		Chunozero Lake	67.663 N, 32.632 E	Nat.	129	20.8	36.0	-	-	-	-	-	-	12	whitefish/ trout	+ / sr, mr	2000, 2001
		Nyudjavr Lake	67.924 N, 32.887 E	Nat.	128	2.7	3.0	2.0	-	-	-	-	-	1	vendace/ -	- / -	2016
		Pechguba Lake	68.010 N, 33.434 E	Nat.	127	1.7	-	-	-	-	-	-	-	8	perch, smelt/ whitefish	+ / sr	2022
		Imandra Lake	67.552 N, 33.028 E	Art.	127	876.0	67.0	16.0	-	-	-	-	-	18	whitefish/ smelt, vendace	+ / sr, mr	1972, 1973, 1975, 1976, 1978, 1979, 1980, 1981, 1983, 1984, 1985, 1986, annually from 2009 to 2024
		Pinozero Lake	67.326 N, 32.526 E	Art.	114	13.6	-	-	-	-	-	-	-	6	-	+ / sr	2023
		Kuna River	67.904 N, 33.435 E	Nat.	-	-	-	-	- / 127	341	-	-	-	7	-	+ / ?	2010
		Kurenga River	68.090 N, 33.326 E	Nat.	-	-	-	-	142/ 127	524	-	-	-	4	-	+ / sr, mr	2018
		Pirenga River	67.552 N, 32.332 E	Nat.	-	-	-	-	137/ 127	4260	-	-	-	6	-	+ / ?	2014
		Niva River	67.375 N, 32.522 E	Art.	-	-	-	-	127/ 0	12830	-	164.0	-	8	-	+ / sr	2024
	Umba	-	-	-	-	-	-	-	149/ 0	6250	123	78.2	yes	15	-	+ / sr	-
		Inchjavr Lake	67.495 N, 34.902 E	Nat.	211	3.1	1.5	-	-	-	-	-	-	4	-	- / -	2007
		Umbozero Lake	67.582 N, 34.500 E	Nat.	151	319.4	115.0	15.0	-	-	-	-	-	13	whitefish/ char	+ / sr	1978, 1980, 1982, 2005, 2017, 2018, 2023
		Munozero Lake	67.036 N, 33.713 E	Nat.	137	21.0	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	1999
		Verhneye Voronye Lake	67.398 N, 33.751 E	Nat.	131	2.6	-	-	-	-	-	-	-	3	-	+ / ?	2022
		Nizhneye Voronye Lake	67.430 N, 33.745 E	Nat.	131	1.1	-	-	-	-	-	-	-	2	-	+ / ?	2022
		Elovoe Lake	67.303 N, 33.894 E	Nat.	128	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	+ / ?	2023
		Vyalozero Lake	66.836 N, 35.181 E	Nat.	116	98.6	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	2020

Name of the sea basin	Name of the river basin	Studied water body	Coordinates (WGS84)	Water body type*	Lakes				Rivers					Total fish species (n)	Dominant/ subdominant species**	Presence (+), absence (-) of whitefish/ whitefish morph ***	Study period (years)
					Elevation above sea level (m)	Reservoir area (km ²)	Maximum depth (m)	Average depth (m)	Elevation above sea level (source/ mouth)(m)	Catchment area (km ²)	Length (km)	Water consumption (m ³ /c)	Possibility of free fish migration				
White		Verhneye Kapustnoe Lake	67.422 N, 34.065 E	Nat.	121	3.4	-	-	-	-	-	-	-	11	-	+ / ?	2010
		Sredneye Kapustnoe Lake	67.387 N, 34.059 E	Nat.	115	3.1	-	-	-	-	-	-	-	11	-	+ / ?	1997
		Nizhneye Kapustnoe Lake	67.346 N, 34.176 E	Nat.	115	8.0	3.2	0.7	-	-	-	-	-	11	-	+ / sr	2018, 2020
		Ingozero Lake	67.272 N, 34.335 E	Nat.	112	21.0	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	2019
		Verhneye Kontozero Lake	67.249 N, 33.716 E	Nat.	79	3.2	-	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	2014
		Nizhneye Kontozero Lake	67.182 N, 33.760 E	Nat.	78	7.7	-	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	2014
		Kanozero Lake	67.027 N, 34.118 E	Nat.	53	84.3	-	-	-	-	-	-	-	11	-	+ / ?	1996
		Krugloe Lake	66.621 N, 34.657 E	Nat.	41	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	- / -	2024
		Lovchorjok River	67.536 N, 33.941 E	Nat.	-	-	-	-	580 / -	-	-	-	-	2	-	- / -	2024
		Umbolka River	67.541 N, 33.977 E	Nat.	-	-	-	-	600 / 150	274	-	-	-	1	trout / -	- / -	2024
	Kolvitca	-	-	-	-	-	-	-	58 / 0	1310	9	14.7	yes	12	-	-	-
		Kolvitskoe Lake	67.069 N, 33.452 E	Nat.	59	126.0	20.0	-	-	-	-	-	-	12	-	+ / ?	2018
	Chernaya	-	-	-	-	-	-	-	- / 0	141	22	-	yes	6	-	-	-
		Bolshoe Chernoe Lake	66.721 N, 34.764 E	Nat.	76	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	2024
	Ponoj	-	-	-	-	-	-	-	- / 0	15500	426	170	yes	10	-	+ / ?	-
		Makarovskoe Lake	66.924 N, 39.013 E	Nat.	150	4.4	2.0	-	-	-	-	-	-	9	whitefish / -	+ / ?	2002
		Pesochnoe Lake	67.195 N, 37.231 E	Nat.	150	26.4	2.5	-	-	-	-	-	-	8	whitefish / -	+ / ?	2002
		Sakhamaya River	67.509 N, 36.541 E	Nat.	-	-	-	-	- / 154	756	-	-	-	7	-	+ / ?	2018
Varzuga		-	-	-	-	-	-	-	210 / 0	9840	254	77	yes	17	-	+ / ?	-
		Solenoe Lake	67.318 N, 34.616 E	Nat.	210	3.0	-	-	-	-	-	-	-	6	-	+ / ?	2002
		Verhneye Polissarskoe Lake	67.266 N, 34.651 E	Nat.	191	8.9	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	2000
		Nizhneye Polissarskoe Lake	67.276 N, 34.821 E	Nat.	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	2000
		Podkamennik Lake	67.470 N, 35.313 E	Nat.	187	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	- / -	2007
		Goluboe Lake	67.456 N, 35.128 E	Nat.	185	0.2	9.0	-	-	-	-	-	-	5	perch / -	- / -	2007
		Verhneye Panskoe Lake	67.442 N, 35.180 E	Nat.	176	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	2007

Name of the sea basin	Name of the river basin	Studied water body	Coordinates (WGS84)	Water body type*	Lakes				Rivers					Dominant/ subdominant species**	Presence (+), absence (-) of whitefish/ whitefish morph **	Study period (years)
White		Nizhneye Panozero Lake	67.330 N, 35.239 E	Nat.	Elevation above sea level (m)	Reservoir area (km ²)	Maximum depth (m)	Average depth (m)	Elevation above sea level (source/mouth)(m)	Catchment area (km ²)	Length (km)	Water consumption (m ³ /c)	Possibility of free fish migration	Total fish species (n)		1998
		Pana River	67.410 N, 35.318 E	Nat.	-	-	-	-	-	2890	-	-	-	11	-	2008
		Varzuga River	66.509 N, 36.375 E	Nat.	-	-	-	-	210/ 0	9840	77	254	-	17	-	2015
	Chavanga	-	-	-	-	-	-	-	162/ 0	1210	52	-	yes	9	-	-
		Verhneye Ondomozero Lake	66.373 N, 38.270 E	Nat.	164	55.0	-	-	-	-	-	-	-	9	-	2000
		Sredneye Ondomozero Lake	66.379 N, 38.105 E	Nat.	163	7.0	2.0	1.2	-	-	-	-	-	9	-	2001
		Nizhneye Ondomozero Lake	66.410 N, 38.028 E	Nat.	163	31.8	-	-	-	-	-	-	-	9	-	2002

Note. * – Nat. – a natural water body, Art. – an artificial water body, ** – dominant (constituting > 20% of the catch)/ subdominant (8-20% of the catch) fish species (according to: Reshetnikov et al., 2011); *** – *sr* – sparsely rakered whitefish morph, *mr* – medium rakered whitefish morph, *sr-mr* – whitefish morph falling between the sparsely and medium rakered morphs. Char (here the name is used to refer only to the Arctic char), trout (to the brown trout), grayling (to the grayling), whitefish (to the European whitefish), vendace (to the vendace), smelt (to the European smelt), pike (to the northern pike), perch (to the European perch), burbot (to the burbot).

of Industrial Ecology of the North (hereinafter INEP) of Kola Scientific Center (RAS), collected from 1972 to 2024, as well as literary data and data obtained from interviews with amateur fishermen of the Murmansk region, the reliability of which was not in doubt. The largest volume of information is contained in the INEP dataset, collected using a relatively uniform methodology. Fish were mainly caught using standard sets of fixed gill nets with a mesh size of 5 to 60 mm (which ensured the catch of fish ≥ 5 cm in length) in various ecological zones of water bodies – littoral, profundal and pelagic. The names of taxa from family to species and common names of fish are given according to the work of Fricke et al. (2024). For the description and analysis of the structure of the fish population, taxa up to the species rank were taken, except for the European whitefish. In the European whitefish, the intraspecific structure was additionally studied. The identification of ecological morphs of the European whitefish was carried out by the first author based on the number of gill 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). Studying of *sp.br.* was performed under a microscope at $\times 10$ magnification. To identify the structural features of the first branchial arch of European whitefish, the length (± 0.1 mm) of the central gill raker (hereinafter *lsp.br.*) was also measured (Pravdin, 1966). The number of perforated scales in the lateral line was calculated using photographs of the studied whitefish. Digital photographs of the whitefish were taken with a Nikon d610 camera with a 60 mm f/2.8G ED AF-S Micro-Nikkor lens (Bochkarev et al., 2013; Melehin et al., 2021).

In addition to the diversity of species and their quantity, the indices of taxonomic diversity and the occurrence of species in river basins were used as indicators reflecting the structure of fish communities of water body (Babiy, 2007). Ecological groups of fish in relation to the ambient temperature are distinguished in accordance with the ideas of Smirnov (2023), by the nature of nutrition – with a typical diet composition (planktivorous, benthivorous, piscivorous and omnivorous polyphages), by preferred spawning substrates – according to Kryzhanovsky and Disler (1949), groups by spawning seasons are divided into spring- and autumn-spawning. The identification of the “core” of the fish community within the studied water bodies was carried out on the basis of the description of their dominant (constituting $> 20\%$ of the catch)/ subdominant (8-20% of the catch) fish species (Reshetnikov et al., 2011).

One of the elements of comparative studies is the availability of primary information and the formation of a single database (Laske et al., 2019; Zubova et al., 2021). Primary data are freely available in GBIF (Zubova et al., 2021) <https://www.gbif.org/dataset/281d50e6-3990-4a02-83b1-a6ca3330ee97> and I. <https://isling.org/fishes>.

3. Results and discussion

3.1. Distribution of fish species in freshwater bodies of the northeastern Fennoscandia

The ichthyofauna of 128 freshwater bodies of 22 river basins of the NEF (Barents and White Sea basins) includes up to 20 native and introduced fish species belonging to 17 genera and 8 families (Table 2). The salmon family (*Salmonidae*) includes up to 40% of recorded species: Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *S. trutta*, pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, rainbow trout *O. mykiss*, Arctic char *Salvelinus alpinus*, grayling *Thymallus thymallus*, European whitefish *Coregonus lavaretus* and vendace *C. albula*. The sturgeon family (*Acipenseridae*) includes the Siberian sturgeon *Acipenser baerii*; the smelt family (*Osmeridae*) – European smelt *Osmerus eperlanus*; the pike family (*Esocidae*) includes the northern pike *Esox lucius*; the perch family (*Percidae*) includes the European perch *Perca fluviatilis* and the ruff *Gymnocephalus cernua*; the burbot family (*Lotidae*) includes the burbot *Lota lota*; to the carp family (*Cyprinidae*) – the Eurasian minnow *Phoxinus phoxinus*, the common carp *Cyprinus carpio*, the ide *Leuciscus idus* and the roach *Rutilus rutilus*; to the stickleback family (*Gasterosteidae*) – the nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* and the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. Also caught in the estuary areas of the rivers are such brackish-water fish species as the European flounder *Platichthys flesus* and the Arctic flounder *Liopsetta glacialis* (*Pleuronectidae*), the fourhornsculpin *Myxocephalus quadricornis* (*Cottidae*), as well as the Arctic lamprey *Lethenteron camchaticum* (*Petromizantidae*) and the rock gunnel *Pholis gunnellus* (*Pholidae*) (Kreps and Krogus, 1924; Krogus, 1926a; b; Shaposhnikova, 1940; Berg and Pravdin, 1948; Vladimirskaia, 1951; 1956; 1957; Pravdin, 1956; Galkin et al., 1966; Ksenozov, 1966; Surkov, 1966; Smirnov, 1977; Kolyushev et al., 1985; Shuster, 1985; Moiseenko and Yakovlev, 1990; Krasovsky, 2006; Babiy, 2007; Kashulin et al., 2008; Kashulin et al., 2009b; 2013; Ylikörkkö et al., 2015; Zubova et al., 2020b; Bondarev, 2022; Slukovskiy et al., 2023; Zubova et al., 2024). We did not encounter the nelma *Stenodus leucichthys* (*Salmonidae*), peled *C. peled* (*Coregonidae*), freshwater bream *Abramis brama*, common dace *Leuciscus leuciscus* (*Cyprinidae*), sea lamprey *Petromyzon marinus* (*Petromizantidae*), sturgeon *Acipenser sturio* (*Acipenseridae*) and European eel *Anguilla anguilla* (*Anguillidae*), although the ranges of these species include the NEF or have been described in freshwater bodies of the study area (Berg and Pravdin, 1948; Holcik, 1989; Pethon, 1989; Atlas..., 2003).

The basis (69%) of the native ichthyofauna of the studied freshwater bodies is the cold-water adapted group of fish. These include Atlantic salmon, brown trout, Arctic char, grayling, European whitefish, vendace, European smelt, burbot, Eurasian minnow, three- and nine-spined sticklebacks (Table 2). The remaining fish species (31%) belong to the cool-water adapted group of fish – northern pike, European perch, ruff, ide and roach.

Table 2. List of river basins of the northeastern Fennoscandia with studied ichthyofauna, 1972-2024

Name of the sea basin	Name of the river basin	Siberian sturgeon <i>Acipenser baerti</i>	Atlantic salmon <i>Salmo salar</i>	Brown trout <i>Salmo trutta</i>	Pink salmon <i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	Rainbow trout <i>Oncorhynchus mykiss</i>	Arctic char <i>Salvelinus alpinus</i>	Grayling <i>Thymallus thymallus</i>	European whitefish <i>Coregonus lavaretus</i>	Vendace <i>Coregonus albula</i>	European smelt <i>Osmerus eperlanus</i>	Northern pike <i>Esox lucius</i>	European perch <i>Perca fluviatilis</i>	Ruff <i>Gymnocephalus cernua</i>	Burbot <i>Lota lota</i>	Common carp <i>Cyprinus carpio</i>	Ide <i>Leuciscus idus</i>	Roach <i>Rutilus rutilus</i>	Eurasian minnow <i>Phoxinus phoxinus</i>	Nine-spined stickleback <i>Pungitius pungitius</i>	Three-spined stickleback <i>Gasterosteus aculeatus</i>	Number			Fm : Gm : Sp	Generic richness (Sp:Gm)	
																							Families (Fm)	Genus (Gm)	Species (Sp)		
Barents	Pasvik		n	n			n		n	i		n	n		n	n				n	10 (10)	10 (11)	6 (6)	10 (10)	11	1 : 1.7 : 1.8	1.0 (1.10)
	Pechenga		n	n			n		n			n	n		n	n				n	6	10	6	10	11	1 : 1.7 : 1.8	1.10
	Lotta		n	n			n		n			n	n		n	n				n	6	9	6	9	9	1 : 1.5 : 1.5	1.0
	Uritsa		n	n			n		n			n	n		n	n				n	3	5	3	5	5	1 : 1.7 : 1.7	1.0
	Zarubikha		n	n			n		n			n	n		n	n				n	3	5	3	5	5	1 : 1.7 : 1.7	1.0
	Ura		n	n			n		n			n	n		pp	n				n	5	7	5	7	7	1 : 1.4 : 1.4	1.0
	Tuloma		n	n		i		n		n		n	n		n	n				n	6 (7)	9 (11)	6 (7)	9 (11)	11 (14)	1 : 1.6 : 2.0	1.22 (1.27)
	Kola		n	n		i		n		n		n	n		n	n				n	pp	9 (10)	7 (7)	9 (10)	11 (12)	1 : 1.4 : 1.7	1.22 (1.20)
	Rosta		n	n				n		n			n		n	n				n	4	5	4	5	5	1 : 1.3 : 1.3	1.0
	lakes of Murmansk							n		n			n		n	n				n	4	5	4	5	5	1 : 1.3 : 1.3	1.0
	Teriberka			n	n			n		n			n		pp	n				n	3	4	3	4	4	1 : 1.3 : 1.3	1.0
	Voronya		n	n				n		n			n		pp	n				n	6	11	6	11	12	1 : 1.8 : 2.0	1.09
Iokanga		n	n		i		n		n			n	pp	pp	n				n	6 (6)	7 (8)	6 (6)	7 (8)	8 (9)	1 : 1.3 : 1.5	1.14 (1.13)	
Varzina		n	n		i		n		n			n	pp	n	n				n	5 (5)	7 (8)	5 (5)	7 (8)	8 (9)	1 : 1.6 : 1.8	1.14 (1.13)	
White	Tumcha		n	n			n						pp		n	n				n	4	5	4	5	5	1 : 1.3 : 1.3	1.0
	Kovda		n	n									pp		n	n				n	pp	pp	4	5	5	1 : 1.3 : 1.3	1.0
	Niva	i		n	i			n		n		n	n	n	n	n				n	n	n	13 (16)	14 (18)	1 : 2.0 : 2.3	1.08 (1.13)	
	Umba		n	n	i		n		n		n	n	n	n	n	n				n	n	n	12 (13)	14 (15)	1 : 1.4 : 2.5	1.17 (1.15)	
	Kolvitca		n	n			n		n		n	n	n	n	n	n				n	pp	pp	8	11	12	1 : 1.4 : 1.5	1.09
	Chernaya						n		n		n	n	n	n	n	n				n	pp	pp	5	6	6	1 : 1.2 : 1.2	1.0
	Ponoj		n	n			n		n		n	n	n	n	n	n				n	pp	pp	6	10	11	1 : 1.7 : 1.2	1.10
	Varzuga		n	n	i		n		n		n	n	n	n	n	n				n	n	n	14 (15)	16 (17)	1 : 2.4 : 2.4	1.14 (1.13)	
	Chavanga		n	n	i		n		n		n	n	n	n	n	n				n	pp	pp	6 (6)	7 (8)	8 (9)	1 : 1.3 : 1.5	1.14 (1.13)

Note: n – native fish species, i – invasive fish species, pp – probably present. In brackets – after introduction and invasion of species.

In accordance with the composition of the diet, among the native fish species of the NEF, only highly specialized piscivorous predators can be clearly distinguished – burbot and northern pike. Other fish species can be classified as omnivorous polyphages, since their diets strongly depend on habitat conditions, ontogenetic characteristics and intraspecific structure (Zubova et al., 2018; 2019; 2020a;b; 2022b; 2023; 2024; Slukovskiy et al., 2023).

Autumn-spawning fish include members of the salmon and burbot families, while spring-spawning fish include members of the smelt, pike, perch, carp and stickleback families. Based on the spawning substrate, five ecological fish groups have been identified: lithophilic (salmon family), phytophilic (pike, perch, carp families), psammophilic (smelt, carp families), semi-pelagophilic (burbot family) and ariadnophilic spawners (stickleback family). At the same time, autumn-spawning fish prefer lotic biotopes (rivers, streams, sections of water bodies with constant, pronounced currents) for spawning, which provide adequate gas and temperature conditions during the long incubation period in winter.

The number of native fish species in the basins of medium-sized rivers ($S_{\text{catchment area}}$ from 2000 to 50000 km²) (Kitaev, 2007) increases in the direction from the northwest (Pasvik River basin – 11 species) to the southeast (Varzuga River basin – 16 species) (Table 1, 2, Fig. 1). As a result, the number of native fish species is greater in the basins of medium-sized rivers belonging to the White Sea basin than in the Barents Sea. The increase in taxonomic diversity to the southeast occurs due to taxa of higher rank (families and genera) (Tables 1, 2), while the number of species per genus (generic richness) remains approximately the same 1.0-1.22 (Tables 1, 2). As a result, large and deep lakes and lake reservoirs (Umbozero, Imandra) in the White Sea basin reflect virtually the entire spectrum of species of NEF. The abundance of high-ranking taxa (families and genera) indicates a higher diversity of communities (Nikolsky, 1980). The greater taxonomic richness of the ichthyofauna of large oligotrophic/mesotrophic lakes is primarily due to the fact that their ecosystems have a wider range and density of environmental resources. There are more habitats, space and warmth here (Babiy, 2007). Also, in the late- and post-glacial periods, the main route of dispersal of fish species into the water bodies of the NEF lay from the Gulf of Finland through Karelia, that is, from south to north (Pravdin, 1956).

When comparing changes in the number of fish species in the latitudinal direction – from north to south, it is better to use the basins of small rivers ($S_{\text{catchment area}}$ up to 2000 km²) (Kitaev, 2007), since in the NEF they are clearly separated, while the basins of medium-sized rivers flowing to the south (into the White Sea) begin further north than the basins of rivers flowing to the north (into the Barents Sea) and vice versa (Fig. 1). According to the data obtained, the number of native fish species in the basins of small rivers of the Barents Sea (Pechenga, Uritsa, Zarubikha, Ura, Rosta, Teriberka, Varzina) and the White Sea (Tumcha,

Kovda, Chernaya, Chavanga) does not differ and varies from 5 to 9 (Table 1, 2, Fig. 1). A decrease in the number of fish species is observed with an increase in elevation above sea level, regardless of its belonging to the sea basin (Table 1).

The most constant native species in the studied river basins of the Murmansk region are the Eurasian minnow and nine-spined stickleback (100% occurrence), in second place are the northern pike and burbot (82% occurrence), in third place are the European perch and European whitefish (68% and 62% occurrence, respectively) (Table 2). These species form the appearance and structure of the fish communities of water bodies; the main flow of substances and energy passes through them (Nikolsky, 1980). The most variable species are the European smelt, the common ruff, the ide and the roach (18-27% occurrence) (Table 2).

In almost all lakes and lake reservoirs of the middle river basins of the Barents Sea rivers (Pasvik, Lotta, Tuloma, Kola, Voronya), the catches are dominated/subdominated by relatively constant fish species: European whitefish and/ or European perch; subdominant species can also sometimes be Arctic char (in 4% of water bodies), grayling (4%), European smelt (4%) or northern pike (8%). In the channel reservoirs of these rivers, the dominant species is mainly (in 80% of reservoirs) the European whitefish, subdominant species are the European perch (40%), brown trout (20%), European smelt (20%). In the rivers (tributaries) the European whitefish dominates (Table 1).

In lakes and lake reservoirs of the middle river basins of the White Sea rivers (Niva, Umba, Ponoj, Varzuga), the catches are also dominated/ subdominated by European whitefish (in 59% of reservoirs) and European perch (23%); rarely dominant-subdominant species here may be brown trout, Arctic char, vendace, European smelt, northern pike and burbot (Table 1).

Despite the fact that the number of native fish species in the basins of small rivers of the Barents and White Seas does not differ (see above), the "core" of their fish communities changes. In the basins of small rivers of the Barents Sea, it is mainly made up of cold-water adapted fish species – brown trout and Arctic char, sometimes northern pike, while in the White Sea basin – both cold-water adapted and cool-water adapted species – European perch and European whitefish, roach and ide appear (Tables 1, 2). The decrease in the trophic status of water bodies in the tundra zone of the Barents Sea, coupled with the climatic features of this region (along the coast from west to east, there is a decrease in the average annual temperature and amount of precipitation, an increase in temperature differences), possibly create conditions to which the Arctic char and brown trout are most adapted (Agroclimatic..., 1961; Yakovlev, 1961; Atlas..., 1971; Popova and Shcherbina, 2012; Blain et al., 2024). Also, the penetration of Arctic char into the water bodies of the NEF occurred (and continues) from the Barents Sea (Pravdin, 1956). With increasing elevation of the reservoir above sea level > 300 m (lakes in the Niva River basin), the catches are dominated by Arctic char and/ or European smelt (Table 1). The European smelt is an invasive species

here and penetrated into the alpine mountain reservoirs approximately 10-15 years ago through the Bolshaya Belaya River system (Terentyev et al., 2017; Zubova et al., 2020a).

3.2. Distribution of the European whitefish in freshwater bodies of the northeastern Fennoscandia and its intraspecific structure

Polymorphic fish species (primarily of the genera *Salvelinus* and *Coregonus*) living in Arctic lakes, with their relatively simple organized ecosystems, have long been important objects in the study of speciation and evolution (Schluter, 1996; Bernatchez, 2004; Østbye et al., 2005; 2006; Kahilainen et al., 2007; Bochkarev, 2022; Blain et al., 2024). Their characteristic ecological speciation in sympatry can form genetically distinct/indistinguishable ecotypes (hereinafter referred to as ecological morphs) that differ in ecology, morphology and reproductive biology (Kahilainen and Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2010; 2013; Eloranta et al., 2011; Præbel et al., 2013; Zubova et al., 2022b). Although there is considerable variation among individual ecosystems, species, and populations in the number and degree of intraspecific divergence, a common feature is the formation of fast- and slow-growing ecological morphs along resource and/ or habitat gradients. For example, a gradient from the coastal (benthic/ littoral) zone to open water (limnetic/ pelagic) or/ and from planktonic small invertebrates to large benthic organisms and predation (Klemetsen et al., 2002; Kahilainen et al., 2003; 2005; 2014; Amundsen et al., 2004a; b; Bernatchez, 2004; Knudsen et al., 2006). In general, it is noted that the number of sympatric ecological morphs is associated with the surface area of the lake, maximum and average depth and a number of other abiotic factors that determine the differentiation of habitats (hydrological, hydrochemical, temperature, light regimes) (Hayden et al., 2021; Zubova et al., 2022a; Carosi et al., 2023; Solokas et al., 2023; Blain et al., 2024; Esin et al., 2024). Biotic factors (food availability, predation, inter/ intraspecific competition, parasitism) also play a role in the divergence of ecological morphs (Bøhn and Amundsen, 1998; Præbel et al., 2013; Bhat et al., 2014; Öhlund et al., 2020; Prati et al., 2021). Anthropogenic factors such as climate change, dam construction, species invasions, pollution and eutrophication increasingly affect freshwater systems and can largely determine the degree of polymorphism in a water body (Mina, 1986; Zubova et al., 2022a; Ålund et al., 2023). Thus, the emergence of discrete intraspecific morphs, demonstrating differential use of the ecological niche usually due to differences in feeding biology and habitat use, is closely linked to environmental heterogeneity. Environmental factors, including the diversity of available habitats, can determine intraspecific divergence through selection for different traits in different parts of the lake, realizing phenotypic plasticity of the species (Öhlund et al., 2020; Blain et al., 2024; Tiddy et al., 2023).

Low species diversity and pronounced resource gradients of northern water bodies make it easier to identify factors of disruptive selection. However, their significance in speciation processes remains unclear. Questions remain as to why divergence occurs in some lakes but not in others, and how to distinguish between the factors that initiate it and those that maintain it.

The European whitefish (hereinafter whitefish), widely distributed in the waters of Fennoscandia, exhibits high phenotypic polymorphism with pronounced trophic specialization of ecological morphs, which leads to the formation of both allopatric and sympatric populations that differ in morphology, life cycle, niche use and genetic parameters (Kahilainen et al., 2004; 2007; 2009; 2014; Østbye et al., 2005; Kahilainen and Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2008; 2010; 2013; Harrod et al., 2010; Præbel et al., 2013; Zubova et al., 2022a; 2023; 2024; etc.).

The obtained data show that the whitefish remains a widespread species in various freshwater bodies of the NEF and often forms the "core" of fish communities in these water bodies (Table 1). The current distribution of whitefish in the water bodies of the study area is largely determined by microclimatic conditions, trophic status of water bodies, interspecific competition, and migration opportunities. Hydraulic structures or natural barriers (rapids, waterfalls on rivers) are often insurmountable obstacles for whitefish, but not for other salmonids. Whitefish was practically not found in lakes inhabited by Arctic char (Table 1), which is also confirmed by literary data (Blain et al., 2024). These were very small and small-sized mountain reservoirs, located at an altitude of 208-357 m above sea level with maximum depths from 2 to 38.5 m, where the Arctic char mainly dominated or high-latitude small Arctic char-brown trout reservoirs with maximum depths from 3.5 to 28 m in the systems of small rivers of the White and Barents Seas (Table 1). Cohabitation of these species was observed only in isolated medium and large deep-water lakes and lake reservoirs such as Imandra, Nizhnyaya Pirenga (Niva River basin) and Umbozero (Umba River basin) (Table 1), where a higher diversity of communities and coexistence of such polymorphic fish as the whitefish and Arctic char are possible. Whitefish were also absent from small and medium-sized isolated lakes within the city of Murmansk and small shallow (maximum depth up to 2 m) pike reservoirs of the Pechenga River basin (Table 1).

The studied water bodies of the NEF, where the whitefish lives, were presented:

1. natural very small, small, medium, and large lakes with an area of 0.01-319.4 km² with maximum depths from 1.5 to 115.0 m and located in the altitude of 21-216 m above sea level (Table 1);
2. small and large lake reservoirs with an area of 3.2-1040.3 km² with maximum depths from 10.0 to 92.0 m and located in the altitude of 21-137 m above sea level;
3. small and medium channel reservoirs with an area of 3.2-38.5 km² with maximum depths of 10.0-

21.5 m and located in the altitude of 18-118 m above sea level;

4. small and medium tributaries of the studied river systems with a drainage basin area of 341-756 km² and located in the altitude above sea level: source 137-629 m/ mouth 82-127 m.

In total, the intraspecific structure of whitefish was studied from 33 different types of freshwater bodies in 8 medium-sized rivers (Pasvik, Lotta, Tuloma, Kola, Voronya, Iokanga, Niva and Umba) (Table 1). They are home to both monomorphic populations of whitefish, represented only by the sparsely rakered morph, and polymorphic populations, represented by the sparsely rakered (hereinafter *sr*) and medium rakered (*mr*) morphs (Table 3, Fig. 2a). The latter can form additional morphs of slow- and fast-growing whitefish. As a result, up to 4 morphs of whitefish can coexist in one water body (Zubova et al., 2019; 2022a; 2023). Also in the upper small reservoirs of Pasvik, whitefish with an intermediate structure of the gill apparatus (*sr-mr*) are found (Table 3, Fig. 2a), which is associated with the disturbance of spawning grounds of *sr* and *mr* whitefish morphs and/ or with the introduction of vendace into the Pasvik River system (Amundsen et al., 1993; 1997; 1999; Bøhn and Amundsen, 1998; Zubova et al., 2022a; 2023). *Sr* and *sr-mr* whitefish morphs were mainly caught in the littoral and profundal ecological zones of water bodies and had a benthic diet, *mr* whitefish morph – in the littoral and pelagic zones and had both benthic and mixed feeding types (Zubova et al., 2023). According to our data, *mr* whitefish morph, living sympatrically with the *sr* whitefish morph, were significantly inferior in numbers to the latter (Table 3). The exception was the reservoirs of the Pasvik River system (for example, Lake Kuetsyarvi), where the *mr* whitefish morph prevailed over the *sr* whitefish morph by an average of 2 times (Table 3). In general, *sr* whitefish morph in the studied water bodies of the Murmansk region was represented by individuals with the number of gill rakers on the first branchial arch from 15 to 31, the relative length of its central gill raker varied within 7.0-19.0% (Table 3, Fig. 2a). In the *mr* whitefish morph, these same indicators varied within the range of 27-45 gill rakers and 10.0-26.0%, respectively (Table 3, Fig. 2.). *Mr* whitefish morph from the Pasvik River basin had a significantly lower ($p = 0.001$) average number of gill rakers on the first branchial arch than *mr* whitefish from the Niva River basin (33-34 versus 37) (Table 3). At the same time, we did not find any directional change in the number of gill rakers on the first branchial arch in the *sr* and *mr* whitefish morphs in either latitudinal or longitudinal directions (fish sample sizes of ≥ 30 specimens were taken into account). On the basis of our data on whitefish from water bodies of Murmansk region we found active gill apparatus functioning in fish, as minimum length of food organisms in *sr* and *mr* whitefish morphs were sometimes less than or equal to gill rakers distances of fish (Zubova et al., 2023).

In the identified of *sr* and *mr* whitefish morphs from the water bodies studied by us, there are also

small-, medium-, and multi-scale individuals: the number of perforated scales in the lateral line as a whole for the samples varied from 76 to 109 (Table 3, Fig. 2b). There is a significant ($p = 0.05$) negative relationship ($r = -0.98$) between the number of perforated scales in the lateral line of the *sr* whitefish morph and latitude (in the direction from south to north), and a positive relationship ($p = 0.05$) ($r = 0.72$) between the number of perforated scales in the lateral line and longitude (in the direction from west to east) (sample sizes were taken into account fish ≥ 30 specimens).

The studied whitefish morphs from the NEF have differences not only in the structure of the gill apparatus and feeding, but also in the age, growth and maturation of the fish (Zubova, 2015; Zubova et al., 2022a; 2023). Differences in the structure of whitefish populations are observed not only between water bodies of different river basins, but also within basins (Zubova, 2015; Zubova et al., 2022a; 2023). The maximum age of whitefish was recorded in relatively clean water bodies of the upper reaches of the Pasvik River in *sr-mr* and *sr* morphs and was 14+ years (Zubova, 2015). Based on the observed linear and weight growth, three groups of whitefish were identified: large, small and medium; this was confirmed by studies of the linear growth rates (Zubova et al., 2022a). The rates of linear growth of the studied whitefish are determined to a greater extent by the trophic level of their habitats and to a lesser extent by other factors (level of toxic load, morphology of the reservoir, etc.) (Zubova, 2015; Zubova et al., 2016). It was revealed that fast-growing *sr-mr* whitefish morph from the reservoirs of the upper reaches of the Pasvik River, *sr* and *mr* whitefish morphs from Lake Imandra of the Niva River basin and *sr* whitefish morph from Lakes Umbozero and Nizhneye Kapustnoye of the Umba River basin begin to mature at the age of 3+ -4+ years, reaching lengths of 200-305 mm and weights of 151-363 g (Zubova, 2015; Zubova et al., 2022a). Moreover, a higher rate of linear growth of whitefish in the first year of life leads to an earlier modal age of fish maturation. The exception was Lake Kuetsyarvi (lower reaches of the Pasvik River): an inverse relationship is observed – the slower the whitefish grow, the earlier they mature. The slowest growing whitefish of the Murmansk region from Lake Kuetsyarvi (*sr1* and *mr1*) begin to mature at the age of 2+ with the smallest lengths of 100-116 mm and weight of 7-14 g (Zubova, 2015; Zubova et al., 2019; 2022a).

According to our data, there is a positive relationship between the number of morphs in whitefish populations and the area and maximum depth of the water bodies (Fig. 3a, b). Thus, monomorphic populations of the *sr* whitefish morph were recorded mainly in natural very small and small whitefish-perch lakes (85%) of the Pasvik, Lotta, Kola, Niva and Umba river basins with an area of 0.7-9.0 km² with small-medium maximum depths from 1.5 to 13.0 m, located at a sea level of 115-190 m (Table 1, Fig. 3a, b). The exceptions were the medium (Pinozero) and large (Umbozero) lakes in terms of area of the Niva and Umba rivers, respectively. Umbozero is a whitefish-char lake with very large maximum depths (up to 115.0 m) (Table 1,

Table 3. The number of gill rakers on the first branchial arch (*sp.br.*), *n*, the relative length of the central gill raker on the first branchial arch (*lsp.br.*), % and the number of perforated scales in the lateral line (*ll*), *n* in different morphs of European whitefish *Coregonus lavaretus* in the studied freshwater bodies of the northeastern Fennoscandia, 2000-2024.

Name of the sea basin	Name of the river basin	Studied water body	Whitefish morph	<i>sp.br.</i> (<i>n</i>)	<i>lsp.br.</i> (%)	<i>ll</i> (<i>n</i>)	Study period (years)
Barents	Pasvik	Kajtakoski Reservoir	<i>sr-mr</i>	23.5 ± 1.0 19 – 28 (6)	-	-	2019
		Yaniskoski Reservoir	<i>sr-mr</i>	25.1 ± 0.6 19 – 34 (37)	14.1 ± 0.5 9.7 – 22.3 (34)	91.0 ± 0.7 79 – 98 (32)	2019, 2021
		Rajakoski Reservoir	<i>sr-mr</i>	26.1 ± 0.4 20 – 34 (65)	13.3 ± 0.3 8.9 – 17.9 (58)	91.0 ± 3.0 88 – 97 (3)	2012, 2013, 2021
		Riuttikjaure Lake	<i>sr</i>	28.8 ± 0.7 27 – 31 (6)	-	-	2013
		Virtuovoshjaur Lake	<i>sr</i>	24.5 ± 0.2 19 – 28 (101)	13.1 ± 0.2 7.8 – 18.1 (100)	-	2013
		Ala-Nautsijarvi Lake	<i>sr</i>	22.7 ± 0.5 21 – 24 (6)	-	-	2013
		Ilya-Nautsijarvi Lake	<i>sr</i>	25.9 ± 0.6 19 – 31 (23)	13.0 ± 0.5 10.0 – 17.7 (20)	-	2013
		Vouvatusjarvi Lake	<i>sr</i>	24.0 ± 0.2 16 – 30 (247)	-	-	2002, 2003, 2004, 2005
			<i>mr</i>	34.3 ± 0.3 30 – 43 (74)	-	-	2002, 2003, 2004, 2005
		Kuetsjarvi Lake	<i>sr</i>	23.2 ± 0.17 15 – 31 (290)	11.0 ± 0.17 6.6 – 19.0 (132)	85.2 ± 0.6 76 – 99 (69)	2012, 2015, 2020, 2022, 2023, 2024
			<i>mr</i>	33.0 ± 0.12 27 – 42 (461)	17.7 ± 0.25 10.0 – 26.0 (191)	87.4 ± 0.42 76 – 99 (137)	2012, 2015, 2020, 2022, 2023, 2024
		Klistervatn Lake	<i>sr</i>	23.8 ± 0.1 16 – 29 (340)	-	-	2002, 2003, 2004, 2005, 2008, 2012
			<i>mr</i>	33.3 ± 0.3 28 – 39 (56)	-	-	2002, 2003, 2004, 2005, 2008, 2012
	Lotta	Kochejaur Lake *	<i>sr</i>	22.0 - (-)	-	87.5 - (-)	2002, 2005, 2007, 2009, 2010
	Tuloma	Hutojavr Lake	<i>sr</i>	21.3 ± 0.38 18 – 26 (27)	7.7 ± 0.44 4.0 – 11.6 (25)	90.6 ± 1.17 82 – 96 (14)	2022, 2023
			<i>mr</i>	33.8 ± 1.02 30 – 36 (5)	17.0 ± 1.12 13.6 – 20.0 (5)	89.7 ± 2.33 85 – 92 (3)	2022, 2023
		Nizhnetulomskoe Reservoir	<i>sr</i>	20.7 ± 0.10 16 – 28 (377)	11.8 ± 0.13 6.7 – 18.2 (201)	87.6 ± 0.58 80 – 98 (55)	2018, 2019, 2020, 2021, 2022
			<i>mr</i>	35.5 ± 3.50 32 – 39 (2)	15.9 ± 3.95 11.9 – 19.8 (2)	-	2018, 2019, 2020, 2021, 2022
		Tuloma River	<i>sr</i>	22.5 ± 0.12 15 – 29 (12)	13.0 ± 0.73 10.7 – 16.8 (9)	-	2020, 2021, 2022
	Kola	Pulozero Lake	<i>sr</i>	25.8 ± 0.53 21 – 29 (16)	12.4 ± 0.48 9.1 – 15.0 (14)	-	2022, 2023
	Voronya	Nizhniy Cagajavr Lake	<i>sr</i>	26.5 ± 0.30 22 – 30 (44)	12.5 ± 0.22 10.5 – 14.6 (31)	-	2021
			<i>mr</i>	32.6 ± 1.08 28 – 37 (9)	15.3 ± 0.74 13.5 – 17.8 (5)	-	2021
		Lovozero Lake	<i>sr</i>	23.2 ± 0.78 18 – 31 (24)	-	-	2010, 2023
			<i>mr</i>	34.5 ± 0.70 31 – 40 (13)	-	-	2010, 2023
	Iokanga	Kolmozero Lake	<i>sr</i>	24.4 ± 0.47 18 – 30 (37)	12.9 ± 0.33 9.2 – 18.3 (37)	-	2023
			<i>mr</i>	33.3 ± 1.86 31 – 37 (3)	17.0 ± 0.52 16.2 – 18.0 (3)	-	2023
		Yunka River	<i>sr</i>	25.1 ± 0.45 23 – 27 (9)	13.5 ± 0.40 12.1 – 15.5 (9)	-	2023

Name of the sea basin	Name of the river basin	Studied water body	Whitefish morph	<i>sp.br.</i> (n)	<i>lsp.br.</i> (%)	<i>ll</i> (n)	Study period (years)
White	Niva	Kovdor Lake	<i>sr</i>	25.3 ± 0.54 21 – 30 (16)	-	-	2004
			<i>mr</i>	45 - (1)	-	-	2004
		Travyanoe Lake	<i>sr</i>	24.3 ± 1.20 22 – 26 (3)	-	-	2010
		Zayachye Lake	<i>sr</i>	23.2 ± 0.47 17 – 28 (29)	13.0 ± 0.63 8.8 – 17.8 (15)	95.0 ± 6.0 89 – 101 (2)	2020, 2022, 2024
			<i>mr</i>	30.7 ± 0.41 29 – 33 (9)	15.9 ± 0.54 13.5 – 17.3 (7)	86.0 ± 1.0 85 – 87 (2)	2020, 2022, 2024
		Ostrovskoe Lake	<i>sr</i>	27.0 ± 0.0 27 – 27 (3)	11.1 ± 0.68 9.7 – 11.8 (3)	87.3 ± 2.96 83 – 93 (3)	2022
		Moncheozero Lake	<i>sr</i>	26.0 ± 2.0 24 – 28 (2)	13.1 ± 0.30 12.8 – 13.4 (2)	-	2022, 2023
			<i>mr</i>	38.0 ± 0.0 38 – 38 (2)	18.8 (1)	-	2022, 2023
		Krugloe Lake	<i>sr</i>	26.5 ± 1.07 20 – 29 (8)	-	-	2010
		Chunozero Lake	<i>sr</i>	23.6 ± 0.18 18 – 28 (130)	-	-	2000, 2001
		Pechguba Lake	<i>sr</i>	28.1 ± 0.50 24 – 31 (14)	12.2 ± 0.60 7.3 – 16.4 (14)	-	2022
		Imandra Lake	<i>sr</i>	23.3 ± 0.07 15 – 30 (978)	10.1 ± 0.07 5.2 – 15.6 (595)	94.6 ± 0.37 83 – 109 (161)	annually from 2011 to 2024
			<i>mr</i>	36.8 ± 1.45 29 – 43 (34)	16.0 ± 0.60 9.8 – 20.2 (21)	-	annually from 2011 to 2024
		Kurenga River	<i>sr</i>	29.0 (1)	-	-	2018
			<i>mr</i>	32.0 ± 1.08 30 – 35 (4)	-	-	2018
		Pinozero Lake	<i>sr</i>	23.2 ± 0.57 20 – 27 (13)	9.7 ± 0.34 8.5 – 11.7 (13)	-	2023
		Niva River	<i>sr</i>	25.7 ± 1.76 23 – 29 (3)	12.9 ± 0.38 12.5 – 13.7 (3)	-	2024
	Umba	Umbozero Lake	<i>sr</i>	25.6 ± 0.32 22 – 30 (48)	12.7 ± 0.28 9.3 – 15.7 (39)	92.9 ± 0.88 88 – 101 (16)	2005, 2017, 2018, 2023
		Nizhneye Kapustnoe Lake	<i>sr</i>	21.5 ± 0.39 17 – 25 (28)	11.2 ± 0.38 9.4 – 15.9 (19)	-	2018, 2020

Note: *sr* – sparsely rakered whitefish morph, *mr* – medium rakered whitefish morph, *sr-mr* – whitefish morph falling between the sparsely and medium rakered morphs. Above the line – the average value and its error, below the line – the limits of variation of the indicator, in brackets – the number of fish, *n*. * – according to Kashulin (1999).

Fig. 3a, b). In the river and lake-river sections of the regulated Tuloma and Niva rivers, only *sr* whitefish morph were also caught (Table 1). While dimorphic sympatric populations of *sr* and *mr* whitefish morphs inhabit mainly medium and large lakes and lake-type reservoirs and their small tributaries of the Pasvik, Voronya, Iokanga, Tuloma and Niva river basins with an area of 13.9-1040.3 km² with greater maximum depths from 5.0 to 92.0 m, located at 18-216 m above sea level (Table 1, Fig. 3a, b). These are also mainly whitefish-perch reservoirs (60%), but they are supplemented by whitefish-pike, whitefish-trout and whitefish-vendace-smelt water bodies (Table 1). There are also exceptions among the lakes studied here: sympatric habitation of *sr* and *mr* whitefish was discovered in three small whitefish-pike and whitefish-vendace lakes

with an area of 0.01 to 0.8 km² (Voronya and Niva river basins). The maximum depth of these lakes was 2.0, 10.0 and 24.1 m, they were located at 171-211 m above sea level (Table 1, Fig. 3a, b). Also, dimorphic populations of whitefish were found in the average area and depth of the channel reservoir – Nizhnetulomskoye (Tuloma River basin) (Table 1, Fig. 3a, b). In small shallow channel reservoirs (Kajtakoski, Janiskoski, Rajakoski) of the Pasvik River basin, whitefish with an intermediate gill arch structure between *sr* and *mr* morphs were found (Table 1, Fig. 3a, b) (Zubova et al., 2022a; 2023). The presented patterns of distribution of intraspecific whitefish morphs in the water bodies of the NEF generally correspond to the conclusions that were made earlier (Siwertsson et al., 2010; Blain et al., 2024).

3.3. Changes in the structure of the fish communities in freshwater bodies of the northeastern Fennoscandia

Currently, the structure of the fish communities of the of the freshwater bodies of NEF is undergoing significant changes. Thus, in recent decades, the European smelt has become widespread in Lake Imandra (Niva River basin), becoming a subdominant/ dominant species along with whitefish and vendace (Terentyev et al., 2017; Zubova et al., 2020b; 2022a). In the middle of the last century, the basis of the fish community of Lake Imandra was made up of vendace and whitefish. Arctic char and brown trout were found everywhere in the catches (Galkin et al., 1966; Belyaeva et al., 1969; Zubova et al., 2020b). In the northern reach of Lake Imandra, Bolshaya Imandra, in the 1960s in the catches the share of whitefish ranged from 40 to 73%, Arctic char – 19-31%. The share of European smelt during this period was about 0.5% (Belyaeva et al., 1969). In the early 1970s, in the southern reach of Lake Imandra, Babinskaya Imandra, whitefish accounted for 38-57% of catches in terms of numbers, and Arctic char accounted for 34-45%. For the central reach of Lake Imandra, Yokostrovskaya Imandra, during the indicated period, the occurrence of whitefish in catches corresponded to 45% (Chizhikov et al., 1976). The intensification of global and regional industrial pollution processes over the following decades, coupled with an unfavorable hydrological regime (winter water drawdown to 3-4 m) and climate change, the cessation of artificial reproduction of whitefish in the 90s of the last century, poaching of whitefish and Arctic char in spawning grounds, unreasonable measures to regulate the fishery (temporary ban on catching European smelt) led to serious violations of the typical structure of the fish community of Lake Imandra (Moiseenko and Yakovlev, 1990; Moiseenko et al., 2002; Reshetnikov et al., 2011; Zubova et al., 2020b). At present, the share of salmon fish species has been critically reduced: the share of brown trout and Arctic char in catches is no more than 1-2% in all reaches of the Imandra (see above about co-occurrence). The number of predatory fish species (northern pike, burbot) is also extremely low (1-4% of catches). At the same time, a successful reproduction strategy in rivers, excluding the negative impact of fluctuations in the hydrological and hydrochemical regimes of Lake Imandra, sufficient supply of food resources, provide the European smelt with subdominance/ dominance in the structure of the lake community. It should be noted that the number of the species is steadily growing, despite its virtually unlimited catch during the spawning period. In addition, in recent years, active self-dispersal has been noted for smelt in river systems of the Lake Imandra basin (Terentyev et al., 2017).

Another example of significant restructuring of the fish communities can be the water bodies of the Pasvik and Tuloma river basins. The introduction of new fish species with a wide ecological valence leads to radical changes in the structure of fish communities. Thus, the introduction of the vendace brought about significant changes in the structure of the fish commu-

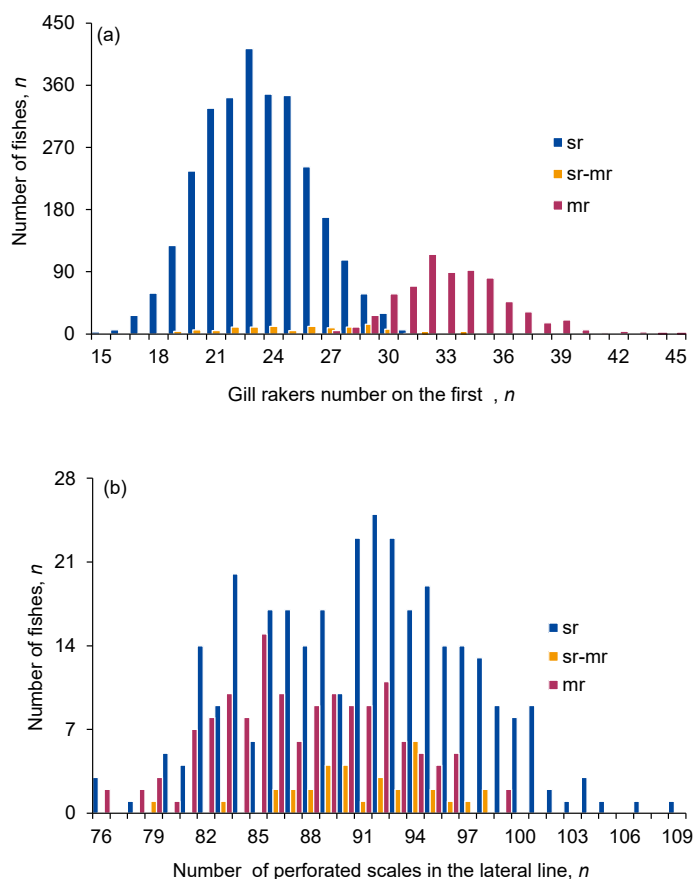


Fig.2. European whitefish *Coregonus lavaretus* distribution by the number of gill rakers on the first branchial arch, n (a), and the number of perforated scales in the lateral line, n (b), in the studied water bodies of the northeastern Fennoscandia, 2000-2024. *Sr* – sparsely rakered whitefish morph, *mr* – medium rakered whitefish morph, *sr-mr* – whitefish morph falling between the sparsely and medium rakered morphs.

nity of the Pasvik River system. The vendace, acclimated in the Finnish Lake Inari in the 1960s, from which the Pasvik River flows, is now widespread throughout the river system. A pronounced plankton feeder with a more efficient filtering apparatus, the vendace certainly wins in competition with the *mr* whitefish morph. The *mr* whitefish morph are being displaced from the pelagic zone to the profundal and littoral zones. By switching to feeding on benthic and aerial organisms, *mr* whitefish morph create competition for *sr* whitefish morph. Thus, the invasion of the vendace has an indirect negative impact on the *sr* whitefish morph too (Reshetnikov, 1980; Kashulin et al., 1999; Nilsson, 1979; Amundsen et al., 1999; Kelly et al., 2022; Zubova et al., 2022a; 2023). Currently, in the reservoirs of the upper reaches of the Pasvik River (Kajtakoski, Janiskoski, Rajakoski), a narrowing of the range of the number of whitefish gill rakers from 16-44 to 20-34 has been recorded; there is no clear bimodality in the diagrams of the distribution of whitefish by the number of gill rakers on the first brachial arch (Zubova et al., 2022a; 2023). At the same time, the number of vendace in the studied reservoirs of both the upper and lower reaches of Pasvik has decreased; its share in catches currently does not exceed 1-5% (Zubova et al., 2022a; 2023). Although

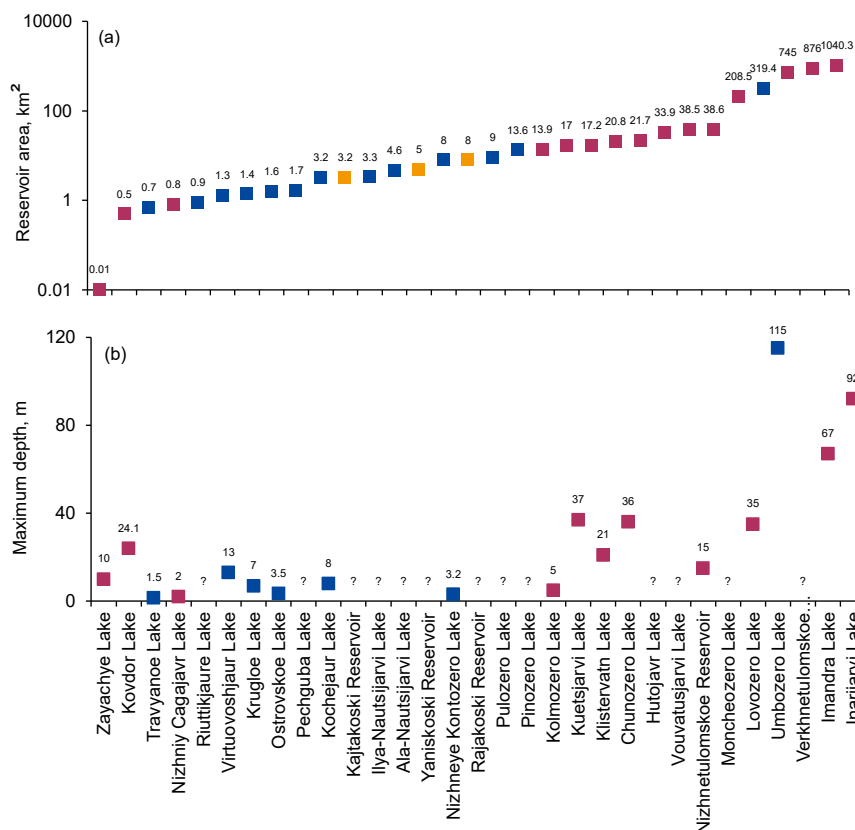


Fig.3. Distribution of the mono- (■), dimorphic (■) and intermediate (■) populations of the European whitefish *Coregonus lavaretus* by area, km² (a) and maximum depth, m (b) in the studied water bodies of the northeastern Fennoscandia, 2000-2024.

it was first recorded in Lake Kuetsjarvi (lower reaches of the Pasvik River) in 1995, its numbers in subsequent years did not grow as rapidly as was observed in the upper reaches of the Pasvik River system (Lake Vouvatusjarvi) in 1991-95 (Amundsen et al., 1999). This is most likely due to the lack of suitable conditions for spawning of the vendace in the Lake Kuetsjarvi, and its population is replenished due to the migration of fish from the Pasvik River. The decrease in the number of vendace in catches is also possibly due to the increase in the number of European perch in the Pasvik River water bodies, which began to feed on vendace.

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 Verkhnetulomskoe Reservoir (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). Currently, it is distributed throughout the Tuloma River system and in the Nizhnetulomskoye Reservoir, according to our catches, it ranks second in numbers after whitefish. In European smelt specimens from the reservoir with a length of 150-222 mm and with examined stomachs, fish – nine-spined stickleback and vendace – have a greater importance in the diet: according to index of relative importance $IR = 99.0\%$ (Zubova et al., 2024).

Thus, in the studied inland freshwater bodies of the NEF, we observe a general trend of transition from whitefish-salmon reservoirs to whitefish-perch or whitefish-smelt ones for a combination of reasons.

To summarize, we can say that these succession processes are associated with radical changes in fish habitats under the influence of global and regional factors (Ylikörkkö et al., 2015; Kashulin et al., 2018; Zubova et al., 2020b; 2022a). Due to the peculiarities of the propagation of air masses in the Northern Hemisphere of the Earth, most of the pollutants emitted into the atmosphere in industrially developed regions are transferred to the Arctic, where they are deposited and accumulate in ecosystems. Local sources of pollution also play a significant role: heavy metals are the priority pollutants of the region (Moiseenko, 1991; Kashulin et al., 1999; 2018). Climate change, which is global in nature, plays a significant role in changing living conditions in the Arctic regions, and although the general direction of such changes is ambiguous, and in some areas it can be multidirectional, there is no doubt about the imbalance of the climate system, a decrease in stability, an increase in its, in the figurative expression of Academician Yu. I. Izrael, “nervousness”. In recent years, the highest levels of manifestation of signs of global and regional transformations of climate processes, including anomalous temperature deviations against the background of a warming trend, have been recorded at high latitudes (Polyakov et al., 2002; McBean et al., 2005; ACIA, 2005; Ylikörkkö et al., 2015; Kashulin and Bekkelund, 2022; Smalås et al., 2023). Eutrophication, changes in the temperature and hydrological regimes of high-latitude the water bodies, give an advantage to spring-spawning fish species with a wider zone of ecological and physiological optimum, having a wide range of food items and capable of form-

ing intraspecific groups in the water bodies, such as, for example, European perch and European smelt (Zubova et al., 2020a; b; Sa'nchez-Herna'ndez et al., 2021).

Acknowledgements

The work was carried out within the framework of two research topics FMEZ-2025-0061 "Assessment and forecast of the state of Arctic freshwater ecosystems in the context of global warming and modern variations in anthropogenic load" and FMEZ-2024-0014 "Monitoring of natural objects in the context of climate change, specific natural geochemical landscapes, urbanization and industrial development of the Arctic".

We express special gratitude to amateur fisherman Makogonyuk S.N. for providing detailed information on the distribution of fish species in some reservoirs of the Murmansk region and to Bochkarev N.A. (ISEA SB RAS) and Kahilainen K.K. (University of Helsinki, Finland) for valuable comments made during the discussion of the results.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Agroclimatic reference book for the Murmansk region. 1961. Leningrad: Gidrometeoizdat.
- Amundsen P.-A., Staldvik F., Lukin A. et al. 1993. Ecology and heavy metal contaminations in the fish communities of the Pasvik River System. Report. Norwegian College of Fishery Science, University of Tromsø, Norway.
- Amundsen P.-A., Staldvik F., Lukin A. 1997. Heavy metal contamination in freshwater fish from the border region between Norway and Russia. *Science of the Total Environment* 201: 211–224.
- Amundsen P.-A., Staldvik F., Reshetnikov Y. et al. 1999. Invasion of vendace (*Coregonus albula*) in a subarctic watercourse. *Biological Conservation* 88: 405–413.
- 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.
- Amundsen P.-A., Knudsen R., Klemetsen A. et al. 2004. Resource competition and interactive segregation between sympatric whitefish morphs. *Annales Zoologici Fennici* 41: 301–307.
- Arctic Climate Impact Assessment. 2005. ACIA Overview report. Cambridge University Press.
- Atlas of the Murmansk Region. 1971. Moscow.
- Atlas of Freshwater Fishes of Russia: in 2 volumes. 2003. In: Reshetnikov Yu.S. (Ed.). Moscow: Nauka.
- Ålund M., Cenzer M., Bierne N. et al. 2023. Anthropogenic change and the process of speciation. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 15 (12): a041455. DOI: [10.1101/csh-perspect.a041455](https://doi.org/10.1101/csh-perspect.a041455)
- Babiy A.A. 2007. Characteristics of the Structure of the Fish Part of Communities of Large Freshwater Bodies of Eastern Fennoscandia. *Biology of Inland Waters* 2: 88–99.
- Belyaeva G.V., Chizhikov V.V., Dolnin T.V. 1969. Comprehensive Study and Protection of Lake Bolshaya Imandra. Apatity: KSC RAS.
- Berg L.S., Pravdin I.F. 1948. Fishes of the Kola Peninsula. Leningrad: Izvestiya VNIORKH.
- Bernatchez L. 2004. Ecological theory of adaptive radiation: empirical assessment from *Coregonine* fishes (*Salmoniformes*). *Evolution illuminated: salmon and their relatives*. Oxford, Oxford University Press, pp. 175–207.
- Bhat S., Amundsen P.-A., Knudsen R. et al. 2014. Speciation reversal in European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) caused by competitor invasion. *PLoS ONE* 9: e91208. DOI: [10.1371/journal.pone.0091208](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091208)
- Blain S.A., Adams C.E., Amundsen P.-A. et al. 2024. Which ecological factors influence the level of intraspecific diversity within post-glacial fishes? A case study using *Coregonus* and *Salvelinus*. *Freshwater Biology* 70 (1): 1–13. DOI: [10.1111/fwb.14357](https://doi.org/10.1111/fwb.14357)
- Bondarev O.V. 2022. Species composition of fish in Belokamennaya Bay (Kola Bay) in May and August–October 2022. Proceedings of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences. Series: Natural Sciences and Humanities 2 (3): 5–9.
- Bochkarev N.A. 2022. Whitefish of the *Coregonus lavaretus* complex (Pisces: Coregonidae) from Siberian water bodies: phylogeography and phylogeny. Abstract of PhD thesis. Doctor of Biological Sciences, Novosibirsk: Institute of Animal Taxonomy and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences.
- Bochkarev N.A., Zuikova E.I., Politov D.V. 2013. Additional Possibilities of Collection and Registration of Fish Morphological Data. Collection of Materials of the International Conference "Biology, Biotechnics of Breeding and Status of Whitefish Stocks". Tyumen: FSUE "Gosrybtsentr", pp. 32–36.
- Bøhn T., Amundsen P.-A. 1998. Effects of invading vendace (*Coregonus albula* L.) on species composition and body size in two zooplankton communities of the Pasvik River system, Northern Norway. *Journal Plankton Research* 20: 243–256. DOI: [10.1093/plankt/20.2.243](https://doi.org/10.1093/plankt/20.2.243)
- Carosi A., Lorenzoni F., Lorenzoni M. 2023. Synergistic effects of climate change and alien fish invasions in freshwater ecosystems: a review. *Fishes* 8 (486): 1–20. DOI: [10.3390/fishes8100486](https://doi.org/10.3390/fishes8100486)
- Chizhikov V.V., Vorobyeva D.G., Moiseenko T.I. et al. 1976. Final report on the topic "Comprehensive study of the Yokostrovskaya and Babinskaya Imandra and development of recommendations for the rational use of the reservoir" No. 11-72-16 in accordance with the plan of scientific research work for 1971-1976. In 2 volumes. Apatity: Publishing House of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences.
- Dauvalter V.A., Kashulin N.A. 2010. Chalcophile elements (Hg, Cd, Pb, As) in Lake Umbrozero, Murmansk region. *Water Resources* 37 (4): 461–476.
- Dauvalter V.A., Sandimirov S.S., Denisov D.B. et al. 2023. Ecological state of Lake Imandra: in 2 volumes. V. 1: Hydrological and geochemical conditions. Apatity: FRCSC RAS.
- Denisov D.B., Valkova S.A., Kashulin N.A. 2009. Modern trends in changes in the biota of freshwater ecosystems in the Murmansk region. *Bulletin of Moscow State Technical University* 12 (3): 525–538.
- Denisov D.B., Valkova S.A., Dauvalter V.A. et al. 2020. Limnological studies of the Institute of Industrial Ecology Problems of the North, Kola Science Center, Russian Academy of Sciences. Proceedings of the Kola Science Center 11 (6-19): 68–86. DOI: [10.37614/2307-5252.2020.6.19.006](https://doi.org/10.37614/2307-5252.2020.6.19.006)
- Eloranta A.P., Siwertsson A., Knudsen R. et al. 2011. Dietary plasticity of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) facilitates coexistence with competitively superior European whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Ecology of Freshwater Fish* 20 (4): 558–568. DOI: [10.1111/j.1600-0633.2011.00504.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00504.x)
- Esin E.V., Medvedev D.A., Korostelev N.B. et al. 2024. Dwarf Dolly Varden *Salvelinus malma* (Salmonidae) from Mountain Lakes of the Kamchatka subnival belt. *Journal of Ichthyology* 64 (4): 548–554. DOI: [10.1134/S0032945217040026](https://doi.org/10.1134/S0032945217040026)

- 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>
- 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, life and trade. Murmansk: PINRO: 177–193.
- Dauvalter V. A., Kashulin N. A. 2010. Chalcophile elements (Hg, Cd, Pb, As) in Lake Umbozero, Murmansk region. Water Resources 37 (4): 461–476.
- Harrod C., Mallela J., Kahilainen K.K. 2010. Phenotype-environment correlations in a putative whitefish adaptive radiation. Journal of Animal Ecology 79: 1057–1068.
- Hayden B., Harrod C., Thomas S. et al. 2021. Winter ecology of specialist and generalist morphs of European whitefish, *Coregonus lavaretus*, in subarctic northern Europe. Journal of Fish Biology 101 (2): 1–11. DOI: [10.1111/jfb.14999](https://doi.org/10.1111/jfb.14999)
- Holcik J. 1989. The freshwater fishes of Europe: general introduction to fishes. Slovakia: AULA-Verlag Wiesbaden.
- Kahilainen K., Lehtonen H., Könönen K. 2003. Consequence of habitat segregation to growth rate of two sparsely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) forms in a subarctic lake. Ecology of Freshwater Fish 12: 275–285.
- Kahilainen K.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.
- Kahilainen K., Alajärvi E., Lehtonen H. 2005. Planktivory and diet-overlap of densely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus*(L.)) in a subarctic lake. Ecology of Freshwater Fish 14: 50–58.
- 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.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., Lenton 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)
- Kashulin N.A. 1994. The response of whitefish to pollution of subarctic water bodies with heavy metals: Abstract of Cand. Sci. (Biol.). Petrozavodsk: PetrSU.
- Kashulin N.A. 2000. Ichthyological bases of bioindication of environmental pollution with heavy metals. Abstract of Cand. Sci. (Biol.). Petrozavodsk: PetrSU.
- Kashulin N.A. 2004. Fishes of small lakes of Northern Fennoscandia under conditions of aerotechnogenic pollution. Apatity: KSC RAS.
- Kashulin N.A., Lukin A.A., Amundsen P.-A. 1999. Fishes of freshwater waters of the Subarctic as bioindicators of technogenic pollution. Apatity: KSC RAS.
- Kashulin N.A., Dauvalter V.A., Kashulina T.G. et al. 2005. Anthropogenic changes in lotic ecosystems of the Murmansk region. Part 1: Kovdorsky district. Apatity: KSC RAS.
- Kashulin N.A., Dauvalter V.A., Ilyashuk B.P. et al. 2006. Modern approaches to assessing the processes of transformation of freshwater ecosystems of the North. Water resources of the European North of Russia: research results and prospects, pp. 197–218.
- Kashulin N.A., Sandimirov S.S., Dauvalter V.A. 2007. Self-purifying capacity of a technogenically transformed polar reservoir (Lake Nyudjavr, Murmansk region). Engineering Ecology 4: 45–63.
- Kashulin N.A., Dauvalter V.A., Sandimirov S.S. et al. 2008. Catalogue of lakes in the Russian, Finnish and Norwegian border area. Finland: Kopijyvä Oy, Jyväskylä. DOI: [10.13140/2.1.2990.8162](https://doi.org/10.13140/2.1.2990.8162)
- Kashulin N.A., Denisov D.B., Sandimirov S.S. et al. 2009. Anthropogenic changes in aquatic ecosystems of the Khibiny mountain range (Murmansk region). T. 2. Apatity: KSC RAS.
- Kashulin N.A., Sandimirov S.S., Dauvalter V.A. et al. 2009. Ecological catalog of lakes in the Murmansk region: the northwestern part of the Murmansk region and border areas of adjacent countries. In 2 parts. Apatity: Publishing house of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences.
- Kashulin N.A., Sandimirov S.S., Dauvalter V.A. et al. 2010. Annotated ecological catalog of lakes in the Murmansk region: the eastern part (Barents Sea basin). In 2 parts. Apatity: Publishing house of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences.
- Kashulin N.A., Sandimirov S.S., Dauvalter V.A. et al. 2012. Annotated ecological catalog of lakes in the Murmansk region: the southeastern part (White Sea basin). Part 2. Apatity: Publishing house of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences.
- Kashulin N.A., Sandimirov S.S., Dauvalter V.A. et al. 2013. Annotated ecological catalog of lakes in the Murmansk region: central and southwestern areas of the Murmansk region (the Barents and White Sea basins and the Gulf of Bothnia of the Baltic Sea). In 2 parts. Apatity: KSC RAS.
- Kashulin N.A., Dauvalter V.A., Denisov D.B. et al. 2018. Integrated studies of freshwater ecosystems of Fennoscandia. Transactions of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences. Earth Sciences and Related 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 blooming of the Arctic Lake Imandra. Biosphere 14 (2): 98–125. DOI: [10.24855/biosfera.v14i2.673](https://doi.org/10.24855/biosfera.v14i2.673)
- Kelly B., Amundsen P.-A., Power M. 2022. Trophic niche segregation among native whitefish and invasive vendace in a north Norwegian lake system. Ecology of Freshwater Fish 31: 143–153. DOI: [10.1111/eff.12620](https://doi.org/10.1111/eff.12620)
- Kitaev S.P. 2007. Fundamentals of Limnology for Hydrobiologists and Ichthyologists. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences.
- Klemetsen A., Elliott J.M., Knudsen R. et al. 2002. Evidence for genetic differences in the offspring of two sympatric morphs of Arctic charr. Journal of Fish Biology 60: 933–950.
- Knudsen R., Klemetsen A., Amundsen P.-A. et al. 2006. Incipient speciation through niche expansion: an example from the Arctic charr in a subarctic lake. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 273: 2291–2298.
- Kola Encyclopedia. 2008. In: Agarkov Yu.A. (Ed.). Apatity: KSC RAS.
- Kolyushev A.I., Kuzmichev A.P., Kurnikova T.A. et al. 1985. Materials on the Biology of Commercial Fishes of the Serebryanskoye Reservoir. Fishery Research of the Verkhnetulemskoye and Serebryanskoye Reservoirs of the Murmansk Region. Murmansk: PINRO, pp. 95–114.
- Krasovsky V.V. 2006. Features of reproduction of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in lake-river ecosystems of the Umba River (Kola Peninsula): abstract of dis. ... Cand. of Biological Sciences. Petrozavodsk: PetrSU.

- Kreps G.M., Krogius F.V. 1924. Brief characteristics of fisheries on Lake Imandra. Leningrad: Publishing house of the Murmansk Railway Administration.
- Krogius F.V. 1926. Ichthyological works on Lake Imandra. Works of the Murmansk Biological Station 2: 150–152.
- Krogius F.V. 1926. Materials on the age and growth rate of whitefish from Lake Imandra. Works of the Murmansk Biological Station 2: 77–87.
- Kryzhanovsky S.G., Disler N.N. 1949. Ecological and morphological patterns of development of carp, loach and catfish (Cyprinoidei and Siluroidei). Moscow: USSR Academy of Sciences.
- Ksenozov N.A. 1966. Ichthyofauna and fishery characteristics of Lovozero. Fishes of the Murmansk region. Habitat, life and fishery. Murmansk: PINRO, pp. 209–212.
- Laske S.M., Rosenberger A.E., Wipflid M.S. 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.
- Likens G.E. 1975. Primary productivity of inland aquatic ecosystems. Primary Productivity of the Biosphere. New York: Springer-Verlag.
- Lukin A.A., Sharova Yu.N., Prishchepa B.F. 2006. Impact of fishing on the state of whitefish *Coregonus lavaretus* L. populations in Lake Imandra. *Issues of Ichthyology* 46 (5): 383–391.
- McBean G.A., Alekseev G., Chen D. et al. 2005. Arctic climate: past and present. Arctic Climate Impacts Assessment (ACIA). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 21–60.
- Melehin A.V., Bochkarev N.A., Kashulin N.A. et al. 2021. Photo documentation of morphological data in fish. *Bulletin of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences* 2: 30–36. DOI: [10.37614/2307-5228.2021.13.1.003](https://doi.org/10.37614/2307-5228.2021.13.1.003)
- Mina M.V. 1986. Microevolution of fish: evolutionary aspects of phenetic diversity. Moscow: Nauka.
- Mitenev V.K., Karasev A.B., Ponomarev S.V. 2007. Ecological features of the parasite fauna of the Onega invader – smelt *Osmerus eperlanus* – in the Verkhnetulomskoye Reservoir (Kola Region). *Fish farming and fish industry* 1: 22–24.
- Moiseenko T.I. 1991. Acidification and pollution by heavy metals of surface waters of the Kola North. Apatity: KSC USSR Academy of Sciences.
- Moiseenko T.I. 2000. Morpho-physiological reorganizations of fish organisms under the influence of pollution (in the light of S.S. Schwartz's theory). *Ecology* 6: 463–472.
- Moiseenko T.I. 2002. Changes in the life cycle strategy of fish under the influence of chronic water pollution. *Ecology* 1, pp. 50–60.
- Moiseenko T.I., Yakovlev V.A. 1990. Anthropogenic transformations of aquatic ecosystems of the Kola North. Leningrad: Nauka.
- Moiseenko T., Mjeled M., Branchurd T. et al. 1994. Pasvik river watercourse, Barents region: Pollution impacts and ecological responses investigation in 1993. NIVA-report OR-3118. Oslo, pp. 1–87.
- Moiseenko T.I., Lukin A.A., Kudryavtseva L.P. et al. 2002. Anthropogenic modifications of the ecosystem of Lake Imandra. Moscow: Nauka.
- Nelichik V.A. 1998. Biological characteristics of smelt (*Osmerus eperlanus eperlanus* natio petrovi n. Smirnova) introduced into the Verkhnetulomskoye Reservoir. Parasites and diseases of marine and freshwater fish of the Northern Basin. Murmansk: PINRO, pp. 127–132.
- Nikolsky G.V. 1980. Species structure and variability patterns in fish. Moscow: Food industry.
- Nilsson N.-A. 1979. Food and habitat of the fish community of the offshore region of Lake Vänern, Sweden. *Rep. Inst. Freshwater Resources Drottningholm* 58: 126–129.
- Nost T., Yakovlev V., Berger H.M. et al. 1991. Impacts of pollution on freshwater communities in the border region between Russia and Norway. I. Preliminary study in 1990. Norway: NINA.
- Nost T., Lukin A., Schartau A.K. et al. 1997. Impacts of pollution on freshwater communities in the border region between Russia and Norway. III. Results of the 1990-96 monitoring programme. Norway: NINA.
- 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.
- Østbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L. et al. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times. *Molecular Ecology* 15: 3983–4001.
- Öhlund G., Bodin M., Nilsson K.A. et al. 2020. Ecological speciation in European whitefish is driven by a large-gaped predator. *Evolution Letters* 4: 243–256.
- Pethon P. 1989. Aschehougs store Fiskebok. Stockholm: Aschehoug.
- 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.N., Shcherbina Yu.F. 2012. Climatogeophysical characteristics of the Kola Arctic. *Human ecology* 5: 3–7.
- Prati S., Henriksen E.H., Knudsen R. et al. 2021. The effect of inter- and intraspecific competition on individual and population niche widths: a four-decade study on two interacting salmonids. *Oikos* 130: 1679–1691. DOI: [10.1111/oik.08375](https://doi.org/10.1111/oik.08375)
- Pravdin I.F. 1954. Whitefish of the reservoirs of the Karelo-Finnish SSR. Moscow-Leningrad: USSR Academy of Sciences.
- Pravdin I.F. 1956. On the ichthyofauna of the Kola Peninsula. Problems of hydrobiology of Karelian reservoirs. Petrozavodsk: Karelian book publishing house.
- Pravdin I.F. 1966. Guide to the study of fish. Moscow: Food industry.
- 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. 1980. Ecology and taxonomy of whitefish. Moscow: Science.
- Reshetnikov Yu.S., Popova O.A., Kashulin N.A. et al. 1999. Assessment of the well-being of the fish part of the aquatic community based on the results of morphopathological analysis of fish. *Advances in modern biology* 119 (2): 165–177.
- Reshetnikov Yu.S., Tereshchenko V.G., Lukin A.A. 2011. Dynamics of the fish part of the community in changing habitat conditions (using Lake Imandra as an example). *Fisheries* 6: 48–51.
- Reshetnikov Yu.S., Sterligova O.P., Anikeeva L.V. et al. 2020. Manifestation of unusual properties in fish in a new situation using the example of vendace *Coregonus albula* and smelt *Osmerus eperlanus*. *Questions of Ichthyology* 60 (3): 352–363. DOI: [10.31857/S0042875220030182](https://doi.org/10.31857/S0042875220030182)
- Sánchez-Hernández J., Hayden B., Harrod C. et al. 2021. Population niche breadth and individual trophic specialization 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)
- Schluter D. 1996. Ecological speciation in postglacial fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 351: 807–814.

Shaposhnikova G.Kh. 1940. Materials on the nutrition of fish in lakes Imandra and Umbozero. Materials for the study of the waters of the Kola Peninsula. Kola Research Base of the USSR Academy of Sciences 1: 219–242.

Sharova Yu.N., Lukin A.A. 2000. The reproduction system of whitefish under conditions of multifactor pollution. Ichthyology Issues 40 (4): 425–428.

Shuster B.I. 1985. Whitefish *Coregonus lavaretus* pidschian (Gmelin) of the Verkhnetulomskoye Reservoir. Fishery studies of the Verkhnetulomskoye and Serebryanskoye Reservoirs of the Murmansk Region. Murmansk: PINRO, pp. 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.

Siwertsson A., Knudsen R., Præbel K. et al. 2013. Discrete foraging niches promote ecological, phenotypic, and genetic divergence in sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Evolutionary Ecology* 27: 547–564. DOI: [10.1007/s10682-012-9607-x](https://doi.org/10.1007/s10682-012-9607-x)

Slukovskiy Z.I., Denisov D.B., Dauvalter V.A. et al. 2023. Lakes of the city of Murmansk: hydrological, hydrochemical and hydrobiological features. Apatity: FRC KSC RAS.

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)

Smirnov A.K. 2023. Zoogeographical analysis of the features of temperature preferences of fish in the European part of Russia. *Questions of Ichthyology* 63 (2): 132–143. DOI: [10.31857/S0042875223020248](https://doi.org/10.31857/S0042875223020248)

Smirnov A.F. 1977. Fishes of Lake Imandra. In: Veselov E.A. et al. (Eds.), *Fishes of the lakes of the Kola Peninsula*. Petrozavodsk, pp. 56–76.

Solokas M., Feiner Z., Chokachy R. et al. 2023. Shrinking body size and climate warming: Many freshwater salmonids do not follow the rule. *Global Change Biology* 29 (9): 2478–2492. DOI: [10.1111/gcb.16626](https://doi.org/10.1111/gcb.16626)

Surkov S.S. 1966. General characteristics of the features of the species composition of the ichthyofauna of the Murmansk region. *Fishes of the Murmansk region. Habitat, life and trade*. Murmansk: PINRO, pp. 147–151.

Terentyev P.M. 2005. Features of the dynamics of fish populations in the water bodies of the Kola North under the conditions of their aerotechnogenic pollution: abstract of dis. ... Cand. of Biological Sciences. Petrozavodsk: PetrSU.

Terentyev P.M., Kashulin N.A. 2012. Transformations of the fish part of the communities of water bodies of the Murmansk region. *Transactions of the Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences* 2: 61–100.

Terentyev P.M., Kashulin N.A., Zubova E.M. 2017. The role of the European smelt *Osmerus eperlanus* (Linnaeus) in the structure of the ichthyofauna of the Lake Imandra basin (Murmansk region). *Transactions of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences* 321 (2): 228–243. DOI: [10.31610/trudyzin/2017.321.2.228](https://doi.org/10.31610/trudyzin/2017.321.2.228)

Terentyev P.M., Zubova E.M., Kashulin N.A. et al. 2019. Features of heavy metal accumulation in fish of small lakes of the green belt of Fennoscandia (in the Murmansk region). *Transactions of the Karelian Science Centre* 5: 39–55. DOI: [10.17076/eco1083](https://doi.org/10.17076/eco1083)

Tiddy I., Schneider K., Elmer K. 2023. Environmental correlates of adaptive diversification in postglacial freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* 104 (3): 517–535. DOI: [10.1111/jfb.15621](https://doi.org/10.1111/jfb.15621)

Vladimirskaya M.I. 1951. Fishes of the lakes of the central part of the Kola Peninsula. Report of the funds of the Lapland State Nature Reserve.

Vladimirskaya M.I. 1956. Whitefish of the Lake Imandra basin. *Questions of ichthyology* 6: 136–148.

Vladimirskaya M.I. 1957. Grayling from the lakes of the northwestern part of the Lake Imandra basin. *Zoological Journal* 36 (5): 729–736.

Yakovlev B.A. 1961. Climate of the Murmansk Region. Murmansk: Book Publishing House.

Yakovlev V.A., Kashulin N.A. 2012. On the history of limnological studies in the Kola North. *Bulletin of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences* 4: 117–139.

Ylikörkkö J., Christensen G.N., Kashulin N. et al. 2015. Environmental Challenges in the Joint Border Area. Reports 41. Centre for Economic Development, Transport and the Environment for Lapland. Juvenes Print, Kokkola.

Zubova E.M. 2015. Linear growth of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) in anthropogenically modified water bodies of the European subarctic (using the Murmansk region as an example). Abstract of Cand. Sci. (Biol.). Perm: Perm State National Research University.

Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentyev P.M. 2015. Linear growth of the few-rakered whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) (*Coregonidae*) of Babinskaya Imandra (Lake Imandra). *Biology of inland waters* 1: 81–92.

Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentyev P.M. et al. 2016. Linear growth of the few-rakered whitefish *Coregonus lavaretus* (*Coregonidae*) of Lake Imandra (Murmansk Region). *Journal of Ichthyology* 56 (4): 463–473. DOI: [10.7868/S0042875216040214](https://doi.org/10.7868/S0042875216040214)

Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentyev P.M. et al. 2018. New data on the morphological features of the gill apparatus of the small- and medium-raker forms of the whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) from the largest subarctic lake. *Inland Water Biology* 4: 63–74. DOI: [10.1134/S0320965218040150](https://doi.org/10.1134/S0320965218040150)

Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentyev P.M. 2019. Biotic sympatry of the whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) from Lake Kuetsyarvi (Pasvik River system, Murmansk region). *Principles of the Ecology* 2: 29–51. DOI: [10.15393/j1.art.2019.8502](https://doi.org/10.15393/j1.art.2019.8502)

Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentyev P.M. 2020. New data on the nutrition of dominant fish species in the mountain lakes Bolshoy and Maly Vudyavr (Khibiny, Murmansk region). *Proceedings of the Fersman scientific session of the Geological Institute of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences* 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., Terentyev P.M. 2020. Modern biological characteristics of whitefish *Coregonus lavaretus*, vendace *C. albula* and European smelt *Osmerus eperlanus* from Lake Imandra. *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., Dauvalter V.A. et al. 2020. Long-term environmental monitoring in an arctic lake polluted by metals under climate change. *Environments* 7: 1–24. DOI: [10.3390/environments7050034](https://doi.org/10.3390/environments7050034)

Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentyev P.M. et al. 2021. Occurrence of fish species in the inland water of Murmansk Region (Russia). *Biodiversity Data Journal* 9 (4): 68–131. DOI: [10.3897/BDJ.9.e68131](https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e68131)

Zubova E., Kashulin N., Terentyev P. 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., Terentyev P.M. et al. 2022. Morphoecological and genetic differentiation of sympatric forms of whitefish of Lake Kuetsyarvi (Pasvik River basin, Murmansk region) *Advances in Modern Biology* 142 (5): 498–509. DOI: [10.31857/S0042132422050131](https://doi.org/10.31857/S0042132422050131)

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 (8): 126053. DOI: [10.1016/j.limno.2023.126053](https://doi.org/10.1016/j.limno.2023.126053)

Zubova E., Terentjev P., Kashulin N. et al. 2024. European whitefish *Coregonus lavaretus* of the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin, Murmansk region) and its habitat conditions. *Limnology and Freshwater Biology* 2: 58–97. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-2-58](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-2-58)

Особенности ихтиофауны пресноводных водоемов 22 бассейнов рек северо-восточной Фенноскандии (бассейны Баренцева и Белого морей, 1972-2024 гг. исследований)



Зубова Е.М.^{1*}, Кашулин Н.А.¹, Терентьев П.М.¹,
Иванченко Р.О.¹, Мелехин А.В.²

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

² Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина, Федеральный исследовательский центр Кольский научный центр Российской академии наук, Академгородок, 18а, Мурманская область, Апатиты, 184209, Россия

АННОТАЦИЯ. Обобщены данные по распределению видов рыб в 128 разнотипных пресноводных водоемах северо-восточной Фенноскандии (Мурманская область, север Карелии, северо-восток Финляндии и Норвегии) (далее СВФ), принадлежащих к 22 речным бассейнам (бассейны Баренцева и Белого морей) за временной период с 1972 по 2024 гг. Проанализированы факторы, определяющие наличие/отсутствие видов рыб. Изучены тренды изменений структуры рыбной части населения водоемов в условиях изменений окружающей среды. Представлены данные о распределении и биологических характеристиках европейского сига *Coregonus lavaretus*, который остается широко распространенным видом в разнотипных водоемах СВФ и часто формирует «ядро» их ихтиоценозов. Всего в пресноводных водоемах района исследования обитает 20 видов рыб, из них аборигенных – 16 и 4 интродуцированных. Основу нативной ихтиофауны водоемов составляет «северная» холодолюбивая группа рыб. Число видов рыб в водоеме изменяется от 1 до 18. Распределение видов рыб определяется рядом факторов, включая географию, размер водосбора и морфометрию водоема. Число видов в бассейнах средних рек растет в направлении с северо-запада на юго-восток за счет увеличения таксонов более высокого ранга (семейств и родов). В крупных и глубоководных озерах и озерных водохранилищах бассейна Белого моря обитает фактически весь спектр видов данного района исследования. Наиболее часто встречаемыми видами являются обыкновенный голец, девятиглазый колюшка, северная щука, налим, европейский окунь и европейский сиг. Установлено, что в изученных водоемах европейский сиг представлен различными симпатрическими экологическими формами. Изученные формы сига в водоемах восьми речных бассейнов СВФ имеют различия не только в строении жаберного аппарата и питании, но и в возрасте, росте и созревании рыб. Различия в структуре популяций сига наблюдаются как между водоемами различных речных бассейнов, так и внутри бассейнов этих рек. В изученных водоемах СВФ наблюдается общая тенденция перехода сигово-лососевых водоемов к сигово-окуневым или сигово-корюшковым. Эти сукцессионные процессы связаны с изменениями условий обитания рыб под воздействием глобальных и региональных факторов: климатические изменения, изменение гидрологического режима, техногенное загрязнение, эвтрофирование, вселение чужеродных видов.

Ключевые слова: ихтиофауна, европейский сиг *Coregonus lavaretus*, биологические характеристики, сукцессии, пресноводные водоемы, Фенноскандия

Для цитирования: Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М., Иванченко Р.О., Мелехин А.В. Особенности ихтиофауны пресноводных водоемов 22 бассейнов рек северо-восточной Фенноскандии (бассейны Баренцева и Белого морей, 1972-2024 гг. исследований) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 4. - С. 312-361. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-4-312

1. Введение

Несмотря на продолжительные и многочисленные ихтиологические исследования водоемов СВФ, начавшиеся еще в 20-х годах XX века (Яковлев и Кашулин, 2012), в настоящее время нет четкого представления о распределении видов, факторах и механизмах формирования структуры рыбной части

населения разнообразных водоемов этого арктического района. Ситуация усугубляется быстрыми перестройками пресноводных экосистем под воздействием как глобальных, так и региональных факторов (Моисеенко и Яковлев, 1990; Моисеенко, 1991; 2000; 2002; Nost et al., 1991; 1997; Moiseenko et al., 1994; Amundsen et al., 1997; 1999; Кашулин и др., 1999; 2005; 2007; 2009а; 2010; Шарова и Лукин,

*Автор для переписки.

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

Поступила: 07 марта 2025; **Принята:** 16 июня 2025;

Опубликована online: 31 августа 2025

© Автор(ы) 2025. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



2000; Кашулин, 2004; Терентьев, 2005; Лукин и др., 2006; Решетников и др., 2011; 2020; Терентьев и Кашулин, 2012; Зубова и др., 2015; 2016; 2018; 2019; 2020б; в; Ylikörkkö et al., 2015; Терентьев и др., 2017; 2019; Денисов и др., 2020; Zubova et al., 2020 и др.). Рыбы в силу биологических особенностей являются удобными объектами изучения процессов трансформации водоемов, позволяющие установить неблагоприятные эффекты всего комплекса различных воздействий, включая и воздействие на другие компоненты водной экосистемы (Моисеенко, 1991; Кашулин, 1994; 2000; 2004; Кашулин и др., 1999; 2006; Решетников и др., 1999; Денисов и др., 2009; Ylikörkkö et al., 2015).

Ихтиофауна водоемов СВФ представлена относительно небольшим числом видов, компенсируемым разнообразием их экологических форм. Это позволяет популяциям наиболее полно использовать доступные ресурсы и обеспечивает устойчивость арктических пресноводных экосистем в целом (Решетников, 1980).

В данной работе мы проанализировали встречаемость и наличие видов рыб во внутренних водоемах СВФ. Это один из наиболее индустриально-развитых и урбанизированных районов Европейского Севера. Только на территории Мурманской области 105593 озер с площадью более 0.01 км² (из них 15712 сточные) и около 20 крупных водохранилищ. Площадь озер составляет 9179 км². СВФ характеризуется чрезвычайным разнообразием природных условий, определяемых как естественными, так и антропогенными факторами, модифицирующими условия обитания (изменение гидрологического режима, техногенное загрязнение, эвтрофикация, инвазии новых видов и др.) (Моисеенко и Яковлев,

1990; Кашулин и др., 1999; 2007; 2009а; 2010; Моисеенко и др., 2002; Даувальтер и др., 2023). Это обуславливает различия в микроэволюции локальных популяций европейского сига (Zubova et al., 2022a).

Целью настоящей работы является обобщение данных о распределении видов рыб во внутренних водоемах СВФ, анализ факторов, определяющих их наличие/отсутствие. Также мы выделяем ключевые пробелы в данных, накопленных за всю историю ихтиологических исследований в регионе, в том числе по биологии европейского сига и параметрам среды обитания. Изучение современного разнообразия, распределения и биологических особенностей видов рыб в разнотипных водоемах СВФ позволит проследить основные направления адаптивных реакций популяций рыб на многообразие природных условий обитания, а также их изменения под воздействием глобальных и региональных факторов. Полученные результаты послужат научной основой для оценки современного состояния пресноводных экосистем Арктики и прогноза их изменений при различных сценариях изменений окружающей среды.

2. Материал и методы

2.1. Общая характеристика района исследования

В СВФ мы включили всю Мурманскую область, а так же данные по тем водоемам, которые относятся к речным бассейнам, расположенным как на территории Мурманской области, так и сопредельных территориях Республики Карелии, Финляндии и Норвегии (Рис. 1).

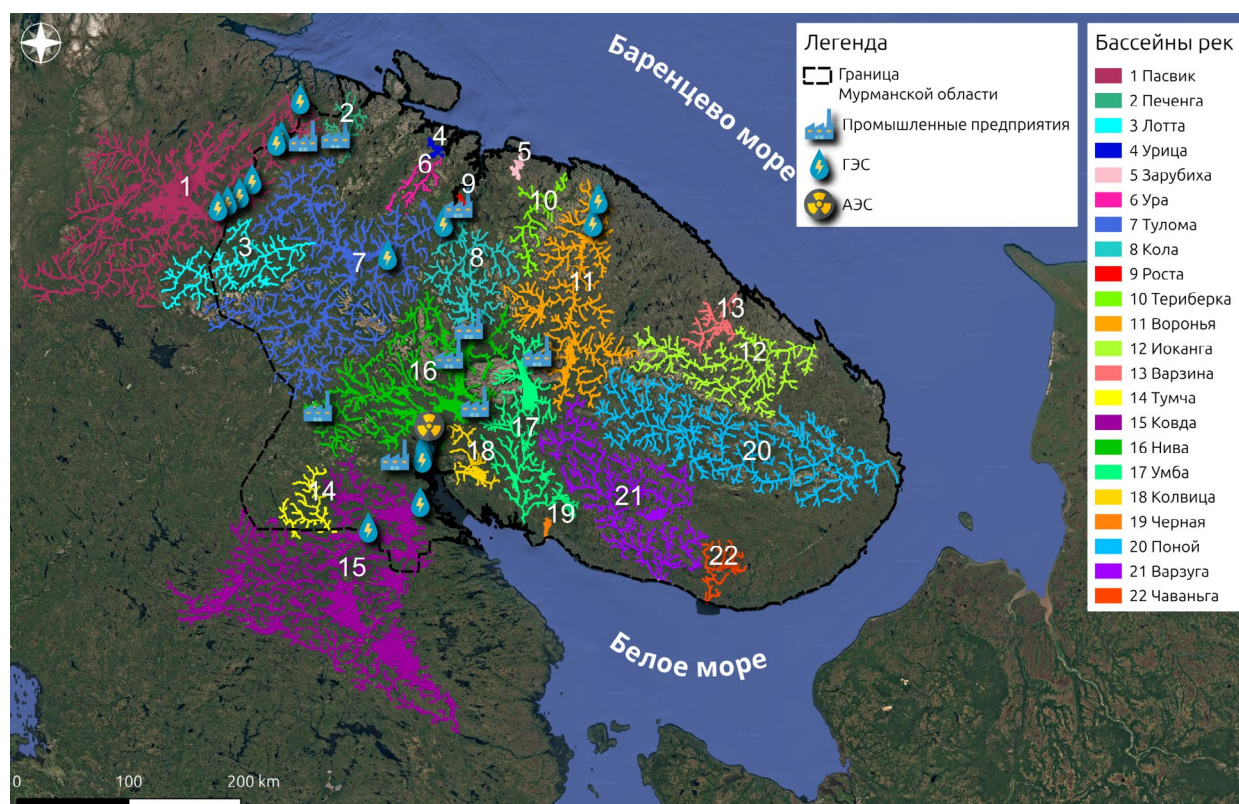


Рис.1. Карта-схема бассейнов рек северо-восточной Фенноскандии с исследованной ихтиофауной, 1972-2024 гг.

Около 60% СВФ занимает Кольский полуостров (его площадь 100 000 км²). Большая часть района исследования расположена за Северным полярным кругом в пределах южной тундры, лесотундры и северной тайги. На северо-востоке Кольского полуострова развиты многолетнемерзлые породы. Омывается Белым и Баренцевым морями. Протяженность 720 км с запада на восток и 520 км – с севера на юг (Рис. 1) (Кольская..., 2008).

В данной работе проанализировано 128 водоемов различного происхождения и морфологии, входящих в 22 озерно-речные системы СВФ и относящихся к бассейнам Баренцева и Белого морей (Таблица 1, Рис. 1). Водоемы бассейна Балтийского моря в данной работе не рассматривались.

В бассейне Баренцева моря была изучена ихтиофауна 62 водоемов, принадлежащих к 13 бассейнам рек (Таблица 1, Рис. 1): Пасвик ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 18300 \text{ км}^2$), Печенга ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 1820 \text{ км}^2$), Лотта ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 7980 \text{ км}^2$), Урица ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 107 \text{ км}^2$), Зарубиха ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 176 \text{ км}^2$), Ура ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 176 \text{ км}^2$), Тулома ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 21500 \text{ км}^2$), Кола ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 3850 \text{ км}^2$), Роста, Териберка ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 2230 \text{ км}^2$), Воронья ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 9940 \text{ км}^2$), Иоканга ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 6020 \text{ км}^2$) и Варзина ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 1450 \text{ км}^2$). Большая часть (77%) изученных водоемов этих бассейнов рек относится к естественным маленьким, малым и средним по площади ($S_{\text{водоема}}$ варьирует от 0.01 до 94.4 км²) озерам ледникового происхождения (Таблица 1) (Китаев, 2007; Kashulin et al., 2008; Кашулин и др., 2009б; 2010; 2013). По содержанию общего фосфора и азота в воде среди озер встречаются как ультраолиготрофные, так и мезотрофные с признаками эвтрофикации водоемы (Likens, 1975). Последние (оз. Куэтсьярви в системе р. Пасвик, оз. Хаукилампи в системе р. Печенга, оз. Пулозеро в системе р. Кола и оз. Семеновское в черте г. Мурманск) являются антропогенно-модифицированными водоемами, подвергающимися влиянию производств (цветная металлургия – ОАО «Североникель», предприятия теплоэнергетики) и/или хозяйственно-бытовых сточных вод (Кашулин и др., 2009б; Zubova et al., 2020; Слуковский и др., 2023). К 23% оставшимся водоемам относятся большие по площади оз. Ловозеро и озерные водохранилища Инариярви и Верхнетуломское ($S_{\text{водоема}}$ составляет 208.5-1040.3 км²), средние и малые ($S_{\text{водоема}}$ варьирует от 3.2 до 38.5 км²) русловые водохранилища Нижнетуломское, Кайтакоски, Янискоски, Раякоски и малые ($S_{\text{водосборного бассейна}}$ составляет 509-1450 км²) реки Кица, Цага, Юнка, Эльвань, Варзина (Таблица 1) (Китаев, 2007). Малые русловые водохранилища по биогенным элементам относятся к ультра-олиготрофным водоемам (Zubova et al., 2021; 2023). В Нижнетуломском водохранилище наблюдаются процессы эвтрофикации, сопровождающийся развитием цианопрокариот в составе сообществ фитопланктона, в том числе и потенциально токсичных видов. Источниками биогенных элементов здесь являются садковые хозяйства по выращиванию радужной форели *Oncorhynchus mykiss*. 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 (Zubova et al., 2024).

В бассейне Белого моря была изучена ихтиофауна 66 водоемов, принадлежащих к 9 бассейнам рек (Таблица 1, Рис. 1): Тумча ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 5240 \text{ км}^2$), Ковда ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 26100 \text{ км}^2$), Нива ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 12830 \text{ км}^2$), Умба ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 1310 \text{ км}^2$), Колвица ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 6250 \text{ км}^2$), Черная ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 141 \text{ км}^2$), Поной ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 15500 \text{ км}^2$), Варзуга ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 9840 \text{ км}^2$) и Чаваньга ($S_{\text{водосборного бассейна}} = 1210 \text{ км}^2$). 73% из этих водоемов – это тоже маленькие, малые и средние по площади ($S_{\text{водоема}}$ от 0.01 до 98.6 км²) озера ледникового происхождения (Китаев, 2007; Кашулин и др., 2012; 2013). По содержанию биогенных элементов в воде среди исследованных озер встречаются как ультра-олиготрофные, так и мезотрофные-гиперэвтрофные водоемы (Likens, 1975). Здесь можно выделить озера Нюдъявр (самый загрязненный водоем в СВФ), Большой Вудъявр и Ковдор в бассейне р. Нива, которые подвергаются антропогенному влиянию со стороны предприятий горнодобывающей (АО «Апатит») и металлургической (цветная металлургия – ОАО «Североникель», черная металлургия – ОАО «Ковдорский ГОК») промышленности (Кашулин и др., 2013; Дауальтер и др., 2023). В бассейнах рек Нива и Умба также были исследованы самые крупные по площади озера Мурманской области с очень большой максимальной глубиной (более 50 м) – Имандра ($S_{\text{водоема}} = 876 \text{ км}^2$ с максимальной глубиной 67 м) и Умбозеро ($S_{\text{водоема}} = 319.4 \text{ км}^2$ с максимальной глубиной 115 м) (Таблица 1, Рис. 1). Это водоемы тектонико-ледникового происхождения (Моисеенко и др., 2002; Китаев, 2007). С 1934 г. оз. Имандра является большим озерным водохранилищем и подвергается разнообразному антропогенному воздействию (Моисеенко и др., 2002; Дауальтер и др., 2023). Среди основных производств на водосборной территории озера выделяются следующие: горнодобывающая промышленность (АО «Апатит»); металлургическая промышленность (цветная металлургия – ОАО «Североникель», черная металлургия – ОАО «Олкон» и ОАО «Ковдорский ГОК»); энергетический комплекс (каскад Нивских ГЭС, Кольская АЭС, Апатитская ТЭЦ); муниципальные стоки городов Оленегорск, Мончегорск, Кировск и Апатиты (Дауальтер и др., 2023). Оз. Умбозеро также подвергается антропогенному влиянию, а именно северо-восточная (шахтные воды и стоки промышленной площадки Ловозерского ГОКа) и юго-западная (рудничные воды ОАО «Апатит» и АО «СЗФК», хозяйственно-бытовые стоки п. Коашва) части (Дауальтер и Кашулин, 2010). Также были исследованы малые и средние реки (диапазон $S_{\text{водосборного бассейна}}$ составляет 254-4260 км²) (Китаев, 2007) в бассейне р. Нива (Куна, Куреньга, Пиренга – впадают

Таблица 1. Некоторые морфометрические параметры и характеристики ихтиофауны исследованных пресноводных водоемов северо-восточной Фенноскандии, 1972-2024 гг.

Бассейна моря	Бассейна реки	Исследованный водоем	Координаты (WGS84)	Тип водоема*	Озера				Реки					Всего видов рыб (n)	Доминантный/субдоминантный вид**	Наличие (+), отсутствие (-) сига/форма сига ***	Период исследования (годы)
					Высота над уровнем моря (м)	Площадь водоема (км²)	Максимальная глубина (м)	Средняя глубина (м)	Высота над уровнем моря (исток/устье), (м)	Площадь водосборного бассейна (км²)	Длина (км)	Расход воды, (м³/с)	Возможность свободной миграции рыб				
Баренцево	Пасвик	-	-	-	-	-	-	-	118/ 0	18300	117	177.4	нет	11	-	+ / sr, mg, sr-mg	-
		оз. Тоартесьяр	68.830 N, 28.865 E	Ест.	195	0.6	5.0	-	-	-	-	-	-	5	окунь/ -	-/ -	2013
		оз. Риуттикяуре	68.712 N, 28.781 E	Ест.	190	0.9	-	-	-	-	-	-	-	6	окунь/ сиг	+ / sr	2013
		оз. Виртуовошъяур	68.767 N, 28.812 E	Ест.	182	1.3	13.0	2.5	-	-	-	-	-	7	окунь/ сиг	+ / sr	2005, 2007, 2013
		оз. Шуонияур	69.234 N, 29.982 E	Ест.	180	11.3	10.0	-	-	-	-	-	-	7	окунь/ голец	-/ -	2005, 2012, 2013, 2022, 2023, 2024
		оз. Кантоярви	68.996 N, 28.656 E	Ест.	168	0.4	5.0	-	-	-	-	-	-	6	сиг/ окунь	+ / ?	2005
		оз. Суоваселькярви	68.951 N, 28.445 E	Ест.	168	0.4	2.7	-	-	-	-	-	-	6	окунь/ сиг	+ / ?	2006
		оз. Кескимайнен Айттоярви	69.426 N, 28.958 E	Ест.	164	0.6	5.0	-	-	-	-	-	-	7	сиг/ окунь	+ / ?	2005
		оз. Ала-Наутсиярви	68.832 N, 28.988 E	Ест.	159	4.6	-	-	-	-	-	-	-	7	сиг/ окунь	+ / sr	2012
		оз. Иля-Наутсиярви	68.826 N, 29.107 E	Ест.	154	3.3	-	-	-	-	-	-	-	7	окунь/ сиг	+ / sr	2013
		оз. Меллаломпола	69.318 N, 28.893 E	Ест.	150	2.3	12.5	-	-	-	-	-	-	8	сиг/ хариус	+ / ?	2005
		оз. Инариярви	69.134 N, 22.835 E	Иск.	118	1040.3	92.0	15.0	-	-	-	-	-	10	сиг/ окунь	+ / sr, mg	2004
		водохранилище Кайтакоски	68.927 N, 28.526 E	Иск.	118	3.2	10.0	4.0	-	-	-	-	-	8	окунь/ сиг	+ / sr-mg	2019
		водохранилище Янискоски	68.969 N, 28.751 E	Иск.	110	5.0	21.5	-	-	-	-	-	-	9	сиг/ кумжа	+ / sr-mg	2002, 2019, 2021
		водохранилище Раякоски	69.021 N, 28.956 E	Иск.	90	8.0	20.0	-	-	-	-	-	-	9	сиг/ окунь	+ / sr-mg	2002, 2004, 2012, 2013, 2021
		оз. Рюсянъярви	69.545 N, 30.395E	Ест.	99	2.0	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-/ -	1998
		оз. Пороярви	69.330 N, 29.788 E	Ест.	71	4.3	11.5	-	-	-	-	-	-	8	-	+ / ?	1989, 2004

Бассейна моря	Бассейна реки	Исследовательский водоем	Координаты (WGS84)	Тип водоема*	Озера				Реки					Всего видов рыб (n)	Доминантный/субдоминантный вид**	Наличие (+), отсутствие (-) сига/форма сига ***	Период исследования (годы)
					Высота над уровнем моря (м)	Площадь водоема (км²)	Максимальная глубина (м)	Средняя глубина (м)	Высота над уровнем моря (исток/устье), (м)	Площадь водосборного бассейна (км²)	Длина (км)	Расход воды, (м³/с)	Возможность свободной миграции рыб				
Баренцево		водохранилище Хевоскоски	69.092 N, 29.219 E	Иск.	70	9.5	-	-	-	-	-	-	-	8	сиг/ окунь	+ / ?	2002
		оз. Каскамарви	69.274 N, 29.431 E	Ест.	69	2.4	13	-	-	-	-	-	-	8	-	+ / ?	2002, 2004
		оз. Вууватусъярви	69.281 N, 29.276 E	Ест.	52	33.9	-	-	-	-	-	-	-	8	сиг/ окунь	+ / sr, mtr	2002, 2003, 2004, 2005
		оз. Куэтъярви	69.439 N, 30.179 E	Ест.	21	17.0	37.0	-	-	-	-	-	-	9	сиг/ окунь	+ / sr, mtr	1990, 1991, 1992, 1998, 2004, 2005, 2009, 2012, 2013, 2015, 2020, 2022, 2023, 2024
		оз. Клитерватн	69.554 N, 30.112 E	Иск.	21	17.2	21.0	-	-	-	-	-	-	10	сиг/ окунь	+ / sr, mtr	2002, 2003, 2004, 2005, 2008, 2012
	Печенга	-	-	-	-	-	-	-	118/ 0	1820	101	-	есть	11	-	+ / ?	-
		оз. Сариярви	69.632N, 31.153E	Ест.	318	0.1	2.0	-	-	-	-	-	-	3	-	- / -	2004, 2005
		оз. Светлое	69.199 N, 30.163 E	Ест.	226	4.0	5.5	5.5	-	-	-	-	-	5	кумжа/ щука	- / -	2023
		оз. Тайменьярви	69.460N, 30.646E	Ест.	201	0.1	1.5	-	-	-	-	-	-	4	щука/ -	- / -	2022
		оз. Пикку-Хейняярви	69.390 N, 31.212 E	Ест.	191	0.3	11.0	-	-	-	-	-	-	4	кумжа/ -	- / -	2024
Лотта		оз. Маярви	69.479 N, 30.612 E	Ест.	180	0.3	-	-	-	-	-	-	-	6	-	- / -	2002
		оз. Палойярви	69.462N, 30.775E	Ест.	156	2.8	5.0	-	-	-	-	-	-	6	-	+ / ?	1990, 2007
		оз. Хауклампи	69.433 N, 30.785E	Ест.	150	0.3	2.0	2.0	-	-	-	-	-	3	щука/ -	- / -	2023, 2024
		оз. Кянтеярви	69.662N, 31.350E	Ест.	66	0.4	15.5	-	-	-	-	-	-	5	-	- / -	2004
		оз. Нясюкъярви	69.575N, 31.053E	Ест.	66	9.5	7.0	-	-	-	-	-	-	8	-	+ / ?	2004
		-	-	-	-	-	-	-	-	7980	235	-	есть	9	-	+ / sr	-
		оз. Ала-Аккаярви	68.974 N, 30.104 E	Ест.	155	19.9	15.0	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	1995, 2007

Бассейна моря	Бассейна реки	Исследованный водоем	Координаты (WGS84)	Тип водоема*	Озера				Реки					Всего видов рыб (n)	Доминантный/субдоминантный вид**	Наличие (+), отсутствие (-) сига/форма сига ***	Период исследования (годы)
					Высота над уровнем моря (м)	Площадь водоема (км²)	Максимальная глубина (м)	Средняя глубина (м)	Высота над уровнем моря (исток/устье), (м)	Площадь водосборного бассейна (км²)	Длина (км)	Расход воды, (м³/с)	Возможность свободной миграции рыб				
Урица		оз. Кочееур	68.595 N, 28.684 E	Ест.	133	3.2	8.0	3.5	-	-	-	-	-	9	сиг/ окунь	+ / sr	2002, 2005, 2007, 2009, 2010
					-	-	-	-	118/ 0	107	18	-	есть	5	-	-/-	-
					85	8.9	28.0	12.0	-	-	-	-	-	5	голец/ -	-/-	2007
					22	-	-	-	-	-	-	-	-	5	голец/ кумжа	-/-	2007
Зарубиха		оз. Долгое	69.222 N, 34.218 E	Ест.	-	-	-	-	226.8/ 0	176	26	-	есть	5	-	-/-	-
					135	0.7	3.5	-	-	-	-	-	-	5	кумжа/ голец	-/-	2008
Ура		оз. Няльяр	69.123 N, 32.211 E	Ест.	-	-	-	-	-/0	1030	36	-	есть	7	-	+ / ?	-
					141	17.0	-	-	-	-	-	-	-	7	-	+ / ?	2024
Тулома		оз. Хутояр	68.927 N, 30.492 E	Ест.	-	-	-	-	-/0	21500	64	241.0	нет	14	-	+ / sr, mg	-
					154	21.7	-	-	-	-	-	-	-	7	окунь/ сиг	+ / sr, mg	2022, 2023
					80	745.0	-	15.0	-	-	-	-	-	11	-	+ / sr, mg	1985
					18	38.5	20.0	-	-	-	-	-	-	13	сиг/ корюшка	+ / sr, mg	2018, 2019, 2020, 2021, 2022
Кола		оз. Пулозеро	68.830 N, 32.820 E	Иск.	-	-	-	-	-/0	21500	64	241.0	-	11	сиг/ корюшка	+ / sr	2020, 2021, 2022
					-	-	-	-	140/ 0	3850	83	44.0	есть	12	-	+ / sr	-
					164	12.2	-	-	-	-	-	-	-	10	сиг/ окунь	+ / ?	2010, 2018
					141	66.3	29.0	-	-	-	-	-	-	11	сиг/ корюшка	+ / ?	2010, 2018
		оз. Пулозеро	68.406 N, 33.324 E	Ест.	141	9.0	-	-	-	-	-	-	-	11	окунь/ сиг	+ / sr	2022, 2023
					-	-	-	-	405/ 82	1160	16.3	-	-	7	сиг/ кумжа	+ / ?	2008, 2017

Бассейна моря	Бассейна реки	Исследованный водоем	Координаты (WGS84)	Тип водоема*	Озера				Реки					Всего видов рыб (n)	Доминантный/субдоминантный вид**	Наличие (+), отсутствие (-) сига/форма сига ***	Период исследования (годы)
					Высота над уровнем моря (м)	Площадь водоема (км²)	Максимальная глубина (м)	Средняя глубина (м)	Высота над уровнем моря (м)	Площадь водосборного бассейна (км²)	Длина (км)	Расход воды, (м³/с)	Возможность свободной миграции рыб				
Роста		-	68.975 N, 33.160 E	Иск.	-	-	-	-	115/0	-	12	-	нет	6	-	-/-	-
					62	1.3	-	-	-	-	-	-	-	6	кумжа/ряпушка	-/-	2020, 2021
озера г. Мурманск		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
					99	0.1	5.6	2.3	-	-	-	-	-	4	окунь/-	-/-	2020
					98	0.2	11.3	2.4	-	-	-	-	-	5	щука/окунь	-/-	2020
					128	0.01	3.9	-	-	-	-	-	-	4	окунь/-	-/-	2021
					111	0.2	23.5	7.7	-	-	-	-	-	4	окунь/-	-/-	2021
Териберка		-	-	-	-	-	-	-	205.3/0	2230	127	-	есть	4	-	-/-	-
					54	-	-	-	-	-	-	-	-	4	голец/-	-/-	2008
Воронья		-	-	-	-	-	-	-	153.5/0	9940	155	115.0	нет	12	-	+ / sr, mg	-
					189	11.6	-	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	2007, 2018
					176	0.7	3.0	-	-	-	-	-	-	5	окунь/-	-/-	2007, 2021
					173	0.1	7.0	-	-	-	-	-	-	6	окунь/ сиг	+ / ?	2007
					172	0.1	2.0	-	-	-	-	-	-	5	сиг/ окунь	+ / ?	2007
					171	0.8	2.0	-	-	-	-	-	-	7	сиг/ щука	+ / sr, mg	2007, 2021
					153	208.5	35.0	5.7	-	-	-	-	-	12	сиг/-	+ / sr, mg	1984, 2010, 2023
					-	-	-	-	629/153	509	45	5.7	-	8	сиг/ хариус	+ / ?	2008, 2013

Бассейна моря	Бассейна реки	Исследованный водоем	Координаты (WGS84)	Тип водоема*	Озера				Реки					Всего видов рыб (n)	Доминантный/субдоминантный вид**	Наличие (+), отсутствие (-) сига/форма сига ***	Период исследования (годы)
					Высота над уровнем моря (м)	Площадь водоема (км²)	Максимальная глубина (м)	Средняя глубина (м)	Высота над уровнем моря (исток/устье), (м)	Площадь водосборного бассейна (км²)	Длина (км)	Расход воды, (м³/с)	Возможность свободной миграции рыб				
Баренцево	Иоканга	-	-	-	-	-	-	-	0/ 153	6020	203	175.0	есть	8	-	+ / sr, mg	-
	оз. Колмозеро	67.969 N, 36.919 E	Ест.	Ест.	216	13.9	5.0	-	-	-	-	-	-	8	сиг/ щука	+ / sr, mg	2023
	р. Юнка	67.973 N, 36.965 E	Ест.	Ест.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	сиг/ щука	+ / sr, mg	2023
	р. Эльвань	67.977 N, 37.183 E	Ест.	Ест.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	- / -	2023
	Варзина	-	-	-	-	-	-	-	220.4/ 0	1450	32	-	есть	9	-	- / -	-
Белое	оз. Енозеро	68.101 N, 37.954 E	Ест.	Ест.	220	94.4	36.0	-	-	-	-	-	-	9	-	- / -	1989
	р. Варзина	68.279 N, 38.135 E	Ест.	Ест.	-	-	-	-	220.4/ 0	1450	32	-	-	4	голец/ кумжа	- / -	1991, 1992
	Тумча	-	-	-	-	-	-	-	- / 72	5240	16	50.0	есть	5	-	- / -	-
	р. Кутсайоки	66.739 N, 30.168 E	Ест.	Ест.	-	-	-	-	198/ -	1350	44	25.0	-	5	-	-	2019
	р. Кутуйоки	66.957 N, 30.411 E	Ест.	Ест.	-	-	-	-	- / 132	209	27	-	-	5	-	-	2021
Белое	Ковда	-	-	-	-	-	-	-	109.5/ 0	26100	233	276.0	есть	5	-	- / -	-
	р. Верман	67.022 N, 30.802 E	Ест.	Ест.	-	-	-	-	-	291	-	0.7	-	5	-	- / -	2019, 2021
	Нива	-	-	-	-	-	-	-	127/ 0	12830	36	164.0	нет	18	-	+ / sr, mg	-
	оз. Малый Вудъявр	67.667 N, 33.621 E	Ест.	Ест.	357	0.6	10.6	-	-	-	-	-	-	3	голец/ -	- / -	2006, 2010, 2015, 2019, 2022
	оз. Большой Вудъявр	67.632 N, 33.671 E	Ест.	Ест.	313	3.5	38.6	-	-	-	-	-	-	4	корюшка/ голец	- / -	2005, 2006, 2007, 2014, 2015, 2018, 2019, 2021, 2022
Белое	оз. Ковдор	67.553 N, 30.485 E	Ест.	Ест.	211	0.5	24.1	-	-	-	-	-	-	7	ряпушка/ сиг	+ / sr, mg	2001, 2003, 2004, 2008
	оз. Пайкунъявр	67.851 N, 33.671 E	Ест.	Ест.	208	1.4	19.0	-	-	-	-	-	-	8	голец/ -	+ / ?	2010
	оз. Щучье	67.838 N, 33.673 E	Ест.	Ест.	208	0.3	2.0	-	-	-	-	-	-	7	окунь/ кумжа, голец	+ / ?	2010
Белое	оз. Узкое	68.110 N, 33.131 E	Ест.	Ест.	195	-	-	-	-	-	-	-	-	2	щука/ -	- / -	2018, 2020, 2024

Бассейна моря	Бассейна реки	Исследованный водоем	Координаты (WGS84)	Тип водоема*	Озера				Реки					Всего видов рыб (n)	Доминантный/субдоминантный вид**	Наличие (+), отсутствие (-) сига/форма сига ***	Период исследования (годы)
					Высота над уровнем моря (м)	Площадь водоема (км²)	Максимальная глубина (м)	Средняя глубина (м)	Высота над уровнем моря (исток/устье), (м)	Площадь водосборного бассейна (км²)	Длина (км)	Расход воды, (м³/с)	Возможность свободной миграции рыб				
Белое		оз. Кумужье	67.825 N, 32.569 E	Ест.	187	0.3	-	-	-	-	-	-	-	3	кумужа/налим	-/-	2016
		оз. Старое	68.042 N, 33.170 E	Ест.	181	-	-	-	-	-	-	-	-	1	сиг/-	+/?	2010
		оз. Травяное	67.904 N, 33.621 E	Ест.	179	0.7	1.5	-	-	-	-	-	-	8	-	+ / sr	2010
		оз. Заячье	68.082 N, 33.443 E	Ест.	175	0.01	10.0	5.5	-	-	-	-	-	6	сиг/ щука, налим	+ / sr, mtr	2020, 2022, 2024
		оз. Ельяр	67.671 N, 32.652 E	Ест.	162	1.2	20.0	-	-	-	-	-	-	6	-	-/-	2001
		оз. Печозеро	68.365 N, 37.710 E	Ест.	149	5.8	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+/?	2018
		оз. Пермусозеро	68.166 N, 33.357 E	Ест.	142	24.2	12.5	-	-	-	-	-	-	10	-	+/?	2010
		оз. Верхняя Пиренга	67.612 N, E 31.821	Иск.	137	88.8	-	-	-	-	-	-	-	12	-	+/?	1982
		оз. Нижняя Пиренга	67.643 N, 32.111 E	Иск.	137	72.2	-	-	-	-	-	-	-	12	сиг/ голец	+/?	1981, 1982, 1983, 2004
		оз. Нижнее Чалмозеро	67.657 N, 31.463 E	Ест.	137	20.3	19.0	-	-	-	-	-	-	10	сиг/ хариус	+/?	2008
		оз. Охтозеро	67.681 N, 32.252 E	Ест.	137	10.5	45.0	-	-	-	-	-	-	11	-	+/?	2000
		оз. Островское	67.815 N, 32.691 E	Ест.	132	1.6	3.5	-	-	-	-	-	-	4	сиг/ хариус	+ / sr	2022
		оз. Мончезеро	68.022 N, 32.780 E	Ест.	131	38.6	-	-	-	-	-	-	-	7	окунь/ сиг	+ / sr, mtr	2022, 2023
		оз. Круглое	68.096 N, 33.304 E	Ест.	131	1.4	7.0	-	-	-	-	-	-	4	сиг/ окунь	+ / sr	2010
		оз. Чунозеро	67.663 N, 32.632 E	Ест.	129	20.8	36.0	-	-	-	-	-	-	12	сиг/ кумжа	+ / sr, mtr	2000, 2001
		оз. Нюдяяр	67.924 N, 32.887 E	Ест.	128	2.7	3.0	2.0	-	-	-	-	-	1	ряпушка/-	-/-	2016
		оз. Печуга	68.010 N, 33.434 E	Ест.	127	1.7	-	-	-	-	-	-	-	8	окунь, корюшка/ сиг	+ / sr	2022

Бассейна моря	Бассейна реки	Исследованный водоем	Координаты (WGS84)	Тип водоема*	Озера				Реки					Всего видов рыб (n)	Доминантный/субдоминантный вид**	Наличие (+), отсутствие (-) сига/форма сига ***	Период исследования (годы)
					Высота над уровнем моря (м)	Площадь водоема (км²)	Максимальная глубина (м)	Средняя глубина (м)	Высота над уровнем моря (исток/устье), (м)	Площадь водосборного бассейна (км²)	Длина (км)	Расход воды, (м³/с)	Возможность свободной миграции рыб				
Белое		оз. Имандра	67.552 N, 33.028 E	Иск.	127	876.0	67.0	16.0	-	-	-	-	-	18	сиг/корюшка, ряпушка	+ / sr, mg	1972, 1973, 1975, 1976, 1978, 1979, 1980, 1981, 1983, 1984, 1985, 1986, ежегодно с 2009 по 2024
		оз. Пинозеро	67.326 N, 32.526 E	Иск.	114	13.6	-	-	-	-	-	-	-	6	-	+ / sr	2023
		р. Куна	67.904 N, 33.435 E	Ест.	-	-	-	-	- / 127	341	-	-	-	7	-	+ / ?	2010
		р. Куреньга	68.090 N, 33.326 E	Ест.	-	-	-	-	142 / 127	524	-	-	-	4	-	+ / sr, mg	2018
		р. Пиренга	67.552 N, 32.332 E	Ест.	-	-	-	-	137 / 127	4260	-	-	-	6	-	+ / ?	2014
		р. Нива	67.375 N, 32.522 E	Иск.	-	-	-	-	127 / 0	12830	-	164	-	8	-	+ / sr	2024
	Умба	-	-	-	-	-	-	-	149 / 0	6250	123	78.2	есть	15	-	+ / sr	-
		оз. Инъяяр	67.495 N, 34.902 E	Ест.	211	3.1	1.5	-	-	-	-	-	-	4	-	- / -	2007
		оз. Умбозеро	67.582 N, 34.500 E	Ест.	151	319.4	115.0	15.0	-	-	-	-	-	13	сиг/голец	+ / sr	1978, 1980, 1982, 2005, 2017, 2018, 2023
		оз. Мунозеро	67.036 N, 33.713 E	Ест.	137	21.0	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	1999
		оз. Верхнее Воронье	67.398 N, 33.751 E	Ест.	131	2.6	-	-	-	-	-	-	-	3	-	+ / ?	2022
		оз. Нижнее Воронье	67.430 N, 33.745 E	Ест.	131	1.1	-	-	-	-	-	-	-	2	-	+ / ?	2022
		оз. Еловое	67.303 N, 33.894 E	Ест.	128	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	+ / ?	2023
		оз. Ялгозеро	66.836 N, 35.181 E	Ест.	116	98.6	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	2020
		оз. Верхнее Капустное	67.422 N, 34.065 E	Ест.	121	3.4	-	-	-	-	-	-	-	11	-	+ / ?	2010
		оз. Среднее Капустное	67.387 N, 34.059 E	Ест.	115	3.1	-	-	-	-	-	-	-	11	-	+ / ?	1997

Бассейна моря	Бассейна реки	Исследованный водоем	Координаты (WGS84)	Тип водоема*	Озера				Реки					Всего видов рыб (n)	Доминантный/субдоминантный вид**	Наличие (+), отсутствие (-) сига/форма сига ***	Период исследования (годы)
					Высота над уровнем моря (м)	Площадь водоема (км²)	Максимальная глубина (м)	Средняя глубина (м)	Высота над уровнем моря (исток/устье), (м)	Площадь водосборного бассейна (км²)	Длина (км)	Расход воды, (м³/с)	Возможность свободной миграции рыб				
Белое		оз. Нижнее Капустное	67.346 N, 34.176 E	Ест.	115	8.0	3.2	0.7	-	-	-	-	-	11	-	+ / sr	2018, 2020
		оз. Ингозеро	67.272 N, 34.335 E	Ест.	112	21.0	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	2019
		оз. Верхнее Конгозеро	67.249 N, 33.716 E	Ест.	79	3.2	-	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	2014
		оз. Нижнее Конгозеро	67.182 N, 33.760 E	Ест.	78	7.7	-	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	2014
		оз. Канозеро	67.027 N, 34.118 E	Ест.	53	84.3	-	-	-	-	-	-	-	11	-	+ / ?	1996
		оз. Круглое	66.621 N, 34.657 E	Ест.	41	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	- / -	2024
		р. Ловчоррйок	67.536 N, 33.941 E	Ест.	-	-	-	-	580 / -	-	-	-	-	2	-	- / -	2024
		р. Умболка	67.541 N, 33.977 E	Ест.	-	-	-	-	600 / 150	274	-	-	-	1	кумжа / -	- / -	2024
	Колвица	-	-	-	-	-	-	-	58 / 0	1310	9	14.7	есть	12	-	-	-
		оз. Колвицкое	67.069 N, 33.452 E	Ест.	59	126.0	20.0	-	-	-	-	-	-	12	-	+ / ?	2018
	Черная	-	-	-	-	-	-	-	- / 0	141	22	-	есть	6	-	-	-
		оз. Большое Черное	66.721 N, 34.764 E	Ест.	76	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	2024
	Поной	-	-	-	-	-	-	-	- / 0	15500	426	170	есть	10	-	+ / ?	-
		оз. Макаровское	66.924 N, 39.013 E	Ест.	150	4.4	2.0	-	-	-	-	-	-	9	сиг / -	+ / ?	2002
Варзуга		оз. Песочное	67.195 N, 37.231 E	Ест.	150	26.4	2.5	-	-	-	-	-	-	8	сиг / -	+ / ?	2002
		р. Сахарная	67.509 N, 36.541 E	Ест.	-	-	-	-	- / 154	756	-	-	-	7	-	+ / ?	2018
		-	-	-	-	-	-	-	210 / 0	9840	254	77	есть	17	-	+ / ?	-
		оз. Соленое	67.318 N, 34.616 E	Ест.	210	3.0	-	-	-	-	-	-	-	6	-	+ / ?	2002

Бассейна моря	Бассейна реки	Исследованный водоем	Координаты (WGS84)	Тип водоема*	Озера				Реки					Всего видов рыб (n)	Доминантный/субдоминантный вид**	Наличие (+), отсутствие (-) сига/форма сига ***	Период исследования (годы)
					Высота над уровнем моря (м)	Площадь водоема (км²)	Максимальная глубина (м)	Средняя глубина (м)	Высота над уровнем моря (исток/устье), (м)	Площадь водосборного бассейна (км²)	Длина (км)	Расход воды, (м³/с)	Возможность свободной миграции рыб				
Белое		оз. Верхнее Поликарское	67.266 N, 34.651 E	Ест.	191	8.9	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	2000
		оз. Нижнее Поликарское	67.276 N, 34.821 E	Ест.	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	2000
		оз. Подкаменник	67.470 N, 35.313 E	Ест.	187	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	- / -	2007
		оз. Голубое	67.456 N, 35.128 E	Ест.	185	0.2	9.0	-	-	-	-	-	-	5	окунь / -	- / -	2007
		оз. Верхнее Панское	67.442 N, 35.180 E	Ест.	176	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	+ / ?	2007
		оз. Нижнее Панозеро	67.330 N, 35.239 E	Ест.	150	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	1998
		р. Пана	67.410 N, 35.318 E	Ест.	-	-	-	-	-	2890	-	-	-	11	-	+ / ?	2008
		р. Варзуга	66.509 N, 36.375 E	Ест.	-	-	-	-	210 / 0	9840	77	254	-	17	-	+ / ?	2015
	Чаваньга	-	-	-	-	-	-	-	162 / 0	1210	52	-	есть	9	-	+ / ?	-
		оз. Верхнее Ондомозеро	66.373 N, 38.270 E	Ест.	164	55.0	-	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	2000
		оз. Среднее Ондомозеро	66.379 N, 38.105 E	Ест.	163	7.0	2.0	1.2	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	2001
		оз. Нижнее Ондомозеро	66.410 N, 38.028 E	Ест.	163	31.8	-	-	-	-	-	-	-	9	-	+ / ?	2002

Примечание. * – Ест. – естественный водоем, Иск. – искусственный водоем, ** – доминантные (составляющие > 20% от улова) / субдоминантные (8-20% от улова) виды рыб (по: Решетников и др., 2011); *** – *st* – малотычинковая форма сига, *st-mr* – среднетычинковая форма сига, *st-mr* – форма сига, находящаяся между малотычинковой и среднетычинковой формам. Голец (здесь название используется по отношению только к арктическому голцу), кумжа (к кумже), хариус (к европейскому хариусу), сиг (к европейскому сигу), ряпушка (к европейской ряпушке), корюшка (к европейской корюшке), щука (к северной щуке), окунь (к европейскому окуню), налим (к налиму).

в оз. Имандра) и в бассейне р. Умба (Ловчорройок – приток р. Айкуайвенйок, Умболка – впадает в оз. Умбозеро), р. Поной (Сахарная), р. Варзуга (Пана) (Таблица 1).

2.2. Ихтиологические исследования

Обобщение данных о распределении видов рыб во внутренних водоемах СВФ основано на данных Лаборатории водных экосистем Института проблем промышленной экологии Севера (далее ИППЭС) ФИЦ КНЦ РАН, собранных с 1972 по 2024 гг., а также литературных данных и данных, полученных из интервью рыбаков-любителей Мурманской области, достоверность которых не вызвала сомнений. Наибольший объем информации содержится в базе данных ИППЭС, собранной по относительно однородной методике. Рыбу в основном отлавливали стандартными наборами ставных жаберных сетей с размером ячеи от 5 до 60 мм (что обеспечивало вылов рыбы длиной ≥ 5 см) в различных экологических зонах водоемов – литорали, профундали и пелагиали. Названия таксонов от семейства до вида и народные названия рыб приведены по работе Fricke et al. (2024). Для описания и анализа структуры рыбного населения взяты таксоны до ранга вида, кроме европейского сига. У него дополнительно изучалась внутривидовая структура. Выделение экологических форм европейского сига проводилось первым автором 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 (*l*) были выделены малочешуйчатые – 76-83, среднечешуйчатые – 83-86 и многочешуйчатые – 86-98 сига (Бочкарев, 2022). Подсчет *sp.br.* производили под микроскопом при увеличении $\times 10$. Для выявления особенностей строения 1-ой жаберной дуги сигов также измеряли длину (± 0.1 мм) центральной жаберной тычинки (*lsp.br.*) (Правдин, 1966). Подсчет числа прободенных чешуй в боковой линии проводилось по фотографиям изученных сигов. Цифровые фотографии сигов были сделаны фотоаппаратом Nikon d610 с объективом 60 mm f/2.8G ED AF-S Micro-Nikkor (Бочкарев и др., 2013; Мелехин и др., 2021).

В качестве показателей, отражающих структуру рыбного населения водоема, кроме разнообразия видов и их количества использованы индексы таксономического разнообразия и встречаемость вида в бассейнах рек (Бабий, 2007). Экологические группы рыб по отношению к температуре среды выделены в соответствии с представлениями А.К. Смирнова (2023), по характеру питания – с типичным составом рациона (планктофаги, бентофаги, эврифаги, рыбацкие хищники), по предпочитаемым нерестовым субстратам – по С.Г. Крыжановскому и Н.Н. Дислеру (1949), группы по сезонам нереста разделены на весенне- и осенненерестующие. Выделение «ядра» рыбного населения внутри изученных водоемов проводилось на основе

описания их доминантных (составляющие $> 20\%$ от улова)/ субдоминантных (8-20% от улова) видов рыб (Решетников и др., 2011).

Одним из элементов сравнительных исследований является доступность первичной информации и формирование единой базы данных (Laske et al., 2019; Zubova et al., 2021). Первичные данные в свободном доступе можно найти в GBIF (Zubova et al., 2021) <https://www.gbif.org/dataset/281d50e6-3990-4a02-83b1-a6ca3330ee97> и I. <https://isling.org/fishes>.

3. Результаты и обсуждение

3.1. Распределение видов рыб в пресноводных водоемах северо-восточной Фенноскандии

Ихтиофауна 128 пресноводных водоемов 22 речных бассейнов СВФ (бассейны Баренцева и Белого морей) включает до 20 нативных и интродуцированных видов рыб, относящихся к 17 родам и 8 семействам (Таблица 2). К семейству лососевые (*Salmonidae*) относится до 40% зафиксированных видов: атлантический лосось *Salmo salar*, кумжа *S. trutta*, горбуша *Oncorhynchus gorbusha*, радужная форель *O. mykiss*, арктический голец *Salvelinus alpinus*, европейский хариус *Thymallus thymallus*, европейский сиг *Coregonus lavaretus* и европейская ряпушка *C. albula*. К семейству осетровые (*Acipenseridae*) относится сибирский осетр *Acipenser baerii*; к семейству корюшковые (*Osmeridae*) – европейская корюшка *Osmerus eperlanus*; к семейству щуковые (*Esocidae*) – северная щука *Esox lucius*; к семейству окуневые (*Percidae*) – европейский окунь *Perca fluviatilis* и обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernua*; к семейству налимовые (*Lotidae*) – налим *Lota lota*; к семейству карповые (*Cyprinidae*) – обыкновенный голец *Phoxinus phoxinus*, обыкновенный карп *Cyprinus carpio*, язь *Leuciscus idus* и плотва *Rutilus rutilus*; к семейству колюшковые (*Gasterosteidae*) – девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* и трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*. Также в приустьевых участках рек вылавливаются такие солонатоводные виды рыб, как европейская камбала *Platichthys flesus* и полярная камбала *Liopsetta glacialis* (*Pleuronectidae*), четырехрогий бычок *Muxocephalus quadricornis* (*Cottidae*), а также арктическая минога *Lethenteron camchaticum* (*Petromizantidae*) и обыкновенный маслюк *Pholis gunnellus* (*Pholidae*) (Крепс и Крогиус, 1924; Крогиус, 1926а; б; Шапошникова, 1940; Берг и Правдин, 1948; Владимирская, 1951; 1956; 1957; Правдин, 1956; Галкин и др., 1966; Ксенозов, 1966; Смирнов, 1977; Сурков, 1966; Колюшев и др., 1985; Шустер, 1985; Моисеенко и Яковлев, 1990; Красовский, 2006; Бабий, 2007; Kashulin et al., 2008; Кашулин и др., 2009б; 2013; Ylikörkkö et al., 2015; Зубова и др., 2020б; Бондарев, 2022; Слуковский и др., 2023; Zubova et al., 2024). Нельма *Stenodus leucichthys* (*Salmonidae*), пелядь *C. peled* (*Coregonidae*), обыкновенный лещ *Abramis brama* и обыкновенный елец *Leuciscus leuciscus* (*Cyprinidae*), морская минога *Petromyzon marinus* (*Petromizantidae*), осетр *Acipenser*

Таблица 2. Список бассейнов рек северо-восточной Фенноскандии с изученной ихтиофауной, 1972-2024 гг.

Название бассейна моря	Название бассейна реки	Сибирский осетр <i>Acipenser baerii</i>	<i>Атлантический лосось <i>Salmo salar</i></i>	<i>Кумжа <i>Salmo trutta</i></i>	<i>Горбуша <i>Oncorhynchus gorbuscha</i></i>	<i>Радужная форель <i>Oncorhynchus mykiss</i></i>	<i>Арктический голец <i>Salvelinus alpinus</i></i>	<i>Европейский хариус <i>Thymallus thymallus</i></i>	<i>Европейский сит <i>Coregonus lavaretus</i></i>	<i>Европейская ряпушка <i>Coregonus albula</i></i>	<i>Европейская корюшка <i>Osmerus eperlanus</i></i>	<i>Северная щука <i>Esox lucius</i></i>	<i>Европейский окунь <i>Perca fluviatilis</i></i>	<i>Обыкновенный ерш <i>Gymnocephalus cernua</i></i>	<i>Налим <i>Lota lota</i></i>	<i>Обыкновенный карп <i>Cyprinus carpio</i></i>	<i>Язв <i>Leuciscus idus</i></i>	<i>Плотва <i>Rutilus rutilus</i></i>	<i>Обыкновенный голец <i>Phoxinus phoxinus</i></i>	<i>Девятииглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i></i>	<i>Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i></i>	Количество			Fm : Gm : Sp	Родовая насыщенность (Sp:Gm)	
																						Семейств (Fm)	Родов (Gm)	Видов (Sp)			
Баренцево	Пасвик			n			n	n	n	i		n	n		n					n	n	n	6 (6)	10 (10)	10 (11)	1 : 1.7 : 1.8	1.0 (1.10)
	Печенга		n	n			n	n	n			n	n		n					n	n	n	6	10	11	1 : 1.7 : 1.8	1.10
	Лотга			n				n	n			n	n		n					n	n	n	6	9	9	1 : 1.5 : 1.5	1.0
	Урица			n			n													n	n	n	3	5	5	1 : 1.7 : 1.7	1.0
	Зарубиха			n			n													n	n	n	3	5	5	1 : 1.7 : 1.7	1.0
	Ура			n			n		n				n		n					n	n	pp	5	7	7	1 : 1.4 : 1.4	1.0
	Тулума		n	n	n	i	i		n	n	n		n	n		n				n	n	n	6 (7)	9 (11)	11 (14)	1 : 1.6 : 2.0	1.22 (1.27)
	Кола		n	n	n	i			n	n	n		n	n	n	n				n	n	pp	7 (7)	9 (10)	11 (12)	1 : 1.4 : 1.7	1.22 (1.20)
	Роста			n						n										n	n	n	4	5	5	1 : 1.3 : 1.3	1.0
	озера г. Мурманск												n							n	n	n	4	5	5	1 : 1.3 : 1.3	1.0
	Териберка			n				n								n				n	n	pp	3	4	4	1 : 1.3 : 1.3	1.0
	Воронья			n				n	n	n	n		n	n	n	n			n	n	n	pp	6	11	12	1 : 1.8 : 2.0	1.09
	Иоканга		n	n	n	i				n			n	pp		n				n	n	pp	6 (6)	7 (8)	8 (9)	1 : 1.3 : 1.5	1.14 (1.13)
Варзина		n	n	n	i		n					n	pp		n				n	n	n	5 (5)	7 (8)	8 (9)	1 : 1.6 : 1.8	1.14 (1.13)	
Белое	Тумча			n				n							n					n	n	pp	4	5	5	1 : 1.3 : 1.3	1.0
	Ковда			n				n					pp		n					n	n	pp	4	5	5	1 : 1.3 : 1.3	1.0
	Нива	i		n	i	i	n	n	n	n		n	n	n	n		i	n		n	n	n	7 (8)	13 (16)	14 (18)	1 : 2.0 : 2.3	1.08 (1.13)
	Умба		n	n	i		n	n	n	n		n	n		n			n	n	n	n	n	6 (6)	12 (13)	14 (15)	1 : 1.4 : 2.5	1.17 (1.15)
	Ковлица			n			n	n	n	n			n		n				n	n	pp	8	11	12	1 : 1.4 : 1.5	1.09	
	Черная											n	n		n				n	n	pp	5	6	6	1 : 1.2 : 1.2	1.0	
	Поной		n	n					n				n		n			n	n	n	pp	6	10	11	1 : 1.7 : 1.2	1.10	
	Варзуга		n	n	i		n	n	n	n		n	n		n			n	n	n	n	7 (7)	14 (15)	16 (17)	1 : 2.4 : 2.4	1.14 (1.13)	
	Чаванга		n	n	i				n				n	n		n				n	n	pp	6 (6)	7 (8)	8 (9)	1 : 1.3 : 1.5	1.14 (1.13)

Примечание: n – нативный вид рыб, i – интродуцированный вид рыб, pp – вероятно присутствует. В скобках – после интродукции и инвазии видов.

sturio (Acipenseridae) и европейский угорь *Anguilla anguilla* (Anguillidae) нами не встречены, хотя ареалы этих видов захватывают СВФ или были описаны в пресноводных водоемах района исследования (Берг и Правдин, 1948; Holcik, 1989; Pethon, 1989; Атлас..., 2003). Таким образом, всего в пресноводных водоемах СВФ обитает >10% видов числа пресноводных рыб России (293-295) (Атлас..., 2003).

Основу (69%) нативной ихтиофауны изученных пресноводных водоемов составляет «северная» холодолюбивая группа рыб. К ним относятся атлантический лосось, кумжа, арктический голец, европейский хариус, европейский сиг, европейская ряпушка, европейская корюшка, налим, обыкновенный голянь, трех- и девятииглая колюшки (Таблица 2). Остальные виды рыб (31%) относятся к «южной» теплолюбивой группе – северная щука, европейский окунь, обыкновенный ерш, язь и плотва.

В соответствии с составом рациона питания среди нативных видов рыб СВФ можно четко выделить только узкоспециализированных рыбадных хищников – налима и северную щуку. Прочих видов рыб можно отнести к эврифагам, так как рационы их питания сильно зависят от условий обитания, онтогенетических особенностей и внутривидовой структуры (Зубова и др., 2018; 2019; 2020а; б; 2022; Слуковский и др., 2023; Zubova et al., 2023; 2024).

К осеннерестующим рыбам относятся представители семейств лососевые и налимовые, к весеннерестующим – корюшковые, щуковые, окуневые, карповые и колюшковые. По нерестовому субстрату выделено пять экологических групп: литофилы (лососевые), фитофилы (щуковые, окуневые, карповые), псаммофилы (корюшковые, карповые), полупелагические (налимовые) и гнездящиеся (колюшковые). При этом осеннерестующие рыбы предпочитают для нереста лотические биотопы (реки, ручьи, участки водоемов с постоянными выраженными течениями), обеспечивающие адекватные газовый и температурный режимы в течение продолжительного инкубационного периода зимой.

Количество нативных видов рыб в бассейнах средних рек ($S_{\text{водосборного бассейна}}$ от 2000 до 50000 км²) (Китаев, 2007) растет в направлении с северо-запада (бассейн р. Пасвик – 11 видов) на юго-восток (бассейн р. Варзуга – 16 видов) (Таблица 1, 2; Рис. 1). В итоге, количество нативных видов рыб больше в бассейнах средних рек, относящихся к бассейну Белого моря, нежели Баренцева. Увеличение таксономического разнообразия к юго-востоку происходит за счет таксонов более высокого ранга (семейств и родов) (Таблица 1, 2), в то время как количество видов, приходящихся на один род (родовая насыщенность) остается примерно одинаковым 1.0-1.22 (Таблица 1, 2). В итоге, крупные и глубокие озера и озерные водохранилища (Умбозеро, Имандра) в бассейне Белого моря отражают фактически весь спектр видов СВФ. Обилие таксонов высокого ранга (семейства и родов) свидетельствует о более высоком разнообразии сообществ (Никольский, 1980). Большая таксономическая насыщенность ихтио-

фауны крупных олиготрофных/ мезотрофных озер связана в первую очередь с тем, что их экосистемы располагают более широким спектром и плотностью ресурсов среды. Здесь больше биотопов, пространства и тепла (Бабий, 2007). Также в поздней и послеледниковом периоде основная магистраль расселения видов рыб в водоемы СВФ лежала от Финского залива через Карелию, то есть с юга на север (Правдин, 1956).

При сравнении изменения количества рыб в широтном направлении – с севера на юг лучше использовать бассейны малых рек ($S_{\text{водосборного бассейна}}$ до 2000 км²) (Китаев, 2007), так как в СВФ они четко разделены, в то время как бассейны средних рек текущих на юг (в Белое море) начинаются севернее чем бассейны рек текущих на север (в Баренцево море) и наоборот (Рис. 1). По полученным данным количество нативных видов рыб в бассейнах малых рек Баренцева моря (Печенга, Урица, Зарубиха, Ура, Роста, Териберка, Варзина) и Белого морей (Тумча, Ковда, Черная, Чаваньга) не различается и варьирует в пределах от 5 до 9 (Таблица 1, 2; Рис. 1). Уменьшение числа видов рыб наблюдается с увеличением высоты расположения водоема независимо от принадлежности к бассейнам морей (Таблица 1).

Наиболее постоянными нативными видами в изученных бассейнах рек СВФ являются обыкновенный голянь и девятииглая колюшка (100% встречаемость), на втором месте – северная щука и налим (82% встречаемость), на третьем – европейский окунь и европейский сиг (68% и 62% встречаемость соответственно) (Таблица 2). Эти виды формируют облик и структуру рыбного населения водоемов, через них проходит основной поток веществ и энергии (Никольский, 1980). Наиболее непостоянными видами являются европейская корюшка, обыкновенный ерш, язь и плотва (18-27% встречаемость) (Таблица 2).

Почти во всех озерах и озерных водохранилищах средних речных бассейнов рек Баренцева моря (Пасвик, Лотта, Тулома, Кола, Воронья) в уловах доминируют/ субдоминируют относительно постоянные виды рыб европейский сиг и/ или европейский окунь; субдоминантными видами также иногда могут быть арктический голец (в 4% водоемов), европейский хариус (4%), европейская корюшка (4%) или северная щука (8%) (Таблица 1). В русловых водохранилищах этих рек доминантным видом в основном (в 80% водоемов) остается европейский сиг, субдоминантными являются европейский окунь (40%), кумжа (20%) и европейская корюшка (20%). В реках (притоках) доминирует европейский сиг (Таблица 1).

В озерах и озерных водохранилищах средних речных бассейнов рек Белого моря (Нива, Умба, Поной, Варзуга) в уловах также доминирует/ субдоминирует европейский сиг (в 59% водоемов) и окунь (23%), редко доминантно-субдоминантными видами здесь могут являться кумжа, арктический голец, европейская ряпушка, европейская корюшка, северная щука и налим (Таблица 1).

Несмотря на то, что количество нативных видов рыб в бассейнах малых рек Баренцева и Белого морей не различается (см. выше), меняется «ядро» их ихтиоценозов. В бассейнах малых рек Баренцева моря его в основном составляют холодолюбивые виды рыб – кумжа и арктический голец, иногда – северная щука, в то время как в бассейне Белого моря – как холодолюбивые, так и теплолюбивые виды – европейский окунь и европейский сиг, появляется плотва, язь (Таблица 1, 2). Снижение трофности водоемов в тундровой зоне Баренцева моря вкупе с климатическими особенностями данного района (вдоль побережья с запада на восток происходит уменьшение средней годовой температуры и количества осадков, увеличение перепадов температур), возможно, создают условия, к которым наиболее приспособлены арктический голец и кумжа (Агроклиматический..., 1961; Яковлев, 1961; Атлас..., 1971; Попова и Щербина, 2012; Blain et al., 2024). Также проникновение арктического гольца в водоемы СВФ шло (и идет) со стороны Баренцева моря (Правдин, 1956). С увеличением высоты расположения водоема н.у.м. > 300 м (озера в бассейне р. Нива) в уловах преобладает арктический голец и/или европейская корюшка (Таблица 1). Европейская корюшка здесь является инвазивным видом и в гольцовые горные водоемы проникла примерно 10-15 лет назад по системе р. Большая Белая (Терентьев и др., 2017; Зубова и др., 2020а).

3.2. Распределение европейского сига в пресноводных водоемах северо-восточной Фенноскандии и его внутривидовая структура

Полиморфные виды рыб (прежде всего родов *Salvelinus* и *Coregonus*), обитающие в озерах Арктики, с их относительно несложно организованными экосистемами, давно стали важными объектами при изучении процессов видообразования и эволюции (Schluter, 1996; Bernatchez, 2004; Østbye et al., 2005; 2006; Kahilainen et al., 2007; Бочкарев, 2022; Blain et al., 2024). Свойственное им экологическое видообразование в симпатрии может формировать генетически различающиеся/ не различающиеся экотипы (далее экологические формы), которые выделяются по экологии, морфологии и репродуктивной биологии (Kahilainen and Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2010; 2013; Eloranta et al., 2011; Præbel et al., 2013; Зубова и др., 2022). Хотя наблюдаются значительные различия между отдельными экосистемами, видами и популяциями по числу и степени внутривидовой дивергенции, общей чертой является формирование быстро- и медленно растущих экологических форм вдоль градиента ресурсов и/ или среды обитания. Например, градиент от прибрежной (бентосной/ литоральной) зоны до открытой воды (лимнетической/ пелагической) или/ и от планктонных мелких беспозвоночных к крупным бентосным организмам и хищничеству (Klemetsen et al., 2002; Kahilainen et al., 2003; 2005; 2014; Amundsen et al., 2004a; b; Bernatchez, 2004;

Knudsen et al., 2006). В целом отмечается, что число симпатрических экологических форм связано с площадью поверхности озера, максимальной и средней глубиной и рядом других абиотических факторов, определяющих биотопическую дифференциацию мест обитания (гидрологический гидрохимический, температурный, световой режимы) (Hayden et al., 2021; Zubova et al., 2022a; Carosi et al., 2023; Solokas et al., 2023; Blain et al., 2024; Esin et al., 2024). Биотические факторы (доступность пищи, хищничество, межвидовая/ внутривидовая конкуренция, паразитизм) также играют роль в дивергенции экологических форм (Bøhn and Amundsen, 1998; Præbel et al., 2013; Bhat et al., 2014; Öhlund et al., 2020; Prati et al., 2021). Антропогенные факторы, такие как изменение климата, строительство плотин, инвазии видов, загрязнение и эвтрофикация, все больше влияют на пресноводные системы и могут в значительной мере определять степень полиморфизма (Мина, 1986; Zubova et al., 2022a; Ålund et al., 2023). Таким образом, возникновение дискретных внутривидовых форм, демонстрирующих дифференцированное использование экологической ниши обычно за счет различий в биологии питания и использовании среды обитания, тесно связано с гетерогенностью окружающей среды. Факторы окружающей среды, включая разнообразие имеющихся местообитаний, могут определять внутривидовую дивергенцию посредством отбора по различным признакам в разных частях озера, реализуя фенотипическую пластичность вида (Öhlund et al., 2020; Blain et al., 2024; Tiddy et al., 2023).

Низкое видовое разнообразие и выраженные ресурсные градиенты северных водоемов упрощают выявление факторов дивергентного отбора. Но их значимость в процессах видообразования остается не до конца понятной. Остаются вопросы, почему дивергенция проявляется в одних озерах, а в других нет, и каким образом различать факторы ее инициировавшие от поддерживающих.

Европейский сиг (далее сиг), широко распространенный в водах Фенноскандии, демонстрирует высокий фенотипический полиморфизм с выраженной трофической специализацией экологических форм, что приводит к формированию как аллопатрических, так и симпатрических популяций, различающихся по морфологии, жизненному циклу, использованию ниши и генетическим параметрам (Kahilainen et al., 2004; 2007; 2009; 2014; Østbye et al., 2005; Kahilainen and Østbye, 2006; Siwertsson et al., 2008; 2010; 2013; Harrod et al., 2010; Præbel et al., 2013; Zubova et al., 2022a; 2023; 2024 и др.).

Из полученных данных следует, что сиг остается широко распространенным видом в разнотипных пресноводных водоемах СВФ и часто формирует «ядро» ихтиоценозов этих водоемов (Таблица 1). Современное распределение сига в водоемах района исследования во многом определяется микроклиматическими условиями, трофностью водоемов, межвидовой конкуренцией, возможностями для миграции. Гидротехнические сооружения или естественные преграды (пороги, водопады на реках) зачастую являются непреодолимыми препятстви-

ями для сига, но не для остальных лососевых рыб. Сиг практически не встречался в озерах, в которых обитает арктический голец (Таблица 1), что также подтверждается литературными данными (Blain et al., 2024). Это были маленькие и малые по площади горные водоемы, расположенные н. у. м. 208-357 м с максимальными глубинами от 2.0 до 38.5 м, где в основном доминировал голец или высокоширотные малые гольцово-кумужьи водоемы с максимальными глубинами от 3.5 до 28.0 м в системах малых рек Белого и Баренцева морей (Таблица 1). Совместное обитание этих видов наблюдалось только в единичных средних и крупных по площади глубоководных озерах и озерных водохранилищах таких, как Имандра, Нижняя Пиренга (бассейн р. Нива) и Умбозеро (бассейн р. Умба) (Таблица 1), где возможно более высокое разнообразие сообществ и сосуществование таких полиморфных рыб, как сиг и арктический голец. Сиг также отсутствовал в малых и средних по площади изолированных озерах в черте г. Мурманск и маленьких мелководных (максимальная глубина до 2 м) щучковых водоемах бассейна р. Печенга (Таблица 1).

Изученные водоемы СВФ, где обитает сиг были представлены:

1. естественными маленькими, малыми, средними и крупными озерами площадью 0.01-319.4 км² с максимальными глубинами от 1.5 до 115.0 м и расположенными в диапазоне высот н. у. м. 21-216 м (Таблица 1);
2. малыми и крупными озерными водохранилищами площадью 3.2-1040.3 км² с максимальными глубинами от 10.0 до 92.0 м и расположенными н. у. м. 21-137;
3. малыми и средними русловыми водохранилищами площадью 3.2-38.5 км² с максимальными глубинами 10.0-21.5 м и расположенными н. у. м. 18-118 м;
4. малыми и средними притоками изученных речных систем площадью водосборного бассейна 341-756 км² и расположенными н. у. м. исток 137-629 м/ устье 82-127 м (Таблица 1).

Всего была изучена внутривидовая структура сига из 33 разнотипных водоемов 8 средних по водосборному бассейну рек (Пасвик, Лотта, Тулома, Кола, Воронья, Иоканга, Нива и Умба) (Таблица 1). В них обитают как мономорфные популяции сига, представленные только малотычинковой формой, так и полиморфные популяции, представленные малотычинковой (далее *sr*) и среднетычинковой (*mr*) формами (Таблица 3, Рис. 2а). Последние могут образовывать дополнительные формы медленно- и быстрорастущих сигов. В итоге в одном водоеме может сосуществовать до 4-х форм сига (Зубова и др., 2019; Zubova et al., 2022a; 2023). Также в верхних малых водохранилищах Пасвика встречаются сиги с промежуточным строением жаберного аппарата (*sr-mr*) (Таблица 3, Рис. 2а), что связано с нарушением нерестилищ *sr* и *mr* форм сигов и/или с интродуцированием европейской ряпушки в систему р. Пасвик (Amundsen et al., 1993; 1997; 1999; Bøhn

and Amundsen, 1998; Zubova et al., 2022a; 2023). *Sr* и *sr-mr* формы сига в основном вылавливались в литоральной и профундальной экологических зонах водоемов и имели бентосный тип питания, *mr* – в литоральной и пелагиальной зонах и имели как бентосный, так и смешанный типы питания (Zubova et al., 2023). По нашим данным *mr* сига, обитающие симпатрично с *sr* формой, значительно уступали в численности последним (Таблица 3). Исключение составили водоемы системы р. Пасвик (например, оз. Куэтсьярви), где *mr* форма преобладала над *sr* формой в среднем в 2 раза (Таблица 3). В целом, *sr* сиг в изученных водоемах Мурманской области был представлен особями с числом тычинок на первой жаберной дуге от 15 до 31, относительная длина его центральной жаберной тычинки варьировала в пределах 7.0-19.0% (Таблица 3, Рис. 2а). У *mr* формы сига эти же показатели варьировали в пределах 27-45 тычинок и 10.0-26.0% соответственно (Таблица 3, Рис. 2а). *Sr* сига с наименьшими средним числом тычинок и наименьшей относительной длиной центральной жаберной тычинки на первой жаберной дуге обитают в водоемах системы р. Тулома (21 тычинка, 7.7%) (Таблица 3), наибольшие значения этих показателей характерны для *sr* сигов из водоемов бассейнов рек Пасвик, Умба и Воронья (25-27 тычинок, 12.7-13.1%) (Таблица 3). *Mr* сига из водоемов бассейна р. Пасвик имели значимо меньшее ($p = 0.001$) среднее число тычинок на первой жаберной дуге нежели *mr* сига из водоемов бассейна р. Нива (33-34 против 37) (Таблица 3). При этом, направленного изменения числа тычинок на первой жаберной дуге у *sr* и *mr* форм сига как в широтном, так и долготном направлениях нами не обнаружено (учитывались размеры выборок рыб ≥ 30 экз.). Также на основе наших данных по сигам из водоемов Мурманской области установлено активное функционирование жаберного аппарата у рыб, поскольку минимальные длины пищевых организмов у форм сига *sr* и *mr* иногда были меньше или равны расстоянию между жаберными тычинками рыб (Zubova et al., 2023).

В выделенных группировках *sr* и *mr* сигов из изученных водоемов также присутствуют как мало-, средне-, так и многочешуйчатые особи: число прободенных чешуй в боковой линии в целом для выборок варьировало от 76 до 109 (Таблица 3, Рис. 2б). Между числом прободенных чешуй в боковой линии у *sr* формы сига и широтой (в направлении с юга на север) наблюдается значимая ($p = 0.05$) отрицательная зависимость ($r = -0.98$), между числом прободенных чешуй в боковой линии и долготой (в направлении с запада на восток) – положительная зависимость ($p = 0.05$) ($r = 0.72$) (учитывались размеры выборок рыб ≥ 30 экз.).

Изученные формы сига СВФ имеют различия не только в строении жаберного аппарата и питания, но и в возрасте, росте и созревании рыб (Зубова, 2015; Zubova et al., 2022a; 2023). Разница в структуре популяций сига наблюдается не только между водоемами различных речных бассейнов, но и внутри бассейнов (Зубова, 2015; Zubova et al., 2022a; 2023). Максимальный возраст сига зафик-

Таблица 3. Число тычинок на первой жаберной дуге (*sp.br.*), *n*, относительная длина центральной жаберной тычинки на первой жаберной дуге (*lsp.br.*), % и число прободенных чешуй в боковой линии (*ll*), *n* у различных форм европейского сига *Coregonus lavaretus* в исследованных водоемах северо-восточной Финноскандии, 2000-2024 гг.

Название бассейна моря	Название бассейна реки	Исследованный водоем	Форма сига	<i>sp.br.</i> (<i>n</i>)	<i>lsp.br.</i> (%)	<i>ll</i> (<i>n</i>)	Период исследования, годы
Баренцево	Пасвик	водохранилище Кайтакоски	<i>sr-mr</i>	23.5 ± 1.0 19 – 28 (6)	-	-	2019
		водохранилище Янискоски	<i>sr-mr</i>	25.1 ± 0.6 19 – 34 (37)	14.1 ± 0.5 9.7 – 22.3 (34)	91.0 ± 0.7 79 – 98 (32)	2019, 2021
		водохранилище Раякоски	<i>sr-mr</i>	26.1 ± 0.4 20 – 34 (65)	13.3 ± 0.3 8.9 – 17.9 (58)	91.0 ± 3.0 88 – 97 (3)	2012, 2013, 2021
		озеро Риуттикъяуре	<i>sr</i>	28.8 ± 0.7 27 – 31 (6)	-	-	2013
		озеро Виртуовошъяур	<i>sr</i>	24.5 ± 0.2 19 – 28 (101)	13.1 ± 0.2 7.8 – 18.1 (100)	-	2013
		озеро Ала-Наутсиярви	<i>sr</i>	22.7 ± 0.5 21 – 24 (6)	-	-	2013
		озеро Иля-Наутсиярви	<i>sr</i>	25.9 ± 0.6 19 – 31 (23)	13.0 ± 0.5 10.0 – 17.7 (20)	-	2013
		озеро Воуватусъярви	<i>sr</i>	24.0 ± 0.2 16 – 30 (247)	-	-	2002, 2003, 2004, 2005
			<i>mr</i>	34.3 ± 0.3 30 – 43 (74)	-	-	2002, 2003, 2004, 2005
		озеро Куэтсъярви	<i>sr</i>	23.2 ± 0.17 15 – 31 (290)	11.0 ± 0.17 6.6 – 19.0 (132)	85.2 ± 0.6 76 – 99 (69)	2012, 2015, 2020, 2022, 2023, 2024
			<i>mr</i>	33.0 ± 0.12 27 – 42 (461)	17.7 ± 0.25 10.0 – 26.0 (191)	87.4 ± 0.42 76 – 99 (137)	2012, 2015, 2020, 2022, 2023, 2024
		озеро Клистерватн	<i>sr</i>	23.8 ± 0.1 16 – 29 (340)	-	-	2002, 2003, 2004, 2005, 2008, 2012
			<i>mr</i>	33.3 ± 0.3 28 – 39 (56)	-	-	2002, 2003, 2004, 2005, 2008, 2012
	Лотта	озеро Кочеяур*	<i>sr</i>	22.0 - (-)	-	87.5 - (-)	2002, 2005, 2007, 2009, 2010
	Тулома	озеро Хутоярв	<i>sr</i>	21.3 ± 0.38 18 – 26 (27)	7.7 ± 0.44 4.0 – 11.6 (25)	90.6 ± 1.17 82 – 96 (14)	2022, 2023
			<i>mr</i>	33.8 ± 1.02 30 – 36 (5)	17.0 ± 1.12 13.6 – 20.0 (5)	89.7 ± 2.33 85 – 92 (3)	2022, 2023
		Нижнетуломское водохранилище	<i>sr</i>	20.7 ± 0.10 16 – 28 (377)	11.8 ± 0.13 6.7 – 18.2 (201)	87.6 ± 0.58 80 – 98 (55)	2018, 2019, 2020, 2021, 2022
			<i>mr</i>	35.5 ± 3.50 32 – 39 (2)	15.9 ± 3.95 11.9 – 19.8 (2)	-	2018, 2019, 2020, 2021, 2022
		река Тулома	<i>sr</i>	22.5 ± 0.12 15 – 29 (12)	13.0 ± 0.73 10.7 – 16.8 (9)	-	2020, 2021, 2022
	Кола	озеро Пулозеро	<i>sr</i>	25.8 ± 0.53 21 – 29 (16)	12.4 ± 0.48 9.1 – 15.0 (14)	-	2022, 2023
	Воронья	озеро Нижний Цагярв	<i>sr</i>	26.5 ± 0.30 22 – 30 (44)	12.5 ± 0.22 10.5 – 14.6 (31)	-	2021
			<i>mr</i>	32.6 ± 1.08 28 – 37 (9)	15.3 ± 0.74 13.5 – 17.8 (5)	-	2021
		озеро Ловозеро	<i>sr</i>	23.2 ± 0.78 18 – 31 (24)	-	-	2010, 2023
			<i>mr</i>	34.5 ± 0.70 31 – 40 (13)	-	-	2010, 2023
	Иоканга	озеро Колмозеро	<i>sr</i>	24.4 ± 0.47 18 – 30 (37)	12.9 ± 0.33 9.2 – 18.3 (37)	-	2023
			<i>mr</i>	33.3 ± 1.86 31 – 37 (3)	17.0 ± 0.52 16.2 – 18.0 (3)	-	2023
		река Юнка	<i>sr</i>	25.1 ± 0.45 23 – 27 (9)	13.5 ± 0.40 12.1 – 15.5 (9)	-	2023

Название бассейна моря	Название бассейна реки	Исследованный водоем	Форма сига	<i>sp.br.</i> (<i>n</i>)	<i>lsp.br.</i> (%)	<i>ll</i> (<i>n</i>)	Период исследования, годы
Белое	Нива	озеро Ковдор	<i>sr</i>	25.3 ± 0.54 21 – 30 (16)	-	-	2004
			<i>mr</i>	45 - (1)	-	-	2004
		озеро Травяное	<i>sr</i>	24.3 ± 1.20 22 – 26 (3)	-	-	2010
		озеро Заячье	<i>sr</i>	23.2 ± 0.47 17 – 28 (29)	13.0 ± 0.63 8.8 – 17.8 (15)	95.0 ± 6.0 89 – 101 (2)	2020, 2022, 2024
			<i>mr</i>	30.7 ± 0.41 29 – 33 (9)	15.9 ± 0.54 13.5 – 17.3 (7)	86.0 ± 1.0 85 – 87 (2)	2020, 2022, 2024
		озеро Островское	<i>sr</i>	27.0 ± 0.0 27 – 27 (3)	11.1 ± 0.68 9.7 – 11.8 (3)	87.3 ± 2.96 83 – 93 (3)	2022
		озеро Мончеозеро	<i>sr</i>	26.0 ± 2.0 24 – 28 (2)	13.1 ± 0.30 12.8 – 13.4 (2)	-	2022, 2023
			<i>mr</i>	38.0 ± 0.0 38 – 38 (2)	18.8 (1)	-	2022, 2023
		озеро Круглое	<i>sr</i>	26.5 ± 1.07 20 – 29 (8)	-	-	2010
		озеро Чунозеро	<i>sr</i>	23.6 ± 0.18 18 – 28 (130)	-	-	2000, 2001
		озеро Печгуба	<i>sr</i>	28.1 ± 0.50 24 – 31 (14)	12.2 ± 0.60 7.3 – 16.4 (14)	-	2022
		озеро Имандра	<i>sr</i>	23.3 ± 0.07 15 – 30 (978)	10.1 ± 0.07 5.2 – 15.6 (595)	94.6 ± 0.37 83 – 109 (161)	ежегодно с 2011 по 2024
			<i>mr</i>	36.8 ± 1.45 29 – 43 (34)	16.0 ± 0.60 9.8 – 20.2 (21)	-	ежегодно с 2011 по 2024
		река Куреньга	<i>sr</i>	29.0 (1)	-	-	2018
			<i>mr</i>	32.0 ± 1.08 30 – 35 (4)	-	-	2018
		озеро Пинозеро	<i>sr</i>	23.2 ± 0.57 20 – 27 (13)	9.7 ± 0.34 8.5 – 11.7 (13)	-	2023
		река Нива	<i>sr</i>	25.7 ± 1.76 23 – 29 (3)	12.9 ± 0.38 12.5 – 13.7 (3)	-	2024
	Умба	озеро Умбозеро	<i>sr</i>	25.6 ± 0.32 22 – 30 (48)	12.7 ± 0.28 9.3 – 15.7 (39)	92.9 ± 0.88 88 – 101 (16)	2005, 2017, 2018, 2023
		озеро Нижнее Капустное	<i>sr</i>	21.5 ± 0.39 17 – 25 (28)	11.2 ± 0.38 9.4 – 15.9 (19)	-	2018, 2020

Примечание. *Sr* – малотычинковая форма сига, *mr* – среднетычинковая форма сига, *sr-mr* – форма сига, находящаяся между малотычинковой и среднетычинковой формами. Над чертой представлено среднее значение признака и его стандартная ошибка, под чертой – минимальное и максимальное значение признака, в скобках – число исследованных особей, *n* * – по Кашулин (1999).

сирован в относительно чистых водоемах верхнего течения р. Пасвик у *sr-mr* и *sr* форм и составил 14+ лет (Зубова, 2015). По наблюденному линейному и весовому росту выделено 3 группы сигов – крупные, мелкие и средние; это подтверждено исследованиями темпов линейного роста (Зубова, 2015; Zubova et al., 2022a). Темпы линейного роста изученных сигов в большей степени определяются уровнем трофности мест их обитания и в меньшей степени – иными факторами (уровень токсической нагрузки, морфология водоема и др.) (Зубова, 2015; Зубова и др., 2016). Выявлено, что быстрорастущие *sr-mr* сига из водохранилищ верхнего течения р. Пасвик, *sr* и *mr* сига из оз. Имандра бассейна р. Нива и *sr* сига озер Умбозеро и Нижнее Капустное бассейна р. Умба, начинают созревать в возрасте 3+ -4+ лет, достигая длин 200-305 мм и массы – 151-363 г. При этом, более высокий темп линейного роста сигов в первый год жизни приводит к более ран-

нему модальному возрасту созревания рыб (Зубова, 2015; Zubova et al., 2022a). Исключение составило оз. Куэтсьярви (нижнее течение р. Пасвик): наблюдается обратная зависимость – чем медленнее растут сига – тем раньше они созревают. Самые медленно растущие сига Мурманской области из оз. Куэтсьярви (*sr1* и *mr1*) начинают созревать в возрасте 2+ при наименьших длинах 100-116 мм и массе 7-14 г (Зубова, 2015; Зубова и др., 2019; Zubova et al., 2022a).

По нашим данным наблюдается положительная связь между количеством форм в популяциях сига и площадью и максимальной глубиной водоема (Рис. 3а, б). Так, мономорфные популяции *sr* формы сига были зафиксированы в основном в естественных маленьких и малых сигово-окуневых озерах (85%) речных бассейнов Пасвик, Лотта, Кола, Нива и Умба площадью 0.7-9.0 км² с малыми-средними максимальными глубинами от 1.5 до 13.0 м, распо-

ложенными н. у. м. 115-190 м (Таблица 1, Рис. 3а, б). Исключение составили среднее (Пинозеро) и большое (Умбозеро) по площади озера бассейнов рек Нива и Умба соответственно. Умбозеро является сигово-гольцовым водоемом с очень большими максимальными глубинами (до 115.0 м) (Таблица 1, Рис. 3а, б). На речных и озерно-речных участках зарегулированных рек Тулома и Нива также вылавливался только *sr* сиг (Таблица 1). В то время как диморфные симпатрические популяции *sr* и *mr* сига обитают в основном в средних и больших озерах и водохранилищах озерного типа и их малых притоках бассейнов рек Пасвик, Воронья, Иоканга, Тулома и Нива площадью 13.9-1040.3 км² с большими максимальными глубинами от 5.0 до 92.0 м, расположенными н.у.м. 18-216 м (Таблица 1, Рис. 3а, б). Это также в основном сигово-окуневые водоемы (60%), но их дополняют сигово-щуковые, сигово-кумужьи и сигово-ряпушко-корюшковые водоемы (Таблица 1). Среди изученных здесь озер также есть исключения: симпатричное обитание *sr* и *mr* сига было обнаружено в трех маленьких сигово-щуковых и сигово-ряпушковых озерах площадью от 0.01 до 0.8 км² (бассейны рек Воронья и Нива). Максимальная глубина этих озер составила 2.0, 10.0 и 24.1 м, они располагались н.у.м. 171-211 м (Таблица 1, Рис. 3а, б). Также диморфные популяции сига встречались и в среднем по площади и по глубине русловом водохранилище – Нижнетуломском (бассейн р. Тулома) (Таблица 1, Рис. 3а, б). В малых неглубоких русловых водохранилищах (Кайтакоски, Янискоски, Раякоски) бассейна р. Пасвик встречались сиги с промежуточным между *sr* и *mr* строением жаберной дуги (Таблица 1, Рис. 3а, б) (Zubova et al., 2022a; 2023). Представленные закономерности распределения внутривидовых группировок сига в водоемах СВФ в целом соответствуют выводам, которые были сделаны ранее (Siwertsson et al., 2010; Blain et al., 2024).

3.3. Изменения структуры рыбной части населения в пресноводных водоемах северо-восточной Финноскандии

В настоящее время структура рыбной части сообществ водоемов СВФ претерпевает существенные изменения. Так, в последние десятилетия в оз. Имандра (бассейн р. Нива) получила массовое распространение европейская корюшка, став наравне с сигом и европейской ряпушкой субдоминантным/доминантным видом (Терентьев и др., 2017; Зубова и др., 2020б; Zubova et al., 2022a). Основу рыбной части сообщества оз. Имандра в середине прошлого столетия составляли европейская ряпушка и сиг. В уловах повсеместно встречался арктический голец и кумжа (Галкин и др., 1966; Беляева и др., 1969; Зубова и др., 2020б). В северном плесе озера Имандра Большой Имандре в 1960-х гг. доля сига в уловах составляла от 40 до 73%, арктического гольца – 19-31%. На долю европейской корюшки в этот период приходилось около 0.5% (Беляева и др., 1969). В начале 1970-х гг. в южном

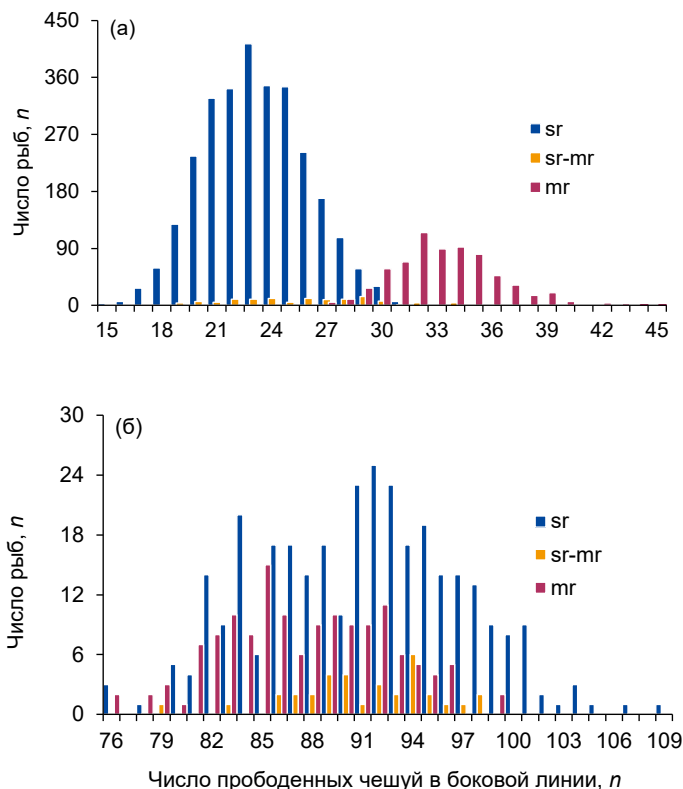


Рис.2. Распределение европейского сига по числу тычинок на первой жаберной дуге, *n* (а) и числу пробожденных чешуй в боковой линии, *n* (б), в изученных водоемах северо-восточной Финноскандии, 2000-2024 гг. *Sr* – малотычинковая форма сига, *mr* – среднетычинковая форма сига, *sr-mr* – форма сига, находящаяся между малотычинковой и среднетычинковой формами.

плесе озера Имандра Бабинской Имандре сиг в уловах по численности составлял 38-57%, арктический голец – 34-45%. Для центрального плеса озера Йокостровской Имандры в указанный период встречаемость сига в уловах соответствовала 45% (Чижиков и др., 1976). Интенсификация процессов глобального и регионального промышленного загрязнения на протяжении последующих десятилетий в совокупности с неблагоприятным гидрологическим режимом (зимняя сработка воды до 3-4 м) и изменением климата, прекращение искусственного воспроизводства сига в 90-е годы прошлого века, браконьерский вылов сига и арктического гольца на нерестилищах, неразумные меры регулирования промысла (временный запрет на вылов европейской корюшки) привели к серьезным нарушениям типичной структуры рыбной части сообщества оз. Имандра (Моисеенко и Яковлев, 1990; Моисеенко и др., 2002; Решетников и др., 2011; Зубова и др., 2020б). В настоящее время критически сократилась доля лососевых видов рыб: доля кумжи и арктического гольца в уловах составляет не более 1-2% во всех плесах Имандры (см. выше о совместной встречаемости). Численность хищных видов рыб (северная щука, налим) также крайне низка (1-4% от уловов). При этом успешная стратегия воспроизводства в реках, исключая негативное влияние флуктуаций гидрологического и гидрохимического режимов оз. Имандра, достаточная обеспеченность

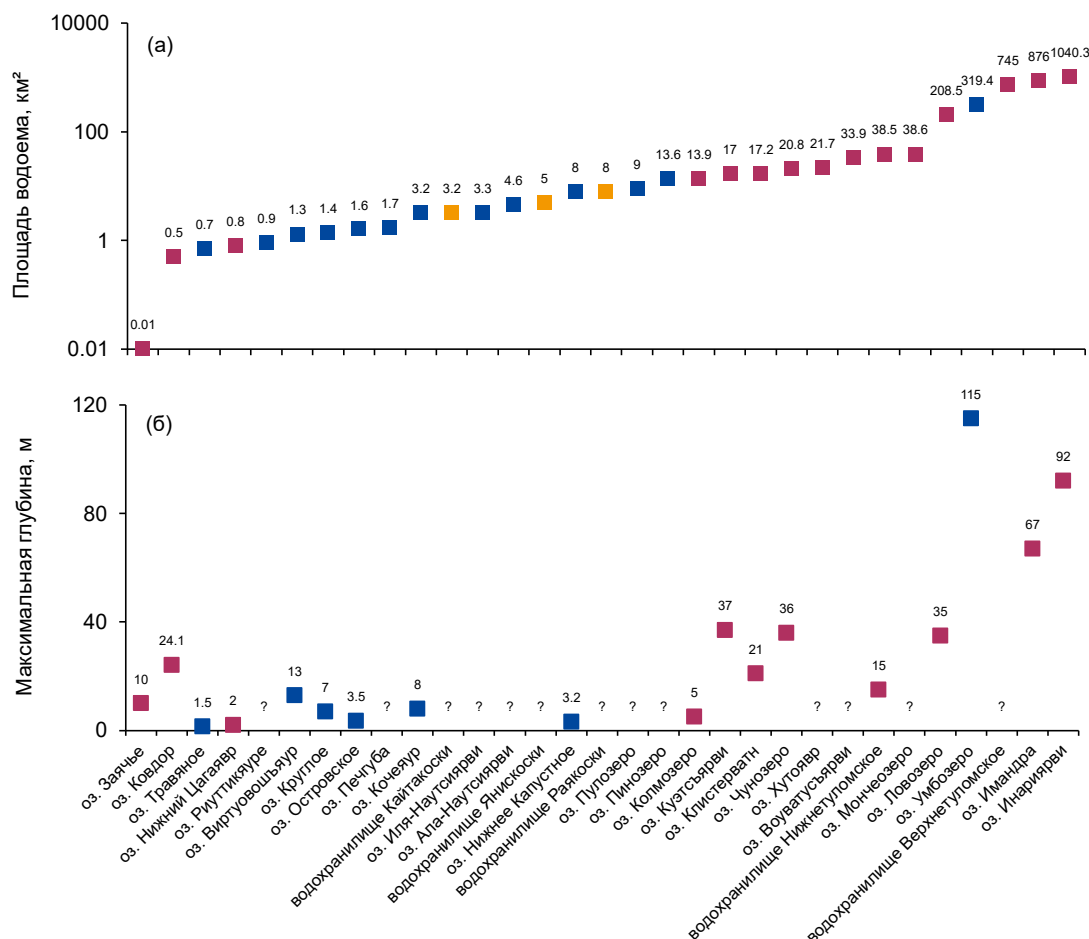


Рис.3. Распределение изученных водоемов северо-восточной Фенноскандии с моно- (■), диморфными (■) и промежуточными (■) популяциями европейского сига *Coregonus lavaretus* по площади, км² (а) и максимальной глубине, м (б) водоема.

кормовыми ресурсами, обеспечивают европейской корюшке субдоминирование/ доминирование в структуре сообщества озера. Следует отметить, что численность вида стабильно растет, несмотря на ее практически неограниченный вылов в период нереста. Кроме того, для корюшки в последние годы отмечено активное саморасселение в речных системах бассейна оз. Имандра (Терентьев и др., 2017).

Другим примером значительных перестроек структуры рыбной части населения могут быть водоемы бассейна рек Пасвик и Тулома. Вселение новых видов рыб, обладающих широкой экологической валентностью, приводит к радикальным изменениям структуры ихтиоценозов. Так, вселение европейской ряпушки внесло значительные изменения в структуру рыбной части сообщества водоемов системы р. Пасвик. Европейская ряпушка, акклиматизированная в финском оз. Инари в 60-х годах XX века, из которого вытекает р. Пасвик, распространена в настоящее время по всей системе реки. Ярковыраженный планктонофаг с более эффективным цедильным аппаратом, европейская ряпушка, безусловно, выигрывает в конкуренции со среднетычинковым сегом. Происходит вытеснение среднетычинковых сегов из пелагической зоны в профундальную и литоральную. Переходя на питание бентосными и воздушными организмами, среднетычинковые сего создают конкуренцию малотычинковым. Таким образом, вторжение европейской ряпушки оказы-

вает косвенное отрицательное влияние и на малотычинковых сегов (Решетников, 1980; Кашулин и др., 1999; Nilsson, 1979; Amundsen et al., 1999; Kelly et al., 2022; Zubova et al., 2022a; 2023). В настоящее время в водохранилищах верхнего течения р. Пасвик (Кайтакоски, Янискоски, Раякоски) зафиксировано сужение диапазона числа тычинок сего от 16-44 до 20-34, на диаграммах распределения сегов по числу тычинок на первой жаберной дуге отсутствует четкая бимодальность (Zubova et al., 2022a; 2023). При этом численность европейской ряпушки в изученных водоемах как верхнего, так нижнего течения Пасвика снизилась, ее доля в уловах в настоящее время не превышает 1-5% (Zubova et al., 2022a; 2023). Несмотря на то, что, она впервые была зарегистрирована в оз. Куэтсъярви (нижнее течение р. Пасвик) в 1995 г., ее численность в последующие годы росла не такими быстрыми темпами, как это наблюдалось в верхнем течении системы р. Пасвик (оз. Воуватусъярви или Рускебухта) в 1991-95 гг. (Amundsen et al., 1999). Это связано, скорее всего, с отсутствием подходящих условий для нереста европейской ряпушки в озере, и пополнение ее численности происходит за счет миграции рыб из р. Пасвик. Уменьшение численности ряпушки в уловах, возможно, связано также с увеличением численности европейского окуня в водоемах р. Пасвик, который начал питаться ряпушкой. Так, в оз. Куэтсъярви в желудках европейского окуня с

длиной тела 128 мм и более обнаружены виды рыб: европейский окунь, девятииглая колюшка, европейская ряпушка (Zubova et al., 2022a; 2023; Smalås et al., 2023).

С целью репродуктивного кормовой базы для лососевидных хищников, в Верхнетуломском водохранилище (бассейн р. Тулома) в период с 1979 по 1985 гг. было выпущено 258.8 млн. личинок мелкой европейской корюшки из Онежского озера (Митенев и др., 2007). В водохранилище европейская корюшка хорошо адаптировалась (дала многочисленное потомство) и по темпу роста значительно превзошла свою родственницу из Онежского озера (Неличик, 1998). В настоящее время она распространена по всей системе р. Тулома и в Нижнетуломском водохранилище согласно нашим уловам занимает второе место по численности после сига. У особой европейской корюшки водохранилища длиной 150-222 мм с исследованными желудками большее значение в питании имеет рыба – девятииглая колюшка и европейская ряпушка: согласно индексу относительной значимости (IR) = 99.0% (Zubova et al., 2024).

Таким образом, в изученных внутренних пресноводных водоемах СВФ мы наблюдаем общую тенденцию перехода сигово-лососевых водоемов к сигово-окуневым или сигово-корюшковым по комплексу причин. Резюмируя можно сказать, что эти сукцессионные процессы связаны с радикальными изменениями условий обитания рыб под воздействием глобальных и региональных факторов (Кашулин и др., 2018; Зубова и др., 2020б; Ylikörkkö et al., 2015; Zubova et al., 2022a). Вследствие особенностей распространения воздушных масс Северного полушария Земли большая часть загрязняющих веществ, выбрасываемых в атмосферу в индустриально развитых регионах, переносится в Арктику, где они осаждаются и накапливаются в экосистемах. Значительную роль играют и местные источники загрязнения: тяжелые металлы являются приоритетными поллютантами региона (Моисеенко, 1991; Кашулин и др., 1999; 2018). Существенную роль в изменении условий обитания в арктических регионах играют изменения климата, имеющие глобальный характер, и хотя общая направленность таких изменений неоднозначна, а в отдельных районах может иметь разнонаправленный характер, не вызывает сомнения разбалансировка климатической системы, снижение стабильности, увеличение ее, по образному выражению академика Ю.И. Израэля, «нервозности». В последние годы в высоких широтах регистрируются наибольшие уровни проявления признаков глобальных и региональных преобразований климатических процессов, включая аномальные отклонения температуры на фоне тренда на потепление (Polyakov et al., 2002; McBean et al., 2005; ACIA, 2005; Ylikörkkö et al., 2015; Кашулин и Беккелунд, 2022; Smalås et al., 2023). Эвтрофирование, изменение температурного и гидрологических режимов водоемов высоких широт, дают преимущество весенне-нерестующим видам рыб с более широкой зоной эколого-физио-

логического оптимума, имеющие широкий спектр пищевых объектов и способные образовывать внутривидовые группировки в водоеме такие, например, как европейский окунь и европейская корюшка (Зубова и др., 2020a; б; Sañchez-Hernández et al., 2021).

Благодарности

Работа выполнена в рамках двух тем НИР FMEZ-2025-0061 «Оценка и прогноз состояния арктических пресноводных экосистем в условиях потепления климата и современных вариаций антропогенной нагрузки» и FMEZ-2024-0014 «Мониторинг природных объектов в условиях изменения климата, специфических природных геохимических ландшафтов, урбанизации и промышленного освоения Арктики».

Выражаем особую благодарность рыбаку-любителю Макогоню С.Н. за предоставленную подробную информацию о распределении видов рыб в некоторых водоемах Мурманской области, Бочкареву Н.А. (ИСИЭЖ СО РАН) и Кахилайнену К.К. (Университет Хельсинки, Финляндия) за ценные замечания, высказанные при обсуждении результатов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Агроклиматический справочник по Мурманской области. 1961. Ленинград: Гидрометеониздат.
- Атлас Мурманской области. 1971. Москва.
- Атлас пресноводных рыб России: в 2 томах. 2003. В: Решетников Ю.С. (Ред.). Москва: Наука.
- Бабий А.А. 2007. Характеристика структуры рыбной части сообществ крупных пресных водоемов Восточной Финноскандии. Биология внутренних вод 2: 88–99.
- Беляева Г.В., Чижигов В.В., Долнин Т.В. 1969. Комплексное изучение и охрана оз. Большая Имандра. Апатиты: КНЦ РАН.
- Берг Л.С., Правдин И.Ф. 1948. Рыбы Кольского полуострова. Ленинград: Известия ВНИОРХ.
- Бондарев О.В. 2022. Видовой состав рыб губы Белокаменная (Кольский залив) в мае и августе-октябре 2022 года. Труды Кольского научного центра РАН. Серия: Естественные и гуманитарные науки 2 (3): 5–9.
- Бочкарев Н.А. 2022. Сиги комплекса *Coregonus lavaretus* (Pisces: Coregonidae) из водоемов Сибири: филогенез и филогения. Автореф. дис. ... докт. биол. наук, ФБГУН Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия.
- Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Политов Д.В. 2013. Дополнительные возможности сбора и регистрации морфологических данных о рыбе. В: Сборник материалов международной конференции «Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб». Тюмень, С. 32–36.
- Владимирская М.И. 1951. Рыбы озер центральной части Кольского полуострова. Отчет фондов Лапландского государственного заповедника.

Владимирская М.И. 1956. Сиги бассейна оз. Имандра. Вопросы ихтиологии 6: 136–148.

Владимирская М.И. 1957. Хариус из озер северо-западного участка бассейна озера Имандра. Зоологический журнал 36 (5): 729–736.

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

Даувальтер В.А., Кашулин Н.А. 2010. Халькофильные элементы (Hg, Cd, Pb, As) в озере Умбозеро, Мурманская область. Водные ресурсы 37 (4): 461–476.

Даувальтер В.А., Сандимиров С.С., Денисов Д.Б. и др. 2023. Экологическое состояние озера Имандра: в 2-х томах. Т.1: Гидролого-геохимические условия. Апатиты: ФИЦ КНЦ РАН.

Денисов Д.Б., Валькова С.А., Кашулин Н.А. 2009. Современные тенденции изменения биоты пресноводных экосистем Мурманской области. Вестник МГТУ 12 (3): 525–538.

Денисов Д.Б., Валькова С.А., Даувальтер В.А. и др. 2020. Лимнологические исследования Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН. Труды Кольского научного центра 11 (6-19): 68–86. DOI: [10.37614/2307-5252.2020.6.19.006](https://doi.org/10.37614/2307-5252.2020.6.19.006)

Зубова Е.М. 2015. Линейный рост европейского сига *Coregonus lavaretus* (L.) в антропогенно-модифицированных водоемах европейской субарктики (на примере Мурманской области). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ПГНИУ, Пермь, Россия.

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. 2015. Линейный рост малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* (L.) (*Coregonidae*) Бабинской Имандры (оз. Имандра). Биология внутренних вод 1: 81–92.

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. и др. 2016. Линейный рост малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* (*Coregonidae*) озера Имандра (Мурманская область). Вопросы ихтиологии 56 (4): 463–473. DOI: [10.7868/S0042875216040214](https://doi.org/10.7868/S0042875216040214)

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. и др. 2018. Новые данные по морфологическим особенностям жаберного аппарата мало- и среднетычинковой форм сига *Coregonus lavaretus* (L.) из крупнейшего субарктического озера. Биология внутренних вод 4: 63–74. DOI: [10.1134/S0320965218040150](https://doi.org/10.1134/S0320965218040150)

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. 2019. Биотическая симпатрия сига *Coregonus lavaretus* (L.) оз. Куэтсьярви (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 *C. albula* и европейской корюшки *Osmerus eperlanus* оз. Имандра. Вестник Пермского университета. Биология 3: 210–226. DOI: [10.17072/1994-9952-2020-3-210-226](https://doi.org/10.17072/1994-9952-2020-3-210-226)

Зубова Е.М., Кашулин Н.А., Терентьев П.М. и др. 2022. Морфоэкологическая и генетическая дифференциация симпатрических форм сига озера Куэтсьярви (бассейн реки Пасвик, Мурманская область). Успехи современной биологии 142 (5): 498–509. DOI: [10.31857/S0042132422050131](https://doi.org/10.31857/S0042132422050131)

Кашулин Н.А. 1994. Реакция сиговых рыб на загрязнение субарктических водоемов тяжелыми металлами:

Авто реф. дис. ... канд. биол. наук. ПетрГУ, Петрозаводск, Россия.

Кашулин Н.А. 2000. Ихтиологические основы биоиндикации загрязнения среды тяжёлыми металлами.. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. ПетрГУ, Петрозаводск, Россия.

Кашулин Н.А. 2004. Рыбы малых озер Северной Фенноскандии в условиях антропогенного загрязнения. Апатиты: КНЦ РАН.

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

Кашулин Н.А., Даувальтер В.А., Кашулина Т.Г. и др. 2005. Антропогенные изменения лотических экосистем Мурманской области. Ч. 1: Ковдорский район. Апатиты: КНЦ РАН.

Кашулин Н.А., Даувальтер В.А., Ильяшук Б.П. и др. 2006. Современные подходы к оценке процессов трансформации пресноводных экосистем Севера. В: Водные ресурсы Европейского Севера России: итоги и перспективы исследований: 197–218.

Кашулин Н.А., Сандимиров С.С., Даувальтер В.А. 2007. Самоочищающаяся способность техногенно-трансформированного заполярного водоема (оз. Нюдъявр, Мурманская область). Инженерная экология 4: 45–63.

Кашулин Н.А., Денисов Д.Б., Сандимиров С.С. и др. 2009. Антропогенные изменения водных экосистем Хибинского горного массива (Мурманская область). Т. 2. Апатиты: КНЦРАН.

Кашулин Н.А., Сандимиров С.С., Даувальтер В.А. и др. 2009. Экологический каталог озер Мурманской области: северо-западная часть Мурманской области и приграничные территории сопредельных стран. В 2-х частях. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН.

Кашулин Н.А., Сандимиров С.С., Даувальтер В.А. и др. 2010. Аннотированный экологический каталог озер Мурманской области: восточная часть (бассейн Баренцева моря). В 2-х частях. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН.

Кашулин Н.А., Сандимиров С.С., Даувальтер В.А. и др. 2012. Аннотированный экологический каталог озер Мурманской области: юго-восточная часть (бассейн Белого моря). Ч. 2. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН.

Кашулин Н.А., Сандимиров С.С., Даувальтер В.А. и др. 2013. Аннотированный экологический каталог озер Мурманской области: центральный и юго-западный районы Мурманской области (бассейны Баренцева и Белого морей и Ботнического залива Балтийского моря). В 2-х частях. Апатиты: КНЦ РАН.

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)

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

Кольская энциклопедия. 2008. В: Агарков Ю.А. (ред.). Апатиты: КНЦ РАН.

Колушев А.И., Кузьмичев А.П., Курникова Т.А. и др. 1985. Материалы по биологии промысловых рыб Серебрянского водохранилища. В: Рыбохозяйственные исследования Верхнетулемского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области. Мурманск, С. 95–114.

Красовский В.В. 2006. Особенности воспроизводства Атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в озерно-речных экосистемах реки Умба (Кольский п-ов): автореферат дис. ... канд. биол. наук. ПетрГУ, Петрозаводск, Россия.

Крепс Г.М., Крогиус Ф.В. 1924. Краткая характеристика рыбных промыслов на оз. Имандра. Ленинград: Издательство управления Мурманской ж. д.

Крогиус Ф.В. 1926. Ихтиологические работы на озере Имандра. Работы Мурманской биологической станции 2: 150–152.

Крогиус Ф.В. 1926. Материалы по возрасту и темпу роста сига оз. Имандра. Работы Мурманской биологической станции 2: 77–87.

Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (*Cyprinoidei* и *Siluroidei*). Москва: АН СССР.

Ксенозов Н.А. 1966. Ихтиофауна и рыбохозяйственная характеристика Ловозера. В: Рыбы Мурманской области. Условия обитания, жизнь и промысел. Мурманск, С. 209–212.

Лукин А.А., Шарова Ю.Н., Прищепа Б.Ф. 2006. Влияние промысла на состояние популяций сига *Coregonus lavaretus* L. в оз. Имандра. Вопросы ихтиологии 46 (5): 383–391.

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)

Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. 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. 1991. Закисление и загрязнение тяжелыми металлами поверхностных вод Кольского Севера. Апатиты: КНЦ АН СССР.

Моисеенко Т.И. 2000. Морфо-физиологические перестройки организма рыб под влиянием загрязнения (в свете теории С.С. Шварца). Экология 6: 463–472.

Моисеенко Т.И. 2002. Изменение стратегии жизненного цикла рыб под воздействием хронического загрязнения вод. Экология 1: 50–60.

Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. 1990. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Ленинград: Наука.

Моисеенко Т.И., Лукин А.А., Кудрявцева Л.П. и др. 2002. Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. Москва: Наука.

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

Никольский Г.В. 1980. Структура вида и закономерности изменчивости у рыб. Москва: Пищевая промышленность.

Попова О.Н., Щербина Ю.Ф. 2012. Климатогеофизическая характеристика Кольского Заполярья. Экология человека 5: 3–7.

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

Правдин И.Ф. 1956. Об ихтиофауне Кольского полуострова. Вопросы гидробиологии водоемов Карелии. Петрозаводск: Карельское книжное издательство.

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

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

Решетников Ю.С., Попова О.А., Кашулин Н.А. и др. 1999. Оценка благополучия рыбной части водного сообщества по результатам морфопатологического анализа рыб. Успехи современной биологии 119 (2): 165–177.

Решетников Ю.С., Терещенко В.Г., Лукин А.А. 2011. Динамика рыбной части сообщества в изменяющихся условиях обитания (на примере оз. Имандра). Рыбное хозяйство 6: 48–51.

Решетников Ю.С., Стерлигова О.П., Аникеева Л.В. и др. 2020. Проявление необычных свойств у рыб в новой ситуации на примере ряпушки *Coregonus albula* и корюшки *Osmerus eperlanus*. Вопросы ихтиологии 60 (3): 352–363. DOI: [10.31857/S0042875220030182](https://doi.org/10.31857/S0042875220030182)

Слуковский З.И., Денисов Д.Б., Даувальтер В.А. и др. 2023. Озера города Мурманска: гидрологические, гидрохимические и гидробиологические особенности. Апатиты: ФИЦ КНЦ РАН.

Смирнов А.К. 2023. Зоогеографический анализ особенностей температурных предпочтений рыб европейской части России. Вопросы ихтиологии 63 (2): 132–143. DOI: [10.31857/S0042875223020248](https://doi.org/10.31857/S0042875223020248)

Смирнов А.Ф. 1977. Рыбы озера Имандры. В: Веселов Е.А. и др. (отв. ред.), Рыбы озер Кольского полуострова. Петрозаводск, С.56–76.

Сурков С.С. 1966. Общая характеристика особенностей видового состава ихтиофауны Мурманской области. В: Рыбы Мурманской области. Условия обитания, жизнь и промысел. Мурманск, С. 147–151.

Терентьев П.М. 2005. Особенности динамики популяций рыб в водоемах Кольского Севера в условиях их антропогенного загрязнения: автореферат дис. ... канд. биол. наук. ПетрГУ, Петрозаводск, Россия.

Терентьев П.М., Кашулин Н.А. 2012. Трансформации рыбной части сообществ водоемов Мурманской области. Труды Кольского научного центра РАН 2: 61–100.

Терентьев П.М., Кашулин Н.А., Зубова Е.М. 2017. Роль европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (Linnaeus) в структуре ихтиофауны бассейна оз. Имандра (Мурманская область). Труды Зоологического института РАН 321 (2): 228–243. DOI: [10.31610/trudyzin/2017.321.2.228](https://doi.org/10.31610/trudyzin/2017.321.2.228)

Терентьев П.М., Зубова Е.М., Кашулин Н.А. и др. 2019. Особенности накопления тяжелых металлов в рыбах малых озер зеленого пояса Фенноскандии (на территории Мурманской области). Труды Карельского научного центра 5: 39–55. DOI: [10.17076/eco1083](https://doi.org/10.17076/eco1083)

Чижиков В.В., Воробьева Д.Г., Моисеенко Т.И. и др. 1976. Окончательный отчет по теме «Комплексное изучение Йокостровской и Бабинской Имандры и разработка рекомендаций по рациональному использованию водоема» № 11–72–16 в соответствии с планом научно-исследовательских работ на 1971–1976 гг. В 2-х томах. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН.

Шапошникова Г.Х. 1940. Материалы по питанию рыб озер Имандры и Умбозера. Материалы к изучению вод Кольского полуострова. Кольская научно-исследовательская база АН СССР 1: 219–242.

Шарова Ю.Н., Лукин А.А. 2000. Система воспроизводства сиговых рыб в условиях многофакторного загрязнения. Вопросы ихтиологии 40 (4): 425–428.

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

Яковлев В.А. 1961. Климат Мурманской области. Мурманск: Книжное издательство.

Яковлев В.А., Кашулин Н.А. 2012. Об истории лимнологических исследований на Кольском Севере. Вестник Кольского научного центра РАН 4: 117–139.

Amundsen P.-A., Staldvik F., Lukin A. et al. 1993. Ecology and heavy metal contaminations in the fish communities of the Pasvik River System. Report. Norwegian College of Fishery Science, University of Tromsø, Norway.

Amundsen P.-A., Staldvik F., Lukin A. 1997. Heavy metal contamination in freshwater fish from the border region between Norway and Russia. *Science of the Total Environment* 201: 211–224.

Amundsen P.-A., Staldvik F., Reshetnikov Y. et al. 1999. Invasion of vendace (*Coregonus albula*) in a subarctic watercourse. *Biological Conservation* 88: 405–413.

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.

Amundsen P.-A., Knudsen R., Klemetsen A. et al. 2004. Resource competition and interactive segregation between sympatric whitefish morphs. *Annales Zoologici Fennici* 41: 301–307.

Arctic Climate Impact Assessment. 2005. ACIA Overview report. Cambridge University Press.

Ålund M., Cenzer M., Bierne N. et al. 2023. Anthropogenic change and the process of speciation. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 15 (12): a041455. DOI: [10.1101/cshperspect.a041455](https://doi.org/10.1101/cshperspect.a041455)

Bernatchez L. 2004. Ecological theory of adaptive radiation: empirical assessment from *Coregonine* fishes (*Salmoniformes*). *Evolution illuminated: salmon and their relatives*. Oxford, Oxford University Press, pp. 175–207.

Bhat S., Amundsen P.-A., Knudsen R. et al. 2014. Speciation reversal in European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) caused by competitor invasion. *PloS ONE* 9: e91208. DOI: [10.1371/journal.pone.0091208](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091208)

Blain S.A., Adams C.E., Amundsen P.-A. et al. 2024. Which ecological factors influence the level of intraspecific diversity within post-glacial fishes? A case study using *Coregonus* and *Salvelinus*. *Freshwater Biology* 70 (1): 1–13. DOI: [10.1111/fwb.14357](https://doi.org/10.1111/fwb.14357)

Bøhn T., Amundsen P.-A. 1998. Effects of invading vendace (*Coregonus albula* L.) on species composition and body size in two zooplankton communities of the Pasvik River system, Northern Norway. *Journal Plankton Research* 20: 243–256. DOI: [10.1093/plankt/20.2.243](https://doi.org/10.1093/plankt/20.2.243)

Carosi A., Lorenzoni F., Lorenzoni M. 2023. Synergistic effects of climate change and alien fish invasions in freshwater ecosystems: a review. *Fishes* 8 (486): 1–20. DOI: [10.3390/fishes8100486](https://doi.org/10.3390/fishes8100486)

Eloranta A.P., Siwertsson A., Knudsen R. et al. 2011. Dietary plasticity of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) facilitates coexistence with competitively superior European whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Ecology of Freshwater Fish* 20 (4): 558–568. DOI: [10.1111/j.1600-0633.2011.00504.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00504.x)

Esin E.V., Medvedev D.A., Korostele N.B. et al. 2024. Dwarf Dolly Varden *Salvelinus malma* (*Salmonidae*) from Mountain Lakes of the Kamchatka subnival belt. *Journal of Ichthyology* 64 (4): 548–554. DOI: [10.1134/S0032945217040026](https://doi.org/10.1134/S0032945217040026)

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>

Harrod C., Mallela J., Kahilainen K.K. 2010. Phenotype-environment correlations in a putative whitefish adaptive radiation. *Journal of Animal Ecology* 79: 1057–1068.

Hayden B., Harrod C., Thomas S. et al. 2021. Winter ecology of specialist and generalist morphs of European whitefish, *Coregonus lavaretus*, in subarctic northern Europe. *Journal of Fish Biology* 101 (2): 1–11. DOI: [10.1111/jfb.14999](https://doi.org/10.1111/jfb.14999)

Holcik J. 1989. The freshwater fishes of Europe: general introduction to fishes. Slovakia: AULA-Verlag Wiesbaden.

Kahilainen K., Lehtonen H., Könönen K. 2003. Consequence of habitat segregation to growth rate of two sparsely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) forms in a subarctic lake. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 275–285.

Kahilainen K.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.

Kahilainen K., Alajärvi E., Lehtonen H. 2005. Planktivory and diet-overlap of densely rakered whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in a subarctic lake. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 50–58.

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.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)

Kashulin N.A., Dauvalter V.A., Sandimirov S.S. et al. 2008. Catalogue of lakes in the Russian, Finnish and Norwegian border area. Finland: Kopijyvä Oy, Jyväskylä. DOI: [10.13140/2.1.2990.8162](https://doi.org/10.13140/2.1.2990.8162)

Kelly B., Amundsen P.-A., Power M. 2022. Trophic niche segregation among native whitefish and invasive vendace in a north Norwegian lake system. *Ecology of Freshwater Fish* 31: 143–153. DOI: [10.1111/eff.12620](https://doi.org/10.1111/eff.12620)

Klemetsen A., Elliott J.M., Knudsen R. et al. 2002. Evidence for genetic differences in the offspring of two sympatric morphs of Arctic charr. *Journal of Fish Biology* 60: 933–950.

Knudsen R., Klemetsen A., Amundsen P.-A. et al. 2006. Incipient speciation through niche expansion: an example from the Arctic charr in a subarctic lake. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 2291–2298.

Laske S.M., Rosenberger A.E., Wipflid M.S. 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.

Likens G.E. 1975. Primary productivity of inland aquatic ecosystems. *Primary Productivity of the Biosphere*. New York: Springer-Verlag.

McBean G.A., Alekseev G., Chen D. et al. 2005. Arctic climate: past and present. *Arctic Climate Impacts Assessment (ACIA)*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 21–60.

Moiseenko T., Mjeled M., Branchurd T. et al. 1994. Pasvik river watercourse, Barents region: Pollution impacts and ecological responses investigation in 1993. NIVA-report OR-3118. Oslo, pp. 1–87.

Nilsson N.-A. 1979. Food and habitat of the fish community of the offshore region of Lake Vänern, Sweden. *Rep. Inst. Freshwater Resources Drottningholm* 58: 126–129.

Nost T., Yakovlev V., Berger H.M. et al. 1991. Impacts of pollution on freshwater communities in the border region between Russia and Norway. I. Preliminary study in 1990. Norway: NINA.

Nost T., Lukin A., Schartau A.K. et al. 1997. Impacts of pollution on freshwater communities in the border region between Russia and Norway. III. Results of the 1990-96 monitoring programme. Norway: NINA.

- 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.
- Østbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L. et al. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times. *Molecular Ecology* 15: 3983–4001.
- Öhlund G., Bodin M., Nilsson K.A. et al. 2020. Ecological speciation in European whitefish is driven by a large-gaped predator. *Evolution Letters* 4: 243–256.
- Pethon P. 1989. *Aschehougs store Fiskebok*. Stockholm: Aschehoug.
- 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)
- Prati S., Henriksen E.H., Knudsen R. et al. 2021. The effect of inter- and intraspecific competition on individual and population niche widths: a four-decade study on two interacting salmonids. *Oikos* 130: 1679–1691. DOI: [10.1111/oik.08375](https://doi.org/10.1111/oik.08375)
- 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)
- 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)
- Schluter D. 1996. Ecological speciation in postglacial fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 351: 807–814.
- 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.
- Siwertsson A., Knudsen R., Præbel K. et al. 2013. Discrete foraging niches promote ecological, phenotypic, and genetic divergence in sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Evolutionary Ecology* 27: 547–564. DOI: [10.1007/s10682-012-9607-x](https://doi.org/10.1007/s10682-012-9607-x)
- Smålås 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)
- Solokas M., Feiner Z., Chokachy R. et al. 2023. Shrinking body size and climate warming: Many freshwater salmonids do not follow the rule. *Global Change Biology* 29 (9): 2478–2492. DOI: [10.1111/gcb.16626](https://doi.org/10.1111/gcb.16626)
- Tiddy I., Schneider K., Elmer K. 2023. Environmental correlates of adaptive diversification in postglacial freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* 104 (3): 517–535. DOI: [10.1111/jfb.15621](https://doi.org/10.1111/jfb.15621)
- Ylikörkkö J., Christensen G.N., Kashulin N. et al. 2015. Environmental Challenges in the Joint Border Area. Reports 41. Centre for Economic Development, Transport and the Environment for Lapland. Juvenes Print, Kokkola.
- 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: 1–24. DOI: [10.3390/environments7050034](https://doi.org/10.3390/environments7050034)
- Zubova E.M., Kashulin N.A., Terentjev P.M. et al. 2021. Occurrence of fish species in the inland water of Murmansk Region (Russia). *Biodiversity Data Journal* 9 (4): 68–131. DOI: [10.3897/BDJ.9.e68131](https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e68131)
- Zubova E., Kashulin N., Terentjev P. 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 (8): 126053. DOI: [10.1016/j.limno.2023.126053](https://doi.org/10.1016/j.limno.2023.126053)
- Zubova E., Terentjev P., Kashulin N. et al. 2024. European whitefish *Coregonus lavaretus* of the Nizhnetulomskoye Reservoir (Tuloma River basin, Murmansk region) and its habitat conditions. *Limnology and Freshwater Biology* 2: 58–97. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-2-58](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-2-58)